

DIE WISSENSCHAFT

Sammlung von Einzeldarstellungen aus den Gebieten der
Naturwissenschaft und der Technik

Herausgegeben von Prof. Dr. EILHARD WIEDEMANN

BAND 75

Tierpfröpfung

Die Transplantation der
Körperabschnitte, Organe und Keime

Von

Hans Przibram



Springer Fachmedien Wiesbaden GmbH

Tierpfropfung

Die Transplantation der
Körperabschnitte, Organe und Keime

Von

Hans Przibram

Mit 163 Abbildungen



Springer Fachmedien Wiesbaden GmbH

ISBN 978-3-663-03190-1 ISBN 978-3-663-04379-9 (eBook)

DOI 10.1007/978-3-663-04379-9

Softcover reprint of the hardcover 1st edition 1926

Alle Rechte vorbehalten

Vorwort

Der Anregung des Herausgebers und des Verlages der „Wissenschaft“ verdankt das vorliegende Bändchen über Transplantation von Organen seine Entstehung. Ich habe es versucht, mich streng an die im Titel bezeichneten Gebiete zu halten, welche außer der Verpflanzung ganzer einzelner Organe auch jene von Organ-komplexen (Körperabschnitten) und Organblastemen (Keimen) umfassen. Es handelt sich bei der „Tierpfpflanzung“ weder um die pflanzliche Okulation des Gärtners noch um die klinische Überpflanzung am Menschen, auch nicht um den Ersatz von Körperteilen durch leblose Prothesen; ferner fällt die Übertragung zerstückelter Organe und Gewebefetzen samt der Auspflanzung in leblose Nährmedien (Gewebezüchtung) nicht mehr in den Bereich unserer Zusammenstellung. Die Gliederung des Stoffes ist zunächst nach den als Pfpflanzung verwendeten Körperteilen, sodann im einzelnen nach der systematischen Reihenfolge der Tiergattungen in aufsteigender Richtung vorgenommen worden. Die Technik der Transplantationsmethoden ist jeweils bei Schilderung von Versuchen berücksichtigt worden. Eine dürre Aneinanderreihung der bisher erzielten Transplantationserfolge wurde durch Herausarbeitung gerade jener Probleme zu vermeiden getrachtet, zu deren Lösung die Verpflanzung von Organen besonders geeignet sich erwiesen hat. Die Problemanalyse konnte aber nur insoweit dargestellt werden, als sie sich der Transplantationsmethoden bedient. Auf genaue Literaturangabe habe ich großes Gewicht gelegt, so daß unser Büchlein sich auch für die engeren Fachleute als nützlich erweisen mag, obwohl es für einen weiteren Leserkreis bestimmt ist, dessen Anschauung durch die zahlreichen Abbildungen unterstützt wird. Die Literatur ist bis Ende 1925 mitberücksichtigt, doch konnten leider mehrere sehr instruktive Abbildungen aus den mir zuletzt bekannt gewordenen Arbeiten nicht mehr wiedergegeben werden.

Wien 1926.

Hans Przibram

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
A. Allgemeine Einleitung	1
Erstes Kapitel: Begrenzung des Stoffes; Fachausdrücke	1
B. Transplantation der Körperabschnitte (Organkomplexe) . .	10
Zweites Kapitel: Pflanzentiere; Problem der Polarität .	10
Drittes Kapitel: Pflanzentiere; Problem der Spezifität .	18
Viertes Kapitel: Strudelwürmer	29
Fünftes Kapitel: Ringelwürmer	38
Sechstes Kapitel: Stachelhäuter	47
Siebentes Kapitel: Insekten; Puppen (und Larven) . .	54
Achstes Kapitel: Insekten; Vollkerfe	62
Neuntes Kapitel: Wirbeltiere	71
C. Transplantation der Organe (und Organanlagen)	81
Zehntes Kapitel: Sinnesorgane (Auge ausgenommen) . .	81
Elfte Kapitel: Auge; Versetzung (Deplantation). . . .	92
Zwölftes Kapitel: Auge; Ersetzung (Replantation):	
Fische und Schwanzlurche	103
Dreizehntes Kapitel: Auge; Ersetzung (Replantation):	
Froschlurche	113
Vierzehntes Kapitel: Auge; Ersetzung (Replantation):	
Ratte — Einheilung	120
Fünfzehntes Kapitel: Auge; Ersetzung (Replantation):	
Ratte — Funktion.	128
Sechzehntes Kapitel: Auge; Ersetzung (Replantation):	
größere Warmblüter	136
Siebzehntes Kapitel: Körperanhänge: Insekten(flügel);	
Schwanzlurche: Form	144
Achtzehntes Kapitel: Körperanhänge; Schwanzlurche —	
Funktion, Froschlurche und Warmblüter	157
Neunzehntes Kapitel: Innere Organe (Geschlechtsdrüsen	
ausgenommen).	169

	Seite
D. Transplantation der Keime (und Keimlager)	181
Zwanzigstes Kapitel: Keimdrüsen der Wirbellosen . . .	181
Einundzwanzigstes Kapitel: Keimdrüsen der Lurche . .	190
Zweiundzwanzigstes Kapitel: Keimdrüsen der Vögel . .	200
Dreiundzwanzigstes Kapitel: Keimdrüsen der Säugetiere	210
Vierundzwanzigstes Kapitel: Aufzucht aus eingesetzten Eiern	221
Fünfundzwanzigstes Kapitel: Einzelzellen und Zellhaufen	230
E. Allgemeine Lehren	243
Sechszwanzigstes Kapitel: Künstliche und natürliche Transplantationen	243
Literaturverzeichnis	251
Sachregister	287

A. Allgemeine Einleitung.

Erstes Kapitel.

Begrenzung des Stoffes; Fachausdrücke.

Der Tierkörper ist aus Teilen zusammengesetzt, welche dem Tiere als Werkzeuge oder Organe dienen. Deshalb wird das Lebewesen auch als „Organismus“ bezeichnet. Von der Tatsache ausgehend, daß beim Menschen und den Warmblütern überhaupt jeder Verlust eines Körperteiles oder Organes, von kleineren Gewebefetzen abgesehen, zu einer dauernden Behinderung der Funktion führt, pflegt man das einzelne Tierexemplar ein „Individuum“, Unteilbares zu nennen. Die Zoologie vermochte jedoch namentlich auf experimentellem Wege die Wiederherstellung der Ganzform aus Bruchstücken niederer Tiere, sowie auch von Eiern der Wirbeltiere festzustellen. Ja, die Teilbarkeit mit Wiederheranwachsen mancher Teile zu eben denselben Organismen, wie es die Spender der Teile waren, ist geradezu jenes Merkmal, das den Organismus von einer künstlichen Maschinerie am sinnfälligsten unterscheidet. Bisher wenigstens ist es dem Menschen nicht geglückt, zusammengesetzte Maschinen zu konstruieren, welche bei Zerteilung sich von selbst ergänzen oder durch Keimbildung neue, ihnen gleiche, aus sich hervorgehen ließen. Wohl aber stehen dem Mechaniker verschiedene Wege offen, um eine leck gewordene Maschine wieder funktionsfähig zu gestalten. Er mag dieselbe „einschmelzen“ und von neuem die Teile fabrizieren, wie es niedere Organismen bei der sogenannten „Morphallaxis“, der Einschmelzung der Form, mit folgender Rekonstruktion tun. Oder er kann unter Beibehaltung aller anderen Teile bloß die in der Maschine verloren gegangenen Stücke ersetzen; das besorgen die Organismen durch den Vorgang der restitutiven Regeneration selbst. Aber wie der Mechaniker nicht erst auf die

Fabrikation zu warten braucht, wenn ihm Ersatzteile fertig zu Gebote stehen, so ist auch der Organismus imstande von fertig gebotenen Ersatzstücken Gebrauch zu machen (Przibram 1922). Diese Fähigkeit des Tierkörpers ermöglicht es uns, „Transplantationen“, Überpflanzungen, vorzunehmen. Der Ausdruck ist von der analogen Erscheinung im Pflanzenreich hergenommen, weil es schon lange vor dem Aufblühen der wissenschaftlichen Biologie seitens der Gärtner üblich war, Anlagen edler Sorten auf die robusteren Wildlinge zu überpflanzen, um kräftiges Gedeihen der Edelsorten zu erhalten. Bei jeder Transplantation müssen wenigstens zwei „Partner“, „Paarlinge“ oder „Komponenten“ (Born 1897, 377) vorhanden sein. Sind diese durch Größe wesentlich verschieden, so wird die größere als „Pfropfstamm“ von der kleineren, dem „Pfropfreise“ in Anlehnung an die Terminologie des Gärtners, unterschieden. Ein Exemplar, von dem ein Teil behufs Transplantation auf ein anderes entnommen wird, ist als „Spender“ dem „Empfänger“ gegenüberzustellen. Spenden brauchen nicht immer einem lebenden Körper entnommen zu sein; es können auch abgestorbene Stücke, Brot- oder Kartoffelstückchen (Fischel 1903, S. 53), Knochen, oder Gebilde anorganischer Provenienz, Silberplatten, Glaskugeln usf., einverleibt werden, „alloplastische“ Transplantation (Marchand 1901). In der chirurgischen Praxis hat man vielfach von solchen „eingehheilten“ Prothesen Gebrauch gemacht, so bei Kniescheiben (Lexer 1919), anderen Knochendefekten (Bier u. v. a.), Zähnen (Baumgartner). Auf diese Fälle wollen wir nicht eingehen, da es sich nicht um lebende Transplantate handelt. Ebenso ist die Einsetzung von Schnecken in Gehäuse anderer Arten zu bewerten; die neuzugebauten Windungen haben durchaus den Typus der eingesetzten Schnecke und zeigen, daß das Gehäuse nur als Stütze gebraucht wurde (Caillaud 1858, 1868). Je nach dem Verwandtschaftsgrade der Komponenten werden folgende Plastiken unterschieden: „autoplastische“ Transplantation, bei der dasselbe Exemplar als Spender und Empfänger fungiert, „homoioplastische“ (Giard 1896), bei der die beiden Komponenten derselben Tierrasse, aber verschiedenen Exemplaren angehören, „alleloplastische“, bei der zwei Rassen derselben Tierspezies vereinigt werden (Przibram 1923), „heteroplastische“ (Giard 1896), bei der zwei verschiedene, aber einander nicht allzuweit entfernte

Spezies zusammentreten, „dysplastische“ (Przibram 1923), bei der Angehörige verschiedener Tierklassen oder sonst stark differenter Gruppen zur Transplantation gelangen. Alle innerhalb einer Art liegenden Verpfropfungen können als „legitime“ gegenüber den übrigen „illegitimen“ zusammengefaßt werden (Wetzel 1895).

Als „idioplastische“ Transplantation werde ich die ohne vollständige Abtrennung eines Teiles erfolgende Wiedereinsetzung desselben verstehen, unter „periidioplastischer“ eine eben solche mit Verschiebung der Einheilungsstelle.

Weitere Termini sind für Transplantationen vorgeschlagen worden, deren Komponenten einer verschiedenen Entwicklungsstufe entnommen sind. Es soll „kataplastisch“ die Aufpflanzung von Stücken eines weiter vorgeschrittenen auf ein weniger entwickeltes Tier, „anaplastisch“ die umgekehrte Prozedur bedeuten (Przibram 1923). Ist dabei die individuelle Entwicklungsstufe verglichen, so wird von „ontokataplastisch“ und „ontanaplastisch“ zu reden sein, letzteres zum Beispiel bei Transplantation eines Larvenorganes auf ein Volltier derselben Art. Soll hingegen die Stufe der Stammesentwicklung angedeutet werden, so sind die analogen Bezeichnungen „phylokataplastisch“ und „phylanaplastisch“ verwendbar; unter den letzteren Begriff würde etwa die Einsetzung eines Fischteiles in ein Amphibium fallen. Außer durch ihre Verwandtschaft können sich Transplantationskomponenten auch durch ihr Geschlecht unterscheiden. Für die Vereinigung geschlechtsverschiedener Komponenten ist der Ausdruck „xenoplastische“ Transplantation geprägt worden (Kopányi 1923 in Przibram 1923; Finkler 1923, III). Da derselbe aber später auch für die dysplastische Transplantation ohne Geschlechtsberücksichtigung gebraucht worden ist (Spemann 1924; Geinitz 1924, 1925), so dürfte es sich empfehlen, diesen Ausdruck ganz aus dem Verkehr zu ziehen, und für geschlechtsverschiedene Komposition das Wort „gynandroplastisch“ zu verwenden, welches sich an das für Zwitter gebräuchliche „gynandromorph“ anlehnt und daher ohne weiteres verständlich ist. Nicht ganz eindeutig wird auch das Wort „Replantation“ gebraucht. Während sich der Begriff „Replantation“ als Gegensatz zur „Deplantation“, der Versetzung eines Organes an eine ihm fremde Körperstelle, mit der Einsetzung eines Organes an seine richtige Stelle ergibt,

ist das Wort manchmal zugleich als Synonym von Autoplastik gebraucht worden (Blunck und Speyer 1924; Thorek 1924 u. a. m.), wodurch Verwirrung angerichtet werden kann. Es empfiehlt sich das Wort „Replantation“ für jeden Ersatz eines Teiles durch einen ganz homologen zu verwenden, und wenn dieser Teil demselben Exemplare entnommen war, dies als „autoplastische Replantation“ zu unterstreichen, während anderenfalls die entsprechenden Präfixe, „homoio-, allelo-, hetero-, dys-, gynandroplastisch“ am Platze wären. Einsetzung auf dieselbe Körperseite, der das Reis entnommen war, wird als „homopleural“, auf die entgegengesetzte als „heteropleural“ bezeichnet, wobei wieder die Einfügung an homologe Körperstelle als „orthotop“ von jener an nicht homologe, „heterotop“, unterschieden wurde (Harrison 1915 bis 1921). Bei Bezeichnung der Körperteile, welche vereinigt werden, ist es üblich, nur das Reis zu berücksichtigen, so heißt z. B. Schwanztransplantation die Anfügung eines Schwanzes gleichgültig wohin, nicht aber eines anderen Körperteiles an den Schwanz. Sind die Partner so gleich beteiligt, daß sie als ganze miteinander vereinigt werden ohne zu verschmelzen, so redet man von „Parabiose“ (Sauerbruch). Der bezeichnete Körperteil entspricht dann der Vereinigungsstelle, z. B. Seitenvereinigung bei paralleler Lagerung, Bauchvereinigung, wenn der Bauch des einen dem des anderen zugewendet ist (Born). Irgendwelche Verpflanzung, in der die Verkehrung der Dorsoventralaxe des einen Partners stattfand, wird „inverse“ (Harrison) benannt; während „revers“ die Vertauschung der Proximal-Distalrichtung angeben soll (Gräper 1922). Die entgegengesetzte Stellung der Vorne-Hinten-Richtung wird als „Oppositionsstellung“ (Born 1897, S. 378) bezeichnet. Verschmelzung ganzer Organismen wird „Konplantation“ genannt (Issajew, Goetsch). Gemeinsam aus Zellen zweier Partner wachsende Gebilde sind „Chimaeren“ (Winkler): „Periklinalchimaeren“, wenn die Zellen des einen vom andern umhüllt werden, „Sektorialchimären“ bei sektorenweiser Beteiligung, „Mosaikchimären“ bei beliebiger, bunter Abwechslung der beteiligten Partner. Nach den Mitteln, welche zur Vereinigung der Komponenten verwendet werden, sind fremdgehaltene „allophore“, eigengehaltene „homoiphore“ und selbsthaltende „autophore“ Transplantationen zu unterscheiden. Die allophore Transplan-

tation bedient sich außerhalb des lebenden Körpers vorkommender Mittel, um die Festhaltung zu erreichen. Aneinanderpressen durch Glasstäbe ist bei Urtieren, Einklemmen in eine Wachsgrube, Aufreihung auf eine Borste bei Pflanzentieren, Absetzen der Komponenten unter Wasserdruck bei Eiern von Stachelhäutern, Fixierung durch Nähte bei Würmern und Wirbeltieren, Schienung durch Metalldrähte und aufgelegte Glasplättchen bei Amphibienembryonen, Verklebung der vorher gefrorenen Puppen mit Paraffin bei Schmetterlingen, angewendet worden. Dazu gehören ferner die Bastverbände der pflanzlichen Pfropfung, die Pflaster und Verbände bei den medizinischen Transplantationen. Im Gegensatz zur allophoren bedienen sich die homoiophore und die autophore Transplantationsmethode keiner außerhalb des Organismus liegender Mittel zur Befestigung des Pfropfreises am Pfropfstamme. Die homoiophore Methode verwendet die von einem verletzten Körper gebotenen Faktoren, wobei dieselben aber nicht naturgemäß, sondern im Sinne der Fremdkörper wirken. Wenn z. B. ein Hautstück herausgeschnitten und mit seinen Rändern unter jene einer etwas kleineren Wunde anderswo eingeschoben wird, so hält der Druck und die Reibung der Wundränder des Empfängers das empfangene Hautstück fest, aber im unverletzten Organismus kommt eine solche Befestigung nicht vor, sie ist also nicht naturgemäß. Hingegen lassen sich in gewissen Fällen jene Mittel, welche schon im unverletzten Organismus zum Schutze vor dem Verlust von Organen dienen, auch bei der Transplantation gebrauchen. Diese „autophore“ Transplantation benutzt die das betreffende Organ normaler Weise umgebenden Körperteile, ohne von ihnen eine andere Leistung zu fordern, als jene, welche sie auch vor der Verletzung ausgeübt haben. Wie es möglich ist, eine Maschine kunstgerecht zu zerlegen und dann wieder ohne Verlust an Teilen zusammensetzen, so daß sie ihre Funktionsfähigkeit wieder gewinnt, so ist auch die naturgemäße Zerlegung des Organismus Vorbedingung für die Möglichkeit seiner naturgemäßen Zusammensetzung behufs Wiedererlangung der Funktion seiner Teile (Funktionelle Transplantation oder „Implantation“ Roux; Schaxel 1922 u. a. m. verwenden jedoch das Wort „Implantat“ für jedes beliebige Pfropfreis). Wenigstens gilt dies für jene höher differenzierten Formen, welche nicht durch Regeneration aus Teilstücken wieder

zu Ganzen heranzuwachsen vermögen. Das Verhältnis zwischen Transplantation und Regeneration ist sehr verschieden beurteilt worden. Es ist zwar ohne weiteres klar, daß eine gewisse Plastizität, eine Art Wundheilungsvermögen und die Regeneration der zwischen Pfropfstamm und Pfropfreis herzustellenden Verbindungsgewebe zur dauernden Haltung und Funktion notwendig ist. Aber schon Delâge (1895) hat auf den Antagonismus hingewiesen, der zwischen Regenerations- und Transplantationsgüte bestehe. Es genügt als Beispiele die noch im geschlechtsreifen Zustand ihre Gliedmaßen leicht regenerierenden Krebse anzuführen, bei denen eine Transplantation auszuführen noch nie geglückt ist, anderseits die Säugetiere, welche lange vor der Geburt die Regenerationsfähigkeit der Beine eingebüßt haben, bei denen aber die Transplantation Carrel, allerdings ohne nervöse Funktion, gelang, während die ebenfalls nicht nachwachsenden Nieren sogar am fremden Orte ihre Funktion aufzunehmen imstande waren. Giard (1896) stellte den Antagonismus in Abrede, ohne damit die Parallelität zu behaupten. In der Tat sind z. B. die geschwänzten Amphibien sowohl gutes Regenerations- als auch Transplantationsmaterial, während die Insekten nach ihrer Verwandlung als „Imagines“ bei mangelnder Regeneration der gegliederten Anhänge auch deren Transplantation große Schwierigkeiten entgegenstellen. Innerhalb einer Tiergruppe widerstreben einzelne Familien oder Arten der Transplantation, obwohl sie das Regenerationsvermögen mit den übrigen transplantationsfähigen Formen derselben Gruppe teilen (Campanularidae im Gegensatz zu anderen Hydroidpolypen — Hargitt 1900; der Regenwurm *Allolobophora foetida* gegenüber anderen Arten — Joest 1897; vgl. auch die Beispiele im Abschnitt über die Transplantation von Körperregionen der Lurche). Neuere Untersuchungen zeigen, daß die Annahme eines gewissen Antagonismus zwischen Transplantation und Regeneration insofern berechtigt war, als ein hervorsprossendes Regenerat das aufgesetzte Pfropfreis abzuheben und abzustoßen strebt, während umgekehrt auch ein dicht die Wunde verschließendes Transplantat die Regeneration unterdrückt (Lit. bei P. Weiss 1923, II, S. 170; ferner Hydra — Goetsch 1924, S. 713). Es stehen also nicht Regenerations- und Transplantationsvermögen zu einander im Gegensatz, sondern das Erhaltenbleiben des Transplantates und das Hervorsprossen

des Regenerates infolge ihrer entgegengesetzten Druckkräfte. Parallelität zwischen Regenerations- und Transplantationsmöglichkeit ist damit ausgeschlossen. Die für die Verbindungsgewebe notwendige Regenerationsfähigkeit braucht über Gewebsregeneration nicht hinauszugehen, um eine „funktionelle“ Transplantation zu ermöglichen, keineswegs ist die Fähigkeit des Pfropfstockes zur Regeneration des Pfropfreises notwendig oder auch nur für das Gelingen günstig. Wir werden aber eine erfolgreiche Pfropfung auch nur dort erwarten dürfen, wo kein definitiver Abschluß des Wachstums der betreffenden Gewebe erfolgt ist, wenn wir an dem Grundsatz festhalten, die Regeneration sei bloß eine durch die Verwundung bedingte Beschleunigung des normalen Wachstums und gehe auf demselben Wege wie diese vor sich (vgl. Prziham Reg. 1909 und Bethes Handbuch im Drucke). Von diesem Gesichtspunkt ist die richtige Orientierung des Pfropfreises zum Pfropfstamme von besonderer Wichtigkeit, weil die Richtung des Auswachsens nur dann zur Funktion führt, wenn sie wie bei der Entwicklung auf die zugehörigen Teile treffen kann. Die autophore Transplantationsmethode erleichtert diesen Vorgang, weil das Zueinandertreffen der Teile in naturgemäßer Weise erfolgen kann. Sie ist aber insofern gegen die anderen Methoden im Nachteil, als sie das wirkliche Zusammenschließen dem Organismus überlassen und damit dem Zufall einen bedeutenden Spielraum einräumen muß. Günstig für den Eintritt dauernden, funktionellen Transplantationserfolges ist die nahe Verwandtschaft der Komponenten: im allgemeinen wird der beste Erfolg bei autoplastischer, dann in absteigender Güte bei homioplastischer, alleloplastischer, heteroplastischer, dysplastischer Vereinigung zu erwarten sein. Ausnahmen sind aber namentlich dann nicht selten, wenn die physiologischen Differenzen innerhalb einer Gattung stehender Arten auch sonst größer sind als jene zwischen einer dieser und einer Spezies anderer Gattung. Die lichtscheue, mit grünen Algen nicht infizierbare *Hydra circumcincta* ließ sich mit den anderen Arten derselben Gattung nicht vereinigen, während es bei der *Pelmatohydra oligactis* gelang, welche wie *Hydra vulgaris*, *attenuata* und *viridis* lichtliebend und infizierbar ist (Goetsch 1924, S. 731). Heteroplastik zwischen albinotischer Ratte und albinotischer Maus scheint eher zu gelingen, als alleloplastische Vereinigungen verschiedener Farb-

rassen der Ratte (Auge — Koppányi 1922 III). Daß verschiedenes Geschlecht wesentlichen Einfluß auf den Ausfall von Transplantationen hätte, hat sich nicht gezeigt (z. B. Meduse *Gonionemus* — Hargitt 1900). Selbst bei den Keimdrüsen sind die Resultate nicht in dem Sinne eindeutig, als ob Gynandroplastik an sich schwieriger wäre als gleichgeschlechtliche Vereinigung (vgl. den Abschnitt über Keimdrüsenverpflanzung), doch bestehen offenbar betreffs Enthaltung ihrer Wirkungen gewisse Rivalitäten. Im Alter einander nahestehende Komponenten sind meist besser zu verwenden als verschiedenalterige; doch sollen Stücke junger Würmer auf älteren öfter anheilen als gleichalterige (Ubisch 1923). Jugendstadien bieten meist weniger Hindernisse als erwachsene Tiere. Insbesondere gilt dies auch von jenen Wirbeltieren, die sich durch spezifische Blutreaktionen von einander unterscheiden. Das vorliegende Büchlein über die Transplantation von Organen soll ein Bild des gegenwärtigen Standes der Transplantationslehre durch eine Aufzählung und kritische Behandlung der bisher zu Wege gebrachten funktionellen Transplantationen bieten. Wie schon im Titel angedeutet, werden die Überpflanzungen kleinerer Gewebspartien, die nicht als Organe betrachtet werden können, übergangen. Die neueren Untersucher sind darin einig, solche Überpflanzungen meist nur als zeitweise Schutzmittel der Wundfläche vor Infektion zu betrachten, die nach Erfüllung dieses Zweckes von den regenerierenden Geweben der Unterlage oder Umgebung durchwachsen, verdrängt und ersetzt werden (Hornhaut — Bonnefon u. Lacoste 1914; Sehnen — Weidenreich 1924; embryonale Knochen — Simon et Aron 1922, 1925; andere embryonale Gewebe — Galeotti 1902; Haut — Wildegans 1922, Collins 1925 usw.). Ausgeschlossen werden ferner die pflanzlichen Pfropfungen, welche sich ohnehin meist nicht auf Einsetzung von Organen, sondern von ganzen Anlagen, „Augen“, schlummernden Trieben, beziehen. Hingegen werden die Transplantationen an Eiern und Embryonen von Tieren, welche in den letzten Jahren namentlich unter Spemanns Anregung theoretisch bedeutsame Resultate zutage gefördert haben, mehrmals Erwähnung finden, ebenso die Verpflanzung von Regenerationsknospen, die fast gleichzeitig von verschiedenen Forschern aufgenommen worden ist und ein ähnliches Interesse wie die embryonale Transplantation gewinnen dürfte. Schließlich

wird noch auf jene in der freien Natur vorkommenden Erscheinungen einzugehen sein, welche als natürliche Transplantationen („Heterophorie“ oder „Autotransplantation“ — Przi Bram 1910 Homoeosis; Wel ti 1923 verwendet das Wort „autogrefe“ jedoch synonym mit „Autoplastik“.) sich erklären lassen.

Außerhalb des Rahmens unserer Darstellung mußte das immer mehr anwachsende Gebiet der „Explantation“ oder Gewebekultur bleiben. Es handelt sich hierbei um das Gegenstück der alloplastischen Transplantation, indem das „Explantat“ lebendig, der Ort der Einsetzung aber, die Kulturflüssigkeit, nicht lebendig ist. Insofern man mehrere, früher getrennte Stücke, in ein und demselben „Explantat“ vereinigen kann, würde diese Explantation zugleich in das Gebiet der Transplantation fallen. Die bisherigen Anfänge (Strangeways) sind aber noch nicht ausführlich publiziert; es sei bloß auf das Referat von Carleton (1924) hingewiesen. Die Explantation im allgemeinen ist von Rhoda Erdmann (1922) in einem Büchlein behandelt, die auch ein Archiv für experimentelle Gewebelehre mit besonderer Berücksichtigung der Explantation herausgibt. Neuerdings ist ein Buch von Albert Fischer (1925) über denselben Gegenstand erschienen. Die wichtigste Literatur über Transplantation ist aus unserm Verzeichnis ersichtlich, bezüglich der hier nicht behandelten Teilgebiete sei auf das im Erscheinen begriffene Handbuch der Physiologie von Bethe (Verlag Springer, Berlin) aufmerksam gemacht, welches Abschnitte über Regeneration und Transplantation bei Pflanze, Tier und Mensch und ein Kapitel über Gewebepfropfung enthalten soll, von der Schöne bereits 1912 eine Zusammenstellung eigener und anderer Versuche publiziert hatte.

B.

Transplantation der Körperabschnitte (Organkomplexe).

Zweites Kapitel.

Pflanzentiere: Problem der Polarität.

Als die Erfindung des Mikroskops eine genauere Berücksichtigung der Kleintierwelt unserer Gewässer möglich gemacht hatte, wurden im Süßwasser pflanzenähnliche Tiere entdeckt, welche den Namen Süßwasserpolyphen erhielten. Sie erregten alsbald das besondere Interesse der Biologen, als es sich zeigte, daß sie nicht nur in ihrem allgemeinen Habitus, sondern auch in manchen physiologischen Eigenschaften an die Pflanzen erinnern. Es gelang unschwer, sie nach Zerteilung in zwei oder mehr Stücke am Leben zu erhalten und jeden so gewonnenen „Steckling“, wie der Botaniker sagen würde, zu vollständigen Polyphen wieder heranwachsen zu lassen. Aber nicht nur diese Eigenschaft der Vermehrung durch Teilstücke des Körpers, auch jene der Vereinigung in Pfropfungen wurde geprüft, und zwar sogleich mit positivem Erfolge (Trembley 1744, S. 290; Lichtenberg 1773). Weitere alte Versuche fielen aber fast durchweg negativ aus (Réaumur; H. Baker 1774) und noch 1882 schien es, als ob die Pfropfung nur dann erfolgreich sein könnte, wenn man die Komponenten durch sofortige Wiedervereinigung der beiden noch nicht aus ihrer gegenseitigen Lage gebrachten Teilstücke ein und desselben Exemplars zusammenbrächte (Marshall). Erst die Methode, Teilstücke hintereinander auf eine Borste aufzureihen, was infolge des ganz geraden Verdauungstraktes der Polyphen leicht bewerkstelligt werden kann, führte zum Gelingen eines großen Prozentsatzes der Operationen (Wetzel 1895), und seither sind nicht nur die Vereinigungen von Körperteilen in den

verschiedensten Kombinationen und Orientierungen, sondern auch von verschiedenen Arten und selbst Gattungen durchgeführt worden. An Stelle von Schweinsborsten können mit Vorteil die Schnurrhaare von Ratten verwendet werden. Hebt man die auf eine solche hintereinander aufgereihten Querstücke von Polypen auf wenige Minuten aus dem Wasser, so übt die Oberflächenspannung des haftenbleibenden Tropfens einen solchen Druck auf die Stücke aus, daß sie stets dauernd aneinander haften bleiben (Burt 1925) (Abb. 1). Die Funktions-, Regenerations- und Fortpflanzungsfähigkeit der Pflöpfungen wird heute als etwas fast Selbstverständliches hingenommen. Nicht völlig geklärt ist aber die Frage, inwieweit die Komponenten der Pflöpfung aufeinander Einfluß ausüben, ob die morphologische Polarität und die spezifischen Eigenschaften derselben unverändert bleiben oder Umbildung erleiden. Behufs Erläuterung dieser Probleme muß zunächst eine kurze Beschreibung der Körperregionen unserer Süßwasserpolyphen gegeben werden. Bei den Angehörigen der Gattung Hydra, unter welchem Namen ursprünglich alle bei uns vorkommenden Süßwasserpolyphen beschrieben worden sind, lassen sich drei allerdings äußerlich nicht scharf unterschiedene

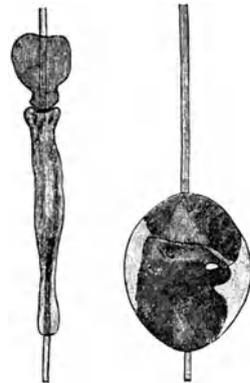


Abb. 1. Auf Schnurrhaar einer Ratte hintereinander aufgefädelt. Teilstücke von *Pelmatohydra* werden durch Herausziehen aus dem Wasser mittels des haftenbleibenden Tropfens gegeneinandergepreßt. (Burt 1925, Taf. II, Fig. 10 und 11).

Körperabschnitte bezeichnen: der vorderste Abschnitt des schlauchförmigen Körpers ist der Kopf mit der endständigen Mundöffnung, um welche herum in regelmäßigen Abständen eine in der Anzahl schwankende Menge von Fangarmen oder Tentakeln wachsen. Der mittlere Abschnitt ist äußerlich bloß dann besonders gekennzeichnet, wenn er Knospen oder Keimdrüsen anlegt, sonst erscheint er nur als glatte Schlauchwand. Der hinterste Abschnitt endlich wird als Fuß bezeichnet. Er ist gegenüber dem mittleren Abschnitt verjüngt und trägt am äußersten Ende eine Platte klebriger Zellen, welche zum Anheften am Substrat, Wasserlinsen, Sand, dienen. Viel deutlicher als bei den übrigen Hydren

ist der Schwanzabschnitt vom Rumpfe in der früher *Hydra fusca* Linné benannten, jetzt in eine eigene Gattung abgesonderten Art, *Pelmatohydra oligactis* Pallas, als ein langer, dünner Stil abgesetzt (Abb. 2). Man hat ferner die früher *Hydra viridis* benannte Art, welche im Freien stets die Grünalge *Chlorella vulgaris*

Ergebnis c, d. Ergebnis a, b, e, f. Ergebnis g, h.

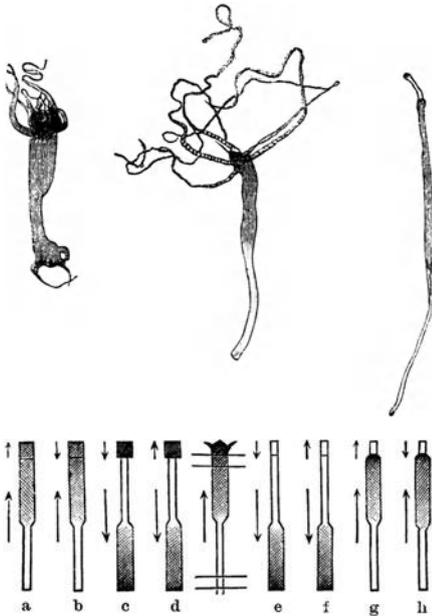


Abb. 2. Pfropfkombinationen von *Pelmatohydra oligactis* Pall. In der Mitte normale Exemplare, oben nach Photographie, unten Schema zur Operation. Kopfteil am dunkelsten, Fußteil am hellsten. Pfeile geben die ursprüngliche Orientierung am Tiere gegen den Kopf gerichtet an. Erfolge siehe obere drei Abbildungen. (Burt 1925, Taf. II, Fig. 1, 7, 5; Schema modifiziert nach Fig. 1, S. 423.)

in den Entodermzellen enthält, ebenfalls in eine eigene Gattung als *Chlorohydra viridissima* Schulze untergebracht. Die in der Gattung *Hydra* verbliebenen Arten werden hauptsächlich nach der Form ihrer Nesselkapseln unterschieden, welche an den Tentakeln vorkommen und mit Haken und Gift zur Lähmung der Beutetiere, meist kleine Krebschen, ausgestattet sind. Transplantationsversuche liegen außer an *Pelmatohydra* und *Chlorohydra* noch an den kaum artlich verschiedenen *Hydra attenuata* und *vulgaris* (Goetsch 1924) vor, während, wie erwähnt, die Pfropfung der lichtscheuen *H. circumcincta*

Schulze auf andere vergeblich blieb. Alle auf ihre Regeneration oder Wiederherstellung aus Stücken geprüften Arten von Süßwasserpolygonen, *Chlorohydra*, *Pelmatohydra*, *Hydra vulgaris* u. a. m. haben, solange keine Wiedervereinigung von Stücken vorgenommen wurde, stets absolute Aufrechterhaltung ihrer Polarität ergeben. Das heißt, es entstand stets wieder an jener Schnitt-

fläche, welche gegen den ursprünglichen Kopf zu gerichtet ist, ein neuer Kopf, und an jener, die gegen den Fuß sah, ein neuer Fuß. Es gibt kleine Stückchen der Kopfregion, welche überhaupt nichts regenerieren, sie gehen dann rasch zu Grunde; ebenso verhält sich das Ende des Fußes. Aber auch die zwischenliegenden Regionen verhalten sich, obschon alle nach vorn einen Kopf, nach hinten zu einen Fuß liefernd, nicht gleich in bezug auf die Regenerationsfähigkeit. Je weiter vorn ein Schnitt angelegt worden ist, umso rascher wird der Kopf, umso langsamer der Fuß regenerieren; dagegen wird, je weiter nach hinten zu der Abschnitt erfolgte, umso langsamer die Ersetzung des Kopfes, aber umso schneller jene des Fußes erfolgen. Es war nun die Frage zu beantworten, ob die kleinen vorderen und hinteren Endstückchen wirklich keine Regenerationsfähigkeit besitzen, oder ihnen nicht die Lebensfähigkeit mangle, weil sie vom Hauptstamm abgetrennt worden sind. Hier konnte Transplantation zur Entscheidung einsetzen. Läge die Unfähigkeit zur Regeneration bloß darin, daß keine genügend lange Lebensdauer oder kein Nahrungszufluß vorhanden ist, so könnte dem durch Aufpfropfung auf ein größeres, lebensfähiges Stück abgeholfen werden, dem die Ernährung des Pfropfreises aufgezwungen würde. In der Tat gelingt es durch Aufreihung auf eine Borste solche kleine Vorder- oder Hinterstückchen mit einem größeren Körperstück zu vereinigen, dem gerade diese Stückchen fehlen. Dann setzt prompt Regeneration ein und bei richtiger Orientierung entsteht eine normale Hydra.

Wird nun aber einem Polypen der Kopf durch einen Schnitt entfernt und ein Ring aus der Kopfregion in verkehrter Orientierung aufgesetzt, so sieht jetzt offenbar die früher nach vorn gerichtete Schnittfläche des Pfropfreises nach hinten, wo sie mit der vorderen des Pfropfstammes verwächst und Regeneration verhindert. Die früher nach hinten gerichtete Schnittfläche des Pfropfreises ist aber nach vorn gerichtet, und es könnte also erwartet werden, daß nun ein Fuß nach vorn wächst. Das geschieht nun aber nicht: es regeneriert ein Kopf an dieser Stelle. Es hat ganz den Anschein, als ob der Pfropfstamm dem Reise seine Polarität aufgedrängt hätte. Das wird man umso eher annehmen wollen, wenn nun auch ein verkehrt auf das abgeschnittene Fußende einer Hydra replantiertes Fußringstückchen an seinem

freien, nach hinten sehenden, aber ehemals nach vorn gerichteten Ende einen Fuß aus sich hervorgehen läßt. Aber zwei weitere Kombinationen bewahren uns vor diesem Trugschlusse: Wird ein Kopfringstückchen verkehrt auf eine durch Abschnitt des äußersten Fußendes hergestellte Schnittfläche eines Polypen transplantiert, so regeneriert es an seiner freien Fläche, welche jetzt nach hinten sieht, einen Mund und Tentakelkranz; das werden wir noch mit dem bisher Gesagten nicht gerade im Widerspruch finden, nur ist es merkwürdig, daß nun der supponierte Einfluß des Stammes versagt. In analoger Weise regeneriert ein verkehrt auf das abgeschnittene Kopfende transplantiertes Fußring einen Fuß mit Klebezellen. Auch dies würde nur als ein Ausbleiben der Beeinflussung seiner Polarität durch den Pfropfstamm erscheinen können. Nun bildet sich aber auch dann ein Kopf am freien Ende aus, wenn das Kopfringstückchen in richtiger Orientierung an den seiner Fußspitze beraubten Polypen hinten angereicht wird; ein Fuß, wenn das Fußringstückchen an den seines Kopfes beraubten Polypen vorn richtig orientiert angereicht worden ist.

In diesen beiden Kombinationen läuft also das Ergebnis der Hypothese einer Beeinflussung der Polarität des kleinen Stückchens durch das große direkt zuwider. Wir müssen uns daher um eine andere Erklärung für den Ausfall der verschiedenen Kombinationen umsehen und finden dieselbe widerspruchslos in der Beschränkung der regenerativen Potenzen der äußersten beiden Körperenden. Wenn das vorderste Ende keine Fähigkeit zur Fußbildung, das hinterste keine zur Kopfbildung besitzt, und der Pfropfstamm nur das, was er zur Erhaltung der sonst lebensunfähigen kleinen Stücke tun soll, nämlich die Ernährung leistet, ohne überhaupt sich um die Polarität zu kümmern, dann stimmen alle Ergebnisse. Wir haben nur noch die eine Annahme dazu nötig: daß nämlich bei Ausfallen einer Potenz zur Ausbildung einer bestimmten Körperregion nunmehr an der freien Schnittfläche die allein verbliebene Potenz auch in verkehrter Richtung die von ihr abhängigen Formen zur Ausbildung bringt. Wir werden an mehreren weiteren Beispielen erfahren, wie zutreffend diese einfache Annahme ist. Zu den eben geschilderten Versuchen (Burt 1924, 1925) wurde die infolge der deutlichen regionalen Abgrenzung günstige *Pelmatohydra oligactis* verwendet (siehe unsere Abb. 2).

Werden bei derselben Art Stücke aus der mittleren Körperregion zu den analogen Aufpfropfungen als Reiser verwendet, so verhalten sich diese Stückchen aus der vorderen Region bis zum oberen Ende der Knospungszone wie Kopfstückchen, jene aus der hinteren Region bis zur hinteren Magengrenze wie Fußstückchen. Die dazwischenliegende Partie gibt unregelmäßige Resultate, bald Kopf- bald Fußbildung trotz gleicher Kombination. Keinesfalls läßt sich aber irgend ein Einfluß des größeren Pfropfstammes auf das Reis in bezug auf Polaritätsumänderung herauslesen. Kleinen Stückchen der mittleren Zone kommen beide Potenzen zu; was

über ihr Schicksal entscheidet, ist noch zu ermitteln. Die anderen Gattungen von Süßwasserpolypen verhalten sich nach früheren Versuchen zu urteilen ebenso wie *Pelmatohydra*, nur ist die Zonentrennung bei ihnen schwieriger. Wurden zwei Hydren (*grisea* = *vulgaris* ? *Peebles* 1900) entzweigegeschritten und ihre Vorderhälften mit den hinteren Schnitt-

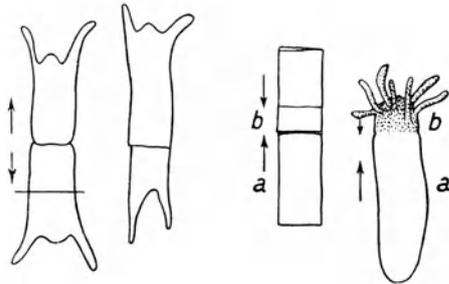


Abb. 3. *Hydra grisea* (*Peebles* 1900).

(S. 474, Fig. 62 und 64.)
Links: Nach opponierter Transplantation zweier Kopfstücke wächst in der Regel wieder Kopf, ausnahmsweise zwei „Haken“ (Fig. 64).

(S. 476, Fig. 66; S. 477, Fig. 75.)
Rechts: Polarisationsumkehr eines kleinen Kopfringes nach opponierter Transplantation auf ein Vorderende.

flächen zusammengebracht, sodann die eine Komponente durchschnitten, so bildete sich fast immer ein Kopf, die andere Komponente hatte also nicht das viel kleinere Stück an der Wiederherstellung der ursprünglich ihm eigenen polaren Ausbildung beirren können (Abb. 3, links). Die hinteren Hälften ließen vereinigt aus der Verschmelzungsstelle Tentakel hervorsproßen, auch wenn Teile der Komponenten abgeschnitten worden waren. Wenn jedoch nur die Kopfenden zweier *Hydra grisea* abgeschnitten, die Rumpfe mit ihren Schnittflächen vereinigt und eine Komponente nun nahe der Verschmelzungsstelle abgeschnitten worden war, dann bildete sie an der nun freigebliebenen, ehemals nach hinten sehenden Fläche einen Kopf

aus. Dies ist also eine wahre „polare Heteromorphose“, das heißt, es regeneriert nicht das, was an dieser Fläche stehen sollte, sondern das normalerweise entgegengesetzt gerichtete Gebilde. Aber in diesen Fällen haben wir nichts anderes als den bereits bei *Pelmatohydra* behandelten Fall vor uns: verkehrte Orientierung eines kleinen Stückchens der Kopfregion und die Ursache der Heteromorphose liegt nicht in der Beeinflussung durch den Stamm, sondern in der Unipotenz des Kopfstückchens (Peebles 1900, S. 477) (vgl. unsere Abb. 3, rechts). Dieselben Experimente lieferten bei *Chlorohydra* dasselbe Ergebnis (Rand 1900; King 1902). Waren ferner zwei Köpfe mit ihren Schnittflächen vereinigt und dann der eine nahe

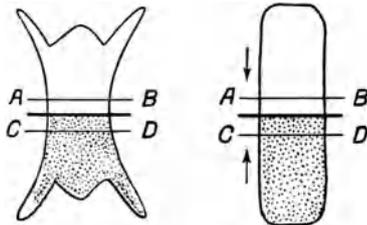


Abb. 4. *Hydra viridis* (King 1902).

(S. 158, Fig. 7.)
Links: Zwei aboral
vereinigte Kopfstücke
verschiedener Farbe.

(S. 158, Fig. 8.)
Rechts: Zwei oral
vereinigte Kopfstücke
verschiedener Farbe.

der Vereinigungstelle abgeschnitten worden, so bildete sich unter zehn Experimenten neunmal ein Kopf, bloß einmal ein Fuß (King 1902). In letzterem dürfte ein etwas längeres Stückchen, das schon von der Mittelzone mitbekam, verwendet worden sein. Wenn längere Stücke des Vorderendes mit den hinteren Schnittflächen vereinigt und dann

unterhalb der Tentakel abgeschnitten wurden, so bildeten sich stets wieder Köpfe. Als bloß rudimentäre Kopfbildung ohne Hypostom oder Nesselkapseln, mit nachfolgender Resorption und dann natürlich normaler Regeneration eines Fußes von dem mächtigeren Partner aus, scheinen auch jene Fälle (Wetzel 1898; Peebles 1900, S. 474) bei *H. grisea* anzusehen sein, welche öfters (King 1902; Korschelt 1907, S. 194; Morgan 1901; Peebles 1900; Rand 1900 usf.) als Ausnahme betrachtet wurden, denn die Klebezellen des Fußes sind nicht von jenen der Tentakel zu unterscheiden (Jickeli 1882; Zoja 1890, S. 30) und die beschriebenen hakenförmigen Fortsätze mit Füßen nicht vereinbar (vgl. unsere Abb. 3 rechts). Nur wenn zwei *Chlorohydr*en entweder des Kopfes oder des Fußes beraubt, mit den Schnittflächen aneinandergepfropft und dann bis auf einen niedrigen Ring jeder der beiden Komponenten weggeschnitten worden waren (Abb. 4), bildete sich

ein kleiner einheitlicher Polyp. Hier muß also eines der beiden Stücke seine Polarität verkehrt haben. Es ist aber klar, daß es sich nicht um die Beeinflussung eines kleineren durch ein größeres handeln kann, da beide Komponenten möglichst gleich klein gemacht worden sind. Es ist ferner aus der Art der Operation ersichtlich, wieso diese verbliebenen Stücke beide Potenzen entfalten können. Sie schließen nämlich entweder die vorderste oder hinterste Partie der pluripotenten Körpermitte ein. Unklar ist nur ebenso wie bei den *Pelmatohydra*-versuchen, warum unter den anscheinend gleichen Verhältnissen ein solches pluripotentes Stück in der einen Komponente einen Kopf, in der anderen einen Fuß entstehen läßt. Vielleicht können wir in beiden Fällen annehmen, daß darüber sehr kleine Verschiedenheiten der Stückchen entscheiden, die unserer direkten Beobachtung entgehen. Immerhin bleibt hier ein noch ungelöstes Problem, welches wahrscheinlich zu jenem Beziehung hat, das sich auf die Ausbildung von Asymmetrien auf den Körperseiten bilateralsymmetrischer Tiere bezieht. Hier konnte nachgewiesen werden, daß Vorhandensein eines kleinen Vorsprungs im Wachstum dafür maßgebend sein kann, ob gerade an einem Pole der Querachse (Transversalachse) des Tieres die eine, am anderen damit dann die andere Form einer Extremität zu stehen kommt. Durch Benachteiligung einer Seite, z. B. Amputation der besser ausgerüsteten Extremität (Krebschere), läßt sich das Verhältnis umkehren und damit eine typische Ungleichheit wiederherstellen (vgl. Przibram 1909, 1922 Form und Formel). Es wäre nun nicht ausgeschlossen, daß bei den Polypen Ähnliches für die Pole der Vorne-Hinten-Achse gilt, wenn die Stückchen sehr klein und jung, daher noch plastisch sind. Bei vorgeschrittener Differenzierung oder Alter erlischt auch bei den erwähnten Extremitäten von Krebsen die Vertauschbarkeit durch Amputation und Regeneration. Für eine solche Interpretation der *Hydra*-versuche sprechen Experimente über Regeneration und Transplantation bei Polypen, in welchen die Anwesenheit oder frühe Ausbildung eines Kopfes an einem Ende die Entwicklung eines solchen am anderen auch oft dann hemmt oder gänzlich unterdrückt, wenn man seine Ausbildung nach der Region und Polarität des Stückes, an dem eine freie Schnittfläche sich befindet, erwartet haben würde (Peebles 1900, S. 475; Rand 1924). Dies gilt nicht bloß für die Polypen des süßen

Wassers, sondern auch für ähnliche des Meeres, bei welchen durch Abschnitt einer distalen Partie aus den langen, oft verzweigten Stämmchen beiderseits Köpfchen, „Hydranten“, sich ausbilden.

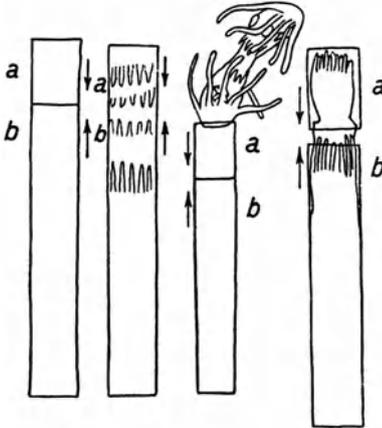


Abb. 5. Tubularia (Peebles 1900).
(S. 466, Fig. 49, 50.) (S. 470, Fig. 57.) (S. 466, Fig. 54.)
Zwei verschiedene Arten des Verhaltens opponiert
(auf b) transplantiertes Stückchen (a).

Ein invers (richtiger gesagt: opponiert) aufgepfropftes Kopfstück bildet z. B. bei Tubularia entweder den distalen Teil eines Hydranten aus oder aber an der freien Schnittstelle wird nichts neugebildet, falls sich im Stücke ein Hydrant entsprechend seiner ursprünglichen Polarität an der Verwachsungsstelle noch früher hatte bilden können (Peebles 1900, S. 467). (Abb. 5). Bei Anfügung eines kleinen Stammstückes an das hintere Ende eines langen Stückes

unterbleibt die Hydrantenbildung an ersterem, wenn sich am Pfropfstamme ein Kopf befindet oder früher regeneriert, als dem Reize zu tun möglich ist.

Drittes Kapitel.

Pflanzentiere: Problem der Spezifität.

Die bisher geschilderten Transplantationen an Polypen sind alle von dem Gesichtspunkt der Polarität aus betrachtet. Hierzu war es genügend, Schlauchstücke aus den Süßwasserpolypen auf einer Borste zu vereinigen oder solche von Meerespolypen hintereinander zur Verklebung zu bringen. Auf diese Weise können nicht bloß normal lange, sondern auch verkürzte oder verlängerte Tiere hergestellt werden. Werden letztere aus drei Stücken gebildet, so kann dabei wieder jede mögliche Kombination der Orientierung dieser Komponenten durchgeführt werden. Selbst ein invers zwischen ein kopftragendes und ein fußtragendes Stück

eingesetztes Mittelstück vermag dem Körper funktionsfähig eingegliedert zu werden (Abb. 6). Doch trennen sich meist solche Komponenten wieder unter Ausbildung von Köpfen an den zusammengestoßenen vorderen Schnittflächen (Chlorohydra — Peebles 1900, S. 479). Auch in gleicher Richtung vereinigte Komponenten bleiben nur dann dauernd beisammen, wenn die Gesamtlänge der Kombination geringer ist als die doppelte Länge der normalen Hydra. Bei solchen künstlich verlängerten Hydren bilden sich Knospen ohne Rücksicht auf das Vorhandensein früherer Knospungszone in den einzelnen Komponenten in der Zone des Gesamttieres, welche ihrer Stellung nach Knospungszone geworden ist (Hefferan 1902). Um Stücke nicht bloß hintereinander in der größten Ausdehnung, Längsachse der Hydren, sondern auch in anderer Weise zur Verwachsung zu bringen, hat man sich der Methode des Paraffinbettes bedient. Es wird auf einer Glasunterlage etwas Paraffin zum Erstarren gebracht und dann mittels einer Nadel jene Abbildung darin ausgeritzt, welche der gewünschten

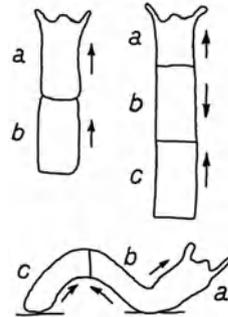


Abb. 6.
Hydra (Peebles 1900).
(S. 479, Fig. 80, 81, 82.)
Normal zusammengesetzter
Polyp (links); verlängerter
Polyp (rechts); derselbe sich
krümmend (unten).

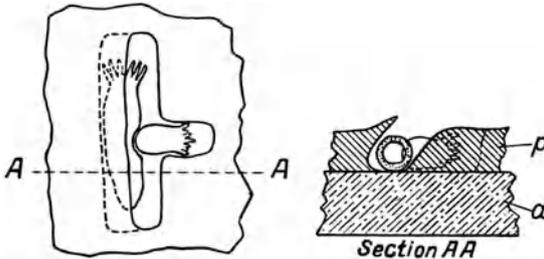


Abb. 7. Hydra viridis (Rand 1900) im Paraffinbette.
(Taf. V, Fig. 1 a.) (Taf. V, Fig. 1 b.)
Links: Aufsicht. Rechts: Durchschnitt.
p = Paraffin; d = Glasboden.

Vereinigung in kontraktiertem Zustand der Komponenten entspricht. Also etwa ein Strich mit einem auf dessen Mitte unter rechtem Winkel angefügten kürzeren, wenn ein kleines Stück seitlich dem Rumpfe einer Hydra eingefügt werden soll (Abb. 7).

Nach „Anfrischung“, Verwundung, der zur Verschmelzung zu bringenden Stellen, werden nun die Komponenten in gewünschter Weise in das Bett eingesetzt und durch Auflegen eines Glasplättchen am Heraussteigen verhindert. Der bei den Expansionen der Hydren entstehende Druck preßt die Wundstellen aneinander und befördert die Verlötung. Bei senkrechtem Einsatz eines seitlich eingefügten Stückes findet nie dauernde Vereinigung statt. Kleine Stücke werden resorbiert, größere trennen sich wieder und bilden vollständige Hydren. Wird eine nahezu reife Knospe an der Basis vom Elterntiere abgeschnitten und



Abb. 8.

Hydra (Rand 1900, Taf. VII, Fig. 24 c). Eine rückimplantierte abfallreife Knospe bleibt am Elterntier und bringt eine neue Knospe (b_1) gleichzeitig mit der Knospung (b_2) des Elterntieres hervor.

seitlich wieder eingepfropft, dann schnürt sie sich nicht mehr ab. Dann kann es geschehen, daß gleichzeitig am Elterntiere und an dem festgewachsenen Abkömmling je eine neue Knospe auftritt, so daß das Tier mehrfach verzweigt aussieht. (Chlorohydra — Rand 1900) (Abb. 8). Werden Hydren nebeneinander, „tangential“, vereinigt, so verschmelzen sie zu einer, falls sie gleichpolig orientiert, nicht aber, wenn ihre Köpfe und Füße entgegengesetzt sind, einander gegenüberliegen. Doch kommt es in solchen Vereinigungen auch gelegentlich zu einem Herumschwingen in die gleichpolig orientierte Lage und damit zur Verschmelzung.

In bezug auf das Schicksal kleiner, seitlich angefügter Stückchen verhält sich *Pelmatohydra* nicht ganz ebenso wie *Chlorohydra*. Bei *Chlorohydra* wandern solche Stückchen meist fußwärts und bloß in die Nähe der Kopfregion verpflanzt kopfwärts, um in beiden Fällen mit dem Pfropfstamme spurlos zu verschmelzen. Hingegen wandern bei *Pelmatohydra* alle mehr als ein Fünftel der Gesamtlänge des normalen Tieres vom äußersten Fußende entfernt eingepfropften Stückchen in den Kopf, und nur die ganz hinten seitlich eingefügten verschmelzen mit dem Fuße (Hefferan 1902). Trembley glaubte durch Umkrempe- lung von Hydren eine dauernde Umänderung der inneren Körperschichte, des Entodermes, in die äußere, das Ektoderm, und umgekehrt, erreicht zu haben. Die Erklärung Nussbaums (1887), es gingen hierbei die alten Zellen teilweise zugrunde und

Entodermzellen kröchen dann ins Innere, um hier wieder Entoderm neuzubilden, wies Ischikawa (1890) zurück. Er konnte durch Anheftung der Hydra (*fusca*) mit dem Fuße auf den Knopf einer Glasnadel und unter Zuhilfenahme einer kleinen zweizinkigen Metallgabel die Umkrepelung oft und leicht ausführen. Um die Rückkrepelung möglichst zu erschweren, war dann, wie es schon in den früheren Versuchen geschehen war, eine Borste quer durch den umgekrepelten Tierschlauch gesteckt worden. Es zeigte nun die genaue histologische Prüfung, daß die Hydren sich infolge ihrer großen Geschmeidigkeit dennoch einfach zurück-

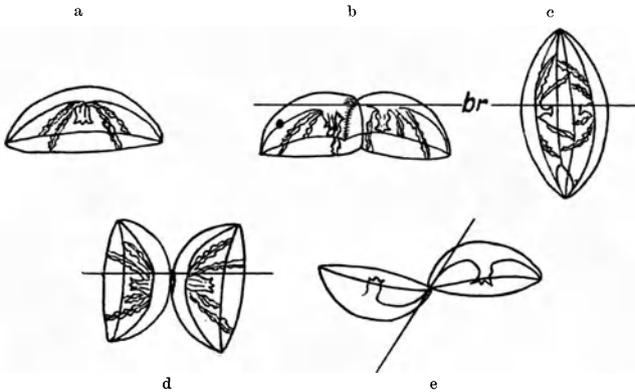


Abb. 9. *Gonionemus vertens* (Hargitt 1900). a = Normale Meduse (S. 41, Fig. 7); b = seitlich vereinigte Medusen (S. 41, Fig. 8); c = oral vereinigte Medusen (S. 42, Fig. 9); d = aboral vereinigte Medusen (S. 42, Fig. 10); e = opponiert an einer Randstelle vereinigte Medusen (S. 43, Fig. 12). (br = durchgesteckte Borste.)

krempeln. Ektoderm und Entoderm haben also ihren Charakter durch diese Umwendung nicht verändert. Zu dauernder Vereinigung zweier getrennter Komponenten ließ sich die Methode der durchgesteckten Borste bei der im Meere lebenden Meduse *Gonionemus vertens* verwenden (Abb. 9). Diese schirmartigen Formen können ohne Lebensgefahr des Schirmrandes beraubt werden, an welchem das die Bewegungen kontrollierende Nervensystem liegt. Später wird es wiedererzeugt. Solcher Art bewegungslos gemachte Medusen wurden nun in verschiedener Weise entzwei geschnitten und mittels einer Borste vereinigt, die im Verlauf des Heilungsprozesses abgestoßen wird. Die Vereinigung kann mit den verwundeten Schirmrändern oder den ihnen entgegengesetzten Partien, oder durch richtige Zusammen-

fügung einer linken und rechten Längshälfte oder bei verkehrter Orientierung zweier bloß an je einer Schirmrandstelle angefrischter Medusen geschehen. Die Vereinigung der verwundeten Schirmränder zweier sonst ganzen Medusen ist jedoch mit der Gefahr des Erstickens verbunden, wenn nicht an irgend einer Stelle der kreisförmigen Verwachsung eine kleine Lücke frei bleibt, was aber meist eintrat. Die abnorme Lage, welche bei dieser Vereinigung und bei dem einen Partner an einer Schirmstelle tangential invers vereinigter Medusen gegen den Erdmittelpunkt eingenommen werden muß, bildet kein Hindernis für das Schwimmen, welches mit fortschreitender Regeneration des

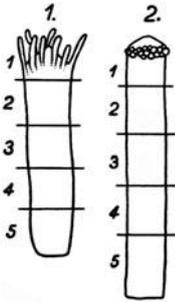


Abb. 10. Hydractinia
(Peebles 1900).

(S. 439, Fig. 1 bis 2.)

Links: Nutritiver Polyp.
Rechts: Protektiver Polyp.

Nervensystems lebhafter wird (Hargitt 1900, S. 41). Bei festsitzenden, oft verzweigten Meerespolypen können Zweige unter beliebigem Winkel durch Auflegen von Bleispanen in Lage gehalten zur Pfropfung dienen. Weder Orientierung noch Winkel sollen an dem Resultat etwas ändern. Auch das Geschlecht der Komponenten ist gleichgültig (Eudendrium, Pennaria—Hargitt 1900, S. 39). Befestigung der Komponenten mit Fäden an einer hölzernen Schiene scheint an denselben Arten weniger gute Resultate gezeigt zu haben. Merkwürdigerweise verband sich ganz im Gegenteil zu den früher erwähnten Versuchen das dort besser sich vereinigende äußere „Perisark“ gar nicht, während das innere „Coenosark“ gerade bei jenen Versuchen sich nicht verbunden hatte (Peebles 1897 in 1900, S. 464). Manche Meerespolypen bestehen aus Kolonien verschieden differenzierter Hydranten. So werden bei Hydractinia (Abb. 10) und Podocoryne drei Formen unterschieden: die „nutritiven“, denen hauptsächlich die Nahrungsaufnahme obliegt, die „protektiven“, welche durch ihre besonders stark ausgebildeten Nesselkapseln den Schutz vor Feinden sichern, die „reproduktiven“, welche der Fortpflanzung dienen. Werden die Köpfchen dieser drei Formen abgeschnitten, so regenerieren sie wieder solche ihrer eigenen Form. Wurden nutritive auf protektive Hydranten gepfropft und dann die ersteren teilweise wieder abgeschnitten, so bildeten sich wieder

nutritive Köpfchen. Wurden reproduktive auf nutritive verpflanzt, dann ein Teil des reproduktiven Hydranten abgeschnitten, so kamen wieder reproduktive Köpchen zum Vorschein. Durch die Aufpfropfung eines Hydranten bestimmter Form auf einen anderen, mag auch das Pfropfreis im Verhältnis zum Pfropfstamm nur sehr gering an Größe sein, läßt sich also die Qualität des Regenerates nicht beeinflussen (Peebles 1900). Wir haben gehört, daß sich männliche und weibliche Exemplare von Hydroidpolypen aufeinander leicht verpflanzen lassen. Üben hierbei die verschiedengeschlechtlichen Komponenten einen Einfluß aufeinander aus? Die Vereinigung der Vorderhälfte einer männlichen Hydra mit der hinteren einer weiblichen, oder umgekehrt, ergab zunächst Ausbildung der männlichen Keimdrüsen in der männlichen neben der weiblichen in der weiblichen Hälfte (Goetsch 1922) (Abb. 11), aber nur dann, wenn zur Zeit der Operation die Anlagen der Keimdrüsen bereits zu sehen waren. Sonst kam am ganzen Körper bloß jeweils ein Geschlecht zum Ausdruck. Obgleich also die beiden Geschlechtsorgane nebeneinander im selben Körper zu funktionieren vermögen, so kommt bei Neuentwicklung doch nur der eine zur Ausbildung. Selbst jene künstlichen Zwitter, die schon als solche funktioniert hatten, ließen in der nächsten Geschlechtsperiode nur jeweils eine Sorte von Fortpflanzungsprodukten, entweder Eier oder Hoden, aber nicht mehr beide nebeneinander entstehen. Dabei traten z. B. Hoden auch auf jener Körperhälfte auf, die bei der früheren Geschlechtsperiode infolge ihrer Entnahme von einem Weibchen mit Ovarialanlagen nur Eier geliefert hatte. Knospen, welche sich an der Vereinigungsstelle zweier Hydren verschiedenen Geschlechtes bilden, und zwar so, daß sie von beiden Komponenten Material zugleich enthalten, sind ebenfalls nur eingeschlechtlich, bald Männchen, bald Weibchen. Man darf jedoch nicht voreilig annehmen wollen, es sei eine völlige Trennung der geschlechtsbildenden Charaktere oder eine Umstimmung des einen Ge-

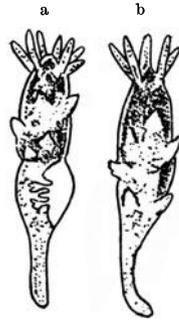


Abb. 11.

Hydra viridescens-Vorder-
teil ♂ vereinigt mit *Hydra*
attenuata - Hinterteil ♀
(Goetsch 1924, Fig. 23 a).
Bei nächster Geschlechts-
periode beide Teile ♂ ♂
(Fig. 23 b).

schlechtes in das andere eingetreten. Aus gynandromorpher Pfropfung entstandene Knospen zweiter Generation können Männchen sein, obgleich das Muttertier nur Eier trug, ja selbst das Muttertier kann, nachdem es als Weibchen sich ausgebildet und funktioniert hatte, in einer späteren Geschlechtsperiode Hoden anlegen (*Hydra attenuata* — Goetsch 1924, S. 714 ff.). Hierdurch und durch die Verwendung verschiedengefärbter Komponenten, deren verschiedene Farbe auf ein und dieselbe Knospe aus der Vereinigungsstelle übergang, ist es zweifellos erwiesen, daß es sich bei der Einheitlichkeit des Geschlechts ehemals gynandromorpher Transplantationen nicht nur um die Ausschaltung der andersgeschlechtlichen Komponenten, sondern um ihre Inaktivierung zugunsten des einen handeln muß. Wir werden hierauf bei der Transplantation von Keimdrüsen selbst, wie sie bei den höheren Tieren möglich ist, noch zurückzukommen haben. Welchen Einfluß kann es nun auf die Färbung der Transplantate haben, wenn die Komponenten verschiedene Farben aufweisen? Zunächst können wir homoio- und alleloplastische Vereinigungen betrachten, die individuelle oder Rassenunterschiede der Färbung aufweisen. Komponenten, welche dunklen oder hellen Tieren derselben Art und Rasse entnommen wurden, bleiben lange, vielleicht auf Lebensdauer in der Vereinigung an ihrer Farbe kenntlich (*Hydra fusca* — Wetzel 1895, S. 277). Hingegen nimmt bei der Vereinigung grüner Hydren verschiedener Farbsättigung diese Verschiedenheit ab und verschwindet völlig (King 1902). Die Ursache für dieses Verhalten liegt offenbar darin, daß diese grüne Farbe der Chlorohydra keine Individual-eigenschaft des Tieres ist, sondern auf den symbiontischen Algen beruht. In mannigfach variierten Transplantationsversuchen konnte nachgewiesen werden, wie die Zoochlorellen aus der grünen Komponente in künstlich der Algen durch Dunkelauenthalt (nach Hadzi) beraubte Exemplare derselben Hydrenart einwandern und so allmählich Gleichfärbung des ganzen Tieres bewirken. Bei jungen Knospen erfolgt die Färbung sehr rasch, an großen Stammstücken findet die Ergrünung nach $1\frac{1}{2}$ Wochen, und zwar an der ganzen weißen Komponente ziemlich gleichzeitig statt, nachdem schon in einigen Tagen ein Überwandern einzelner Algen zu sehen gewesen ist (Goetsch 1924, S. 679). Dasselbe Überwandern der Algen wie bei der stets im freien mit Algen

beladenen *Chlorohydra viridissima*, läßt sich auch bei der gewöhnlich braungefärbten *Hydra attenuata* erreichen, wenn neben dieser normalen Form spontan oder künstlich infizierte und daher grün erscheinende Exemplare verwendet werden, die früher als eine besondere Art, *Hydra viridescens*, angesehen worden ist. Mit diesen Komponenten, infiziert grünen und algenfreien braunen Stücken, sind die oben geschilderten Geschlechtsversuche ausgeführt worden. Die Färbung hält sich noch bis zur Abschnürung einer Knospe aus der zweifarbigen Vereinigungsstelle (Abb. 12), dann aber verschwinden die Farbunterschiede und das ganze Tier erscheint grünlich (Goetsch 1924, S. 717). Wie verhalten sich nun heteroplastische Pfropfungen bezüglich der Färbung?

Die einander sehr nahe stehenden Arten *Hydra attenuata* var. *viridescens* und *Hydra vulgaris*, welche leicht zu vereinigen sind, bleiben als Komponenten lange unterscheidbar, wenn verschieden stark mit Algen infizierte Exemplare verwendet werden, weil jener Bestandteil, der schon früher Algen geführt hatte, solche bei Infektionsmöglichkeit leichter aufnimmt als ein freigesener. Dies gilt übrigens auch

von Komponenten ein und derselben Spezies, die also durch Algengewöhnung eine Umstimmung des inneren Milieus erfährt (Goetsch 1924, S. 725). Spezies von Süßwasserpolyphen, welche sich nicht durch Algeninfektion, sondern die eigene Färbung des Tierkörpers unterscheiden, behalten die Farbe der Ursprungsart in jeder einzelnen Komponente bei. Es findet keine Umstimmung der einen Zellen durch die anderer Spezies statt, weder in der Farbe noch im morphologischen Charakter z. B. der Nesselkapseln, mag nun Regeneration, Knospenbildung oder sonstige Umformung an den Vereinigungen vorkommen. Allein die Komponenten bleiben deshalb keineswegs deutlich geschieden, vielmehr vermag eine Durchsetzung oder Überwachsung des einen Gewebes durch das anderer Spezies stattzufinden. Insbesondere geschieht dies, wenn *Pelmatohydra*

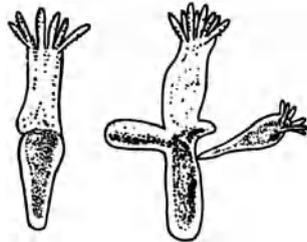


Abb. 12. Vereinigung einer grünen mit einer braunen *Hydra attenuata* (Goetsch 1924, S. 714, Fig. 16 a), daneben rechts Auftreten von Knospent-Chimären aus der Verwachsungsstelle (Fig. 16 c).

(*oligactis*) mit Arten der Gattung *Hydra* (*attenuata*, *vulgaris*?) vereinigt wird. *Pelmatohydra* wird durch Transplantation auf algenhaltige Hydren ebensowenig wie sonst zur Aufnahme der Algen bestimmt. Diese räumen sogar die dem *Pelmatohydra*-stücke angrenzende Zone ihres Wirtes, so daß zwischen dem braunen *Pelmatohydra*-stücke und der grünen Partie der infizierten Komponente sich eine durchsichtige zeigt. Bei Vereinigung des *Hydra viridescens* — Vorderkörpers mit der Hinter-

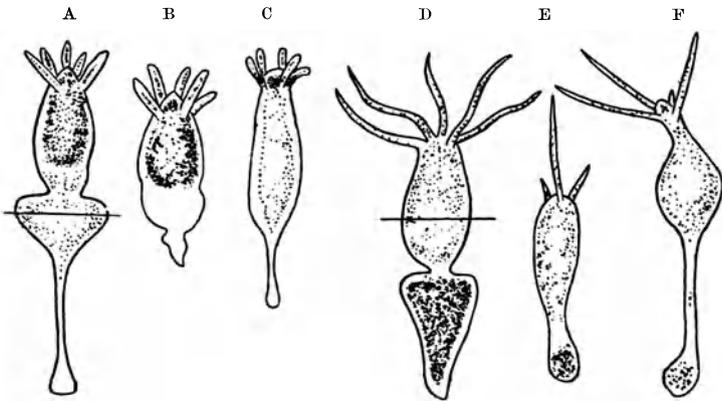


Abb. 13.

Pelmatohydra oligactis mit *Hydra attenuata* var. *viridescens* vereinigt (Goetsch, 1924). Links: A bis C, Vorderteil P. auf Hinterteil H., nach Abschnitt des Kopfes werden die H-Zellen ganz nach dem Fuße verlagert und verschwinden (Goetsch 1924, Fig. 32 b, c, d). Rechts: D bis F, Vorderteil H. auf Hinterteil P., nach Abschnitt des Fußes wächst letzterer unter Verdrängung der Algen in H. hinein (Goetsch 1924, Fig. 26 a, b, c).

hälfte der *Pelmatohydra* (Abb. 13) und Abschnitt des größten Teiles von letzterer — schreitet die Entgrünung immer mehr gegen den Mund zu fort. Ursache ist das Drängen der Zellen der mittleren Gewebeschicht, „Interstitialzellen“, nach vorn, das wir schon bei der Verschiebung seitlich eingefropter Stückchen an gerade dieser Gattung am Werke gesehen haben. Aus der histologischen Untersuchung und dem Verhalten der entsprechenden, gänzlich entgrüneten Stücke bei der Tentakel-, Knospen- und Keimzellenbildung läßt sich dies erhärten (Goetsch 1923, 1924, S. 736 ff.). Die übrigen Hydren haben dieses starke „Spitzenwachstum“ nicht, wie wir ja schon bei *Chlorohydra* meist Ab-

wandern seitlich eingesetzter kleiner Ppropfreiser gerade gegen das Fußende zu fanden. Wird *Pelmatohydra*-Vorderhälfte mit *Hydra* (*viridescens*)-Hinterhälfte vereinigt, und dann die vordere Komponente größtenteils abgeschnitten, so findet keine Durchdringung der Komponenten statt, denn die *Pelmatohydr*azellen drängen nach vorn, wo sie Kopf mit Tentakeln bilden, die *Hydr*azellen aber bleiben im Fußende, wo ihre Algen aber allmählich

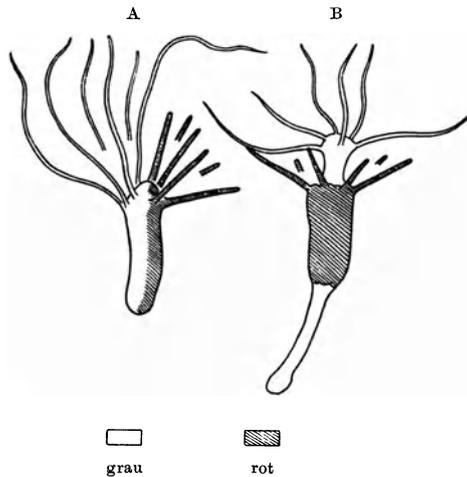


Abb. 14. Hydra-Chimären (Issajew 1923, S. 116, Fig. 1).
 A = Komplantation: links *Pelmatohydra*, rechts *H. vulgaris*.
 B = Assoziation: innen *Pelmatohydra*, außen *H. vulgaris*.
 grau = *Pelmatohydra oligactis*, rot = *Hydra vulgaris*.

infolge Nachbarschaft der *Pelmatohydra* zum Schwunde gelangen (Goetsch 1924, S. 744 ff.). Dies geschieht auch dann, wenn infolge Durcheinanderwachsung der *Pelmatohydra* und *Hydra virescens* eine innige Durchdringung an allen Körperzonen stattgefunden hat. Knospen gemischten Charakters lieferten ihrerseits ungeschlechtliche Generationen, die entweder *Pelmatohydra* oder wieder gemischten im Äußeren *Hydra* ähnlichen Typus besaßen. Die einmal aufgetretene *Pelmatohydr*aknospe gab immer wieder nur solchen dieser Spezies den Ursprung, zog sozusagen rein weiter, Hydrenknospen, welche an den Vereinigungen gemischter Tiere auftraten, ergaben immer wieder gemischte Hydren, und *Pelmato-*

hydra, aber nie rein weiter züchtende Hydra (Goetsch 1924, S. 294, 742 ff.). Ganz dieselben Fortpflanzungsverhältnisse zeigen seitliche Vereinigungen von Pelmatohydra mit einer roten Hydra vulgaris. Gemischte Tiere, H. „oligactoides“ (Issajew 1923) ähnlich, liefern wieder gemischte und Knospen von Pelmatohydra, welche letztere rein weiterziehen. Issajew verglich diese Aufspaltung der Nachkommenschaft von Pfropferfolgen mit der Mendelschen Spaltung bei der Rassenkreuzung, wobei Pelmatohydra als der zurücktretende, „rezessive“ Partner anzusehen wäre. Goetsch führt hingegen die Resultate auf den fortgesetzten Selbstreinigungsprozess zurück, den Pelmatohydra infolge des oben geschilderten dieser Gattung eigenen „Spitzenwachstums“ auch in den aufeinanderfolgenden Knospengenerationen durchführt. Die Resultate sind die gleichen, mag es sich bei den Ausgangstieren um die durch Konplantation (A) entstandenen Sektorialchimären, oder die durch Assoziation (B) nach Durchstecken einer Komponente in die andere sich ergebenden Periklinalchimären (Issajew) (Abb. 14) oder endlich um Dissoziation beider Partner in kleine Stücke und mosaikweise Zusammensetzung gehandelt haben. Um bei den Hydren Konplantationen zu erhalten, wurden die Partner der Länge nach aufgeschlitzt, flach ausgebreitet und derart übereinandergelegt, daß die Innenflächen derselben in unmittelbare Berührung kamen. Sodann wurden längs der beiden Schnittränder Stecknadeln eingesteckt, welche durch beide Partner hindurchgingen und dieselben aneinanderfesselten. Nach einigen Stunden ist die Verklebung der Wundränder eine genügend feste, um die Nadeln wieder ohne Zerfall der Kombination entfernen zu können (Issajew 1924, S. 278).

Auf diese Art und Weise können Hydren verschiedener Spezies eine gemeinsame Form bilden, die zunächst die Summe der Tentakel beider besitzt. Aber es setzen Regulationsprozesse ein, welche schließlich zur Herstellung einer normalen Tentakelanzahl führen, wie sie die dominierende Spezies besitzt. Das Überwiegen der einen Spezies kann unter Umständen für die andere tragisch werden; ein Hypostom der roten Hydra, das in einer braunen Pelmatohydra die Bildung brauner Tentakel hervorruft, wird schließlich von dem neuen braunen sich anschließenden Hypostom absorbiert (Issajew, S. 339). Die

Entwicklung von Testikeln und Eiern in einer roten Hydrapartie übte auf den Geschlechtszustand der braunen *Pelmatohydra* keinen Einfluß aus (Issajew, S. 297).

Von gemischten Hydren, *H. oligactoides*, können selbst zwei so enge aneinanderliegende Knospen, daß sie gemeinsam in Form einer doppelköpfigen *Hydra* abgeworfen werden, sich in der Fortpflanzung weiterhin verschieden verhalten, indem die eine als oligactoide auch gemischte Nachkommen liefert, die andere aber als reine *oligactis* weiterzieht (S. 337). Geschlechtliche Generationen sind noch nicht mit Sicherheit aus den Chimären gezogen worden (S. 338).

In neuester Zeit ist es gelungen, bei Meerespolypen Angehörige verschiedener Familien zu vereinigen und bei Schnittführung durch die Vereinigungsstelle regenerierte Köpfechen chimärischen Charakters zu erhalten (Goetsch 1925, Natur).

Viertes Kapitel.

Strudelwürmer.

Nächst den Polypen haben die zu den Strudelwürmern oder Turbellarien gehörigen Planarien durch ihre Lebensfähigkeit, Teilbarkeit und Regulationsfähigkeit die Aufmerksamkeit der experimentierenden Zoologen auf sich gezogen. Die Planarien haben einen sehr flachen Körper, woher ihr lateinischer Name stammt, der verdeutscht Flachwurm heißen würde; im Englischen ist die Bezeichnung „flat-worm“ wirklich im Gebrauch. Diese einfachen Würmer sind äußerlich ungegliedert. Am vorderen Ende befindet sich der dreieckige oder rundliche Kopf mit zwei Augen, die nebeneinander auf der Rückseite des Tieres stehen. Die Planarien besitzen nämlich im Gegensatz zu den bisher behandelten Pflanzentieren außer einem Vorder- und Hinterende auch deutlich voneinander geschieden eine Ober- und Unterseite. Meist ist die Oberseite durch dunklere oder sonst abweichende Färbung von der Unterseite unterschieden, welche letztere mit Wimpern versehen zur Fortbewegung dient. Das Hinterende wird als Schwanz bezeichnet, ist aber nicht vom Körper abgesetzt und besitzt keine besondere Differenzierung, so daß man bei der Feststellung, ob sich ein Schwanz an einer Schnittfläche oder aus einem Transplantate bildet, fast nur auf die äußere Form und

das Fehlen der für andere Körperregionen charakteristischen Merkmale angewiesen ist. In der Mitte des Körpers, fast gleich weit vom Vorder- und Hinterende entfernt, befindet sich die Schlundtasche, der „Pharynx“, der bauchwärts sich öffnet, aber infolge der Durchsichtigkeit der Gewebe bei vielen Arten auch von der Oberseite her gesehen werden kann. Ebenso ist das Nervensystem infolge Durchschimmerns seines Pigmentüberzuges von der Bauchseite her sichtbar. Es besteht hauptsächlich aus zwei parallelen Nervensträngen, welche am vorderen Körperende zu größeren Nervenmassen, „Ganglien“, anschwellen, die durch Querverbindungen, „Kommissuren“, vereinigt sind, und die Funktionen eines Gehirnes ausüben. Mit ihnen stehen immer die Augen im Zusammenhang. Obschon es leicht ist, Planarien zu zerteilen, ohne daß sie zugrunde gehen, wenn ein scharfes Instrument verwendet und dadurch Zerdrücken vermieden wird, so sind sie nicht so leicht der Transplantation zugänglich wie die Polypen, bei denen die Auffädungsmethode sichere Erfolge bringt. Eine Aufreihung wäre bei der Flachheit des Körpers und der nicht vorn, sondern bauchwärts gelegenen Mundöffnung kaum durchführbar. Außerdem hindert die große Beweglichkeit der Tierchen solche Operationen. Zur Herabsetzung dieser Spontanbewegungen hat man die äußerste Schwanzspitze, welche am rastlosesten tätig ist, abgeschnitten und die operierten Planarien in Finsternis gestellt. Behufs Transplantation wird zunächst ein Stück feuchtes Seidenpapier auf eine Lage Paraffin gelegt. Die zu vereinigenden Planarien werden mittels eines Pinsels auf dieses gebracht, dann an den gewünschten Vereinigungsstellen entzweigeschnitten und zusammengestoßen. Sodann wird rasch ein zweites Stück feuchtes Seidenpapier aufgelegt, welches sich den Konturen der aneinandergesetzten Planariestücke anschmiegt und dadurch ihr Auseinanderweichen erschwert. Man kann kleine Lagekorrekturen mittels eines stumpfen Messers ausführen, ohne die obere Seidenpapierdecke zu entfernen. Ist die richtige Lage erreicht, so wird sie durch Glasplättchen fixiert, welche den Wurmrandern parallel aufgelegt werden, und durch einige Nadeln, welche vor und hinter der Wurmvereinigung in das Seidenpapier und Paraffin eingestochen werden. Überschüssiges Wasser ist mit Filtrierpapier abzusaugen, denn zu feucht verkleben die Würmer nicht, während völlige Trockenheit zum Zerfall der Planarien führt

(L. V. Morgan 1906, S. 270; Moretti 1911). Um die An-
 schmiegun \ddot{u} ng der Glasplättchen bequem regulieren zu können,
 sind schmale Glaströge mit Paraffinbelag praktisch, in welche
 die Glasplättchen von links und rechts derart gegen den Wurm
 vorgeschoben werden können, daß sie noch mit ihrem oberen
 Rande dem Trogrande aufliegen (Goetsch 1921, S. 380,
 Abb. 15). Der erste Transplantationsversuch an Planarien
 hatte, noch nicht mit genügender Technik durchgeführt, nur an
 wenigen Exemplaren Erfolg. Es hat sich dabei um die große
 Treibhausart *Bipalium kewense* gehandelt. An ihr hatte
 T. H. Morgan (1900) bei Regenerationsversuchen beobachtet, daß
 auseinandergeschnittene Stückchen sich zufällig zu einem Ringe
 geschlossen hatten. Er vereinigte nun zwei Bipalien mit

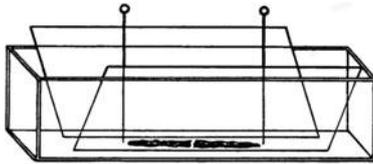


Abb. 15. Technik der Planarientransplantation
 (nach Goetsch 1921, S. 380, Fig. 17).

vorn angebrachten Schnittflächen und schnitt die Vereinigung
 durch einen schiefen Schnitt derart auseinander, daß die vordere
 Schnittfläche jeder Komponente Gewebe beider Planarien-
 exemplare erhielt. Es entwickelten sich einheitliche Köpfe,
 obgleich offenbar ein Teil der zu diesen verwendeten Gewebe-
 partien umgekehrt orientiert gewesen war. Der entgegengesetzte
 Versuch, mit den Schwanzenden aneinander gepfropfte Bipalien
 zu erhalten, gelang auch einmal. Als dann die eine Komponente
 knapp an der Vereinigungsstelle abgeschnitten wurde, wuchs
 kein neuer Kopf nach. Die kleine Regenerationsknospe ließ sich
 aber auch nicht mit Sicherheit als Schwanz identifizieren. Aber
 selbst wenn dies der Fall gewesen wäre, so ließe sich kein Schluß
 auf die Abänderung der Polarität des kleineren Stückes durch
 das größere ziehen. Ebenso wie bei den Polypen erzeugen nämlich
 kleine Stücke aus der Kopfregion auch bei den Planarien nach
 hinten zu einen Kopf, solche aus der Schwanzregion aber nach
 vorn zu einen Schwanz. Man hat bei anderen Planarienarten

solche sehr kleine Kopf- oder Schwanzstückchen ganz isoliert weiter erhalten und dabei das Auftreten der Doppelköpfe oder Doppelschwänze beobachten können. Wir verdanken gerade T. H. Morgan und seiner Schule diese Kenntnisse. Es waren daher weitere Transplantationsversuche notwendig, um zu entscheiden, ob seitens der größeren Komponente eine Polaritäts-umkehr in der kleineren erzwungen würde, oder ob nicht letztere bloß die erstere als Nähramme benutzt und ausschließlich die

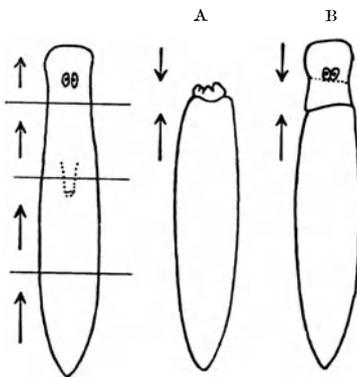


Abb. 16. *Phagocata gracilis*
(L. V. Morgan 1906, S. 277).

Links: Schema der Schnittführungen.
Rechts: Opponiert transplantiert Kopf und dessen Resultat (L. V. Morgan, Fig. 1 A und 1 B). Pfeile geben die ursprüngliche Orientierung der Stückchen gegen den Kopf zu an.

ihr verbliebenen Möglichkeiten zur Auswirkung gebracht hätte. Nach der vervollkommenen Technik gelang es bei *Phagocata gracilis* und *Planaria maculata*, zwei nordamerikanischen Arten, fast alle Kombinationen zwischen den verschiedenen Körperregionen zu erzielen. Die Planarien wurden auf drei verschiedenen Höhendurchschnitten (Abb.16): 1. an einer weit vorn gelegenen knapp hinter den Augen, also nahe dem Kopfe; 2. auf mittlerer Höhe durch die Pharynxkammer; 3. an einer weiter hinten gelegenen durch die Schwanzregion. Die Pflanzung erfolgte stets mit vorderer Schnittfläche gegen vordere zu, so daß also die Polarität der Komponenten eine entgegengesetzte war. Die verschiedene Größe der Komponenten wurde behufs leichteren Operierens erst nachträglich durch Abschneiden des einen Partners bis auf ein kleines Stück hergestellt. Es wurde also geprüft, ob nun die größer belassene Komponente auf die ihr invers aufgesetzte kleinere irgend einen Einfluß in bezug auf das Wachstum von Kopf oder Schwanz ausüben würde. Kleine Stücke aus der Kopfregion lieferten auf das Niveau 1 verpflanzt in acht Fällen von neun, bei denen es überhaupt zu geformten Regeneraten kam, Köpfe, die von dem ursprünglichen Vorderende dieses Stückchens wegsehen,

Es wurde also geprüft, ob nun die größer belassene Komponente auf die ihr invers aufgesetzte kleinere irgend einen Einfluß in bezug auf das Wachstum von Kopf oder Schwanz ausüben würde. Kleine Stücke aus der Kopfregion lieferten auf das Niveau 1 verpflanzt in acht Fällen von neun, bei denen es überhaupt zu geformten Regeneraten kam, Köpfe, die von dem ursprünglichen Vorderende dieses Stückchens wegsehen,

also Heteromorphosen sind. Dasselbe zeigte sich in den zwei gelungenen Fällen bei Aufsetzung des inversen Kopfstückchens auf das Niveau 2; die Kombination auf das Niveau 3 ist leider nicht durchgeführt worden. Der eine Ausnahmefall des Schwanzes bei der ersten Serie, ist wahrscheinlich auf das Übriglassen eines zu großen Stückes des Pfropfreises zurückzuführen (L. V. Morgan 1906, S. 274), denn wenn absichtlich mehr von der mittleren Körperzone an dem inversen Transplantate belassen worden war, traten in allen deutlich regenerierenden fünf Fällen Schwänze auf. Dieses Resultat stimmt also vollständig mit der Theorie überein, daß es auf die Lage des Reises in seinem Ursprungstier (Spender) ankäme, ob ein Kopf oder Schwanz wächst, unabhängig vom Empfänger. Der Kopf wächst auch invers, wenn Gewebe nur aus der Kopfpartie überpflanzt wurde. Gehen wir aber nun zu Pfropfreisern aus der Mittelregion über. In allen beobachteten zehn Fällen mit Regeneration der Kombination Mittelstückchen auf Kopfstück entstanden Schwänze; bei der Zusammenfügung von Mittelstückchen zu Mittelstück zweimal Schwänze und ebensooft Köpfe; bei Mittelstückchen auf Schwanzstück viermal Köpfe, kein Schwanz. Das Stückchen aus der mittleren Körperregion ist also, wie erwartet, imstande, sowohl Kopf wie auch Schwanz hervorzubringen. Merkwürdig ist aber hier das Ausschlaggeben des Empfängers für das Auftreten des inversen, heteromorphen Kopfes: je weiter nach hinten der Empfänger entzweigeschnitten worden war, umso eher schien er das Pfropfreis in der Polarität umgestimmt zu haben, denn umso eher trat die inverse Kopfbildung auf. Da nun aber die Empfänger umso kürzer sein müssen, je weiter nach hinten sie durchgeschnitten waren, so kann es nicht die bedeutendere Größe sein, welche eine Umorientierung im kleineren Pfropfreis erzwingen würde. Auch widerspricht einer solchen Deutung der Sachverhalt in dem Punkte, daß er gerade dort, wo verhältnismäßig mehr Schwanzregion dem Empfänger verblieb, Köpfe, in jenem, da er mehr vordere Partien umfaßt, aber Schwänze erzwingen sollte. Ganz ähnlich wie die Mittelstückchen verhielten sich die Schwanzstückchen als Reiser. Leider fehlt die Kombination mit dem Kopfstück als Empfänger. Bei dem Mittelstück als größerer Komponente kamen nur drei Schwänze, beim Schwanzstück einmal Schwanz, zweimal Köpfe an der freien

Fläche des Pfropfreises zum Vorschein. Es muß bemerkt werden, daß der Beschreibung der Schnittführung für das Niveau 3 nach, die als Schwanzstückchen bezeichneten stets noch von der pluripotenten Mittelregion des Tieres etwas mitbekommen konnten. Daher mag es noch gelegentlich zur Kopfbildung gekommen sein, während isolierte Schwanzstückchen selbst nur heteromorphe Schwänze erzeugen würden. Übrigens mangelt den aus einem Planarienkopfe durch Regeneration von seiner Abschnittfläche entstandenen Planarien mit Kopf an beiden Enden die Fähigkeit zur Schwanzbildung nicht absolut. Denn es können später aus der Mitte dieses Doppelkopfes Schwänze hervortreiben und zwei Planarien durch Trennung je eines Kopfes samt Schwanz entstehen (Lang 1913; Keil 1924 Lit. Przi Bram in Bethes Handb.). Ausweg aus dem Dilemma, daß einerseits der Empfänger eine Polaritätsumstimmung zu erzwingen scheint, dies aber andererseits in seiner bedeutenderen Größe nicht liegen kann, bietet dieselbe Betrachtung, welche uns bei den Polypen gedient hat. Befindet sich an einem Pole einer Körperachse ein Differenzierungsvorgang im Vorsprunge gegenüber jenem am anderen Pole, so benutzt er denselben zur Unterdrückung der von ihm gewonnenen Ausbildung am anderen Pole. Da das Mittelstückchen bei Anfügen an einen Empfänger, der keine vordere Partie enthält, mit seiner Kopfbildung im Vorsprunge ist, so kann er auch invers einen Kopf ausbilden, während der mit der Schwanzbildung vorausgeeilte Empfänger ihn an der Schwanzbildung hindern kann. Je entfernter die hemmende Region von dem Pfropfreise liegt, umso weniger scheint sie hindernd eingreifen zu können, wenigstens stimmt dies sowohl mit den bisher behandelten Versuchen überein, als auch mit neueren Transplantationen an Planarien und Polypen (Rand 1924). Ganz ebenso wie bei den Polypen kommt es auch bei den Planarien zum Wachstum von Köpfen an der Verbindungsstelle inverser Komponenten, wenn die primäre Verlötung nicht an der ganzen Schnittfläche eine dichte war. Die Verwachsung soll bereits nach 18 bis 24 Stunden haltbar sein. Bleiben infolge unpassenden Querschnittes oder mangelhafter Zuordnung der Komponenten Lücken, welche nicht vom Gewebe des Partners zugedeckt sind, so sprossen mannigfaltige Auswüchse, welche im äußersten Falle zu zwei vollständigen Köpfen führen, die nur

mittels einer Seite aneinander haften und sonst vollständigen Planarien angehören. Da diese Köpfe aus opponiert gegeneinander sehenden Schnittflächen hervorgekommen sind, so trachten die Träger in entgegengesetzte Richtung zu kriechen, wobei schließlich der stärkere den anderen mit umgebogenem Nacken herumschleppt. Alle bisher geschilderten Pfropfungen von Planarien waren ohne Vertauschung der Ober- und Unterseite bei den Komponenten vorgenommen. Es ergibt sich aber infolge der deutlichen Scheidung einer Oberseite, des Rückens (dorsum), von einer Unterseite, des Bauches (ventrum), die Möglichkeit, entzweigeschnittene Würmer unter Umdrehung der einen Komponente zu vereinigen. Eine solche Vereinigung ist dann infolge verschiedener Färbung der Ober- und Unterseite bestimmter Arten, wie *Phagocata gracilis* und *Planaria maculata*, als solche kenntlich, ohne über die Entstehungsweise unterrichtet zu sein. Es ist nun die Frage, ob diese

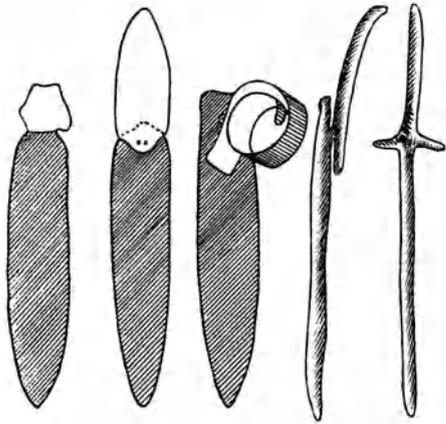


Abb. 17. *Phagocata gracilis* (nach L. V. Morgan 1906, S. 281, Fig. 17 A bis D, F modifizierte Schemata). Dorsoventrale Transplantation eines inversen Stückes aus der Kopfregion, in verschiedenen Stadien und Stellungen; Oberseite schraffiert.

„dorso-ventrale“ Verschiedenheit sich erhält oder durch irgend eine gegenseitige Beeinflussung der Partner verändert werden kann. In zwölf beobachteten Fällen war im großen und ganzen ein und dasselbe Ergebnis vorhanden. An der Vereinigungsstelle wuchsen in beiden Komponenten ventral Köpfe hervor, welche ihr dorsales Gewebe aber aus der anderen Komponente bezogen (Abb. 17). Die eine dieser konnte von Anfang an viel kleiner gewählt worden sein, schließlich kamen doch, nachdem die kleinere zunächst am Nacken zusammengerollt von dem größeren Wurm herumgeschleppt worden war, annähernd gleiche, jedenfalls vollständig ausgebildete Würmer zustande. Nie aber veränderte sich der

Charakter der dorsalen oder der ventralen Gewebe. Die Versuche bringen daher eine starke Stütze für die Anschauung (Przibram 1910, Rouxfestschr., A. Entwm. XXX), es sei die einmal zwischen Ober- und Unterseite getroffene Differenzierung viel starrer und unbeeinflussbarer als jene, welche Vorder- von Hinterende eines Tieres trennt. Wir haben in der Heteromorphose der Köpfe und Schwänze die Möglichkeit zu einer Vertauschung von Vorder- und Hinterende kennengelernt, aber entsprechende Vertauschung von Ober- mit Unterseite sehen wir bei den Transplantationen nicht auftreten.

Der Grund für das Aussprießen der Köpfe an den ventralen Flächen der beiden Komponenten ist in dem Freibleiben der durchschnittlichen Nervenstränge zu suchen, welche die gegenüberliegenden nicht treffen können, wenn die Ober- und Unterseite vertauscht worden sind. Denn das ventral verlaufende Nervensystem liegt dann in dem einen Partner zu unterst, im anderen aber zu oberst. Treffen hingegen, wie es bei normal-orientierten Komponenten oder bei opponierten, aber nicht in der Ober- und Unterseite vertauschten, der Fall ist, die Nervenstränge aufeinander, so hebt die sehr rasch eintretende Verwachsung die Regeneration auf (L. V. Morgan 1906, S. 288), *Planaria maculata* (Goetsch 1921, S. 380). Obgleich die Regeneration der Augen und der Kopfkontur in unmittelbarem Zusammenhang mit den Endigungen der durchschnittlichen Nervenstränge und der zwischen ihnen sich ausbildenden Ganglien und Kommissuren zu stehen scheint, so darf doch nicht der Schluß daraus gezogen werden, als ob diese Neubildung des Kopfes vom Nerven selbst ausgehen würde. Es ist nämlich bekannt, daß bei Planarien, z. B. *Leptoplana littoralis*, Regeneration des Kopfes samt den Augen auch ohne vorherige vollständige Regeneration des Kopfnervensystemes vorkommt, und es verhalten sich die zur Transplantation verwendeten Arten schwerlich anders (L. V. Morgan 1906, S. 289). Über das Verhalten der Geschlechtsorgane bei Planarientransplantation scheinen ebensowenig wie über heteroplastische Vereinigung Versuche angestellt worden zu sein.

Außer den homoplastischen Pfropfungen differenzierter Teilstücke sind an Planarien auch noch andere Plastiken angewendet worden, welche für die Beurteilung der Formgesetze von Wichtigkeit sind.

Periidioplastik wurde an *Dendrocoelum lacteum* verwendet, um Exemplare mit einem Kopfe an jedem Ende in folgender Weise herzustellen: Zunächst wurde durch einen von vorn bis in die Pharynxregion reichenden Schnitt eine Regeneration der beiden vorderen Hälften eingeleitet, die zu einer Planarie mit zwei nebeneinander stehenden Köpfen führte. Sodann wurde der verdoppelte Vorderteil durch einen quer der vorderen Pharynxwand gelegten Schnitt des gemeinsamen Hinterkörpers beraubt, so daß die beiden Vorderteile nur durch eine schmale Zone zusammenhängen. Bei der Tendenz der Köpfe, auseinanderzukriechen, strecken sich die beiden Vorderteile, bis sie mit den Wundflächen ganz aneinandergrenzen und verschmelzen. Ein nachträgliches Auftreten von Schwänzen an der Vereinigungsstelle wurde nicht beobachtet, die Planarien blieben dauernd mit je einem Kopfe an jedem Ende bestehen (Lus 1924, S. 206, Fig. 2, S. 258). Hier ist die mechanische Behinderung durch die feste Verwachsung der ganzen Schnittfläche klar, denn ein jedes Vorderstück hätte mit einfach offener hinterer Schnittfläche einen Schwanz regeneriert.

