

## Embryonale Muster in der Anatomie von Amphibien

DAVID G. SENN & HANS-PETER FARNER

Mit 8 Abbildungen

### Einleitung

Innerhalb der Wirbeltiere waren die Amphibien in bezug auf ihre Ontogenese seit jeher besonders attraktiv. Die Entwicklung ist gut beobachtbar und tritt innerhalb der Amphibiengruppe in unterschiedlichen Modalitäten auf. Die einen schlüpfen im Wasser, leben hier eine zeitlang als Larven und gehen in einer Metamorphose zum Landleben über; andere werden bereits als Larven geboren und schreiten nach einer langen Phase im Wasser zur Metamorphose; andere sind lebendgebärend und bringen Junge zur Welt, die kleine Abbilder der Adulten sind; andere kommen nie zu einer Metamorphose und pflanzen sich sogar als Larven fort.

Angesichts derart unterschiedlicher Entwicklungsweisen interessiert natürlich auch die strukturelle Entwicklung der verschiedenen Amphibien. Bei der Unterscheidung von Embryonen, Larven, Metamorphose-Stadien und Adultphase sind nebst funktionellen auch strukturelle Aspekte zu berücksichtigen.

Amphibien mit unterschiedlicher Entwicklung lassen sich vergleichend an strukturellen Entwicklungsnormen beurteilen. Wird das Zentralnervensystem als eines der konstantesten Organsysteme verglichen, wird deutlich, daß ein strukturell vergleichbarer Entwicklungszustand je nach Amphibienart bei Larven, Embryonen oder Adulttieren verwirklicht ist.

Fräulein D. KELLER möchten wir für die vielseitige Assistenz, insbesondere für die histologische Technik, herzlich danken. Herrn Dr. A. SIGG, Hergiswil, danken wir für die Unterstützung der vorliegenden Studie.

### Ontogenese des Zentralnervensystems

#### Salientia

Bei Fröschen und Kröten spielt sich die embryonale Entwicklung des Zentralnervensystems in gleicher Weise ab, wie allgemein bei den meisten Wirbeltieren. Schon früh liegt in der ganzen Länge des Rückens das Neuralrohr, aus dem sich zusammenhängend das Hirn im Kopf und das Rückenmark im Rumpf-Schwanzbezirk bilden. Das schwach gegliederte Rückenmark hebt sich früh vom Gehirn

ab, da sich letzteres durch zunehmend blasige Gestalt in einzelne Areale (VON KUPFFER 1906) aufgliedert. Teils lassen sich anhand derartiger Hirnteile (Abb. 1 A) zukünftige funktionelle Areale abgrenzen, zum Beispiel Riechhirn oder optische Regionen.

Die Entwicklung betrifft nebst einer regionalen und oft äußerlich sichtbaren Gliederung auch eine innere Gliederung. Diese ist im Sinne einer Anordnung der zellulären Bezirke und der faserigen Areale mikroskopisch feststellbar. Wie bei allen Wirbeltieren, besteht das junge Nervenrohr aus dicht gepackten Zellen, die ein mehrschichtiges Epithel darstellen. Diese Zellmatrix, die zunächst einzige Schicht ist, wird später peripher durch eine zweite Schicht ergänzt. Der Randschleier (Stratum zonale) enthält keine Zellkerne; er besteht aus Fortsätzen der Zellen der Matrixschicht (Stratum matricis). Diese embryonale zweischichtige Gliederung ist fundamental (STARCK 1965; BERGQUIST 1954; SENN, im Druck). Matrix und Randschleier heben sich in der Regel scharf voneinander ab (Abb. 2).

Die Entwicklung des Gehirns und des Rückenmarks ist jedoch nicht nur durch eine Massenzunahme der Nervensubstanz zu charakterisieren. Wichtiger sind qualitative Änderungen im Aufbau. Das Stadium der Zweischichtigkeit wird nun von tiefgreifenden Änderungen gefolgt. Nachdem sich in der Matrix die Zellen durch Mitosen vermehrt haben, setzt der Vorgang der Zellmigration ein (KAHLE 1969). Zellen verlassen die Matrix, wandern peripherwärts, um sich im Randschleier niederzulassen. Hier können sich niedergelassene Zellen schicht- oder kernartig gruppieren, um später als Hirn- oder Rückenmarkszentren zu funktionieren. In anderen Fällen quillt die Matrix auf; starke Zellverschiebungen führen zur Bildung von bestimmten Hirnzentren.

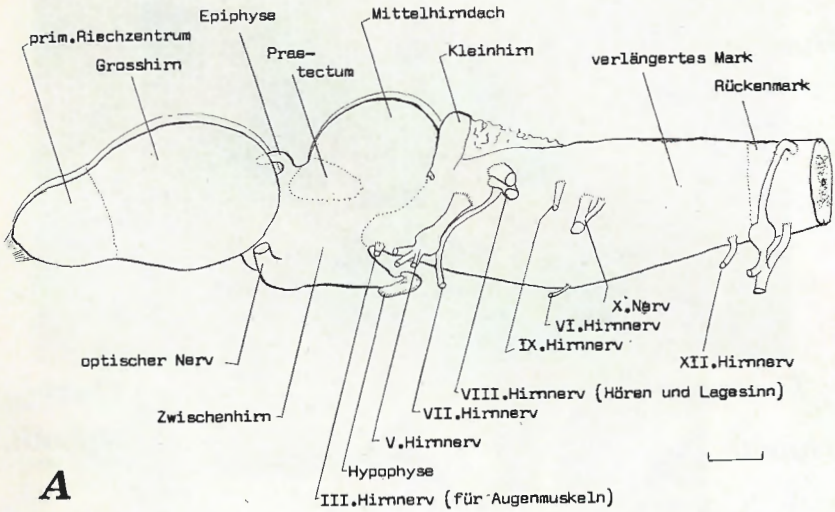
Einzelne Gebiete des Gehirns und des Rückenmarks zeigen nicht nur eine verschiedene äußere Form, sondern sind im ausgewachsenen Zustand durch bestimmte Anordnung der Zell- und Faser-Areale zu charakterisieren. Ergänzend sei festgehalten, daß es auch Hirngebiete gibt, in denen ein Teil der Zellen nicht migriert, sondern in der ursprünglichen, embryonalen Lage verharret, um dort Nervenzentren auszdifferenzieren (SENN 1968).

In fast völliger Übereinstimmung mit den meisten Wirbeltieren entwickeln sich die zentralnervösen Teile bei den Froschlurchen. So wandern im Rückenmark fast alle Matrixzellen durch die subzentrale Grenze in die periphere Randschleierzone aus, um sich dort in der Gestalt der dorsalen und ventralen Hörner anzusiedeln. Diese Gebiete beherbergen sensible und motorische Zentren, die mit Rumpf und Extremitäten verbunden sind. Migrierte Zellen des verlängerten Markes im Gehirn (Abb. 1) bilden Zentren, die dem Hör-, Lage- und Geschmackssinn, der Hautsensibilität sowie motorischen Funktionen (Augen-, Zungen- und Kieferbewegung) zugeordnet sind.

