

Vorträge

der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich

28. Mai 1951: Prof. Dr. Chr. P. Raven, Utrecht (Holland):

Determinationsprozesse in sogenannten Mosaik-eiern (mit Lichtbildern)

Nach der klassischen Auffassung gehören die Eier der Anneliden und Mollusken zu den sogenannten Mosaik-eiern, bei denen die Entwicklung in der Weise vor sich gehen soll, dass die einzelnen Teile des sich entwickelnden Keimes mehr oder weniger unabhängig voneinander ihre Entwicklung verfolgen und sich die daraus entstehenden Organe mosaikartig aneinanderschliessen. Zwar hat sich die anfänglich gemachte scharfe Scheidung zwischen Regulations- und Mosaik-eiern später einermassen verwischt, indem es sich zeigte, dass die beiden Extreme durch fließende Übergänge verbunden sind und sich vornehmlich nur durch den Zeitpunkt der Determination der Teile unterscheiden; dennoch wären, der allgemeinen Ansicht nach, die Determinationsprozesse bei den Anneliden und Mollusken von wesentlich anderer Art als z. B. bei Echinodermen oder Amphibien.

Diese Auffassung ist gegründet auf das Ergebnis von Isolationsversuchen, in denen es sich zeigte, dass isolierte Keimfragmente dieser Tiere im wesentlichen nur das liefern, was auch in der normalen Entwick-

lung aus ihnen hervorgeht. Die Beobachtung, dass in vielen dieser Eier sichtbare zytoplasmatische Differenzierungen (z. B. sogenannte Polplasmen) vorhanden sind, und der experimentelle Befund, dass die Ausschaltung der Keimteile, welche diese speziellen Plasmen enthalten, in mehreren Fällen charakteristische Entwicklungsdefekte verursacht, haben dazu geleitet, dass man die Determination der Zellen in diesen Eiern ganz allgemein auf lokale Anhäufungen besonderer Substanzen, welche man früher «organbildende Stoffe», heute lieber «morphogene Plasmen» nennt, zurückführt. Diese Auffassung erhielt eine Stütze, als es gelang, mit Hilfe zytochemischer Methoden nachzuweisen, dass es in vielen dieser Eier tatsächlich lokale Anhäufungen spezieller Substanzen gibt, welche bei der weiteren Entwicklung auf besondere Zellen verteilt werden. Andererseits gab es immerhin Fälle, in denen eine zytochemische Charakterisierung morphogener Plasmen, deren Vorhandensein experimentell wohl begründet war, bisher misslang.

In neuerer Zeit häuften sich die Befunde, welche darauf hindeuteten, dass bestimmte

zu dieser Gruppe gerechnete Keime über grössere Regulationsfähigkeit verfügten, als bisher angenommen wurde. Eine weitere Analyse war daher erwünscht.

Diese nahm ihren Ausgang von der wohl-bekannteren Tatsache, dass zentrifugierte Eier von Polychaeten und Mollusken sich in vielen Fällen zu normalen Embryonen entwickeln. Dieser Befund liess sich mit der klassischen Auffassung nur vereinbaren durch die Annahme, dass die beim Zentrifugieren der Eier verlagerten Substanzen für die Determination der Zellen bedeutungslos sind, dass also die eigentlichen «morphogenen Plasmen» nicht verlagert werden. Der Befund, dass z. B. bei *Limnaea* beim Zentrifugieren nicht nur Dotter und Fett, sondern auch für den Zellmetabolismus wichtige Substanzen wie Glutathion und oxydative Fermente in bestimmten Schichten angehäuft werden, erweckte aber Zweifel an der Richtigkeit dieser Annahme.

Diesbezügliche Experimente an *Aplysia* und *Limnaea* zeigten nun aber, dass die beim Zentrifugieren verlagerten Substanzen nicht an ihrer neuen Stellung liegen bleiben, sondern sich in relativ kurzer Zeit wieder über das Ei verteilen und ihre normale Lage in bezug auf die Eiaachsen erlangen. Diese Wiederherstellung der normalen Plasmaverteilung wurde sogar von dem Auftreten der Zellwände bei der Furchung nur wenig beeinträchtigt. Die für die «ooplastische Segregation» verantwortlichen Faktoren werden anscheinend beim Zentrifugieren nicht verlagert. Einige Beobachtungen an den Eiern von *Tubifex* (LEHMANN) und von *Limnaea* deuten darauf hin, dass diese richtenden Faktoren in der Eirinde lokalisiert sind. So lange diese kortikalen Faktoren eine gewisse Plastizität haben und sich nach Störungen wieder neu einstellen können, behält das Ei ein Regulationsvermögen; wenn diese Plastizität erloschen ist, hat die weitere Entwicklung reinen Mosaikcharakter.

Rezente Untersuchungen an *Limnaea* haben aber gezeigt, dass in diesem Tiere die Frühtermination durch morphogene Plasmen nicht der einzige in Frage kommende Mechanismus ist, sondern dass in späteren Entwicklungsstadien zwei weitere Mechanismen eine Rolle spielen. Durch die Wir-

kung von Lithiumchlorid auf Eier und Furchungsstadien von *Limnaea* lassen sich charakteristische zylocephale Missbildungen der Embryonen hervorrufen. Die Analyse dieser Missbildungen zeigte, dass sie auf eine Unterdrückung der Differenzierung der animalsten Zellen des Keimes beruhen. Diese progressive Entwicklungshemmung animaler Strukturen stimmt mit dem Lithiumeffekt am Seeigel überein und lässt sich erklären durch die unterdrückende Wirkung des Lithiums auf ein vom animalen Pol ausgehendes Gradientfeld. Weitere Untersuchungen haben gezeigt, dass dieses Gradientfeld im besonderen die Segregation des Organmusters innerhalb des Ektoderms beherrscht; dieses Muster lässt sich noch bis ins mittlere Blastulastadium durch Lithiumwirkung abändern.

Neben den obenerwähnten Missbildungen ruft Lithium bei *Limnaea* auch oftmals Exogastrulation hervor. Es zeigte sich, dass in den exogastrulierten Keimen mehrere Gewebe ein gewisses Mass von Differenzierung erreichen, dass aber niemals eine Schalendrüse gebildet wird. Sobald aber der Urdarm invaginiert ist und mit seinem Ende die Innenseite des Ektoderms erreicht, bildet sich an dieser Stelle eine Schalendrüse. Zwischen dem künftigen Mitteldarmepithel und der sich entwickelnden Schalendrüse besteht während mehrerer Tage ein sehr inniger Kontakt. Die Vermutung, dass es sich hier um einen Fall von Kontaktinduktion handelt, wurde zur Gewissheit, als es sich zeigte, dass bei abnormer Invaginationsrichtung des Urdarmes eine Schalendrüse in atypischer Lage entstehen kann.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass sich in der Entwicklung von *Limnaea* nacheinander dreierlei determinierende Mechanismen: morphogene Plasmen, Gradientfelder und Kontaktinduktionen, betätigen. Wenn sich das Gleiche auch für andere sogenannte «Mosaikier» nachweisen liesse, so wäre damit erwiesen, dass sich die Entwicklung dieser Tiere nicht grundsätzlich von der anderer Tiergruppen unterscheidet, und wäre eine starke Stütze erbracht für die Ansicht, dass die Entwicklung bei allen Tieren in wesentlich übereinstimmender Weise verläuft. (Autoreferat)