

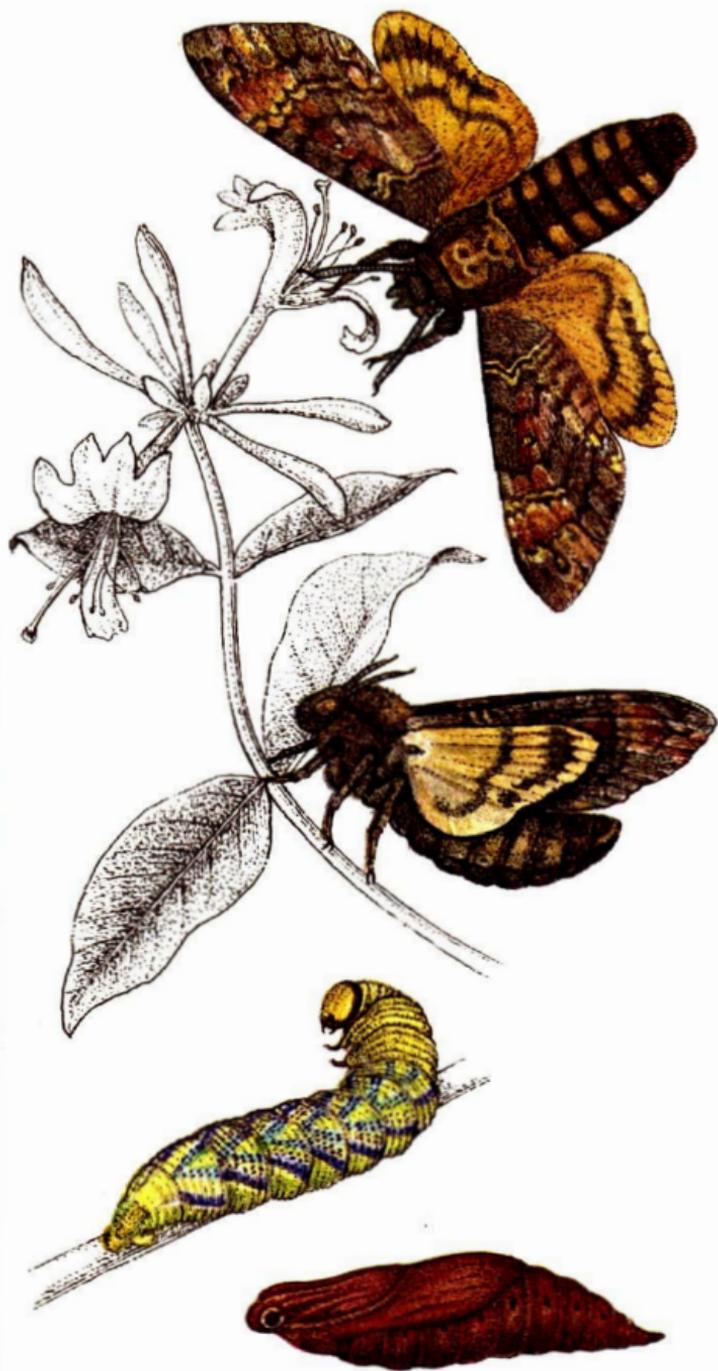
akzent

Erich Lange

Gestaltwandel im Tierleben



Zu den großen Ereignissen im Leben eines Kindes, das die Wunder der belebten Natur entdeckt, gehört die erste Bekanntschaft mit dem Formenwandel, der sich im Verlauf der Entwicklung vieler Tiere vollzieht. Aus einer unscheinbaren, borstigen Raupe, die über den Weg kriecht, soll ein farbenprächtiger Schmetterling hervorgehen? – Wenn später der Lehrer in der Schule die Verwandlung der Kaulquappe zum Frosch erläutert und anhand von Abbildungen oder gar Präparaten die verschiedenen Entwicklungsstadien vorführt, ist das für den einen oder anderen der erste Anstoß zur intensiveren Beschäftigung mit der heimischen Tierwelt. Bald stößt er dabei auf Fragen, um deren Beantwortung sich mancher Forscher sein Leben lang bemüht. Warum gibt es eine indirekte Entwicklung über eine Larvenform oder auch mehrere? Durch welche Kräfte wird sie vorangetrieben? Gibt es eine »Arbeitsteilung« zwischen Larve und »Vollinsekt«? – Daß nach jahrzehntelangen Untersuchungen selbst manche der heutigen Antworten auf diese und andere Fragen noch unvollständig sind, läßt sich nicht verschweigen. Aber es gibt bereits beachtliche Ergebnisse bei der Erforschung jenes interessanten Phänomens, das als Metamorphose bezeichnet wird.



Erich Lange

**Gestaltwandel
im Tierleben**

Urania-Verlag Leipzig · Jena · Berlin

Autor: Dipl.-Biologe Erich Lange, Bützow
Illustrationen: Matthias Kleinwächter, Berlin

1. Auflage 1985

1.–30. Tausend. Alle Rechte vorbehalten

© *Urania-Verlag Leipzig/Jena/Berlin*

Verlag für populärwissenschaftliche Literatur Leipzig 1985

VLN 212-475/53/85. LSV 136 9

Lektor: Ewald Oetzel

Umschlagreihenentwurf: Helmut Selle

Typographie: Julia Strube

Gesamtherstellung: INTERDRUCK, Graphischer Großbetrieb Leipzig,

Betrieb der ausgezeichneten Qualitätsarbeit, III/18/97

Best.-Nr.: 653 980 2

00450

*Die grünlichen Raupen des Totenkopfschwärmers (*Acherontia atropos*) wachsen auf Kartoffelkraut, Möhren, Jasmin oder anderen Pflanzen heran. Die rotbraune Puppe lebt in einer hühnereigroßen Erdhöhle. Der Falter saugt an Blüten oder nascht Honig in Bienenstöcken. Seinen Namen hat er von der totenkopffähnlichen Zeichnung auf seinem Brustabschnitt. (Abb. auf S. 2)*

Inhalt

Metamorphose 7

- Die mühsame Jugend des Kohlweißlings 8
»Hinter den Kulissen« 12
Hormone regulieren die Entwicklung 17
Insekten – ideale Versuchstiere 25
»Insektenhormone« aus Pflanzen 27
Das Blau des »Brummers« 30
Wie »arbeiten« die Insektenhormone? 33
Die Vielfalt der Verwandlungen 36
Sexualität im Dienste der Anpassung 41
Von der Kaulquappe zum Frosch 49
Auch hier wieder Hormone 64
Sind Wasserlarven ein Paradoxon? 69
Eine Larve ist nicht wie die andere 73
Geschlechtsreife Larven 81
Jugendstadien und Vorfahren 88
Gibt es eine besondere Lebenskraft? 100
Funktionswechsel bei den Neunaugen 115
Milliarden Larven im Meer 120



Metamorphose

Die Entwicklung eines Schmetterlings weicht weit von dem ab, was wir bei anderen Tieren unserer Umgebung gewohnt sind. Während sich alle neugeborenen Säugtiere oder aus dem Ei geschlüpften Jungvögel ebenso wie viele niedere Tiere stetig auf das Erwachsenenstadium hin entwickeln, verläuft die Herausbildung des Schmetterlings mit merkwürdigen Sprüngen und Umwegen. Aus dem Ei schlüpft eine winzige wurmähnliche Raupe, die allmählich heranwächst und sich dabei mehrfach häutet, also unter der alten Körperhaut eine neue bildet und danach die alte, für das heranwachsende Tier zu eng gewordene Hülle sprengt und abwirft. Haben die Raupen ein bestimmtes Stadium erreicht, beginnen sie sich zu verpuppen. Sie hören auf zu fressen, werden bewegungslos, ziehen sich zusammen und bilden eine feste Puppenhülle. Nach einer kürzeren oder längeren Zeit schlüpft dann aus der Puppe ein Falter.

Diesen Formenwandel bezeichnen die Zoologen als *Metamorphose*. In einem engeren Sinne bezieht sich dieses Wort nicht auf den gesamten Verlauf der Entwicklung eines Tiers über eine oder mehrere Larvenformen, die sich vom erwachsenen Individuum deutlich unterscheiden, sondern bezeichnet nur den Vorgang, der aus der Larve das erwachsene Tier – die Imago, wie die Biologen

Die Raupen unseres Großen Kohlweißlings (Pieris brassicae) fressen an wilden Kreuzblütlern oder an Kohlpflanzen. Die gelbgrüne oder gelbe, schwarzgefleckte Gürtelpuppe überwintert. Im Mai schlüpfen die weiß-schwarzen Falter. Nur die Weibchen haben vier schwarze Punkte auf ihren Vorderflügeln.

sagen – entstehen läßt, bei den Schmetterlingen also die Umbildungen in der Puppe.

Der biologische Sinn, der Mechanismus und die stammesgeschichtliche (phylogenetische) Entwicklung dieser und anderer Metamorphosen gehören seit langem zu den interessantesten Problemen, um die sich die Zoologen bemühen; denn ist es nicht in hohem Maße erstaunlich, daß ein Tier, um ein Falter zu werden, erst einmal lange Zeit als Raupe leben muß, oder daß ein Frosch sozusagen zwei Leben führt – eins als fischähnliche Larve und eins als hüpfendes Landtier?

Aber bevor wir auf die tieferen Fragen eingehen, die sich aufdrängen, wenn wir ein wenig über die Metamorphosen nachdenken, wollen wir uns einen solchen Vorgang erst einmal näher ansehen.

Die mühsame Jugend des Kohlweißlings

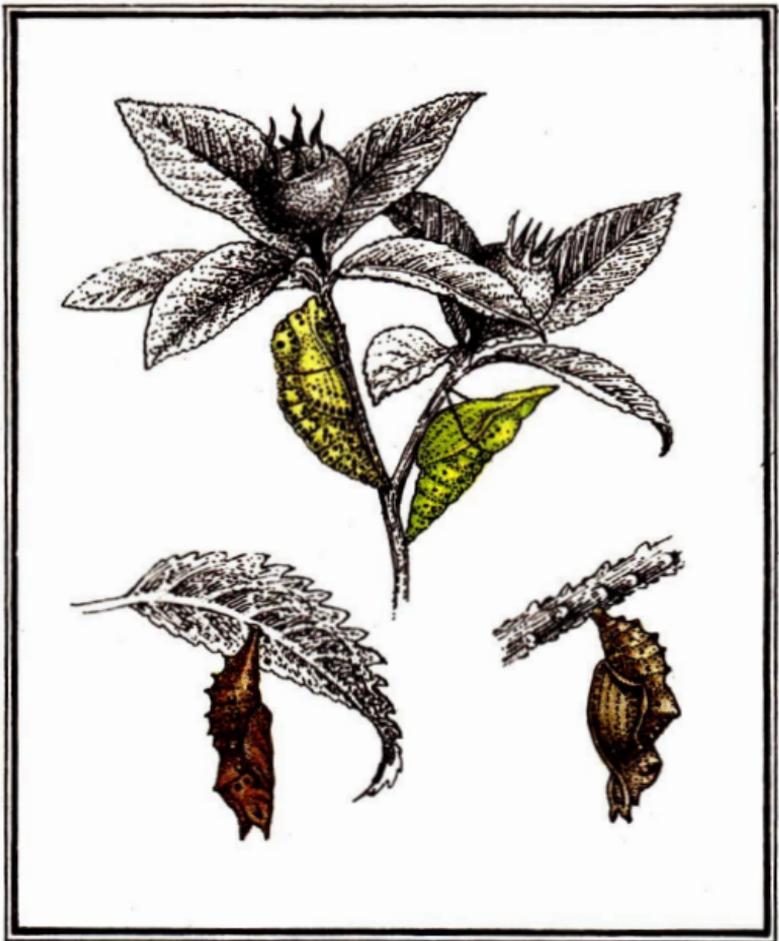
Wer kennt nicht unsern Großen Kohlweißling (*Pieris brassicae*) und seine Raupen? Während sich die Falter harmlos von Blütennektar ernähren und dabei die Befruchtung der Pflanzen vermitteln, fressen die oft ungemein zahlreichen Raupen unermüdlich an den Kohlblättern und können so empfindliche Schäden anrichten.

Das Falterweibchen heftet winzige, leicht gebogene, kegelförmige Eier in Gelegen zu etwa vierzig Stück an eine Blattunterseite. Nach ungefähr ein bis zwei Wochen zwängen sich die kleinen Raupen aus den Eihüllen, die sie kurz danach verzehren.

Frisch geschlüpfte Kohlweißlingsraupen sind etwa 2 mm lang. Ihr Kopf ist von einer harten Kapsel umgeben, der übrige Körper von einer weichen Haut. Diese Haut wird zwar in den ersten Stunden nach dem Schlüpfen aus dem Ei noch etwas gehärtet – sie bleibt aber auch danach zart und empfindlich.

Die Raupen fressen mit Hilfe zweier kräftiger Kiefer und bewegen sich mittels dreier Paare gegliederter Beine ihres Brustabschnitts. Am Hinterkörper tragen sie noch fünf Paar Hautzapfen, die sogenannten Afterfüße.

Nachdem sich die Haut der kleinen Raupen verfestigt



Häufig sind Schmetterlingspuppen mit einem Gürtelfaden an ihrer Unterlage befestigt. Links oben eine Gürtelpuppe des Baumweißlings (*Aporia crataegi*), rechts oben die Gürtelpuppe des Zitronenfalters (*Gonopteryx rhamni*). Andere Puppen sind mit ihrem Hinterende festgeheftet und hängen mit dem Vorderende herab. Links unten eine Stürzpuppe vom Kleinen Fuchs (*Aglais urticae*), rechts unten eine Stürzpuppe des Kaisermantels (*Argynnis paphia*)

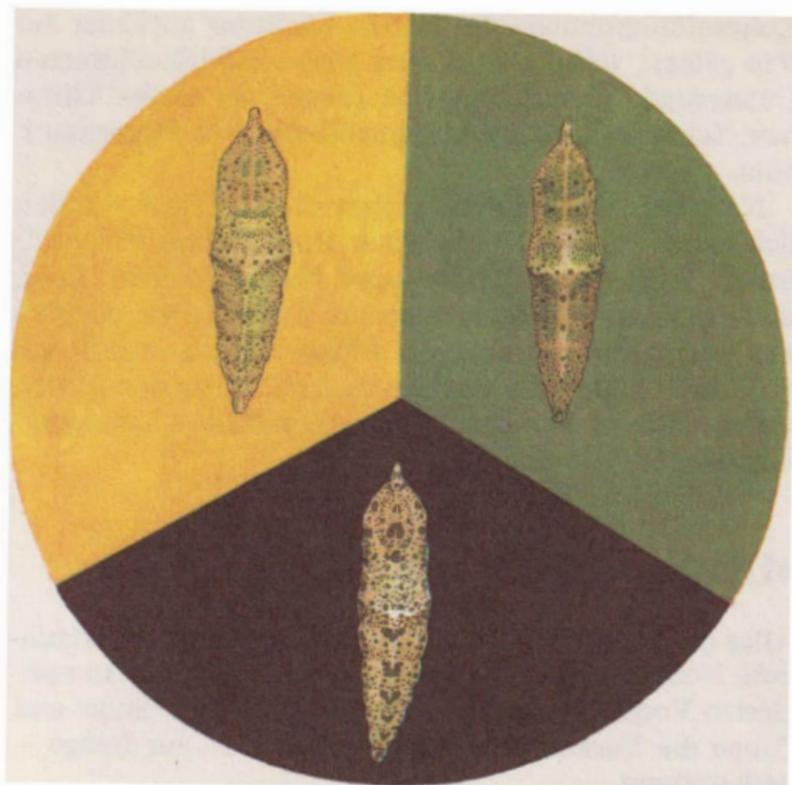
hat, beginnen die Tierchen das Kohlblatt unermüdlich zu benagen. Dabei wachsen sie schon am ersten Tag um einen ganzen Millimeter, also um die Hälfte ihrer ursprünglichen Körperlänge!

Am vierten Tag sind sie schon einen halben Zentimeter lang. Etwa zu dieser Zeit wird die Haut – die die

Raupe nach dem Schlüpfen aus dem Ei noch sehr locker umhüllt hatte und die in einem gewissen Umfang dehnbar ist – für das schnell wachsende Tier endgültig zu eng. Jetzt hören die Raupen zu fressen auf, rotten sich zusammen und befestigen sich mit feinen Fäden, die sie durch die Spinndrüsen ihres Hinterleibs ausscheiden, am Kohlblatt. Nach einiger Zeit beginnt ihr Körper ganz eigentümlich zu zucken und sich hin und her zu bewegen. Dann reißt die Haut am Kopf, und die Raupe – bereits in eine neue Haut gehüllt – arbeitet sich aus ihrem alten Kleid heraus.

Die neue Körperhülle ist noch blaß und weich. Sie benötigt einige Stunden, um an der freien Luft zu erhärten und sich auszufärben. Während dieser Zeit sitzen die Tiere ruhig da. Danach stürzen sie sich wieder mit großer Ausdauer auf ihre Nahrung. Solche Häutungen wiederholen sich mehrfach. Beim Kohlweißling gibt es fünf Raupenstadien, die durch Häutungen auseinander hervorgehen. Die Raupen des letzten Stadiums sind 4 bis 4,5 cm lang. Auch sie häuten sich. Vorher verlassen sie aber ihre Futterpflanze, laufen zunächst anscheinend ganz planlos umher und kriechen dann an Baumstämmen, Zäunen, Häuserwänden oder anderen senkrechten Gegenständen empor. Hier suchen sie sich einen geeigneten Platz, um sich wieder festzuspinnen. Dazu erzeugen sie einen Faden, den sie zu beiden Seiten ihres Körpers an der Unterlage befestigen und der ihre Brust wie ein Gürtel umschließt. Aus der nun einsetzenden Häutung geht keine neue Raupe, sondern ein kurzes, relativ starres, walzenförmiges Gebilde hervor, das mit vielen Kanten, Leisten und Vorsprüngen ausgestattet ist – die Puppe. Ihr Kopfende zeigt nach oben, die Bauchseite zur Unterlage, an die sie der Gürtelfaden festheftet.

Die Befestigung mit einem Gürtelfaden ist keine Besonderheit der Puppe des Kohlweißlings. Gürtelpuppen bilden beispielsweise auch die Schwalbenschwänze (*Papilio machaon*) und die Segelfalter (*Iphiclides podalirius*). Die Puppen vieler anderer Schmetterlinge, z. B. die des Kleinen Fuchses (*Aglais urticae*), des Tagpfauenauges (*Inachis io*) und des Admirals (*Vanessa atalanta*), sind mit ihrem Hinterende an einem Gegenstand festgeheftet und hän-



Die Färbung der Puppe des Großen Kohlweißlings wird vom Farbton der Umwelt beeinflusst, in der die Raupe heranwächst. Hier das Ergebnis eines Versuchs, bei dem die Tiere vor ihrer Verpuppung auf gelbem, grünem oder schwarzem Papier gehalten wurden

gen mit dem Vorderende frei nach unten – sogenannte Stürzpuppen. Die Puppen vieler Schwärmer wie die des Ligusterschwärmers (*Sphinx ligustri*) findet man im Boden verborgen. Manche Schmetterlingspuppen hängen in Gespinsten. Das Gespinst des Maulbeerseidenspinners (*Bombyx mori*) besteht aus Seidenfäden, die eine feste Hülle um die Puppe bilden – den Kokon.

Die Puppen des Kohlweißlings passen ihre Färbung dem Untergrund an, auf dem sie sitzen. Diese Fähigkeit haben auch die Puppen anderer Falter, z. B. die des japanischen *Papilio xuthus*. Sie können natürlich nicht jede Farbe annehmen, aber die Tönungen ihrer natürlichen Umwelt ahmen die Puppen recht gut nach. Setzt man

Kohlweißlingsraupen des letzten Stadiums entweder auf rein gelben, völlig grünen oder ausschließlich schwarzen Untergrund, so vermehrt sich jeweils der Gelb-, Grün- bzw. Schwarzanteil in der Pigmentierung der Puppenkutikula.

Nachdem die Weißlingspuppen etwa 14 Tage – äußerlich kaum verändert – in einer Ruhestellung verbracht haben, reißt ihre Hülle an einer Nahtstelle beim Kopf, und der Falter arbeitet sich heraus. Er wirkt zwar noch etwas kümmerlich; denn seine Flügel hängen schlaff und zerknittert herab. Aber in den folgenden Stunden glätten und straffen sie sich. Dann fliegt der stattliche Schmetterling davon.

»Hinter den Kulissen«

Alles das ist schon vom äußeren Ablauf her sehr erstaunlich. Noch mehr müssen wir uns aber über die komplizierten Vorgänge wundern, die im Innern von Raupe und Puppe die Verwandlung zum Vollinsekt – zur Imago – herbeiführen.

Schon während der einfachen Häutungen zwischen den Raupenstadien vollzieht sich ein ungemein verwickeltes Geschehen. An den Verhaltensänderungen, die diesen Häutungen vorausgehen, ist sicher das Gehirn beteiligt. Es muß irgendwie erfahren, daß eine Häutung bevorsteht, und dann veranlassen, daß dem Tier der Appetit vergeht. Es muß auch dafür sorgen, daß die Raupen zusammenkriechen und sich festspinnen. Irgendein Signal setzt die Arbeit der Spinndrüsen in Gang.

Die Vorgänge in der Körperhülle sind heute noch längst nicht vollständig aufgeklärt. Gewöhnlich geht der Häutung eine intensive Teilung der Zellen der Körperhaut voraus. Die Haut der Insekten – die Epidermis – besteht nur aus einer einzigen Zellschicht. Sie enthält neben den einfachen Epidermiszellen, die den Körper nach außen abschließen, noch haarbildende Zellen sowie verschiedene Drüsenzellen.

Über der Epidermis liegt die Kutikula, die bei vielen Insekten einen kräftigen Panzer bildet – man denke z. B.

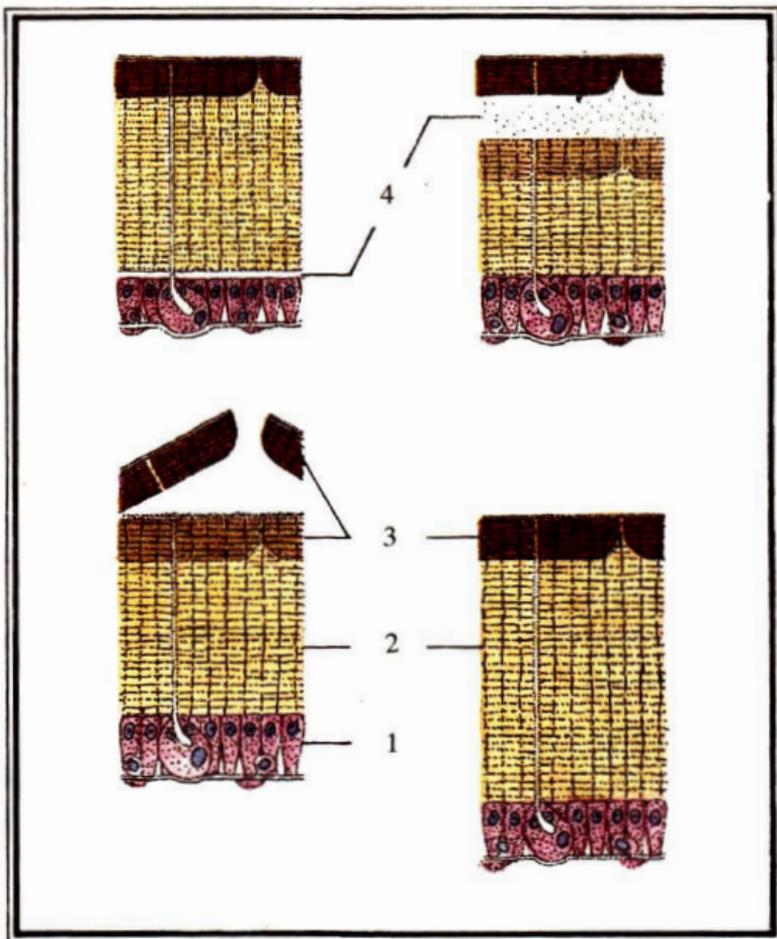
an die stabile Körperhülle der Käfer. Bei diesen Insekten funktioniert sie als Außenskelett, das den Körper trägt. Die zarte Kutikula einer Schmetterlingsraupe kann das natürlich nicht. Die Raupe bekommt ihren Halt durch die Hämolymphe, die etwa dem Blut entsprechende Flüssigkeit ihrer Leibeshöhle; sie drückt gegen den Hautmuskelschlauch der Körperwand und stützt so den Raupenkörper – ebenso wie Luft, die eine Traglufthalle in die Höhe hebt.

Die Kutikulen der verschiedenen Insekten in den unterschiedlichen Entwicklungsstadien sind alle aus »gerbten« Eiweißen und aus Chitin aufgebaut. Das Chitin besteht aus vielen miteinander verknüpften Acetylglucosaminmolekülen. Acetylglucosamin ist ein Traubenzuckermolekül, an das eine Aminogruppe sowie ein Essigsäurerest gebunden sind. Die hohe Festigkeit vieler Insektenpanzer beruht nicht so sehr auf dem Chitin als vielmehr auf seinem durch Chinone verfestigten Protein. Chitin und Protein bilden Schichten unterschiedlicher Struktur. Nach außen wird die Kutikula durch eine wasserabweisende Wachsschicht abgeschlossen.

Wenn die Häutung beginnt, löst sich die alte Kutikula von der Epidermis. Dadurch entsteht der sogenannte Exuvialsplatt. In diesen Spalt sondern die Epidermiszellen verschiedene Enzyme ab, die die alte Kutikula auflösen. Das für diese Enzyme – z. B. Chitinasen und Proteinase – günstige pH wird durch Ausscheiden von Calciumcarbonat in den Exuvialsplatt erreicht. Während die alte Kutikula allmählich von innen abgebaut wird, beginnt von den Epidermiszellen her der Aufbau der neuen. Zuerst entstehen ihre äußeren Schichten und danach die tiefer liegenden. Die Abbauprodukte der alten Kutikula werden aus dem Exuvialsplatt heraus von den Epithelzellen »aufgesogen«. Dabei müssen die Spaltprodukte die allmählich immer stärker werdende neue Exokutikula passieren.

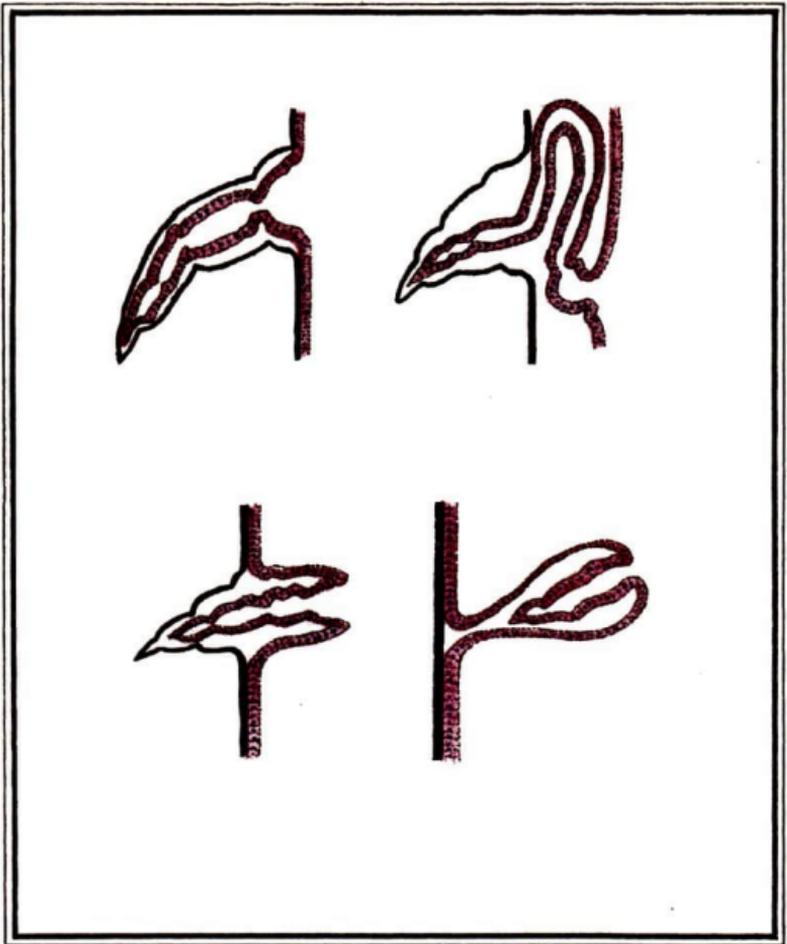
Die äußeren Schichten der alten Kutikula widersetzen sich dem Abbau. Bei der Häutung werden sie dann als zusammenhängender Sack – als Exuvie – abgestreift.

Diese Schilderung ist äußerst oberflächlich. Wie kompliziert allein die chemischen Prozesse während der Häutung tatsächlich sind, geht wohl deutlich daraus hervor,



Haut (1 – Epidermis) und Kutikula (2 – Endokutikula; 3 – Exokutikula) während einer Larvenhäutung. Von links oben nach rechts unten: Die Häutung beginnt mit der Bildung eines Exuvialspalts (4), die neue Kutikula entsteht, und der Exuvialspalt wird breiter, die alte Exokutikula löst sich als Exuvie (zusammenhängender Sack) ab, eine neue Exokutikula (3) wird gebildet.

daß man (bis 1979) sechzehn verschiedene Enzyme gefunden hat, die entweder am Abbau der alten oder am Aufbau der neuen Körperhülle mitwirken. Vermutlich kommt nicht jedes Enzym in jedem Insekt vor, und wahrscheinlich sind auch nicht alle Enzyme an jedem Häutungstyp beteiligt. Andererseits kennen wir aber sicher noch nicht alle »Häutungsenzyme«.



Verschiedene Typen der Imaginalscheiben von Beinanlagen. Während drei dieser Anlagen die schwarzgezeichnete Kutikula nach außen drücken, ist die vierte völlig versenkt und daher am lebenden Tier nicht zu sehen.

Die eigentliche Metamorphose – die Umwandlung der Raupe zum Falter – ist aber noch viel komplizierter als die einfachen Häutungen zwischen verschiedenen Raupestadien. Während der Verwandlung entstehen verschiedene Körperstrukturen und Organe vollkommen neu, dagegen verschwinden einige larvale Strukturen gänzlich. Auch diejenigen Organe der Larve, die bei den Faltern erhalten bleiben, werden mehr oder weniger umgebaut.

Das Herzgefäß und die Muskulatur der Raupe übernimmt der Falter. Die larvale Muskulatur ergänzt er durch Neubildungen. Ebenso verfährt er mit dem Nervensystem. Da der Schmetterling im Gegensatz zur Raupe große Komplexaugen hat, muß sich auch sein Gehirn vergrößern, das die von den Augen aufgenommenen Bilder verwertet. Flügel und imaginale Beine werden durch Nervenfasern versorgt, die während ihrer Bildung in diese Körperanhänge hineinsprossen.

Am eigenartigsten ist aber die Entwicklung von Organen aus Imaginalscheiben. Bei allen holometabolen¹ Insekten – das sind diejenigen Kerbtiere, die eine vollkommene Verwandlung mit einem Puppenstadium durchlaufen – verdicken sich häufig schon in den ersten Larvenstadien die Zellen bestimmter Bereiche der Epidermis. Diese verdickten Hautflecke heißen Imaginalscheiben. Sie werden mehr oder weniger tief in das Innere der Raupe versenkt. In Fliegenlarven sind sie schließlich nur noch durch lange Stiele mit der Epidermis verbunden. Die Schmetterlinge haben Imaginalscheiben für Beine, Flügel, Augen und Fühler. Während der Verpuppung wachsen sie besonders rasch. Jetzt sind aus den Imaginalscheiben schon recht differenzierte Strukturen hervorgegangen, die nun ausgestülpt werden. Flügel und Fühler erkennen wir dann oft schon an der äußeren Form der Puppe. Der Darm der Raupe löst sich während der Puppenruhe auf und wird durch Gruppen embryonaler Zellen – die Histoblasten – neu gebildet. Auch das Tracheensystem bildet sich zurück und entsteht noch einmal.

Aber so erstaunlich die Verwandlungen von der Raupe zum Falter und die anderer Insektenlarven zu den erwachsenen Tieren auch erscheinen – es geht doch alles mit »rechten Dingen« zu. Den Insektenphysiologen gelang es, in jahrzehntelanger mühevoller Arbeit verschiedene der an diesen Vorgängen beteiligten Mechanismen aufzuklären.

1 Bei hemimetabolen Insekten ähnelt die frisch geschlüpfte Larve weitgehend dem elterlichen Tier. Ein Puppenstadium gibt es hier nicht (siehe S. 25 und 36).

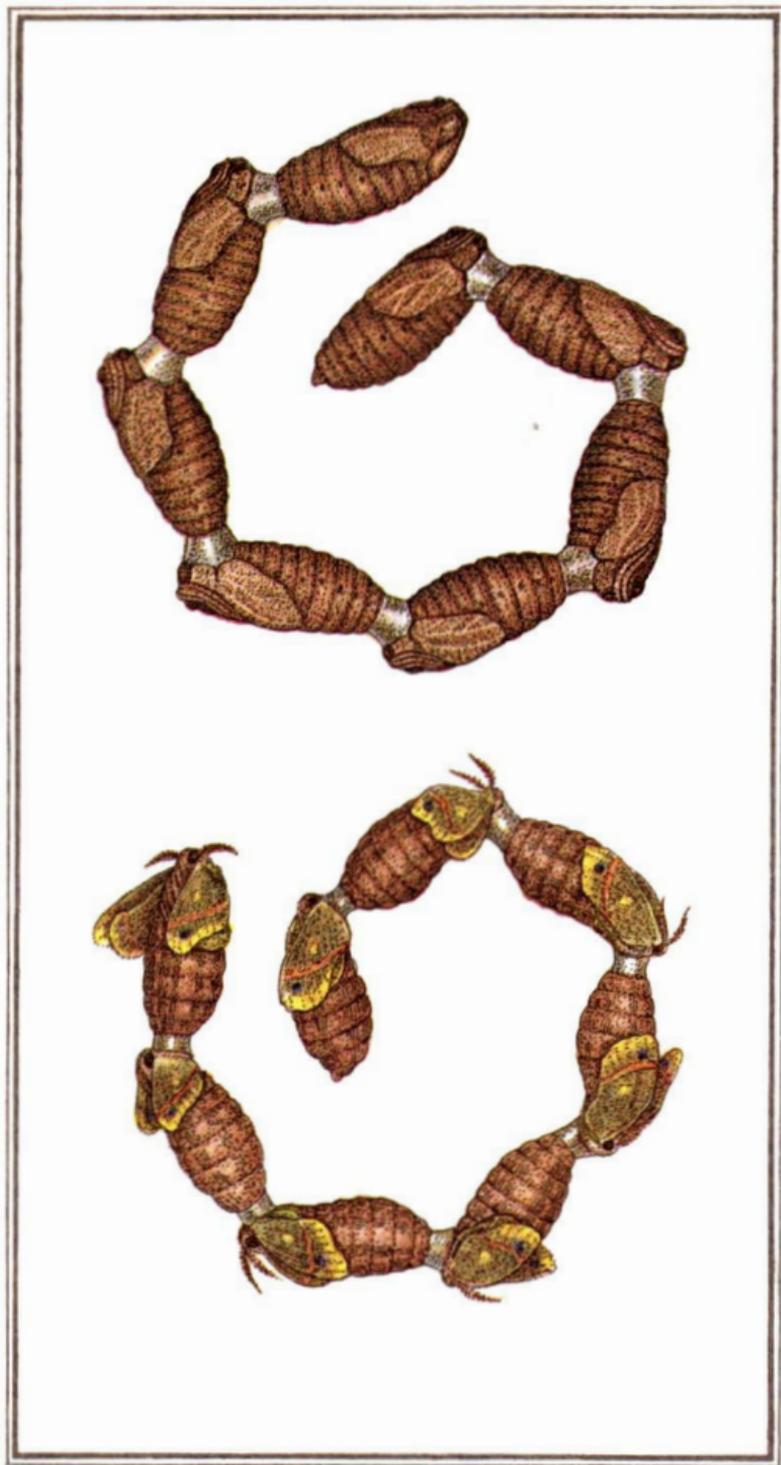
Hormone regulieren die Entwicklung

Die komplizierten Vorgänge während der Verwandlung der Raupe zum vollentwickelten Insekt bedürfen einer präzisen Regulation. Um erfolgreich durchlaufen zu werden, müssen alle an der Entwicklung beteiligten Prozesse genau aufeinander abgestimmt sein. Wie sich herausgestellt hat, ist hierfür das Wechselspiel von drei Hormonen wesentlich.

Hormone sind Stoffe, die in Drüsen oder auch in einzelnen Zellen gebildet werden. Von hier aus gelangen sie in die Blutbahn und üben dann oft schon in geringer Konzentration entscheidenden Einfluß auf den Stoffwechsel der verschiedenen Organe und Gewebe des Körpers aus. Das wohl bekannteste Hormon ist das Insulin. Es reguliert bei den Wirbeltieren – auch beim Menschen – den Blutzuckerspiegel. Fehlt es oder wird es in ungenügendem Maße gebildet, so ist der Mensch »zuckerkrank«, d. h., der Glukosegehalt seines Blutes steigt so sehr an, daß sich schwere gesundheitliche Störungen einstellen.

Schon vor nahezu sieben Jahrzehnten bewies der polnische Forscher Stefan Kopeč in Versuchen mit dem Schwammspinner (*Lymantria dispar*), daß auch an der Insektenmetamorphose Hormone beteiligt sind. Er schnürte Raupen des letzten Stadiums mit einem feinen Faden quer durch, so daß die Verbindung der Hämolymphe des vorderen Körperteils mit der des hinteren unterbunden war. Schnürte er die Raupe kurz vor der Verpuppung, so hatte das keine Wirkung. Wurde die Schnürung aber wesentlich früher vorgenommen – bis zu drei Tagen nach der letzten Larvenhäutung –, dann verpuppte sich nur der Körperabschnitt vor dem Faden. Auch wenn Kopeč das Gehirn der Raupe entfernte, bildete sich keine Puppenkutikula. Pflanzte er in solche enthirnte Raupen die Gehirne anderer Tiere ein, begannen sie sich dennoch zu verpuppen.

Aus diesen Versuchen schloß Kopeč, daß im Gehirn der Raupe ein Stoff entsteht, der ab dem vierten auf die letzte Larvenhäutung folgenden Tag in die Hämolymphe abgegeben wird und, nachdem er eine genügend hohe Konzentration erreicht hat, die Verpuppung auslöst.



Durch das rechtzeitige Schnüren wird die Zufuhr dieses Stoffes in den hinteren Körperteil unterbunden. Anscheinend unterbleibt deshalb die Bildung einer Puppenkutikula. Daß ein Hirnhormon für das Einsetzen von Häutungen notwendig ist, wurde später in zahlreichen Versuchen anderer Forscher bestätigt.

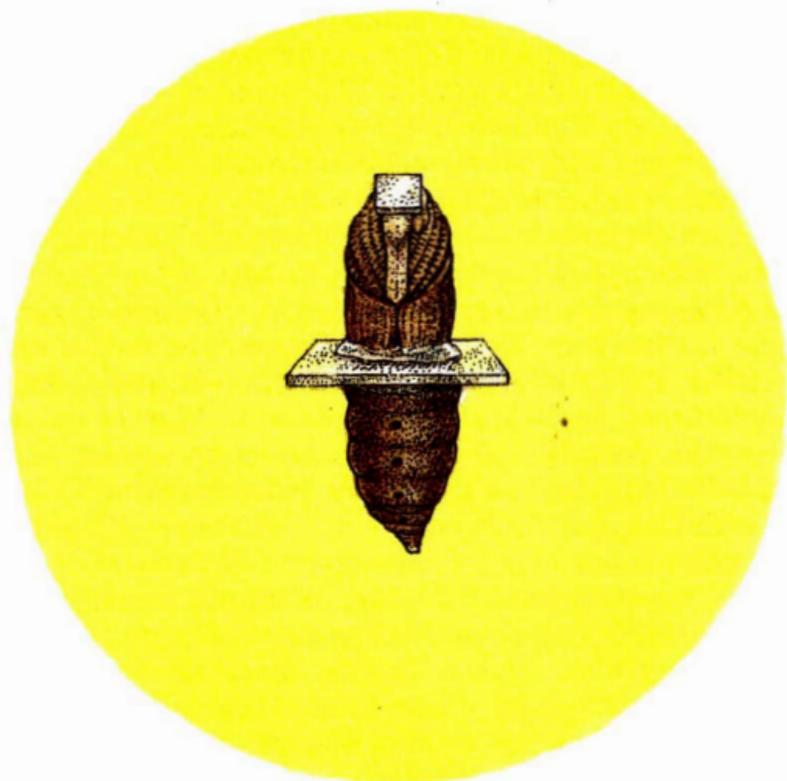
Auch die innerhalb der Puppe erfolgende Umwandlung zum Falter muß durch das Gehirn angestoßen werden. Die Puppen des Riesenseidenspinners (*Hyalophora cecropia*) machen eine fünfmonatige Puppenruhe durch. Ein solches Ruhestadium mit einem stark herabgesetzten Stoffwechsel bezeichnen wir als Diapause. Wie der amerikanische Forscher Carroll Williams zeigen konnte, läßt sich die Diapause von *Hyalophora* dadurch wesentlich abkürzen, daß man die Puppen 4 bis 6 Wochen lang Temperaturen von nur 2 bis 5°C aussetzt und sie dann wieder in eine Umgebung von 25°C bringt. Hierdurch beginnen sie sich vorzeitig zum Schmetterling zu verwandeln.

Entfernt man solchen Puppen innerhalb der ersten 14 Tage, nachdem sie wieder in eine höhere Temperatur gebracht wurden, das Gehirn, bleiben sie bis zu ihrem Tode, der manchmal erst nach zwei Jahren eintritt, im Zustand der Diapause. Durch das Einpflanzen von Gehirnen aus Puppen, die sich nicht in der Diapause befinden, läßt sich die Entwicklung solcher enthirnten Puppen wieder anregen.