Heteroplastik kann entweder durch Ausstanzung runder Stückchen mittels einer scharfen Pipette (Moretti 1911) oder durch Ausschneiden viereckiger Stückchen und in beiden Fällen Einsetzung in eine ebenso geformte Wunde eines Wurmes anderer Art oder Gattung durchgeführt werden (*Polycelis* + *Planaria*, Goetsch 1925, S. 660). Während beim analogen Versuch mit Homoioplastik eine restlose Verschmelzung des Reises stattfindet, sofern nur die Orientierung dem Stamme entspricht und nicht Köpfe zu weit nach rückwärts versetzt werden, wo sie unter Abtrennung einer Schwanzzone neue Exemplare bilden, handelt es sich bei der Heteroplastik nur um eine Verhinderung der Regeneration durch die allseitige „Einmauerung“. Wird nämlich durch einen queren Abschnitt das Vorderende des Reises freigelegt, so entstehen Wucherungen, die zur Trennung der Komponenten führen (Goetsch, S. 661; 659, Fig. 17).

Werden differenzierte Teilstücke als Reis verwendet, also etwa solche aus der Kopffregion, so wird die Orientierung des Stückchens im Wirtskörper an der Wachstumsrichtung des Reises nichts ändern; aus quergestellten Kopfstückchen werden quergestellte Köpfe, aus opponiert eingesetzten nach hinten

schauende usf. Dasselbe ist mit Regenerationsknospen der Fall, die bereits sich zu differenzieren angefangen haben (Goetsch, Fig. 19, 20). Jüngere Regenerationsblasteme können aber durch die Unterlage noch beeinflußt werden. Es ist selbst die Bildung von Augen aus Schwanzknospen beobachtet worden, welche in die allervorderste Augenregion eingesetzt worden waren (H. Gebhardt in Goetsch, S. 663; Publ. in A. f. Entwm. bevorst.). Kopfknospen der vorderen Körperregion bilden in vorderen Tierhälften stets auf allen Altersstufen, 1 bis 5 Tage nach der zur Regeneration führenden Operation transplantiert, Köpfe, während ebenso eingesetzte Kopfknospen aus hinteren Regionen oft indifferente Auswüchse bilden. Solche bilden auch alle Schwanzknospen mit Ausnahme der eben besprochenen Einsetzung in die vorderste Augenregion. Wie bei den Polypen, spielt also die Region, aus der ein Stück entstammt, eine große Rolle; wir lernen aber jetzt zum ersten Male, was wir später bei den Amphibien deutlich erkennen werden, daß es frühe Regenerationsstadien gibt, auf welchen das Blastem bloß als Material für die vom Standort ausgehende Differenzierung dient und daher weitgehend anderes liefern kann, als es nicht transplantiert hätte ergeben müssen.

Aber auch umgekehrt vermag die regenerierende Kopfknospe die Ausbildung des Stammes zu beeinflussen, wenn sie hinter den Kopf eingesetzt und dann dieser Wirtskopf abgeschnitten wird. Dann reißt der bereits in Bildung begriffene Regeneratorkopf die Herrschaft über seine Umgebung, welche keine Differenzierung zum Kopfe besitzt, an sich und wird zum Kopfe des Ganzen (Goetsch, S. 665, Fig. 26). Es ist also der Vorsprung in der Kopfdifferenzierung für den Ausgang des Versuchs maßgebend.

Fünftes Kapitel:

Ringelwürmer.

Die allbekanntesten Regenwürmer, Lumbricidae, gehören zu den mit bloß spärlich verstreuten Börstchen versehenen Oligochäten, die ihrerseits eine Abteilung der äußerlich und innerlich in eine große Anzahl einander ähnlicher Segmente oder „Ringe“ gegliederten Ringelwürmer, Anneliden, bilden. An dem sehr

in die Länge gestreckten Körper liegt ganz vorn die Mundöffnung (os), ganz hinten die Afteröffnung (anus), Es ist nicht immer leicht, vorn und hinten äußerlich zu unterscheiden. Lange Zeit hatte aus diesem Grunde die Angabe Spallanzanis, der Regenwurm regeneriere hinter den etwas aufgetriebenen Gürtelringen (clitellum) entzweigesehritten von der hinteren Hälfte aus nach vorn einen Schwanz, keinen Glauben gefunden. Erst eingehende Versuche T. H. Morgans zeigten, daß offenbar viele Beobachter solche heteromorphe Schwänze gesehen, aber wegen ihrer Stellung nach vorn für Köpfe gehalten hatten. Wie bei den Planarien liegt auch bei den Ringelwürmern das Hauptnervensystem an der Bauchseite. Die Bauchstränge sind aber mehr in der Mittellinie derselben gelegen, in den vordersten Segmenten durch Schlundganglien und -kommissuren mit einander enge verbunden. Der Verdauungstrakt besteht aus einem runden Rohre, das ohne wesentliche Verbreiterung den Körper durchzieht. Ein sehr kräftiger Hautmuskelschlauch umgibt denselben und dient mittels abwechselnder Kontraktion und Expansion zur Fortbewegung. Gliedmaßen fehlen völlig, Sinnesorgane sind in Form einzelner Zellen über den ganzen Körper unauffällig verstreut, selbst jene für den Lichtsinn. Die Regenwürmer sind Zwitter. Die männlichen Keimdrüsen liegen im 10. und 11. Segment, die weiblichen hinter denselben im 13. Segment. Bei der Regeneration von Keimdrüsen, welche bisher an den Gattungen *Criodrilus* (Janda 1912; Tirala 1912) und *Rhynchelmis* (Janda 1918, 1923, 1924) gefunden worden ist, können jedoch beide Geschlechtsdrüsen in ein und denselben Segmenten zu stehen kommen. (Über Transplantation der Geschlechtsorgane siehe Kapitel XXIV). Bei den kräftigen Bewegungen und der bedeutenderen Starrheit der ausgebildeten Gewebe von Regenwürmern im Verhältnis zu jenen der Polypen und Planarien, ist es nicht mehr möglich gewesen, durch bloßes Aneinanderpressen der Wundflächen und kurzdauernde Fixierung der Komponenten in Zwangslagen haltbare Transplantationen durchzuführen. Es scheint schon die erste gelungene Vereinigung (Morren 1829) mittels Seidenfäden erfolgt zu sein. Es handelte sich dabei um das Aneinandernähen parallel nebeneinander gelegter Würmer, also das, was wir jetzt als „Parabiose“ bezeichnen. Die Technik der Regenwurmtransplantation ist dann später hauptsächlich in

der Schule Korschelts (1898, 1904, 1906), Marburg i. H., ausgebildet worden. Um zunächst den Darm leer zu bekommen, der sonst eine unüberwindliche Infektionsquelle abgäbe, werden die Würmer in Leinwand gehalten, von der sie im Gegensatz zu Fließpapier nichts aufzunehmen vermögen, bis kein Darminhalt mehr abgeht. Für Feuchtigkeit muß immer gesorgt werden. Zur Betäubung während der Operation wird gesättigtes Chloroformwasser (Joest 1897) oder eine schwächere Lösung verwendet. Bei hoher Außentemperatur ist trotzdem mit vielen Todesfällen in der Narkose zu rechnen (Ubisch 1922, S. 43). Zum Vernähen dient die von den Medizinnern verwendete Ligaturseide Nr. 1 und eine chirurgische Nadel (Rievel 1896). Bei schwierigeren Versuchen hilft die „umschlungene Naht“. Man legt quer durch die Wundränder eine gerade Nadel, Silber- oder Platindraht, und umwickelt die hervorstehenden freien Enden der Nadel mit einem Seidenfaden in bestimmter Weise, wodurch ein Ausreißen der Fäden verhindert wird (Joest 1897, S. 428). Beim Vernähen ist nur die Leibeswand, nicht etwa ein Darmstück zu durchbohren. Es ist sogar günstig, den Darm ein Stück von der Wundfläche zurückzuschneiden, um seinen zu frühen Durchbruch an dieser zu verhindern (Ubisch 1922, S. 43). Das Übergießen der Wundränder mit Kollodium scheint keine sehr ermutigenden Erfolge gehabt zu haben (Ruttloff 1908, S. 455).

Der einfachste und am besten gelingende Versuch über die Transplantation bei Regenwürmern besteht in dem Auseinanderschneiden und sofortigem Wiederaneinandernähen der beiden Stücke ohne weitere Anbringung von Schnittflächen und ohne Veränderung der Orientierung der Komponenten. Doch ist der Erfolg ganz analoger homoioplastischer Verpfropfung kaum von dieser autoplastischen Vereinigung verschieden (Joest 1897; Korschelt 1898; Ubisch 1922). Bei Zimmertemperatur ist die Verwachsung der Komponenten in 9 bis 15 Tagen bereits derart vollendet, daß die Kontraktionswellen des Hautmuskelschlauches ohne Hindernis die Vereinigungsstelle übersetzen. Alle Organsysteme vereinigen sich mit den passenden Partnern und funktionieren normal und dauernd. Die Beobachtungen Korschelts (1906) erstrecken sich auf mehr als 10 Jahre, während welcher manche der im ersten Jahre operierten und vereinigten Regenwürmer noch in allen Teilen normales Aussehen und normale

Funktion zeigten. Jede Änderung in der Zuordnung der beiden Komponenten an ein und derselben Stelle durchschnittener Regenwürmer erschwert den Erfolg der Transplantation. Werden die Partner um 90° gegeneinander gedreht, so daß die Seitenflächen des einen der Rücken- bzw. der Bauchfläche des anderen gegenüberzuliegen kommen, können sich die Nervenstränge nur selten finden (Abb. 18). Es entwickeln sich Regenerate an der Naht und die Komponenten trennen sich. Bei Verdrehung um 180° , wobei also die Bauchseite des einen Partners der Rückenseite des anderen gegenübersteht, findet niemals eine Nervenvereinigung statt, aber auch keine Trennung, und es ist ein Alter dieser Verpfropfung von über 10 Monaten beobachtet. Werden die Würmer nicht, wie bisher angenommen, quer, rechtwinklig auf ihre größte Länge durchtrennt, sondern durch einen schiefen Schnitt zerlegt, so



Abb. 18.

Vereinigung der beiden Hälften eines Regenwurmes unter Drehung um 90° .
(Joest 1897, Taf. VI, Fig. 3.)

werden sie bei Wiedervereinigung entweder ohne Verdrehung einen geraden Wurm bilden, oder aber bei Verdrehung einen rechtwinklig abgelenkten, wenn die Schiefe des Schnittes 45° betrug (Joest 1897, S. 478). Solche winklig abgelenkte Würmer lassen sich aber auch ohne Verdrehung der Komponentenflächen erzielen, wenn ein keilförmiges Stück aus dem Wurm zuvor herausgeschnitten worden ist, das ihn in zwei Stücke zerfallen ließ (Joest 1897, S. 481). Dieser Wurm ist also dann etwas gegen die frühere Länge verkürzt. Es lassen sich aber bei der recht gleichmäßigen Dicke der Würmer über eine weite Körperstrecke hin, auch stark verkürzte Exemplare aus zwei Stücken zusammensetzen, wenn eine Anzahl mittlerer Segmente durch zwei quere Schnitte aus dem Rumpfe herausgeschnitten werden. Sind dabei die Geschlechtsringe die entferntesten, so werden bei den Gattungen *Lumbricus*, *Helodrilus* und *Allolobophora* keine neuen Geschlechtsringe mehr gebildet; analoges gilt vom Clitellum. Es ist noch nicht untersucht worden, ob das Unterbleiben der Ausbildung einer Keimregion in diesen Transplantationsversuchen

auf einer Unfähigkeit zur Regeneration derselben bei den verwendeten *Lumbricus*-Arten und -Gattungen im Gegensatz zu *Criodrilus*, oder auf einer Unterdrückung von Segmentneubildung durch das aufgepfropfte Stück beruht. Die stark verkürzten Würmer üben mit Ausnahme der Geschlechtsfunktion sonst alle Verrichtungen wie normale aus. Das Gegenstück zu ihnen liefern die künstlich verlängerten Regenwürmer, wobei es sich natürlich mindestens um Homoioplastik handeln muß. Sind zu ihrer Herstellung zwei Stücke mit Geschlechtsregionen genommen worden, die aber noch nicht die Geschlechtsorgane ausgebildet hatten, so bilden sich in beiden Stücken diese aus (Joest 1897, S. 477). Eine Regulation scheint demnach bei Regenwürmern in bezug

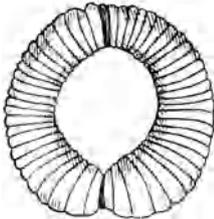


Abb. 19. Regenwurm zu einem Ringe vereinigt (Joest 1897, Taf. VI, Fig. 12a).

auf die Bildung einer zum Ganzen richtig liegenden Geschlechtszone nicht zu bestehen, während wir bei den Polypen noch einer größeren Plastizität in der Ausbildung einer zur verlängerten Hydra richtig liegenden einheitlichen Knospungszone Erwähnung tun konnten. An den Ringelwürmern lassen sich aber auch aus einem einzigen Exemplare, ohne es entzweizuschneiden, Transplantationen durchführen („Periidioplastik“). Es be-

darf hierzu einer Anfrischung am oralen und aboralen Ende, um dann unter Biegung des Körpers diese Wundstellen aneinanderzulegen und zu vernähen (Abb. 19). Solche Ringe sind nun freilich selten haltbar. Gewöhnlich tritt Selbstzerstücklung, „Autotomie“, des Wurmes ein. Doch ist es gelungen, einen solchen Regenwurmring drei Wochen lang in dieser Form zu erhalten, worauf er an der seiner Vereinigungsstelle gegenüberliegenden durchtrennt wurde. Der bis dahin nur einer Kreisbewegung fähige Wurm nahm gleich normale Fortbewegungsart an und Reizversuche überzeugten von der funktionellen Verbindung der Ganglienketten. Ein Monat später regenerierte an der freigelegten aboralen Schnittfläche ein Schwanz, an der oralen konnte eine Neubildung bis zur Konservierung des Tieres nicht beobachtet werden (Joest 1897, S. 489). Wahrscheinlich wäre es auch später nicht zur Regeneration eines Kopfes gekommen, denn die freigelegte oral gerichtete Fläche gehörte ja der Mittelregion des Körpers an, und diese ist, wie

wir wissen, unfähig einen Kopf hervorzubringen. Dafür wächst aus ihr auch oralwärts, wenn überhaupt Regeneration von Segmenten statthat, ein Schwanz, so daß also dieser Wurm dann zwei Schwänze, einen an jedem Körperende, besitzt. Es ist das ein ähnliches Verhalten, wie wir es bei den Planarien, da aber bloß an den äußersten Stückchen des Schwanzes kennengelernt haben. Pfpfote man einen Teil der Mittelregion des Regenwurmes mit der aboralen Schnittfläche einem anderen längeren Wurmstücke auf eine aboral sehende, also opponiert, auf, so könnte es dann erscheinen, als ob eine Umstimmung der Polarität dieses kleineren Stückes stattgefunden hätte. Denn es wird an seinem freien, früher oralen Ende einen Schwanz bilden, der die richtige Fortsetzung zum größeren Stücke bildet. Die Unrichtigkeit dieser Deutung geht aber sofort daraus hervor, daß man auch bei Aufpfropfung des analogen Pfpfrees auf eine orale Schnittfläche des Pfpfstammes ebenfalls einen Schwanz erhält, der dorthin wächst, wo jenem der Kopf fehlt

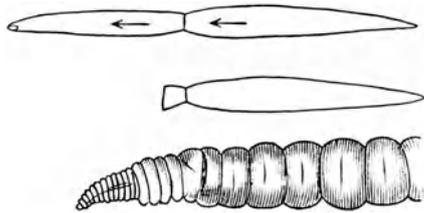


Abb. 20. Regenwurm, Pfpfung eines Teilstückes vom Hinterende auf ein Vorderende (Ruttloff 1908, S. 483, Fig. 19), Schema und darunter das Ergebnis (S. 485, Fig. 20), ein heteromorpher Schwanz (Pfeile zeigen die ursprüngliche Orientierung der Stücke gegen den Kopf zu an).

(Abb. 20). Dies muß nicht nur bei Aufpfropfung eines längeren Mittelstückes (*Criodrilus* — Tiralà 1912, S. 536), sondern auch bei kleineren Stückchen so sein (*Helodrilus* — Ruttloff 1908, S. 476), da die Schwanzstückchen noch der Regeneration heteromorpher Schwänze fähig sind, ohne Transplantation. Es ist nun aber nicht möglich, auch die kleinen Stücke der vorderen Körperregion des Regenwurmes in bezug auf ihre Regenerationsfähigkeit ohne Transplantation zu untersuchen, weil sie sich als nicht genügend lebensfähig erweisen. Daher wurde versucht, durch entsprechende Aufpfropfung Aufschluß über die Potenzen der Kopfsegmente zu gewinnen (Morgan 1897). Nach Entfernung der drei vordersten Segmente eines Regenwurmes wurde dieser mit der oralen Schnittfläche auf die orale Schnittfläche eines hinter dem Klitellum durchschnittenen Wurmes

gepfropft und sodann bis auf wenige Segmente gekürzt. Es blieben also opponiert orientiert bloß einige Kopfsegmente des Reises auf dem Stamm stehen (s. unsere Abb. 21). Das Resultat war im Gegensatz zu Pfpoffreisern aus der Schwanzregion die Regeneration heteromorphen Kopfes (*Allolobophora foetida* — Hazen 1899; *terrestris* — Ruttlöff 1908, S. 469; auch heteroplastisch: *Helodrilus longus* auf *Lumbricus terrestris*, S. 459). In einem besonderen Falle, wo kein ganz dichtes Aufsitzen des Pfpoffreises zustande gekommen war, und zwar offenbar wegen einer kleinen Verdrehung der Komponenten, sind außer an dem oral sehenden, früher aboral gewesenen Ende des Kopfstückchens auch noch

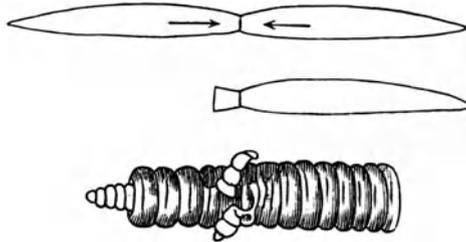


Abb. 21. Regenwurm, Pfpoffung eines Teilstückes vom Vorderende auf das Vorderende in Oppositionsstellung (Ruttlöff 1908, S. 487, Fig. 1), Schema und darunter das Ergebnis (S. 465, Fig. 10), drei Köpfe, von welchen der mittlere heteromorph (Pfeile zeigen die ursprüngliche Orientierung der Stücke gegen den Kopf zu an).

an der Naht zwei Köpfe hervorgesproßt, von denen einer aus dem Pfpoffreise nach hinten, der andere aus dem Pfpoffstamme nach vorn wuchs. Beide, wie stets bei Köpfen, an der Ventralfläche (Fig. 21 unten). In diesem Falle ist die größere Komponente nicht hinter dem Klitellum, sondern schon im 20. Segmente durchgeschnitten gewesen, eine Zone, von der aus noch normalerweise ein Kopf nach vorn, ein Schwanz nach hinten regeneriert (*A. terrestris* Savigny = *Helodrilus longus* Ude — Ruttlöff 1908, S. 281).

Analog wie bei den Polypen und Planarien werden wir nicht fehlgehen, wenn wir die Umkehr der Polarität an den Köpfen ebenso wie an den Schwänzen der Regenwürmer nicht auf die gleichsinnige Richtung durch einen größeren Pfpoffstamm, sondern auf das Fehlen der Fähigkeit zur Hervorbringung der Gebilde der entgegengesetzten Region zurückführen. Ebenso wie bei den

Planarien wachsen die Köpfe der Lumbriciden bei Regenerationen und Transplantationen an der Ventralseite im engen Anschluß an die Ganglienstränge hervor, aber ebenso wie dort darf daraus nicht auf die Notwendigkeit des Zusammenhanges der regenerierenden Teile mit dem Nerven-

system für die Formbildung geschlossen werden, denn die Köpfe bilden sich auch, wenn die Nervenstränge durch Herausreißen verhindert werden, sich rechtzeitig an der Regeneration zu beteiligen (Literatur: Przibramin Bethes Handbuch;

Ubisch 1922, S. 41). Werden mehrere Komponenten von Regenwürmern hintereinander vereinigt, so können beliebige Kombinationen gewählt werden. Unter anderen auch jene, bei der die mittlere Komponente eine zu den beiden anderen inverse Orientierung besitzt. In diesem Falle ist mehrmonatliche Dauerfähigkeit festgestellt worden, aber die Funktion ist fraglich (*Helodrilus longus* — Rutloff 1908, S. 476). Bei der Herstellung gegabelter Würmer, durch Ypsilon-artige Vereinigung dreier Teilstücke, eines Kopfstückes mit zwei Schwanzstücken, oder umgekehrt (Abb. 22), erstreckt sich die vollständige Vereinigung der Nerven stets

nur auf zwei dieser Stücke verschiedener Art (Abb. 23). Das heißt, es wird zwischen dem Kopfe und einem Schwanze, oder bei der umgekehrten Kombination zwischen dem Schwanze und einem der beiden Köpfe eine vollständige Verbindung hergestellt, während die dritte Komponente nervös isoliert bleibt. Sind die gegabelten Tiere durch seitliche Einfügung eines zweiten Vorder- oder Hinterendes, also bloß aus zwei Komponenten hergestellt, so genießt dennoch die Wiederverbindung der durchschnittenen Nerven des normal lang gebliebenen Wurmes keinen Vorzug vor anderer (Joest 1897; Rabes 1902, S. 341).

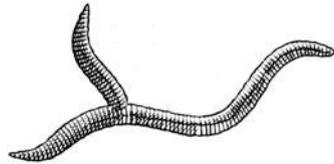


Abb. 22.

Regenwurm durch Transplantation doppelköpfig (Joest 1897, Taf. VII, Fig. 17).

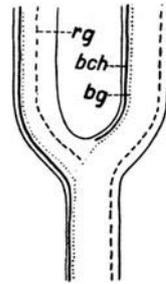


Abb. 23.

Schematischer Durchschnitt einer gabelförmig vereinigten Regenwurmtransplantation (Rabes 1902, S. 330, Fig. 4).

rg = Rückengefäß;
bg = Bauchgefäß;
bch = Bauchmark.

Wir haben bisher solche Wurmpropfungen besprochen, bei welchen die Komponenten in Alter und Art übereinstimmten. Die Aufpropfung jüngerer, noch nicht geschlechtsreifer Kopfstücke auf ältere, geschlechtsreife Würmer, hat einen besseren Prozentsatz an Heilungen geliefert, als die Verwendung gleich alter Komponenten, selbst wenn diese beide jung waren, also ein besseres Wundheilungsvermögen erwarten ließen. Diese günstige Wirkung beruht nicht auf dem Reize, den verschieden alte Gewebe aufeinander ausüben möchten, sondern auf dem Ernährungseinfluß der größeren Komponente auf die kleinere. Sobald die Pfropfstücke gleich lang gewählt werden, ist die Wirkung schon weniger günstig (*Lumbricus terrestris* — Ubisch 1922, S. 41). Einen anderen als Ernährungseinfluß dürfte aber die größere Komponente hier ebensowenig auszuüben imstande sein, wie bei den



Abb. 24. Heteroplastisches Transplantat von *Lumbricus rubellus* auf *L. terrestris* (Joest 1897, Taf. VII, Fig. 21).

übrigen Tieren. Bei alleloplastischen Kompositionen von Würmern derselben Spezies, aber verschiedener Färbung, bleiben die Stücke auch weiterhin deutlich verschieden, obwohl sich eine einheitliche Zirkulation des Blutes

hergestellt hat. Selbst bei heteroplastischen Transplantationen, die mit Ausnahme von *A. foetida* und *A. chlorotica* zwischen den sonst untersuchten Arten, *Allolobophora terrestris*, *A. caliginosa* und *Lumbricus rubellus* gelang, wurde nie ein Einfluß einer Komponente auf die andere in bezug auf Artmerkmale beobachtet. Selbst kleine Pfropflinge behielten ihre Arteigenheit bei Regeneration bei (Joest 1897, S. 450) (Abb. 24). Heteroplastische Transplantationen lebten nie viel länger als 2 Monate; am ehesten gelingen sie bei Zusammenstellung einer Vorder- mit einer Hinterhälfte in normaler Orientierung. Doch ist ein Fall der gelungenen Aufeinanderpropfung von zwei Schwanzhälften in inverser Orientierung, bestehend aus den Arten *Allolobophora terrestris* und *A. cyanea* bekannt, die ebenso lange aushielten. Bei der Verwachsung von verschiedenen Arten findet ebenso wie bei Auto- oder Homoioplastik ein einheitlicher Übergang der Kontraktionswellen des Hautmuskelschlauches und der Blutwelle wahrscheinlich auch der Darmperistaltik, von einer Komponente auf die andere statt.

Sechstel Kapitel.

Stachelhäuter.

Die Stachelhäuter oder Echinodermen sind durchweg Seetiere und ihre Verwendung zu Transplantationsversuchen stammt erst aus der Zeit des Aufblühens der biologischen Meeresstationen. Von den fünf Hauptgruppen sind die Seeigel, Echiniden, wegen ihres kugelförmigen Baues, der bei jedem Ausschnitt eine sehr weit klaffende Leibeslücke schafft, im ausgebildeten Zustand zu Pfropfungen ganzer Körperabschnitte ungeeignet. Die Seequalen, Holothurien, sind zwar langgestreckt, aber ihre große Neigung zur Selbstzerstücklung dürfte ebenfalls ein der Transplantation ungünstiges Moment abgeben. Es bleiben die Seesterne oder Asteriden, Haarsterne oder Crinoiden, Schlangensterne oder Ophiuriden zur Auswahl übrig. Diese drei Gruppen haben einen sternförmigen Bau. In der Mitte der meist in Fünf-, aber auch in Sechs- oder Mehrzahl vorhandenen Strahlen befindet sich eine rundliche Scheibe, welche den Hauptanteil des Darmsystems, Mundöffnung, Afteröffnung und bei den Seesternen auch noch die sogenannte „Madreporenplatte“ trägt, das Verschlußstück des zum hydraulischen Betriebe der zahlreichen, längs der Arme angeordneten Füßchen dienenden „Wassergefäßsystems“. Das Nervensystem bildet um die Scheibe einen Ring und entsendet Zweige in jeden Strahl hinein. Den Seesternen kommt ein sehr großes Regenerationsvermögen zu. Alle Arten vermögen aus einem Stück der Scheibe, wenn ihr nur ein einziger Arm teilweise belassen wurde, sich wieder herzustellen, manche sogar aus einem Armstück ohne Scheibe. Horizontal durchschnitten ergänzen die Arme zwar aus der ventralen Hälfte die dorsale, nicht aber umgekehrt. Die Geschlechtsorgane, welche in den Armen liegen, können bei deren neuem Hervorsproßen auch wieder auftauchen, das findet aber stets erst später statt. Die an den Armspitzen stehenden Augenpunkte regenerieren sogleich mit. Wäre eine direkte Beziehung zwischen Regeneration und Transplantation vorhanden, so müßten die Seesterne ein vorzügliches Pfropfmateriale abgeben. Aber dem ist nicht so. Infolge der zähen Beschaffenheit der Haut und ihrer aus harten, spröden Kalkspitzen, daher „Stachelhäuter“, und Kalkplatten bestehenden Bedeckung

ist eine Vereinigung willkürlich durchschnittener Echinodermen äußerst schwierig. Unter 72 Experimenten, die in ein zweiarmiges und ein dreiarmiges Stück zerlegten gemeinen Seesterne, *Asterias vulgaris*, wiederzuvereinigen, gelang nur ein einziges. Bei der mangelnden Plastizität der Schnittflächen genügte nicht das Aneinanderpressen allein und das Vernähen verbot sich wegen des Ausreißens infolge der Sprödigkeit. Nur das Aneinanderbinden mittelst eines groben Fadens hatte in dem erwähnten Falle Erfolg gehabt. Es handelte sich um ein zweiarmiges Stück mit der Madreporenplatte, das an ein dreiarmiges ohne eine solche angebunden worden war (Abb. 25). In

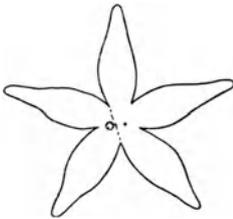


Abb. 25. *Asterias vulgaris*, Vereinigung eines zweiarmigen, die Madreporenplatte tragenden Stückes, mit einem dreiarmigen. (King 1898, Taf. VIII, Fig. 7.)

zwei Wochen war die äußere Haut, das Ektoderm, kontinuierlich über der Wundfläche vereinigt, so daß der verbindende Faden herabgenommen werden konnte, ohne daß die Stücke sich getrennt hätten. Der Seestern bewegte sich wie ein normaler und war äußerlich von einem solchen nicht mehr zu unterscheiden. Nach einer weiteren Woche ging er jedoch ein. Leider ist seine histologische Untersuchung versäumt worden, so daß wir über die Vereinigung der Nerven nicht

unterrichtet worden sind (King 1898, S. 355). Die wenig Erfolg versprechenden Versuche an den Seesternen scheinen nach der Bindungsmethode nicht mehr aufgenommen worden zu sein, und wir wären wahrscheinlich mit den Transplantationen an Stachelhäutern nicht weiter gekommen, wenn nicht ein besonders günstiges Objekt zur Beobachtung gekommen wäre, das eine sehr einfache Pfropfung gestattet. Es ist dies der Rosen-Haarstern, *Antedon rosaceus*, welcher im Mittelmeere an manchen Stellen sehr häufig ist, und so auch an der zoologischen Station in Neapel zur Verfügung steht. Sein Körper besteht aus einem fünfteiligen Kelche, welcher eine rundliche Scheibe einschließt (Abb. 26). Von dem Rande des Kelches, den ein ringförmiges Nervensystem begleitet, gehen fünf zweiteilige Arme aus, welche in viele Glieder zerfallen und mit fiederspaltigen Tentakeln ausgestattet sind. In jeden Armast entsendet der Nervenring einen Ausläufer, der bis zur Spitze der Arme zieht. An der der Scheibe entgegen-

gesetzten Seite des Kelches entspringen viele feingeringelte Cirrhen, welche zur Festsetzung des Haarsternes an seine Unterlage dienen. Die rundliche Scheibe besteht aus einem dünnwandigen Sack, der in der Mitte die wenig auffallende Mundöffnung, exzentrisch die auf einer vorragenden Papille liegende Afteröffnung trägt. Die Hauptmasse der Eingeweide liegt im Scheibensacke und in die Arme dringen bloß Äste des Blutgefäß- und Nerven-

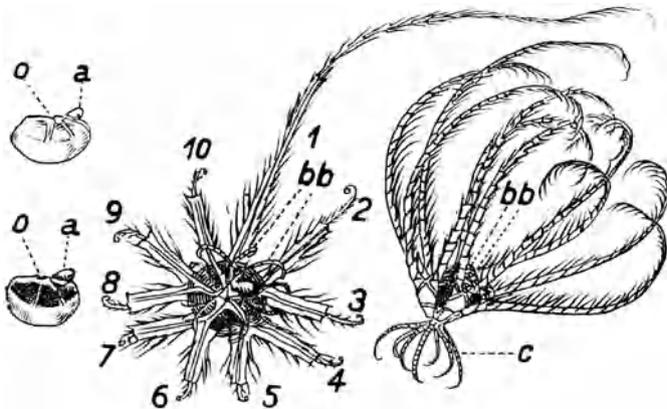


Abb. 26. *Antedon rosaceus* (zu Przibram 1901).

Links: Ausgestoßene Scheiben von der Seite gesehen von hellem und dunklem Exemplare.

o = Os, Mund.
a = Anus, After.

Mitte: Heller Haarstern mit eingesetzter Scheibe eines dunklen Exemplares. Arme 2 bis 10 mit unverändert heller Farbe regenerierend.
bb = Basaltentakel, die Scheibe überkreuzend und andrückend.

Rechts: Derselbe Haarstern von der Seite gesehen.

cc = Cirrhen, Ranken zur Festsetzung an der Unterlage.

systems. Der Sack ist bloß locker an den Kelch angewachsen und wird, solange er nicht verletzt ist, von kleinen Tentakeln überkreuzt und geschützt, die an der Basis der Arme vom Kelchrande herübergreifen. Es ist eine lange bekannte Tatsache, daß oft Haarsterne ohne Scheibe gefischt werden, diese auch in der Gefangenschaft leicht verloren wird, sowie daß ihre Regeneration vom Kelchboden aus glatt von statten geht. Wenn mittels eines scharfen Instrumentes die Verbindung zwischen den Armen und der Scheibe an einer Stelle unterbrochen und die Scheibe ungart

angefaßt wird, so genügt dies oft schon zum Abwurf der ganzen Scheibe. Jedenfalls ist dieser aber zu erzwingen, wenn die Verbindungen alle durchschnitten werden, obgleich dann immer noch der Eingeweidesack mit dem Kelchboden in engem Verband stehen sollte. Es handelt sich also bei diesem Abwurf nicht um ein bloß passives Nachgeben, sondern um eine Selbsterstücklung oder „Autotomie“ auf den Reiz der Nervendurchtrennung hin. Dabei öffnen sich die sonst die Scheibe festhaltenden Tentakelchen und lassen sie, gegebenenfalls unter Benutzung der Schwerkraft, durch eine Wendung des ganzen Tieres, entgleiten. Wie meistens bei Autotomien erfolgt die Lostrennung immer in ganz derselben Weise an denselben Stellen, so daß ein bestimmter Körperteil entfernt wird, ohne daß man sich sehr um die Schnittlegung zu kümmern braucht. Wie wir schon sagten, regeneriert die Scheibe wieder, wenn der autotomierte Haarstern sich selbst überlassen wird. Dabei sind die Tentakelchen wieder über der Scheibe geschlossen. Wenn man nun eine bereits entfernte Scheibe in den Kelch zurückbringt, was geschieht dann? Man könnte meinen, das Tier werde sie nochmals abwerfen, weil es sich entweder noch an die eben im Anschluß an eine Verletzung vollzogene Autotomie erinnert oder die abgelöste Scheibe als Fremdkörper betrachtet, der entfernt werden muß. Das geschieht aber nicht, sondern die Scheibe wird, wenn sie annähernd richtig orientiert worden ist, ruhig im Kelche belassen. Die Tentakelchen umfassen sie und drücken sie sanft in ihren Platz zurück, als ob gar keine Verletzung vorhanden gewesen wäre. Die Erklärung ist offenbar in der Gleichheit der Reize zu suchen, welche die wiedereingesetzte Scheibe ebenso wie die festgewachsene für die Berührung der Tentakelchen abgibt. Sobald jede Verbindung gelöst war, kann ein Verletzungsreiz, der zur Ausstoßung führt, nicht tätig werden, und so gewinnt der Berührungsreiz wieder die Oberhand. Diese günstigen Verhältnisse gestatteten nun die Verwendung des Haarsternes zu Transplantationen, welche in der Vertauschung der Scheiben zwischen verschiedenen Exemplaren bestanden. Zunächst war noch die Frage zu entscheiden, ob die durch das Tier selbst festgehaltene Scheibe die Fähigkeit zur Verwachsung mit dem Kelchboden hätte. Sonst wäre ja die Methode trotz ihrer leichten Anwendbarkeit nicht von dauerndem Erfolg begleitet. Wird die Scheibe vorsichtig nur zur Hälfte

abgelöst, ohne daß ihre Autotomie erfolgt, so wächst sie wieder am Kelchboden an. Auch wenn die abgelöste Hälfte entfernt wird, erfolgt ein neuer Überzug des unbedeckten Kelchbodens von der anderen Hälfte der Scheibe her. Das Regenerat geht offenbar nicht von den Armen aus, denn seine Radien zeigen sich manchesmal gar nicht richtig gegen diese orientiert. Verwachsung tritt ferner ein, wenn die Kelchhautkleidung unter der losgelösten Hälfte einer Scheibe ausgekratzt worden ist. Werden hingegen unter diese Hälfte gummierte Papierstreifen oder die Tentakelchen selbst geschoben, so erfolgt Autotomie, ein Beweis für die Richtigkeit unserer Annahme, die normalen Berührungsreize seien für das Unterbleiben derselben maßgebend. Ebenso wie die halb losgelöste Scheibe wieder anwächst, also sich bei Idioplastik verhält, wächst auch die ganz losgelöste und wieder eingesetzte Scheibe auto- oder homoioplastisch an. Es sind ja dazu keine anderen Fähigkeiten notwendig, als sie die Scheibe nach den Halbablösungsversuchen besitzen muß. Von Interesse ist es, daß die abgeworfene Scheibe selbst nicht lange weiterzuleben und auf keinen Fall einen Kelch neu zu bilden imstande ist, obschon ihr, wie wir sahen, regenerative Fähigkeiten nicht abgehen, sie auch bei Belassung auf ihrem Standort die abgeschnittene Afterpapille recht rasch ersetzt. Die Verwachsung der eingesetzten Scheibe mit dem Kelche und den Armen geschieht bereits in der ersten Woche. Man kann dann die Tiere umdrehen, ohne daß die Scheibe herausfiel und auch Operationen an den Armen vornehmen, wenn eine unvorsichtige Berührung der Verwachsungsstellen vermieden wird.

Auch die Konservierung der Haarsterne mit vertauschten Scheiben kann dann unter denselben Umständen wie bei normalen stattfinden. Die Scheiben bleiben an ihrer Stelle, obgleich dabei die Tentakelchen sich zu öffnen pflegen. Da die Scheibe den Verdauungstrakt enthält, so ist es nicht schwer, sich von der tadellosen Funktion der neuangewachsenen Scheibe zu überzeugen. Sowohl die Nahrungsaufnahme durch den Mund, als auch noch viel besser die Defäkation durch den After lassen sich direkt beobachten. Insbesondere ist die Entleerung der Fäces ein gutes Kriterium wiedererlangter Funktion, wenn die Tiere vor der Transplantation gehungert hatten und daher keinen Darminhalt mehr besaßen. Es empfiehlt sich übrigens, stets nur entleerte

Scheiben zu transplantieren, weil sonst leicht Darmruptur und tödliche Infektion eintritt. Bei Vermeidung derselben lassen sich fast alle Vertauschungen erfolgreich ausführen, wenn dabei auf annähernd gleiche Größe der Haarsterne und richtige Orientierung der Scheiben geachtet worden ist. Insofern für die Nahrungsaufnahme eine Kooperation der Fangarme und des Mundes, für die Verdauung eine Innervierung der Scheibe notwendig ist, muß die Nervenverbindung vollständig hergestellt sein, was sich auch anatomisch feststellen läßt. Es sind überhaupt nach Ablauf mehrerer Wochen keine Unterschiede zwischen normalen und transplantierten Exemplaren zu finden, außer wenn keine ganz genaue Zupassung der Scheibe zu den Strahlen des Kelches stattgefunden hat. Es ist nicht notwendig, bei der Einsetzung die analogen Scheibenseiten gegen die Arme zu orientieren, es muß nur überhaupt jeder Scheibenstrahl die Fortsetzung eines Armstrahles bilden. Auch bei der Regeneration scheint z. B. der After nicht stets wieder in dem gleichen Fünftel des Kelches liegen zu müssen.

Da der Haarstern in mehreren, deutlich verschiedenen Färbungen vorkommt, so lassen sich alleoplastische Verpfropfungen herstellen, deren Komponenten sich scharf durch ihre Farbe voneinander abheben. Die Scheiben roter, orangefarbener, gelber und brauner Exemplare können untereinander mit Erfolg ausgetauscht werden. Wahrscheinlich bieten auch die übrigen vorkommenden Färbungen, violett, panaschiert und weißlich, kein Hindernis für die Verwachsung; sie sind aber noch nicht verwendet worden. Die Farbe jeder Komponente bleibt ohne Rücksicht auf die andere unverändert, obschon der ganze Verdauungstrakt in der Scheibe konzentriert ist. Die Unabhängigkeit der Farbe zuwachsender Teile von der Farbe der die Ernährung besorgenden läßt sich noch schlagender dartun, wenn nach Wiederaufnahme der Funktion seitens der eingesetzten andersfärbigen Scheibe Armspitzen abgeschnitten werden. Die in den nächsten 4 Wochen hervorsprossenden Regenerate besitzen dieselbe Farbe, wie solche es haben würden, die von der eigenen Scheibe oder einer gleicher Farbe mit dem Kelche aus ernährt würden. Die Armspitzenregenerate sind in der Regel bei roten Exemplaren rot, bei orangefarbenen rötlich, bei gelben blaßgelb (bei braunen nicht beobachtet). Wovon die Verschiedenheit der

Färbung bei den Haarsternen herrührt, ist unbekannt. Riassenzüchtung ist nicht durchgeführt worden. Das Nebeneinander-vorkommen aller Farbvarietäten am nämlichen Orte macht einen vorwiegenden Einfluß des Milieus wenig wahrscheinlich. Es darf aber nicht verschwiegen werden, daß einmal in einem Aquarium gelbe Kelche rote Armspitzen regenerierten. Das war aber nicht bloß bei solchen mit eingesetzter roter Scheibe, sondern bei allen, auch normalen gelben Exemplaren der Fall. Es ist leider nicht gelungen, die Ursache ausfindig zu machen (Przibram 1901). Von der Alleloplastik könnte man nun zur Heteroplastik übergehen, wenn eine andere Spezies der Haarsterne neben *Antedon rosaceus* in größerer Menge zu bekommen wäre. Das ist aber wenigstens in Neapel und Triest nicht der Fall. Zahlreiche Versuche, Scheiben von Schlangensternen entweder wieder auf solche oder auf Haarsterne zu verpflanzen, schlugen sämtlich fehl. Den Ophiuriden gehen alle jene Einrichtungen ab, welche den *Antedon* so günstig für Transplantation erwiesen haben: die Autotomie der Scheibe, die Anpressung derselben durch Tentakelchen, ihre leichte Verklebung infolge der Dünnwandigkeit. Die Schlangensterne sind von ähnlich spröder Beschaffenheit wie die Seesterne, und die Scheiben sind nicht von einem Kelche ohne weiteres abhebbar. So ließ sich eine weitere Variation der Austauschversuche nur innerhalb der Art *Antedon rosaceus* vornehmen. Will man nicht der großen Vorteile der selbsthaltenden Transplantation, der „Autophorie“ (Przibram 1922, 1923) verloren gehen, so kann es sich nur um eine Veränderung der einzusetzenden Teile handeln. Ausgehend von dem Verhalten der Haarsterne bei Belassung nur einer halben Scheibe, mußte es auch möglich sein, halbe Scheiben wieder einzusetzen. Werden zwei halbe, zueinander passende Scheiben in einen Kelch eingesetzt oder die halbe Scheibe belassen und die zweite Hälfte durch eine halbe eines anderen Exemplares ersetzt, so sind alle möglichen Kombinationen von zwei bis drei Farben in einem Kelche zu vereinigen. Bei Auswahl kleinerer Scheiben, als sie dem für den Pfropfstamm ausgewählten Exemplare entsprechen würden, ließen sich aber auch zwei ganze Scheiben auf ein und denselben Kelch aufpfropfen. Alle diese Vereinigungen können dauernd erhalten bleiben. Wie sich die Funktion bei Anwesenheit von mehr als einem Munde oder mehr als einem After gestaltet, ist noch nicht untersucht worden.

Siebentes Kapitel.

Insekten: Puppen (und Larven).

Weitaus die meisten Arten zählt unter allen Formkreisen der Tiere jener der Gliederfüßler oder Arthropoden. Zu ihm gehören die hauptsächlich im Salz- und Süßwasser vorkommenden Krebstiere oder Krustazeen, die vorwiegend am Lande lebenden Spinnen und Tausendfüßer, die sowohl das Süßwasser als auch Erde und Luft bevölkernden Kerbtiere oder Hexapoden, welche gewöhnlich Insekten genannt werden. Trotz der leichten Zugänglichkeit und überwältigenden Formenfülle liegen doch nur vereinzelte Untersuchungen über Pfropfung von Körperabschnitten an Gliederfüßlern vor. Es liegt dies zum Teil an der Schwierigkeit, die bereits hoch differenzierten Tiere nach Durchschneidung am Leben erhalten zu können, noch mehr aber an der geringen Plastizität der Körperwandung. Die Krebse sind ebenso wie die Stachelhäuter mit Kalk gepanzert, die Insekten geben ihnen wenigstens in manchen Entwicklungsstufen in der Härte ihres aus Chitin bestehenden „Außenskelettes“ nichts nach. Obschon das Regenerationsvermögen sich bei den Krebstieren auf alle Körperanhänge, bei manchen den Spinnen zugerechneten Meerestieren (Pantopoden) und bei Larven von Insekten auch auf einige Hinterleibssegmente erstreckt (Literatur: Przi bram 1909 Reg.), ist das für die Transplantationsfähigkeit in Betracht kommende Wundheilungsvermögen der Gewebe doch ein verhältnismäßig geringes. Dazu kommt der periodisch vorzunehmende Abwurf der ganzen äußeren Körper- und inneren Darmbekleidung, welcher schon bei normalen Verhältnissen schwierig vor sich geht und sogar Todesopfer erheischen kann. Wie viel weniger Aussicht muß das vielleicht erst lose verwachsene Transplantationstier haben, eine Häutung glücklich zu bestehen. Bei den zum Herausziehen des Körpers und seiner Anhänge aus der alten Haut erforderlichen gewaltigen Anstrengungen liegt die Gefahr einer Darmruptur oder der Abstreifung seitlich angefügter Komponenten nahe. In der Tat machen die Häutungen bei Krebsen jede äußerliche Anheilung wieder zunichte und auch bei Larven von Insekten sind keine gelungenen Häutungen nach äußerlichen Transplantationen bekannt. Von den Entwicklungsstadien der Kerfe bietet das ortsunbewegliche Puppenstadium den Vorteil der größeren

Ruhe während der Operation, auch der leichteren Wiedervereinigung von Körperabschnitten wegen der gedrunghenen Form, an welcher die enganliegenden Fühler-, Bein- und Flügelscheiden die

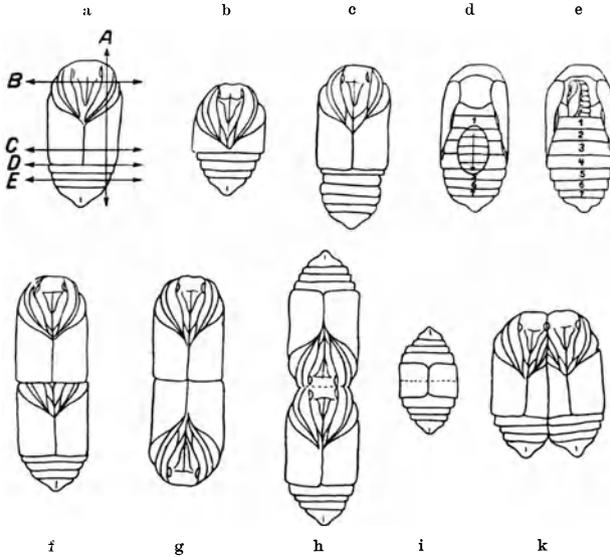


Abb. 27.

Schemata zu den Puppenvereinigungen (Crampton 1900), an Saturniden dargestellt.

- a** = Normale Puppe von der Bauchseite (Crampton S. 301, Fig. 1 bis 4). (Pfeile deuten Schnittrichtungen an).
- b** = Verkürzte Puppe, Ausschaltung der Abdominalsegmente 1 bis 4 (Crampton S. 302, Abb. 5), nach Schnitt C und D in Fig. a.
- c** = Verlängerte Puppe, Einsetzung der Abdominalsegmente 5 bis 6 (Crampton Fig. 6) nach Schnitt D und E in Fig. a.
- d** = Opponiert eingesetztes Rückentransplantat, Puppe von der Rückenansicht (Crampton S. 304, Fig. 7).
- e** = Laterale Hälfte eines Vorderendes von einem kleineren Exemplare auf Mittelrücken transplantiert; Rückenansicht (Crampton S. 304, Fig. 9).
- f** = Gleichsinnige Vereinigung nach Abschnitt einer Kopfpartie der einen Puppe, „Tandem-Union“ (Crampton S. 305, Fig. 10); Bauchansicht; Schnitt C und B in Fig. a.
- g** = Aboral opponiert vereinigter „Zwilling“ (Crampton S. 306, Fig. 11); Schnitt C und C in Fig. a.
- h** = Oral opponiert vereinigter „Zwilling“ (Crampton S. 306, Fig. 12); Schnitt B und B in Fig. a.
- i** = Oral opponiert vereinigte Hinterhälften (Schema zu Crampton, Fig. 25); Schnitt C und C in Fig. a.
- k** = Seitlich vereinigter „Zwilling“ (Crampton S. 306, Fig. 13).

Manipulation nicht stören. Von der Anschauung ausgehend, daß die Transplantation von regenerativen Prozessen abhängt, und zwar von der niedersten Regenerationsweise, der Wundheilung, glaubte man in den Puppen auch deshalb ein günstiges Objekt für voll-

ständige Verschmelzung gewinnen zu können, weil die fast völlige Neubildung des Vollkerfes aus der früheren Larve während der Verpuppung ein weitgehendes Regenerationsvermögen zu verheißen schien. Darin wurde man aber enttäuscht. Das Regenerationsvermögen der Puppen ist gering, ihre Wundheilung geht selten über einen einfachen Hautverschluß hinaus; Regenerate des Vorder- und Hinterendes bleiben auf niedriger Stufe stehen (vgl. Hirschler). Um Körperteile von Puppen der Schmetterlinge, nur solche sind bisher verwendet worden, zur dauernden Vereinigung zu bringen, müssen die Schnittflächen genau aneinander passen und eventuell verbliebene Spalten vernäht werden, da sonst Verblutung eintreten würde. Die bei den niederen Tieren beschriebenen Methoden des Aneinanderpressens, Vernähens und Verbindens, sind meist nicht anwendbar. Hingegen führt das Verstreichen der Wundränder mit einem auf 50° erwärmten, rasch erstarrenden Paraffine zum Ziele. Nachdem zwei Puppen an den gewünschten Stellen mittelst eines scharfen Taschen- oder Rasiermessers durchschnitten worden sind, werden die zu vereinigenden Komponenten mit den Schnittflächen aufeinander gelegt und das Paraffin mit einem Kamelhaarpinsel aufgestrichen (s. unsere Abb. 28 rechts). Angeschnittene Puppen dürfen zur Vermeidung des Verblutens nur mit der offenen Schnittfläche nach oben niedergelegt werden; nach der Pfropfung ist die Lagerung gleichgültig. Die Schnitte können durch beliebige Stellen der Puppen gelegt werden (Abb. 27). An den Schmetterlingspuppen unterscheiden wir wie bei allen Insekten Kopf (caput), Brust (thorax) und Hinterleib (abdomen), von denen jede Region wieder in eine Anzahl auch äußerlich kenntlicher Segmente zerfällt. Am Kopfe stehen die beiden zusammengesetzten Augen, die Fühler und Mundwerkzeuge, an der Brust die drei Beinpaare. Den beiden letzten Beinpaaren stehen an denselben Segmenten die zwei Flügelpaare dorsal gegenüber. An der Puppe sind sie aber derart nach dem Bauche zu umgeschlagen, daß sie von derselben Seite her wie die anderen Anhänge sichtbar sind. Der Hinterleib ist anhangslos, aber dafür sind die Segmente deutlich voneinander abgesetzt und ihre Verbindungen sind von einer haarlosen, glatten Haut überzogen. Schnittführung und Orientierung der Komponenten kann zunächst so stattfinden, daß wieder eine Puppe von normalem Habitus entsteht. Dies gelingt insbesondere nach

querem Abschnitt unmittelbar hinter der Grenze der Flügelscheiden im fünften Abdominalsegment. Längsschnitte sind wegen der weiten Klaffung ungünstig. Durch Wegschneiden einiger Segmente von der vorderen Schnittfläche der Hinterhälfte einer Puppe wird durch Ansetzen an ein bis zur Grenze der Flügelscheiden reichendes Vorderstück eine verkürzte Puppe hergestellt. Eine verlängerte Puppe wird durch Einschaltung eines mehrere Abdominalsegmente enthaltenden Stückes einer Puppe zwischen die beiden Teile einer anderen an der Flügelscheidengrenze ent-

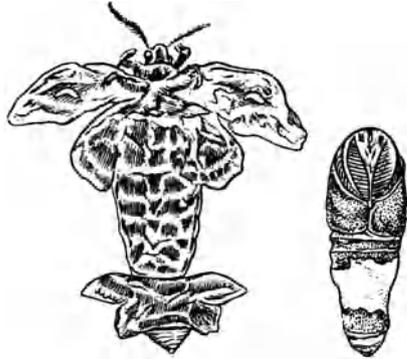


Abb. 28. Hinterstück von *C. promethea* ♂ an Vorderstück von *S. cecropia* angefügt (Promethea-Leibesspitze hat nicht-imaginalen Charakter). (Nach Crampton 1900, Taf. XII, Fig. 22). Rechts: Puppe, woraus geschlüpft (Crampton Taf. XI, Fig. 8).

zweigeschnittenen Puppe entstehen. Eine Vermehrung der Masse über die normale hinaus wird auch durch Einsetzen kleinerer Körperabschnitte oder selbst größerer, aber von kleineren Tieren sowie durch Vereinigung zweier gleichgroßer, nur geringer Partien beraubter Puppen erreicht. Die Einsetzung kleiner Stücke kann unter Beibehaltung oder Umkehr der Orientierung geschehen und wieder verschiedene Körperzonen betreffen, sowohl was Pfropfreis als Stellung desselben am Stamme anbelangt. Die Vereinigung von zwei großen Komponenten erfolgt entweder unter Wegschnitt eines kleinen Stückes vom Kopfende der einen, vom Schwanzende der zweiten Puppe und wird dann nach der Ähnlichkeit in der Aufeinanderfolge der Partner mit den Fahrern eines doppelten Fahrrades als „Tandem-Union“ bezeichnet (Abb. 28). In einem Gegensatz hierzu stehen die „Zwillings-Unionen“, bei denen die beiden Kom-



Abb. 29. Oralpolzwilling von *S. Cynthia* zwischen Mittel- und Hinterbrust vereinigte Hinterstücke. (Nach Crampton 1900, Taf. XIII, Fig. 25.)

ponenten symmetrische, und zwar spiegelbildliche Anordnung besitzen (Abb. 29). Hier sind wiederum jene Fälle zu unterscheiden, wonach Wegschnitt eines kleinen Kopfstückes beider Partner diese mit den Köpfen aneinander transplantiert werden, oder Analoges nach Wegschnitt der Hinterleibsenden durch Vereinigung an den Hinterhälften geschieht, so daß die Komposition erstenfalls an jedem Körperende einen Schwanz, letztenfalls einen Kopf besitzt. Endlich ist noch jene Zwillingunion zu erwähnen, bei der nach Wegschnitt eines rechten Längsstückes an der einen Puppe, eines dazu spiegelbildlichen linken an einer zweiten, die Puppen nebeneinander unter geringfügiger Winkelbildung vereinigt werden. Das Re-

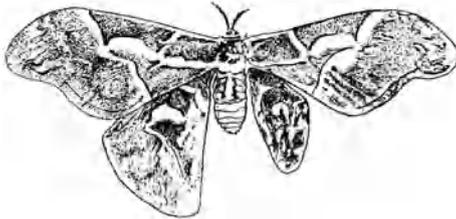


Abb. 30.

Homoplastische Vereinigung von *S. cynthia* zwischen 4. und 5. Abdominalsegment (Crampton 1900, Taf. XII, Fig. 17).

sultat ist in allen überhaupt gelungenen Fällen ein so gleichartiges, daß sich wenigstens für die auto- und homoioplastischen Kompositionen eine getrennte Beschreibung der Einzelfälle erübrigt. Es kommt nur zu einer Vereinigung der Schnittländer durch eine Wundbekleidung, welche ganz jenen Häuten entspricht, die normalerweise die Hinterleibsegmente untereinander verbinden. Diese Vereinigung kommt unabhängig davon zustande, welche Körperregionen oder Anhänge sich an den Schnittflächen vereinigt finden. Eine Verwachsung innerer Organe, des Darmes oder der Nerven, wurde an den Puppen niemals histologisch nachgewiesen (Crampton 1898). Trotzdem gelingt es manchen Kompositionen, namentlich jenen, welche an einem langen Vorderstück ein Hinterstück mitführen, ohne Beihilfe die Puppenhülle zu verlassen und selbst die Flügel zu entfalten (Abb. 30). Zwei gleichalterige Schwammspinnerpuppen, *Ocneria dispar*, verschiedenen Geschlechts, welche auf der Höhe des dritten Abdominalsegments

quer entzweigeschnitten und wechselseitig zu ganzen Puppen wieder vereinigt worden waren, lieferten aber aus der Kombination weiblicher Vorderteil mit männlichem Hinterteil einen vollentwickelten Falter, der bei entsprechender Reizung zeigte, „daß in der Innervierung des ganzen Körpers eine lückenlose Einheitlichkeit zustande gekommen ist. Der Falter reagierte nämlich lebhaft, wenn der männliche Hinterleib in verschiedener Weise gereizt wurde, und am Vorderkörper erfaßt oder gereizt, bewegte er das Abdomen in der für normale Spinner charakteristischen Weise. Sich selbst überlassen, saß er nach Weiberart regungslos da, wurde aber von keinem von den vorbeifliegenden oder vorbeilaufenden Männchen irgendwie beachtet“ (Kopeć 1908, S. 902). Die anderen Kombinationen müssen künstlich durch vorsichtiges stückweises Entfernen der Puppenhülle befreit werden. Es gelang nie Geschlechtsreife zu erzielen, so daß die Frage eines eventuellen Einflusses des Partners auf die Geschlechtsprodukte einer Beantwortung nicht zugeführt werden konnte. In bezug auf den Einfluß, welchen die Komponenten aufeinander ausüben können, liegen aber Versuche vor, die sich auf die Veränderung der Farbe eines Ppropfreises durch das Wirtstier erstrecken. In der Regel läßt sich bei heteroplastischen Vereinigungen ebensowenig eine Veränderung der Färbung des Ppropfreises wahrnehmen, wie eine solche seiner Form, wobei in strengster Selbstdifferenzierung immer nur jene Organe zur Ausbildung gelangen, die der einzelnen Komponente ihrer Stellung am Ursprungstier zukommt, und in jener Orientierung, welche man dem Stücke bei der Einsetzung gegeben hat. Aber in drei einzelnen Fällen, wo es sich um die Vereinigung eines kleinen Ppropfstückes einer Spezies mit einem großen Ppropfstamm anderer Art gehandelt hat, ist diese Regel durchbrochen gewesen. Die verwendeten Arten gehörten mit Ausnahme des erwähnten Falles am europäischen Schwammspinner zu den Nachtpfauenaugen Nordamerikas: *Samia cynthia* und *Telea polyphemus* sind im großen und ganzen als Schmetterlinge isabellbraun, *Samia cecropia* hat bei rotbraunem Körper isabellbraun und schieferfarbig gemischte Flügel. Bei *Callosamia promethea* ist das Männchen schwarz, das Weibchen vorwiegend rot. Bei einer Tandem-Union zwischen *S. cecropia* und einer weiblichen *C. promethea* schien letztere in der Richtung auf erstere beeinflußt (Crampton 1898); es ist aber fraglich, ob nicht

die beobachtete Färbung noch innerhalb der normalen Variationsbreite von *C. promethea* liegt. Einwandfreier sind die zwei anderen Fälle: ein kleines Stück des Hinterleibes einer weiblichen *C. promethea* war einer um ein homologes Stück gekürzten Puppe von *S. cynthia* angefügt worden. Dieses *C. promethea*-Stück war nun vollständig von der Farbe der *S. cecropia*, als die Verwandlung beendet war. Das Gegenstück lieferte ein sehr kleines Vorderteil von *S. cecropia* auf den Körper von *T. polyphemus* aufgesetzt, das ebenfalls die Farbe des Stockes angenommen hatte. Es bestimmte also offenbar nicht etwa der Kopfteil die Farbe des Ganzen, wie man aus dem früheren Beispiel hätte schließen können. Der Experimentator (Crampton 1900, S. 310) erklärt sich das abweichende Verhalten der drei erwähnten Fälle durch die Entstehungsweise der Farben in den Schmetterlingsschuppen und Haaren: in der Regel sei ein Ferment an Ort und Stelle tätig, welches die aus der Hämolymphe zuströmenden Stoffe in spezifischer Weise umsetzt. Hierzu sei keine spezifische Hämolymphe erforderlich und daher diene jene der größeren Komponente auch für die kleinere. Wird ein sehr kleines Pfropfreis verwendet, so könne es vorkommen, daß es nicht zur Fermentproduktion ausreiche und dann nur die ohne Fermentwirkung zustande kommende Eintrocknungsfarbe der Hämolymphe den Ausschlag gebe. Bei *S. cynthia* und *T. polyphemus* sei ein Ferment überhaupt nicht notwendig zur spezifischen Farberzeugung. Ein abschließendes Urteil läßt sich beim gegenwärtigen Stande der Pigmentbildungslehre nicht abgeben. Die verschiedene Färbung der Geschlechter von *promethea* wurde in keiner Weise bei der gynandroplastischen Transplantation verändert, mochten die Stücke gleicher oder verschiedener Größe sein. Ebenso wenig geschah dies bei der hetero-gynandroplastischen Vereinigung zwischen einem Männchen von *promethea* und einem viel größeren Weibchen von *polyphemus*. Obgleich sich die Ovarien des letzteren durch eine Körperlücke in das Männchen hineinverlagert hatten und man deutlich die Pulsation des Blutes beider Komponenten hindurch beobachten konnte, war die Färbung des männlichen Schmetterlings in keiner Weise von der normalen abweichend (Crampton 1900, S. 307 u. 311; vgl. auch den Austausch von Keimdrüsen, Kapitel XX). Außer an Nachtfaltern sind auch an Puppen von amerikanischen Tagfaltern nach der Paraffinierungsmethode

Pfropfungen gelungen, aber in geringerem Prozentsatz. Innerhalb der Tagfalter sind mittels dieser Methode heteroplastische Kompositionen nicht erreicht worden (Crampton 1900, S. 316). Die längere bei der Überwinterung den Saturniden zur Verfügung stehende Zeit zwischen Transplantation und Ausschlüpfen, ist insofern eine der Ursachen für den größeren Prozentsatz gelungener Fälle, als tatsächlich bei sehr alten Tagfalterpuppen keine Zeit mehr zur Verheilung vorhanden ist. Werden aber ganz junge Tagfalterpuppen verwendet, so ist der leichtflüssige Inhalt schwer vor dem Herausfließen zu schützen, ehe noch die Schnittflächen aneinander gebracht werden können. Jedoch gibt es ein mittleres Alter bei Tagfalterpuppen, auf dem keine dieser beiden Schwierigkeiten unüberwindlich ist, und dann ist es sogar möglich, ohne Paraffinierung auszukommen, da gerade eine richtige Klebrigkeit der Schnittflächen vorhanden ist, welche weitere Bindemittel überflüssig macht (Finkler 1923, 1, S. 110). Wurde der Kopfteil an zwei verschieden gefärbten Puppen der europäischen Fuchsfalter, *Vanessa urticae* oder *V. io*, homoio- oder heteroplastisch ausgetauscht, so waren infolge einfacher querer Schnittführung die distalen Teile des Rüssels, der Fühler und der Flügel von ihren proximalen Ansätzen abgetrennt. Nach der Zusammenheilung zeigte es sich, daß die Farbe des Kopfes sich dennoch auf diese von der anderen Komponente gebildeten Teile zu erstrecken beginnt, zuerst auf die Fühlergeißeln, dann auf die vorspringenden Ecken des Thorax, endlich auf die Flügelscheiden. Der Kopf der Goldpuppe von *V. urticae* vermag aber keinen Goldglanz im Partnerkörper zu induzieren. Dies legt, trotz der gegenteiligen Bemerkung des Experimentators (Finkler 1923, 2, S. 131) nahe, die Umfärbung auf ein Vordringen pigmentbildender Fermente aus dem Kopfe in den weniger pigmentierten Körper zurückzuführen. Eine wesentliche Abnahme bereits gebildeten dunklen Pigmentes wird danach nicht durch den Goldkopf zu erwarten sein. Ob sich wirkliche Farbrassen ebenso wie als Anpassung an den Untergrund durch Licht bestimmter Farbe experimentell erzeugbare Modifikationen der Puppenfarbe verhalten, wäre der weiteren Untersuchung wert. Die aus den transplantierten Tagfalterpuppen schlüpfenden Falter zeigen keine Farbverschiedenheiten, ebensowenig als es die aus Puppen verschiedener Farbe tun, solange sie derselben Spezies angehören.

Ebenso wie Puppen sind auch Larven von Insekten nach Zerschneidung imstande längere Zeit zu leben, sobald gegen Verblutung und Austrocknung gesorgt worden ist. In manchen Fällen genügt auch hier die Verklebung an den zusammengehaltenen Schnittstellen. Werden einige vordere Segmente der Mehlkäferlarve, *Tenebrio molitor*, abgeschnitten und unter Opferung eines dieser Segmente, das ausgehöhlt zur Aufnahme des ersten der zweiten Hälfte dient, wieder vereinigt, so nimmt die Vorderhälfte sogleich nach der Operation wieder Nahrung zu sich. Das soll aber nicht zugelassen werden, bis Verwachsung eingetreten ist (Finkler 1900, 1, S. 110). Bei den Mehlwürmern gibt es zwei Farbtypen, eine hellere und eine dunklere. Die ersteren sind an dem durchsichtigen Chitin von den frisch gehäuteten Larven des dunklen Typus, die auch weiß bis gelblich sind, zu unterscheiden. Bei alleloplastischer Vereinigung eines Kopfteiles mit einem ergänzenden Rumpfteile nahm der letztere die Farbe des ersteren an, mochte der Kopf dem hellen oder dem dunklen Typus angehört haben. Die Verfärbungen dürfen nur am lebenden Objekt festgestellt werden, denn sterbende Tiere dunkeln stets und können andere Resultate vortäuschen. Über die Entstehung der Farbtypen wissen wir nichts. Bei dem starken Gehalt des Mehlkäferdarmes an einem pigmentbildenden Fermente, der Tyrosinase, mag es sich um eine im Kopfe vor sich gehende Bereitung oder Beeinflussung derselben handeln. Die Versuche sind übrigens bisher nicht bestätigt worden (Blunck und Speyer, Cunningham, Goffart u. a.). Weder die Mehlwürmer noch Stabheuschreckenlarven, denen Köpfe wieder aufgesetzt waren, vermochten zu häuten (Finkler 1923, 3).

Achtes Kapitel.

Insekten: Vollkerfe.

Wenn schon den Puppen der Insekten nur mehr ein Wundheilungs-, nicht aber ein Regenerationsvermögen abgeschnittener Gliedmaßen, Organe oder gar Körpersegmente zukommt, so ist bei den Vollkerfen nach der Verwandlung gewiß keine große Regenerationskraft zu erwarten gewesen. In der Tat sind nur die allerniedrigsten, noch zeitlebens flügellos bleibenden Insekten,

die Springschwänze und Zuckergäste (*Podurus*, *Lepisma* — Przi Bram und Werber 1907; ferner Literatur Przi Bram 1909) imstande, noch nach der Geschlechtsreife Glieder ihrer Körperanhänge zu ersetzen. Allen übrigen Kerfen fehlt nach der letzten Häutung, als welche bei jenen mit ruhendem Puppenstadium das Ausschlüpfen aus der Puppe anzusehen ist, die Fähigkeit, gegliederte Anhänge zu regenerieren. Nur in Ausnahmefällen ist das Wiedersprossen an der frisch schlüpfenden „Imago“ ausgerissener Flügel beobachtet worden; die Flügel sind aber keine gegliederten Anhänge. In der Regel beschränkt sich die Neubildung nach Verwundung von Vollkerfen auf die Ausbesserung der entstandenen Lücken. Am Schwimmkäfer *Colymbetes* ist die Ausfüllung des durch eine Nadel in den Flügeldecken eingestochenen Loches mit einem Wundschorfe beobachtet (Hope 1846) und an ausgeschnittenen Stücken des Rückens von Laufkäfern ist die Neubildung von Chitin festgestellt (Verhoeff 1888). Der bei reinen Hautwunden gebildete Wundpfropf ähnelt bei den untersuchten Schwimm- und Wasserkäfern in seinen chemischen und physikalischen Eigenschaften dem Chitin; er ist z. B. in Kalilauge unlöslich. Das Blut erleidet also bei der Schorfbildung eine Umwandlung, denn beim einfachen Eintrocknen außerhalb des Käferkörpers erhält es nicht diese chitinartige Beschaffenheit (Blunck und Speyer 1924, S. 173). Das Fehlen der normalen Schichtung im Wundchitin findet bei den Wirbeltieren in Narbenbildungen seine Parallele. Versagen der Diaphanol-Chlorzinkjod-Reaktion nach Schulze (1922) ist ebensowenig gegen die Natur der Wunddecke als neugebildetes Chitin verwendbar, weil nach Fürths Darstellung in seiner chemischen Physiologie die oberste Chitinschicht ohnehin nicht die für das Chitin sonst charakteristische Blaufärbung durch Jod aufweisen soll. Wäre Transplantationsfähigkeit dem Regenerationsvermögen der Komponenten parallel, dann dürfte eine Transplantation ganzer Körperabschnitte bei Vollkerfen überhaupt unmöglich sein, denn eine Regeneration von Körperabschnitten ist an Vollkerfen noch weniger wahrscheinlich als eine solche von Gliedmaßen. Nun haben wir aber schon an der Scheibe des Haarsternes ein Objekt kennengelernt, das trotz seiner Unfähigkeit zur Regeneration derjenigen Teile, aus welchen sie abgerissen worden ist, doch leicht transplantiert werden kann. Immerhin könnte man da-

gegen anführen, daß ja doch der Kelch imstande ist eine neue Scheibe zu erzeugen, also wenigstens der einen Komponente die erwartete hohe Regenerationsfähigkeit zukomme. Nehmen wir nun aber ein vollentwickeltes Insekt, z. B. einen Käfer, so wird niemand glauben, es könne der Körper den abgeschnittenen Kopf oder der Kopf den Körper regenerieren. Ist es nun dennoch möglich, die Köpfe zwischen zwei Käfern derart auszutauschen, daß eine lebende Verbindung sich ergibt? Man wird vielleicht gleich in der Entfernung des Kopfes vom Rumpfe ein unüberwindliches Hindernis für die Vornahme solcher Transplantationen erblicken wollen. Das beruht aber auf einer unzulässigen Übertragung der uns von den Wirbeltieren, namentlich den Warmblütern, her bekannten sofortigen Tödlichkeit der Enthauptung. Insekten vertragen wegen der ganz anderen Anordnung der Atmungsorgane, des Blutkreislaufes und der nervösen Zentren oft die Entfernung des Kopfes auf lange Zeit; es wird sogar angegeben, daß enthauptete und durch einen Wachsverschluß vor dem Verbluten geschützte Maikäfer länger am Leben erhalten werden können, als ungeköpfte (Blunck und Speyer 1, S. 23, 1924). Schon aus diesem Grunde ist also die Unmöglichkeit eine Kopfvertauschung an Warmblütern auszuführen, für die Beurteilung der Verhältnisse bei Insekten irrelevant. Die abweichende Atmung besteht in der Aufnahme der Luft nicht wie bei den Warmblütern durch den Mund, also einen Teil des Kopfes, sondern durch Tracheenöffnungen, welche an den Seiten des Thorax und des Abdomens liegen. Daher wird die Luftversorgung durch Abschnitt des Kopfes im Rumpfe nicht gestört. Der Kopf wieder erhält aber auch normalerweise den Sauerstoff hauptsächlich durch die Kopftracheen, welche aber am Kopfe selbst keine Stigmen zum Luftbezug von außen besitzen, und daher nicht der Öffnungs- und Schließfunktion zur Luftübernahme benötigen, die also mehr passiv vor sich geht. Ungleich dem ganz geschlossenen Arterien- und Venensysteme der Wirbeltiere ist der Blutkreislauf nicht geschlossen; das Blut verläßt, nachdem es das Rückengefäß (Herz) und die bis in den Kopf reichende Aorta durchheilt hat, die Gefäße und durchspült dann bahnlos die Gewebe, so daß ein inneres Verbluten bei Replantation nicht stattfindet. Die Bedingungen für die Erhaltung des Lebens sind also im kopflosen Rumpfe ohne weiteres gegeben, wenn Verbluten

verhindert wird, solange keine Nahrungsaufnahme erfolgen muß; im Kopfe, sobald derselbe Blutdurchspülung erhält. Schwierigkeiten ergeben sich aber aus der Starrheit der Körperbedeckung, gerade wenn es sich um Käfer handelt, die ja nicht nur ihrem Namen Coleoptera oder „Hartflügler“ gerecht werden, sondern auch den ganzen übrigen Körper in ein starres Chitinskelett eingeschlossen haben. Hier konnte weder ein Vernähen noch Verbinden oder Verkleben viel Erfolg versprechen, wenn an beliebigen Stellen der spröde Panzer durchgeschnitten worden wäre. Aber bei Beachtung unserer Erfahrungen am Haarstern erwies es sich durchführbar, den Rumpf selbst als Hälter des zu transplantierenden Kopfes zu verwenden, ohne andere als die von ihm

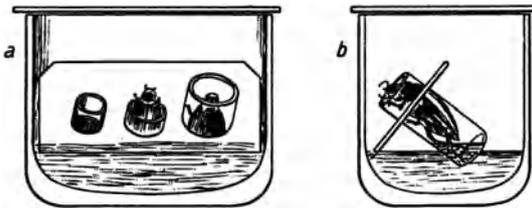


Abb. 31. Käferspital, a von vorn (nach Finkler 1923, Taf. IV) und b von der Seite gesehen; Schema.

natürlicherweise ausgeübten Verbindungskräfte zu verwenden. Diese autophore Methode gestaltet sich für die großen, zu solchen Zwecken gut verwendbaren Wasserkäfern, *Hydrophilus piceus* Geoff., folgendermaßen: an den mit Schwefeläther narkotisierten Tieren wird der Kopf zuerst nur mittels der Schere von der Halsseite angefaßt und aus der Pfanne des Halsschildes herausgezogen, sodann durch einen einzigen Scherenschlag knapp an seinem Hinterrand abgeschnitten, so daß kein Stumpf der Speiseröhre am Kopfe bleibt. Sodann wird der Kopf wieder in jene Pfanne des Halsschildes eingesetzt, wohin er transplantiert werden soll. Da die Pfanne des Halsschildes den Kopf halbkreisförmig umgibt, so wird dieser bei aufrechter Stellung des Rumpfes durch Reibung, Luftdruck, Schwerkraft und das rasch erstarrende Blut an Ort und Stelle festgehalten. Es ist also nur die Unterbringung des Käfers in einer solchen Weise erforderlich, daß er senkrecht aufgestellt bleibt und auch nicht bei Erwachen aus der Narkose durch

starke Bewegungen sich des Kopfes wieder entledigt. Zu diesem Zwecke werden Gläschen verwendet, die in aufrechter Stellung durch Kartonstreifen gesteckt werden, die ihrerseits in Gläsern stehen (Abb. 31). Bei passender Auswahl des Gläschen-durchmessers werden die kopfzuoberst eingesenkten Käfer eben in ihnen eingezwängt und daher der Bewegungsfähigkeit beraubt sein. Die Anzahl der anheilenden Köpfe ist sehr von der Haltung der Käfer nach der Operation abhängig. Eine hinreichende Feuchtigkeit, eventuell Injektion von Wasser in den Enddarm, richtige Temperatur sind wichtig: nicht zu warm, da sonst rasche Fäulnis absterbender Partikel, nicht zu kalt, da sonst zu große Verzögerung des Wundverschlusses. Wasser darf nicht direkt auf offene Wunden kommen; es sind deshalb die Tiere erst nach völliger Verharrschung und zuerst nur probeweise auf kurze Zeit in das Wasser zurückzubringen. Die Operationen müssen alle außerhalb desselben und an gut getrockneten Käfern angestellt worden sein. Bei sehr starker Blutung ist etwas Gerinnung abzuwarten, da sonst der Kopf durch den Blutdruck abgehoben werden kann. Selbst unter Beachtung aller dieser Momente ist nur ein geringer Prozentsatz von Verheilungen zu konstatieren. Wenn die Wasserkäfer nicht gegen 2 Wochen am Leben bleiben, ist nur eine oberflächliche Verheilung, aber kein Wiederauftreten unterdessen erloschener Bewegungen, sei es des Kopfes oder der Vorderbeine zu bemerken. Die anatomische Untersuchung ergibt das Vorhandensein eines Häutchens zwischen Kopf und Halsschild, welches die Speiseröhre abschließt. Später findet sich aber nach den Angaben des Versuchsanstellers diese zum Munde durchgängig und frühestens in der vierten, meist erst nach 8 Wochen sei bei homoplastischen *Hydrophilus* Aufnahme von Algen durch den Mund und Abgabe von Fäces durch den Anus möglich. Zur Konstatierung der Durchgängigkeit des Darmes sind künstlich gefärbte Algen verwendet worden, die ebenso gefärbte Fäces ergaben. Übrigens sollen alle Käfer vor der Operation durch mehrtägiges Hungern der alten Kotmassen entledigt sein. Die Wiederaufnahme der bei der Köpfung gestörten Geh- und namentlich Schwimmbewegungen erfolgte allmählich, zuerst war den Käfern das Tiefentauchen unmöglich, erst von der dritten Woche an konnte es sich wieder einstellen (Finkler 1, 1923). Um das Verhalten gynandroplastisch vereinigter Kopf-Rümpfe zu beob-

achten, sind alle möglichen Kombinationen zwischen männlichen, weiblichen Rumpfen und deren Köpfen paarweise in einzelnen Gefäßen aufgestellt worden. Als nichtgynandroplastische Kontrollen dienten normale Männchen und Weibchen. Es zeigte sich, daß nur solche Rumpfe in der charakteristischen Kopulationsstellung auf einem anderen Käfer anzutreffen waren, die männliche Köpfe tragen. Hingegen waren alle besprungenen Leiber weibliche, die aber gleichgültig welchen Kopf immer tragen konnten. Wie zu erwarten, übt also der Rumpf des Weibchens den Reiz für den männlichen Sprung aus, wie wir das auch beim Schwammspinner gesehen haben (s. vor. Abschnitt). Den Ausschlag für das Bespringen gibt nur der männliche Kopf (Finkler 2, 1922). Das steht ganz im Einklang mit den später zu besprechenden Erfolgen der Transplantation von Keimdrüsen allein an Insektenlarven (s. Kapitel XII). Der Einwand, daß bei den Wirbeltieren die Keimdrüse für den Geschlechtsinstinkt maßgebend sei (Börner 1924, Meinken 1924) ist daher nur auf unzulässigen Vergleich gestützt (Przibram 1924, S. 256). Zu heteroplastischen Versuchen dienten in Verbindung mit dem Wasserkäfer die gelbgeränderten Schwimmkäfer der Gattung *Dytiscus*. Dieselben sind aber hinfalliger als *Hydrophilus* und zu homoioplastischer Verpflanzung ungeeignet. An diesem Objekt sind daher stets Mißerfolge zu erwarten (Blunck und Speyer 1, S. 23, 1924); doch ist das Anwachsen des Kopfes mit wiederhergestellter Blutzufuhr wahrscheinlich nach wenigen Tagen feststellbar, denn die replantierten Köpfe überlebten länger als nicht wieder aufgesetzte (Blunck und Speyer 1924, S. 168). In Heteroplastik können aber sowohl *Hydrophilus* mit *Dytiscuskopf*, als auch *Dytiscus* mit *Hydrophiluskopf* gelingen. Der Raum zwischen dem kleinen *Dytiscuskopf* und der hierfür zu großen Pfanne der *Hydrophilus*brust wurde mit später zur Resorption gelangendem Fettgewebe aus dem Abdomen des *Dytiscus* ausgepolstert (Finkler 1, S. 111, 1922). Die Gewebe und Blutflüssigkeiten der verschiedenen Käferarten übten, entsprechend unseren Erfahrungen über das Fehlen von Serumimmunreaktionen bei den Wirbellosen und der freien Mischbarkeit ihres Blutes (vgl. Kopeć 1911, S. 75), keine schädigende Wirkung aus (Blunck und Speyer 1, S. 23, 1924). Der solche voraussetzende Einwand gegen die Möglichkeit der Heteroplastik

zwischen den einander recht wenig nahestehenden kolbenfühlerigen, allesfressenden Wasserkäfern und fadenfühlerigen, räuberischen Schwimmkäfern (v. Lengerken 1924, S. 169; Börner 1924; Meinken 1924) ist daher abermals eine unerlaubte Verallgemeinerung (Przibram 1924, S. 255). Eine andere Einwendung gegen die Möglichkeit, daß Wasserkäfer mit aufgesetztem Schwimmkäferkopfe lebensfähig sein könnten, ist von solchen Forschern (Blunck und Speyer 1924) erhoben worden, welche infolge eigener Versuche mit der Injektion von *Hydrophilus*blut in *Dytiscus*leiber sich von der Unschädlichkeit der Fremdvereinigung überzeugt hatten. Es sollte dem Wasserkäferleib mit Schwimmkäferkopf unmöglich sein im Wasser auszuhalten, weil *Hydrophilus* im Gegensatz zu *Dytiscus* die Fühler zum Atmen benötige. Es ist richtig, daß *Hydrophilus* mit dem Kopfe voran an die Wasseroberfläche kommt, um Luft zu schöpfen, der *Dytiscus* mit der Hinterleibspitze. Aber die Fühler sind, wie Abschnittversuche zeigten, durchaus für die Atmung des Wasserkäfers entbehrlich, er nimmt die Luft an den Winkeln des Kopfes und Halsschildes, wahrscheinlich auch an den Hinterwinkeln des Halsschildes, auf, so daß hierin keine Not für den *Hydrophilus* mit aufgesetztem *Dytiscus*kopf zu bestehen braucht (Przibram 1924). Natürlich muß den Käfern die Gelegenheit gegeben sein, an diesen Stellen mit der Luft direkt in Berührung zu treten. Ist ihnen dies verwehrt, so gehen sie zugrunde (Blunck und Speyer 1924). Selbst der kopflose *Hydrophilus* vermag sich, auf der Wasseroberfläche treibend, mit Luft zu versorgen, und bei Zimmertemperatur mindestens über Tag aushalten, ohne daß Pflanzen mit im Gefäß wären und ihm Sauerstoff zuführen würden. Die Schwimmart wird durch die Enthauptung oder den Fremdkopf nie beeinflusst: der *Hydrophilus*leib tritt stets Wasser, indem er die Beine desselben Segmentes abwechselnd auf- und niederbewegt, während der *Dytiscus*leib mit beiden Hinterbeinen gleichzeitig rudert (Abb. 32). Leider steht eine histologische Untersuchung der Kopftransplantate aus, so daß über eine Wiederaufnahme der Funktion durch Nervenvereinigung das letzte Wort noch nicht gesprochen werden kann. Die beobachtete äußerliche Verlötung der Tracheen, Nerven und Speiseröhre kann nicht als ein voller Beweis für ihre funktionelle Verbindung angesehen

werden und die physiologischen Befunde lassen wohl auch andere Deutung zu. Die Ausstoßung von Fäces könnte auf einem alten Reste beruhen, dessen Färbung von dem eindringenden, den gereichten Algen anhaftendem gefärbten Wasser herrühren könnte. Selbst das geschilderte Verhalten der gynandroplastischen Vereinigungen wäre ohne Nervenanschluß deutbar, wenn sich im Männchenkopfe ein Inkret bildet, das in den Leib gelangend, in demselben den Klammreflex auslöst, der allerdings dann auch im weiblichen Körper latent sein müßte. (Solches wäre durchaus nicht unmöglich, denn bei den Fröschen scheint der Klammerreflex auch beim Weibchen auslösbar, vgl. Koppányi und Percy

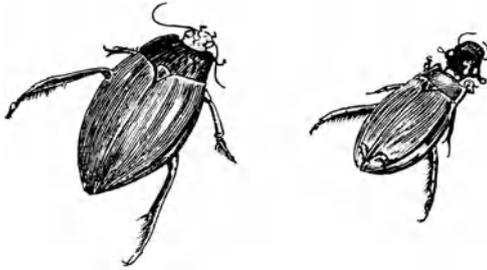


Abb. 32. Kopftransplantation (zu Finkler 1923).

Links: Wasserkäfer, Hydrons Rechts: Schwimmkäfer, Dytiscus
 piceus mit Schwimmkäferkopf (sp. ?) mit Wasserkäferkopf
 (wassertretend). (stoßschwimmend).
 (Nach kinematographischen Aufnahmen.)

1924). Daß beschriebene Verschwimmen des gelben Vorder- und noch mehr des Hinterrandes von *Dytiscus marginalis*, bei Aufsetzen eines Hydrophiluskopfes (Finkler 3, S. 126, 1922) dürfte schon deshalb nicht auf einem vom Auge aus kontrollierten Farbwechsel beruhen, weil es viel rascher eintritt, als neue Nervenvereinigung beim Kaltblüter eintreten könnte. Eher ist an ein Eindringen pigmentbildenden Blutes vom Kopfe her zu denken (Przibram 1924; nach weiteren Untersuchungen wäre übrigens das Verschwimmen bei *D. marginalis* nur vorübergehend, und eine genaue Revision von Finklers Präparaten hat gezeigt, daß er entgegen seinen Angaben 3, S. 177, 1923 auch *D. dimidiatus* verwendet hatte, der zu den Arten mit undeutlich oder gar nicht vorn und hinten geändertem Halsschild gehört, so daß es nahe liegt, er habe das Schwimmen nicht an denselben Exemplaren zu

Ende beobachtet, sondern die nachträglich beobachtete Halschildverschiedenheit mit *D. marginalis* verwechselter *D. dimidiatus* für die Endstufe des Verschwimmens bei *D. marginalis* angesehen). Undenkbar ist jedoch selbst ein reversibler Farbwechsel in der Chitinbekleidung (entgegen Blunck und Speyer 1924, S. 2) nicht, denn ein solcher kommt bei den Käfern der Gattung *Dynastes* als Folge verschiedener Feuchte im Leben wie im Tode vor (Andrews 1916). Vom Auge allein abhängigen Farbwechsel haben die Stabheuschrecken (Przibram und Brecher 1922, S. 176; Schmidt-Auracher 1921 entgegen Schleip 1910; Blunck und Speyer 1924), bei denen allerdings ein Teil der Pigmente nicht in der Chitincuticula, sondern in der Hypodermis liegen. Bei ihnen soll der Kopf die Färbung des Rumpfes bestimmen, wenn er funktionell replantiert wurde, wobei zur Vermeidung des Verblutens vorübergehend eine Fadenum schnürung zwischen Vorder- und Hinterbrust vorgenommen worden ist (Finkler 1, 3, S. 130, 1923). Ähnlich soll es sich beim Rückenschwimmer, *Notonecta*, verhalten, aber nur dann, wenn als Kopf eine durch starke Belichtung von unten aus *N. glauca* mit fahlen Flügeldecken künstlich erzeugte *N. marmorea* mit dunkel marmorierten verwendet wird, nicht bei Verwendung der Standortrasse gleichen Aussehens (Finkler 3, S. 129, 1923; vgl. ähnliche Angaben Kammerers über Vererbung der Salamandramodifikationen Abschnitt IV c). Da bisher weder histologische Untersuchung, noch eine Kontrolle der Lichtbedingungen bei den kopfreplantierten Stabheuschrecken und Rückenschwimmern vorgenommen worden ist, so werden die Deutungen des Versuchsanstellers nicht als die einzig möglichen angesehen werden können. Wir müssen daher vorläufig als sichergestelltes Resultat der autophoren Kopfreplantation bloß die damit erreichte Möglichkeit verzeichnen, den Kopf länger als sonst nach Abtrennung reizbar und lebend erhalten zu können, und es der weiteren Nachprüfung, die aber eine zu längerer Lebensdauer der Objekte geeignete Pflege sich angelegen sein läßt, überlassen, inwieweit diese Transplantationen für biologische Problemanalyse sich verwenden lassen.

Neuntes Kapitel.

Wirbeltiere.

Wir haben erwähnt, daß die Abnahme des Kopfes bei den Wirbeltieren zu einem raschen Stillstand der Atmung und des Blutkreislaufes, sowie der Funktionen des Zentralnervensystems und damit zum Tode führt. Nun müssen wir aber eine Einschränkung dieser allgemeinen Angabe vornehmen: werden Larven von Amphibien auf einem genügend frühen Entwicklungsstadium operiert, so tritt keine dieser Folgen ein, weil die Versorgung mit den zum Wachstum und Weiterleben sonst notwendigen Stoffen durch Resorption von Dotter, der noch aus dem Ei stammt, erfolgen kann. Vor dem Ausschlüpfen der Frosch- oder Molchlarven aus den Eihüllen, aber selbst noch eben nach Verlassen derselben, pflegt noch dieses Stadium vorhanden zu sein Born (1897, S. 361). Kopf, Rumpf und Schwanz sind deutlich unterscheidbar, die am Halse stehenden Kiemen wenigstens angedeutet, von den Gliedmaßen aber keine (Frösche) oder bloß die vorderen (Molche) ausgebildet. Bei den fußlosen Froschlarven, welche als „Kaulquappen“ bezeichnet werden, kommen späterhin zuerst die hinteren Beine zum Vorschein, während erst kurz vor der Verwandlung zum lungenatmenden Vollfrosche die Vorderbeine, und zwar normalerweise das linke zuerst, hervorbrechen. Bei der Metamorphose werden die Kiemen resorbiert, der Schwanz abgestoßen und meist die Färbung weitgehend verändert. Die Molche verlieren zwar bei der Verwandlung ebenfalls die Kiemen und verändern die Farben, behalten aber den Schwanz bei, daher die Bezeichnung „Schwanzlurche“ im Gegensatz zu den schwanzlosen Lurchen oder Fröschen. Sofern zu den Transplantationsversuchen an Amphibienlarven unausgeschlüpfte Larven, „Embryonen“, verwendet werden, müssen sie aus den sie mehrfach umschließenden Eihüllen entnommen werden, was durch vorsichtiges Aufschneiden dieser geschieht. Auf späten Embryonalstadien hat dies ebenso wie bei ungefurchten Eiern keine Schwierigkeit; hingegen empfiehlt es sich, auf den dazwischenliegenden Entwicklungsstufen nicht die Ausschälung vorzunehmen, weil leicht ein Zerfließen des Embryos stattfindet. Zur Transplantation auf diesen Stadien werden die Eier schon vorher der Hüllen entledigt und entwickeln sich auch ohne dieselben in gut

durchlüftetem Wasser normal weiter. Das günstigste Stadium zur Vornahme der Verpfpung ganzer Körperabschnitte, und nur diese wollen wir im vorliegenden Kapitel besprechen, ist jenes, auf welchem der Kopf und Schwanz bereits deutlich abgesetzt, die Kiemengegend angeschwollen ist, das sogenannte „Schwanzknospenstadium“. Bei unserem Teichfrosche, *Rana esculenta*, beträgt die Gesamtlänge des Embryos dann 3 bis 3,5 mm, die Schwanzknospe ist noch nicht gekrümmt. Die Eier werden mit einem Glasröhrchen aufgesaugt und in ein Schälchen mit 0,6 proz. Kochsalzlösung gebracht, welche den Larvenkörper des aus den Hüllen genommenen Embryos eben bedeckt. An Stelle der „physiologischen“ Kochsalzlösung, welche ihrem Salzgehalte

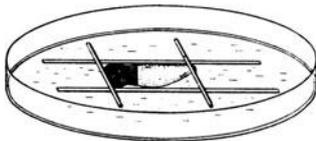


Abb. 33. Fixierung einer harmonischen Froschquappenkomposition durch kreuzweise Auflage von Silberdrähten auf Silberschienen
(Schema zu Born 1895, 1897).

etwa der Körperflüssigkeit der Tiere entsprechen soll, läßt sich aber auch reines Wasser verwenden. Infektionen sind nicht zu befürchten, ein Sterilisieren der Instrumente unnötig. Als Operationsmesser dient eine Impflanzette, deren Klinge um 120° vom Hefte absteht. Zur Fixierung der abgeschnittenen

Teile in der gewünschten Lage zueinander dienen Silberdrähte (Born 1894, 1895, 1897); Aluminiumdrähte sind ihres geringeren Gewichtes wegen weniger geeignet (Morgan 1899). Es ist günstiger, die Drähte nicht unmittelbar auf die Larven zu legen (wie Born 1894 tat), sondern rechts und links der Larve aus ihnen zuerst „Schienen“ herzustellen (Abb. 33). Dann werden der Quere nach darüber zwei weitere Drähte gelegt, welche nun auf den Schienen aufruhend und das Entgleiten der eingeschlossenen Tierstücke verhindern, ohne auf sie mit dem ganzen Gewicht zu drücken. Dazu müssen die Drähte einen Durchmesser von 0,4 bis 1,5 mm besitzen. Als Länge genügt 1 bis $1\frac{1}{2}$ cm. Um die Stücke der Larven in die richtige Lage zu bringen und kleine Korrekturen während des Auflegens der Drähte vorzunehmen, bedient man sich eines Pinsels, einer Nickelinpinzette und eines durch Flachfeilen einer dicken Nadel hergestellten Spartels. Auf die Leichtigkeit des Gelingens der Vereinigungen hat außer dem verwendeten

Stadium die Artzugehörigkeit und die Zusammenstellung der Komponenten großen Einfluß. Manche Froscharten besitzen ein sehr geringes oder, besser gesagt, langsames Überhäutungsvermögen, so daß die Schnittländer selbst bei guter Anpassung zu lange offen bleiben und Zerfall eintritt, so der Taufrosch, *R. fusca* (Born 1897, S. 353). Der ebensowenig überhäutende Springfrosch, *R. arvalis*, ist gegen Verletzungen weniger empfindlich, daher schon eher verwendbar (Born 1897, S. 355). Unsere gewöhnliche und Kreuz-Kröte, *Bufo variabilis* und *B. calamita*, haben sehr kleine Eier und die Embryonen sind infolge starken Überzuges mit Flimmerhaaren unruhig, ein dem Transplantieren im allgemeinen schädlicher Umstand. Die Knoblauchkröte, *Pelobates fuscus*, hat als Embryo fast kreisförmigen Querschnitt, der in Verbindung mit Flimmerung leicht zum Entgleiten aus den Drähten führt, weshalb trotz bedeutenderer Größe und ausgezeichneten Überhäutungsvermögens diese Spezies ebenfalls wenig zu Pfropfungen an Larven geeignet erscheint (Born 1897, S. 354). Es gibt aber eine Kombinationsart, bei der Flimmerung günstig ist, nämlich bei der Vereinigung von zwei Hinterhälften, weil da die nach vorn gerichtete Flimmerbewegung am Aneinanderpressen der Schnittflächen mithilft (partielle Autophorie). Die Unke, *Bombinator igneus*, welche auch sonst günstige Verhältnisse für Pfropfungen von Körperabschnitten aufweist (Born 1897, S. 357), macht wiederum manche Vereinigungen dadurch besonders leicht, daß die auf einem frühen Embryonalstadium (nach Schluß des Rückenmark- oder Medullarrohres) einsetzende Krümmung des Embryos diesen federnd gegen die Drähte andrückt (Born 1897, S. 368). Am besten geeignet erwies sich wegen guter Überhäutung, bedeutender Größe, ovalen Querschnittes, geringer Flimmerung und Empfindlichkeit gegen Verletzung der Teichfrosch, *R. esculenta* (Born 1897, S. 356), wenigstens unter europäischen Froschlurchen.

Bei ihm konnten alle jene Kombinationen von Vorderstück oder Kopf, Mittelstück oder Rumpf, Hinterstück oder Schwanz vorgenommen werden, die wir an den wirbellosen Tieren, namentlich Polypen, Würmern und Schmetterlingspuppen kennengelernt haben. Ist die Quappe in zwei Stücke der Quere nach zerlegt und dann wieder in gleicher Orientierung vereinigt worden, so resultieren ganz normale Tiere. Zur sicheren Einhaltung der

Orientierung kann eine Hautbrücke gelassen worden sein (Born 1897, S. 386; „Idioplastik“). Die Drähte können schon am Nachmittag desselben Tages entfernt werden; die Vereinigung bleibt dauernd. Nach 10 bis 20 Tagen setzt die Blutzirkulation ein, welche von einer Komponente zur anderen durchgreift, die Quappen fressen, verdauen und defäzieren. Sie wachsen und überstehen auch die Metamorphose (Born 1897, S. 371). Ganz ähnlich verhalten sich „verlängerte“ Quappen, die beispielsweise durch Anfügung eines Kopfes samt Kiemenregion an einen nur des Vorderkopfes beraubten Partner zustande kommen (Born 1897, S. 393). Das Wachstum geht sehr gut vonstatten, auch bei Vereinigung von zwei Tieren mit den Bäuchen oder dem Rücken gegeneinander, aber nur dann, wenn die Partner gleichsinnig sehen. Sind hingegen die Augen entgegengesetzt gerichtet, so zappeln sich die Pfropfungen zu Tode, weil jedes der Gehirne nach einer anderen Richtung zieht (Born 1897, S. 373). Außer den glatten Verwachsungen der äußeren und inneren Gewebe kommen Regulationen in der Morphologie oder Physiologie der Komponenten nicht zustande. Die Darmrohre, Blutgefäße und Nervenstränge stellen funktionelle Verbindung her, Leberanlagen verschmelzen (Born 1897, S. 427), aber es bleibt jedem Stück der ihm der Anlage nach zukommende Charakter. Bei den „verlängerten“ Tieren bleibt entsprechende Vermehrung der Organe bestehen. Sind zwei Herzen in der Komposition zusammengekommen, so bleiben sie bestehen und ein jedes schlägt in einem anderen Rhythmus (Born 1897, S. 410; vgl. auch weiter unten Abschnitt über Transplantation von Organen: Herz). Ebenso verhält es sich bei Einfügung einer halben Quappe unter rechtem Winkel, etwa einer Kopfhälfte (Abb. 34) oder einer Schwanzhälfte (Abb. 35) in den Bauch einer ganzen. Regenerationen fehlender Organe kommen nur in sehr geringem Umfang vor. Fehlen beispielsweise die Augen, die selbst leicht verwachsen (Born 1897, S. 590), so werden sie nicht ersetzt, und die Quappen gehen zugrunde, sobald sie ihren Dottervorrat aufgezehrt haben, weil sie keine Nahrung zu erkennen vermögen, selbst wenn das Darmrohr eine funktionsfähige Kommunikation hergestellt hat (Born 1897, S. 587). Zum Tode verurteilt sind natürlich auch die erwähnten gegensinnig vereinigten Schwanzstücke, da sie keinen Mund besitzen und daher der selbsttätigen Nahrungs-

aufnahme unfähig sind. Doch können sie $2\frac{1}{2}$ Wochen erregbar bleiben (Born 1897, S. 518). Das Gehirn ist also zu ihrem Leben nicht notwendig. Auch geht das Wachstum solcher Kompositionen weiter vor sich, die gerade kein Gehirn, aber Mund und Darmrohr besitzen. Auch abgeschnittene Köpfe überhäuten und treiben tagelang flimmernd umher (Born 1897, S. 383). Hier findet ebensowenig eine Regeneration von der schwanzwärts gerichteten Schnittfläche aus statt, als wenn eine Kopfpartie verkehrt auf einen Rumpf angeheilt wird. Das ist nicht zu ver-

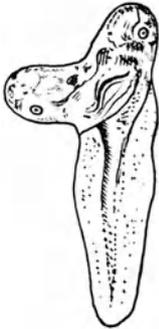


Abb. 34. *Rana esculenta*, Vorderstück einer Quappe am Bauch eines anderen Exemplares angesetzt (Born 1897, Taf. XVII, Fig. 16).

