

EINEIIGE ZWILLINGE BEI TRITON
IHRE EXPERIMENTELLE HERSTELLUNG UND IHRE REGULATION

von

Otto Mangold und Italo Testa

Eineiige Zwillinge sind durch die experimentelle Entwicklungsforschung nach den epochemachenden Versuchen von W. Roux (1888), und H. Driesch (1892) bei sehr vielen Organismen in der verschiedensten Weise hergestellt worden. Bei den Amphibien wurden sie nach O. Hertwig (1893) besonders von Hans Spemann (1900, 1901, 1902, 1903) mit seinen Schülern Falkenberg (1919) und Gudrung Ruud (1922) und neuerdings von einem Schüler von Albert Dalcq, A. Dollander (1950) bearbeitet. Von den vielen Problemen, die mit der Erzeugung eineiiger Zwillinge aufgetreten sind, ist das eindrucksvollste die Fähigkeit der halben Keime, sich zu ganzen Individuen zu regulieren, d.h. wohl proportionierte Embryonen halber Grösse zu bilden, die sich weiterhin zu Individuen normaler Grösse entwickeln können.

Bei der Analyse der Regulationsvorgänge, welche in dem halben Keim bei der Bildung eines ganzen Embryo vor sich gehen, arbeitet man am besten mit der Gastrula, da während der Gastrulation die Determinationsvorgänge ablaufen, welche für die Ausbildung der normalen Organisation des Embryo verantwortlich sind (H. Spemann und Hilde Mangold 1924 u. a.) (cfr. Abb. 1a, b).

Die frühe Gastrula von Triton ist bilateralsymmetrisch differenziert (Abb. 1a, frühe Gastrula von links gesehen). Wir unterscheiden eine Polaritätsachse, die den oberen, animalen Pol (Pa) mit dem unteren, vegetativen verbindet, und die ungefähr der cephalo-caudalen Achse des späteren Embryo entspricht, ferner die Dorsal- und Ventralseiten, von denen die dorsale über der ersten Anlage des Urmunds liegt. Die Anlagen der wichtigsten Organe des Embryo liegen meist noch oberflächlich und zwar (W. Vogt 1929) dorsal die Anlagen der Medullarplatte (Gehirn und Rückenmark), der Chorda dorsalis, und der meisten Urwirbel und ventral die Anlagen der gesamten Epidermis und der Hauptmasse der Schwanzknospe und der Seitenplatten. Die Anlagen der entodermalen Organe liegen in dem vegetativen Material und zwar von dorsal nach ventral aufeinanderfolgend der Vorderdarm (um den Urmund herum), der Mitteldarm und der Enddarm. Diese Anlagen sind in einem sehr verschiedenen Determinationszustand, indem die des Entoderms; der Chorda und der Urwirbel weitgehend determiniert sind, während die der Medullarplatte und der Epidermis gar keine oder nur eine sehr labile Determination aufweisen. Ihr Schicksal wird erst während der Gastrulation bestimmt, indem die Anlagen von Vorderdarm, Chorda und Urwirbeln sich einstülpen, die praesumptive Medullarplatte unterlagern und zu Gehirn und Rückenmark determinieren, und auch auf das

laterale Mesoderm und das Entoderm einen bestimmenden Einfluss ausüben. Gehirn und Rückenmark, Chorda und Urvirbel bilden dann das Achsensystem des Embryo. Sie verdanken ihre Entstehung der besonderen organisatorischen Fähigkeit des Organisatorbezirks des Keims (Spemann und H. Mangold 1924 u. a.), der im wesentlichen dorsal und dorsolateral über dem Urmund liegt und etwa mit der Anlage der Chorda und der Urvirbel in der frühen Gastrula zusammenfällt (Bautzmann 1926, Holtfreter 1938 u. a.).

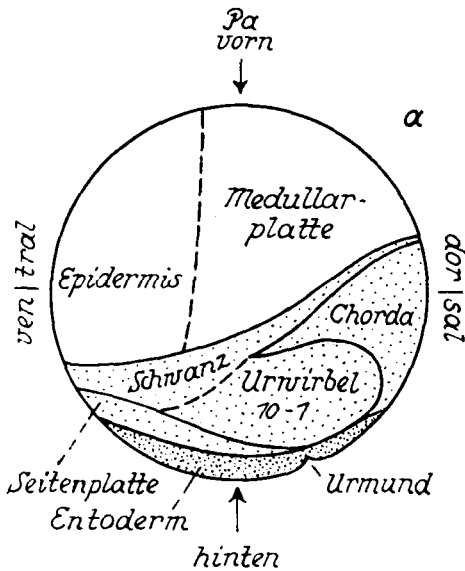


Abb. 1a

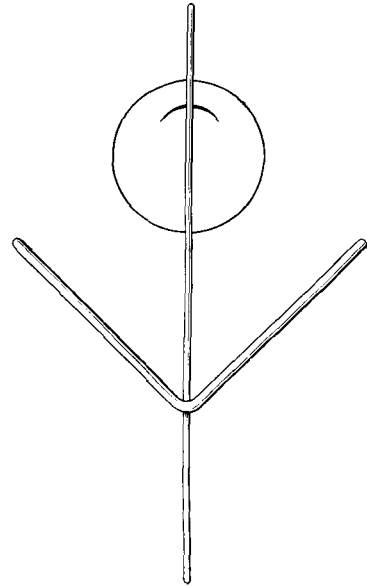


Abb. 1b

Abb. 1a, b. — a. Frühe Gastrula von Triton von links mit Plan Organanlagen (aus O. Mangold 1952, nach W. Vogt 1929 vereinfacht). — b Schema der medianen Spaltung der frühen Gastrula mit sichelförmigem Urmund durch Auflage eines Glasfadens, der durch einen zweiten winklig geknickten Glasreiter beschwert wird (nach Spemann).

Die beiden Experimente, über die im folgenden berichtet werden soll, behandeln die Regulationsvorgänge, die bei der Entwicklung von linken und rechten Hälften der frühen Gastrula zu beobachten sind. Jede dieser Hälften besitzt die halbe Anlage der Medullarplatte, der Epidermis, der Chorda und der entodermalen Organe, ferner die linken oder rechten Anlagen der paarigen Organe. Jede von ihnen besitzt aber auch, was entscheidend ist, die linke oder rechte Hälfte des Organisatorbezirks. — In diesem Aufsatz kann nur über die Beobachtungen am lebenden Material berichtet werden; ein Aufsatz über die mikroskopischen Befunde ist für später vorgesehen.

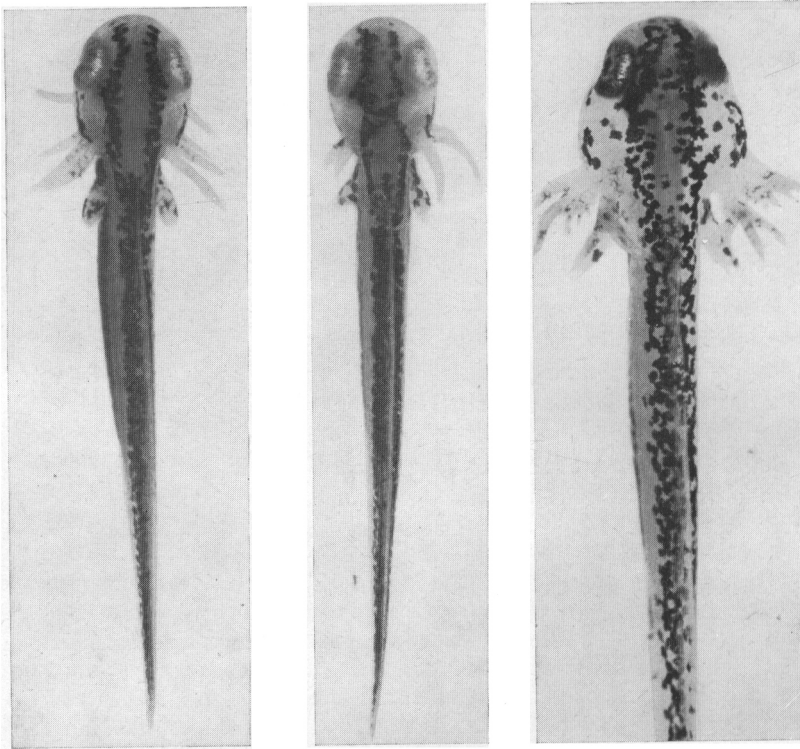
1) Mediane Spaltung einer frühen Gastrula von Triton alpestris und taeniatus.