Daß die Entwicklung zum Falter durch ein Hirnhormon und nicht etwa durch die nervliche Tätigkeit des Gehirns ausgelöst wird, demonstrierte Williams in einem spektakulären Versuch. Er enthirnte acht Puppen von *Hyalophora cecropia* und verband sie alle miteinander durch kleine Glasröhrchen. Nur in das erste Tier implantierte er ein Gehirn aus einer gekühlten Puppe. Dieses Gehirn reichte aus, um alle acht Puppen der Kette zur Metamorphose zu veranlassen.

Weiterhin konnte Williams überzeugend nachweisen,

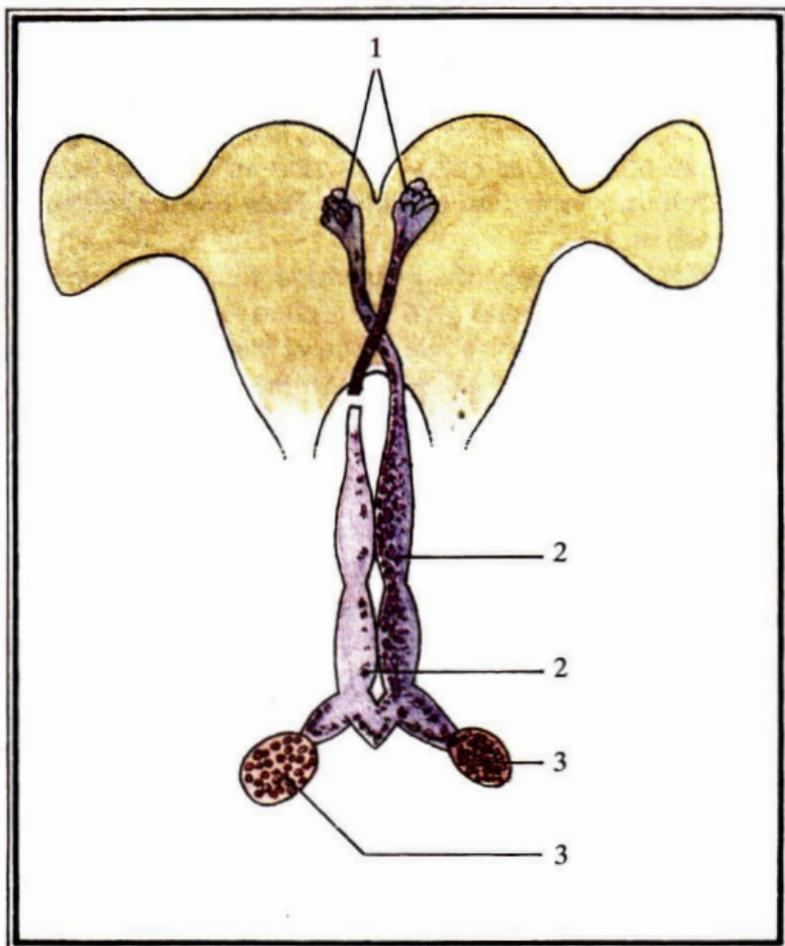
*Der amerikanische Forscher Carroll M. Williams verband acht enthirnte Puppen des Falters *Hyalophora cecropia* miteinander (oben). Es genügte, einem dieser Tiere ein gekühltes (aktiviertes) Gehirn einzupflanzen, um alle acht Puppen zu Faltern zu verwandeln.*



Geteilte Puppe von Hyalophora cecropia. Nur das Vorderende kann durch eine Gehirnimplantation zur Metamorphose angeregt werden. Am Hinterende bleibt das Einpflanzen eines Gehirns wirkungslos, weil dort die Prothorakaldrüse fehlt. Durch das Glasplättchen läßt sich das implantierte Gehirn beobachten.

daß die Umwandlung zum Vollinsekt nicht etwa durch einen direkten Einfluß des Hirnhormons auf die Gewebe der Puppe zustande kommt. Er halbierte Hyalophora-Puppen und klebte sie mit den Schnittflächen auf sterile Glasplättchen. Pflanzte er in die vordere Hälfte das Gehirn einer gekühlten Puppe, so entwickelte sie sich zum normalen Vorderende eines Falters. Das Einpflanzen von Gehirnen in das Hinterende blieb ohne jedes Ergebnis. Offenbar muß das Hirnhormon mit einem anderen Organ in der vorderen Körperhälfte zusammenwirken, um die Metamorphose auszulösen.

Dieses Organ ist die Prothorakaldrüse – ein langes, verästeltes und meist paariges Gebilde. Wie ihr Name



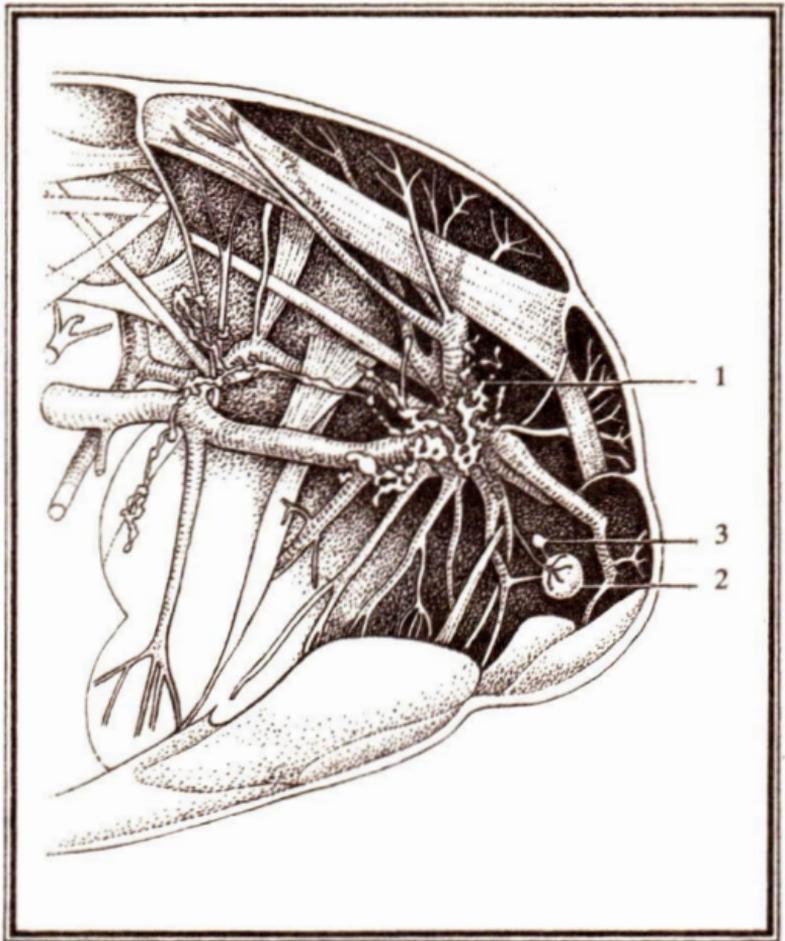
Schema des neurosekretorischen Systems der Schabe Leucophaea. Die Ausläufer der nahe der Mittellinie des Gehirns in zwei Gruppen angeordneten neurosekretorischen Zellen (1) verlassen als paarige Nerven das Gehirn und gelangen in die beiden Corpora cardiaca. Dort wird das Sekret gespeichert oder in die Blutbahn entlassen. Hinter den Corpora cardiaca liegen die kugelförmigen Corpora allata (3). Der linke Nerv wurde durchtrennt. Das Sekret sammelte sich vor der Schnittstelle, während sich das Corpus cardiacum entleerte. Außerdem vergrößerte sich das linke Corpus allatum (3).

schon erkennen läßt, befindet sie sich im vorderen Teil der Brust der Tiere. Die Prothorakaldrüse erzeugt das eigentliche Häutungshormon. Das Hormon des Gehirns regt ihre Hormonproduktion nur an. Deshalb nennen wir

das Hirnhormon Aktivationshormon. Es wird in den sogenannten neurosekretorischen Zellen des Gehirns gebildet. Diese neurosekretorischen Zellen sind typische Nervenzellen, besitzen aber daneben noch die Fähigkeit, Sekret zu bilden. Das Sekret läßt sich an dünnen Schnitten durch das Gehirn mittels besonderer Färbungen sichtbar machen.

Im Mikroskop sieht man verschiedene Stadien der Sekretbildung. Manchmal sind die Zellen fast leer, in anderen Stadien sind sowohl der Körper der neurosekretorischen Zelle als auch ihre Ausläufer prall mit Sekret gefüllt. Auch am noch lebenden, ungefärbten Gehirn sind die neurosekretorischen Zellen durch ihr oft bläulichweiß schimmerndes Sekret deutlich von der stumpfgrauen Masse des Gehirns zu unterscheiden. Das sichtbare Sekret ist nicht das Hormon selbst, wohl aber eine Substanz, an die das Hormon aus irgendeinem Grunde gebunden ist. Das Neurosekret wird im Zellkörper gebildet und wandert dann langsam in die Ausläufer. Diese verlassen das Gehirn und enden in kleinen Anschwellungen, die zusammen mit anderen Zellen die sogenannten Corpora cardiaca bilden. Diese paarigen Organe liegen unter dem Gehirn. In ihnen wird das Neurosekret mit dem Aktivationshormon gespeichert. Von hier aus kann es in die Hämolymphe entlassen werden. Unmittelbar hinter den Corpora cardiaca und eng mit ihnen verbunden liegt ein zweites Organpaar – die Corpora allata. Sie entstehen während der Embryonalentwicklung aus Einfaltungen der äußeren Körperwand. Der von den Corpora cardiaca und den Corpora allata gebildete Komplex der Insekten zeigt damit eine auffallende Ähnlichkeit mit der Hirnanhangsdrüse – der Hypophyse – der Wirbeltiere; denn diese besteht aus einem Hypophysenhinterlappen, der – wie die Corpora cardiaca – ein Auswuchs des Gehirns ist, und dem Vorderlappen, der aus einer Abfaltung des embryonalen Darms hervorgeht.

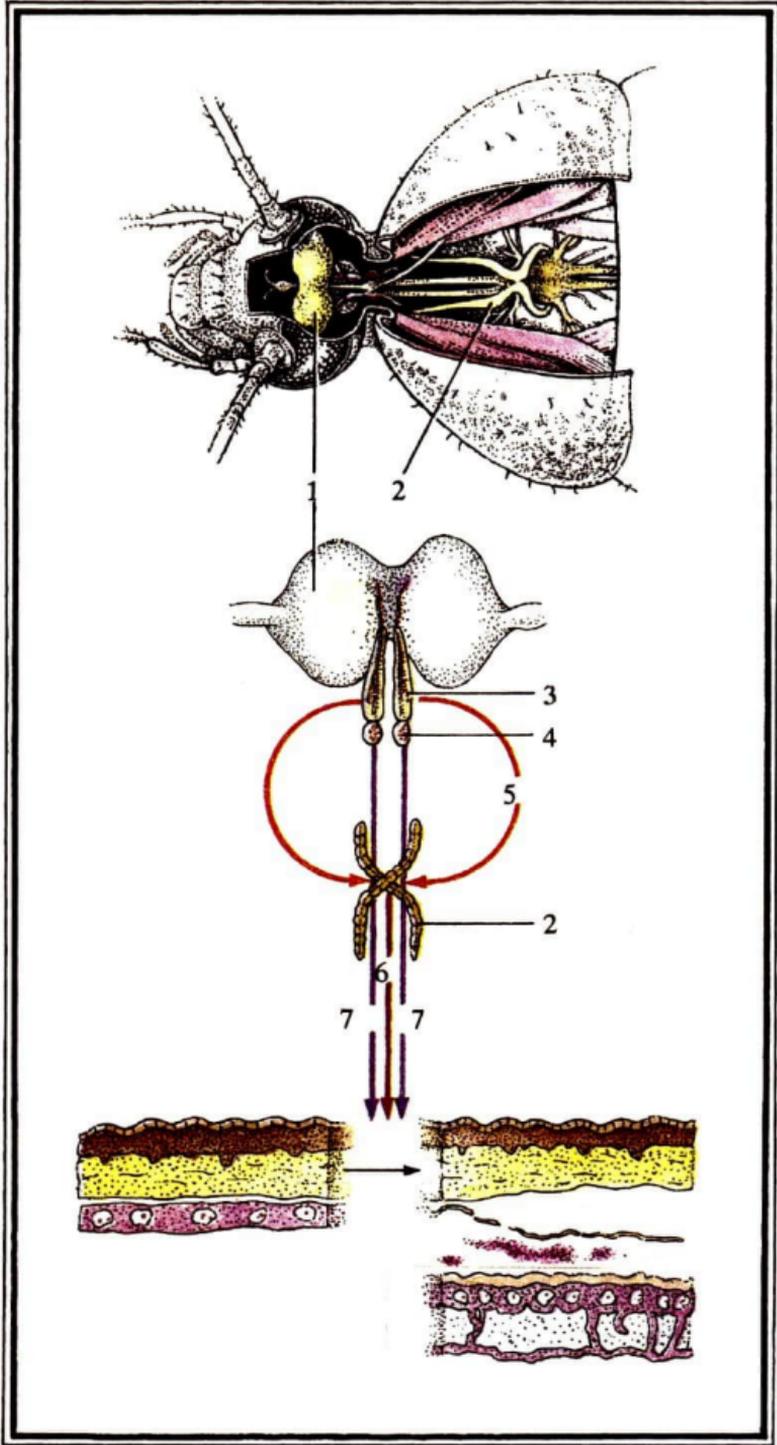
Während wir über das Aktivationshormon recht wenig wissen, kennen wir die chemische Struktur des Häutungshormons der Prothorakaldrüse. Dem Nobelpreisträger Adolf Butenandt und seinem Mitarbeiter Peter Karlson gelang es, aus 500 kg Puppen des Seidenspinners (*Bombyx*



Die weitverzweigte Prothorakaldrüse (1) der Puppe eines Schmetterlings. Rechts unten liegt das Gehirn (2) mit den Corpora allata (3).

mori) 25 mg dieser Substanz zu gewinnen, die sie Ecdyson nannten. Das Ecdyson erwies sich als Steroidhormon. Es ist also mit den Hormonen, die in der Nebennierenrinde der Wirbeltiere gebildet werden, chemisch verwandt.

Das Aktivationshormon der neurosekretorischen Zellen des Gehirns löst die Bildung des Ecdysons aus, und dieses veranlaßt seinerseits die Häutung und die Vorgänge, die ihr vorausgehen. Wodurch wird nun aber der Charakter der Häutung bestimmt, also darüber entschied-



den, ob aus ihr eine Raupe, eine Puppe oder ein Falter hervorgehen wird?

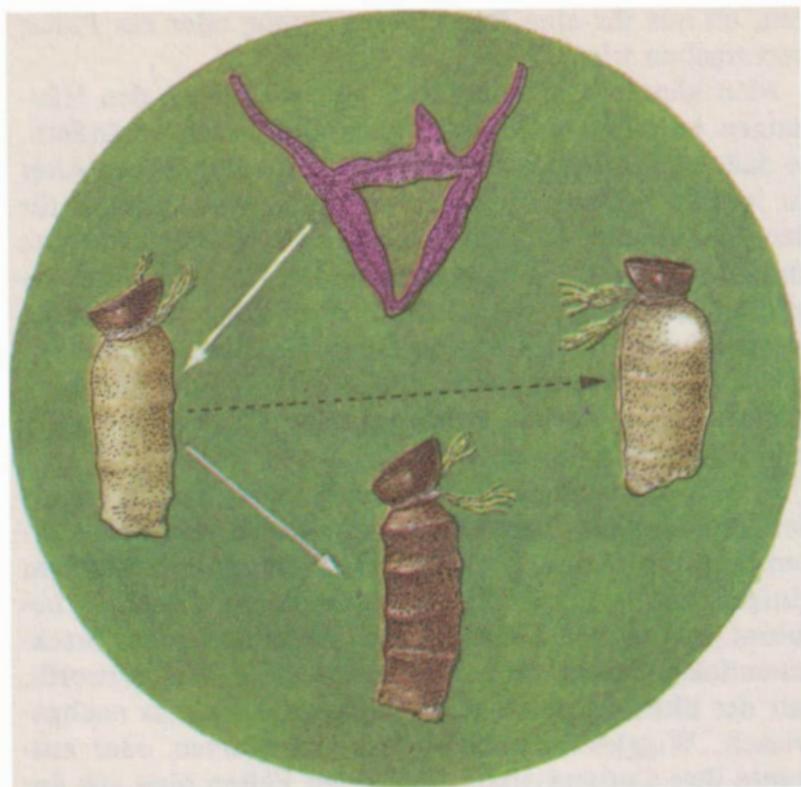
Man könnte sich vorstellen, daß sich die an den Häutungen beteiligten Gewebe selbst allmählich verändern, so daß der Einfluß des Ecdysons mit zunehmendem Alter zu jeweils anderen Ergebnissen führt. Wesentlicher für den Häutungstyp ist aber zweifellos die Mitwirkung eines anderen Hormons. Dieses wird in den Corpora allata gebildet. Gelangt es während der Vorbereitung der Häutung in ausreichender Konzentration in die Hämolymphe, so geht aus der Häutung eine Raupe hervor. Eine geringere Konzentration dieses Hormons läßt eine Puppe oder einen Schmetterling entstehen.

Wegen der verjüngendlichen Wirkung des Hormons der Corpora allata bezeichnet man diese Substanz als Juvenilhormon. Seine Wirkung wurde erstmals indirekt in einigen der – jedenfalls in Entomologenkreisen – berühmt gewordenen Versuche des »Altmeisters« der Insektenendokrinologie, des Engländers V. B. Wigglesworth, mit der blutsaugenden Wanze *Rhodnius prolixus* nachgewiesen. Wigglesworth köpfte *Rhodnius*larven oder entfernte ihre Corpora allata. In beiden Fällen ging aus der folgenden Häutung statt des nächsten Larvenstadiums ein vollentwickeltes Insekt hervor.

Insekten – ideale Versuchstiere

Vielleicht erscheint es manchem unglaublich, daß sich eine geköpfte Wanze noch häuten soll. Aber das ist tatsächlich möglich. Auch eine Schabe, der man den Kopf abgeschnitten hat, läuft oft noch eine gute Woche lang »recht munter« umher. Wegen dieser bemerkenswerten Robustheit überleben Insekten auch schwerste Operatio-

Schema der hormonalen Regulation der Häutung. Der erste Impuls geht vom Gehirn (1) aus. Hormone veranlassen dann die Häutung und bestimmen ihren Charakter. An der oben abgebildeten Schabe sieht man, wo diese Hormondrüsen im Körper liegen; 2 – Prothorakaldrüse; 3 – Corpora cardiaca; 4 – Corpora allata; 5 – Aktivationshormon; 6 – Häutungshormon; 7 – Juvenilhormon



Calliphoratest. Eine Made wird kurz vor ihrer Verpuppung hinter der Ringdrüse geschnürt. Dann verpuppt sich nur das Vorderende. Man schneidet es ab. Implantiert man in das Hinterende eine reife Ringdrüse (links) oder wird in das Hinterende ein Extrakt injiziert, dann verpuppt sich auch dieses (unten). Die Verpuppung unterbleibt, wenn man die geschnürte Made sich selbst überläßt (rechts).

nen, die viele andere Tiere auf der Stelle töten würden.

Dazu kommt noch, daß die Insekten keine Antikörper bilden. Deshalb kann man bei ihnen mühelos Organe von einem Tier auf ein anderes verpflanzen. Bei Wirbeltieren würden solche Versuche meistens mißlingen.

Ein weiterer günstiger Umstand – die Tatsache, daß bestimmte Insektenhormone ihre Wirkung bei verschiedenen Arten ausüben – ist allerdings keine Besonderheit der Kerbtiere; denn Menschen, die an der »Zuckerkrankheit« leiden, können ja ebenfalls mit dem Insulin der Bauchspeicheldrüse von Rindern behandelt werden. Die

Gleichheit oder Ähnlichkeit der Hormone der verschiedensten Insektenarten hat aber die Forschung auf diesem Gebiet wesentlich erleichtert. Beispielsweise wäre es Butenandt und Karlson kaum möglich gewesen, das reine Ecdyson aus den Seidenspinnerräupen zu gewinnen, wenn sie den Hormongehalt ihrer Extrakte auch an Seidenräupen hätten feststellen müssen. Statt dessen benutzten sie einen sehr zuverlässigen Test an den Maden der Schmeißfliege *Calliphora erythrocephala*. Bei diesen Tieren sind die Corpora cardiaca und Corpora allata sowie eine weitere, den Prothorakaldrüsen der Schmetterlinge entsprechende Drüse unterhalb des Gehirns zu einem Ring um die Aorta vereinigt. Schnürt man eine Made zum geeigneten Zeitpunkt hinter dieser Ringdrüse, so kann sich ihr hinterer Teil nicht mehr verpuppen. Injiziert man aber Ecdyson oder einen ecdysonhaltigen Extrakt, so bildet sich auch an diesem Hinterende eine dunkelbraune Puppenkutikula.

An derartig präparierten Maden ohne Ringdrüse läßt sich also sehr schnell und einfach feststellen, ob und wieviel Häutungshormon in einer bestimmten Flüssigkeit vorhanden ist.

»Insektenhormone« aus Pflanzen

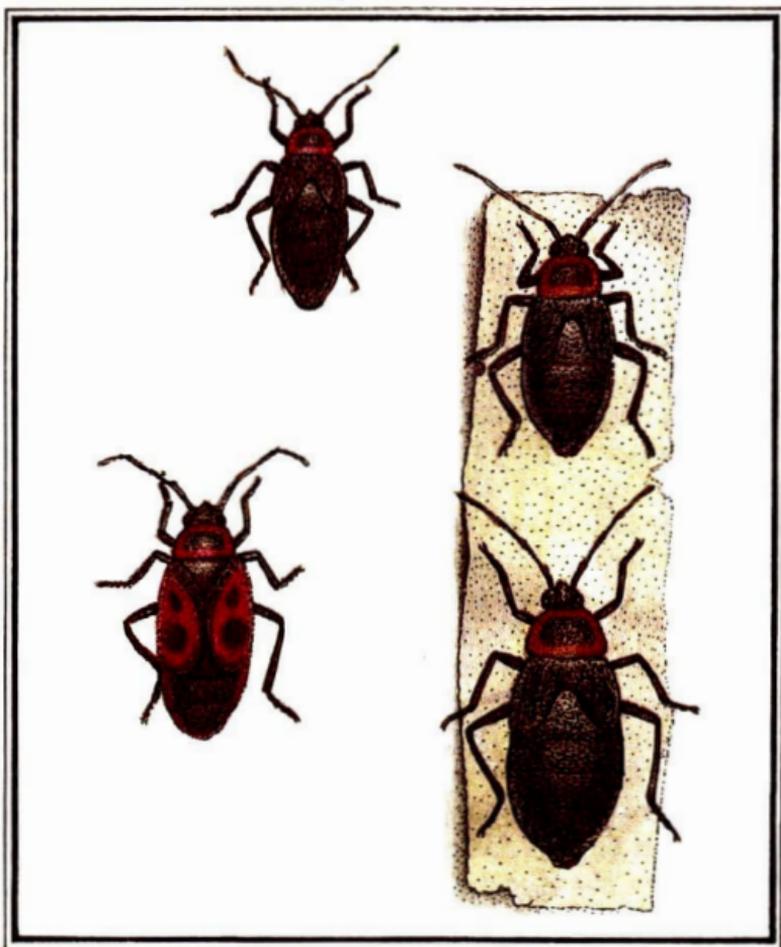
Interessant ist, daß es Substanzen mit Juvenilhormonwirkung nicht nur in Insekten gibt. Man findet sie auch bei anderen Lebewesen – besonders in Pflanzen. Das wurde durch einen eigenartigen Zufall bei Arbeiten mit der Feuerwanze (*Pyrrhocoris apterus*) entdeckt.

Wanzen sind Insekten mit unvollkommener Verwandlung. Die frisch aus dem Ei geschlüpften Larven solcher Tiere sind den Erwachsenen schon relativ ähnlich. Das imaginale Stadium erreichen sie über mehrere Häutungen, in deren Verlauf sie sich nur verhältnismäßig wenig verändern. Obwohl den Insekten mit unvollkommener Verwandlung solche drastischen Entwicklungssprünge fehlen, wie sie für Insekten mit vollkommener Metamorphose charakteristisch sind, wird ihre Entwicklung von den gleichen Hormonen reguliert.

Als in den sechziger Jahren der junge Prager Zoologe Karel Sláma zu einem Studienaufenthalt in den USA weilte, mußte er feststellen, daß sich seine Feuerwanzen, die er aus Europa mitgebracht hatte, nicht mehr zum Vollinsekt entwickelten. Bei der letzten Häutung, die zur Bildung der geschlechtsreifen Wanzen hätte führen müssen, entstand immer ein weiteres Larvenstadium. In Prag hatte man schon 10 Jahre lang Feuerwanzen gehalten, ein überzähliges sechstes Larvenstadium aber nie beobachtet. Als Sláma systematisch nach der Ursache der abnormen Häutung suchte, fand er, daß sie durch das Papier verursacht wurde, worauf er seine Feuerwanzen in Amerika hielt. Daraufhin prüfte er zwanzig verschiedene Papiersorten. Achtzehn von ihnen verhinderten die Entwicklung zu geschlechtsreifen Tieren. Diese Papiere wirkten also ähnlich wie das Juvenilhormon auf die Wanzen. Hierzu gehörte auch das Papier der amerikanischen Zeitungen und Zeitschriften »New York Times«, »Wallstreet Journal«, »Boston Globe«, »Science« und »Scientific American«. Die beiden Ausnahmen waren die in London erscheinende Zeitung »Times« und die ebenfalls in London gedruckte wissenschaftliche Zeitschrift »Nature«.

Die wirksame Substanz des amerikanischen Papiers erwies sich als unlöslich in Wasser. Sie löste sich aber in Methylalkohol. Die Juvenilhormonwirkung rührt offenbar vom Holzanteil des Papiers her; denn das Holz verschiedener amerikanischer Nadelbäume hat die gleiche Wirkung, z. B. das der Balsam- (*Abies balsamea*) und das der Hemlocktanne (*Tsuga canadensis*).

Stoffe, die wie das Hormon der *Corpora allata* die Verwandlung zu geschlechtsreifen Insekten hemmen, finden sich außer in verschiedenen Nadelbäumen noch in anderen Pflanzen, beispielsweise in dem Lippenblütler *Ocimum basilicum* und in Hefezellen. Auch aus dem Kot des Mehlwurms – der Larve des Mehlkäfers (*Tenebrio molitor*) – isolierte man eine aktive Substanz. Es stellte sich heraus, daß sie mit dem Alkohol Farnesol – einer Verbindung mit fünfzehn Kohlenstoffatomen – identisch ist. Inzwischen wissen wir, daß das eigentliche Juvenilhormon der *Corpora allata* aus drei verschiedenen, einander ähnlichen Kohlenwasserstoffen mit recht komplizierten Struk-



Verhinderung der Metamorphose der Feuerwanze durch Papierextrakte. Die Larve des 5. Stadiums (links oben) würde sich normalerweise in ein Vollinsekt (links unten) verwandeln. Durch die Juvenilhormonwirkung des Papiers entsteht statt dessen ein überzähliges, sehr großes 6. Larvenstadium (rechts oben), das sich unter Umständen noch einmal zu einer noch größeren abnormen 7. Larve häutet (rechts unten).

turen besteht. Sie werden sogar schon synthetisch hergestellt.

Heute kennen wir mehr als 2 500 natürliche und synthetische Stoffe mit Juvenilhormonwirkung. Sie werden meist als Juvenoide bezeichnet.

Da man zahlreiche Substanzen mit Juvenilhormonwir-

kung aus verschiedenen Naturprodukten gewinnen oder auch chemisch synthetisieren kann, entstand der Gedanke, sie als sehr umweltfreundliche Mittel zur Bekämpfung von Insekten zu nutzen; denn es handelt sich hierbei ja nicht um Gifte im üblichen Sinne. Durch die Juvenoide soll die Entwicklung geschlechtsreifer Tiere unterbunden werden, so daß die behandelten Populationen aussterben. Ursprünglich glaubte man, daß es den Insekten nicht möglich wäre, gegen die Juvenoide resistent zu werden – ein Vorgang, der jedes andere Insektizid früher oder später stark entwertet –, weil die Entwicklung einer Unempfindlichkeit gegen ein eigenes Hormon oder eine Substanz, die dessen Wirkung imitiert, unwahrscheinlich erschien. Diese Hoffnung hat sich aber nicht erfüllt. Erstaunlicherweise wurden verschiedene Insekten auch gegen diese Mittel allmählich widerstandsfähig.

Außerdem richten oft gerade die Larven und nicht die häufig weniger gefräßigen erwachsenen Insekten die größten Schäden an. Bei solchen Schädlingen kann man daher im günstigsten Falle durch ein Juvenoid verhindern, daß eine neue Generation heranwächst. Der einmal eingetretene Schadfraß läßt sich aber so nicht eindämmen.

Für Insekten, die die größten Verwüstungen im Imagnalstadium verursachen, könnte sich die Behandlung mit Juvenoiden aber für den einen oder anderen Fall einmal als Fortschritt gegenüber den konventionellen Insektiziden erweisen.

Das Blau des »Brummers«

Auch nachdem die Imago aus ihrer Puppe geschlüpft ist, hängt ihre Entwicklung noch von Hormonen ab.

Während die vollentwickelte Schmeißfliege *Calliphora erythrocephala*, deren stabiler Panzer in einem prachtvollen satten Blau schillert, ein stattliches Tier mit einer für Fliegen recht beträchtlichen Körpergröße ist, sind die jungen Fliegen unmittelbar nach dem Verlassen der Puppe viel kleiner und unscheinbarer. Ihre hellgraue Kutikula ist noch ganz weich. Beide Flügel sind klein und verschrumpelt. Diese Tiere können zwar laufen, aber

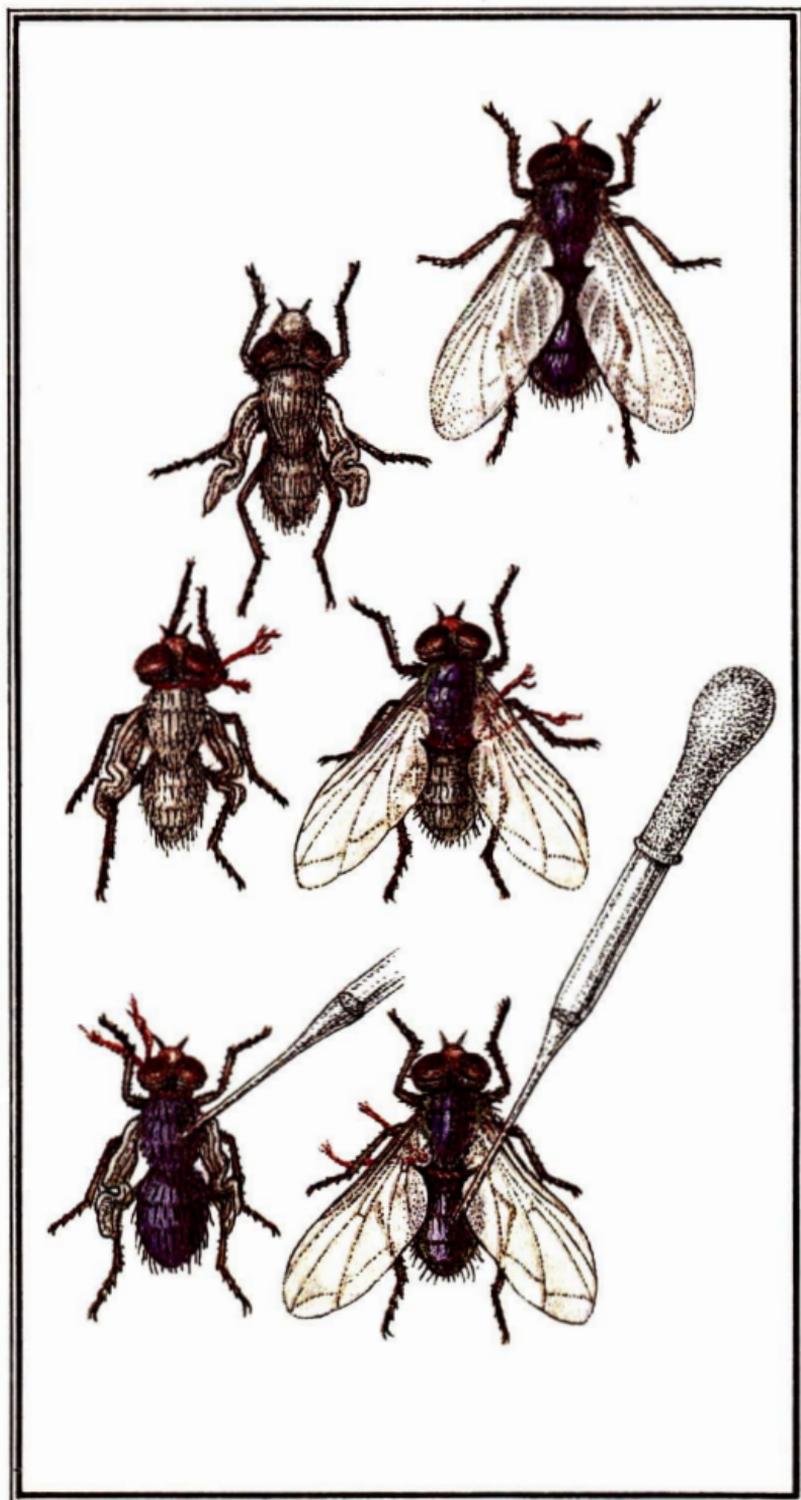
noch nicht fliegen. Erst im Verlauf der ersten halben Stunde ihres Lebens als Imago nehmen sie ihre endgültige Form und Größe an. Das erreichen sie durch kräftiges Luftschlucken, wodurch sie ihren Darmkanal aufblähen. Damit dehnt sich auch ihr Körper. Die Hämolymphe wird in die Adern der Flügel gedrückt, und diese entfalten sich.

Kurz nachdem die Fliege ihre endgültige Form erlangt hat, bemerkt man, daß die Kutikula fester geworden ist und einen leichten blauen Schimmer angenommen hat, der sich allmählich immer mehr verstärkt. Nach knapp zwei Stunden ist die Kutikula vollständig ausgefärbt und verhärtet, so daß der Brummer davonfliegen kann.

Das Verhärten der Kutikula wird durch einen Stoff ausgelöst, der wenige Minuten nach dem Schlüpfen in der Hämolymphe erscheint. Schnürt man einer jungen Fliege sofort nach dem Verlassen der Puppe mit einem feinen Faden den Hals, so unterbleiben das Verhärten und Ausfärben der Körperhülle. Injiziert man einem solchen Tier Blut aus einer Fliege, die dabei ist, sich normal auszufärben, dann wird auch seine Kutikula kräftig blau. Hämolymphe aus einer mehrere Tage alten Fliege ist unwirksam. Die aktive Substanz der Hämolymphe stammt vermutlich aus der großen Ansammlung von Nervenzellen im Brustabschnitt des Tieres – dem Thorakalganglion; denn ein Extrakt von zerriebenen Thorakalganglien kann in einer geschnürten Fliege ebenfalls die Gerbung der Kutikula auslösen. Der Bildungsort der Substanz sollen die neurosekretorischen Zellen dieses Ganglions sein. Auch die neurosekretorischen Zellen des Gehirns enthalten offenbar den wirksamen Faktor. Den genauen Mechanismus des Ausschüttens dieses Hormons – denn um ein solches handelt es sich vermutlich – kennen wir nicht. Die Wirkung der Schnürung beruht auf der Unterbrechung der Leitfähigkeit des Halsnervs.

Wahrscheinlich wird das Gehirn auf nervalen Wege nach dem Schlüpfen dazu veranlaßt, seinerseits das Thorakalganglion zur Abgabe des Stoffes an die Hämolymphe zu bewegen.

Der biologische Sinn dieses Mechanismus ist offensichtlich: Ein sofortiges Verhärten der Körperhülle un-



mittelbar nach dem Schlüpfen würde es der Fliege unmöglich machen, ihre normale Form anzunehmen. Die verzögerte Abgabe des Hormons an die Hämolymphe läßt ihr Zeit, sich aufzublähen und die Flügel zu entfalten, bevor die Kutikula erstarrt ist. Befindet sich die Fliege, nachdem sie aus der Puppe geschlüpft ist, in einem engen Raum, so kann sie sich nicht aufblähen. Unter diesen Umständen wird auch kein Hormon an die Hämolymphe abgegeben. Dadurch wird verhindert, daß die noch zu enge Kutikula erstarrt.

Die wirksame Substanz – ein Eiweißkörper – ist bei den verschiedenen Fliegenarten weitgehend identisch.

Wie »arbeiten« die Insektenhormone?

Auf welche Weise erfüllen die Hormone ihre Aufgaben? Das ist eine noch immer nicht befriedigend beantwortete Frage. Manche wirken vielleicht dadurch, daß sie die Zellwände oder Membranen innerhalb von Zellen für bestimmte Stoffe durchlässiger machen. Das könnte dann neue Stoffwechselprozesse in Gang setzen. Einige Hormone bringen das in der Zellwand gelegene Ferment Adenylzyklase in einen funktionsfähigen Zustand. Dadurch entsteht in der Zelle sogenanntes zyklisches Adenosinmonophosphat, das dann seinerseits wieder weitere Vorgänge auslöst.

Der Wirkungsmechanismus der verschiedensten Hormone wird seit langem an vielen Instituten intensiv erforscht. In unserem Zusammenhang am interessantesten sind zweifellos die Ergebnisse von Untersuchungen über

*Hormonale Kontrolle des Verhärtens und Ausfärbens der Kutikula der Schmeißfliege (*Calliphora erythrocephala*). Die weiche, graue Kutikula der frisch geschlüpften Fliege (oben links) wird erst gedehnt und danach verfestigt und ausgefärbt (oben rechts). Schnürt man eine Fliege unmittelbar nach dem Schlüpfen am Hals (Mitte links) oder zwischen Brust und Hinterleib (Mitte rechts), dann unterbleibt hinter der Schnürung die Ausfärbung. Durch die Injektion von Hämolymphe aus einer Fliege, die sich gerade ausgefärbt hat, bläuen sich auch diese Körperteile (unten).*

den Einfluß des Ecdysons auf die Speicheldrüsenchromosomen der Dipteren. In den Larven der Dipteren – also bei Fliegen und Mücken – finden wir einen eigentümlichen Chromosomentyp, die sogenannten Riesenchromosomen. Während sich an anderen Organismen die Feinstruktur der Chromosomen – der Träger der Erbsubstanz – wegen ihrer Kleinheit nur schwer untersuchen läßt, sind die Riesenchromosomen in den Zellkernen der Dipteren ungemein günstige Forschungsobjekte. Besonders gut kann man sie in den Zellkernen der Speicheldrüsen beobachten. Diese Chromosomen sind deshalb so ungewöhnlich groß, weil der feine, die Erbanlagen enthaltende Faden, der jedes Chromosom durchzieht, sich mehrfach verdoppelt hat, so daß hier über 1 000 solcher Fäden vorhanden sind. Während der einfache Faden im gewöhnlichen Chromosom zu einer engen und daher kurzen Spirale aufgewunden ist, sind die vielen Fäden in den Riesenchromosomen alle weitgehend gestreckt.

Im Lichtmikroskop erkennt man an den Riesenchromosomen ein sehr regelmäßiges Muster von Querscheiben. In diesen Querscheiben liegen die Gene. Durch scharfsinnig ersonnene und geschickt ausgeführte Versuche gelang es, die Lage vieler Gene in diesem Muster zu ermitteln. Aber man kennt nicht nur die Lage der Gene, man sieht sie auch »arbeiten«. Während der Entwicklung einer Fliege oder einer Mücke weichen die Chromosomenfäden zu bestimmten Zeiten an bestimmten Querscheiben auseinander, weil die Erbsubstanz (DNS = Desoxyribonukleinsäure) hier plötzlich Ribonukleinsäure (RNS) bildet, die von dem Chromosom und dem Zellkern in das Plasma der Zelle gelangt. Die RNS überträgt die Erbinformation der DNS und veranlaßt die Bildung bestimmter Eiweiße – meistens von Enzymen –, die den »Auftrag« des Gens realisieren und die Entwicklung des Tieres vorantreiben. Die aufgeblähten Stellen des Riesenchromosoms, an denen die RNS gebildet wird, heißen mit einem englischen Ausdruck Puffs (sprich: Paffs). Im Verlauf der Entwicklung der Larve erscheinen nacheinander in regelmäßiger Folge ganz bestimmte Puffmuster. Daran sieht man, welche Gene in welcher Entwicklungsphase tätig sind.

Es ist nun interessant, daß durch die Injektion von Ecdyson in die Larven der Kriebelmücke (*Chironomus tentans*) das Puffmuster, das normalerweise bei der Verpupung erscheint, auch künstlich erzeugt werden kann. Offenbar aktiviert das Ecdyson die Gene bestimmter Querscheiben. Aber ebensowenig wie wir wissen, welche Aufgaben die Eiweiße haben, die während der Verpupung in den Zellen der Speicheldrüse entstehen, so wenig können wir auch sicher sein, daß das Ecdyson direkt auf die Gene einwirkt. Vielleicht beeinflußt es einen ganz anderen Ort in der Zelle, und die Bildung der Puffs ist nur eine mittelbare Folge seiner eigentlichen Wirkung.

Alles, was auf den vorhergehenden Seiten über die Insektenhormone gesagt wurde, waren grobe Vereinfachungen. Vermutlich gibt es mehr als die beschriebenen Hormone. Beispielsweise haben wir Hinweise auf ein weiteres Hirnhormon, das die Corpora allata aktiviert. Vor allem äußern sich Hormonwirkungen auf die unterschiedlichste Weise, so daß die tatsächlichen Vorgänge im Insektenkörper sehr verwickelt sind.