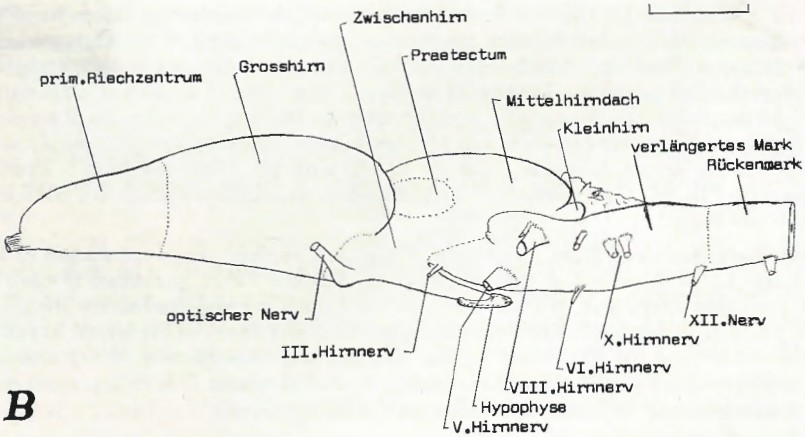
Etwas verschieden sind die Verhältnisse in den vorderen Hirnteilen (Abb. 1). Im Mittelhirndach, das in erster Linie optische Zentren enthält, wandert nur ein Teil der Zellen in äußere Schichten (Abb. 2); ein Teil der Zellen verbleibt in der ursprünglichen embryonalen Matrixlage, zeigt allerdings intern eine gewisse Gliederung (Abb. 8).

Das Zwischenhirn, das nebst optischen Zentren vor allem solche beherbergt, die innere Vorgänge im Körper steuern, besteht zur Hauptsache aus Arealen, die

durch Zellverschiebungen innerhalb der Matrix gebildet wurden. Ähnlich sind die Verhältnisse im paarigen Grosshirn, das als primäres Riechhirn vorne liegt (Abb. 1).



**A**



**B**

Abb. 1. Ganzes Hirn aus seitlicher Sicht bei A) einem Froschlurch (*Rana temporaria*) und B) einem Schwanzlurch (*Triturus alpestris*). Die Maßeinheit beträgt 1 mm.

The brain (lateral view) in A) a frog (*Rana temporaria*) and B) a newt (*Triturus alpestris*). Bar-scale indicates 1 mm.

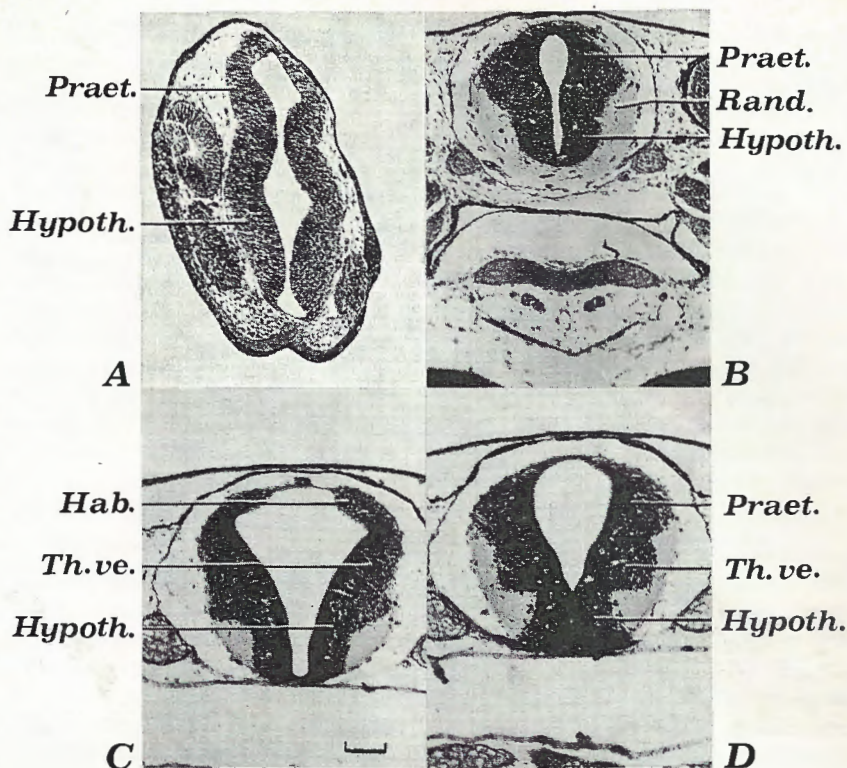


Abb. 2. Das Zwischenhirn von *Rana temporaria* in Querschnitten durch den Kopf. (Die Arealbezeichnungen sind teilweise mit Abb. 1 A zu vergleichen.) — A) Eben geschlüpfte Kaulquappe (Stadium 12 nach KORSCH 1952), Praetectum (Praet.) und Hypothalamus (Hypoth.) sind gebuchtete Teile des Hirnrohres. Links ist der Augenbecher erkennbar. — B) In der Frühlarve (Stadium 17 nach KORSCH) ist im Hypothalamus ein Randschleier (Rand) aufgebaut worden. — C und D) Verschiedene Querschnitte durch das Zwischenhirn bei der jungen Spätlarve (Stadium 19—20 KORSCH). Habenula (Hab.), Thalamus ventralis (Th.ve.), Praetectum und Hypothalamus sind unterscheidbar. Die Maßeinheit bedeutet 100  $\mu$ .

The diencephalon of *Rana temporaria*. (Transverse sections; areas correspond to those of fig. 1.) — A) Hatched tadpole (stage 12, KORSCH 1952), pretectum (Praet.) and hypothalamus form part of the brain tube. The eye cup is recognized on the left side. — B) Early larva (stage 17, KORSCH), a marginal layer developed in the lateral hypothalamus. — C and D) Transverse sections through the diencephalon of the late larva (stage 19—20, KORSCH). Habenula (Hab.), ventral thalamus (Th.ve.), pretectum and hypothalamus can be distinguished. Bar-scale indicates 100  $\mu$ .

Die Zellmigrationen geschehen zum Beispiel im Fall von *Rana temporaria* zur Hauptsache während der Metamorphose (SENN 1972 a, b; SPAETI, im Druck). Manche Kerne, insbesondere in der Medulla oblongata, lassen sich anhand von