Bei dem ersten Experiment (Abb. 1 b) wurde eine frühe Gastrula auf das animale Feld gedreht und ein feiner Glasfaden so aufgelegt, dass der Keim und sein sichelförmiger Urmund in 2 gleiche Hälften geteilt wurden. Der schräg ansteigende Glasfaden wurde weiterhin durch einen winklig abgeknickten « Glasreiter » so beschwert, dass der erste den Keim ein- und allmählich durchpresste. Bei günstigem Verlauf der Operation verheilte dabei das animale Epithel mit den oberflächlichen Schichten des vegetativen Materials, ohne dass eine Wunde entstand, die Keimhälften trennten sich von selbst und entwickelten sich selbständig weiter. Die Gastrulation zeigt dabei Besonderheiten, die von Gudrun Ruud und H. Spemann (1922) genau beschrieben wurden. Sie kann trotz der stark abgeänderten Keimorganisation zu einem guten Urmundschluss führen oder aber auch mehr oder weniger stark gehemmt sein, sodass mit dem Einsetzen der Neurulation auf der ursprünglich medianen Seite (« Innenseite ») ein mehr oder weniger grosser Dotterpfropf bleibt, der sich auch weiterhin erhält. Dies ist besonders in den Fällen zu verzeichnen, wo auf der Innenseite eine Wunde mit freiem Entoderm blieb, an der gewöhnlich auch einige Entodermzellen abgestossen werden.

Die Ergebnisse sind je nach dem Verlauf der Gastrulation beträchtlich verschieden. Wir beschreiben zuerst 3 typische Fälle und geben dann einen gesamten Ueberblick über die Resultate des Experiments.

1952. Te 15. (Abb. 2). In diesem Fall war am 14.6.52 operiert worden. Die beiden Hälften hatten sich 2 Stunden nach Auflegen des Glasfadens von selbst getrennt und waren von gleicher Grösse. Sie entwickelten sich weiterhin zu 2 schönen Zwillingen. 18 Tage nach der Operation boten sie und ihre gleichalte Kontrollarve die in der Abb. 2 gegebenen Bilder. Die Zwillinge waren ungefähr gleich gross und schön gestreckt; der linke (l. Z.) war ziemlich normal, rechts im Rumpf vielleicht eine Spur schwächer als links; der rechte (r. Z.) hatte einen etwas kleineren Kopf als der linke, zeigte wie die Pigmentanordnung verrät, eine leichte Störung im Bereich der Medulla oblongata, links nur 2 Kiemenstämmchen und eine etwas gestörte linke Extremitätenknospe. Beide Zwillinge waren in der Entwicklung deutlich hinter der Kontrollarve (K) zurück, in jedem Körperabschnitt kleiner als diese, aber zweifellos von harmonischer Organisation.

1952, Te 51. (Abb. 3). Bei diesem Experiment wurde am 20.VI.52 operiert. Die Trennung der beiden Hälften war knapp 2 Stunden nach Auflegen des Glasfadens vollzogen, dabei ging etwas entodermales Material verloren. — 14 Tage nach der Operation boten beide Zwillinge ein sehr ähnliches Bild (Abb. 3). Die Köpfe waren in ihren vorderen Bereichen ungefähr symmetrisch; sie hatten jeweils 2 etwa gleich grosse, weit lateral liegende, gut pigmentierte Augen, 2 normalentwickelte und-gestellte Haftfäden und eine gute quergestellte Mundspalte. Ihre Kiemenregionen waren dagegen schon stark asymmetrisch, indem die jeweils äussere ziemlich normal entwickelt war, die innere aber fehlte, sodass die Köpfe im rechten Winkel zu den Rümpfen standen. Die Rümpfe selbst waren verhältnismässig kurz und hufeisenförmig nach innen gebogen. Ihre innenständige Extremität fehlte. Auch die Schwänze waren stark defekt. Beide Larven sind geradezu Spiegelbilder voneinander, zeigen aber eine weitgehende Regulation zum Ganzen, die besonders im Vorderkopf sich durchgesetzt hat.

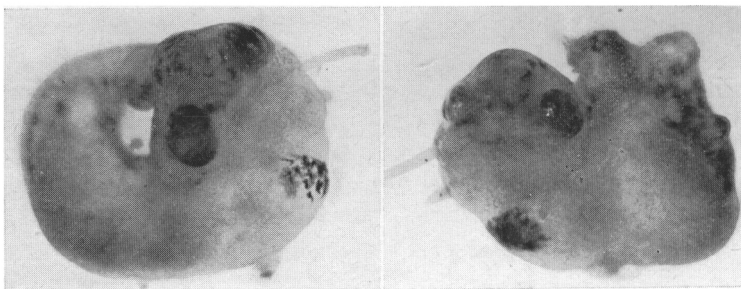


l. Z.

r. Z.

K.

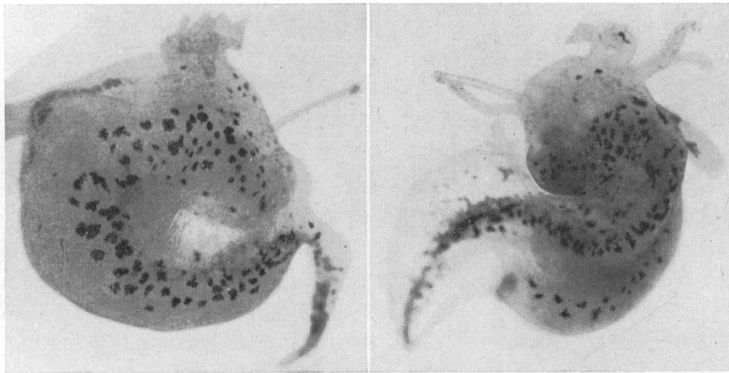
Abb. 2. Te 15. Normal entwickeltes Zwillingpaar von *Triton alpestris* (l.Z. und r.Z.) mit gleichalter Kontrolle (K). 18 Tage nach Oper. Vergr. 20-fach.



l. Z.

r. Z.

Abb. 3. Te 51. Zwillingpaar von *Triton alpestris* mit vollkommenem Vorderkopf und auf der Innen seite stark defektem Rumpf 14 Tage nach Oper. — l.Z. linker, r.Z. rechter Zwilling. Vergr. 20-fach.



l. Z.

r. Z.

Abb. 4. Te 7. Zwillingsspaar von *Triton alpestris* mit defektem Kopf und stark defekter Innenseite 11 Tage nach Oper. – l. Z. linker, r. Z. rechter Zwilling. Vergr. 20-fach.

1952. Te 7. (Abb. 4). Bei diesem Experiment wurde am 19.6.52 operiert. Die Trennung der beiden Hälften erfolgte, unter mässigem Zellverlust, 2 $\frac{1}{2}$ Stunden nach Auflegen des Glasstäbchens. 11 Tage nach der Operation wurden die Zwillinge in dem durch die Abb. 4 dargestellten Zustand fixiert. Beide Zwillinge waren wieder nahezu Spiegelbilder voneinander, wobei jeder nach der Innenseite sichel-bis kreisförmig eingebogen war. Beide hatten stark defekte Köpfe, wobei die vorderen Regionen beiderseits fehlten oder sehr schwach entwickelt waren, die Kiemen region dagegen nur auf der Innenseite defekt entwickelt war. Die Rumpfe waren auf der Innenseite sehr schwach entwickelt und es fehlte ihnen die innenständige Extremität. Die Schwänze waren wiederum relativ gut und neigten zur symmetrischen Ausbildung.

Ausser diesen 3 Typen von Zwillingsspaaren wurden noch Paare beobachtet, bei denen der Kopf und der Rumpf nur die linke bzw. rechte Seite ausgebildet hatten, die also echte « Hemiembryonen » darstellten. Ferner traten Zwillingsspaare auf, die in der Entwicklung sehr stark gehemmt und in ihrer Organbildung sehr stark defekt waren, sodass sie in extremen Fällen nur schwache sichelförmige Achsensysteme auf einem kugelig aufgetriebenen Bauch zeigten. Weiterhin fanden sich Paare, die hinsichtlich ihrer Vollkommenheit mehr oder weniger verschieden waren und die wahrscheinlich ihre verschiedene Entwicklung einer nicht medianen sondern schrägen Durchtrennung der Gastrula oder einem besonderen Zellverlust der einen Hälfte verdankten. Und schliesslich traten einige Fälle mit Spina bifida und solche mit 2 Schwänzen auf.

Alle Beobachtungen über die symmetrische bzw. asymmetrische Ausbildung der Zwillinge, soweit sie an den lebenden Individuen gemacht werden konnten, sind in der Tabelle 1 zusammengefasst worden. Dabei wurde die Asymmetrie der ganzen Larven,

ihrer Köpfe, ihrer Rumpfe und ihrer Schwänze registriert und 4 verschiedene Grade unterschieden, nämlich: Keine, schwache, mässige und starke Asymmetrie. Zur Beurteilung kamen etwa 140 Individuen; ihre Verteilung auf die verschiedenen Asymmetriegrade wurde in Prozenten angegeben.