Zum Schluß dieses Kapitels wollen wir noch erwähnen, daß die Insekten im Gegensatz zu den Wirbeltieren keine Geschlechtshormone bilden. Daher finden wir bei ihnen gelegentlich Tiere mit einer männlichen und einer weiblichen Körperseite. Solche Halbseitengynander gibt es bei Wirbeltieren nicht; denn dort entscheiden im Blut kreisende Hormone darüber, welches Geschlecht der Organismus hat. Selbst wenn auf einem frühen Stadium der Entwicklung ein »Unfall« bei der Verteilung der Chromosomen passiert, so daß ein Teil des Körpers von seinen Erbanlagen her männlich und ein anderer weiblich ist, veranlassen die Geschlechtshormone, daß der Körper in allen seinen Teilen im wesentlichen gleichgeschlechtlich wird – entweder männlich oder weiblich oder auch dazwischenstehend. Ein vergleichbarer Defekt der Erbanlagen bei einem Insekt hingegen führt dazu, daß sich sein Körper aus männlichen und weiblichen Anteilen zusammensetzt. So gibt es beispielsweise Schmetterlinge, die links ein männliches und rechts ein weibliches Flügelmuster haben – oder umgekehrt rechts männlich und links weiblich sind.

Die Vielfalt der Verwandlungen

Es gibt mehr als eine dreiviertel Million Insektenarten. Deshalb verwundert es nicht, daß wir in dieser Klasse des Tierreichs die verschiedensten Lebensformen finden. Auch im Verlauf ihrer Metamorphosen unterscheiden sich die Kerbtiere auf vielfältige Weise.

Die Insektenforscher – die Entomologen – bezeichnen die verschiedenen Typen der Verwandlung und die mannigfaltigen Jugendstadien mit besonderen Fachausdrücken. Wollte man diese Bezeichnungen alle anführen, erläutern und durch Beispiele illustrieren, so brauchte man mehr als die 128 Seiten eines akzent-Bandes.

Dennoch wollen wir versuchen, einen ganz kleinen Eindruck von der Vielfalt der Metamorphosentypen zu vermitteln: Schon die Anzahl der Häutungen kann sehr unterschiedlich sein. Es gibt ein Urinsekt, das sich nur einmal häutet. Das andere Extrem bilden verschiedene Eintagsfliegen mit über vierzig Häutungen. Während die meisten Insekten ihre Verwandlung in weniger als einem Jahr durchlaufen, brauchen andere bedeutend mehr Zeit. Die unterirdisch lebenden Engerlinge unseres Maikäfers entwickeln sich bekanntlich in 3 bis 5 Jahren. Die ebenfalls unterirdisch lebende Larve der nordamerikanischen Singzikade *Magicada septemdecim* benötigt sogar 17 Jahre, um die Metamorphose zu erreichen!

Es wurde schon erwähnt, daß die Wanzen eine unvollkommene Verwandlung durchlaufen, während sich die Schmetterlinge vollkommen verwandeln. Alle Insektenmetamorphosen werden in diese beiden Typen eingeordnet. Der wesentliche Unterschied ist, daß Insekten mit unvollkommener Verwandlung – die Hemimetabolen – kein Puppenstadium haben, das für Kerbtiere mit vollkommener Verwandlung – die Holometabolen – charakteristisch ist.

Bei einigen Hemimetabolen entwickeln sich die Flügel ganz allmählich und werden von Häutung zu Häutung länger. Bekanntes Beispiel hierfür sind die Heuschrecken. Andere Insekten mit unvollkommener Verwandlung haben mehrere flügellose Larvenstadien; erst bei der letzten Larve erscheinen Flügelanlagen. Dieses Stadium nennt

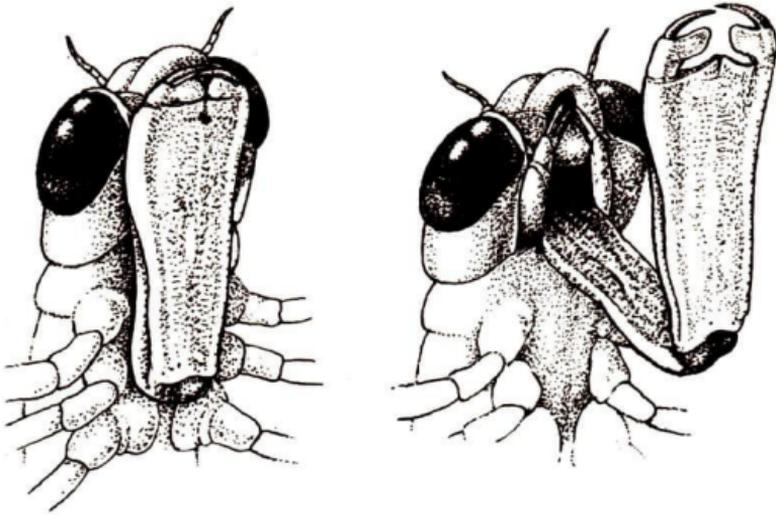
man Nympe. Nymphen finden wir unter anderem bei Fransenflüglern (Thysanoptera) und Schildläusen (Coccina).

Etwas eingehender soll die Verwandlung der Libellen beschrieben werden; denn der Lebenslauf dieser hemimetabolen Insekten ist fast noch interessanter als der eines Schmetterlings. Raupen und Falter sind immerhin noch luftatmende Landtiere; die Larven der Libellen leben aber im Gegensatz zu ihrem Imagines am Boden der Gewässer.

Die großen Libellen (Anisopteren) gehören zu den am schnellsten fliegenden Insekten. Dazu sind sie ungewöhnlich beweglich. Sie können in der Luft stehen und rasche Wendungen vollführen. Weil sie nur bei Sonnenschein fliegen, oft sehr ansprechend gefärbt und mit großen, schönen, eigentümlich schillernden Netzaugen geschmückt sind, gehören sie für uns genauso zu einem schönen Sommertag wie Blumen, Vögel und der blaue Himmel.

Viele Libellen legen ihre Eier in Pflanzenteile. Das Weibchen der Grünen Mosaikjungfer (*Aeschna viridis*) bohrt sie in lebende Pflanzen der Krebschere (*Stratiotes aloides*). Die Larven schlüpfen im Mai des folgenden Jahres. Ihren Körper umgibt eine enge Hülle, die aber schon nach wenigen Sekunden platzt und die erste eigentliche Larve frei gibt. Das kurzlebige umhüllte Stadium heißt Vorlarve. Die ersten echten Larven haben noch keine Flügelanlagen. Am Brustabschnitt sitzen drei Beinpaare, auf denen das Tierchen recht geschwind laufen kann. Der Hinterleib besteht aus zehn Gliedern. Vor dem Gesicht tragen die Larven eine sogenannte Fangmaske. Sie besteht aus zwei gelenkig miteinander verbundenen Platten, an denen vorn zwei bewegliche Haken sitzen. Große Larven können diese Maske bis zu etwa 1,5 cm vor den Kopf ausschleudern, wobei die Haken die Beute – Zuckmückenlarven, kleinere Libellenlarven, Wasserasseln, Wasserrwanzen, junge Fische usw. – ergreifen. Die hinter der Maske verborgenen eigentlichen Mundwerkzeuge zerkleinern dann das Opfer.

Wie die Imagines atmen die Larven durch Tracheen. Ihr Tracheensystem hat jedoch keine Öffnungen nach au-

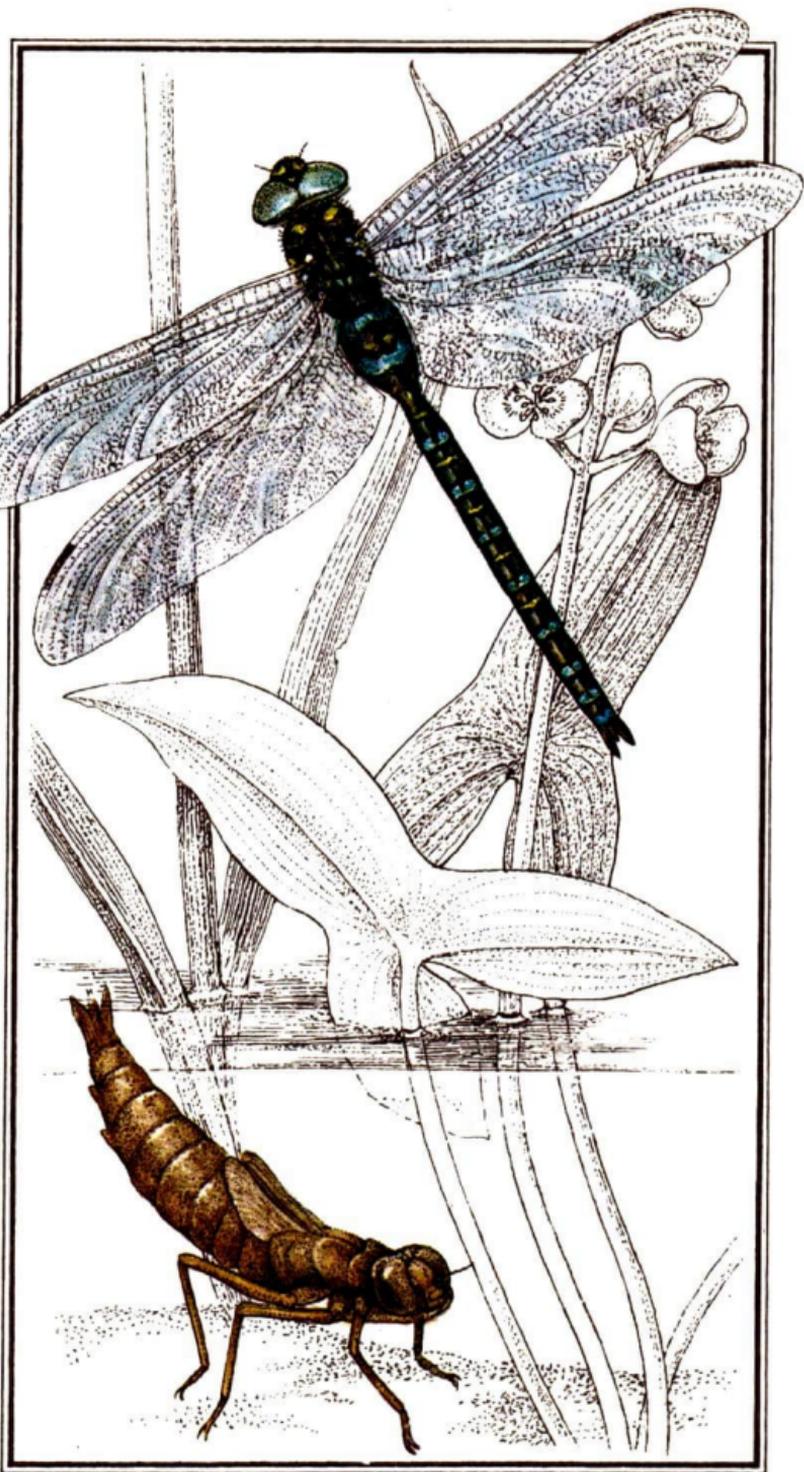


Die unscheinbaren, im Wasser lebenden Larven der Libelle tragen eine Fangmaske, die hier (stark vergrößert) sowohl in ihrer Ruhelage als auch ausgeklappt dargestellt ist.

Ben. Der im Wasser gelöste Sauerstoff dringt bei den ganz jungen Larven vermutlich durch die dünne Körperhaut in das geschlossene Röhrensystem. Bei den älteren Larven geschieht das über die Darmkiemen, die sich im Enddarm befinden. Der After öffnet und schließt sich regelmäßig, so daß ständig frisches, sauerstoffreiches Wasser an die Kiemen gelangt. Durch plötzliches Hervorstößen des Atemwassers aus dem Enddarm können die Tiere ruckartig vorwärtsschießen. Im allgemeinen sind die farblich unscheinbaren Libellenlarven ungemein träge und werden nur dann aktiv, wenn sich ihnen eine Beute nähert oder eine Gefahr droht.

Zusammen mit der Vorlarve gibt es bei der Grünen Mosaikjungfer dreizehn Larvenstadien. Bevor die Imago schlüpft, muß die Larve zweimal überwintern. Von Häutung zu Häutung wird sie der Imago immer ähnlicher. Dennoch besteht auch zwischen dem letzten Larvenstadium und der erwachsenen Libelle noch ein erheblicher Unterschied. Etwa eine Woche vor der Imaginalhäutung beginnt die Larve zu fasten. Jetzt setzt ihre Verwandlung

Entwicklung der Libellen



zur Libelle ein. Dabei werden die Darmkiemen abgebaut. Deshalb hebt die Larve schon 2 Tage vor dem Schlüpfen, an einem Pflanzenstengel sitzend, den Vorderkörper aus dem Wasser, so daß sie durch Atemlöcher, die Stigmen, atmosphärische Luft in die Tracheen aufnehmen kann. Unmittelbar bevor sie schlüpft, was gewöhnlich an einem warmen Sommermorgen geschieht, läuft die Larve an dem Pflanzenstengel weiter empor. Die Larvenhaut platzt auf dem Rücken ihres Brustabschnitts, so daß zuerst die Brust und später der Kopf der Mosaikjungfer hervorkommen. Nachdem sich die Beine befreit haben, kippt der noch weiche Vorderkörper nach hinten um und hängt etwa 20 Minuten lang rückwärts herab. Dann richtet er sich durch einen plötzlichen Ruck wieder auf. Die Beine ergreifen jetzt den Pflanzenstengel oder die an ihm befestigte Larvenhülle, so daß sie Halt bekommen und das Tier den Hinterleib aus der Larvenhaut ziehen kann. Die Flügel straffen sich. Nach wenigen Stunden kann die Libelle schon fliegen. Die Haut verfestigt sich allmählich und ist nach einigen Tagen ausgefärbt.

Die merkwürdigste Metamorphose unter den heimischen Insekten ist die des Ölkäfers (*Meloe proscarabaeus*) und seiner Verwandten. Sein flugunfähiges Weibchen ist wohl schon jedem einmal aufgefallen. Während die Flügel der Männchen wie bei anderen Käfern das Ende des Körpers erreichen, bedecken die kurzen Vorderflügel des Weibchens nur die vorderen Glieder des mächtigen Hinterleibs. Vor allem in den Monaten April und Mai sieht man die blauen Ölkäfer oft recht zahlreich im Gras sitzen. Deshalb werden sie auch Maiwürmer genannt. Das Weibchen erzeugt die für Käfer ungewöhnliche Anzahl von 2 000 bis 4 000 Eiern. Es legt sie paketweise in selbstgegrabene Erdhöhlen. Aus dem Ei schlüpft eine Larve, die nur etwa 2 mm lang wird. Sie ist deutlich in Segmente gegliedert. An ihren Brustringen sitzen drei Paar gut entwickelte Beinchen, die vorn drei Klauen tragen. Daher heißt das Tierchen Triungulinus oder Dreiklauer. Der Triungulinus klettert an einer blühenden Wiesenpflanze empor und setzt sich in die Blüte. Dort versucht er sich an jede nektarsuchende Hummel oder Biene anzuklammern. Erwischt der Dreiklauer dabei eine Hummel oder

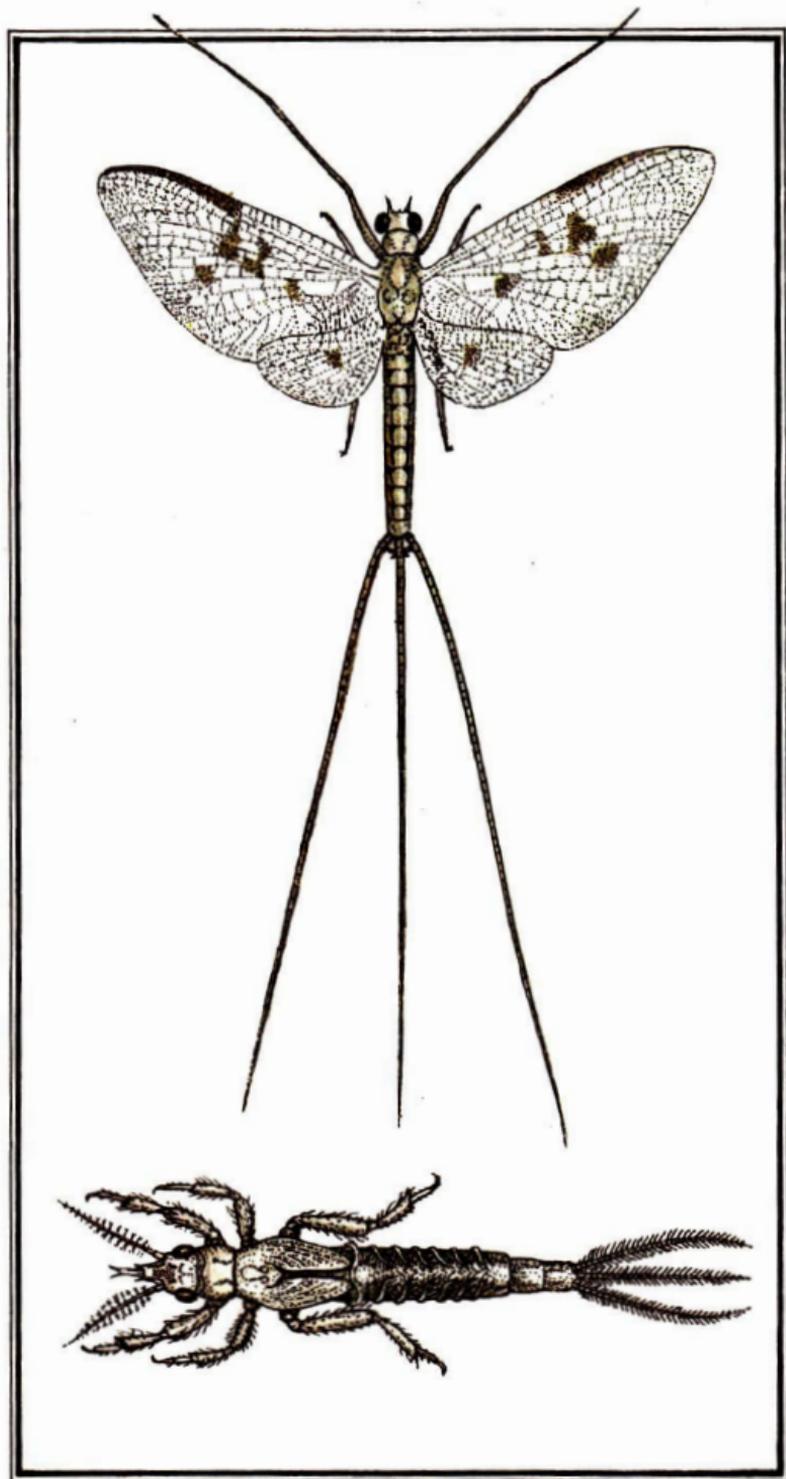
eine Biene aus einer »falschen« Art, geht er zugrunde. Klammert er sich aber an eine geeignete Wildbiene und wird er von ihr in das Bienennest getragen, so ist seine Weiterentwicklung gesichert. In einer mit Honig und Pollen gefüllten Zelle frißt der Dreiklauer zuerst das Bienenei und verwandelt sich dann zu einem zweiten madenförmigen, blinden Larvenstadium, das ebenfalls funktions-tüchtige Beine besitzt. Nachdem diese zweite Larve den Honig der Zelle verzehrt hat, verläßt sie den Bienenbau und kriecht in die Erde. Hier häutet sie sich zu einer dritten Larve mit zurückgebildeten Beinen und verkümmerten Mundwerkzeugen. Mit ihrem Hinterkörper verbleibt sie in der Larvenhaut des zweiten Stadiums. Daher nennt man diese Larve Scheinpuppe. Die Scheinpuppe überwintert und häutet sich zu einem vierten Larvenstadium, das wiederum dem zweiten ähnelt, aber keine Nahrung mehr aufnimmt. Dieser Larve verpuppt sich. Aus der Puppe schlüpft der Ölkäfer.

Weil sich beim Ölkäfer die Larven nicht nur von den Imagines, sondern auch deutlich voneinander unterscheiden, bezeichnet man seine Entwicklung auch als Hypermetamorphose (Überverwandlung).

Die Frage, warum sich die Larven vieler Insekten so stark von den Erwachsenen unterscheiden, ist in einem allgemeinen Sinne leicht zu beantworten: Sie sind »Freßlarven«, also für die Nahrungsaufnahme spezialisiert. Oft erschließen die Larven ganz andere Nahrungsquellen als die Imagines, die bei manchen Arten gar nicht mehr fressen und sich ausschließlich der Fortpflanzung widmen.

Sexualität im Dienste der Anpassung?

Verwunderlich ist, daß viele vollentwickelte Insekten keine Nahrung mehr aufnehmen; denn nach der Metamorphose sollte doch das »eigentliche« Leben erst so richtig losgehen. Ebenso wie wir geneigt sind, in der menschlichen Kindheit eine Vorbereitung auf das Erwachsensein zu sehen, erscheinen uns die Larvenstadien als Schritte auf dem Wege zur Imago. Jedoch zeigt schon die Dauer der verschiedensten Lebensabschnitte, daß



diese Betrachtungsweise verfehlt ist. Die Larven der Eintagsfliegen leben etwa ein Jahr lang im Wasser oder Schlamm unserer Gewässer und Seen. Die geflügelte Imago stirbt aber schon wenige Stunden oder wenige Tage, nachdem sie aus dem vorhergehenden Stadium, der Subimago, geschlüpft ist.

Das Leben einer Eintagsfliege besteht also aus ihrem Larvendasein. Die wenigen Stunden ihres Lebens, die eine Eintagsfliege als Vollinsekt verbringt, mit ihrer Teilnahme am Hochzeitsflug als dem eigentlichen Höhepunkt, stellen sich uns als eine kurze Episode in einer sonst ganz andersartigen Existenz dar.

Als geflügeltes Vollinsekt frißt die Eintagsfliege nicht mehr. Ihr Darmkanal ist gar nicht fähig, Nahrung aufzunehmen. Der Mitteldarm dient nur als Luftballon. Der Schlund und der Enddarm können durch Muskeln fest verschlossen werden, so daß die durch Schlucken in den Mitteldarm gelangte Luft nicht wieder entweicht. Der prall mit Luft gefüllte Darmabschnitt soll beim Flug wie ein Fallschirm wirken.

Da nun – wie in diesen und anderen Fällen – die einzige Funktion solcher vollentwickelten Insekten die Fortpflanzung ist, könnte man denken, daß die ganze komplizierte Organisation der Imago, die Flügel, Augen, Fühler usw., nur dazu entwickelt wurde, um den Tieren bei der Fortpflanzung zu helfen; denn für die andere der wichtigsten Lebensäußerungen – für die Gewinnung von Nahrung – werden diese Gebilde hier ja offensichtlich nicht benötigt. Da die Imagines als höher entwickelt anzusehen sind als die Larven, könnte man sogar den Schluß ziehen, daß die Sexualität ein wesentlicher, vielleicht sogar der wesentliche Anstoß zur stammesgeschichtlichen Entwicklung von höheren Organisationsstufen im Tierreich sei; denn auch die Gebilde, die wir bei den Pflanzen am meisten bewundern, die Blüten, stehen ja ebenfalls im Dienste der Fortpflanzung.

Die Gemeine Eintagsfliege (Ephemera vulgata) verbringt nahezu ihr gesamtes zweijähriges Leben als im Schlamm der Gewässer verborgene Larve. Die geflügelte Imago lebt nur wenige Stunden. Sie geht aus einer noch kurzlebigeren, ebenfalls geflügelten Subimago hervor.

Bevor wir uns etwas näher mit diesem Gedanken befassen, ist ein kleiner Ausflug in die Vorstellungen vom »biologischen Sinn« der Sexualität angebracht.

Sexualität – also die Produktion männlicher und weiblicher Keimzellen – ist keineswegs eine notwendige Voraussetzung der Fortpflanzung. Wie jeder weiß, können sich manche Pflanzen durch Ableger vermehren. Einzelige Pflanzen und Tiere wie auch Bakterien vermehren sich oft über viele Generationen hinweg ausschließlich durch einfache Teilungen ihres Körpers. Beim Wechseltierchen (*Amoeba proteus*), das an vielen zoologischen Instituten ständig gezüchtet wird, hat man geschlechtliche Fortpflanzung überhaupt noch nie beobachtet, obgleich verschiedentlich systematisch danach gesucht wurde. In der großen Klasse der Blaualgen, der immerhin rund 2000 Arten angehören, ist Sexualität ebenfalls unbekannt. Verschiedene mehrzellige Tiere können sich gleichfalls durch Teilung vermehren, z. B. die Strudelwürmer der Gattungen *Microstomum* und *Stenostomum*.

Für eine erfolgreiche Fortpflanzung sind also keineswegs immer zwei Geschlechter mit Keimzellenbildung und eine Befruchtung notwendig.

Weiterhin gibt es Geschlechtsprozesse, die nicht unmittelbar zu einer Vermehrung, sondern manchmal zunächst sogar zu einer Verminderung der Individuenzahl führen. Manche Einzeller, beispielsweise das Geißeltierchen *Chlamydomonas eugametos*, können plötzlich als Keimzellen (Gameten) funktionieren und miteinander verschmelzen. Statt zweier Organismen ist danach nur noch einer vorhanden. Allerdings teilt sich das Verschmelzungsprodukt (die Zygote) früher oder später derart, daß vier Individuen daraus hervorgehen.

Über die tatsächliche Bedeutung der Sexualität wurden in jüngster Zeit heftige Diskussionen geführt. Es sind also auch noch heute wesentliche biologische Fragen ungeklärt!

So verschieden die Standpunkte der Forscher auch gegenwärtig noch sind, so gehen sie doch alle von der gleichen Grundlage aus. Diese Grundlage ist die Amphimixislehre, die schon am Ende des vergangenen Jahrhunderts von dem bekannten Zoologen August Weismann

entwickelt wurde. Hiernach dient Sexualität dem Verschmelzen verschiedener »Keimplasmen«. Das Keimplasma Weismanns entspricht dem heutigen Begriff des Genoms, worunter wir die Gesamtheit der Erbanlagen eines Individuums verstehen. Bei jeder Befruchtung, also dem Verschmelzen zweier Keimzellen, sollen die Erbanlagen neu gemischt werden. Das ist, wie die Mendelsche Vererbungslehre gezeigt hat, auch tatsächlich der Fall.

Bei jeder Befruchtung verschmelzen die in den Keimzellen vorhandenen Genome zu einem neuen Ganzen. Das Genom eines Organismus wird bei der Bildung jeder Keimzelle auf eine besondere Weise halbiert, so daß sich alle Keimzellen in ihrem Gehalt an Erbanlagen (Genen) unterscheiden. (Man kann ja auch eine Torte auf verschiedene Weise halbieren.) Allerdings sorgt ein sinnreicher Mechanismus dafür, daß jede Hälfte immer einen vollständigen Satz von Erbanlagen enthält. In der Keimzelle sind daher immer sämtliche Anlagen, die ein Organismus benötigt, vorhanden, also – sehr vereinfacht gesagt – sowohl die für den Rumpf und den Kopf als auch die für die Extremitäten und den Schwanz. Jedoch ist es von Fall zu Fall verschieden, welches der beiden Exemplare, die jedes Genom von jeder Erbanlage besitzt, in die Keimzelle gelangt. Enthält ein Genom unterschiedliche Typen bestimmter Erbanlagen – beispielsweise eine Anlage für blaue und eine für braune Augen, eine für die Blutgruppe A und eine für die Blutgruppe B sowie eine für schwarzes und eine für blondes Haar –, so entstehen beim Halbieren des Genoms Keimzellen, die entweder die Anlagen blaue Augen, Blutgruppe A, schwarzes Haar oder aber blaue Augen, Blutgruppe B, schwarzes Haar oder auch braune Augen, Blutgruppe A, schwarzes Haar usw. enthalten. Da alle Lebewesen sehr viele Erbanlagen besitzen (meist viele tausend), ist es offensichtlich, daß alle Keimzellen, die ein Individuum hervorbringt, voneinander verschieden sind.

Noch verschiedener sind die Nachkommen eines Elternpaares, die aus der Verschmelzung dieser Keimzellen hervorgehen. Für ein Kind gibt es drei Möglichkeiten: Entweder – und das ist der Normalfall – ist es ähnlich wie seine Eltern befähigt, sein Leben zu führen. Es kann

aber auch, weil es von beiden Eltern relativ viele ungünstige Erbanlagen mitbekommen hat, in dieser Hinsicht schlechter dran sein als Vater und Mutter. Gelegentlich ist ein Kind oder Jungtier seinen Eltern aber auch überlegen; denn es passiert, daß überdurchschnittlich vorteilhafte Neukombinationen von Genen entstehen. Manche Forscher nehmen an, daß die Natur die Sexualität deshalb »erfunden« hat, um diese begünstigten, ihrer Umwelt besonders gut angepaßten Individuen hervorbringen zu können.

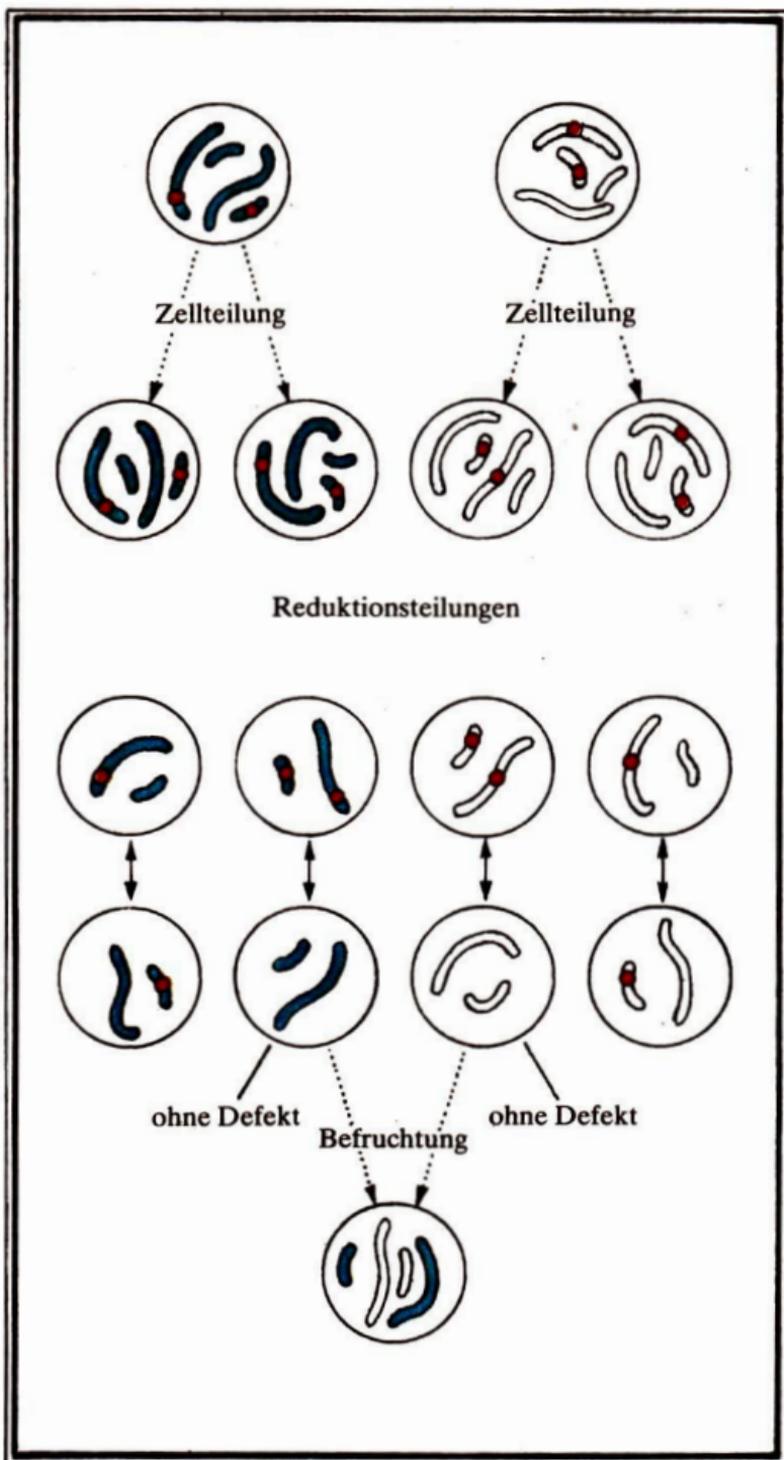
Hiernach steht die Sexualität im Dienste der Anpassung. Dieser Gedanke ließ sich auch an mathematischen Modellen bestätigen, an denen man die Folgen von ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung für das Tempo von Anpassungen in Populationen untersuchte.

Neuerdings wurden diese Berechnungen durch andere mathematische Modelle wieder in Frage gestellt. Die damit entstandenen Meinungsverschiedenheiten veranlaßten einen Biologen zu der Äußerung, das einzige Klare in dieser Frage sei, daß es noch großer Mühe bedarf, um das Problem zu lösen.

Vielleicht ist die geschlechtliche Fortpflanzung weniger zur Förderung der Anpassung, sondern mehr zu ihrer Erhaltung entstanden und so weit verbreitet.

In den Erbanlagen aller Organismen erfolgen ständig Veränderungen, sogenannte Mutationen. Diese führen nur selten einmal zu Anlagen, die die Leistung des Organismus steigern oder seine Anpassung verbessern. Meistens sind Mutationen nichts anderes als Unfälle, die erbliche Defekte erzeugen. Bei ständig ungeschlechtlicher Fortpflanzung müßten sich in den Genomen aller Individuen einer Art zunehmend mehr von solchen defekten

Entstehen defektfreier Keimzellen und Nachkommen durch geschlechtliche Fortpflanzung. Sowohl in den Körperzellen des Männchens als auch des Weibchens einer Tierart mit einem Paar langer und einem Paar kurzer Chromosomen sind – durch rote Punkte dargestellt – nachteilige Erbfaktoren vorhanden. Bei der Reduktionsteilung während des Entstehens von Keimzellen bilden sich unter anderem auch solche ohne defekte Chromosomen. Verschmelzen zwei derartige Gameten, so entsteht ein defektfreies Individuum.



Genen ansammeln. Individuen mit den meisten oder gefährlichsten nachteiligen Anlagen werden zwar immer wieder durch natürliche Auslese beseitigt, aber auf die Dauer ist die ständige Verschlechterung der Genome aller Individuen einer Population, die sich ausschließlich ungeschlechtlich fortpflanzt, nicht aufzuhalten.

Die zufallsgemäße Neukombination der Gene bei der geschlechtlichen Fortpflanzung ist ein wirksamer Mechanismus zur Beseitigung nachteiliger Mutationsfolgen, denn mit ihrer Hilfe entstehen immer wieder einige Individuen, die weniger defekte Erbanlagen tragen als ihre Eltern. Diese Organismen werden im »Ringens ums Dasein« besser bestehen als ihre weniger begünstigten Verwandten, wodurch sich die »gesunden« Erbanlagen rascher vermehren als die »defekten«.

Durch diesen Mechanismus können die Arten ihr einmal erreichtes Anpassungs- bzw. Leistungsniveau halten.

Vermutlich hat die sexuelle Fortpflanzung zwei Aufgaben im Leben der Organismen. Sie erhält einmal erreichte Anpassungen, indem sie die ständig neu entstehenden nachteiligen Erbfaktoren eliminiert. Weiterhin begünstigt sie die Entwicklung neuer Anpassungen. Daß sie tatsächlich eine entscheidende Rolle spielt, zeigt ihre weite Verbreitung und zeigen die vielen komplizierten Mechanismen, die die Natur hervorbrachte, um sexuelle Vorgänge zu ermöglichen.

Müssen wir nun annehmen, daß die hochentwickelte Körperstruktur, die viele erwachsene Insekten im Vergleich zu ihren Larven auszeichnet, nur deshalb entstand, weil sich die Imagines geschlechtlich fortpflanzen?

Ihr einziger »Zweck« scheint es ja zu sein, am Hochzeitsflug teilzunehmen, zu kopulieren und – im Falle der Weibchen – ihre Eier abzulegen. Nur für diese Lebensaufgabe scheinen sie ihre Flügel zu entwickeln, die ihren Larven fehlen. Nur hierfür scheinen sie ihre komplizierten Netzaugen zu haben.

Aber so wahrscheinlich es ist, daß viele Eigenschaften der Imagines ihr Entstehen ihrer Mitwirkung bei der Fortpflanzung verdanken – man erinnere sich z. B. an die kräftigen Fühler der Männchen vieler Schmetterlinge und Käfer –, so haben wir doch zu bedenken, daß wir bei der

Erklärung vieler biologischer Phänomene einen weiteren Faktor berücksichtigen müssen: den Einfluß der Vergangenheit der betreffenden Tierart.

Wenn die heutigen Eintagsfliegen auch nichts anderes mehr tun, als sich fortzupflanzen, so ist es dennoch durchaus möglich – ja sogar wahrscheinlich –, daß sich ihre Vorfahren auch als erwachsene Tiere einmal ernähren mußten und daß sie ihre Flügel deshalb entwickelt haben, um die Futterplätze aufzusuchen.

Die weitgehende Ungewißheit über wesentliche Vorgänge in der Vergangenheit aller heutigen Arten erschwert es uns, viele Erscheinungen in der gegenwärtigen Tierwelt zu verstehen. Durch geeignete Annahmen über Vergangenes kann man zwar alles Heutige irgendwie erklären. Aber solche Erklärungen sind oft deshalb wertlos, weil sie auf Voraussetzungen fußen, die wir nicht überprüfen können.

Von der Kaulquappe zum Frosch

In froschreichen Gegenden wird der Besuch eines Teiches im Frühjahr immer wieder zu einem Erlebnis. Wenn sich an den ersten warmen Tagen des Jahres die Frösche zum Laichen versammeln, verraten sie ihre Anwesenheit oft schon von weitem durch ihre lauten Quakkonzerte. Ein größeres Wasserloch kann jetzt Hunderte von Fröschen beherbergen. Viele finden wir gepaart. Das Männchen sitzt auf dem Rücken des Weibchens und hält es mit seinen Vorderpfoten unter den Achseln fest umklammert. Diese Umklammerung kann tagelang andauern und wird erst nach der Laichabgabe des Weibchens, der die Abgabe der Spermien des Männchens unmittelbar folgt, wieder gelöst.

Die eigentlichen Froscheier sind nur etwa 1 bis 2 mm groß. Aber bevor sie ins Freie gelangen, erhalten sie beim Durchqueren des Eileiters eine gallertige Hülle. Sobald sie vom Wasser des Tümpels benetzt wird, quillt diese Hülle bis zu einem Mehrfachen des Eidurchmessers auf. Hierbei verschmelzen alle Eier eines Geleges zu einem großen Klumpen. Dieser sinkt entweder auf den Grund

des Gewässers – wie die Eiballen der Wasserfrösche –, oder er schwimmt – wie die des Grasfrosches – an der Oberfläche.

Wie wir wissen, schlüpfen aus den Eiern keineswegs kleine Frösche, sondern eigentümliche fischähnliche Wesen, die Kaulquappen. Auch sie sind unmittelbar nach dem Schlüpfen noch sehr unvollkommen entwickelt. Mund, After und Augen fehlen ihnen noch. Im wesentlichen bewegen sie sich durch die Flimmerhaare ihrer Haut. Erst später übernimmt der kräftige Schwanz diese Aufgabe. Statt des Mundes tragen die jungen Kaulquappen noch ein Haftorgan aus Drüsenzellen. Mit dessen Schleim heften sie sich an Wasserpflanzen oder anderen Gegenständen fest. Später brechen Mund und After durch. Um den Mund bilden sich hornige Kiefer, die mit vielen ebenfalls hornigen Zähnchen besetzt sind. Die winzigen äußeren Kiemenbüschel werden bald von Hautfalten überwachsen. Jetzt nimmt die Kaulquappe das Atemwasser durch den Mund auf und stößt es, nachdem die Kiemen den Sauerstoff entnommen haben, durch ein Atemloch – das Spiraculum – wieder aus.