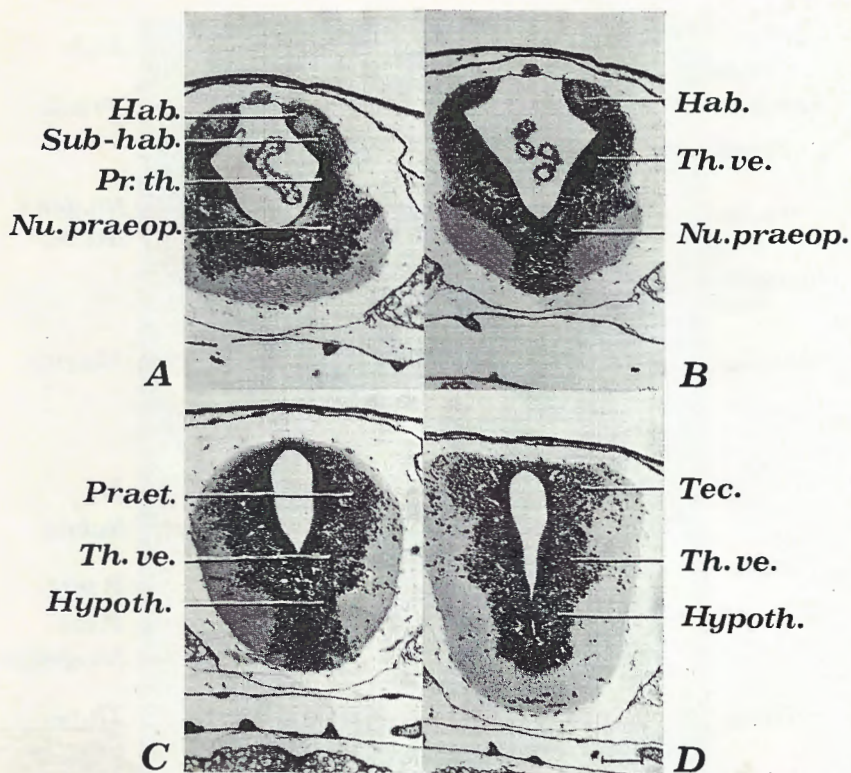


Abb. 3. Zwischenhirn und Praectectum in der Spätlarve von *Rana temporaria* (Stadium 21 nach KOPSCHE 1952). — A, B, C und D zeigen verschiedene Querschnittsebenen von rostral nach kaudal (vgl. Abb. 1 A). Anhand unterschiedlicher Zellanordnungen sind verschiedene Areale zu erkennen: Habenula (Hab.), Subhabenula (Sub-hab.), Praethalamus (Pr. th.) und Thalamus ventralis (Th. ve.), sowie der Nucleus praeopticus (Nu. praeop.), der Teil des Hypothalamus (Hypoth.) ist. Die Maßeinheit bedeutet 100  $\mu$ .

Diencephalon and pretectum in the late larva of *Rana temporaria* (stage 21, KOPSCHE 1952). — A, B, C and D show transverse sections at different levels from rostral to caudal (compare with fig. 1 A). The following areas are recognized: habenula (Hab.), subhabenula (Sub-hab.), prethalamus (Pr. th.), ventral thalamus (Th. ve.) and the preoptic nucleus (Nu. praeop.) which is part of the hypothalamus (Hypoth.). Bar-scale indicates 100  $\mu$ .

Gruppen migrierter Zellen schon bald nach Beginn der Spätlarvenphase (Innenkiemenstadium) erkennen.

#### Caudata

Die Embryonalentwicklung des Urodelengehirns erweist sich in frühen Stadien als durchaus wirbeltiertypisch. Im einmal eingesenkten Neuralrohr setzt die Mitosetätigkeit ein, die eine ausgiebige Proliferationsphase einleitet und so-

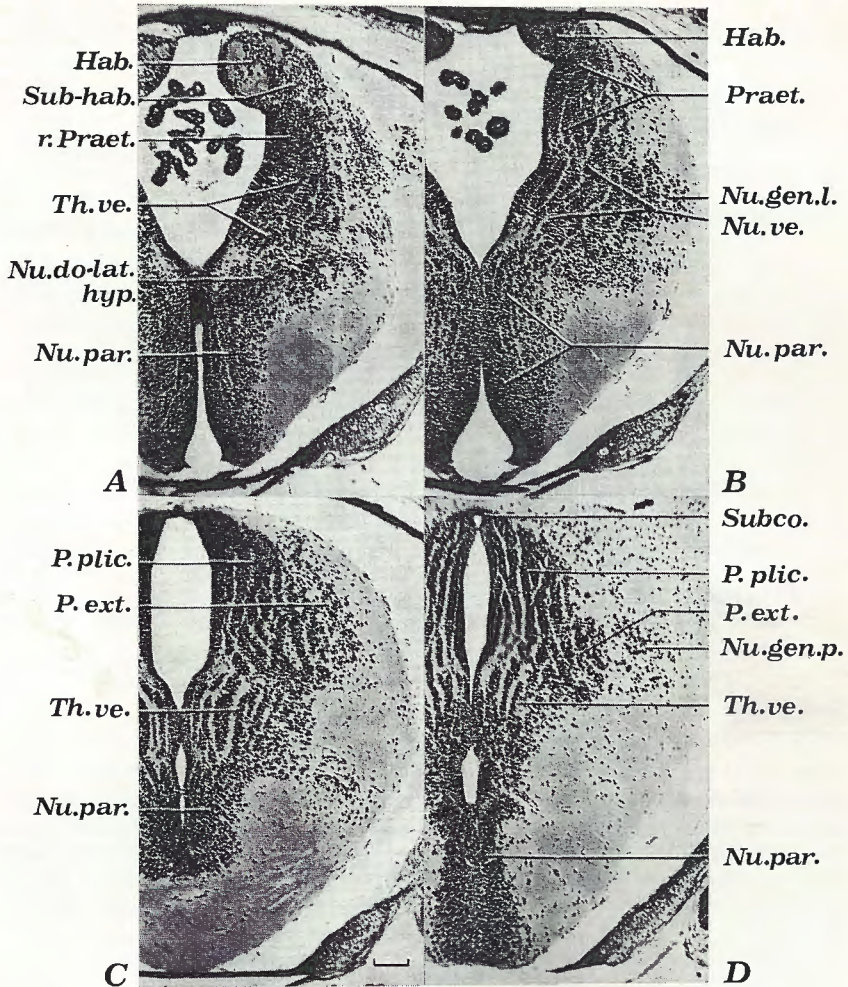


Abb. 4. Zwischenhirn und Praetectum bei *Rana temporaria* am Ende der Metamorphose. — Die verschieden gelegenen Querschnitte (A—D von rostral nach kaudal, vgl. Abb. 1 A) zeigen den differenzierten Zustand der Zell- und Faser-Areale. Zum Hypothalamus gehören der Nucleus paraventricularis (Nu.par.) und der Nucleus dorsolateralis hypothalami (Nu.do-lat.hyp.); der ventrale Thalamus (Th.ve.) enthält den Nucleus ventralis (Nu.ve.) und den Nucleus geniculatus lateralis (Nu.gen.l.); Habenula (Hab.) und Subhabenula (Sub-hab.) verkörpern den Epithalamus; das Praetectum (Praet.) besteht rostral (r.Praet.) aus sehr dicht gelagerten Zellen, kaudal besteht es aus Zellgruppen wie Pars plicata (P.plic.) und Pars extensa (P.ext.) des linsenförmigen Thalamus-Kernes. Das Subcommissuralorgan (Subco.) ist ein spezialisiertes Ependym in der dorsalen Mediane. Die Maßeinheit bedeutet 100  $\mu$ .