Tabelle 1. Uebersicht über Grad und Häufigkeit der Asymmetrie und über die Häufigkeit der totalen Kopf- und Schwanzdefekte bei den Zwillinglarven

% bei etwa 140 Individuen		Larven allg.	Kopf	Rumpf	Schwanz
Asymmetrie	keine	16	33	16	20
	schwach	24	25	19	18
	mässig	14	12	16	19
	stark	46	23	49	22
Körperabschnitt fehlt		—	7	—	21

Betrachtet man die ganzen Larven, so zeigt sich, dass nur relativ wenige symmetrisch gebaut waren (16%), etwa ein Viertel (24%) nur schwache Asymmetrie zeigte und ungefähr zwei Drittel (14+46%) eine mässige oder starke Asymmetrie aufwiesen. Das Bild der Larve wurde dabei weitgehend bestimmt von den Verhältnissen des Rumpfs, bei dem die Prozentzahlen ähnliche Grössen aufweisen. Beim Kopf sind die Befunde wesentlich günstiger. Ein Drittel aller Zwillinge (33%) hat symmetrische Köpfe, ein Viertel (25%) nur schwach asymmetrische und ein reichliches Drittel (12+23%) mässige oder stark asymmetrische. Bei den Schwänzen zeigt etwa die Hälfte keine oder nur schwache Asymmetrie (20+18%) und die übrige Hälfte mässige oder starke (19+22%). Allgemein kann man feststellen, dass die Regulation zur bilateralen Symmetrie am Kopf am besten, an den Schwänzen weniger gut und an den Rumpfen am wenigsten gelungen ist.

Ueber die Symmetrieverhältnisse des Kopfes geben die leicht zu beobachtenden Augen eine genauere Auskunft (Tab. 2). Von 136 Individuen hatten 62% 2 Augen. Dabei waren die beiden Augen, wenn wir ihre Grösse betrachten, bei etwa drei Viertel gleich (46%, symmetrisch) und bei einem Viertel verschieden (16%, asymmetrisch). Betrachtet man ihre gegenseitige Lage, so zeigt sich, dass sie meist weit lateral, wie bei den normalen Köpfen, liegen und dass nur sehr wenige schwach (5%) und stark (2%) synophthalm sind.

Tabelle 2. Uebersicht über die Anzahl, Ausbildung und Lage der Augen. Die Zahlen geben die Anzahl der Individuen pro 100 bei insgesamt 136 Zwillingen

136 Individuen	2 Augen					1 Auge		0 AUGEN
	zus.	sym.	asym.	schw. synoph.	stark synoph.	cycl.	later.	
%	62	46	16	5	2	2	24	12

26% aller Zwillinge hatten nur 1 Auge; und zwar nur 2 Fälle (2%) ein cyclopisches und 24% nur 1 laterales. Schliesslich hatten 12% aller Fälle überhaupt kein Auge. Die Erscheinung der Synophthalmie und Cyclopie ist bei diesem Experiment auffallend selten.

Besondere Beachtung fand bei unseren Versuchen die Frage, wann die eineiigen Zwillinge die Grösse der ganzeiigen Larven erreichen werden. Zur Untersuchung wurden einige geeignete Zwillingspaare und Einzelzwillinge jeweils mit einer gleichalten Kontrollarve während der Entwicklung in bestimmten zeitlichen Abständen gemessen. Dazu wurden bestimmte Körpermasse bei schwacher Vergrösserung mit dem Zeichenapparat auf ein Milimeterpapier übertragen und von diesem dann in eine Liste überführt. Die lineare Vergrösserung betrug dabei 15. Gemessen wurden: die Kopflänge, der Abstand der lateralen Augenränder (Augenabstand), die Breite der Kiemenregion (Backenbreite), die Rumpflänge, die Schwanzlänge und die gesamte Länge der Larve. Meist wurden im Laufe von 15-20 Tagen 5-7 Messungen durchgeführt. Die Larven durchliefen in dieser Zeit Stadien von der ersten Schwimffähigkeit bis zum vollständigen Verbrauch des gespeicherten Nahrungsdotter. Die Zwillinge waren zuerst in der Entwicklung deutlich zurück, holten aber den Abstand bald auf. Sie waren auch zuerst beträchtlich kleiner, erreichten aber in allen Massen bald die Grösse der Kontrollarven. Dabei erfolgte die Grössenregulation noch in der Entwicklungsphase, in der die Larven von dem in ihren Zellen, besonders in den Darmzellen, gespeicherten Nahrungsdotter lebten. Die Grössenregulation war, von einigen Ausnahmen abgesehen, im allgemeinen im Stadium der ersten Nahrungsaufnahme abgeschlossen. Dies war besonders überraschend, da ja die eineiigen Zwillinge nur ein halb so viel Dotter besitzen, wie die ganzeiigen Larven. Offenbar wird das gesteigerte Wachstum durch eine übernormale Wasseraufnahme bewerkstelligt.

Tabelle 3. Kopfmass von 1 Kontrollarve (Kontr.) und 2 Zwillinglarven (li. Zw., re. Zw.) jeweils im gleichen Alter. Masse in mm bei 15-facher linearer Vergrösserung (Te 70, vgl. Abb. 5 1 1, 11, K 1 und 1 2, r 2, K 2)

Te. 70	Kopflänge			Augenabstand			Backenbreite		
	Kontr.	li. Zw.	re. Zw.	Kontr.	li. Zw.	re. Zw.	Kontr.	li. Zw.	re. Zw.
7. Juli 1952	28	21	19	22	16	16	25	17	17
14. Juli 1952	39	35	33	26	25	25	35	32	33
19. Juli 1952	40	41	40	29	28	29	34	35	36

Zum Beweis dieser Angaben werden die Befunde an dem Zwillingsspaar Te 70 näher beschrieben (Abb. 5). Am 25.6.52 war eine frühe Gastrula median gespalten worden. Ihre Hälften hatten 2 gute Zwillinge gebildet. Der linke war im Rumpf etwas nach rechts gebogen und hatte einen nach rechts ventral gerichteten wenig verkrüppelten Schwanz; der rechte war ziemlich gerade, im Schwanz aber ein wenig gestört. Der Kopf war bei beiden Zwillingsslarven normal, beim rechten zeigte er eine schwache Biegung

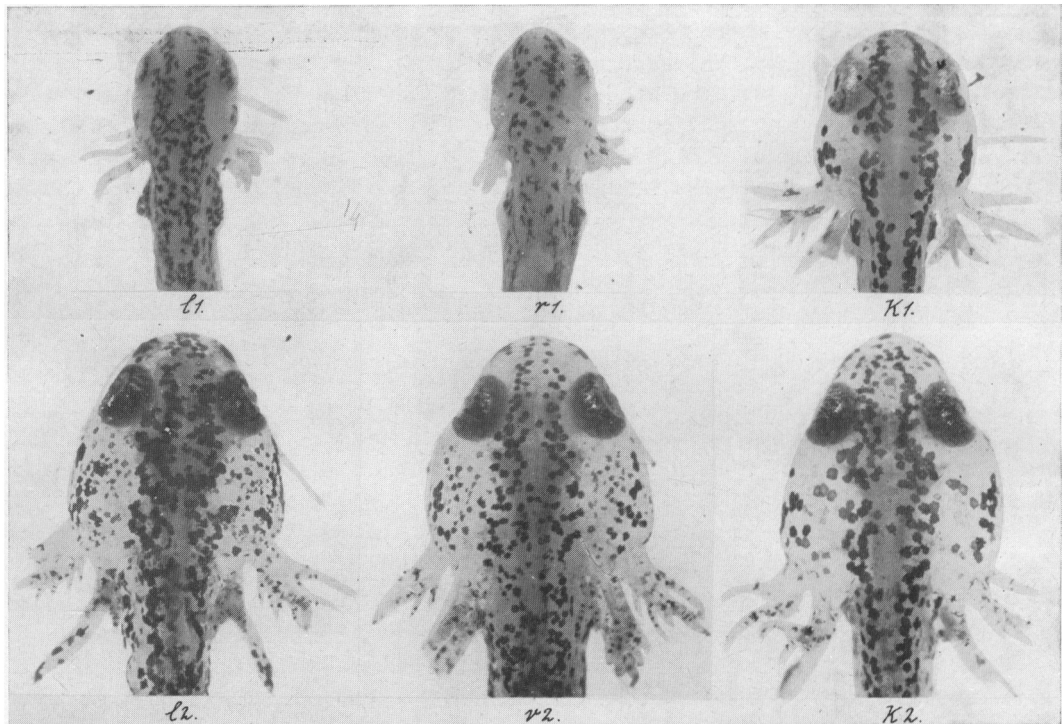


Abb. 5. Te 70. Größenregulation von eineiigen Zwillingen. — l 1, r 1, K 1 Köpfe des linken und rechten Zwillingen und der Kontrollarve, 12 Tage nach Oper. — l 2, r 2, K 2 entsprechend, 21 Tage nach Operation. Vergr. 12 x.

nach links. Die geringfügigen Defekte wurden im Lauf der Entwicklung ziemlich ausgeglichen. Zwischen dem 7. und 24. Juli 1952 wurden 5 Messungen durchgeführt. Am 7. Juli zeigten die Köpfe der Kontroll- und Zwillinglarven die Bilder der Abb. 5 l 1, r 1, K 1 und die Masse der Tabelle 3 (Reihe 1). Die Zwillingköpfe sind in der Entwicklung deutlich zurück und viel kleiner als der Kopf der Kontrollarve. In der weiteren Entwicklung nahmen alle 3 Köpfe an Grösse allmählich zu, wobei aber die Köpfe der Zwillinge in allen Massen schneller wuchsen als der Kopf der Kontrolle; am 19.7.52 hatten die Zwillingköpfe die Grösse des Kopfes der Kontrollarve erreicht (Tab. 3, dritte Reihe); am 14.7.52 waren sie noch deutlich kleiner gewesen (Tab. 3, zweite Reihe). Die Abb. 5 l 2, r 2, K 2 zeigt sie mit dem Kopf der Kontrollarve am 16.7.52. Sie sind wohl proportioniert und von dem Kopf der Kontrollarve nicht mehr zu unterscheiden. Ihre frontalen Augendurchmesser sind denen der Kontrollarven genau gleich, nämlich 19,2 mm bei 30 facher Vergrößerung. Bei der letzten Messung am 24.7. wurden die gleichen Masse wie am 19.7. festgestellt. Offenbar waren alle 3 Larven infolge des nun eintretenden Hungerzustands im Wachstum in gleichem Masse gehemmt. — Die Rumpfe und die Schwänze erfahren eine ähnliche Größenregulation, die aber infolge der starken Va-

riation, die die Rumpf- und Schwanzlänge auch bei den normalen ganzeiigen Larven aufweisen (O. Mangold und H. Waechter), bei den Messungen nicht so klar in Erscheinung tritt.