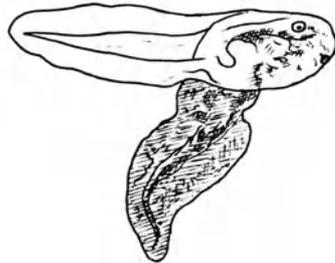


Abb. 35. Hinterstück einer Quappe von *Rana arvalis* am Bauch einer solchen von *R. esculenta* angesetzt (Born 1897, Taf. XVIII, Fig. 23).

wundern, da ja der Kopf bei den Larven der Amphibien überhaupt nicht regeneriert werden kann. Anders der Schwanz: bekanntlich erzeugen die Kaulquappen den abgeschnittenen Schwanz sehr leicht wieder, selbst noch kurz vor dem Verschwinden desselben bei der Metamorphose. Der abgeschnittene Schwanz beginnt bei jungen Quappen von der kopfwärts gewendeten Schnittfläche aus zu regenerieren (Lit. Przi bram 1909 Reg. und Born 1897, S. 380), kann aber mangels Nahrungszufuhr nicht lange genug am Leben bleiben, daß man den Charakter des Regenerates erkennen könnte, denn es treten zwar Verlängerungen der Chorda, des Rückenmarkes, der Haut mit ihrem Pigment auf, nicht aber neue Muskelsegmente und das Blut tritt nicht in Zirkulation (Born 1897, S. 381). In den Lymphsack von Fröschen eingebrachte Quappenschwänze regenerieren ebenfalls beiderseits (Naville 1924).

Mittels der Pfropfung können nun aber die Schwänze viel länger am Leben erhalten werden und damit eine Reihe von Fragen der Polarität und Spezifität in analoger Weise, wie wir es bei anderen Tiergruppen sahen, behandelt werden. Solche Versuche sind an amerikanischen Fröschen ausgeführt worden. Alle drei verwendeten Arten, *Rana sylvatica*, *R. virescens* und *R. palustris*, zeigten sehr gutes Überheilungsvermögen. Für Heteroplastik sind die beiden letzteren Spezies deshalb geeignet, weil sie in vielen Geweben sich der Farbe nach deutlich voneinander unterscheiden, daher die Zugehörigkeit zu Pfropfstamm oder Pfropfreis gut kenntlich erscheint. Die Eier und Embryonen von *R. palustris* sind licht gelbbraun, jene von *R. virescens* dunkelbraun, fast schwarz. Die Farbe wird teilweise durch die äußere Bekleidung,

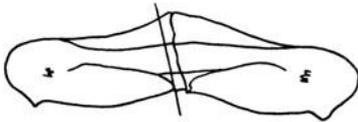


Abb. 36. Quappen von *Rana virescens* aboral opponiert vereinigt (Harrison 1899, S. 23, Fig. 10), sodann die größte Partie der linken Komponente durch queren Schnitt entfernt.

das „Ektoderm“, teilweise durch Dotterkörnchen hervorgerufen, welche durch alle Gewebe hin verteilt sind. In *R. palustris* sind sie gelb, in *R. virescens* weißlich (Harrison 1899, S. 3). In der ausgebildeten Quappe ist dementsprechend das Muskel-

gewebe bei ersterer Art goldgelb, bei letzterer ebenso wie bei *R. sylvatica* (Th. H. Morgan 1900) grauweiß. Wird der Schwanz je einer unausgeschlüpften Larve von *R. palustris* und *R. virescens* durch einen queren Schnitt zur Hälfte entfernt und dann eine Vereinigung dieser des halben Schwanzes beraubten Embryonen durch Aneinanderheilen der Wundflächen bewirkt, so sehen die Köpfe nach entgegengesetzten Richtungen. Wird daher nun an der einen Komponente durch einen queren Schnitt an der Grenze zwischen Rumpf und Schwanz der erstere entfernt, so bleibt das zugehörige Schwanzstück derart mit dem Partner vereint, daß seine früher kopfwärts gerichtete Fläche jetzt dem einzigen verbliebenen Kopfe des Partners gegenüber entgegengesetzt zeigt (Harrison 1899, S. 23) (Abb. 36). Wir haben nun die Frage zu entscheiden, ob das von der stehengebliebenen basalen Schwanzhälfte aus sich bildende Regenerat die Orientierung zu seinem ehemaligen Kopfe beibehält, ob es durch den viel mächtigeren entgegengesetzt orientierten Partner sich zu einer Polaritätsumkehr bestimmen läßt

oder ob es eine Polaritätsumkehr zwar zeigt, aber nicht infolge Beeinflussung durch den Partner, sondern infolge seiner eigenen Tendenz. Das Ergebnis der Pfropfungen war stets das Auswachsen eines Schwanzendes von der freien Schnittfläche aus. Sowohl die äußere Form, als auch die Anordnung der Muskelsegmente, „Myotome“, läßt keinen Zweifel zu. Der Experimentator (Harrison 1898, S. 43) zieht dennoch die Erklärung vor, daß dieses Gebilde bloß ein Schwanzende infolge des Fehlens mancher regenerationsunfähiger Organe, der kegelförmigen Gestalt der Regenerationsknospe und Anomalien in der Myotombildung vortäusche, aber doch als ein rudimentär regenerierter Rumpf mit richtiger Orientierung anzusehen sei. Dem widersprechen

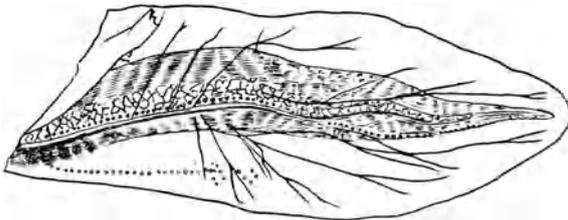


Abb. 37. Schwanz nach der in voriger Abbildung schematisch dargestellten Operation (Harrison 1899, S. 26, Fig. 14): die Myotome, Muskelabschnitte, nehmen gegen die Schwanzspitze zu wieder die ursprüngliche Anordnung an.

aber seine eigenen Abbildungen (Abb. 37), welche deutlich die Umkehr der Myotome an der Regeneratbasis zeigen (Harrison 1898, S. 26 und 32), das schon früher erwähnte Verhalten des Polypenfußes und Wurmchwanzes, die niemals vordere Teile regenerieren und die schon von mehreren früheren Beobachtern übereinstimmend angegebene Regeneration eines heteromorphen Schwanzes von der Schnittfläche des ganz abgeschnittenen und überhaupt nicht replantierten Quappenschwanzes, oder auch aus einem keilförmigen Ausschnitt an der Basis eines der Quappe verbliebenen Schwanzes an der nach vorn gerichteten Schnittfläche (Morgan 1901). Und die Parallele in allen diesen Erscheinungen bei den drei Tierkreisen macht es mehr als wahrscheinlich, daß wir die Polaritätsumkehr des opponiert replantierten Schwanzes nicht in einer Beeinflussung durch den Pfropfstamm, sondern eben in der Potenz des Schwanzes zu

erblicken haben, nur mehr Schwanz, solchen aber auch in opponierter Richtung ausbilden zu können. Ob ein opponiert implantierter Kopf einen heteromorphen Kopf an der freien Schnittfläche

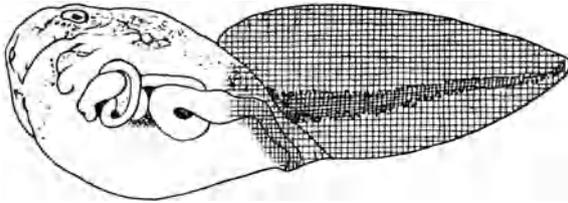


Abb. 38.

Vorderstück einer Quappe von *Rana esculenta* auf Hinterstück einer solchen von *Bombinator igneus* (Born 1897, Taf. XVIII, Fig. 24), die rötliche Färbung im Original ist durch kreuzweise Schraffierung angenommen.

regenerieren würde, ist noch nicht untersucht worden, aber vielleicht wenig wahrscheinlich, weil ja der vordere Rumpfabschnitt nicht, wie dies bei Polyp und Wurm der Fall ist, einen Kopf zu



Abb. 39.

Rana palustris mit verlängertem Kopfe von *R. virescens*, daneben links oben normaler Kopf von *R. palustris* (Harrison 1899, Fig. 25, 26).

regenerieren imstande wäre, eine solche Regeneration also überhaupt unbekannt ist. Analoges Resultat wie bei geradlinig-opponierter Zusammensetzung der Komponenten, ergibt sich auch bei Anheilung eines der Schwanzhälfte beraubten Tieres an eine schiefe Bauchwunde des Partners. Nach Abschnitt des ersteren an der Schwanzbasis blieb der halbe Schwanz am Partner mit seiner freien, ehemals kopfwärtsgerichteten Schnittfläche schief nach abwärts und hinten gerichtet (Harrison 1898, S. 36). Durch eine analoge, aber schief nach vorn gerichtete Einfügung hätte

man die Frage nach einer Beeinflussung der Polarität durch den Pfropfstamm unzweideutig beantworten können. Fast ebenso sicher deutet aber auf die negative Antwort eine in den Rücken gemachte Einlage eines Schwanzstückes, das beiderseits einen

Schwanz regenerierte (Harrison 1898, S. 37), also von der Polarität des Hauptstückes nicht beeinflußt sein konnte. An einer anderen Froschart, *Discoglossus pictus*, ist in späteren Versuchen festgestellt worden, daß beliebig eingesetzte Schwänze in jeder Richtung nur mehr Schwanz erzeugen (Giardina 1905, 1907). Ebenso wenig wie die Polarität werden die Artcharaktere der Zellen der beiden heteroplastisch vereinigten Arten verändert, so behält die an *R. esculenta*-Vorderstück harmonisch transplantierte Schwanzhälfte von *Bombinator* stets die rötlichere Färbung dieser Art bei (Born 1897) (Abb. 38). Hierfür spricht insbesondere die erfolgte Metamorphose eines *R. palustris*-Leibes, dem unter Verlängerung der Kiemenregion ein Kopf von

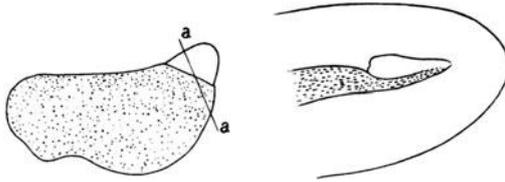


Abb. 40. *Rana sylvatica*-Quappe mit Schwanz von *R. palustris* (Morgan 1900, Biol. Bull. S. 111, Fig. 1), der schräg amputiert wird; und rechts das Ergebnis, ein aus beiden Komponenten gemischter Schwanz (dasselbst Fig. 6).

R. virescens aufgesetzt worden war, der seine *virescens*-Merkmale beibehielt (Abb 39). Das Fröschen war allerdings dunkler als normale, aber im ganzen und mehr als beide Arten. Das deutet auf eine Störung des Farbwechselchemismus hin. Die Fleckenzeichnung und vor allem die Pflugbeinbezeichnung folgten aber ganz *virescens*. Die Verwandlung erfolgte im ersten Jahre an beiden Komponenten gleichzeitig (vgl. Abschnitt: Auge und Kiemen), der Frosch war kleiner, als jede der verwendeten Arten gewesen wären (Harrison 1897, S. 51). Durch heteroplastische Transplantation richtig orientierter Schwänze einer der beiden Spezies und schiefen Abschnitt, der an der Schnittfläche Gewebe beider Arten beließ, konnte einheitliche Ausformung des Schwanzregenerates, aber unter deutlicher Beibehaltung der beiderseitigen Zellarten erzielt werden (*R. sylvatica* und *palustris* — Th. H. Morgan 1899, 1900) (Abb. 40). Zirkulation des Blutes aus einem *R. esculenta*-Herzen in ein *R. arvalis*-Hinter-

stück brachte keine Veränderungen hervor (Born 1897, S. 567). Von *Bombinator igneus* und *R. esculenta* ist eine Kopfvereinigung gleichgewendeter Larven in Oppositionsstellung gelungen; die beiden Köpfe fraßen, und bei histologischer Untersuchung 15 Tage nach der Operation zeigte sich ebensogute Verwachsung wie bei Partnern, welche ein und derselben Gattung angehörten (Born 1897, S. 569).

Die Einpflanzungen von Barschschwanzflossen in Goldfische (Gross 1906) haben ebenso wie die alten Versuche über das Weiterwachsen in den Rücken von Ratten deplantierte Schwänze (Bert 1866) keine sehr instruktiven Ergebnisse gezeitigt.

C. Transplantation der Organe (und Organanlagen).

Zehntes Kapitel.

Sinnesorgane (Auge ausgenommen).

Es ist wohl hauptsächlich historischen Gründen zuzuschreiben, daß die Transplantation einzelner Organe, namentlich der Sinnesphären, später in Angriff genommen und bis zur funktionellen „Implantation“ durchgeführt worden ist, als jene ganzer Körperregionen. Denn an den pflanzenähnlichen niederen Tieren, an welchen die Prüfung einer Vermehrung durch Stecklinge nahe lag, sind entweder besondere Sinnesorgane nicht vorhanden oder doch die Größe derselben so gering, daß ihre Entnahme und Wiedereinsetzung auf große technische Schwierigkeiten stößt. Als es sich nun aber gezeigt hatte, daß diese letzteren durch die Methoden der embryonalen Transplantation (Born, Braus, Harrison, Lewis, Spemann) beseitigt werden können, sind zunächst an den Amphibienembryonen Experimente ausgeführt worden, welche sich der Transplantation zur Lösung von Entwicklungsfragen bedienen. Hauptsächlich handelt es sich dabei um die Entscheidung, ob die Sinnesorgane und ihre einzelnen Bestandteile aus vorbestimmten Anlagen des Embryos ohne gegenseitige Beeinflussung, also nur durch „Selbstdifferenzierung“, entstehen, oder ob nicht die Anwesenheit mancher anderer Teile notwendig ist, um die Bestandteile hervorzubringen, eine „abhängige Differenzierung“ vorkomme. Bei allen Endorganen der fünf gewöhnlich unterschiedenen Sinnesgebieten, des Tast-, Geschmacks-, Geruchs-, Gehörs- und Gesichtssinnes, ist zunächst der Einfluß des zugehörigen zentralen Nervenorganes zu prüfen. Kann sich die Anlage des Endorganes ohne Anwesenheit des Zentralorganes oder einer Verbindung mit der Anlage dieses letzteren entwickeln? Als erstes Beispiel sei die Seitenlinie der Kaulquappen

gewählt. Es sind das Ketten von Sinnesorganen, welche wie die sonstigen weit über die Hautoberfläche verstreuten Sinneskörperchen der Wirbeltiere, in die Gruppe des Tastsinnes gerechnet werden, obschon über ihre Funktion eigentlich nichts Definitives bekannt ist. Die Anlage der Seitenlinien liegt bei den jungen Quappen des „Schwanzknospenstadiums“, wie sie am besten zu den Kompositionen Borns verwendet werden, an der Grenze zwischen Hinterkopf und Rumpf, wo sich die Gesamtbreite (besser gesagt: Gesamthöhe) der Kaulquappe hinter der eben als Einsenkung der Hautgrundschicht deutlichen Ohranlage verengt. Die schwanzwärts vom Ohre liegende verdickte, dorsale Epidermis läßt sich in zwei Felder teilen, die durch einen

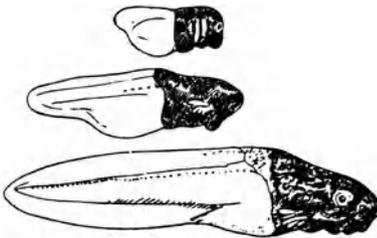


Abb. 41. Auswachsen der Seitenlinie von *Rana sylvatica* auf das Hinterstück von *Rana palustris* (Harrison 1903, Taf. III, Fig. 1, 2, 4).
Drei Stadien.

dünneren Teil der Hautgrundschicht zusammenhängen; das dorsale Ende des Vagusganglions liegt hier eingebettet. Obschon die oberflächliche Betrachtung eine scharfe Grenze zwischen Ganglion und Sinnesanlage nicht überall zu ziehen gestattet, ist deren völlig getrennte Anlage an Querschnitten kenntlich. Bei Entfernung

der Vagusganglionanlage wächst die Seitenlinie dennoch aus, indem sie schwanzwärts wie normal sich immer weiter ausdehnt, ohne daß sie aber von den Vagusnervenfaseren begleitet würde. Diese Auswachsverhältnisse sind nun besonders deutlich zu beobachten, wenn Quappen verschiedener Farbe vereinigt werden. Wenn nämlich der Kopfteil des fast schwarzen Embryos von *Rana sylvatica* mit dem Schwanzteil des hellbraunen Embryos von *R. palustris* zu einem Exemplar normaler Form vereinigt wird, so erscheint nach einiger Zeit ein feiner dunkler Strich im hellen Felde des Palustris-Hinterkörpers. Dieser Strich, der sich als die stark pigmentierte Anlage der Seitenlinie herausstellt, dehnt sich allmählich nach der Schwanzspitze aus, und sondert sich in eine Reihe pigmentierter Punkte, die einzelnen Seitensinnesorgane (Harrison 1903, S. 36) (Abb. 41). Es gelingt

also bei dieser Transplantationsart, den hellbraunen Palustris-leib mit dunklen Seitenlinien von *Sylvatica* durch die eigene Wachstumstendenz der Sinnesanlage zu versorgen. Würde man dann die Vereinigung wieder an der Grenze der Komponenten entzwei schneiden und das *Sylvatica*-vorderteil durch ein Palustris-vorderteil ersetzen, so hätte man eine Palustrisquappe, welche sich von einer normalen nur durch die dunkle *Sylvatica*-Seitenlinien unterschiede. Ein solches Resultat ließe sich durch direkte Transplantation solcher Seitensinnesorgane wohl kaum und dann nur mit größter Schwierigkeit bewerkstelligen. Dieser Versuch scheint noch nicht durchgeführt worden zu sein, weil die Problemstellung auf den eventuellen Nerveneinfluß gerichtet war, wofür andere Kombinationen verwendet werden mußten. Es wurden an der Vereinigung *Sylvatica*-vorderteil mit Palustrishinterteil der erstere hinter dem Vagusganglion zu einer Zeit abgeschnitten, da die Seitenlinie auszuwachsen begonnen hatte, ohne daß noch Nervenfasern vom Ganglion derselben nach-

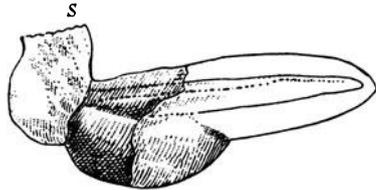


Abb. 42.

Auswachsen der Seitenlinie von *Rana sylvatica* (Harrison 1903, S. 73, Fig. 8) ohne Vagusganglion in einen Schwanz von *R. palustris*. Zur Verheilung des abgeschnittenen Kopfendes von *sylvatica* ist ein verkehrt angelegtes *palustris*-Stück verwendet.

gekommen wären. Zur Schonung der Embryonen war Narkose mit 0,02 Proz. Aceton-Chloroform („Chloretone“ Abel) und Verschuß der Schnittfläche im Vorderteil mittels eines verkehrt orientierten *Palustris*-Schwanzstückes vorgenommen worden (Abb. 42). Es erfolgte ebenso wie bei einfacher Ausschneidung eines rechteckigen die Vagusganglion umfassenden Halsstückes normales Weiterwachsen der dunklen *Sylvatica*-Seitenlinie in das helle Hinterteil des *Palustris* hinein (Harrison 1903, S. 72). In anderen Versuchen wurde die Polarität des angesetzten Hinterstückes umgekehrt, so daß also die auswachsende Seitenlinie nicht auf die dorsale, sondern auf die ventrale Kante des Schwanzes treffen mußte. Gewöhnlich hinderte sie dies nicht in normaler Weise weiterzuwachsen, so daß sie in bezug auf das *Sylvatica*-vorderteil ihre dorsale Lage am Schwanz erreichte, aber eigentlich die ventrale

Kante des Palustrisschwanzes begleitete. Nur wenn eine starke Narbe an der Verwachungsstelle verblieben war, kam es zu einer Ablenkung nach unten und nun wurde das Fortwachsen gegen die untere Kante, welche eigentlich die dorsale des Palustrisembryos ist, zu Ende geführt (Harrison 1903, S. 97) (Abb. 43). Aus den Abbildungen geht hervor, daß nach der invertierten Anheilung des Palustrisschwanzes die ursprüngliche Anordnung der Muskelsegmente, „Myotome“, erhalten bleibt. Die Seitenlinie wird also in beiden Fällen, mag sie der oberen oder der unteren Kante des angesetzten Schwanzes zustreben, von der Mitte der Myotome abgewiesen. Wurden Vorderkörper von *Sylvatica* senkrecht in den Rücken von *Palustris* einer die Seitenlinienanlage des letzteren umfassenden Wunde nach vorn oder hinten sehend eingepflanzt, so erreichte die dunkle Seitenlinie die dorsale Kante des hellen Schwanzes (Harrison 1903, S. 86 u. 99) (Abb. 44).

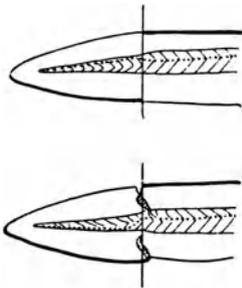


Abb. 43.

Schema (zu Harrison 1903, S. 96, Fig. 18; S. 97, Fig. 20) des Verlaufes von Seitenlinien nach dorsoventral verkehrter Schwanztransplantation. Die Seitenlinie wächst bei glatter Verheilung (obere Abbildung) an der nach oben gerichteten, bei Vernarbung (untere Abbildung) an der nach unten gerichteten Kante weiter. Dorsalränder durch stärkere Kontur angedeutet.

mit dem ventralen Flossensaum des ersteren zusammenpaßte. Ergebnis: der Schwanz des *Palustris* wird an der dorsalen Myotomkante von seiner eigenen, an der ventralen von der Seitenlinie der *Sylvatica* begleitet, hat also oben und unten eine Reihe von Seitenorganen (Harrison 1903, S. 101). Wurden verlängerte Embryonen von *Sylvatica* durch Einschaltung eines verkehrt orientierten *Palustris*rumpfstückes hergestellt, so durchwuchs die Seitenlinie dieses helle Mittelstück (Harrison 1903, S. 108) (Abb. 45). Ein Stück Hinterkopf von *Sylvatica*, welches neben anderen Organen auch Seitenlinienanlage enthielt, ließ, in die dorsale Kante des Schwanzes eines Embryos derselben Spezies

wieder eingesetzt, die Seitenlinie in ihrer normalen Bahn, aber kopfwärts, also in verkehrter Richtung auswachsen (Harrison 1903, S. 111. Es ist nicht angegeben, ob das Hinterkopfstück umgekehrt eingesetzt worden war oder nicht). Nach Entfernung der Schwanzspitzen miteinander in spiegelbildlicher Stellung vereinigte Embryonen von *Palustris* und *Sylvatica* zeigen das Auswachsen der dunklen *Sylvaticaseitenlinie* in den hellen *Palustrisembryo* bis gegen dessen Kopf zu, wenn diesem die eigene Seitenlinienanlage zuvor entfernt worden war (Harrison 1903, S. 112) (Abb. 46). Die opponierte Orientierung der einen Komponente hindert also das Auswachsen der Seitenlinie in sie ebensowenig, wenn es sich um Vertauschung von vorn und hinten handelt, wie bei der Vertauschung von oben mit unten in den früher besprochenen Versuchen über Schwanzeinsetzung. Das verkehrte

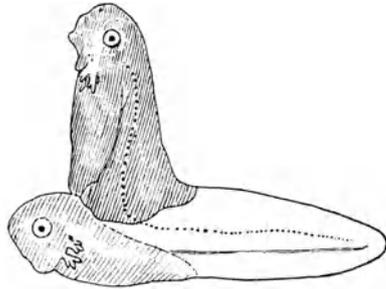


Abb. 44. In eine die Seitenlinien- und Vagusanlage umfassende Rückenwunde von *Rana palustris* (Harrison 1903, S. 87, Fig. 15) senkrecht eingesetztes Vorderteil von *R. sylvatica*, dessen Seitenlinie nun den *Palustris*-Schwanz begleitet.

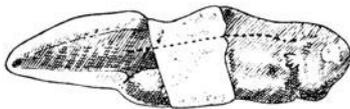


Abb. 45. Durch ein helles *Palustris*stück verlängerter *Rana sylvatica*-Embryo (Harrison 1903, S. 108, Fig. 26). Die Seitenlinie durchwächst das helle Mittelstück.

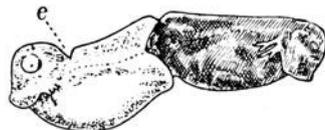


Abb. 46. *Rana sylvatica*—Seitenlinie (Harrison 1898, S. 116, Fig. 30) wächst in einen verkehrt angesetzten, seiner Seitenlinienanlage (e) vorher beraubten *Palustris*-Embryo kopfwärts aus.

Auswachsen fand auch ohne Anwesenheit des Vagusganglion statt, wenn der *Sylvatica*-Kopf durch einen *Palustris*-Schwanz ersetzt worden war (Harrison 1903, S. 117). Bei Einschaltung eines Rumpfstückes von *Palustris* zwischen zwei entgegengesetzt sehende *Sylvaticavorderteile*, trafen sich die beiden auswachsenden dunklen Seitenorgane im hellen Mittelstück, wo sie

sich anhäuferten (Harrison 1903, S. 131). Über ein eventuelles Funktionieren transplantiertter Seitenlinien, welches natürlich bloß bei Einwachsen der Nerven zu erwarten wäre, finden sich keine Angaben, wohl deshalb, weil wir über die normale Funktion nicht genügend unterrichtet sind. Die Frage der Funktion ist

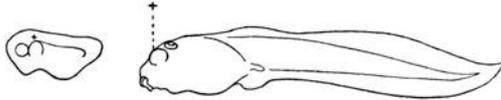


Abb. 47. *Rana sylvatica* (Streeter 1906; S. 547, Fig. 3; S. 554, Fig. 63) + Ohranlage. Deplantation der Ohranlage vor das Auge am Embryo und Erfolg an der Kaulquappe.

hingegen bei Transplantation des Ohrbläschens embryonaler Amphibien aufgeworfen worden. Die Anlage des Ohres liegt auf dem noch unbeweglichen Schwanzknospenstadium der Froschembryonen dorsal hinter der Augenblase und oberhalb der Kopf-ganglienmasse (Abb. 47). Im Laufe eines Monats bildet sich das häutige Labyrinth mit drei Bogengängen (vorderer, seitlicher, hinterer), der Schnecke

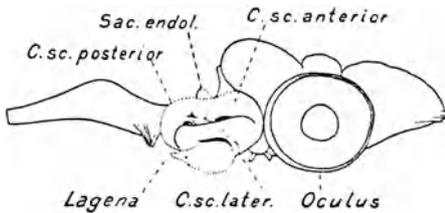


Abb. 48. *Rana pipiens* (Streeter 1907, S. 434, Fig. 1). Normale Lage des rechten Labyrinths an einer 1 Monat alten Kaulquappe. Lagena = Schnecke. Oculus = Auge. C. sc = Bogengänge.

und dem Sacculus aus. Die Orientierung am normalen Orte ist am schärfsten durch die schwanzwärts zeigende Spitze der Schnecke gekennzeichnet (Abb. 48). Das häutige Labyrinth erscheint dann von einer Knorpelkapsel eigentümlicher Struktur umgeben. Nach Auslösung des embryonalen Ohrbläschens mittels einer Nadel aus einem an entsprechender Stelle gelegten Einschnitt, kann es als Ganzes in eine anderswo angelegte Wundtasche oder wieder in eine Ohrhöhle eingesetzt werden. Während nun normale Kaulquappen oder selbst solche, denen das Labyrinth der einen Körperseite als Anlage frühzeitig entfernt worden war, ganz gut ihre Lage im Wasser aufrechterhalten, sobald sie die Eimembran verlassen oder

hinterer), der Schnecke (lagena) und dem Sacculus aus. Die Orientierung am normalen Orte ist am schärfsten durch die schwanzwärts zeigende Spitze der Schnecke gekennzeichnet (Abb. 48). Das häutige Labyrinth erscheint dann von einer Knorpelkapsel eigen-

in dieses Stadium eingetreten sind, so ist das wiedereingesetzte Labyrinth, mag es deplantiert oder replantiert worden sein, außer Stande, der anderer Labyrinth beraubten Quappe die Aufrechterhaltung des Gleichgewichtes zu ermöglichen. Das ist um so merkwürdiger, als bei Replantation die histologische Untersuchung eine ganz richtige Nervenverbindung des Ohres mit dem Gehirn ergibt, wenn die Lage des Labyrinths zu letzterem eine richtig orientierte ist (*Rana sylvatica* — Streeter 1906, S. 558; 1907, S. 445). Die anatomische Ausbildung des Labyrinthes geht völlig unabhängig davon vor sich, ob die Replantation auf derselben Körperseite oder in die Ohrhöhle der Gegenseite erfolgt ist (Abb. 49). Stets

bleibt also das rechte Ohr ein rechtes, das linke ein linkes (Streeter 1907, S. 438). Eine besondere Regulation vermag sich zu vollziehen, wenn das Ohrbläschen zwar wieder auf dieselbe Körperseite, aber in verkehrter Lage eingesetzt

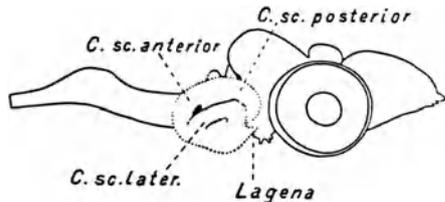


Abb. 49. *Rana pipiens* (Streeter 1907, S. 438, Fig. 5). Frühzeitig auf rechte Körperseite transplantiertes linkes Gehörbläschen. Lagena = Schnecke. Oculus = Auge. C. sc = Bogengänge.

worden ist. Mag innen mit außen, oben mit unten vertauscht oder selbst die Rotation um 180° in zwei Richtungen durchgeführt worden sein, es gelang doch der Mehrzahl in richtiger Orientierung sich auszubilden (*Rana sylvatica* — Streeter 1906, 1907; *R. pipiens* — 1907, 1914; *R. palustris* — Ogawa 1921). Wenn dies bei einer Froschart, *R. esculenta* (Spemann 1910, S. 438), bloß einmal beobachtet werden konnte, so dürfte die Verschiedenheit der Spezies weniger Schuld sein als die andere Operationsart. Es war hier nicht durch Einschnitt und Ex-traktion das Hörbläschen entfernt, sondern ein rechteckiges Hautstück abgehoben und dann erst die Ohranlage herausgenommen, sowie die replantierte durch Druck einer Glasnadel zur Anheilung gebracht worden (Abb. 50). Die größere Wunde, welche ein Verkleben des replantierten Bläschens erleichtert, wird der Rotation desselben zur Wiedergewinnung seiner normalen Lage hinderlich sein, vornehmlich auch durch Störung der Konfiguration

der Ohrhöhle. Worauf die Rückdrehung, welche auch ohne Druck erst nach einigen Tagen beginnt, beruht, ist noch unklar. Die Verschiebung der Ektodermzellen zur Wundheilung ist bereits vollendet, die normale Schwerkraft kommt nicht in Betracht, weil die zur Operation aus den Hüllen genommenen Embryonen auf der Seite liegen bleiben. Ein ganz genaues Zueinanderpassen von Höhle und Labyrinth, scheint auch nicht erforderlich, denn die Rückdrehung wurde selbst bei heteroplastischen Transplantationen, Frosch und Axolotl (Ogawa 1921, S. 29), beobachtet. Es blieben also nur besondere chemische Einflüsse der umgebenden Teile übrig, welche bestimmte Teile des Labyrinthes an sich ziehen müßten. Die Nerven spielen keine Rolle, denn die Rotation

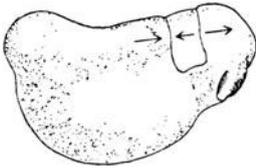


Abb. 50.

Rana esculenta (Spemann 1910, S. 438, Fig. 1). Umdrehung der Hörbläschenanlage um 180° und Entwicklung zum Labyrinth in Selbstdifferenzierung.

kann vor ihrem Auswachsen aus dem Ganglion bereits vollendet sein (Ogawa 1921, S. 35). Vielleicht ist es nicht unnötig aufmerksam zu machen, daß die transplantierten Ohrbläschen bereits eine bestimmte Achseneinstellung haben, nicht etwa diese durch die Umgebung erst zustande kommt. Das zeigen die Nichtrotationsfälle, das Beibehalten der Lateralität (auch Tokura 1924) und die nachweisbare

allmähliche Drehung bei den Rotationsfällen. Hingegen kommt eine wahre abhängige Differenzierung bei denselben Transplantationen in bezug auf die Ausbildung der normalerweise das häutige Labyrinth umgebenden Knorpelkapsel zustande. Mag nämlich die Ohranlage auch ohne die Mesodermzellen, aus welchen die Knorpelkapsel entsteht, überpflanzt worden sein, so bildet sich doch Knorpelgewebe des besonderen Charakters der Labyrinthkapsel in ihrer neuen Umgebung aus dem dortigen Mesoderm aus, obwohl dieses sonst keine solche Knorpelform gebildet hätte (*Amblystoma* — Lewis 1907; *Bufo* — Filatow 1916). Das zeigte sich besonders deutlich, wenn Heteroplastik angewendet wurde: eine aus Axolotlzellen gebildete Kapsel umgab ein dem Axolotl zwischen Auge und Ohr deplantiertes Froschlabyrinth von *R. sylvatica* (Lewis 1907). Die Deplantation kann noch weiter weg, an die ventrale Seite des Kiemendarmes, die Kehle

der Quappe, erfolgen, und auch dort induziert das freilich nicht mehr ganz normal sich ausdifferenzierende häutige Labyrinth Kapselknorpel, der sich der Abnormität entsprechend aber nicht



Abb. 51. *Rana fusca* (Sternberg 1924, S. 262, Fig. 2) mit autoplastisch ventral an den Kiemendarm verpflanzten Hörbläschen (Labyrinth). Vereinfachte Abbildung.

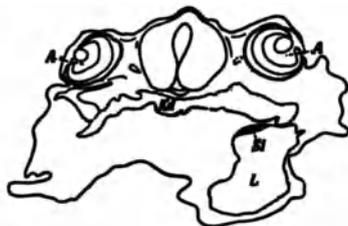


Abb. 52. *Rana fusca* (Sternberg 1924, S. 268, Fig. 8), 12 mm lang; homoioplastische Transplantation des Ohrbläschens im Frontalschnitt. Vereinfachte Abbildung. L = Labyrinth, Si = Sinnesendstelle, A = Augen, Kd = Kiemendarm.

zur Kapsel schließt. Die mitverpflanzten Nervenzellen bilden sich ohne jeden Zusammenhang mit dem Zentralorgan zu typischen Ganglienzellen aus, ebenso die mit langen Haarkuppeln versehenen Sinnesendstellen der inneren Labyrinthwandung (*Rana fusca* — Sternberg 1924) (Abb. 51, 52, 53). Nach neuesten Versuchen (*Triton crist.*, Balinsky 1925) scheint es fraglich, ob der aus dem Mesenchym der Kiemenregion sich unter dem Einfluß des transplantierten Ohrbläschens entwickelnden Knorpel wirklich eine Labyrinthkapsel oder nicht eher einen Kiemenbogen darstellt. Es bilden sich nämlich bei Tritonembryonen, denen auf dem Rücken, wo Seitenplatte in Somite übergeht, noch nicht eingekapselte Ohrbläschen eingesetzt worden waren, in der Nähe des sich weiter ausbildenden Ohrbläschens nicht Knorpelkapseln,

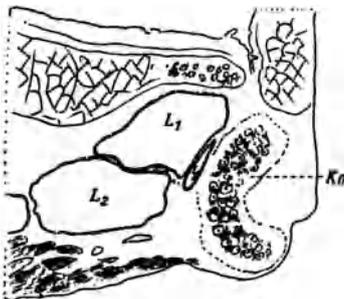


Abb. 53. *Rana fusca* (Sternberg 1924, S. 280, Fig. 18), homoioplastische Transplantation des Ohrbläschens 60 Tage nach der Operation. Vereinfacht. Kn = Knorpel, L₁-3 Labyrinthhöhlen.

sondern Extremitäten aus, die Einwirkung des Ohrbläschens löst also nur jene Knorpelform aus, die in benachbarten Regionen tätig ist.

Dieselbe starke Selbstdifferenzierung, welche der Ohranlage bei den Amphibien eignet, finden wir in analogen Versuchen am Hühnchen wieder. Neun bis zehn Tage bebrütete Eier werden durchleuchtet und die Vereinigung von zwei großen Blutgefäßen an der Schale bezeichnet. Dann wird steril ein kleines Fenster mittels einer Laubsäge an der bezeichneten Stelle aus der Schale ausgeschnitten. Sodann wird einem anderen Ei, das durchschnittlich vier Tage bebrütet war, die Ohranlage ebenfalls mit sterilisierten feinen Messern entnommen, und durch das Fenster dem ersten Ei in die (chorioallantoische) Eihaut transplantiert, sodann das Fensterstück der Schale wieder eingesetzt und der Rand mit Paraffin verschlossen. Durch Legen auf diese Stelle wird noch der Druck auf die Wunde und damit die Einheilung befördert. Nach weiterer 6- bis 7tägiger Bebrütung findet sich Ausbildung von Sinneszellen in dem sich weiterbildenden Ohre ohne Möglichkeit eines Zusammenhanges mit einem Zentralorgan (Hoadley 1924, S. 298). Ganz analog entwickelt sich die nach derselben Methode an fremdem Orte aufgezogene Nasenanlage 3- bis 5tägiger Hühnchenembryonen (Hoadley 1924, S. 294), ebenso die nach der für Amphibien üblichen Technik transplantierte Nasenanlage des Axolotls, *Amblystoma* (Lewis 1907), welche unter das Ektoderm, die äußere Haut, dorsal des Auges eingesetzt worden war, wobei einmal ein aberranter Nerv gegen das Gehirn ziehend bemerkt wurde (Burr 1924, S. 474), oder Froschembryonen (*Rana esculenta*, *R. fusca*). An 3 mm langen Embryonen wurde, unter Verwendung paraffinierter Scherchen und Messerchen behufs Verhinderung des Anklebens, auch der Gegenversuch ausgeführt, nämlich das Gehirn ohne Nasalanlage so umgedreht, daß der von ihm austretende Riechnerv, *nervus olfactorius*, mit dem dorsalen Ektoderm in Berührung kam. Er induzierte keine Nasenanlage; diese entsteht also nur durch Selbstdifferenzierung (Bell 1907, S. 472). Die Selbstdifferenzierung der umgedrehten Gehirnanlage sehr früher Embryonalstadien, „*Neurula*“, mit noch nicht geschlossenem Nervenrohr, *Medulla*, zeigt sich am deutlichsten durch das Auftreten der Augenblasen am schwanzwärts statt am mundwärtsblickenden Rande des Transplantates. Über diese

Augentransplantation später mehr (vgl. unsere Abb. 55, 56). Es seien nur einige Worte über die Methode embryonaler Transplantation (Spemann 1906, 1912, S. 1) eingeschaltet (Abb. 54). Eine gläserne „Zimmermannschale“, ein rundes Gefäß mit flachem Boden, aber schiefer Wandung, ist mit Wachs ausgegossen, und mit einer physiologischen Kochsalzlösung (0,6 NaCl) gefüllt. Der aus allen Hüllen geschälte Embryo wird in eine entsprechende Wachsgrube gebracht. Zum Festhalten dient eine in eine Glas-Kapillare mittels flüssig gemachten Wachses eingeklebte Haarschlinge, zum Operieren über der Bunsenflamme dünn ausgezogene Glasstäbe, bei resistenterem Gewebe an die Spitze derselben montierte scharfe Glassplitter. Auch zur Fixierung von Transplantaten sind am besten gläserne, gebogene Nadeln zu verwenden. Beim

Schneiden sticht man die spitze gebogene Glasnadel an einem Ende ein und am anderen des beabsichtigten Schnittes wieder aus, hebt sie ein wenig, so daß der Keim an ihr hängt, und läßt sie unter Gegendruck mit der Haarschlinge, durch das weiche Gewebe durchschneiden. *Rana esculenta* und *Bombinator pachypus* sind geeigneter als *Rana fusca* und *Triton taeniatus*. Die Keime von *R. esculenta* lassen sich schon auf dem frühen Neurulastadium mit zwei spitzen Pinzetten ausschälen, von *R. fusca* und *Bombinator* gelingt dies besser erst etwas später. Die Schwanzlurcheier werden am besten gleich nach der Besamung geschält und aufbewahrt, da sie auf späteren Stadien leicht zerfließen.



Abb. 54.

Glasgeräte zur Embryonaltransplantation (Spemann 1912, S. 6, Fig. A). Links: Haarschlinge in Kapillare eingewachsen. Mitte oben: Zimmermannschale, Paraffingrube, Keim und Beschwerglasnadel; unten dieselben stärker vergrößert; Zentrum: auf Glasnadel aufgefädelter Keim. Rechts: dünn ausgezogene Glasnadel.

Elftes Kapitel.

Auge: Versetzung (Deplantation).

Das Auge der Wirbeltiere entwickelt sich normalerweise, nachdem das Nervenrohr geschlossen ist, als eine Ausstülpung des Gehirnes. Zuerst bläschenförmig, sinkt die Anlage dann becherförmig ein und bildet am Grunde des Bechers die Pigmentschicht aus, durch welche die Nervenäusläufer der Netzhautganglien an einer Stelle, der stilartigen Abschnürung der Augenblase, zum Sehnerven gesammelt durchtreten und erst nachträglich sich wieder mit den Gehirnzentren des Gesichtes vereinigen. Einige wenige Fasern werden umgekehrt vom Gesichtszentrum, dem „Thalamus opticus“, durch den Sehnerven in die Netzhaut, „Retina“, entsendet (vgl. Eddinger). In den Becher senkt sich von der äußeren Haut her eine Schichte von Zellen, die „Linsenfaserbildner“ ein, welche eine durchsichtige Linse liefern, die sich gänzlich von der äußeren Haut abgliedert und mittels des Linsensäckchens sich dem Augenbecher an seiner Öffnung anschmiegt. Die über der Linse sich schließende harte Haut, „Sklera“, verliert ebenfalls an dieser Stelle alles Pigment unter gleichzeitiger Verdünnung und bildet sich zur durchsichtigen Hornhaut oder „Kornea“ um. Durch Transplantationen auf frühen Stadien lassen sich die drei Fragen prüfen: ob die Augenanlage bereits zur Zeit der ersten Anlage der vorderen Nervenrohrverdickung, „Medullarplatte“ (Abb. 55), in dieser an bestimmten Stellen lokalisiert ist, zweitens, ob die Bildung des Bechers und der Linse voneinander abhängig sind, endlich, ob die Aufhellung der Sklera zur Kornea von selbst eintritt oder durch die darunterliegenden Teile des Auges veranlaßt wird. Die bereits auf dem Stadium der Medullarplatte vorhandene Lokalisation der Augenanlagen am vorderen Ende der Platte beweisen am schlagendsten die bereits erwähnten Versuche mit der Umdrehung der Medullarplatte (Abb. 56). Je weiter vorn der vordere quere Schnitt zur Abtrennung des umzudrehenden Stückes



Abb. 55.

Rana esculenta
(Spemann 1912, S. 2,
Fig. A). Frühembryo,
zwei Stunden nach
umgedreht replan-
tiertem Gehirnstück.

zentrum, dem „Thalamus opticus“, durch den Sehnerven in die Netzhaut, „Retina“, entsendet (vgl. Eddinger). In den Becher senkt sich von der äußeren Haut her eine Schichte von Zellen, die „Linsenfaserbildner“ ein, welche eine durchsichtige Linse liefern, die sich gänzlich von der äußeren Haut abgliedert und mittels des Linsensäckchens sich dem Augenbecher an seiner Öffnung anschmiegt. Die über der Linse sich schließende harte Haut, „Sklera“, verliert ebenfalls an dieser Stelle alles Pigment unter gleichzeitiger Verdünnung und bildet sich zur durchsichtigen Hornhaut oder „Kornea“ um. Durch Transplantationen auf frühen Stadien lassen sich die drei Fragen prüfen: ob die Augenanlage bereits zur Zeit der ersten Anlage der vorderen Nervenrohrverdickung, „Medullarplatte“ (Abb. 55), in dieser an bestimmten Stellen lokalisiert ist, zweitens, ob die Bildung des Bechers und der Linse voneinander abhängig sind, endlich, ob die Aufhellung der Sklera zur Kornea von selbst eintritt oder durch die darunterliegenden Teile des Auges veranlaßt wird. Die bereits auf dem Stadium der Medullarplatte vorhandene Lokalisation der Augenanlagen am vorderen Ende der Platte beweisen am schlagendsten die bereits erwähnten Versuche mit der Umdrehung der Medullarplatte (Abb. 56). Je weiter vorn der vordere quere Schnitt zur Abtrennung des umzudrehenden Stückes

derselben geführt wird, umso größer werden die beiden am neuen Hinterrand des invers eingesetzten Stückes sich ausbildenden Augen im Verhältnis zu den beiden aus dem noch nicht mitgenommenen vordersten Ende der Medullarplatte sich entwickelnden. Die zur Augenbildung bestimmte Masse ist also auf die vorderen und hinteren Stellen aufgeteilt worden. Je länger das Stück ausgeschnittener Medullarsubstanz nach hinten zu genommen wird, umso weiter stehen die hinteren Augen von den vorderen ab; die Stellen ihrer Ausstülpung behalten also ganz das ursprüngliche Lagerverhältnis der Anlage zur Medullarplatte bei

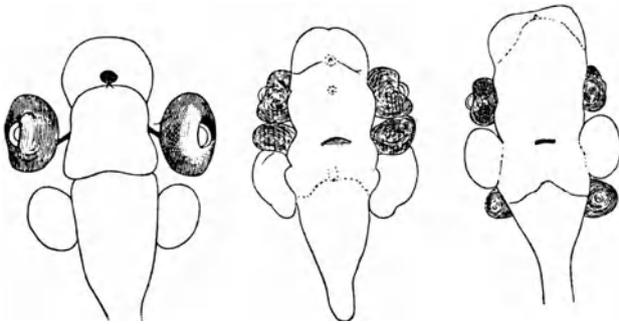


Abb. 56. *Rana esculenta* (Spemann 1912, Tafel 1), Embryonalköpfe von oben gesehen.
 (Fig. 1). Normales Gehirn mit Augen und Labyrinthen.
 (Fig. 3). Zweites Paar Augen vor den Labyrinthen nach Umdrehung kurzen Stückes der Medullarplatte.
 (Fig. 5). Zweites Paar Augen hinter den Labyrinthen nach Umdrehung längeren Stückes der Medullarplatte.

(*Rana esculenta* — Spemann 1906, 1912, Spengelfestschrift, S. 6). Die hinteren Augen besitzen nun niemals eine Linse, außer wenn etwas von den normalerweise seitlich neben der Augenanlage gelegenen Linsenfaseranlage mitgeschleppt worden ist (Spemann 1912, Spengelfestschrift, S. 4). Die vorderen, nicht aus transplantiertem Material entstandenen Augen, besaßen immer eine Linse, außer wenn sie nicht bis an die Oberhaut gedrungen waren. Das sieht nun so aus, als ob seitens des Augenbeckers eine Einwirkung auf die Haut ausgeübt werden müßte, damit sich die Linsenfaseranlage selbst am richtigen Orte entwickle, daß sie aber aus Haut anderer Stellen eine Linse nicht hervorzurufen vermöchte. Merkwürdigerweise ergeben aber Defektversuche, bei welchen die Gehirnanlage ganz entfernt worden war, selbständige

Entwicklung der Linsenfaseranlage am richtigen Orte zu Linsen bei derselben Froschart, *Rana esculenta* (Spemann 1907, S. 380; 1912, S. 41), während allerdings Überpflanzung von Haut des Bauches oder Kopfes anderer Stellen auf die der primären Linsenfaseranlage vor ihrer Entwicklung beraubte Augenanlage keine Linsenbildung mit sich brachte (Spemann 1912, S. 50) (Abb. 57). An anderen Froscharten sind die Versuche gleicher Fragestellung

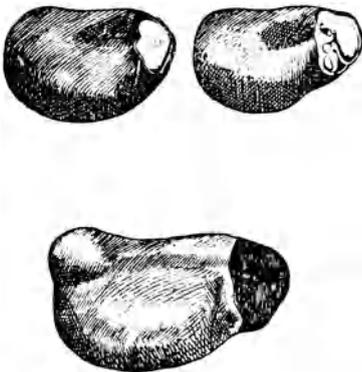


Abb. 57. *Rana esculenta* (Spemann 1922, S. 51), sehr früher Embryo.

Oben: (Fig. H). Entblößung der primären Augenblase von der oberflächlichen Epidermisschicht.

(Fig. J). Entblößung der primären Augenblase auch noch von der tiefen Epidermisschicht.

Unten: (S. 52, Fig. K). Rumpfhautstück andersfarbigen Exemplares auf die Augenblase aufgeheilt.

andere ausgefallen: Bei *Bombinator pachypus* bedarf die Linsenfaseranlage zur regelrechten Umwandlung in die Linse eines Anstoßes seitens des Augenbeckers (Spemann 1912, S. 38 u. 48), es kann zwar nicht aus der transplantierten Rumpfhaut, aber wohl aus der Kopfhaut an anderer Stelle durch den Augenbecher Linsenbildung ausgelöst werden (Spemann 1912, S. 77). Der Grasfrosch, *Rana fusca* (temporaria), bildet nach Entfernung des Augenbeckers unter Belassung der Linsenfaseranlage überhaupt keine Linse (Spemann 1912, S. 33), dafür soll freilich nach manchen Angaben (Bell

1907) bei dieser Art (und auch bei *R. esculenta*) die Linse aus dem Irisrande eines anderen Auges (Bell 1907, S. 466), aus dem Hirne (Bell 1907, S. 464) oder der Nase (Bell 1907, S. 466) durch den dahin transplantierten Augenbecher hervorgerufen werden. Die letzteren Angaben beruhen aber vielleicht auf dem Übersehen einer dem Augenbecher fest anhaftenden Schichte, welche Linsenfaseranlage enthält (Spemann 1912, S. 43 u. 84). Eine etwas andere Methode, nämlich die Transplantation der Augenblase unter die Haut einer mehr oder weniger nach dem Hinterkörper zu gelegenen Stelle, hat bei *Rana sylvatica* und *R. palustris* prompte Erzeugung von Linsen,

deren Zusammenhang mit der äußeren Haut direkt nachweisbar war, zum Erfolg gehabt (Lewis 1904, 1907). Dabei war das verwendete Stadium sogar ein späteres als das bei den früher besprochenen, zeitlich aber folgenden Versuchen, denn es war bereits Narkose, die mit Acetonchloroform durchgeführt wurde, notwendig. Auch waren bei diesen ältesten Augentransplantationsversuchen keine Glasinstrumente, sondern feine Metallscheren, Nadeln und Pinzetten verwendet worden. Bei Schwanzlurchen, Triton, erzeugt auch bei älteren Larven ein Stück verpflanztes Auge aus Kopfhaut Linsenfaser (Wachs 1914, S. 447). Ist das Resultat bei den verschiedenen Arten der Amphibien kein einheitliches, so läßt sich doch nicht leugnen, daß der Augenbecher vielfach imstande ist Linsenbildung wenigstens aus der Linsenfaseranlage (vielleicht sogar auch bei *R. esculenta* — Filatow 1925, S. 249), oft auch aus anderer Haut, hervorzurufen. Darüber hinaus Sicheres auszusagen ist unmöglich. Hindernde Faktoren (vgl. Ubisch 1925, m. Lit.) können ja stets eher auf zufällige Umstände zurückgehen, als besondere Formen auslösende, so daß negativen Ergebnissen keine solche Beweiskraft zugeschrieben werden darf wie positiven. Immerhin ist es möglich, daß bei verschiedenen Arten die Spezialisierung der Gewebe rascher sich auswirkt als bei anderen, so daß bei *Rana esculenta* zur Zeit der Operation bereits eine fast völlige Auseinanderlegung der Potenzen für Augenbecher und Linsenbildung erfolgt wäre, während bei den anderen Arten mehr oder minder die Linsenbildungspotenz im Augenbecher und äußerer Haut verschiedener Bezirke zurückgeblieben wäre. Dafür sprechen berechtigt die neuesten Versuche (Filatow 1925, S. 475), welche die Fähigkeit des Augenbechers von *R. esculenta*, aus Bauchhaut von *R. arvalis* und noch besser aus solcher von *Bufo vulgaris*, Linsen zu bilden, beweisen.

Wie die Umbildung von Haut verschiedener Körperregionen zur Linse durch die Transplantation bei Amphibienembryonen nachgewiesen werden konnte, ist auch die Aufklärung der Haut zur Kornea experimentell herbeizuführen. An Embryonen des Axolotls (*Amblystoma punctatum* — Lewis 1905, S. 433), denen nach Ausschälung des Augenbechers die denselben bedeckende Haut wieder zurückgeklappt wird, entwickelt sich keine Kornea aus dieser. Werden hingegen Stücke des Augenbechers mit der nach Entfernung regenerierenden Hautdecke zur Berührung gebracht,

so hellt sich diese zur Kornea auf (Abb. 58). Auch über einer des Augenbeckers entledigten Linse tritt in der äußeren Hautschicht eine kleine, ganz durchsichtige Stelle auf, durch welche man bis in das Innere des Kopfes sehen kann. Vielleicht ist die Abdrängung der äußeren Haut von dem darunterliegenden Mesoderm (Mesenchym) für die Umbildung verantwortlich, denn wenn der Augenbecher oder die Linse noch durch solches Gewebe von der Oberhaut getrennt waren, bildet sich nie eine Aufklärung zur Kornea (Lewis 1905, S. 442). In das Bindegewebe der Feuersalamanderlarve transplantierte Linsen unterliegen der Rückbildung (Fischel 1916). Auch bei Kaulquappen von Fröschen (*Rana clamitans*,

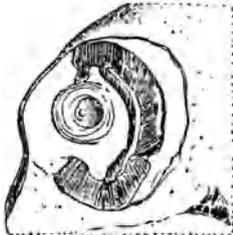


Abb. 58. Amblystoma-Auge (Lewis 1905, Taf II, Fig. 10). Regeneration einer Kornea bloß bei Kontakt der Haut mit Augenbecher.

R. catesbyana — Cole 1922, S. 377; *Rana fusca* — Groll 1923, S. 427) läßt sich aus ortsfremdem Ektoderm, welches über das bereits entwickelte Auge transplantiert wird, Kornealklärunge erzeugen. Rückenhaut ist ihrer derberen und weniger plastischen Beschaffenheit hierzu weniger geeignet als Schwanzhaut. Es handelt sich also hier nicht um eine abnehmende Befähigung der Haut zur Korneabildung mit der Entfernung vom natürlichen Standort der Kornea, sondern mehr um mechanische Momente.

Das wird durch Versuche bestätigt, in welchen tote Gebilde runder Form, Glaskugeln oder Celloidin, unter die Haut der Quappen gebracht wurden. Die Schwanzhaut reagierte auch auf diese alloplastischen Transplantate mit einer kleinen Aussparung des Pigments, nicht aber die derbere Bauchhaut. Neben dem mechanischen Faktor ist also wohl noch ein chemischer wirksam, wenn bei der Berührung von Augenbecher oder Linse auch noch die Bauchhaut Aufklärung erfahren kann.

Außer Transplantation von Augenbecher, Linse und Kornea ist auch bei Amphibien die Deplantation der optischen Ganglienanlage versucht worden. Anlagen des optischen Ganglions, die mit Nilblau, behufs späterer Identifizierung, gefärbt waren, konnten neben eine solche am normalen Orte des Axolotl-embryos verbliebene deplantiert, mit dieser verschmelzen. An Stelle des normalerweise den Mandibularnerv innervierenden Gasserschen

Ganglions versetzt, soll das Ganglion opticum nicht nur dessen Form ausgebildet, sondern sogar die Funktion übernommen haben (Stone 1925, S. 105). Auf dem Schwanzknospenstadium bei *Amblystoma* in die künstlich erweiterte Ohrblasengrube deplantierte Augen zeigten, ohne daß ein Optikus auswuchs, eine stärkere Wanderung des Retinalpigments und Kontraktion der Zäpfchen als das zweite am normalen Standort verbliebene Auge derselben Larve (Laurens und Williams 1917). An Embryonen von Warmblütern sind Augendeplantationen nur am Hühnerei ausgeführt worden. Nach Entnahme der Augenbläschen von einem 24 bis 60 Stunden alten Hühnchen und Transplantation in der bereits geschilderten Weise, entwickelt sich das Auge selbständig weiter, bildet Pigmentschicht, Netzhaut und Linse aus (Abb. 59); die Anlage der letzteren zu isolieren gelang nicht ohne zu große Schädigung. Der Nervus opticus wuchs nur dann stilartig aus, wenn ein Stück des Gehirns mitverpflanzt worden war (Hoadley 1924, S. 284). Augentransplantationen wären auch am Säugetierfötus ausführbar, denn nach A. Kreidl lassen sich experimentelle Eingriffe ohne Störungen der Schwangerschaft ausführen und es konnte selbst auf sehr frühen Stadien an Rattenembryonen durch Abschnürung Verkleinerung der Frucht erzielt werden (Przibram und Kurz 1910). Im Hinblick auf die Transplantation sind solche Versuche von verschiedenen Seiten wieder aufgenommen worden, erstrecken sich aber bisher nur auf die Entfernung des Rattenauges (oder einer Gliedmasse — Nicholas 1925, S. 388) mittels feiner Augenschere, auf die parabiotische Vernähung zweier Embryonen beim Kaninchen andererseits (Bors 1925, S. 663).

Werden Augendeplantationen an bereits selbständig sich ernährenden Larven von Amphibien durchgeführt, so kommen weniger die Probleme der unabhängigen oder abhängigen Differenzierung in Betracht, als wie sich nun die von

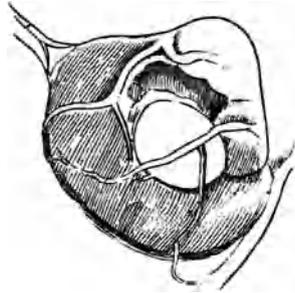


Abb. 59.
Gallus domesticus (Hoadley 1924,
 S. 286, Fig. 1). Augendeplantat eines
 48 Stunden alten Hühnchens auf
 Chlorio-Allantois, 9 Tage alt.

ihrem Zentralorgan getrennten Augen in bezug auf ihre Morphologie und Physiologie verhalten. Im Gegensatz zu der früher weit verbreiteten Ansicht, das Sinnesorgan gehe nach Abtrennung vom nervösen Zentrum zugrunde, haben ausgedehnte Versuche am Feuersalamander, *Salamandra maculosa*, und Alpenmolch, *Triton alpestris*, die völlige Wiederaufdifferenzierung des deplantierten und ohne Nervenverbindung mit dem Gehirn gebliebenen Auges nach kurzer Degenerationsperiode ergeben. Es wurde nicht der Augapfel allein herausgeschnitten, sondern zugleich mit diesem ein etwa rechteckiges Hautstück, das von der Nasengrube bis zur Ohrregion und von der Kopfmittellinie bis zum Oberkieferbogen reichte. Eine ebenso große und möglichst gleich-

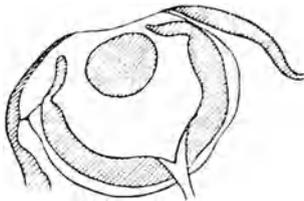


Abb. 60. *Salamandra maculosa*
(Uhlenhuth 1912, S. 737, Fig. A).
Ein 43 Tage altes Deplantat eines
Salamanderlarvenauges in
Aufdifferenzierung.

geformte Haut- und Muskelwunde wurde einer anderen Larve derselben Spezies entweder auf derselben oder der entgegengesetzten Körperseite vom Halse in den Rücken hineinreichend beigebracht. Auf ein möglichst genaues Zusammenpassen des Pfropfstammes in die Wunde des

Interesse rascher Heilung und Vermeidung von Infektion zu achten, auch alle verwendeten Scheren, Messer, Nadeln, Pinzetten aus Metall gut zu sterilieren. Die zur Aufnahme der Larven bestimmten Glasschalen werden mit reinem, angefeuchtetem Filtrierpapier ausgeschlagen, die Tiere selbst während der Operation in solches eingewickelt gehalten (Uhlenhuth 1912, S. 727). Unmittelbar nach der Deplantation tritt die Epoche der Rückdifferenzierung ein: sämtliche Schichten der Retina, einschließlich der Sehzellen, bilden sich in wenigen Tagen zurück, der Augapfel schrumpft, manchmal trübt sich die Linse und die Kornea zeigt Blutflecke. In 2 bis 3 Wochen beginnt aber die Aufdifferenzierung (Abb. 60): der Sehnerv beginnt auszuwachsen, die gegen die Regenbogenhaut, „Iris“, gelegenen Retinapartien restituieren sich einschließlich, die um den Sehnerv gelegenen zunächst ausschließlich der Sehzellen. Linse und Kornea hellen sich in 3 bis 4 Wochen auf, falls Trübung aufgetreten war, später erhalten Iris, Kornea und Retina

ihre normale Form und der Opticus vermag bei entsprechender Lagerung des Deplantats, wenn er nämlich nicht durch Knorpel oder Muskel behindert wird, in ein Ganglion des Rückenmarkes einzuwachsen. Von einer Funktion des Auges ist aber auch dann nichts zu bemerken, die Opticusfasern erreichen ja niemals das zugehörige im Gehirn liegende Sehzentrum. Das Amphibienauge entsteht also nicht nur unabhängig von anderen Gehirnteilen aus der primären Augenblase, es vermag sich auch unabhängig von der Zentralverbindung zu erhalten, trotzdem es bereits in die Periode des Funktionierens eingetreten war. Das Funktionieren ist also auch während dieser Periode für die Erhaltung des Amphibienauges nicht notwendig. Daß auch nicht der Empfang von Lichtreizen durch das isolierte Auge einen Ersatz für die Funktion bildet, zeigten in völliger Finsternis ausgeführte Versuche, bei denen selbst alle Manipulationen zur Kontrolle und Wartung der mit deplantierten Auge ausgestatteten Salamandelarven ohne jedes Licht

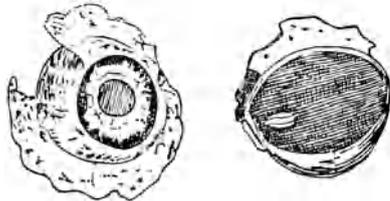


Abb. 61. *Salamandra maculosa*
(Uhlenhuth 1913, Taf. XVII).

(Fig. 1). Larvenauge mit goldenem Irisring. (Fig. 2). Vollmolchauge mit durchaus dunkler Pigmentierung.

vorgenommen worden waren. Die Deplantate durchliefen in dieser Finsternis genau die gleichen Rückbildungs- und Regenerationsprozesse wie an den im Lichte gehaltenen Exemplaren. Die Deplantate nehmen ebenso wie normale Augen an Größe mit dem Alter der Larven zu und verwandeln sich wie diese, wenn die Zeit der Metamorphose der wasserlebenden, kiementragenden, plattschwanzigen Larve zum landlebenden, lungenatmenden, rundschwanzigen „Vollmolche“ herangekommen ist. Die Verwandlung des Deplantats ist am besten aus den Farbänderungen zu erkennen. Beim Feuersalamander verliert das Auge den an der Larve vorhandenen gelben Irisring und wird ganz schwarz, die umgebende Haut zeigt dann grellgelbe Flecken auf tiefschwarzem Grunde (Abb. 61). Das völlige Schwarzwerden der Iris tritt bei den Salamandern mit transplantierten Augen zu gleicher Zeit an den normalen Augen

und dem Deplantat auf, selbst dann, wenn der Spender des letzteren jünger oder älter war, als der Empfänger, „synchrone Metamorphose“. Nur bei Transplantation von jungen Larven auf unmittelbar vor oder in der Metamorphose stehende Salamander wird das Deplantat erst etwas später, aber keineswegs der Metamorphosenzeit des Gebers entsprechend,

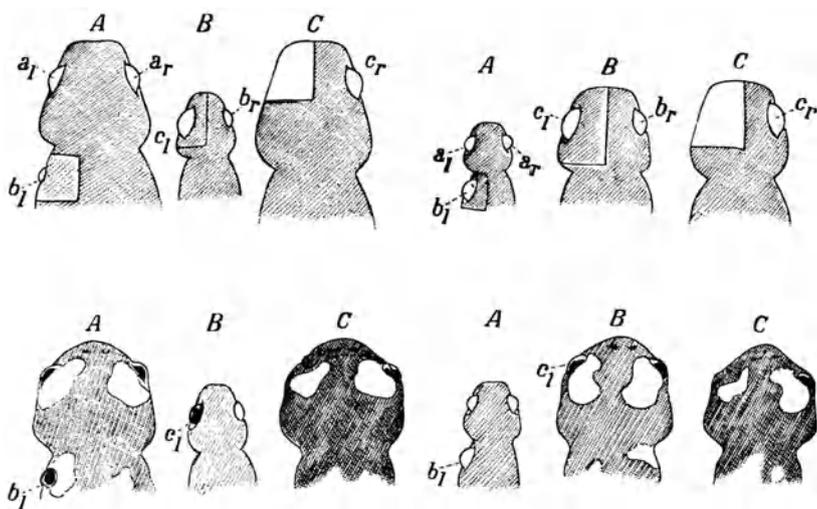


Abb. 62. Salamandra maculosa (Uhlenhuth 1913, A. Entw., Köpfe von oben gesehen. a) (S. 220, Fig. 2). b) (S. 223, Fig. 3).

A große, B aus Uterus entnommene, C von der Metamorphose zurückgehaltene Larve. Auge c_r von C auf B, Auge b_r von B auf A übersetzt.

Darunter Ergebnis: Eintritt der Irispigmentierung bei b_r zugleich mit Empfänger A, aber bei c_r ohne Abwarten der Metamorphose von C.

A dem Uterus entnommene, B große, C von der Metamorphose abgehaltene Larve. Auge c_r von C auf B, Auge b_r von B auf A übersetzt.

Darunter Ergebnis: Verzögerung der Irispigmentierung von b_r auf A, Eintreten der Pigmentierung von c_r auf B etwas vor der Metamorphose des Empfängers.

verwandelt. Umgekehrt geht die Umwandlung des unmittelbar vor der Verwandlung gestandenen Auges nach der Deplantation auf eine jüngere Larve vor sich, ohne auf die Verwandlung dieser zu warten. Diese „heterochronen“ Verwandlungen zeigen ebenso wie die homochrome, daß seitens des ganzen Tieres ein Einfluß auf die Teile ausgeübt wird, der in ihnen einen Zustand der Metamorphose einleitet, welcher einmal induziert selbständig abläuft (Uhlenhuth 1913, S. 239) (Abb. 62).

Dasselbe Resultat liefern heteroplastische Vereinigungen, außer *Salamandra maculosa* + *Triton alpestris* (Uhlenhuth 1913, S. 353) (Abb. 63) noch *Amblystoma punctatum* + *A. tigrinum*. Bei den letzteren läßt sich namentlich aus der verschiedenen Farbe der Haut des Deplantats auch bei verschiedenfarbigen Varietäten einer Art erkennen, daß trotz des nivellierenden Einflusses des Empfängers auf die Metamorphosezeit des Deplantats doch die spezifischen Merkmale des Spenders unverändert geblieben sind (Uhlenhuth 1917) (Abb. 64 u. 65). Das die Metamorphose bedingende Agens muß also nicht spezifisch sein, es wirkt von einer Spezies auf die andere ohne deren Charakter

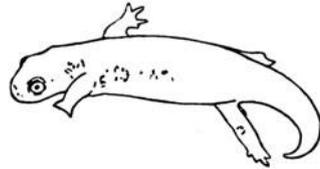


Abb. 63.

Salamandra maculosa (Uhlenhuth 1913, A. Opth., Tab. XI bis XII, Fig. 7), verwandelt, das von einem Triton auf die Larve transplantierte linke Auge behält trotz Metamorphose des Wirtes den goldenen Irisring bei, der auch am Tritonvollmolch vorhanden.



Abb. 64. *Amblystoma punctatum* (Uhlenhuth 1917, Pl. A, Fig. 13). Axolotl-Larve mit deplantiertem linken Auge desselben Spenders, dem das rechte in den Empfänger (Fig. 14) deplantiert worden war.



Abb. 65. *Amblystoma punctatum* (Uhlenhuth 1917, Pl. 5, Fig. 14). Voll-Axolotl mit deplantiertem rechten Auge desselben Spenders, dem auch das auf die Larve (Fig. 13) deplantierte Auge angehört hatte.

zu verändern. Wir werden bei der Transplantation der Thyroidea andere Fälle kennenlernen (bezüglich der Metamorphose von Hauttransplantaten zwischen *Salamandra* und

Amblystoma, welche als bloße Gewebstransplantationen außerhalb des Bereiches vorliegender Zusammenstellung fallen, vgl. Weigl, Literatur in Przi Bram, Exp. Zool. V, 1914, S. 98).

Wie Schwanzlurche verhalten sich auch Froschlurche. Insbesondere wurde bei der Mitverwandlung auf Kaulquappen der Schlammkröte, *Pelobates fuscus*, transplantiertes Augen das Auftreten des Pupillarreflexes auch an diesen beobachtet, der den Quappen fehlt (Vrtelowna 1925).

Außer bei den Larven von Amphibien sind noch bei Insektenlarven Deplantationen des Auges ausgeführt worden, das

im verwandelten Zustand leicht von der Larvalanlage zu unterscheiden ist. Bei den Schmetterlingen entstehen die Augen aus der Hypodermis zwischen den Raupenaugen. Wird bei Raupen des Schwammspinners, *Lymantria dispar*, die eine Hälfte der Kopfbekleidung mit den Ocellen entfernt, so liegt die Anlage des Schmetterlingsauges an der Innenseite dieser chitinen Platte. Diese wird dann in eine am vierten Abdominalsegment der Raupe durch Abschneiden einer der daselbst vorfindlichen orange-

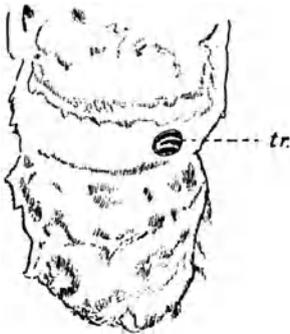


Abb. 66. *Lymantria* (= *Oenaria*) *dispar* (Kopeck 1922, S. 467, Pl. I, Fig. 6). Hinterleib eines Schmetterlings mit dem bei der Rampe deplantierten Auge (*tr.*).

Wunde eingesetzt. Nach einigen Stunden ist die Platte durch das geronnene Blut festgeklebt. Wenn sich die Raupen verpuppen, ist an der entsprechenden Stelle der Puppe ein kleiner Hügel bemerkbar. Beim Ausschlüpfen des Schmetterlings zeigt sich die transplantierte Augenanlage in ein richtiges Schmetterlingsauge, meist normaler Größe verwandelt (Abb. 66). Die einzelnen „Ommatidien“ des bekanntlich zusammengesetzten Auges der Falter waren gut ausgebildet, wenn auch manchesmal wohl infolge abnormen Druckes in der aufgezwungenen Lage verkürzt. Eine gut entwickelte Nervenbündellage war stets vorhanden, aber es strahlten von ihr keine Nerven gegen das Innere des Körpers aus, wie es gegen das Innere des Kopfes zu am normalen Standort

geschehen wäre. Das Auge der Schmetterlinge entwickelt sich also bei der Metamorphose auch ohne jede Verbindung mit den Kopfganglien (Gehirn). Hingegen zeigt das optische Ganglion, wo das Auge entfernt worden war, keine richtige Ausbildung (Kopeć 1922). Funktion, Nervenverbindung oder Lichtreiz, denn die Puppenhaut des Schwammspinners ist wenig lichtdurchlässig, sind also ebensowenig bei den Insekten wie bei den Amphibien zur Metamorphose des Auges notwendig. Über das Verhalten des zeitlichen Ablaufes bei ungleich alten Komponenten liegen für das Raupenauge keine Versuche vor, da die geschilderten alle autoplastisch angestellt worden waren. Doch kommen wir auf das Problem der Homo- oder Heterochronie bei der Transplantation von Flügeln, Exkretionsorganen und Keimdrüsen (s. die entsprechenden Abschnitte XVII, XIX, XX) noch zurück.

Zwölftes Kapitel.

Auge; Ersetzung (Replantation): Fische und Schwanzlurche.

Die Erfahrung einer Erhaltung, Wiederaufdifferenzierung und Weiterentwicklung von deplantierten Augen bei Kaltblütern legt die Untersuchung nahe, ob das Auge bei Replantation in eine Augenhöhle, „Orbita“, zur Gewinnung des normalen Nervenanschlusses an das Gehirn und damit eventuell zur Rückgewinnung der Gesichtsfunktion führen könnte. Leichter als nach der bei den bisher beschriebenen Deplantationen beobachteten Methode einer das Auge umfassenden Hautexzision läßt sich die Replantation durch Ausschälung, „Enukleation“, des Augapfels erreichen. Bei den Fischen, welche keine Augenlider besitzen, wird eine gekrümmte Schere auf die untere Hälfte der Orbita gelegt, mit derselben unter den Augapfel, „Bulbus“, tief hineingefahren behufs Durchtrennung des Sehnerven knapp (1 bis 2 mm) am Bulbus, und dann vom Augenaußenwinkel gegen die Nase zu der Schnitt unter Zerschneidung der Muskeln und des Bindegewebes, der „Konjunktiva“, ganz durchgeführt. Nach Ausführung derselben Operation an einem zweiten Fische, der ähnliche Augengröße besitzen muß, werden dann die Augäpfel, bei einem Konjunktivalfetzen aufgehoben, ausgetauscht. Mit einer Pinzette wird noch der richtigen Lage des Bulbus nachgeholfen. Bei

passender Größe sinkt das Auge sogleich in die neue Höhle hinein und verharrt darinnen auch, wenn der unterdessen auf feuchtes Filtrierpapier gebettete Fisch nach 2 Minuten wieder ins Wasser zurückgebracht wird. Die ganze Transplantation ist mit sehr geringem Blutverlust ausführbar. Das Auge wird also nicht so sehr durch geronnenes Blut, als durch die Schleimabsonderung des Fisches, vor allem aber durch Reibung in der gut ausgefüllten Höhle, den Luft- und Wasserdruck festgehalten (Autophorie). Bei dem Auge des Schlammbeißers, *Cobitis fossilis*, ist vor der Operation eine das Auge schützende Hautschichte beiseite zu schieben. Günstige Resultate lieferten für Homoio- und Heteroplastik kleine Lauben, *Alburnus lucidus*, und Karauschen, *Carassius*

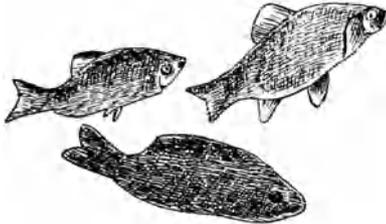


Abb. 67. *Carassius vulgaris* (Koppányi 1923, Taf. III, Fig. 4). Links oben Karausche mit replantierten, daneben mit normalen Augen, unten blinde Karausche (Blendungsfarbe).

vulgaris. Die Laube hat einen silbernen Irisring, die Karausche einen goldenen, bei ersteren steht das Sehloch, die „Pupille“, nicht in der Mitte des Augapfels, bei letzteren wohl. Die vertauscht replantierten Augen können Wochen und Monate äußerlich unverändert bleiben. Sie

sind angewachsen. Da die Pupillenveränderung auf Lichteinfall sehr träge ist, kann sie zur Funktionsprüfung nicht benutzt werden. Nach völliger Blendung werden die meisten Fische ganz dunkel, was auf dem Aufhören des Augeneinflusses beruht, der das Farbkleid der Fische nach der Umgebung einzustellen pflegt. Bei beiderseitiger Replantation von Augen hellten sich Karauschen nach 14 Tagen wieder auf, was auf eine gewisse Lichtempfindlichkeit hindeutet (Koppányi 1923, 2, 16 u. 22) (Abb. 67). Bei der Heteroplastik von *Alburnus* ergab die histologische Untersuchung trotz guter Erhaltung und Verheilung der übrigen Augenteile keine Optikusregeneration. Dagegen ist das Erhaltenbleiben von Forellensalmonlarvenaugen, die *Salamandra maculosa* replantiert waren, histologisch erwiesen (Kolmer 1923, 5, 74). Der Prozentsatz gelingender Einheilungen ist niemals groß und die Erhaltungs-

zustände der Augen selbst bei anscheinend genau gleichem Material und ein und derselben Technik sehr verschieden, was nicht nur für Fische, sondern wie wir hören werden, überall gilt. Es ist daher kaum zu verwundern, daß manche Nachprüfungen gänzlich negativ, andere bloß mit dem Erfolg anatomischer funktionsloser Einheilung verlaufen, wobei Regenerationsprozesse an der Retina beobachtet wurden (an Schleien, Tinca und Goldfischen *Carassius* — Ask 1925). Jede kleine Abänderung der Versuchsbedingungen vermag das Ergebnis weiter zu verschlechtern. Bei der Verwendung größerer Fische (Blatt 1924, S. 70), anderer Arten (*Cyprinus carpio*, *Barbus fluviatilis*, *Scardinius erythrophthalmus* — Blatt 1924, S. 66), Änderung der Schnittlage (Blatt 1924, S. 72) kann dann der Prozentsatz bis auf Null sinken. Abänderungen der einfachen, groben Enukleation, die man vielleicht für günstig halten würde, haben alle versagt (Blatt 1924, S. 73), insbesondere die Verlegung des Optikusdurchschnittes weiter vom Bulbus gegen den Orbitalkanal zu, die tiefere Durchtrennung der Muskeln oder die säuberlich glatte Auspräparierung des Augapfels. Wahrscheinlich biegt sich bei Längerlassen des Optikus dieser bei der Replantation um und findet nicht in das Orbitalloch, während der tiefere Muskelabschnitt zwar raschere Wiederherstellung der Augendrehung bewirkt, aber gerade dadurch das ruhige Auswachsen der Optikusfasern hindert, endlich die glatte Ausschälung des Bulbus die zum Einwachsen der Blutgefäße notwendigen Gewebslappen beseitigt. Dieses erfolgt in den allerersten Tagen. Nach Ask würden gut gefütterte Fische eine Einschmelzung des Auges vornehmen, ehe noch die Blutversorgung wiederhergestellt ist. Selbst bei völliger anatomischer Einheilung kann die Augenspiegelung blutleere Netzhaut aufdecken, die dann stets mit Lichtunempfindlichkeit und bei beiderseitigem Auftreten mit bleibend dunkler Farbe der Fische einhergeht. Zur Beurteilung des Gesichtes ist auch die Schwimmlage herangezogen worden. Einseitig enukleirte Fische sollen halbschief gegen das sehende Auge gebeugt liegen, ebenso schwammen dieselben, trotz Replantation eines Auges in die Orbita der blinden Seite bei der bloß anatomischen Einheilung (Blatt 1924, S. 80). Um die Beteiligung des Gesichtssinnes an der Schwimmlage der Fische

weiter zu untersuchen, ist die Methode der „perioplastischen“ Verschiebung eines Auges angewendet worden. Knapp neben die Mittellinie des Schädeldaches von Goldfischen, *Carassius auratus*, wurde eine künstliche Orbita mittels eines zahnärztlichen Bohrers angelegt, sodann durch den Schädel ein feiner Kanal bis zur nächstliegenden Augenhöhle gebohrt. Nun konnte das Auge aus derselben ohne Trennung seiner nervösen und Gefäßverbindung in die Mitte des Schädels verrückt werden. Dies hatte keinen Einfluß auf das Schwimmen, bis nicht das Auge der Gegenseite exstirpiert wurde. 10 Tage nach dieser ENUKLEATION trat erst die Schiefstellung des Körpers beim Schwimmen auf. Die Funktion des verschobenen Auges war natürlich erhalten, es wich einem langsam heranbewegten Stäbchen prompt aus. In 4 Wochen hatte die Schiefe 45° erreicht. Nun wurde das verschobene Auge wieder auf der Bahn, auf welcher es zum Schädeldach gekommen war, in seine Höhle zurückgeführt. Schon am folgenden Tage schwamm das einäugige Tier normal (Pearcy und Koppányi 1924). Daraus geht hervor, daß der Gesichtssinn zwar an der Orientierung des Fischkörpers im Wasser sich beteiligt, einseitige Blindheit aber nicht immer mit Schiefstellung des Körpers verknüpft ist. Die Behauptung (Blatt 1924, S. 80), daß beiderseits geblendete Fische nicht normal schwimmen können, ist ebensowenig richtig. Außer dem Farbwechsel, Schwinden der „Blendungsfarbe“ läßt sich bei den Fischen aus Bewegungsreaktionen, Fliehen vor starken, Zustreben zu schwachen Lichtquellen, Schnappen nach lautlos absinkendem Futter oder Erhaschen flinker Beutetiere, auf Wiederherstellung des Gesichtes schließen. Diese beiden Probemethoden haben nun außer in den Verpflanzungen ganzer Augen (Koppányi 1923, 2, 33) auch in Versuchen positive Resultate ergeben, die anstatt totaler ENUKLEATION nur mit der Replantation der Linse bei Fischen (und Amphibien) sich beschäftigt haben. Mit einem Wattebausch werden Kornea und Umgebung des in ein Tuch eingeschlagenen Fisches sorgfältig getrocknet; die Kornea wird mit einem Graefeschen Messer gespalten und durch leichten Druck die Linse zum Herausgleiten aus dem Spalte gebracht, unter Zuhilfenahme eines kleinen Glaslöffels (Abb. 68a). Ist die neu einzusetzende Linse etwas kleiner als die entfernte, so gelingt eher ihre Replantation durch den Korneaspalt. Weitere Manipulation ist

nicht notwendig, denn die eingegliederte Linse spannt wieder die Kornea und diese verhindert das Herausgleiten der ersteren. Es liegt also wie beim ganzen Augapfel in der Orbita die Möglichkeit autophorer Transplantation vor. In den gelungenen Fällen blieb sowohl bei Homoioplastik (*Carassius*, *Perca*, *Tinca*) als auch bei Autoplastik (*Carassius*, *Perca*, *Leuciscus*) und Heteroplastik

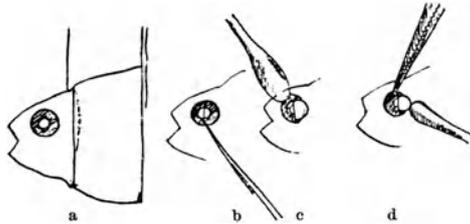


Abb. 68 a. (Zu B. P. Wiesner 1923.) Schematische Darstellung einer Staroperation am Fische. a) Einwickeln, b) Kornealschnitt, c) Herausdrängen der Linse, d) Replantation.

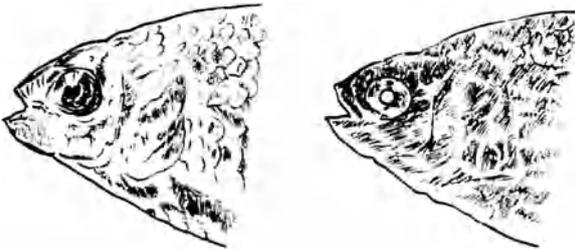


Abb. 68 b. *Carassius vulgaris* (B. P. Wiesner 1923, S. 138).
 (Fig. 4). Karasche 6 Wochen nach gelungener Linsenreplantation, klare Linse, normale Färbung.
 (Fig. 5). Karasche nach mißlungener Linsenreplantation, Star, Blendungsfarbe.

(*Perca* + *Carassius* oder *Tinca*; *Carassius* + *Tinca*) die Linse klar. Bei der Karasche wurde auch der Ersatz natürlich trübe gewordener Linsen durch klare mit vollem Erfolg des Wiederauftretens von Farbwechsel ausgeführt (Fig. 68 b). Dysplastische Transplantation ist vereinzelt beim Ersatz einer Froschlinse durch eine solche von Barsch oder Karasche geglückt. Bei entwickelten Amphibien ist autoplastische Linsenreplantation an *Rana temporaria* und *Pelobates fuscus*, ebenso homoioplastische

und heteroplastische in beiden Kombinationen gelungen. Die replantierten Linsen wurden in den Fischen bis zu dreiviertel Jahren, in den Fröschen bis zu 4 Monaten beobachtet, ohne daß Trübung eintrat. Die Kornea trübt sich infolge der Wunde namentlich bei ersteren vorübergehend, während welcher Zeit „Blendungsfarbe“ auftritt (Wiesner 1923, S. 134).

Die Replantation von Linsen ist bei Larven von geschwänzten Lurchen schon früher wiederholt ausgeführt worden, wobei es sich aber nicht um die Beobachtung der Funktion, sondern um die Lösung der Frage ihrer abhängigen Differenzierung gehandelt hatte (Fischel 1903), namentlich darum, ob bei der Wiedereinsetzung die Regeneration von der Iris her unterbleibt, die nach völliger Linsenentfernung sonst bei Triton und Salamander-

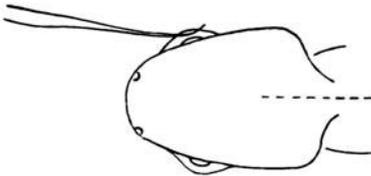


Abb. 69. Tritonlarve (Wachs 1914, S. 389, Fig. 1).
Linsenoperation mittels Glasnadel.

larven stattfindet (Wolffs Versuch, Literatur, Exp. Zool. 2, 178). Es zeigte sich, daß eine solche Regeneration ganz unterbleibt, selbst wenn eine etwas kleinere Linse verwendet wird, die natürlich leichter einzuschieben ist, falls die Einheilung glatt

vor sich geht. Zur Linsenoperation dienten Glasnadeln (Wachs 1914, 1920) (Abb. 69). Eine in ein älteres Exemplar implantierte kleine Linse wächst in diesem schneller als ihre im jüngeren Tiere zurückgebliebene Schwesterlinse des zweiten Auges. Es ließen sich auch heteroplastische Einsetzungen mit demselben Erfolg des Unterbleibens einer Regeneration von Linse aus Iris verwenden. So konnten Linsen vom Teichmolch in Larven vom Kammolch oder auch dem Brillensalamander, *Salamandrina perspicillata*, eingeheilt werden. Bei dieser Gelegenheit wird daran erinnert, daß im Verlauf embryonaler Transplantation (Spemann 1907, S. 384) auch bei schwanzlosen Lurchen ein Fall gelang, in welchem eine Linse des Wasserfrosches, *Rana esculenta*, in der Augenhöhle der Unke, *Bombinator pachypus*, eingeheilt war und sich ganz normal weiterentwickelt hatte. Andererseits mag nochmals der Versuch an Axolotlembryonen Erwähnung getan werden, die wir

gelegentlich der Deplantation von Augen kennenlernten, und wo Transplantation des Augenganglions einen Ersatz für das Mandibularganglion abgegeben haben soll. Es wird nämlich in der gleichen Untersuchung von dem völlig normalen Verhalten des Augenganglions bei Replantation berichtet (Stone 1925, S. 97). Wurden die Augenanlagen der Larve von *A. punctatum* auf dem Schwanzknospenstadium herausgeschnitten und in die Augenaushöhlung einer anderen solchen Larve wiedereingesetzt, so wuchs der Optikus aus den Replantaten zentripetal aus und vereinigte sich mit dem zunächstliegenden Gehirnganglion, auf das er traf und das er zur Proliferation anregte. In einem Falle, wo er richtig in den Thalamus opticus traf, genoß dieser die Bevorzugung im Wachstum (May und Detwiler 1925). Wurden Augen des *Amblystoma tigrinum* auf die rascher wachsende Art *A. punctatum* plantiert, so wuchsen sie nicht nur über die normale Größe des Empfängers, sondern auch über jene des Spenders, während bei umgekehrter Kombination das Auge hinter der Größe der beiden Arten zurückblieb (Harrison 1925, S. 299). Da sich in ganz analoger Weise embryonal verpflanzte Armanlagen (Harrison 1924, S. 69) und Herzen (Copenhaver 1925) verhalten, so handelt es sich offenbar um einen allgemeinen Einfluß des Wirtsorganismus auf das Wachstumstempo des Reises. Wahrscheinlich ist das Wachstum bei *A. punctatum* normalerweise stärker vom Zuströmen eines Wachstumsreizstoffes „Hormones“, aus einer innersekretorischen Drüse, Hypophyse oder Thyreoidea, abhängig, während in *A. tigrinum* der Wachstumstrieb ohne innere Sekretion stärker ist. Zu diesem summiert sich nun auf dem *A. punctatum* als Wirt dessen Hormoneinfluß, während auf *A. tigrinum* das *A. punctatum*-Reis keinen genügenden Hormonzufluß findet.

Bei Prüfung der Frage, ob die Optikusverbindung mit dem Gehirn für die Linsenregeneration notwendig sei, was zu verneinen war (Pardo 1906, S. 744), ist einmal zufällig mit dem Optikus der ganze Augapfel eines Triton losgetrennt worden, der dann wieder einheilte. Diese Beobachtung veranlaßte den Experimentator (Pardo 1906, S. 746), den Versuch mit auto- und homoioplastischer Replantation absichtlich zu wiederholen. Er beobachtete, wie der Bulbus nur durch die Lider gehalten wurde, die

sich etwas trübende Kornea bald aufhellte, das Auge wieder drehbar wurde. Die Kornea und Linse zeigten sich noch nach drei Monaten normal, Iris und Aderhaut, „Chorioidea“, waren anfangs hyperämisch, die Retina nach vorübergehender Degeneration regeneriert. 20 Tage nach der Operation war die Optikuserneuerung wiederhergestellt, nachdem an seinen beiden Stümpfen vorher lebhaftere Proliferation zu bemerken war (vgl. auch Reg. d. Opt., Fujita 1918 u. d. Chiasmas, Weissfeiler 1925). Bei Berührung der Hornhaut zog sich der Augapfel unter Lidschluß zurück, wie bei normalen Augen, „Kornealreflex“. Die oberflächliche Prüfung auf Lichtempfindlichkeit schien zwar positiv auszufallen, ließ aber keine sichere Entscheidung zu. Daß der Optikus im Gegensatz zu den allerdings bis dahin nur an Warmblütern gemachten Erfahrungen in Regeneration eintrat, wurde auf die normalerweise embryonale Beschaffenheit seines Zentralkanales bei Triton zurückzuführen gesucht. Diese Umstände hatten es wohl mit sich gebracht, daß der Experimentator (Pardo) damals die Augenreplantationen nicht weiter verfolgt hat, da ihm einerseits besondere Methoden zur Prüfung des Gesichtes der Tritonen unbekannt waren, andererseits die funktionelle Replantation bei Warmblütern unmöglich erscheinen mußte, daher die ganzen Versuche nicht der weiteren Verfolgung wert. Replantationsversuche sind dann an Tritonen- und Salamandlarven gelegentlich der geschilderten Deplantationsversuche mittels Übertragung rechteckiger das Auge umschließender Hautstücke sowohl homoio- als heteroplastisch durchgeführt worden (Uhlenhuth 1912, 1913). Diese Versuche dienten namentlich der Frage, ob das eingesetzte Auge den Charakter der eigenen Spezies bei der Verwandlung zum Vollmolch beibehalte, oder zugleich mit der homochronen Metamorphose die Farbe des Wirtsauges annehme. Es zeigte sich, daß bei der Verwandlung das transplantierte Auge des Feuersalamanders ebenso wie an einem normalen Orte auch auf dem Alpenmolch die schwarze Vollmolchfarbe bekam, während das Alpenmolchauge auf dem Feuersalamander wie sonst bei der Metamorphose der Tritonen den gelben Larvenring der Iris beibehielt (Uhlenhuth 1913, Vortrag, S. 353) (vgl. unsere Abb. 63). Mit dem gleichen Ergebnis der Beibehaltung der Speziescharaktere ist derselbe Versuch mit dem Teichmolch, Triton vulgare, an

Stelle des Alpenmolches, wiederholt worden (Koppányi 1923, 2, 25; 6, 77). Auch das Wachstumstempo des Auges, welches vom frisch verwandelten Teichmolch auf einen ebenfalls frisch verwandelten Feuersalamander replantiert worden war, blieb das eines Teichmolches, so daß das Replantat den größeren Partner nicht einholen konnte (Koppányi 1923, 4, 62). Während in den früheren Versuchen zur Funktionsprüfung namentlich der „Pupillarreflex“, die Verengung der Pupille auf Lichteinfall, gedient hatte, dessen beschränkte Bedeutung für Beurteilung des Sehens bei den kaltblütigen Wirbeltieren wir gelegentlich der Augentransplantation an Fröschen erläutern werden, konnten zur Prüfung der Funktion nun die Färbungsänderungen bei jenen Amphibien herangezogen werden, welche wie die Fische auf Blendung mit dem Erlöschen der normalen Farbanpassung reagieren und meist so lange einfarbig dunkel bleiben, wie sie blind sind. Gelegentlich der Untersuchung des Farbwechsels und seiner Abhängigkeit vom Auge, tauchte der Gedanke auf, die autophore Transplantationsmethode zu verwenden, um bei geblendeten Amphibien (oder Fischen) das Wiederauftreten der normalen Färbung zu veranlassen (vgl. Przibram 1923, 1, 6). Es handelte sich um die Frage, ob der Zusammenhang des Auges mit dem Farbwechsel der Haut auf der intakten Nervenverbindung, oder bloß auf der anatomischen Anwesenheit beruhe, was ja durchaus im Bereich der Möglichkeit gelegen wäre, denn es hätte sich um eine Wirkung handeln können, wie wir sie an den Drüsen mit innerer Sekretion kennen (vgl. Kapitel: Innere Körperorgane XIX und Keimdrüsen XX).

Die Enukleation des Molch-Bulbus beginnt in Äthernarkose mit einer Herausdrängung des Augapfels aus der Lidspalte, „Luxatio bulbi“. Unter der Nickhaut, welche samt dem unteren Lide mit einer Pinzette weggehalten wird, zieht man die Bindehaut, „Konjunktiva“, hervor und löst sie zirkulär ab. Mit der Konjunktiva wird nun der Bulbus noch mehr herausgehoben und mit einem Scherenschnitt Augenmuskeln und Sehnerv durchtrennt. Als Unterlage der beiden vorbereiteten Tiere dient feuchtes Filtrierpapier. Nach Austausch der Augen müssen die Exemplare zur Verhinderung gegenseitiger Störung isoliert gehalten werden. Die Augen halten in den Lidspalten gut, heilen rasch an, so daß die Tiere nach 5 bis 6 Tagen in Wasser gesetzt werden dürfen.

Zur antiseptischen Behandlung werden ebenso wie bei Fischen stark rote Lösungen von hypermangansaurem Kali verwendet, in welchen die Tiere ganz gebadet werden können (Koppányi 1923, 3, 46). Bei Replantation von Tritonaugen (Koppányi 1923, 2, 23), auch wenn dieselben einer anderen Art, Triton cristatus auf T. vulgaris, angehörten und der Empfänger seit 3 Monaten blind gewesen war, schwand nach einiger Zeit die Blendungsfarbe. Zugleich reagierten die Molche wieder auf Licht, gingen zu schwachem hin, von starkem fort, schnappten selbständig nach Futter, Korneal- und Pupillarreflexe waren vorhanden

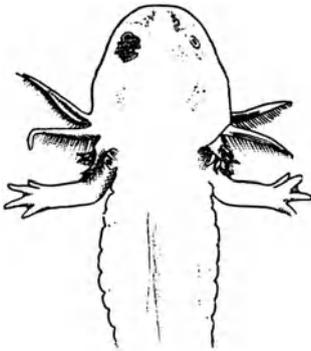


Abb. 70.

Amblystoma mexicanum (nach Photographie von J. Schaxel 1922). Replantation eines linken Auges vom schwarzen auf ein weißes Axolotl.

(Koppányi 1923, 6, 81). Deplantierte Augen üben, wie wir bei den Fröschen sehen werden, keinen Einfluß aus. Die herausgeschälten Augen von Amphibien, noch mehr von Fischen, nehmen selbst an der verdunkelten Blendungsfarbe teil, wodurch eine Beeinflussung durch den Empfänger vortäuscht wird, falls er eine dunklere Pigmentierung besitzt als der Augenspender (T. vulgaris auf T. cristatus — Koppányi 2, 24, albinot. *Amblystoma* auf pigmentierte *Amblystomen*; Carassius auf Salamandra 6, 79).

Daß diese Pigmentvermehrung des transplantierten Auges auch nicht von einer Einwanderung herrühren kann, zeigt die Verdunklung von replantierten wie von deplantierten Teichmolchaugen nicht bloß auf schwarzen, sondern auch auf weißen Axolotln mit pigmentfreier Haut und Aderhaut. Die einmal aufgetretene Pigmentierung des Auges geht nicht mehr zurück, wie die Replantation pigmentierter Axolotlaugen in Albinos beweist (Koppányi 1923, 6, 79). Die Funktionsfähigkeit solcher Replantate im Gegensatz zu analogen Deplantaten trotz ihrer äußerlichen Ähnlichkeit ist durch Schnappversuche an Axolotln bestätigt worden (Abb. 70) (Schaxel, Briefe an Przibram vom 9. Dezember 1922, 21. Januar 1923; über die

Schnappreaktionen auf Gesicht vgl. Kuntz und Zozaya 1922). Neuestens ist die Wiedererlangung des Gesichtes auch ohne Augentransplantation nach Resektion der Sehnerven vom Rachen her bei Triton durch das Schnappen nach dem durch Glaswände getrennten Futter erwiesen worden (Matthey 1925).

Dreizehntes Kapitel.

Auge; Ersetzung (Replantation): Froschlurche.

Als die funktionelle Augenreplantation bei den Molchen nicht mehr geleugnet werden konnte, sind Stimmen laut geworden, welche den Erfolg auf die allgemeine Regenerationsgüte der kaltblütigen Wirbeltiere zurückführen und damit die Möglichkeit eines Gelingens bei den höheren Tieren, die, wie die Säuger, ein nur sehr geringes Regenerationsvermögen besitzen, von vornherein in Abrede stellten. Nun ist es zwar richtig, daß die Fische (entgegen der nur von Fiebiger, siehe Guist 1923, S. 100, geäußerten Behauptung äußerst geringer Regenerationsfähigkeit) und die geschwänzten Amphibien auch noch im verwandelten Zustand ein recht beträchtliches Wiederherstellungsvermögen haben: die Fische regenerieren nicht bloß Haut- und Fleischwunden, sondern auch Stücke des Kiemendeckels und der Flossen (Beigel 1910, 1911; ältere Literatur Przibram, Exp. Zool. 2, Kapitel VIII); die Schwanzlurche können das fast ganz entfernte Auge und die Extremitäten vollständig Neubilden (Hertling 1921; ältere Literatur Przibram a. a. O.). Aber bei einem Teil der Amphibien, den ungeschwänzten Froschlurchen, „Amphibia Anura“, erlischt die gut geformte Regeneration der Extremitäten spätestens mit der Verwandlung und auch von einer Regeneration verlorener Augen ist bei verwandelten Fröschen nichts bekannt. Hängt also das Erlöschen der allgemeinen Regenerationsfähigkeit mit einem Erlöschen der funktionellen Augenreplantation zusammen, so darf eine solche bei Fröschen im Gegensatz zu den Schwanzlurchen nicht erwartet werden, höchstens sollte dies noch an den Froschlurven, den Kaulquappen, gelingen. Obschon diese letzteren keine Augenlider besitzen und vor der Eukleation die schützende Hautschicht entfernt werden muß (Koppányi 1923, 2, 17), so heilen die Augen doch in der Augenhöhle einer anderen oder eines Vollfrosches oder Voll-

molches ein. Da bei der Verpflanzung von Vollmolchaugen der Tritonen auf Larven des Feuersalamanders eine Häutung des Auges auftrat, nicht aber bei der umgekehrten Vertauschung, wurden analoge Versuche mit Larven der Schlammkröte, *Pelobates fuscus*, und Vollfröschen der Arten *Rana esculenta* und *temporaria* ausgeführt. Auch hier hatten beide Verpflanzungen Erfolg, und wiederum trat Häutung bei kataplastischer Transplantation, also vom entwickelteren auf das weniger entwickelte auf, nicht aber bei der entgegengesetzten „Anaplastik“ (Koppányi 1923, 2, 25). Analoge Resultate lieferten dysplastische Replantationen an verwandelten Tieren, indem das Auge der höher entwickelten Tierklasse auf einen Angehörigen einer niedrigeren mit Häutungsprozessen verbunden war, die umgekehrte Vertauschung aber nur mit vorübergehender Trübung einherging. Als höhere Klasse dienten Amphibien, als niedrigere Fische (*Triton cristatus* + *Carassius vulgaris*; *Bombinator igneus* + *C. v.*; Koppányi 1923, 2, 31). Es zeigte sich also die „phylokataplastische“ Augenreplantation bei der Dysplastik der „ontokataplastischen“ homoio- und heteroplastischer Kombinationen, die „phylanaplastische“ ersterer ebenfalls der „ontanaplastischen“ letzterer parallel. Die dabei noch beobachtete Verflachung des runden Unkenaugapfels in der Karaschenorbita, und die stärkere Wölbung des sonst flachen Fischeauges in der Augenhöhle der Unke dürfte mit mechanischen Verhältnissen, dem Wasserdrucke, nicht mit einer spezifischen Einwirkung des Empfängers auf das gespendete Auge zu erklären sein. Die Karaschen wurden nämlich stets im Wasser, die Unken an Lande gehalten, so daß die Wirkung des Mediums von jener des Pflanzstammes nicht zu unterscheiden war. Die im Verhalten der Häutung des Auges deutlich ausgesprochene ontogenetische und phylogenetische Parallele muß uns um so mehr auf das Resultat der Replantation von Vollfroschaugen in betreff ihrer Sehfunktion gespannt machen. Zu Versuchen dieses Zweckes haben außer den bereits erwähnten Froschlurchen noch die Kröten, *Bufo vulgaris* und *B. viridis*, gedient. Die besten Ergebnisse hat von allen die Feuerunke, *Bombinator igneus*, geliefert. Es kam vor allem darauf an, den Unterschied im Verhalten deplantiertes und replantiertes Augen zu untersuchen, sowie normaler sehender und völlig durch Entfernung beider Augen geblendeter Exemplare.