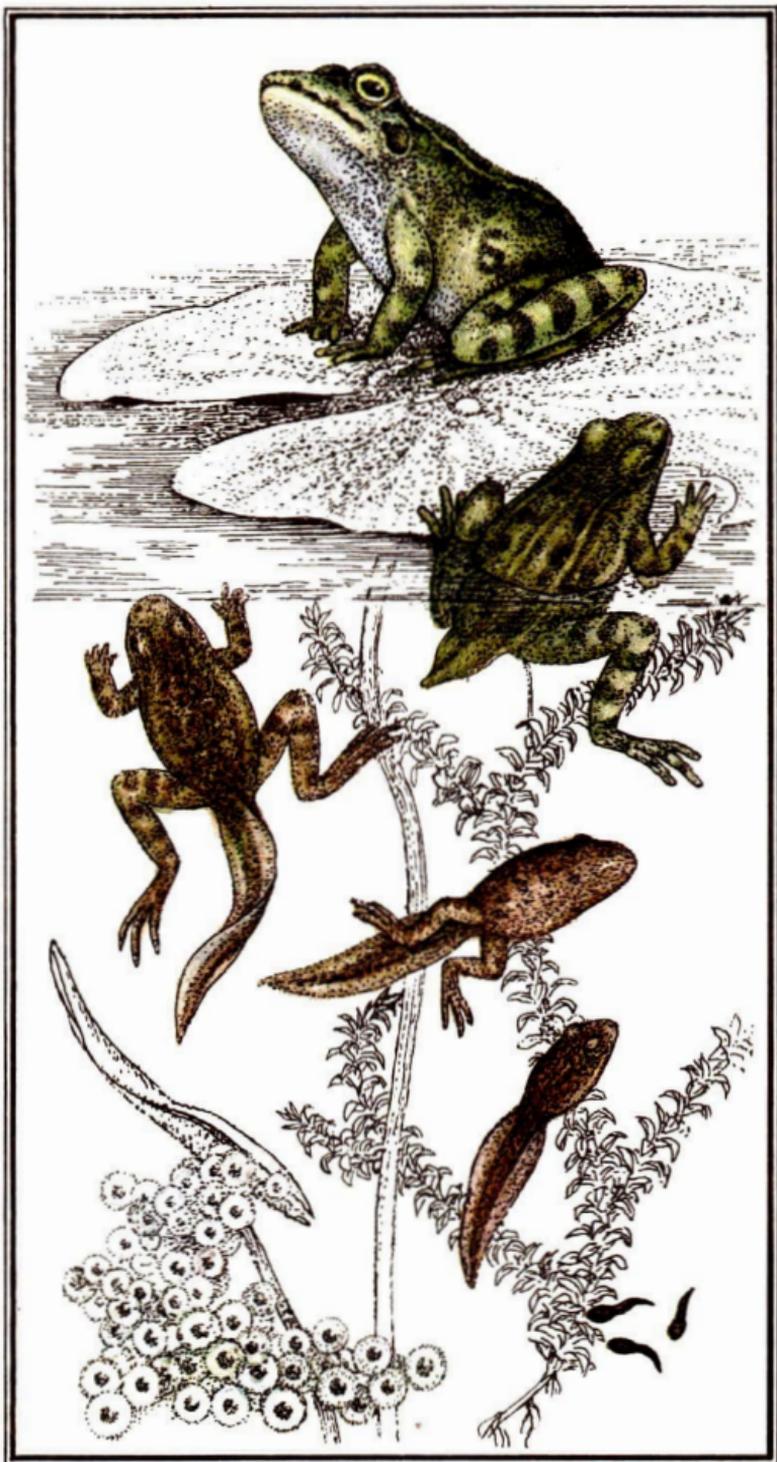
In den folgenden Wochen wachsen die Kaulquappen allmählich bis zu einer Größe von wenigen Zentimetern heran. Dann lassen die hervorsprossenden Hinterbeine erkennen, daß die Verwandlung zum Frosch begonnen hat. Nun erfolgen in einer kurzen Zeitspanne eine völlige Umkonstruktion des Körpers und eine drastische Änderung der Lebensweise.

Die Vorgänge während der Verwandlung der Kaulquappe zum Frosch wollen wir nun etwas näher betrachten.

Während die größeren Kaulquappen durch kräftige Ruderbewegungen ihres Schwanzes umherschwimmen, bewegen sich die Frösche bekanntlich mittels ihrer vier paarigen Gliedmaßen. Der Kaulquappenschwanz verschwindet erst, wenn das Fröschlein schon wohlentwickelte und funktionstüchtige Beine hat.

Bald nachdem die äußeren Kiemen der jungen Kaulquappen von den Hautfalten verdeckt sind und sich somit

Entwicklung vom Ei zum Wasserfrosch



eine Atemkammer gebildet hat, erkennt man auf der Bauchseite seitlich rechts und links vom Schwanzansatz winzige, unpigmentierte Knospen. Hieraus entwickeln sich die Hinterbeine. Ursprünglich bestehen die Beinanlagen nur aus einer Ansammlung dichtgepackter Zellen unter der Oberhaut, die sich in rascher Folge teilen. Später bilden sich in jeder Anlage der Oberschenkelknochen das Schien- und Wadenbein, die Fußwurzel- und Mittelfußknochen sowie die Zehenknochen. Zuerst bestehen diese Strukturen aus Knorpel. Aber noch bevor der kleine Frosch seinen Larvenschwanz verloren hat, beginnen sie zu verknöchern.

Damit die Hinterbeine den Körper tragen und fortbewegen können, müssen die Oberschenkelknochen Anschluß an das Becken finden. Die Beckenknochen müssen sich wiederum mit der Wirbelsäule verbinden. Dies geschieht dadurch, daß vom neunten der zwölf Rückenwirbel der Kaulquappe kräftige seitliche Fortsätze auswachsen, die sich mit den Darmbeinen verbinden. Damit wird der neunte Wirbel zum Kreuzbein. Der zehnte, elfte und zwölfte Wirbel verwachsen beim Frosch zu einem Knochenstab.

Schließlich entwickeln sich die kräftigen Beinmuskeln, und vom Rückenmark her wachsen Nerven in die Extremitäten hinein. Selbstverständlich müssen sich in den Hinterbeinen auch die erforderlichen Blutgefäße bilden.

Während die Kaulquappe schon recht kräftige Hinterbeine hat, ist von den vorderen Extremitäten noch nichts zu sehen. Das liegt aber nicht daran, daß die Vorderbeine zu diesem Zeitpunkt noch fehlen. Sie befinden sich in der Atemkammer und sind daher verborgen. Schließlich treten sie aber doch hervor. Der linke Arm zwingt sich durch das Atemloch, der rechte durchstößt die Haut der Atemkammer. Allerdings braucht der Arm dabei keine kräftige Wand zu durchbohren; denn genau an der richtigen Stelle bildet sich in der Haut ein Loch. Diese Öffnung entsteht auch dann, wenn man die Anlage des rechten Arms rechtzeitig entfernt. Bei normaler Entwicklung beschleunigt der Druck des Arms nur das Aufreißen der Öffnung.

Nachdem der kleine Frosch seine Beine erhalten hat,

kann er den jetzt überflüssigen Schwanz abbauen. Weil dieses voluminöse Organ sehr viel wertvolle Körpersubstanz enthält, wirft er es nicht ab, sondern läßt es langsam einschrumpfen. Viele weiße Blutkörperchen dringen in die Schwanzgewebe ein, verzehren die dort absterbenden Zellen und transportieren die so gewonnenen Stoffe in den Körper des Frosches.

Ist es nicht wie ein Wunder, daß alle diese Vorgänge, an denen sich viele Tausende von Zellen beteiligen und die hier nur sehr summarisch dargestellt wurden, gewöhnlich reibungslos funktionieren?

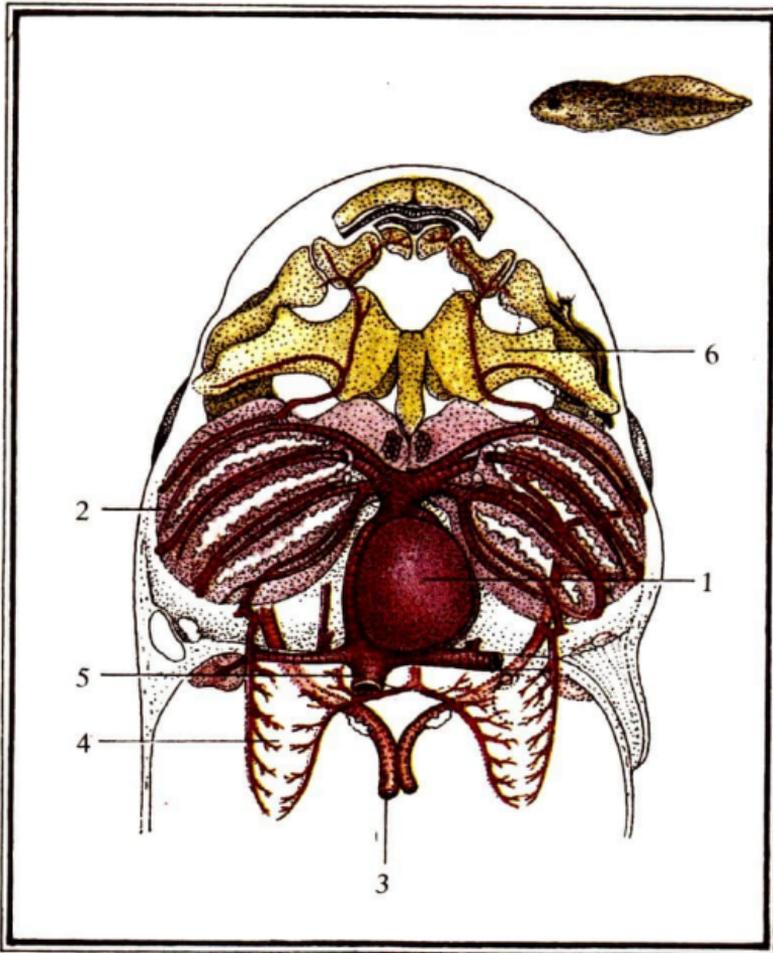
Aber das Hervorwachsen der Beine und das Verschwinden des Schwanzes sind noch lange nicht alles, was während der Metamorphose geschieht.

Auch der Übergang von der Kiemenatmung der Kaulquappe zur Lungenatmung des Frosches ist ein komplizierter Vorgang, der ebenfalls gewöhnlich ohne Unfall verläuft. Die Lungen beginnen mit ihrer Arbeit schon lange, bevor sich die Kiemen der Kaulquappe zurückbilden. Außerdem atmen sowohl die Larven als auch die erwachsenen Frösche durch ihre Körperhaut und die Schleimhäute der Mundhöhle. Sogar der erwachsene Frosch gibt mehr Kohlendioxid über die Haut als durch seine Lungen ab.

Dennoch sind die Veränderungen der Atmungsorgane und der zu ihnen führenden Blutgefäße beim Übergang zum Landleben nicht unbeträchtlich. Die beiden auffallenden, feingefiederten Kiemenbüschel, die am Kopf der jungen Larven jederseits vorn ersten und zweiten Kiemenbogen aus hervorragen, verschwinden schon, wenn die Hautfalten hervorwachsen, um die Kiemenkammer zu bilden. Diese Kiemenkammer öffnet sich bei den meisten Froscharten durch ein auf der linken Körperseite liegendes Spiraculum nach außen.

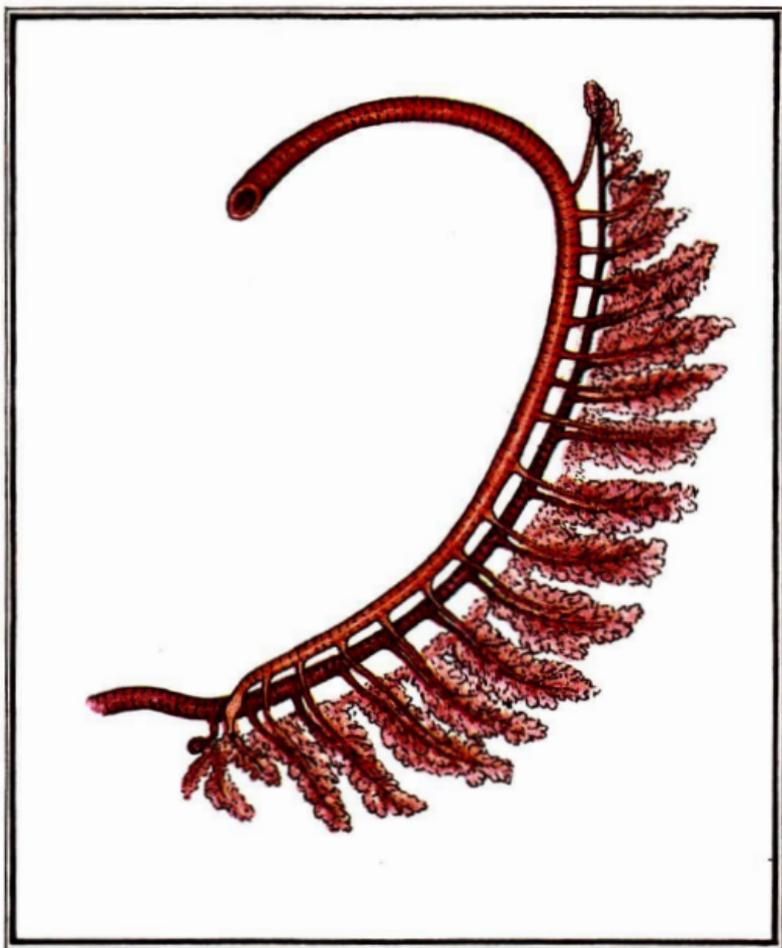
Jetzt strömt das durch den Mund aufgenommene Atemwasser durch drei Paare von Kiemenspalten, die den Vorderdarm seitlich durchbrechen, in die Kiemenkammer, und es verläßt sie dann durch das Spiraculum.

Vor, hinter und zwischen den drei Kiemenspalten liegen vier Paar Kiemenbögen, die durch Knorpelstäbe gestützt sind. Um die Kiemenspalten herum sitzen die fein-



Blutversorgung der Kaulquappenkiemen, von unten her gesehen. Das Blut wird vom Herz (1) in die Kiemen (2) gedrückt. Nachdem es die Kiemen durchströmt und sich dabei mit Sauerstoff angereichert hat, sammelt es sich oberhalb der Kiemen in zwei Aortenbögen (3), um von hier aus den Körper mit Sauerstoff zu versorgen. Während der Verwandlung bilden sich diese Gefäße weitgehend zurück. 4 – Lunge; 5 – untere Hohlvene; 6 – Knorpel

gefiederten inneren Kiemen. Sie erhalten ihr Blut durch vier Arterien, die von unten her in die Kiemenbögen hineinlaufen. Diese zuführenden Gefäße geben, während sie die Kiemenbögen durchziehen, zahlreiche feine Äste ab, die sich in den Kiemenblättchen noch weiter verzweigen. Hier verlieren die feinen Kapillaren ihr Kohlendioxid



Kaulquappenkieme. Das Blut gelangt über das dunkelgehaltene zuführende Gefäß in den Kiemenbogen, strömt durch feine Kapillaren in den gefiederten Kiemen, um durch das hellgezeichnete abführende Gefäß in die Aorta zu gelangen.

durch die Gefäßwand und das Kiemenepithel hindurch an das Atemwasser, dem sie dafür den Sauerstoff entziehen.

Aus dem Netzwerk der Kapillaren gehen wieder etwas stärkere Äste hervor, die alle in regelmäßigen Abständen in ein ableitendes Blutgefäß münden; es verläuft parallel zum zuführenden Gefäß, verläßt die Kieme aber in der ihm entgegengesetzten Richtung – also nach oben hin.

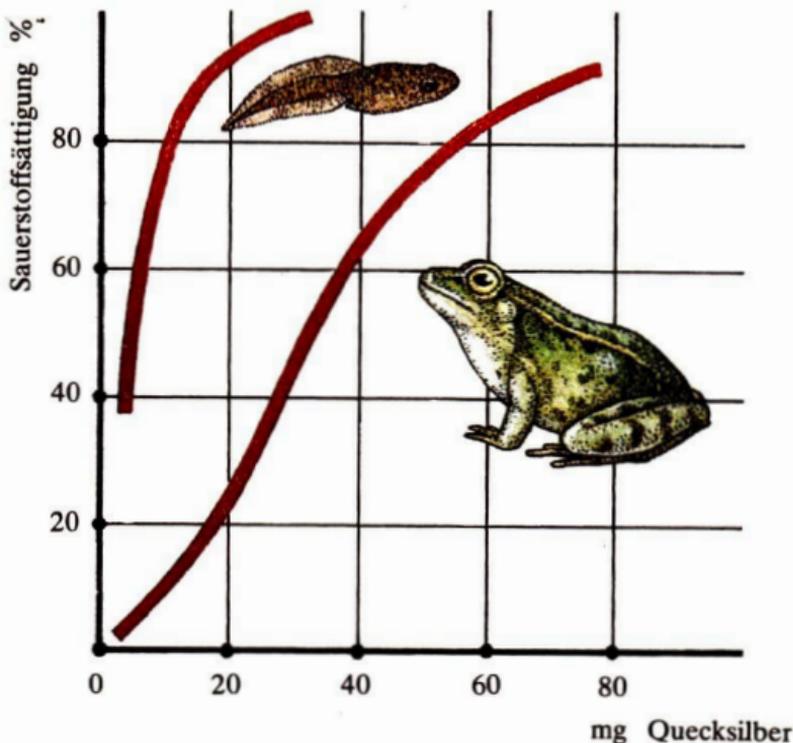
Schon in der Kaulquappe geht jederseits vom letzten

Kiemengefäß ein Zweig ab, der zur Lunge zieht und dessen Blut sich in der Lungenwand mit Sauerstoff anreichert.

Während der Metamorphose verschwinden nicht nur die inneren Kiemen, auch die zugehörigen Blutgefäße bilden sich um. Das Gefäßsystem zwischen der zweiten und dritten Kiemenspalte verschwindet vollständig. In den anderen Bögen bilden sich die zuführenden Arterien zurück, und das Blut gelangt nun, statt den Umweg über die Kiemen zu machen, direkt in die Wurzel der abführenden Gefäße. Letztlich werden die Reste der ersten Kiemenarterie zur Wurzel der Halsschlagader, die der zweiten zu einem Abschnitt der großen Körperschlagader und die der vierten zum Ursprung der Lungenarterie. Alle diese Gefäße – auch die Aortenbögen – sind bei den Fröschen sowohl rechts als auch links vorhanden.

Die hier nur angedeuteten Veränderungen des Atemapparats und der zugehörigen Blutgefäße genügen aber allein nicht, um die Atmung des Tieres von der Wasser- auf die Luftatmung umzustellen. Dazu müssen die roten Blutkörperchen des Frosches auch noch einen etwas anderen Blutfarbstoff bilden als die Erythrozyten der Kaulquappe. Der rote Blutfarbstoff – das Hämoglobin – der Kaulquappen nimmt den Sauerstoff zwar sehr leicht auf, gibt ihn aber nur sehr schwer wieder ab. Hingegen bindet das Hämoglobin der Frösche Sauerstoff verhältnismäßig schlecht. Die hohe Bindungsfähigkeit des Kaulquappenhämoglobins ermöglicht es den Larven, auch aus dem Wasser genügend Sauerstoff aufzunehmen, der hier ja in viel geringerer Konzentration vorhanden ist als in der Luft. Den Fröschen mag die niedrige Bindungsfähigkeit ihres Hämoglobins dann zugute kommen, wenn sie sich rasch bewegen; denn bei ihren oft sehr kraftvollen Sprüngen verbrauchen die Muskeln in kurzer Zeit sehr viel Sauerstoff, den sie dem Blut schnell entnehmen müssen.

Seltsamerweise bilden Kaulquappen, denen man roten Blutfarbstoff von Fröschen einspritzt, Antikörper gegen dieses Hämoglobin. Das ist deshalb verwunderlich, weil das Immunsystem jedes Wirbeltiers während einer frühen Phase seiner Entwicklung die Besonderheiten der körpereigenen Substanzen »kennenlernt«. Gegen diese bildet es



Der rote Blutfarbstoff der Kaulquappe sättigt sich bereits bei wesentlich geringerem Sauerstoffdruck als das Hämoglobin der Frösche. Daher können die Kiemen der Kaulquappen auch aus dem Atemwasser genügend Sauerstoff gewinnen.

dann später keine Abwehrstoffe. Hingegen vernichtet es fremde Verbindungen, die während des weiteren Lebens in den Körper gelangen. So schützt sich der Organismus gegen Bakterien, Viren, Gifte und auch gegen eigene entartete Zellen.

Für die Kaulquappe ist also das Hämoglobin des Frosches, das sie später einmal dringend benötigen wird, noch fremd. Wie kommt es aber, daß der Frosch nach der Metamorphose diesen Blutfarbstoff als körpereigen akzeptiert?

Offenbar stellt sich während der Verwandlung auch das Immunsystem noch einmal um.

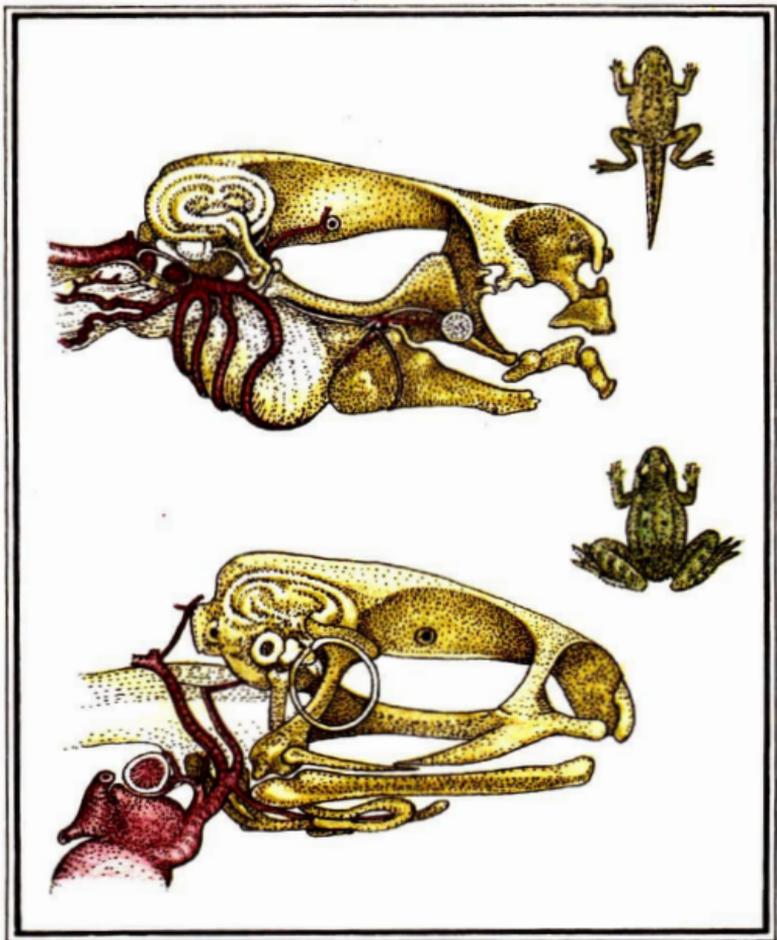
Das ergibt sich auch aus verschiedenen anderen Experimenten: Man injizierte sowohl Kaulquappen als auch Fröschen mit den gleichen Erbanlagen eine körperfremde

Substanz, wogegen die Tiere Antikörper bildeten. Solche die Produktion von Antikörpern auslösenden Stoffe heißen Antigene. Obwohl diese Frösche und Kaulquappen – genetisch gesehen – identische Individuen waren, erzeugten sie dennoch ganz verschiedene Antikörper. Gegen ein einziges Antigen fand man in einer Kaulquappe bis zu zwölf, in einem Frosch bis zu zwanzig verschiedene Antikörper. Manchmal war keiner der Froschantikörper mit einem der Larvenantikörper identisch.

Vor allem werden die Zellen des Immunsystems – die Lymphozyten – der Kaulquappe durch Zellen des Frosches und umgekehrt die Lymphozyten des Frosches durch Zellen der Kaulquappe dazu angeregt, sich zu Lymphoblasten umzuwandeln, die zelluläre Antikörper produzieren. Die Zellen von Kaulquappe und Frosch tragen also offenbar an ihren Oberflächen verschiedene Antigene. Für die Lymphozyten der Kaulquappe sind die Zellen des Frosches und für die Lymphozyten des Frosches die Zellen der Kaulquappe Fremdkörper. Das müßte eigentlich während der Verwandlung zu schweren Komplikationen führen. Daß dennoch in der Regel alles glatt geht, hängt vermutlich damit zusammen, daß Immunreaktionen während der Metamorphose weitgehend unterdrückt sind.

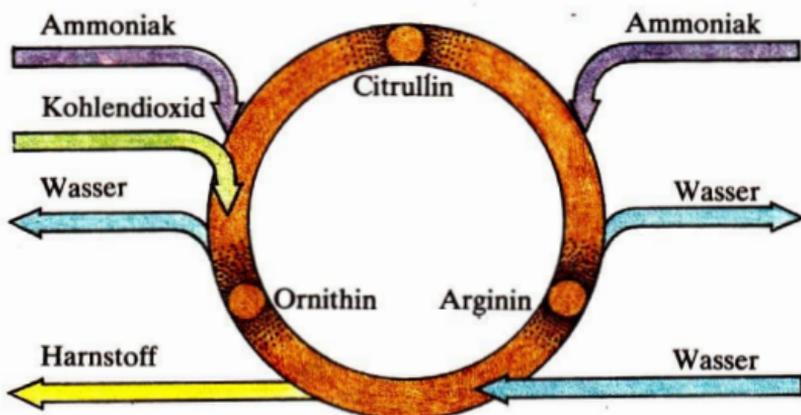
Die Kaulquappen ernähren sich von winzigen Algen und absterbenden Teilchen höherer Pflanzen. Die Frösche leben hingegen von Insekten und anderen wirbellosen Tieren. Die Organe der Nahrungsaufnahme und das Verdauungssystem müssen sich also während der Metamorphose von pflanzlicher auf tierische Kost umstellen.

Dazu wandelt sich der winzige Mund der Kaulquappen zum breiten Froschmaul. Die Hornkiefer und Hornzähne der Larve verschwinden und werden durch echte Zähne an Oberkiefer- und Gaumenknochen ersetzt. Die Unterkiefer der meisten Frösche bleiben zahnlos. Der paarige längliche Knochen, der jederseits den Unterkiefer trägt, ist bei der Kaulquappe, von der Ohrregion ausgehend, schräg nach vorn gerichtet. Im Verlauf der Verwandlung zum Frosch dreht er sich um seinen Ursprung nach hinten, so daß er zuerst gerade nach unten und später schräg nach unten und hinten zeigt. Damit zieht dieser Knochen



Kopfskelett und BlutgefäÙe eines Frosches vor und nach der Metamorphose. Die Form der Knorpel hat sich erheblich verändert. Insbesondere der Unterkiefer ist nach der Verwandlung bedeutend verlängert. Das BlutgefäÙsystem hat sich stark umgebildet.

– der trotz seiner gestreckten Form auch bei den Fröschen Quadratum heißt – das Gelenk des Unterkiefers weit nach hinten. Somit vergrößert sich die Mundspalte erheblich, und der Knorpel des Unterkiefers muß, um das Vorderende des Mauls zu erreichen, beträchtlich in die Länge gehen. Am Ende der Verwandlung ist er sechsmal so lang wie zu ihrem Beginn. Selbstverständlich verwandeln sich beide Seiten des Mauls in gleichem Tempo. Nicht nur die Kiefer, auch viele andere Teile des ur-



Während die Kaulquappen Ammoniak ausscheiden, synthetisieren die Frösche in einem komplizierten Zyklus aus Ammoniak und Kohlendioxid Harnstoff, der mit dem Urin abgegeben wird. Im Verlauf der Metamorphose beginnen die Enzyme dieses Zyklus mit ihrer Tätigkeit.

sprünglich knorpeligen Schädels und des übrigen Skeletts verknöchern während der Metamorphose. Natürlich müssen sich bei der Umwandlung des Larvenmunds zum Froschmaul nicht nur die Knorpel und Knochen, sondern auch alle zugehörigen Muskeln, Nerven und Blutgefäße entsprechend verändern.

Wie bei anderen Pflanzenfressern ist auch der Darmtrakt der Kaulquappen sehr lang. Nur dadurch, daß er zu einer Spirale mit vielen Umgängen aufgewunden ist, findet er in dem Tierchen Platz. Man sieht diese Spirale deutlich durch die Körperwand schimmern. Obwohl der Frosch viel größer als seine Larve ist, hat er dennoch einen kürzeren Darm. Der Kaulquappendarm schrumpft während der Metamorphose auf etwa ein Achtel seiner ursprünglichen Länge zusammen. Man kann sich denken, daß das ein recht komplizierter Vorgang sein muß.

Neben diesen strukturellen Veränderungen erfordert die tierische Nahrung des Frosches eine ganz andere Zusammensetzung der Verdauungssäfte als die pflanzliche Kost der Larve. Auch diese Umstellung vollzieht sich während der Verwandlung.

Das Ausscheidungssystem der Kaulquappe entwickelt sich ebenfalls allmählich zu dem des erwachsenen Fro-

ches. Die jungen Kaulquappen sammeln und sezernieren¹ ihre Abfallstoffe durch eine Vorniere. Der Frosch scheidet sie über die Urniere aus.

Die Vornieren der Embryonen aller Wirbeltiere entstehen beidseitig dicht hinter dem Kopf. Nur bei den Neunaugen funktionieren sie auch noch, wenn die Tiere erwachsen sind. In den übrigen Vertebraten bilden sie sich während der Embryonalentwicklung zurück und werden jederseits durch die weiter hinten im Körper liegende Urniere ersetzt. Bei den Kriechtieren, Vögeln und Säugetieren verschwindet auch diese und weicht der Nachniere.

Der Ersatz der Vorniere durch die Urniere während der Metamorphose der Frösche ist also keine mit dem Übergang vom Wasser- zum Landleben verbundene Besonderheit, sondern liegt auf der Linie einer Entwicklung, die bei allen Wirbeltieren verläuft.

Sehr wichtig für die Veränderungen im Lebenslauf der Amphibien ist aber die Umstellung von der Ammoniakausscheidung der Larven zur Harnstoffausscheidung der Erwachsenen. Vor der Metamorphose scheiden Grasfrösche (*Rana temporaria*) 90% ihres Stickstoffs als Ammoniak aus. Bei den kleinen Fröschen bestehen nur noch 12% des ausgeschiedenen Stickstoffs aus Ammoniak, die übrigen 88% sind im Harnstoff vorhanden.

Für die im Wasser lebenden Kaulquappen ist es nicht schwer, ihren Stickstoff als Ammoniak auszuscheiden; denn sie können diese giftige Verbindung so stark verdünnen, daß sie unschädlich wird. Das hierfür notwendige Wasser fehlt den auf dem Land lebenden Fröschen. Daher bilden sie in ihrer Leber aus dem Ammoniak, der beim Abbau der Eiweiße entsteht, und aus Kohlendioxid ungiftigen Harnstoff. Dieser läßt sich ohne Schaden für das Tier stark konzentrieren und somit ohne großen Wasserverlust ausscheiden.

Der Harnstoff wird über einen Kreisprozeß synthetisiert, in dem schließlich unter Wasseraufnahme aus Arginin sowohl Ornithin als auch Harnstoff entstehen. Aus dem Ornithin bildet sich unter Aufnahme von Kohlendioxid und Ammoniak und bei Abgabe von Wasser über

1 sezernieren: absondern

die Verbindung Citrullin wieder Ornithin. Dann beginnt der Kreislauf von neuem. Das Ammoniak geht nicht direkt in den Zyklus ein, sondern wird vorher an besondere Überträgerstoffe gebunden. Die chemischen Reaktionen werden durch Enzyme katalysiert. Während der Metamorphose steigt nicht nur der Anteil des Harnstoffs am ausgeschiedenen Stickstoff, sondern auch die Aktivität dieser Enzyme – z. B. von Arginase und Argininsynthese – erheblich an.

Obwohl sich die meisten Frösche während ihrer Verwandlung auf das Ausscheiden von Harnstoff umstellen, ist dieser Vorgang dennoch keine notwendige Begleiterscheinung der Metamorphose. Der ständig im Wasser lebende afrikanische Krallenfrosch (*Xenopus laevis*) scheidet auch als erwachsenes Tier Ammoniak aus.

Schließlich müssen wir noch die Veränderungen in der Haut und an den Sinnesorganen erwähnen. In der Haut der Kaulquappen gibt es nur vereinzelte Drüsenzellen, in der Haut der Frösche statt ihrer große, mehrzellige Drüsen. Sie sollen die Körperoberfläche feucht halten; denn nur eine feuchte Froschhaut vermag zu atmen. Auch Zahl und Anordnung der Farbzellen der Haut verändern sich während der Metamorphose, so daß der Frosch meist ganz anders gemustert ist als seine Larve.

Ebenso wie die Fische haben die Kaulquappen ein Seitenliniensystem. Dieses Organ besteht aus lauter kleinen Gruppen von Sinneszellen. Sie erstrecken sich jederseits des Körpers in einer Linie vom Kopf bis zum Schwanz. Die Sinneszellen liegen in der Oberhaut. Jede Zelle sendet ein kleines Haar in eine kleine Gallertkuppe, die über die Zellgruppe hervorragte und durch Wasserströmungen verbogen wird. Die Krümmung überträgt sich durch die Haare auf die Sinneszellen, die dadurch gereizt werden. Auf diese Weise bemerken die Kaulquappen auch leichte Strömungen des Wassers.

Die vorwiegend auf dem Land lebenden Frösche benötigen kein Seitenliniensystem. Daher bildet es sich bei ihnen zurück. Beim Krallenfrosch hingegen bleibt es erhalten.

Auch die Augen entwickeln sich während der Metamorphose noch weiter. Linse und Hornhaut passen sich

den Erfordernissen des Landlebens an. Die Anzahl der Sinneszellen in der Netzhaut und die der Nervenfasern im Sehnerv nimmt noch zu. Erst jetzt bilden sich Auglider und Tränendrüsen.

Der Wechsel der Lebensweise verändert auch das Gehörorgan. Während bei den Larven die Lunge die Aufgabe des Trommelfells erfüllt und ihre Schwingungen durch das sogenannte runde Fenster auf das innere Ohr übertragen werden, haben die Frösche ein echtes Trommelfell. Da ein äußeres Ohr und ein Gehörgang fehlen, sieht man es deutlich als große, runde Scheibe am Kopf des Frosches. Seine Schwingungen gelangen – ebenso wie die des menschlichen Trommelfells – über das ovale Fenster ins innere Ohr.

Auch das Gehirn verändert sich während der Verwandlung zum Frosch noch ein wenig. Einige seiner Zellgruppen verschwinden, andere erscheinen neu.

Wenn wir uns am Schluß dieser Beschreibung die unheimlich vielfältigen und einschneidenden Veränderungen während der Metamorphose noch einmal vergegenwärtigen, so können wir uns nur darüber wundern, wie genau das alles funktioniert und ineinandergreift. Wir sollten dabei aber nicht vergessen, daß auch die direkte Entwicklung – wie sie beispielsweise der Mensch durchläuft – kaum weniger kompliziert und erstaunlich ist. Der Grund zum Staunen besteht also nicht so sehr darin, daß es indirekte Entwicklung mit Metamorphosen gibt, sondern darin, daß so zellreiche und komplizierte Organismen, wie Frösche, aber auch Eidechsen, Hühner und Mäuse es sind, aus einer einzigen Zelle hervorzuwachsen können.

Allerdings ist die Entwicklung durch den Umweg über die freilebende Kaulquappe besonders kompliziert und verläuft mit der raschen Verwandlung zum Frosch ungewöhnlich dramatisch. Aber das sollte uns nur noch wie eine kleine zusätzliche Arabeske in einem schon von vornherein ungewöhnlich reichgegliederten Ornament erscheinen.

Auch hier wieder Hormone

Die Zoologen haben sich viel Mühe gegeben, herauszufinden, wodurch alle diese Vorgänge, die während der Verwandlung ablaufen, in Gang kommen. Schon zu Beginn unseres Jahrhunderts entdeckten sie, daß auch die Metamorphose der Frösche durch Hormone ausgelöst wird. Es ist hier also ähnlich wie bei den Insekten.

In der Schilddrüse der Wirbeltiere wird eine Substanz gebildet, die für die normale Entwicklung und den ungestörten Ablauf der alltäglichen Stoffwechselprozesse notwendig ist. Ist der Arbeitsrhythmus der Schilddrüse gestört und wird deshalb zuviel oder zuwenig von dieser Substanz erzeugt, führt das zu mehr oder weniger schweren Erkrankungen. Beim Menschen ist die Folge einer übernormal hohen Produktion des Schilddrüsenhormons die sogenannte Basedowsche Krankheit. Entsteht zuwenig Hormon, so kann das zur Verblödung führen. Fällt das Hormon schon im Kindesalter aus, verlangsamt sich auch das Wachstum. Aus dem unglücklichen Opfer eines solchen Defekts wird ein stumpfsinniger, mißgestalteter Zwerg, ein Kretin.

Im Jahre 1912 gelang es dem amerikanischen Forscher Gudernatsch – er arbeitete als Gast in einem Prager Institut – durch das Verfüttern von Schilddrüsen, die Metamorphose von Kaulquappen vorzeitig auszulösen. Sollte auch der Ablauf der Metamorphose durch das Schilddrüsenhormon in Gang gesetzt oder geregelt werden?

Diese Vermutung ließ sich schon wenige Jahre später dadurch bestätigen, daß man Kaulquappen die eigene Schilddrüse entfernte. Sie konnten sich dann nicht mehr zu Fröschen umwandeln und wuchsen zu Riesenskualquappen heran.

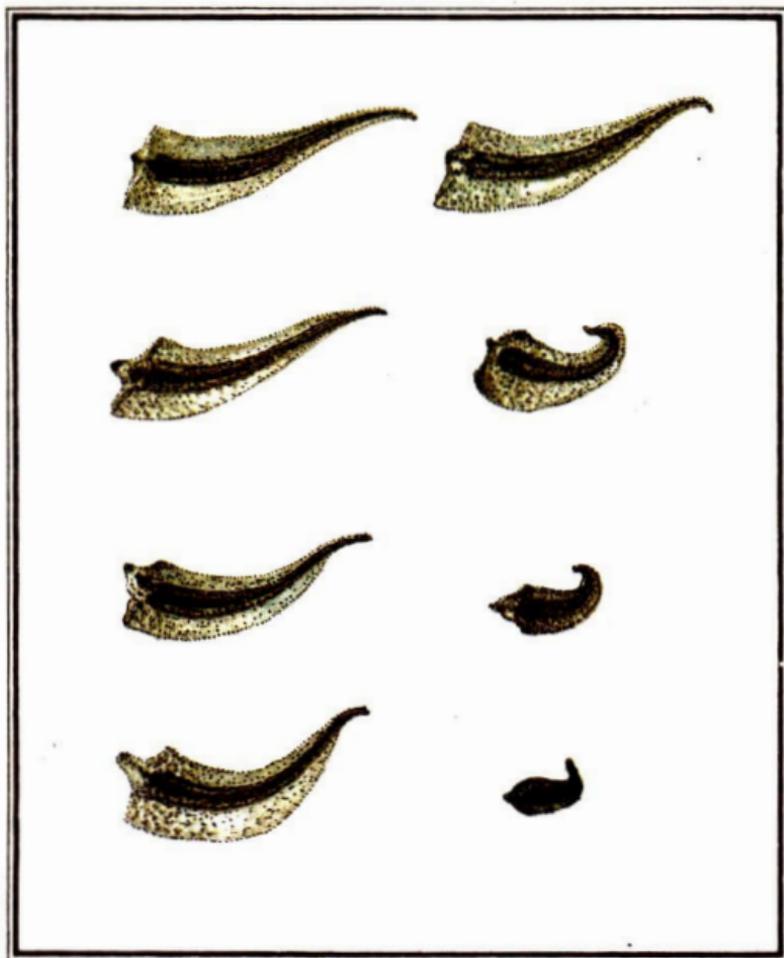
Später stellte sich heraus, daß die Schilddrüsen zur Zeit der Metamorphose ungewöhnlich viel Jod aufnehmen. Jod ist ein Bestandteil des Schilddrüsenhormons. Offensichtlich wird während der Verwandlung besonders viel Hormon gebildet. Der erhöhte Jodeinbau ließ sich dadurch feststellen, daß man Kaulquappen in Wasser setzte, das radioaktives Jod enthielt, oder dadurch, daß man den Larven das Isotop (J^{131}) einspritzte. Der Stoff-

wechsel der Kaulquappe verfährt mit dem radioaktiven Jod genauso wie mit dem normalen Isotop (J^{127}). Nach dem Töten der Tiere wies man das radioaktive Jod mittels geeigneter Geräte durch seine Strahlung in der Schilddrüse nach. An der Intensität der Strahlung ließ sich erkennen, wieviel »radioaktiv markiertes« Jod vom Zeitpunkt des Einspritzens bis zum Töten der Tiere eingebaut worden war. Die gemessene Radioaktivität wird als Maß für die Intensität der Hormonproduktion genutzt.

Das Schilddrüsenhormon war zwar das erste Hormon, dessen Bedeutung für das Auslösen der Metamorphose erkannt wurde, es ist aber nicht das einzige, das hierbei eine Rolle spielt. Wie bei anderen Wirbeltieren findet man auch in der Hirnanhangsdrüse oder Hypophyse des Frosches ein Hormon, dessen Aufgabe es ist, die Tätigkeit der Schilddrüse anzuregen – das TSH oder Thyreoidea stimulierende Hormon. Thyreoidea ist die wissenschaftliche Bezeichnung für die Schilddrüse. Das Schilddrüsenhormon wird dementsprechend Thyroxin genannt.

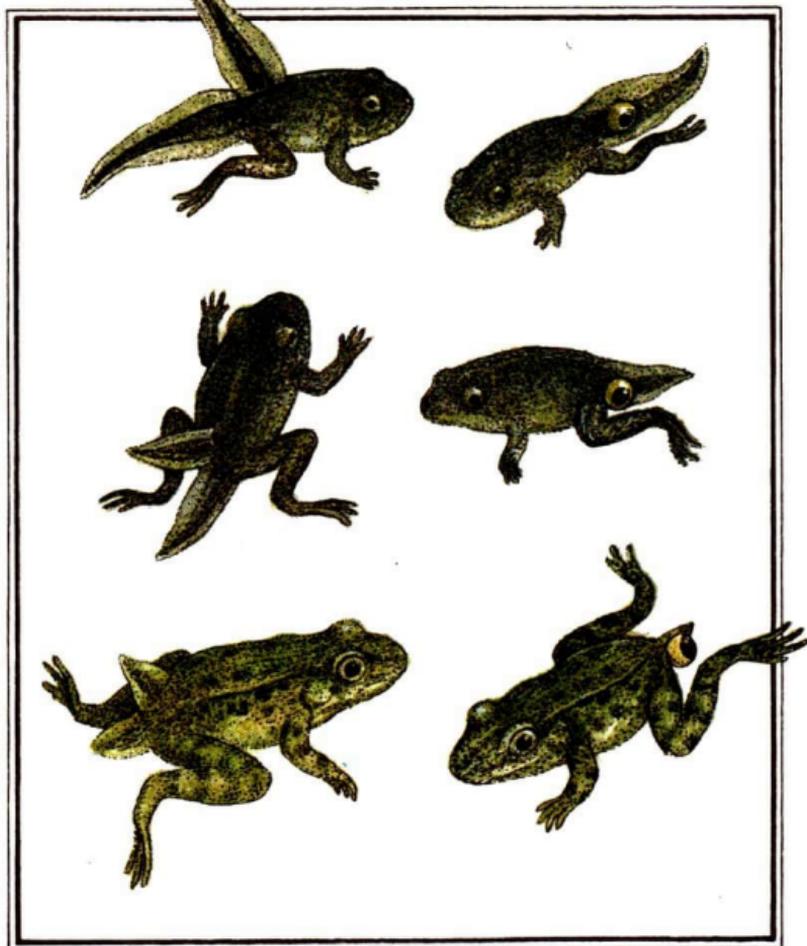
Das TSH wird im vorderen der drei Abschnitte der Hypophyse, im sogenannten Hypophysenvorderlappen, gebildet. Seinen Einfluß auf die Metamorphose konnte man dadurch nachweisen, daß man die Hypophyse entfernte. Auch hiernach unterblieb die Verwandlung zum Frosch. Durch Verpflanzen der ganzen Hypophyse oder des Vorderlappens aus einem anderen Tier in die hypophysenlose Kaulquappe ließ sie sich wieder auslösen. Voraussetzung hierfür war, daß man dem Tier die Schilddrüse belassen hatte. War auch sie entfernt, dann nützte das Wiedereinpflanzen einer Hirnanhangsdrüse nichts, weil das TSH nur über die Schilddrüse auf die Gewebe des Körpers einwirkt.