2) Kombination einer lateralen Gastrulahälfte mit der gesamten praesumptiven Epidermis einer zweiten Gastrula.

Bei einem zweiten ähnlichen Experiment (Abb. 6) wurde eine Gastrula mit sichel-förmigem Urmund (a) mit der Glasnadel median durchgeschnitten, die beiden Hälften auseinander gelegt und auf ihre offene mediane Fläche jeweils die gesamte praesumptive Epidermis einer zweiten (b) bzw. dritten Gastrula (c) in richtiger animal-vegetativer Orientierung aufgeheilt. Die dadurch entstandenen linken und rechten Kombinationen (l. Komb. und r. Komb.) enthielten dann alle Organanlagen in halber Ausdehnung, nur die Epidermisanlage war $1\frac{1}{2}$ fach vorhanden. Die Frage war, wie derart disharmonisch zusammengesetzte Keime ihre Entwicklung durchführen würden.

Wie nach den Erfahrungen früherer Experimente (Spemann 1931, 1936, Vogt 1922, 1929, Mangold 1920, 1925 u. a.) zu erwarten, verlief die Gastrulation der Kombinationen nicht ohne Schwierigkeiten. Die im Uebermasz vorhandene praesumptive Epidermis dehnte sich nämlich stark aus, bildete häufig Falten, die in der weiteren Entwicklung bei einem Teil der Embryonen vollständig in die Organbildung einbezogen wurden bei den übrigen aber zu kleinen Teilen als lappige Anhänge der Epidermis aufsassen, sich dann auflösten oder auch eine abnorme Entwicklung einschlugen. In jedem Fall wurde aber die angeheilte Epidermis in ihrer Hauptmasse zum Aufbau des Embryo verwendet. Weiterhin wurde häufig das vegetative Feld nicht einwandfrei eingestülpt, so dass die Neurulen noch Dotterpföpfe aufwiesen, die in ungefähr der Hälfte der Fälle überhaupt nicht mehr ins Embryoinnere verlagert wurden und später Störungen des Rumpfes manchmal sogar die Bildung von Spina bifida veranlassten.

Die Medullarplatte (Abb. 7 a, b) zeigte in der Regel beträchtliche Grösse, schien oftmals zu lang und zu schmal und legte sich stets so an, dass eine etwas breitere, laterale Hälfte von der linken bzw. rechten Gastrulahälfte, die andere, etwas schmalere von der angeheilten praesumptiven Epidermis stammte. Die Platten zeigten dabei in der Regel eine leichte Einbiegung nach der Seite der angeheilten Epidermis. Der halbe Organisator der lateralen Gastrulahälfte hatte also wie ein ganzer gewirkt und bei der Determination der Medullarplatte auf die angeheilte praesumptive Epidermis übergegriffen.

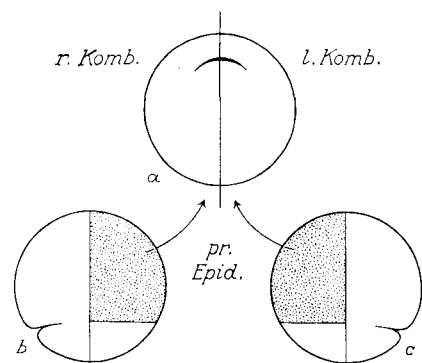


Abb. 6. Schema der 2. Operation. Gastrula a median durchgeschnitten und auf die medianen Schnittflächen der beiden lateralen Hälften die gesamte praesumptive Epidermis der Gastrulae b und c aufgeheilt. — a) Frühe Gastrula von der vegetativen Seite mit Schnittebene senkrecht zu Papierebene; — b) frühe Gastrula von rechts; — c) frühe Gastrula von links. — punktiert, die transplantierte praesumptive Epidermis

(Spemann 1918). Wurde das vegetative Material nicht ganz eingestülpt, so konnte es als Dotterpfropf links bzw. rechts vor dem Urmund (später After) liegen oder aber auch in der hinteren Plattenhälfte ein mehr oder weniger langes Feld unbedeckten Entoderms bilden, das einerseits von einem starken, andererseits von einem schwachen Wulst begrenzt war. Im ersten Fall entstanden Larven mit Defekten ventrolateral vor dem After und mehr oder weniger starken Verkrümmungen nach ventrolateral; im zweiten Fall Spinae bifidae mit verkürztem, nach dorsal, oder dorsocephal umgeschlagenem Rumpf, gespaltenem Achsensystem (Rückenmark, Chorda, Urwirbel) im Umbiegungsbereich und oft verdoppeltem Schwanz.

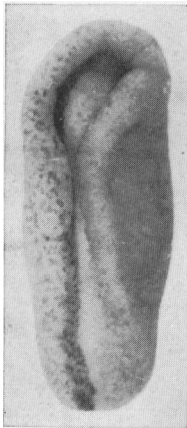


Abb. 7a



Abb. 7b

Abb. 7 a, b. Ma. Gk 6. Zwei Neurulae jeweils entstanden aus einer lateralen Hälfte einer frühen Gastrula der ganzen praesumptiven Epidermis einer zweiten frühen Gastrula (s. Abb. 6) — a linke Kombination, — b rechte Kombination. — bei beiden Neurulen dicht innerhalb des äusseren Mdullarwulstes die Grenze der beiden Komponenten. Vergr. 20-fach.

Wir beschreiben zuerst 2 typische Paare von Kombinationen und geben dann eine Uebersicht über das ganze Material dieses Experiments.

Wir beschreiben zuerst 2 typische Paare von Kombinationen und geben dann eine Uebersicht über das ganze Material dieses Experiments.

Ma 1952, Gk 6. 1 ½ Tage nach der Operation (Abb. 7 a, b) zeigten beide Kombinationen eine sehr schöne Medullarplatte. In der Abb. 7 gibt a die linke und b die rechte Kombination. Bei beiden scheint die gut ausgebildete Medullarplatte im Verhältnis zur gesamten Keimmasse etwas zu lang und zu gross, bei beiden ist der ausenliegende Medullarwulst länger und, besonders in seiner hinteren Hälfte, stärker erhoben als der innen

liegende, sodass eine leichte Biegung der Platte nach der Innenseite zustande kommt, und bei beiden verläuft die Materialgrenze in der Platte genau längs, etwas innerhalb des äusseren Medullarwulstes, was am lebenden Keim infolge der verschiedenen starken Pigmentierung der beiden Komponenten deutlich zu erkennen war und auf den Abbildungen noch schwach zu erkennen ist. Die Epidermis war bei beiden Neurulen im allgemeinen ganz glatt nur ventrocephal bildete sie bei der linken Kombination eine kleine Falte und bei der rechten einen kleinen kegelförmigen Zapfen. Die rechte Kombination zeigte zudem einen kleinen kugeligen Dotterpfropf. — Beide Kombinationen entwickelten sich nahezu ungehemmt weiter und wurden 11 Tage nach der Operation in dem durch die Abb. 8 a, b charakterisierten Zustand fixiert. Die Abb. 2 K gibt eine etwas ältere Kontrollarve.