Die Deplantation sind bei *Bombinator* und *Bufo viridis* an Geblendeten nach einer der autophoren Replantation nachgebildeten Methode vorgenommen worden. In die Nacken- oder Rückengegend wird eine Muskelgrube geschnitten. Vom Rande derselben werden aber die Hautstreifen nicht abgeschnitten, sondern so verschoben, daß sie eine Tasche bilden, welche die Lidspalten nachahmt. In diese wird das enukleierte Auge desselben oder eines anderen Tieres eingesenkt. Bei zweitägiger Haltung in einer niedrigen Glasschale auf feuchtem Fließpapier im Dunkeln erfolgt festes Anwachsen (Koppányi 1923, 2, 16). Diese deplantierten Augen erhalten nie Drehfähigkeit, das Sehloch zeigt auf Lichteinfall keine prompte Reaktion, wie es auch an deplantierten Augen bei Schwanzlurchen (Uhlenhuth 1913) sich verhält, die geblendete Unke bleibt trotz anatomisch eingeeilten Auges dunkel gefärbt, „Blendungsfarbe“. Im Gegensatz hierzu werden homoioplastisch replantierte Unkenaugen rasch beweglich, der Horn-

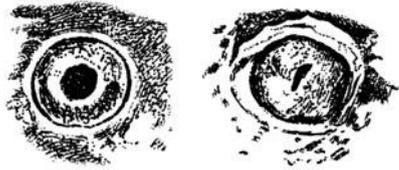


Abb. 71. *Pelobates fuscus* (Vrtelówna 1925, S. 54). (Fig. 1) Auge der Larve mit stets runder Pupille. (Fig. 2) Auge des Vollfrosches im Lichte mit spaltförmiger Pupille.

hautreflex setzt in einigen Wochen ein, die Pupille nimmt nach vorübergehender Veränderung wieder die normale Form an. Eventuelle Trübungen der Linse schwinden. Die Blendungsfarbe vergeht ebenfalls. Ebenso verhält sich die Schlammkröte, *Pelobates fuscus* (Abb. 71). Obschon sich nun die Unken in allen diesen Punkten von normalen, sehenden nicht unterscheiden, so wäre es voreilig aus den bisher vorgebrachten Kriterien allein auf eine Lichtempfindung der replantierten Augen zu schließen. Zunächst ist ja klar, daß die Drehung der Augäpfel bloß auf das Zusammenheilen der Augenmuskeln und die Wiederherstellung ihrer Innervation, die von außen herantritt, zurückgeht, in keiner Weise das Verheilen des Optikus benötigt. Auch der Kornealreflex braucht nicht mit dem Lichte im Zusammenhang zu stehen, obschon er bei oberflächlicher Betrachtung eine Fortsetzung des auf Annäherung eines spitzen Gegenstandes gegen unser Auge einsetzenden Lidschlusses zu sein scheint, der

Bildunterscheidung voraussetzt. In der Tat braucht aber der Kornealreflex nicht über den Sehnerv zu gehen, sondern wird von den in der Hornhaut endigenden Fasern des Trigemiusnerven vermittelt, der außerhalb des Orbitalloches zum Gehirn führt. Merkwürdig ist freilich, daß nach Durchschneidung des Optikus vom Munde aus, der Kornealreflex des Frosches nach einer Untersuchung aus der Schule des Ophthalmologen Hess (Fujita 1913) erlöschen soll. Im Zusammenhang mit Lichteinwirkung steht der normale Pupillarreflex. Es ist kein Zweifel, daß er den Optikus als Weg benutzen kann. Und dennoch mahnen zwei Umstände zur Vorsicht: erstens kann der Pupillarreflex auch durch andere Mittel als Lichtstrahlen ausgelöst werden, zweitens kann einige Zeit nach der Enukleation des Auges noch an diesem, ohne daß

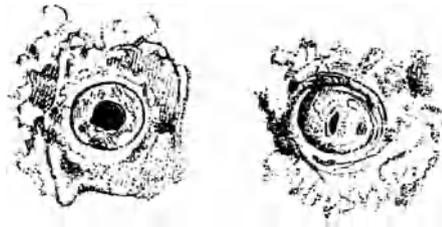


Abb. 72. *Pelobates fuscus* (Vrtelówna 1925, S. 54).

es replantiert worden wäre, ein Pupillenspiel auch bei Lichteinfall beobachtet werden. Es muß also bei den Experimenten darauf geachtet werden, ob der auftretende Pupillarreflex wirklich mit Licht etwas zu tun hat, und ob es sich nicht nur um

den Rest desselben in einem von der Nervenverbindung getrennten Auge handle. Sorgfältige Untersuchungen, bei welchen im Laufe der Versuche von Zeit zu Zeit an denselben Exemplaren die Pupillarreflexe durch mehrmaliges Wechseln zwischen Dunkel und starker Beleuchtung geprüft wurden, ergaben übereinstimmend für verschiedene Spezies und bei Anstellung durch verschiedene Beobachter, daß der bald nach der Operation träge werdende oder ganz verschwindende Reflex später wieder auftritt und an Promptheit zunimmt, bis er den normalen erreicht (Bombinator — Koppányi 1923, 2, 26; Bombinator und *Pelobates* — Burt unpubl., erwähnt in Przibrans Diskussion zu Guist 1923, S. 97; *Rana* — Trapezonzeva bei Koltzoff 1924, S. 3) (Abb. 72). Es mag übrigens erwähnt werden, daß sowohl Korneal- als auch Pupillarreflex bei normalen Augen der Frösche manches-

mal auf einige Zeit versagen, ohne daß man einen äußeren Umstand verantwortlich machen könnte. Aus dem Versagen darf also nicht sogleich auf fehlende Optikusverbindung geschlossen werden. Der Farbwechsel endlich erfordert deshalb kritische Beurteilung, weil ungenügend ernährte Unken sich aufhellen und somit eine Wirkung der replantierten Augen vortäuschen könnten. Aber eigens gemästete Bombinator, in welche Augen von *Bufo viridis* replantiert worden waren, zeigten nach einiger Zeit auch Aufhellung, was besonders wegen der Funktion bei Heteroplastik interessant ist (Koppányi 1923, 2, 27).

Neben Pupillarreflex und Farbwechsel stehen nun noch weitere Kriterien für eine Lichtempfindlichkeit der replantierten Augen zur Verfügung. Es ist bekannt, daß die Froschlurche meistens aus greller Beleuchtung sich ins Dunkle zurückziehen, beim Dunkelaufenthalt aber auf einfallende Lichtstrahlen zukommen. Diese als „negative“ und „positive Phototaxis“ (J. Loeb) zu bezeichnende Erscheinung hat wiederholt zur Prüfung der Lichtempfindlichkeit von Froschlurchen mit replantierten Augen gedient. Zu diesem Zwecke werden eine Reihe von Fröschen derselben Spezies geblendet, von diesen einige mit replantierten Augen versehen, und mehrere Monate später alle diese und normale in Behälter gebracht, welche den Einfall von Licht dermaßen gestatten, daß gewisse Stellen dunkel bleiben. Werden nun nacheinander normale Frösche, solche mit replantierten und blinde in den verdunkelten Behälter getan, so dann in denselben starkes Licht fallen gelassen, so flüchten die beiden ersteren Kategorien mit großer Geschwindigkeit in die schattig gebliebene Abteilung, während die blinden ruhig sitzen bleiben. Dieses Verhalten der Blinden beweist schon, daß nicht etwa das Verhalten der anderen auf eine Wärmewirkung des Lichtes zurückgeführt werden kann. Im besonderen lassen sich die verwendeten Apparate variieren, ohne daß das Resultat sich ändern würde (Bombinator — Koppányi 1923, 2, 33; *Pellobates* — Burt l. c.; *Rana* — Sadovnikova bei Koltzoff 1924, S. 3). Von vornherein ausgeschlossen ist Wärmewirkung bei der Prüfung auf positive Phototaxis, wo in eine lange dunkle Röhre, welche die Tiere enthält, von einer Seite her ein Lichtstrahl einer Glühlampe einfällt, der natürlich keine wesentliche Wärme erzeugt und auf den zudem die normalen Unken und jene mit

replantierten Augen zukommen, also keineswegs durch Wärme gescheucht werden. Daß sie diese nicht etwa gar suchen, beweisen die unter gleichen Umständen gleichgültig bleibenden Geblendeten (Koppányi 1923, 2, 34).

Mit Bezug auf die Frage eines eventuellen Bewußtseins beim Sehen der Frösche ist es nicht ohne Belang, daß auch in Narkose Reflexbewegungen der Pupille auf Belichtungsänderung erfolgen (Cameron und O'Donoghue 1922). Die Froschlurche reagieren nicht bloß auf Licht und Schatten, sie verwenden auch das Auge zum Bildsehen, um einander zu erkennen (Cole 1907; Banta 1914) und um ihre Beute zu erhaschen. Nicht alle jene Frösche mit replantierten Augen, welche nach den übrigen Kriterien Lichtunterscheidung haben, scheinen ein genügendes Bildsehen gewonnen zu haben, um auch diese Probe zu bestehen. Bei den Unken ist ein spontanes Schnappen der Replantationstiere nach Fliegen mit sofortigem Erfolg beobachtet worden, während einfach Geblendete nicht einmal nach den um sie schwirrenden zu haschen versuchten, so daß sie mit der Hand gestopft werden mußten, um sie nicht verhungern zu lassen (Koppányi 1923, 2, 35). Bei anderen Fröschen ist aber gelegentliches Erhaschen der auf ihre Vorderbeine niedergelassenen Fliege auch an einem Exemplar beobachtet, das trotz eingesetzter Augen nicht auf Licht mit Flucht reagierte (*Rana* — Trapezonzeva bei Koltzoff 1924, S. 3), und nicht sehende Unken lernten die um ihre Schnauze schlagenden Schmetterlinge erhaschen. Die Schlammkröte *Pelobates* läßt sich nicht gut prüfen, da sie auch normalerweise schwer zum Schnappen auf vorgehaltenes Futter oder zum Fange fliegender Insekten zu bewegen ist. Die ophthalmoskopische Untersuchung der replantierten Froschlurchaugen, welche nach den übrigen Kriterien zu urteilen, funktionierten, ergab wie bei normalen das Hervorleuchten eines weißlichen blauen Lichtes vom Fundus des Auges (Sachs in Koppányi 1923, 2, 36). Daraus läßt sich auf eine normale Durchblutung und den Nervenanschluß schließen. Natürlich läßt sich der Erhaltungszustand der Netzhaut und des Sehnerven am besten aus der anatomischen Sektion und der mikroskopischen Untersuchung an histologischen Schnitten erkennen. Die histologische Untersuchung ist an Augen von *Bombinator* und *Bufo* vorgenommen worden, welche mehrere Monate nach ihrer Replantation dem

eben gestorbenen oder noch lebendem Träger entnommen wurden. In letzteren Fällen konnte durch Injektion der Fixierungsflüssigkeit ins Gefäßsystem das Präparat entsprechend gut vorbereitet werden. Bei der Herauspräparierung des Auges ist der Nervus opticus freigelegt, seine ununterbrochene Kontinuität mit Bulbus und Thalamus opticus festgestellt worden. Dann erfolgte Zerlegung in lückenlose Schnittserien, damit sicher jene Stellen bearbeitet würden, in welchen die Narbe von den eventuell regenerierenden Nervenfasern durchsetzt und jene, in welchen die Vereinigung mit dem Zentralorgan sichtbar geworden wäre. Die Untersuchung ergab in jenen Fällen, bei denen schon äußerlich eine Linsentrübung, „Katarakt“, zu sehen war, und die keine Lichtreaktionen erkennen ließen, an Stelle von Retina und Chorioidea zerfallene Zellmassen. Hingegen war in den reflexfähigen Augen mit klarer Linse ein Vorhandensein aller Augenschichten zu konstatieren. Insbesondere war überall deutlich die Struktur der Innen- und Außenglieder der Stäbchen und Zapfen, welche bekanntlich die licht- und farbenempfindenden Teile der Netzhaut darstellen, vollständig zu erkennen, wenngleich dieselben an den meisten Stellen nicht unverändert dem Pigmentepithel anlagen. Eigenartige Veränderungen traten in Form von Verdünnungen auf, wie sie normalerweise nur in der zentralen Netzhautgrube, sogenannten „Fovea“, vorhanden sind, während in der Pigmentschicht auffallende kugelige Gebilde sich vorfanden. Solche waren auch in der Gegend des Optikuseintrittes, der „Papille“, in die Retina eingedrungen. Die Optikusfaserschicht war gut erhalten und der Eindruck war im allgemeinen, daß Regeneration die vorübergehende Degeneration noch nicht völlig beseitigt, aber schon so weit zurückgedrängt hatte, daß eine Funktion möglich wurde. Im Optikus ließen sich die Nervenfasern bis in die Kreuzung der beiden Sehnerven, das sogenannte „Chiasma“, und darüber hinaus verfolgen. Bei einer untersuchten Kröte waren alle diese Verhältnisse ähnlich, aber weniger deutlich, dafür auffallend zahlreiche „Wachstumskeulen“ vorhanden, welche vom alten proximalen Optikusstumpf distal gerichtet waren, wie sie von Ortiz und Rossi an durchschnittenen Sehnerven beschrieben worden sind (Kolmer 1923, 5, 65 bis 67). Die Befunde der histologischen Untersuchung stehen also einerseits in vollkommener Übereinstimmung mit den aus den

Bewegungsreaktionen gezogenen Schlüssen, andererseits bestätigen sie die aus einfachen Optikusdurchschneidungen gewonnenen Ergebnisse über die Regenerationsfähigkeit des Sehnerven und der Retina. Über die Regeneration der Nervenaufläufer, „Axone“, der Retina nach stellenweiser Verletzung liegen Beobachtungen vor, die sich außer auf Fische, welche besonders raschen Verlauf zeigten, und Warmblüter, auch auf den Frosch beziehen (Muñoz 1920). Wird bei Fröschen oder Tritonen der Optikus vom Rachen her durchgeschnitten, so verkleinert sich sogleich die Pupille, der Kornealreflex erlischt. An Stelle des blauweißen Spiegellichtes tritt eine graue bis schwärzliche Farbe. Beim Frosche vollzieht sich das Wiederauftreten des blauweißen Lichtes und der Reflexe erst nach längerer Zeit und unregelmäßig, beim Triton rascher und besser. Noch nach 60 Tagen zeigten Frösche trotz Sommerwärme keine vollständige Herstellung der Netzhaut; bei Kälte und an älteren Exemplaren war die Regeneration noch mehr verzögert (Fujita 1913). Obgleich sich also deutlich eine Abnahme der Regenerationsfähigkeit mit der zunehmenden Differenzierungshöhe ergibt, so ist doch keineswegs die Parallelisierung der Retinal- und Optikusregeneration mit der Augen- und Extremitätenregeneration gerechtfertigt. Auch bei den Vollfröschen, welche weder das entfernte Auge noch die Beine wiederzubilden vermögen, ist noch so viel Regenerationsvermögen des Nervengewebes vorhanden, daß die anfänglich degenerierenden Partien wieder bis zur Funktion aufgefrischt werden können.

Vierzehntes Kapitel.

Auge; Ersetzung (Replantation): Ratte — Einheilung.

Durch das Gelingen funktioneller Augenreplantation bei den schwanzlosen Lurchen sind eine Reihe von Einwänden entkräftet, welche von vornherein gegen die Möglichkeit einer ebensolchen Implantation des Auges bei Warmblütern erhoben worden sind. Wenn nämlich trotz Unfähigkeit der Frösche zur Regeneration des ganz oder auch nur teilweise entfernten Auges eine neue Nervenverbindung mit dem Gehirn seitens des Replantats eingegangen werden kann, so dürfen wir die Unfähigkeit des Warmblüterauges nach vollständiger oder teilweiser Entfernung zu

regenerieren nicht mehr als notwendiges Hindernis für ein Auswachsen der Optikusfasern aus der Netzhaut betrachten. Man hat das Gesetz aufgestellt, daß bei den Warmblütern die im Gehirn verlaufenden Nerven im Gegensatz zu den anderen Nerven regenerationsunfähig seien, und daraus einen Schluß auf die Regenerationsunfähigkeit des Optikus gezogen, weil das Auge als ursprüngliche Ausstülpung der Hirnanlage entsteht, somit Netzhaut und Sehnerv als interkraniale Teile anzusehen seien. Nun ist aber die Entwicklung des Auges beim Frosche eben dieselbe wie bei den Warmblütern, es kann also mit der Entstehungsart kein Unterschied des Verhaltens begründet werden. Eine dritte aprioristische Einwendung betrifft die Unvorstellbarkeit einer richtigen Wiedervereinigung aller durchschnittenen Nervenfasern, die zur Aufnahme des Bildsehen notwendig wäre. Es ist nicht einzusehen, warum die notwendige Anknüpfung des replantierten Auges bei den Warmblütern in dieser Beziehung auf größere Schwierigkeiten stoßen sollte, als bei den kaltblütigen Fröschen mit ganz analoger Anordnung der empfindenden und weiterleitenden Elemente der Netzhaut. Überdies kommt ja wahrscheinlich die Verknüpfung auch bei den Amphibien nicht durch das Verwachsen der durchschnittenen Nerven an der Treffstelle des proximalen und distalen Optikusstumpfes, sondern durch Auswachsen der Netzhautganglien bis wieder in den Thalamus opticus hinein zustande, wo sie ihre richtigen Insertionsstellen ebenso wie bei der erstmaligen Entwicklung erreichen könnten. Ja, wir werden bei der Gliedmaßentransplantation noch Tatsachen kennenlernen, welche es fraglich erscheinen lassen, ob überhaupt die Vermittlung eines Sinneseindruckes einer bestimmten Endstelle nur mittels ein und derselben Nervenbahn erfolgen muß. Übrigens zeigt das sehr verschiedene Maß der Wiederkehr des Gesichtes von einer schwachen Lichtempfindlichkeit der Pupille über die taktischen Reaktionen auf Licht und Schatten, bis zum Beutefang auf Grund von Bildsehen, daß tatsächlich eine gewisse Unvollständigkeit oder Verwirrung bei den Regenerationsprozessen auch der Froschlurche obwaltet. Unter sonst gleichen Bedingungen, leichter E nukleation, geringer Infektionsgefahr, die mit der absoluten Größe des Auges infolge größerer Wundfläche steigen müßte, rascher Versorgung des Implantates mit Blutgefäßen, konnte nach den Erfahrungen an

Amphibien, namentlich den ungeschwänzten, die Übertragung der Augenreplantationsversuche auf kleine Warmblüter nicht mehr aussichtslos erscheinen. Als Versuchsobjekte boten sich Ratten und Mäuse, welche leicht in größerer Anzahl zu halten, gegen Infektion relativ wenig empfindlich und mit Augen versehen sind, die sich der Größe nach von jenen der zu den Versuchen verwendeten Amphibienarten nicht allzusehr entfernen. Die Größe der Ratte ist für das Operieren bequemer, so daß an ihr die meisten Versuche ausgeführt worden sind. Die ausgewählten Versuchstiere werden mit Äther in Glastrommeln eingeschláfert, sodann entweder frei auf die Operationsplatte gelegt oder auf Holzbretter gespannt. Der der Nickhaut gegenüberliegende Teil der Bindehaut eines Auges wird mit dieser Nickelpinzette erfaßt und senkrecht aufgeschnitten, die Abtrennung weitergeführt, so daß möglichst wenig von der Bindehaut zurückbleibt. In der Nähe der im vorderen Augenwinkel liegenden Nickhaut angekommen, ist diese mit der Pinzette aufzuheben und die Freilegung des Augapfels zu Ende zu führen. Die auf dem Bulbus verbliebene Bindehaut dient zum Erfassen und Hervorheben des Augapfels. Mit einem raschen Schnitte werden Augenmuskel und Sehnerv durchtrennt, dieser knapp am Bulbus. Der proximale Nervenstumpf zieht sich in den Orbitalkanal zurück. Ist das eine Auge auf diese Weise vorbereitet, so wird es im abgeschnittenen Zustand in der Orbita belassen, bis dasjenige derselben Körperseite einer anderen Ratte ebenso enukleiert ist, sofern es sich nicht um eine autoplastische Replantation handelt. Blutung soll nur eine ganz geringfügige auftreten. Bei den Replantationen ist auf die Einhaltung der richtigen Orientierung des Auges zur Augenhöhle peinlich zu achten, denn es sollen ja die beiden Nervenstümpfe genau zueinander treffen. Aus diesem Grunde ist gleiche Größe der Augen günstig, die Vertauschung der Körperseiten unzulässig (was auch Pardo für Triton angab), ein möglichst tiefes Einsetzen der Augäpfel erstrebenswert. Es empfiehlt sich, das oft reichlich hinter dem Augapfel lagernde Fettgewebe zu entfernen. Um das Herausfallen der replantierten Augäpfel zu verhindern, wird am besten eine Insektennadel mit einem Zuge durch die beiden Augenlidränder gestochen und eventuell mit einem umschlungenen Seidenfaden am Rutschen verhindert. Die beiden stark vorragenden Enden der Nadel werden mit einer

scharfen Zwickzange entfernt. Weder das Auge noch ein Teil der Augenhöhle soll irgendwie mit einem Fremdkörper, Naht, Klemme oder dergleichen, belästigt werden. Quetschen und Drücken ist zu vermeiden. Sowohl die Operation als auch die Haltung bis zur Heilung ist unter strenger Asepsis durchzuführen. Als Käfige dienen für die erste Zeit nach der Operation Glaswannen, die mit reinem, weichem Streumaterial belegt sind und vorteilhafterweise in einem feuchten Raume aufgestellt werden, um Austrocknung der Kornea hintanzuhalten, aber dabei warm. Die hohe Körperwärme der Ratten befördert sehr das Anwachsen. Während bei den Kaltblütern oft viele Wochen bis zur Einverleibung vergehen, kann es bei den Ratten schon nach wenigen Tagen zur festen Verwachsung kommen, welche die Aufnahme des Blutkreislaufes und die Bewegungsfähigkeit der Muskeln einschließt. Trübungen der Hornhaut pflegen später wieder zurückzugehen, bedenklicher sind zunehmende Trübungen der Linsen, welche zu völliger Starbildung führen können. Eine ganze Reihe anderer Erkrankungen bedrohen das anatomisch einheilende Auge, welche teilweise Infektionen, teilweise ungünstigen Ernährungsbedingungen zuzuschreiben sind (Staphylocoma corneae, Retinitis proliferans, vordere oder hintere Synechie, Cyclitis, Iridocyclitis usw. — Koppányi 1923, 3, 51). Die Degeneration der Netzhaut und des Optikus setzt sehr rasch ein, so daß selbst in einem anatomisch eingehheilten Auge einer albinotischen Ratte nach 60 Stunden trotz guter Durchblutung keine erhaltene Stelle mehr aufzufinden war (Guist 1923, S. 91). Gleich nach dem Durchschneiden des Optikus tritt Pupillenstarre auf mittlerem Erweiterungszustand ein. Das ausgeschnittene Rattenauge zeigt auf Belichtung keine Kontraktion, verhält sich daran also anders als das der Kaltblüter. Selbstverständlich kann das replantierte Auge auch anfänglich keinen Kornealreflex zeigen, da die Trigeminafasern, welche die Tastempfindung behufs Auslösung des Lidschlusses übermitteln sollen, mit durchschnitten sind. Die Tränenabsonderung geht hingegen normal vor sich, da ja der neben der Nickhaut ausmündende Tränengang und die Innervation der Tränendrüse unberührt blieben. Selbst dann, wenn keine äußerlich auffallenden Veränderungen des replantierten Auges auftreten, die von seinem volligen Ausfallen oder Erhaltung als kleinem Knopfe bis zur bloßen

Pupillenstarre des kaum geschrumpften Auges abgeschwächt sein können, ist nicht notwendigerweise mit der Wiederherstellung von Funktion zu rechnen. Als ungünstige Momente treten die Verwendung wegen seiner Schwäche ungeeigneten



Abb. 73. *Epimys decumanus* (zu Koppányi 1923).

Schematische Abbildung des Nadelverschlusses bei der autophoren Replantation des Rattenauges.

Materiales, wie diejenige albinotischer Augen auf, ferner sekundäre Infektion durch unreine Haltung oder die zur Orientierung des Bulbus bei der Implantation als Marke durchgezogenen Seidenfäden. Diese und ähnliche Abänderungen der Versuchstechnik haben keinen Erfolg gehabt und zu Skepsis in bezug auf die Möglichkeit eines solchen geführt (Guist 1923, S. 76 u. 98). Bei sehr jungen Ratten scheint die Erhaltung

der replantierten Augen dadurch erschwert, daß keine genügende Blutzufuhr für das Wachstum vorhanden ist, während wieder sehr alte Exemplare keine schnelle Wundheilung besitzen (Koppányi 1923, 3, 52). Stark macht sich auch der Unterschied autoplastischer gegenüber homoio- und namentlich allelopla-

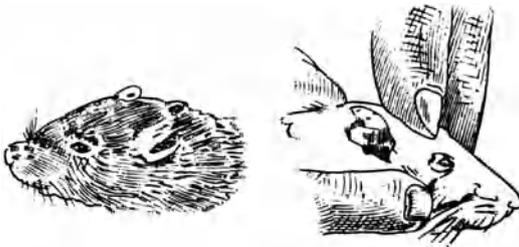


Abb. 74. *Epimys decumanus* (Koppányi 1923) und *Mus musculus*.

(Taf. I, Fig. 8.) Gefärbte Ratte mit replantiertem Auge.

(Taf. I, Fig. 10.) Weiße Ratte mit replantiertem Auge weißer Maus: gewaltsam offen gehalten.

stischer Replantation geltend, was nicht zu verwundern ist, da wir es ja bei den Nagetieren mit Angehörigen der Warmblüter zu tun haben, die durch Abwehrmaßregeln ihres Blutes auf fremde Zutat hin reagieren. Es ist bisher nicht gelungen dauernd, nämlich länger als 2 Wochen, albinotische Augen auf gefärbten Ratten und gefärbte Augen auf albinotischen Ratten zu erhalten. Dabei ist der Nekroseprozeß bei diesen zwei Kombinationen ein ver-

schiedener: die Albinoaugen fallen einer Entzündung unter Schwellung und Schrumpfung, die Pigmentaugen einem trockenen Zerfall anheim (Koppányi 1923, 2, 29; Porak 1924). Die Erhaltung bei Heteroplastik ist hingegen einmal einseitig zwischen Ratte und Maus gelungen (Abb. 74), wobei der Augenspender eine albinotische Maus, der Empfänger eine ebenfalls albinotische Ratte war. Das Mausauge, welches einer vierzehntägigen Ratte eingesetzt worden war, blieb nach Monaten erhalten, erreichte aber keine bedeutendere Größe. Leider ist die Funktion nicht geprüft worden. Vereinzelt ist auch die der Form nach unveränderte, aber durch die weniger rote Augenfarbe kenntlich bleibende Einheilung des albinotischen Rattenauges bei Homoioplastik vorgekommen (Koppányi 1923, 2, 28). Es scheint also nicht etwa die konstitutionelle Schwäche der albinotischen Rasse, sondern eine in der Farblosigkeit sich äußernde Blutsverschiedenheit zwischen ihr und den pigmentierten Schecken oder Einfarbigem das Mißlingen der Alleloplastik zu bedingen. In äußerlich anscheinend gelungenen Fällen vermag manchesmal die Untersuchung mit dem Augenspiegel an Stelle des roten Funduslichtes normaler Säugeraugen bloß weißliche Streifen zu entdecken, in anderen aber beweist das rote Vorleuchten die richtige Durchblutung und läßt sich die Papille des Nerveneintrittes erkennen (Koppányi 2, 36; 3, 59; Diskussion von Sachs nach Untersuchung von Proksch, Kafka, Lippmann zu Guist 1922, S. 23). Die histologische Bearbeitung der nach mehreren Monaten gestorbenen oder besser eigens hierzu getöteten Ratten, welche einen solchen günstigen Spiegelbefund besaßen und, wie wir hören werden, alle Zeichen einer Funktion aufwiesen, ergab das Vorhandensein von unzerstörten Netzhautpartien auf weite Strecken hin. Stäbchen, Zapfen, Pigmentepithel sind vorhanden, an den Ganglienzellen der Optikus-schicht sind Neurofibrillen wahrnehmbar, deren Achsenzylinder in die Gegend der Pupille zu verfolgen sind (Abb. 75). Intakte

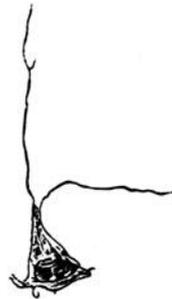


Abb. 75. Ganglienzelle aus dem transplantierten Auge einer Ratte (Kolmer 1923, Taf. II, Fig. 3).

Faserbündel ließen sich im Optikus bis in das Chiasma und durch dieses weiter erkennen. Je älter die Replantate, um so vollständiger waren Partien in der Netzhaut und im Sehnerven zu finden (Kolmer 1923, 5, 67). Auch bei nicht funktionierenden Augen, welche wenig geschrumpft waren, zeigte sich die Degeneration um so geringer, je länger die Replantate am Leben gewesen waren (vgl. Protokolle Guists 1923). Mit diesen Feststellungen läßt sich die Deutung der sichtbaren Netzhaut- und Optikuselemente als Überbleibsel der ursprünglich vor der Replantation im Auge vorhandenen kaum in Einklang bringen. Es muß vielmehr angenommen werden, daß es sich um fortschreitende Regenerationsstadien handelt. Das ist dann dieselbe Erscheinung, welche wir auch schon an den kaltblütigen Wirbeltieren kennenlernten: erst Degeneration des Auges, namentlich der Netzhaut und des Sehnerven, darauf Regeneration unter Aufdifferenzierung dieser beiden. Dem scheinen nun aber jene Erfahrungen zu widersprechen, nach welchen die einfache Durchschneidung des Optikus bei Warmblütern zu einer tiefgreifenden Störung des Auges und niemals mehr zu einer Funktionsaufnahme geführt hat. Solche Versuche sind parallel mit den Augenreplantationen an der Ratte wiederholt worden und hatten dasselbe Resultat, wie es schon von anderen Säugetieren her bekannt war (Guist 1923, S. 63; Abderhalden 1925): obgleich bei der bloßen Durchschneidung des Optikus nur die denselben begleitenden Blutgefäße, nicht aber die vom äußeren Ciliarrand an die Aderhaut herantretenden zerstört waren, so fiel doch das Auge der Degeneration anheim. Ich glaube, daß es die besonderen Umstände der autophoren Replantationsmethode waren, die den Unterschied bedingt haben. Ist nur der Optikus durchschnitten, so bleiben die Augenmuskeln drehbar, der Augapfel wird fortwährend Drehungen in seiner Höhle ausgesetzt, ein Wiederzusammenwachsen ist sehr erschwert, beim Optikus wahrscheinlich infolge fortwährenden Schleifens unmöglich. Wie sollen die aus der Retina auswachsenden Fasern in den Orbitalgang finden, wenn sie fortwährend hin und her gerissen werden? (Przibram, Diskussion zu Guist 1923, S. 96). Eine weitere Gefahr muß die leichte Infektion bei Offenhaltung der Wunde infolge desselben Umstandes abgeben. Im Gegensatz hierzu ist bei ruhiger Lage des autophor replantierten Augapfels, ein rascher

Zusammenschluß aller Wundflächen und das Zusammenpassen der durchschnittenen Optikusstümpfe möglich. Daß dieses Zusammentreffen in den gelungenen Fällen wirklich stattfindet, zeigt schon die makroskopische Präparation, welche die unzerrissene Verbindung zwischen Gehirn und Augapfel mittels des zusammengeheilten Optikus klarlegt. Daß dieser äußerlichen Vereinigung auch eine innere Durchwachsung der Nervenfasern entspricht, haben wir schon bei den histologischen Befunden erwähnt. Es läßt sich daher nicht gut begreifen, wie gelegentlich (Guist 1923, S. 77) das Zusammentreffen bei Befolgung der autophoren Methode bezweifelt werden konnte. Allerdings bringt es gerade diese Methode mit sich, daß wir uns bisher wenigstens nicht gleich bei der Operation von der richtigen Lage der Optikusstümpfe zueinander überzeugen können, woraus sich wohl der geringe Prozentsatz funktionell gelingender Fälle ergibt. Wir werden bei Besprechung weiterer Versuche an anderen Säugetierarten auf die vergeblichen Anstrengungen zu sprechen kommen, durch eine besondere Vereinigungsart der Optikusstümpfe ein günstigeres Resultat zu erzielen, als es die autophore Methode erreicht hat. Wir müssen uns also vorläufig damit begnügen durch recht gutes Zusammenpassen der Größe und Orientierung die Wahrscheinlichkeit für ein richtiges Zusammentreffen der Nervenenden zu steigern. Weniger genau braucht die Einsetzung auszufallen, um es dem Trigeminus des Empfängers zu gestatten, an die Hornhaut des replantierten Auges derart heranzutreten, um eine funktionelle Hornhautverbindung herzustellen. Es ist deshalb häufiger und von mehr Experimentatoren (Koppányi 1923, 3, 53; Guist 1922, S. 79; Porak 1924; Burt unpubl.) das Wiederauftreten des Kornealreflexes am Rattenauge beobachtet worden, als der funktionelle Anschluß des Optikus. Aber auch das Einwachsen der regenerierenden Trigeminusenden ist an eine gewisse anatomische und physiologische Erhaltung des Bulbus gebunden. Man darf sich nicht etwa das replantierte Auge als einen bloß von Blutgefäßen durchgezogenen, sonst toten Körper vorstellen, soll der Kornealreflex auftreten. Die stark geschrumpften Bulbi oder sonst viel von der Norm abweichenden, zeigen keinen solchen. Bei der Prüfung des Kornealreflexes der Ratte wurden zur Schonung des replantierten Auges spitzgedrehte Baumwollwickel verwendet. Daß es sich nicht etwa

um eine unabsichtliche Berührung der Lider handelt, welche ebenfalls mit Lidschluß reagieren würden, geht unzweideutig aus der histologischen Untersuchung hervor. Das mit Verheilung des Optikus ausgestattete Auge, welches auch Kornealreflex hat, zeigte in der Hornhaut Bündel gut färbbarer Nervenfasern, die dem Trigemini entsprechen mußten (Kolmer 1923, 5, 68). Die Zeit des Auftretens der Kornealreflexe ist sehr verschieden, er kann schon in den ersten 8 Tagen auftreten, aber auch erst nach 2 Monaten. Daß er niemals gleich nach der Replantation vorhanden ist, beweist ebenfalls, daß es sich bei seiner Konstatierung nicht um eine Täuschung durch Berührung der Lider handelt. Für Lichtempfindlichkeit kommt natürlich dieser Reflex nicht in Betracht. Zur Prüfung dieser eigentlichen Funktion des Auges müssen wir uns mit dem Verhalten der Pupille und Bewegungsreaktionen der ganzen Ratten auf Belichtungswechsel befassen.

Fünfzehntes Kapitel.

Auge; Ersetzung (Replantation): Ratte — Funktion.

Für die Untersuchung der Pupillarreaktion sind die Augen der Ratten nicht besonders günstig. Bei den albinotischen fehlt sowohl in der Iris als auch in der Tiefe des Auges jedes Pigment, so daß die Pupille sich nicht deutlich abhebt. Ebensovienig läßt sich dieselbe bei den pigmentierten Augen leicht von der Iris unterscheiden, weil diese fast ebenso dunkel ist wie das Sehloch (Koppányi 1923, 2, 27). Der Pupillarreflex ist nicht so prompt wie beim Menschen. Es können mehrere (4 bis 6) Sekunden vergehen, ehe sich selbst bei plötzlicher starker Belichtung die Pupille verengt. Bei replantierten Rattenaugen ist zunächst die Pupille mittelgroß. Wenn die Hornhaut wieder aufgeheilt ist, wird das Sehloch maximal erweitert. Schon nach einer Woche können Spuren der Verengerung auf Lichteinfall hin auftreten. Der Pupillarreflex braucht aber anfänglich 60 bis 80 Sekunden zur Kontraktion, ohne daß diese den normalen Grad erreichen würde. Im Laufe der Zeit kann aber die normale Geschwindigkeit und Vollständigkeit wieder erreicht werden (Koppányi 3, 54). Da wir bei den Kaltblütern einen Pupillarreflex auch am ausgeschnittenen Auge kennengelernt haben, so müssen wir die Frage beantworten, ob nicht etwa bei der Ratte und den Warm-

blütern überhaupt Pupillarreflexe ohne Mitwirkung des Optikus zustande kommen. Die direkte Auslösung einer Kontraktion der Iris Muskulatur des ausgeschnittenen Säugerauges durch elektrische Reizung oder chemische Mittel, welche noch 10 Minuten nach der Eukleation möglich ist, können wir außer Betracht lassen, denn hier ist ja der Reflex nicht auf Lichteinfall hin eingetreten, hat also nichts mit einer Lichtempfindlichkeit des Optikus zu tun. Jede Art der Belichtung, konzentriertes Bogenlicht ebenso wie mittels Quarzlinse konzentriertes ultraviolett-reiches Licht, erwies sich hingegen als völlig unwirksam (Murase 1922, S. 267). Wurde vor eine Bogenlampe eine Küvette mit Chininsulfatlösung eingeschaltet, welche alles ultraviolette Licht absorbiert, so war die Pupillarreaktion am replantierten Rattenauge ebenso nachweisbar wie bei Anwesenheit ultravioletter Strahlen (Koppányi 1923, 3, 55).

Dieses ultraviolette Licht, welches angeblich nach mehreren Minuten eine schwache Pupillarreaktion am Auge nach Durchschneidung des Optikus hervorrufen soll, kann also nicht Ursache des Pupillarreflexes am replantierten Auge sein. Ebenso wenig kann es sich um Wirkung von Wärmestrahlen handeln, denn diese wirken gerade dem Kontraktionszustand entgegen. Es kommen also nur die uns sichtbaren Lichtstrahlen in Betracht. Auf diese reagiert aber bloß der Optikus. Freilich ist wiederholt die Behauptung aufgestellt worden, daß der Pupillarreflex auf Lichteinfall auch nach durchschnittenem Optikus eintrete, woraus auf eine zweite extraoptikale Nervenbahn geschlossen worden war. Doch handelt es sich hierbei um sehr unbedeutende Kontraktionen, die noch dazu nur bei dem ultraviolett-reichen Bogenlicht, nicht aber Gas- oder Tageslicht, auftraten. Auf ihre Deutung kommen wir bei Besprechung der Replantation größerer Säugeraugen noch zurück. Der enge Zusammenhang der auf Belichtung erfolgenden Iriskontraktion mit dem Sehen selbst, geht in vorzüglicher Weise aus der Entwicklung dieser beiden Funktionen bei der neugeborenen Ratte hervor. Bekanntlich sind die Ratten und Mäuse ebenso wie viele andere „nesthockende“ Säugetiere bei der Geburt völlig blind. Nicht nur sind die Augenlider verwachsen, so daß die jungen Ratten das Auge nicht zu öffnen vermögen, sondern es befindet sich dieses auch noch in einem wenig entwickelten und gänzlich

funktionsunfähigem Zustand. Werden durch künstliche Öffnung der Lidspalte die Augen der Ratten ein und desselben Wurfes an aufeinanderfolgenden Tagen dem Licht zum ersten Male ausgesetzt, so läßt sich folgende Entwicklungsreihe beobachten. Unmittelbar nach der Geburt kann weder Lichteinfall noch das sonst pupillenverengende Eserin noch elektrische Reizung Pupillenveränderung hervorrufen. „Dieser Zustand erhält sich hinsichtlich der Wirkungslosigkeit des elektrischen Reizes bis zum 6. oder 7. Tage.“ „Die Wirksamkeit des Eserins beginnt am 9. bis 13. Tage. Am spätesten tritt die pupillenverengende Wirkung des Lichtes auf, und zwar mit bemerkenswerter Konstanz am 13. bis 14. Tage. Wenngleich die Zeiten, in denen die drei oben genannten Wirkungseffekte zum ersten Male erzielbar sind, bei den Jungen der einzelnen Würfe nicht vollkommen übereinstimmen, so ist die Reihenfolge, in der die genannten Reize wirksam werden, in allen Fällen die gleiche. Es besteht ein Stadium, in dem sich die Iris auf elektrische Reize zusammenzieht, zuweilen auch schon auf Eserin verengt, hingegen selbst auf konzentriertes Bogenlicht absolut nicht reagiert. Trotzdem also, wie die maximale Verengung der Pupille auf elektrische Reize beweist, ein funktionsfähiger Sphinkter und, wie aus der Eserinwirkung hervorgeht, wohl auch schon sein motorischer Nervenapparat entwickelt sind, vermag selbst konzentriertes Bogenlicht an der Pupille keine Veränderung hervorzurufen. Daraus folgt also, daß beim Säuger dem Lichte jede direkte Wirkung auf die Iris, sei es auf die Sphinktermuskulatur als solche, sei es auf ihre nervösen Elemente, völlig abgeht. Die Pupillenverengung auf Licht tritt erst zu einem Zeitpunkt auf, in dem (wie die Untersuchungen von Kreidl und Ishihara gezeigt haben) die Netzhaut zum ersten Male auf Belichtung photoelektrische Schwankungen zeigt, d. h. unter Ausbildung der Stäbchen- und Zapfenschicht ihre normale Funktionsfähigkeit erlangt hat.“ An demselben Tage, an welchem die Lidspalte sich bildet, gewöhnlich am 14., ist die histologische und funktionelle Ausbildung der Retina vollendet und zugleich die Pupillarreaktion auf Belichtung deutlich (Murase 1922, S. 266). Es müßte ein sehr merkwürdiger Zufall sein, wenn die Belichtungsreaktion der Pupille nicht auf dem Funktionsbeginn des Optikus zurückginge. Dennoch kann das Pupillenspiel nicht als ein vollgültiger Beweis für die Licht-

empfindung der Ratte mit replantierten Augen angesehen werden, weil die noch zur Pupillarreaktion genügenden regenerierten Fasern vielleicht zur Unterscheidung von Hell und Dunkel nebeneinander nicht auszureichen brauchten, ja man könnte sogar daran denken, daß pupillomotorische Optikusfasern mit eigenen sensiblen Fasern versehen wären, die Lichtempfindung dem Gehirn überhaupt nicht vermitteln, und ein solcher interner Reflexbogen ohne Anschluß an den Thalamus opticus leichter regeneriere. Aber von einem solchen Apparat ist, wie wir noch hören werden, nichts bekannt. Es mußte nun nach Bewegungsreaktionen der Ratten gesucht werden, die uns sichere Schlüsse auf die optische Unterscheidungsfähigkeit der Ratten mit replantierten Augen erlauben würden. Dazu ist es wichtig, das verschiedene Verhalten normal sehender und blinder Ratten zu beobachten. Solange sie in ihren Käfigen ungestört gelassen werden, ist kein Unterschied in ihrem Benehmen zu bemerken. Das ändert sich aber sofort, wenn man eine zu ergreifen sucht. Die normal sehende wird sich entweder davonmachen oder, wenn sie gezähmt war, herankommen, und sobald sie erfaßt ist, keinen großen Widerstand gegen das Aufheben leisten. Die blinde hingegen läßt sich sogleich anfassen, fängt aber jämmerlich zu quietschen an und trachtet sich am Käfig oder einem anderen sich anbietenden Gegenstand, mit dem sie in unmittelbare Berührung kommt, krampfhaft anzuklammern. In einem neuen Behälter getan, bleiben die blinden Ratten unruhig, während die normalsehenden bald einen dargebotenen Unterschlupf aufsuchen und ruhig sitzenbleiben. In den vorgehaltenen Käfig begibt sich die in der Hand gehaltene zahme sehende Ratte direkt durch die Türe hinein, ohne erst mit den Schnurrhaaren denselben erreicht zu haben, die wilde sehende enteilt über den Käfig hinweg. Dagegen vermögen geblendete Ratten nur in den Käfig zu finden, wenn sie unmittelbar den Rand der Käfigöffnung mit den Vorderbeinen oder mindestens den Schnurrhaaren berühren. Gescheucht stoßen blinde Ratten trotz ihres feinen Spürsinnens an ihnen fremde oder an ungewohntem Platze befindliche Gegenstände an, was bei sehenden im Lichte kaum je vorkommt. Charakteristisch für die sehenden Ratten ist das Verhalten gegenüber Lichtquellen oder Schattenrissen verschiedener Stärke. Auf schwache im Dunkeln einfallende Strahlen gehen sie zu;

ebenso folgen sie im Sonnenlicht bewegten Stäbchen mit dem Kopfe. Hingegen tun dies blinde Ratten nicht. Wilde Ratten, die sich bei Annäherung einer Pinzette aufrichten, nahmen geblendet von der Annäherung der Pinzette nur Notiz, wenn sie durch Geräusch auf dieselbe aufmerksam wurden (Abderhalden 1925, S. 132). Werden sehende Ratten in einen Behälter gesetzt, dessen eine Hälfte plötzlich von einem starken Lichte getroffen wird, so fliehen sie in die beschattete Hälfte, blinde bleiben ruhig im stärksten Lichte sitzen. Man könnte glauben, es handle sich bei dieser negativen Phototaxis nicht um eine Wirkung des Lichtes, sondern der mit starker Belichtung verknüpften Wärme, welche den Tieren zuviel werde. Allein man kann sich leicht überzeugen, daß absichtliche Erhitzung der Schattenseite mittels eines nichtleuchtenden Gasbrenners selbst über jenen Wärmegrad hinaus, den die vom elektrischen Lichte erleuchtete Hälfte des Behälters erreicht, keine scheuchende Wirkung auf die sehende oder blinde Ratte ausübt. In allen erwähnten Punkten des Benehmens verhielten sich jene Ratten, bei welchen eine mit Pupillarreaktion ausgestattete Replantation gelungen war, ähnlich wie die normal sehenden, hingegen alle mit mißlungener Implantation wie völlig augenlose (Koppányi 1923, 2, 35). Es war somit ausgeschlossen, daß die Replantation bezüglich des Gesichtes keinen Unterschied gegen völlige Blindheit mit sich zu bringen vermag. Licht und Schatten konnten von den Ratten mit transplantierten Augen unterschieden werden. Es war damit aber noch nicht gesagt, ob die Lichtempfindlichkeit zur Erkennung von Gegenständen ausreiche, so daß wir auf ein gewisses Bildsehen schließen könnten. Einen weiteren Fortschritt der Untersuchung brachte die Anwendung der Sprungprobe, welche als ein Maß für die Tiefenschätzung bei Ratten und Mäusen dient. Wird ein solcher kleiner Nager auf ein erhöhtes Brettchen gesetzt, das er schwer anders als im Sprunge zu verlassen vermag, weil es nur auf einem dünnen Fuße aufgestellt ist, so vergeht eine größere oder geringere Zeit, bis das sehende Tier es wagt springend den Boden zu erreichen, je nachdem ob dieser weiter oder näher zum Brettchen liegt. Aus der Stellung des Brettchens in verschiedene Höhe und der Zeitbestimmung des Absprunghes, läßt sich also ein Maß für die Entfernungsschätzung gewinnen, welche das sehende Tier vor dem Sprunge vornimmt (W a u g h 1910, S. 572).

Diese Sprungprobe wurde auf sehende, blinde, und Ratten mit replantierten Augen angewendet. „In einem großen Käfig wurde ein Piedestal angebracht, erst ein niedriges, dann ein höheres. In einem anderen Ende des Käfigs wurde ein Strohnest untergebracht. Nun stellte man zuerst eine normale Ratte auf das Sprungbrett. Sie ließ sich ein wenig Zeit, dann sprang sie mit vorher berechnetem Schwunge direkt auf das Strohnest. Je höher das Piedestal ist, desto länger wird die Zeit, die das Tier zum Entschlußfassen braucht. Das Verhalten der Ratten mit

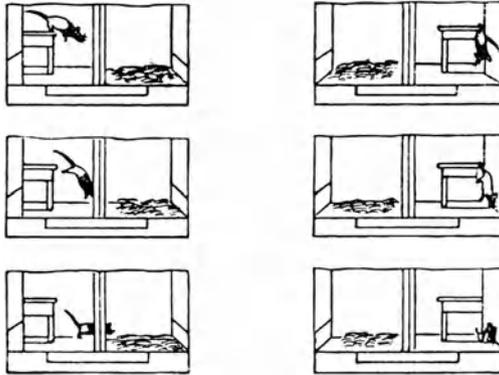


Abb. 76. Verhalten sehender und blinder Ratten (Koppányi 1923), Kinoaufnahmen.
 (Taf. I, Fig. 12.) Sprung einer Ratte mit transplantiertem Auge von einem erhöhten Tischchen.
 (Taf. I, Fig. 14.) Herabklettern einer blinden Ratte von demselben erhöhten Tischchen.

transplantierten Augen auf dem Sprungbrett, unterscheidet sich nicht im geringsten von dem der normalen Ratten (Abb. 76 links). Die blinde Ratte springt nicht herunter vom Brett, im besten Falle klettert sie herunter längs der Holzfüße (Koppányi 1923, 3, 56) (Abb. 76 rechts). Eventuell fällt sie erst nach mehreren Stunden schließlich, ermattet, herab. Nur einseitig gelungene Replantationen bringen es mit sich, daß die Ratte nur dann springt, wenn das gelungene Auge dem Lichte zugewendet, nicht aber, wenn es einer stark beschattenden Wand zugekehrt ist. Das Verhalten der blinden Ratten bei der Sprungprobe erklären uns ihre große Ängstlichkeit, wenn man sie von der Unterlage abheben will. Es fehlt ihnen die Möglichkeit der Tiefenschätzung

und daher ist ihnen jede Entfernung vom Boden peinlich. Es wird dadurch ferner bewiesen, daß nicht etwa Tast- oder Geruchsempfindungen für das Springen der sehenden Ratten ausschlaggebend sind, denn diese Sinne müßten wir eher bei den geblendeten noch schärfer ausgebildet erwarten.

Ein richtiges Bildsehen läßt sich schließlich bei Ratten feststellen, wenn sie auf bloß optisch voneinander verschiedene Gegenstände dressiert werden. Dressur auf optische Eindrücke

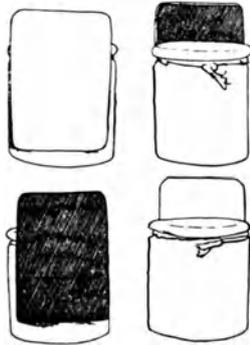


Abb. 77.

Dressurgefäße (Jellinek 1923, S. 92, Fig. 3 bis 6) für Weiß (oben) und Schwarz (unten), unterschieden bloß durch die dem Beschauer zugekehrte Seite der vorgeschalteten Blechscheibe (links); rechts sind dieselben Gefäße auf der dem Beschauer abgewendeten Seite dargestellt.

ist bei Mäusen (Waugh 1910) und bei Ratten (Lashley 1912, 1921) bekannt gewesen. In der letzten Arbeit hat es sich um Nahrungsholen aus einer beleuchteten Käfigsabteilung gehandelt, wozu vielleicht bloß eine allgemeine nicht bildhafte Lichtempfindung ausreichen würde, in den beiden ersteren aber um die Herstellung einer Assoziation zwischen einem elektrischen Schläge und einer Scheibe bestimmter Größe, Farbe oder Beleuchtungsstärke, also um richtiges Bildsehen. Zur Prüfung der Ratten mit transplantierten Augen dienten Futtergefäße gleichen Materials und sonstiger Beschaffenheit, welche durch eine vorgesetzte rechteckige Scheibe als schwarz oder weiß erscheinen mußten, je nachdem, ob die eine oder

andere Seite der Scheibe dem Gefäße abgekehrt und so für den Beschauer sichtbar war, oder die andere (Abb. 77). Sollte eine Ratte auf Weiß dressiert werden, so erhielt sie Futter nur in dem Gefäß mit der ihr zugekehrten weißen Seite der Scheibe. Hatte die Ratte es erlernt, das „weiße“ Gefäß aufzusuchen, so brauchte kein Futter mehr in demselben zu sein, sie lief doch auf das weiße Gefäß zu, nicht auf das „schwarze“, in dem sich jetzt vielleicht Futter befand. (Auf andere Farben als Schwarz und Weiß konnten auch normale Ratten nicht dressiert werden.) Die Stellung der Gefäße wurde in der Käfigabteilung, welche die Ratte aus einer in der Mitte

der Abteilungswand gelegenen Türe zu betreten hatte (Abb. 78), mannigfach gewechselt, um die Bildung einer Verknüpfung der Futteridee mit dem Standort statt mit der Gefäßfarbe zu verhüten. Endlich wurden nach Erlernung einer bestimmten Gefäßfarbe frische, mit dem Futtergeruche nie in Berührung gewesene Gefäße gleicher Art verwendet, um den Geruch auszuschließen. Zur Aufrechterhaltung der Dressur wurde dann die Ratte nicht durch Einstreuen des Futters in das richtig gefundene Gefäß, sondern durch Darreichung eines Brockens außerhalb desselben belohnt. Es konnten die normal sehenden Ratten ebenso wie solche mit funktionell replantierten Augen die Unterscheidung der weißen von der schwarzen Scheibe erlernen. Niemals aber konnte eine blinde Ratte diese Unterschiede treffen. Eine Ratte mit replantiertem Auge, welche zuvor auf Weiß dressiert war, konnte auf Schwarz umdressiert werden, als sie nur dann belohnt wurde, wenn sie jetzt das Schwarz aufsuchte (Jellinek 1923, 7, 96). Es ist bei allen Dressuren ebenso wie beim menschlichen Lernen kein fehlerloses Arbeiten zu erwarten. Erst aus einer größeren Anzahl einzelner Versuche und der kurven-

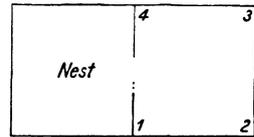


Abb. 78.

Grundriß eines Rattendressurkäfigs (Jellinek 1923, S. 83, Fig. 1). Punktirt = Schiebetür.

mäßigen Darstellung läßt sich die durchgehende Verschiedenheit im Verhalten der sehenden und blinden, die große Ähnlichkeit zwischen den normal sehenden und den Ratten mit replantierten Augen erkennen. Die sehenden und replantierten haben ansteigende Lernkurven, während bei den blinden die Anzahl richtiger und falscher Antworten an den aufeinanderfolgenden Tagen keinen bestimmten Gang hat und um 50 Proz. schwankt. Werden ohne Rücksicht auf die Folge der Tage die Antworten einer Ratte bei einer Dressur verzeichnet, so zeigt sich bei den blinden stets ein um 50 Proz. herum liegender Gipfel (zwischen 45 und 60 Proz.), das „richtig“ oder „falsch“ ist also dem reinen Zufall überlassen. Bei den normal sehenden und replantierten ist die Verteilungskurve mindestens zweigipflig. Einer dieser Gipfel liegt um 50 Proz. herum und gibt uns die Antworten jener Tage an, an welchen die Ratte nicht gut gelernt hat, „unaufmerksam“ war. Hingegen liegen die übrigen Gipfel vollständig

auf der Seite der Kurve über 50 Proz., zwischen 70 und 95 Proz. richtiger Antworten. Sie geben uns das Ergebnis der erlernten Unterscheidung und beweisen die Übereinstimmung der replantierten mit den normal sehenden (Jellinek 1923, 7, 103). Es sprechen also sowohl Pupillarreflex, als auch allgemeines Benehmen, Phototaxis, Sprungprobe und Dressurerfolg für ein wirkliches Sehen der replantierten Augen bei der Ratte, nicht nur (wie Blatt 1924, S. 86 meint) eine Lebensgewohnheit. Die Versuche an der gescheckten Ratte sind mehrfach mit gleichem Erfolg wiederholt worden (vgl. Carlson 1924; Koppányi und Baker 1925).

Sechzehntes Kapitel.

Auge; Ersetzung (Replantation): größere Warmblüter.

Das Gelingen funktioneller Einheilung des Rattenauges sollte trotz der herrschenden Skepsis vieler Ophthalmologen (vgl. Guist, Blatt, Imre usw.) den Anstoß dazu geben, dem Problem der Replantation von Augen mit der Größe menschlicher wieder Aufmerksamkeit zu schenken. Frühere Versuche durch Einnähen von Augen in die Augenhöhle bei Kaninchen haltbare Transplantate zu gewinnen, waren allerdings nie von Erfolg gewesen. Zwar behalten dieselben ebenso wie auch in die Bauchhöhle deplantierte 2 bis 3 Wochen ihre äußere Form und Zusammensetzung bei, dann kam es aber zu Degenerationsprozessen (Königstein in Przibram 1923). In den günstigsten bei strenger Asepsis, vervollkommneter Nähetechnik und unter passender Bandagierung vorgenommenen Replantationen zeigten sich am fünften Tage nach der Operation Blutgefäße von der Konjunktiva in den Augapfel eingedrungen, schon vorher am dritten oder vierten Tage schienen die Muskeln sich wieder befestigt zu haben, welche später den Augapfel wie normal zu drehen vermochten. Die zuerst getrübbte Hornhaut hellte sich wieder auf. Aber es kam selbst nach 10 Wochen nicht einmal zu einer Wiederkehr des Kornealreflexes, geschweige denn des Pupillarreflexes oder anderer Anzeichen von Lichtempfindlichkeit (May 1886; ähnliche Resultate soll Skleros Zervos 1909 nach Imre erhalten haben). Von einer funktionellen Einheilung war also keine Rede, aber auch die anatomische war nicht ganz vollständig, denn es waren

Schrumpfungen eingetreten. Die Versuche scheinen nicht über 10 Wochen ausgedehnt und keiner histologischen Untersuchung unterworfen worden zu sein. Die Ersetzung des Vernähens der Optikusenden mittels eines Katgutfadens durch eine um die Stümpfe gewickelte, in Alkohol gehärtete Katgutspirale hatte ebensowenig Erfolg (Blatt 1924 S. 84), obwohl der Bulbus bis zu 8 Monaten erhalten blieb. Es war weder Korneal- noch ein prompter Pupillarreflex aufgetreten. Nur von einem Überdauern der sehr trägen Pupillarverengung, wie sie nach Einwirkung starker kurzweiliger Strahlen auch am ausgeschnittenen Auge eintreten soll, wird berichtet.

Nur mit der Einhaltung der autophoren Methode ist es gelungen, auch beim Kaninchen eine funktionelle Replantation durchzuführen. Zuerst wurde die Konjunktiva abgelöst, „dann der Bulbus nach Durchschneidung der Muskeln möglichst dicht in der Tenonschen Kapsel bis auf den Optikus ausgelöst und dieser dicht am Optikusabgang mit krummer Schere durchgeschnitten. Dann wurde der Bulbus nach kurzem Verweilen außerhalb der Orbita in diese wieder in seine normale Lage zurückgebracht. Eine zarte Marke, die vor Beginn der Operation mit einem Lapisstift am Kornealrand angebracht war, erlaubte den Bulbus wieder in die richtige Stellung zu bringen, worauf die Lider über dem Auge vernäht wurden.“ „Wo das Auge homoioplastisch transplantiert wurde, traten aber bei allen bisher untersuchten Kaninchen, auch wenn die Kornea während der ersten Woche klar geblieben war, am Ende der ersten Woche Trübungen am Rande der Kornea auf und im Verlauf der zweiten Woche begannen die Bulbi, auch ohne daß eine Infektion stattgefunden hatte, zu schrumpfen.“ „In einem einzigen Falle von Autotransplantation dagegen kam es zu einer vollständigen Einheilung. Die Kornea, die anfänglich ziemlich stark getrübt war, begann sich schon am fünften Tage aufzuhellen und war nach acht Tagen vollkommen klar. Gleichzeitig stellte sich, etwa am achten Tage beginnend, Bewegung an der Iris auf Lichteinfall ein und Kornealreflex. Bei Beleuchtung mit starken Lichtquellen wurde die Iris täglich enger. Nach Verlauf von vier Wochen reagierte die Iris auch bei normaler Beleuchtung mit dem Augenspiegel, ganz ähnlich wie die eines normalen Auges, wenn auch ein wenig langsamer. Sie kontrahierte sich bei starker Beleuchtung bis auf 1,5 mm, die Pupillen-

erweiterung trat ebenfalls rasch wieder ein und brauchte nicht länger als bei einem normalen Tiere. So blieb der Zustand des Auges stationär, durch 42 Tage. Mehrmals vorgenommene Untersuchungen mit dem Augenspiegel ergaben ein Bild, das sich in nichts von dem Augenhintergrund anderer Kaninchen gleicher Pigmentierung (es handelte sich um ein dunkelschwarzes Tier) unterschied. Die Gegend der Pupille, die charakteristischen beiden Streifen markhaltiger Fasern zu beiden Seiten von derselben, Zentralarterie und Vene waren deutlich zu sehen. Ja, nach Aussage eines Ophthalmologen konnte dieser selbst Pulsationen in den großen Gefäßstämmen erkennen. Die Funktion der äußeren Augenmuskeln stellte sich in dieser Zeit nicht ein. Auch gelang es nicht, an dem Tiere irgendwelche Reaktionen auszulösen, die sicher als Ausdruck einer Lichtempfindung gedeutet werden konnten. Die Springprobe an dem Tiere, ähnlich durchgeführt wie an den Ratten, zeigte, daß sie hier nicht verläßlich ist, indem auch blinde Kaninchen sich gelegentlich zum Sprunge entschließen“ (Kolmer 1923, 5, 70). Man darf also nicht, wie es geschehen ist (Blatt 1924, S. 86), von dem Verhalten des Kaninchens auf jenes der Ratte schließen wollen, oder von jenem der Katze (E. Abderhalden 1925, S. 133; der S. 130 von einer blindgeborenen Katze ausdrücklich bemerkt: „wurde sie zum Herabspringen gezwungen, dann fiel der Sprung ungeschickt aus“) oder des Hundes, der übrigens erblindet nicht springt. Das an einer Seuche gestorbene Kaninchen wurde histologisch untersucht: „Es wurde das Auge nach Wegnahme aller bedeckenden Teile von der Ventralseite her freigelegt und schließlich mit möglichster Schonung der Bulbus mit dem an ihm haftenden Nerven im Zusammenhang mit dem Chiasma unter dem Mittelhirn in Ringerlösung auspräpariert. Es zeigte sich, daß der Optikus unmittelbar an der Austrittsstelle glatt durchschnitten war und daß hier eine anatomische Vereinigung in der Weise zustande gekommen war, daß die Ränder des Defektes in der Papillargegend und der Optikus, sich etwa bis auf $\frac{1}{10}$ mm genau überdeckend, vereinigt waren. Diese Stelle war makroskopisch durch eine feine aus Choroidalpigment bestehende Linie gekennzeichnet.“ „Auch die Optikusscheiden waren ohne eigentliche typische Narbenbildung vereinigt. Die Zerlegung des Bulbus in Serienschnitte ergab das Erhaltensein

der Retina, im temporalen Anteile ohne irgendwelche Veränderungen und ihren Zusammenhang mit der Gegend der Papille. Im nasalen Teile waren größere Abschnitte der Netzhaut degeneriert, Glaskörper, Iris und Linse waren normal erhalten.“ „Die erhaltenen Partien der Retina wiesen normale Stäbchen und Zapfen auf.“ „Die Zahl der Optikusganglienzellen schien stark reduziert. Doch waren, ähnlich wie bei den Ratten, mit Fortsätzen und Achsenzylinder versehene Exemplare nachzuweisen“ (Abb. 79). „Es ließen sich die Fasern leicht varikös, aber kontinuierlich durch den ganzen proximalen Optikusstamm bis zum Chiasma verfolgen. Wir können somit sagen, daß auch in dem autoplastischen Transplantat des Kaninchenauges nach 42 Tagen histologisch alle jene Bedingungen gegeben sind, welche uns gestatten, das Auftreten von Pupillarveränderungen auf reflektorische Vorgänge von der Netzhaut aus zu beziehen“ (Kolmer 5, 72). Vereinzelt fanden sich im Optikus auch jene mit Keulen versehene Achsenzylinder, welche schon oft als beginnende Regeneration nach einfacher Durchschneidung der Augennerven beschrieben worden sind (Tello 1907, Rossi 1908, Cajal 1913, 1914, Muñoz 1920). So findet die von Cajal und seiner Schule vertretene Ansicht, daß bloß Begleitumstände die Regeneration hemmen, eine solche aber dem Optikus zukomme, ihre Bestätigung. Es war schon beobachtet worden, daß man das Auswachsen vom distalen Stumpfe her durch Einsetzen eines Stückes Schenkelnerven, „Ischiadicus“, provozieren kann, dessen zerfallende Scheiden eine Bahn für das Auswachsen liefern. An diesem eingenähten Nervenstück wurde bei der histologischen Untersuchung bemerkt, daß die Stümpfe des Optikus ihre Lage zueinander nicht beibehalten hatten, und zwar wurde dies, wie wir es als Ursache für die mangelnde Vereinigung bei der Ratte auch angegeben haben, den Augenbewegungen zugeschrieben (Ortin und Arcante 1913). Auch bei den erwähnten mißlungenen Transplantationen, in welchen die Augennervnaht oder eine Umwicklung der Nervenenden mit hartem Katgut erfolgt



Abb. 79.

Lepus cuniculus
(Kolmer 1923,
Taf. II, Fig. 5).
Erhaltene Netz-
hautschichten
aus einem vor
43 Tagen
replantierten
Kaninchenaug.

war, ergab die Sektion das Auseinanderweichen der Nerven nach Resorption des Katgut. Freilich war der Optikus an einer ganz anderen ungünstigeren Stelle durchtrennt worden (Blatt 1924, S. 84). Die große Schädlichkeit der Nervennaht ist übrigens von den besten Experimentatoren hervorgehoben worden, welche sich mit der Wiedervereinigung durchschnittener Nerven, nicht gerade des Auges, beschäftigt haben (vgl. Boeke 1916, S. 13; 1917, S. 26 u. 32; Vereinigung verschiedener Nerven beim Igel). Nach dem Versuch am Kaninchen können wir die Größe des Auges nicht mehr als ein unüberwindliches Hindernis für die funktionelle Replantation betrachten. Wir müssen uns aber fragen, ob nicht vielleicht der Augentypus der Nagetiere oder wenigstens von Ratte und Kaninchen von jenem der Menschen so stark abweiche, daß kein rechter Vergleich zulässig erschiene. Nun gibt es freilich sehr verschiedene Blutversorgung bei verschiedenen Säugetieren; so besitzt das noch zu den Nagern gehörige Meerschweinchen nur ein ganz unbedeutendes Optikusgefäß und andere Säuger verfügen sogar über gänzlich blutgefäßlose Retina. Es wäre möglich, daß diese sich in bezug auf die Reparationsfähigkeit derselben anders verhalten, ob günstiger, wie manchesmal angedeutet wurde, wage ich nicht zu entscheiden. Keinesfalls zu Replantationsversuchen geeignet sind die Augen der Vögel, die wegen der leichten Unterscheidbarkeit blinder von sehenden Exemplaren infolge der vorwiegenden Verwendung des Gesichtsinnes zur Nahrungssuche, wiederholt herangezogen worden sind. Das Vogelauge ist nämlich von Knorpelstücken umgürtet und daher bietet es sehr ungünstige Verhältnisse für die Durchblutung beim ersten Anwachsen. Die Augäpfel gehen sehr rasch zugrunde, höchstens bleiben Teile des Knorpelringes erhalten (Tauben — Porák 1924; Huhn — Blatt 1924, S. 87). Bei manchen Säugetieren wiederum sind die Augen so tief eingesenkt, daß sie schwer ohne Verletzung der Lidwinkel enukleiert werden und bloß unter Anwenden stärkeren Druckes wieder eingesetzt werden können. Aber von allen diesen ungünstigen Umständen ist das menschliche Auge frei. Der Mensch wäre auch gegen Infektion nicht so empfindlich wie z. B. das Kaninchen. Es sei hier bemerkt, daß Schädigungen der ganzen Ratten oder Kaninchen durch die Enukleation oder auch Replantation von Augen nie beobachtet worden sind.

Eine sehr wesentliche Schwierigkeit für Replantation von Warmblüteraugen bietet hingegen die starke spezifische Blutreaktion, welche die Einverleibung nicht nur bei Heteroplastik, sondern wie wir schon beim Kaninchen gesehen haben, auch bei Homoioplastik hemmt. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die gelungenen Fälle bei den Ratten stets in der Übertragung der Augen zwischen Geschwistern oder sonst nahen Verwandten ihre Begründung haben. Es ist klar, daß schon durch die Blutreaktion jene Fälle zum Scheitern verurteilt waren, in welchen man Augen von Kaninchen (Chibret 1885, Terrier 1885, Bradford 1885, May 1887, Legrange 1902, 1908, Nicolai in Imre; Wicherkiewicz 1905) oder Hund (Rohmer 1885) in die menschliche Orbita eingepflanzt hatte. Auch jene Fälle darunter, in welchen zuerst anatomische Einheilung erfolgte, haben später zu funktionslosen Stümpfen geführt, die höchstens zur Befestigung von Augenprothesen dienen konnten (vgl. bezüglich Bradfords Fall May 1887; Legrange 1908 bis 1909). Aussicht auf Erfolg könnten höchstens Augen voneinander sehr nahestehenden Tieren bieten, wie wir die wenigstens anatomisch vollkommene Einheilung des Auges einer weißen Maus in die Orbita einer weißen Ratte beschreiben konnten. Es ist aber noch fraglich, ob selbst die dem Menschen am nächsten stehenden Menschenaffen ein genügend ähnliches Material für die Augentransplantation abgeben könnten, da ihr Auge sich mehr dem der übrigen Altweltsaffen als jenem des Menschen nähert (Leboucq 1922). Abgesehen davon, hat es sich gezeigt, daß schon innerhalb der Art Mensch verschiedene Bluttypen existieren, deren gegenseitige Transfusion zu schweren Schädigungen führt. Die „Blutrassen“ vererben sich nach den Mendelschen Regeln (Ottenberg 1921, 1922). Bei Transplantationen wäre eine Prüfung der Blutreaktion für die Auswahl des Augenspenders vorzunehmen. Die Schranke der Blutsverschiedenheit ist vielleicht nicht unüberwindlich, da man an eine vorherige Angleichung des Spenderauges durch seine Serumbehandlung denken könnte (Roux, Terminologie und Neue Freie Presse von 17. Juli 1921, S. 2). Versuche zum Ausgleich von spezifischen Schwierigkeiten bei Heterotransplantation sind an Kaltblütern bereits mit einem gewissen Erfolg unternommen worden (Rh. Erdmann, Gassul 1922, 1923, Harms 1914). Zweifellos werden aber die vorgeschlagenen Replantationen von

Augen an Affen (Przibram in Diskussion zu Guist 1923, S. 96) einen weiteren Schritt auf dem Wege zur Replantation beim Menschen darstellen, denn der Bau der Augen ist bei Affe und Mensch doch so ähnlich, daß die Erfahrungen von dem einen wohl ohne weiteres auf den anderen übertragen werden dürfen. Ebenso wie beim Menschen existieren auch bei anderen Tierarten Blutrassen (über Bluttypen innerhalb verschiedener Schaf-rassen vgl. Bialosukuija und Kuczowski 1924). In neuester Zeit sind tatsächlich bei den Menschenaffen drei Blutrassen gefunden worden, welche mit menschlichen identisch sind (Landsteiner und Miller 1925). Beim Affen sind ferner Sehproben sehr einfach, denn er greift hinter einen vorgehaltenen Spiegel und hat einen konsensuellen Pupillarreflex wie der Mensch, d. h. wenn ein Auge belichtet wird, so verengt sich auch das andere, beschattete. Dadurch würde man von der direkten Beeinflussung der Iris durch das kurzweilige Licht ganz unabhängig. Übrigens haben bisher auch beim Menschen alle sorgfältigen Untersuchungen genaue Parallele der Sehschärfe und des Pupillarreflexes ergeben (Hess 1908, 1922; Engelking 1922; Byrne 1922), so daß für einen extraoptikalen Pupillarreflex keine Stützen vorhanden sind. Wenn bei gewissen Formen der Pupillenstarre (Amaurosis) die Patienten, einem hellbeleuchteten Fenster gegenübergestellt, nach einiger Zeit eine sehr träge Pupillenreaktion dennoch zeigen (Fuchs, vgl. Blatt 1924, S. 86), so mag dies auf der direkten Einwirkung des kurzweiligen Anteiles im Sonnenlicht oder aber überhaupt nur auf einer Vorstellung des Patienten beruhen. Es ist nämlich in einem solchen Falle beobachtet worden, daß schon die Vorstellung der Sonne beim Erblindeten eine Kontraktion der Pupille hervorzurufen vermag (Goldflam 1922). Es beweist dies, daß die pupillomotorischen Nervenfasern vom Gehirn aus ohne kurz vorher erfolgte Belichtung in Tätigkeit gesetzt werden können.

Haben wir erst die Hoffnung auf eine totale Replantation des menschlichen Auges aussprechen dürfen (Przibram 1923, 1, 12; Koppányi 1923, 2, 41; ferner Przibram 1923 Rivista), so ist die Ersetzung eines erkrankten Teiles menschlicher Augen durch ein anderes Stück bei der Hornhaut bereits in das Stadium der Wirklichkeit getreten. Ein leukomatischer Teil einer Hornhaut

wurde durch ein durchsichtiges entsprechend dem entfernten Stücke ausgeschnittenes von einem enukleierten menschlichen Auge ersetzt und der Empfänger konnte noch nach einem Jahre durch das hellgebliebene Transplantat sehen, welches von undurchsichtigem Leukom umgeben war (Zirm 1906, 1907). Seither sind viele andere solche Fälle mit mehr oder minder gutem, aber selten dauerndem Erfolg beschrieben worden. Von Interesse ist es vielleicht, daß seit man (bei Elsching) auf die Orientierung des einzusetzenden rund ausgestanzten Stückes achtet, die Einheilungsfälle sich gesteigert haben. Heteroplastik ist hier ebenfalls zu vermeiden. Hornhaut von Meerschweinchen auf Kaninchen

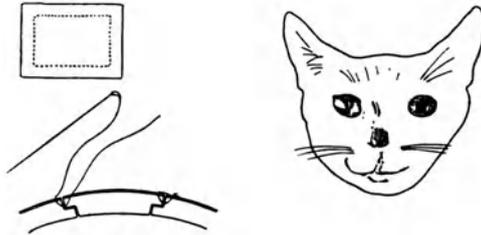


Abb. 80. *Felis domesticus* (Ebeling und Carrel 1921), Hornhauttransplantation.
 (S. 436, Fig. 1.) Hornhautlappen von vorn. Darunter: (S. 437, Fig. 3) Einsetzung eines Hornhautlappens in Stufenschnitt, von der Seite, Durchschnitt.
 (S. 34, Fig. 1.) Kopf einer Katze von vorn mit Hornhautreplantat im rechten Auge.

transplantiert, wurde resorbiert und durch artiegenes Gewebe ersetzt (Ribbert 1904). Ein gutes Resultat lieferte eine neue Transplantationsart der Kornea an der Katze: in die Kornea wurde zuerst ein Rechteck eingeritzt, dann auf halbe Tiefe eingeschnitten; hierauf die Ränder der oberen Schicht abgehoben und dann die tiefere Schicht in einem kleineren Rechteck ganz durchtrennt, so daß eine Stufe längs des Randes gelegt war. In diese konnte nun ein analog entferntes Stück eingepaßt und mit feinen Nähten befestigt werden (Ebeling und Ann Carrel 1921) (Abb. 80). Die Ersetzung der ganzen Hornhaut soll schon vor langem an einer Gazelle (Bigger 1835) gelungen sein. In neuester Zeit sind Versuche in dieser Richtung von Edward B. Morgan (in Paterson, N. J.; briefl. Mitt.) und Blatt (in Târgu-Mures, Rumänien 1924, S. 58) beim Menschen wiederaufgenommen worden.

Siebzehntes Kapitel.

Körperanhänge: Insekten (Flügel); Schwanzlurche — Form.

Ebenso wie bei den Sinnesorganen sind Transplantationen auch an paarigen Körperanhängen, welche dem Tiere zu anderen Zwecken dienen, als der Empfindung, für die Untersuchung zweier Problemkomplexe angewendet worden: zur Beantwortung der Frage nach den Ursachen der Formbildung und jener nach den Bedingungen geregelter Funktion. Wir wollen uns zuerst mit der Morphologie befassen. Von Wirbellosen ist die Transplantation einer Flügelanlage von einer knapp vor der Verpuppung stehenden Raupe des Schwammspinners, *Lymantria*

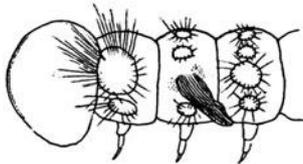


Abb. 81. *Lymantria* (= *Ocneria*) *dispar* (Kopeć 1922, Biol. Bul. S. 136, Fig. D). Entwicklung einer von puprierender Raupe auf früheres Stadium übertragener Flügelanlage.

dispar, auf eine erst vor der letzten Raupenhäutung stehende zum Zwecke der Beobachtung einer Abhängigkeit oder Unabhängigkeit der Ausbildung des Puppenflügels von der Verpuppungszeit des Wirtes ausgeführt worden. Es zeigte sich bei der nächsten Häutung die Entwicklung der Anlage zum Flügel, welcher sich in seinem schwärzlichen

Puppengewande stark von dem bunten Raupenrumpf, der noch keine äußerliche Andeutung der eigenen Flügel zeigte, abhob (Kopeć 1922, S. 336) (Abb. 81). Dieses Ergebnis stimmt damit überein, daß der einmal im Körper, wahrscheinlich durch ein von den Kopfganglien ausgehendes Sekret ausgelöste Metamorphosezustand, dann auch ohne Anwesenheit des Gehirns (Kopeć 1917) oder Kopfes (Vaney und Conte 1911, Przi Bram 1922, 7) abzulaufen imstande ist. Es steht noch die Prüfung jüngerer Flügelanlagen der Raupen aus, ehe die völlige Parallele zwischen metamorphosierenden Insekten und Amphibien festgestellt werden könnte. Die Transplantation von Fühler- und Beinanlagen der Insektenlarven läßt interessante Aufschlüsse über die heteromorphotischen Regenerationen derselben, sogenannten „Homoeosis“ (vgl. Przi Bram 1910, 1919, erwarten. Ganz analog, wie wir es bei den Augen des

Salamanders gesehen haben, verhalten sich die Kiemen derselben Larve. Werden sie einem eben zur Metamorphose schreitenden Exemplar entnommen, so verwandeln sie sich auch auf einen viel jüngeren noch verwandlungsunreifen Wirt, in die Nackengegend deplantiert, sogleich. Wenn hingegen Kiemen von jüngeren Tieren genommen werden, die also noch keinen Impuls zur Metamorphose vom Spender mitbringen, so richtet sich die Verwandlung der transplantierten Kieme, welche in ihrer Resorption besteht, nach dem Zustand des Wirtes, homochron mit dessen Metamorphose (Kornfeld 1914) (Abb. 82). Bei der ersten Entstehung der Kiemen an Anurenembryonen kann bei *Rana esculenta* und *fuscus* das Ektoderm im Transplantationswege durch ein Ektodermstück beliebiger Körperregion ersetzt werden, ohne daß die Bildung innerer Kiemen unterbliebe (Ekman 1922). Hingegen scheint bei Bombinator der Ersatz nur durch Vornierenektoderm, das den Kiemen benachbart ist, geschehen zu können (Ekman 1914). Deplantierte Kiemenanlagen entwickeln äußere Kiemenfäden an fremden Orten (Ekman 1913). Beim Vorbrechen der Anurenvorderbeine bildet sich das in

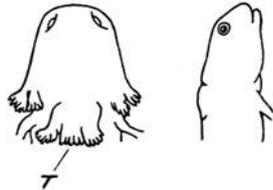


Abb. 82. *Salamandra maculosa* (Kornfeld 1914). Salamandervorderteil von oben; verwandelter Molch von der rechten Seite gesehen. Auf den Rücken der Larve deplantierte Kiemen (*T*) schwinden gleichzeitig mit denen des Empfängers (rechts).

der Kiemenregion entstehende Loch, „operculum“, auch ohne Anwesenheit des Beines. Deplantierte Beinknospen durchbrechen aber Rückenhaut, während die Operkularhaut, auf dem Rücken verpflanzt, nicht aufbricht. Glasperlen erzeugen zwar Perforation, unter die Haut gebracht, aber ohne Auflösung dieser. Diese anscheinenden Widersprüche erklären sich aus weiteren Versuchen, bei denen die im Resorptionszustand befindlichen Kiemen überall unter die Haut verpflanzt Perforation samt Auflösung erzeugten (Helff 1924). Jene Schwanzlurche, deren Larven sich frei in stehenden, schamligigen Gewässern aufhalten, besitzen hinter dem Auge einen sogenannten „Kieferfortsatz“ oder ein „Stützorgan“, das ihnen zur Erhaltung des Gleichgewichtes dient, solange die Vorderbeine noch nicht diese Funktion zu übernehmen vermögen. Dieses Organ steht in Form einer „Balancierstange“ (engl. „Balancer“)

auf jeder Körperseite vom Oberkieferbogen ab. Wird die Anlage dem Embryo entnommen, so entwickelt sie sich auch an anderem Orte weiter (Diemyctylus — Bell 1907; Amblystoma — Harrison 1925). Die Axolotlart *Amblystoma tigrinum* hat im Gegensatz zu den übrigen Gattungsgenossen nur manchesmal und dann bloß rudimentäre „Balancer“. Wird das Ektoderm der Anlage von *A. punctatum* an den homologen Ort einer *A. tigrinum*-Larve transplantiert, so entwickelt sich der „Balancer“ (Harrison 1925, S. 402) (Abb. 83). Derselbe braucht also zu seiner Ausbildung keine Mesodermbeigabe. Hingegen ist dieses fremde

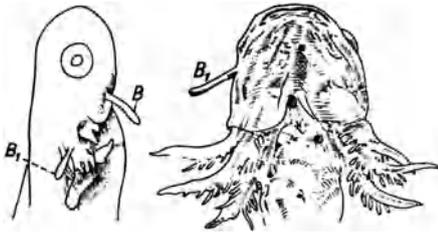


Abb. 83. *Amblystoma punctatum* (Harrison 1925, S. 378) und *A. tigrinum* (Harrison 1925, S. 402). (Fig. 14.) Vorderteil der Larve von rechts gesehen, mit normalem Balancer (*B*) und aus deplantiertem Mandibular-ektoderm entwickelten (*B*₁).

(Fig. 37.) Vorderteil der Larve von unten mit Balancer (*B*₁), der aus deplantiertem Ektoderm der Mandibularregion von *A. punctatum* sich entwickelt hat.

Balancerektoderm imstande, eine Verknorpelung in seiner Unterlage (dem Palatoquadratum) hervorzurufen, welche jener entspricht, die der Empfänger auch beim Hervorwachsen seines eigenen Balancers erhält (Harrison 1925, S. 416). Der vom Entwicklungsalter abhängende Zustand der Kieme übt also einen besonderen Einfluß aus.

Von dem unerwarteten, aber gut erklärlichen Einfluß des Wirtes auf das Reis bei heteroplastischer Embryonaltransplantation von Vorderbeinen haben wir schon gesprochen (*Amblystoma*, Zwölftes Kapitel). Kann der zeitliche Ablauf der Formbildung bei Wachstum der Metamorphose der Lurche durch den Wirt beeinflußt werden, so gilt, wie wir ja gelegentlich der Augentransplantationen sahen, nicht ein Gleiches bezüglich der Artcharaktere. Wenn im Gegensatz zu den Angaben vieler Forscher über Festbleiben der Speziescharaktere an Transplantaten (Spemann 1921, S. 533; Schaxel 1922 usw.) eine Umwandlung der roten Bauchhaut des Alpenmolches, *Triton alpestris*, welche als Manschette um den Arm des Kammmolches, *T. cristatus*, gelegt worden war, in dunkle Kammmolehhaut berichtet wird (Taube 1921, 1922), so ist fast

sicher, daß es sich um eine bloße Verdrängung der Alpenmolchhaut durch die rasch vorwachsende oder selbst an Ort und Stelle regenerierende Kammolchhaut gehandelt hat (Taube 1924, 1925). Die Pigmentierung könnte allerdings auf rein chemischem Wege durch Fermentdiffusion zustande gekommen sein, wie wir bei den Vereinigungen von Schmetterlingspuppen (Abschnitt II, d—6) und bei den Axolotlaugen (Abschnitt III, a—3) annahmen. Aber die Veränderung des Drüsentypus dürfte schwerlich auf Umbildung beruhen und ebensowenig auf veränderte funktionelle Inanspruchnahme. Die meisten Transplantationsversuche, welche sich die Analyse der Formbildung von Gliedmaßen der Amphibien zur Aufgabe gemacht haben, beziehen sich auf den Einfluß, welchen der Wirt als Ganzes auf die polare Ausbildung des Pfropfreises nehmen könnte, sei es durch seine nervöse Überordnung, sei es auf anderem Wege. Die Methode der Transplantation erlaubt es dabei, Stücke der Amphibien, einer Gliedmasse oder die Anlage einer solchen, welche, vom Körper ganz abgetrennt gehalten, zugrunde gehen müßten, auf ihre formbildenden Fähigkeiten hin zu untersuchen, geradeso wie wir dieselbe Methode zur Analyse der Potenzen ganzer Körperregionen bei den niedrigeren wirbellosen Tieren, Polypen (Abschnitt II a, 1), Planarien (Abschnitt II a, 3) und Regenwürmern (Abschnitt IIa, 4) verwendet hatten. Die Technik ist bei entwickelten Amphibien Chloroform-, Äther-, Choretan- oder Anesonarkose, Abschnitt mit Schere oder Skalpell, Einsetzung mit Pinzette, Verschuß der Wunde mit ein bis zwei Nähten, welche möglichst bloß eine Hauttasche verschließen, ohne das Reis oder den aufnehmenden Körper des Wirtes tiefer zu berühren. Bei der Transplantation von Gliedmaßenanlagen wird die bereits geschilderte Technik der embryonalen Transplantation verwendet. Da die Schwanzlurche, wie schon erwähnt (Kap. XIII) auch in entwickeltem Zustand selbst nach der Verwandlung die Beine noch gut regenerieren, so können verwandelte Exemplare, „Vollmolche“, zu den Versuchen benutzt werden. Wird in eine Längs- oder Querwunde an einer Flanke ein das Knie mit beiderseits anschließenden Teilen des Ober- und Unterschenkels umfassendes, enthäutetes Schnittstück eingeschoben und vernäht, so bildet sich dieses Stück zu einem vollständigen

Beine mit Fuß und Zehen um. Das ergänzte Transplantat bleibt entweder unter der Haut oder es wächst an seinem distalen Ende heraus und steht dann als ein fünftes Bein von der Flanke des Rumpfes zwischen Vorder- und Hinterbein der betreffenden Seite ab. Da es an der Einpflanzungsstelle keinen Zusammenhang mit dem zentralen Nervensystem gehabt haben kann, was sich auch aus der Empfindungs- und Bewegungslosigkeit des Trans-



Abb. 84. Triton cristatus (Kurz 1922).

(Taf. VII, Fig. 2).
Röntgenogramme, Doppelfuß
nach reverser Unterschenkel-
transplantation.

(Fig. 4). Ebersolcher, die
reversen Stücke am Ober-
schenkel angewachsen.

(Fig. 3). Ebersolcher, das
reverse Wadenbein beiderseits
regenerierend.

F = Femur, Oberschenkel; *T* = Tibia, Unterschenkel; *f* = Fibula, Wadenbein.

Rechts: (Kurz 1922, Taf. XXII, Fig. 6).

Vollständige Regeneration aller distalen Partien an einem Molche,
dem ein Kniestück schon als Vollmolch in die Flanke eingeheilt
worden war.

plantates ergibt, so ist offenbar ein Einfluß des zugehörigen Ganglions für die Ausbildung normaler Regeneration von der distalen Schnittfläche aus überflüssig, womit nicht die Notwendigkeit irgendwelcher Nervenfasern für die geformte Regeneration geleugnet werden soll (Literatur vgl. P. Weiss 1922, Jahresber. ges. Physiologie). Ebensowenig kann die Stellung des Transplantates am Körper für die Polarität des Regenerats von Bedeutung sein, denn das frühere distale Ende wächst auch zum Fuße aus, wenn Tritonbeine an verschiedene Rumpfstellen ohne Rücksicht auf die Richtung eingesetzt und vernäht worden sind

(*Triton cristatus* — Kurz 1912) (Abb. 84 rechts). Auch wächst nicht etwa an Stelle eines Hinterbeines ein Vorderbein an dem weiter vorne eingesetzten Transplantat, wie sich aus den später zu besprechenden Versuchen ergibt. Das eingesetzte Knie muß also alle Potenzen in sich enthalten, um zum Fuße auszuwachsen. Es bildet aber nicht etwa aus dem ihm anhaftenden Oberschenkelstück ein Becker, sondern proximal unterbleibt bei der bisher geschilderten Art der Einsetzung jede Regeneration. Wird hingegen ein ausgelöster, mitten quer entzweigeschnittener Oberschenkelknochen oder ein enthäuteter Unterschenkel unter Vertauschung der Enden seiner Längsachse wieder in den zurückgebliebenen Hautsack eingesetzt und vernäht, so wächst an dem nun nach außen gerichteten, früher aber nach innen gelegenen Knochenende wieder ein Hinterfuß mit allen fünf Zehen heraus (*Spelerpes ruber*, *Diemyctylus viridescens* — T. H. Morgan 1908, S. 2). Obgleich nun eine direkte Verbindung des Regenerats mit dem eingesetzten Knochen nachweisbar sein kann, so würden wir daraus allein nicht auf die Fähigkeit des reversen Stückes schließen dürfen, an beiden Enden Füße ausbilden zu können, weil es sich ja auch um eine Durch- und Umwachsung seitens des vom Wirte aus dem Becken nachregenerierenden Beines handeln könnte. Erst die beim Versuch vorgenommene Vertauschung der Ober- mit der Unterseite (*Tr. crist.* — Kurz 1912, S. 605) bei der Einsetzung gibt uns einen sicheren Anhaltspunkt dafür, daß es sich wenigstens in diesen Fällen nicht um ein Regenerat des Wirtstieres handeln kann, denn die Regenerate halten stets Ober- und Unterseite streng aufrecht. Eine weitere Modifikation der Versuchsart ermöglicht es gleichzeitig, das Wirtsregenerat und den von dem revers eingesetzten Transplantat ausgehenden Fuß zu erhalten: die oberhalb des Fußgelenkes durch Zirkulärschnitt losgetrennte Haut wurde möglichst weit nach aufwärts geschoben, das Bein sodann etwa in der Mitte des Oberschenkels mit einem Scherenschlag abgeschnitten, durch einen weiteren Schnitt der unterste Teil des Unterschenkels samt dem Fuße entfernt. Der so gewonnene Beinrest, Kniestück, wurde nunmehr, mit dem distalen Unterschenkelende voran in die Hauthülle geschoben, die über dem nunmehr distal liegenden Femurende durch eine Naht geschlossen wurde. Es wurde bei diesen Versuchen darauf geachtet, daß Streck- und Beugseite

bei der Implantation womöglich in ihrer normalen Orientierung verblieben. Röntgenographisch läßt sich nun genau nachweisen, von wo aus jeder der beiden entstehenden Hinterbeine entspringt. Das Transplantat zeigt sich manchenmal parallel zum stehengebliebenen Oberschenkelrest verlagert, und dann ist am distalen und proximalen Transplantat beginnende Fußregeneration bemerkbar. Die beiden Hinterbeine der Transplantationsseite sind sonst völlig parallel miteinander verwachsen, und bilden einen „Fächer“, dessen Symmetrie schwer deutbar (Triton cristatus—Kurz 1912, S. 605; 1922) (vgl. unsere Abb. 84 links).

Revers in den Rücken von Tritonen transplantierte Beine erzeugen auch wieder aus ehemals proximalem Ende distale Ausbildung mit der spiegelbildlichen Symmetrie (Milojević und Grbic 1925; die Kritik Latastes an dieser Deutung ist, wie aus folgendem hervorgeht, unbegründet).

Daß nur die distalen Teile aus einem Gliedmaßenstück regeneriert werden können, zeigen auch andere Versuche: „Nach Amputation des Unterarmes im Ellbogen wurde von einer Hautöffnung in der Schultergegend aus der Oberarmknochen, Humerus, aus seiner Pfanne exartikuliert, die Muskeln wurden rings durchschnitten und der ganze Oberarm, Knochen, Muskeln, unter Umstülpung seiner mit dem Körper in Verbindung bleibenden Haut extrahiert; die Armnerven wurden dabei soweit möglich bei der Haut belassen. An Stelle des entfernten Oberarmes wird nun der enthäutete Unterarm nach Amputation der Hand eingeschoben, so daß das Ellbogenende der Unterarmknochen in die Schultergelenkspfanne zu liegen kommt. So heilt der transplantierte Unterarm in der Haut des Oberarms ein und vertritt als frei vom Körper abstehende Extremität morphologisch die Stelle des entfernten Oberarmes. Nach der Einheilung entwickelt das transplantierte Unterarmstück an seinem freien distalen Ende ein Regenerat. Dieses Regenerat ist eine normale Hand, welche mit Handgelenk am Transplantat artikuliert. Die Richtung der Dorso-Volarachse (das ist der die Handrücken mit der Handfläche verbindenden Geraden) ist nur durch die Orientierung des Unterarms bei der Transplantation bestimmt; d. h. wenn bei der Transplantation der Unterarm um seine Achse unter einem bestimmten Winkel verdreht wurde, so ist auch die regenerierte Hand um den gleichen Winkel gegenüber einer

normalen orientierten Hand verdreht. Nach Ablauf der Regenerationsvorgänge besteht der Arm der Operationsseite nur aus Unterarm und Hand, eine Regulation zur normalen Gliederung durch Bildung eines dem Ellbogen entsprechenden Gelenkes findet nicht statt“ (Triton cristatus — P. Weiss 1923, Nr. 2). Die Resultate der Regeneration an verwandelten Tritonen zeigen ebenfalls herkunftsgemäße Ausbildung, wenn zuerst die Regeneration nach Abschnitt eines Armes oder eines Beines abgewartet und dann erst die Regenerationsknospe mit einem Hautring ihres Ursprungsortes abgetrennt und auf einen frischen Amputationsstumpf eines Armes oder Beines aufgeheilt wird. Das Armregenerat wird wieder zu Arm, mag es auch auf den Beinstumpf aufgesetzt sein, das Beinregenerat stets zu Bein (Milojević 1924, S. 81). Dieses Ergebnis bleibt aufrecht, wenn die verwendete Regenerationsknospe älter als 12 Tage war und ohne proximalen Hautring verpflanzt wurde, nicht aber, wenn jüngere Regenerate ohne Hautring eingesetzt wurden. Solche werden ganz vom neuen Standort beeinflusst, sie werden als Gliedmaßen-Aufbaumaterial verwendet, ohne daß auf ihre Herkunft Rücksicht genommen würde (Milojević 1924, S. 88). Mögen sie von Unter- oder Oberschenkel her ausgewachsen sein, so bilden sie doch richtig lange Extremitäten mit allen Gliedern, ja die Armregenerationsknospe wird bei „heteronomer“ Aufsetzung auf einen Beinstumpf sogar zu einem Beine, also ortsgemäß, nicht mehr herkunftsgemäß, ausgebildet (Milojević 1924, S. 89). Das Gliedmaßenmaterial dieses Stadiums geht ohne Hautring auf eine nicht Gliedmaßen erzeugende Stelle des Wirtes verpflanzt, zugrunde, z. B. auf dem langen Rückenmuskel, während spätere Stadien sich auch da herkunftsgemäß entwickeln. Diese entwickelten Regenerate teilweise wieder abgetragen, wachsen abermals herkunftsgemäß aus (Milojević 1924, S. 83). Junge Regenerationsblasteme vom Tritonschwanz können neben die Vorderextremität transplantiert zu Armen werden, während ältere den Schwanzcharakter beibehalten (P. Weiss 1925). Damit überhaupt ein geformtes Regenerat zustande komme, ist die Anwesenheit eines Nervenastes notwendig. Wenn nun bei periidioplastischer Verlagerung eines Hinterbeinnerven auf den Rücken daselbst ein Bein herausproßte, so ist dies als spezifisch-formative Wirkung des

Nerven angesehen worden (Locatelli 1924). Allein hiervor sollten die früher besprochenen Versuche warnen. Wie bei verwandelten Schwanzlurchen verhalten sich die Transplantate von Gliedmaßen auch bei deren Larven, welche nach Verlassen der Eihüllen das Wasser aufgesucht haben, wie bei Molch und Axolotl, oder aus dem Mutterleibe genommen sich im Wasser tummeln, wie beim Feuersalamander. Abgeschnittene und auf einen Extremitätenstumpf oder neben denselben transplantierte Arme oder Beine halten strenge ihre her-



Abb. 85. *Amblystoma*, Axolotl (Schaxel 1922, S. 517).
(Fig. 17 a).

Endgebilde nach homoplastischer Transplantation einer Regenerationsknospe von Hintergliedmaßen der Axolotllarve.



(Fig. 17 b).

Nach homoplastischer Transplantation einer Regenerationsanlage.

kunftsgemäße Ausbildung als Vorder- oder Hinterbein, ihre ursprüngliche Ober- und Unterseite aufrecht und verwandeln sich bei der Metamorphose des Wirtes mit ohne irgend etwas an ihrer eventuell falschen Stellung zu regulieren (*Salamandra maculosa* — P. Weiss 1923, 1, 166). Werden Teile der Transplantate abgeschnitten, so regenerieren wieder die Teile herkunftsgemäß

ohne Regulation zum neuen Standort des Transplantats. Verändert kann bloß die gelbe Fleckzeichnung bei der Verwandlung sein, aber auch sie zeigt keine Beziehung zur Zeichnung am neuen Standort, wie sich aus den Deplantationen ergibt (P. Weiss 1924, S. 704). Die Beine junger Feuersalamanderlarven bilden sich ebensowenig wie jene der verwandelten Tritonen aus frühen Regenerationsknospen, die ohne proximale Partien des regenerierenden Stumpfes auf den Rücken verpflanzt worden sind, sonst ebenso rasch wie am normalen Orte (Giorgi und Guyénot 1923). Das verschiedene Verhalten der frühen „Regenerationsknospe“ und der späteren „Regenerationsanlagen“ ist vor den erwähnten Versuchen an der Kammolch- und Feuer-

salamanderlarve bei jener des Axolotls bekannt gewesen, wo seitlich in die Körperwand eingefügt das frühe Stadium der Regenerate als knolliges Gebilde undifferenziert verharrte, während das spätere Stadium sich zum Beine weiterentwickelte (Schaxel 1922, S. 517) (Abb. 85). Die Rassencharaktere bleiben aber auch in diesen Fällen aufrecht, wie die Sektorialchimären aus der Vereinigung einer halben Beinregenerationsknospe der weißen Axolotls mit einer halben des schwarzen zeigen (Schaxel 1922, S. 518) (Abb. 86).