Diencephalon and pretectum of *Rana temporaria* after metamorphosis. Transverse sections (at levels A—D from rostral to caudal, see fig. 1 A) show differentiated cellular

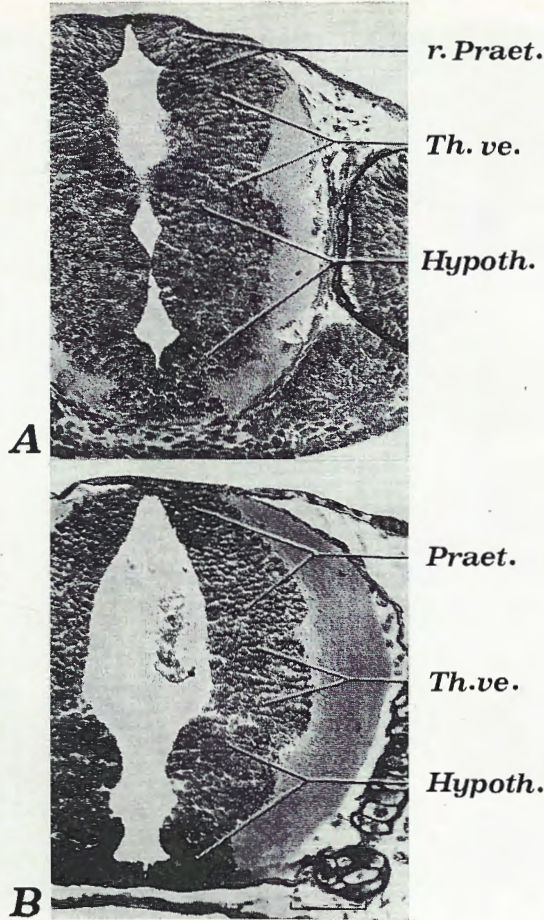


Abb. 5. Das Zwischenhirn von *Triturus alpestris*. — Querschnitte im Schlüpfstadium (Stadium 37 nach GLAESNER 1925 [Abb. 5 A] und larvalem Stadium 45 [Abb. 5 B]). Die Zellen der Areale (Pretectum, Thalamus ventralis und Hypothalamus) sind noch in embryonaler Matrixposition. Die Maßeinheit bedeutet 100  $\mu$ .

The diencephalon of *Triturus alpestris*. — Transverse sections. A) hatched animal (stage 37, GLAESNER 1925); B) larval animal (stage 45). Pretectal, thalamic and hypothalamic cells are in an embryonic matrix position. Bar-scale indicates 100  $\mu$ .

and fibrous areas. The hypothalamus includes the paraventricular nucleus (Nu. par.) and the dorsolateral hypothalamic nucleus (Nu. do-lat. hyp.); the ventral thalamus is composed of the ventral nucleus (Nu. ve.) and the lateral geniculate nucleus (Nu. gen-l.); habenula (Hab.) and subhabenula represent the epithalamus; the pretectum (Praet.) consists of a rostral part with densely arranged cells and a caudal part including pars plicata (P. plic.) and pars extensa (P. ext.) of the lentiform thalamic nucleus. The dorso-medial ependyma is specialized as subcommissural organ. Bar-scale indicates 100  $\mu$ .

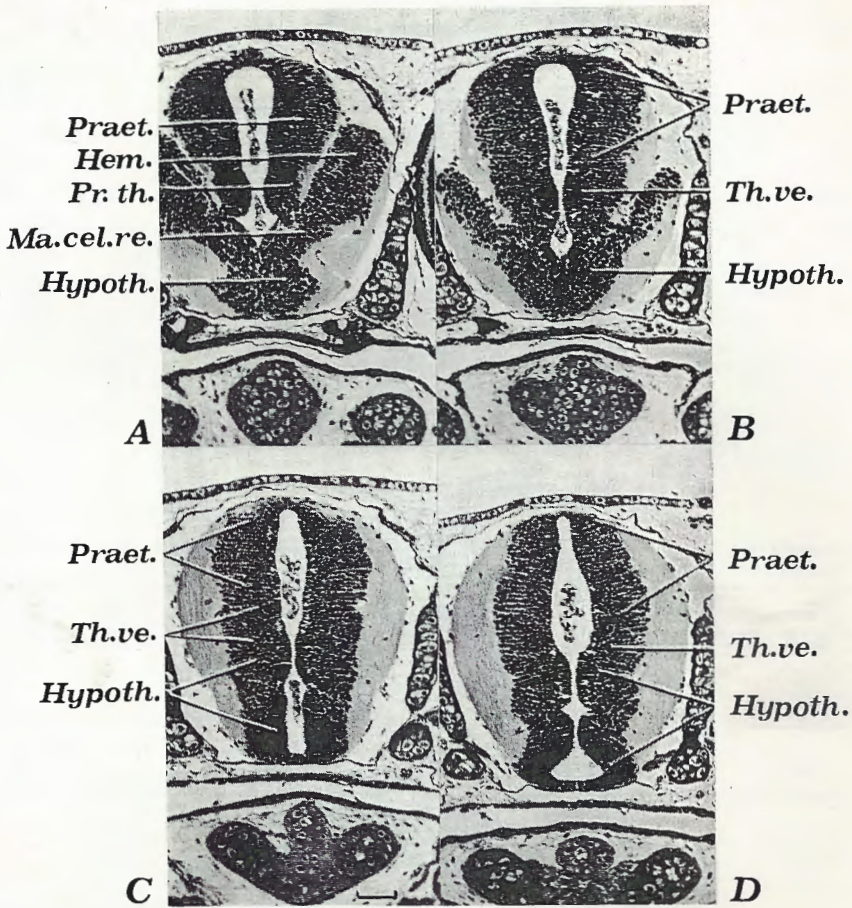
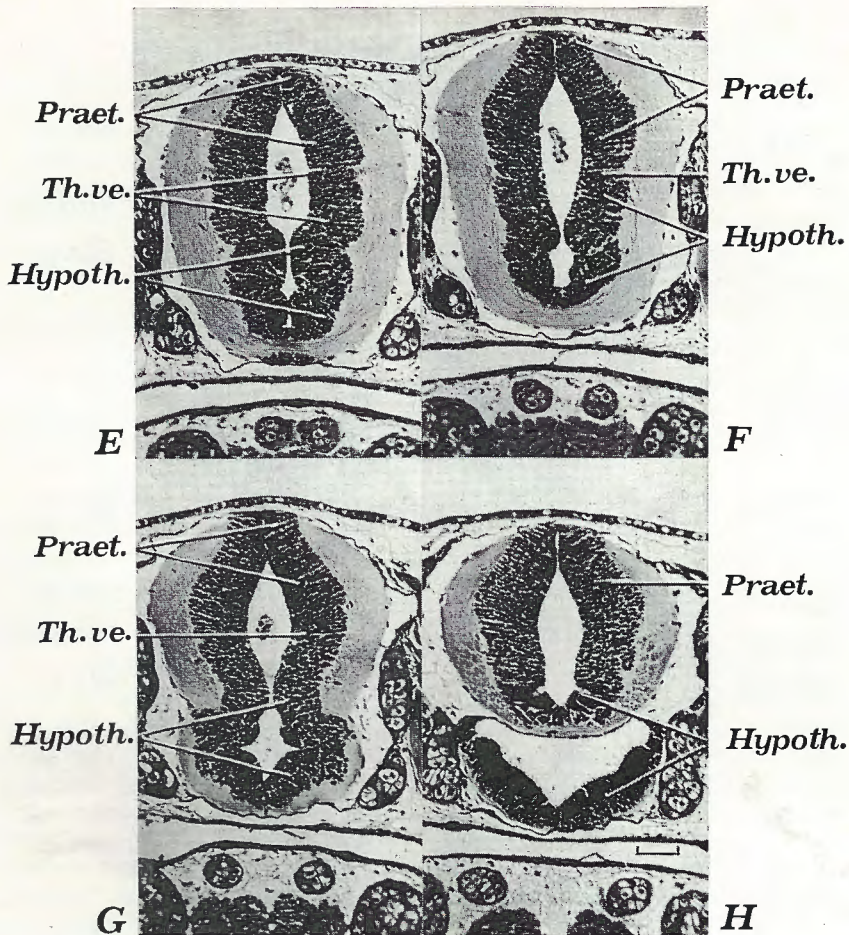


