Spiegelsymmetrische Organbildung bei «Parabiose-Molchen»

Ein experimenteller Beitrag zum Problem tierischer Formbildung

Arne von Kraft

Einleitung

Die Bilateralsymmetrie, eine besondere Form der Spiegelsymmetrie, findet sich mit Ausnahme der Einzeller und der früher auch als «Pflanzentiere» bezeichneten Schwämme und Hohltiere bei allen Tiergruppen («Bilateralia»). Auch bei Tierstämmen wie z. B. Mollusken und Stachelhäutern, die nach äusserer Gestalt und innerem Bauplan mehr oder minder stark von der Bilateralität abweichen, bildet diese doch zumindest die primären Formstufen und kann insofern als das für das tierische Sein überhaupt typische Gestaltprinzip betrachtet werden. Auch in quantitativer Hinsicht, d. h. hinsichtlich der Zahl der bekannten Arten, dominieren die «Bilateralia» gegenüber den nicht-bilateralsymmetrischen Tieren in extremem Masse.

Bei den Wirbeltieren und beim Menschen ist der äusseren Gestaltsymmetrie eine gesetzmässige innere Organ-Asymmetrie zugeordnet, die vor allem den Darmtrakt (Gestalt und Lage von Leber, Magen, Duodenum, Pankreas u. a.) und das Herz, in vielen Fällen auch noch andere Organe in mehr oder weniger ausgeprägter Weise betrifft (*Ludwig* 1932, *v. Kraft* 1972). Beim Menschen kennen wir überdies eine Vielzahl funktioneller Asymmetrien (*v. Kraft* 1975, *Corballis* u. *Morgan* 1978), von denen seine (Rechts-)Händigkeit am bekanntesten und auffälligsten ist. — Nun kommen bei eineiigen menschlichen Zwillingen öfters Asymmetrien vor, die sich zueinander verhalten wie Bild und Spiegelbild. Dies kann, wenn auch äusserst selten, den Situs der inneren Organe betreffen — Situs inversus der Organe des einen Zwillings als Spiegelbild des Normalsitus beim anderen Zwilling —, äussere Merkmale wie die Ausbildung des Haarwirbels am Kopf, die spiegelbildliche Stellung der Augen bei Schielern o.Ä., in funktioneller Hinsicht vor allem die Händigkeit, wobei dann der eine Zwilling Links-, der andere Rechtshänder ist. Auch bei sogenannten «Siamesischen Zwillingen» kommen solche morphologischen oder funktionellen spiegelbildlichen Asymmetrien vor. Zwillinge, bei denen asymmetrische Merkmale eine spiegelbildliche Ausprägung zeigen, werden auch als «spiegelbildidentische» bezeichnet.

Dass solche Individuum-übergreifenden Spiegelsymmetrien nicht nur zufälliger Natur sind, zumindest nicht immer, sondern dass hier ein «überindividueller» Spiegelbild-schaffender Entwicklungsvorgang wirksam werden kann, der die inneren Formbildungen der Entwicklungs-*«Zweiheit»* massgeblich prägt, wurde vor allem durch Schnürungsversuche nahegelegt, die *H. Spemann* und einige seiner Schüler bereits vor Jahrzehnten an Molchkeimen vorgenommen hatten. Bei diesen Versuchen wurden junge Keime (ungefurchte Eier bis frühe Gastrulae) mittels eines feinen Haares so geschnürt, dass entweder zwei vollkommen getrennte «Halbkeime» entstanden, die sich dann anschliessend jeweils zu einem mehr oder minder vollkommenen «Ganzkeim» umbildeten, was auf eine experimentelle Zwillingsbildung hinausläuft; oder aber die Keimschnürung erfolgte nicht total, sondern dergestalt partiell, dass Teil-Doppelbildungen in Gestalt einer vorderen Verdopplung des ursprünglich einheitlichen Keimes auftraten. In beiden Fällen ging mit der äusseren Verdopplung auch eine solche der inneren Organe einher, wobei nun der rechte Zwilling oder «Teil-Embryo» in ca. 50–80% der Fälle einen Situs inversus von Herz