Die linke Kombination (Abb. 8 a) zeigt Rumpf und Schwanz normal gestaltet, gerade und symmetrisch. Ihr Kopf ist ein wenig nach rechts gebogen, und seine vordere Hälfte zu klein. Die beiden Augen berühren sich ventral, wobei das linke deutlich grösser ist als das rechte. Der Kopf ist also leicht asymmetrisch zu Gunsten links und

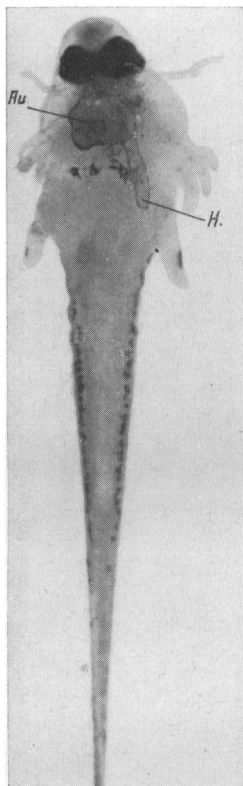
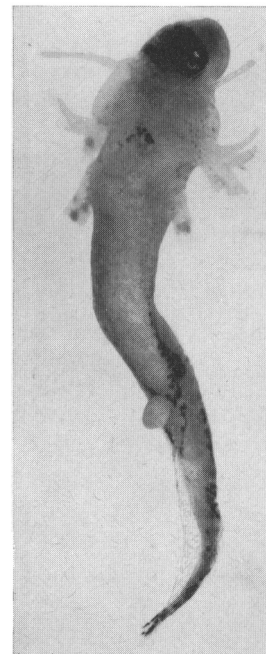


Abb. 8 a, b. Ma 1952 Gk 6. a linke b rechte Kombination von ventral. — Au. winziges, regionsgemässes Auge, H. überzähliger Haftfaden; Au und H aus kleiner zur Blase aufgetriebener Epidermisfalte. Vergr. 20-fach

Abb. 8a

Abb. 8b

hochgradig synophthalm (Syn. 3), besitzt aber eine ziemlich breit entwickelte Kiemenregion. Diese zeigt aber ventral median eine überraschende Abnormität. Aus der im Neurulastadium beobachteten ventrocephalen kleinen Epidermisfalte hat sich nämlich eine ziemlich grosse ellipsoide Epidermisblase entwickelt, die im Innern einen winzigen, tief schwarz pigmentierten Augenbecher und links caudal einen starken Haftfaden aufweist. Solche «regionsgemässen» Bildungen sind in der experimentellen Forschung oft beobachtet worden (Mangold 1932, Holtfreter 1933 u. a.). Ob in unserem Fall das Auge und der Haftfaden durch abnormerweise in die Epidermisfalte verlagerte cephalo Teile des Urdarmdachs oder durch allgemeine Situationsreize determiniert worden sind, kann noch nicht gesagt werden.



Die rechte Kombination (Abb. 8 b) ist ebenfalls schön gestreckt, aber flach S-förmig gebogen. Die Biegung des Kopfes und Rumpfes deutet auf eine leichte Unterentwicklung der linken Seite hin. Der Kopf ist in den vorderen und hinteren Bereichen beträchtlich zu schmal und zeigt ein übernormal grosses median liegendes Auge (Cyclopia imperfecta). Der Rumpf ist wahrscheinlich in seinem Achsensystem etwas asymmetrisch und im Darmsystem invers wie die rechten Zwillinge, die Spemann, Falkenberg, Gudrun Ruud, Dollander u. a. bei ihren experimentell erzeugten eineiigen Zwillingen beobachteten. Im After hängt noch ein kleiner kugeliger Dotterpfropf. Der Schwanz ist gut entwickelt aber etwas nach rechts und ventral eingebogen. Die überzählige praesumptive Epidermis wurde bei dieser Kombination vollkommen in die Organbildung der Larve einbezogen.

Ma 1952, Gk 26. Bei diesem Paar von Kombinationen lagen $1\frac{3}{4}$ Tage nach der Operation die Medullarwülste nahezu aneinander. Das letzte Keimdrütsel war stiel förmig abgesetzt, ein wenig nach dorsal gebogen und zeigte dorsal im Bereich der Medullarplatte ein mässig grosses freies Entodermfeld (Dotterpfropf). — In der weiteren Entwicklung zeigte der Kopf eine gute Ausbildung, der Rumpf und Schwanz blieben sehr kurz und schlugen sich unter Bedeckung des freien Entodermfelds nach dorsal-cephal um und das in den beiden vorderen Keimdrütseln gelegene Entoderm erfuhr eine sehr starke Streckung, sodass es bei der linken Kombination ventrocaudal und bei der rechten links einen

langen Fortsatz bildete (Abb. 9 a, b, Vt.). --- 15 Tage nach der Operation zeigten die beiden Kombinationen die in der Abb. 10 a, b gegebenen Bilder. Der Kopf der linken Kombination (Abb. 10 a) ist rechts kürzer und schwächer als links, seine Augen sind etwas genähert (schwacher Synophthalmus, Syn. 1) und das linke deutlich grösser als

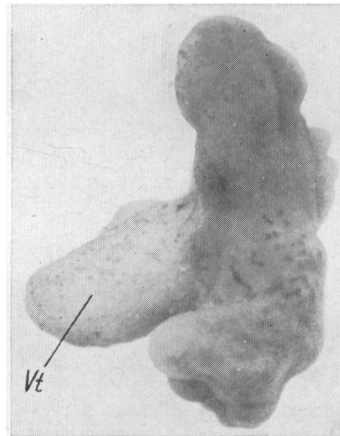
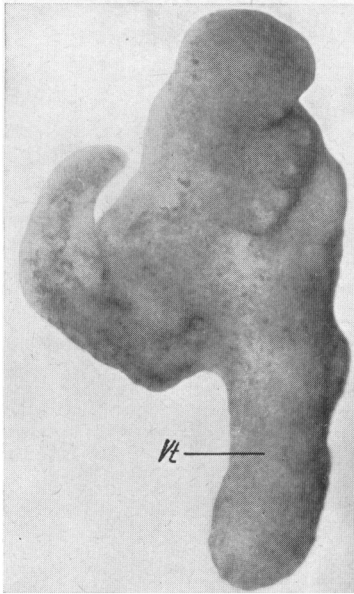


Abb. 9a.

Abb. 9b.

Abb. 9 a, b. Ma. 1952, Gk 26. linke (a) und rechte (b) Kombination 6 Tage nach Operation; linke von rechts, rechte von dorsal gesehen. Bei beiden das kurze Achsensystem des Rumpfs und der Schwanz nach dorsal umgeschlagen und der Ventralteil des Rumpfs (Vt) stark gestreckt. Vergr. 20-fach.

das rechte. Der Rumpf ist in seinem Achsensystem sehr kurz und nach dorsal umgeschlagen; der Schwanz ebenso. Der Ventralteil bildet noch einen nach caudal gerichteten Fortsatz (Vt), der aber nun wesentlich kürzer ist als am 6. Tage nach der Operation (Abb. 9 a). Bei der rechten Kombination sind die Befunde entsprechend. Der Kopf ist aber noch stärker asymmetrisch und defekt; er ist stark synophthalm (Syn. 3) und es fehlen links der Haftfaden, die Operkularfalte und die Kiemenstämmchen. Auch der linke ventrale Rumpffortsatz ist stark reduziert (Abb. 10 b, Vt). Misst man bei 30 facher linearer Vergrößerung bei den beiden Kombinationen und einer gleichalten Kontrollarve die Längsdurchmesser der Augen, so erhält man in mm: bei der Kontrollarve 21,2, bei der linken Kombination links 19 und rechts 16 und bei der rechten Kombination links 15 und rechts 19. Die Augen der Kombinationen sind also deutlich kleiner als die der Kontrollarven, und zwar die von der angeheilten Epidermis gebildeten sehr viel mehr als die von den lateralen Gastrulahälften entwickelten. Dies tritt noch deutlicher in

Erscheinung, wenn man die Augen als Halbkugeln betrachtet und den Kubikinhalt berechnet. Die Summe der Augeninhalte bei den Kombinationen ist aber etwas grösser als der Inhalt eines Kontrollauges.

Bei diesem Experiment (Gk 26) entsprach die Ausbildung der Köpfe weitgehend der im vorher beschriebenen Experiment (Gk 6). Die Ausbildung der Rumpfe und der

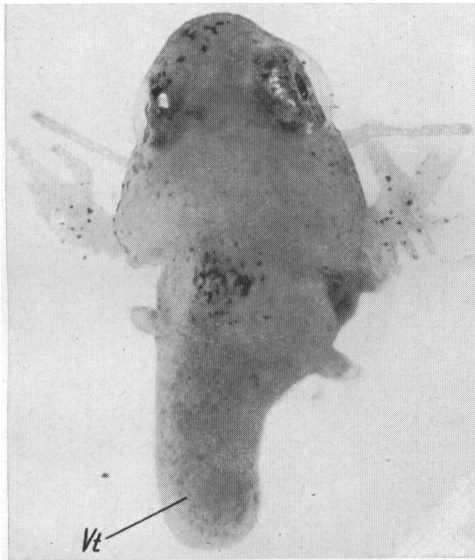


Abb. 10a.

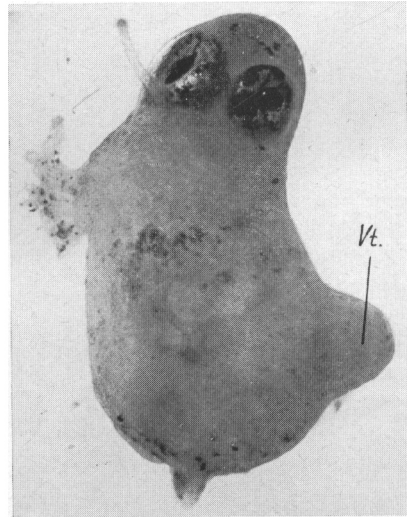


Abb. 10b.

Abb. 10 a, b. Ma 1952, Gk 26. linke (a) und rechte (b) Kombination von ventral, 15 Tage nach Operation. Rumpf und Schwanz stark verkürzt und nach dorsal umgeschlagen (auf Abb. nicht sichtbar). Die gestreckte Ventralseite des Rumpfs (Vt) nun stark reduziert. Vergr. 20-fach.