Abb. 6. Das Zwischenhirn von *Triturus alpestris*. — A—H) Serie von Querschnitten von rostral nach kaudal im Stadium 54 nach GLAESNER (1925) kurz vor der Metamorphose. In allen Arealen (Praetectum, Thalamus ventralis, Hypothalamus, Massa cellularis reuniens und Hemisphären) sind die Zellen in der inneren Matrix gelagert, die sich scharf vom äußeren Randschleier abhebt (vgl. mit Abb. 1 B). Die Maßeinheit bedeutet 100  $\mu$ .

mit ein rein zelluläres Neuralrohr bildet. Die großkernigen, spindelförmigen Zellen sind radiär in Reihen angeordnet. Bei *Triturus alpestris* dauert diese Matrixbildung bis Stadium 29 an (GLAESNER 1925); Faserfortsätze der Matrixzellen bilden eine zellkernlose Schicht an der Peripherie des Neuralrohres, den Randschleier oder das Stratum zonale. Mit dem folgenden Stadium 30 werden erste, den Randschleier ausmachende Faserfortsätze angelegt, deren sprunghafte Ausdehnung bereits in Stadium 37 (Abb. 5 A) ein Stratum zonale ergeben.





The diencephalon of *Triturus alpestris*. — A—H) series of transverse sections from rostral to caudal. Stage 54 (GLAESNER 1925) is short before metamorphosis. The cells of all areas (pretectum, ventral thalamus, hypothalamus, massa cellularis reuniens and hemispheres) are found in the matrix, which distinctly contrasts with the peripheral marginal layer. Compare with fig. 1 B. Bar-scale indicates 100  $\mu$ .

Synchron zum Faserwachstum ist ein starker Rückgang der Mitosetätigkeit zu beobachten; vereinzelt geschehen noch Mitosen im periventrikulären Bereich der ausgewachsenen Tiere.

Die embryonale Zweischichtigkeit des Gehirns — Stratum matrixis, das gedrängt die großkernigen Zellen umfaßt und Stratum zonale als Fasernschicht — bleibt über die „Metamorphose“ hinaus erhalten (Abb. 6). Auch im Gehirn des erwachsenen Tieres haben sich die Verhältnisse nur unbedeutend verändert, so

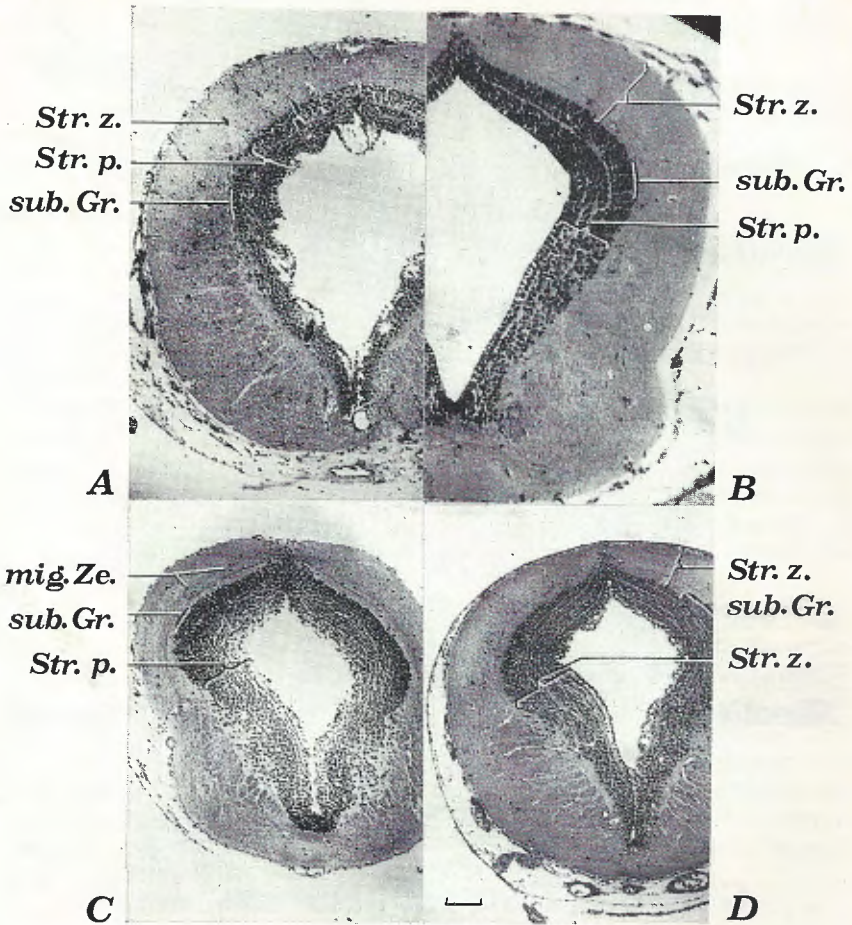
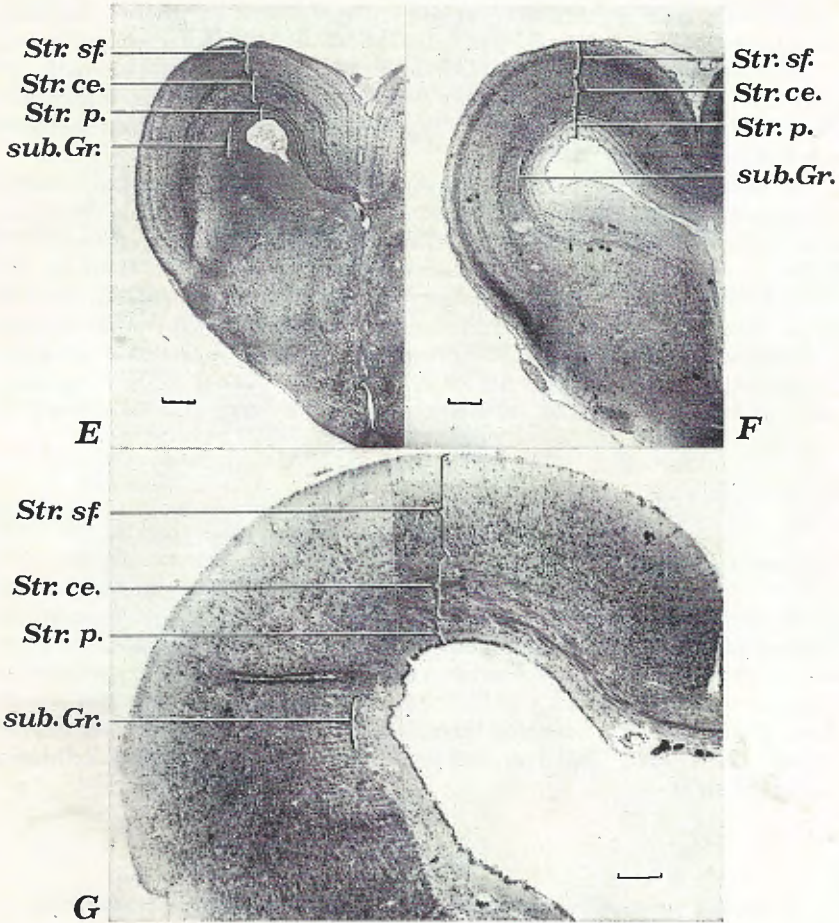


