Die Entstehung der Organasymmetrie bei den Amphibien – ein entwicklungsgeschichtlicher Hinweis auf die Realität des Bildekräfteleibes

> Die Phänomene sind nichts wert, als wenn sie uns eine tiefere reichere Einsicht in die Natur gewähren, oder wenn sie uns zum Nutzen anzuwenden sind.
> J. W. Goethe

Arne von Kraft

Die äusserlich sichtbare Gestalt der Wirbeltiere und des Menschen ist, von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen, eine zweiseitig- oder bilateralsymmetrische: durch eine gedachte Mittel- oder Medianebene wird der Körper in eine linke und rechte Hälfte geteilt, die wie Bild und Spiegelbild zueinander stehen. Diese *spiegelsymmetrische äussere Körpergestalt* umschliesst eine *asymmetrische innere Leibesorganisation (Bild 1)*. Die Asymmetrie der inneren Organe geht verschieden weit und variiert innerhalb der Wirbeltiere teilweise beträchtlich *(Ludwig* 1932), ist aber für den *Darmtrakt* und das *Herz* eine ganz allgemeine und gesetzmässige. Aus einer zunächst symmetrischen Anlage entwickeln sich die Verdauungsorgane dergestalt, dass die Leber eine überwiegende Rechtsposition, der Magen eine vorwiegende Linksposition einnimmt und in Verbindung hiermit sowie durch die funktionell notwendige Verlängerung des Darmes die Lage der Darmschlingen ebenfalls typisch asymmetrisch wird. *Bild 1* und *2a* zeigen diese Verhältnisse am Beispiel einer Larve des Bergmolches *(Triturus alpestris)*. Das Herz nimmt nach Vereinigung einer zunächst paarig-symmetrischen Anlage zum Endothelrohr eine S-Form an, bevor weitere Differenzierungsschritte folgen. Die Lage der Abschnitte dieses primitiven Herzens geht aus *Bild 2a* hervor. Auch hier ist der asymmetrische

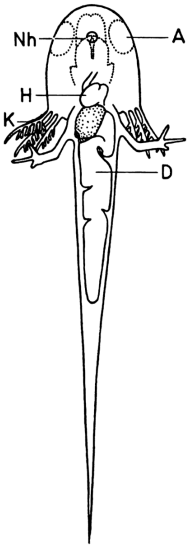

Bild 1

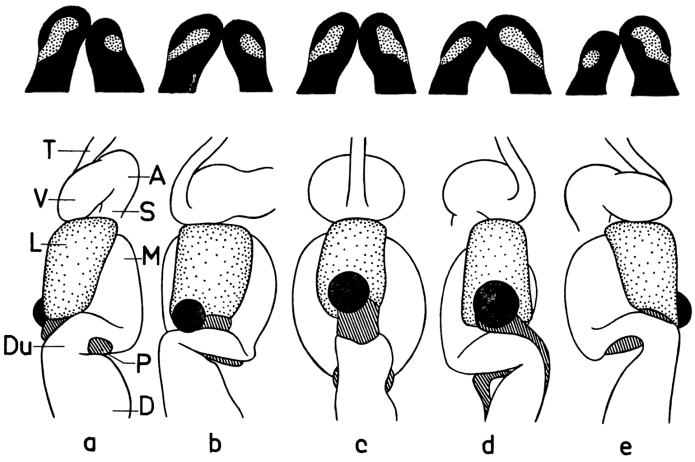

Bild 2

Lagesinn, der «Situs» des Herzens für alle Wirbeltiere im Prinzip gleichartig und gesetzmässig.