Schwänze entsprach der einer «Spina bifida» mässigen Grades. Für diese sind, wie andere unveröffentlichte Experimente zeigen, das freie dorsale Entodermfeld, die Verkürzung und Spaltung des Rumpfachsensystems, der Umschlag des Rumpfs nach dorsalcephal, die selbständige Streckung des dotterreichen Ventralteils des Rumpfs zu einem langen Zapfen und der evtl. verdoppelte, oft zu schwache nach dorsocephal gerichtete Schwanz charakteristisch.

Nach der Beschreibung dieser beiden in vieler Hinsicht typischen Paare von Kombinationen soll an Hand der beiden Tabellen 4 und 5 noch eine Uebersicht über die Befunde an den 19 zur Verfügung stehenden Paaren von Kombinationen (= 19 rechte und 19 linke Individuen) gegeben werden. Dabei werden die Zahlen in Prozenten aufgeführt.

Die Tab. 4 gibt eine Uebersicht über den mehr oder weniger vollkommenen Ablauf der Gastrulation und die asymmetrische bzw. defekte Ausbildung von Kopf, Rumpf

Tabelle 4. Uebersicht über den Grad der defekten (bzw. asymmetrischen) Ausbildung von 38 Kombinationen

% bei 38 Individ	Urmundschluss verzögert z. Tl. Spina bifida	asymmetrisch bzw. defekt		
		Kopf asym	Rumpf	Schwanz
nicht	37	5	8	8
schwach	21	63	16	8
mässig	26	16	26	32
stark	16	16	50	52

und Schwanz. Dabei werden 4 Grade (stark, mässig, schwach, keine) unterschieden, die auf Grund der Protokollangaben und der Photos bei den einzelnen Individuen festgestellt wurden. Die erste Kolonne zeigt, dass nur 37% den Blastoporus ohne wesentliche Verzögerung schlossen und dass jeweils etwa ein Fünftel der Kombinationen eine schwache, oder mässige oder starke Verzögerung des Urmundschlusses zeigten. Ein grosser Teil der Fälle mit mässiger und starker Verzögerung bildete dabei Larven mit Spina bifida. — Der Kopf war in 63% aller Fälle schwach asymmetrisch in jeweils 16% mässig oder stark; nur in 5% schien er vollkommen symmetrisch zu sein. Rumpf und Schwanz waren etwa bei der Hälfte der Fälle stark defekt, bei 26 bzw. 32% mässig, bei 16 bzw. 8 nur schwach und bei jeweils nur 8% gar nicht. Aus dieser Uebersicht ergibt sich, dass eine vollkommene Regulation zum Normalen bei unserem 2. Experiment kaum zu erwarten ist; in den 38 Fällen ist sie auch nie aufgetreten. Sie ist aber am besten bei den Köpfen, die meist nur eine schwache Asymmetrie zeigten, und wesentlich schlechter bei den Rümpfen und Schwänzen.

Tabelle 5. Zahl und Stellung der Augen bei den Kombinationen. Bei Schnittuntersuchung wahrscheinlich um 5 bis jetzt unsichere Fälle erhöht. Von den 18 synophthalmen Augenpaaren 11 deutlich asymmetrisch zu Gunsten der lateralen Keimkomponent und 7 ungefähr symmetrisch

	Zahl der Individuen	Augenzahl und-stellung				
		2 norm.	2 schw. Synoph.	2 stark. Synoph.	1 Cyclop.	1 later.
Zahl	25	0	6	12	5	2
%	100	0	24	48	20	8

Betrachtet man an Hand der Tabelle 5 noch die Augenzahl und Augenstellung, so ist bei 25 brauchbaren Individuen in erster Linie festzustellen, dass nur 2 Larven (8%) nur 1 laterales Auge aufwiesen, und 23 (92%) die Augenregion bilateral entwickelt hatten. Dabei waren aber 5 Köpfe (20%) cyclopisch, 12 (48%) stark synophthalm und kein einziger (0%) zeigte die Augen in normalem Abstand. Daraus ist klar ersichtlich,

dass der Keim das Bestreben hatte, die Augenregion bilateral zu entwickeln, dass die Regulation aber nur unvollkommen blieb; denn die cyclopischen und stark synophthalmen Fälle sind viel zahlreicher als die schwach synophthalmen. Wichtig ist ferner, dass von den 18 synophthalmen Fällen 11 deutlich verschieden grosse Augen hatten, wobei stets das Auge der transplantierten Epidermis kleiner war als das von der lateralen Gastrulahälfte gebildete. Nur bei 7 Larven schienen im Leben die beiden Augen gleich gross. In der Regel sind bei diesen synophthalmen Larven die Augen kleiner als die Augen gleichalter Kontrollarven. Die Summe der Inhalte der beiden Augen bei den Kombinationen kann aber grösser sein, als der Inhalt eines Auges bei den gleichalten Kontrollarven.

Trotz der vielen Mängel, welche unsere Kombinationen von den normalen Larven unterscheiden, muss man doch feststellen, dass die auf die mediane Fläche der lateralen Gastrulahälften transplantierte ganze praesumptive Epidermis von der lateralen Keimhälfte mit ihrem halben Organisator sehr gut zum einheitlichen Ganzen verarbeitet worden ist. Es scheint daher möglich, dass bei einem grösseren Material in ganz seltenen Fällen auch vollständig normale harmonisch gebaute Larven auftreten. Die Larve der Abb. 8 a ist ja nicht sehr weit von einer solchen entfernt.

Wesentlich ist der Ablauf der Gastrulation. Ergänzung der halben oberen Urmundlippe im Material der benachbarten angeheilten praesumptiven Epidermis zur ganzen, Uebertragung der Fähigkeit als Organisator zu wirken auf die assimilierte Hälfte, Bildung eines ganzen nun bilateralsymmetrischen Urdarmdachs, Determination einer ganzen Medullarplatte etc. sind die Schritte, die nach den Erfahrungen von Spemann, Hilde Mangold, Geinitz u. v. a. zur Ausbildung des einheitlichen Organismus führen. Aber auch bei Erfüllung dieser Voraussetzungen, wird man bei unserem Experiment mit Störungen der Harmonie, bes. der Grössenverhältnisse, rechnen müssen. Manche Larven haben z. B. offensichtlich ein zu langes Achsensystem, das dann in Windungen über die zu kurze Ventralseite zieht oder eine Biegung der Larven nach ventral bewirkt (Abb. 8 b). Viele andere Defekte, besonders die des Rumpfs und Schwanzes sind auf eine abnorme oder unvollständige Gastrulation zurückzuführen. Manche mögen auch ihren Grund in der mangelhaften Vitalität der Keime haben, die am Ende der Laichzeit, an dem unser 2. Experiment ausgeführt wurde, erfahrungsgemäss eintritt.

3) Vergleich der Ergebnisse der beiden Versuchsserien.

Vergleicht man die Ergebnisse der beiden Experimentserien Te und Ma, so findet man folgendes:

Die Rumpfe sind im Hinblick auf das Masz ihrer defekten Ausbildung in beiden Versuchsserien ziemlich ähnlich; etwa die Hälfte ist stark defekt und nur wenige sind normal. Die Art der Defekte ist aber verschieden, bei den lateralen Zwillingen der ersten Versuchsreihe sind es hauptsächlich laterale, innenständige Defekte, die asymmetrische Larven bedingen, bei den Kombinationen der zweiten Versuchsreihe mehr dorsale oder dorsolaterale Defekte, die symmetrische oder asymmetrische Spinae bifidae verursachen können.

Die Schwänze sind ebenfalls in beiden Versuchsserien ungefähr in der Hälfte der Fälle stark defekt oder fehlend und nur selten normal. Etwa vorhandene Unterschiede können erst nach der mikroskopischen Untersuchung angegeben werden.

Die Köpfe zeigen bei den beiden Experimentserien sehr auffallende Unterschiede. Während die Zwillinge ungefähr in einem Drittel aller Fälle normale Köpfe entwickelten, zeigten die Kombinationen nie völlig normale Köpfe; sie waren bei den Kombinationen meist schwach und selten mässig oder stark defekt. Wenn man die Verhältnisse der Augenregion vergleicht (Tab. 2 und 5) so findet man, dass sie bei den Kombinationen sehr viel häufiger asymmetrisch ist als bei den Zwillingen (etwa 60 gegenüber 16%) und dass sie auch sehr viel häufiger Synophthalmie und Cyclopie zeigt (92 gegenüber 9%). Einfache laterale Augen sind aber bei den Kombinationen sehr viel seltener als bei den Zwillingen (8 gegen 24%).