Abb. 7. Das Mittelhirn im Querschnitt bei verschiedenen Wirbeltieren (Amphibien, Reptilien, Hai). — Die Urodelen A) *Cryptobranchus alleghaniensis*, B) *Triturus alpestris*, C) *Salamandra salamandra* und D) *Ambystoma mexicanum* zeigen alle Zellen in „embryonaler“ Matrixposition, obschon die Tiere alle im adulten Stadium sind. Die subzentrale Grenze (sub. Gr.) trennt das Stratum periventriculare (Str. p. = Matrixlage) scharf vom Stratum zonale (Str. z. = Randschleier). Die Zahl der migrierten Zellen (mig. Z.) ist verschwindend gering. Anders sind andere Wirbeltiere, zum Beispiel die Reptilien E) *Anolis carolinensis* und F) *Lacerta sicula* sowie der Knorpelfisch G) *Scyliorhinus canicula*. Nebst dem ehemaligen Matrixbereich (St. p.) haben migrierte Zellen ein Stratum centrale (St. ce.) und ein Stratum superficiale (St. sf.) aufgebaut. Die Maßeinheiten bedeuten 200  $\mu$ .

Midbrain structure in different vertebrates (amphibians, reptiles, shark). — Transverse section through the optic tectum. Urodels A) *Cryptobranchus alleghaniensis*, B) *Triturus alpestris*, C) *Salamandra salamandra* and D) *Ambystoma mexicanum* have their cells arranged in an “embryonic” matrix position despite the adult stage of the animals.



The subcentral boundary (sub. Gr.) markedly separates the periventricular layer (Str. p.) and the marginal layer (Str. z.). Only a few migrated cells are observed. In contrast, other vertebrates show important quantities of migrated cells (mig. Z.), e.g. reptiles E) *Anolis carolinensis* and F) *Lacerta sicula*, the elasmobranch G) *Scyliorhinus canicula*. Peripheral to the matrix (St. p.), migrated cells form central (St. ce.) and superficial (St. sf.) layers. Bar-scales indicate 200  $\mu$ .

daß die Matrix zum Stratum periventriculare wird. Eine gewisse Auflockerung des embryonal dichten Zellbandes erfolgt durch geringfügige Umlagerungen von Zellen sowie durch Einwachsen von Fasern in den Matrixbereich. Im wesentlichen verbleiben aber alle Zellen im Matrixteil. Ein Überblick über die verschiedenen Areale des Zentralnervensystems zeigt, daß Zellmigrationen sehr rar sind; so wandern vereinzelt Zellen im Telencephalon medianwärts und lockern sich

im zellulären Bereich etwas auf. Im Zwischen- und Mittelhirn bleibt die Zweischichtigkeit noch strenger erhalten, lediglich eine Reduktion der Zellgröße wird evident. Analog verhalten sich Kleinhirn, Rautenhirn und Rückenmark, wo Auflockerungen im dichten Zellgefüge teils durch Verkleinerung der Zellen, teils durch Faserwachstum auszumachen sind. Wie in den rostralen Hirnteilen fehlt eine eigentliche Zellmigration.

In Abb. 7 wird das Tectum opticum einiger Molcharten dem ganz anderer Wirbeltiere, so einerseits demjenigen eines Katzenhaies und andererseits zweier Reptilienarten gegenübergestellt. Im Mittelhirndach der Urodelen (Abb. 7 A-D) haben vereinzelte Zellen die subzentrale Grenze durchwandert. Auch die Anfänge einer Lamination des Stratum periventriculare sind auszumachen. Im Vergleich dazu nehmen sich die Migrationen im Tectum von *Scyliorhinus canicula* großartig aus. Die eindeutige Gliederung in periventriculäre, zentrale und superfizielle Schichtgruppen zeigen Abb. 7 E, F (*Anolis*, *Lacerta*). Diese Gegenüberstellung repräsentiert wohl mehr als gerade den Stand der Gliederung im Urodelen-Tectum.

### Gymnophiona

Ein umfassendes Urteil über die Hirn- und Rückenmarksstruktur der Gymnophionen ist derzeit nicht möglich, weil von den heute lebenden Formen allzu wenige untersucht worden sind. Eine Form wurde von den beiden Autoren (SENN 1974, FARNER 1972) sowie von LEUTENEGGER (1972) untersucht. Bei *Nectocaecilia haydee* (Typhlonectidae) liegen die meisten Neurone, die Hirn- und Rückenmarkszentren verkörpern, eng um den Zentralkanal angeordnet (LEUTENEGGER 1972, FARNER 1972, SENN 1974). Immerhin erweist sich eine gewisse Ähnlichkeit mit Urodelen bei näherem Hinsehen als trügerisch, da zum Beispiel im dorsalen Thalamus und im Mittelhirn bemerkenswerte Zellmigrationen auftreten.

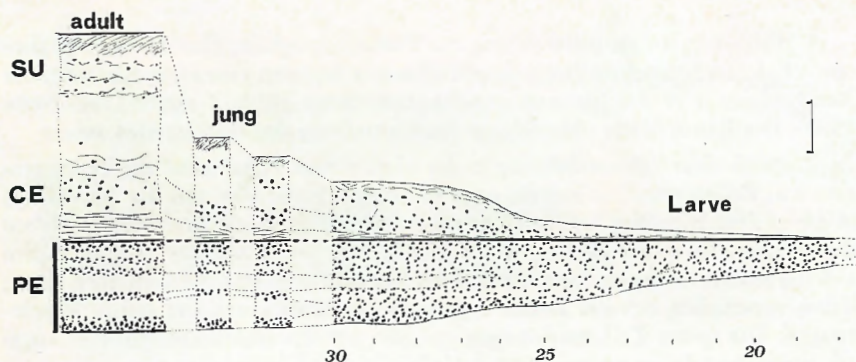
### Diskussion

Unter den wesentlichen Entwicklungsvorgängen im Zentralnervensystem der Wirbeltiere sind insbesondere zwei besonders hervorzuheben:

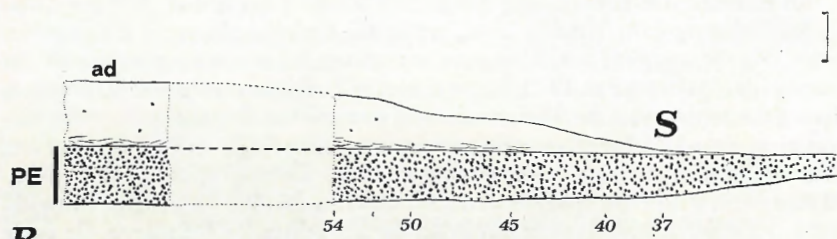
---

Abb. 8. Ontogenese der Schichten im Mittelhirndach. — Die Entwicklung läuft von rechts nach links zum adulten Stadium (vgl. mit Abb. 7). Unten ist die Ventrikelgrenze, oben die Hirnoberfläche. Bei A) *Rana temporaria*, C) *Lacerta sicula* und D) *Scyliorhinus canicula* bauen sich, wie bei den meisten Wirbeltieren, zentrale (CE) und superfizielle (SU) Schichten auf, während beim Urodelen *Triturus alpestris* (B) die Zentren periventriculär (PE) bleiben; S = Schlüpfmoment. Die Maßeinheit bedeutet 100  $\mu$ .