Wenn es bei den Regenerationen Stadien gibt, die sich bei Transplantation verschieden verhalten, so könnte erwartet

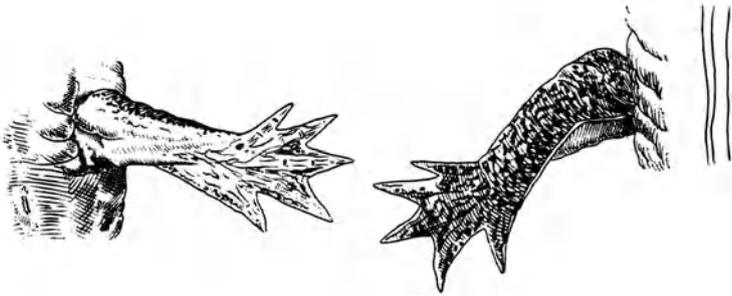


Abb. 86. *Amblystoma*, Axolotl (Schaxel 1922, S. 518).

(Abb. 20). Sektorialchimäre zwischen weißer und halber Beinknospe eines schwarzen Axolotls, von unten gesehen.

(Abb. 19). Dieselbe Chimäre von oben gesehen.

werden, daß bei Verwendung der erstmaligen Gliedmaßenanlage eines Urodelenembryos auch je nach der Altersstufe sich eine unabhängige oder eine vom neuen Standort abhängige Differenzierung ergeben möchte. Auf dem Schwanzknospenstadium durchgeführte Versuche am Teichmolch, *Triton taeniatus*, haben streng herkunftsgemäße Entwicklung der an den Kopf oder die Rumpfseite deplantierten Vorderbeinanlage ergeben. Namentlich war es auch gleichgültig, auf welche Körperseite und in welcher dorsoventralen Stellung das Deplantat zu stehen kam, es behielt die Symmetrie der Herkunftsseite bei (Brandt 1924, S. 543). Wurde Gliedmaßenmaterial auf einem viel früheren Stadium, zur Zeit, da die Medullarwülste eben erst sichtbar werden, entnommen und behufs besserer Aufzucht den Embryonen des Schwanzknospenstadiums unter Vertauschung

von oben und unten, „dorsoventral“, transplantiert, so entstanden Verdopplungen aus dem Transplantat oder zwar einfache Gliedmaßen, die aber verkehrte Wachstumsrichtungen aufwiesen, nämlich bei Deplantation auf die Gegenseite statt nach hinten unten, nach seitlich aufwärts (Brandt 1924, S. 548). Dabei wurde nun aus einem linkerherstammenden Material ein rechts-symmetrisches und umgekehrt, ein Ergebnis, das an *Amblystoma* schon bei Verwendung des Schwanzknospenstadiums (Abb. 87) als Spender erzielt und als eine Beeinflussung des Transplantats durch den Gesamtkörper mit Umkehr der Dorsoventralachse

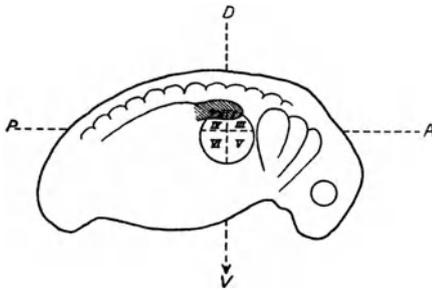


Abb. 87. *Amblystoma punctatum* (Kombiniert aus Harrison 1921, S. 2, Fig. 1 und Swett 1923, S. 208, Fig. 1). Schema der Situation der Arm-anlage im Schwanzknospenstadium dieser Axolotlart. Schraffiert die Verniere (Pronephros) und der von ihr bedeckte Teil der kreisförmigen rechten Vorderbein-anlage. Diese in Regionen geteilt, welche mit römischen Ziffern bezeichnet sind.

beschrieben worden war (Harrison 1916, 1917, 1918, 1921, 1922). Jedoch sollte das Vorkommen zahlreicher Verdopplungen und der konstant verkehrten Auswuchsrichtung bei einfacher Entwicklung vor einer solchen Auslegung zurückhalten. Nach den im ganzen Tierreich verfolgbaren Gesetzen der Bruchdreifachbildung (Przibram 1921 mit früherer

Literatur), bringt eine reverse Wachstumsrichtung eine spiegelbildliche Anordnung der sich entwickelnden Teile, insbesondere auch an der Urodelenextremität hervor, wie es experimentell Della Valle bewiesen hat (womit sich Brandts Einwendung 1924, S. 550, erledigt). Findet nun ein auf die falsche Seite deplantiertes Material oder auf dieselbe, aber doch am Körper dorsoventral invertiertes, seine normale Wachstumsrichtung durch die umliegenden Körperpartien blockiert, so erzeugt es an dem entgegengesetzten Ende sein Spiegelbild (unter beliebigem Winkel — Gräper 1925, S. 17) (Abb. 89). War die Behinderung nicht vollständig, so kann sich die Gliedmasse mit richtiger Symmetrie unter Drehung später Bahn brechen, daher die Doppelbildungen, welche geradeso wie

die beiden von fast abgetrenntem distalen Extremitätenstücke einer entwickelten Gliedmasse sich ausbildenden Enden spiegelbildlich sind. Daß es sich lediglich um Symmetrienumkehr unter Aufrechterhaltung der Dorsoventralität und Vornehintenrichtung, nicht aber um eine Umstimmung durch den Körper des Wirtes handelt, zeigen die Versuche, in welchen die Seitenvertauschung ohne Inversion ausgeführt wurde: da entstanden der Symmetrie nach herkunftsrichtige, aber standortfalsche Gliedmaßen, was mit einer Beeinflussung der Symmetrie durch die Wirtskörpersymmetrie schwer vereinbar ist, hingegen selbstverständlich, wenn die Auswachsmöglichkeit den Ausschlag gibt, weil die Seitenvertauschung die ursprünglich distale Richtung freigibt (Przibram 1924, Schema S. 606, Druckfehlerkorrektur s. 1925, S. 699). In die dorsale oder ventrale Mittellinie des Körpers verpflanzte Armanlagen bilden sich ohne Verkehrung ihrer Dorsoventralität zu einem spiegelbildlichen Paare im Sinne unserer Auffassung aus (Nicholas 1922, S. 29; 1924, S. 27; die von Wilhelmi 1922 angegebene sekundäre Symmetriebildung zweier einzeln in die Mittellinie des Bauches verpflanzter rechter Vorderbeine beruht auf irrtümlicher Diagnose der Symmetrie, vgl. Przibram 1924, S. 616). Bei nicht völliger Drehung um 180° findet öfters Rückdrehung des Transplantats statt; dies ist auch nicht Einfluß des Gesamtkörpers. Wird

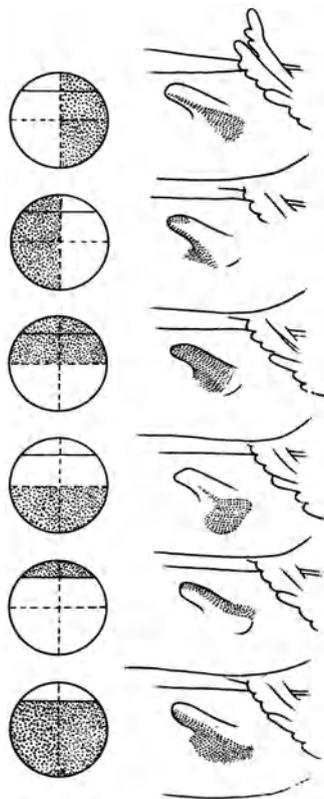


Abb. 88.

Amblystoma punctatum (Swett 1923).

Links: Färbung exzidiierter Teilé (punktiert gezeichnet) der rechten Armanlage mit Nilblausulfat; rechts: Verteilung der Färbung auf den wachsenden Arm nach Replantation.

nämlich der das Anlagematerial unmittelbar umgebende Körperling abgehoben und selbst invers transplantiert, dann in ihn die Gliedmaßenanlage eingesetzt, so richtet sich das Ergebnis nach der Stellung dieser letzteren zum Ringe, nicht aber zum Gesamtkörper (Nicholas 1922, S. 30; 1924, S. 108). Werden Teile, etwa Hälften oder dergleichen (Abb. 88), der kreisförmigen Vordergliedmaßenanlage herausgeschnitten, mit Nilblausulfat gefärbt, und wieder an ihrer Stelle replantiert, so läßt sich gut bestimmen, wozu das Material bei der Entwicklung wird

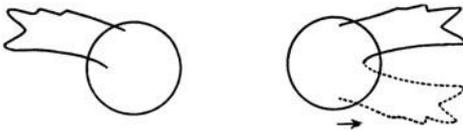


Abb. 89.

Amblystoma punctatum (Harrison 1921, S. 9, Fig. 2).
 Auswachsen einer rechten Extremität (normal oder dorsodorsal homopleural transplantiert). Ulnarrand aufwärts, Radialrand abwärts gerichtet.

Auswachsen einer verkehrt transplantierten Extremität (dorsoventral homopleural). Die punktiert gezeichnete Komponente wird oft ganz unterdrückt oder sie rotiert in der Pfeilrichtung.

(Swett 1922, 1923). Der schwanzwärts gewendete obere Quadrant bildet die distalen Teile, und wenn die zugehörige kopfwärts gewendete Hälfte der Anlage entfernt wird, so wächst wie sonst ein distales Spiegelbild

kopfwärts, eine Doppelgliedmasse erzeugend (Harrison 1918, S. 442). Der Experimentator hat übrigens neuestens selbst (Harrison 1925) den Einfluß des Gesamtkörpers verworfen, die Aufrechterhaltung der Dorso-Volarachse betont und bloß in der steten Aufwärtskehrung des Ulnarrandes bei welcher Einsetzung immer eine Beeinflussung der Symmetrie durch die umgebende Körperpartie erblickt. Diese Aufwärtskehrung trat auch dann ein, wenn das Mesoderm der Armanlage mit der äußeren Fläche nach innen in beliebiger Stellung eingesetzt wurde. Aber man kann sich überzeugen, daß auch hier zur Erklärung Proximalregeneration und Rotation ausreichen. Die spiegelbildlichen Doppelbildungen, die auch sonst bei transplantierten Anlagen von Urodelenarmen (Triton — Brandt 1925) entstehen, fügen sich auch besser der Auffassung als Regeneration aus proximalen Flächen, denn eine Längsspaltung der Anlage ließe nicht Spiegelbilder erwarten (vgl. Exp. Zool. II, 1909, Tab. XV, Fig. 3f), so daß die Auffassung als Zerlegung der Anlage in zwei Knospen auf Schwierigkeiten stößt.

A ch z e h n t e s K a p i t e l .

**Körperanhänge: Schwanzlurche — Funktion;
Froschlurche und Warmblüter.**

Konnten wir für die rein morphologischen Probleme der Qualität und Symmetrie regenerativ oder ontogenetisch sich ausbildender Transplantate, namentlich die Deplantationen heranziehen, so werden wir nunmehr für die Frage der Funktionsaufnahme transplantierte Gliedmaßen auf die Replantation vorwiegend angewiesen sein. Denn an fremdem Orte gelingt es selten die notwendigen Nervenverbindungen herzustellen. Am normalen Orte funktionieren früh transplantierte Armanlagen selbst heteroplastisch ganz normal (*Amblystoma punctatum* + *A. tigrinum* — Harrison 1924, S. 69). In systematischer Weise ist beim Axolotl die Verschiebung des Standortes vom normalen Platze der Armentfaltung geprüft worden. Wurden Anlagen weniger als vier Somiten, daß sind ursprüngliche Quergliederungen des Mesoderms, weit hinter die Anlage versetzt, so trat Resorption des Transplantats ein, nach weiter als sechs Somiten entwickelten sich zwar die Anlagen, aber es trat keine Funktion auf. Zwischen vier und sechs Somiten erhielt das Deplantat Funktion, und zwar, wie die histologische Untersuchung der geschlüpften Larven zeigte, durch Einwachsen von Nerven aus denjenigen Segmenten, welche normalerweise diese Nerven erhalten sollen (Detwiler 1920, S. 153) (Abb. 90). Größe und Ausbildung der Extremität war von diesem Auswachsen unabhängig (Detwiler 1920, S. 156). Seitenumkehr (Abb. 91) und Verdopplung (Abb. 92) kamen wie bei homotoper Transplantation vor. Zwei bis drei Segmente nach vorne verpflanzte Axolotlvorderbein-Anlagen erhielten von den normalen, nach vorne wachsenden Armnerven Versorgung. Eine gewisse Vertretung durch segmentfremde Nerven war möglich, nahm aber mit der Entfernung vom normalen Standort ab. Die Kiemenregion unterdrückt Armbildung (Detwiler 1922, S. 115). Wenn die Wirbelkanalanlage in einer Strecke der Längsachse nach umgekehrt wurde, so daß die Extremitätenanlagen jetzt anderen Ganglien gegenüberlagen, wurde bisher trotz anatomischer Verheilung keine sichere physiologische Wiederherstellung beobachtet

(Hooker 1922; auch Rana 1917). Ähnlich verhält es sich bei rechtwinkliger Verdrehung (Wieman 1922). Fünf vorderste Segmente der Spinalganglienkette konnten mit vollem funktionalem Erfolg durch ein Stück Medullarrinne ersetzt werden (Detwiler 1923, S. 339 und 293; 1925, S. 297). Weiter hinten

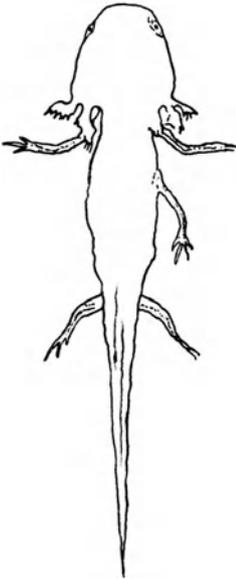


Abb. 90.

Amblystoma punctatum (Detwiler, J. exp. Z. 1920, S. 117), Larve. Rechter Arm auf Schwanzknospenstadium fünf Segmente caudal deplantiert. Nach einer von Detwiler zur Verfügung gestellten Photographie.

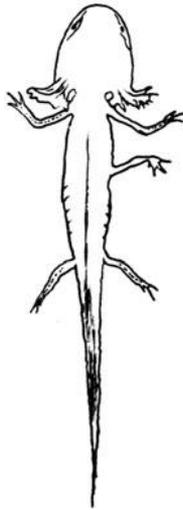


Abb. 91. *Amblystoma punctatum* (Detwiler, J. exp. Z. 1918, S. 499), Larve. Rechter Arm auf Stadium offener Medullarfalten an rechte Flanke verkehrt transplantiert, hat Symmetrie einer linken angenommen. Nach Photographie von Detwiler.

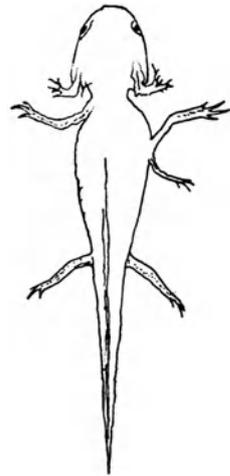


Abb. 92.

Amblystoma punctatum (Detwiler, J. exp. Z. 1920, S. 117). Rechter Arm auf Schwanzknospenstadium vier Segmente caudal transplantiert. Reduplikation des Transplantates, dessen Spiegelbild (vordere Komp.) Hauptfunktion übernimmt. Nach Photographie von Detwiler.

zu ist eine Opposition weniger reparabel; bei Verdrehung der eingesetzten Partie um 135° auch an den vorderen Segmenten unheilvoller als bei 90° (Wieman 1925). Bewegungen nicht bloß passiver Natur sind gelegentlich bei den replantierten Vorderbeinen des Axolotls, auch an den nach Transplantation im Schwanzknospenstadium verdoppelten, beobachtet worden (Harrison 1921). Viel besser lassen sich die Funktionen transplantiert Extremitäten an den im entwickelten Zustand

operierten Molchen und Salamandern studieren. Die dabei beobachteten Erscheinungen sind so einheitlicher Art, daß eine kurze zusammenfassende Darstellung möglich ist: eine vollständige funktionelle Einheilung eines Vorder- oder Hinterbeines, kann an der jungen Larve des Feuersalamanders nach folgender, möglichst autophor arbeitender Methode erreicht werden. Schnelles Arbeiten ist bei der Empfindlichkeit dieser Larven gegen Äther einer längeren Betäubung vorzuziehen. Ein Stückchen nasse Watte wird ausgepreßt und dient zum Halten des Tierchens an Rücken und Bauch, welches frei in der Hand erfolgt. Mit der anderen Hand wird entweder nach Abschnitt einer Gliedmasse oder ohne solche und dann neben diese eine dicke, nicht sehr

scharfe Nadel schräg durch Haut und Muskulatur eingestochen, wobei die Stärke der Nadel so zu wählen ist, daß der Durchmesser des Loches kleiner als der Querschnitt der zu transplantierenden Extremität ist. Mit einer gebogenen Pinzette wird nun ein abgeschnittener Arm oder ein Bein, im oberen Teile gefaßt und ein kleines Stück weit mit dem proximalen Ende in das Loch geschoben, der Rest bleibt frei herausstehen.

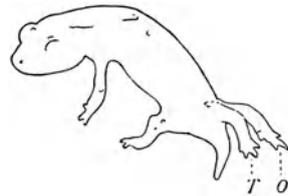


Abb. 93. *Salamandra maculosa*
(P. Weiss 1923, S. 163, Fig. 2).
Vollmolch aus einer Larve, der linke
Arm (T) neben linkes Bein (O) trans-
plantiert worden war.

geschoben, der Rest bleibt frei herausstehen. Ist das Pfropfstück tüchtig in die Muskulatur versenkt, so hält der Druck der Muskeln des Wirtes die Extremität so fest, daß keine Gefahr für das Herausgleiten mehr besteht (P. Weiss 1923, 1, 154) (Abb. 93). Ist das Bein an Stelle eines anderen versetzt, so ist es klar, daß eine Wiederherstellung der Funktion auf Grund der Wiedervereinigung aller beteiligten Nerven möglich ist. Das Auftreten der Funktion (P. Weiss 1923, 1, 167) auch bei absichtlich verkürztem Arme (P. Weiss 1923, Nr. 24), erfordert also zu ihrer Erklärung keine andere Anschauung, als jene einer Kontinuität zwischen jedem Endorgan und seinen Zentralganglien auf dem Wege einer eigenen Nervenleitungsbahn. Anders verhält es sich nun aber bei den nach dieser Methode neben eine normale hintere Extremität deplantierten Armen oder Beinen. Hier ist behufs Aufnahme des Transplantates ein Teil der Nerven, welche die richtige Standorts-

extremität versorgt hatten, durchtrennt und eben durch das Transplantat von ihrer distalen Partie isoliert worden. Das Transplantat wiederum wird seine Innervation gerade von diesen angeschnittenen Nerven erhalten, so daß die Versorgung von anderen Ästen her erfolgt, als normal, wenn wir im histologischen Bilde doch eine vollständige Innervation aller Endorgane auftreten sehen (P. Weiss 1924, S. 650 ff.) (Abb. 94). Wir sollten also nach der bisherigen Anschauung erwarten, daß Transplantat und eventuell auch Ortsextremität nur bestimmte Bewegungen ausführen könnten, wofür ihnen eben die direkten Nervenbahnen

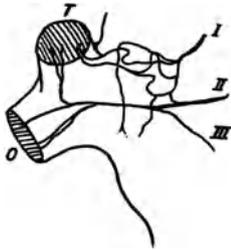


Abb. 94.

Salamandra maculosa-Larve (P. Weiss 1924, S. 657, Fig. 7). Schema des Nervenverlaufes in der Gegend der neben eine normalstehende „Orts“-extremität (O) transplantierten Extremität (T). Nach histologischen Rekonstruktionen.

zu den kommandierenden Zentren übriggeblieben wären. Es wird aber folgendes beobachtet: „Die aktiven Bewegungen der Ortsextremität und des ihr anliegenden Transplantats erfolgen stets gleichzeitig. Die aktiven Bewegungen, welche das Transplantat in seinen Gelenken ausführt, sind ohne Rücksicht auf seine durch die Transplantation bedingte, mannigfach variierte Orientierung gegen den Körper bis in alle Einzelheiten qualitativ und quantitativ das genaue Abbild der gleichzeitigen Bewegungen in den gleichnamigen Gelenken der Ortsextremität“. Die Homologie der Funktion tritt bei experimentell aus-

lösbaren Reflexen (kompensatorischer Reflex des Fuß- bzw. Handgelenkes) in gleicher Weise wie bei den Willkürbewegungen auf. Die Nervenversorgung geht von einem Teile der bei der Operation verletzten Ortsnerven aus, und zwar in jedem Falle von anderen, je nach der Operationsart. Da es für das stets in gleicher Weise zu beobachtende Phänomen der homologen Funktion nichts ausmacht, von welchem Teile der Ortsnerven aus alle Endorgane des Transplantats versorgt werden, kann das Phänomen nicht in irgendwelchen morphologischen Besonderheiten des Regenerationsverlaufes der Nerven eine Erklärung finden. Eine physiologische, von der bisherigen abweichenden Anschauung von der Art der motorischen Nervenfunktion, gibt aber in bester Übereinstimmung

mit den sonstigen Tatsachen eine restlose Erklärung des Phänomens: Jedem Endorgan (Muskel) kommt eine nur für es selbst charakteristische Eigenregungsform zu, auf die allein es anzusprechen vermag, während Erregungen von anderer als dieser Form an ihm wirkungslos bleiben. Jede motorische Nervenfasern aus dem gleichen Funktionsabschnitt des Rückenmarkes (z. B. Extremitätenabschnitt) führt in jedem Augenblick die Erregungsanteile für alle Muskeln, die im betreffenden Augenblick in Funktion zu treten haben. Die Gesamtheit dieser Erregungsanteile bildet den ‚Erregungsklang‘. Die Endorgane als ‚Resonatorensystem‘ vermögen aus diesem Klange die für sie bestimmten Erregungsanteile herauszulösen. Durch einen solchen Mechanismus ist die Funktion von den individuellen Schwankungen der anatomischen Verbindungen zwischen Zentral- und Erfolgsorgan unabhängig“ (P. Weiss 1924, S. 671). Dieser Mechanismus arbeitet aber unter den abnormalen Verhältnissen der Transplantation völlig sinnlos, denn ein um 180° gedrehtes Bein wird sich vergeblich bemühen durch ein Herumfuchteln in der Luft den zum Gehen erhaltenen Impuls Folge leisten zu wollen, das im Spiegelbild dem Ortsbein gegenübergestellte Transplantat wird bei Zukehrung der Volarflächen auf den Beugeimpuls so aussehen, als wollte es in die Hände klatschen usf. (P. Weiss 1924, S. 643). Wir haben den die Extremitäten versorgenden Teil des Zentralnervensystems als Extremitätenabschnitt bezeichnet. Das ist lax ausgedrückt, denn es sind zwei getrennte Abschnitte, einer für die vorderen, der andere für die hinteren Extremitäten vorhanden. Wie wir beim Axolotl sahen, liegt dazwischen eine extremitätsnervenfremde Zone. Bei der Transplantation an den Salamanderlarven zeigte es sich nun, daß diese beiden Abschnitte einander völlig vertreten können, indem auch der neben ein Hinterbein transplantierte Arm ganz homolog anspricht wie dieses Bein, also die Impulse aus dem durch einen Teil der Beinnerven ihm zugeführten „Klang“ wie ein Bein beantwortet (P. Weiss 1924, S. 669). Weniger günstig läßt sich die Deplantation des Hinterbeines an die Schulter, die Armbasis, an, woran aber nebensächliche anatomische Umstände Schuld tragen, denn auch hier sind zuweilen vollständige, und zwar wiederum mit der Ortsextremität homodynamische Funktionen beobachtet (P. Weiss 1924, S. 670). Dieses Phänomen ist nicht

etwa auf Salamandra-Larven und die aus ihnen gezogenen Vollmolche beschränkt, es tritt ebenso beim verwandelten Triton cristatus auf, dem Extremitätenstücke unter Verkürzung wieder eingesetzt, distal teilweise abgeschnitten und verdreht aufgeheilt worden sind. Es werden dann von dem Regenerat jene Bewegungen geleistet, die bei der normalen Orientierung zweckmäßig, infolge der Verdrehung aber gänzlich zwecklos sind (P. Weiss 1923, Nr. 24). Ferner ist Homodynamik bei Transplantaten an Larven von Triton taeniatus (Brandt 1925, S. 224) und an den erwähnten Embryonalpflöpfungen bei *Amblystoma* festgestellt (Detwiler 1925).

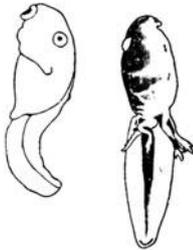


Abb. 95. *Rana sylvatica* (Harrison 1907, S. 255, Fig. 3). Nervenlos gemachte Kaulquappe durch Embryonaloperation.

(S. 256, Fig. 6).

Entwicklung eines Hinterbeinpaars aus einer eingesetzten nervenlosen Anlage.

Die Resonanztheorie hat zur Voraussetzung, daß die Nerven einer Extremität nicht an Ort und Stelle wieder gebildet werden, sondern stets durch Wiedereinwachsen vom Zentrum her. Es ist tatsächlich durch eine Reihe von Versuchen erwiesen, wie dies geschieht. Insbesondere sind die an nervenlos gemachten Kaulquappenembryonen von Fröschen, *Rana sylvatica*, und Kröten, *Bufo lentiginosus*, angestellten Versuche entscheidend. Um diese durch Ausschneiden der Rückenmarkanlage entnervten Embryonen weiter aufziehen zu

können, wurden sie mit dem Bauche an den Rumpf anderer, normaler Embryonen transplantiert, die als Nährmütter fungierten (Harrison 1907), oder es wurden zwei entnervte mit den Rückenwunden aneinandergeheilt (Harrison 1924, S. 123). Auf solche entnervte Embryonen sind Anlagen von Gliedmaßen auf einer Stufe, die schon feine Nervenzweige enthielt, transplantiert worden. Diese Nerven degenerierten, die Gliedmaßen blieben nervenfrei (Harrison 1907, S. 272). Wenn hingegen Beinanlagen nervenlos gemachter Embryonen neben die Hinterbeine nervenführender normaler Embryonen deplantiert wurden, so entstanden nervenhaltige Extremitäten (Abb. 95). Häufig treten hier bei den Anuren ebenso wie wir es bei den Urodelen beschrieben haben, Verdoppelungen der Extremität auf,

es konnten dann Nerven aus dem Wirt in beide oder bloß in eine Komponente der Doppelgliedmaßen eintreten oder auch Nerven von einem Partner in den anderen eintreten, oder es konnte eine Komponente gänzlich nervenfrei bleiben, ohne daß sie die weniger entwickelte sein mußte (Harrison 1907, S. 256 und 278). Damit sind frühere Angaben, welche sich ebenfalls auf die Deplantation oder Replantation von Beinanlagen bezogen, bei welchen aber

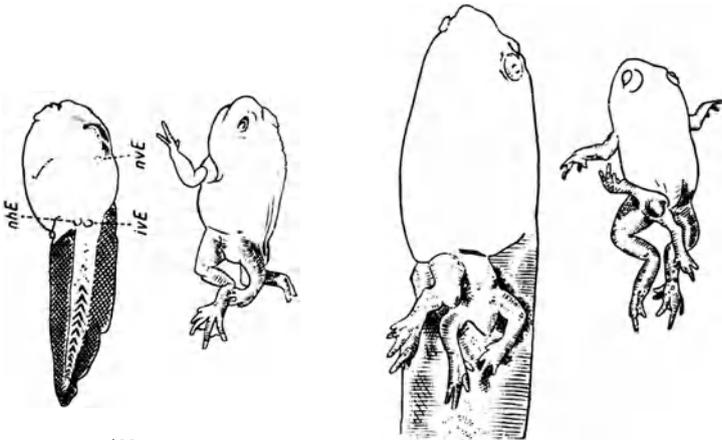


Abb. 96.

Bombinator (Braus, An. Anz. 1905).
(S. 434, Fig. 1.)
Junge Unkenlarve mit eingesetzter Beinknospe *iv E* über dem Hinterbeine *n h E*.

(S. 435, Fig. 2.)
Daraus entstandene Unke mit Arm über dem linken Hinterbein hervorragend.

Abb. 97. Bombinator (Braus 1905).

(S. 460, Fig. 14.)
Larve mit einer aus Armdeplantaat entstandenen Doppelgliedmaße über linkem Hinterbein.

(S. 462, Fig. 15.)
Unke mit überzahliger Doppelgliedmaße aus dieser Larve verwandelt.

das Einwandern von Nerven des Wirtes nicht ausgeschlossen war, einer Korrektur dahin bedürftig, daß doch ein solches Einwachsen stattgefunden und man keine Entstehung der Nerven an Ort und Stelle anzunehmen habe. Diese früheren Versuche (Bombinator pachypus — Braus 1904, 1905; Bufo vulgaris — Banchi 1904 bis 1906; Gemelli 1906) sind aber in den anderen Beziehungen als Bestätigung des Erhaltenbleibens von Arm- oder Beincharakter auch am fremden Einpflanzungsort wertvoll. Bei den Anuren brechen im Gegensatz zu den Urodelen zuerst die Hinterbeine, dann die Vorderbeine hervor. Würden nun die

noch unter der Haut befindlichen Armanlagen an den Kopf oder an Stelle des Hinterbeines oder vor dasselbe eingesetzt, so entwickelt er sich doch mit vierfingeriger Hand, nicht mit fünfzehigem Fuße (Abb. 96) (*Bombinator pachypus* — Braus 1905), ganz wie bei den Schwanzlurchen (s. oben). Die auftretenden Verdopplungen (Abb. 97) sind zweifellos ebenso wie jene bei den Urodelen als beiderseitige distale Ausbildung des Transplantats infolge unvollständiger Hemmung durch die Unterlage zu erklären (Grosser und Przißbram 1906, S. 33); auch der neuer-

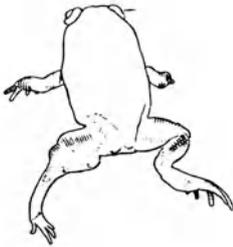


Abb. 98. *Bombinator*
(Braus 1905, S. 436, Fig. 4).
Junge verwandelte Unke mit
einem an Stelle des linken
Hinterbeines an der Quappe
transplantierten Armes.



Abb. 99.
Salamandra maculosa
(P. Weiss 1923, S. 163,
Fig. 1). Vollmolch aus
einer Larve, der der linke
Arm (T) an die Stelle
des linken Beines trans-
plantiert worden war.

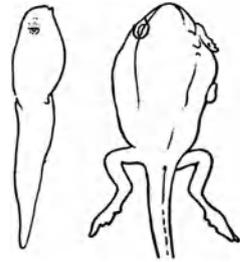


Abb. 100.
Rana fusca (Dürken 1916).
(S. 64, Fig. 3.) Einsetzung
einer Beinknospe an Stelle des
Auges unter die Konjunktiva
an der von der rechten Seite
gesehenen Quappe.

(Tab. IV, Fig. 14.) Daraus sich
entwickelnder Frosch, von
oben gesehen, mit dem aus der
rechten Augenhöhle hervor-
ragenden deplantierten Beine.

dings an *Pelobates fuscus* beschriebene Fall (Dauwart 1924), in dem ebenfalls ein nervenloses Spiegelbild aus einer deplantierten Hinterbeinanlage wuchs. Bei einem an Stelle eines Beines transplantierten Arme ist das Funktionieren an der unterdessen zum Vollfrosch verwandelten Unke beobachtet worden (Abb. 98). Dasselbe bediente sich des Armes zum Abspringen wie eines Beines, aber die Hauptaufgabe übernahm allmählich der stehengebliebene Oberschenkel, vielleicht weil die verdrehte Anheilung des Armes kein günstiges Funktionieren gestattete (Braus 1905, S. 436), denn an analog operierten Fröschen und Kröten sind beim Schwimmen und Springen ganz synchrone zweckmäßige Bewegungen beobachtet (Gräper 1924, S. 270), und der Feuer-

salamander bedient sich des an Stelle des Hinterbeines an der Larve eingesetzten Armes wie eines richtigen Beines (P. Weiss 1923, S. 163) (Abb. 99). In die Augenhöhle an Stelle des Auges unter die Konjunktiva deplantierte Beinanlagen entfalten sich ebenfalls ursprungsgemäß, wachsen und hellen die Konjunktiva, wie es die normale Augenanlage täte, auf. Es kann also an Stelle der normalen „Quelle des formativen Reizes“ auch eine fremde treten, ohne daß die Entwicklung gestört wird (Abb. 100). Insofern es sich um die notwendige Anwesenheit von Nerven handelt, widerlegt das einen spezifischen Einfluß bestimmter Zentren auf die Formbildung (Rana fusca — Dürken 1916, 1917; Gröll 1923), was zu den von uns mehrfach erwähnten Verhältnissen bei Deplantaten stimmt.

Reverse Transplantation von Hinterbeinknospen, die über doppelt so hoch als breit sind, lassen bei gutem Anschluß an einem Amputationsstumpf einfache Beine mit verkehrter Symmetrie hervorgehen (Rana esculenta, Bufo viridis — Gräper 1922, 2) (Abb. 101); bei schlechtem Anschluß entwickelt sich auch gegen den Amputationsstumpf zu die sonst



Abb. 101. Bufo viridis (Gräper 1922, II, S. 600, Fig. 4. Röntgenographie des Hinterbeines einer Kröte, links revers an der Quappe transplantiert gewesener Unter- und Oberschenkel mit „Proximalregenerat“.

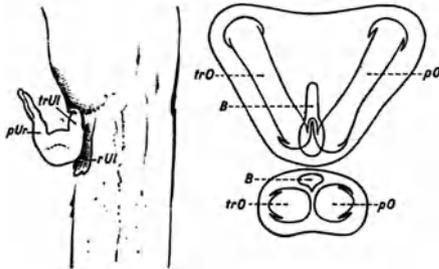


Abb. 102. Rana esculenta (Gräper 1922, II, S. 592). (Fig. 1.)

An Quappe revers transplantiert linker Unterschenkel (*trU*) mit „Proximalregenerat“ (*pUr*) rechter Symmetrie.

Schematischer Längs- und Querschnitt durch die Hüftgelenke derselben symmetrischen Bildung.

trO = transplantiert Ober-schenkel, *pO* = proximal-regenerierter Oberschenkel, *B* = Beckenrudiment.

unterdrückte Extremität mit Symmetrie der Herkunftseite (Gräper 1922, S. 19) (Abb. 102), wodurch die vollständige Analogie zur Bruchdreifachbildung klar wird. Bei dorsoventraler Einpflanzung auf einem Stadium, bei dem die Knospe nur bis etwa doppelt so hoch als breit war, entstanden „Fächer“ (Gräper 1922, 1, 290) (Abb. 103), die sich vielleicht aus dem Regenerat der Standortextremität und dem zu ihr symmetrisch unter Ver-

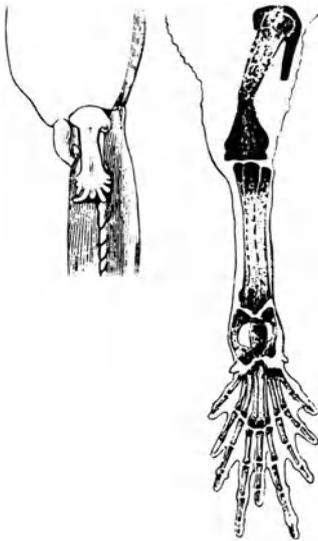


Abb. 103.

Bufo viridis (Gräper 1922, I, S. 290).
(Fig. 3.) Fächerbildung an einer Extremität, 30Tage nach der Operation.
(Fig. 4.) Methylenbildung an einer Extremität, 30Tage nach der Operation.

schmelzung des Kleinfingerandes wachsenden Transplantat zusammensetzen. Eine „Querschnittsdetermination“ (Gräper 1922, S. 211) ist also vom Beginn des Sichtbarwerdens der differentiellen Beinanlage bereits vorhanden, die distale Bildung kann aber auch an der ursprünglich proximalgewendeten Schnittfläche ausgebildet werden, wodurch Symmetrienumkehr der Seiten erfolgen muß. Doch ist eine Vertauschung des Vorder- und Hinterrandes bei Extremitätenregeneration möglich, es mag also die „Querschnittsdetermination“ auch bei den transplantierten Knospen keine vollständige sein. An den Symmetrieverhältnissen ändert sich nichts, wenn an Stelle eines Beines ein Arm eingesetzt wird, so kann neben dem orts-

richtigen Beinregenerat ein spiegelbildlich symmetrisches Armpaar entstehen (Gräper 1924, S. 271), so daß die Beteiligung der Ortsregeneration und die Entstehung der Spiegelbilder aus dem Transplantat selbst noch deutlicher werden. Auch analoge Versuche, wie an den entwickelten Urodelen, bei denen ein Stück aus einer Beinanlage ausgeschnitten, und dann das Endstück ohne Zwischenschaltung des resezierten Stückes wieder dem Amputationsstumpf des Beines aufgesetzt wurde, lieferten an

Kaulquappen von Grasfröschen das Ergebnis, daß sich aus diesem Endstück zwar die distalen Fußteile entwickelten, nicht aber irgend eine Regulation zur Wiedererlangung der resezierten mittleren Beinpartien stattfand (Gräper 1924, S. 274). Wenn schon die Urodelen niemals eine Umbildung einer als solchen kenntlichen Beinanlage zu einem Arme oder auch nur eines Teiles einer Extremität zu einem anderen Teile an den Transplantaten aufweisen, so werden wir mit äußerster Vorsicht jene vereinzelt Angabe aufnehmen, nach welcher es beim Hühnerembryo möglich wäre, das Beinhöckerchen gegen das Flügelhöckerchen mit dem Erfolg standortsrichtiger, nicht herkunftsgemäßer Entwicklung umzutauschen (Peebles 1911). Der Beweis konnte um so weniger erbracht werden, als es nicht gelang, die am Ende des vierten Bebrütungstages operierten Hühnerembryonen, an denen mit Glasfäden die Transplantation ausgeführt worden war, in Porzellanschalen länger als bis zum neunten Tage lebend zu erhalten. Zu dieser Zeit beginnen aber eben erst Unterschiede in der Kontur des Flügels und Beines aufzutreten. Dieses auch an den Transplantaten nun nach dem Standort beobachtete Differentwerden, brauchte nicht auf der Entwicklung zur standortsgemäßen Type zu beruhen, sondern könnte von den Druck- und Ernährungsbedingungen abhängig gewesen sein. Ersatz durch ein Standortsregenerat ist wohl trotz der bei Offenbleiben einer Amputationswunde sonst nicht zur Beobachtung kommenden Regeneration der Anlagen dieses Stadiums nicht ganz ausgeschlossen, ebenso wie die Bestimmbarkeit der Regenerationsblasteme bei Tritonen durch den Standort noch auf eine solche Möglichkeit hin zu untersuchen wäre. Die Embryonen von Säugern betreffenden Transplantate sind bloß als Deplantatreiser in entwickelte Exemplare gleicher Art (Meerschweinchen), durchgeführt und ergaben geringe Wachstumsfähigkeit, die mit Komplexheit der gleichzeitig verpflanzten Knochen steigt (Aron und Simon 1922, 1923 mit sonstiger Knochenliteratur). Ähnliche Ergebnisse hatten schon sehr alte Versuche (Bert 1863) mit Pfropfreisern, die bereits geborenen Rattenjungen entnommen und unter die Rückenhaut älterer deplantiert worden waren. Ins Auge des Kaninchens verpflanzte Embryonalbeine riefen serologische Abszesse hervor (Foldino 1924). An erwachsenen Warmblütern sind Re-

plantationen von Beinen an Hunden mit Erfolg vollständiger Einheilung, aber ohne Funktionstüchtigkeit derselben als Bewegungswerkzeug, unter Verwendung der zirkulären Gefäßnaht durchgeführt worden. Narkose, peinlichste Asepsis, kreisförmige Einschneldung der Haut des Oberschenkels in seinem untersten Drittel über dem Knie, Zurückschlagen der Haut, Durchtrennung und Unterbindung der Beinvene und Arterie, Amputation des Beines, welches mit Lockescher Flüssigkeit bis zur Blutfreiheit durchspült und in ein mit Vaseline durchtränktes Tuch bei der Temperatur des Operationsraumes deponiert wird. Hier auf entweder Replantation innerhalb einer Stunde oder Substitution an Stelle eines an einem anderen gleichgroßen Hunde amputierten homologen Beines. Vereinigung der Knochen mit Silberdraht, der Muskeln mit Katgut, des Nervus sciaticus mit Seide. Arterie und Vene müssen mit ihren Enden so genau aufeinanderpassen, daß bei Öffnung der Ligaturen im Schenkel kein Blut durchsickert. In solchem Falle stellt sich sogleich die Zirkulation wieder her, was sich zunächst an der zunehmenden Temperatur des Transplantates zu erkennen gibt. Die Haut wird vernäht und die Wunde verheilt glatt. Ein Gipsverband schützt das Transplantat namentlich auch vor dem Beißen des aus der Narkose erwachten Hundes (Carrel und Guthrie 1906). Ganz analog ließ sich mit länger anhaltendem Erfolg eine Transplantation innerhalb des Unterschenkels vornehmen, wobei die Vereinigung der Tibia durch eine „Elsberg“-tube vermittelt wurde. Auch bei gynandroplastischer Vereinigung zwischen zwei Foxterriern, Männchen und Weibchen, zeigten sich keine schädlichen Folgen der Blutverschiedenheit. Zwischen Amputation und Transplantation konnten 3 Stunden verstreichen, ohne daß die Wiederaufnahme der Blutzirkulation gefährdet worden wäre. Eine praktische Verwendung beim Menschen wäre also nicht ausgeschlossen (Carrel 1908, S. 680). Derselben stehen aber bis jetzt noch das Ausbleiben jeder Innervierung der Transplantate entgegen, die freilich zum großen Teile auf der Verwendung von Seidennähten und der noch zu kurzen Beobachtungszeit zuzuschreiben ist, denn keiner der operierten Hunde hat aus zufälligen Gründen (Infektionskrankheit) einen Monat lang die Transplantation überlebt. Es wäre sehr zu wünschen, wenn die durch den Krieg unterbrochenen Transplantationen von

Warmblütergliedmaßen mit einer unseren jetzigen Kenntnissen über Nervenregeneration entsprechenden Technik wieder aufgenommen würden!

Neunzehntes Kapitel.

Innere Organe (Geschlechtsdrüsen ausgenommen).

Abgesehen von der den folgenden Kapiteln vorbehaltenen Transplantation von Geschlechtsdrüsen, ist die Überpflanzung innerer Organe bei Wirbellosen bisher auf eine kurze Mitteilung (Kopeć 1922, S. 334) über die unaufhaltsame Metamorphose an den Kopf oder Vorderleib von Schwammspinnerraupe jüngeren Alters deplantierte „Malpighischer“ Gefäße, Exkretionsorgane der Insekten, knapp vor der Verwandlung stehender Raupe beschränkt (Abb. 104).

Wir wenden uns daher gleich zu den Eingeweiden der Wirbeltiere und betrachten zunächst Transplantationen an Frühstadien von Amphibienembryonen, welche die Möglichkeit bieten, auf experimentellem Wege die Asymmetrie der Eingeweide bei den Wirbeltieren umzukehren. Bei den früher geschilderten Verkehren der Medullarplatte wird nicht nur die gewünschte ektodermale Schicht, sondern auch die darunter liegende meso-entodermale Platte mitumgedreht (Abb. 105). Wenn dabei nur das mittlere Drittel der Medullarplatte samt dem darunter liegenden Meso-Entoderm verwendet worden ist, so entsteht Umkehr in der Lage der inneren Organe des Rumpfes: es kommt die Leber nach links, das Herz nach rechts zu liegen, statt, wie bekannt, das Herz links und die Leber rechts. Maßgebend scheint hierfür die verkehrte Windung des Darmes zu sein, welche dann ihrerseits Leber- und Herzlage induzieren würde (Abb. 106). Voraussetzung ist für diese Deutung, daß nicht auch schon im mittleren Drittel der Medullarplatte die Herzanlage links, die Leberanlage rechts lokalisiert und bei

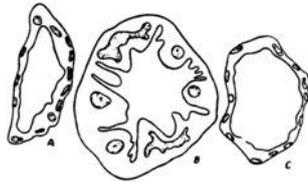


Abb. 104. *Lymantria* (= *Ocneria*) dispar (Kopeć 1922, B. B., S. 334, Fig. A bis C).
A. Fragmente Malpighischer Tuben, welche nach Transplantation von verpuppungsreifen Raupen auf jüngere sich zu imaginalen weiterentwickeln.
B. Raupentypus. C. Imaginaltypus Malpighischer Gefäße.

der Replantation mit umgedreht worden sei (*Rana esculenta* — Spemann 1906, S. 200; *Bombinator pachypus* — Pressler 1906; *Bufo vulgaris* und *variabilis* — R. Meyer 1913). Die umgekehrte Eingeweidelage, „situs inversus viscerum“, läßt sich auch durch mediane Durchschnürung von Tritonkeimen erzielen, wobei der rechte Zwilling diesen aufweisen kann, niemals der linke. Für die Umkehr und die damit umgekehrte Herzlage, „situs inversus cordis“, wird die Schädigung der inneren Seite des rechten

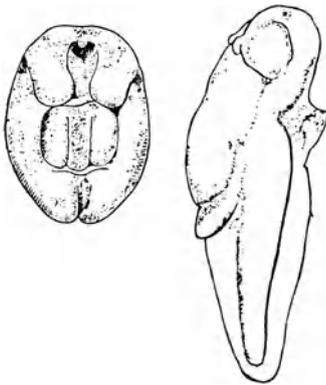


Abb. 105.

Bombinator (R. Meyer 1913, S. 87).
 (Fig. 1.) Neurula-Stadium mit umgedrehtem Rückenstück, 2 Stunden nach der Operation, von oben gesehen.
 (Fig. 2.) Sich daraus entwickelnde Quappe, 66 Stunden nach der Operation, von der linken Seite gesehen.

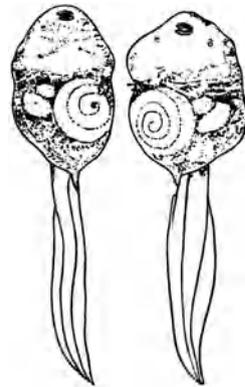


Abb. 106. Bombinator
 (R. Meyer 1913, S. 91, Fig. 4).
 Kaulquappen von der Bauchseite gesehen mit normaler Eingeweidelage (situs) und mit verkehrter (situs „inversus“).

Embryos bei der Durchschnürung verantwortlich gemacht. Defekte werden an der inneren Darmseite beobachtet (Triton — Mangold 1921). Dafür spricht auch ein Transplantationsversuch, bei welchem zu Beginn der Gastrulation ein Keim des Teichmolches, *Triton taeniatus*, median gänzlich durchschnürt und ebenso mit einem Keime des Bastards von Teich- und Kammolch, *Triton taeniatus* × *T. cristatus*, verfahren wurde. Hierauf wurden die Keimhälften gegenseitig ausgetauscht. Jene Kombination, bei welcher der schneller wachsende Bastard rechts lag, zeigte nun Inversion der Darmschlinge und teilweise anormale Lage der übrigen Eingeweide. Es ist also tatsächlich infolge des Zurückbleibens der langsamer wachsenden linken Eihälfte der Situs

umgekehrt worden (Spemann und Falkenberg 1919, S. 412). Ob jedoch dabei die Krümmung des Darmes mechanisch erfolgt, scheint noch zweifelhaft, es könnte sich um das Hervortreten einer spiegelbildlichen Intimstruktur nach Unterdrückung der ursprünglichen durch die Schädigung handeln, in Analogie zu den schon von uns früher erläuterten Fällen. Dafür sprechen Resultate nach Entnahme eines Stückes von der linken Seite der Gastrula bei Triton taeniatus. Es wurde daraus ein Zwillingsspaar, dessen linker Partner situs inversus und eine doppelköpfige Monstrosität erhalten hatte, an der beide Seiten solchen aufwiesen (Wilhelmi 1921). Auf dem Stadium der deutlichen, aber noch offenen Medullarplatte und auf späteren Embryonalstadien der



Abb. 107. Bombinator (Ekman 1921, S. 12).
 (Fig. 10.) (Fig. 11.)
 Paarling mit verwachsener Herzanlage. Bloßgelegtes Doppelherz desselben, rechte Seite oben auf.

Amphibien, kann die Herzanlage selbst der Länge nach gespalten und zur Entwicklung zweier Herzen gebracht werden, von welchen dann das rechte spiegelbildlich gestaltet ist (Bombinator pachypus — Ekman 1921, S. 19; Rana fusca — 1924, S. 3). Durch zwei Längsschnitte werden drei Herzen erzeugt, von welchen nur das am meisten rechts liegende spiegelbildlich verkehrt ist, obgleich nun doch offenbar das in der Mitte stehende beiderseits „geschädigt“ ist und obschon die Darmanlage für alle drei normalen Gang hat; die mechanische Deutung wird hier unmöglich. Die Pulsation ist in jedem der drei (Ekman 1921, S. 12) oder zwei (Ekman 1924, S. 21) Herzen von verschiedenem Rhythmus. Diese selbe Arrhythmie zeigen auch die Herzen zweier mit den Bäuchen vereinigten Quappen (Ekman 1921, S. 12) oder „verlängerter“ Exemplare (Born 1897, S. 410). Bei der Bauchvereinigung können auch die Herzen zu einer einheitlichen Bildung verwachsen (Born 1897, S. 430; Ekman 1921, S. 13) (Abb. 107).

Bei opponierter Einsetzung eines Teiles der Herzanlage eines anderen Embryos, welche durch treppenförmige Einfaltung zum Halten gebracht wurde (Abb. 108), machte sich auch eine gewisse Einheitlichkeit des Herzbaues mit regelmäßiger rhythmischer Bewegung bemerkbar (Ekman 1921, S. 17). „Es gelingt bei *Bombinator pachypus* und *Rana esculenta*, im Stadium der beginnenden Schwanzknospe die Herzanlage an eine beliebige Stelle zu transplantieren und zur Weiterentwicklung zu bringen. Tiere mit zwei schlagenden Herzen wurden bis zur Metamorphose aufgezogen. Das Transplantat, das neben der Herzanlage auch aus Entomesodermzellen besteht, wölbt sich anfangs bruchsack-

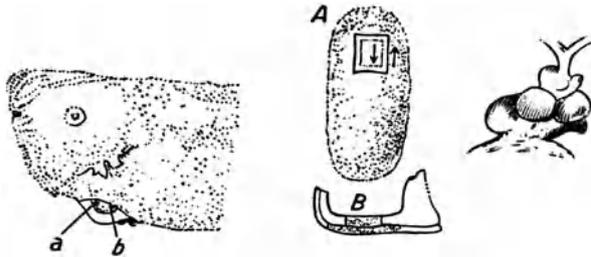


Abb. 108. *Bombinator* (Ekman 1921, S. 17, Fig. 16).

Herz nach opponierter Einsetzung einer Herzanlage (A bis B Schema der Operationsart).

artig hervor, wird aber allmählich in den Kontur des Wirtstieres einnivelliert.“ „Zwei Herzen in einem Organismus behalten immer ihren Eigenrhythmus bei; es kommt somit niemals zu einer gleichen Pulszahl auf längere Zeit. Bei Erhöhung der Temperatur nehmen beide Pulszahlen in gleichem Verhältnis zu.“ „Das implantierte Herz kann Anschluß an den Blutkreislauf des Wirtstieres erhalten und diesen beeinflussen. Der Anschluß kann ein doppelter, am arteriellen und venösen Teile zugleich sein, er kann aber auch nur einfach sein, so daß das implantierte Herz wie ein Appendix in den Kreislauf eingeschaltet ist.“ „Die mit der Herzanlage gleichzeitig implantierten Entomesodermzellen vermögen im Wirtstier Leber, Pankreas und Gallenblase zu bilden. Das Wirtstier kann aus eigenen und implantierten Dotterzellen einen einheitlichen und durchgänglichen Darm herstellen“ (Stöhr 1924, S. 591) (Abb. 109). Drehung der Herzanlage um 180° auf dem

Embryonalstadium der offenen Medullarplatte gibt normalgestaltetes und funktionierendes Herz, bei dem arterieller und venöser Bestandteil miteinander vertauscht sein müssen. Auf dem späteren Stadium der beginnenden Schwanzknospe kann nur mehr eine Drehung von 90° ohne Störung durchgeführt werden. Wird ein Herz des Medullarplattenstadiums median halbiert und eine Hälfte einem anderen Exemplare eingesetzt, so vermögen beide Hälften normale Herzen zu liefern (Stöhr 1925). Durch Transplantation können übernormal große Herzen hervorgerufen werden. Durch Vitalfärbung läßt sich zeigen, daß auch die der Herzanlage zunächst liegenden Embryopartien an der Herzbildung sich zu beteiligen vermögen (Ekman 1925). Die heteroplastische Vertauschung von Herzanlagen zwischen



Abb. 109. *Bombinator pachypus* (Stöhr 1924).
 (S. 556, Fig. 1.) Embryo von der rechten Seite gesehen mit seitlich eingesetzter Herzanlage. (S. 557, Fig. 3.) Dieselbe Larve 6 Tage nach der Herztransplantation.

Amblystoma punctatum und *A. tigrinum* haben wir bereits (Zwölftes Kapitel) erwähnt. Die Funktion ist gut, mit Ausnahme der Kombination *A. punctatum*—Herz in *A. tigrinum*, weil es hier zu klein wird, die Tiere gehen nach wenigen Wochen ein. Den langsameren Herzschlag erhält das Tigrinumherz auch bei seiner Innervation durch den Nervus vagus des *Punctatum*—Wirtes bei (Copenhaver 1925). Das zeigt wieder die Verschiedenheit zwischen Artkonstanz und Organinduktion an, denn der Rhythmus des Herzens kann nach den mehrfach bestätigten Versuchen von Loewi durch Einspritzung von Blut aus einem durch die Reizung eines anderen Nerven im Rhythmus veränderten Herzen selbst diesen Rhythmus induziert erhalten.

Transplantation des Herzens ist nicht nur bei den frühen Entwicklungsstufen, sondern auch bei den verwandelten Amphibien durchführbar. Es wurden *Triton cristatus* oder *Bombinator igneus* homoplastisch Herzen samt Vorhof und

angrenzenden Gefäßstammstücken in die Bauchhöhle, ohne besonderen Anschluß an den Hauptkreislauf zu suchen, eingeheilt. Diese Herzen schlugen weiter, was zunächst nicht besonders auffällt, weil auch ganz exzidierte und in physiologische Flüssigkeiten gelegte dies viele Stunden lang tun. Man findet aber noch in einigen Wochen die transplantierten Herzen gut angewachsen und schlagend vor. Nach drei Monaten wurde eine Unke geöffnet; das transplantierte Herz war von der ersten Darmschlinge umfaßt. Es besaß mit 61,7 Schlägen in der Minute einen anderen Rhythmus als das am richtigen Standort befindliche mit 64,5 Schlägen, machte aber mit einer Verzögerung von einigen Sekunden jede Beschleunigung oder Verlangsamung im Rhythmus des normalen Herzens mit (P. Weiss 1922, Nr. 24 bis 25). Die geplanten Replantationen der Herzen entwickelter Amphibien sind bisher noch nicht zur Ausführung gelangt, es wären aber wohl solche unter vorübergehender Funktionsübernahme eines deplantierten zweiten Herzens zu erreichen. Selbst die Herztransplantation beim Warmblüter dürfte nicht auf unüberwindbare Schwierigkeiten stoßen, seitdem es mittels der zirkulären Gefäßnaht (Carrel und Guthrie 1906; Technik vgl. Unger in Abderhaldens Hb. 1922) gelungen ist, die Arterien und Venen blutungsdicht zu vereinigen. In die Aorta eines Hundes konnte an Stelle eines herausgeschnittenen Segmentes ein ebensolches eines anderen Hundes eingesetzt werden. Noch nach 9 Monaten war der Puls normal und die Resektion ergab histologisch unverändertes Aussehen des Transplantats (Carrel 1908, S. 1662). Weniger gut läßt sich an Stelle der Arterie eine Vene verwenden, ergab aber nach 8 Monaten untersucht Zunahme in der Stärke der Venenwand, die also auf die stärkere Druckbeanspruchung hin sich verstärkt hatte. Die einzusetzenden Stücke können 10 Tage (ja bis zu 35 Tagen — Carrel 1908, Soc.) in Kühle, nicht aber eingefroren, aufgehoben worden sein, wobei allerdings dann die elastischen Fasern verschwinden. Nicht überlebende Stücke sind wegen Thrombenbildung des einströmenden Blutes schlecht verwendbar, doch erwies sich eine Formalinhärtung als tauglich. Die Spiralfasern bleiben darin erhalten, die Muskeln werden aber durch lebendes Bindegewebe ersetzt (Carrel 1908, S. 1663). Heteroplastik läßt sich auch durchführen, wenn frische Blutgefäße genommen werden. Hundecarotis erhielt sich auf einer Katze

1 Jahr 7 Monate. Von Katze, Kaninchen und Mensch ließ sich auf den Hund transplantieren (Stich und Makkas, Guthrie, Carrel s. das. S. 1664). Es verschwinden dabei die elastischen Fasern, die Muskeln werden wie bei der Verwendung nicht überlebender homoplastischer Stücke durch Bindegewebe ersetzt, bleiben aber für den Blutstrom vollkommen durchgängig und daher funktionell tätig. Größere Teile der Kopfdecke samt einer Ohrmuschel und dem äußeren Gehörgang sowie des Halses sind nach Abbindung und Ausschneidung der Carotisarterie und Jugularisvene mit diesen zusammen auf einen anderen Hund übertragen worden, ohne daß sich daraus irgendwelche Komplikationen ergeben und das Haar die glänzende Beschaffenheit verloren hätte. Nicht einmal Temperaturänderungen traten zu Tage (Stich und Makkas, Guthrie, Carrel s. das. S. 1666). Nach derselben Art der Transplantation ist es gelungen, die bei früheren Versuchen der Überpflanzung ganzer Nieren (Ullmann 1902) angetroffenen Schwierigkeiten zu überwinden. Es sind nicht nur einzelne Nieren des Hundes reimplantiert, sondern auch beide Nieren samt



Abb. 110. *Felis domesticus*
(Guthrie 1910, S. 9, Fig. 7).
Anatomische Präparation einer
Katzenniere, welche 1 Jahr lang
transplantiert war.

Arterien, Venen, einem Lappen der Blase einer Katze auto- oder homoplastisch ausgetauscht worden (Abb. 110). Der funktionelle Erfolg war wenigstens bei den autoplastischen bis zu einem Monat und darüber ein guter, auch bei den homoplastischen Fällen funktionierte die Niere während dieser Zeitdauer normal (Carrel 1906, 1908, S. 1666; 1909; Guthrie 1910). Die Deplantation von Nieren in die Halsgegend ist ebenfalls an Hunden auto- und homoplastisch durchgeführt worden und dabei wurde die Beschaffenheit des Urins geprüft. Der homoplastische Fall betraf Schwestern. Der Empfänger überlebte die Operation 26 Tage, während welcher Zeit der Urin normal blieb (Dederer 1918, 1920). Bei diesen Deplantationen wurden Carotis und Jugularis des Empfängers oberhalb der Schlüsselbeingrube auspräpariert, an zwei Stellen ligiert (Abb. 111)

und das Mittelstück entfernt. Hierauf wurde eine Niere des Spenders mittels eines Schnittes in der Körpermittellinie aufgesucht, der Ureter in einer Entfernung von 10 bis 15 cm ligiert, Arterie und Vene abgeschnitten, die ausgelöste Niere in warmer Salzpackung an den neuen Standort gebracht und in die vorbereitete Muskeltasche eingesenkt. Dann wurden die Blutgefäße durch die zirkuläre Naht vereinigt, welche nach Einfädelung der Blut-

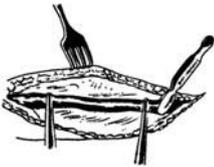


Abb. 111.
Anordnung der Klammern
behufs Resektion eines
Nierenblutgefäßes beim
Säugetier (Williamson
1923, S. 277, Fig. 1).



Abb. 112.
Anlegen der triangulären
Gefäßnaht beim Säugetier
(Williamson 1923, Fig. 2).

gefäßränder an drei Punkten des Umfanges erfolgt, so daß durch Spannung zweier benachbarter Fäden stets eine Gerade von dem Drittel des Umfanges gebildet werden kann (Abb. 112). So ist es möglich durch die drei gerade vereinigten Drittel eine sehr dichte Vernähung zu erzielen. Der Ureter wurde durch eine Stichwunde im Halse herausgeführt. Bei Autotransplantation funktionierte die deplantierte Niere mehrere Wochen auch nach Entfernung der anderen Niere am normalen Standort. Bei Homoplastik, die nicht gerade Schwestern betraf, funktionierte die Zusatzniere nur wenige Tage unter Vermehrung der absoluten Urinabgabe und Störung des Exkretionsstoffwechsels, der nach ihrer Entfernung wieder normal wurde. Die Entfernung der normalen Nieren ist aber hier nicht vorgenommen worden (Hund — Williamson 1923). Transplantation der Nebenniere ist durch Anschluß an Aorta und Vena cava bei der

Katze durchgeführt worden. Durch Vereinigung der Blutgefäße ist Replantation der Milz beim Hunde gelungen, der mehrere Monate am Leben blieb (Carrel 1908, S. 1664). Doch wurde über die histologische Erhaltung damals nichts berichtet, sie ist erst später untersucht worden (Tatsuka 1923). Unterdessen haben Versuche bei Tritonen gezeigt, daß auch ohne Gefäßnaht eine Anheilung der Milz im Gekröse stattfinden kann und die histologische Beschaffenheit noch 4 Monate normal war und Mitosen (Kern-

teilungen), die zur Vermehrung des Gewebes dienen, sich nachweisen ließen (Ehrenpreis 1924) (Abb. 113). Nicht nur beim entwickelten Kaltblüter, auch bei kleinen Warmblütern ist die Einheilung der Milz ohne Gefäßnaht gelungen. Noch nach 5 Monaten wurden durch einen kleinen Schlitz der Abdominalwand eingeführte Milzen in gutem Zustand wiedergefunden. Die histologische Untersuchung ergab eine Regeneration des Milzgewebes nach vorübergehender Degeneration des Transplantates (Koppányi 1924 mit früherer Literatur der Transplantation von Milzstückchen). Die an ihrem Standort verbliebene eigene Milz des Empfängers war ganz normal geblieben. Es ist bekannt, daß angeborener Milzmangel ohne nachteilige Folgen vorkommt, weshalb ohne nachträgliche histologische Untersuchung nicht mit Sicherheit auf das Vorhandensein einer funktionierenden Milz geschlossen werden kann. Andererseits wäre es für die Behandlung gewisser Bluterkrankungen, welche vornehmlich in der Milz zum Ausdruck kommen, vielleicht von Vorteil, wenn sich Milztransplantationen beim Menschen auf möglichst einfache Weise

ohne die schweren Verletzungen einer Gefäßnahtoperation ausführen ließen. Die nachträgliche Milzexstirpation hat übrigens selbst bei den Tritonen schädigende Folgen, die sich in Mangel an Freßlust und kümmerlichem Wachstum geltend machen. Die Möglichkeit des Lebens ohne Milz beruht wahrscheinlich auf der Übernahme ihrer Funktion durch andere „Blutdrüsen“. Außer



Abb. 113.

Triton cristatus (Ehrenpreis 1924, S. 580, Fig. 3). Replantierte Milz 119 Tage nach der Operation; vom Herzventrikel aus injizierte Blutgefäße dunkel.

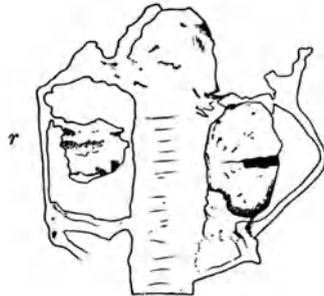


Abb. 114. Canis familiaris (Guthrie 1910, S. 2, Fig. 1). Rechter Thyroideallappen eines Hundes (r) 33 Monate nach opponierter Replantation.

Nieren und Milz ist mittels der Gefäßnaht bei Warmblütern auch die Transplantation der Schilddrüse oder Thyreoidea vorgenommen worden. Die Drüse wurde samt den anliegenden Gefäßstämmen extirpiert und dann in verkehrter Lage wieder eingesetzt, so daß jetzt der Blutstrom dieselbe in umgekehrter Richtung durchfloß (Abb. 114). Die Funktion wurde anscheinend nicht gestört (Hund — Carrel und Guthrie 1905; Guthrie 1910, vgl. noch Akamatsa 1923). Da es sich bei der Thyreoidea um eine sogenannte „Drüse mit innerer Sekretion“ (Literatur Goodman 1922; Biedel 1924) handelt, die keinen Ausführungsgang für die Entleerung ihres Inkretes bedarf, das einfach vom Blute mitgespült wird, so ist es begreiflich, daß eine Funktion

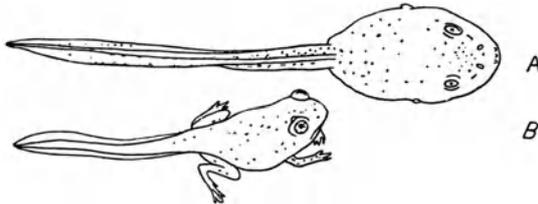


Abb. 115. *Rana clamata* (Swingle 1923, S. 227). Fig. A (oben) Kontrollkaulquappe, Fig. B (unten) gleichalteriger Frosch 28 Tage nach Transplantation einer halben Thyreoidea des Vollfrosches.

auch durch Einbringung beliebiger Stücke in alle möglichen Körperregionen, ja auch die Verfütterung von Schilddrüsen den gleichen Erfolg wie richtige Implantation mit dauernder Erhaltung haben kann, sobald es sich um die Erreichung eines bestimmten Entwicklungszustandes handeln würde, der einmal eingetreten nicht mehr rückgängig gemacht werden kann. Ein solcher von dem Inkret der Schilddrüse, wohl sicher einem jodhaltigen Eiweißderivat, abhängiger Prozeß ist die Metamorphose der Lurche. In der Tat induziert die intraperitoneale Einpflanzung einer Schilddrüse eines verwandelten Frosches, obwohl zugrunde gehend, die rasche Verwandlung auch bei solchen Quappen, die wie jene von *Rana catesbyana* und *clamata* noch über die Geschlechtsreife im Larvenzustand „neotenisch“ zu verharren pflegen (Swingle 1923) (Abb. 115). Auch Schilddrüse eines Schwanzlurches, also heteroplastische Deplantation, hatte denselben Effekt. Das ist wieder nicht verwunderlich, da ja auch

Schilddrüse von Säugetieren, an neotenische Frösche oder Axolotl verfüttert, rasche Verwandlung herbeiführt. Sonderbarer ist der Erfolg der deplantierten Schilddrüse des neotenischen Axolotl, an einem anderen neotenischen Exemplar Verwandlung hervorzurufen. Es mußte angenommen werden, daß die Drüse an ihrem normalen Standort durch einen hemmenden, uns noch unbekanntem Faktor verhindert werde, das in ihr wie in den Schilddrüsen nicht neotenischer Axolotl vorhandene Inkret an die Blutbahn abzugeben (Swingle 1921, 1923, S. 254). Wie die Verwandlung durch das Inkret der Thyreoidea, wird die Pigmentierung der Amphibien durch das Inkret einer anderen Drüse mit innerer Sekretion, den unteren Hirnanhang, „Hypophyse“ oder „Pituitaris“, beherrscht. Bei Entfernung dieser Drüse oder auch nur ihres mittleren Teiles, kontrahieren sich die dunklen „Melanophoren“ der Haut, während sich die hellen „Xantholeukophoren“ expandieren. Bei Einsetzung der entfernten Drüse auch an eine andere Stelle, expandieren wieder die dunklen Pigmentträger und retrahieren sich die hellen (*Rana sylvatica* — Swingle 1921, S. 119 mit früherer Literatur, 1923, S. 249). Auch diese Wirkung kann durch Injektion von Säugerhypophyse, z. B. vom Rinde, erhalten werden, es wird dann das Axolotl pechschwarz (P. Smith und I. Smith 1922), welches nach Entfernung der Hypophyse ganz licht, nach Wiedereinsetzung derselben dunkelgrau erscheint (Desmond 1924). Besonders deutlich ist die Schwärzung nach Einsetzung des mittleren Teiles der Hypophyse verwandelter Frösche (*Rana aurora draytoni* — Allen 1925 Color) in Kaulquappen derselben Spezies. Der wirksame Stoff, das „Hypophysin“, „Pituitrin“ oder „Infundin“, läßt sich aus dem Gehirnanhang isolieren, ist aber seiner Zusammensetzung nach noch nicht bekannt. Der Farbwechsel kann bei Molchen, Fröschen (Hogben) und gewissen Fischen (Phoxinus — Abolin 1924, 1925 m. Literatur) durch Injektion mit Infundin und dem teilweise antagonistisch wirkenden Adrenalin beliebig hin und her verschoben werden. Merkwürdigerweise scheinen aber andere Fischarten (*Fundulus* — Spaeth und Barbour 1917) weder auf Injektionen von Infundin dunkel zu werden, noch auch bei Entfernung des Hirnanhanges ganz hell (Desmond 1924). Es ist nicht klar, worauf diese Verschiedenheit des Verhaltens sich gründet. Selbst die Einsetzung der

Hypophyse älterer Fische oder Frösche übt keinen schwärzenden Einfluß, es kann sich also nicht um einen Mangel der Aussendung des Inkretes handeln, wie es für die Wirkungslosigkeit der am Standort bleibenden Thyreoidea des Axolotl angenommen worden ist.

Der vordere Teil der Hypophyse ist für das normale Wachstum maßgebend; an hypophysektomierten Kaulquappen wiedereingesetzt, läßt er dieselben weiterwachsen (Allen 1925).

D. Transplantation der Keime (und Keimlager).

Zwanzigstes Kapitel.

Keimdrüsen der Wirbellosen.

Eine große Rolle spielt die Methode der Transplantation für die Erforschung des Zusammenhanges der Keimdrüsen mit den sogenannten „sekundären“ Geschlechtsmerkmalen, das heißt jenen, durch welche sich Männchen und Weibchen ein und derselben Tierart oder Rasse voneinander unterscheiden, ohne daß diese Merkmale die Produktion und Funktion der Keimdrüse selbst betreffen würden (über Ovarialverpflanzung am zwittrigen Regenwurm siehe Abschnitt über Aufzucht aus transplantierten Eiern). So sind z. B. bei manchen Krebstieren eine oder beide Scheren des Männchens weit stärker angeschwollen als beim Weibchen. Diese Beziehung der Schere zum Geschlecht bleibt auch dann erhalten, wenn durch Anheftung eines Parasiten, des wurzelfüßigen Krebschens *Sacculina*, zwischen Brust und Bauch der männlichen Spinnenkrabbe *Inachus* eine Degeneration der Keimdrüse, des Hodens oder Testikels, letzterer stattfindet. Das so befallene Männchen verliert die Anschwellung der Scheren, zugleich bildet sich der Hinterleib zum weiblichen, runden Typus um und läßt Spaltbeine zur Befestigung von Eiern hervorsprossen. Ja sogar Eier entwickeln sich im Hinterleibe dieser ehemaligen Männchen, wenn durch Entfernung des Parasiten der völligen Degeneration der Keimdrüse Einhalt getan wird, bei anderen Krebsen, den Einsiedlern, *Eupagurus*, auch schon bei Anwesenheit des Parasiten (Literatur siehe Przibram, *Exp. Zool.* V, 1914, S. 82, Tafel X, Fig. 4). Es wäre nun sehr wünschenswert, durch künstliche Entfernung der Keimdrüsen, „Kastration“, und Einsetzung der Keimdrüsen des Weibchens „Heterologisierung“ (Steinach) oder „kreuzweise Transplantation“ (transplantation

croisée — Caullery 1913), weiter untersuchen zu können, ob diese weiblichen Keimdrüsen eine Umbildung der männlichen Scheren hervorbrächten. Ebenso ob die männliche Keimdrüse im Weibchen die männlichen Scheren und Hinterleibsmerkmale induzieren würde. Der Parasit verändert das Weibchen nicht wesentlich; man hat angenommen, weil er selbst stets weiblichen Geschlechtes ist. Leider sind bisher alle Kastrationsversuche an Krustentieren an ihrem Tode bei Eröffnung der Körperhöhle durch den starren Panzer hindurch vereitelt worden, so jene am Flußkrebis (Potamobius — Stamatii 1888) und an der im männlichen Geschlecht durch eine einseitig sehr große Schere ausgezeichneten „Winker“-Krabbe (Gelasimus — Prizbram 1917). Das Einbringen von Ovarial- oder Testikelstücken in Winkerkrabben entgegengesetzten Geschlechtes vermochte die Scherenausbildung nicht zu modifizieren (T. H. Morgan 1920). Wesentlich günstigere Bedingungen haben diejenigen Insekten geboten, welche weichhäutige Larvenstadien besitzen. Fast alle Kastrations- und sämtliche Heterologisierungsversuche bei Kerfen sind daher an Schmetterlingsraupen ausgeführt worden. Vor allem ist jene Art Nachtfalter herangezogen worden, an der zuerst die Raupenkastration (Oudemans 1898, 1899) gelungen ist, nämlich der Schwammspinner, *Lymantria* (*Oneria* oder *Porthetria*) *dispar*. Die sehr auffallenden sekundären Geschlechtscharaktere dieser Art bestehen außer in den wie bei allen Spinnern im männlichen Geschlecht kammförmigen, im weiblichen nur kurz gefiederten Fühlern, und dem viel größeren und plumperen Körperbau des Weibchens in der sehr abweichenden Färbung der Flügel, welche beim Männchen braun, beim Weibchen weiß sind. Im Verhalten der Geschlechter zeigen sich ebenfalls große Unterschiede. Während die Weibchen meist apathisch dasitzen, höchstens durch leicht gehobene Flügel und Krümmung der Hinterleibspitze ihre Kopulationsbegierde zum Ausdruck bringen, geraten die Männchen bei Anwesenheit von Weibchen in starke Aufregung, laufen und fliegen hurtig und suchen sich mit den weiblichen Faltern zu vereinigen. Nach vollzogener Kopula legen die Weibchen meist fast ihren ganzen Eiervorrat mit einem dem Hinterleibe abgeriebenen Wollbelage überzogen ab. Die ausschlüpfenden Räumchen erreichen erst mit der ersten Häutung eine Länge von 5 bis 7 mm, mit der zweiten von 7,5 mm und

darüber, werden in zwei bis drei weiteren Häutungen verpuppungsreif und die Puppe liefert bei Zimmertemperatur in 18 Tagen den männlichen Falter; das Weibchen braucht länger. „Der männliche Geschlechtsapparat von *Lymantria dispar* besteht aus einem unpaaren Hoden, aus zwei Vasa deferentia, die in mächtig ausgetriebene Samenblasen einmünden, aus kurzen schlauchförmigen Nebendrüsen und einem unpaaren Ductus ejaculatorius (Abb. 116), der schließlich in den Penis übergeht. Recht kompliziert gebaut ist der Kopulationsapparat, insofern der Penis von einem ringartigen Chitinstück getragen wird und zu beiden Seiten von beweglichen, zum Festhalten des Weibchens bei der Begattung dienenden Genitalklappen begleitet erscheint. In der Raupe sind alle diese Teile des Geschlechtsapparates der Anlage nach bereits vorhanden. Die Hoden stellen auf jüngeren Raupenstadien zwei kleine, völlig voneinander getrennte Bläschen dar, welche deutlich in vier Lappen zerfallen und außen von einer gelblich gefärbten, bindegewebigen Hülle umgeben sind. Nach hinten schließen sich daran die beiden Vasa deferentia als lange dünne Stränge an, die im weiteren Verlauf ventralwärts ziehen und am Hinterrand des neunten Abdominalsegments mit einem dritten Anlagekomplex in Verbindung treten, mit dem sogenannten Heroldschen Organ, welches teils mesodermaler, teils ektodermaler Entstehung ist, und in seinem vorderen Abschnitt die Anlagen von Samenblasen, Nebendrüsen und oberem Ductus ejaculatorius enthält, mit seinen hinteren Teilen Penis und Genitalklappen liefert“ (Meisenheimer 1909, S. 2). „Der weibliche Geschlechtsapparat (vgl. unsere Abb. 120) enthält zunächst zwei Ovarien, die sich aus je vier Ovarialröhren zusammensetzen. Jede Ovarialröhre beginnt mit dem zur Befestigung im vorderen Körperabschnitt dienenden Endfaden, es schließt sich dann die noch undifferenziertes Material enthaltende Endkammer an, welche beim ausgebildeten Falter ziemlich aufgebraucht ist, weiter die

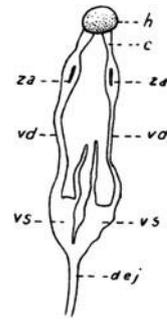


Abb. 116.

Lymantria (= *Oceria*)
dispar (K o p e c, 1911,
 S. 29, Fig. 3 A).
 Männlicher Geschlechts-
 apparat. *h* = Hoden,
z a = zweite Anschwel-
 lung des *vas deferens*,
vd = *vas deferens*, Samen-
 leiter, *dej* = ductus
 ejaculatorius, Samen-
 spritzgang, *vs* = vesiculae
 seminales, Samenbehälter.

eigentliche Eiröhre mit jungen Eiern und endlich im Eiröhrenstiel mit den bereits fertig ausgebildeten, kugeligen Eiern. Die vier Eiröhrenstiele vereinigen sich jederseits zu kurzen, paarigen Ovidukten, die dann zur Bildung des unpaaren Oviductus communis zusammenstoßen. Letzterer setzt sich fort in Vestibulum und Vagina und nimmt dabei die Mündungen der Bursa copulatrix und eines Receptaculum seminis auf. Die Bursa copulatrix

mündet durch eine zweite Öffnung auf der Ventralseite des achten Abdominalsegments aus, die Vagina führt dagegen erst im letzten Körpersegment nach außen, nachdem sie vorher noch den Ausführungsgang besonderer Kittdrüsen empfangen hat. Auch im weiblichen Geschlecht sind alle diese Teile bereits in der Raupe angelegt. Die Ovarien stellen flache, gelblich gefärbte Bläschen dar, die schon frühzeitig im Innern die vier Ovarialröhren zur Ausbildung bringen und außen von einer bindegewebigen Hülle umgeben sind. Von den Hodenanlagen lassen sie sich leicht durch ihre geringere Größe sowie durch den abweichenden äußeren Umriß

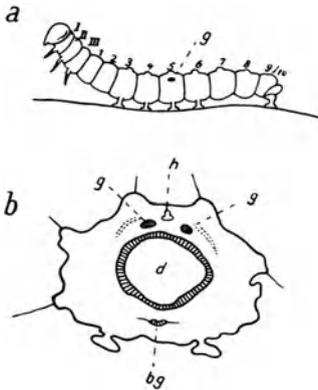


Abb. 117. *Lymantria* (= *Oceria*) *dispar* (Meisenheimer 1909, S. 1, Fig. 1).
 (a) Raupe von der linken Seite gesehen. *g* = Geschlechtsdrüse, I bis III Thorakalsegmente, 1 bis 10 Abdominalsegmente.
 (b) Querschnitt durch das 5. Abdominalsegment. *bg* = Bauchganglion, *d* = Darm, *h* = Herz.

unterscheiden. Nach hinten schließen sich an die Ovarien als zwei lange dünne Stränge, die Ovidukte an, während die Anlagen der übrigen Teile des weiblichen Geschlechtsapparats über die Ventralseite des ganzen hinteren Abdominalabschnittes zerstreut sind“ (Meisenheimer 1909, S. 4). Die Keimdrüsen (Abb. 117) schimmern bei den Räupecn beiderlei Geschlechts durch die Rückenhaul des fünften Abdominalsegments weißlich hervor und bieten daher der Auffindung keine Schwierigkeiten. Zur Entfernung hat man sich, abgesehen von der elektrokaustischen Zerstörung (Meisenheimer 1909, Exp. I; auch Seidenspinner, *Bombyx mori* — Kellogg 1904) solcher Technik bedient, welche auch die Wiedereinsetzung mit Vertauschung des Geschlechts

gestattet. Schon vor der dritten Häutung wird das fünfte Abdominalsegment mit einem Skalpellschnitt eröffnet, die Keimdrüse ein- oder beiderseits ausgeschnitten, die gewünschte Keimdrüsenart mittels eines kleinen Hohlmeisels wieder eingeführt (Meisenheimer 1907, S. 394). Auf noch früherem Stadium läßt sich der Eingriff durch Einstich mit Stahlnadel, Herausziehen mittels sichelförmig gebogenen Häkchens einer solchen Nadel oder eines Drahtes vornehmen (Kopeć 1908, S. 900). In den älteren Stadien hingegen, wo die Geschlechtsdrüsen bereits größer geworden waren, konnten sie durch die kleine, von dem Einstich mit der Nadel herrührende Wunde nicht mehr nach außen befördert werden, sondern es mußten jene Wunden vergrößert werden, was durch langsames Auseinanderspreizen einer in das Stichloch eingeführten Pinzette geschah. Durch ganz leichtes Zusammendrücken der Raupe mit den Fingern kann das Hervortreten der Gonade erzielt und dann diese durch Unterschiebung der Pinzette hervorgehoben werden. Nun erfolgt Abschnitt vom Ausführungsgang (Kopeć 1911, S. 15). Die Wiedereinsetzung erfolgte in diesen Versuchen mit der Pinzette, auf den ältesten Stadien aber durch Einspritzung der mit etwas Lymphe in einem Glasschälchen aufbewahrten Keimdrüse, weil größere Hoden oder Ovarien infolge ihres lockereren Gefüges nicht gut mit der Pinzette zu behandeln sind (Kopeć 1911, S. 17). Verschuß der Wunden kann mit einem Tropfen Kollodiums erfolgen, das rasch erhärtet (Meisenheimer 1907, S. 394). Die danach vorkommende Schimmelbildung läßt sich durch Betupfung mit 90 proz. Alkohol vertreiben; bei älteren Raupen ist wegen rascher Blutverschorfung der Kollodiumverschuß überflüssig. Äther- oder Chloroformnarkose ist behufs Vermeidung des Austrittes von inneren Organen infolge Körperkrümmungen günstig, erfordert aber ihrerseits wieder viele Todesopfer (Kopeć 1911, S. 16). Was nun den Erfolg der Kastration anbelangt, so geben alle Autoren, die selbst experimentiert haben, übereinstimmend an, daß sich die kastrierten Männchen oder Weibchen in nichts von den unkastrierten unterschieden, weder in der Fühlerform noch dem allgemeinen Körperbau, der Ausbildung der Kopulationsorgane, der Flügelfarbe, den Sexualinstinkten, sobald Kastrate und normale Falter genau derselben Lokalrasse angehört hatten, also streng vergleichbar waren. Uns interessiert hier dieses Ergebnis nur mit

Rücksicht auf die sich anschließenden ganz analogen Erfolge oder eigentlich Mißerfolge der Heterologisierung. Mochte die Heterologisierung einseitig ausgeführt worden sein (Abb. 118), wobei dann Ovar und Testis an einem Vas deferens hängen können (Meisenheimer 1907, S. 399), oder beiderseitig (Kopeć 1908, 1910, 1911; Meisenheimer 1909, S. 6) (Abb. 119), es wurde

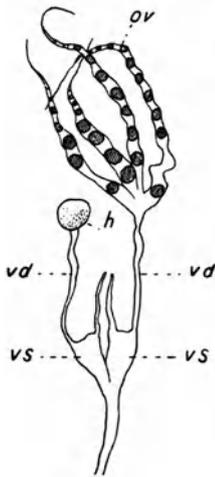


Abb. 118.

Lymantria (= *Oceria*) *dispar* (Kopeć 1911, S. 60, Fig. 17 A).

Transplantiertes Ovar (*ov*) mit dem Vas deferens (*vd*) des Hodens der einen Seite zusammengewachsen.

vs = vesiculae seminales.

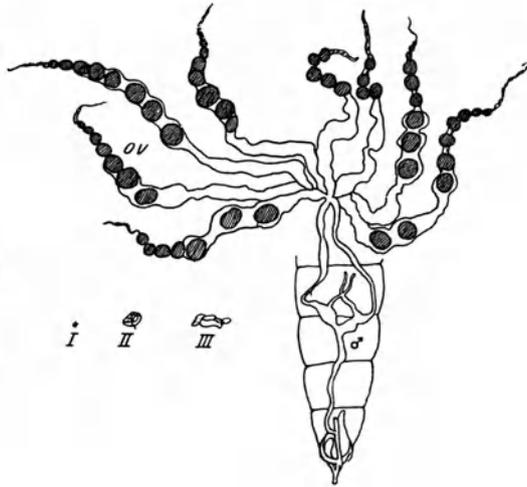


Abb. 119.

Lymantria (= *Oceria*) *dispar* (Meisenheimer 1909, S. 6, Fig. 11). Transplantiertes Ovar (*ov*) mit beiden Vas deferens des Hodens zusammenhängend. Daneben links I bis III Entwicklungsstufen des Ovars, in gleicher Vergrößerung wie die Hauptfigur gezeichnet: I bei zweiter bis dritter Häutung, II unmittelbar vor, III zwei Tage nach der Verpuppung.

nichts an dem Aussehen oder Gebahren der ausschlüpfenden Schwammspinner geändert: sie sahen stets so aus und gebärdeten sich so, wie es dem Geschlecht der Wirtsraupe entsprach, ohne Rücksicht darauf, daß der Spender der Keimdrüse das entgegengesetzte Geschlecht besessen hatte. Dabei gehen nicht etwa die eingesetzten Keimdrüsen zugrunde, die Hoden können von Samen strotzend gefüllt sein (Meisenheimer 1908, S. 87), die Ovarien entwickeln Eier normaler Größe, sind aber etwa heller gefärbt als im weiblichen Körper sich entwickelnde, beim Schwammspinner hellgelb statt korallenrot, bei der Kupferglucke, *Gastropacha*

quercifolia, gelb, statt wie gewöhnlich grün, und oft nur in geringer Anzahl vorhanden (Kopeć 1911, S. 63). Während die an den Raupen entfernten Geschlechtsdrüsen bei den Schmetterlingen niemals regenerieren (Meisenheimer 1909, S. 181; Kopeć 1913, S. 463), ist es möglich nach Abschnitt der entsprechenden Raupenanlagen Regeneration der Flügel oder Fühler am geschlüpften Falter in verschiedenem Entwicklungsgrad, je nach der zur Verfügung gestandenen Zeit, zu erhalten. Bei Ovarienverpflanzung in kastrierte männliche Raupen, regenerierten an Stelle der entfernten Flügelanlagen wieder solche, die bei der Entfaltung die typische braune Färbung der Männchen ergaben (Meisenheimer 1909, S. 181). Die Einsetzung von Hoden in kastrierte Weibchen (Abb. 120) übte ebensowenig einen Einfluß auf die normale Ausbildung der weiblichen Fühler aus, wenn die Fühleranlage zerstört und durch Regeneration wiederhergestellt worden war (Kopeć 1913, S. 67). Insbesondere waren auch oft weiße Fühlerschäfte bei diesen heterologisierten Weibchen vorhanden, so daß deren Fehlen bei einem Teile der Kastrierten ohne Heterologisierung nicht als Hinneigung zur männlichen Antenne, die beim Schwammspinner nie einen solchen weißen Schaft besitzt, aufgefaßt werden kann. Der analoge Schluß gilt betreffs der Variabilität der Flügelfärbung, welche früher bei Kastrierten sich mehr dem entgegengesetzten Geschlecht zu nähern schien, aber bei den Heterologisierungen als von der Verwendung verschiedener Lokalrassen abhängig erkannt worden ist (Kopeć 1913, S. 70). Wir haben schon früher der Transplantation von Flügelanlagen auf Raupen entgegengesetzten Geschlechts Erwähnung getan. Auch hier war die Färbung der männlichen Flügel unverändert geblieben, obschon sie als Anlage auf Weibchen zur Einheilung und dann zur Entfaltung gebracht worden waren. Der sehr schwierige Versuch, unter 120 Experimenten gelangen nur zwei am Vorderflügel, bestätigt vollkommen die Unabhängigkeit der sekundären Sexualcharaktere

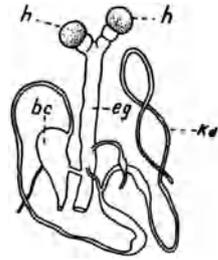


Abb. 120.

Lymantria (= *Oenaria*)
dispar (Kopeć 1911, S. 45,
 Fig. 11 C). Transplantierte
 Hoden (*h*) mit Ovidukt (*eg*)
 zusammenhängend.
bc = bursa copulatrix,
kd = Kittdrüsen.

der Schmetterlinge von dem Geschlecht der vorhandenen Keimdrüse (Kopeć 1922). Es ist noch nicht entschieden, worauf der Unterschied zwischen den Insekten und Wirbeltieren in bezug auf die Unabhängigkeit der sekundären Geschlechtsmerkmale von der Anwesenheit der Keimdrüse bei ersteren, die Abhängigkeit bei letzteren beruht, die jetzt auch von solchen Forschern zugegeben wird, welche früher keinen solchen anerkennen wollten (Meisenheimer 1909, S. 9; hingegen 1909 Exp. I, 1912, S. 1). Der Hinweis auf die Verschiedenheit des Blutes in Insekten derselben Art, aber anderen Geschlechts, welche schon in der Farbe bei manchen Arten sich deutlich kundgibt und chemisch weiter verfolgt werden kann (Dewitz, Geyer, Steche, vgl. Literatur Prziham und Brecher 1919), hatte zur Annahme verlockt, es sei im Gegensatz zu der bei den Wirbeltieren in der Keimdrüse lokalisierten Bestimmung der sekundären Sexualcharaktere bei den Insekten eine von Anfang an im ganzen Serum und allen Körperteilen geschlechtlich verschiedene Anlage vorhanden. Nun haben aber Versuche mit dem Ersatz des größten Teiles des Blutes von kastrierten Raupen des Schwammspinners durch Blut aus Raupen des anderen Geschlechts ebensowenig wie wiederholte Injektionen von deren Geschlechtsdrüsen irgendwelche Veränderung an den sekundären Geschlechtscharakteren der ausschlüpfenden Falter hervorbringen können (Kopeć 1908, S. 905). Bedenkt man, daß gerade in letzter Zeit serologische Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Früchten beim Menschen gefunden worden sind, so erscheint es ausgeschlossen, das Serum zur Begründung des Unterschiedes im Verhalten der Insekten und Wirbeltiere in bezug auf das Abhängigkeitsverhältnis zwischen primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen heranzuziehen. Man könnte denken, es sei bei den Insekten die einmalige Einsetzung der heterologen Keimdrüse nicht ausreichend, um die stark divergente Geschlechtsbestimmung aufzuheben. Das ist aber auch widerlegt, denn sowohl die gleichzeitige Einsetzung einer großen Anzahl von Hoden in weibliche, von Ovarien in männliche Raupen, die nicht nur an Abdominal-, sondern auch an Thorakalsegmenten mit den andersgeschlechtlichen Gonaden besetzt wurden (Abb. 121), als auch die zwei- bis dreimal wiederholte Einsetzung, liefern kein anderes Resultat als völlig unabhängige Ausbildung der sekundären

Geschlechtsmerkmale des Wirtes (Kopeć 1911, S. 42) (Abb. 122). Nicht einmal die Anwesenheit einer großen Anzahl heterologer Keimdrüsen bei Abwesenheit der homologen, konnte den Geschlechtstrieb der Wirtschmetterlinge ändern: ein nach der zweiten Häutung kastriertes und im Laufe der Zeit mit fünf Ovarien ausgestattetes Schwammspinnermännchen, kopulierte z. B. normal mit einem fünf Hoden enthaltenden kastrierten Weibchen. Die Entfernung des Hinterleibes normaler Schwammspinner, ändert übrigens auch nichts an ihren Instinkten, die Männchen schwärmen weiter den Weibchen zu, die Weibchen bleiben apathisch sitzen. Die normalen Männchen kopulieren mit isoliert aufgehängtem weiblichen Hinterleib (Kopeć 1911, S. 85). Auch Männchen ohne Augen oder Antennen kopulieren, nicht aber solche aus Raupen, denen das Gehirn entfernt worden war. Diese Operation

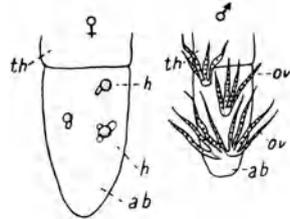


Abb. 121. *Lymantria* (= *Oeneria*) *dispar* (Kopeć 1911, S. 43).

(Fig. 9 A.) Schema der Lage transplantierte männlicher Gonaden im Hinterleibe des Weibchens beim verwandelten Schwammspinner.

(Fig. 9 D.) Schema der Lage transplantierte weiblicher Gonaden im Hinterleibe des Männchens beim verwandelten Schwammspinner.

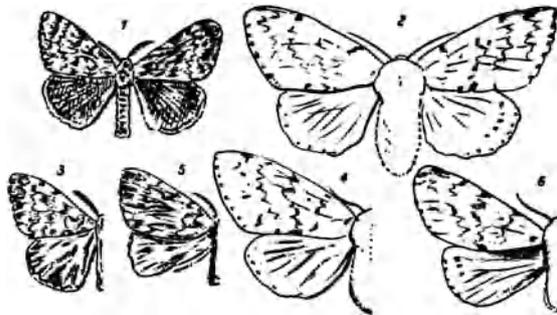


Abb. 122. *Lymantria* (= *Oeneria*) *dispar* (Kopeć 1911, Taf. V), Schwammspinner.

- | | | | | | |
|---------|-------------------|-----------|---------|-------------------|----------|
| Fig. 1. | Normales | Männchen, | Fig. 2. | Normales | Weibchen |
| " 3. | Kastriertes | " | " 4. | Kastriertes | " |
| " 5. | Heterologisiertes | " | " 6. | Heterologisiertes | " |

erfolgt durch Abheben eines dreieckigen Stückes vom Gesicht der Raupe und Wiedereinsetzen desselben nach Extraktion des Gehirns. Das Blut verklebt bald wieder das eingesetzte Stück.

Das Gehirn ist also Sitz des Geschlechtsinstinkts bei den Insekten (Kopeć 1918, S. 481). Die morphologischen Charaktere bleiben zwar unverändert, aber da die Operation kurz vor dem Verpuppen vorgenommen werden muß, weil die enthirnten Raupen nicht mehr fressen (Kopeć 1918, S. 464), und nur, wenn die Verpuppung unmittelbar erfolgen kann, zu einer solchen schreiten (1922), so könnte man die zu späte Operation hierfür verantwortlich machen. Aber läßt sich nicht auch die Frage stellen, ob eine noch frühere als die bisher möglich gewesene Operation an Raupen zu einem analogen Resultat führen würde, wie wir es bei den Wirbeltieren kennenlernen werden? Gegen die grundsätzliche unabänderliche Verschiedenheit der Männchen und Weibchen der Insekten spricht noch die leichte Vertauschbarkeit ihrer Keimdrüsen. Eine solche konnte sonst höchstens bei Rassen derselben Spezies, z. B. *Lymantria dispar europaea* und *L. japonica* (Meisenheimer 1910, S. 446), nicht aber zwischen verschiedenen Arten (Ovarien der Nonne *Psilura monacha* oder des Nesselfalters, *Vanessa urticae* in *L. dispar* — Meisenheimer 1910, S. 449; Gonaden von *P. monacha*; Goldafter, *Euproctis chrysoorrhoea*; Pappelspinner, *Stilpnotia salicis* — Kopeć 1908, S. 908; ferner Kohlweißling, *Pieris brassicae* in *L. dispar* — Kopeć 1910, S. 196) ohne Zugrundegehen der Transplantate durchgeführt werden. Bei Bluttransfusion zwischen fremden Arten geht ein beträchtlicher Prozentsatz zugrunde, aber die überlebenden verpuppen sich und liefern den Art- wie Geschlechtsmerkmalen nach normale Falter (*Dispar*, *Monacha*, Ringelspinner, *Malacosoma neustria*; Nachtpfau, *Saturnia pavonia* — Kopeć 1908, S. 907). In vitro gemischt bleibt das Blut ungetrübt (Kopeć 1911, S. 75).

Einundzwanzigstes Kapitel.

Keimdrüsen der Lurche.