und Darmtrakt aufwies, was für das Paar als ganzes eine entsprechende überindividuelle Organ-Spiegelbildlichkeit bedeutete (*Spemann* und *Falkenberg* 1919, *Ruud* und *Spemann* 1922, *Fankhauser* 1930, Übersicht bei *v. Kraft* 1971). Versuche mit Amphibien- und Vogelkeimen, die lediglich zu einer Verdopplung des *Herzens* führten, erbrachten für die Doppelherzen sogar eine nahezu 100%ige Organ-Spiegelbildlichkeit (*Ekmann* 1925, *Copenhaver* 1926, *de Haan* 1959). Ein gewisser Mangel der früheren Versuche von *Spemann* et al. liegt in ihrer quantitativen Begrenztheit. Ausserdem wurde damals die Asymmetrie der sogenannten Habenulakerne des Zwischenhirns nicht berücksichtigt. Diese ist aber für die Beurteilung der Entstehung der Organsymmetrie (wie auch überindividueller Symmetrisierungvorgänge) von besonderer Bedeutung (*v. Kraft* 1972) vor allem aus zwei Gründen: 1. das Auftreten einer gesetzmässigen Organasymmetrie im Gehirn, und nicht nur bei den Eingeweiden, weist besonders eindrücklich auf die *den gesamten Organismus umfassende Ganzheitlichkeit innerer Organasymmetrien* hin; 2. die Annahme einer irgendwie mechanischen Beeinflussung eines asymmetrischen Organes durch ein

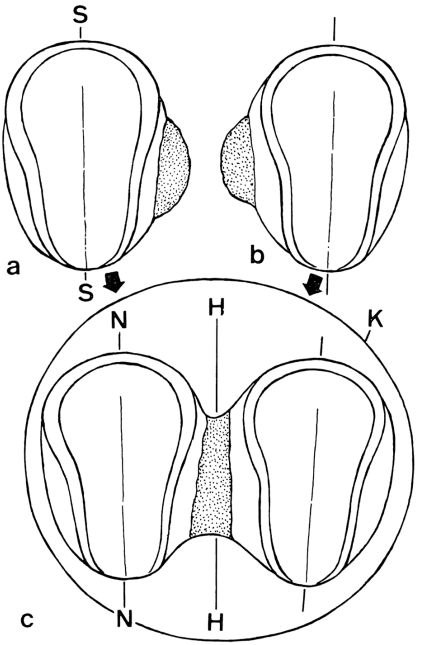

Bild 1: Zur Methode des Parabiose-Versuches. a und b Neurula-Keime mit breiter Neuralplatte, von dorsal, rechtsseitig (a) bzw. linksseitig (b) geschädigt (hervortretendes Dotterentoderm punktiert); S–S = Symmetrieebene. c Vereinigung der seitlich geschädigten Einzelkeime (a und b) zu einem Parabiose-Doppelkeim (Defekt- bzw. Verwachsungszone punktiert); H–H = Hauptsymmetrieebene, N–N = Nebensymmetrieebene, K Wachskuhle. Vergr. 14×. Weiteres im Text.

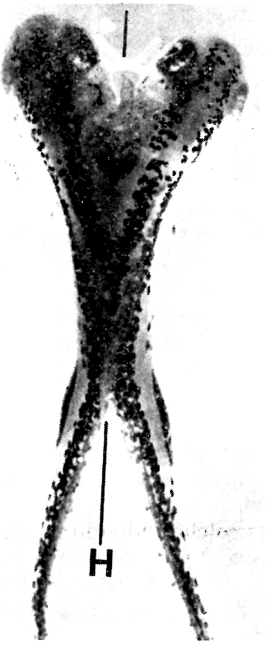

Bild 2: Junge Parabiose-Doppellarve von *Triturus alpestris* von dorsal. In der mittleren Rumpfregion sind die Larven miteinander verschmolzen, in der Kopf- sowie in der Schwanzregion getrennt. Am Kopf sind Haftfäden und Kiemenbüschel, dahinter die stummelförmigen Vorderextremitäten erkennbar. H = Hauptsymmetrieebene. Vergr. 11×.