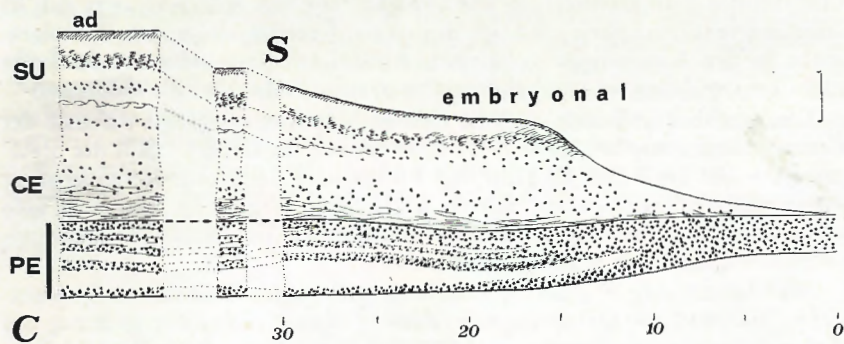
Ontogenesis of tectal layers. — Development from the right to the left (adult) side (compare with fig. 7). The ventricular line is below, the brain surface above. A) *Rana temporaria*, B) *Triturus alpestris*, C) *Lacerta sicula* and D) *Scyliorhinus canicula*. Central (CE) and superficial (SU) cells occur in most vertebrates. On the other hand, cells stay in periventricular (PE) position in urodels; S = hatch. Bar-scale indicates 100  $\mu$ .



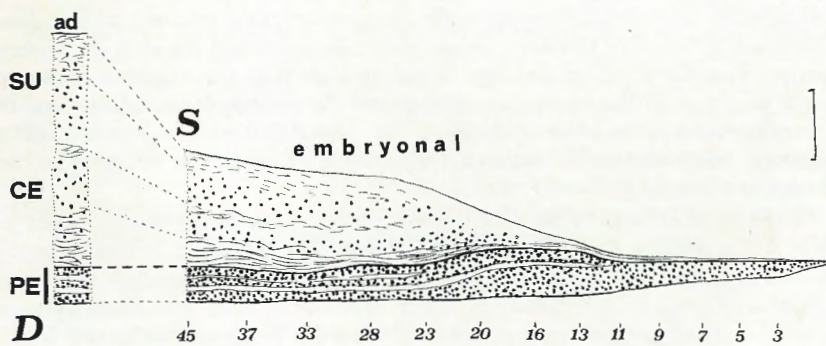
A



B



C



D

1. Frühembryonale Entwicklung zur Zweischichtigkeit; über die ursprünglich epitheliale, mehrschichtig gewordene Zellmatrix legt sich eine zweite Schicht, der Randschleier oder das Stratum zonale (BERGQUIST 1954, TORREY 1967, SENN 1968). Der Randschleier baut sich aus Faserfortsätzen der Matrixzellen auf.

2. Nach einer Zellvermehrung in der Matrix setzt zunehmend die Zellmigration ein: Zellen wandern einzeln oder in kleinen Verbänden aus der Matrixlage in peripherer Richtung aus, um sich im Randschleierbezirk anzusiedeln. Neben dieser einen Form der Zellmigration gibt es noch einen anderen Modus, indem sich die Matrixschicht im fortgeschrittenen Entwicklungszustand aufblähen kann; dabei verschieben sich die Zellen innerhalb des Matrixbereiches durch Wanderungen. Die neuen Zellanordnungen spiegeln einen wesentlichen Entwicklungsschritt wieder; Zellen gruppieren sich als Nuclei und Schichten.

Im Rahmen der Entwicklung des ganzen Körpers heißt dies, daß die Zweischichtgliederung dann sichtbar wird, wenn der Embryo allgemein die verschiedenen Organe angelegt hat, also etwa im späten Schwanzknospentadium der Amphibien (PFLUGFELDER 1970, KÜHN & al. 1972). Die nachfolgende Migrationsphase geht zeitlich mit der Differenzierung der meisten Organe einher. Ein Beispiel eines Froschlurches, *Rana temporaria*, zeigt allerdings, daß bei den Larven, die schon funktionierende Organsysteme haben, Zellmigrationen im Zentralnervensystem noch recht spärlich sind (SENN 1972 a, b). Die vorgängige Entwicklung zur Zweischichtigkeit geschieht in der heranwachsenden Frühlarve, die durch Außenkiemen charakterisiert ist. Die Umwandlung zur Spätlarve zeigt sich im Zentralnervensystem darin, daß sich in wenigen Gebieten einige erste Zellmigrationen in den Randschleier vollziehen. Auffällig ist beispielsweise die frühe Migration der Zellen des vestibulolateralen Systems in der Medulla oblongata.

Unübersehbar ist jedoch, daß die meisten Migrationsvorgänge während der Metamorphose geschehen (SENN 1972 a, b; SPAETI, im Druck). Nach der Metamorphose sind die Zellen im Hirn und Rückenmark bei Froschlurchen so angeordnet, daß ein Vergleich mit anderen Wirbeltieren möglich ist. Immerhin sieht zu vor das Zentralnervensystem von Kaulquappen mit seiner weitgehenden Zweischichtigkeit noch recht embryonal aus.

Als Überraschung, und nicht minder als Rätsel, präsentieren sich die Schwanzlurche. Während der Ontogenese von *Triturus alpestris* geschieht in bezug auf Migration im Grunde genommen nichts. Die Entwicklung führt dazu, daß im voll adulten Zustand die embryonale Zweischichtigkeit erhalten bleibt. Eine Überprüfung weiterer Caudata verschiedener Familien hat bis jetzt keine Ausnahmen von dieser offensichtlichen Regel gezeigt. Alle untersuchten Schwanzlurche zeigen im voll ausgewachsenen Zustand die zweischichtige Gliederung des Zentralnervensystems (Abb. 7 A, B, C, D). Diese Zweischichtigkeit ist, sofern allgemein mit anderen Wirbeltieren verglichen wird, nicht nur ein embryonales Muster, sondern ein frühembryonales.

Eines ist allerdings zu bedenken: Daß das Zentralnervensystem ein embryonales Aufbaumuster hat, bedeutet nicht, daß es embryonal ist. Sensible, assoziierende und motorische Zentren funktionieren. Die Struktur spiegelt nicht notwendigerweise nur die Funktionen wider, sondern vermag auch Entwicklungszustand und Differenzierungsgrad im vergleichenden Sinne aufzuzeigen.