Die Transplantation von Keimdrüsen ist bei den Wirbeltieren einerseits zur analogen Untersuchung der Abhängigkeit sekundärer Sexualcharaktere wie an Wirbellosen, andererseits zur Beantwortung der Frage herangezogen worden, ob das Wirtstier auf die Merkmale der Keime einer ihm eingesetzten fremdartigen Keimdrüse verändernd einzuwirken vermöchte, oder ob diese

unbeeinflusst als Kinder des Spenders sich zu erkennen geben. Ein ähnliches Problem ist bei Wirbellosen nur an dem Manteltiere *Ciona* angeschnitten worden. Diese zwitterige Seescheide vermag ihre eigenen Eier nicht selbst zu besamen. Auf einige Stunden in fremde Exemplare eingenähte Oviducte mit reifen Eiern wurden nicht derart beeinflusst, daß die oberen entnommenen Eier von dem Samen des Spenders hätten befruchtet werden können (T. H. Morgan 1910). Während es für die erste Art der Untersuchung genügt, die Keimdrüse an beliebiger Körperstelle zur Einheilung zu bringen, muß zur Prüfung der zweiten Frage die Einpflanzung derart erfolgen, daß die Keimprodukte den Ausweg in die abführenden Gänge, Eileiter oder Samenleiter, zu finden vermögen, es wird sich also hier stets der Stelle nach um mehr minder genaue Replantationen handeln. Es mag ein Ergebnis der Keimdrüsenverpflanzungen mit Deplantation vorweggenommen werden, weil es einen weiteren Unterschied zwischen ihr und der Replantation mit Anschluß an Leitungswege darstellt: für die Beeinflussung der sekundären Geschlechtsmerkmale durch eine deplantierte Keimdrüse, ist die Erhaltung der generativen Zellen, Oozyten oder Spermatogonien, in ihr, gar nicht notwendig, ja meist nicht einmal besonders günstig. Gerade wenn das eigentliche Keimgewebe zugrunde geht, beginnt ein zweiter Bestandteil der Keimdrüsen, die sogenannte „interstitielle“ (Bouin und Ancel) oder „Pubertäts-“ (Steinach) Drüse zu wuchern, und gerade wenn diese ihre größte Ausbildung erreicht, folgt die mächtige Entfaltung der sekundären Geschlechtsmerkmale. Trotz der gegen diese Schlußfolgerung einer Abhängigkeit der sekundären Geschlechtsmerkmale von dem „Zwischenzellen“-Anteil der Keimdrüse, nicht von den Keimzellen selbst, vorgebrachten Argumente (Stieve, Kyrle u. a.), ist sie am besten imstande, den Tatsachen gerecht zu werden (vgl. Biedl 1924; Caullery 1913; Harms 1914; Lipschütz 1919, 1924; Marshall 1924; T. H. Morgan 1919; Wagner 1925). Bau und Entwicklung der Geschlechtsorgane ist bei allen beintragenden Wirbeltieren — die Fische bleiben mangels Transplantationsversuchen mit Keimdrüsen außer Betracht — so ähnlich, daß eine gemeinsame Beschreibung behufs erster Orientierung gegeben werden kann. Die Keimdrüsen selbst, das Ovar beim Weibchen, der Testikel oder Hoden beim Männchen,

sind sehr früh unterscheidbar, jedenfalls stets lange, bevor sekundäre Geschlechtscharaktere auftreten. Aber auch ehe die gewöhnlich noch zu den primären Merkmalen gerechneten Ausführungsgänge der Keimdrüsen, der Müllersche Gang und der Wolffsche Gang, ihre geschlechtsverschiedene Ausbildung erlangen, sind wenigstens beim Molche, Triton cristatus, die primitiven Keimdrüsen selbst als weiblich oder männlich kenntlich und können als „primitives“ Geschlechtsmerkmal gegenüber den anderen primären bezeichnet werden (Aron 1922). Erst später, beim Kammolch mit Überschreitung einer Körperlänge von 6 bis 8 cm, bleibt der Wolffsche Gang beim Weibchen in seinem Wachstum stehen, während der Müllersche Gang sich zum Eileiter ausbildet. Zu gleicher Zeit rudimentiert der Müllersche Gang beim Männchen und wächst der Wolffsche Gang zum Samenleiter aus. Sowohl die Ovarien, als auch die Testikel, sowie deren beider Ausführungsgänge sind bei den Wirbeltieren paarig angelegt, das Ovar entwickelt sich aber nicht bei allen (vgl. folgenden Abschnitt) beiderseits zur Reife. Zugleich mit der Entwicklung eines Paares Ausführungsgänge beginnen sich weitere primäre Geschlechtsmerkmale zu entfalten, welche meist beim Männchen einen komplizierteren Bau aufweisen. Beim Triton differenziert sich schon äußerlich eine erhabene Rückenleiste, welche später, nachdem der Samen zum erstenmal entleert worden ist, periodisch in der Brunstzeit zum gezackten „Kamme“ anschwillt, dem die Art ihren Namen verdankt. Zu dieser Zeit sind die Samenblasen gut ausgebildet und die Lippen der Kloake, in welche bei den Wirbeltieren mit Ausnahme der Säugetiere, auch die Geschlechtsorgane ausmünden, angeschwollen. Außer dem sich auch auf den Schwanz erstreckenden Kamme legt der männliche Kammolch im Hochzeitskleide an den Schwanzseiten eine weiße Binde, am Oberkopf eine schwarz-weiße Marmorierung an. Bei Kastration schwinden diese Merkmale, werden aber (Bresca 1910, S. 415; auch T. marmoratus — Koppányi 1924, S. 711) innerhalb eines Jahres zur Brunstzeit noch etwas sichtbar und können nach Abschnitt auch regenerieren. Unabhängig von den Testikeln erweist sich die schwarze Färbung des Kloakenwulstes und der unteren Schwanzkante des Männchens, aber nur, wenn sie nicht abgeschnitten wird. In letzterem Falle regeneriert sie beim normalen Männchen wieder bis zur Schwärze,

während die am kastrierten gelb bleibt. Weibchen behalten diesen jugendlichen Charakter auch im Alter normal oder kastriert bei, die Rückenlinie ist eingesunken und gelb. Die Färbung des Weibchens wird durch Kastration überhaupt nicht beeinflusst, die gelben Kloakenwülste sinken wie außerhalb der Brunstperiode und wie etwa die schwarzen des kastrierten Männchens ein (Bresca 1910, S. 414). Da die Transplantation von Hoden und Ovarien nach medianer breiter Öffnung durch das Peritoneum und Abbindung mit sterilisiertem Seidenfaden behufs Verhinderung von Verbluten in Kastraten des entgegengesetzten Geschlechtes mißglückt war (Bresca 1910, S. 420; Herlitzka 1900), ist die Abhängigkeit der sekundären Charaktere von den

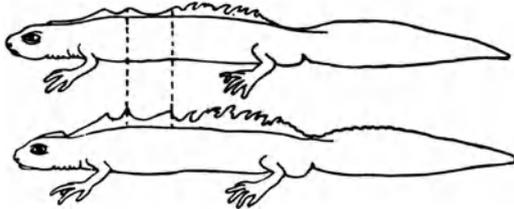


Abb. 123. Triton cristatus (Bresca 1910, S. 424, Fig. 1, 2). Erhebung eines in den männlichen Rücken eingesetzten weiblichen Rückenstreifens zum Kamme.

primitiven durch Übertragung männlicher Kämmе und Schwanzstreifen, sowie weiblicher gelber Rückenlinien in Angriff genommen worden. Der männliche Rückenkamm erwies sich als ungeeignet, weil er nach Transplantation auf ein anderes Männchen sich stark reduziert und auch bei Brunst nicht anschwillt. Hingegen verlor der auf den Weibchenschwanz transplantierte weiße Schwanzstreifen des Männchens, welcher auf einem anderen Männchen sich erhält, allmählich seine ausgezeichnete Färbung. Die weibliche Rückenlinie samt Bindegewebsunterlage und 2 mm Haut rechts und links der Einsenkung auf entsprechend zur Aufnahme dieses Streifens vorbereitetes Männchen übertragen, erhob sich bei Herannahen der Brunstzeit zu einem niedrigen, dem transplantierten männlichen Kamme analogen Gebilde, das zuerst noch gelbe Flecken zeigte, also nicht etwa eine Verdrängung durch regenerierenden Männchenkamm darstellt, der übrigens in gleicher Zeit nicht regenerierte (Bresca 1910, S. 422) (Abb. 123).

Die Transplantation des Hodens ist später bei Molchen unter Berücksichtigung der neueren Erfahrungen wieder aufgenommen und nicht bloß homoio-, sondern auch heteroplastisch zwischen Triton cristatus oder T. marmoratus und dem Rippenmolche, Pleurodeles Waltli, mit Erhaltung der Spermiogenese durchgeführt worden. Die Wunde wird durch Beschränkung auf eine Körperseite und 4 bis 5 mm Länge des Schnittes, der oberhalb der linken hinteren Extremität angelegt worden ist, wenig gefährlich gemacht. Die Fixierung der replantierten Hoden geschah



Abb. 124. Pleurodeles Waltli
(Koppányi 1924, S. 714),
Rippenmolch.

(Fig. 1) a. Normaler Hoden des Rippenmolches, mit Zwischenzellenanhang.

(Fig. 2) b. Implantation von Kammolch (Triton cristatus) — Hoden in kastriertes Pleurodeles-Männchen.

auf der dem Schnitte gegenüberliegenden Seite durch Überlagerung der zunächst behufs Hervorholung der eigenen Hoden vorgezogenen Darmschlinge, auf der Schnittseite durch das Peritoneum. Die Verschlussnaht durfte nur Haut, Muskulatur und Peritoneum, nicht aber das Transplantat betreffen. Der Hoden ist tunlichst im ganzen und mit einem Stück vas deferens zu replantieren. Die Absuchung der vorgezogenen Darmschlinge gestattet es, die Anwesenheit mehrerer Hoden zu konstatieren und die Kastration vor der Austauschung effektiv zu machen (Koppányi 1924, S. 712).

Sechs Monate nach den Operationen ergab Sektion und histologische Untersuchung völlige Erhaltung der angewachsenen, durchbluteten Testikel, in welchen durch Punktierung lebende Spermatozoen erhalten wurden, Spermatogenese mit zahlreichen Mitosen. Es kam sogar Anschluß eines Tritonhodens zu den Vasa efferentia des Rippenmolches vor (Koppányi 1924, S. 714) (Abb. 124). Pleurodeles besitzt das sekundäre männliche Geschlechtsmerkmal des Kammes ebensowenig wie abweichende Hochzeitsfarben, dafür hat aber das Männchen Brunftschwielen, das sind periodisch zur Zeit der Begattung auftretende Verstärkungen der Epidermis an der Radialseite des Vorderbeines, die mit großen Drüsen und Hautstacheln ausgestattet sind, um

das Weibchen im Wasser gut festhalten zu können. Die Tritonen, bei denen die Aufnahme des vom Männchen fallen gelassenen Samens aktiv durch das Weibchen erfolgt, haben solche Brunftschwieneln nicht. Die fremden Hoden vermögen nun jeweils die männlichen Merkmale der Wirtsart aufrechtzuhalten, aber nicht etwa jene der Spenderart herbeizuführen (Koppányi 1924, S. 719). Heterologisierung bei Triton cristatus ergab noch nach einem Jahre Erhaltung der Spermiogenese in den ganz oder halbseitig kastrierten Weibchen eingesetzten Hoden derselben Spezies. Das Auftreten männlicher Kämme oder sonstiger Geschlechtsmerkmale wurde innerhalb dieser Zeit nicht beobachtet, doch deutete eine erhabene Leiste im weiblichen Rücken auf eine solche Möglichkeit hin (Koppányi 1924, S. 724), was im Einklang mit dem früher beschriebenen Verhalten des auf Männchen transplantierten weiblichen Rückenstreifens stehen würde. Leichter als die Hodentransplantation ist diejenige der Ovarien bei den Urodelen ausführbar. In Äthernarkose, nicht lange im geschlossenen Glase, sondern besser nachher noch durch Überziehen einer äthergetränkten Leinenkappe auszuführen (Salamandra — Kammerer 1913, S. 99), wird zur Austauschung von Ovarien zwischen Weibchen verschiedener Rassen je ein Schnitt rechts und links auf den Flanken gemacht. Er soll gleich auf den ersten Scherenschlag, der Haut und Rumpfmuskulatur oberhalb des ersten Drittels der den Arm- und Beinansatz verbindenden Geraden zu durchtrennen hat, auf das Ovar stoßen, das sofort an seiner hellen, gelblich-weißen Farbe zu erkennen ist. Ein Spalt von 6 bis 8 mm Länge genügt, um das Organ mit stumpfem Haken (auch Triton — Harms 1911) oder stumpfer Pinzette hervorzuziehen und längs der Anheftungslinie, Mesovars, mit geradem Scherchen abzuschneiden. Elektrische Kauterisation ist für die vorzunehmende Einsetzung des fremden Ovars ungünstig, weil sie die Blutversorgung behindert. Bei der Replantation ist Seite, der das Ovar entstammt, und neue Lage in der Bauchhöhle gleichgültig, da bei den Urodelen die Eier ohnehin frei in die Höhle fallen. Kleine Ovarien ohne reife Eier heilen leichter ein. Die Naht kann Haut, Rumpfmuskeln und Ovar mit einem Stich befestigen (Kammerer 1910, S. 115). Nach der Operation sind die Salamander behufs Vermeidung von Bewegung kühl und finster zu halten. Werden aus der Natur stammende Farbrassen,

die „typica“ mit gelber Fleckung und die „taeniata“ mit gelber Streifung zur Vertauschung verwendet, so läßt sich nie ein Einfluß der Tragamme auf das Farbkleid der dem fremden Ovar entsprungenen Jungen wahrnehmen; diese entsprechen durchaus der Kreuzung des verwendeten Männchens mit dem Ovarspender. Weniger klar ist aber das Verhalten bei Tragammen, die künstlich durch Haltung auf schwarzem oder gelbem Boden in ihrem Farbkleid nach der schwärzeren Rasse, *typica*, oder der gelberen *taeniata*, hin verschoben worden waren. Die Resultate führten den Experimentator zur Deutung, es werde seitens der induzierten Farbrasse auf die fremden Jungen trotz neutraler Umgebung ein Einfluß im Sinne der Verschiebung des Farbkleides nach der Richtung der erworbenen Eigenschaft der Tragamme ausgeübt (Kammerer 1910, S. 124). Wir müssen uns hier begnügen, auf diese Versuche hinzuweisen, denn eine Diskussion der Vererbung erworbener Eigenschaften kann nicht im Rahmen vorliegender Zusammenstellung von Transplantationen liegen, übrigens ist es nicht ganz ausgeschlossen, daß Regeneration von Ovarresten vorkam.

Behufs Übertragung der Ovarien von einer Molchart auf die andere ist eine vorübergehende „Parabiose“ angewendet worden. Die Weibchen von *Triton cristatus*, *alpestris*, *taeniatus* oder des Axolotls, *Amblystoma tigrinum*, wurden in Brunnenwasser, dem auf 1 Liter 32 Tropfen Chloroform zugefügt worden waren, 10 bis 15 Minuten lang narkotisiert, dann aseptisch und unter 70 proz. Alkoholsterilisation der Instrumente geöffnet (Harms 1913, S. 750). Sodann die Spitze des Ovars eines Tieres nach Entfernung der Ovarien des anderen an das Peritoneum des Bauches mit sehr dünnem Seidenfaden vernäht, dann die beiden Tiere durch oberflächlich in die Haut gezogene Haltefäden am Auseinanderweichen gehindert. Nach 3 bis 4 Tagen wurde in abermaliger Narkose das Ovar vom Spender abgeschnitten und die Wunde des Empfängers vernäht (Harms 1913, S. 752). Am besten gelang die Kombination *Cristatus*-Ovar in *Alpestris*-weibchen. Hier kam es zur Eiablage aus jungen Eiern des transplantierten Ovars, die alten Eier desselben gehen stets zugrunde (Harms 1913, S. 777). Das Aussehen der abgelegten Eier glich in der Farbe denen der Spenderart *Cristatus*, aber die Größe war bloß jene von *Alpestris*. Weniger gut eigneten sich die übrigen

Kombinationen, selbst *Alpestris* plus *Taeniatus* lieferte keine legereifen Eier; *Alpestris* ovar ließ sich wohl noch auf *Amblystoma* transplantatieren, aber die umgekehrte Einpflanzung wollte überhaupt nicht mehr gelingen (Harms 1913, S. 773).

Mittels der früher (Neuntes Kapitel) besprochenen Transplantationen junger Embryonen sind auf der Stufe gerade geschlossener Medullarrinne Parabiosen zwischen Exemplaren von *Amblystoma punctatum* hergestellt worden, die bis zur Unterscheidbarkeit des Geschlechtes aufgezogen werden konnten (Burns 1924). Von den 80 gelungenen Paaren wiesen 44 zwei männliche, 36 zwei weibliche Partner auf, gemischte Paare waren nicht vorhanden. Daraus schließt der Autor (Burns 1925, S. 66), daß eine geschlechtliche Umwandlung des einen Partners durch die Vereinigung mit dem andersgeschlechtlichen in manchen Fällen stattgefunden habe; muß aber allerdings selbst zugeben, dieser Schluß sei nicht zwingend, weil die hohe Sterblichkeit der Versuchstiere, 80 Proz., es nicht ausschließt, daß alle verschiedengeschlechtlichen Paare abgestorben seien. In diesem Falle wäre wieder zu erwägen, ob es sich um Zufall oder um Unvereinbarkeit der Geschlechter in Parabiose handle, wofür wir bei den Säugetieren Andeutungen finden werden. In neuester Zeit sind jedoch solche Parabiosen zwischen *A. punctatum* und der widerstandsfähigeren Art *A. triginum* bis zur Geschlechtsreife mit nur 18 Proz. Sterblichkeit aufgezogen worden. Es waren 23 Paar Männchen und 22 Paar Weibchen, wieder keine verschieden geschlechtlichen Paare. Da *A. triginum* stets früher geschlechtsreif wird als *A. punctatum*, so ist der Schluß kaum mehr abzuweisen, es werde durch den früher sich geschlechtlich differenzierenden Partner der andere mitbestimmt (Burns 1925, S. 301).

Es gelang nicht durch Einsetzung in ältere Tiere desselben Geschlechtes Ovarien oder Hoden des Kammolches zur Frühreife zu bringen (Triton — Aron 1925).

Bei den schwanzlosen Amphibien hat namentlich die Brunftschwiele am Daumenrande des Männchens die Aufmerksamkeit vieler Forscher gefesselt. Die Kastration des männlichen Frosches kann unschwer auf ähnliche Art wie die Kastration der weiblichen Amphibien durchgeführt werden, wenn durch Einschieben

eines feuchten Bauches in den Mund des narkotisierten Frosches die Aufblähung der Lungen verhindert wird, welche sonst ein Hindernis beim Operieren abgibt (Nussbaum 1909). Behufs Ersparung einer Assistenzperson wird ein zwischen zwei Trägern drehbarer Holzbalken empfohlen, auf den der Frosch in Rückenlage aufgebunden ist, so daß bald die eine, bald die andere Flanke behufs Anbringung des Schnittes nach aufwärts gebracht werden kann (Meisenheimer 1912, S. 3). Mediane Schnitte sind wegen der leichten Infizierbarkeit der Frösche entschieden zu vermeiden, Asepsis und schonende Haltung notwendig. Das kastrierte Männchen verliert die Brunftschwiele und den Umklammerungsreflex (*Rana fusca* — Nussbaum 1905, 1909 u. a. m.), welche aber doch zu den nächsten Brunftzeiten, wenn auch geschwächt, wiederkehren können (*R. fusca*, *esculenta* — Steinach 1894, 1910, S. 7). Injektionen von Hodensubstanz (auch Takahaschi 1919) mittels einer Spritze in den Rückenlymphsack von Kastraten oder impotenten Froschmännchen, läßt den Umklammerungsreflex auftreten. Artgleiches Hodensekret wirkte stärker als artungleiches, der Unterschied ist aber nur graduell (Steinach 1910, S. 9). Dabei treten auch gut ausgebildete Daumenschwielen auf. Ovarialsubstanz hat, in gleicher Weise injiziert, zwar nicht die typische Ausbildung, aber eine gewisse Andeutung der Daumenschwielen erkennen lassen (*R. fusca* — Harms 1910; Meisenheimer 1912, S. 4). Ebenso wie Injektion, hat die richtige Transplantation von Hoden, der noch 70 Tage lebende Spermatozoen beherbergen kann (Mantegazza 1860), in Kastrate Auftreten der Brunftschwiele zur Folge (Harms 1909; Meyns 1910, S. 490). In Hodenregeneraten wie Transplantaten, treten häufig Eier auf, welche innerhalb der Tubuli seminiferi liegen können, jedoch nur in Kastraten; bei Belassung der Keimdrüse soll überhaupt keine Einheilung erfolgt sein (Meyns 1912, S. 169). Stehen auch die Kastraten in geschlechtsreifem Alter, so entwickeln sich doch die eingesetzten jugendlichen Keimdrüsen, ohne Rücksicht auf den Wirt, langsam weiter (Meyns 1912, S. 164) (Abb. 125). Der Daumenballen des Kastraten, auf männliche *Rana fusca* transplantiert, begann sich schwierig auszubilden (Harms 1912). Wird die Daumenschwiele des männlichen Frosches auf einen Kastraten oder auf ein kastriertes Männchen überpflanzt, so verliert sie ihre Höcker (Harms 1914, S. 275).

Nach Rückverpflanzung auf das normale Männchen, also eine verzögerte „Autotransplantation“, gewinnt sie dieselben wieder (Harms 1914, S. 286). Heteroplastische Verpflanzung der Daumenschwiele zwischen *fusca* und *esculenta* lieferte einen der Homoplastik ähnlichen Fall (Harms 1914, S. 272). Die Vereinigung von normalem und kastriertem Männchen in Parabiose, übte auf letzteres keinen Einfluß im Sinne der Erhaltung seiner Brunftschwielel aus (Harms 1914, S. 261). Doch zeigte der Kastrat Umklammerungsreflex. Die an Arten der Gattung *Rana* gewonnenen Ergebnisse sind in neuester Zeit durch Transplantationsversuche an Kröten, *Bufo vulgaris*, bestätigt worden,



Abb. 125. *Rana fusca*, brauner Grasfrosch
(Harms 1914, S. 265, Fig. 112).

Lage der Brunftschwiele
beim Männchen (nach
Meisner).

Histologischer Schnitt durch
autoplastisch transplantierte
Schwiele, 3 Monate nach
der Operation.

so das Verschwinden subkutan eingeführter Hoden in nicht oder nicht vollständige kastrierte Männchen, während sie auto- oder homoplastisch sich bis 2 Jahre erhielten (Welti 1923, S. 156), die Entwicklung von Oozyten in den peritonealen Deplantaten der Testikel (Welti 1923, S. 152). Das große „Bidder“-sche Organ zeigte sich für die Sexualmerkmale als gleichgültig (Guyénot und Ponse 1923). Als Transplantationsversuch interessiert uns hier aber am meisten die Einsetzung von Testikeln in jung kastrierte weibliche Kröten. Sie zeigten 7 Monate nach der Operation entwickelte Daumenschwielel, liefern also das Gegenstück zum Unterbleiben derselben bei männlichen Kastraten (Ponse 1922). Bei alten Weibchen gelang der Versuch bisher nicht (Ponse 1923). Die Geburtshelferkröte, *Alytes obstetricans*, hat für gewöhnlich keine Brunftschwielel, weil das Männchen die Begattung außerhalb der Wassers vollzieht, wo

keine starke Reibung zum Festhalten des Weibchens notwendig ist. Durch erhöhte Temperatur zur Wasserkopula getrieben, bildet das Geburtshelfermännchen schließlich doch solche aus. Nach Kastration der vierten Wassergeneration kehrten die Schwielen, wie bei anderen Froscharten, periodisch wieder (Kammerer 1919, S. 342). Die allwöchentlich wiederholte Injektion von Hodenextrakten der *Rana agilis*, *Bufo vulgaris* oder *viridis*, in normale landkopulierende Geburtshelfermännchen, ließ keine Brunftschwielien erwecken (Kammerer 1919, S. 343). In jüngster Zeit ist ein Fall schwacher Brunftschwiele an einem *Alytes*-Männchen aus der freien Natur beschrieben worden (Kändler 1924).

Zweiundzwanzigstes Kapitel.

Keimdrüsen der Vögel.

Die Vögel haben im männlichen Geschlecht auf beiden Körperseiten funktionierende Testikel, hingegen ist bei den Weibchen bloß die linksseitige Keimdrüse zu einem funktionsfähigen Ovar ausgebildet. Die rechtsseitige Keimdrüse vermag keine Eier zu produzieren, man hat sie früher als rudimentäres Ovar beschrieben. Nach den neuesten Untersuchungen würde es sich aber um einen rudimentären Hoden handeln, der sogar, wie wir aus den Experimenten mit Sicherheit entnehmen werden, entwicklungsfähig ist. Behufs Kastration wird in der Regel bei den Hähnen — fast alle Versuche beziehen sich auf Haushühner, *Gallus domesticus* — je rechts und links ein Schnitt zur Entfernung der Testikel geführt, während bei der Henne die Entnahme des Ovars durch einen einzigen linksseitigen Schnitt erfolgt, wobei also das rechtsseitige Keimdrüsenrudiment erhalten bleibt. Dieses ist nicht imstande sich zu einem Ovar auszubilden, wohl aber sind Ovar wie Testikel der Hühner fähig, aus kleinen Resten zu regenerieren, so daß eine große Vorsicht angewendet werden muß, um die Keimdrüsen ganz zu entfernen, was am besten ohne Verletzung derselben durch Totalexstirpation erfolgt. Die Ansatzstellen sind nach Resten abzusuchen und, wenn es sich nicht um die Wiedereinsetzung einer Keimdrüse behufs Funktionsaufnahme handelt, am besten elektrokaustisch zu ver-

nichten. Narkose und Operation vertragen selbst ganz junge Hühner in der Regel gut, auch gegen Infektion sind sie nicht besonders empfindlich. Es ist selbstverständlich, daß Küken warm gehalten werden müssen, solange sie nicht der Obhut der Mutterhenne wieder anvertraut werden. Die Unterscheidung der Hühnchen nach den äußeren Genitalien ist schwierig; diese geben auch später keine auffallenden Sexualcharaktere ab. Um so mehr stechen die sekundären Merkmale ins Auge. Es ist allbekannt, daß schon die jungen, nicht geschlechtsreifen Hähne durch den höheren Kamm sich vor den

gleichalterigen Hennen auszuzeichnen pflegen. Mit Herannahen der Geschlechtsreife schwillt der männliche Kamm bei vielen Rassen immer mehr an, wird stark gezackt und grell gefärbt, ebenso treten Fleischanhänge, Bartlappen (Wattles, Barbillons) am Kinne, nackte Stellen beim Ohre, sichelförmige Federn am Halse, Bürzel am Schwanze auf. Am Laufe bilden sich lange Sporen, die aber, wenn auch in viel geringerer Ausbildung bei Hennen vorkommen. Die Färbung des Gefieders ist bei den wildfarbigen Rassen auch nach dem Geschlecht sehr verschieden. Bei der Henne gleichförmig braun oder grau mit Sperberung der einzelnen

Federn, wird sie beim reifen Hahne sehr bunt, an der Brust schwarz, auf den Flügeln braunrot, am Halse lichtgelb, am Schwanze dunkelgrün. Doch sind in vielen Zuchtrassen die Farben der Männchen und Weibchen gleich und eintönig. In einzelnen Stämmen haben die Züchter selbst den Schwanz des Hahnes jenem der Weibchen gleichgemacht, so daß dann auf den ersten Blick kein großer Unterschied mehr zwischen den Geschlechtern zu finden ist. Hier ist vor allem die Sebright-Rasse zu nennen, welche sowohl in den englisch-amerikanischen Stämmen (Morgan 1919), als auch in den meisten französischen nur mehr hennenfedrige (Pézard 1918) aufweist (Abb. 126). Als



Abb. 126.

Gallus domesticus, „Sebright-Rasse“
(Morgan 1919, Pl. I, Fig. 3).
Hennenfedriger Hahn, für diese
Rasse charakteristisches Männchen.

Folgen der Kastration des Hahnes tritt in allen Rassen Reduktion der Kopfanhänge, nicht immer der Sporen — sofern solche vorhanden — ein, die „Kapaune“ verlieren die Stimme des Hahnes, das „Krähen“, stellen nicht mehr den Hennen so eifrig nach, sind kampfscheu und vermehren den Fettansatz. Die Beschaffenheit und Färbung des Federkleides bleibt aber unverändert. Bei hennenfedrigen Sebright tritt sogar nach totaler Kastration des Hahnes das hahnenfedrige Gewand (Abb. 127) wieder auf mit jenen Farben, welche das hahnenfedrige Männchen desselben Stammes aufweisen sollte, wie sich aus Kreuzungs-

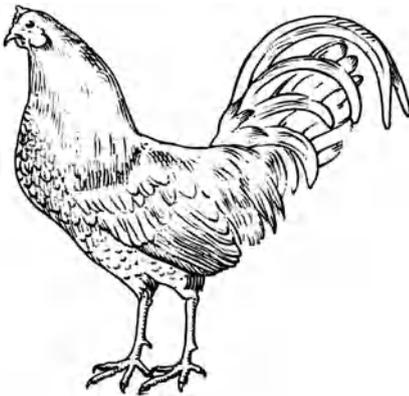


Abb. 127. *Gallus domesticus*, „Sebright-Rasse“ (Morgan 1919, Pl. I, Fig. 4). Kastrierter Hahn, der durch die Operation hahnenfedrig wurde.

versuchen feststellen ließ. Durch Ausrupfen von Federn nach der Kastration kann dieser Zustand sehr beschleunigt werden, da die nachwachsenden Federn sofort den neuen Charakter aufweisen, wie übrigens auch die eben im Wachstum befindlichen an der Basis (Morgan 1919, S. 95). Ein halbseitig gerupfter Sebrightkapaun gleicht also zeitweilig einem halbseitigen Zwitter, bis auch die nicht gerupfte Seite bei der nächsten

Mauser hahnenfedrig wird (Pézard, Sand, Caridroit 1924, S. 676); analoge Pseudo-Gynandromorphe entstehen durch halbseitiges Rupfen des männlichen Feuerfinken, *Erythromelana franciscana*, bei Haltung in gleichmäßiger Temperatur von 25°, welche die Mauser des prächtig schwarzroten männlichen Hochzeitskleides hinauschiebt, das Nachwachsen grauer, weibchenähnlicher Federn aber nicht aufhält (Pézard, Sand, Caridroit 1923, S. 615). Durch Wiedereinsetzung von Testikeln, welche viele Monate lang noch Samen zu bilden vermögen, beim Mangel von Anschluß an Leitungswege aber nicht wirklich funktionieren können, werden im Kapaun alle männlichen Eigenschaften wiedererweckt: Kopfanhänge und Sporen wachsen wieder, die Kampf- und Begattungs-

lust tritt auf, die Vögel krähen (Hunter 1780). Der Einpflanzungs-ort mag dabei der alte Standort der Hoden oder ein anderer sein, die Hoden von demselben oder einem anderen Exemplar stammen (Berthold 1849; Hanau 1897) oder selbst von einer anderen Art, dem Fasan, *Phasianus colchicus* (Zawadowsky 1922,



Abb. 128. *Gallus domesticus*, „Leghorn × Dorking“ (Pézard, Sand, Caridroit 1924, S. 676, Fig. 6). Fast völlig kastrierter Hahn, nach Einsetzung von Sebricht-Testikeln an gerupften Stellen (Bürzel) weiblichen Feder-typus des Leghornhuhnes erhaltend.



Abb. 129. *Gallus domesticus* (Pézard, Sand, Caridroit 1924, S. 676 photographiert), Federn.

Links: Lanzett-
federn eines ge-
wöhnlichen
Hahnes.

Rechts: Nach-
wachsen der-
selben mit weib-
lichem Typus
nach Einsetzung
von Sebricht-
Testikeln.

S. 239). Die Resultate sind je nach dem Alter, zu der die Kastration und Transplantation ausgeführt werden, etwas schwankend (Foges 1898, 1902), doch auch noch bei voll entwickelten Hähnen zu erhalten (Pézard 1918, S. 92). Öfters hat es sich gezeigt, daß bei kastrierten Hähnen später doch Kämme wuchsen und das Benehmen jenes eines normalen Hahnes wurde. Die Sektion und histologische Untersuchung zeigte dann zurückgebliebene oder versprengte Hodenreste, welche für die Regeneration verantwortlich gemacht werden. Die unvollständige Entfernung von

Testikeln mit folgender Einbringung von Ovarialstücken in die Peritonealhöhle, führte zu einem zunächst verlangsamten, dann aber wieder aufgenommenen Wachstum der Sporen (Pézard 1918, S. 150). Testikel der Sebright in Männchen hahnenfedriger Rasse eingebracht, riefen Hennenfedrigkeit auf einer frisch gerupften Stelle hervor (Pézard, Sand, Caridroit 1924, S. 676) (Abb. 128 und 129). Wurden im Alter von 3 Wochen kastrierte Hähnchen

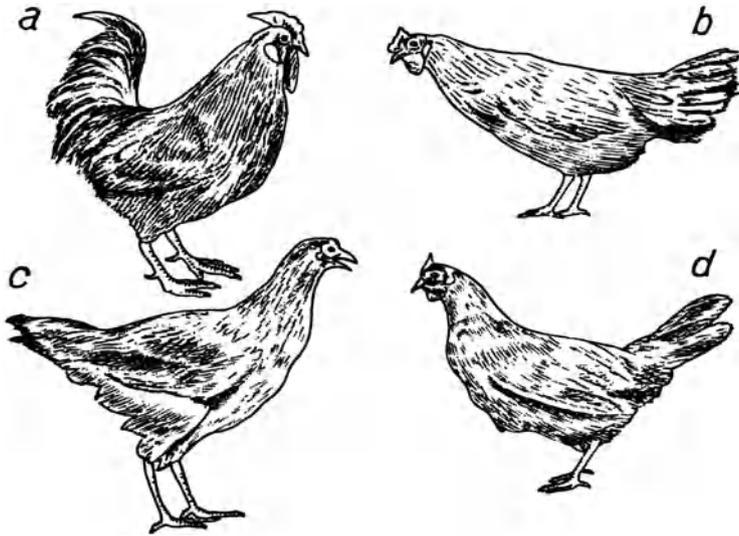


Abb. 130. *Gallus domesticus* (Goodale 1916, S. 423).

(Fig. 1) a. Normaler Hahn

(Fig. 2) b. Normale Henne.

(Fig. 4) c. Feminierter Hahn, $\frac{1}{2}$ Jahr.

(Fig. 5) d. Feminierter Hahn, über 1 Jahr.

mit Ovarienstücken versehen, die gleichalterigen Hennen derselben Brut entnommen worden und einfach in die geöffnete Bauchhöhle der Hähnchen fallen gelassen waren, so wuchsen die Stückchen an verschiedenen Stellen an. Ovidukt und Vasa deferentia verschwanden, die Eier erreichten nur geringe Größe, höchstens 3 mm, die Sporen entwickelten sich nicht, der Kamm blieb kleiner als bei normalen Hähnen derselben Zucht, nicht aber so klein wie sonst bei Kastraten, das Gefieder glich jenem einer Henne (Abb. 130), bis auf den Rücken, der im Gegensatz zur Sperberung der Hennen das schwarze, weißgetüpfelte Aus-

sehen der Männchen dieser Rasse, braune Leghorn, behalten hatte. Sie krächten anfangs nicht, kümmerten sich nicht um die Weibchen, suchten aber auch nicht Legnester auf. Später trat aber im Frühjahr ein gewisses Wachstum der Kopfanhänge auf, die Tiere krächten und machten Anstalt, die Hennen zu treten (Goodale 1914, 1916, 1918). Bei einer genaueren Einheilung des Ovars können sich die Eier weiterbilden und wahrscheinlich, wenn gar keine Reste der männlichen Keimdrüse verblieben sind, sich die weiblichen Körpermerkmale und Triebe dauernd erhalten (Abb. 131) (Zawadowsky 1922, S. 235). Auch bei erwachsenen Hähnen gelingt die „Feminierung“ (Pézard, Sand, Caridroit 1923, S. 947). Hingegen kommen bei Ovarialeinsetzung nach nur partieller Kastration Individuen von gynandromorphem Habitus zustande, deren Federschmuck teilweise durch weibliche Befiederung ersetzt ist, was wiederum besonders deutlich bei teilweisem Ausrupfen sichtbar wird (Pézard, Sand, Caridroit 1923, S. 947 und 1271). Auch durch Einpflanzung eines Ovars in einen Hoden entstehen Gynandromorphe männlichen Ursprunges (Pézard, Sand, Caridroit 1923, S. 615). Es können gleichzeitig Testikel und Ovarien mit reifen Eiern vorhanden sein (Pézard, Sand, Caridroit 1924, S. 1459). Zur Beurteilung des Erfolges von Transplantation der Keimdrüsen in weibliche Vögel ist die Kenntnis der Kastrationsfolgen am Weibchen notwendig. Nach übereinstimmenden Versuchen mehrerer Forscher an Hühnern, Enten und Fasanen, nimmt der weibliche Vogel nach Entfernung seines, wie wir hörten, bloß linksseitig ausgebildeten Ovars das Gefieder des normalen Männchens an, eine Erscheinung, welche gut zur uralten Erfahrung stimmt, daß alte Vogelweibchen das Gefieder und sonstige Merkmale des Männchens anlegen, sobald entweder eine senile oder durch Krankheit entstandene vorzeitige Entartung des

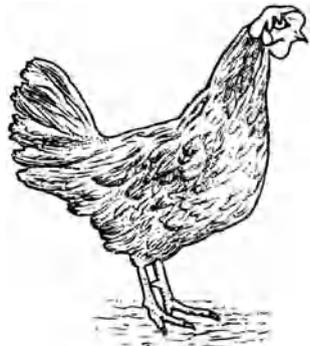


Abb. 131. *Gallus domesticus*
(Zawadowsky 1922, S. 235, Fig. 29).
Kastrierter, durch Ovarieinsetzung
heterologisierter Hahn.

Ovars eingetreten ist. Während man bis vor kurzem annahm, es handle sich bloß um die Rückkehr der weiblichen Form zu einer „geschlechtslosen“ (Tandler), welche bei den Vögeln dem normalen Männchen im Gefieder gleichen würde, haben die neuesten Beobachtungen über das Auftreten auch der männlichen Kopf-



Abb. 132. *Gallus domesticus*
(Zawadowsky 1922, S. 235, H. X, Fig. 2).
Kastrierte, durch Hodeneinsetzung hetero-
logisierte Henne.

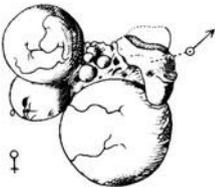


Abb. 133. *Gallus domesticus*
(Pézard, Sand, Caridroit
1924, S. 1459, Fig. 1). Reife
Eier neben einem Hoden-
transplantat 19 Monate nach
der Operation.

anhänge, Sporen, Stimme, Tret- und Kampfinstinkte bei den sogenannten „Hexenhühnern“ und namentlich die histologische Untersuchung ihrer rechtsseitigen Keimdrüse einen wirklichen Geschlechtswandel aufgezeigt. Die Hexenhühner, welche schon Eier gelegt haben und infolge Ovarialerkrankung männliches Gefieder angelegt haben, bilden die rechtsseitige Keimdrüse voll funktionell als Hoden aus, so daß sie als Väter fungieren können (Crew 1923).

Während in manchen Versuchen nach Ovariectomie bloß eine testikelartige Keimdrüse rechts gefunden wurde (Goodale 1916, Zawadowsky 1922, Benoit 1923, 1924), in anderen nicht einmal eine Entwicklung dieser (Pézard 1922), sind in anderen auch auf der linken Seite aus Resten des Ovars regenerierte Testikel, manchmal mit eingesprengten Eiern, „Ovotestis“, gefunden worden (Domm 1924). Die Ein-

setzung von Hoden in weibliche Hühner kann also, wenn zuvor Kastration ausgeführt worden war, nichts mehr über das leisten, was ohnehin schon durch Regeneration oder Kompensation seitens der körpereigenen Keimdrüsen geschieht, mag nun der in die Henne transplantierte Hoden zugrunde gehen (Hunter 1780; Hanau 1897) oder erhalten bleiben (Zawadowsky 1922, S. 238) (Abb. 132). Bei nicht ganz gelungener Ovariectomie kann der eingesetzte Hoden neben dem Ovar persistieren (Pézard,

Sand, Caridroit 1924, S. 1459) (Abb. 133). Ovarienreste erzeugen gemischte Merkmale (Pézard, Sand, Caridroit 1923, S. 1103). Künstliche Zwitter können also sowohl durch Einsetzung von Ovarien in nicht ganz kastrierte Männchen, als auch durch Einsetzung von Testikel in nicht ganz kastrierte Weibchen bei den Vögeln erhalten werden. Die Transplantation von Ovarien in weibliche Vögel bietet die Möglichkeit, die Hahnenfedrigkeit und die anderen Kastrationsfolgen wieder aufzuheben. Sie kann aber auch zu einer Wiederaufnahme des Legegeschäftes führen, wenn eine gut passende Replantation stattgefunden hat. Selbst in alten, am Ende ihrer Legezeit im 7. Jahre stehende Hennen, können eingepflanzte Ovarien zu einer Neuaufnahme des Eierlegens Anlaß geben, wobei es sich um eine Verjüngung des alten Ovars unter dem Einfluß des jungen handelt (Kogan in Koltzoff 1924, S. 3). Die starke Geschlechtsveränderlichkeit der Vögel, welche übrigens auch bei Mollusken (Auster — Orton 1924) Amphibien und Fischen (neuerdings Xiphophorus — Essenberg 1924) bekannt ist, hat es nahegelegt, durch Einbringung von abgeschnittenen Testis oder Ovarialstückchen in Hühnereier das Geschlecht der sich entwickelnden Hühnchen beeinflussen zu wollen. Die Methode lehnt sich an jene an, die wir bei anderen Operationen am Hühnerei bereits beschrieben haben (Kap. X): Abhebung eines Schalenstückes, Einsetzung des Keimdrüsenstückes eines geschlüpften Huhnes auf die chorio-allantoische Membran an der Kreuzung zweier großer Blutgefäße, Verschuß mittels des in Eiweiß getauchten Schalenstückes, weitere Bebrütung im Inkubator. Die ersten derartigen Versuche haben eine Reihe von Embryonen ergeben, welche als Zwitter angesprochen und daher auf den Einfluß der entgegengesetzten, transplantierten Keimdrüse zurückgeführt worden sind (Minoura 1921). Diese Transplantationen waren jedoch an einem Material angestellt, bei dem es unmöglich war das ursprüngliche Geschlecht der verwendeten Eier zu bestimmen, außerdem waren die als Zwittermerkmale aufgefaßten nicht so stark ausgesprochen und nicht in solcher Anzahl Fällen vorhanden, daß sie nicht ebensogut als natürliche Variationen gedeutet werden könnten. Namentlich läßt sich eine mehr oder weniger starke Ausbildung der Müllerschen oder Wolffschen Gänge nicht mit Sicherheit als Geschlechtsmerkmal auf dieser frühen Entwicklungsstufe verwenden. Mit einem

Material, bei welchem infolge der Korrelation eines bestimmten Geschlechts mit der Farbe des einen Elters sich nachträglich verifizieren ließ, welches Geschlecht die Hühnchen von Anfang an besessen hatten, ließ sich sicherer arbeiten. Helle Sussex, Weibchen, waren mit roten Rhode Island, Männchen, gekreuzt worden. Aus dieser Kreuzung gehen nur weiße männliche und gelbrötliche weibliche Kücken hervor, was bereits am 10. Brütungstage deutlich wird. In den Eiern von 20 der Farbe nach als Weibchen kenntlichen Kücken wurden gut durchblutete Testikeltransplantate, in 5 als Männchen kenntlichen gesunde Ovarialtransplantate, außerdem in 27 Weibchen Ovarialtransplantate, in 66 Männchen Hodentransplantate gefunden. Der Nachprüfer schließt auf gänzliche Einflußlosigkeit der heterologen Transplantationen, da auch keine Gynandromorphe nachweisbar waren (Greenwood 1925). Immerhin bleibt auch diese Versuchreihe der Kritik offen, daß doch aus einem nachträglich auftretenden Merkmal, der „geschlechtsgebundenen“ (sex-linked) Farbe auf das ursprüngliche Geschlecht der Eier geschlossen wird. Wie aber, wenn sich die Geschlechtsgebundenheit als trügerisch erweise, die Merkmale der zweiten Elternrasse nicht wirklich abwesend, sondern nur latent wären, und bei Geschlechtstausch wieder zum Vorschein kämen? Dann würden gerade die angeführten Zahlen bei der Wahrscheinlichkeit gleicher Verteilung der beiden Keimdrüsenarten auf die verwendeten Eier für eine Beeinflussung im Sinne der Geschlechtslenkung nach der Richtung des Transplantats sprechen; namentlich bei den schließlich als Männchen erkannten Kücken ist doch ein sehr großes Überwiegen der Hodentransplantate kenntlich. Es ist bei der Verwertung von Kreuzungskombinationen um so mehr Vorsicht geboten, als bei Einführung eines Ovars der Dorkingrasse in ein ovariotomiertes, 11 Monate altes goldenes Leghornhuhn eine Färbung zum Vorschein kam, die sich nicht auf die erwartete der Leghornhenne beziehen ließ (mit ähnlichen Fällen — Pézard, Sand, Caridroit 1924, S. 737), während bisher stets der Kastrationserfolg mit der aus der geschlechtsgebundenen Kreuzung abgeleiteten Formel übereingestimmt hatte. So erhält man aus der Kreuzung schwarzer Langshan-Hahn mit grauen Plymouth-Rock-Hennen in der ersten Generation bloß graue Hähne und schwarze Hennen. Diese letzteren werden nun kastriert nicht

etwa graue, sondern bleiben schwarze (Zawadowsky 1922, S. 196 und 245). Der eingehenden Kritik (Davenport 1910; Przi Bram 1910, Exp. Z. III, S. 17; Castle und Philipp 1911; Schultz 1923, S. 285) haben endlich auch nicht jene Experimente Stand gehalten, welche sich den Einfluß der Tragamme auf die Merkmale der ihr zur Geburt übergebenen Eier zu untersuchen vorgenommen hatten (Guthrie 1907, 1908, 1911). Es waren an jungen Hühnchen weiblichen Geschlechts die Ovarien zwischen Exemplaren weißer und schwarzer Farbe ausgetauscht, in einer solchen Weise, daß durch Replantation an die genaue Entnahmestelle die normale Funktion der Ovarien ermöglicht werden sollte. Die schwarzen Hennen mit „weißem“ Ovarium wurden von einem weißen Hahne belegt und lieferten zur Hälfte ganz weiße, zur Hälfte weiße, schwarzgesprenkelte Hühnchen. Die weißen Hennen mit „schwarzem“ Ovar ergaben, von einem schwarzen Hahne belegt, bloß weiße Hühnchen mit schwarzer Sprengelung. Da die Rassen nicht rein gezogen waren und vor allem die Regeneration aus alten Ovarialresten nicht ausgeschlossen war, so braucht dieses Resultat keineswegs auf einen färbenden Einfluß der Tragamme auf die ihr anvertrauten fremden Eier zu beruhen, sondern kann auf einer vollständigen oder teilweisen Ersetzung des eingepflanzten Ovars durch regenerierende alte Ovarialreste seine Erklärung finden. Bei der Gleichheit des Einpflanzungsortes kann diese Frage durch nachträgliche Sektion nicht entschieden werden. Es wäre übrigens selbst unter Zuhilfenahme der Idee (Kammerer), daß bloß neuerworbene, nicht aber alte Eigenschaften der Tragamme auf die Nachkommen „abfärben“, schwer zu verstehen, warum dann nicht auch bei Kreuzung mit der anderen bisher nicht angekreuzten Rasse die Kücken eine solche Färbung erleiden, was ja niemals beobachtet worden ist. Bei dieser Gelegenheit sei nochmals der Einsetzung von Fasanhoden in Hühnerkapaune (Zawadowsky 1922, S. 239) gedacht, welche zwar Wiederauftreten des vollen männlichen Hahncharakters, nicht aber Merkmale eines Fasans hervorzubringen vermochte.

Werden nicht Testis oder Ovarialstücke entwickelter Hühner, sondern noch indifferent aussehende Keimdrüsen solcher auf die Chorio-allantois-membran der Embryonen vom neunten Tage transplantiert, so läßt sich nun darauf feststellen,

daß die von links entnommene Keimdrüse entweder Testis oder linkes Ovar, die von rechts entnommenen entweder Testis oder rechtes Ovar wird. Die Keimdrüse scheint also vom Wirte nicht beeinflußt zu werden (Willier 1925). Ebenso verhalten sich jugendliche Keimdrüsen auf schon geschlüpfte Hühnchen transplantiert (Greenwood 1925).

Dreiundzwanzigstes Kapitel.

Keimdrüsen der Säugetiere.

Die meisten Säugetiere unterscheiden sich in ihrem Genitalapparat von den Vögeln durch die Trennung der Ausführungsgänge von der Afteröffnung, eine Ausnahme bilden nur die Schnabeltiere und Schnabeligel, welche daher als „Kloakentiere“ bezeichnet werden. Ebenso wie bei den Vögeln stets am Anfang der Entwicklung zwitterig angelegt, was sich im Vorhandensein des Wolffschen und Müllerschen Ganges nebeneinander zeigt, bilden sich später beim Männchen im Anschluß an den zum Samenleiter werdenden Wolffschen Gange sehr ausgeprägte Begattungsapparate aus, während sich beim Weibchen zwar äußerlich nicht hervortretend, aber innerlich um so stärker der Müllersche Gang zum Uterus ausbildet, welcher mittels seiner vorderen Enden, den Tuben, die aus dem Ovar sich ablösenden Eier zu empfangen und im Falle der Schwangerschaft einzunisten, zu „nidieren“, hat. Sowohl Testikel als auch Ovarien sind beim Säuger paarig und symmetrisch ausgebildet. Ganz umgekehrt als beim weiblichen Vogel, läßt sich daher beim weiblichen Säugetier die Ovariectomie nicht durch einen seitlichen Schnitt durchführen, wenn Kastration erzielt werden soll, sondern erfordert entweder beiderseitige Öffnung oder, was bei kleinen Versuchstieren, z. B. Ratten, ohne Schwierigkeit geht, medianen Schnitt größeren Umfanges. Und wiederum anders als beim Vogelmannchen läßt sich beim Säugermannchen die Kastration leicht ohne Zurücklassung jedes Restes mit einem einzigen Schnitte durchführen. Falls die Testikel bereits ihre Lage in der Bauchhöhle verlassen und sich in den Skrotalsack gesenkt haben, „descensus testis“, so führt der Abschnitt des ganzen Skrotalsackes oder die Ausschälung der Hoden nach Durchschneidung

der einen Anheftungswand des Sackes sogleich zur Entfernung. Befinden sich die Testikel noch in der Bauchhöhle, so kann nach medianem Einschnitt der bindegewebige Strang zerrissen werden, durch welchen der Hoden an seinem anderen Ende, „Nebenhoden“, am Becken befestigt ist, zuerst auf einer Körperseite, dann auf der anderen. Nun lassen sich Hoden- und Samenstränge weit hervorziehen, nebeneinander lagern, und nach Unterbindung der letzteren die ersteren mit einem Schnitte exstirpieren. Alle Operationen, welche eine Eröffnung der Bauchhöhle bei Säugetieren bedingen, sind unter denselben Bedingungen wie beim Menschen üblich, durchzuführen. Es ist dabei zu achten: auf strenge Asepsis, tiefe Narkose, Wärme des Operationsraumes, rasche Ausführung, fortwährende Prüfung der Atmung und des Herzschlages, schonende Behandlung der Gewebe namentlich beim Verschließen der Wunde durch Nähte, welche mit den gebogenen „chirurgischen Nadeln“ und sterilisiertem Nähzwirn hergestellt werden, entsprechende Pflege vor der Operation — Hungern vor der Narkose! —, und nachher — reine Behälter, bei kleinen Tieren am besten Glaswannen mit sterilem Wattebelag, anfangs bloß Milchnahrung, am Tage nachher gewohnte Kost (Steinach 1912, S. 80). Die Wirkung der vollständigen Kastration in frühem Alter äußert sich beim männlichen Säugetier, wie allbekannt (Literatur Exper. Zool. V, Kap. VIII, 2), in einer Hemmung der Kopulationsorgane, des Geschlechtstriebes, der Stimmutierung, des Haar- und Bartwuchses, der Gelenkverknöcherung und Knochenzunahme, namentlich Stirnbreite, ferner jener auf das männliche Geschlecht beschränkten Anhänge und Färbungen, die nur einzelnen Arten zukommen, so die Geweihbildung bei vielen Hirschspezies ausschließlich des Renttieres (Tandler) und die Dunkelfärbung bei manchen Horntieren, dem Ukrainer Hornvieh, *Bos taurus*, dem Bantengrinde, *Bos banteng*, der Hirschziegenantilope, *Antilope cervicapra*, dem Nilghau, *Portax pictus* (Zawadowsky 1922, S. 241). Beim drei- bis vierwöchentlichen Rattenmännchen ist die Rute noch ganz unentwickelt, kurz und dünn: an der Spitze tritt der weiße fächerige Penisknorpel frei zutage; eine Eichel ist mangels des Schwellkörpers noch nicht angesetzt. Die Rute des erwachsenen, unkastrierten Rattenmännchens ist lang, dick, blutgefüllt, leicht vorstülplbar, der Penisknorpel vollkommen verdeckt vom kräftigen

Schwellkörper, welcher mit seinem abgestutzten Ende den eichelartigen Abschluß des Kopulationsorganes bildet. Von der später großen, lappigen, perlgrau durchschimmernden, sekretreichen „Vorsteher“-Drüse ist makroskopisch in diesem jugendlichen Alter noch nichts zu sehen. Die Samenbläschen, im reifen Zustand mächtig, 40 mm lang, strotzend mit gelbem, gerinnungsfähigem Sekret gefüllt, sind noch beim vierwöchentlichen Rattenmännchen nur 4 mm lange, schlaffe, leere Miniaturgebilde. Ähnlich entwickelt sich der männliche Geschlechtsapparat beim Meerschweinchen, *Cavia cobaja*. Nach der Kastration im jugendlichen Alter bleibt der unentwickelte Zustand der Rute, Prostata, Samenbläschen, dauernd bestehen. Die Kastraten zeigen verminderte Kampflust, bleiben Weibchen gegenüber kalt; gegen das normale Männchen weisen sie schmalere Stirne, weicherer Haar auf (Steinach 1922). Der Kastrationseffekt wurde wesentlich gemildert, wenn Extrakte der interstitiellen Hodendrüse den kastrierten Meerschweinchenmännchen injiziert worden waren. Ein solcher Extrakt wird aus den abnormerweise in der Bauchhöhle verbliebenen Hoden beliebiger Säugetiergattungen gewonnen (Bouin und Ancel 1906, S. 232 und 298). Bei diesem „Kryptorchismus“ gehen nämlich die eigentlichen samenbereitenden Kanälchen, „Tubuli seminiferi“, zugrunde und es stellen die retinierten Hoden fast reine „Pubertätsdrüse“ dar. Nach mehrfach variierten Transplantationsversuchen scheint die Ursache des Zugrundegehens der Samenbereiter in der zu hohen Innentemperatur des Bauches zu liegen. Bei Meerschweinchen und Ratte trat stets bei deplantierten Hoden solche Zerstörung ein, nicht aber bei in den Skrotalsack replantierten (Moore 1924, Januar). Nach Umwicklung des Skrotalsackes von Hammeln mit warmem Stoffe, trat dieselbe Zerstörung auf; es ist hierbei die Innentemperatur des Skrotums auf jene des Bauches gebracht (Moore und Oslund 1924, Februar). Es scheint der descensus testis eine Einrichtung zur Abkühlung des Testikels darzustellen, der bei Säugetier die innere Temperatur des Männchens nicht aushält (Moore und Quick 1924, März). Wird ein und demselben Rattenmännchen oder Meerschweinchen vor der Geschlechtsreife der eine Hoden unter die Haut, der andere in den Bauch transplantiert, so vermag der erstere noch nach vielen Monaten Sperma zu liefern (Moore 1925). Die De-

plantationen der Testikel an die geöffnete Bauchwand kann mittels zweizeitlicher Operation fast stets in bezug auf die Anheilung mit Erfolg, aber eben wegen dieser Nachahmung eines „Kryptorchismus“ nie unter Erhaltung der Spermiogenese durchgeführt werden. Es werden zunächst die Hoden unter Verlagerung an eine vorbereitete flächenhafte Wunde der Bauchdecke angenäht und erst nach ihrem Anwachsen durch eine zweite Eröffnung der Bauchhöhle von den Samenleitern abgeschnitten. Trotz Zugrundegehendes der Spermien erreicht diese Auto-deplantation der Hoden den Zweck, die Kastrationsfolgen hintanzuhalten, weil eben nur die Zwischenzellen für die Entwicklung und Erhaltung der Geschlechtsmerkmale notwendig sein dürften (Steinach 1910, III) (Abb. 134). Auch der durch eine solche Operation seines Samengehaltes beraubte Hoden vermag, in einen jungen Kastraten der Ratte eingenäht, die Kastrationsfolgen zu hemmen (K. Stigler 1924) (Abb. 135). Bei Entfernung eines letzten Restes eines zurückgebliebenen Testikels treten die Kastrationsfolgen auf (Meerschweinchen —

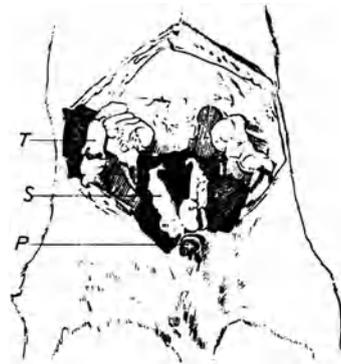


Abb. 134. *Epimys (= Mus) decumannus* (Steinach 1910, III). ♂ Kastriert. Dauertransplantation des Hodens (T), autoplastisch mit 3 Wochen transplantiert. Volle Ausbildung des Penis (P) und der Samenblasen (S), ein Jahr nach der Operation. Nach einer von Steinach zur Verfügung gestellten Originalphotographie.

Lipschütz 1924, S. 333). Die Möglichkeit, durch Transplantation von männlichen Keimdrüsen die nachteiligen Folgen einer durch Unfall, Krankheit, Alter oder ursprünglich abnormale Anlage in der innersekretorischen Tätigkeit behinderten Drüse zu beseitigen, ist bereits mehrfach in die Heilkunst bei Tier und Mensch angewendet worden. Die Verhältnisse liegen insofern für die medizinische Verwendung günstig, als es nicht auf eine Funktion der Samenleiter ankommt und auch Testikel fremder Arten denselben innersekretorischen Einfluß ausüben wie jene derselben Spezies. Ein funktioneller Anschluß des replantierten Hodens mittels Gefäßnaht, aber ohne

Berücksichtigung der Nerven, scheint bloß einmal beim Menschen versucht worden zu sein. Nach vorübergehender Abnahme der Größe des eingesetzten, einem eben verstorbenen Manne entnommenen Testikels, soll eine Vergrößerung eingetreten sein (Hammond und Sutton 1912). Leider ist der Fall nicht weiter verfolgt worden, so daß eine eventuelle Aufnahme des Spermaflusses unbekannt geblieben ist. In allen anderen Fällen handelt es sich nur um die unorientierte Einheilung von re- oder deplantierten Hodenstücken, die sich meist nur begrenzte Zeit erhalten, aber währenddessen günstigen Einfluß auf das Allgemeinbefinden auszuüben vermögen (vgl. reiche Literatur



Abb. 135. *Epimys* (= *Mus decumanns*) (K. Stigler 1924), Wanderratte.
 (S. 508, Fig. 1.) Männliche Geschlechtssphäre nach Einsetzung eines in anderer Ratte
 10¹/₂ Monate transplantiert
 gewesen Hodens.
 (S. 508, Fig. 2.) Dieselbe Sphäre bei einem 10¹/₂ Monate
 kastriert gewesenem
 Männchen.
 (S. 509, Fig. 3.) Dieselbe Sphäre bei einem den beiden
 anderen gleichalterigen,
 normalen Männchen.

Thorek 1924, Kap. XII). Wenn die Pubertätsdrüse nicht nur dazu dient, die Geschlechtsmerkmale des Männchens zu entwickeln, sondern auch die Vollkraft des Tieres oder Menschen zu erhalten (Steinach 1920, S. 23), so sollte auch eine Ersetzung frühzeitig erkrankter oder alternder Testikel durch jugendliche oder durch Regeneration aus eigenem Zwischengewebe zur Bekämpfung der Altersbeschwerden verwendet werden. Dies wird jetzt vielfach nach den an Ratten (Steinach 1911 bis 1920), Widdern und Ziegenböcken (Voronoff und Retterer 1922) gelungenen „Verjüngungsversuchen“ auch beim Menschen angewendet. Dabei konnte nicht bloß Testikel vom Menschen, sondern auch solche von unseren Haussäugetieren (Voronoff 1923) und mit besonders günstigem Erfolg von Affen (Voronoff 1924; Thorek 1924) Verwendung finden. Die Verjüngung durch

Unterbindung der Vasa efferentia oder besser des Nebenhodens (Steinach), welche zu einer Hypertrophie des Zwischengewebes führt, ist bei einer ganzen Reihe von Säugern, fast allen Haus-säugetieren und dem Menschen in vielen Fällen erreicht worden; sie fällt aber außerhalb des Rahmens vorliegender Zusammenstellung, da es sich dabei nicht um Transplantation handelt, und bleibt daher außer Betracht (Literatur vgl. Lipschütz 1924, Kap. XII). Werden an Stelle von Testikeln Ovarien in erwachsene Säugermännchen, Meerschweinchen oder Kaninchen, eingenäht, so erhalten sich dieselben sogar unter weiterer Eireifung. Ein

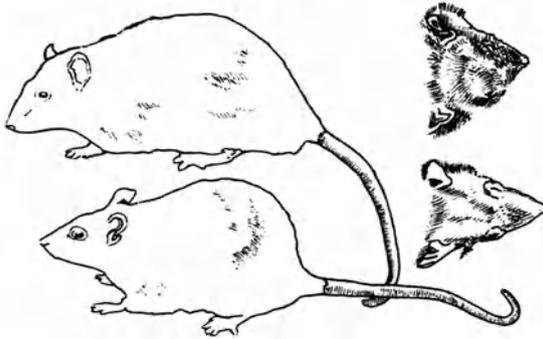


Abb. 136. *Epimys decumanns* (Steinach 1912, Tab. VIII), Feminierung.
 (Fig. 2.) Ratten von der Seite gesehen. (Fig. 3.) Köpfe von oben gesehen.
 Oben: Normales Männchen. Unten: Heterologisiertes Männchen.

Unterschied zwischen anderen Zellen und Eizellen zeigt sich weder in bezug auf ihrer Erhaltungsdauer im Körper entgegengesetzten Geschlechtes, noch bei fremder Spezies (Schultz 1910, S. 89). Die Umtauschung der Hoden gegen Ovarien bei ganz jungen Säugern, Ratten oder Meerschweinchen, hat aber tiefgreifende Störungen der Entwicklung des Männchens zur Folge. Zunächst bleiben alle primären und sekundären Geschlechtscharaktere auf der Kastratenstufe stehen, um bei zunehmendem Alter geradezu in weibliche umzuschlagen. Die Samenblasen, Samenleiter, Prostata und Penis, erleiden eine derartige Reduktion, daß sie kaum mehr als männliche Organe erkennbar sind. Das allgemeine Aussehen, Größe, Stirnbreite, Knochenbau, Haarglätte haben den weiblichen Typus erreicht (Steinach 1911, 1912, 1913) (Abb. 136). Außerdem hypertrophieren beim männ-

lichen, „heterologisierten“ Meerschweinchen die Brustdrüsen (Abb. 137). Ja, sie sondern sogar Milch ab und diese heterologisierten Männchen haben zugleich die weibliche Gemütsart angenommen, lassen manchesmal die Jungen säugen, und verhalten sich anderen Männchen gegenüber wie Weibchen. Mittransplantierte Uterustuben wachsen weiter. Bei den feminierten Männchen können die sekundären Geschlechtsmerkmale sogar

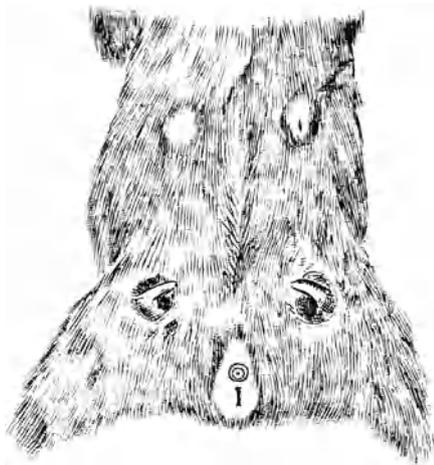


Abb. 137.

Cavia cobaja (Steinach 1912, Taf. III, Fig. 2). Feminiertes Meerschweinchenmännchen mit den durch die Haut der Brust durchschimmernden Ovarialtransplantaten, den milchabsondernden Zitzen der Inguinalgegend und den reduzierten äußeren Genitalien ohne vortretenden Penis.

stärker hervortreten als bei den normalen Weibchen: „Hyperfeminierung“ (Steinach 1911, 1912, 1913; Athias 1915, 1916, S. 553, 557; 1924, C. Moore 1921, IV; Lipschütz 1925, S. 141; Lipschütz und Tütso 1925, S. 143). In die Niere kastrierter männlicher Meerschweinchen eingesetzte Ovarien des Kaninchens, haben aber keine Feminisierung hervorgebracht (Lipschütz 1924, S. 870), aber wohl nur deshalb, weil sie nicht anwachsen.

Wenn sowohl Testikel als auch Ovarien in frühzeitig kastrierte männliche

Meerschweinchen eingebracht werden, so entstehen künstliche Zwitter oder Hermaphroditen, welche Penis und akzessorische Geschlechtsdrüsen mit Hyperplasie der Milchdrüsen vereinigen können (Steinach 1916, 1920; Sand 1918, 1921, 1922, S. 472; 1923) (Abb. 138). Es läßt sich auch ein Ovarium auf eine einseitig kastrierte Ratte transplantieren, ohne daß es zugrunde ginge; es übt aber auch keinen Einfluß auf die „Männlichkeit“ aus (C. Moore 1920, 1921, III). Wird jedoch die Testikelmenge weiter reduziert, so tritt die Feminierung ein (Lipschütz und Krause 1923, S. 220, 1135; Krause 1923). In

einen Testikel kann Ovarium eingepflanzt werden und der psychische Charakter des Trägers abwechselnd sich als Männchen oder Weibchen zeigen (Sand 1919). Auch zwei Ovarien können in eine Ratte mit zwei Testikeln eingeholt werden (Fisher 1923). Es besteht also kein deletärer Einfluß der einen Keimdrüse auf jene entgegengesetzten Geschlechts, wohl aber kämpfen sie um die Vorherrschaft in der Beeinflussung der Geschlechtsmerkmale, wobei Altersvorsprung und Masse den Ausschlag geben (Cavia-Ovar in Niere — Lipschütz, Krause und Voss 1924; Lipschütz und Voss 1924, S. 868; Lipschütz 1924, S. 393, 865; Lipschütz, Lange und Svikul 1925). Es ist noch unklar, warum sich in verschiedenen Merkmalen bald der eine, bald der andere Geschlechtscharakter eher geltend macht, ebenso, ob der Standort der Keimdrüse auf einer der beiden Körperhälften für die Ausbildung dieser verantwortlich gemacht werden könnte. Die Kastration der weiblichen Säuger ergibt in junglichem Alter durchgeführt, ähnlichen Habitus wie ihn die männlichen Kastraten

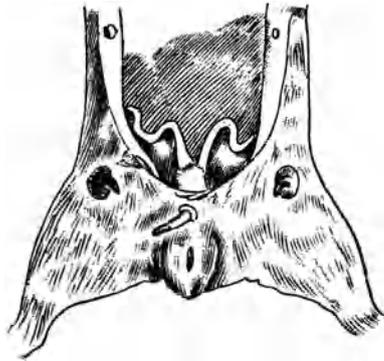


Abb. 138.

Cavia cobaja (Sand 1923, S. 292, Fig. 16).
Aus kastriertem Männchen des Meerschweinchens
experimentell durch rechtsseitige Ovarial-, links-
seitige Testikeleinsetzung erzeugter Herma-
phrodit oder Zwitter.

aufweisen. Innerlich zeigt sich Reduktion des Uterus. Menstruation und Sexualzyklus erlöschen. Werden nun Ovarien bei kastrierten Meerkatzen oder Pavianweibchen eingeholt, so tritt wieder der periodische Blutfluß ein (Halban 1901). Meerschweinchenuvar in kastrierte Weibchen derselben Spezies (Halban 1899) oder auf Kaninchenkastrate transplantiert, hebt die Atrophie der Uterus und der Tube auf (Carmichael und Marshall 1907). Die subkutane Einsetzung von Ovarien in kastrierte Weibchen des Meerschweinchens hatte denselben Effekt (Athias 1919). Bei Replantation von Ovarien in kastrierte Weibchen, tritt aber „Hyper“-Feminierung nicht stets ein (Lipschütz und Tütso 1925, jedoch Pettinari 1925). Bei

Einsetzung von Meerschweinchen- oder Kaninchenovarien in weibliche Hasen, nahmen diese, im Gegensatz zu kastriert gelassenen, die Rammler an (Bucura 1907, 1913).

Beim Kaninchen enthält der Zentralteil des Ovars keine Eifollikel; er hält die Uterusdegeneration auf (Bell 1920), wieder ein Beweis für die Wirksamkeit des nichtkeimführenden Anteils der Geschlechtsdrüse. Die umfangreiche Literatur über Ovarial-

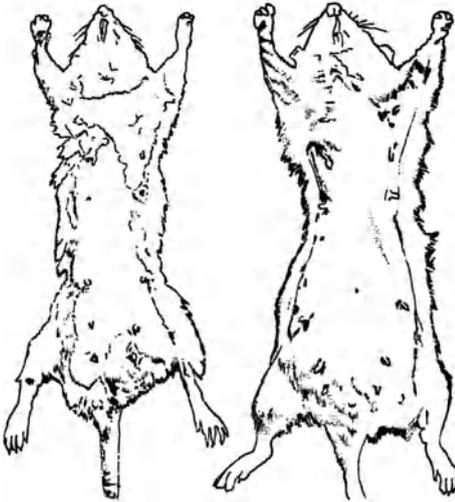


Abb. 139. *Epimys decumanns* (Steinach 1920, Tab. V). Wanderratten von unten gesehen.

(Fig. 1.) Seniles Weibchen vor der Einsetzung jugendlicher Ovarien. (Fig. 2.) Seniles Weibchen nach der Einsetzung jugendlicher Ovarien.

verpflanzung bezieht sich nur in den wenigsten Fällen auf mehr als anatomische Befunde ohne funktionelle Bedeutung, und mag daher zunächst bloß summarisch angeführt werden (Knauer 1896, 1899, 1900; Schultz 1902, 1910, 1912, 1913; Marshall 1910, 1922; Athias 1920, 1922; Martin 1922; Lipschütz 1924), da das wirkliche Funktionieren des eingesetzten Ovars erst dem folgenden Kapitel zu behandeln vorbehalten bleibt. Doch

sei gleich das Funktionieren der auf das Ohr des Meerschweinchens transplantierten Brustdrüse erwähnt, wenn die am normalen Orte befindlichen infolge des Geburtsaktes ebenfalls Milch gaben (Ribbert 1898, auch in Pfister 1901, S. 441). Andererseits soll durch Einbringung des Ovars trächtiger Kaninchen in nicht trächtige der Sexualzyklus derselben auf $1\frac{1}{2}$ bis 3 Monate unterbrochen werden, „hormonale Sterilisierung“ durch den Reizstoff, das „Hormon“, des trächtigen Ovars (L. Haberlandt 1921, 1922). Durch Einsetzung junger Ovarien können alte Rattenweibchen ver-

jüngt werden, so daß sie nach langer Pause wieder werfen und säugen (Steinach 1920) (Abb. 139).

Wie die Männchen feminiert, können die Weibchen durch Umtausch ihrer eigenen Keimdrüsen gegen jene eines Männchens maskuliert werden [Abb. 140]¹⁾. Es treten an den jung „heterologisierten“ Ratten und Meerschweinchenweibchen zunächst die Degenerationen des Uterus und seiner

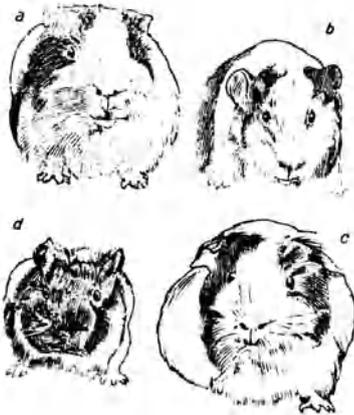


Abb. 140. *Cavia cobaja* (Steinach 1913).
a Normales Männchen des Meerschweinchens,
b Normales Weibchen desselben Wurfs.
c Maskuliertes Weibchen (Wurf wie *a* und *b*).
d Feminiertes Männchen ähnlichen Wurfs.
 Nach den von Steinach zur Verfügung
 gestellten Originalphotographien.



Abb. 141. *Cavia cobaja*
 (Lipschütz 1918, Taf. IV),
 äußere Genitale von unten.
 (Fig. 1.) Normales Weibchen.
 (Fig. 3.) Maskuliertes Weibchen.

Anhänge auf, dann folgt aber eine Ausbildung der äußeren Genitalien in der Richtung auf das Männchen. Äußerer Habitus, Größe, Haarkleid, Psyche nehmen ebenso an der Umprägung teil (Steinach 1913). Besonders beim Meerschweinchen ist die Umwandlung des weiblichen Kitzlers, der „Klitoris“, in einen männlichen Penis weitgehend, denn es werden sogar die für das Männchen dieser Art charakteristischen zwei Kopulationsstacheln vorgefunden (Lipschütz 1918, S. 201) (Abb. 141), aber auch bei der Ratte deutlich (Sand 1918, S. 2).

¹⁾ Weitere Abbildungen zur Heterologisierung sind in *Przibram*, *Exper. Zoologie* 1914, Bd. V, Taf. X zu finden.

In „Parabiose“-Versuchen, welche freilich nicht an ganz jungen Ratten ausgeführt worden sein mögen, konnte bei der Vereinigung von Exemplaren verschiedenen Geschlechts kein äußerlicher Einfluß beobachtet werden (Morpurgo 1909), obgleich parabiotisch vereinigte Kaninchen einen derart voneinander abhängigen Stoffwechsel haben, daß leicht nachweisbare Stoffe bei Injektion in einen Partner nach wenigen Stunden im Harne des anderen wiedergefunden werden können (Sauerbruch und Heyde 1908, 1909, 1910), und in neuester Zeit sogar die nervöse Kreuzverbindung zwischen dem Körper des einen und einem Beine des anderen Partners bei einem solchen Rattenpaar beobachtet worden ist (Morpurgo 1923).

Einige Monate nach vollzogenen Parabiose-Versuchen lassen sich histologische Unterschiede in den Keimdrüsen bei gewissen Kombinationen der Ratten (Matsuyama 1921; Goto 1922) nachweisen: unbeeinflußt bleibt der Testikel eines normalen Männchens, wenn der zweite Partner ein ebensolches Männchen oder auch ein kastriertes Männchen ist. Wird jedoch das normale Männchen mit einem Weibchen oder auch einem weiblichen Kastraten vereinigt, so nimmt der Hoden (jedoch nicht vor 6 Monaten? — Yatsu 1921) jene Struktur an, welche wir von Transplantation, Vasoligatur oder Kryptorchismus her kennen. Da beim kastrierten Weibchen das Ovar fehlt, so kann es nicht einen deletären, innersekretorischen Einfluß auf den Testikel ausgeübt haben, ein solcher ist ja auch mit den Erfahrungen künstlichen wie natürlichen Hermaphroditismus unvereinbar. Hingegen würde eine erhöhte Innentemperatur wie im Falle des Kryptorchismus, übrigens wohl auch bei der durch Vasoligatur hervorgerufenen Hyperämie, eine plausible Erklärung liefern können. In der Tat spricht die überwiegende Zahl aller über Geschlechtstemperaturen der Warmblüter angestellten Versuche für die höhere Temperatur des Weibchens, die durch Kastration desselben nicht bis zum Niveau des Männchens herabgedrückt wird. Die Körpertemperatur kastrierter Männchen ist nicht höher als jene normaler, könnte also keinen deletären Einfluß auf den Partner ausüben. Bei maskulierten Weibchen steht die Körpertemperatur zwischen Männchen und kastriertem Weibchen, beim feminierten Männchen zwischen kastriertem und normalem Weibchen (Meerschweinchen — Steinach-Lipschütz; vgl.

Temperatur und Temperatoren 1923, S. 45 und 117; ferner Przi Bram 1925 mit Er widerung auf den Zweifel Lipschütz'). Vereinigung eines normalen Weibchens mit einem kastrierten Weibchen oder Männchen hatte ebenso wie bei Vereinigung mit einem normalen Männchen Degeneration der Ovarien zur Folge, die also auf eine zu niedrige Temperatur des umspülenden Blutes zurückgeführt werden könnte. Es müßten also meines Erachtens Körpertemperaturmessungen den Erweis erlauben, ob wir in der Blutwärme den beeinflussenden Faktor in den Parabioseversuchen erblicken dürfen. Daß infiziertes Blut kastrierter Männchen wie Weibchen dieselbe destruktive Wirkung auf das Ovar weiblicher Tiere ausübte wie Parabiose, spricht nicht gegen Temperaturbeeinflussung, denn wir kennen noch nicht den Sitz der Temperaturdifferenz, die humoral beeinflusbar sein mag. Da es möglich ist an Säugetierembryonen intrauterin zu operieren (Ratte — Kreidl s. Przi bram und Kurz 1910; Nicholas 1925) und parabiotische Vereinigungen dabei durchzuführen (Bors 1925), so könnte die Frage der Geschlechtsbeeinflussung auch an diesen früheren Stadien geprüft werden. Für positive Ergebnisse spricht die gutbekannte Erscheinung der sterilen Zwillingsschwestern bei verschieden-geschlechtlichen Zwillingsgeburten des Rindes.

Vierundzwanzigstes Kapitel.

Aufzucht aus eingesetzten Eiern.

Wir haben bisher die Überpflanzung von Keimdrüsen hauptsächlich vom Standpunkt ihres Einflusses auf die primären und sekundären Geschlechtscharaktere des Empfängers betrachtet. Nur gelegentlich mancher Ovarialtransplantationen war die Frage gestreift worden, welchen Einfluß die Tragamme auf die ihr mit dem fremden Ovar anvertrauten Eier der fremden Varietät oder Spezies auszuüben vermöchte. Dieses Problem erfordert nun eine besondere Darlegung unter kritischer Ausschaltung aller jener erwähnten Versuche, in welchen die Regeneration aus altem Keimgewebe nicht ausgeschlossen war. Zunächst sei darauf hingewiesen, daß der viel leichter aus-

zuführende Versuch, die Spermatozoen den Einwirkungen eines fremden Vaters auszusetzen, bisher niemals ausgeführt worden ist, wohl deshalb, weil man an der Erreichung funktioneller Hodentransplantation bei der Schwierigkeit des Samenleiterschlusses zweifelte und von dem viel längeren Aufenthalt des Eies oder Embryos in der Nährmutter eine viel intensivere Beeinflussung erwartete, als bei dem Spermatozoon, das schon bei der Begattung den väterlichen Körper verläßt. Diese beiden Bedenken erscheinen mir unbegründet. Solange noch lebende Spermatozoen sich in den eingeheilten Testikeln vorfinden, wird die Methode der Entnahme von Samen und künstlichen Injektion, die schon mit großem Erfolg bei Säugetieren (Heape 1897, 1898; Iwanoff 1903, 1905, 1923, 1924) angewendet wird, zu einer Besamung verwendet werden können. Andererseits ist, wenn überhaupt eine Beeinflussung der Geschlechtsprodukte durch fremde Art geschehen kann, doch gewiß jene Periode der Entwicklung als die empfindlichste anzunehmen, zu der sich die neuen Keimzellen, hier die Spermatozoen, in Ausbildung befinden, nicht aber die späteren Embryonalstadien, bei denen immer mehr schon alle Artcharaktere in der vorgezeichneten Bahn festgelegt sein dürften. Übrigens ließe sich sogar die absolute Länge des Aufenthalts im fremden Männchen über jene Dauer hinaus verlängern, die bisher an unseren kleinen Hausvögeln und Säugern zur Beeinflussung des Ovars bei ihrer kurzen Tragdauer zur Verfügung stand, wenn die Testikel recht lange an geeignetem, nicht Absterben der Spermatozoon bewirkenden Orte belassen würden. Auch eine andere Schwierigkeit ließe sich bei der vorgeschlagenen Einbringung des Hodens in fremde Rasse oder Art umgehen, welche uns immer wieder bei den Transplantationsversuchen begegnet, die allein mittels Ovarialverpflanzung einem Einfluß der fremden Nährmutter nachspüren, nämlich die passende Auswahl von Männchen, welche nicht der „beeinflußten“ Eigenschaft des Eies entgegenwirken. Man könnte nämlich sowohl die Testikel als auch die Ovarien in eine fremde Art oder Rasse einbringen, so daß eine gleichsinnige Einwirkung auf beide Keimprodukte statthätte, dann die künstliche Besamung mit Hilfe des fremdgetragenen Samens an dem fremdgetragenen Ovar durchführen und so ein Maximum an „Beeinflussungsmöglichkeit“ herstellen. Der Möglichkeit einer solchen Be-

einflussung, welche einer Umwandlung von Rassen- oder Artcharakteren auf dem Wege der Anähnlichung durch den Pfropfstamm gleichkäme, stehen von vornherein schwere Bedenken gegenüber. Wir haben bei allen verschiedenen Transplantationen nur ganz wenige kennengelernt, in welchen sich eine Veränderung des Rassen- oder Artmerkmals geltend gemacht hätte, und diese Beispiele lassen sich durchweg auf das Eindringen von Ferment durch Diffusion, so bei den Schmetterlingspuppen (Kap. VII), zurückführen.

Gegen eine Veränderung der Keimprodukte durch fremden Artcharakter spricht auch das immer wieder reine Ausspalten der vereinigt gewesenen Hydren (Kap. III) und das unbehinderte Nebeneinander-Vorkommen von Kindern verschiedener Rasse in einem entweder selbst gemischtrassigen oder mit einem gemischtrassigen Männchen gedeckten Weibchen. Umgekehrt lassen sich Bastarde mit gemischten Charakteren ziehen, wenn

ein fremdeingesetztes Ovar von der Empfängerart begattet wird, obschon hier doch die günstigsten Bedingungen für die Umwandlung der Eier im Sinne des Empfängers gegeben sein sollten. Versuche mit Regenwürmern verschiedener Spezies sind so ausgeführt worden, daß auch Exstirpation der im 13. Körpersegment gelegenen Ovarien rechteckige, das Ovar einer anderen Art umfassende Körperwandstücke entweder an eine gleichgroße oder noch besser eine etwas kleinere ebenso geformte Wunde eingenäht wurden (Harms 1912, S. 98). Die Ovarien heilten am fremden Orte (Abb. 142), die Begattung erfolgte durch das Sperma der Empfängerart. Es wurden zwischen *Helodrilus caliginosus* und *Lumbricus terrestris* Bastarde mit deutlichen

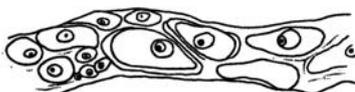


Abb. 142. Ovarialtransplantation bei Regenwürmern (Harms 1912, Taf. VII, Fig. 4). Histologischer Schnitt durch ein vor 8 Wochen von *Lumbricus terrestris* auf *Helodrilus caliginosus* transplantiertes Ovar mit Eizellen.



Abb. 143. Regenwurmbastardierung aus transplantiertem Ovar (Harms 1912, Taf. VIII).

(Fig. 9.) Kopf des als Vater fungierenden <i>H. caliginosus</i> .	(Fig. 10.) Kopf des als Mutter fungierenden <i>L. terrestris</i> .	(Fig. 15.) Ba- stard <i>L. terr.</i> $\varnothing \times$ <i>H. cal.</i> σ aus transpl. <i>L.</i> <i>terr.</i> Ovar.
--	---	---

Bastardcharakteren erhalten, die bis zu einer Länge von 4 bis 6 cm aufgezogen worden sind (Harms 1912, S. 117) (Abb. 143). Wenn bei den im Körper von Triton alpestris sich entwickelnden Cristatus-Eiern, wie wir hörten (Abschnitt IV, b 2), bei unveränderter Färbung die Größe reduziert war, so braucht dies nicht als eine Annahme des Größenmerkmals vom Alpenmolch her betrachtet, sondern kann auf die geänderten Raum- und Ernährungsverhältnisse in dem viel kleineren Bauche des Alpestris bezogen werden. Leider gelang die Aufzucht der abgelegten Eier nicht, so daß über die Merkmale der von der fremden Tritonart ernährten Embryonen nichts ausgesagt werden kann. Wir werden aber im folgenden Kapitel sehen, daß eine Transplantation von Eiteilen verschiedener Arten auf noch so frühen Stadien durchgeführt, niemals eine Beeinflussung der Artcharaktere des einen Partners durch den anderen ergibt, und dasselbe haben wir schon früher betreffs späterer embryonaler und postembryonaler Vereinigungen somatischer Teile beschrieben. Mit wenigen Worten sei einer Reihe von Arbeiten Erwähnung getan, welche es sich zur Aufgabe gesetzt haben, durch Einbringung bereits abgelegter, besamter Eier in die Leibeshöhle von Amphibien zu prüfen, ob es dabei für die Entwicklung einen Unterschied macht, wenn an Stelle ein und derselben Art eine artliche Verschiedenheit zwischen Nährmutter und Pflegei tritt. Im Ovidukt der Kröte entwickelten sich Eier derselben Spezies ruhig weiter (Weber 1921, S. 415), in der Bauchhöhle des Tritons erlitten Eier von Triton alpestris (Weber 1921, S. 1249) oder T. cristatus Schädigung, die aber abnahm, je länger die erwachsenen Molche sich in der Gefangenschaft befunden hatten (Weber 1922, S. 333). Rückbildung der Embryonen von ein- bis tägigen Eiern, welche Erwachsenen der gleichen Spezies, Rana temporaria, Pelobates fuscus, Trutta fario, eingepflanzt worden waren, fand unter Absterben einer Anzahl schon nach 3 Wochen statt. In 6 Monaten waren alle, ohne sich entwickelt zu haben, abgestorben (Belogolowy 1918, Bierich 1922). Bei Heteroplastik war gesteigerte Mortalität (Tritoneier in Salamander — Weber 1921, S. 1687) vorhanden, bei Verwendung von T. cristatus-Eiern in Froschlurchen oder Bombinator igneus-Eiern in T. cristatus oder Spelerpes fuscus, kamen mißbildete Larven vor (Weber 1921, S. 912). Man kann allen diesen Versuchen keine größere Be-

deutung beimessen, da es sich offenbar um nichts anderes, als eine mehr oder minder große Schädigung durch ein mehr oder minder unangemessenes Milieu handelt (Mayerówna 1923). Nach diesem Exkurs zu den niederen Tieren kehren wir nun wieder zu unserem Thema der Beeinflussung der Jungen im Körper der Warmblüter zurück und erinnern uns an die Versuche, an Hühnern einen Einfluß der Tragamme festzustellen, die wir aber wegen der Möglichkeit einer Ovarialregeneration aus zurückgebliebenen Resten ebensowenig wie jene an Salamandern aus dem gleichen Grunde als über jeden Zweifel erhaben anzusehen vermögen. Auch bei den Säugetieren liegen nun Versuche vor, welche sich auf die Geburt von Nachkommen einer fremden Mutter aus transplantiertem Ovar beziehen. Leider ist in den meisten Fällen der Beweis nicht erbracht, daß die Nachkommenschaft dem Transplantat wirklich entsprungen war. Sowohl beim Tierversuch an Kaninchen, die nach Einsetzung von Ovarien geworfen haben (Knauer 1896, 1899), als auch bei klinischen Fällen nach Ovariotomie beim menschlichen Weibe (Grigorieff 1897; Rubinstein 1899), ist nicht erwiesen, daß die eingetretene Geburt dem eingesetzten Ovar wirklich entstammte, oder ob nicht vielleicht zurückgebliebene Ovarialreste noch eigene Eier zu liefern imstande gewesen sind. Daß vor der Einpflanzung bei den behandelten Frauen keine Menstruation vorhanden gewesen ist, nachher aber auftrat, hat keine ausschlaggebende Bedeutung für die Beurteilung dieser Fälle, weil wir jetzt wissen (vgl. unsere Fig. 139), daß Einsetzung eines jungen Ovars in ein Weibchen, z. B. der Ratte, das infolge Alter steril geworden war, das verbliebene Ovar zu erneuter Tätigkeit anzuspornen und jedenfalls die vollen Geschlechtsmerkmale zu erhalten vermag. Zur Verpflanzung wurden Ovarien von viermonatigen Weibchen benutzt, welche im Anfang der ersten Schwangerschaft standen; diese schön entwickelten, mit großen „Corpora lutea“ besetzten Organe wurden subkutan auf die aufgefrischte Bauchmuskulatur, oder intraperitoneal an die Bauchdecke angenäht. Rattenweibchen, die viele Monate nicht mehr gezüchtet hatten, ließen sich nach dieser Verpflanzung bespringen und warfen nach normaler Schwangerschaftsdauer mehrere Junge. Es ist also hier sicher der Antrieb zur erneuten Geschlechtstätigkeit vom Transplantat gegeben, aber die Geburt aus Eiern des eigenen Ovars vollzogen

worden (Steinach 1920, Kap. VIII). Ebenso wie durch den Nachweis der Ovarienregeneration bei Hühnern (Davenport 1911) die Versuche über den Einfluß der Nährmutter in ihrer Beweiskraft vermindert worden sind, kann auch bei den Säugern jenen Versuchen keine sichere Entscheidung übertragen werden, welche noch die Möglichkeit der Beteiligung von Ovarresten oder Regeneraten an der Beistellung von Eiern offen lassen. Nach neuesten Versuchen regenerieren bei der Maus die Ovarien auch nach Entfernung der Ovarien samt Kapsel, also einschließlich aller sichtbaren Eilager (Davenport 1925). Die Ergebnisse von Ovarpfropfung haben einen Experimentator (Magnus 1907) zur Annahme eines Einflusses der Wirtin bei Kaninchen verschiedener Rasse veranlaßt, andere (Castle und Philipps 1909, 1911) zur Ablehnung desselben bei Meerschweinchen bewogen. In letzterem Falle wurden albinotische Exemplare verwendet, denen Ovarien dunkler Rasse eingesetzt worden waren. Die Operation war in der gewöhnlichen Weise durch Annähen des Ovariums an die früher vom eigenen eingenommene Stelle ausgeführt worden. Nach Besprung durch albinotisches Männchen wurden auch dunkle Junge geboren, wie sie dieselbe Kreuzung bei Verwendung des dunklen Weibchens mit eigenem Ovar ergeben hätte. Da nun zwei albinotische Meerschweinchen untereinander bloß wieder Albinos brachten, so scheint keine Beeinflussung stattgefunden zu haben. Nun ist aber eingewendet worden, daß die Albinos bei Meerschweinchen selten wirklich rein sind, sondern meist an Schnauze und Ohren etwas dunkles Pigment führen, und in solchen Fällen doch dunkle Junge nicht ausgeschlossen seien (Schultz 1913, S. 294). Bei der Sektion sind in manchen Fällen regenerierte Ovarien gefunden worden, die freilich nicht Eier geliefert haben, sondern ganz eingekapselt gewesen sein sollen. Endlich ist es nicht ausgeschlossen, daß ein dunkler Meerschweinchenbock mit im Spiele war, denn die Paare waren im selben Raume, nur durch Abteilungen getrennt, aufgestellt. Aus allen diesen Gründen mußte nach einer Methode gesucht werden, die alle Irrtümer beseitigen würde. Es soll selbst bei Hinzukommen eines unerwünschten Bockes sichergestellt sein, daß die Jungen bestimmt aus dem transplantierten Ovar stammen. Das kann nur dadurch geschehen, daß nach Kastration jede Kommunikation zwischen der eventuell zur Keimdrüsen-

regeneration befähigten alten Anheftungsstelle des Ovars und dem Uterus, welcher den Eiern zur Einnistung dient, aufgehoben wird. Es ist deshalb vorgeschlagen worden (Schultz 1913, S. 298), die zur transplantierenden Ovarien nicht wieder an die Bauchhöhle, sondern in das Uterushorn einzufügen. In der Tat gelang es auf diese Weise einwandfreie Nachkommenschaft aus transplantierten

Ovarien bei der Ratte zu erlangen (Wiesner 1923, S. 140) (Abb. 144, 145). Die Ratte bietet ungewöhnlich gute Bedingungen für diesen Versuch. Das Ovar ist allseitig von einer Kapsel umgeben, die nur von der Mündung des Eileiters durchbrochen ist. Normalerweise fallen also die reifenden Eier nicht, wie bei den meisten Säugern frei in eine Höhle und werden erst vom Wimpertichter der Tube aufgenommen, sondern gleiten in geschlossenem Rohre

in den Uterus. Nach Zerreißen der Ovarialkapsel wird diese nicht regeneriert, die Eier fallen in die Bauchhöhle und dürften selten, wenn je in den Uterus gelangen können. Um dies ganz unmöglich zu machen, wird bei Rattenweibchen knapp nach der Geburt, wo der Uterus geweitet ist, oder bei künstlich entleertem Uterus an hochträchtigen Ratten, Ovar und Tube entfernt, durch einen kleinen Einschnitt in die obere Uterus-

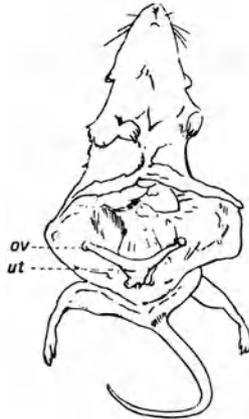


Abb. 144.

Ovarialtransplantation bei der Wanderratte (P. Wiesner 1923, Taf. I, Fig. 5). Ein von der Bauchseite geöffnetes Weibchen mit den in das Tubalende des Uterus (*ut*) eingesetzten Ovarien (*ov*) einer anderen Farbrasse.

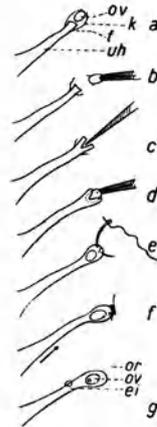


Abb. 145.

Schematische Darstellung der Ovarialtransplantation (zu P. Wiesner 1923) an der Wanderratte. Nur das eine Uterushorn (*uh*) gezeichnet.

- a* = Das Ovar (*ov*) normal durch eine Kapsel mit dem Tubalende des Uterus verbunden.
- b* = Entfernung des Ovars.
- c* = Einriß der Tube.
- d* = Ovarreplantation.
- e* = Vernähen des Tubalendes.
- f* = Resultat.
- g* = Ovation.
- (*or* eventuelle Ovarreste oder Regenerate).

wand das fremde Ovar eingefügt und sogleich durch eine Quetschpinzette die Öffnung verschlossen. Sonst drängt nämlich die bei leerem oder entleertem Uterus nach oben gerichtete Peristaltik des Uterus das Ovar wieder heraus. Dann wird das Uterusende, ohne daß dabei das Ovar miteingeklemmt würde, abgebunden und verwächst völlig. Damit ist nun eine „autophore“ Transplantation erreicht, denn die Peristaltik hält das Ovar so lange gegen das verschlossene Uterusende gedrückt, bis es gut anwächst,

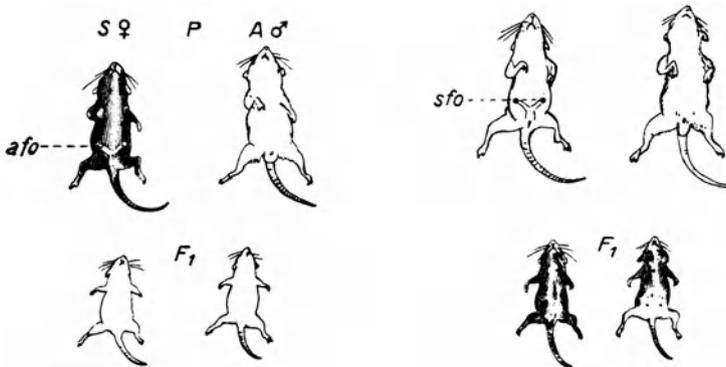


Abb. 146. Schematische Darstellung der Vererbung nach Ovarialtransplantation bei der Wanderratte (zu P. Wiesner 1923).

a) Schwarze Ratte (S) mit Ovar einer albinotischen (afo) gibt mit albinotischem Männchen (A) besamt stets albinotische Junge (F_1).

b) Weiße Ratte (A) mit Ovar einer gefärbten (sfo) gibt mit albinotischem Männchen (A) besamt auch farbige Nachkommen (F_1), wie sie der Kreuzung desselben Männchens mit der Spenderin des Ovars entsprechen.

wobei weder Ovar noch die dasselbe andrückende Uteruswand irgend durch Verletzung oder Fremdkörper behindert sind (Wiesner 1923, S. 143). Als verschiedene Rassen wurden albinotische, gescheckte und schwarze Wanderratten verwendet. Mausovarien in Ratten einzuheilen mißlang. Albinotische Ratten der verwendeten Stämme führen gar kein Pigment und ziehen stets ganz rein weiter, sind also günstig als Prüfstein einer Einwirkung der Nährmutter. Im Wurf aus dem in dunkle Ratten eingesetzten Ovarium von Albinos kamen mit albinotischem Bock nur albinotische Junge vor (Fig. 146 a). Gehörte hingegen das Ovar, welches einer albinotischen Ratte eingesetzt wurde, ursprünglich einer

dunklen an, so konnten auch mit einem albinotischen Bocke dunkle Junge gezeugt werden (Fig. 147 b), wie dies der Paarung albinotisch mit dunkel entspricht. Auch die übrigen Paarungskombinationen entsprechen den Mendelschen Vererbungsregeln, ließen also durchaus keinen Einfluß der Tragamme auf die anvertrauten Eier erkennen (Wiesner 1923, S. 147). Wenn schon bei Ovarien, deren Eier unter fremder Umgebung ausreifen, die Nachkommen keinen Einfluß der Tragamme erkennen lassen, so wird nicht zu erwarten sein, daß Eier nach der Begattung entnommen, von einem fremden Uterus aufgezogen, Merkmale der Tragamme an den Jungen nachweisen lassen würden. Solche Versuche waren schon vor den eben geschilderten Ovarialverpflanzungen an Kaninchen ausgeführt worden. Einem Angorakaninchen waren 32 bis 42 Stunden nach stattgehabtem Besprung durch einen Rammler gleicher Rasse Eier aus dem Uterus entnommen und in ein Weibchen des belgischen Kaninchens wieder eingesetzt worden. Die Jungen wurden in zwei Würfen normal ausgetragen und es waren bloß reine Angorakaninchen und reine Belgier darunter. Es wird also wohl mit Recht angenommen, daß letztere aus Eiern der vorher nicht kastrierten und behufs Verletzung in den zur Aufnahme der fremden Eier benötigten Trächtigkeitszustand vom eigenen Bocke gedeckten Tragamme herstammten, die reinen Angoras aber den ihr zur Nidifikation übergebenen Eiern dieser Rasse (Heape 1890, 1898). In diesem Beispiel war die Forderung (Schultz 1913, S. 298) nach Verwendung von Rassen, die sich in mehreren Merkmalen voneinander unterscheiden, erfüllt gewesen. Es ist aber insofern nicht ganz einwandfrei, als bei völliger Umstimmung eines „Angora“-Eies in ein „Belgier“-Ei bei Anwesenheit von letzteren das Ergebnis einer Nichtbeeinflussung bloß vorgetäuscht wäre. Alles in allem müssen wir jedoch das Ergebnis der bisher vorliegenden, allerdings nicht allzu reichlichen Ovarial- und Ei-verpflanzungen in andere Rassen dahin zusammenfassen, daß wir ebensowenig wie bei somatischen Transplantationen eine Umprägung von Rassen-, und wohl noch weniger Artmerkmalen, zu erkennen vermögen, sobald allen Einwänden Rücksicht getragen worden ist.

Fünfundzwanzigstes Kapitel.

Einzelzellen und Zellhaufen.

Die Verpflanzung von Eilagern oder einzelnen Eiern in fremde Mütter bringt uns zur Betrachtung der Transplantationsversuche, welche sich mit der Vertauschung von Teilen innerhalb einer Zelle oder der Verschmelzung zweier Zellen beschäftigt haben. Die Eizelle enthält vor ihrer Befruchtung einen einzigen deutlich abgegrenzten Bestandteil eingeschlossen, der gegen einen fremden ausgetauscht werden kann. Es ist dies der Zellkern, welcher bei der Entwicklung und Vererbung die wichtigste Rolle spielt, denn ohne ihn vermag sich die tierische Zelle nicht lebend zu erhalten und nach seiner genetischen Zusammensetzung richten sich die Merkmale, welche das entstehende Tier zu entfalten vermag. Man hat getrachtet durch Entfernung des Kernes und Einführung eines fremdartigen genauer zu bestimmen, welche Eigenschaften nur auf den Kern, welche auf das den Kern beim Ei in bedeutender Masse umgebende Zytoplasma zurückzuführen seien. Dabei bediente man sich als bequemer Methode zur Einführung eines Kernes fremder Art der Besamung entkernter Eier, „Merogonie“ (Delâge 1898), durch Sperma einer anderen Spezies. Freilich ist zu beachten, daß dem Spermakern, wenngleich in geringem Maße, doch auch Zytoplasma umgibt. Das mühsame Zerschneiden oder Durchschnüren der ungefurchten Eier hat man durch Zerschütteln und Aussuchen der zufälligerweise kernlos gewordenen Eifragmente zu ersetzen gesucht, was aber mit schweren Fehlern behaftet sich erwies, da beim Schütteln ein Übertreten von Eikernsubstanz in die anscheinend kernlosen Fragmente niemals mit Sicherheit ausgeschlossen werden kann. Die bisher namentlich an Seeigeleiern ausgeführten Versuche sind neuerdings mittels einer anderen Technik der Kernzerstörung, nämlich Mesothoriumbestrahlung, an Molch- und Kröteneiern wiederholt worden (Paula Hertwig 1923, mit früherer Literatur). Aber auch hier scheint mir der Einwand der nicht gänzlich entfernten Kernsubstanz erlaubt. Daher ist es zu begrüßen, daß die Seeigelversuche unter Zuhilfenahme der unterdessen vorgeschrittenen Mikro-dissektionstechnik, des „Mikromanipulators“, wieder einer Bearbeitung unterzogen werden (Taylor und Tennent 1924).