Wieso nun die Hypophyse gerade im geeigneten Augenblick mit der TSH-Produktion beginnt und damit die Metamorphose in Gang setzt, wissen wir nicht. Vermutlich wird die Hirnanhangsdrüse ihrerseits wieder durch Neurohormone des Zwischenhirns zur Hormonbildung stimuliert. Das Neurohormon des Zwischenhirns gelangt auf dem Blutwege in die Hypophyse. Hiernach wird die Metamorphose letztlich vom Gehirn reguliert.



Rückbildung der Spitze eines amputierten Kaulquappenschwanzes, der mit Thyroxin behandelt wurde. Links Schwänze in reiner Kulturlösung; rechts Schwänze nach Zugabe von Thyroxin im Verhältnis von 1:5 Millionen. Die Abbildungen zeigen, den Zustand 6, 8, 10 und 12 Tage nach dem Beginn der Behandlung.

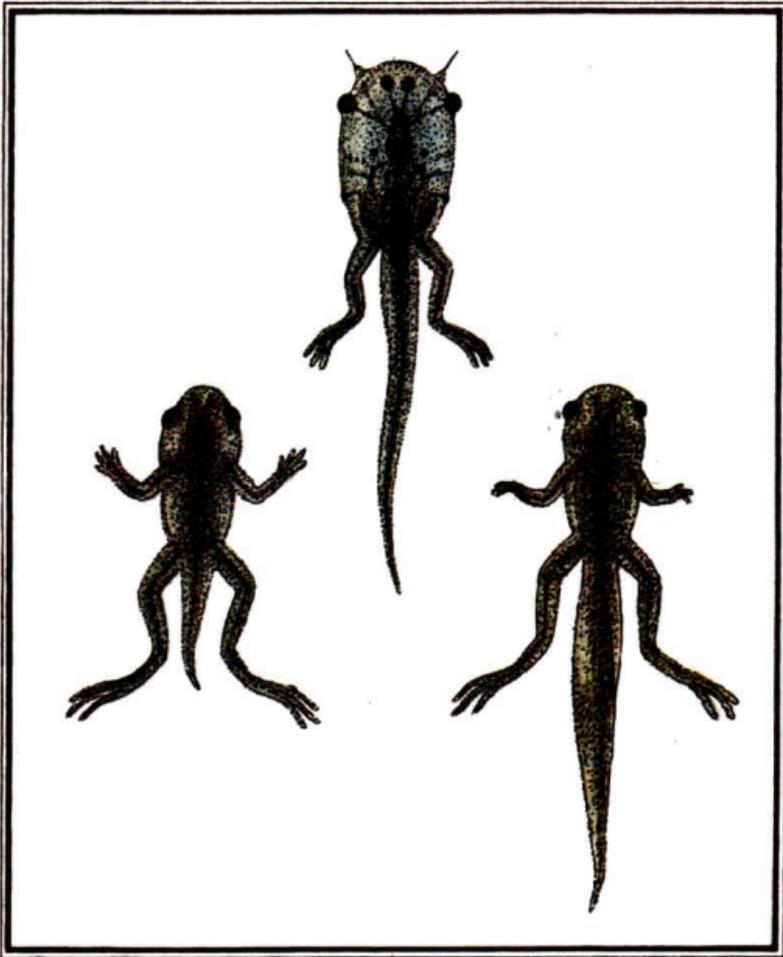
Wie es das Gehirn aber fertigbringt, »zu wissen«, wann es die Verwandlung zum Frosch auslösen muß, bleibt heute noch völlig rätselhaft. Wir wissen auch nicht, warum ein so kompliziertes hormonales System notwendig ist, um die Metamorphose in Gang zu setzen. Könnte das Gehirn nicht gleich selbst die letztlich an den Organen, Geweben und Zellen wirksame Substanz produzieren? Warum erzeugt es erst einen Stoff, der die Produktion von TSH



Zwei Versuche, die zeigen, wie verschieden sich die Organe der Kaulquappe während der Verwandlung verhalten. Ein zweiter Schwanz, den man einer Kaulquappe eingepflanzt hatte, bildet sich gleichzeitig mit dem eigenen Schwanz zurück (links). Während der Schwanz einer anderen Kaulquappe immer mehr schrumpft, bleibt ein implantiertes Auge erhalten (rechts) und gelangt so allmählich vom Schwanz auf den Rücken des Tieres (rechts).

auslöst, das dann seinerseits wieder die Synthese des im Körper wirksam werdenden Stoffes veranlaßt?

Man könnte denken, daß es sich im Verlauf der Stammesgeschichtlichen Entwicklung vielleicht aus zufälligen »technischen Gründen« so ergeben hat. Der indirekte Einfluß des Gehirns auf die Vorgänge während der Meta-



Hemmung der Metamorphose durch Actinomycin D. Oben eine Kaulquappe vor dem Höhepunkt der Metamorphose, unten links eine normale Kaulquappe 7 Tage später, unten rechts eine Kaulquappe von gleichem Alter, die mit Actinomycin behandelt wurde

morphose scheint aber einen besonderen Sinn zu haben; denn auch das Aktivationshormon der Insekten wirkt ja indirekt über die Anregung der Ecdysonbildung.

Vielleicht liegt der Vorteil eines komplizierten Hormonsystems darin, daß es an verschiedenen Stellen durch sehr unterschiedliche Faktoren beeinflusst werden kann und somit in seiner Regulationsfähigkeit viel flexibler als eine einzelne Drüse ist, die nur eine einzige regulatorische Substanz erzeugt.

Wodurch nun vermag das Schilddrüsenhormon, die Metamorphose zu beeinflussen?

Selbstverständlich wirkt das Hormon nicht auf jede Zelle in gleicher Weise; denn die verschiedenen Körperregionen, Organe, Gewebe und Zelltypen verhalten sich ja bei der Verwandlung ganz unterschiedlich. Beispielsweise beginnen im Verlauf der Metamorphose die Beinanlagen der Kaulquappen zu wachsen und sich zu differenzieren, während sich die Augen nur wenig verändern. Der mächtige Schwanz wird hingegen vollständig zurückgebildet. Damit das Hormon wirksam werden kann, müssen die verschiedenen Zellen auf seinen Einfluß sinnvoll reagieren können. Die Fähigkeit hierzu fehlt aber in den Geweben der ganz jungen Kaulquappen noch. Sie lassen sich durch eine Hormonbehandlung nicht beeinflussen.

Was geschieht aber, wenn das Thyroxin auf eine reaktionsbereite Zelle trifft?

Ein Hinweis zur Beantwortung dieser Frage ist vielleicht die Tatsache, daß sich die Metamorphose durch Behandlung der Froschlarven mit Actinomycin D unterdrücken läßt. Dieses Antibiotikum hemmt die Eiweißsynthese. Daher kann man annehmen, daß das Schilddrüsenhormon dadurch wirkt, daß es die Eiweißsynthese in bestimmten Zellen fördert. Vermutlich aktiviert es einige Gene, d. h., es regt sie zur Synthese von RNS an. Wie es das macht und wie es kommt, daß die verschiedenen Zelltypen vom Schilddrüsenhormon in unterschiedlicher Weise beeinflußt werden, wissen wir heute noch nicht.

Sind Wasserlarven ein Paradoxon?

Warum entwickeln sich die Larven der Froschlurche (Anuren) im Wasser? Diese Frage müssen wir uns deshalb stellen, weil die meisten dieser Wasserlarven sterben. Kaum 1% der aus dem Ei geschlüpften Kaulquappen des kanadischen Frosches *Rana aurora* überlebt in der natürlichen Umgebung bis zur Metamorphose. Von März bis August eines Jahres kommen also von 100 Larven mindestens 99 um. Hingegen leben von den Fröschen,

die sich im Juli oder August erfolgreich verwandeln, noch rund 50 Prozent bis zum Spätherbst des folgenden Jahres.

Die Amphibien, zu denen außer den Anuren die Urodelen (Schwanzlurche) gehören, müssen sich keineswegs über solche hinfalligen Jugendstadien entwickeln. Man könnte ja denken, das Wasserleben ihrer Larven sei ein noch nicht überwundenes Erbe aus ihrer Fischvorfahrenschaft, das die Frösche und Schwanzlurche »gern« aufgeben würden, wenn es ihnen nur möglich wäre. Das scheint aber nicht so zu sein; denn es gibt durchaus Frösche, die ihre Eier auf dem Land legen und deren Eier außerhalb des Wassers heranwachsen. Der Alpensalamander (*Salamandra atra*) setzt seine beiden lebendgeborenen Jungen auf festem Boden ab. Bei solchen Lurchen sterben verhältnismäßig wenig Jungtiere.

Da es einigen Amphibien gelang, eine anscheinend rationellere Fortpflanzungsweise zu erreichen, wäre das auch anderen geglückt. Wenn dennoch die meisten Lurche ihre ursprüngliche Fortpflanzungsweise beibehielten, so muß auch diese irgendeinen Vorteil haben.

Sicher ist es für einen jungen Frosch unter allen Umständen nachteilig, in einem Gewässer heranzuwachsen, das austrocknen kann und in dem zahlreiche andere Gefahren drohen.

Der Vorteil, eine Kaulquappe und keine Landlarve zu sein, könnte aber darin bestehen – vorausgesetzt, sie entwickelt sich erfolgreich zum Frosch –, einmal mehrere hundert Eier legen zu können, aus denen nahezu ebenso viele Kaulquappen schlüpfen werden, statt nur die wenigen Eier hervorzubringen, die einige Frösche in ein Erdloch absetzen.

Auf dem Land werden gewöhnlich nur wenige Eier erzeugt. Die ganz kleinen Jungfrösche finden dort nämlich kaum Nahrung. Deshalb muß, um dem Fröschlein einen erfolgreichen Start zu sichern, jedes Ei einen großen Vorrat an Reservestoffen enthalten. Diese reichen daher nur für wenige Eier.

Die ins Wasser abgelegten Eier können deshalb sehr arm an Nährstoffen sein und daher in großer Anzahl hervorgebracht werden, weil die Larven hier ausreichend Futter vorfinden. Die Kaulquappen der Frösche leben

vorwiegend von den gewöhnlich im Überfluß vorhandenen Wasserpflanzen, die Larven der Schwanzlurche von den vielen Kleinkrebsen – den Wasserflöhen – der Teiche.

Ein Tier kann sich auf sehr verschiedene Weise erfolgreich fortpflanzen. Entweder bringt es wenige Nachkommen mit hoher Lebenserwartung hervor oder aber viele Nachkommen mit nur geringer Aussicht, heranzuwachsen. Diese »Strategie« kann jener durchaus gleichwertig, unter gewissen Umständen sogar überlegen sein. Vermutlich erzeugen die meisten Amphibien deshalb so viele, aber gefährdete Wasserlarven, um die großen Nahrungsreserven der Gewässer zu nutzen.

Obleich beide Methoden grundsätzlich möglich sind, gibt es dennoch in der Stammesgeschichte der Tiere eine verbreitete Tendenz, die Anzahl der Nachkommen zu verringern, sie dafür aber besser zu schützen, zu pflegen und zu ernähren. Gegenüber den Amphibien – sie werden als die niedersten Vierfüßer angesehen – produzieren die höheren Landwirbeltiere, also die Reptilien, Vögel und Säuger, die alle direkt oder mittelbar von vorzeitlichen Amphibien abstammen, relativ wenige Jungtiere. Diese sind als Embryonen in einer mit Flüssigkeit gefüllten Höhle – der Amnionhöhle – vor schädigenden Umwelteinflüssen geschützt. Vögel treiben intensive Brutpflege. Die jungen Säugetiere wachsen im Mutterleib heran und werden nach der Geburt von ihrer Mutter ernährt und gepflegt.

Woher rührt diese verbreitete, wenn auch nicht universelle stammesgeschichtliche Tendenz, Individuen – nicht nur Jungtiere – immer besser gegen störende Umwelteinflüsse zu wappnen, so daß sich ihre Aussicht, zu geschlechtsreifen Organismen heranzuwachsen oder gar einmal die natürliche Altersgrenze zu erreichen, erhöht? Grundsätzlich geht es doch auch anders. Mit dieser Frage haben sich die Biologen bisher kaum beschäftigt. Vermutlich konnten Arten mit relativ flexiblen und daher robusten Angehörigen mit plötzlichen Veränderungen der Umwelt besser fertig werden und daher verhältnismäßig oft dem Aussterben entgehen. Das könnte in vielen Entwicklungslinien dazu geführt haben, die Entwicklung

über zahlreiche, aber gefährdete Nachkommen zu unterdrücken.

Kehren wir wieder zu unserem eigentlichen Thema – zu den Amphibienlarven – zurück. Diese passen den Zeitpunkt ihrer Verwandlung zum Landtier anscheinend den jeweiligen Bedingungen an. Jedenfalls ist es eine Tatsache, daß sich Larven der gleichen Art bei recht unterschiedlicher Körpergröße und in recht ungleichem Alter verwandeln. Der amerikanische Gefleckte Querschnmolch (*Ambystoma maculatum*) verwandelt sich manchmal schon, wenn er 5 cm lang ist; einige Exemplare treten aber erst bei einer Länge von 7 cm in die Metamorphose ein. Manche Larven verwandeln sich schon 57, andere erst 144 Tage, nachdem sie aus dem Ei geschlüpft sind.

Darüber, was den Zeitpunkt der Verwandlung bestimmt, gibt es eine interessante Hypothese: Hiernach erfolgt die Metamorphose innerhalb eines durch ein Minimal- und ein Maximalgewicht artspezifisch festgelegten Spielraums. Erreicht eine schnell wachsende Larve das Minimalgewicht, so wächst sie zwar rasch weiter, aber ihre Metamorphose wird verzögert und erfolgt im Extremfalle erst, wenn die Larve das Maximalgewicht erreicht hat, bei dem sich die Tiere unter allen Umständen verwandeln. Das führt dazu, daß aus der Metamorphose ein relativ großer Frosch oder Molch hervorgeht. Erreicht eine langsam wachsende Larve das Mindestgewicht, dann verwandelt sie sich sofort. Es entsteht also ein relativ kleines Jungtier. Der biologische Sinn dieses hypothetischen Mechanismus ist folgender: Rasch wachsende Larven haben gute Aussicht, das Maximalgewicht zu erreichen. Die Gefahr, daß das Gewässer vorher austrocknet oder daß die Larven noch gefressen werden, ist bei ihnen verhältnismäßig gering. Der relativ große Jungfrosch hat eine recht gute Chance, den ersten Winter zu überstehen.

Langsam wachsende Larven, die vielleicht nie das Maximalgewicht erreichen würden, verwandeln sich sofort beim Minimalgewicht, also bei der ersten besten Gelegenheit. Das langsame Wachstum der Tiere ist meist eine Folge ungünstiger Bedingungen, oft der starken Konkurrenz unter den Larven, so daß es für die schwächeren Larven vorteilhaft ist, diesen Lebensumständen durch die

Verwandlung zum Landtier zu entgehen. Allerdings entsteht so nur ein verhältnismäßig kleiner und wenig lebensstüchtiger Frosch oder Molch.

Diese Hypothese wird durch verschiedene Beobachtungen und Experimente gestützt. Es läßt sich auch vorstellen, auf welche Weise dieser Mechanismus vom Hormonsystem realisiert werden könnte. Das ist aber alles doch noch etwas zu hypothetisch, um es hier zu erörtern.

Eine Larve ist nicht wie die andere

Obwohl nur die wenigsten der im Wasser lebenden Amphibienlarven die Metamorphose erreichen, sind sie doch sehr gut an die besonderen Lebensbedingungen angepaßt, unter denen sie sich entwickeln müssen. Keineswegs alle Wasserlarven gleichen den Kaulquappen der Gras- und Wasserfrösche. Besonders die Larven der Frösche und Kröten zeigen eine erhebliche Formenvielfalt. Die im Wasser lebenden Molch- und Salamanderlarven erscheinen in ihrer Körpergestalt allerdings wesentlich einförmiger.

Im Vergleich zu den typischen Kaulquappen der Frösche und ihrer Verwandten ist der Körper der Wasserlarven der Schwanzlurche etwas gestreckter. Im Gegensatz zu den Kaulquappen tragen sie nicht zwei, sondern drei Paare äußerer Kiemen. Die nur kurzen Hautfalten, die bei den Larven der Schwanzlurche genau wie bei den Kaulquappen hervorstechen und die inneren Kiemen bedecken, lassen die äußeren Kiemen und die Vorderbeine frei. Daher tragen die Larven der Molche und Salamander bis zu ihrer Verwandlung äußere Kiemen. Ihre Vorderbeine werden vor den Hinterbeinen sichtbar.

Die jungen Molchlarven haben keine napfförmigen Haftorgane, sondern ein Paar feiner Haftfäden an ihrem Kopf. Ihr Mundspalt ist breit und trägt keine Hornkiefer, dafür echte Zähne. Der Darm der fleischfressenden Larven der Schwanzlurche ist verhältnismäßig kurz und daher nicht wie bei den Kaulquappen spiralig aufgewunden.

Unter den im Wasser lebenden Schwanzlurchlarven finden sich nur zwei Anpassungstypen: Diejenigen aus

fließendem Wasser haben einen verhältnismäßig niedrigen Schwanz. Er wird nur von einem schmalen Flossensaum umgeben, der nicht weit auf den Rücken des Tieres hinaufreicht. Die Kiemen und Zehen dieser Larven sind kurz. Larven aus stehenden Gewässern haben einen hohen Flossensaum, der erst ganz vorn auf dem Rücken endet. Kiemen und Zehen sind relativ lang.

Auch verschiedene Froschlarven sind sehr hoch gebaut und tragen breite Flossensäume, die sich weit auf den Rumpf hinaufziehen. Hierzu gehören die Larven unseres Laubfrosches, die verhältnismäßig gewandte Schwimmer sind und sich vorwiegend von Pflanzen ernähren.

Andere Kaulquappen sind relativ breit und flach. Sie sehen so aus, als ob sie von oben nach unten zusammengedrückt worden wären. Ihr Mund trägt einen kräftigen Hornschnabel. Solche Tiere leben am Boden der Gewässer und sind Fleischfresser.

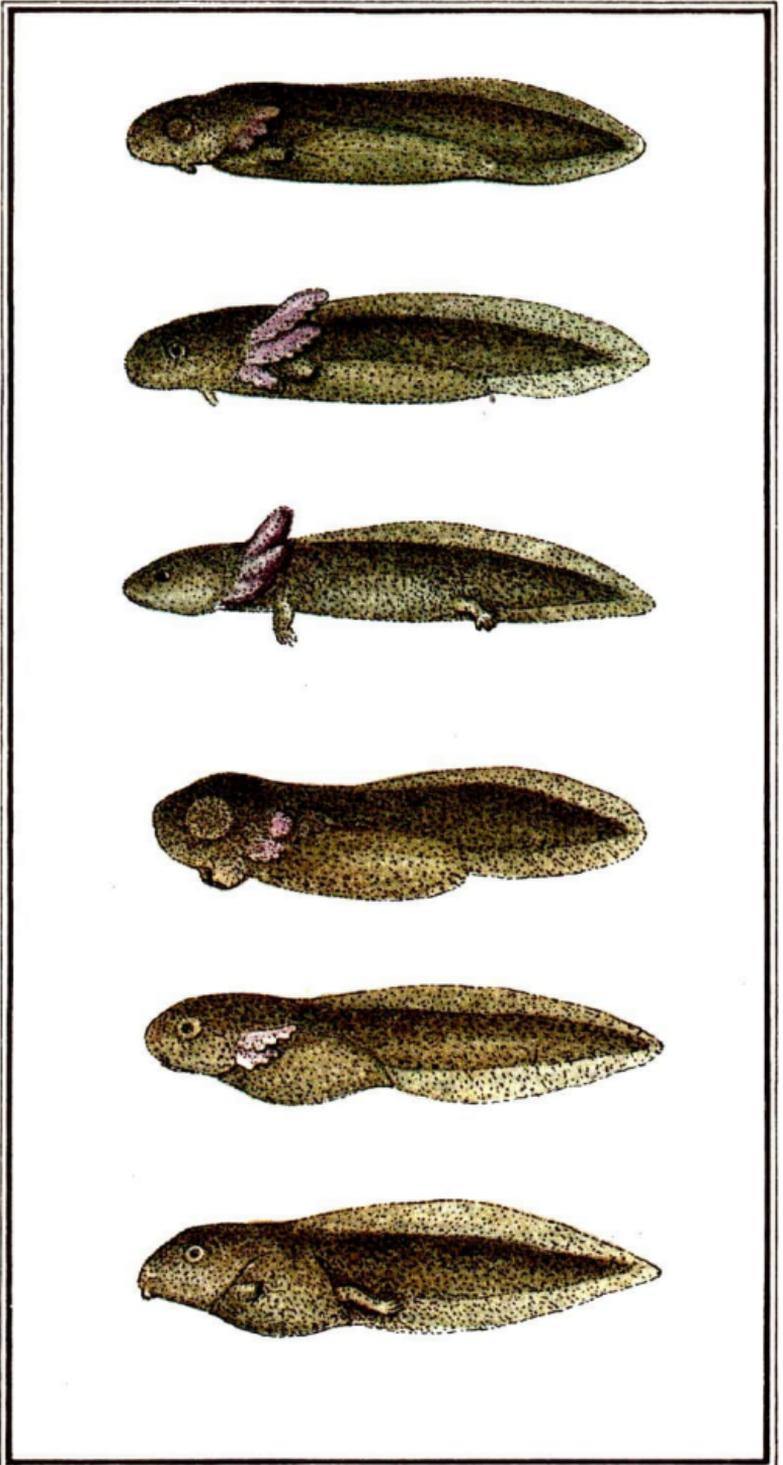
Sehr merkwürdig muten die sogenannten Trichter-
mundlarven an, deren Mund von einem weiten Hauttrichter umgeben ist. Mit diesen Trichtern schwimmen sie an der Wasseroberfläche umher und saugen die kleinen Nahrungspartikel auf, die dort dahintreiben.

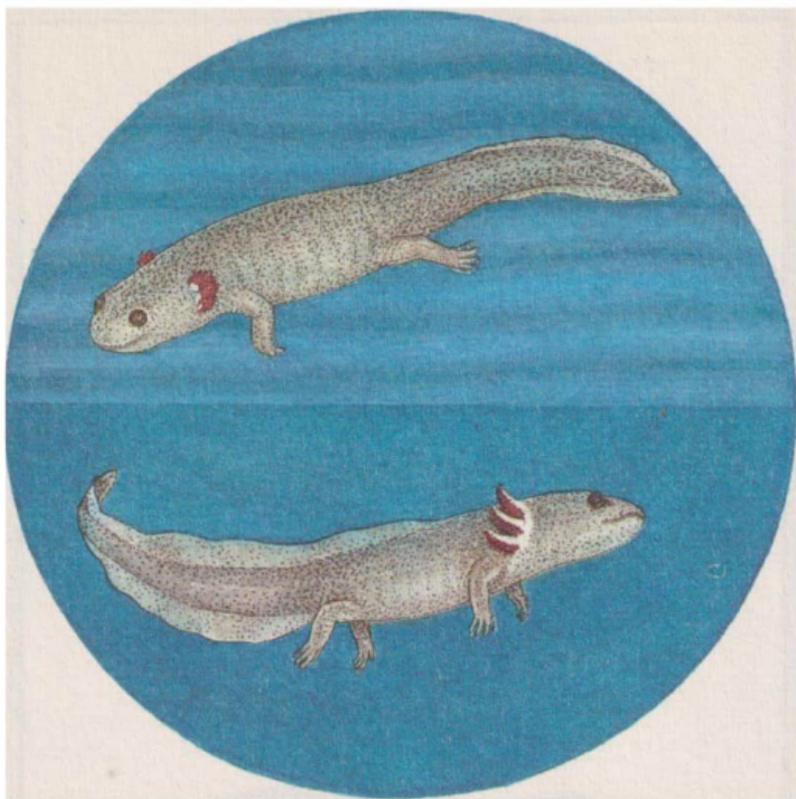
Bei anderen Froschlarven dient der Trichter als Haftapparat, mit dessen Hilfe sie sich in fließendem Wasser an Steinen festsaugen. Damit verhindern die Larven, daß die Strömung sie fortträgt.

Auch in den Wasseransammlungen zwischen den Blattbasen der auf den Bäumen des tropischen Regenwaldes wachsenden Bromeliaceen entwickeln sich Kaulquappen. Sie sind ebenfalls den besonderen Bedingungen ihres Lebensraums angepaßt. Ihr Körper ist sehr klein, dünn und langgestreckt.

Diese Anpassungsfähigkeit und Vielfalt ihrer Larven, die im deutlichen Gegensatz zur Einförmigkeit des Kör-

Unterschiede zwischen den Larven der Schwanz- (oben) und Froschlurche (unten) auf verschiedenen Entwicklungsstadien. Die Schwanzlurchlarven haben drei, die jungen Froschlurche nur zwei äußere Kiemenpaare. Die äußeren Kiemen der Kaulquappen werden bald von einer Hautfalte überwachsen; die äußeren Kiemen der Schwanzlurche bleiben bis zu ihrer Rückbildung frei.



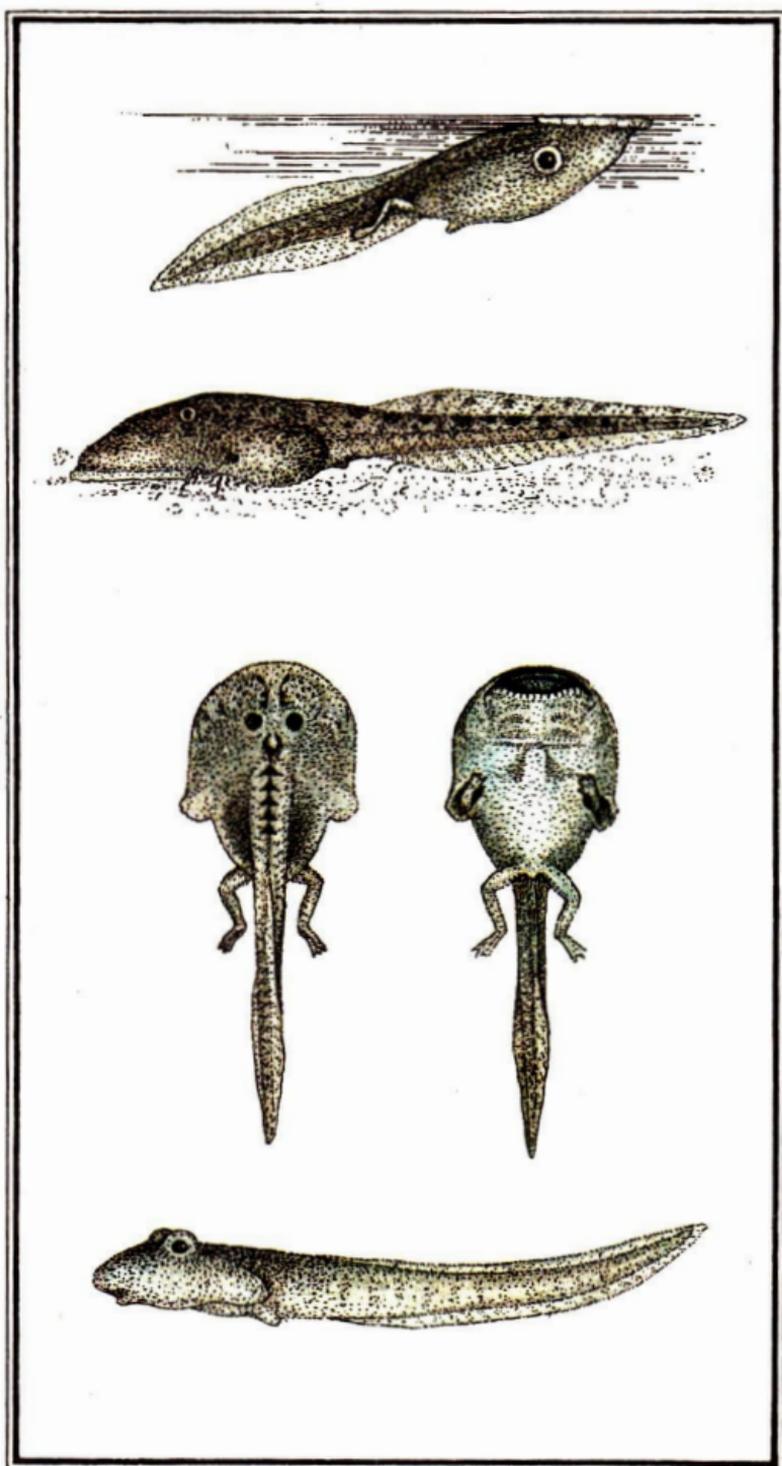


Schwanzlurchlarven aus fließenden (oben) und stehenden (unten) Gewässern

perbaus der Erwachsenen stehen, haben vermutlich wesentlich dazu beigetragen, daß die Frösche und Kröten eine so arten- und individuenreiche Tiergruppe geworden sind. Die schwanzlosen Lurche übertreffen mit ihren 2 500 bis 3 000 Arten die Artenzahl der Schwanzlurche um etwa das Achtfache.

Verschiedene Froschlarven des Urwaldes leben nicht

*An besondere Lebensumstände angepaßte Anurenlarven. Von oben nach unten: Trichtermundlarve von *Microhyla achatina*, die Nahrungsteilchen von der Wasseroberfläche filtert; Larve des südafrikanischen Leptodactyliden *Heleophryne natalensis*, die sich mit Hilfe ihres Saugnapfs anheftet, um nicht vom Wasserstrom fortgerissen zu werden; abgeflachte räuberische Larve von *Lepidobatrachus laevis*, eines südamerikanischen Leptodactyliden; auf dem Land lebende Larve des indischen Frosches *Rana beddomei**



im Wasser, sondern auf dem Land. Viele gleiten an feuchten Felswänden hin und her. Die Metamorphose anderer Frösche verläuft schon im Ei. Diesen Tieren fehlt also ein Larvenstadium. Bei einigen entwickelt sich der Keim verhältnismäßig geradlinig zum Frosch – ohne Umwege zu machen und ohne die typischen Strukturen der Kaulquappen auszubilden. Allerdings haben solche Embryonen immer kräftige Schwänze.

Auf den südlichen Kontinenten lebt eine eigenartige Familie schwanzloser Lurche. Es sind die Leptodactylidae oder Südfrosche. Früher galten diese Tiere als Unterfamilie der Kröten (Bufonidae); denn in einigen Eigenschaften sind sie den Kröten recht ähnlich.

Zu den Leptodactylidae gehören die Antillenfrösche der Gattung *Eleutherodactylus* – meist kleine, oft sehr farbenfrohe Tiere. Sie bevölkern Süd- und Mittelamerika sowie die karibischen Inseln. Daher stammt ihr Name Antillenfrösche.

Die Antillenfrösche verbergen sich tagsüber unter Steinen, Holzstücken oder in anderen geeigneten Verstecken. Einige Arten halten sich in der Nähe von Flüssen auf und haben – wie unsere Gras- und Wasserfrösche – Schwimmhäute zwischen den Zehen ihrer Hinterfüße. Aber den meisten *Eleutherodactylen* fehlen sie. Statt dessen tragen diese Frösche an den Fingern und Zehen kleine Haftscheiben. Die Haftscheiben werden besonders von denjenigen Arten benötigt, die in den Blatttrichtern epiphytischer – auf Bäumen wachsender – Bromeliaceen wohnen.

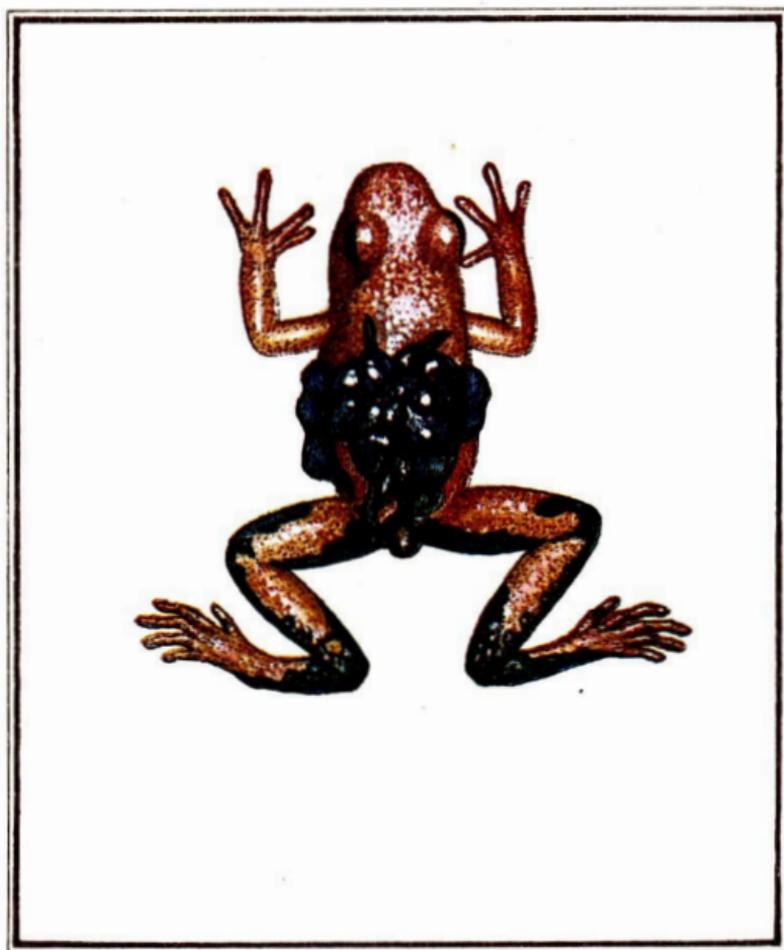
Alle Antillenfrösche legen ihre Eier auf dem Land. Der amerikanische Forscher W. Gardner Lynn untersuchte die Embryonalentwicklung der auf Jamaika lebenden Art *Eleutherodactylus nubicola*. Er fand, daß aus den sehr dotterreichen Eiern ein Embryo hervorgeht, der in keinem Stadium einer Kaulquappe ähnelt, trotz seines Schwanzes mit kräftig entwickelter oberer und unterer Flosse. Der Embryo besitzt zu keiner Zeit Kiemen, bildet nie Hornzähne und entwickelt kein Seitenliniensystem. An der Schnauzenspitze erscheint ein horniger Eizahn, mit dem das schlüpfende Fröschlein die Gallerthüllen seines Eis durchstößt. Schon 8 Stunden nach dem Schlüpfen ist



Embryo des Antillenfrosches Eleutherodactylus nubicola. Bei diesem Tierchen erinnert nur noch der Schwanz an eine Kaulquappe. Er ist auch noch vorhanden, wenn das Fröschlein aus dem Ei schlüpft, bildet sich dann aber rasch zurück.

der Schwanz zu einem kleinen Rest zusammengeschrumpft, der bald völlig verschwindet.

Die Entwicklung der Antillenfrösche ist zwar das vollkommenste Beispiel für eine direkte Entwicklung bei den schwanzlosen Lurchen, jedoch bei weitem nicht das einzige. Direkte Entwicklung gibt es mindestens in zehn der dreizehn Familien der Frösche und Kröten. Bei den geschwänzten Lurchen ist sie allerdings seltener. Die direkte Entwicklung der Anuren ist sicher mehrfach aus der indirekten hervorgegangen. Diese Tendenz zur Unterdrückung des Kaulquappenstadiums verwundert den Zoologen nicht; denn sie liegt auf der Linie der allgemeinen Entwicklungstendenz der niederen Vierfüßer, sich aus ihrer Abhängigkeit vom Wasser zu befreien.



*Auch manche Frösche pflegen ihre Brut. Das Männchen des peruanischen Zweifarben-Blattsteigers (*Phyllobates bicolor*) schleppt die Kaulquappen auf seinem Rücken.*

Auch unter den Schwanzlurchen gibt es Arten, deren Eier und Larven sich auf dem Land entwickeln. Besonders zahlreich sind sie unter den Lungenlosen Salamandern (Plethodontidae) der neuen Welt. Diese Lungenlosen Salamander sind die einzigen Schwanzlurche, denen es von der nördlichen gemäßigten Zone her gelang, die Tropen in größerer Artenzahl zu besiedeln. Alle der nahezu 150 Plethodontiden des tropischen Mittel- und Südamerika legen ihre Eier auf dem Land. Die Weibchen der meisten Arten pflegen ihre Gelege, bis die Jungen schlüpfen.

fen. Daher kann die Zahl ihrer Eier gering sein; selbst bei den fruchtbaren tropischen Arten beträgt sie nicht einmal fünfzig. In den gemäßigten Breiten Nordamerikas bringen die Lungenlosen Salamander kaum halb soviel Eier hervor.

Die Jungen des europäischen Alpensalamanders wachsen im Mutterleib heran. Die kleinen Salamander werden erst geboren, wenn sie ihre Metamorphose durchlaufen haben. Bei diesem sehr sicheren Verfahren kann es sich ein Salamanderweibchen leisten, je Wurf nur zwei Junge zu gebären. Warum es die Mehrheit der Amphibien dennoch »vorzieht«, sich über Wasserlarven zu entwickeln, wurde schon besprochen.

Geschlechtsreife Larven

Im »See« von Xochimilco, einem etwa 20 bis 25 km südöstlich der mexikanischen Hauptstadt gelegenen System von Wasserarmen und Inseln, lebt eine eigentümliche Molchlarve, der Axolotl (*Ambystoma mexicanum*). Diese bis zu etwa 30 cm langen Amphibien haben – wie andere Molchlarven – jederseits drei äußere und vier innere Kiemen. Sie besitzen eine Lunge. Augenlider fehlen, der Schwanz ist hoch, seitlich abgeflacht und von einem breiten Flossensaum umgeben, der sich auf dem Rücken des Tieres bis weit nach vorn erstreckt. Die Axolotl sind dunkelbraun, graubraun oder samtschwarz gefärbt; meist ist ein Muster stecknadelkopfgroßer, dunkler Flecken mehr oder weniger deutlich zu erkennen. Diese Tiere, die freilebend nur im See von Xochimilco vorkommen, gleichen zwar weitgehend den Larven anderer Molche, z. B. denen des nordamerikanischen Tigerquerzahnmolches (*Ambystoma tigrinum*), verwandeln sich aber im Gegensatz zu jenen unter natürlichen Bedingungen niemals in die salamanderähnliche Landform. Dennoch pflanzen sie sich fort. Obwohl sie nur Larven sind, produzieren die mexikanischen Axolotl Eier und Spermien. Die Fähigkeit, sich als Larve fortzupflanzen, bezeichnen wir als Neotenie.

Mit dieser merkwürdigen Erscheinung haben sich viele

Biologen beschäftigt, die natürlich gern wissen möchten, warum es Neotenie gibt und wodurch sie zustande kommt. Darüber hinaus fragen sie sich: Ist Neotenie vielleicht ein Weg, der zu stammesgeschichtlich Neuem führt?