Von der normalen Form- und Lageasymmetrie des Darmtraktes und des Herzens (Situs viscerum et cordis) finden sich in der Natur nur sehr selten Abweichungen. Stellen sich diese als genaues Spiegelbild des Normalsitus dar, so spricht man von einer *Eingeweide-Inversion* oder von einem *Situs inversus* (viscerum et cordis). Seine Häufigkeit ist artlich oft sehr verschieden. Beim Bergmolch z. B. liegt sie etwa bei 1 % — ein relativ sehr hoher Wert —, beim Menschen ungefähr bei 0.01 % (Zusammenstellungen bei *v. Kraft* 1971 und *Baker-Cohen* 1961). Sowohl in der Natur als auch im Experiment finden sich indessen auch Eingeweide-Formen, die verschiedene Zwischenstellungen zwischen normalem und inversem Situs einnehmen und daher partielle oder Teilinversionen genannt werden. Besonders gut untersucht wurden diese Verhältnisse bei Amphibien *(Rana, Bufo, Triturus, Ambystoma)*. Bei diesen hat sich überdies eine gesetzmässige Gestaltasymmetrie der sog. *Nuclei habenulae* oder Habenulakerne (Ganglienkerne) des Zwischenhirns aufzeigen lassen *(Bild 1* und *2a* oben), welche mit der Gestaltasymmetrie der Eingeweide korrespondiert *(v. Woellwarth* 1950). In *Bild 2* sind die charakteristischsten Situsausprägungen der asymmetrischen Organe bei der jungen Larve des Bergmolches dargestellt. Bemerkenswert ist das Vorkommen praktisch aller Asymmetriegrade bei allen drei Organen zwischen normalem und ideal-inversem Situs einschliesslich einer etwa medianen oder symmetrischen Gestalt und Lage *(Bild 2c)*. In der Regel stimmen diese Organe hinsichtlich ihres Lagesinnes überein, wie es *Bild 2* schematisch andeutet. Gelegentlich aber zeigen sich auch mehr oder minder erhebliche Situs-Diskordanzen (z. B. Darmtrakt und Habenulakerne von normalem, Herz von inversem Situs, usw., *v. Woellwarth* 1950, *Wehrmaker* 1969, *v. Kraft* 1969, 1970).

Die Phänome der Organsymmetrie und des *Situs inversus* sind, besonders beim Menschen, schon sehr lange bekannt und haben vor etwa hundert Jahren mit der Frage nach ihren Entstehungsbedingungen und -ursachen zu ersten Versuchen geführt. Aber erst mit den Untersuchungen von *H. Spemann* und seiner Schule setzte in den ersten Jahrzehnten unseres Jahrhunderts eine systematische Erforschung des Phänomenkomplexes ein, wobei aus mehreren Gründen fast ausschliesslich mit Amphibien experimentiert wurde (s. o.). Das Prinzip aller Versuche bestand und besteht darin, durch bestimmte definierte Keimschädigungen (s. u.) den Asymmetriecharakter der Eingeweide bei der späteren Larve zu beeinflussen, wobei dann aus dem Grade der Situs-Veränderbarkeit gewisse Rückschlüsse auf das *normale* Asymmetrie-Entwicklungsgeschehen im Keim und Embryo gezogen werden können. Eine ausführliche Übersicht über die bis heute vorliegenden Versuchsresultate ist vor kurzem erschienen *(v. Kraft* 1971) und kann hier nicht gegeben werden. Herausgestellt seien im folgenden die wesentlichsten Ergebnisse sowie die unmittelbar aus diesen zu gewinnenden Folgerungen. Sie lassen sich so formulieren:

1. Die künstliche Auslösung von Eingeweide-Inversionen ist durch qualitativ sehr verschiedenartige Defekte oder Entwicklungseingriffe möglich — lokale Gewebsentnahme, vorübergehende Gewebsentnahme («Replantation»), Gewebeaustausch (Transplantation) zwischen rechts und links, einseitige Erwärmung, ein- oder beidseitige Ultraviolettbestrahlung, Zentrifugierung, Lithium-Behandlung u. a. —, wenn auch in unterschiedlichem Grade. Zwar liegen bis heute noch keine biochemischen, histochemischen oder mikrostrukturellen Untersuchungen parallel zu den Defektversuchen oder unabhängig von diesen zur Frage der Keim- und