Vielleicht gelingt es bei geeignetem Material bedeutenderer Größe die Eikerne selbst auszutauschen und auf solche Art auch die mit dem Spermatozoon eingebrachten Fehlerquellen zu beseitigen, besonders bei Kombination mit Parthenogenese, die ja vielfach auch künstlich zu erreichen ist, so daß die Verwendung von Sperma ganz überflüssig wäre. Die Umtauschung von Kernen ist bei einer bestimmten Gruppe dauernd einzellig bleibender Lebewesen auf rein operativem Wege durchgeführt worden. Der Kern von *Thalassicola nucleata* (Abb. 147) ist in eine Zentralkapsel eingeschlossen. „Sticht man die Gallerthülle mit einer schmalen Lanzette bis auf die Zentralkapsel an und übt von der schräg gegenüberliegenden Seite mit einer Nadel einen sanften Druck auf den Körper aus, so kann man leicht die orangegelbe Zentralkapsel ohne die geringste Spur anhaftenden Protoplasmas oder Pigments zum Austritt durch den Stichkanal veranlassen“ (Verworn 1892, S. 40). Die homoioplastische Replantation isolierter Zentralkapseln

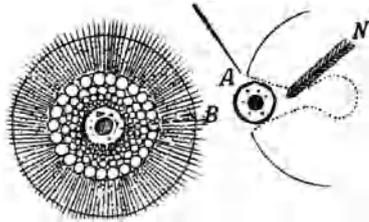


Abb. 147.

Thalassicola nucleata (Schema zu Verworn 1892, Taf. I, Fig. 1). Transplantation der Zentralkapsel. Links mit eingesetzter Zentralkapsel, rechts Vorgang der Entnahme.

A = Anstichstelle, *N* = Nadel zur Herausdrängung, *B* wiedergeschlossene Wundstelle.

mit stumpfer Nadel gelang jedesmal, die Wundheilung geht rasch vor sich, die Lebensdauer bleibt dieselbe wie bei nicht operierten Exemplaren (Verworn 1892, S. 42). Es lassen sich auch zwei Zentralkapseln in einen Leib einbringen (Verworn 1892, S. 43). Wegen der Zartheit der *Thalassicolen* sind sie nicht mit Planktonnetz, sondern in Glasgefäßen aufzufangen; wegen der Klebrigkeit alle verwendeten Instrumente mit Vaseline zu überziehen (Verworn 1892, S. 27). Bei der geringen Größe der Tierchen, 4 bis 5 mm im Durchmesser (Verworn 1892, S. 37), müssen feinste Schneidewerkzeuge verwendet werden. Transplantation entzweigesschnittener Einzelliger ohne besondere Berücksichtigung der Kernverhältnisse ist nur in wenigen Fällen und da selten mit dauerndem Erfolg zustande gebracht worden. *Pelomyxa*-artige Amöben wurden

leichter auto- als homoplastisch wieder vereinigt (Prowazek 1901, S. 93). Ausnahmsweise gelang die Vereinigung von zwei Vorder- oder Hinterkörpern in Oppositionsstellung bei dem Infusor *Glaucoma scintillans* (Prowazek 1901, S. 92) und einmal die Verschmelzung zweier angeschnittener Trompetertierchen (*Stentor* — Prowazek 1903, S. 55) in paralleler Stellung. Jugendliche, nicht aber ältere Individuen, der Radiolarie *Orbitolites* verschmelzen miteinander (Jensen 1895, weitere Literatur in Korschelt 1907, S. 265). Die Verschmelzung nahe aneinander gepreßter Exemplare ist nicht auf Einzellige beschränkt. Sie kommt auch bei Mehrzelligen vor, wenn eine Zusammendrängung vieler zu jener kritischen Zeit stattfindet, da freischwimmende Larvenstadien in festsitzende Geschlechtsformen übergehen. Ausgehend von Beobachtungen an Schwammtieren (*Porifera* — Delâge 1892) wurden Larven der Schwammarten *Microciona*, *Lissodendoryx* und *Stylotella* während dieser kritischen Periode in den bei den Hydrenversuchen geschilderten Paraffinbetten zusammengebracht und vereinigten sich bei leichtem Anpressen mit stumpfer Nadel in allen gewünschten Kombinationen zu rundlichen, strahligen, kreuzförmigen Massen (Wilson 1907, S. 255). Aber die dauernde Vereinigung gelang nur innerhalb ein und derselben Art. Wurden Larven verschiedener Arten zusammengebracht, so trat stets wieder Sonderung nach diesen ein (Wilson 1907, S. 253). Bereits entwickelte Schwammkolonien können durch Müllergaze gepreßt, in ihre einzelnen Zellen zerlegt und dann durch Aneinanderlagerung wieder zu ganzen Schwämmen vereinigt werden. Diese entstehen aber nur, wenn über 2000 Zellen zusammenkommen. Aus 40 bis 500 Zellen entwickeln sich keine Ganzbildungen mehr. Notwendig ist das Vorhandensein der am wenigsten differenzierten Schwammzellen, der „Archäocyten“, aber die stachelbildenden „Spinacocyten“ scheinen nur wieder aus ihresgleichen hervorzugehen; jede Type behält ihren Charakter bei (Galtsoff 1924). Einen eigentümlichen Fall von „periidioplastischer“ Verschmelzung, dessen Resultat vorübergehend dem beschriebenen „Regenwurmringe“ (Kap. V) glich, ist an einer nicht ganz durchgespaltenen *Hydra* beobachtet worden (King 1902). Verschmelzungen festsitzender Pflanzentiere scheinen nicht bekannt zu sein. Wie Schwämme verschmelzen auch die weit höher organisierten Manteltiere, Tuni-

katen, welche von geschwänzten Larven, Appendikularien, zur festsitzenden Form übergehen, häufig bei dichtgedrängter Ansetzung, so Arten der Gattung *Synstyela* (Giard 1872). Es ist mir nicht bekannt, ob auf Verwachsung der ebenfalls zur festsitzenden Lebensweise übergehenden Gruppen der Krebstiere, der Entenmuscheln, Cirripedia, geachtet worden ist. Hingegen können wir uns den Versuchen über Eiverschmelzung zuwenden, die nicht auf bestimmte Entwicklungsart beschränkt ist. Eiverschmelzungen kommen bei Pflanzentieren (*Mitrocoma* Annae — Metschnikoff 1886), Würmern (*Ascaris* — Sala 1895; Zur Strassen 1896, 1898; Lineus — Nusbaum und Oxner 1913; *Ophryotrocha* — Korschelt 1895; *Chaetopterus* — Loeb 1901, Lillie 1902), Weichtieren (*Philine* — De Lacaze-Duthiers 1875; *Guiart* 1901; *Tur* 1910; *Bierens de Haan* 1913, S. 474; *Nudibranchiata* — Pelseneer 1922, Literatur), Stachelhäutern (*Sphaerechinus* — Morgan 1896, auch *Echinus* — Driesch 1900, 1910, und *Parechinus*, *Paracentrotus* — *Bierens de Haan* 1913, S. 473, 420; *Arbacia* — *Janssens* 1904, *Cucumaria*, *Psolus* — *G.* und *S. Runnström*) Gliederfüßern

(*Carausius* = *Dixippus* — *Cappe de Baillon* 1925) usf. vor und wurden unter verschiedenen, die leichtere Haftung befördernden Umständen absichtlich, aber stets nur in einem sehr kleinen Prozentsatz hervorgerufen. Während beim Pferdespulwurm, *Ascaris megalocephala*, die sonst harte, celluloidartige Eischale in der Kälte weicher wird und die Verschmelzung mit einem benachbarten Ei zuläßt, ist bei den Seeigeleiern Befreiung von der Membran durch Schütteln, Lockerung des Zellverbandes mittels kalkfreiem Seewasser, das durch Zusatz von 10 Tropfen einer 0,5 proz. Lösung von Natronlauge auf 25 ccm schwach alkalisch gemacht wird, vorzunehmen. Die Verschmelzung erfolgt bei *Ascaris* gewöhnlich an unbefruchteten oder eben befruchteten Eiern (Abb. 148) und führt dann nur bei ersteren zu einheitlichen Riesenembryonen, die gleiche Zellenzahl normaler mit doppelter

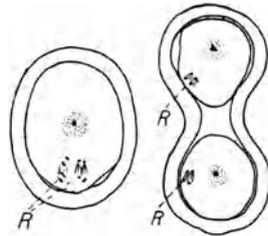


Abb. 148. *Ascaris megalocephala*
(Zur Strassen 1898, S. 649).

(Fig. 1.) Verschmelzung von Spulwurmeiern vor der Besamung.

(Fig. 5.) Verschmelzung von Spulwurmeiern nach der Besamung.

RR = Richtungskörper.

Zellgröße besitzen. Hingegen treten die Verschmelzungen bei *Mitrocoma* und *Philine* erst auf späteren Entwicklungsstufen auf, wenn die Eizelle sich bereits in einen Haufen äußerlich noch nicht differenzierter Zellen umgewandelt hat. Hier besteht die Riesenlarve aus der doppelten Anzahl Zellen gleicher Größe der Normalen. Bei den Seeigeln läßt sich nun beides realisieren: die noch vor der Befruchtung vereinigten Eier oder solche, die zwar nach Besamung, aber vor Eintreten der ersten Zweiteilung, oder Furche, vereinigt worden sind, folgen dem „*Ascaris*“-Typus, hingegen auf späteren Stadien verschmolzene dem „*Philine*“-Typus

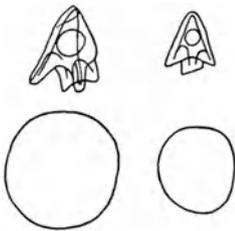


Abb. 149.

Paracentrotus lividus
(Bierens de Haan 1913, S. 510, Fig. 16). Links: aus zwei parallel vereinigten Blastulae verschmolzener Einheitspluteus doppelter Größe beim Seeigel. Rechts: normaler einfacher Pluteus derselben Art. Darunter Umrisszeichnungen des Mitteldarmes beider stärker vergrößert.

(Bierens 1913, S. 489). Einheitliche Ganzbildungen (Abb. 149) kommen in letzterem Falle nur dann zustande, wenn die Eier in paralleler Stellung ihrer Eiaachsen verschmolzen sind, sonst entwickeln sich Doppelpel- (Abb. 150) oder bei Vereinigung mehrerer Eier Mehrfachbildungen, die mit beliebigen Körperstellen aneinanderhängen können und sich gegenseitig bei starkem Durchdringen mehr oder minder hemmen und entstellen (Bierens 1913, S. 510, 534). Wie der eine Partner nicht imstande ist, dem anderen zu diktieren, mit ihm eine einheitliche Bildung durch nachträgliche Regulation zu bilden, so tritt auch das strenge Beibehalten der dem Ei mit-

gegebenen Potenzen bezüglich der Artmerkmale in Erscheinung, wenn Angehörige verschiedener Spezies miteinander zur Vereinigung gebracht werden (*Paracentrotus* + *Parechinus* — Bierens 1913, S. 422) (Abb. 151). Bei Verwachsung von einem ganzen mit einem halben Keime der beiden Seeigelarten entstand einmal eine Larve, welche sich im allgemeinen mit den Charakteren des größeren Partners, *Parechinus*, weiterentwickelte, einen Sektor aber des kleineren, *Paracentrotus*, enthielt, der in der Bildung des Skelettes unterdrückt war, aber an dem Wimpersaum hatte in einheitlicher Weise teilnehmen dürfen (Bierens 1913, S. 430) (Abb. 152). Wie in diesem Falle aus den ersten Furchungszellen hervorgegangene Stücke vereinigt wurden, so können auch Zellen

späterer Furchungsstadien dem Keime entnommen und in verschiedener Weise miteinander kombiniert werden, eventuell auch periidioplastisch durch Wiedervereinigung angeschnittene Larven

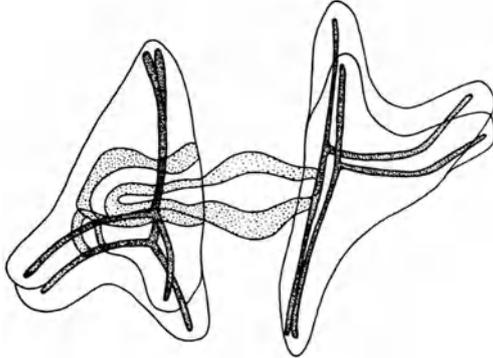


Abb. 150. *Paracentrotus lividus* (Bierens de Haan 1913, S. 507, Fig. 15). Doppelpluteus, entstanden aus vegetativ verwachsenen Blastulae.

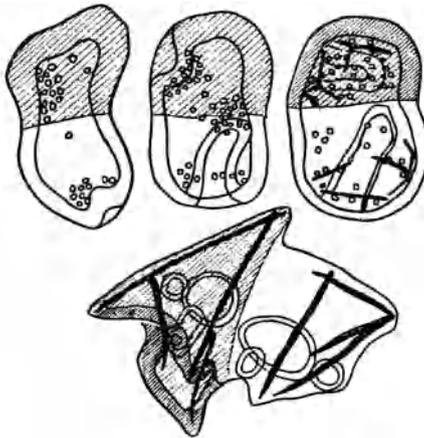


Abb. 151.

Verschmelzung eines Eies von *Paracentrotus lividus* mit einem solchen von *Parechinus microtuberculatus* (Bierens de Haan 1913, S. 423, Fig. 1); vier Entwicklungsstufen.

(*Asterias* — Driesch 1905, S. 2; *Strongylocentrotus* — Jenkinson 1911, S. 273). Dabei hat man sich (Garbowski 1904) schon der Färbung einzelner Blastomeren oder

Blastomerkomplexe durch Vitalfärbung mit Neutralrot, Methylenblau, Phenylenbraun, bedient, um die Provenienz der derselben Seeigelart angehörigen Teile bei der weiteren Entwicklung verfolgen zu können (Abb. 153). Die Trennung der Zellen geschah durch Zerschneiden, die Zusammenfügung entweder durch direktes Zusammenpressen der Teilstücke mit Glasköpfen von Stecknadeln oder durch Absetzen in einer langen Röhre unter hohem Wasserdruck. Solche aus zwei oder mehr Individuen zusammengesetzte Embryonen konnten sich öfters zu einheitlichen

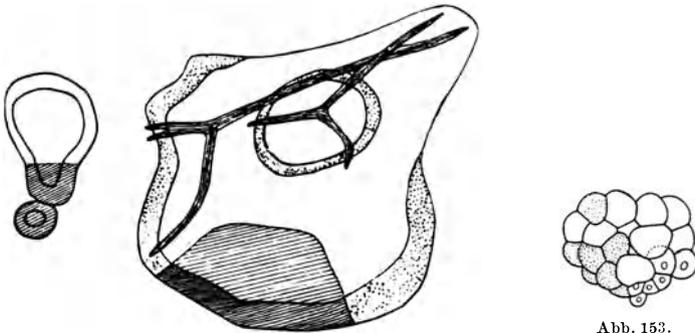


Abb. 152. Verschmelzung eines Halbkeimes von *Parechinus* mit ganzem *Paracentrotus*keime (Bierens de Haan 1913). (S. 429, Fig. 4.) Ausgangsstadium mit der noch anhängenden zweiten *Parechinus*hülte.

(S. 430, Fig. 5.) Einverleibung der *Parechinus*hülte zur Bildung: g eines Teiles des *Pluteus*wimpersaumes.

Abb. 153. *Psammechinus miliaris* (Garbowski 1904). Aus verschieden vital gefärbten Blastomeren zusammengestellte Seeigel-Morula (vereinfachte Abbildung).

„*Pluteis*“, den pyramidenförmigen Seeigellarven, weiterentwickeln, obschon nicht gerade die Zusammenfügung eine Wiederholung jener Anordnung von Blastomeren ist, wie sie in den Spendern vorhanden war. Insbesondere konnten trotz Fehlens der normalerweise das Mesenchym und Skelett bildenden kleinen Zellen, „Mikromeren“, dennoch das letztere aus den sonstigen vegetativen Zellen, den „Makromeren“ bei *Strongylocentrotus*, sich entwickeln. Teils auf frühen Furchungsstadien, teils auf dem gestreckter *Gastrula* wurden von Natur aus verschieden-gefärbte Eier von Seesternen (*Henricia* — J. Runnström 1920, S. 477) in rechte und linke Hälften zerlegt, hierauf die beiden rechten Hälften miteinander parallel vereinigt, ebenso die linken untereinander. Es entwickelten sich symmetrische

Doppelbildungen mit Defekten der ventralen Seite des Seesterns bei den aus zwei rechten Hälften zusammengesetzten Embryonen, der dorsalen bei den aus den linken hervorgegangenen. Jene Komponente, welche jeweils auf die für sie falsche Seite zu stehen kam, zeigte dabei verkehrte Organanlage, sogenannten „situs inversus“. Es dürfte dies aber weniger einer umstimmenden Wirkung der angelagerten fremden Hälfte, als der Verschiedenheit der neuen Bedingung für die Entwicklungsgeschwindigkeit der in jedem Keime vorhandenen Potenzen für rechte und linke Asymmetrie der Organanlage zuzuschreiben sein.

In den letzten Jahren ist es dank der weiteren Ausbildung der „embryonalen Transplantations“-Technik (Spemann) gelungen, auch an Wirbeltiereiern Verschmelzung und Vereinigung getrennter Blastomeren durchzuführen. Wir haben bereits in früheren Kapiteln die Handgriffe und Behelfe beschrieben, ebenso die Erfolge auf den Embryonalstufen, welche nach Einstülpung der Blastula zur Gastrula, der „Gastrulation“, erreicht werden und Differenzierung zu Organanlagen erkennen lassen (vgl. Kap. X, über Sinnesorgane, ausgeschlossen Auge; XI, Deplantation des Auges; XVII, XVIII, Beine der Urodelen und Anuren usw.). Es bleiben uns aber die Verpflanzungen auf früheren Stadien zu besprechen übrig, auf denen das Ei nur in eine Anzahl mehr oder minder gleichförmiger, kugeligter Zellen ohne Organdifferenzierung unterteilt erscheint. Sowohl zur Verschmelzung von Tritoneiern des Zweizellenstadiums als auch zur Blastomerenumlagerung werden die Molcheier aus allen Hüllen genommen, indem vor oder besser bei Eintritt der ersten Furche mit zwei sehr spitzen Uhrmacherpinzetten die Keimhüllen angestochen und mit einem Rucke zerrissen werden (Mangold 1920, S. 258). Bei dem Durchtreten der Furche fallen die Blastomeren der enthäuteten Eier fast völlig auseinander und können, wenn nötig, durch Auflegung eines gläsernen Reiters auf die Furche ganz auseinandergetrieben werden (Mangold 1920, S. 252). Wird nun mit der Haarschlinge ein noch zusammenhängendes Paar Blastomeren kreuzweise über ein ebenfalls nicht gänzlich auseinandergetriebenes anderes, hantelförmiges Paar gelegt, so wird durch den Druck der absinkenden Blastomeren eine Verschmelzung hervorgebracht, welche zunächst noch die rosettenartige Form der Entstehung

bekundet (Abb. 154). Aus der Verschmelzung können, auch wenn verschiedene Arten, *Triton taeniatus* mit *T. alpestris*, im Spiele sind, einheitliche Embryonen hervorgehen, so wie bei früh verschmolzenen Seeiegeln mit paralleler Achsenrichtung (Mangold 1920, S. 297). Ist jedoch die Verschmelzung nicht bei völlig symmetrischer Anordnung der Partner vor sich gegangen, so

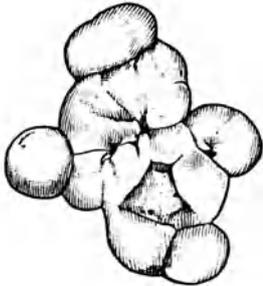


Abb. 154. *Triton taeniatus* (O. Mangold 1920, Taf. VII, Fig. 18). Rosettenförmige Anordnung eines aus zwei Keimen des Zweistellenstadiums entstandenen Keimes.

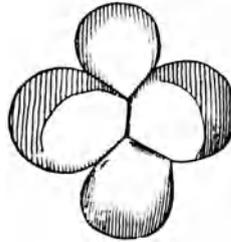


Abb. 155. *Triton taeniatus* (O. Mangold 1920, Taf. VII, Fig. 1, 2). Rosette aus zwei paar kreuzweise gelegten Blastomeren und daraus sich entwickelnder zweiköpfiger Embryo.

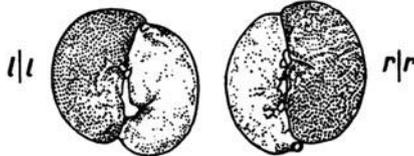


Abb. 156. *Triton* (= *Molge*) *taeniatus* (Spemann 1918, S. 498). Vereinigung gleichseitiger Gastrulahälften.

(Fig. 6.) Zwei linke, *l|l*.

(Fig. 7.) Zwei rechte, *r|r*.

kann es zur selbständigen Ausbildung mehrerer Köpfe kommen (Mangold 1920, S. 828) (Abb. 155). Die weitgehende Vertretbarkeit der Blastomeren untereinander während der Furchung zeigen die normalen Embryonen, welche entstehen, wenn zwei hantelförmige Zellpaare des Vierzellenstadiums analog den eben beschriebenen Paaren ganzer Zweizellenstadien vereinigt werden. Auch hier kann aber eine abweichende Stellung einer der vier vereinigten Blastomeren ihr Selbstdifferenzierungsvermögen enthüllen (Mangold 1920, S. 265). Werden zu Beginn der Ga-

strulation Keime entzwei geschnitten und paarweise so vereinigt, daß die rechten Hälften der Eier untereinander und ebenso die linken zusammengelegt werden, was nur unter Verwendung gegeneinander um 180° möglich ist, so greift die in jeder Hälfte beginnende Einstülpung auch auf die Nachbarhälfte über, es entstehen zwei Einstülpungen und damit zwei Medullarplatten auf

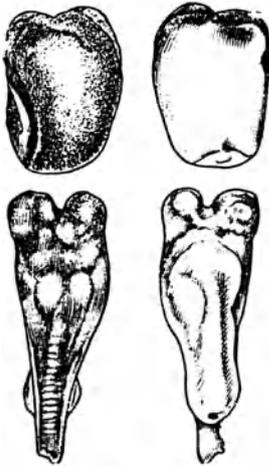


Abb. 157.

Triton (= Molge) taeniatus
(Spemann 1918).

Weiterentwicklung vereinigter
gleichseitiger Hälften (r/r) zu
Doppelsembryonen.

Taf. XXII, Fig. 81 | von der dunklen
" XXIII, " 102 | Seite betrachtet.
" XXII, " 89 | von der hellen
" XXIII, " 103 | Seite betrachtet.



Abb. 158.

Tritonchimäre

(Spemann 1919, Naturwiss.
S. 590, Fig. 39), entstanden
aus der Zusammensetzung
einer linken *T. taeniatus*-
Gastrula mit einer rechten
Gastrulahälfte des Bastardes.
T. taeniatus ♀ × *T. cristatus* ♂.

entgegengesetzten Enden des Embryos (*T. taeniatus* — Spemann 1916, 1918, S. 499) (Abb. 157). Wird eine rechte mit einer linken Hälfte vereinigt, die also eine harmonische Kombination darstellen, so entwickelt sich ein einheitlicher Embryo. Besonders deutlich tritt dann die unveränderliche Kraft des Artcharakters auf, wenn verschiedene Spezies die Eihälften beige stellt haben. So konnten Molche aufgezogen werden, welche auf einer Körperhälfte die Merkmale des *T. taeniatus*, auf der anderen aber jene des Bastardes *T. taeniatus* ♀ × *T. cristatus* ♂ zeigten (Spemann 1919, 1921, S. 562) (Abb. 158). Aus Versuchen mit der Aus-

tauschung kleiner Stücke fremden Gastrulamaterials bestimmten Herkunftsortes gegen ein ebenso großes Stück einer anderen Gastrulastelle (Abb. 159) ließ sich nachweisen, daß die deplantierten Stücke zum ortsgemäßen Aufbau am Gesamtembryo beitragen (Abb. 160), hingegen ihre Speziescharaktere beibehalten, wodurch

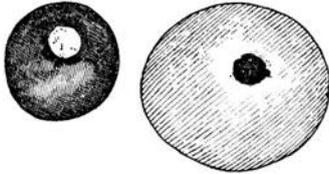


Abb. 159.

Keime von *Triton taeniatus* (links) und *Triton cristatus* (rechts) mit Austausch eines Stückes präsumptiver Medullarplatte des ersteren gegen präsumptive Epidermis des letzteren (Spemann 1921, S. 536, Fig. 1, 2).

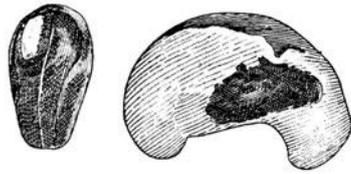


Abb. 160.

Keim von *Triton taeniatus* (Spemann 1921) und Embryo von *T. cristatus*

(S. 536, Fig. 3), nach der Einsetzung eines Stückes präsumptiver Epidermis von *T. cristatus* links vorn in die Medullarplatte.

(S. 538, Fig. 5.) Auf der rechten Flanke scharf begrenztes Epidermisstück, das aus dem eingesetzten Stück Medullarplatte von *T. taeniatus* entstanden ist.

sie eben wegen Beibehaltung der besonderen Farben als Marken geeignet erscheinen (Abb. 161). So lieferte *cristatus*-Ektoderm auch im *taeniatus*-Keime Gehirn, wenn es an diese Stelle verpflanzt



Abb. 161.

Embryo von *Triton cristatus* (Spemann 1921, S. 539, Fig. 6). Weitere Entwicklung des in der vorigen Abbildung rechts gebrachten Exemplars.

worden war, das *taeniatus*-Ektoderm auch im *cristatus*-Keime *taeniatus*-Epidermis, wenn es diese seinem neuen Standort nach zu liefern hatte (Spemann 1921, S. 565). Präsumptive Epidermis vermag sogar

nicht nur Medullarplatte, sondern selbst Organe des Mesoderms, wie Urwirbel und Vornierenkanälchen zu liefern (O. Mangold 1922, 1923). Eine ganz besondere Eigenheit zeigt aber eine Stelle der Gastrula, nämlich die „obere Urmundlippe“ des Einstülpungsrandes. Nicht nur, daß sie bei Deplantation nicht sich orts-, sondern herkunftsgemäß entwickelt, induziert sie in ihrer neuen Umgebung jene Ausbildung, welche sie auch an ihrem normalen Standort induziert hätte. Es entsteht

also an dem Einpflanzungsort eine sekundäre Embryonalanlage mit Medullarrohr, Chorda und Urvirbeln. Das Übergreifen einer Induktion von der entzwei geschnittenen oberen Urmundlippe läßt sich ferner bei Keimen zeigen, welche knapp vor der Gastrulation quer durchtrennt und um 90° oder 180° verdreht wieder aneinandergesetzt worden sind (Spemann 1918, S. 486). Die Induktion erfolgt auch durch artfremde „Organisatoren“, wie die induzierenden Stückchen genannt werden, heteroplastisch zwischen den Tritonen, *T. cristatus*, *taeniatus*, *alpestris* (Spemann und Hilde Mangold 1924, S. 634) (Abb. 162, 163), dysplastisch zwischen den Unterklassen der Amphibien, indem Embryonalanlagen im Tritonmaterial durch Organisatoren auch ungeschwänzter Lurche induziert werden (Geinitz 1924, 1925). Solche Induktion ist an *Triton taeniatus* heteroplastisch noch durch *Pleurodeles waltli*, *Amblystoma mexicanum*, *Rana temporaria* und *R. esculenta*, *Bombinator pachypus* ausgeführt worden (Geinitz 1925, S. 357). Doch fügt sich bei Dysplastik das vom Organisator selbst gebildete Stück nicht der Umgebung ein, sondern es bildet sich aus dieser eine eigene Anlage. Wie weit die Organisationszone reicht, ist noch nicht abschließend festgestellt; nach homoioplastischen Versuchen mit vitalgefärbten Stücken (Vogt 1922, 1923) käme der unmittelbaren Umgebung des Urmundes selbst auch nicht völlige Selbstdifferenzierung zu, denn es entwickeln sich solche Stückchen zu Ektoderm, wenn sie bei der Gastrulation außen bleiben, zu Ento-Mesoderm, wenn sie sich nach innen einstülpen. Wurden an der Blastula oder

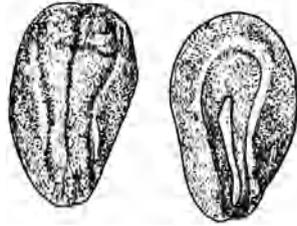


Abb. 162. *Triton taeniatus* (Spemann und H. Mangold 1924, S. 602).

(Fig. 2.) Neurula mit primärer Medullarplatte.

(Fig. 3.) Neurula mit sekundärer Medullarplatte, in welcher noch der weiße von *T. cristatus* genommene „Organisator“ kenntlich ist.



Abb. 163. *Triton taeniatus* (Spemann und H. Mangold 1924, S. 618, Fig. 21). Keim mit sekundärer durch *T. cristatus*-Organisator induzierter Embryonalanlage.

abschließend festgestellt; nach homoioplastischen Versuchen mit vitalgefärbten Stücken (Vogt 1922, 1923) käme der unmittelbaren Umgebung des Urmundes selbst auch nicht völlige Selbstdifferenzierung zu, denn es entwickeln sich solche Stückchen zu Ektoderm, wenn sie bei der Gastrulation außen bleiben, zu Ento-Mesoderm, wenn sie sich nach innen einstülpen. Wurden an der Blastula oder

Gastrula ein Ektodermbezirk um 180° verdreht wieder zur Anheilung gebracht, so stellte sich einheitliche Richtung der Flimmerwimpern des gesamten Hautkleides her, nicht aber, wenn auf späteren Stadien der Richtung umgetauscht wurde (Triton alpestris, Rana esculenta — Woerdeman 1923, 1925).

Induktion zuerst indifferenten Materials haben wir auch bei der Linsen- und Korneaentwicklung (Kap. XI), bei der Verknorpelung durch das Gehörorgan (Kap. X) und den „Balancer“ (Kap. XVII), endlich auch bei den Regenerationsblastemen von Beinen und Schwänzen (Kap. XVII) kennengelernt.

Ähnliche Verhältnisse, wie sie bei den kaltblütigen Lurchen bestehen, scheinen auch beim Warmblüter aufgefunden. Werden an Hühnereiern nach der (Kap. X) erwähnten Methode ausgeschnittene Stücke auf die Allantois verpflanzt, so entwickelt sich die Neuralplatte (Medullarplatte) durch Selbstdifferenzierung weiter, hingegen braucht die Spinalkette des Rückenmarkes den Anstoß der ersteren, um sich ausbilden zu können (Danchakoff und Agassiz 1924).

Werden bei Hunden vier Knorpelringe der Trachea oder Luftröhre verkehrt replantiert, so bleibt die Flimmerrichtung dauernd erhalten (Isayama 1924).

E. Allgemeine Lehren der Transplantation.

Sechszwanzigstes Kapitel.

Künstliche und natürliche Transplantation.

Am Schlusse unserer Zusammenstellung der bisher vorgenommenen Tierpfropfungen angelangt, mögen die Lehren aus den Versuchen gezogen werden. Die Verpflanzung tierischer Teile hat Erfahrungen geliefert, die erstens für die Weiterentwicklung der Transplantationen am Menschen, zweitens für die Analyse biologischer Probleme, drittens für die Erklärung in der Natur vorkommender Mißbildungen von Wichtigkeit sein dürften.

1. Bei Operationen am Menschen, welche die funktionsfähige Einheilung bezwecken, wäre, soweit als möglich, ohne solche Hilfsmittel auszukommen, welche eine Schädigung der betroffenen Stellen durch Zug, Druck, chemische Vergiftung, Behinderung normaler Wachstumsrichtung bewirken. Insbesondere ist eine schonende Behandlung der Nerven anzustreben, die bei geringer Dicke keinesfalls selbst zu vernähen wären. Es sind im Gegenteil bei der Vereinigung von lebenden Stücken die notwendigen Befestigungen außerhalb der Teile zu legen, deren Zusammenheilen gewünscht wird. Um ein Zusammentreffen dieser Teile zu ermöglichen und um entgegenwirkende Regenerationskräfte des Pfropfstammes zu vermeiden, ist für eine richtige Orientierung des einzusetzenden Pfropfreises zu sorgen, das am besten aus dem Homologen des Entfernten zu bestehen hat. Nur dann wird das Einwachsen der Nerven zu einer Funktion führen. Dort, wo eine Funktion im Sinne einer bestimmten Innervierung nicht angestrebt zu werden braucht, es sich nur um Herstellen einer mechanischen Stütze oder hydraulischen Leitungsbahn handelt, sind solche Mittel wie bei der „Gefäßnaht“ zulässig, welche das

Überleben der Pfropfreiser schädigen. In bezug auf das zum Ersatz verwendbare Material, ist auf möglichste Lebensfrische und Verwandtschaft des Spenders mit dem Empfänger zu achten. Die Heranziehung von Froschhaut, aber selbst von Teilen warmblütiger Tiere, wie Kaninchen, die dem Menschen nicht sehr nahe stehen, ist wegen der Serumspezifität zu verwerfen, solange nicht die Beseitigung dieser Schwierigkeit gelungen ist. Dasselbe wie für die menschliche Chirurgie gilt natürlich auch für die Veterinärplastik in entsprechender Anwendung.

2. Für die allgemeine Biologie ist bisher weniger die Aufnahme der Funktion bei Tierpfröpfungen — siehe jedoch die Ergebnisse der Beintransplantation (Kap. XVIII) und neuerdings Versuche über Elektrotonus an Parabiosetieren (Winogradow 1925) — als die gegenseitige Beeinflussung der Partner von Interesse gewesen. Wir haben stets festzustellen gehabt, daß eine Abänderung der Artmerkmale der Pfropfkomponente nicht statt hat. In jenen wenigen Fällen, in denen das Auftreten der Farbe des viel größeren Pfropfstammes auch im kleinen Pfropfreis sich bemerkbar machte, genügte zur Erklärung die Annahme einer Diffusion des Farbfermentes. Hierdurch würden aber die gefärbten Zellen nicht fähig, selbst solches Ferment zu bilden, also in ihrem Potenzbestand der art- und rassenbildenden Charaktere nicht geändert. Dies ist nun das Wesentliche an den heteroplastischen Vereinigungen, daß wir niemals eine Aufgabe einer Arteigenschaft antreffen. Bezüglich der Rassen gilt Analoges, denn auch die alleloplastischen Verpfröpfungen lieferten keine Durchbrechung des Rassencharakters (wenn wir von der noch zweifelhaften Beeinflussung der Nachkommen eines transplantierten Ovars durch die farb-induzierte Tragmutter und in analogen Fällen absehen). Die Unbeeinflussbarkeit der Art- und Rassencharaktere durch Partner ist von Anfang an im lebenden Tierkeim gegeben, denn wir sehen das unveränderte Bestehenbleiben dieser Charaktere bei Geschwistern eines Wurfes unabhängig von der Rasse der tragenden Mutter, bei der Vereinigung von Eihälften verschiedener Art, bei der Zusammensetzung von Regenerationsblastemen der Extremitäten schwarzer und weißer Axolotl usw. Im Gegensatz zu Art- und Rassencharakteren lassen sich bezüglich der Formbildungsfähigkeit der Körperstücke zwei zeitlich aufeinander-

folgende Perioden unterscheiden. In der ersten erfolgt die Ausbildung unter dem Einfluß bereits präexistierender Formbildner, die nicht im transplantierten Stücke liegen, hingegen in der zweiten streng nach den mit dem Pfpofreis übertragenen Potenzen. In der Regel handelt es sich in der ersten Gruppe, jener „abhängiger Differenzierung“, um die Beeinflussung noch undifferenzierter Zellen, welche entweder Furchungszellhaufen bei der erstmaligen, oder Regenerationsblastemen bei der nach Amputation wiederholten Entwicklung angehören. Nur in besonderen Fällen, so bei der Ausbildung transparenter Augenmedien, der Linse oder Kornea, macht sich eine Beeinflussung auf bereits zu Epidermis differenzierte Zellen geltend, die unter Ausstoßung des Pigments umgebildet werden. Die nach Arten, Rassen, Individuen und Alter stark schwankenden Erfolge dieser Versuche, können darauf bezogen werden, daß hier gerade die Periode der abhängigen Differenzierung in jene der unabhängigen übergeht. Diese Selbstdifferenzierung haben wir in bezug auf die zu bildenden Formen des Pfpofreises meist in allen späteren Entwicklungsstufen aufzeigen können. Eine scheinbare Ausnahme bildeten die Umkehrungen der Polarität. Wie aber an mehreren Beispielen, bei Pflanzentieren, Würmern, Amphibienembryonen, auseinandergesetzt worden ist, handelt es sich dabei nicht um einen umprägenden Einfluß der größeren Komponente auf die kleinere, sondern stets um eine eigene Betätigung des Pfpofreises. Gerade die strenge Beibehaltung der ihm mitgegebenen Potenzen zwingt das Pfpofreis immer nur ganz bestimmte Organendigungen zu bilden, welche manchesmal wie eine absichtliche Vollendung seiner Ganzform durch den Pfpofstamm aussehen, ein andermal aber wieder die ganz sinnlosen Heteromorphosen, mit einem Kopfe an jedem Körperende, oder eben solchen Schwänzen, oder spiegelbildlich einander zugeordnete und daher bei jeder Bewegung hindernde Beine liefern. Wie die Beibehaltung der Artmerkmale mit der Vererbungslehre, stehen die beiden Stufen der abhängigen und unabhängigen Ausbildung des Pfpofreises im Einklang mit den Lehren der Entwicklungsmechanik, insbesondere auch der Regenerationslehre. Die Pfpofergebnisse lassen sich nicht verstehen, wenn der von den Vitalisten supponierte Einfluß eines besonderen formbildenden Ganzen vorhanden wäre, das nicht bei Zerlegung des

Körpers oder Keimes in seine Teile mitzerlegt würde. Auch die Experimente mit der Verpflanzung von Geschlechtsdrüsen bei Wirbeltieren lassen sich mit einem Einfluß des „Ganzen“ schwer in Einklang bringen, hängt es doch von der Masse der männlichen und weiblichen Keimdrüse (wahrscheinlich der Menge interstitieller Absonderung) ab, ob sich die primären und sekundären Geschlechtsmerkmale zweckmäßig auszubilden vermögen oder nicht. Das umformende Inkret ist hier wahrscheinlich gar nicht organisiert. Diese abhängige Differenzierung sollte daher wohl nicht ohne weiteres jener bei der Bildung transparenter Augenteile gleichgesetzt werden, bei der die Berührung des Augenbeckers oder der Linse Voraussetzung ist. Lehrreich ist an der Keimdrüsen-Transplantation ferner die Trennung der Formbildungs- von der Fortpflanzungsfunktion. Es zeigt sich überhaupt in der Transplantationslehre nichts, was die Notwendigkeit der normalen Funktion im Sinne der Verrichtung und Übung für die Erhaltung der Form erweisen möchte. Wir haben die vielen Deplantationen kennengelernt, welche ohne funktionellen Nervenanschluß weiterpersistieren, weiterwachsen, sich fortentwickeln und gegebenenfalls verwandeln. Bei der Verwandlung der Amphibien haben wir den inkretorischen Einfluß bestimmter Drüsen besprochen, welche den Zeitpunkt der Metamorphose im Wirte und damit auch im Reize beeinflussen. Auch diese abhängige Differenzierung stellt keine Umstimmung des Reizes durch die angrenzenden Zellen des Stammes dar, sondern eine durch unorganisierte Stoffe ersetzbare Inkretwirkung. Obgleich der Anschluß an die speziellen, die Funktion eines Organs kontrollierenden Nerven zum Bestand des Pfropfreises nicht vonnöten ist, so scheint doch eine Anwesenheit von Nerven überhaupt bei den Wirbeltieren behufs Ausbildung geformter Regenerate und also auch solcher aus Pfropfstücken notwendig zu sein. Es ist noch nicht bekannt, in welcher Weise sich diese Anwesenheit des Nerven betätigt, auch nicht inwieweit sich die anderen Tiere analog verhalten.

3. Manche in der Natur vorkommenden Mißbildungen ähneln dadurch den Resultaten geglückter Verpfpfungen, daß sie entweder an Stelle normaler Anhänge eine dem Standort fremde Ausbildung besitzen oder Anhänge an Orten zeigen, die solche überhaupt entbehren sollten. Die Ersetzung eines Anhanges durch einen anders geformten ist bei Krustazeen und Insekten

auf die Regeneration des normalen infolge sehr tiefer Verletzung zurückführbar (Przibram 1910, „Homoeosis“). Ihre Gesetzmäßigkeiten gehen uns hier also nichts an, wo es sich bei uns um Transplantation handelt. Es sei nur darauf hingewiesen, daß bei dieser „substitutiven“ oder „Ersatz“-„Homoeosis“ niemals eine andere, als die richtige Orientierung des ersetzenden Anhanges beobachtet wird; er kehrt stets seine dorsale Seite nach oben, seine ventrale abwärts, seine vordere nach vorne, die hintere nach hinten. Ebenso wenig ist je die proximale mit der distalen Richtung vertauscht. Die anfänglich für die „Ersatzhomoeosis“ angenommene Abhängigkeit von der nervösen Verbindung hat sich nicht bestätigt (vgl. Przibram 1919, „Homoeosis“). Neben der Ersatzhomoeosis kommen nun aber andere Typen von Mißbildungen vor, die mit den bei Regeneration beobachteten Gesetzmäßigkeiten nicht im Einklang zu stehen scheinen. Es sind dies die Fälle der „adventiven“ (Wheeler) oder „Zusatzhomoeosis“, in welchen an einem sonst vom Normalen nicht allzustark abweichenden Anhang sich ein bis zwei einer anderen Type vorfinden. Ihrem regenerativen Ursprung aus der Anheftungsstelle steht außer der Verschiedenheit der Form, die von der Ersatzhomoeosis bekannt und daher kein unüberwindliches Erklärungshindernis wäre, die dorsoventral verkehrte Orientierung entgegen. Diese findet aber nun gerade ihre Erklärung in der Hypothese „autogener“ Transplantation, welche infolge Entwicklungsstörung auf einer solchen Altersstufe erfolgt, daß die sich ablösenden und an fremdem Orte wieder anheftenden Zellkomplexe bereits eine solche Differenzierung besitzen, daß sie sich unabhängig weiterentwickeln. Denkt man sich in den konkreten Fällen, z. B. Mückenfühler auf Vorderbein (*Dilophus tibialis* — Wheeler siehe Przibram 1910, S. 606), die stark eingebogene Anlage der Antenne und jene der Vorderhüfte an dem Embryo bis zur Berührung genähert, so würde die Rückenfläche der ersteren bei der Umbiegung auf die Rückenfläche der Hüfte treffen und also, wenn Abriß und Ankleben an letzterer erfolgt, nunmehr verkehrt orientiert weiterwachsen. Ein anderer analog erklärbarer Fall, wo ein Thorakalbein an einem sonst bloß rudimentäre Schwimmbeine tragenden Abdominalsegment eines Taschenkrebses (*Carcinus maenas* — Bethe 1896 siehe Przibram S. 607) wuchs, ist deshalb instruktiv, weil

der Funder gemeint hatte, eine direkte nervöse Verbindung dieses aberranten Thorakalbeines mit der thorakalen Ganglienneurone aufgedeckt und damit einen Beweis des formbildenden Einflusses des Ganglions geliefert zu haben. Es haben aber mehrfach bestätigte Versuche gezeigt, daß die Entfernung von Ganglien keinen Einfluß darauf ausübt, ob ein Thorakalbein oder ein Schwimmbein wächst. In neuester Zeit ist ein Hummer beschrieben worden, der eine Ausnahme von den Symmetrieregeln bilden sollte, die wir wiederholt bei der Besprechung von „Bruchdreifachbildungen“ erwähnt haben, und die als „Batesons Symmetrieregeln“ bekannt sind. Dieser Hummer (*Homarus americanus*) trug auf der rechten Körperseite eine dreifache Schere. Während die vorderste Komponente viel kleiner als normal, aber in richtiger Orientierung ausgebildet war, zeigten die beiden anderen, mit den Hinterrändern verwachsenen, spiegelbildlich gestalteten Komponenten mit der unpigmentierten, sonst bei den Hummerscheren nach abwärts liegenden Seiten aufwärts. Wie der Beschreiber (Dawson 1920, S. 79) richtig hervorhebt, würde die Batesonsche Regel auch dann nicht realisiert sein, wenn man sich die Doppelkomponente um 180° gedreht dächte, auch dann würde nämlich nicht, wie es Bateson verlangt, die mittlere Komponente jeder der beiden anderen spiegelbildlich zugeordnet sein. Die einzige Hypothese, welche den beiden hervorgehobenen Eigentümlichkeiten des Falles gerecht zu werden vermag, ist jene der Selbsttransplantation (siehe Form und Formel, Druckfehlerverzeichnis mit Berichtigung zu S. 156). Hat sich eine Scherenanlage von der entgegengesetzten, linken Körperseite während der Entwicklung gegen die analoge der rechten Seite angepreßt und dahin „transplantiert“, so werden die aus dem Transplantat nach dem bekannten Satze entstehenden Spiegelbilder mit Vertauschung der Ober- und Unterseite, aber ohne eine solche des Vorder- und Hinterrandes angeheftet sein. Noch weniger als aus den natürlichen Fällen, welche eine scheinbare Abweichung von den Batesonschen Regeln aufweisen, darf aus künstlichen Transplantaterfolgen auf ein Versagen der diese Regeln begründenden Formbildungssätze geschlossen werden, wie das manches Mal (Gräper 1924, 4, 274; Swett 1924, S. 63; Harrison 1921) geschehen ist (vgl. dazu Brandt 1925, S. 232). Über die Zeit, zu welcher die natürlichen Transplantationen

stattfinden, läßt sich mit Sicherheit nur soviel sagen, daß eine allzufrühe Abspaltung von Zellen, wie wir sahen, kaum zu einer Selbstdifferenzierung der abgesprengten führen würde, andererseits bei sehr späten Abspaltungen sich am Trennungsort Defekte vorfinden lassen müßten. Bei der Imago ist also offenbar bei normaler Ausbildung der Fühler der an der Vorderhüfte einer Mücke angeheftete überzählige Fühler nicht gewachsen, auch nicht an der Puppe, und da bei der Mückenlarve die Annäherung der Anlagen kaum möglich ist, dürfte es sich um embryonales Entstehungsalter handeln. Bei den sich immer weiter häutenden und gut regenerierenden Krebsen könnte eher an spätere Stadien gedacht werden, doch bedürfte die Möglichkeit einer soweit gehenden Annäherung von Gliedmaßen an das Abdomen bei der Häutung, wie es der Taschenkrebsfall erfordern würde, noch der Bestätigung, so daß auch hier embryonale natürliche Transplantation am wahrscheinlichsten sein dürfte. Der Hummer mit verdreifachter Schere auf der rechten Körperseite läßt eine Begrenzung der Entstehungszeit zu, wenn wir die natürliche „Heterochelie“ dieser Gattung in Betracht ziehen. Es ist nämlich bei dem Monstrum die linke Schere von Grund aus die größere, stellt uns also die ursprünglich große oder „Knack“-Schere vor, während die vorderste normale linke Komponente die ursprüngliche kleine oder „Zwick“-Schere gewesen sein muß. Nun sind aber beide Zusatzscheren vom „Knack“-Typus, was mit der Hypothese der Übertragung von der Gegenseite stimmt; die linke Schere ist aber vom „Zwick“-Typus. Da wir nun annehmen, es sei ein Teil ihrer Anlage nach der rechten Seite übertragen worden, so muß ihre Regeneration am Orte zu einer Zeit stattgefunden haben, da keine Knackschere mehr nach Entfernung gebildet wird, sondern eine Zwickschere, „kompensatorische Hypotypie“. Das geschieht aber nur, solange noch keine sichtbare Differenzierung in die beiden Scherentypen stattgefunden hat, keinesfalls nach der sechsten Häutung mehr. Vor dieser müßte also die besprochene Mißbildung entstanden sein. Über die Ursachen und Vorgänge der Anlageversprengungen wissen wir wenig. Daß solche Versprengungen bei Wirbeltierembryonen unter dem Einfluß gewisser Lösungen, Buttersäure, Aceton, häufiger als sonst vorkommen, ist experimentell erwiesen und wird der „Blastolyse“ (Werber 1915, 1916) durch geänderte

Oberflächenspannung zugeschrieben. Bei Mücken, *Drosophila ampelophila*, traten unter dem Einfluß von Kälte in bestimmten abnormalen Zuchten mehr Imagines mit verdoppelten und verdreifachten Beinen auf, deren Entstehung in das Larvenstadium fallen muß (Hoge 1915, vgl. Prizibram Bruchdreifachbildung, S. 320) und auf eine Lockerung des Zellgefüges zurückgehen dürfte. Die teilweise Wiederverschmelzung oder Anfügung an einem fremden Orte muß einem lokalisierten Drucke unter Benutzung der Klebrigkeit junger Plasmen zugeschrieben werden, also Verletzungen, deren zufälliger Charakter ohnehin durch die Seltenheit und Verschiedenartigkeit solcher Monstrositäten nahegelegt ist.

Was einst als bloßes „Spiel der Natur“ (*lusus naturae*) in Kuriositätenkabinetten bewahrt wurde, erscheint uns jetzt wenigstens Gesetzmäßigkeit untertan und planmäßigem Versuch zugänglich. Hoffentlich wird jeder Leser des vorliegenden Büchleins auch den Eindruck bewahren, daß die Tierpfpfropfung nicht ein müßiges Spiel der Biologen sei, sondern ein hoffnungsvoller Beginn zweckdienlicher Forschung!

Literaturverzeichnis.

(Die mit einem * vor dem Autor versehenen Arbeiten beziehen sich nicht direkt auf Transplantation.)

- Abderhalden, Emil, Beitrag zur Frage der Möglichkeit der Re- und Transplantation von Augen. *Pflügers Arch.* **207**, 129, 1925.
- *Abolin, Leo, Beeinflussung des Fischfarbwechsels durch Chemikalien. I. Infundin- und Adrenalinwirkung auf die Melano- und Xanthophoren der Elritze (*Phoxinus laevis* Rg.). *Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech.* **104**, 667, 1925.
- Adams, A. Elisabeth, An experimental study of the mouth region in the amphibian embryo. *Anat. Rec.* **27**, 193, 1924.
- (in extenso:) *Journ. of exper. Zool.* **40**, 311, 1924.
- Akamatsu, N., Beiträge zur Schilddrüsenimplantation. *Virchows Arch. f. path. Anat. u. Physiol.* **240**, 556, 1923.
- Allen, Bennet M., Color changes induced in *Rana* larvae by implantation of the intermediate lobe of the hypophysis. *Anat. Rec.* **31**, 302, 1925.
- The production of size growth in *Rana* larvae by implants of the anterior lobe of the hypophysis. *Anat. Rec.* **31**, 302, 1925.
- *Andrews, E. A., Color changes in the rhinoceros beetle, *Dynastes tityrus*. *Journ. of exper. Zool.* **20**, 435, 1916.
- Aron, M. und Simon, R., Recherches expérimentales sur les facteurs d'accroissement des os longs. *Arch. d'Anatomie, d'Histologie et d'Embryologie* **2**, 207, 1923.
- — Recherches sur les Facteurs d'Accroissement des Os Longs par la Méthode des Greffes Embryonnaires. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **86**, 379, 1922.
- *— Définition et Classification des Caractères sexuels des Urodèles. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **87**, 246, 1922.
- Recherches morphologiques et expérimentales sur le déterminisme des caractères sexuels mâles chez les Urodèles. *Arch. de Biol.* **34**, 166, 1924.
- Sur l'évolution des glandes génitales de jeunes Urodèles transplantés chez des adultes de même espèce; Notion des conditions internes limitatives du développement des cellules sexuelles. *Compt. rend. Acad. Paris* **181**, 739, 1925.
- Ask, Fritz, Zur Kenntnis der Replantationsfähigkeit des Wirbeltierauges. *Acta ophthalmologica* **3**, 12, 1925.

- Athias, M., L'activité sécrétoire de la glande mammaire hyperplasée chez le cobaye mâle châtré, consécutivement à la greffe de l'ovaire. *Compt. rend. Soc. Biol.* **78**, 410, 1915.
- Étude histologique d'ovaires greffés sur des cobayes mâles châtrés et enlevés au moment de l'établissement de la sécrétion lactée. *Compt. rend. Soc. Biol.* **79**, 553, 1916.
 - Sur le déterminisme de l'hyperplasie de la glande mammaire et de la sécrétion lactée. *Compt. rend. Soc. Biol.* **79**, 557, 1916.
 - Effets de la castration sur les mouvements automatiques de l'utérus chez le cobaye. *Journ. de Physiol. et Path. génér.* **18**, 1919. (Zit. nach Lipschütz, 1924.)
 - Invagination de l'épithélium superficiel et néoformation ovulaire dans l'ovaire transplanté chez le cobaye. *Compt. rend. Soc. Biol.* **83**, 1647, 1920.
 - Études histologiques sur la Greffe ovarienne. Libro en honor de Ramón y Cajal **2**, Madrid 1922.
 - Sur l'antagonisme des glandes sexuelles. A propos des notes récentes de A. Lipschütz et H. E. V. Voss. *Compt. rend. Soc. Biol.* **91**, 232, 1924.
- Balinsky, B. J., Transplantation des Ohrbläschen bei Triton. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. **105**, 718, 1925.
- Banchi, A., Sviluppo degli arti abdominali del bufo vulgaris innestati in sede anomala. *Monitore zoologico Italiano* **15**, nota prev., 1904.
- Sviluppo degli arti pelvici del Bufo vulgaris innestati in sede anomala. *Arch. di Anat. e di Embriol.* **4**, Fasc. 4, 1905.
 - Sullo sviluppo dei nervi periferici in maniera indipendente dal sistema nervoso centrale. *Anatomischer Anzeiger* **28**, 169, 1906.
- *Banta, A. M., Sex recognition and the mating behavior of the Wood Frog, *Rana sylvatica*. *Biol. Bull.* **26**, 171, 1914.
- *Beigel, Cecylia, Zur Regeneration des Kiemendeckels und der Flossen der Teleostier. *Bull. Acad. Sc. Cracovie* S. 653, 1910.
- *— Beitrag zur Regeneration der Haut bei Knochenfischen. *Festschrift für Nusbaum*, S. 235, Lemberg 1911.
- Bell, E. T., Some Experiments on the Development and Regeneration of the Eye and the Nasal Organ in Frog Embryos. *Arch. f. Entwicklungsmech.* **23**, 457, 1907.
- On regeneration and transplantation of the balancers of embryos of *Diemyctylus* (with a note on the external gills). *Anatomischer Anzeiger* **31**, 283, 1907.
 - W. Blair, *The Sex-Complex*. 2. Aufl. London 1920.
- Belogolowy, G., Die Einwirkung parasitären Lebens auf das sich entwickelnde Amphibienei (der „Laichball“). *Arch. f. Entwicklungsmech.* **43**, 556, 1918.
- Benoit, Jacques, A propos du changement expérimental de sexe par ovariectomie, chez la poule. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **89**, 1326, 1923.

- Benoit, Jacques, Transformation experimentale du sexe par ovariectomie précoce chez la poule domestique. *Compt. rend. Acad. Sc. Paris* **177**, 1074, 1923.
- *— Sur la signification de la glande génitale rudimentaire droite chez la Poule. *Compt. rend. Acad. Sc. Paris* **178**, 341, 1924.
- *— Sur l'activité endocrine du testicule impubère chez les Gallinacés. *Compt. rend. Acad. Sc. Paris* **178**, 881, 1924.
- *— Sur un nouveau cas d'inversion sexuelle expérimentale chez la Poule domestique. *Compt. rend. Acad. Sc. Paris* **178**, 1640, 1924.
- Bert, P., De la greffe animale, Thèse. Paris 1863.
- Recherches expérimentales pour servir à l'histoire de la vitalité propre des tissus animaux. Paris 1866.
- Berthold, Transplantation der Hoden. *Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt.*, S. 42, 1849.
- *Bialosuknia, W. und Kaczkowski, B., Recherches sur les groupes sérologiques chez les Moutons. *Compt. rend. Soc. Biol.* **90**, 1196, 1924.
- Biedl, Arthur, Innere Sekretion. 4. Aufl. Berlin 1922.
- , Peters und Hofstätter, Experimentelle Studien über die Einnistung und Weiterentwicklung des Eies im Uterus. *Zeitschr. f. Geburtshilfe u. Gynäkologie* **84**, 59, 1921.
- Bierens de Haan, J. A., Über homogene und heterogene Keimverschmelzungen bei Echiniden. *Arch. f. Entwicklungsmech.* **36**, 473, 1913.
- Über die Entwicklung heterogener Verschmelzungen bei Echiniden. *Arch. f. Entwicklungsmech.* **37**, 420, 1913.
- Bierich, R., Die Resultate der intraabdominalen Implantation von Kaltblüterembryonen in dem erwachsenen artgleichen Organismus. *Arch. f. Entwicklungsmech.* **50**, 593, 1922.
- Blatt, Nikolaus, Das Problem der partiellen und totalen Augen transplantation. *Graefes Arch. f. Ophthalmologie* **114**, 47, 1924.
- Blunck, H. und Speyer, W., Kopftransplantation bei Insekten. 1. Beilage zum Jahresbericht für 1924 des Naturwissenschaftlichen Vereins in Naumburg a. d. S. 23. Januar 1924.
- — Kopftausch und Heilungsvermögen bei Insekten. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* **123**, 156, 1924.
- — Die Fühler des *Hydrocus piceus* L. als sekundäre Respirationsorgane. *Zool. Anz.* **63**, 241, 1925.
- Boeke, J., Studien zur Nervenregeneration. I. Die Regeneration der motorischen Nerven Elemente und die Regeneration der Nerven der Muskelspindeln. *Verhandelingen Akademie van Wetenschappen Amsterdam* (2) **18**, Nr. 6, 1916.
- Studien zur Nervenregeneration. II. Die Regeneration nach Vereinigung ungleichartiger Nervenstücke (heterogene Regeneration) und die Funktion der Augenmuskel- und Zungennerven. Die allgemeinen Gesetze der Nervenregeneration. *Verhandelingen Akademie van Wetenschappen Amsterdam* **19**, Nr. 5, 1917.

- Börner, C., Vertauschte Köpfe. Beilage zu Nr. 19 des Naumburger Tageblattes, Mittwoch, 23. Januar 1924.
- Bondy und Neurath, Über experimentellen Hyperfeminismus. Wien. med. Wochenschr. 1922. (Dasselbst nicht aufgefunden.)
- Bonnefon et Lacoste, Recherches expérimentales sur la greffe de cornée. Compt. rend. Acad. Paris **158**, 2017, 1914.
- Born, Gustav, Die künstliche Vereinigung lebender Teilstücke von Amphibienlarven. Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterländ. Kultur, medizinische Sektion. 8. Juni 1894.
- Über die Ergebnisse der mit Amphibienlarven angestellten Verwachsungsversuche. Verhandl. d. anatom. Ges. Basel. 17. bis 20. April 1895.
- Über Verwachsungsversuche an Amphibienlarven. Arch. f. Entwicklunsmech. **4**, 349, 517, 1897.
- Bors, Ernst, Die Methodik der intrauterinen Operation am überlebenden Säugetierfötus. Roux' Arch. f. Entwicklunsmech. **105**, 655, 1925.
- Bouin und Ancel, Action de l'extrait de glande interstitielle du testicule sur le développement du squelette et des organes génitaux. Compt. rend. Acad. Sc. Paris **142**, 232, 1906.
- Sur l'effet des injections d'extrait de glande interstitielle du testicule sur la croissance. Compt. rend. Acad. Sc. Paris **142**, 298, 1906.
- Bradford, H. W., A case of Enuclation with replacement of the human globe by that of a rabbit. Boston medical and surgical Journ. **113**, 269, 1887.
- Brandt, W., Demonstrationen von Extremitätentransplantation an lebenden Tritonlarven. Münch. med. Wochenschr. **69**, Nr. 24, S. 912, 1922.
- Gliedmaßenpfpfungen. Naturwiss. Korrespondenz **1**, Heft 2, S. 35, 15. Juli 1923.
- Extremitätentransplantation an Triton taeniatus. Ein experimenteller Beitrag zum Determinationsproblem (1. Mitteilung). Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklunsmech. **103**, 517, 1924.
- Extremitätentransplantationen an Triton taeniatus. 2. Anatomischer Anzeiger **58**, 74, 1924.
- Experimentell erzeugte Gliedmaßenverdopplungen bei Triton. Versuch einer allgemeinen biologischen Deutung. Roux' Arch. f. Entwicklunsmechanik **106**, 193, 1925.
- Braus, Hermann, Einige Ergebnisse der Transplantation bei Bombinatorlarven. Verhandl. d. Anat. Ges. Jena, S. 53, 1904.
- Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven. Anatomischer Anzeiger **26**, 433, 1905.
- Neuere Ergebnisse der Gliedmaßenpfpfungen: Umwandlung eines rechten Beines in ein linkes. Naturwissenschaften **10**, 457, 477, 1922.

- Bresca, Giovanni, Experimentelle Untersuchungen über die sekundären Sexualcharaktere der Tritonen. Arch. f. Entwicklungsmechanik **29**, 403, 1910.
- Bucura, C. J., Beiträge zur inneren Funktion des weiblichen Genitales. Zeitschr. f. Heilkunde **28**, 3, 1907.
- Geschlechtsunterschiede beim Menschen. Wien und Leipzig 1913.
- Burns, Robert K., The sex of parabioc twins in amphibians. Anat. Rec. **27**, 198, 1924.
- (in extenso:) Journ. of exper. Zool. **42**, 31, 1925
- Further observations on parabioc amphibian larvae. Anat. Rec. **31**, 301, 1925.
- Burr, H. Saxton, Some experiments on the transplantation of the olfactory placode in *Amblystoma*. I. An experimentally produced aberrant cranial nerve. Journ. of comparative Neurol. **37**, 455, 1924.
- Burt, David R. R., The Head and Foot of *Pelmatohydra oligactis* Pall., as unipotent Systems. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **104**, 421, 1925.
- *Byrne, Joseph, Preliminary dilatation a phase of the pupillary light reflex. Amer. Journ. of Physiol. **61**, 369, 1922.
- Caillaud, F., Des monstruosités chez divers Mollusques. Journ. de Conchylogie (2, III) **7**, 226, 309, 1858.
- Cajál, S. Ramón y, El neurotropismo y la transplatación de los nervios. Trabajos del Laboratorio de Investigaciones Biológicas **11**, 81, Madrid 1913.
- Studios sobre la Degeneración y Regeneración del sistema nervioso. Madrid, Hijos de Nicolás moya, I. 1913; II. 1914.
- Calman, W. T., Chimaeras Dire. Nature, S. 11, 5. Juli 1924.
- Transplantation of Heads of Insects, S. 347, 6. September 1924.
- *Cameron, A. T. und O'Donoghue, C. H., Retinal reflexes of narcotized animals to sudden changes of intensity of illumination. Biol. Bull. **42**, 217, 1922.
- Cappe de Baillon, P., Monstres doubles et intersexués chez les Phasmides. Compt. rend. Acad. Sc. Paris **180**, 1371, 1925.
- Carleton, H. M., Exposé critique sur la culture des tissus. Bull. d'Histologie appliquée **1**, 1—19, 1—12, 1924.
- Carlson, A. J., The Transplantation of eyes. The Journ. of Amer. Med. Assoc. **83**, Nr. 15, S. 1185, 11. Oktober 1924.
- The Transplantation of eyes. Science **60**, Nr. 1559, S. X, 14. November 1924.
- Carmichael und Marshall, The Correlation of the Ovarian and Uterine Functions. Proc. Roy. Soc. B **79**, 387, 1907.
- Carrel, Alexis, Results of the Transplantation of Blood Vessels, Organs and Limbs. Journ. Amer. Med. Assoc. **51**, 1662, 1908.
- Résultat éloigné de la transplatación de l'artère poplitée d'un homme sur l'aorte d'une chienne. Soc. of Exper. Biol. and Med. New York 1908.

- Carrel, Alexis, Doppelte Nephrektomie und Reimplantation einer Niere. Arch. f. klin. Chirur. **28**, 379, 1909.
- und Guthrie, C. C., Exstirpation and Replantation of the Thyroid Gland with Reversal of the Circulation. Science, Oktober 1905.
- — Successful transplantation of both kidneys from a dog into a bitch with removal of both normal kidneys from the latter. Science **23**, 394, 1906.
- — Anastomoses of blood vessels by the patching method and transplantation of the kidney. Journ. Amer. Med. Assoc. **47**, 1648, 1906.
- — Complete Amputation of Thigh with Replantation. Amer. Journ. Med. Sc., N. S. **131**, 297, 1906.
- La Transplantation des Membres. Rev. de Chirur. **38**, 673, 1908.
- Castle, W. E. und Philipps, J. C., A successful ovarian Transplantation in the Guinea-Pig, and its bearing on Problems of Genetics. Science, N. S. **30**, 312, 1909.
- — On germinal transplantation in Vertebrates. Publications Carnegie Institution Washington, Nr. 144, 1911.
- Cauillery, M., Les problèmes de la sexualité. Paris 1913.
- *Cole, L. J., Experimental study of the imageforming powers of various types of eyes. Proc. of the Amer. Acad. S. 375, 1907.
- William H., The transplantation of skin in frog tadpoles, with special reference of the adjustment of grafts over eyes, and to the local specificity of integument. Journ. of exper. Zool. **35**, 353, 1922.
- Collins, H. H., Specificity of integument in the spotted newt, *Triturus viridescens*. Anat. Rec. **31**, 334, 1925.
- *Conte, A. und Vaney, C., Production expérimentale de Lepidoptères acéphales. Compt. rend. Ac. Paris **152**, 404, 1911.
- Copenhagen, W. M., Heteroplastic transplantation of the heart of *Amblystoma* embryos. Anat. Rec. **31**, 299, 1925.
- Crampton, H. E. jr., An Important Instance of Insect-Coalescence. Ann. New York Acad. Sc. **11**, 1898.
- An Experimental Study upon Lepidoptera. Arch. f. Entwicklungsmechanik **9**, 293, 1900.
- Crew, F. A. E., Studies in Intersexuality. II. Sex reversal in the Fowl. Proc. Roy. Soc. B **95**, Nr. 667, 1923.
- Dalcq, A., Études des transplantations de membres au point de vue des rapports de symétrie. Ref. L'année biol. **26**, N. S. 2/6, 623, 1921/22.
- Danchakoff, Vera und Agassiz, Anna, Growth and development of the neural plate in the allantois. Journ. of comparative Neurol. **37**, 397, 1924.
- Dauwart, Anna, Beznerva akcesorika pakalkaja, ieguta Pelobates fuscus ekstremitatu transplantacija. Latvijas Univers. Raksti, Riga, Nr. 9, 157, 1924.

- Dauwart, Anna, Moignon supplémentaire sans nerf développé par greffe chez le *Pelobates fuscus*. Referat d. vor. Année biologique **28**, 335, 1924.
- *Davenport, C. B., Inheritance of Plumage color in Poultry. Proc. Soc. for Exper. Biol. and Med. **7**, 168, 1910.
- The Transplantation of ovaries in Chickens. Journ. of Morphol. **22**, Nr. 1, 1911.
- *— Regeneration of Ovaries in mice. Journ. of exper. Zool. **42**, 1, 1925.
- Dawson, A. B., An Exception to Bateson's Rule of Secondary Symmetry. Biol. Bull. **38**, 77, 1920.
- Dederer, C., Studies in the transplantation of whole organs. Journ. Amer. Med. Assoc. **70**, 6, 1918.
- Homotransplantation of the kidney and ovary. Surg., Gynec. and Obst. **31**, 47, 1920.
- Demarquay, J. N., De la Régénération des organes et des tissus. Paris, Baillière, 1874.
- Delâge, Yves, La structure du protoplasma et les grands problèmes de la Biologie. Paris 1895.
- *— Embryons sans noyau maternel. Compt. rend. Acad. Sc. Paris **127**, 10. Oktober 1898.
- *— Études sur la Mérogonie. Arch. de Zool. expér. (3) **7**, 382, 1899.
- Desmond, W. F., Exstirpation and transplantation of the hypophys of fish and amphibians. Anat. Rec. **29**, 103, 1924.
- Detwiler, S. R., Experiments on the development of the shoulder girdle and the anterior limb of *Amblystoma punctatum*. Journ. of exper. Zool. **25**, 499, 1918.
- Experiments on the transplantation of limbs in *Amblystoma*. The formation of nerve plexuses and the function of the limbs. Journ. of exper. Zool. **31**, 117, 1920.
- Experiments on the Transplantation of Limbs in *Amblystoma*. Journ. of exper. Zool. **35**, 115, 1922.
- Experiments on the transplantation of the spinal cord in *Amblystoma*, and their bearing upon the stimuli involved in the differentiation of nerve cells. Journ. of exper. Zool. **37**, 339, 1923.
- Experiments on the reversal of the spinal cord in *Amblystoma* embryos at the level of the anterior limb. Journ. of exper. Zool. **38**, 293, 1923.
- The results of substituting an extraneous medulla for the cephalic end of the embryonic spinal cord in *Amblystoma*. Journ. of exper. Zool. **41**, 293, 1925.
- The Effects of replacing the cephalic End of the Embryonic Spinal cord by an extraneous Medulla in *Amblystoma*. Proc. Nat. Acad. Sc. Washington **10**, 64, 1924.
- Dommm, L. V., Sex-Reserval following ovariectomy in the Fowl. Proc. Exper. Biol. a. Med. **22**, 28, 1924.

- Driesch, Hans, Studien über das Regulationsvermögen. IV. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. Arch. f. Entwicklungsmech. **10**, 411, 1900.
- Neue Versuche über die Entwicklung verschmolzener Echinidenkeime. Arch. f. Entwicklungsmech. **30/1**, 8, 1910.
- Altes und Neues zur Entwicklungsphysiologie des jungen Asteridenkeimes. Arch. f. Entwicklungsmech. **20**, 1, 1905.
- Dürken, B., Das Verhalten transplantiertier Beinknospen von *Rana fusca* und die Vertretbarkeit der Quelle des formativen Reizes. Zeitschr. f. wissensch. Zool. **115**, 58, 1916.
- Ebeling, Albert H. und Carrel, Anne, Remote Results of Complete Homotransplantation of the Cornea. Journ. of exper. Med. **34**, 435, 1921.
- *Edinger, L., Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane. 7. Aufl. Leipzig, Vogelsang, 1904.
- Ehrenpreis, Alfred, Milztransplantation an arterwachsenen Urodelen. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **102**, 573, 1924.
- Ekman, Gunnar, Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Kiemenregion (Kiemenfäden und Kiemenspalten) einiger anuren Amphibien. Morphol. Jahrb. **47**, 419, 1913.
- Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung des Peribranchialraumes bei Bombinator. Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar **56**, Afd. A., Nr. 14, 1913/14.
- Experimentelle Beiträge zur Entwicklung des Bombinatorherzens. Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar **63**, 1, 1921.
- Neue experimentelle Beiträge zur frühesten Entwicklung des Amphibienherzens. Commentationes Biologicae der Societas Scientiarum Fennica, Helsingfors, **1**, 9, 1924.
- Experimentelle Beiträge zur Herzentwicklung der Amphibien. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. **106**, 320, 1925.
- *Engelking, E., Vergleichende Untersuchungen über die Pupillenreaktion bei der angeborenen totalen Farbenblindheit. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. **69**, 177, 1922.
- Erdmann, Rhoda, Praktikum der Gewebepflege oder Explantation besonders der Gewebezüchtung. Berlin, J. Springer, 1922.
- Archiv für experimentelle Zellforschung besonders Gewebezüchtung (Explantation). Jena, Fischer, ab 1925.
- *Essenberg, J. M., Sex-differentiation in the viviparous Teleost *Xiphophorus helleri*. Biol. Bull. **45**, 46, 1924.
- Faldino, Giulio, Sullo sviluppo dei tessuti embrionali omoplastici innestati nella camera anteriore dell'occhio del Coniglio. Archivio di Scienze biologiche **5**, 328, 1924.
- Filatow, D., Exstirpation und Verpflanzung von Gehörbläschen bei Bufolarven. Rev. Zool. Russ., Moscou, **1**, 1—2, 1916.

- Filatow, D., Über die unabhängige Entstehung der Linse bei *Rana esculenta*. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsmech. **104**, 50, 1925.
- Ersatz des linsenbildenden Epithels von *Rana esculenta* durch Bauchepithel von *Bufo vulgaris*. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. **105**, 475, 1925.
- Finkler, Walter, Kopftransplantation an Insekten. I. Funktionsfähigkeit replantierter Köpfe. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **99**, 104, 1923.
- Kopftransplantation an Insekten. II. Austausch von Hydrophilusköpfen zwischen Männchen und Weibchen. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **99**, 119, 1923.
- Kopftransplantation an Insekten. III. Einfluß des replantierten Kopfes auf das Farbkleid anderer Körperteile. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **99**, 126, 1923.
- Finlay, G. F., Studies on Sex Differentiation in the Fowl. British Journ. Exper. Biol. **2**, 439, 1925.
- Fischel, Alfred, Weitere Mitteilungen über die Regeneration der Linse. Arch. f. Entwicklungsmech. **15**, 1, 1903.
- Über rückläufige Entwicklung. 1. Die Rückbildung der transplantierten Augenlinse. 2. Über Umbildung des Hautepithels bei Urodelenlarven. Arch. f. Entwicklungsmech. **42**, 1, 1916.
- Fischer, Albert, Cultures of organized tissues. Journ. of exper. Med. **36**, 393, 1922.
- Tissue culture, Studies in exper. Morphology and general Physiology of tissue cells in vitro; a textbook. Copenhagen, Levin a. Munksgaard, 1925.
- Fisher, N. F., The influence of the gonad hormones on the seminal vesicles Amer. Journ. Physiol. **64**, 244, 1923.
- Foges, A., Zur Hodentransplantation bei Hähnen. Zentralbl. f. Physiol. Nr. 26 (Verhandl. d. Physiol. Ges. Wien), 1898.
- Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Pflügers Arch. **93**, 39, 1902.
- *Fricken, v., Über die Entwicklung, Atmung und Lebensweise der Gattung *Hydrophilus*. (Tagebl. d. 60. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte. Wiesbaden 1887.) Biol. Centralbl. **7**, 633, 1887/88.
- *Fujita, H., Regenerationsprozeß der Netzhaut des Tritons und des Frosches. Arch. f. vergleich. Ophthalmol. **3**, 356, 1913.
- Galeotti, G., Sugli innesti con cellule embrionali tra tessuti ontogeneticamente affini. Arch. f. Entwicklungsmech. **13**, 213, 1902.
- Galtsoff, Paul S., Histogenesis of red sponge, *Microciona prolifera* Ver. from dissociated tissue cells. Anatomical Record **29**, 107, 1924.
- Garbowski, Tadäus, Über Blastomerentransplantation bei Seeigeln. Bull. Acad. Sc. Cracovie m. n. Cl. S. 169, 1904.
- Gassul, R., Homoplastische Transplantation von Explantaten aus erwachsener Froschhaut. Deutsch. med. Wochenschr. **35**, 1163, 1922.

- Gassul, R., Exper. Studie über Auspflanzung, Überpflanzung und Regeneration von Explantation an erwachsener Froschhaut. Arch. f. Entwicklungsmech. **52**, 400, 1923.
- Geinitz, Bruno. Embryonale Transplantation zwischen Urodelen und Anuren. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. **106**, 357, 1925.
- Gemelli, Fra Agostino, Ricerche sperimentali sullo sviluppo dei nervi degli arti pelvici di *Bufo vulgaris* innestati in sede anomalo. Revista di Pathologia, Nervosa e Mentale, Firenze **11**, 328, 1906.
- *Gerhartz, Heinrich, Anatomie und Physiologie der samenableitenden Wege der Batrachier. Arch. f. mikroskop. Anat. **65**, 1905.
- *— Rudimentärer Hermaphroditismus bei *Rana esculenta*. Arch. f. mikroskop. Anat. **65**, 1905.
- Giard, M. A., Recherches sur les Synascidies, thèse 1872.
- Y a-t-il antagonisme entre la „Grefte“ et la „Régénération“? Compt. rend. Soc. Biol. (10) **3**, 180, 1896.
- Giardina, A., Ricerche sperimentali su girini di anuri. a) Sul modo di formazione della coda. b) Regolazioni primarie e regolazioni secondarie nello sviluppo degli Anuri. c) Innessi di code o parti di code. Monitore zoologico **16** (zit. 1907, 322), 1905.
- I muscoli metamERICI delle larve di anuri e la teoria segmentale del Loeb. Arch. f. Entwicklungsmech. **23**, 258, 1907.
- Giorgi, P. de, Les potentialités des régénérats chez *Salamandra maculosa*. Croissance et différenciation. Rev. Suisse Zool. **31**, 1, 1924.
- und Guyénot, Emile, Les potentialités des Régénérats; croissance et différenciation. Compt. rend. séanc. Soc. Biol. **89**, 488, 21. Juni 1923.
- Goetsch, W., Regeneration und Transplantation bei Planarien. I. Arch. f. Entwicklungsmech. **49**, 359, 1921.
- Hermaphroditismus und Gonochorismus bei Hydrozoen. I. Zoologischer Anzeiger **54**, 6, 1922.
- Chimärenbildung bei Coelenteraten. I. Zoologischer Anzeiger **56**, 289, 1923.
- Fortpflanzungserscheinungen an tierischen Chimären. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre **33**, 294, 1924.
- Die Symbiose der Süßwasser-Hydroiden und ihre künstliche Beeinflussung. Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere (Abt. A d. Zeitschr. f. wissensch. Biol.) **1**, 660, 1924.
- Tierkonstruktionen, neue Ergebnisse der experimentellen Zoologie. München, Allgemeine Verlagsanstalt, 1925.
- Zusammengesetzte Tiere. Natur **16**, 1925.
- Regeneration und Determination. Biol. Zentralbl. **45**, 641, 1925.

- Goffart, H., Kopftransplantation an den Larven des Mehlkäfers (*Tenebrio molitor*). Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde **21** (Nr. 18), 411, 1924.
- *Goldflam, S., Zur Frage der sogenannten willkürlichen Pupillenbewegung. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. **69**, 407, 1922.
- Goodale, H. D., A feminized cockerel. Science **41**, 594, 1914.
- A feminized cockerel. Journ. of exper. Zool. **20**, 421, 1916.
- Feminized male birds. Genetics **3**, 1918. (Zit. Lipschütz, 1919, 307).
- Goodman, Charles, Transplantation. International Clinic (32) **3**, 54, 1922.
- Goto, Naoshi, Experimentelle Untersuchung der inneren Sekretion des Ovariums durch Parabiosentiere. Arch. f. exper. Path. u. Pharm. **94**, 124, 1922.
- Gräper, Ludwig, Extremitätentransplantation an Anurenlarven. Anatomischer Anzeiger **55**, Ergänzungsheft, Verhandl. d. Anat. Ges. Erlangen, 24. bis 27. April 1922.
- Extremitätentransplantationen an Anuren. I. Mitteilung. Arch. f. Entwicklungsmech. **51**, 284, 1922.
- Extremitätentransplantation an Anuren. II. Mitteilung: Reverse Transplantationen. Arch. f. Entwicklungsmech. **51**, 587, 1922.
- Determination und Differenzierung. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **98**, 210, 1923.
- Extremitätentransplantation an Anuren. IV. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **102**, 263, 1924.
- *Gray, A., Transplantation of Shells. Nature **18**, 120, 1878.
- Greenwood, A. W., Gonad Grafts in Embryonic Chicks and their Relation to Sexual Differentiation. British Journ. of exper. Biol. **2**, 165, 1925.
- Gonad grafts in the Fowl. Brit. Journ. Exper. Biol. **2**, 469, 1925.
- Grigorieff, V. G., Die Schwangerschaft bei Transplantation der Eierstöcke. Centralbl. f. Gynäkol. **21**, 663, 1897.
- Über die Transplantation von Ovarien (russisch). St. Petersburg 1897.
- Groll, O., Über Transplantation von Rückenhaut an Stelle der Conjunktiva bei Larven von *Rana fusca*. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **100**, 385, 1923.
- Gross, O., Transplantationsversuche an Hartgebilden des Integumentes etc. bei Teleostiern und Amphibien. Inaug. Dissertation, Basel 1906.
- Grosser, O. und Przi Bram, H., Einige Mißbildungen beim Dornhai (*Acanthias vulgaris* Risso). Arch. f. Entwicklungsmech. **22**, 21, 1906.
- Guist, Über die Ernährungsverhältnisse der Netz- und Aderhaut beim Rattenaugen. Bericht über die Koppanyischen Trans-

- plantationsversuche. Wien. ophthalmol. Ges., gemeinsam mit der Wien. biol. Ges., Sitzung vom 11. Dezember 1922. Wien. klin. Wochenschr. **36**, 38, 1923.
- Guist, Über Ernährungsverhältnisse der Netz- und Aderhaut beim Rattenauge; Bericht über die Koppányischen Transplantationsversuche. Zeitschr. f. Augenheilk. **50**, 54, 1923.
- Guthrie, C. C., Survival of engrafted Tissues, A. Thyroid (Including Parathyroid), B. Kidney (Including Adrenal). Journ. Amer. Med. Assoc. **54**, 831, 1910.
- Results of Removal and Transplantation of Ovaries in Chickens. Amer. Journ. Physiol. **19**, S. XVI, 1907.
- Further Results of Transplantation of Ovaries in Chickens. Journ. of exper. Zool. **5**, 563, 1908.
- On Evidence of Soma Influence on offspring from engrafted ovarian Tissue. Science, N. S. **33**, 816, 1911.
- and Huck, Bulletin Johns Hopkins Hospital, Feb./March 1923.
- Guyénot und Ponse, Nouveaux résultats concernant le déterminisme des caractères sexuels secondaires du crapaud (*Bufo vulgaris*). Compt. rend. Soc. Biol. **89**, 129, 1923.
- Haberlandt, L., Über hormonale Sterilisierung des weiblichen Tierkörpers. Münch. med. Wochenschr. S. 1577, 1921.
- Über hormonale Sterilisierung weiblicher Tiere durch subkutane Transplantation von Ovarien trächtiger Tiere. Pflügers Arch. **194**, 235, 1922.
- Halban, Josef, Über Ovarientransplantation. Wien. klin. Wochenschrift **12**, 1243, 1899.
- Über den Einfluß der Ovarien auf die Entwicklung des Genitales. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. **12**, 496, 1901.
- Hammond und Sutton, International Clinics **22**, Ser. 1, S. 150, 1912.
- Hanau, A., Versuche über den Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf die sekundären Geschlechtscharaktere. Pflügers Arch. **65**, 516, 1897.
- Hargitt, C. W., Experimental Studies on Hydromedusae. Biol. Bull. **1**, 35, 1900.
- Harms, W., Über Degeneration und Regeneration der Daumenschwielen und -drüsen bei *Rana fusca*. Pflügers Arch. **128**, 25, 1909.
- Hoden- und Ovarialinjektionen bei *Rana fusca*-Kastraten. Pflügers Arch. **133**, 27, 1910.
- Beeinflussung der Daumenballen des Kastraten durch Transplantation auf normale *Rana fusca* (Rös.). Zoologischer Anzeiger **39**, 145, 1912.
- Ovarialtransplantation auf fremde Spezies bei Tritonen. Zoologischer Anzeiger **37**, 225, 1911.
- Überpflanzung von Ovarien in eine fremde Art. I. Mitteilung. Versuche an Lumbriciden. Arch. f. Entwicklungsmech. **34**, 90, 1912.

- Harms, W., Überpflanzung von Ovarien in eine fremde Art. 2. Mitteilung. Versuche an Tritonen. Arch. f. Entwicklungsmech. **35**, 748, 1913.
- Experimentelle Untersuchungen über die innere Sekretion der Keimdrüsen. Jena, G. Fischer, 1914.
- Harrison, Ross G., The Growth and Regeneration of the Tail of the Frog Larva. Studied with the aid of Born's Method of Grafting. Arch. f. Entwicklungsmech. **7**, 430, 1898.
- Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien. Arch. f. mikroskop. Anat. **53**, 35, 1903.
 - Experiments on transplanting limbs and their Bearing upon the Problems of the Development of Nerves. Journ. of exper. Zool. **4**, 239, 1907.
 - Experiments on the Development of the limbs in Amphibia. Proc. Nat. Acad. of Sc. **1**, 539, 1915.
 - Transplantation of Limbs. Proc. Nat. Acad. of Sc. **3**, 245, 1917.
 - On the reversal of laterality in the limbs of Amblystoma embryos. Anat. Rec. **10**, Nr. 3, 1916.
 - Further experiments on the laterality of transplanted limbs. Anat. Rec. **11**, Nr. 6, 1917.
 - Experiments on the development of the fore limb of Amblystoma, a self-differentiating equipotential system. Journ. of exper. Zool. **25**, 413, 1918.
 - On relations of symmetry in transplanted limbs. Journ. of exper. Zool. **32**, 1, 1921.
 - Neuroblast versus Sheath Cell in the Development of Peripheral Nerves. Journ. of comparative Neurol. **37**, 123, 1924.
 - The development of the balancer in Amblystoma, studied by the method of transplantation and in relation to the connective-tissue problem. Journ. of exper. Zool. **41**, 349, 1925.
 - Some unexpected Results of the heteroplastic Transplantation of Limbs. Proc. Nat. Acad. Sc. Washington **10**, 69, 1924.
 - Heteroplastic transplantations of the eye in Amblystoma. Anat. Rec. **31**, 299, 1925.
 - The Effect of reversing the medio-lateral or transverse axis of the fore-limb bud in the Salamander-Embryo (Amblystoma punctatum Linn.). Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. **106**, 469, 1925.
- Hazen, A. P., The Regeneration of a Head instead of a Tail in the Earthworm. Anatomischer Anzeiger **16**, 536, 1899.
- Heape, W., Preliminary note on the transplantation and growth of the mammalian ova within a uterine foster mother. Proc. Roy. Soc. London **48**, 457, 1890.
- The artificial insemination of Mammals and subsequent possible fertilization of their ova. Proc. Roy. Soc. London **61**, 52, 1897.

- Heape, W., Further Note on Transplantation and Growth of mammalian Ova within a uterine foster mother **62**, 178, 1898.
- Hefferan, Mary, Experiments in Grafting Hydra. Arch. f. Entwicklungsmech. **13**, 565, 1902.
- Helff, O. M., Factors involved in the formation of the opercular leg perforation in anuran larvae during metamorphosis. Anat. Rec. **29**, 102, 1924.
- Herlitzka, Amedeo, Sul trapiantamento dei testicoli. Arch. f. Entwicklungsmech. **9**, 140, 1900.
- *Hertling, Helmuth, Mitteilungen über Augenexstirpation und Augenregeneration bei Triton taeniatus. Arch. f. Entwicklungsmechanik **49**, 545, 1921.
- Hertwig, Paula, Bastardierungsversuche mit entkernten Amphibieneiern. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **100**, 41, 1923.
- *Hess, C. v., Über „Sehfasern“ und „Pupillenfasern“ im Sehnerven. Med. Klinik **18**, 1214, 1922.
- *Hirschler, Jan, Studien über Regenerationsvorgänge bei Lepidopterenpuppen. Anatomischer Anzeiger **23**, 612, 1903.
- *— Weitere Regenerationsstudien an Lepidopterenpuppen (Regeneration des vorderen Körperendes). Anatomischer Anzeiger **25**, 417, 1904.
- Hoadley, Leigh, The independent differentiation of isolated chickprimordia in chorio-allantoic grafts: I. The eye, nasal region, otic region, and mesencephalon. Biol. Bull. **46**, 281, 1924.
- *Hoge, Mildred A., The Influence of Temperature on the Development of a Mendelian Charakter. Journ. of exper. Zool. **18**, 242, 1915.
- Hooker, D., Studies on regeneration in the spinal cord. II. The effect of reversal of a portion of spinal cord at the stage of the closed neural folds on the healing of the cord wounds, on the polarity of the elements of the cord, and on the behavior of frog embryos. Journ. comparative Neurol. **27**, 421, 1917.
- Preliminary results of rotation of portions of the embryonic spinal cord about its long axis. Anat. Rec. **23**, 20, 1922.
- *Hope, F. W., Annals a. Magazine of Natural History **18**, 353, 1846.
- Hunter, J., Account on an extraordinary Pheasant. Philosophical Transactions **70**, 527, I., 1780.
- Imre, Joseph, The Transplantation of eyes. The Journ. of Amer. Med. Assoc. **83**, Nr. 14, S. 1907, 4. Oktober 1924.
- Isayama, S., Über die Flimmerrichtung an verkehrt zur Verheilung gebrachten Abschnitten der Trachea. Zeitschr. f. Biol. **82**, 155, 1924.
- Ischikawa, C., Trembleys Umkehrungsversuche an Hydra, nach neuen Versuchen erklärt. Zeitschr. f. wissensch. Zool. **49**, 433, 1890.

- Issajev, V. M. (Petrograd), Chimerae of hydrae. I. Congress Russian Zoologists, Anatomists, Histologists Petrograd 1922. Ed. Derjugin (russisch), S. 152, 1923.
- On heteromorphoses. Congress usw. (russisch), S. 153, 1923.
- Vererbungsstudien an tierischen Chimären. Biol. Zentralbl. **43**, 115, 1923.
- Researches on animal chimaeras. Journ. of Genet. **14**, 275, 1924.
- *Iwanow, Elie, Über künstliche Befruchtung von Säugetieren. Biol. Zentralbl. **23**, 640, 1903.
- *— Untersuchungen über die Ursache der Unfruchtbarkeit von Zebroiden. Biol. Zentralbl. **25**, 789, 1905.
- *— The application of artificial insemination in the breeding of silver and black Foxes. The Veterinary Journ. S. 164, 1923.
- *— Experiments on the desinfection of sperm in Mammals, especially in relation to dourine in Horses. Parasitology **15**, 122, 1923.
- *— De la fécondation artificielle des Mammifères et des Oiseaux. Compt. rend. Acad. Sc. Paris **168**, 1854, 1924.
- *Janda, Viktor, Die Regeneration der Geschlechtsorgane bei *Criodrilus lacuum* Hoffm. I. Arch. f. Entwicklungsmech. **33**, 345, 1912.
- *— Die Regeneration der Geschlechtsorgane bei *Criodrilus lacuum* Hoffm. II. Arch. f. Entwicklungsmech. **34**, 557, 1912.
- *— Neue Untersuchungen über die Regeneration der Geschlechtsorgane bei den Oligochäten (Sep.), S. 29. 1918.
- *— Regeneration of the Reproductive Organs of *Rhynchelmis limosella* Hoffm. Veitniki Král Čeckí Spet. panki **1**, 1923.
- *— Die Regeneration der Geschlechtsorgane bei *Rhynchelmis limosella* Hoffm. Zoologischer Anzeiger **59**, 257, 1924.
- Janssens, F. A., Production artificielle de larves géantes et monstruenses dans l'Arbacia. La Cellule **21**, 1904. (Zit. Bierens 1913, 535.)
- Jellinek, Auguste, Die Replantation von Augen. VII. Dressurversuche an Ratten mit optisch verschiedenen Dressurgefäßen. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **99**, 82, 1923.
- Jenkinson, J. W., On the development of isolated pieces of the gastrulae of the Sea-Urchin, *Strongylocentrotus lividus*. Arch. f. Entwicklungsmech. **32**, 269, 1911.
- Jensen, P., Über individualphysiologische Unterschiede zwischen Zellen der gleichen Art. Pflügers Arch. **62**, 172, 1895.
- *Jickeli, Carl, Der Bau der Hydroidpolypen. Morphol. Jahrb. **8**, 373, 1882.
- Joest, Ernst, Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entwicklungsmech. **5**, 419, 1897.

- Kadanoff, Dimitri, Untersuchungen über die Regeneration der sensiblen Nervenendigungen nach Vertauschung verschieden innervierter Hautstücke. *Roux' Arch. f. Entwicklungsmech.* **106**, 249, 1925.
- Kahn, R. H., Kopftransplantation an *Carausius morosus*. *Zoologischer Anzeiger* **62**, 75, 1925.
- Kammerer, Paul, Vererbung erzwungener Farbveränderungen. IV. Das Farbkleid des Feuersalamanders (*Salamandra maculosa* Laur.) in seiner Abhängigkeit von der Umwelt. *Arch. f. Entwicklungsmech.* **36**, 4, 1913.
- Vererbung erzwungener Formveränderungen. I. Die Brunftschwiele des *Alytes*männchen aus „Wassereiern“. *Arch. f. Entwicklungsmech.* **55**, 323, 1919.
- *Kändler, Rudolf, Die sexuelle Ausgestaltung der Vorderextremität der anuren Amphibien. *Jenaische Zeitschr.* **LX**, 175, 1924.
- *Keilin, D., On the appearance of gaz in the tracheae of Insects. *Proc. Cambridge Philosoph. Soc., Biol. Sect.* **1**, 63, 1924.
- *Kellogg, Vernon L., Influence of the Primary Reproductive Organs on the Secondary Sexual Characters. *Journ. of exper. Zool.* **1**, 601, 1904.
- King, Helen Dean, Regeneration in *Asterias vulgaris*. *Arch. f. Entwicklungsmech.* **7**, 351, 1898.
- Observations and Experiments on Regeneration in *Hydra viridis*. *Arch. f. Entwicklungsmech.* **13**, 135, 1902.
- Klatt, B., Über die Keimdrüsentransplantation bei Schwammspinnern. *Zeitschr. f. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre*, 1919. (Nicht eingesehen.)
- Knauer, E., Einige Versuche von Ovarientransplantation am Kaninchen. *Zentralbl. f. Gynäkol.* Nr. 20, S. 524, 1896.
- Über Ovarientransplantation. *Wien. klin. Wochenschr.* **12**, 1219, 1899.
- Über Ovarientransplantation. *Arch. f. Gynäkol.* **10**, 322, 1900.
- Kogan, I. G., siehe Koltzoff, 1924, S. 3.
- Kolmer, Walter, Die Replantation von Augen. V. Histologische Untersuchungen an transplantierten Augen. *Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech.* **99**, 64, 1923.
- Koltzoff, Nic., *Experimental Biology and the Work of the Moscow Institute.* *Science* **59**, Nr. 1536, S. 497, 6. Juni 1924.
- Kopeć, St., Experimentaluntersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen. *Bull. Acad. Sc. Cracovie B*, November, S. 893, 1908.
- Über morphologische und histologische Folgen der Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. *Bull. Acad. Sc. Cracovie B*, März, S. 186, 1910.
- Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. *Arch. f. Entwicklungsmech.* **33**, 1, 1911.

- Kopeć, St., Über die Funktionen des Nervensystems der Schmetterlinge während der sukzessiven Stadien ihrer Metamorphose. *Zoologischer Anzeiger* **40**, 353, 1912.
- Regenerationsversuche an Fühlern, Augen, Mundwerkzeugen und Körperwarzen der Schmetterlingsraupen und Imagines. *Bull. Acad. d. Sc. Cracovie B*, S. 1096, October 1912.
 - Untersuchungen über die Regeneration von Larvalorganen und Imaginalscheiben bei Schmetterlingen. *Arch. f. Entwicklungsmechanik* **37**, 440, 1913.
 - Nochmals über die Unabhängigkeit der Ausbildung sekundärer Geschlechtscharaktere von den Gonaden bei Lepidopteren (Fühlerregenerationsversuche mit Kastration und Keimdrüsen- transplantation kombiniert). *Zoologischer Anzeiger* **43**, 65, 1913.
 - Experiments on Metamorphosis of Insects. *Bull. Acad. Sc. Cracovie B*, S. 57, Januar-März 1917.
 - Lokalisationsversuche am zentralen Nervensystem der Raupen und Falter. *Zoologische Jahrbücher, Abt. a: Zool. u. Physiol.*, **36**, 453, 1918.
 - Mutual Relationship in the Development of the Brain and Eyes of Lepidoptera. *Journ. of exper. Zool.* **36**, 459, 1922.
 - Physiological Self-Differentiation of the Wing-Germs grafted on Caterpillars of the Opposite Sex. *Journ. of exper. Zool.* **36**, 469, 1922.
 - Studies on the necessity of the brain for the inception of insect metamorphosis. *Biol. Bull.* **42**, 323, 1922.
 - * — The Influence of the Nervous System on the Development and Regeneration of Muscles and Integument in Insects. *Journ. of exper. Zool.* **37**, 15, 1923.
- Koppányi, Theodor, Die Replantation von Augen. II. Haltbarkeit und Funktionsprüfung bei verschiedenen Wirbeltierklassen. *Akademischer Anzeiger Wien* Nr. 7 u. 8, 1921.
- Die Replantation tierischer Augen und deren Funktionsfähigkeit. Vortrag Wiener Ophthalmologische Gesellschaft. *Wien. med. Wochenschr.* Nr. 33, 1921.
 - Verpflanzung tierischer Augen und deren Funktionsfähigkeit. Sitzung der ophthalmologischen Gesellschaft gemeinsam mit der biologischen Gesellschaft, 4. Juli 1921. *Zeitschr. f. Augenheilk.* **47—49**, 21, 1922.
 - Verpflanzung tierischer Augen und deren Funktionsfähigkeit. Diskussion: Kolmer, Sachs, Marburg, Pillat, Guist. *Zeitschr. f. Augenheilk.* **47—49**, 21, 1922.
 - Die Replantation von Augen. II. Haltbarkeit und Funktionsprüfung bei verschiedenen Wirbeltierklassen. *Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech.* **99**, 15, 1923.
 - Die Replantation von Augen. III. Die Physiologie der replantierten Säugeraugen. *Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmechanik* **99**, 42, 1923.

- Koppányi, Theodor, Die Replantation von Augen. IV. Über das Wachstum der replantierten Augen. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmechanik **99**, 60, 1923.
- Die Replantation von Augen. VI. Wechsel der Augen- und Körperfarbe. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **99**, 76, 1923.
- Erhaltung der Spermatogenese im autophor transplantierten Urodelenhoden (Biologie des Pleurodeles I). Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **102**, 707, 1924.
- Experiments on Whole Spleen Transplantation. Journ. Amer. Med. Assoc. **83**, 1654, 1924.
- und Baker, Clyde, Further Studies on Eye Transplantation in the Spotted Rat. Amer. Journ. of Physiol. **71**, 343, 1925.
- *— und Pearcy, T. Frank, Studies on the Clasp Reflex in Amphibia. Amer. Journ. of Physiol. **71**, 34, 1924.
- Kornfeld, Werner, Abhängigkeit der metamorphotischen Kiemenrückbildungen vom Gesamtorganismus der Salamandra maculosa. Arch. f. Entwicklungsmech. **40**, 369, 1914.
- Korschelt, E., Über Doppelbildung bei Lumbriciden. Zool. Jahrbücher, Supplement **7**, 1904.
- Regeneration und Transplantation. Jena, Fischer, 1907.
- Krause, W., Über experimentellen Hermaphroditismus. Deutsch. med. Wochenschr. Nr. 42, 1923.
- *Kuntz, Albert und Zozaya, José, The feeding reactions of Amblystoma tigrinum. Anat. Rec. **23**, 123, 1922.
- Kurz, Oskar, Die beinbildenden Potenzen entwickelter Tritonen. Arch. f. Entwicklungsmech. **34**, 588, 1912.
- Versuche über Polaritätsumkehr am Tritonenbein. Arch. f. Entwicklungsmech. **50**, 186, 1922.
- *Lashley, S., Visual Discrimination of Form and Size in the Albino Rat. Journ. of animal Behaviour **2**, 310, 1912.
- *— Studies of cerebral function in learning. III. The motor areas. (Dep. of psychol. Univ. of Minnesota, Minneapolis.) „Brain“ **44**, Tl. 3, S. 255, 1921.
- Lataste, Fernand, A propos de la Régénération symétrique d'un membre de Triton. Compt. rend. Soc. Biol. **93**, 920, 1925.
- Laurens, H. und Williams, J. W., Photochemical changes in the retina of normal and transplanted Eye of Amblystoma larvae. Journ. of exper. Zool. **23**, 71, 1917.
- *Leboucq, Georges, La macula lutea des Primates. Compt. rend. Assoc. d. Anat. **17**, 185, 1922.
- Legrange, De l'heteroplastie orbitaire (Grefte de l'oeil de lapin). Académie de Médecine 7. Juli 1909.
- *Lehmann, Hans, Biologische Beobachtungen an Notonecta glauca L. Zool. Jahrbücher, Abt. Syst. geogr. Biol. **46**, 121, 1922.
- *Lemon, C. C., Notes on the Physiology of Regeneration of Parts in Planaria maculata. Biol. Bull. **1**, 193, 1900.