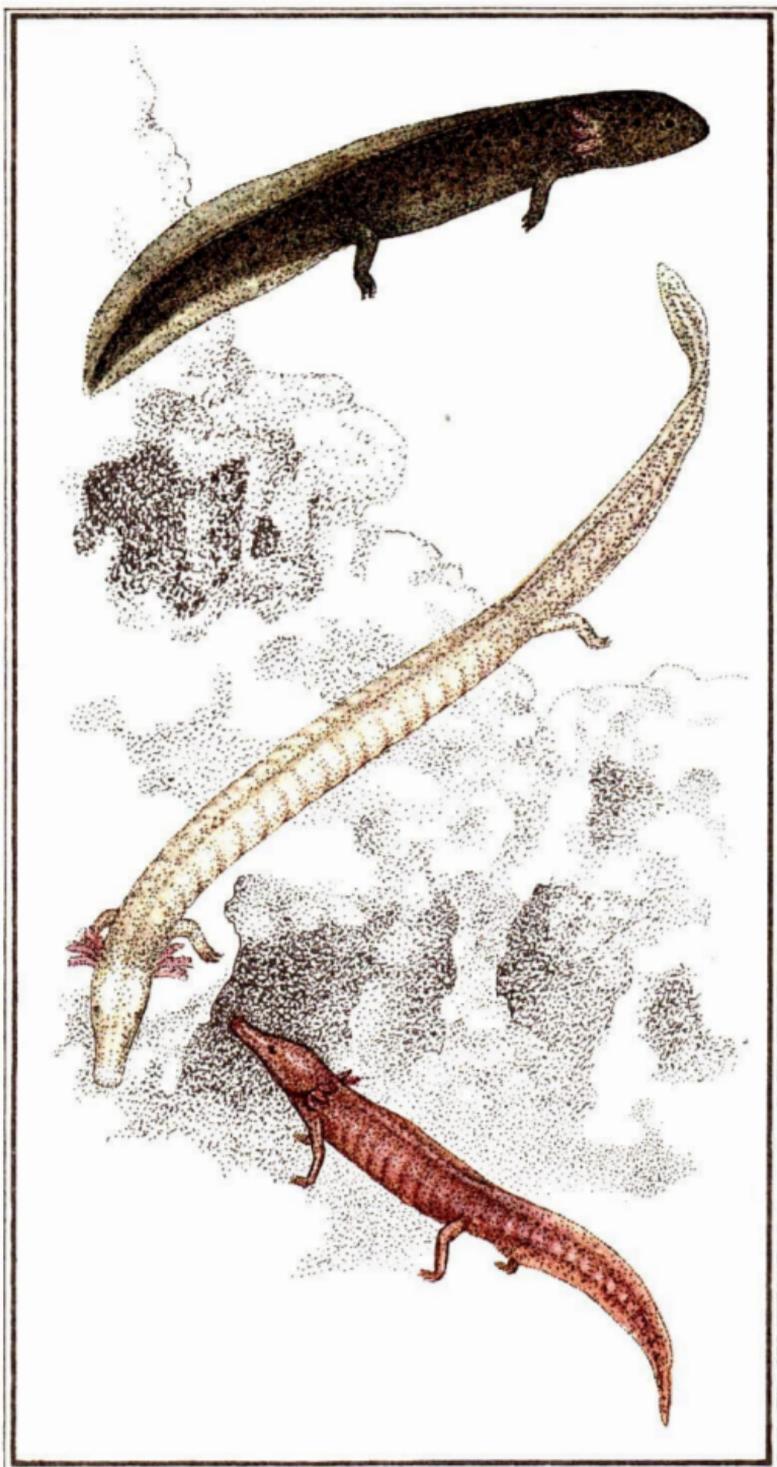
Könnten nicht beispielsweise aus Fröschen und Molchen oder Schmetterlingen, Käfern sowie anderen Arten mit Metamorphose einfach dadurch neue Tierformen entstehen, daß schon ihre Larven geschlechtsreif werden? Aus Fröschen entstünden so fischähnliche Wesen, aus Fliegen und Schmetterlingen Würmer. Vielleicht geschieht das gelegentlich schon allein deshalb, weil die Tiere aus irgendeinem Grund ein Hormon nicht mehr erzeugen, das sie zur Verwandlung benötigen.

Der mexikanische Axolotl beweist, daß eine Art tatsächlich eine andere hervorbringen kann, die ihrer Larve gleicht; denn seine nahen Verwandten sind alle Molche mit der Fähigkeit, sich völlig zu verwandeln. Da sich auch der Axolotl im Laboratorium zur Metamorphose bringen läßt, können wir nicht bezweifeln, daß er von Vorfahren abstammt, die sich regelmäßig zu einer Landform umbildeten. Wie der Axolotl sind zweifellos auch die blinden Olme (*Proteus anguineus*) in den unterirdischen Höhlen Jugoslawiens geschlechtsreife Larven; denn sie atmen nicht nur durch ihre Lungen, sondern auch mit äußeren Kiemen. Ihre Gliedmaßen sind schwächlich, der Schädel ist weitgehend knorpelig, Augenlider fehlen. Im Gegensatz zu den Axolotln verwandeln sich die Olme aber unter keinen Umständen mehr zum reifen Molch. Unter den schon erwähnten nordamerikanischen Lungenlosen Salamandern gibt es weitere neotene Arten.

Es ist also sicher, daß durch Neotenie stammesgeschichtlich neue Formen entstehen. Eine andere Frage ist, wie oft das geschieht.

Auch unter Molchen, die sich gewöhnlich verwandeln,

Neotene Schwanzlurche. Von oben nach unten: Axolotl (Ambystoma mexicanum) aus Mexiko, Grottenolm (Proteus anguineus) aus Jugoslawien und Rathbunscher Brunnenmolch (Typhlomolge rathbuni) aus Texas, der dem Grottenolm zwar sehr ähnlich, aber nicht näher mit ihm verwandt ist



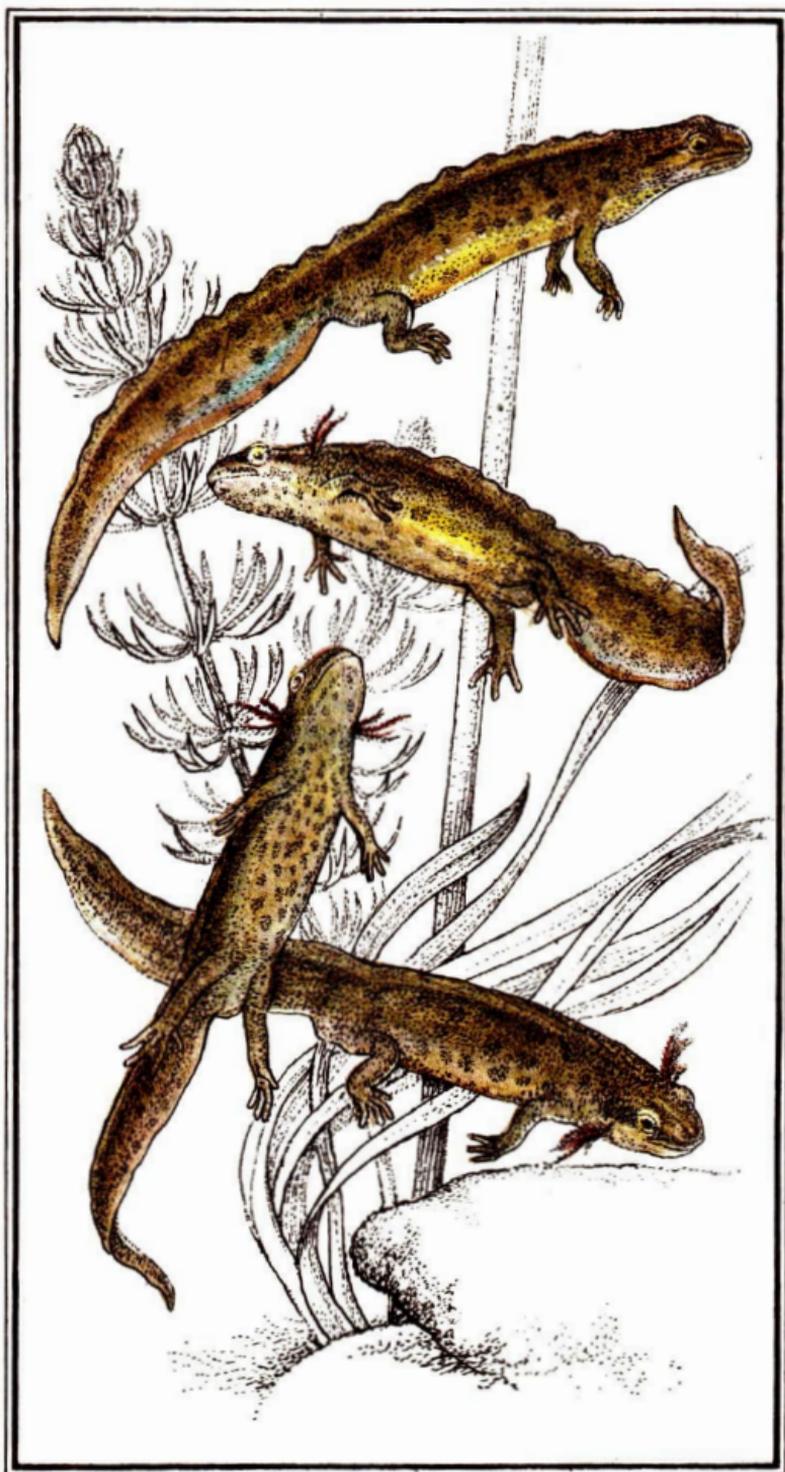
findet man immer wieder einmal geschlechtsreife Larven. Das gilt auch für die mitteleuropäischen Arten. In den oberitalienischen Seen sollen ziemlich regelmäßig neotene Bergmolche (*Triturus alpestris*) vorkommen. Bei anderen finden wir gewöhnlich erst unter vielen Tausenden von Molchen einmal eine geschlechtsreife Larve. Gelegentlich erscheinen solche neotenen Molche aber in großer Anzahl. Beispielsweise fand man im Sommer 1937 in einer alten Kiesgrube am Stadtrand von Köln unter 2 006 Teichmolchen (*Triturus vulgaris*) 293 neotene Tiere. Das waren immerhin 14,6% der gefangenen Molche. Bei weitem die meisten der neotenen Tiere waren Weibchen. Trotz intensiver Bemühungen fand man keinen Hinweis auf die Ursache dieses Phänomens. Im Wasser der Kiesgrube lebten auch Kammolche, unter denen es keine neotenen Larven gab. Die Wasserfrösche entwickelten sich dort ebenfalls normal. Auch die Teichmolche der benachbarten Gewässer waren vollkommen entwickelte Tiere. Noch im Herbst verschwanden die neotenen Molche fast alle. Offensichtlich hatten sie sich nach und nach doch noch verwandelt. Im Frühjahr 1938 trocknete das Gewässer aus, so daß im folgenden Jahr keine Molche gefangen wurden.

Die Fähigkeit, als Larve geschlechtsreif zu werden, ist offenbar bei vielen Molchen latent vorhanden. Welche Bedingungen aktivieren aber diese Fähigkeit?

Zur Beantwortung sind besonders die gründlichen Untersuchungen über die Verwandlung des mexikanischen Axolotls interessant. Die Forscher suchten zwar vor allem nach den Ursachen der Verwandlung der neotenen Molche. Aber aus den Erkenntnissen, die sie hierbei gewannen, lassen sich auch Schlüsse darauf ziehen, warum die Verwandlung unter gewissen Umständen unterbleibt.

Schon von 1875 bis 1876 war es Marie von Chauvin am Freiburger Zoologischen Institut gelungen, Axolotl zur

Ungewöhnlich viele neotene Teichmolche in einer Kiesgrube bei Köln im Jahre 1937. Von oben nach unten: normales Männchen, neotenes Männchen im prächtigen Hochzeitskleid mit deutlich erkennbaren äußeren Kiemen und noch spitzem Larvenkopf, neotenes Weibchen und ein weiteres neotenes Männchen

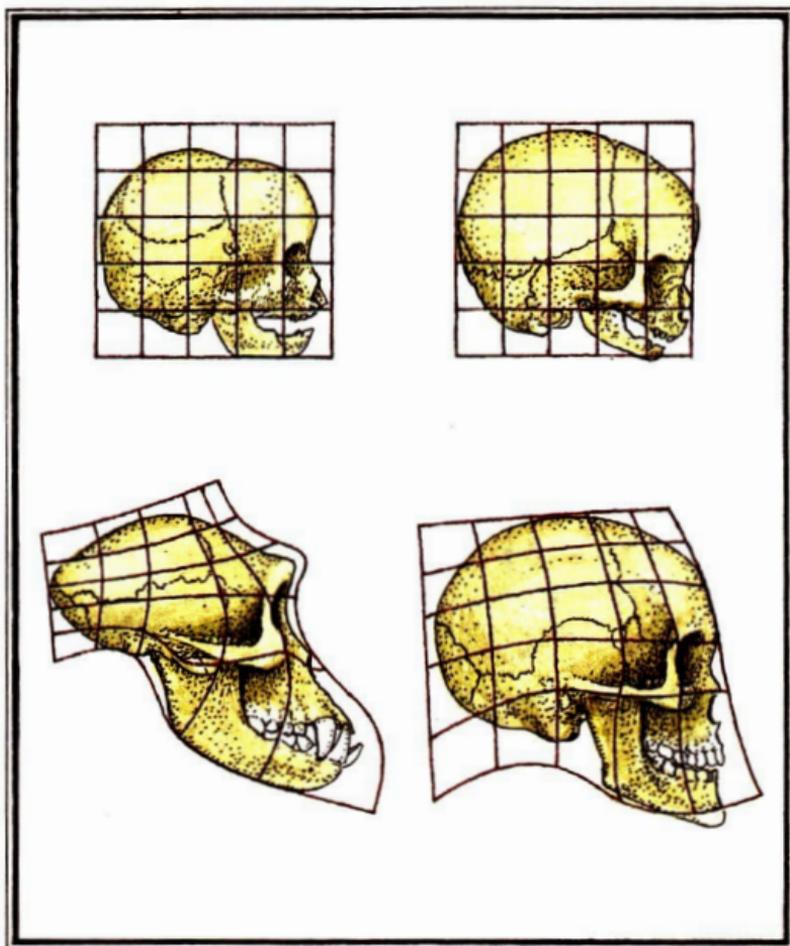


Landform zu verwandeln. Sie entzog den Tieren nach und nach das Wasser und zwang sie somit zur Luftatmung. Danach wurden aus ihnen salamanderähnliche Landbewohner.

Später fand man, daß sich mexikanische Axolotl ebenso wie andere Amphibienlarven durch Verfüttern von Schilddrüsen oder die Zufuhr von Thyroxin verwandeln. Das deutet darauf hin, daß bei neotenen Molchen die Tätigkeit der Schilddrüse gestört ist. Die mikroskopische Untersuchung dieses Organs scheint das zu bestätigen. Vermutlich produzieren die Drüsen zwar das Hormon, können es aber nicht in die Blutbahn abgeben. Daß die Schilddrüse neotener Tiere durchaus wirksames Hormon erzeugt, ergibt sich daraus, daß sich nach dem Verfüttern von Axolotlschilddrüsen Kaulquappen zu Fröschen verwandeln. Die primäre Ursache für die Wirkungslosigkeit der Axolotlschilddrüse im eigenen Körper ist wahrscheinlich ein Defekt der Hirnanhangsdrüse, der Hypophyse. Damit könnte es zusammenhängen, daß neotene Molche oft Albinos, also farblos, sind; denn die Hypophyse beeinflußt auch die Körperfärbung. Man fand z. B. albinotische neotene Larven des Fadenmolchs (*Triturus helveticus*). Auch die in Gefangenschaft lebenden mexikanischen Axolotl sind meist weiße Tiere. Allerdings ist der Albinismus bei Amphibien keineswegs auf neotene Formen beschränkt.

Die ständig neotenen Olme verwandeln sich nicht unter dem Einfluß von fremdem Schilddrüsenhormon. Das wurde in einem sehr eleganten Versuch bewiesen. Man verpflanzte ein Hautstück eines Axolotls auf einen Olm. Dann spritzte man dem Tier Thyroxin. Während das Implantat sich in einer für die Metamorphose typischen Weise umbildete, blieben der Olm und seine Haut unverändert.

Soviel wir wissen, sind die Nachkommen gelegentlich auftretender geschlechtsreifer Larven bei Arten, die sich gewöhnlich vor dem Erreichen der Geschlechtsreife verwandeln, nicht besonders zur Neotenie veranlagt. Beispielsweise verwandelten sich die im Labor gehaltenen Nachkommen der schon erwähnten neotenen Teichmolche aus der Kölner Kiesgrube genauso wie normale Tiere.



Neotenie des menschlichen Schädels. Während die Schädel des noch ungeborenen Schimpansen (oben links) und des ungeborenen Menschen einander sehr ähnlich sind, unterscheiden sich die Schädel der Erwachsenen erheblich. Zwischen den Schädeln des jugendlichen und des erwachsenen Schimpansen (links unten) bestehen deutliche Unterschiede. Das Kopfskelett des erwachsenen Menschen bleibt dem jugendlichen hingegen sehr ähnlich, wie das relativ wenig verformte Koordinatensystem zeigt.

Obwohl auch heute noch vieles über die tatsächlichen Ursachen regelmäßiger oder gelegentlich auftretender Neotenie unklar ist, läßt sich doch sagen, daß diese Erscheinung den Verlauf der Stammesgeschichte sicherlich wiederholt beeinflußt hat, jedenfalls bei den Schwanzlur-

chen. Ein einfacher erblicher Hypophysen- oder Schilddrüsendefekt genügt aber vermutlich nicht, um auf diesem Wege eine konstant neotene Art entstehen zu lassen. Die Tiere müssen ja nicht nur ständig Larven bleiben, sondern sich auch in diesem Zustand fortpflanzen.

Aber die häufige Neotenie unter den Urodelen ist doch eine Ausnahme. Schon bei ihren nächsten Verwandten, den Froschlurchen, gibt es keine neotenen Formen mehr. Ein Grund hierfür könnte die mächtige Darmspirale ihrer Larven sein, die soviel Platz benötigt, daß für die Entwicklung von Keimzellen in der Leibeshöhle der Kaulquappen kein Platz bleibt.

Dennoch ist es nicht ausgeschlossen, daß Neotenie den Verlauf der Stammesgeschichte der verschiedenartigsten Tiere und Pflanzen wiederholt beeinflußt hat. Vielleicht entstanden sogar die Wirbeltiere einmal aus neotenen Larven von Manteltieren (Tunicaten).

Auch bei Tieren ohne ausgesprochene Larvenform und ebenso unter den Pflanzen traten verschiedentlich Arten oder größere systematische Einheiten auf, die sich von ihren Vorfahren dadurch unterschieden, daß sie noch als Erwachsene jugendliche Merkmale besaßen. Auch der erwachsene Mensch weist gegenüber seinen nächsten Verwandten – den Menschenaffen – verstärkt jugendliche Züge auf.

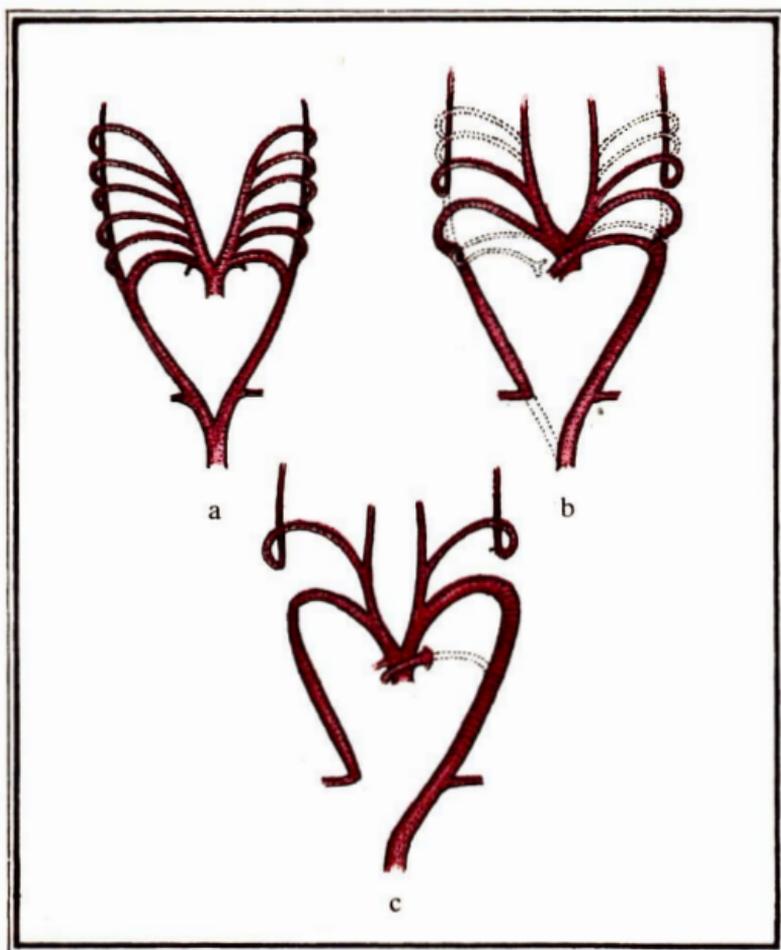
Jugendstadien und Vorfahren

Die Kaulquappen gleichen in ihrer gesamten Erscheinung mehr einem Fisch als dem Frosch, zu dem sie sich später einmal verwandeln werden. Wie verschiedene Fische tragen sie einen Flossensaum, der ihren Körper auf seiner Mittellinie umgibt. Auch ihre Kiemen haben die Kaulquappen wohl mit den Fischen, aber nicht mit ihrem eigenen erwachsenen Stadium gemein. Da die Vorfahren der Frösche sicher einmal Fische gewesen sind, treten bei den Jugendstadien der Anuren also noch Merkmale ihrer Ahnen auf, die dann bei den erwachsenen Tieren nicht mehr vorkommen. Ähnliche Zusammenhänge sind im Tierreich weit verbreitet. Der Jenenser Zoologe Ernst

Haeckel hat sie im Jahre 1866 in seinem Werk »Generelle Morphologie der Organismen« folgendermaßen charakterisiert: »Die Ontogenie (Individualentwicklung) ist die kurze und schnelle Rekapitulation (Wiederholung) der Phylogenie (Stammesgeschichte), bedingt durch die physiologischen Funktionen der Vererbung und Anpassung. Das organische Individuum wiederholt während des raschen und kurzen Laufes seiner individuellen Entwicklung die wichtigsten von denjenigen Formveränderungen, welche seine Voreltern während des langsamen und langen Laufes ihrer paläontologischen Entwicklung nach den Gesetzen der Vererbung und Anpassung durchlaufen haben.«

In seiner 1872 erschienenen »Monographie der Kalkschwämme« bezeichnete Haeckel diesen Zusammenhang als Biogenetisches Grundgesetz. Haeckel war ein begeisterter Anhänger Darwins, dessen Hauptwerk »Die Entstehung der Arten« 1859, also erst wenige Jahre vor Haeckels »Genereller Morphologie«, erschienen war. Darwin hatte erkannt, daß unsere heutige Organismenwelt das Ergebnis eines sich über viele Millionen Jahre hinziehenden Entwicklungsvorgangs ist, der dazu geführt hat, daß aus einer Urform oder wenigen äußerst primitiven Urformen die ganze Vielfalt der Tierwelt und der Pflanzenwelt hervorging, die in der Gegenwart unseren Planeten bevölkert.

Haeckel machte es sich zur Aufgabe, den Verlauf dieser Entwicklung zu rekonstruieren. Die Ergebnisse dieser Rekonstruktion stellte er dann in Form von Stammbäumen dar. Hierbei war ihm das Biogenetische Grundgesetz eine wesentliche Hilfe. Er begründete das einmal mit folgenden Worten: »Wenn dieses große Grundgesetz der Ontogenese und Phylogenese im eigentlichen Sinne des Wortes volle und unbedingte Geltung hätte, so würden wir nur mit Hilfe des Mikroskops und des anatomischen Messers die Formenreihe festzustellen haben, welche das befruchtete Ei des Menschen bis zu seiner vollkommenen Ausbildung durchläuft; wir würden dadurch sofort uns ein vollständiges Bild von der merkwürdigen Formenreihe verschaffen, welche die tierischen Vorfahren des Menschengeschlechts von Anbeginn der organischen



Entwicklung des Blutkreislaufs im menschlichen Embryo. Während im jungen Keim (a) noch wie bei unseren Fischvorfahren rechts und links »Kiemenbogenarterien« (b) vorhanden sind, werden diese während der Embryonalentwicklung allmählich zu dem typisch menschlichen Arteriensystem (c) umgebildet.

Schöpfung an bis zum ersten Auftreten des Menschen durchlaufen haben.«

Leider ist dieses Biogenetische Grundgesetz kein eigentliches Gesetz, das immer gilt, sondern nur eine Regel, die, wie später einmal festgestellt wurde, im Tierreich in nicht ganz 70% zutrifft. Auch Haeckel wußte, daß die Ontogenie die Phylogenie nicht unverfälscht widerspiegelt. Er unterschied daher palingenetische Phasen der In-

dividualentwicklung, in denen sich Merkmale stammesgeschichtlicher Vorfahren erkennen lassen, von veränderten, gestörten oder gefälschten Phasen, den sogenannten Caenogenesen. Das vorübergehende Auftreten von Kiemenspalten bei den Embryonen der Landwirbeltiere ist eine Erscheinung der Palingenese, die daher rührt, daß ihre Vorfahren einmal im Wasser gelebt und mit Kiemen geatmet haben. Die Plazenta – der Mutterkuchen der Säugetiere –, die den Embryo mit Sauerstoff und Nahrung versorgt, ist ein caenogenetisches Merkmal; denn in der Vorfahrenreihe der Säugetiere hat es selbstverständlich nie erwachsene Individuen mit einer Plazenta gegeben.

Durch die zahlreichen Caenogenesen wird das Biogenetische Grundgesetz für das Ermitteln der Vorfahren eines Organismus stark entwertet; denn es gibt in der Regel kein Mittel, wodurch wir Caenogenesen und Palingenesen unterscheiden können.

Um das Biogenetische Grundgesetz gab es viele Diskussionen, die biologiegeschichtlich sehr interessant sind und auf die wir hier kurz eingehen wollen.

Der in diesem Gesetz formulierte Zusammenhang ist nicht etwa Ernst Haeckel zum ersten Mal aufgefallen. Allerdings wurde er von seinen Vorgängern meistens anders interpretiert; denn vor 1859 – dem Erscheinungsjahr von Darwins »Entstehung der Arten« – war den Biologen die Vorstellung, daß sich verschiedenartige Organismen einmal auseinanderentwickelt haben, noch weitgehend fremd. Man hatte damals aber schon bemerkt, daß nicht alle Lebewesen die gleiche Organisationshöhe aufweisen. Einige Wissenschaftler versuchten überhaupt, alle Naturkörper – von den Mineralien über die Pflanzen und Tiere bis hin zum Menschen, einer sogar bis zu den Engeln – in eine Stufenleiter einzuordnen.

Wenn man die Wissenschaftler aus dem 18. oder aus der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts gefragt hätte, warum sie bestimmte Naturkörper höher oder niedriger in der Stufenleiter anordnen als bestimmte andere, hätten sie vermutlich nur recht verworrene Antworten gegeben. Auch heute ist es schwierig, das subjektive Werturteil, das wir spontan fällen, wenn wir z. B. einen Affen als höheres

Wesen als eine Spitzmaus oder die Wirbeltiere als höher organisiert ansehen als die Wirbellosen, auf ein objektives Kriterium zurückzuführen, das durchgängig in allen Vergleichen angewandt werden kann.

Jedoch so unklar die Begriffe »hoch« und »niedrig« auch waren, sie erlaubten doch schon vor der Entwicklung der Abstammungslehre, den später durch Haeckel im Biogenetischen Grundgesetz formulierten Zusammenhang zu erkennen, obgleich man ihn zu jener Zeit natürlich anders beschreiben mußte.

Schon 1821 bemerkte der Hallenser Anatom Johann Friedrich Meckel (1781–1853), »daß der Embryo höherer Tiere, ehe er eine vollkommene Ausbildung erreicht, mehrere Stufen durchläuft« und »daß diese verschiedenen Stufen denen entsprechen, auf welchen tieferstehende Tiere das ganze Leben hindurch erscheinen«.

Hieraus schloß Meckel, »daß das höhere Tier in seiner Entwicklung dem Wesentlichen nach die unter ihm stehenden bleibenden Strukturen durchläuft«.

Später wies Darwin auf solche Beziehungen hin, um seine Abstammungslehre zu stützen. Das Biogenetische Grundgesetz stützt diese Lehre deshalb, weil wir es nur mit Hilfe dieser Lehre verstehen können; denn die Wahrscheinlichkeit, daß eine Theorie richtig ist, wird um so größer, je mehr Tatsachen sich durch sie überzeugend erklären lassen.

Der berühmte Embryologe Karl Ernst von Baer (1792–1876) faßte die Beziehung zwischen der Embryonalentwicklung und den Merkmalen der verschiedenen Arten allerdings etwas anders auf als Meckel und Haeckel. Nach seiner Meinung erscheinen während der Entwicklung eines Lebewesens zuerst die allgemeinen und später die speziellen Merkmale. Zuerst sollen also die charakteristischen Eigenschaften der Klasse, dann die der Ordnung, darauf die der Familie und später die der Gattung erscheinen. Die besonderen Eigentümlichkeiten der Art bilden sich erst ganz zum Schluß der Individualentwicklung. Deshalb soll ein bestimmter Embryonalzustand nie einem anderen erwachsenen Stadium gleichen, sondern nur den Embryonalzuständen anderer Arten.

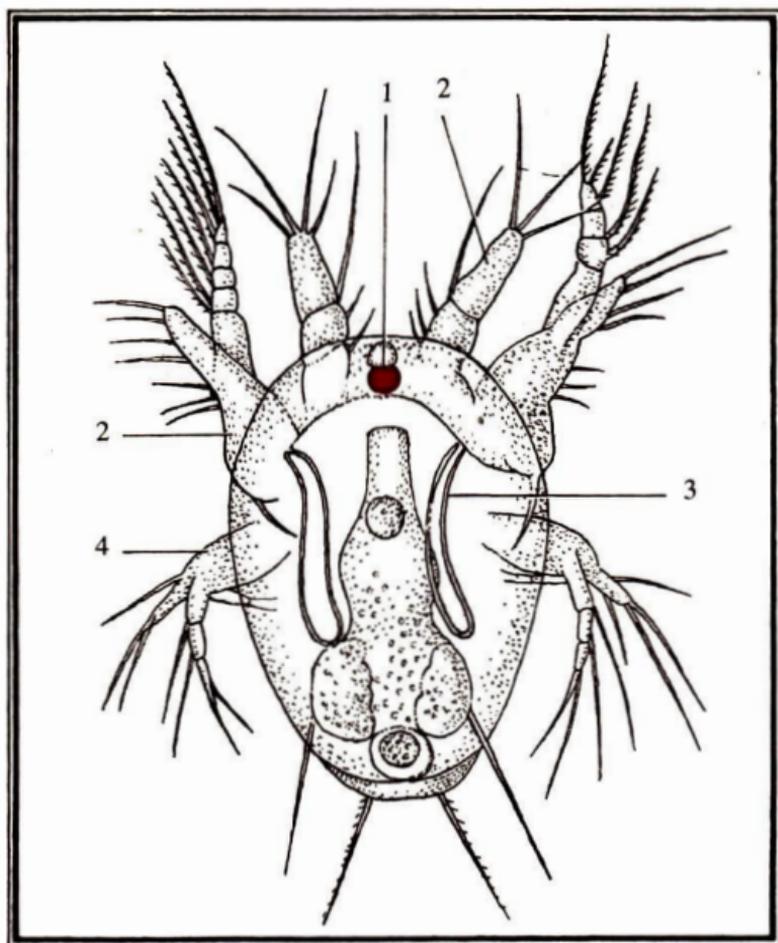
Wie ähnlich die jungen Embryonen grundverschiede-

ner Arten desselben Tierstamms sein können, illustrierte von Baer treffend durch ein Mißgeschick, das ihm widerfahren war: »Die Embryonen der Säugetiere, Vögel, Eidechsen und Schlangen, wahrscheinlich auch der Schildkröten, sind einander im frühesten Stadium sowohl als Ganzes wie in der Ausbildung der Teile tatsächlich so ähnlich, daß wir sie oft nur ihrer Größe nach unterscheiden können. In meinem Besitz befinden sich 2 Embryonen in Spiritus, deren Namen ich beizufügen vergaß, und es ist mir nun unmöglich, anzugeben, welcher Klasse sie angehören. Sie können Eidechsen, kleine Vögel oder sehr junge Säugetiere sein, so vollkommen gleichen sich diese Tiere in der Bildungsweise von Kopf und Rumpf. Die Gliedmaßen fehlen noch bei den Embryonen. Aber selbst wenn sie in diesem frühesten Entwicklungsstadium vorhanden wären, würden wir nichts dadurch erfahren, denn die Füße der Eidechsen und Säugetiere, die Flügel und Füße der Vögel sowie die Hände und Füße des Menschen entstehen alle aus derselben Grundform.«

Natürlich kann es auch kaum anders sein, als daß die Entwicklungsstadien verschiedener Tiere einander immer ähnlicher werden, je jünger sie sind. Die meisten Organismen beginnen ihre Entwicklung als befruchtete Eizelle, die dann anfängt, sich zu teilen. Die Anlagen der Organe sind verständlicherweise zuerst vollkommen ungegliedert und unterscheiden sich bei verschiedenen Arten kaum oder überhaupt nicht. Erst im Laufe ihrer Entwicklung erlangen sie dann ihre charakteristische Form.

Aber nicht so selbstverständlich ist, daß bestimmte embryonale Eigenschaften nur bei wenigen Arten auftreten. Diese Erscheinung ist ein ernsthafter Hinweis auf eine stammesgeschichtliche Verwandtschaft (jedenfalls wenn man nicht annehmen muß, es handele sich um unabhängig voneinander erworbene Ähnlichkeiten).

Viele Krebse haben ein charakteristisches Larvenstadium, den Nauplius, ein meist mikroskopisch kleines, sackförmiges Wesen mit einem unpaaren Auge und drei Paaren von Gliedmaßen. In der Krebsordnung der Rankenfüßer gibt es verschiedene parasitische Arten, die so weit zurückgebildet sind und die charakteristischen Krebsmerkmale so vollkommen verloren haben, daß man



Naupliuslarve der niederen Krebse. Diese durch drei Gliedmaßenpaare und ein einfaches Auge gekennzeichnete Larve ist sehr vielen im Erwachsenenstadium völlig verschiedenen niederen Krebsen gemeinsam. 1 – Auge; 2 – Antennen; 3 – Ausscheidungsorgan; 4 – Mandibel

nicht erkennen könnte, daß sie Krebse sind, entwickelten sie sich nicht über eine typische Naupliuslarve. In diesem Falle erfahren wir also durch die Ähnlichkeit zweier Embryonalstadien etwas über eine stammesgeschichtliche Verwandtschaft und nicht daraus, daß sich ein embryonaler Zustand und ein erwachsenes Tier ähnlich sind.

Nicht jeder berechnigte Schluß aus embryonalen Besonderheiten auf stammesgeschichtliche Zusammenhänge beruht also auf dem Biogenetischen Grundgesetz, das

nicht verschiedene jugendliche Merkmale miteinander vergleicht, sondern jugendliche und imaginale Strukturen. Es gibt also auch noch andere Beziehungen als die im Biogenetischen Grundgesetz formulierte Beziehung zwischen embryonalen Eigenschaften und Strukturen von Vorfahren und Verwandten. Wir haben schon über die Neotenie gesprochen. Die Beziehung neotener Organismen zu ihren Vorfahren ist ja geradezu umgekehrt, als es das Biogenetische Grundgesetz vorschreibt; denn die Erwachsenen neotener Arten zeichnen sich durch Merkmale ihrer jugendlichen Vorfahren aus. Die Art und Weise der Beziehungen zwischen embryonalen oder larvalen sowie imaginalen Eigenschaften verschiedener Organismen ergibt sich daraus, wie sich die Embryonalentwicklung während der Evolution der betreffenden Organismen veränderte.

Die verschiedenen Formen der Abänderung des Verlaufs der Individualentwicklung, die stammesgeschichtlich zu Unterschieden zwischen den Erwachsenen oder auch den Embryonen von Nach- und Vorfahren führen, nennt man biometabolische Modi. Wir können sie hier nicht alle besprechen. Erwähnt seien nur die häufig benutzten Begriffe Archallaxis, Deviation und Anaboli, die der sowjetische Zoologe Alexei N. Sewertzoff prägte.

Archallaxis heißt unterschiedliche Entwicklung zweier Formen vom Beginn der Embryonalentwicklung an. Deviation bedeutet das Abweichen der Entwicklung auf einem mittleren Stadium. Anaboli ist die Entwicklung des Nachfahren über das Endstadium seines Vorfahren hinaus.

Nur der letzte dieser drei Modi – die Anaboli – führt zur Nachahmung – Rekapitulation – von Erwachsenenstadien durch den Embryo oder die Larve. Beispielsweise hat der Schädel eines noch ungeborenen 5 Monate alten heutigen Pferdes genau die Form des Kopfes seines erwachsenen, etwa fuchsgroßen, mehrzehigen Vorfahren *Eohippus* aus dem frühen Tertiär. Das kommt daher, weil die heutigen Pferde längere Zeit wachsen und größer werden als ihre Vorfahren, ihr Schädel sich aber, während er heranwächst, noch in gleicher Weise umformt.

Entwickelt sich eine bestimmte Struktur bei den Nach-

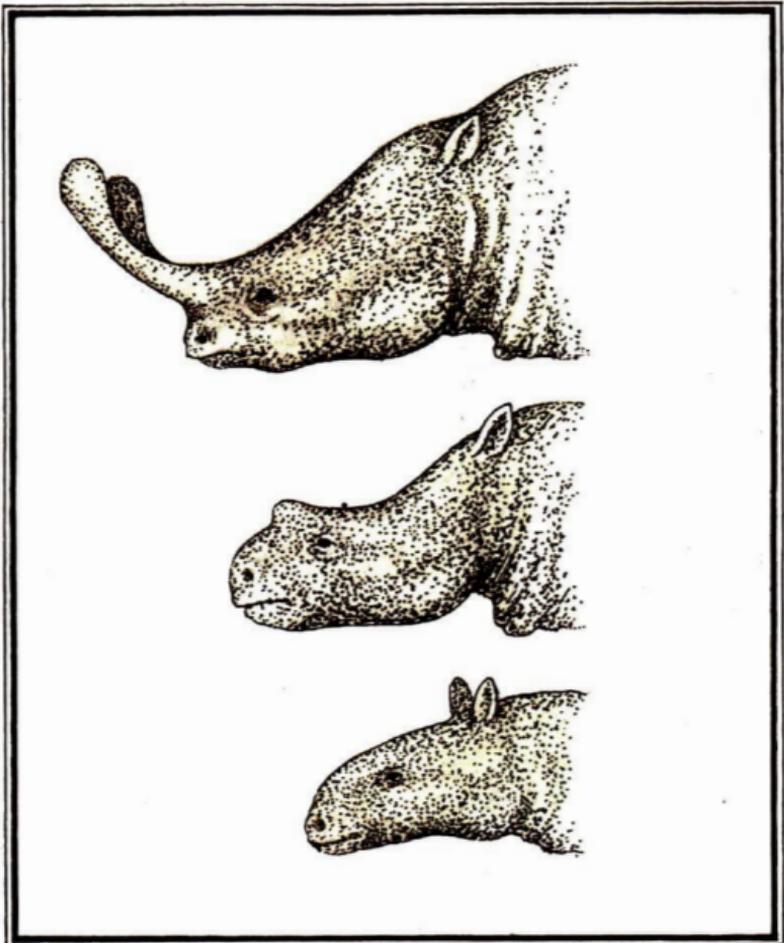
fahren schneller als bei der Stammform (sogenannte Heterochronie), dann kann sie ebenfalls schon in einem Jugendstadium so ausgeprägt sein, wie es in der Stammform erst bei den Erwachsenen der Fall war.

Während des Tertiärs – vom unteren Eozän bis zum mittleren Oligozän – lebten in Nordamerika merkwürdige Huftiere aus der Verwandtschaft der Pferde, die Titanotherien. Sie wurden im Verlauf ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung ständig größer. Eine frühere Gattung, die *Lamdotherium* genannt wird, war nur 70 cm lang. Das *Brontotherium* aus dem Oligozän erreichte hingegen eine Länge von über 4 m. Noch auffallender als der Körper vergrößerten sich die paarigen Knochenhörner, die nebeneinander auf der Schnauzenspitze dieser Tiere saßen. An den frühen Formen zeigten sie sich erst bei den erwachsenen Exemplaren, bei den späteren Arten der Titanotherien entwickelten sich die Hörner schon vor der Geburt.

Die verschiedenen Eigenarten von Embryonen und Larven geben uns also auf die eine oder andere Weise Aufschluß über Vorfahren und über die Stellung lebender Organismen im natürlichen System. Oft – aber nicht immer – entspringen diese Erkenntnisse dem Umstand, daß jugendliche Merkmale Eigenschaften erwachsener Vorfahren gleichen.

Die auf den ersten Blick völlig rätselhaften Zähne in den Kiefern der Embryonen von Bartenwalen oder die Kiemenspalten bei noch ungeborenen lungenatmenden Landtieren und andere ähnliche Erscheinungen werden als Erbe stammesgeschichtlicher Vorfahren grundsätzlich verständlich. Dennoch ist es erstaunlich, wie lange solche Strukturen erhalten bleiben. Die Vorfahren des Menschen verließen das Wasser vor mindestens 300 Millionen Jahren. Daß trotzdem auch heute noch bei menschlichen Embryonen Kiemenspalten erscheinen, muß im Lichte anderer Tatsachen verwundern.

Die in den Keimzellen aller Lebewesen in jeder Generation auftretenden Mutationen würden bei allen Tieren die verschiedensten Strukturen und Organe allmählich funktionsuntüchtig machen oder gar zum Verschwinden bringen, merzte die natürliche Auslese Individuen mit



Drei Titanotherien aus dem Tertiär. Unten eine frühe, hornlose Form, darüber eine spätere Art mit einem kleinen Horn; oben eine noch später aufgetretene Art mit Riesenhörnern. Diese Tiere mit den großen Hörnern trugen schon als Junge kleine Auswüchse auf dem Kopf und glichen darin ihren erwachsenen stammesgeschichtlichen Vorfahren.

erblichen Schäden nicht ständig aus. Fehlt Auslese, so vermehren sich diese Fehler ungestört.

Verschiedene Fische und Amphibien, die seit vielen Generationen in dunklen Höhlen leben, haben ihre Körperfärbung verloren. Ihre Augen wurden zum Sehen untauglich. Blasse Tiere oder solche, die wegen eines erblichen Defekts nicht richtig sehen konnten, waren in den lichtlosen Höhlen gegenüber ihren gesunden Artgenossen nicht

mehr benachteiligt; denn im Dunkeln ist es ja gleichgültig, ob ein Tier einen farblosen oder einen farbigen Körper hat und ob es sehen kann oder nicht.

Verschiedene harmlose und daher gefährdete Schmetterlinge haben ein Flügelmuster, das dem anderer Falter gleicht, die – weil sie giftig oder unschmackhaft sind – von Vögeln nicht gefressen werden. Der Vorteil dieser Ähnlichkeit für die genießbaren »Nachahmer« besteht darin, daß sie von ihren potentiellen Verfolgern mit den giftigen »Vorbildern« verwechselt und daher verschont werden.