Allgemein betrachtet, kann man feststellen, dass die Regulation zur 2-Seitigkeit bei den Kombinationen etwas besser ist als bei den Zwillingen aus den lateralen Gastrulahälften, dass sie aber bei den Kombinationen nicht die Vollständigkeit erreicht, die die Zwillinge aufweisen können. Die laterale Hälfte der frühen Gastrula mit wohl halbseitigen aber normal proportionierten Keimbezirken ist offenbar besser befähigt völlig normale Individuen hervorzubringen, als die disproportionierten Kombinationen aus einer lateralen Gastrulahälfte mit der gesamten praesumptiven Epidermis einer zweiten Gastrula. In beiden Fällen kann sich der halbe Organisator zum ganzen regulieren und als solcher auf das noch undeterminierte animale Material wirken. Dabei entsteht aber in der Halbgastrula eine Medullarplatte von harmonischer, der halben Keimmasse entsprechender Grösse, die im spitzen Winkel zur ursprünglichen Medianebene liegt (Spermann und Ruud 1922). In der Kombination entsteht dagegen eine lange und schmale Medullarplatte, die sich aus Material der Gastrulahälfte und des angeheilten Ectoderms zusammensetzt und in der ursprünglichen Mediane liegt. Sie entspricht in ihrer Grösse wahrscheinlich der eines normalen ganzen Keims und ist damit etwas zu gross für die Keimmasse der Kombinationen. Sie weist aber, zum mindesten im Vorderkopf (Archecephalon), nicht den Determinationsgrad auf, der zur vollkommen zweiseitigen Entwicklung notwendig ist (v. Woellwarth 1952). Dies könnte in einer unvollkommenen Regulation des determinierenden vorderen Urdarmdachs oder auch in einer unvollkommenen, durch das zu kleine Entoderm bedingten, Gesamtsituation begründet sein. Die vollkommener bilaterale Ausbildung der Vorderköpfe bei den Zwillingen spricht für die zweite Möglichkeit.

Bei beiden Experimentserien konnte auch Situs inversus viscerum beim rechten Zwilling bzw. bei der rechten Kombination festgestellt werden.

Zum Schluss mag noch darauf hingewiesen werden, dass neuestens Seidel (1952) bei Kaninchen 2 gut entwickelte und ausgetragene Individuen gezüchtet hat, die je aus einer Blastomere des Zweizellenstadium stammten. Eines von ihnen war normal, das andere zeigte innenständige, linke Defekte wie ein rechter eineiiger Zwilling.

4) Zusammenfassung.

Eineiige Zwillinge werden bei Triton *alpestris* und *taeniatus* in 2 verschiedenen Experimentserien hergestellt. — Bei der ersten Experimentserie werden frühe Gastrulen durch Auflegen eines Glasfadens median in eine linke und rechte Hälfte geteilt. Die Hälften können normalgestaltete Zwillinge (Abb. 2) oder Zwillinge mit mehr oder weniger starken innenseitigen Defekten liefern (Abb. 3 u. 4). Im extremen Fall bilden sie linke oder rechte Hemiembryonen oder auch sehr reduzierte Missbildungen mit sehr unvollkommener Organbildung. Allgemein betrachtet ist die Regulation im Kopf besser als die im Schwanz und viel besser als die im Rumpf. Die Köpfe haben meist 2 Augen von gleicher Grösse und normaler Lage; selten sind die Augen verschieden gross oder synophthalm und cyclopisch. Die echten Hemiembryonen haben nur 1 laterales Auge (Tab. 2). Die normalgestalteten halbeiigen Zwillinge bilden wohlproportionierte Embryonen halber Grösse; ihre Larven können die Grösse der gleichalten ganzeiigen Kontrollarven schon vor dem Stadium der Nahrungsaufnahme erreichen (Abb. 5, Tab. 3). — Bei der zweiten Experimentserie wurde eine frühe Gastrula median durchschnitten und auf die Wundfläche der Hälften die gesamte praesumptive Epidermis einer zweiten bzw. dritten Gastrula in normaler Orientierung aufgeheilt (Abb. 6). Die so entstehenden linken und rechten Kombinationen, bilden lange, schmale, offensichtlich etwas zu grosse Medullarplatten in der ursprünglichen Mediane, wobei deren etwas stärkere äussere Hälfte von der lateralen Gastrulahälfte, die schwächere innere Hälfte von der angeheilten Epidermis stammt (Abb. 7a, b). Die angeheilte praesumptive Epidermis wird ganz oder grösstenteils in die Bildung des Embryo einbezogen. Die Larven sind nie völlig normal (Tab. 4). Der Kopf ist stets bilateral entwickelt, aber oft asymmetrisch, synophthalm und cyclopisch (Abb. 8, 9, 10, Tab. 5). Der Rumpf kann normal sein (Abb. 8a), ein zu langes Achsensystem aufweisen (Abb. 8b) oder auch dorsale Defekte, — oft in Form einer symmetrischen oder asymmetrischen Spina bifida — mit dorsaler Krümmung zeigen (Abb. 9a, b). Der Schwanz kann normal, verkrümmt, defekt und verdoppelt sein. — In den günstigen Fällen reguliert sich der halbseitige Organisator beim ersten Experiment (Abb. 1b) zu einem ganzen Organisator halber Grösse, beim zweiten Experiment zu einem ganzen Organisator von annähernd ganzer Grösse, der aber im vorderen Kopfbereich nicht die volle Induktionsfähigkeit aufweist. — Bei beiden Experimentserien wurde beim rechten Partner auch Situs inversus viscerum beobachtet.

Literaturverzeichnis

- BAUTZMANN, H. (1926). *Experimentelle Untersuchungen zur Abgrenzung des Organisationszentrums bei Triton taeniatus*, Roux' Arch. Bd. 108.
- DRIESCH, H. (1892). *Entwicklungsmechanische Studien. I. Der Wert der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Teil- und Doppelbildungen*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 53.
- DOLLANDER, A. (1950). *Etudes des phénomènes de regulation consécutifs à la séparation des deux premiers blastomères de l'œuf de Triton*. Arch. de Biologie. T 61.
- HERTWIG, O. (1893). *Ueber den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryos*. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 42.

- HOLTFRETER, J. (1933). *Der Einfluss von Wirtsalter und verschiedenen Organbezirken auf die Differenzierung von angelagertem Gastrulaectoderm.* Roux' Arch. 127, S. 591.
- (1938). *Differenzierungspotenzen isolierter Teile der Urodelengastrula.* Roux' Arch. Bd. 138.
- MANGOLD, O. (1920). *Fragen der Regulation und Determination an umgeordneten Furchungstadien und verschmolzenen Keimen von Triton.* Roux' Arch. Bd. 47.
- (1925). *Die Bedeutung der Keimblätter in der Entwicklung.* Naturwissenschaften Bd. 13. p 213-218 und 231-237.
- (1932). *Autonome und komplementäre Induktionen.* Die Naturwissenschaften, Jahrg. 20, S. 371.
- (1952). *Hans Spemann. Ein Meister der Entwicklungsphysiologie. Sein Leben und sein Werk.* Grosse Naturforscher, Bd. 11. Stuttgart, Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft.
- ROUX, W. (1888). *Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte.* Virchows Arch. Bd. 114.
- RUUD G. und SPEMANN, H. (1922). *Die Entwicklung dorsaler und lateraler Gastrulahälften von Triton taeniatus und alpestris, ihre Regulation und Postgeneration.* Arch. Entw. mechan. Bd. 52.
- SEIDEL, FR. (1952). *Die Entwicklungspotenzen einer isolierten Blastomere des Zweizellenstadiums im Säugetierei.* Naturwissenschaften, Jahrg. 39, S. 355-56.
- SPEMANN, H. (1900). *Experimentelle Erzeugung zweiköpfiger Embryonen.* Sitzungsber. physikl-mediz. Gesellschaft, Würzburg.
- SPEMANN, H. (1901, 1902, 1903). *Entwicklungsphysiologische Studien am Tritonei. Tl. I, II und III.* Arch. f. Entwickl. mechanik. Bd. 12, 15 und 16.
- (1918). *Ueber die Determination der ersten Organanlagen des Amphibienembryo. I-IV.* Arch. Entw. Mechan. Bd. 43.
- (1931). *Ueber den Anteil von Implantat und Wirtkeim an der Orientierung und Beschaffenheit der induzierten Embryonalanlagen.* Roux' Archiv, Bd. 123.
- (1936). *Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung.* Berlin, Verlag von Julius Springer.
- SPEMANN und FALKENBERG (1919). *Ueber asymmetrische Entwicklung und Situs inversus viscerum bei Zwillingen und Doppelbildungen.* Arch. f. Entw.-mechan. Bd. 45.
- H. und GEINITZ, BR. (1927). *Ueber Weckung organisatorischer Fähigkeiten durch Verpflanzung in organisatorische Umgebung.* Roux' Arch. Bd. 109.
- H. und MANGOLD, H. (1924). *Ueber Induktion von Embryonalanlagen durch Implantation artfremder Organisatoren.* Arch. mikrosk. Anat. und Entw. mechan. Bd. 100.
- VOGT, W. (1922). *Die Einrollung und Streckung der Urmundlippen bei Triton nach Versuchen mit einer neuen Methode embryonaler Transplantation.* Verh. dtsch. Zool. Ges. Bd. 27.
- (1929). *Gestaltungsanalyse am Amphibienkeim mit örtlicher Vitalfärbung.* Roux' Arch. Bd. 120.
- V. WOELLWARTH, CARL (1952). *Die Induktionsstufen des Gehirns.* Roux' Arch. Bd. 145, S. 582.