- Lengerken, Hanns v., Kopftransplantation an Coleopteren. I. Beitrag. Zoologischer Anzeiger **59**, 166, 1924.
- Lewis, G. H., On the origin and differentiation of the optic vesicle in amphibian embryos. Anat. Rec. **1**, Nr. 6, 1907.
- W. H., Experimental Studies on the development of the eye in Amphibia. I. On the origin of the lens. Amer. Journ. Anat. **3**, 512, 1904.
- Experimental Studies on the Development of the Eye in Amphibia. Journ. of exper. Zool. **2**, 431, 1905.
- Experimental Evidence in Support of the Theory of Outgrowth of the Axis Cylinder. Amer. Journ. Anat. **6**, 1907.
- Lens-formation from strange ectoderm in *Rana sylvatica*. Amer. Journ. Anat. **7**, 145, 1907.
- Experiments on the origin and differentiation of the optic vesicle in Amphibia. Amer. Journ. Anat. **7**, 259, 1907.
- Lexer, E., Die freien Transplantationen. I. Neue Deutsche Chirurg., Stuttgart 1919.
- Lipschütz, A., Umwandlung der Clitoris in ein penisartiges Organ bei der experimentellen Maskulierung. Arch. f. Entwicklungsmech. **44**, 196, 1918.
- Prinzipielles zur Lehre von der Pubertätsdrüse. Arch. f. Entwicklungsmech. **44**, 207, 1918.
- Die Pubertätsdrüse und ihre Wirkungen. Bern 1919.
- The Internal Secretions of the Sex Glands. Cambridge, Heffer, 1924.
- Intervention opératoire testiculaire et antagonisme des glandes sexuelles. Compt. rend. séanc. Soc. Biol. **91**, 865, 1924.
- A propos du mécanisme de l'action féminisante de la Greffe ovarienne. L'hétérogreffe ovarienne de la Lapine au Cabaye n'éveille pas d'effet hormonal féminin. Compt. rend. séanc. Soc. Biol. **91**, 870, 1924.
- Latent glandular hermaphroditism. New „unbolting“ experiments. Journ. of Physiol. **59**, 333, 1924.
- Analyse, par fractionnement du temps de latence, de l'effet hormonal Féminin chez des Males féminisés. Compt. rend. séanc. Soc. Biol. **92**, 141, 1925.
- Nouveaux faits relatifs à la fonction endocrine des fragments testiculaires. Bull. d'histologie appliqué **2**, 1, 1925.
- Influence de l'âge du porteur sur la fonction endocrine de la Greffe ovarienne. Compt. rend. séanc. Soc. Biol. **93**, 1066, 1925.
- Conditions déterminant la durée du temps de latence dans l'hermaphroditisme expérimental. Compt. rend. séanc. Soc. Biol. **93**, 1409, 1925.
- Réaction spécifique à la greffe ovarienne chez des Cobayes males et femelles. Compt. rend. séanc. Soc. Biol. **93**, 1463, 1925.
- und Adamberg, Leïda, Hyperféminisation et rut prolongé. Base endocrine de l'hyperféminisation. Compt. rend. séanc. Soc. Biol. **93**, 413, 1925.

- Lipschütz, A. und Adamberg, Leïda, Nouvelles expériences sur la loi de la constance folliculaire. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **93**, 1464, 1925.
- und Krause, W., Recherches quantitatives sur l'hermaphroditisme experimental. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **89**, 220, 1923.
 - — Temps de latence dans l'hermaphroditisme expérimental. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **89**, 1135, 1923.
 - Lange, F. und Svikul, D., La production d'hormones ovariennes ou testiculaires est elle inhibée dans l'hermaphroditisme glandulaire latent? *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **92**, 145, 1925.
 - und Perli, H., Hermaphroditisme expérimental chez les males a Testicule intact. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **93**, 1068, 1925.
 - und Tiitso, M., Le problème de l'hyperféminisation. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **92**, 143, 1925.
 - und Voss, H. E. V., Hermaphroditisme experimental causé par transplantation ovarienne intrarénale avec réduction de la masse testiculaire. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **90**, 199, 1924.
 - — Le problème de l'antagonisme des glandes sexuelles dans l'hermaphroditisme expérimental. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **90**, 1141, 1924.
 - — Déclanchement de l'action hormonale féminine par castration testiculaire dans l'hermaphroditisme expérimental glandulaire. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **90**, 1239, 1924.
 - — A propos du mécanisme de l'action inhibitrice du testicule dans l'hermaphroditisme expérimental glandulaire. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **90**, 1332, 1924.
 - — Nouvelles observations sur le temps de latence de l'action hormonale et la quantité d'ovaire implantée dans l'hermaphroditisme expérimental. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **90**, 1410, 1924.
 - — Nouveaux faits concernant l'antagonisme entre les glandes sexuelles. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **91**, 868, 1924.
 - — und Voss, H. E. V., Experimental hermaphroditism on quantitative lines. *Journ. of Physiol.* **58**, 461, 1924.
- Locatelli, Picra, Sulla formazione di Arti sopranumerari. *Bollettino Società Medico-Chirurgica Pavia* **36**, 4, 1924.
- Lus, Janis, Studies on the Regeneration and Transplantation in Turbellaria. I. Some Considerations on Polarity and Heteromorphosis in Fresh water Planarians. *Bull. Soc. Nat. Moscou, Sect. Biol. Exper.*, **1**, 196, 1924 (russisch mit englischem Resumé).
- Magnus, Transplantation af Ovarier med Saerligt Hensyn til Afkommet. *Norsk magazin for laegevidenshaben* Nr. 9, 1907.
- Mangold, O., Fragen der Regulation und Determination an umgeordneten Furchungsstadien und verschmolzenen Keimen von Triton. *Arch. f. Entwicklunsmech.* **42**, 249, 1920.
- Situs inversus bei Triton. *Arch. f. Entwicklunsmech.* **48**, 505, 1921.

- Mangold, O., Transplantationsversuche zur Frage der Spezifität und Bildung der Keimblätter bei Triton. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **100**, 198, 1923.
- Die Bedeutung der Keimblätter in der Entwicklung. Naturwissenschaften **13**, 213, 1925.
- Mantegazza, P., Della vitalità dei hemasperimi della rana e del trapiantamento dei testicoli da un animale all'altro. 1860.
- Marchand, F., Der Prozeß der Wundheilung mit Einschluß der Transplantation. Stuttgart, Enke, 1901.
- Marshall, F. H. A., The physiology of reproduction. London 1910. 2. Auflage 1922.
- Rejuvenescence and the Testicular Graft. Nature, 22. Dezember 1923.
- und Jolly, W. A., Results of Removal and Transplantation of Ovaries. Transactions Royal Society Edinburgh **45**, Part. III, p. 589, 1907.
- Martin, Franklin H., Ovarian transplantation. I. Brief abstract of articles published in 1917 to 1921 inclusive. II. Summary of abstracts arranged by subjects. III. Author's conclusions. IV. Exhaustive bibliography. Surg. gynecol. a. obstetr. **35**, 573, 1922.
- Matsuyama, Experimentelle Untersuchungen mit Rattenparabiosen. III. Die Veränderungen der Geschlechtsdrüsen und der Organe, die damit in inniger Beziehung stehen. Frankf. Zeitschr. f. Path. **25**, 436, 1921.
- *Matthey, R., Récupération de la vue après Résection des Nerfs-optiques chez le Triton. Compt. rend. séanc. Soc. Biol. **93**, 904, 1925.
- Maximow, Alexander, Tissue-Cultures of young Mammalian Embryos. Publication 361 Carnegie Institution Washington, S. 47, 1925.
- May, Charles, Enucleation with Transplantation and Reimplantation of Eyes. Medical Record, 29. Mai 1886.
- Transplantation of a rabbits eye into the human orbit. Arch. of ophthalmology **16**, Nr. 1, 1887.
- R. M. und Detwiler, S. R., Les rapports nerveux d'yeux transplantés avec les centres nerveux en voie de développement chez l'Amblystoma punctatum. Compt. rend. Acad. Sc. Paris **180**, 1071, 1925.
- *— The relation of nerves to degenerating and regenerating taste buds. Journ. of exper. Zool. **42**, 371, 1925.
- — The relation of transplanted eyes to developing nerve centers. Journ. of exper. Zool. **43**, 83, 1925.
- Mayerówna, Z., Zur Frage über das sogenannte parasitäre Leben implantierter Amphibienembryonen. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **99**, 606, 1923.

- Meinken, Hermann, Vertauschte Köpfe. Nach einem Referat des Oberregierungsrats und Leiters der Filiale der Biologischen Reichsanstalt in Naumburg a. d. S. in der Sitzung des Naturwissenschaftlichen Vereins in Bremen am 13. Februar 1924. Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde **21**, Nr. 6, S. 123, 11. März 1924.
- Meisenheimer, Johannes, Ergebnisse einiger Versuchsreihen über Exstirpation und Transplantation der Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen. Zoologischer Anzeiger **32**, 393, 1907.
- Über den Zusammenhang von Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei den Arthropoden. Verhandl. d. deutsch. zool. Ges. S. 84, 1908.
 - Über Flügelregeneration bei Schmetterlingen. Zoologischer Anzeiger **33**, 689, 1908.
 - Die Flügelregeneration bei Schmetterlingen. Verhandl. d. deutsch. zool. Ges. S. 173, 1909.
 - Über die Beziehungen zwischen primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei den Schmetterlingen. Naturwissensch. Wochenschr., N. F. 8, 1, 1909.
 - Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. Erster Beitrag: Über den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren. Jena, Fischer, 1909.
 - Zur Ovarialtransplantation bei Schmetterlingen. Zoologischer Anzeiger **35**, 446, 1910.
 - Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. Zweiter Beitrag: Über den Zusammenhang zwischen Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei Fröschen. Spengelfestschrift **3**, 1. Jena, Fischer, 1912.
- Meyer, R., Die ursächlichen Beziehungen zwischen dem Situs viscerum und Situs cordis. Arch. f. Entwicklunsmech. **37**, 85, 1913.
- Meyns, R., Über Froschhodentransplantation. Pflügers Arch. **132**, 433, 1910.
- Transplantation embryonaler und jugendlicher Keimdrüsen auf erwachsene Individuen bei Anuren nebst einem Beitrag über Transplantationen geschlechtsreifer Froschhoden. Arch. f. mikroskop. Anat. **79**, Abt. II, S. 148, 1912.
- *Miall, L. C., The natural history of aquatic insects. London 1895.
- Milojević, Borivoje Dim., Beiträge zur Frage über die Determination der Regenerate. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklunsmech. **103**, 80, 1924.
- und Grbic, Natalia, La régénération et l'inversion de la Polarité des extrémités chez les Tritons adultes, à la suite d'une transplantation hétérotope. Compt. rend. séanc. Soc. Biol. **93**, 649, 1925.

- Minoura, T., A study of testis and ovary grafts on the hen's egg and their effects on the embryo. *Journ. of exper. Zool.* **33**, 1, 1921.
- Moore, Carl R., The production of artificial hermaphrodites in mammals. *Science* **52**, 179, 1920.
- On the physiological properties of the gonads as controllers of somatic and psychical characteristics. III. Artificial hermaphroditism in rats. *Journ. of exper. Zool.* **33**, 129, 1921.
 - On the physiological properties of the gonads as controllers of somatic and psychical characteristics. IV. Gonad transplantation in the guinea-pig. *Journ. of exper. Zool.* **33**, 365, 1921.
 - The Behavior of the Germinal Epithelium in Testis Grafts and in Experimental Cryptochid Testes (Rat and Guinea Pig). *Science* **59**, 41, 11. Januar 1924.
 - und Olsund, R., Experiments on the Sheep Testis — Cryptorchidism, Vasectomy and Scrotal Insulation. *Amer. Journ. of Physiol.* **67**, 595, Februar 1924.
 - und Quick, W. M. J., The Scrotum as a Temperature Regulator for the Testes. *Amer. Journ. of Physiol.* **68**, 70, März 1924.
 - Testicular displacement and temperature regulation (rat, guineapig). *Anat. Rec.* **31**, 303, 1925.
- Morpurgo, B., Sulle parabiosi dei mammiferi di sesso diverso. *Archivio di Fisiologia* **6**, 27, 1909.
- Régénération nerveuse d'un rat siamois dans l'autre rat. *Journ. of Physiol.* **58**, 1, 1923.
- Morgan, L. V., Regeneration of grafted pieces of Planarians. *Journ. of exper. Zool.* **3**, 269, 1906.
- Thomas Hunt, The Formation of one Embryo from two blastulae. *Arch. f. Entwicklungsmech.* **2**, 65, 1895.
 - Regeneration in *Allolobophora foetida*. *Arch. f. Entwicklungsmech.* **5**, 570, 1897.
 - Regeneration of tissue composed of parts of two Species. *Biol. Bull.* **1**, 7, 1899.
 - Regeneration in *Bipalium*. *Arch. f. Entwicklungsmech.* **9**, 563, 1900.
 - Further experiments on the Regeneration of tissue composed of Parts of two species. *Biol. Bull.* **2**, 110, 1900.
 - Regeneration. New York, Macmillan Co., 1901.
 - Experimental Studies of the Internal Factors of Regeneration in the Earthworm. *Arch. f. Entwicklungsmech.* **14**, 562, 1902.
 - Experiments in Grafting. *The American Naturalist* **42**, Nr. 493, Januar 1908.
 - Cross- and Selffertilization in *Ciona intestinalis*. *Arch. f. Entwicklungsmech.* **30**, 206, 1910.
 - The Genetic and the Operative Evidence relating to Secondary Sexual Characters. *Carnegie Institution of Washington, Publications* Nr. 285, 1919.

- Morgan, L. V., Variations in the secondary sexual characters of the fiddler crab. *American Naturalist* 1920, S. 220.
- *Mori, Shinnosuke, Primary changes in eyes of rats which result from deficiency of fat-soluble a in diet. *Journ. Amer. med. assoc.* **79**, 197, 1922.
- Morren, C. F. A., De historia naturali Lumbrici terrestris. *Ann. Acad. Gandavensis* 1829.
- *Muñoz, Urra, Neue Daten über Regeneration der Axone der Retina. *Revista Cubana de oftalmolog.* **2**, 1920.
- *Murase, Hideo, Zur Frage der direkten Erregbarkeit der Säugeri-iris durch Licht. *Pflügers Arch.* **197**, 261, 1922.
- Naville, A., Le milieu interne de l'adulte a-t-il une influence sur la régénération des tissus-larvaires chez les Amphibiens anoures. *Compt. rend. Soc. phys. et hist. nat. Genève* **41**, 17, 1924.
- Nicholas, J. S., Dorsal and ventral implantation of the limb bud. *Anatomical Record* **23**, 29, 1922.
- The effect of the rotation of the area surrounding the limb bud. *Anat. Rec.* **23**, 30, 1922.
- Ventral and Dorsal Implantations of the Limb Bud in *Amblystoma punctatum*. *Journ. of exper. Zool.* **39**, 27, 1924.
- The response of the developing limb of *Amblystoma punctatum* to variations in the orientation of the surrounding tissue. *Anat. Rec.* **29**, 108, 1924.
- Regulation of posture in the fore-limb of *Amblystoma punctatum*. *Journ. of exper. Zool.* **40**, 113, 1924.
- Notes on the application of experimental methods upon mammalian embryos. *Anat. Rec.* **31**, 385, 1925.
- *Nitzsch, Ch. L., Über das Atmen der Hydrophilen. *Arch. f. Physiol. (Reil und Autenrieth)* **10**, 440, 1811.
- Nusbaum, J. und Oxner, M., Die Diogonie oder die Entwicklung eines Embryos aus zwei Eiern bei der Nemertine *Lineus ruber* Müll. *Arch. f. Entwicklungsmech.* **36**, 342, 1913.
- Nussbaum, M., Einfluß des Hodensekrets auf die Entwicklung der Brunstorgane des Laubfrosches. *Sitzungsber. d. niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde, Bonn*, **23**. Oktober 1905.
- Über die Abhängigkeit der Sekretion der Drüsen in der Daumenschwiele der *Rana fusca* vom Nervus cutaneus antibrachii et manus lateralis. *Anatomischer Anzeiger* **30**, 578, 1907.
- Über die Beziehungen der Keimdrüsen zu den sekundären Geschlechtscharakteren. *Pflügers Arch.* **129**, 110, 1909.
- *— Über den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. VI. Mitteilung. *Arch. f. mikroskop. Anat.* **80**, Abt. II, S. 1, 1912.
- Ogawa, Ch., Experiments on the orientation of the ear vesicle in amphibian larvae. *Journ. of exper. Zool.* **34**, 17, 1921.
- Ortin, Leoz und Arcaute, L. R., Procesos regenerativos del nervio optico y retina con ocasion de ingertos nerviosos. *Trabajos del Laboratorio de Investigaciones Biológicas de la Universidad*

- de Madrid (Continuacion de la Revista trimestral micrográfica). XI (bzw. XVI), S. 239. Madrid, Hijos de Nicolas Moya, 1913.
- *Orton, J. H., Sex change and breeding in the native Oyster, *Ostrea edulis*. *Nature* S. 191, August 1924.
- *Ottenberg, Reuben, Hereditary Blood Qualities, Medico-Legal Application of Human Blood Grouping. *The Journ. of Immunology* 6, 363, 1921.
- *— Medicolegal Application of Human Blood Grouping. I. *Journ. Amer. Med. Assoc.* 77, 682, 1921.
- *— Medicolegal Application of Human Blood Grouping. II. *Journ. Amer. Med. Assoc.* 78, 873, 1922.
- *— Medicolegal Application of Human Blood Grouping. III. *Journ. Amer. Med. Assoc.* 79, 2137, 1922.
- *Oudemans, J. Th., Vlinders uit gecastreerde rupsen, hoe zij er uit zien en hoe zij zich gedragen. 1898.
— *Zoologische Jahrbücher, Abt. f. Syst.*, 12, 72, 1899.
- *Pardo, Ruggero, Osservazioni sulla rigenerazione del cristallino nei tritoni. *Atti della Reale Accademia dei Lincei* (5) 15, 744, 1906.
— Enucleazione ed innesto del bulbo oculare nei tritoni. *Atti della Reale Accademia dei Lincei* (5) 15, 746, 1906.
- Pearcy, J. Frank und Kappányi, Theodore, The Effects of Dislocation of the Eye upon the Orientation of the Goldfish (*Carassius auratus*). *Science* 108, 22. Oktober 1924.
- Pearl, R. und Schoppe, W. F., Studies on the Physiology of reproduction in the domestic fowl. XVIII. Further Observations on the anatomical basis of fecundity. *Journ. of exper. Zool.* 34, 101, 1921.
- Peebles, Florence, Experiments in Regeneration and in Grafting of Hydrozoa. *Arch. f. Entwicklungsmech.* 10, 435, 1900.
— On the interchange of the Limb of the Chick by Transplantation. *Biol. Bull.* 20, 14, 1911.
- Pelseneer, Paul, Embryons multiples polyovogoniques, chez les Mollusques. Volume Jubilé Centenaire Soc. roy. Sc. méd. et nat. Bruxelles S. 99, 1922.
- Pettinari, V., La greffe ovarienne sur les Mammifères. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* 92, 568, 1925.
— Féminisation et hyperféminisation par greffe ovarienne. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* 92, 1228, 1925.
- Pézard, A., Sur la détermination des caractères sexuels secondaires chez les Gallinacés. *Compt. rend. Acad. Sc. Paris* 154, 1183, 1911.
— Le conditionnement physiologique des caractères sexuels secondaires chez les oiseaux. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique, Edition separ.* Paris 1918.
— Modifications periodiques ou definitives des caractères secondaires chez les gallinacés. *Ann. sciences naturelles* (10) 6, 1922.

- Pézard, A., Sand, K. und Caridroit, F., Féminisation d'un Coq adulte de race Leghorn doré. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **89**, 947, 1923.
- — — Production expérimentale du gynandromorphisme biparti chez les oiseaux. *Compt. rend. Acad. Paris* **176**, 615, 1923.
- — — Le gynandromorphisme biparti expérimental. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **89**, 1103, 1923.
- — — Gynandromorphisme biparti fragmentaire d'origine male. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **89**, 1271, 1923.
- — — Modifications raciales par Greffe ovarienne chez les Coqs. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **90**, 623, 8. März 1924.
- — — Poecilandrie d'Origine Endocrinienne chez les Gallinacés. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **90**, 676, 15. März 1924.
- — — Potentialités homologues et potentialités hétérologues chez la Poule domestique. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **90**, 737, 22. März 1924.
- — — Survie d'un transplant testiculaire actif en présence d'un ovaire producteur d'oeufs mûrs chez la Poule Domestique. *Compt. rend. séanc. Soc. Biol.* **90**, 1459, 31. Mai 1924.
- Pfister, Max, Über die reflektorischen Beziehungen zwischen Mammae und Genitalia muliebria. *Beitr. z. Geburtskunde u. Gynäkologie* **5**, 421, 1901.
- *Plateau, F., Recherches expérimentales sur les mouvements respiratoires des insectes. *Bull. Acad. Roy. Belg.* **3**, 727, 1882.
- Ponse, K., Disparition et récupération des caractères sexuels secondaires mâles par castration et greffe chez Bufo vulgaris. *Compt. rend. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève* **39**, 144, 1922.
- Masculinisation d'une femelle de Crapaud. *Compt. rend. Soc. phys. et hist. nat. Genève* **40**, 150, 1923.
- Pressler, K., Beobachtungen und Versuche über den normalen und inversen Situs viscerum et cordis bei Anurenlarven. *Arch. f. Entwicklunsgmech.* **22**, 207, 1906.
- Prowazek, S., Beiträge zur Protoplasmaphysiologie. *Biol. Zentralbl.* **21**, 87, 144, 1901.
- Beitrag zur Kenntnis der Regeneration und Biologie der Protozoen. *Arch. f. Protistenkunde* **3**, 45, 1903.
- Przibram, Hans, Experimentelle Studien über Regeneration (II. Antedon). *Arch. f. Entwicklunsgmech.* **11**, 321 (II. Crinoideen; Transplantation S. 339), 1901.
- Experimentalzoologie. II. Regeneration. Leipzig und Wien, F. Deuticke, 1909.
- III. Phylogense. Leipzig und Wien, F. Deuticke, 1910.
- Die Homoeosis bei Arthropoden. *Arch. f. Entwicklunsgmech.* **29**, 587, 1910.
- Die Verteilung formbildender Fähigkeiten am Tierkörper in dorso-ventraler Richtung. *Arch. f. Entwicklunsgmech.* **30** (1) 408, 1910 (Roux-Festschrift).

- *Przibram, Hans, Experimentalzoologie. V. Funktion. Leipzig und Wien, F. Deuticke, 1914.
- *— Transitäre Scherenformen der Winkerkrabbe, *Gelasimus pugnax* Smith. Arch. f. Entwicklungsmech. **43**, 47, 1917.
- Regeneration beim Hautflügler, *Cimbex axillaris*. Arch. f. Entwicklungsmech. (Homocrois VI) **45**, 69, 1919.
- *— Die Bruch-Dreifachbildung im Tierreiche. Arch. f. Entwicklungsmechanik **48**, 205, 1921.
- Die Replantation von Augen. I. Die Methode autophorer Transplantation. Akademischer Anzeiger Wien Nr. 7 und 8, 1921.
- Autophoric Transplantation, its Theory and Practise. The American Naturalist **56**, 548, 1922.
- *— Verpuppung kopfloser Raupen von Tagfaltern (zugleich: Ursachen tierischer Farbkleidung VII). Arch. f. Entwicklungsmech. **50**, 203, 1922.
- Die Methode autophorer Transplantation (zugleich: Die Replantation von Augen I.). Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **99**, 1, 1923.
- Funktionelle Augentransplantation. Rivista di Biologia **5**, fasc. III, 1923.
- Achsenverhältnisse und Entwicklungspotenzen der Urodelenextremitäten an Modellen zu Harrisons Transplantationsversuchen. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **102**, 604, 1924 (vgl. Druckfehlerkorrektur 1925, S. 699).
- Über die Funktion der Käferfühler, insbesondere des Wasserkäfers *Hydrophilus piceus* Geoff. Zoologischer Anzeiger **60**, 251, 1924.
- Chimaeras Dire: Transplantation of Heads of Insects. Nature (6) **9**, 347, 1924.
- *— Die Schwanzlänge bei Ratten, *Mus (Epimys) decumanus* Pall. und *M. (E.) rattus* L., als fakultatives Geschlechtsmerkmal. (Die Umwelt des Keimplasmas. XII.) Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **104**, 497, 1925.
- Berichtigung zur Abhandlung „Achsenverhältnisse und Entwicklungspotenzen der Urodelenextremitäten“. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **104**, 699, 1925.
- *— und Brecher, Leonore, Ursachen tierischer Farbkleidung. I. Vorversuche an Extrakten. Arch. f. Entwicklungsmech. **45**, 83, 1919.
- und Koppányi, Th., Versuche über Augenverpflanzung (mit Demonstrationen). Wien. Biol. Ges., Sitzung vom 7. Dezember 1920; Med. Klinik **17**, Nr. 1, 1921.
- *— und Kurz, O., Zwerggeburten aus künstlich verkleinerten Rattenembryonen. Verh. d. Ges. Deutsch. Naturf. u. Ärzte (Salzburg 1909) **2/1**, 178, 1910.
- Rabes, Otto, Transplantationsversuche an Lumbriciden; Histologie und Physiologie der Transplantationen. Arch. f. Entwicklungsmechanik **13**, 239, 1902.

- Rand, Herbert W., The Regulation of Graft Abnormalities in Hydra. Arch. f. Entwicklungsmech. **9**, 161, 1900.
- Inhibiting agencies in ontogeny and regeneration. Anat. Rec. **29**, 98, 1924.
- Ribbert, H., Über Transplantation von Ovarium, Hoden und Mamma. Arch. f. Entwicklungsmech. **7**, 688, 1898.
- Transplantation der Cornea. Zentralbl. f. path. Anat. **15**, 1904.
- Riddle, O., A case of complete Sexreversal in the adult Pigeon. American Naturalist **58**, 655, 1924.
- und Minoura, Effects of repeated transplantation of whole suprarenals into young doves. Proc. Soc. exper. biol. a. med. **20**, 456, 1923.
- Rievel, H., Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool. **62**, 289, 1896.
- *Risser, Jonathan, Olfactory Reactions in Amphibians. Journ. of exper. Zool. **16**, 618, 1914.
- Rossi, O., Processi rigenerativi e degenerativi conseguenti a ferite asettiche del sistema nervoso centrale (medollo spinale e nervo ottico). Rivista di patologia nerv. e ment. (11) **13**, 1908.
- Sulla rigenerazione del nervo ottico. Rivista di patologia nerv. e ment. (4) **14**, 1909.
- Roux, Wilhelm, in Verbindung mit C. Correns, A. Fischel und E. Küster, Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen. Leipzig, Engelmann, 1912.
- Rubinstein, H., Über das Verhalten des Uterus nach Exstirpation beider Ovarien und nach ihrer Transplantation an eine andere Stelle der Bauchhöhle. Petersburger med. Wochenschr. **16**, 281, 1899.
- Runnström, J., Entwicklungsmechanische Studien an Henricia sanguinolenta Forbes und Solaster spec. Arch. f. Entwicklungsmech. **46**, 459, 1920.
- und Runnström, S., Über die Entwicklung von Cucumaria frondosa Gunnerus und Psolus phantapus Strussenfelt. Bergens Museums Aarbok 1918/19. Mitt. Nr. 59 biol. Station Bergens, 1920.
- Ruttloff, C., Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entwicklungsmech. **25**, 451, 1908.
- Sala, L., Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Eies bei Ascaris megalcephala. Arch. f. mikroskop. Anat. **44**, 422, 1895.
- Saltykow, S., Über Transplantation zusammengesetzter Teile. Arch. f. Entwicklungsmech. **9**, 329, 1900.
- Sand, K., Experimenteller Hermaphroditismus. Pflügers Arch. **173**, 1, 1918.
- Experiments on the internal secretion of the sexual glands, especially on experimental hermaphroditism. Journ. of Physiol. **53**, 1919.

- Sand, K., Études expérimentales sur les glandes sexuelles chez les mammifères. Journ. Physiol. et Path. génér. **19**, 305, 1921.
- II. L'hermaphroditisme expérimental. Journ. physiol. et path. génér. **20**, 472, 1922.
 - IV. Étude expérimentale sur les glandes-sexuelles chez les mammifères, Cryptorchidie expérimentale. Journ. physiol. et path. génér. **20**, 515, 1922.
 - Experiments on the endocrinology of the sexual glands. Endocrinology **7**, 273, 1923.
- Sauerbruch, F. und Heyde, W., Über Parabiose künstlich vereinigter Warmblüter. Münch. med. Wochenschr. **55**, 153, 1908.
- — Weitere Mitteilungen über die Parabiose bei Warmblütern mit Versuchen über Ileus und Urämie. Zeitschr. f. exper. Path. u. Ther. **6**, 1909.
 - — Untersuchungen über die Ursachen des Geburtseintritts. Münch. med. Wochenschr. Nr. 50, 1910.
- Schaxel, Julius, Über die Natur der Formvorgänge in der tierischen Entwicklung. Arch. f. Entwicklungsmech. **50**, 498, 1922.
- Schöne, G., Die heteroplastische und homeoplastische Transplantation. Eigene Untersuchungen und vergleichende Studien. Berlin, Springer, 1912.
- Schultz, W., Über Ovarienverpflanzung. Monatsschr. f. Geburtshilfe und Gynäkologie (auch Inaug.-Diss. Königsberg) 1902.
- Verpflanzungen der Eierstöcke auf fremde Spezies, Varietäten und Männchen. Arch. f. Entwicklungsmech. **29**, 79, 1910.
 - Bastardierung und Transplantation. I. Arch. f. Entwicklungsmechanik **35**, 484, 1912.
 - Bastardierung und Transplantation. II. Arch. f. Entwicklungsmechanik **36**, 353, 1913.
 - Bastardierung und Transplantation. III. Arch. f. Entwicklungsmechanik **37**, 265, 1913.
 - Vorschläge zum Studium der somatischen Vererbung, der Bastardunfruchtbarkeit und der blastogenen Insertion mit Hilfe der Keimzellenverpflanzung. Arch. f. Entwicklungsmech. **37**, 285, 1913.
- *Schulze, P., Über Beziehungen zwischen pflanzlichen und tierischen Skelettsubstanzen und über Chitinreaktionen. Biol. Zentralbl. **42**, 388, 1922.
- Simon, R. und Aron, M., Recherches sur les greffes osseuses embryonnaires. Arch. franco-belges de chirurgie **25**, 869, 1922.
- — Données nouvelles sur la croissance des os longs. Strasbourg-Medical **83**, Nr. 2, 1, 1925.
- Smith, Philip E. und Smith, Irene B., Retardation of metamorphosis in the Colorado Axolotl by the intraperitoneal injection of fresh bovine hypophyseal anterior lobe substance. Proc. soc. f. exper. biol. a. med. **20**, 51, 1922.

- Spemann, Hans, Über eine neue Methode der embryonalen Transplantation. Verhandl. d. deutsch. zool. Ges. S. 195, 1906.
- Über embryonale Transplantation. Naturwissensch. Rundschau **21**, Nr. 41, 42, 1906.
 - Die Entwicklung des invertierten Hörgrübchens zum Labyrinth. Arch. f. Entwicklungsmech. **30**, 437, 1910.
 - Über die Entwicklung umgedrehter Hirnteile bei Amphibienembryonen. Zoologische Jahrbücher, Supplement **15**, Spengel-Festschrift **3**, 1, 1912.
 - Zur Entwicklung des Wirbeltierauges. Zoologische Jahrbücher, Abt. allgem. Zool. u. Physiol. **22**, 1, 1912.
 - Über Transplantation an Amphibienembryonen im Gastrulastadium. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, Nr. 9, S. 306, 1916.
 - Über die Determination der ersten Organanlagen des Amphibienembryos. Arch. f. Entwicklungsmech. **43**, 448, 1918.
 - Experimentelle Forschungen zum Determinations- und Individualitätsproblem. Naturwissenschaften **7**, 581, 1919.
 - Die Erzeugung tierischer Chimären durch heteroplastische embryonale Transplantation zwischen Triton cristatus und taeniatus. Arch. f. Entwicklungsmech. **48**, 533, 1921.
 - und Falkenberg, Hermann, Über asymmetrische Entwicklung und Situs inversus viscerum bei Zwillingen und Doppelbildungen. Arch. f. Entwicklungsmech. **45**, 371, 1919.
 - und Mangold, Hilde, Über Induktionen von Embryonalanlagen durch Implantation artfremder Organisatoren. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **100**, 599, 1924.
- *Stamati, G., Sur l'opération de la castration chez l'écrevisse. Bull. Soc. Zool. France **13**, 188, 1888.
- Steinach, E., Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen. I.—III. Zentralbl. f. Physiol. **24**, Nr. 13, 1910.
- Umstimmung des Geschlechtscharakters bei Säugetieren durch Austausch der Pubertätsdrüse. Zentralbl. f. Physiol. **25**, Nr. 17, 1911.
 - Willkürliche Umwandlung von Säugetiermännchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtscharakteren und weiblicher Psyche. Pflügers Arch. **144**, 71, 1912.
 - Feminierung von Männchen und Maskulierung von Weibchen. Zentralbl. f. Physiol. **27**, Nr. 14, 1913.
 - Künstliche und natürliche Zwitterdrüsen und ihre analogen Wirkungen. Arch. f. Entwicklungsmech. **46**, 12, 1920.
 - Verjüngung durch experimentelle Neubelebung der alternden Pubertätsdrüse. Berlin, Springer, 1920.
 - und Lichtenstern, R., Umstimmung der Homosexualität durch Austausch der Pubertätsdrüsen. Münch. med. Wochenschr. Nr. 6, S. 145, 1918.

- Sternberg, H., Über Transplantation des Ohrbläschens bei Froschlarven. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **103**, 259, 1924.
- Stigler, Karoline, Wiederholte Transplantation des Hodens. Pflügers Arch. **206**, 506, 1924.
- Stöhr, Ph., jun., Experimentelle Studien an embryonalen Amphibienherzen. II. Über Transplantation embryonaler Amphibienherzen. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **103**, 555, 1924.
- Experimentelle Studien an embryonalen Amphibienherzen. III. Über die Entstehung der Herzform. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. **106**, 408, 1925.
- Stone, L. S., Experiments on the transplantation of placodes of the cranial ganglia in the amphibian embryo. I. Heterotopic transplantations of the ophthalmic placode upon the head of *Amblystoma punctatum*. Journ. of Comparative Neurology **38**, 73, 1925.
- Streeter, G. L., Some experiments on the developing ear vesicle of the Tadpole with relation to Equilibration. Journ. of exper. Zool. **3**, 543, 1906.
- Some factors in the development of the amphibian ear vesicle and further experiments on equilibration. Journ. of exper. Zool. **4**, 431, 1907.
- Experimental evidence concerning the determination of the posture of the membranous labyrinth in amphibian embryos. Journ. of exper. Zool. **16**, 149, 1914.
- Swett, F. H., The fate of the cells contained in the various quadrants of the primitive limb disc. Anat. Rec. **23**, 40, 1922.
- The prospective significance of the cells contained in the four quadrants of the primitive limb disc of *Amblystoma*. Journ. of exper. Zool. **37**, 207, 1923.
- Exceptions to Bateson's rules of minor symmetry. Anat. Rec. **28**, 63, 1924.
- Regeneration after amputation of abnormal limbs in *Amblystoma*. Anat. Rec. **27**, 273, 1925.
- Swingle, W. W., The relation of the Pars intermedia of the Hypophysis to pigmentation changes in Anuran larvae. Journ. of exper. Zool. **34** (2), 119, 1921.
- Experiments with *Necturus* and *Axolotl* thyroids. Anat. Rec. **23**, 83, 1921.
- Thyroid Transplantation and Anuran Metamorphosis. Journ. of exper. Zool. **37**, 219, 1923.
- Takahashi, Über die Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere. Mitt. d. med. Fakultät d. Universität Tokio **22**, 1919.
- *Tannreuther, George, Partial and complete duplicity in chick embryos. Anat. Rec. **16**, 1919.

- Tatsuka, Bunkei, Sur la greffe autoplastique de la rate à l'aide de la suture vasculaire. Études histologiques. Trabajos del laborat. de investig. biol. de la univ. Madrido **20**, 93, 1923.
- Taube, Erwin, Regeneration mit Beteiligung ortsfremder Haut bei Tritonen. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **49**, 269, 1921.
- Die Beeinflussung des Transplantats durch die Unterlage und Chimärenbildung durch Regeneration. Verhandl. d. deutsch. zool. Ges. **27**, 53 (9), 1922.
 - Über die histologischen Vorgänge bei der Regeneration von Tritonen mit Beteiligung ortsfremder Haut. Arch. f. Entwicklungsmechanik **98**, 98, 1923.
 - Regeneration mit Beteiligung ortsfremder Haut bei Tritonen. Arch. f. Entwicklungsmech. **49**, 269, 1924.
 - Zur Frage der Chimärenbildung und Umstimmbarkeit. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. **105**, 581, 1925.
- *Taylor, C. V. und Tennent, D. H., Preliminary Report on the Development of Egg fragments. Carnegie Institution Year Book Nr. 23, S. 201, 1924.
- Tello, F., La régénération des voies optiques, Trabajos del Laboratorio de Investigaciones Biológicas **5**, 1907.
- La influencia del neurotropismo en la regeneración de los centros nerviosos. Trabajos del Laboratorio de Investigaciones Biológicas **9**, 1911.
- Thorek, Max, The Human Testis. Philadelphia, Lippincott Co., 1924.
- Tirala, L. G. Th., Regeneration und Transplantation bei Criodrillus. Arch. f. Entwicklungsmech. **35**, 523, 1912.
- Tokura, R. (Zur Frage der Hörbläscheninversion.) Folia anat. japon. **2**, 97, 1924 (ref. Springers Ber. **29**, 549).
- Trapesonzewa, E. E., siehe Koltzoff, 1924, S. 2.
- *Trembley, Memoire pour servir à l'histoire d'une genre de Polypes, S. 290. Paris 1744.
- Ubisch, Leopold von, Über die Aktivierung regenerativer Potenzen. Arch. f. Entwicklungsmech. **51**, 33, 1922.
- Das Differenzierungsgefälle des Amphibienkörpers und seine Auswirkungen. Arch. f. Entwicklungsmech. **52**, 641, 1923.
- *— Über die unabhängige Linsenbildung bei Rana fusca. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. **106**, 27, 1925.
- Uhlenhuth, Eduard, Die Transplantation des Amphibienauges. Arch. f. Entwicklungsmech. **33**, 724, 1912.
- Die synchrone Metamorphose transplantierte Salamanderaugen. Arch. f. Entwicklungsmech. **36**, 211, 1913.
 - Der Einfluß des Wirtes auf das transplantierte Amphibienauge. Arch. f. vergl. Ophthalmologie **3**, 343, 1913.

- Uhlenhuth, Eduard, A Further Contribution to the Metamorphosis of Amphibian Organs: The Metamorphosis of Grafted Skin and Eyes of *Amblystoma punctatum*. Journ. of exper. Zool. **24**, 237, 1917.
- Ullmann, E., Experimentelle Nierentransplantation. Wien. klin. Wochenschr. **15**, 281, 1902.
- Unger, Ernst, Über die Technik der Organtransplantation (ausschließlich der Geschlechtsorgane). Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmeth., Abt. 5, Teil 1, Heft 2, Lieferung 89, 1922.
- Van Emden, Fritz, Vertauschte Köpfe? Die Umschau **29**, 211, 1925.
- *Verhoeff, C., Über Wundheilung bei *Carabus*. Zoologischer Anzeiger **19**, 72, 1896.
- Verworn, M., Die physiologische Bedeutung des Zellkernes. Pflügers Arch. **51**, 1, 1892.
- Vogt, W., Die Einrollung und Streckung der Urmundlippen bei Triton nach Versuchen mit einer neuen Methode embryonaler Transplantation. Verhandl. d. deutsch zool. Ges. **27**, 49, 1922.
- Weitere Versuche mit vitaler Farbmarkierung und farbiger Transplantation zur Analyse der Primitiventwicklung von Triton. (32. Vers. anat. Ver. Heidelberg, 23. bis 26. April.) Anatomischer Anzeiger **57**, Ergänzungsheft S. 30, 1923.
- Voronoff, Sergei, Greffes testiculaires. Paris 1923.
- Quarante-trois greffes du singe à l'homme. Paris 1924.
- und Retterer, Journ. d'urologie, medecine et chirurgie **14**, 81, 1922. (Zit. Thorek, 1924, S. 273.)
- Voss, H. E. V., Conditions de la greffe ovarienne intratesticulaire (Recherches histologiques). Compt. rend. séanc. Soc. Biol. **93**, 1069, 1925.
- Activité endocrinienne et condition histologique de la greffe ovarienne intratesticulaire. Compt. rend. séanc. Soc. Biol. **93**, 1411, 1925.
- Vrtelowna, Sydonja, Sur la métamorphose des yeux homo-transplantés chez les têtards de *Pelobates fuscus* Laur. Compt. rend. soc. Biol. **92**, 381, 1925.
- Wachs, H., Neue Versuche zur Wolffschen Linsenregeneration. Arch. f. Entwicklungsmech. **39**, 384, 1914.
- Restitution des Auges nach Exstirpation von Retina und Linse. Arch. f. Entwicklungsmech. **46**, 328, 1920.
- *Wagner, Karl, Sind die Zwischenzellen des Säugetierhodens Drüsenzellen? Ein Beitrag zur Zytologie und Zytogenese. Biologia Generalis **1**, 22, 1925.
- *Waugh, Karl T., The Rôle of Vision in the Mental Life of the Mouse. Journ. of Neurol. a. Psychol. **20**, 549, 1910.
- Weber, A., Greffes d'oeufs de Tritons dans la cavité péritonéale de Salamandres. Compt. rend. Acad. Sc. Paris **172**, 1687, 1921.

- Weber, A., Action tératogène des greffes d'oeufs croisées entre batraciens anoures et batraciens urodèles. *Compt. rend. Soc. Biol.* **84**, 912, 1921.
- Recherches sur la toxicité du milieu intérieur des batraciens urodèles vis-à-vis de leurs oeufs. *Compt. rend. Acad. Sciences Paris* **175**, 1249, 1921.
 - Développement expérimental d'oeufs de crapaud dans l'oviducte de la femelle adulte. *Compt. rend Soc. Biol.* **85**, 415, 1921.
 - Nouvelles recherches sur les greffes d'oeufs de Triton cristatus sur adultes. *Compt. rend. Association Anatomistes* **17**, 333, 1922.
- Weidenreich, Franz, Über die Transplantation konservierter Sehnen. *Virchows Arch.* **250**, 178, 1924.
- Weigl, R., Über homöoplastische und heteroplastische Hauttransplantationen bei Amphibien, mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose. *Arch. f. Entwicklungsmech.* **36**, 595, 1913.
- Weiss, Paul, Herztransplantation an verwandelten Amphibien. *Akademischer Anzeiger Wien* Nr. 24/25, 30. November 1922.
- Regeneration an transplantierten Extremitäten entwickelter Amphibien. II. Selbstdifferenzierung nach Versetzung des Unterarms an Stelle des Oberarms. *Akademischer Anzeiger Wien* Nr. 24, 22. November 1923.
 - Die Transplantation von entwickelten Extremitäten bei Amphibien. I. Morphologie der Einheilung. *Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech.* **99**, 150, 1923.
 - Die Transplantation von entwickelten Extremitäten bei Amphibien. II. Transplantation und Regeneration. *Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech.* **99**, 168, 1923.
 - Die Funktion transplantierte Amphibienextremitäten. Aufstellung einer Resonanztheorie usf. *Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech.* **102**, 635, 1924.
 - Regeneration an transplantierten Extremitäten entwickelter Amphibien. *Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech.* **102**, 673, 1924.
 - Die gestaltliche Nullipotenzen des Regenerationsmaterials (Extremitätenbildung aus Schwanzmaterial bei Triton). *Akademischer Anzeiger Wien* Nr. 21/22, S. 207, 1925.
- *Weissfeiler, J., Régénération du Nerf optique et du Chiasma chez le Triton. *Compt. rend. Soc. Biol. Paris* **92**, 1412, 1925.
- Werber, E. J., Experimental studies on the origin of monsters. I. An etiology and on analysis of the morphogenesis of monsters. *Journ. of exper. Zool.* **21**, 485, 1916.
- Welti, E., Les homogreffes sont-elles capables de persister chez le Crapaud? *Compt. rend. séances Société physique et d'histoire naturelle Genève* **40**, Nr. 3, S. 156 (VIII—XII), 1923.

- Welti, E., Le sort des autogreffes chez le Crapaud. *Compt. rend. séances Société physique et d'histoire naturelle Genève* **40**, Nr. 3, S. 152 (VIII—XII), 1923.
- Wetzel, G., Transplantationsversuche an Hydra. I. *Arch. f. mikroskop. Anat.* **45**, 273, 1895.
- Wieman, H. L., The effect of transplanting a portion of the neural tube of *Amblystoma* to a position at right angles to the normal. *Journ. of exper. Zool.* **35**, 163, 1922.
- Further observations on the angular transplantation of the neural tube of *Amblystoma*. *Journ. of exper. Zool.* **41**, 471, 1925.
- Wiesner, Berthold P., Die Replantation der Kristalllinse entwickelter Tiere. *Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech.* **99**, 134, 1923.
- Die Funktionsfähigkeit autophor transplantierter Ovarien bei Ratten. *Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech.* **99**, 140, 1923.
- Wildegans, Über die histologischen Vorgänge bei Hautimplantation nach W. Braun. *Arch. f. klin. Chirurgie* **120**, 415, 1922.
- Wilhelmi, Hedwig, Experimentelle Untersuchungen über Situs inversus viscerum. *Arch. f. Entwicklungsmech.* **48**, 517, 1921.
- Über Transplantation von Extremitätenanlagen mit Rücksicht auf das Symmetrieproblem. *Arch. f. Entwicklungsmech.* **52**, 182, 1922.
- Williamson, Carl S., Some Observations on the Length of Survival and Function of Homogenous Kidney Transplants. *Journ. of Urology* **10**, 275, 1923.
- Willier, B. H., The specificity of sex, of organization, and of differentiation of embryonic chick gonads as shown by grafting experiments. *Anat. Rec.* **31**, 298, 1925.
- The Behavior of embryonic chick gonads when transplanted to embryonic chick hosts. *Proc. Soc. Exper. Biol. and Med.* **22**, 26, 1925.
- Wilson, H. V., On some phenomena of Coalescence and Regeneration in Sponges. *Journ. of exper. Zool.* **5**, 245, 1907.
- Winogradow, M. J., Parabiose und Elektrotonus. *Trav. Soc. Nat. Leningrad* **54**, livr. 2, 25, 1925 (russisch mit deutschem Resumé).
- Woerderman, M. W. (Über die Determinierung der Polarität bei der epidermalen Flimmerhaarzelle nach Untersuchungen bei Amphibienlarven.) *Versl. d. Afdeel. Natuurkd. Kgl. Ak. v. Wet. Amsterdam* **32**, 726, 1923 (ref. *Springers Ber.* **24**, 32).
- Entwicklungsmechanische Untersuchungen über die Wimperbewegung des Ektoderms von Amphibienlarven. *Roux' Arch. f. Entwicklungsmech.* **104**, 41, 1925.

- Yatsu, Naohide, On the Changes in the Reproductive Organs in Heterosexual Parabiosis of Albino Rats. *Anat. Rec.* **21**, 217, 1921.
- Zawadowsky, M., Das Geschlecht und die Entwicklung der Geschlechtsmerkmale. Zur Analyse der Formenbildung bei Tieren. Moskau 1922.
- Zervos, Scleros, Merkwürdige experimentelle Untersuchungen über die männlichen Genitalien, über die Nieren, über die Milz und die Augen. Ber. d. XVI. intern. Congr. de médecine Budapest, **8/9**, I. Sektion, I., S. 186 u. XVIII, 1909.
- Zoja, R., Alcune ricerche morfologiche e fisiologiche sull'Hydra. S. 29. Pavia 1890.
- Zur Strassen, O. L., Über die Riesenbildung bei Ascaris-Eiern. *Arch. f. Entwicklungsmech.* **7**, 642, 1898.

Sachregister.

- Abdomen 56.
Abdominalbein (Krebs) 247.
Abhängige Differenzierung 81, 245.
Abknickung, winklige 41.
Abkühlung der Testikel 212.
Achsenzylinder, Rattenaugen 125.
Aceton-chloroform 83, 95.
Aderhaut 112.
Adventive Homoeosis 247.
Affenaugen 142.
Affen, Keimdrüsen 214.
Afterpapille (Antedon) 51.
Albinotische Amblystoma 112.
— Augen, Ratte 124.
Alburnus lucidus 104.
Algeninfektion 25.
Alleloplastik 2.
Allolobophora (clitellum) 41.
— caliginosa 46.
— foetida 6.
Alloplastik 2, 9.
Allophorie 4.
Alpenmolch (Auge) 110.
—, rote Haut 146.
Alter der Komponenten 8.
Altweltsaffen 141.
Aluminiumdrähte (Lurche) 72.
Alytes obstetricans 199.
Amblystoma als Induktor in Tritoneiern 241.
—, Armdeplantate (Abb. 90 bis 92) 158.
—, Armverdopplung (Abb. 89) 156.
—, Auge, Schnitt (Abb. 58) 96.
— (Augenanlage) 95, 109.
- Amblystoma, Fortentwicklung vitalgefärbter replantierter Armanlagenteile (Abb. 88) 155.
—, Balancer 146.
—, Balancerdeplantat (Abb. 83) 146.
—, Bein 152.
—, Embryo (Abb. 87) 154.
—, Herz 173.
— mexicanum, Replantation des Auges (Abb. 70) 112.
— (Ohr) 88.
—, Parabiose 196, 197.
— punctatum, Augendeplantate (Abb. 64 bis 65) 101.
— tigrinum + A. punctatum 109.
- Amöben 231.
Anaplastik 3, 114.
Anfrischung 20.
Angorakaninchen 229.
Anlagespaltung 156.
Anlageversprengung 249.
Anneliden 38.
Antagonismus (Transplantation und Regeneration) 6.
Antedon rosaceus (Scheibenreplantation) (Abb. 26) 49.
Antilope cervicapra 211.
Anura, Parabiose 199.
Anus (Wurm) 39.
Arbacia, Eiverschmelzung 233.
Archaeocyten 232.
Armanlagen, Axolotl 155.
Arm an Stelle von Bein 164.
Armstumpf, Triton 151.
Armspitzen (Seestern) 47.

- Arrhythmie (Herzen) 74, 171, 173.
 Arterie, Säuger 174.
 Arthropoden 54.
 Ascaris, Eiverschmelzung (Abb. 148) 233.
 Assoziation (Hydra) 28.
 Asterias, Eiverschmelzung 235.
 — vulgaris (Abb. 25) 48.
 Asteriden 47.
 Aufdifferenzierung, Rattenauge 126.
 Aufhellung der Kornea 98, 110.
 — zur Kornea 96.
 Aufspaltung (Hydra) 27.
 Auge, Vögel 140.
 Augenbecher 92.
 Augenblasen 90, 92.
 Augendeplantation, Bombinator, Bufo 115.
 Augenfundus 118.
 Augenhöhle 103.
 Augenpunkte (Seestern) 47.
 Augenschere 97.
 Ausrupfen 202.
 Ausschälung der Eier (Lurche) 71.
 Außenskelett 54.
 Ausstanzung (Planarien) 37.
 Austauschung von Gastrulamaterial 240.
 Auster 207.
 Autogene Transplantation 247.
 Autogreife 9.
 Autotomie (Wurm) 42.
 Autotransplantation 9, 199.
 Autophorie 4, 53, 104.
 Autoplastik 2.
 Axolotlaugen 112.
 Axolotl, Bein 152.
 —, Parabiose 196.
 —, Schilddrüse 179.

Balancer 145.
 Balancierstange 145.
 Banteng 211.
 Barbillons (Gallus) 201.
 Barbus fluviatilis 105.
 Barschschwanzflosse 80.

 Bartlappen (Hahn) 201.
 Bastarde aus Transplantaten 223.
 Bauchhaut, rote 146.
 Beinanlage in die Augenhöhle 165.
 Bein, Hühnchen 167.
 —, Hund 168.
 Beinstumpf, Triton 151.
 Belgier (Kaninchen) 229.
 Besamung, künstliche 222.
 Biddersches Organ 199.
 Bipalium kewense 31.
 Blase 175.
 Blastolyse 249.
 Blastomeren, Vereinigung (Amphibia) 237.
 —, Vereinigung (Ech.) 235.
 Blastula (Amphibia) 237.
 Bleispäne 22.
 Blendung (Fische) 104.
 Blendungsfarbe 104, 106, 108, 112.
 Blutdrüsen 177.
 Blutrassen, Affe und Mensch 142.
 Blutreaktion 141.
 Bluttransfusion (Schmetterlingsraupen) 190.
 Bluttypen, Schaf 142.
 Bogengänge 86.
 Bogenlicht 129.
 Bombinator als Induktor in Tritoneiern 241.
 —, Arm an Stelle d. Beines (Abb. 98) 164.
 — Auge, Pupillarreflex 116.
 — + Bufoauge 117.
 — + Carassiusauge 114.
 —, Deplantierte Beinknospe (Abb. 96) 163.
 —, Doppelarm aus Deplantat (Abb. 97) 163.
 —, Herz 174.
 —, Herzdeplantation (Abb. 109) 173.
 — igneus, Eiereinpflanzung 224.
 — — (Überhäutung der Embryonen) 73.

- Bombinator, Kieme 145.
 — mit umgedrehtem Rückenstück (Abb. 105) 170.
 —, opponierte Herzimplantation (Abb. 108) 172.
 —, Paarling mit verwachsenem Herz (Abb. 107) 171.
 — pachypus, Armanlage 163.
 — —, Augenanlage 94.
 — — (Eignung als Embryonen) 91.
 — —, Herzanlage 171.
 —, situs normalis und s. inversus (Abb. 106) 170.
 Bombyx mori 184.
 Borste (Methode der) 10.
 Bruchdreifachbildung 154.
 — (Crust.) 248.
 Brunftschwiele 197.
 —, Alytes 198.
 Brust (Insekten) 56.
 Brustdrüse auf Ohr 218.
 Bufo (Ohr) 88.
 — calamita (Überhäutung der Embryonen) 73.
 —, Hoden 199.
 —, situs inversus 170.
 — variabilis (Überhäutung der Embryonen) 73.
 — viridis, Beinknospe 165.
 — —, Fächer (Abb. 103) 166.
 — —, reverses Bein (Abb. 101) 165.
 — vulgaris, Bauchhaut als Linse 95.
 — —, Armanlage 163.
 Bulbus 103.
 Callosamia promethea 59.
 Campanularidae 6.
 Canis familiaris, opponierte Thyreoidealreplantation (Abb. 114) 177.
 —, Thyreoidea 178.
 — (Trachea) 242.
 Caput 56.
 Carassius vulgaris 104.
 Carassius + Tinca-Linse 107.
 Carausius, Eiverschmelzung 233.
 Carcinus maenas 247.
 Carotis 175.
 Cavia cobaja 212.
 —, Feminierung (Abb. 137) 215.
 —, Genitale des normalen und maskulierten Weibchens (Abb. 141) 219.
 —, Geschlechtstiere und heterologisierte (Abb. 140) 219.
 —, Hermaphrodit (Abb. 138) 217.
 Celloidin 96.
 Chaetopterus, Eiverschmelzung 233.
 Chiasma, Anura 119.
 —, Kaninchen 138.
 —, Ratte 125.
 Chimären 4, 27, 153.
 Chirurgische Nadeln 211.
 Chitin 54, 63.
 Chlorella vulgaris 12.
 Chloretone 83.
 Chloroformwasser 40.
 Chlorohydra viridissima 12.
 Chorda (Amphibia) 241.
 — (Quappen) 75.
 Chorioallantois 90.
 Ciona, Ovidukte 191.
 Cirripedia 233.
 Clitellum (Wurm) 39.
 Cobitis fossilis 104.
 Coenosark (Polypen) 22.
 Coleoptera 65.
 Colymbetes 63.
 Corpora lutea, Ratte 225.
 Crinoiden 47.
 Criodrilus 39, 43.
 Cucumaria, Eiverschmelzung 233.
 Cyclitis 123.
 Cyprinus carpio 105.
 Degenerationsperiode des Auges 98.
 Dendrocoelum lacteum 37.
 Deplantation 3.

- Deplantation des Auges in die Ohrblasengrube 97.
 Deplantierte Schwänze 78, 80.
 Diaphanol-Reaktion 63.
 Diemyctylus, Balancer 146.
 —, Beinknochen 149.
 Dilophus tibialis 247.
 Discoglossus pictus 79.
 Dissoziation (Hydra) 28.
 Dixippus, Eiverschmelzung 233.
 Doppelbildungen, Eier 234.
 Doppelköpfe (Planarien) 32.
 Doppelgliedmaße 156.
 Doppelherz 171.
 Doppelschwänze (Planarien) 32.
 Dorking 203.
 Dorsoventralachse 154.
 Dorsovascularachse, Triton 150.
 Dorsum (Planarien) 35.
 Dotterkörnchen (Quappen) 76.
 Drehung der Herzanlage 172.
 Dressur, Ratte 134.
 Dressurgefäße (Abb. 77) 134.
 Drosophila, Mißbildungen 250.
 Drüsentypus, Tritonen 147.
 Dunkelauferhalt (Algen) 24.
 Durchdringung (Hydra) 27.
 Durchschnüren (Ei) 230.
 Dysplastik 3, 107.
 Dytiscus 67.
 — dimidiatus 69.
 — marginalis 69.
 Echiniden 47.
 Echinodermen 47.
 Echinus, Eiverschmelzung 233.
 Eichel, Ratte 211.
 Eier, Einpflanzung (Amphibia) 224.
 — in tubulis seminiferis 198.
 —, kernlos gemacht 230.
 Eifollikel (Kaninchen) 218.
 Eihaut (Hühnchen) 90.
 Eihüllen, Verlassen der 71.
 Eileiter (Mamm.) 227.
 Einheitliche Köpfe (Bipalium) 31.
 Einmauerung (Planarien) 37.
 Eiverschmelzung 233.
 Elektrotonus 244.
 Elsbergtrube 168.
 Embryonale Transplantation 91.
 Embryonalpflanzung, Tritonbein 162.
 Embryonen (Lurche) 71.
 Empfänger 2.
 Endorgane 160.
 Entenmuscheln 233.
 Entoderm und Ektoderm (Hydra) 20.
 Enukleation 103, 111.
 Epidermis, präsumptive 240.
 Epimys (decumanus), Auge (Abb. 74) 124.
 —, Dauertransplantation des Hodens (Abb. 134) 213.
 —, Feminierung (Abb. 136) 215.
 —, Milz 177.
 —, Ovarialtransplantation (Abb. 144) 227.
 —, Schema der Vererbung (Abb. 146) 228.
 —, Verjüngung des Weibchens (Abb. 139) 218.
 —, verschiedenzeitige autoplast. Hodentransplantation (Abb. 135) 214.
 Ergrünung (Hydra) 24.
 Erregungsklang 161.
 Ersatzhomöostase 247.
 Erstickungsgefahr (Gonionemus) 21.
 Erythromelana franciscana 202.
 Eserin 130.
 Eudendrium 22.
 Eupagurus 181.
 Euproctis chrysorrhoea 190.
 Exkretionsorgane, Insekten 169.
 Explantation 9.
 Fächer, Anura 166.
 —, Tritonbein 150.
 Farbkleid (Fische) 104.
 Farbwechsel bei Käfern 70.
 — (Tritonen) 111.

- Fasan 202.
 Federkleid (Hahn) 202.
 Federn von Hähnen (Abb. 129) 203.
Felis domesticus, Hornhaut (Abb. 80) 143.
 — —, Niere (Abb. 110) 175.
 Feminierung (Gallus) 205.
 Fenster ins Hühnerei 90.
 Feuersalamander, Bein 152.
 Feuersalamanderlarve, Linse 96.
 Filtrierpapier (Planarien) 31.
 Finsternis (Planarien) 30.
 Fixierung von Froschquappen mit Silberdrähten (Abb. 33) 72.
 Flat-worm 29.
 Flimmerrichtung (Mamm.) 242.
 Flimmerung der Lurchembryonen 73.
 Flimmerwimpern (Amphibia) 241.
 Flügelanlagen, Raupen 144, 187.
 Flügeldeckenreparation 63.
 Flügelentfaltung (Puppen) 58.
 Flügelfärbung (Kastraten) 187.
 Flügel, Hühnchen 167.
 — (Insekten) 144.
 Flügelregeneration, Insekten 187.
 Fötus von Säugern 97.
 Forellenaugen 104.
 Formalinhärtung 174.
 Fovea, Anura 119.
 Frosch + Axolotl-Ohr 88.
 Frösche 71.
 —, Parabiose 199.
 Froschhaut auf Mensch 244.
 Frosch, Kastration 198.
 Frühembryo *Rana esculenta* (Abb. 55) 92.
 Frühreife (Triton) 197.
 Fühlerform, *Lymantria* 185.
 Fühlerlose Wasserkäfer 68.
 Fühlerregeneration, Insekten 187.
 Funktionelle Transplantation 5.
 Funktionen transpl. Extr. 158.
Gallus dom. Eier neben Hoden (Abb. 133) 206.
 — — Heterologisierte Henne (Abb. 132) 206.
 — — Leghorn × Dorking (Abb. 128) 203.
 — — „Sebright“ hennenfedriger Hahn (Abb. 126) 201.
 — — — Kapaun (Abb. 127) 202.
 Gabelförmige Vereinigung (Regenwurm) (Abb. 23) 45.
 Ganglien des Kaninchenauges 139.
 Ganglien des Rattenauges 125.
 Ganglienzelle aus Rattenaug (Abb. 75) 125.
 Ganglion (Bein-), Triton 148.
 Gaslicht 129.
 Gassersches Ganglion 97.
Gastropacha quercifolia 186.
Gastrula (Amphibia) 237.
 Gazelle, Hornhaut 143.
 Geburtshelferkröte 199.
 Gefäßnaht, zirkuläre 174.
 Gehirn, Entfernung aus Raupe 189.
 — (Hühnerei) 97.
 — (Lurche) 90.
 Gehörbläschen auf Gegenseite, *Rana pipiens* (Abb. 49) 86.
Gelasimus 182.
 Geschlechtsgebunden (Huhn) 208.
 Geschlechtslose Form (Huhn) 206.
 Geschlechtsorgane (Planarien) 36.
 Gewebekultur 9.
 Gewebepfropfung 9.
 Gewebspartien 8.
 Glasgeräte zur Embryonaltransplantation (Abb. 54) 91.
 Glaskugeln 96.
 Glaslöffel (Fischlinse) 106.
 Glasnadel (Hydra) 21.
 Glasperlen 145.
 Glasplättchen 20.
 — (Planarien) 30.
 Glasreiter 237.

- Glaucoma scintillans 232.
 Gliederfüßer 54.
 Goldafter 190.
 Goldfisch 80, 105.
 Goldglanz (Puppen) 61.
 Gonionemus, Geschlecht 8.
 — (Kombinationen) (Abb. 9) 21.
 Graefes Starmesser 106.
 Grundriß (Rattenkäfig) (Abb. 78) 135.
 Gürtelringe (Wurm) 39.
 Gynandromorph 3.
 Gynandromorphe (Gallus) 205.
 Gynandroplastik 3.

Haarschlinge (Embryonen) 91.
 Haarsterne 47.
 Hämolymphe 60.
 Hächken, sichelförmiges 185.
 Hakenförmige Fortsätze (Hydra) 16.
 Halbseiten-Zwitter 202.
 Hantelförmige Eier (Triton) 237.
 Hartflügler 65.
 Hautmuskelschlauch (Wurm) 39.
 Hautring, Tritonregenerat 151.
 Häutung 54.
 — bei Kataplastik 114.
 Helodrilus 41, 43.
 — longus + Lumbricus terrestris 44.
 —, Ovar 223.
 Hennenfedrigkeit 201.
 Henricia, Eivereinigung 236.
 Hermaphroditen (Mamm.) 216.
 Herz, Amblystoma 173.
 —, Bombinator 174.
 —, Rhythmus 74, 171, 173.
 Herzanlage, Amphibien 169.
 Herkunftsgemäß 151.
 Herumschwimmen (Hydra) 20.
 Heterochelie 249.
 Heterochrone Metamorphose 100.
 Heterologisierung (Insekten) 186.
 — (Mamm.) 216.
 — (Triton) 195.

 Heteromorphe Köpfe (Regenwurm) 44.
 — Wurmschwänze 39, 43.
 Heteromorphose (Hydra) 16.
 Heteroplastik 2.
 Heteropleural 4.
 Heterophorie 9.
 Heterotop 4.
 Hexenhühner 206.
 Hinterbeinknospen 165.
 Hinterleib- ♀ Kopula mit Männchen (Lymantria) 189.
 — der Krebse 181.
 Hirnanhang 179.
 Hirschspezies 211.
 Hirschziegenantilope 211.
 Hochzeitskleid (Triton) 192.
 Hoden (Säuger) 210.
 Hodenreste (Hahn) 203.
 Hoden, Transplantate (Anura) 198.
 — — (Urodela) 194.
 Hohlmeißel 185.
 Holothurien 47.
 Holzbalken, drehbarer 198.
 Hölzerne Schiene (Meerespolypen) 22.
 Homarus 248.
 Homoiophorie 4.
 Homoioplastik 2.
 Homoeosis 144, 247.
 Homologie der Funktion 160.
 Homopleural 4.
 Hörbläschen-Deplantation, Rana fusca (Abb. 51 bis 53) 89.
 —. Umdrehung, Rana esculenta (Abb. 50) 88.
 Hornhaut, Gazelle 143.
 —, Katze 143.
 —, Mensch 142.
 —, Ratte 127.
 Hornhauttrübung 123.
 Hühnchen 90.
 Hühnereier mit Keimdrüsenstückchen 207.
 Hühnerembryo, Flügel 167.
 —, Keimdrüsen 209.

- Hühnerembryo, Bein 167.
 Hummer 248.
 Hund, Carotis 174.
 — (Knorpelringe) 242.
 — (Luftröhre) 242.
 —, Milz 176.
 —, Niere 175.
 —, Schilddrüse 178.
 Hydra attenuata 12.
 — (verschiedenfarbige) (Abb. 12) 25.
 — -Chimären (Abb. 14) 27.
 — circumcincta 7.
 — fusca 12.
 — grisea (Polarisationsumkehr) (Abb. 3) 15.
 — oligactoides 28.
 —, Ring 232.
 — (verlängerter Polyp) (Abb. 6) 19.
 — viridescens ♂ und H. attenuata ♀ (Abb. 11) 23.
 — viridis 12.
 — (verschiedener Farbe) (Abb. 4) 16.
 — vulgaris 12.
 Hydractinia (nutritive und protektive Polypen) (Abb. 10) 22.
 Hydranten (Tubularia) 18.
 Hydroidpolypen 6.
 Hydrophilus 67.
 Hydrophilusblut 68.
 Hyperämie 220.
 Hyperfeminierung (Mamm.) 216.
 Hypermangansaures Kali 112.
 Hypophyse 179.
 Hypophysektomie 180.
 Hypotypie, kompensatorische 249.
 Idioplastik 3, 74.
 Illegitime Pfropfung 3.
 Imago 63.
 Impflanzette mit verstellter Klinge 72.
 Implantation 5.
 Inachus 181.
 Inaktivierung (Hydra) 24.
 Induktion (Embryonale) 241.
 Infundin 179.
 Injektion (Hodensubstanz) 198, 200.
 Injektion von Samen 222.
 Insektenflügel 144.
 Interstitialzellen (Hydra) 26.
 Interstitielle Drüse 191.
 Inverse Verpflanzung 4.
 Iridocyclitis 123.
 Iris 98.
 —, Ratte 128, 130.
 Irmuskulatur, Ratte 129.
 Irisrand 94.
 Irisring, goldener (Carassius) 104.
 — — (Salamandra) 99.
 —, silberner (Alburnus) 104.
 Ischiadicus als Bahn 139.
 Jugularis 175.
 Käfer 65.
 Käferspital (Abb. 31) 65.
 Käfig (Ratten) 131.
 Kalkfreies Seewasser 233.
 Kalkplatten (Seesterne) 47.
 Kamm (Gallus) 201.
 — (Triton) 192.
 Kammolch, Geschlechtsmerkmal 192.
 — + Teichmolchlinse 108.
 Kaninchen auf Mensch 244.
 — (Kastration) 217.
 Kanten des Quappenschwanzes 84.
 Kapaun 202.
 Karasche mit Augenreplantat (Abb. 67) 104.
 Karpfen 105.
 Kastration, Frosch 198.
 —, Krebse 182.
 Kastrat, Ratte 213.
 Kataplastik 3, 114.
 Katgutspirale 137.
 Katze, Hornhaut 143.

- Katze**, + *Hundecarotis* 175.
Kaulquappen 71.
Keimdrüsen (Hydra) 23.
 — (*Regenwürmer*) 39.
Kelch (Antedon) 49.
Keratoplastik 142.
Kerne (Umtauschung) 231.
Kernzerstörung 230.
Kieferfortsatz 145.
Kiemen, Anura 145.
 —, *Salamandra* 145.
Kiemenbogen 89.
Kiemenfäden 145.
Kitzler 219.
Klammerreflex 69.
Klebezellen (Hydra) 16.
Kleine Verschiedenheiten (Hydra)
 17.
Kleines Pfropfreis, farbbbeeinflußt
 (*Saturnidae*) 59.
Klitoris 219.
Kloakentiere 210.
Kloakenwülste (Triton) 193.
Knackscheren 249.
Knie, Triton 147.
Kniescheiben 2.
Knoblauchkröte (Überhäutung
 der Embryonen) 73.
Knochen, Säugerfötus 167.
Knochenbau (Säuger) 215.
Knorpelkapsel des Ohres 86, 88.
Knorpelring des Vogelauges 140.
Knorpelringe (Trachea) 242.
Knospe (Hydra) 20.
Kochsalzlösung, physiol. 72.
Kohlweißling 190.
Kollodium(-verschluß) 185.
 — (*Wurm*) 40.
Kolonien (Meerespolypen) 22.
Komponenten 2.
Konjunktiva 103, 111, 137.
Konplantation 4.
Kopfganglion (Insekten) 144.
Kopfringstückchen (Hydra) 13.
Köpfung (Insekten) 64.
Kopfvertauschung 66.
Kornea 92, 95, 106, 110.
Kornealreflex 110, 112.
 —, *Kaninchen* 136.
 —, *Ratte* 123, 127.
Körperregionen (Hydra) 11.
Körpertemperatur (Mamm.) 220.
Krähen (Hahn) 202.
Kreuzverbindung (Ratte) 220.
Kreuzweise Blastomeren 237.
Kröte, Eiereinpflanzung 224.
 — (*Überhäutung d. Embryonen*)
 73.
Kröteneier (kernlos) 230.
Kryptorchismus 212, 220.
Kupferglucke 186.
Labyrinth 86.
Labyrinthlage *Rana pipiens*
 (Abb. 48) 86.
Lagena 86.
Langshan 208.
Larvenauge und Vollmolchauge
 (*Salamandra*) (Abb. 61) 99.
Lateralität (Ohr) 88.
Laube 104.
Leberanlage, Amphibien 169.
Leghorn 203, 208.
Legitime Pfropfung 3.
Leinwand (Wurm) 40.
Leitungsbahn, hydraulische 243.
Lepisma 63.
Leptoplana littoralis 36.
Lepus culiculus, Retina (Abb. 79)
 139.
Lernkurven, Ratte 135.
Leukom 143.
Licht des Augenfundus 118.
Lichtempfindlichkeit 104, 110,
 112.
Lineus, Eiverschmelzung 233.
Linse 94.
Linsenfaser 92.
Linsenreplantation (Fisch) (Abb.
 68b) 107.
 — (*Tritonlarve*) (Abb. 69) 108.
Lockesche Flüssigkeit 168.
Lokalrassen (Lymantria) 187, 190.
Lücken der Zuordnung 34.

- Lumbricus 41.
 —, Ovar 223.
 — rubellus 46.
 — — + *L. terrestris* (Abb. 24) 46.
Lusus naturae 250.
Luxatio bulbi 111.
Lymantria, Einsetzung mehrerer Keimdrüsen (Abb. 121) 189.
 —, Flügel an Raupe (Abb. 81) 144.
 —, ♂ Geschlechtsapparat (Abb. 116) 183.
 —, ♀ Geschlechtsapparat (Abb. 120) 187.
 —, ♀ Hinterleib-Kopula mit Männchen 189.
 — *japonica* 190.
 —, Keimdrüsenvertauschung 182.
 — (Lokalrassen) 187, 190.
 —, Malpighisches Gefäß (Abb. 104) 169.
 —, Ovarialstadien (Abb. 119) 186.
 —, Raupe (Abb. 117) 184.
 —, transpl. Ovar beiden vas def. aufsitzend (Abb. 119) 186.
 —, — — einem vas def. aufsitzend (Abb. 118) 186.
 —, Schmetterlinge, Kastraten, Heterologisierte (Abb. 122) 189.

Madreporenplatte 47.
Makromeren 236.
Malacosoma neustria 190.
 Malpighische Gefäße 169.
 Mandibularnerv 97.
 Manschette 146.
 Manteltier, Ovidukte 191.
 Maus, Auge 125.
 Medulla (Lurche) 90.
 Medullarplatte 92.
 — (Hühnerei) 242.
 Medullarplatten, zwei (Triton) 239.
 Medullarrohr (Amphibia) 241.
 Medullarwülste 153.
 Meerespolypen-Chimären 29.

 Meerkatzen ♀ (Kastration) 217.
 Meerschweinchen 212.
 —, Albino 226.
 —, Fremdovar. 226.
 —, Temperatur 220.
 Mehlwürmer 62.
 Mehrfachbildungen, Eier 234.
 Melanophoren 179.
 Mendelsche Spaltung (Hydra) 28.
 Mensch, Hornhaut 142.
 Menstruation 217.
 Merogonie 230.
 Mesenchym 96.
 Mesoderm 96.
 Mesothorium 230.
 Mesovar, Salamandra 195.
 Metamorphose, heterochrone 100.
 — (Insekten) 144.
 —, Salamandra, Kieme 145.
 —, synchrone 79, 100, 102.
 — transplantiert Frösche 79.
 Metallgabel (Hydra) 21.
 Metallscheren 95.
 Methylenblau 235.
 Mikromanipulator 230.
 Mikrodissektion 230.
 Mikromeren 236.
 Milch (transpl. Mamma) 218.
 Milchdrüsen (Hyperplasie) 216.
 Milz, Hund 176.
 —, Ratte 177.
 —, Triton 176.
 Mißbildungen (Natur) 246.
 Mitrocoma, Eiverschmelzung 233.
 Mittelstück (Planarien) 33.
 Molcheier (kernlos) 230.
 Morphallaxis 1.
 Mosaikchimären 4, 27.
 Mückenfühler 247.
 Müllergaze 232.
 Müllerscher Gang (Mamm.) 210.
 — — (Triton) 192.
 Muskelabschnitte 77.
 Myotomanordnung im Schwanz (Abb. 37) 77.

- Nachtpfau, kleiner 190.
 Nachtpfauenaugen 59.
 Nadelverschluß, Rattenauge
 (Abb. 73) 124.
 Narbenbildung im Optikus 138.
 Nasenanlage (Amblystoma) 90.
 — Anura, Aves 90.
 Neotenie 178.
 Nervenlos gemachte Quappen
 162.
 Nervennaht, Schädlichkeit 140.
 Nervenstränge (Planarien) 36.
 Nervus olfactorius 90.
 Nesselfalter 190.
 Nesselkapseln 12.
 Nesthockende Säuger 129.
 Netzhaut, Ratte 125.
 Neurula (Lurche) 90.
 Neutralrot 235.
 Nickelinpinzette (Lurchembry-
 onen) 72.
 Niere 175.
 — (als Empfänger) 216.
 Nierentransplantation beim
 Säugetier (Abb. 111 bis 112)
 176.
 Nilblausulfat 156.
 Nilghan 211.
 Nonne 190.
 Notonecta 70.
 Nudibranchiata, Eiverschmelzung
 233.
 Nutritive Polypen 22.

 Oberkieferbogen, Amphibia 146.
 Ober- und Unterseite (Planarien)
 29.
 Ocneria = Lymantria 58, 182.
 Ocneria dispar, Augendeplanta-
 tion (Abb. 66) 102.
 Öffnung der Lidspalte 130.
 Ohranlage, Replantation bei *R.*
sylvatica (Abb. 47) 86.
 Ohrbläschen 86.
 Oligochäten 38.
 Ommatidien 102.
 Ontanoplastik 3, 114.

 Ontokatoplastik 3, 114.
 Operation am Säuger 211.
 Operkulum der Anuren 145.
 Ophiuriden 47.
 Ophryotrocha, Eiverschmelzung
 233.
 Oppositionsstellung 4.
 Optikus 97, 109.
 Optikusdurchschneidung, Säuger
 126.
 — vom Rachen her 120.
 Optikusregeneration, Anura 120.
 Optikusvereinigung 110.
 Optische Dressur 134.
 Optische Ganglienanlage 96.
 Oralpolzwilling *C. cynthia* (Abb.
 29) 57.
 Orbita 103.
 Orbitalgang, Ratte 126.
 Orbitolites 232.
 Orientierung 7.
 Organisator 241.
 Orthotop 4.
 Ortsextremität 160.
 Ortsgemäß 151.
 Ortsnerven 160.
 Os (Wurm) 39.
 Ovarialstadien (*Lymantria*) (Abb.
 119) 186.
 Ovarialröhren (*Lymantria*) 184.
 Ovarialtransplantation, Schema
 der Operation bei Ratte (Abb.
 145) 227.
 Ovarien, zwei transpl., Ratte 217.
 Ovariectomie (Huhn) 206.
 Ovarverjüngung (Henne) 207.

 Paarlinge 2.
 Pantopoden 54.
 Parabiose 4, 39, 97, 196, 199,
 220, 244.
 — (Ratte verschiedenen Geschl.)
 220.
 Paracentrotus, Doppelpluteus
 aus Verschmelzung (Abb. 150)
 235.

- Paracentrotus, Einheitspluteus
 aus Verschmelzung (Abb. 149)
 234.
 —, Eiverschmelzung 233.
 — + Parechinus, Eiverschmel-
 zung (Abb. 151) 235.
 — + $\frac{1}{2}$ Parechinus, Eiver-
 schmelzung (Abb. 152) 236.
 Paraffin (Puppen) 56.
 Paraffinbett mit Hydra (Abb. 7)
 19.
 Paraffinverschluß (Hühnerei) 90.
 Parechinus, Eiverschmelzung 233.
 Partner 2.
 Pavian ♀ (Kastration) 217.
 Pelmatohydra (Aufreihung) (Abb.
 1) 11.
 — (Pfropfkombinationen) (Abb.
 2) 12.
 — + Hydra attenuata (Abb. 13)
 26.
 Pelobates, Auge 115.
 —, Bein 164.
 —, Eiereinpflanzung 224.
 —, Linsenreplantation 107.
 —, Pupillen (Abb. 71) 115.
 —, — transpl. Augen (Abb. 72)
 116.
 —, synchrone Augenmetamor-
 phose 102.
 — (Überhäutung d. Embryonen)
 73.
 Pelomyxa 231.
 Penis (Mamm.) 210, 215.
 Pennaria 22.
 Perca + Carassius-Linse 107.
 — + Tinca-Linse 107.
 Perforation der Haut 145.
 Peri-Idioplastik 3, 106, 151, 232.
 Periklinalchimären 4, 27.
 Perisark (Polypen) 22.
 Peristaltik des Uterus 228.
 Peritonealhöhle (Huhn) 204.
 Pflanzliche Pfropfung 8.
 Pflugbeinbezahnung 79.
 Pfropfreis 2.
 Pfropfstamm 2.
 Phagocata gracilis (Dorsoventrale
 Transplantate) (Abb. 17) 35.
 — — (opponierter Kopf) (Abb.
 16) 32.
 Pharynx (Planarien) 30.
 Phasianus colchicus 202.
 Phenylenbraun 235.
 Philine, Eiverschmelzung 233.
 Phototaxis, Ratte 132.
 Phylanaplastik 3.
 Phylokataplastik 3.
 Piedestal (Ratten) 133.
 Pieris brassicae 190.
 Pigmentträger (Zellen) 179.
 Pinsel (Lurchembryonen) 72.
 — (Planarien) 30.
 Pituitaris 179.
 Planaria maculata 32.
 Planarien 29.
 Planktonnetz 231.
 Pleurodeles Waltlii, Hoden (Abb.
 124) 194.
 Pluripotente Körpermitte (Hy-
 dra) 17.
 Plutei, einheitliche 236.
 Plymouth-Rock 208.
 Podocoryne 22.
 Podurus 63.
 Polycelis + Planaria 37.
 Porifera 232.
 Porthetria = Lymantria 182.
 Portax pictus 211.
 Potamobius, Kastration 182.
 Präsumptive Epidermis 240.
 Primitive Geschlechtsmerkmale
 (Triton) 192.
 Prostata (Mamm.) 212.
 Protektive Polypen 22.
 Prothesen 2.
 Psammechinus, Blastomeren-
 verschmelzung (Abb. 153) 236.
 Pseudo-Gynandromorphe 202.
 Psilura monacha 190.
 Psolus, Eiverschmelzung 133.
 Pubertätsdrüse 191.
 — (Mamm.) 212.
 Pupillarreflex 102, 112.

Pupillarreflex, Anura 116.
 —, Fische 104.
 —, Kaninchen 136.
 —, Mensch 142.
 —, Ratte 123, 128, 130.
Pupillenstarre 123.
Pupillenverengung, Ratte 130.
Pupillomotorische Fasern 131.
Puppenvereinigungen (Saturniden) (Abb. 27) 55.

Quarzlinse 129.

Rammeler 218, 229.
Rana arvalis + *R. esculenta* (Abb. 35) 75.
 — —, Bauchhaut als Linse 95.
 — — (Überhäutung der Embryonen) 73.
 — — Auge, Pupillarreflex 116.
 — — aurora, Hypophyse 179.
 — — catesbyana (Kornealklärung) 96.
 — — clamata, Thyreoidealtransplantation (Abb. 115) 178.
 — — clamitans (Kornealklärung) 96.
 — — esculenta + *Bombinator igneus* (Abb. 38) 78.
 — —, Aufheilung auf Augenblase (Abb. 57) 94.
 — —, Augenanlage 94.
 — —, Beinknospe 165.
 — —, Brunft 198.
 — —, Eignung als Embryonen 91.
 — —, Herzanlage 172.
 — —, Ohr 87.
 — —, reverses Bein (Abb. 102) 165.
 — —, situs inversus 170.
 — —, Überhäutung der Embryonen 73.
 — —, Umdrehung der Medullarplatte (Abb. 56) 93.
 — —, Vorderteil transplantiert (Abb. 34) 75.

Rana, Flimmerwimpern 241.
 — *fusca*, Bein in Augenhöhle (Abb. 100) 164.
 — —, Brunft 198.
 — —, Eignung als Embryonen 91.
 — —, Herzanlage 171.
 — —, Kornealklärung 96.
 — —, Ohr 89.
 — —, Überhäutung der Embryonen 73.
 — —, Induktor in Tritoneiern 241.
 — — *palustris*, Augenanlage 94.
 — —, Ohr 87.
 — —, Schwanzregeneration 79.
 — —, Überheilung der Embryonen 76.
 — — + *R. virescens* (Abb. 39) 78.
 — — *pipiens* (Ohr) 87.
 — — *sylvatica* + *R. palustris*, Auswachsen der Seitenlinie (Abb. 41) 82.
 — —, Augenanlage 94.
 — — durch *R. palustris* verlängert (Abb. 45) 85.
 — —, nervenlos (Abb. 95) 162.
 — —, Ohr 87.
 — —, Pigment 179.
 — — + *R. palustris* ohne Vagusganglion 83.
 — — + — — Oppositionsstellung (Abb. 46) 85.
 — — + — — Schwanz (Abb. 40) 79.
 — — senkrecht in Rückenwunde *R. palustris* (Abb. 44) 85.
 — — (Schwanzregeneration) 79.
 — — (Überheilung der Embryonen) 76.
 — — temporaria, Augenanlage 94.
 — —, Eiereinpflanzung 224.
 — —, Linsenreplantation 107.
 — — *virescens*, aboral opponierte Vereinigung (Abb. 36) 76.
 — — (Überheilung der Embryonen) 76.

- Ratte + Mausauge (Abb. 74) 124.
 —, Milz 177.
 Rattenaue 122.
 Räumung infizierter Zone (Algen) 26.
 Raupenkastration 182.
 Regenbogenhaut 98.
 Regeneratfarbe (Antedon) 52.
 Regeneration beim Frosch 113.
 — der Ovarien (Mamm.) 226.
 Regenerationsanlage 152.
 Regenerationsblastem, Triton 151.
 Regenerationsblasteme (Planarien) 38.
 Regenerationsknospe 152.
 Regenerationsknospen (Planarien) 38.
 Regenwurm durch Transpl. doppelköpfig (Abb. 22) 45.
 —, Ovar 223.
 —, Transpl. Hinter- auf Vorderende (Abb. 20) 43.
 —, Transpl. Vorder- auf Vorderende opponiert (Abb. 21) 44.
 — zu Ring vereinigt (Abb. 19) 42.
 Regenwurmbastardierung (Abb. 143) 223.
 Regenwürmer, Ovarialtransplantat (Abb. 142) 223.
 Reiter, gläserner 237.
 Renntier 211.
 Replantation 3.
 — des Augenganglions (Lurchembryonen) 109.
 Resonanztheorie 162.
 Reproduktive Polypen 22.
 Retina 105.
 —, Kaninchen 139.
 Retinitis proliferans 123.
 Reversverpflanzung 4.
 Rhynchelmis 39.
 Rhythmus zweier Herzen 74, 171, 173.
 Riechnerv 90.
 Ring aus Kopregion (Hydra) 13.
 — — Fußregion (Hydra) 13.
 Ring (Bipalium) 31.
 — (Regenwurm) 42.
 Ringelspinner 190.
 Rippenmolch 194.
 Rotes Vorleuchten, Rattenaue 125.
 Rückdrehung der Armanlage 155.
 — — Ohrblase 88.
 Rückengefäß (Insekten) 64.
 Rückenlinie (Triton) 193.
 Rückenlymphsack 198.
 Rückenschwimmer 70.
 Rückkrimpelung (Hydra) 21.
 Rute, Ratte 211.
 Sacculina 181.
 Salamandra + Carassiusauge 112.
 —, Arm an Stelle Beines (Abb. 99) 164.
 —, Armdeplantat (Abb. 93) 159.
 —, Bein 152, 159.
 —, Kiemendeplantat (Abb. 82) 145.
 — maculosa, Augendeplantation (Abb. 60) 98.
 — —, synchrone Augenmetamorphose (Abb. 62) 100.
 — — + Auge Triton alpestris (Abb. 63) 101.
 — — + Auge Triton vulgaris 111.
 —, Nervenverlauf am Bein (Abb. 94) 160.
 —, Ovar 195.
 —, Tragamme 196.
 Salamandrina perspicillata 108.
 Samia cecropia 57.
 — — + C. promethea ♂ (Abb. 28) 57.
 — cynthia (Abb. 30) 58.
 Saturnia pavonia 190.
 Säugetierfötus 97.
 Scardinius erythrophthalmus 105.
 Scheibe 47.
 Scheibensack (Antedon) 49.
 Scheibenvertauschung 50.
 Scherenumkehr 17.

- Schilddrüse 177.
 —, Axolotl 179.
 —, Schwanzlurche 178.
 Schirmrand (Gonionemus) 21.
 Schlangensterne 47.
 Schleie 105.
 Schlundtasche (Planarien) 30.
 Schnabeligel 210.
 Schnabeltiere 210.
 Schnappen nach Fliegen 118.
 Schnappversuche (Axolotl) 112.
 Schnecke des Ohres 86.
 Schneckengehäuse 2.
 Schnurrhaare der Ratte (als Borste) 11.
 — — — (Sinnesorgan) 131.
 Schwammspinner, Flügel 144.
 Schwammtiere 232.
 Schwammzellen 232.
 Schwänze aus Doppelkopf (Planarien) 34.
 Schwanzkante (Triton) 192.
 Schwanzknospenstadium 72.
 —, Anura 171.
 —, Amblystoma 154, 158.
 Schwanzlurche 71.
 Schwanzregeneration, Quappen 75.
 Schweinsborsten 11.
 Schwellkörper, Ratte 212.
 Schwimmkäfer 63.
 Schwimmlage (Fische) 105.
 Sebricht (Huhn) 201.
 Seeigeleier 230.
 Seesterne 47.
 Seewalzen 47.
 Sehnerv 98, 103.
 Seidenfaden (Wurm) 39.
 Seidenpapier (Planarien) 30.
 Seidenspinner 184.
 Seitenlinie (Quappen) 81.
 Seitenlinien bei ungestörtem und gestörtem Verlauf (Abb. 43) 84.
 Seitliche Einfügung (Hydra) 20.
 Sektoralchimären 4, 27, 153.
 Selbstdifferenzierung 81.
 — (Eier) 238.
- Selbstreinigungsprozeß (Hydra) 28.
 Selbstzerstücklung (Wurm) 42.
 Serumbehandlung 141.
 Serumreaktion 67.
 Sex-linked (Gallus) 208.
 Sexualinstinkte, Lymantria 185.
 Sexualzyklus (Mamm.) 217.
 Sichelförmiges Häkchen 185.
 Silberdrähte (Lurche) 72.
 Silber- oder Platindraht (Wurm) 40.
 Silberschienen (Lurche) 72.
 Sinnesgebiete 81.
 Situs inversus cordis 170.
 — — viscerum 170.
 Sklera 92.
 Skrotalsack 212.
 Spartel 72.
 Spelerpes fuscus, Eiereinpflanzung 224.
 — ruber, Beinknochen 149.
 Spender 2.
 Sperma (Mamm.) 212.
 Spermafluß 214.
 Spermio-genese (Mamm.) 213.
 Sphaerechinus, Eiverschmelzung 233.
 Sphinkter Pupillae 130.
 Spiegelbild, Bein 150.
 Spiel der Natur 250.
 Spinacocyten 232.
 Spinalkette (Hühnerei) 242.
 Spinnen 54.
 Spiralfasern 174.
 Spitzenwachstum (Pelmatohydra) 26.
 Sporen (Hahn) 204.
 Springen 138.
 Springfrosch (Überhäutung der Embryonen) 73.
 Springschwänze 63.
 Sprungproben von Ratten (Abb. 76) 133.
 Spürsinn, Ratte 131.
 Stäbchen und Zapfen, Ratte 125, 130.

- Stabheuschrecken 62.
 Stahlnadel 185.
 Stachelhäuter, Eiverschmelzung 233.
 Standortverschiebung 157.
 Staphyloma corneae 123.
 Starbildung 123.
 Staroperation (Fisch) (Abb. 68a) 107.
 Stecknadeln (Hydra) 28.
 Sterilisierung, hormonale 218.
 Stichkanal 231.
 Stirnbreite 215.
 Strongylocentrotus, Eiverschmelzung 235.
 Stützorgan 145.
 Süßwasserpolyphen 10.
 Synchrone Metamorphose 79, 100, 102.
 Synechie 123.
 Synchronyela, Verschmelzung 233.
 Taeniata, Sal. mac. 196.
 Tageslicht (Rattenauge) 129.
 Tangentiale Vereinigung (Hydra) 20.
 Tandem-Union 57.
 Taschenkrebs 247.
 Taufrosch (Überhäutung der Embryonen) 73.
 Teichfrosch (Überhäutung der Embryonen) 73.
 Telea polyphemus 59.
 Tenebrio (Larven) 62.
 Tentakelchen (Antedon) 50.
 Testikel (Mamm.) 210.
 Testikelmenge (Reduktion) 216.
 Thalamus opticus 93, 109.
 Thalassicola, Transplantation der Zentralkapsel (Abb. 147) 231.
 Thorax 56.
 Thyreoidea 177.
 —, Anura 178.
 Tiefenschätzung, Ratte 132.
 Tinca 105.
 Tragamme, Huhn 209.
 — (Mamm.) 225, 229.
 Tragamme, (Salamandra) 196.
 Tränenabsonderung 123.
 Transplantation 2.
 —, autogene 247.
 — und Regeneration 6.
 Trigemini, Ratte 123, 128.
 Triton alpestris, Augendeplantation 98.
 — —, rote Haut 146.
 —, Augenanlage 95.
 Tritonchimäre (Abb. 158) 239.
 Triton cristatus + T. alpestris-Manschette 146.
 — —, Beindepantat (Abb. 84) 148.
 — —, Eiereinpflanzung 224.
 — —, Extremität 162.
 — —, Milzreplantat (Abb. 113) 177.
 — —, Rückenstreifen transplantiert (Abb. 123) 193.
 — —, Sexualcharaktere 192.
 — —, Weiterentwicklung e. einges. pr. Md.-pl. v. T. taen. (Abb. 161) 240.
 —, Eier 224.
 —, Flimmerwimpern 241.
 —, Milz 176.
 — marmoratus 192, 194.
 —, Parabiöse 196.
 — taeniatus × cristatus 170.
 — — (Eignung als Embryonen) 91.
 — — durch Pleurodeles u. a. induziert 241.
 — —, Keim 170.
 — —, Keim mit sek. d. cristatus induz. Anlage (Abb. 163) 241.
 — — mit zwei Medullarplatten 239.
 — —, Neurula mit sekund. Medullarplatte (Abb. 162) 241.
 — —, Rosettenf. Anordnung e. Doppelkeimes (Abb. 154) 238.
 — —, Rosette aus kreuzweise gelegten Blastomeren (Abb. 155) 238.

- Triton *taeniatus*, Weiterentwicklung vereinigter gleichseit. Hälften (Abb. 157) 239.
 — — und *cristatus*, präes. Medullarplattentausch (Abb. 159) 240.
 — — —, pr. Med.-pl. an Stelle von Epidermis, Weiterentwicklung (Abb. 160) 240.
 — —, Vereinigung gleichseitiger Gastrulähälften (Abb. 156) 238.
 — — + *T. alpestris*, Blastomeren 238.
 — — + *Tr. t.* × *Tr. cristatus* 239.
 — — *vulgaris* + *T. cristatus*-Auge 112.
 — — + Carassiusauge 114.
 Trockener Zerfall von Augen 125.
Trutta fario, Eierpflanzung 224.
Tubularia (Transplantation) (Abb. 5) 18.
Tubuli seminiferi (Mamm.) 212.
 Turbellarien 29.
Typica, *Sal. mac.* 196.
 Tyrosinase 62.
 Überhäutungsvermögen 73.
 Überwandern (Algen) 24.
 Ultraviolettes Licht 129.
 Umdrehung der Medullarplatte 93.
 Umklammerungsreflex 198.
 Umkrepelung (Hydra) 20.
 Umprägung der Psyche 219.
 Umtauschung von Kernen 231.
 Unabhängigkeit sek. Geschlechtscharaktere (Insekten) 188.
 Unipotenz (bei Hydra) 16.
 Unke (Überhäutung der Embryonen) 73.
 — + Wasserfroschlinse 108.
 Unterbindung 215, 220.
 Unterscheidung von Hell und Dunkel, Ratte 131.
 Urmundlippe, obere 240.
 Urwibel (Amphibia) 241.
 Uterus, Degeneration 219.
 Uterushorn als Ovarempfänger 227.
 Uterustuben 216.
 Vagusganglion 82.
Vanessa (Puppen) 61.
 — *urticae* 190.
Vasa efferentia (Mamm.) 215.
 — — (*Triton*) 194.
 Vaseline 231.
 Vasoligatur 215, 220.
 Vene, Säuger 174.
 Ventrum (Planarien) 35.
 Verbände 5.
 Verdrängung roter Haut 147.
 Verdrehung (Regenwurm) 41.
 Verhalten von Ratten 133.
 Verjüngung (Mamm.) 214.
 Verkürztes Tritonbein 162.
 Verkürzung (Wurm) 41.
 Verlängerte Quappen 74, 85.
 Verlängerung (Wurm) 42.
 Vernähen des Optikus 137.
 Vernähen (Wurm) 40.
 Verschiebung des Auges 106.
 Verschmelzung (Hydra) 20.
 Verschwimmen der Halsschildstreifen 70.
 Vertretbarkeit der Quelle formativer Reize 165.
 Verwandtschaft d. Komponenten 7.
 Verzweigte Hydra 20.
 Vierzellenstadium (*Triton*) 238.
 Vorbrechen der Anurenarme 145.
 Vorder- und Hinterende (Puppen) 56.
 Vorhof, Herz 174.
 Vorsprung einer Differenzierung 34.
 — im Wachstum (Hydra) 17.
 Wanderung von Pfropfreisern (Hydra) 20.

- Wasserdruck, Absatz durch 236.
 Wassergefäßsystem 47.
 Wasserkäfer 63.
 Wattles (Gallus) 201.
 Waughsche Sprungprobe 132.
 Widder 214.
 Wiederaufdifferenzierung des
 Auges 98.
 Wimpersaum (Ech.) 234.
 Winkerkrabbe 182.
 Wirbelkanal, Umkehr 157.
 Wolffscher Gang (Mamm.) 210.
 — — (Triton) 192.
 Wundchitin 63.
 Wundschorf (Vollkerfe) 63.

 Xantholeukophoren 179.
 Xenoplastik 3.
 Xiphophorus 207.
- Y-artige Würmer 45.

 Zähne 2.
 Zerschütteln (Ei) 230.
 Zentralkapsel 231.
 Ziegenbock 214.
 Zimmermannschale (Abb. 54) 91.
 Zirkuläre Gefäßnaht 174.
 Zuckergäste 63.
 Zusammenpressen (Eier) 235.
 Zusatzhomoeosis 247.
 Zwickerschere 249.
 Zwillingsunion 57.
 Zwischenzellen 191.
 Zwitter (Huhn) 206.
 Zytoplasma (Ei) 230.

Verlag von Friedr. Vieweg & Sohn Akt.-Ges., Braunschweig

Allgemeine Vererbungslehre

Von Prof. Dr. V. Haecker

Mit einem Titelbilde, 133 Figuren im Text und 4 farbigen Tafeln

XII, 405 Seiten. gr. 8^o. 3. Auflage. 1921

Preis geh. RM 14.—; in Lnwd. geb. RM 16.—

„Das Buch ist jedem, der auf dem vielgestaltigen Gebiet der Vererbung arbeitet, unentbehrlich. Klar und übersichtlich, knapp und doch vollständig ist der ungeheure Stoff dargestellt.“

(Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie.)

„Haeckers Buch, das dem neuesten Stande der Vererbungsforschung gerecht wird, wird wie bisher bei Gelehrten wie Züchtern und auch nach gründlicher Belehrung suchenden Laien begeisterte Aufnahme finden.“

(Anatomischer Anzeiger.)

Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion

Von Prof. Dr. R. Demoll

VI, 243 Seiten. gr. 8^o. Mit 118 Abbildungen. 1917

Preis geh. RM 8.—; in Lnwd. geb. RM 9.50

„Demoll gibt eine übersichtliche Darstellung vom heutigen Stand unseres Wissens über die Sinnesorgane der Arthropoden, und zwar als kritische Durcharbeitung des großen und überaus schwierigen Stoffes.“

(Naturw. Zeitschrift für Forst- u. Landwirtschaft.)

„Die leichte Lesbarkeit ist die Folge der völligen Souveränität des Autors gegenüber seinem Stoff, der nirgendwo als unbeherrschte Masse dargeboten wird.“

(Naturwissenschaften.)

Die Ameise Schilderung ihrer Lebensweise

Von Prof. Dr. K. Escherich

XVI, 348 Seiten. gr. 8^o. Mit 98 Abbildungen. 2. Aufl. 1917.

Preis geh. RM 8.—; in Lnwd. geb. RM 10.—

„Escherich sucht ein Lebensbild der Ameise, frei von allem phantastischen Beiwerk, lediglich auf bewiesenen Tatsachen fußend, zu entwerfen. Dabei werden Morphologie, Anatomie und Systematik nur insoweit berührt, als es für das Verständnis der Biologie erforderlich ist.“

(Archiv für Naturgeschichte.)