Nur etwa 4% des harmlosen afrikanischen Schwalbenschwanzes *Papilio dardanus* haben in einer Gegend, in der sehr viele giftige Vorbilder umherfliegen, eine unvollkommene Ähnlichkeit mit giftigen Schmetterlingen. In einem Gebiet, in dem die Vorbilder sehr selten sind, werden sie hingegen von etwa 32% der Individuen von *Papilio dardanus* nur sehr schlecht nachgeahmt.

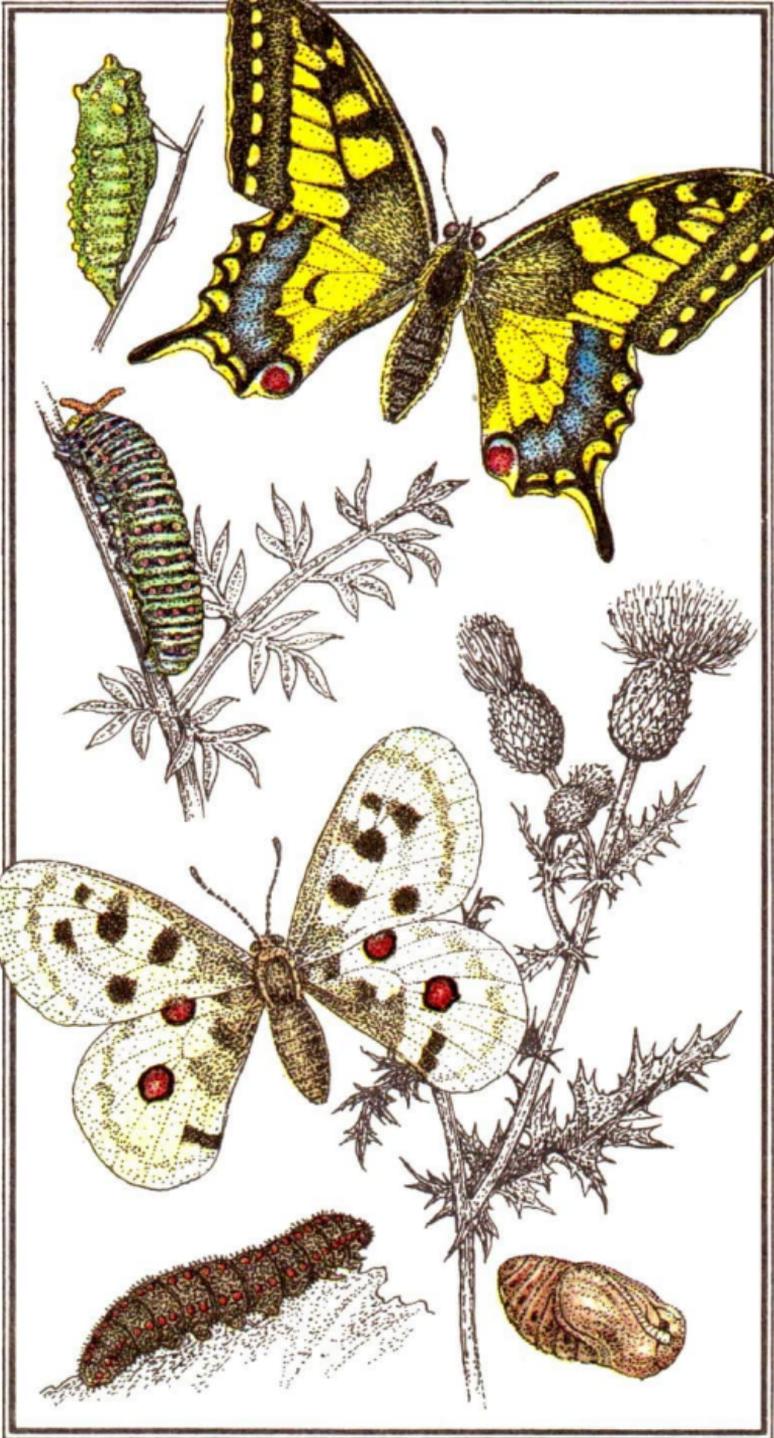
Dieser Unterschied wird verständlich, wenn man annimmt, daß dort, wo es wenige giftige Vorbilder gibt, die Verfolger nicht lernen, daß die Falter mit bestimmten Mustern giftig oder unschmackhaft sind. Daher erbeuten sie hier auch sehr vollkommene Nachahmer. Der Vorteil, einem giftigen Schmetterling zu gleichen, ist also in diesem Landstrich gering oder fehlt ganz. Demzufolge sind die durch Mutationen entstehenden richtungslosen Änderungen des Flügelmusters nicht nachteilig und werden von der natürlichen Auslese verschont. Deshalb wird die Nachahmung unvollkommen.

Diese und viele andere Beispiele zeigen, daß Eigenschaften und komplizierte Strukturen, die keine Funktion mehr haben, gewöhnlich recht schnell verschwinden.

Warum haben sich im Gegensatz zu dieser Erfahrung bei den Embryonen und Jugendstadien vieler Tiere Gebilde erhalten, die bei den Erwachsenen schon seit Hunderten Millionen Jahren verschwunden sind?

Vielleicht überlebten diese Strukturen einfach deshalb, weil sie alle doch noch irgendeine Aufgabe haben. Bei-

Schwalbenschwanz (Papilio machaon) (oben) und Apollofalter (Parnassius apollo) (unten) mit ihren Entwicklungsstadien



spielsweise entfernen die Urnieren der Embryonen von Reptilien, Vögeln und Säugern Schlacken des Stoffwechsels aus dem Blut, die sich dann in der embryonalen Harnblase ansammeln. Das macht es in gewisser Weise verständlich, daß die Urniere auch bei diesen Tieren weiterhin vorhanden ist. Allerdings muß man sich fragen, warum die Entwicklung diesen Umweg geht und die Nachniere der Erwachsenen nicht schon beim Embryo arbeitet.

Vielleicht haben auch zahlreiche andere rein embryonale Gebilde irgendwelche Aufgaben bei der Entwicklung des Organismus. Diese Aufgaben könnten sich durchaus von denen unterscheiden, die sie einmal bei den erwachsenen Vorfahren hatten.

Aber selbst dann, wenn embryonale Strukturen keine Aufgabe mehr haben, sind sie vielleicht oft deshalb noch vorhanden, weil sie mit anderen früher entstandenen, aber auch heute noch wirkenden Vorgängen verknüpft sind.

Die Ursache für eine Veränderung oder für das Erhaltenbleiben einer biologischen Struktur liegt oft an ganz anderer Stelle als dort, wo man sie vermutet.

Gibt es eine besondere Lebenskraft?

An frühen Stadien der Keime und an Larven der Amphibien gelangen einige der wichtigsten Versuche, die uns Aufschluß über die Triebkräfte der Entwicklung tierischer Individuen geben. Nur die Eier und Larven der Seeigel können in ihrer Bedeutung für die Entwicklungsphysiologie – die Lehre von den Mechanismen der Individualentwicklung – mit den Amphibien konkurrieren.

Auf einige dieser Versuche wollen wir hier eingehen. Um sie zu verstehen, muß man den Verlauf der Frühentwicklung vielzelliger Tiere ein wenig kennen. Daher sollen erst die hierbei wesentlichsten Vorgänge beschrieben werden.

Am Ei und später am Keim unterscheiden wir zwei Pole, den sogenannten animalen und, ihm gegenüberliegend, den vegetativen Pol. Um den animalen Pol herum

ist das Plasma relativ rein. Am vegetativen Pol enthält das Ei verhältnismäßig viele Dotterkörnchen, die den Keim ernähren.

Nachdem das Ei durch ein Spermium befruchtet ist, beginnt es sich rasch und wiederholt zu teilen. Diesen Vorgang nennen die Zoologen Furchung; denn obwohl die Zellen hierbei durchtrennt werden, bleiben sie doch so eng zusammengelagert, daß man bei jedem Teilungsschritt nur eine Furche entstehen sieht. Furchen, die das Ei in der Ebene der beiden Pole durchtrennen, heißen Meridionalfurchen. Alle senkrecht dazu verlaufenden Teilungen nennen wir Äquatorialfurchungen. Auch die polnahen Einschnitte, die man auf einem Globus als nördliche und südliche Breitengrade bezeichnen würde, heißen so.

Sehr oft sind die ersten beiden Teilungen des Eis Meridionalfurchen. Das heißt, die erste Teilung durchtrennt die Eizelle in einer durch die Pole gehenden Ebene. Bei der zweiten teilen sich beide Tochterzellen gleichzeitig. Ihre gemeinsame Teilungsebene durchschneidet zwar ebenfalls die Pole, steht aber senkrecht auf der ersten. Der dritte Teilungsschritt ist gewöhnlich eine Äquatorialfurchung. Hierbei furchen sich die vier Zellen, die jetzt den Keim bilden, wiederum gleichzeitig im Äquator oder in einer hierzu parallelen Ebene. So entstehen acht Zellen.

Durch weitere Teilungen bildet sich ein vielzelliger Keim, der einer Himbeere oder Maulbeere gleicht und daher gelegentlich Maulbeerkeim (Morula) genannt wird. Gewöhnlich entsteht innerhalb der Morula ein Hohlraum (Blastocoel), sie wird damit zum Blasenkeim (Blastula).

Bevor der Blasenkeim Organe bildet, gliedert er sich in zwei oder drei Zellschichten – die Keimblätter. Keimblätter gibt es bei den am niedrigsten organisierten vielzelligen Tieren bis hinauf zum Menschen. Während die niederen Vielzeller nur zwei Keimblätter entwickeln – ein äußeres (Ektoderm) und ein inneres (Entoderm) –, kommt bei den höheren Tieren noch ein drittes – mittleres – Keimblatt (Mesoderm) hinzu.

Die Wand der Blastula gliedert sich auf sehr verschiedene Weise in Ekto- und Entoderm. Oft stülpt sich der

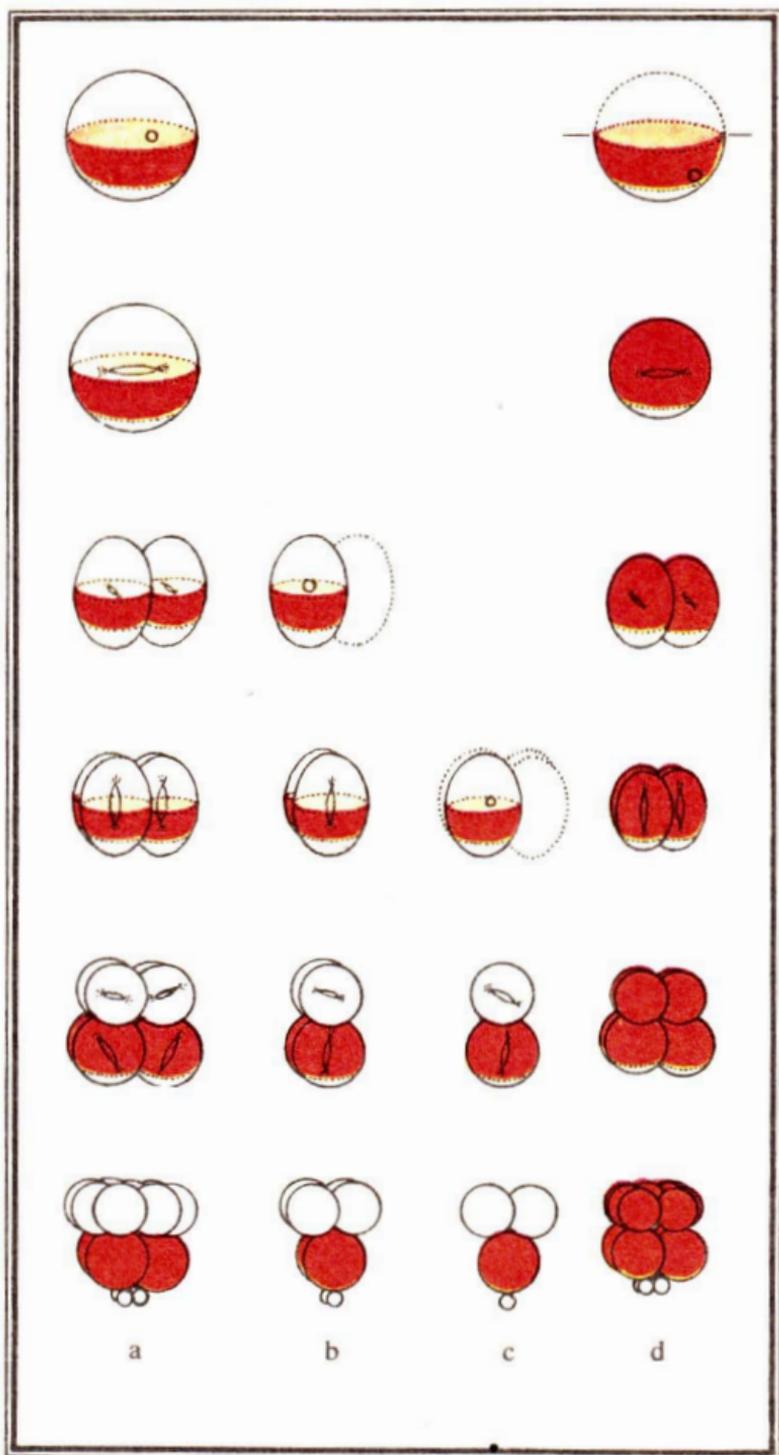
vegetative Pol des Keims ins Blastocoel – etwa so, wie man einen luftleeren Gummiball eindrückt. Der eingestülpte Bereich der Blastula wird zum Ento-, der Rest zum Ektoderm. Die Einbuchtung des Keims ist der Urdarm. Seine Öffnung heißt Urmund. Den Vorgang der Einstülpung bezeichnen die Zoologen als Gastrulation (Urdarmbildung), den Keim selbst nennt man jetzt Gastrula. Das Mesoderm der höheren Vielzeller entsteht bei verschiedenen Tieren durch Abfallen vom Urdarm.

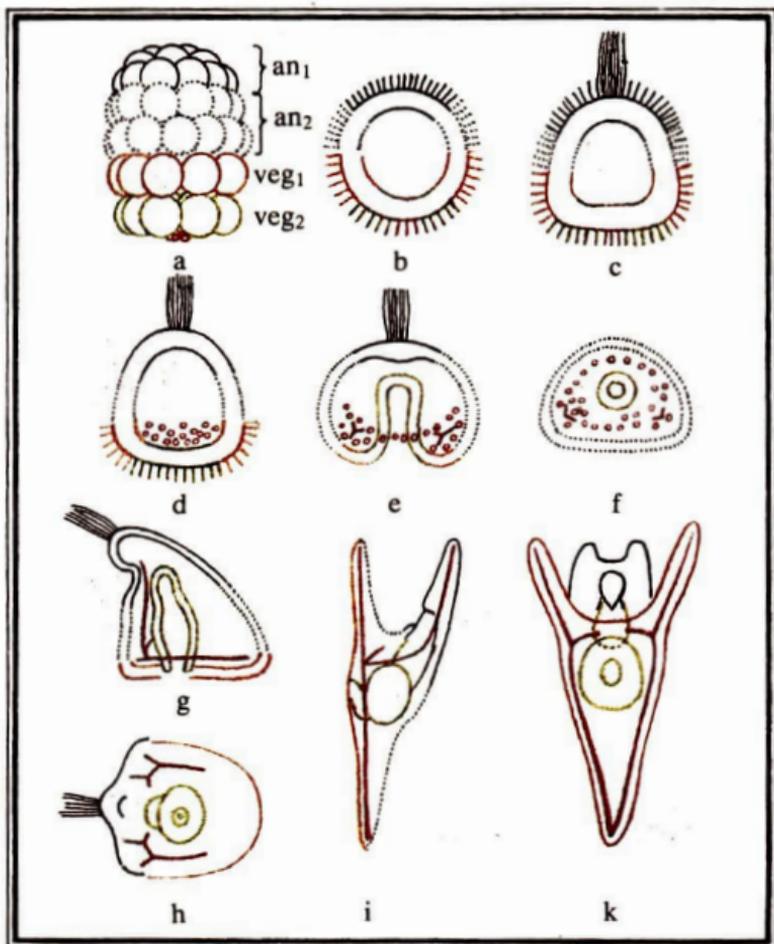
Die Keimblätter bilden später die Organe des Tieres. Die verschiedenartigsten Tiere bringen entsprechende Organe gewöhnlich aus gleichen Keimblättern hervor. Körperhaut, Nervensystem und Sinnesorgane bildet das Ektoderm. Das Darmrohr und seine Anhänge – Speicheldrüsen, Leber und Lunge – entstehen aus dem Entoderm. Bindegewebe, Knochen und Muskeln sowie Blut- und Keimzellen stammen gewöhnlich vom Mesoderm.

Diese Zusammenhänge sind zwar sehr auffallend, dennoch gibt es zahlreiche Ausnahmen. Häufig ist es schwierig, zu erkennen, was man als Ekto-, Ento- oder Mesoderm ansehen muß; denn nicht immer entsteht eine typische Blastula, und die Bildung der Keimblätter verläuft sehr unterschiedlich. Ja, manche Tiere entwickeln sich sogar ganz ohne Keimblätter, z. B. einige Rotatorien (Rädertiere). Das sind mikroskopisch kleine Organismen aus dem Plankton des Süß- und Meerwassers. Auch bei den Embryonen des Strudelwurms (*Prorhynchus stagnalis*) fand man keine Keimblätter.

Um Aufschluß über die Triebkräfte der Entwicklung zu erlangen, schädigten die Entwicklungsphysiologen Keime der verschiedensten Tiere auf den unterschiedlichsten Entwicklungsstadien. Trotz dieser Verstümmelungen entwickelten sich oft ganz normale Organismen. Dieses grundlegende Ergebnis ist so erstaunlich, daß einige For-

Normale (a) und experimentell veränderte Furchung des Eis des Seeigels Paracentrotus lividus. b – Furchung einer 1/2-Blastomere; c – Furchung einer 1/4-Blastomere; d – Furchung der vegetativen Hälfte. Während aus den 1/2- und 1/4-Blastomeren normale Larven hervorgehen, kann die vegetative Hälfte die animale nicht ersetzen.





Schema der normalen Entwicklung des Seeigels *Paracentrotus lividus*. Die Zellen der animalen Keimeshälfte (an_1 , an_2) und die aus ihnen hervorgehenden Gewebe sind schwarz gezeichnet. Der am weitesten animal gelegene vegetative Makromerenkranz (veg_1) ist orange, der dem vegetativen Pol nächste Makromerenkranz (veg_2) ist grün und die Mikromeren mit ihren Abkömmlingen sind rot gehalten. In f und h sehen wir die in e und g seitlich dargestellten Stadien von oben her; i und k sind zwei verschiedene seitliche Ansichten der Pluteuslarve.

scher glaubten, es nur auf eine im Grunde mystische Weise erklären zu können.

Schon gegen Ende des vergangenen Jahrhunderts hatte der Leipziger Zoologe Hans Driesch gefunden, daß aus einzelnen isolierten Zellen des Zwei- und Vierzellsta-

diums des Seeigelkeims wohlproportionierte, normale – allerdings verkleinerte – Larven, sogenannte Plutei, hervorgehen. Driesch hatte die Zellen voneinander getrennt und dadurch das normale Entwicklungsprogramm durch-einandegebracht. Und doch waren nicht etwa halbe oder viertel Larven, sondern ganze Pluteuslarven entstanden.

Um die winzigen Furchungszellen – die Blastomeren – des Seeigelkeims voneinander zu trennen, benutzte Driesch eine sehr praktische Methode, die einer seiner Freunde entdeckt hatte. Er brachte die Eier in künstliches Seewasser, dem das Calcium fehlte. Darin zerfielen die Keime ganz von selbst in ihre Zellen. Viele anscheinend komplizierte biologische Experimente sind also technisch gar nicht so schwierig. Es muß nur erst jemand herausgefunden haben, wie sie zu machen sind!

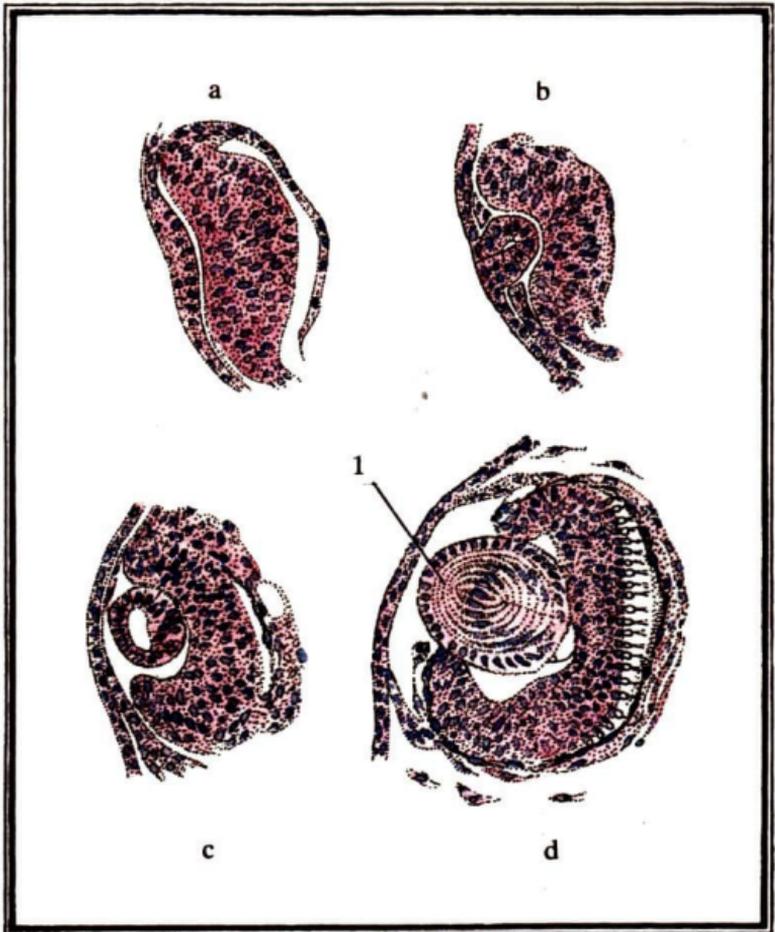
Später entdeckte man, daß auch aus völlig voneinander getrennten Blastomeren des Zweizellstadiums von Molchen und Fröschen ganze Tiere hervorgehen. Dieser Versuch ist aber wesentlich schwieriger auszuführen; denn die Zellen lassen sich nach dem Entfernen der Gallert-hülle des Eis nur durch eine feine Haar- oder Seidenschlinge voneinander trennen. Man kann sich vorstellen, daß das einiges Geschick erfordert. Das Experiment gelingt übrigens bei Molchen viel leichter als an Froschkeimen; denn die Kapsel, die das Froschei umgibt, ist so eng, daß die Blastomeren bei der Schnürung nur schlecht auseinanderweichen können und leicht zerquetscht werden. Vor allem dieser Umstand hat dazu geführt, daß die meisten entwicklungsphysiologischen Untersuchungen an Amphibien nicht mit Fröschen, sondern an Molchkeimen durchgeführt wurden.

Hans Driesch fand für die Eigenschaft vieler Keime, aus Teilen ganze Individuen entstehen zu lassen, den zwar etwas gelehrt klingenden, aber das Wesentliche doch recht gut treffenden Fachausdruck »harmonisch-äquipotentiales System«. Das System – der Keim oder ein Teil von ihm – strebt einen harmonisch und normal proportionierten Organismus oder Körperteil an. Alle Teile des Systems – in dem eben besprochenen Falle die beiden Blastomeren – können in gleicher Weise wie das ganze System dieses Ziel erreichen. Der Keim besteht also aus

äquipotenten (mit der gleichen Fähigkeit ausgerüsteten) Teilen.

Den Forschern Mangold und Seidel gelang es 1927, mehrere Amphibienkeime miteinander zu verschmelzen, z. B. die Zweizellstadien des Teichmolchs (*Triturus vulgaris*) und des Bergmolchs (*Triturus alpestris*). Sie entfernten während des Einschneidens der ersten Furche die das Ei umgebende Dotterhaut. Danach kamen die Zellen in eine besondere Salzlösung, die die Zellmembran auflockerte. Deshalb trennten sich die beiden Blastomeren mehr als gewöhnlich und bildeten zusammen eine Hantel. Legten die Forscher zwei solcher Hanteln kreuzweise übereinander, dann verschmolzen beide miteinander. Manchmal entstand daraus ein ganz normaler – allerdings vergrößerter – Keim. Ob das geschah oder ob mehrere Körperanlagen in dem zusammengesetzten Keim entstanden, hing von besonderen Bedingungen ab: Im Amphibienei ist bereits festgelegt, wo einmal der Rücken und wo der Bauch entstehen wird. Die erste Furche kann das Ei in sehr unterschiedlichen Winkeln zur Rücken-Bauch-Achse (Dorsoventalachse) zerlegen. Die beiden ersten Zellen enthalten also von Fall zu Fall sehr verschiedenartige Eibestandteile. Entweder befindet sich in einer Zelle nur Bauch- und in der anderen nur Rückenmaterial, oder jede Zelle beherbergt wechselnde Anteile des Bauch- und Rückenplasmas. Ließen Otto Mangold und Friedrich Seidel zwei »Hanteln« des Zweizellstadiums verschmelzen, so entstand nur dann ein normaler, aber vergrößerter Keim, wenn Rücken- und Bauchmaterial so zusammengelagert waren, daß die neue Anordnung der ursprünglichen entsprach.

Ein weiteres Beispiel für die Neigung, auch nach gestörter Entwicklung normale Proportionen zu erzeugen, die gewährleisten, daß die betreffende Struktur funktioniert, ist die Regulierung der Linsengröße der Augenanlagen. Die Augen der Molche, Salamander und Frösche entstehen – ebenso wie diejenigen der anderen Wirbeltiere – als Ausstülpungen des Zwischenhirns. Nur die Linse wird von der Epidermis – der Oberhaut – gebildet. Sobald die vom Gehirn ausgestülpten Augenanlagen in die Nähe der Körperoberfläche gelangen, veranlassen sie



Entstehung eines Molchauges. Die Abbildung zeigt gefärbte Schnitte verschiedener Stadien. Vom Zwischenhirn her hat sich eine Blase ausgestülpt, deren gegen die Körperoberfläche gerichtete Wand sich stark verdickt (a). Diese Wand stülpt sich zurück. Dadurch entsteht die Augenkammer (b, c und d). Vorher hat die Augenblase die Epidermis zur Bildung der Linse (1) angeregt.

auf chemischem Wege, daß aus Epidermiszellen eine Linse entsteht. Verpflanzt man ortsfremde Oberhaut an die Stelle, an der der Augenbecher die Bildung der Linse auslöst, so kann auch sie mehr oder weniger gut eine Linse hervorbringen. Entfernt man die Augenanlage rechtzeitig, so bildet die Epidermis gewöhnlich keine Linse. Eine Ausnahme machen unsere Wasserfrösche.

Bei ihnen entwickelt sich auch ohne einen Anstoß durch die Augenanlage zur richtigen Zeit am richtigen Ort eine normale Linse.

Soll das Auge richtig funktionieren, müssen natürlich Linse und Augapfel in ihren Größen zusammenpassen. Entfernt man rechtzeitig ein Stück der Augenanlage, so kann sich durchaus noch ein harmonisches Auge bilden. Es wird aber etwas zu klein, ebenso wie die von ihm induzierte Linse. Vergrößert man durch Verschmelzen zweier Augenanlagen den Augenbecher, so wird nicht nur der Augapfel, sondern auch seine Linse größer als gewöhnlich.

Die Größe der Linse wird also durch die Augenanlage reguliert. Sie wirkt dann aber auch ihrerseits wieder auf die Augenanlage zurück. E. Rotmann pflanzte einem Teichmolch über der Augenanlage die Haut eines Axolotls ein. Dabei entwickelte sich eine für den Teichmolch viel zu große Axolotllinse. Das führte dazu, daß auch der Augapfel vergrößert wurde.

Der Zusammenhang zwischen der Entwicklung des Augenbeckers und der Linse wurde nicht etwa durch ein »am Schreibtisch« geplantes Experiment erkannt. Auf die Idee, die Augenanlage zu zerstören, um zu sehen, ob sich auch dann noch eine Linse bildet, kam der spätere Nobelpreisträger Hans Spemann durch einen Beobachtungsfehler. Als er einen Froschembryo mit der Lupe betrachtete, glaubte er fälschlich, die Anlagen des Augenbeckers zu sehen. Bei ihrem Anblick kam dem Forscher die Idee, daß es doch recht leicht sein müßte, sie mittels einer heißen Nadel zu zerstören.

Er merkte dann aber sehr schnell, daß er nicht die Augenanlagen, sondern die künftigen Kopfganglien gesehen hatte – das sind Nervenknotten, die am Kopf außerhalb des Gehirns im Verlauf der Hirnnerven liegen. So hatte ihn ein Zufall auf die richtige Fährte gebracht.

Dies war nur eine ganz kleine Auswahl von vielen Beispielen, die zeigen, daß auch bei stark gestörten Entwicklungsabläufen die Tendenz besteht, einen möglichst normalen und funktionstüchtigen Zustand herbeizuführen. Etwas Ähnliches kennen wir ja auch von vielen erwachsenen Organismen, die in der Lage sind, verlorene Körper-

teile zu ersetzen oder – im »einfachsten« Falle – Wunden auch heilen zu lassen.

Hans Driesch glaubte, solche Vorgänge ließen sich nicht allein durch materielle Faktoren erklären. Zwar verliefen überall in heranwachsenden und in reifen Organismen Veränderungen rein mechanischer oder stofflicher Natur, aber ihr Zusammenwirken zum Herstellen eines sinnvollen Ganzen wäre nur durch einen nichtmateriellen Faktor möglich, den Driesch Entelechie nannte und der in jedem Lebewesen wirken sollte.

Driesch hat diese Vorstellung einmal recht bildhaft dargelegt: Die Vorgänge bei einem Billard mit eisernen Kugeln sind rein mechanischer Natur. Die mechanischen Gesetze, denen die Bewegungen der Kugeln folgen, bleiben auch dann in Kraft, wenn man über dem Billardtisch plötzlich ein Magnetfeld induziert; der Lauf der Kugeln wird jetzt aber auch durch das Magnetfeld beeinflusst. Wie das Magnetfeld die Bewegungen der eisernen Kugeln, so soll die Entelechie das Geschehen im Organismus richten.

Eine Hypothese, die eine besondere Lebenskraft annimmt, bezeichnen wir als vitalistisch. Entgegengesetzte Auffassungen, nach denen alles, was in lebenden Organismen geschieht, letztlich vollkommen durch physikalisches und chemisches Geschehen bedingt ist, nennt man oft mechanistische.

Die Auseinandersetzung zwischen diesen beiden Positionen, der sogenannte Mechanismus-Vitalismus-Streit, ist uralte. Der erste Vitalist, von dem wir wissen, war der griechische Philosoph und Naturforscher Aristoteles (384–322 v. u. Z.). Von ihm stammt auch der von Driesch benutzte Ausdruck Entelechie. Berühmte frühe Mechanisten waren die Franzosen René Descartes (1596–1650) und Julien Offray de Lamettrie (1709–1759). Lamettrie äußerte seine Auffassung zu diesem Problem in seinem 1748 erschienenen Werk »Der Mensch eine Maschine«.

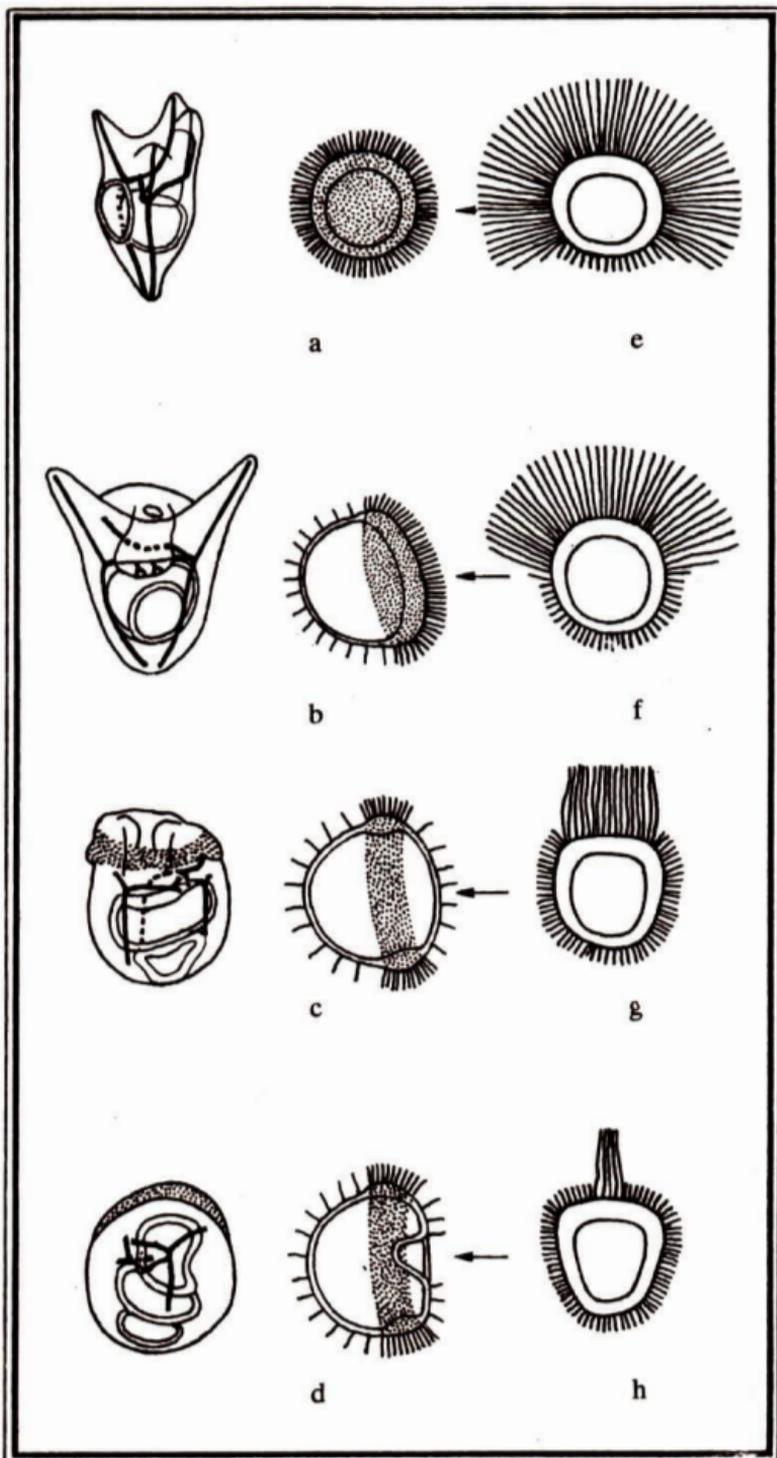
Heute gehört der Mechanismus-Vitalismus-Streit der Vergangenheit an. Es gelingt zunehmend besser, die Vorgänge in lebenden Organismen auf ihre chemischen oder physikalischen Grundlagen zurückzuführen. Wir verstehen auch immer mehr die besondere Art und Weise, in

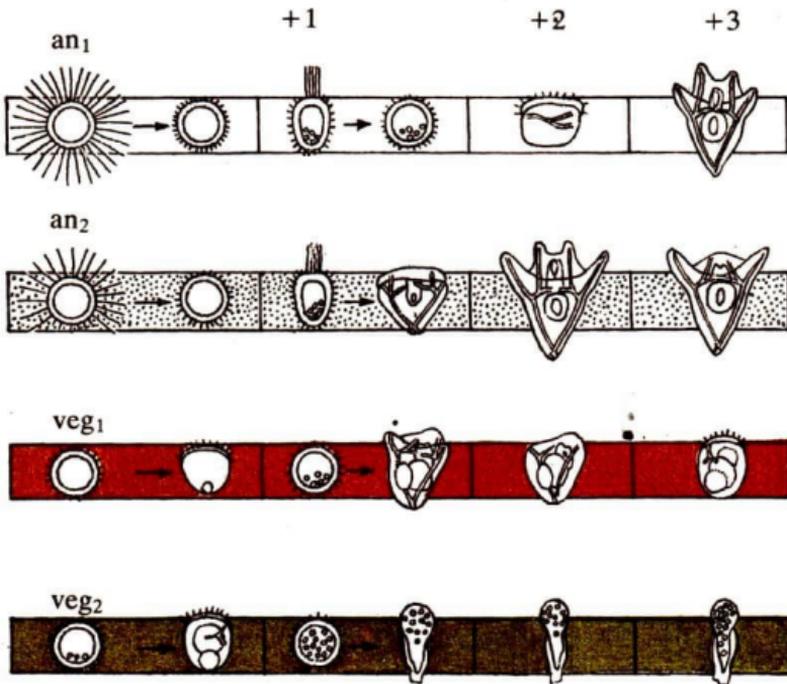
der diese Vorgänge in den Lebewesen zusammenwirken. Dabei kommen der biologischen Forschung auch neue naturwissenschaftliche Einsichten und Erkenntnisse von allgemeinerer Natur zugute, z. B. die der Kybernetik – der Wissenschaft von den sich selbst regelnden Systemen – und der physikalischen Theorie der Selbstorganisation. Wenn der Biologe sich heute der Physik zur Erklärung von Lebensvorgängen bedient, ist er nicht mehr wie Descartes und Lamettrie auf die Mechanik angewiesen. Er kann sich jetzt auch auf solche Bereiche der Physik stützen, die sich mit dem Entstehen und der Erhaltung komplexer Strukturen befassen.

Wir wollen auf die Entwicklung und ihre Regulation zurückkommen. Der Keim kann bei weitem nicht alle Störungen seiner Entwicklung wieder ausgleichen. Einige Keime regulieren Defekte überhaupt nicht. In den Eiern der Seescheiden (Ascidien) – das sind primitive, festsitzende Meerestiere – erkennt man verschieden gefärbte Plasmabezirke, von denen sich schon sagen läßt, welche Körperteile einmal aus ihnen entstehen werden. Entfernen wir früher oder später Zellen des Keims, so fehlt danach das Organ, das normalerweise aus ihnen hervorgegangen wäre. Solche Eier heißen Mosaikierer; ihre Entwicklung ist eine Mosaikentwicklung. Der Gegensatz hierzu ist die Regulationsei. Die Fähigkeit zum Regulieren von Störungen kann unterschiedlich gut entwickelt sein. Aber auch bei den anpassungsfähigsten Regulationseiern führen viele Defekte zu Verstümmelungen oder enden mit dem Tod des Keims.

Die Blastomeren des Zwei- oder Vierzellstadiums des Seeigelkeims, aus denen zwar verkleinerte, aber völlig

Die beiden linken Reihen zeigen vier verschiedene Blastulen, die sich aus isolierten animalen Hälften von Seeigelkeimen gebildet haben sie wurden im 8- oder 16-Zellstadium abgetrennt. Am vollkommensten ist die Larve g, die einen typischen Wimperschopf hat und, nachdem dieser verloren ist, die Andeutung eines Urdarms zeigt. Im Gegensatz zu den animalen Hälften bilden die in der rechten Reihe dargestellten vegetativen Teilkeime einen Urdarm und nehmen manchmal sogar wie in e und f eine pluteusähnliche Form an. Weder die animalen noch die vegetativen Hälften entwickeln sich zu normalen Larven.





Die isolierten animalen Zellkränze an_1 und an_2 (siehe Abb. auf S. 104) ergeben, wenn man ihnen genügend Mikromeren (+ 1, + 2, + 3) mit stark vegetativer Tendenz hinzufügt, nahezu vollkommene Larven; denn in diesen zusammengesetzten Keimen besteht ein normales animal-vegetatives Gefälle. Mikromeren, die man vegetativen Zellkränzen anfügt, können jedoch den Keim sogar desorganisieren.

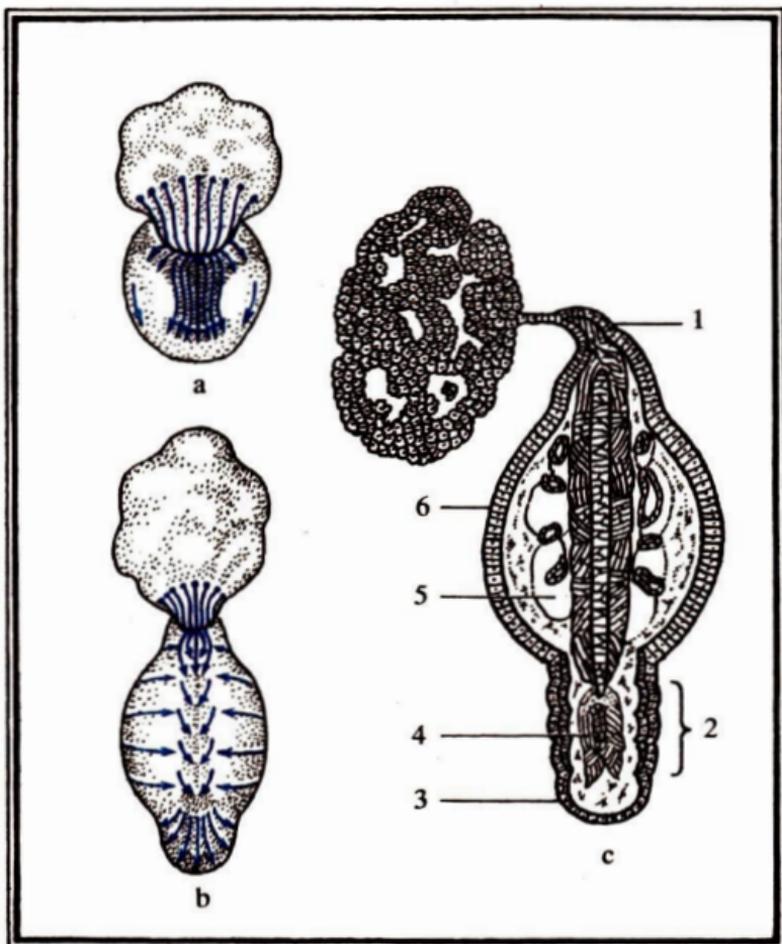
normal gebildete Pluteuslarven hervorgehen, enthalten Material der animalen und vegetativen Hälfte im gleichen Verhältnis wie normale Keime. Das ist die Voraussetzung für ihre erfolgreiche Regulation. Trennt man den Keim im Acht- oder Sechzehnzellstadium nicht in einer meridionalen Ebene, sondern die animale von der vegetativen Keimeshälfte, so entwickeln sich zwar zwei Blastulen, aber keine normale Larve. Relativ gut proportionierte Pluteuslarven lassen sich jedoch dadurch herbeiführen, daß man der animalen Hälfte die ganz am vegetativen Pol des Keims gelegenen kleinen Zellen, die sogenannten Mikromeren, hinzufügt. Sie enthalten von allen Zellen die stärkste »vegetative Tendenz« und erzeugen somit, wenn man sie mit den Zellen der animalen Hälfte vereinigt, ein

genügend normales »animal-vegetatives Gefälle«. Dadurch entwickelt sich der gestörte Keim relativ normal.