So läßt sich die Frage stellen, ob im Körper der Urodelen weitere Embryonalitäten zu finden sind. Vieles kann allerdings kaum erwartet werden, da es bei Körpergeweben ohne bestimmte Anordnungen nicht geht. Zum Beispiel müssen Muskelfasern sich nach einer Funktionsrichtung ordnen. Dagegen scheinen Faserverbindungen im Gehirn möglich zu sein mit dieser oder jener Anordnung der Zellkörper.

Eher spekulativ ließe sich anführen, daß die für Wirbeltiere einzigartige Regenerationsfähigkeit mancher Schwanzlurche eine Art Embryonalität darstellt. Wird einem erwachsenen Molch ein Bein abgeschnitten, treten bald an der Wundstelle tiefgreifende Veränderungen auf. Die der Wundstelle angrenzenden Zellen bilden ein Blastem, das aus dedifferenzierten Haut-, Knorpel- und Bindegewebszellen besteht. Diese sekundär „embryonal“ gewordenen Zellen vermehren sich; dann bildet sich in einem Differenzierungsvorgang das neue Bein (KÜHN & al. 1974). Dabei entstehen aus den neutralen Blastemzellen wieder Knorpel-, Bindegewebs- und Hautzellen.

Auf den hier diskutierten Problembereich bezogen bedeutet dies, daß es möglicherweise eine Charakteristik der Urodelen im Sinne einer teilweisen Embryonalität ist, daß selbst auf eine bestimmte Funktion differenzierte Zellen sich nachträglich dedifferenzieren können, um die Neubildung eines Organs möglich zu machen.

Eine weitere Eigenschaft ist auffällig bei Urodelen: die Neotenie. Das allgemein bekannteste Beispiel hierfür ist der mexikanische Axolotl, *Ambystoma mexicanum*. Diese Tiere sind fähig, sich im larvalen, also „unvollendeten“ Zustand fortzupflanzen. Der Axolotl kann aber unter veränderter hormonaler Situation, die auch künstlich durch Thyroxingaben geboten werden kann, zur Metamorphose schreiten. Neotenie ist in der Urodelengruppe weit verbreitet. Die Olme (Proteidae) sind obligat neoten. Selbst durch Thyroxingaben läßt sich ein Olm nicht zur Metamorphose zwingen. Dies ist auch bei den Armmolchen (Sirenidae) und den Aalmolchen (Amphiumidae) sowie bei Riesensalamandern (Cryptobranchidae) der Fall. Die Erscheinung der Neotenie, wobei eine Metamorphose teils künstlich beeinflussbar ist, kommt bei manchen Vertretern der Lungenlosen Molche (Plethodontidae) und bei den Querschnitmolchen (Ambystomatidae) vor. Bekanntestes Beispiel ist der bereits erwähnte Axolotl.

Es wäre verfrüht, alle die Einzigartigkeiten und sonderbaren Eigenschaften der Urodelenentwicklung umfassend zu interpretieren. Weitgehend tasten wir noch im Dunkeln. So läßt sich noch nicht bestätigen, ob einige Eigenschaften im weitesten Sinne etwas miteinander zu tun haben: Zweischichtiges Zentralnervensystem, häufige Neotenie und Dedifferenzierungsfähigkeit der Zellen zum Zwecke von Regeneration.

Sehr schwierig gestaltet sich eine Beurteilung der Gymnophionen, von denen in bezug auf das Hirn nur wenige Vertreter untersucht sind. *Nectocaecilia haydee* zeigt eher bescheidene Migrationen, allerdings nicht in einem solch geringen Maße, daß sich aufgrund des Gehirns eine verwandtschaftliche Nähe zu den Urodelen postulieren ließe.

Seltsam ist, daß außerhalb der Schwanzlurche nur eine Wirbeltiergruppe das Phänomen der „adulten Zweischichtigkeit“ im Gehirn aufweist: die Lungenfische.

## Zusammenfassung

Eine vergleichende Entwicklungsstudie an Zentralnervensystemen verschiedener Wirbeltiere zeigt, daß Schwanzlurche zeitlebens ein Aufbaumuster aufweisen, das sonst allgemein ein Durchgangsstadium in sehr früher Embryonalzeit ist.

## Summary

A comparative study on the ontogenesis of the vertebrate central nervous system elucidates a unique situation in caudate amphibians: their fully differentiated structure is a pattern that is a transitory early embryonic phase in other vertebrates.

## Schriften

- BERGQUIST, H. (1954): Ontogenesis of diencephalic nuclei in vertebrates. A comparative study. — Lunds Univ. Årsskr., 50: 2—30.
- FARNER, H.-P.: Untersuchungen zur Embryonalentwicklung des Gehirns von *Scyliorhinus canicula* (L.). II. Das Tectum opticum und dessen Stratifikation. (Im Druck.)
- — — (1972): Entwicklungen im Gehirn der Amphibien. — Dipl.-Arb., unpubl.
- GLAESNER, L. (1925): Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolchs (*Molge vulgaris*). — In: KEIBEL, F.: Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, 14. Jena.
- LEUTENEGGER, S. (1972): Hirn, Hirnnerven und Geruchsorgan von *Nectocaecilia haydee* (Gymnophionen). — Dipl.-Arb., unpubl.
- KAHLE, W. (1969): Die Entwicklung der menschlichen Großhirnhemisphäre. — Berlin, Heidelberg (Springer).
- KÜHN, A., HADORN, E. & WEHNER, R. (1972): Allgemeine Zoologie. — Stuttgart (Thieme).
- KOPSCH, F. (1952): Die Entwicklung des braunen Grasfrosches *Rana fusca* ROESEL. — Stuttgart (Thieme).
- KUPFFER, K. VON (1906): Die Morphogenie des Centralnervensystems. — In: HERTWIG: Handbuch der vergleichenden experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, 2 (3): 1—272. Jena.
- SENN, D. G. (1968): Bau und Ontogenese von Zwischen- und Mittelhirn bei *Lacerta sicula* (RAFINESQUE). — Acta anat., Suppl. 55, 71: 1—150.
- — — (1972 a): The ontogenesis of the optic tectum of a frog (*Rana temporaria* L.). — Acta anat., 82: 267—283.
- — — (1972 b): Development of tegmental and rhombencephalic structures in a frog (*Rana temporaria* L.). — Acta anat., 82: 525—548.
- — — (1974): Notes on the amphibian and reptilian thalamus. — Acta anat., 87: 555—596.
- — — : The embryonic development of the central nervous system. — In: Biology of the Reptilia. (Im Druck.)
- SPAETI, U.: Development of the sensory systems in the larval and metamorphosing European grass frog (*Rana temporaria* L.). (Im Druck.)
- STARCK, D. (1965): Embryologie. — Stuttgart (Thieme).
- TORREY, T. W. (1967): Morphogenesis of the vertebrates. — New York (Wiley).
- ZISWILER, V. (1976): Spezielle Zoologie. Wirbeltiere I. — Stuttgart (Thieme).

Verfasser: Privatdozent Dr. DAVID G. SENN, HANS-PETER FARNER, Zoologisches Institut der Universität Basel, Rheinsprung 9, CH - 4051 Basel, Schweiz.