RIASSUNTO

Sono descritti due diversi casi di gemelli monozigoti, ottenuti sperimentalmente in due diverse serie di esperienze, eseguiti in embrioni di Triton alpestris e Triton taeniatus.

Nella prima serie, fu provocata una scissione della giovane gastrula mediante sovrapposizione ad essa di un ago di vetro, che per gravità vi si approfondiva, fino a dividerla in una metà destra ed una metà sinistra. Queste sviluppavano successivamente gemelli normalmente conformati (fig. 2), od anche gemelli che presentavano difetti più o meno marcati, a carico del fianco interno (figg. 3 e 4). In casi-limite, essi possono dar luogo ad emiembrii destri e sinistri, oppure, anche a malformazioni rudimentali con formazione assai incompleta di organi. Considerata generalmente, la « regolazione » risulta migliore per il capo che non per la coda ed, ancora di più, che per il tronco. Ciascuna testa mostra, in genere, due occhi di uguale grandezza e normale situazione, e solo raramente gli occhi appaiono di grandezza diversa e presentano un sinoftalmo od

una ciclopia. I veri e propri emiembrii hanno soltanto un occhio, lateralmente (tab. 2).

I gemelli emiovariali, normalmente conformati, costituiscono embrioni di grandezza ridotta a metà, ma ben proporzionati; le loro larve però possono raggiungere la grandezza di embrioni di controllo, della stessa età e possedenti l'intero materiale ovarico, già prima dello stadio dell'assunzione del cibo (fig. 5, tab. 3).

Nella seconda serie, sezionata medialmente una giovane gastrula, fu adagiata sull'apertura della ferita di ciascuna metà, l'intera epidermide presuntiva, prelevata da una seconda, e, rispettivamente, da una terza gastrula, secondo una orientazione normale (fig. 6). Le combinazioni risultanti, destra e sinistra, formavano, nel piano mediano di origine, placche midollari lunghe, strette, ed evidentemente un po' troppo grandi, la cui emiporzione esterna, sviluppatasi dalla metà laterale della gastrula ospite, risultava alquanto più consistente rispetto alla metà interna medianovera, derivante dalla epidermide successivamente attecchita (fig. 7a, b). Questa viene eviden-

temente a partecipare, in misura più o meno completa, alla formazione dell'embrione, il quale non risultava mai del tutto normale (tab. 4). Il capo è sempre sviluppato bilateralmente, ma è frequentemente asimmetrico, presentando spesso sinoftalmo o ciclopia (figg. 8, 9, 10; tab. 5). Il tronco può essere normale (fig. 8a), ma può presentare anche un sistema assiale troppo lungo (fig. 8b) oppure anche difetti del dorso, sotto forma spesso di una Spina bifida, simmetrica od asimmetrica, con deviazione dorsale (fig. 9a, b). La coda degli animali può essere normale, ricurva, difettosa o sdoppiata.

Nei casi più probativi, l'organizzatore di un emiembrione, nel primo esperimento (fig. 1b), va regolandosi come un organizzatore di metà grandezza; nel secondo esperimento come un organizzatore di grandezza pressochè completa, il quale tuttavia, nei distretti anteriori del capo, non dimostra una piena capacità d'induzione.

In entrambe le serie di esperimenti fu riscontrato nel gemello destro anche la formazione di un « situs inversus viscerum ».

RÉSUMÉ

On a obtenu deux types de jumeaux « monozygotes » par deux diverses séries d'expériences effectuées sur des embryons de Triton alpestris et de Triton taeniatus.

Dans la première série d'expériences, on atteint la scission de la jeune gastrula en y superposant, suivant la ligne médiane, un fil de verre lequel, en s'y approfondissant, la divise en une moitié gauche et une moitié droite. Ces hémigastrules peuvent se développer successivement soit en des jumeaux normalement conformés (fig. 2) soit en des jumeaux qui présentent une déficience du côté interne plus ou moins accentuée (figg. 3 et 4). Dans des cas extrêmes elles

peuvent donner des hémie-embryons gauches ou des hémie-embryons droits ou bien des avortons bien réduits et d'une organogénèse très imparfaite. En général, la régulation qui a lieu dans la tête, est meilleure de celle dans la région caudale et beaucoup meilleure de celle du tronc. Les têtes, dans la plupart des cas, montrent deux yeux égaux et d'une situation normale; rarement on les trouve à deux yeux différents ou synophtalmes ou atteintes de cyclopie. Les « véritables » hémie-embryons ne possèdent, naturellement, qu'un seul œil, situé latéralement (tab. 2). Les jumeaux émi-ovulaires et normalement conformés produisent des embryons bien proportionnés, mais de taille réduite de

moitié; les larves qui s'en développent sont pourtant capables d'atteindre la taille des larves de contrôle du même âge et provenant d'œufs entiers, déjà avant le temps qu'elles commencent à prendre leur nourriture (fig. 5, tab. 3).

Dans l'autre série d'expériences, on sectionnait une jeune gastrula suivant le plan médian, et l'on mettait à ressouder sur la surface de la blessure de chaque hémigastrula, selon l'orientation normale, l'épiderme présomptif entier prélevé d'une autre et, respectivement, d'une troisième gastrula (fig. 6). Les combinaisons gauches et les droites qui en résultent, forment des plaques médullaires longues et étroites et évidemment un peu trop grandes,

situées dans la ligne médiane primaire et dont la héli-portion externe, issue de la moitié latérale de la gastrula hôte, se présentait un peu plus forte à l'égard de l'autre héli-portion, interne, provenant de l'épiderme présomptif attaché à la héli-gastrula (fig. 7 a, b). Cet épiderme prend part à la formation de l'embryon ou totalement ou peu s'en faut. Les larves, du reste, ne sont jamais tout à fait normales (tab. 4). La tête est toujours développée bilatéralement, mais

SUMMARY

Twins deriving from a single zygote were produced in *Triton alpestris* and *Triton taeniatus* by two different series of experiments. The first type of experiments proceeded, by means of a glass thread put on and cutting through the median plane of early gastrulae, to a division of these into two lateral (right and left) halves. These halves may give rise to normally formed identical twins (fig. 2), or to twins with more or less accentuated deficiencies on their inner sides (fig. 3 and 4). In extreme cases they may even produce left or right half-embryos, or much reduced malformations with very imperfect organ formation. Generally considered, the regulation in the head region is better than that in the tail one, and much better than in the trunk. Most of the heads show two eyes of equal size and normal position; in rare cases we encounter two eyes of different size, or synophthalmus or cyclopia. The « real » half-embryos have only one laterally situated eye (tab. 2). The normally formed identical

elle est souvent asymétrique, synophthalme ou atteinte de cyclopie (figg. 8, 9, 10, tab. 5). Le tronc peut être normal (fig. 8 a), mais il se peut aussi qu'il possède le système axial trop long (fig. 8 b) ou bien qu'il présente dorsalement des déficiences — souvent sous la forme d'une *Spina bifida* symétrique ou asymétrique — à incurvation dorsale (figg. 9 a, b). La queue peut apparaître normale ou incurvée ou défectueuse ou bien doublée. Dans les cas les plus favorables, le demi-organisateur d'une hé-

twins deriving from half an egg each, develop into properly proportioned embryos of half the normal size; the resulting larvae reach the normal size of the equally-aged control larvae deriving from entire eggs, often before the stage of nourishment. (fig. 5, tab. 3).

In the second series of experiments, an early gastrula was cut through in correspondence to the median plane, and then the complete presumptive epidermis of another gastrula and, respectively, of a third one, was stuck on to the wound surfaces of the halves in normal orientation (fig. 6). The right and the left combinations resulting therefrom give rise, in the original median line, to long, narrow and apparently somewhat too great neural plates, the external half-portion of which was furnished by the host half-gastrula and is somewhat more strongly developed than the inner half-portion deriving from the presumptive epidermis (fig. 7 a, b). This epidermis that was stuck on to the gastrula-halves' surfaces, takes part in the formation of the em-

mi-gastrula, dans la première série d'expériences, peut se réguler de manière à former un organisateur entier mais de demi-dimensions, tandis que, dans la deuxième série d'expériences, on peut assister à sa régulation à un organisateur entier et de mesures presque normales mais qui, dans la région antérieure de la tête, ne possède qu'un pouvoir d'induction limité.

Dans toutes les deux séries d'expériences on observait, dans les jumeaux droits, l'inversion du « situs viscerum ».

bryos either totally or at least for its greatest part. No perfect larvae will be formed (tab. 4). The head is always bilaterally developed, but it is often asymmetric and shows synophthalmous or cyclopic character (figg. 8, 9, 10, tab. 5). The trunk is sometimes normal (fig. 8 a), but it may also show an axial system of too great length (fig. 8 b), or dorsal deficiencies—often in the form of either symmetrical or asymmetrical *Spina bifida*—with dorsal incurvation (fig. 9 a, b). The tail can be either normal, or crooked, or defective, or doubled. In the best cases we see, in the first series of experiments, the regulation of the half-organiser of the gastrula-half into an entire organiser of half the normal size, while, in the second series of experiments, the regulation can produce an approximately normally sized entire organiser, which however, in the anterior head region is lacking of its full inductive capacity.

In both series of experiments the right hand member of the twins was observed to show inversion of the situs viscerum.