Die Mechanismen, deren Wirken unter gewöhnlichen Umständen einen harmonischen Organismus entstehen läßt, kann man fehlleiten, so daß sie den Keim desorganisieren. Der Zoologe Johannes Holtfreter entfernte die Hülle einer Axolotlblastula und legte den Keim in eine besondere Salzlösung. Hierdurch stülpten sich bei der Gastrulation das Ento- und das Mesoderm nicht nach innen zum Urdarm ein, sondern traten nach außen vor. Statt des Urmunds entstand eine Ringfurche. Das Zellmaterial der sogenannten Randzone der Blastula, das normalerweise in den Urmund hineingleitet, wanderte über die Ringfurche hinweg nach außen. Dabei streckte es sich wie gewöhnlich, was unter diesen Umständen zu einer völlig abnormen Lage der Teile des Keims führte. Es entstand eine leere Blastula mit einem daranhängenden Sack.

Solche Versuchsergebnisse zeigen, daß sich der Keim durch die Wechselwirkung seiner Teile zu einem einheitlichen und funktionstüchtigen Ganzen entwickelt. Werden diese Wechselwirkungen drastisch gestört, so entwickelt sich das Tier nicht mehr normal. Was am ungestörten Keim als »sinnvoll« erscheint, kann unter gestörten Bedingungen den jungen Organismus sogar völlig desorganisieren.

Nun nehmen ja auch die Vitalisten nicht an, ihre Lebenskraft sei allmächtig – sozusagen mit göttlichen Fähigkeiten ausgerüstet –, so daß sie unter allen Umständen das Richtige veranlaßt und grundsätzlich jede Störung beseitigen kann. Derartige experimentell erzeugte Fehlentwicklungen sind also kein Beweis gegen das Wirken einer Entelechie, aber sie legen doch eine andere Deutung nahe: Die befruchtete Eizelle ist eben so programmiert, daß sie unter normalen Umständen ein gesundes Individuum hervorbringt. Außerdem schafft das Programm Regelmechanismen, die viele Störungen im heranwachsenden Organismus beseitigen. Damit ist natürlich noch nicht gesagt, wie diese Regelmechanismen funktionieren und wie es kam, daß während der stammesgeschichtlichen Entwicklung genetische Programme ent-



Exogastrulation. Ein hüttenloser Axolotlkeim wurde in eine zu starke Nährlösung gelegt. Statt in das Keimesinnere stülpen sich Ento- und Mesoderm nach außen vor. Die Streckungsbewegungen, die normalerweise eine richtige Lagebeziehung der Keimteile herbeiführen, desorganisieren ihn jetzt. Das Ektoderm bleibt ein unorganisierter Sack. Nur im ausgestülpten Körperteil bilden sich Organanlagen, die aber in dieser Lage kein lebensfähiges Gebilde entstehen lassen; a und b zeigen zwei Stadien der Exogastrulation von außen her, c ist ein Schnitt durch den Keim. 1 – Enddarm; 2 – Kiemendarm; 3 – Mundhöhle; 4 – Kopfmuskeln; 5 – Leibeshöhle; 6 – Dünndarm

stehen konnten, die zu solchen erstaunlichen Leistungen fähig sind. Durch diese Annahme ist also im Grunde auch noch nicht viel erklärt; aber sie ist sicher wissenschaftlich fruchtbarer als die Erfindung eines nicht näher

erforschbaren mystischen Faktors, auf den man alles Unverständene zurückführt.

Solange unser Wissen lückenhaft ist, läßt sich natürlich immer sagen, dieser oder jener Vorgang sei überhaupt nicht durch materielle Kräfte zu erklären; aber aller bisheriger Erkenntnisfortschritt ist nicht aus dieser Haltung erwachsen. Das ist der Grund, warum es unter den heutigen Biologen kaum noch Vitalisten gibt.

Das Leben ist schon ein erstaunliches Phänomen! Um es vollkommen zu verstehen, werden wir uns noch lange bemühen müssen. Daher gibt es keinen Grund, gerade von unserer heutigen Forschergeneration zu verlangen, alles restlos erklären zu können.

Funktionswechsel bei den Neunaugen

Nur wenige Naturfreunde wissen, daß es unter den heimischen Wirbeltieren außer den Amphibien noch andere Tiere mit markantem Larvenstadium und einschneidender Metamorphose gibt. Das sind die Neunaugen. Diese aalähnlichen Geschöpfe sollen früher weit verbreitet und allgemein bekannt gewesen sein. Heute bekommen nur sehr wenige Menschen einmal ein Neunauge zu Gesicht. Der Grund für den erschreckenden Rückgang dieser interessanten Tiere ist die Empfindlichkeit ihrer Larven gegenüber der geringsten Verschmutzung der Umwelt.

Die Neunaugen sind die primitivsten heute lebenden Wirbeltiere. Während alle anderen Vertebraten ihre Nahrung durch ein Maul aufnehmen, das sie durch bewegliche Kiefer öffnen und schließen, ist der Vorderdarm der Neunaugen von einem starren, knorpeligen Kiemenkorb umgeben. Die erwachsenen Neunaugen – die Lampreten – können daher nicht beißen, sondern sich nur mit ihrem runden Mund an einem Beutetier festsaugen und sich dann mittels der spitzen Hornzähne ihres Mundinnenraums bis zu dessen Leibeshöhle hindurchraspeln.

Während die Lampreten gierige Fischräuber sind, leben ihre Larven – die Ammocoeten – im Schlamm und gewinnen ihre Nahrung durch Filtrieren des Atemwassers. Auch ihr Körper ist langgestreckt und aalförmig. Die

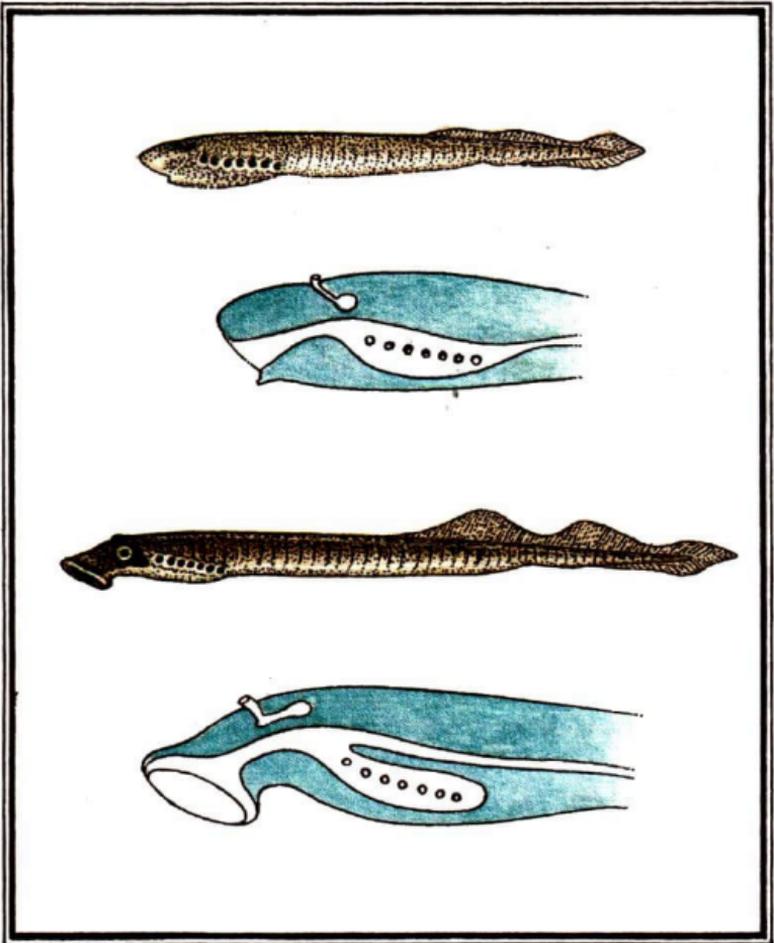
typischen Rückenflossen der Lampreten sind bei den Ammocoeten erst angedeutet. Sie haben noch keine Augen. Der Saugmund fehlt. Ihr Maul ist durch ein Sieb verschlossen, so daß nur winzige im Wasser schwebende Teilchen in den vorderen Darmabschnitt, den Kiemendarm, gelangen. Der Kiemendarm hat jederseits sieben Öffnungen, durch die das Wasser wieder aus dem Körper hinausfließt. Vorher muß es die Kiemen passieren, die vor den Ausströmöffnungen stehen. Hier gibt es nicht nur seinen Sauerstoff an das Blut ab; die Kiemen filtrieren auch Kleinstlebewesen aus dem Atemwasser heraus. Die mit dem Sekret von Schleimdrüsen überzogenen Nahrungspartikel werden zusammengeballt und gelangen in den Mitteldarm, der sich bei den Larven der Neunaugen unmittelbar an den Kiemendarm anschließt, ähnlich wie wir es von den Fischen kennen.

Beim erwachsenen Neunauge endet der Kiemendarm blind. Er führt nur Atemwasser. Die vom Saugmund aufgenommene Nahrung wird über ihn hinweg durch die Speiseröhre in den Mitteldarm geleitet. Die Kiemen haben ihre Aufgabe als Nahrungsfilter verloren und dienen ausschließlich der Atmung.

Die Larve des Flußneunauges braucht bei ihrer verhältnismäßig uneffektiven Methode der Nahrungsgewinnung etwa 3 Jahre und 6 Monate, um eine Länge von 15 cm zu erreichen. Die Zeit, in der die Umwandlung zum erwachsenen Tier erfolgt, ist demgegenüber mit 6 bis 8 Wochen nur sehr kurz. In diesem Zeitraum bildet sich aus dem Larvenmaul der mit Zähnen besetzte Saugmund der Erwachsenen. Die Augen und der Flossensaum entwickeln sich. Aus dem Dach des Kiemendarms entsteht die Speiseröhre. Der Kiemendarm wird zu einem hinten geschlossenen Atemsack. Im folgenden Jahr ist das nun räuberisch lebende Flußneunauge (*Petromyzon fluviatilis*) schon etwa 50 cm lang.

Die Lebensweise der Ammocoeten ist vermutlich eine Reminiszenz an das Dasein ihrer erwachsenen Vorfahren; denn die primitivsten heute lebenden Chordatiere haben ebenfalls einen Kiemendarm und gewinnen ihre Nahrung durch Filtrieren des Atemwassers.

Alle Chordatiere tragen – jedenfalls während ihrer Em-



Metamorphose des Bachneunauges (Petromyzon planeri). Von oben nach unten: Larve, Schema des Vorderdarms der Larve, Lamprete sowie Schema des Vorderdarms der Lamprete

bryonalentwicklung – einen elastischen Stab aus blasig geschwollenen Zellen, die Chorda, der unter ihrem Rücken entlangzieht und den Körper stützt. Bei den erwachsenen höheren Chordaten, den Wirbeltieren, wird die Chorda durch die Wirbelsäule verdrängt. Die niederen Chordatiere (Manteltiere und Lanzettfischchen) haben ebenso wie die Neunaugen einen Kiemendarm. Vermutlich besaßen auch die gemeinsamen Vorfahren aller heutigen Chordatiere ein solches Gebilde. Manche Zoologen nehmen an, daß der Kiemendarm zuerst ausschließlich

zur Nahrungsgewinnung da war; denn die ersten Tiere mit dieser Struktur waren vermutlich nur sehr klein und konnten ihren Sauerstoffbedarf durch Aufnahme über die Haut decken. Erst später, als die urtümlichen Chordatiere größer wurden und damit besondere Atmungsorgane benötigten – denn bei einer Zunahme der Körpergröße verringert sich das Verhältnis von O_2 -aufnehmender Körperoberfläche zum sauerstoffverbrauchenden Körpervolumen –, übernahm der Reusenapparat des Kiemendarms auch die Funktion eines Atemorgans. Die ursprüngliche Reusenfunktion wurde zur Reusenatemfunktion. Die weitere Größenzunahme der Tiere hatte zur Folge, daß das Filtrieren nicht mehr ausreichte, um sie zu ernähren; so begannen die Chordaten zu fressen. Jetzt diente der Kiemendarm nur noch der Atmung. Aus einem Organ der Nahrungsaufnahme war ein Atemorgan geworden. Die letzte Phase dieses Prozesses – die Umbildung des Reusenatemorgans zum reinen Atemorgan – vollzieht sich auch heute noch bei der Metamorphose der Ammocoeten zur Lamprete.

Während wir diese Umbildung bei den Neunaugen mit eigenen Augen verfolgen können, ist es natürlich nur eine Vermutung, daß der stammesgeschichtliche Umbildungsprozeß vor mehreren hundert Millionen Jahren in der beschriebenen Weise verlaufen ist.

Ähnliche Überlegungen zur Stammesgeschichte hatte schon im vergangenen Jahrhundert der Zoologe Anton Dohrn angestellt. Er erkannte die große Bedeutung des Funktionswechsels von Organen und Strukturen für die Phylogenie.

Bekanntlich erklärt die moderne Biologie stammesgeschichtliche Wandlungen durch das Darwinsche Prinzip der natürlichen Auslese. Dieser Mechanismus erscheint uns für das Zustandekommen kleinerer Verbesserungen bei der Anpassung schon auf den ersten Blick sehr überzeugend. Schwierig wird es erst, wenn man ihn zur Deutung größerer Veränderungen – z. B. des Entstehens völlig neuer Organe – heranzieht. Damit Selektion etwas ausrichten kann, müssen vererbte Unterschiede zwischen den Angehörigen einer Art vorhanden sein. Diese sind aber im allgemeinen recht unerheblich, jedenfalls

wenn man sie mit den Unterschieden vergleicht, die wir zwischen verschiedenen Familien, Ordnungen und Klassen des Tierreichs finden. Man denke nur an die Unterschiede zwischen einem Fisch, einem Säugetier und einem Vogel. Zwar erscheinen gelegentlich Tiere, die völlig aus dem Rahmen des Gewohnten fallen, z. B. Kälber mit zwei Köpfen, Fliegen mit vier Flügeln statt der üblichen zwei Flügel usw.; solche Abnormitäten sind aber nichts anderes als lebensuntüchtige Krüppel, die mit ihren gesunden Artgenossen unter keinen Umständen konkurrieren können. Selbst wenn solche ungewöhnlichen Eigenschaften vererbt werden, kommen sie als Grundlage einschneidender stammesgeschichtlicher Wandlungen nicht in Frage.

Wie entstanden dann aber einmal solche komplizierten Organe wie die Flügel der Vögel oder auch der Kiemenapparat der Fische?

Diese Frage können wir auch heute noch nicht in jeder Hinsicht befriedigend beantworten. Gehen wir aber davon aus, daß viele Organe und Strukturen im Verlauf ihrer stammesgeschichtlichen Wandlungen mehrfach ihre Funktion gewechselt haben, so wird manches schon viel weniger rätselhaft, als es beim ersten Hinsehen erscheint.

Der Vogelflügel entstand nicht plötzlich aus dem Nichts. Ursprünglich war er einmal die Brustflosse eines Fisches, die sich später zum Laufbein umwandelte, aus dem dann nach mehreren Erdzeitaltern das beim Flug benutzte Fortbewebungsorgan wurde.

Auch die Fischflosse entstand nicht plötzlich. Vielleicht war sie anfänglich nichts anderes als eine kleine Hautfalte an einem Tier von nur sehr geringer Körpergröße. Das erste Auftreten einer solchen Struktur könnte durchaus im Rahmen der normalen innerartlichen Variabilität gelegen haben. Dann setzte die Auslese ein. Im Laufe von Jahrmillionen wurden die Flossen allmählich immer besser für ihre Aufgabe ausgerüstet. Später benutzten einige Fische ihre Flossen auch gelegentlich zur Fortbewegung auf dem Boden der Gewässer. Damit änderte sich die Richtung der Auslese. Diese Fische konnten mit ihren Flossen nach und nach immer besser laufen. Als dann im Erdzeitalter des Devons die ersten

Fische das Wasser verließen, hatten sie schon Gliedmaßen, mit denen sie sich in dem neuen, ihnen noch fremden Milieu recht gut bewegten. Ebenso wie die Flosse die Grundlage für das Laufbein war, so war später das Laufbein die Grundlage für die Entwicklung des Flügels.

Ein ähnlicher Vorgang vollzog sich vermutlich bei der Entwicklung des Kiemendarms der primitiven Chordaten. Auch diese recht komplizierte Einrichtung entwickelte sich durch die Akkumulation vieler kleiner Veränderungen. Verschiedene ihrer Eigenschaften, die heute bei den erwachsenen Neunaugen und den Fischen der Atmung dienen, bildeten sich ursprünglich als Strukturen der Nahrungsaufnahme heraus.

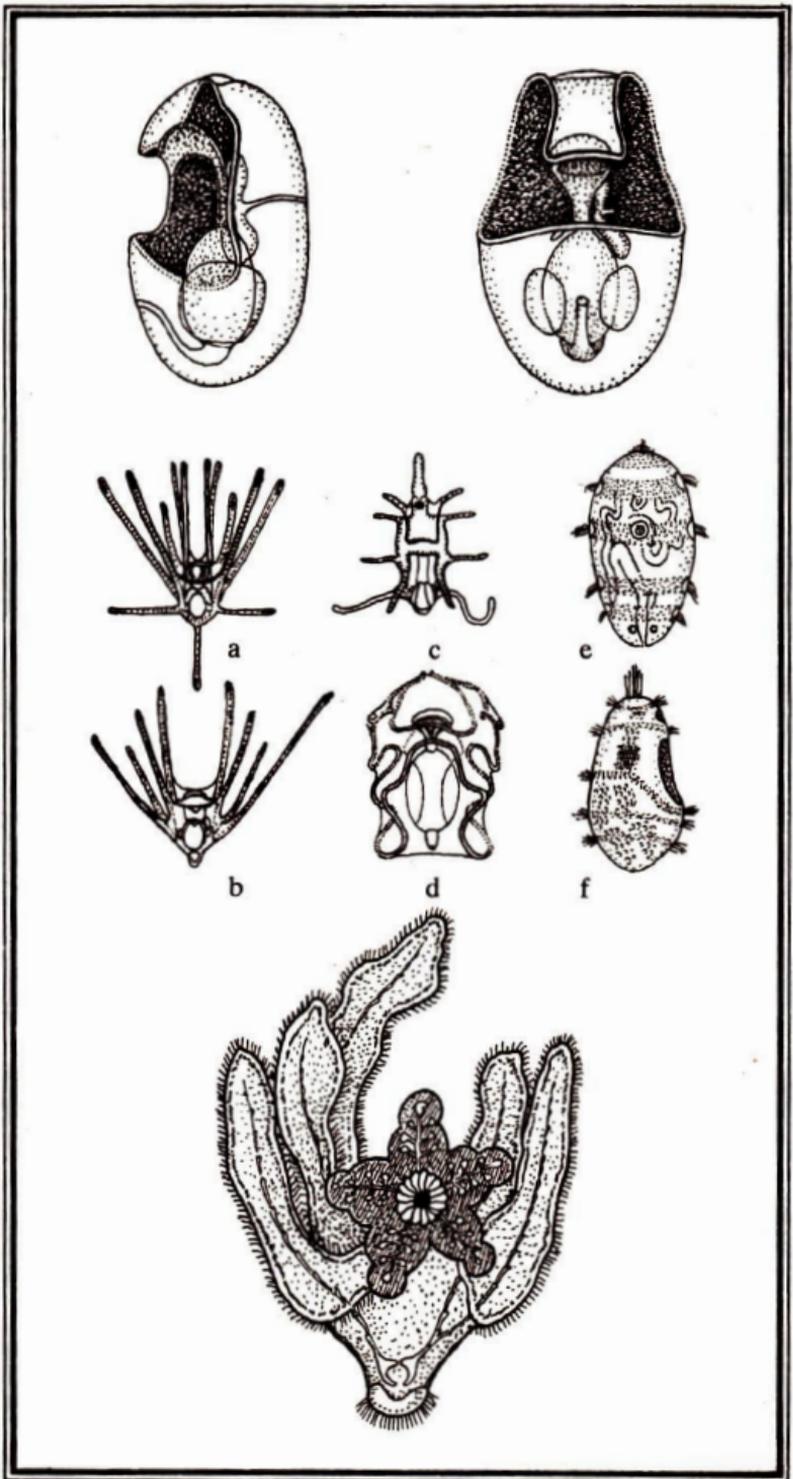
Gerade die stammesgeschichtliche Entwicklung des Kiemendarms wäre auch ohne einen Funktionswechsel vorstellbar. Das heute an der Metamorphose vom Ammonoetis zur Lamprete ontogenetisch noch deutlich erkennbare Prinzip des phylogenetischen Funktionswechsels war aber in anderen Fällen eine notwendige Grundlage für einschneidende Wandlungen im Verlauf der Stammesgeschichte.

Milliarden Larven im Meer

Wer die Meeresküste nur vom Strand unserer salzarmen Ostsee oder vom Urlaub an dem verhältnismäßig kümmerlich bevölkerten Schwarzen Meer her kennt, macht sich kaum eine Vorstellung von dem üppigen Tierleben an den steinigen Küsten der großen Weltmeere.

Viele Felsen und Uferbefestigungen Norwegens sind von einer geschlossenen Schicht festsitzender Muscheln bedeckt, auf der wiederum – kaum weniger dicht – zahlreiche Seeigel und Seesterne sitzen, die sich von den Muscheln ernähren. Nirgends aber ist das Tierleben reichhal-

Larven von Stachelhäutern: oben hypothetische Stammform aller anderen Larven, die Dipleurula in zwei Ansichten. a – Pluteus der Schlangensterne; b – Pluteus der Seeigel; c und d – Seesternlarven; e – Doliolaria der Seewalzen; f – Larve eines Haarsterns; unten: Pluteus mit jungem Schlangensterne



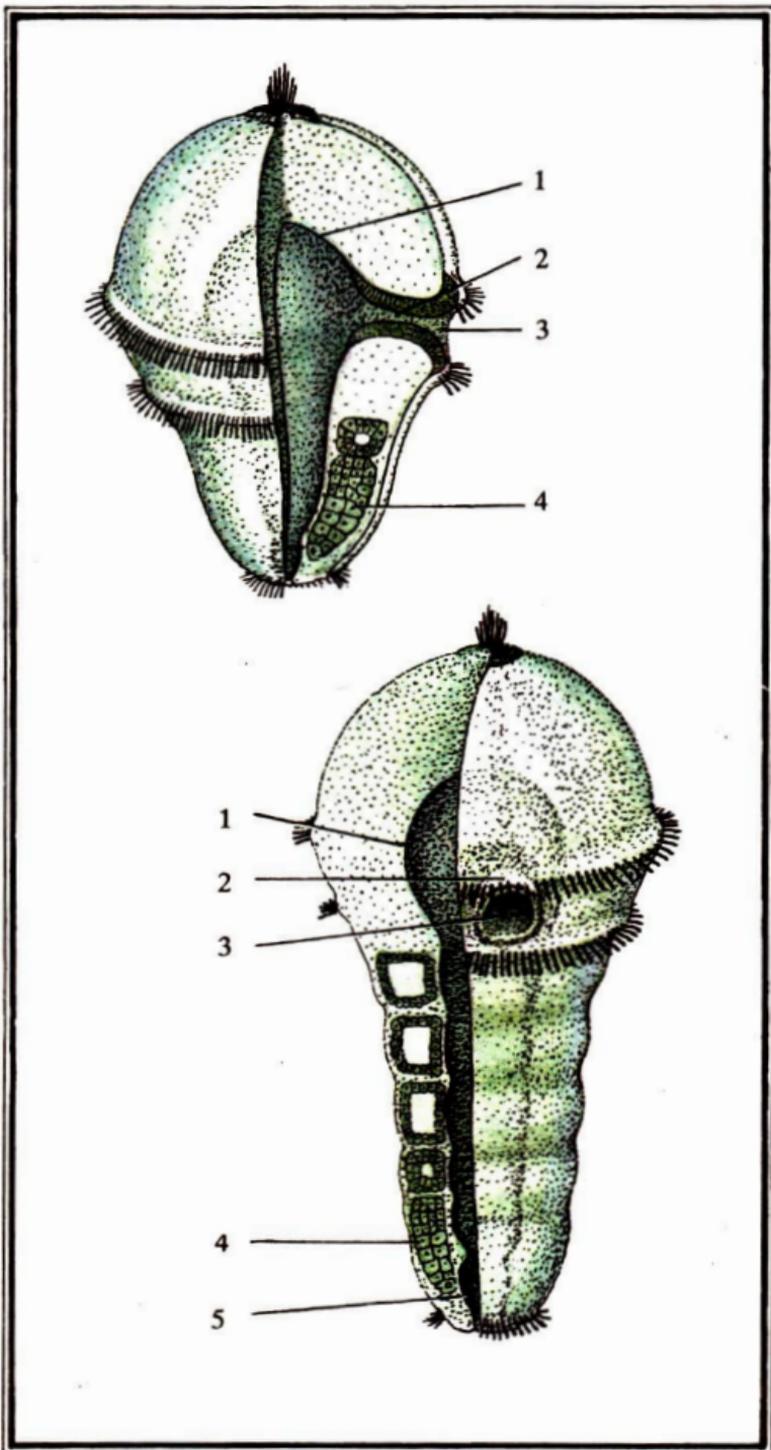
tiger und vielgestaltiger als in den tropischen Korallenriffen.

Die an den Küsten oder am Boden der flachen Meeres-
teile lebenden wirbellosen Tiere sind oft an Steinen fest-
gewachsen oder ständig an derselben Stelle angeheftet.
Andere bewegen sich so langsam, daß sie während ihres
Lebens nur wenige Meter zurücklegen. Viele – etwa 70 %
der Arten – entwickeln sich über winzige im Wasser
schwebende Larven, die von der Meeresströmung davon-
getragen werden, bevor sie sich festsetzen und durch eine
Metamorphose zum Bodenbewohner umbilden. Diese pe-
lagischen Larven sind sehr vielgestaltig. Wir wollen nur
auf diejenigen der Stachelhäuter – also die der Seesterne,
Seeigel, Seewalzen und verwandten Tiere – näher einge-
hen. Alle sind sie als Abwandlungen eines ursprünglichen
einfacheren Larventyps aufzufassen, der heute noch in
der sogenannten Dipleurularlarve der Eichelwürmer (En-
teropneusten) vorhanden ist. Die Dipleurula hat die Form
eines kleinen Beutels. Innerhalb ihres Mundfeldes, das
von einem Saum ständig schlagender Wimpern umgeben
ist, liegt an einer Körperseite der Mund. Der Darmkanal
macht, von ihm ausgehend, einen Bogen und endet am
Hinterende des Beutels mit dem After.

Bei den verschiedenen Typen der Echinodermenlarven
ist der Beutel verformt und vor allem das Mundfeld mit
dem Wimpersaum in oft bizarrer Weise auseinandergezo-
gen, so daß der Wimpersaum wesentlich verlängert ist.
Von den Körpern einiger Larventypen gehen lange Fort-
sätze aus. Sie verringern die Sinkgeschwindigkeit.

Die Umwandlung der Echinodermenlarven zum See-
igel, zur Seewalze sowie zum See-, Schlangen- oder Haar-
stern erfolgt gewöhnlich in einem komplizierten Prozeß,
in dessen Verlauf nur ein geringer Teil des Larvenkörpers
in den Aufbau des erwachsenen Tieres eingeht. Ein See-
igel ist also keineswegs das Endstadium einer gleichförmigen
Entwicklung seiner Larve – des Pluteus –, sondern

*Trochophoralarve eines Meeresringelwurms (oben), aus der ein junger
Wurm hervowächst (unten). 1 – Mitteldarm; 2 – Vorderdarm;
3 – Mund; 4 – Mesodermstreifen; 5 – Enddarm*



etwas vollkommen Neues, das zu seinen frühen Entwicklungsstadien nur eine sehr lockere Beziehung hat.

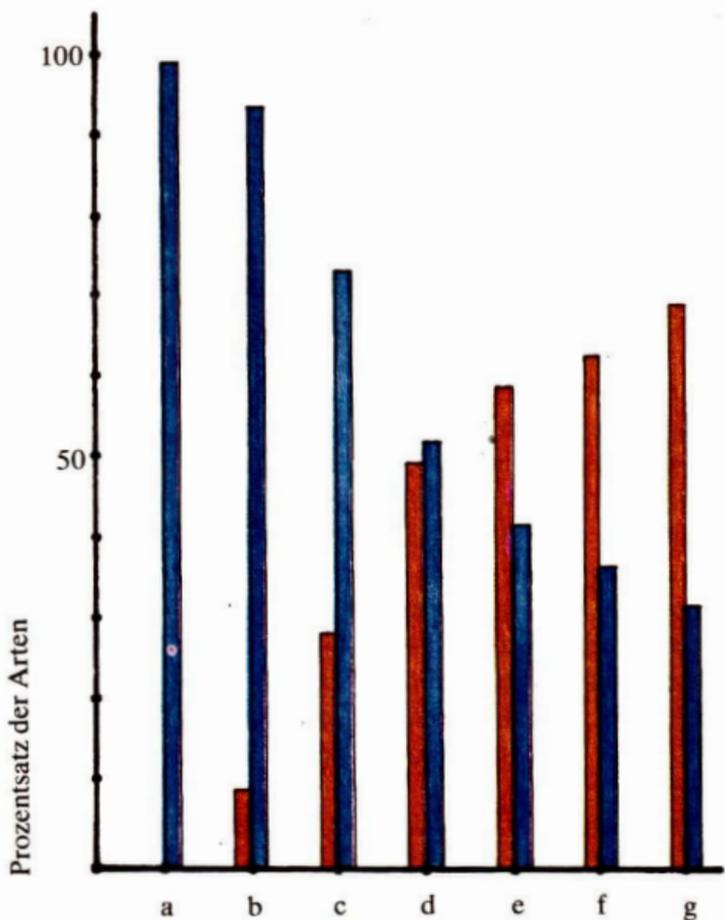
Die Metamorphosen der verschiedenen Stachelhäuter verlaufen sehr unterschiedlich. Das sogenannte Hydrozöl der Seeigel – das mit Wasser gefüllte Röhrensystem, von dem beim erwachsenen Seeigel die vielen kleinen Saugfüßchen ausgehen – regt die Einstülpung einer Blase an, die sich von der Körperoberfläche abschnürt. Diese Blase umwächst einen Teil des Hydrozöls sowie einen größeren Abschnitt des Darms und der Leibeshöhle. Aus dem von der Blase umschlossenen Körperteil bildet sich dann der Seeigel. Der Rest des Larvenkörpers geht zugrunde.

Im Pluteus der Schlangensterne bilden sich Ober- und Unterseite des späteren Tieres selbständig aus. Danach verwachsen sie miteinander. Darm und Mund der Larve werden vom kleinen Schlangensterne übernommen. Dieser wächst heran, macht sich frei und hängt dann als ziemlich selbständiges Gebilde an der Larve, die mit dem weiteren Wachstum des Schlangenters zugrunde geht.

Von den vielen anderen im Zooplankton – unter den schwebenden Kleintieren – lebenden Larven wollen wir nur noch die Trochophora erwähnen. In ihrer reinen Form kommt sie bei den Meeresringelwürmern (Polychaeten) vor. Ihr Körper ist ein etwa kreiselförmiges Gebilde. Oben – an der Spitze des Kreisels – trägt sie einen Schopf langer Wimpern. Der Mund öffnet sich seitlich, etwas über der Höhe der Körpermitte, der After befindet sich am Körperende gegenüber dem Wimperschopf an der unteren Spitze des Kreisels. Um den Körper ziehen zwei Wimperkränze, einer über, der andere unter dem Mund. Oft liegt auch um die Afteröffnung ein Ring feiner Wimpern. Diese Trochophoralarven besitzen ein einfaches Nervensystem, einen lichtempfindlichen Augenfleck sowie ein Paar einfacher Ausscheidungsorgane.

Viele Muscheln haben eine Trochophora, die der Larve der Polychaeten sehr ähnlich ist. Aus den Körperseiten der Trochophoren der Meeresschnecken wachsen lappenartige Fortsätze hervor, deren Rand die Wimpersäume trägt. Diese Form heißt Veligerlarve.

Pelagische Larven besiedeln offensichtlich immer neue Lebensräume. Die Erwachsenen sitzen in ihren Kolonien



Prozentuale Verteilung von Meeresschneckenarten mit pelagischen und nichtpelagischen Larven an Orten unterschiedlicher geographischer Breiten. Während im Norden nur am Boden lebende Larven vorkommen, nimmt der Anteil der Schwimmlarven nach Süden hin ständig zu. Der Anteil der Arten mit pelagischen Larven ist rot, der Prozentsatz von Arten mit nichtpelagischer Entwicklung ist blau dargestellt. a – Ostgrönland; b – Nord- und Ostisland; c – West- und Südisland; d – Färöerinseln; e – Südnorwegen, Westschweden und Dänemark; f – Südengland und Kanalinseln; g – Kanarische Inseln

oft so dicht beieinander, daß für die Jungen kein Platz bleibt. Da sich die Eltern kaum fortbewegen, müssen die Jungtiere selbst einen Ort finden, an dem sie leben können. Deshalb sind sie mit Schwebefortsätzen und strudelnden Wimperkränzen ausgerüstet. Obwohl sich die

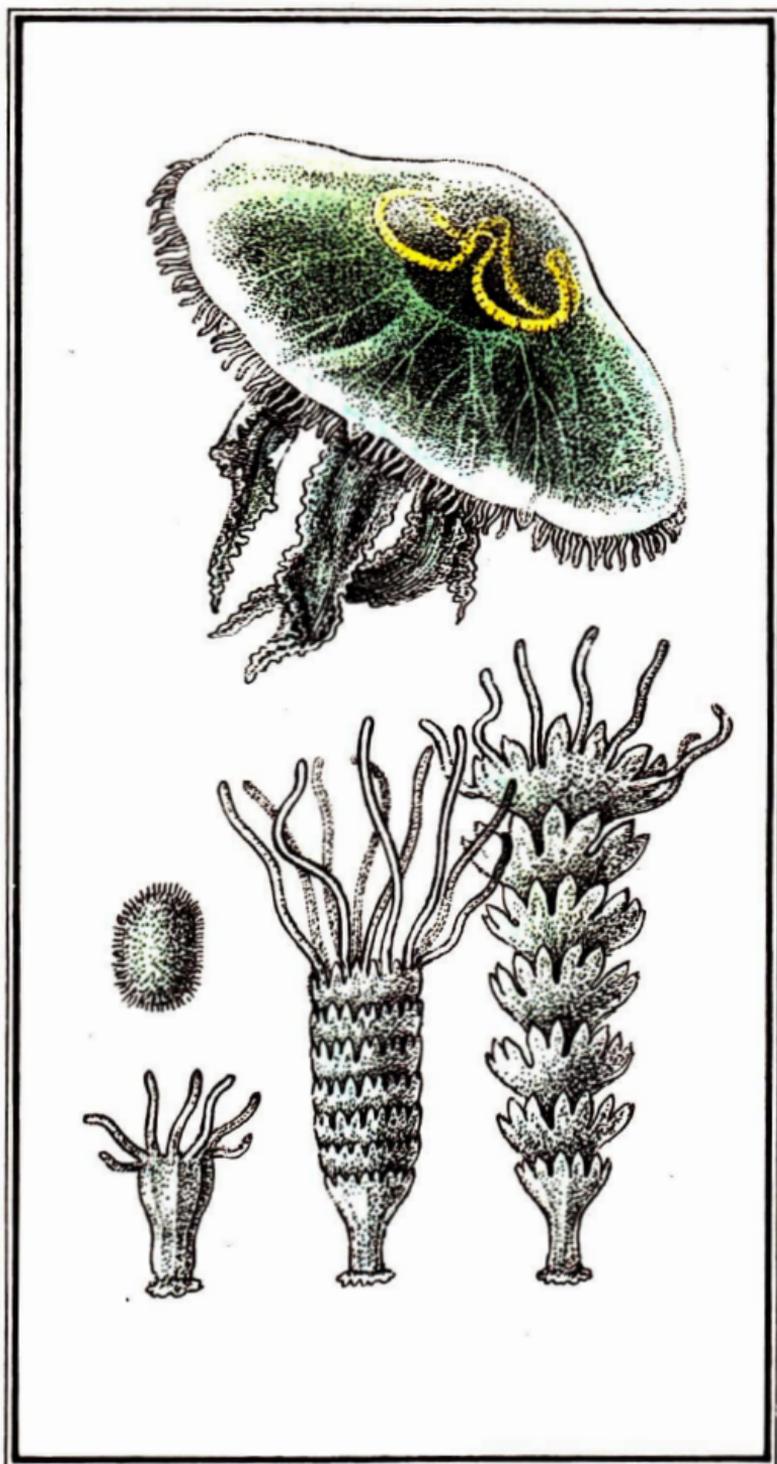
Larven selbständig fortbewegen, hängt ihr Schicksal doch weitgehend davon ab, wohin die Strömung sie verschlägt. Viele werden gefressen, andere gelangen nie an einen geeigneten »Ankerplatz«, um sich erfolgreich festzuheften, zu verwandeln und ihr Leben als erwachsenes Tier zu fristen. Sie gehen zugrunde. Da nur wenige der pelagischen Larven überleben, müssen die Eltern sehr viele Eier hervorbringen. Einige Seeigel produzieren im Laufe ihres Lebens mehrere Millionen Larven. Selbstverständlich kann ein Seeigelweibchen sie nicht alle mit Nährstoffen versorgen. Daher müssen die Larven selber fressen. Die Eier anderer Arten enthalten mehr Nährstoffe, sind dafür aber viel weniger zahlreich. Einige wirbellose Meerestiere geben Eier ab, aus denen keine Larven, sondern Jungtiere schlüpfen, die den bodenbewohnenden Erwachsenen schon weitgehend gleichen.

Die im Meer treibenden – pelagischen – Larven sind bei den bodenbewohnenden Meeresschwärmlingen der Tropen besonders häufig. Nach den Polen hin gibt es zunehmend mehr Arten, deren Larven sich am Boden entwickeln oder die überhaupt keine freilebenden Larven haben.

Die vermutlich beste Erklärung hierfür ist folgende: In den tropischen Meeren besiedeln die Arten bodenbewohnender Meeresorganismen viele kleine voneinander getrennte Kolonien. Die relativ wenigen, aber sehr individuenreichen Arten der Meere höherer Breiten bilden hingegen große zusammenhängende Bestände. Durch die jahreszeitlichen Schwankungen der Lebensbedingungen in den polnahen Meeren sterben regelmäßig viele Tiere, so daß in diesen großen Kolonien immer wieder Siedlungsplätze frei werden. Daher brauchen die Jungen ihre heimatliche Kolonie nicht zu verlassen und entwickeln sich meist ohne pelagisches Stadium.

In den tropischen Meeren sind die Lebensbedingungen während des ganzen Jahres viel gleichmäßiger. Deshalb

Entwicklung der Ohrenqualle (Aurelia aurita) aus einem Polypen. Der Polyp schnürt nacheinander zahlreiche winzige Quallen ab. Die Polypen selbst entstehen über schwimmende Larven aus den befruchteten Eiern der Quallen.



sterben in den kleinen Kolonien nur wenige Tiere, so daß die Larven keine freien Plätze finden und ausschwärmen müssen. Da die tropischen Arten außerdem, wie ihr verstreutes Vorkommen zeigt, ganz spezielle Anforderungen an ihre Umwelt stellen, sind für sie geeignete Lebensräume schwer zu erreichen. Deshalb sind ihre Larven so gute Schwimmer.

An dieser Stelle wollen wir erwähnen, daß viele festsitzende Hohltiere sich nicht durch ihre Larven ausbreiten, sondern durch eine besondere Generation – die Meduse.

Der Lebenszyklus der Ohrenqualle (*Aurelia aurita*) umfaßt zwei Generationen. Aus dem befruchteten Ei entsteht ein festsitzender Polyp, der durch Abschnürungen mehrere kleine Quallen (Medusen) erzeugt; sie wachsen heran, treiben davon und produzieren je nach Geschlecht Eier oder Spermien.

Das interessante Phänomen des Generationswechsels ist im Tier- und Pflanzenbereich weit verbreitet. Aber hiervon könnte nur ein besonderes Buch eine annähernde Vorstellung vermitteln.

»akzent« – die Taschenbuchreihe mit vielseitiger Thematik: Mensch und Gesellschaft, Leben und Umwelt, Naturwissenschaft und Technik. – Lebendiges Wissen für jedermann, anregend und aktuell, konkret und bildhaft.

Ist es nicht erstaunlich, daß ein Tier, um ein Falter zu werden, erst einmal längere Zeit als Raupe leben muß oder daß ein Frosch sozusagen zwei Leben führt – eines als fischähnliche Larve und eines als hüpfendes Landtier?

Zu den interessantesten Phänomenen in der Natur gehört der Gestaltwandel in der Entwicklung mancher Lebewesen. Die Ursachen dieser Metamorphose, ihre Bedeutung im Prozeß der Evolution zählen seit langem zu den Fragen, um deren Klärung sich viele Zoologen bemühen.
