

## Entwicklung der Gametogonien in ektopisch transplantierten Gonaden bei *Triturus*\*

ULRICH SCHEER

Biologisches Institut I (Zoologie), Universität Freiburg i. Br.

Eingegangen am 7. März 1969

### *Development of Gametogonia in Ectopically Transplanted Gonads of Triturus*

*Summary.* Homografts of gonads including fat-bodies show fusion of the fat-body with liver tissue. Thus, contact between gonad and liver is only indirect. The differentiation of the gametogonia follows the normal way of development. In case of ovary homografts auxocytes appear. Not later than 27 days after transplantation vascularization is reestablished.

Homo- and autografts of gonads without fat-body show a quite different development of the gametogonia. When the gonads are broadly fused with liver tissue one notices karyolysis of the gametogonia nuclei within the gonad liver contact region already 7 days after transplantation. After 3—4 weeks the graft represents a cyst formed by connective tissue without any germ cells. Erythrocytes indicate vascularization. In the gonad partly fused with liver normal structure and mitosis in the gametogonia appear in that part of the transplant not attached to liver tissue. The present experiments suggest that the degeneration of germ cells is depending on their position to extragonadal tissue.

*Zusammenfassung.* Nach homoplastischer Transplantation von larvalen Gonaden mit Fettkörper in die vordere Leibeshöhle wächst nur der Fettkörper an der Leber an, so daß die Gonade nur indirekt mit dem Wirtsgewebe verbunden ist. Die Differenzierung der Gametogonien folgt der Normogenese, bei Ovartransplantationen entwickeln sich Auxocyten. Nach spätestens 27 Tagen ist die Blutversorgung wiederhergestellt.

Homo- und autoplastische Transplantationen von Gonaden ohne Fettkörper ergeben für die Gametogonien eine völlig andere Entwicklung. Sind die Gonaden mit breiter Fläche angewachsen, läßt sich bereits 7 Tage p.o. im Bereich der Kontaktzone Gonade-Leber die Karyolyse der Gametogonienkerne feststellen. Nach 3—4 Wochen stellt das Transplantat eine bindegewebige Zyste ohne Geschlechtszellen dar. Erythrozyten zeigen die Vaskularisation an. Ist nur ein Teil der Gonade mit der Leber verwachsen, zeigt der frei gebliebene Abschnitt eine normale Struktur mit Mitosen der Gametogonien. Die Degeneration der Geschlechtszellen hängt offenbar von ihrer Lage zum extragonadalen Gewebe ab.

### Einleitung

Für alle Vertebratenklassen mit Ausnahme der Säuger (HARDISTY, 1967) trifft es zu, daß die Urgeschlechtszellen während ihrer Wanderung vom axialen Mesenchym in die Gonadenfalten keinerlei Mitosen zeigen. HOUILLON (1956) zeigte am Rippenmolch *Pleurodeles*, daß die Mitosehemmung durch die in die Gonadenfalten eindringenden somatischen, medullären Zellen aufgehoben wird. Diese Genitalstränge wachsen bei den Amphibien im Stadium der indifferenten Gonade vom Opisthonephrosblastem aus und bilden in beiden Geschlechtern die Medulla (WITSCHI, 1914; STÄRK, 1955). Wird das Auswachsen experimentell blockiert, degenerieren die Urgeschlechtszellen. Das gleiche Schicksal erleiden die streuenden Urgeschlechtszellen bei Urodelen. STÄRK (1955, 1959) zeigt an *Tri-*

\* Herrn Dozent Dr. O. J. STÄRK danke ich für die Überlassung des Themas, ihm und Herrn Dr. R. LEHMANN für die Unterstützung und Diskussionen bei der Fertigstellung der Arbeit.

*turus*-Larven, daß die Streuzellen im Stadium der indifferenten Gonaden am häufigsten sind, mit beginnender Geschlechtsdifferenzierung an Zahl abnehmen und bei über 30 mm langen Larven nicht mehr vorkommen. Da die streuenden Geschlechtszellen extragonadal liegen, ohne Kontakt mit dem medullaren Material, wird auch hier ihre abhängige Entwicklung deutlich.

Zahlreiche Transplantationsexperimente führten zu ähnlichen Schlüssen. WITSCHI (1934) entnahm einem Froschembryo im Schwanzknospenstadium die Urkeimzellen und verpflanzte sie in die Leibeshöhle von Geschwisterlarven. Er untersuchte die Transplantate, nachdem die Wirtsgonade sexuell differenziert war und fand keinerlei Mitosen. Den Gegenversuch stellen die Arbeiten von HUMPHREY (1928a, b) dar, der das intermediäre Mesoderm von *Amblystoma*-Schwanzknospenstadien ektopisch transplantierte. Da hierbei die Urgeschlechtszellen in ihrem ursprünglichen Gewebeverband blieben, entwickelten sich normale Gonaden (über die Differenzierungsleistungen des intermediären Mesoderms vgl. ASAYAMA, 1950; LEHMANN, 1967).

In experimentell erzeugten Teratomen (BOSAEUS, 1926; JANDA, 1927; ANDRES, 1950; FRANKHAUSER u. STONESIFER, 1956; DENT u. BENSON, 1966) lassen sich niemals Geschlechtszellen nachweisen; dasselbe ist auch bei menschlichen Teratomen der Fall. Daß Urgeschlechtszellen zunächst vorhanden sind, zeigte HOLTFRETER (1929). Er transplantierte ein Blastuladach homoplastisch in die Leibeshöhle einer *Amblystoma*-Larve; nach 13 Tagen fand er neben anderen Gewebedifferenzierungen Urkeimzellen. DENT u. BENSON (1966), die in die epaxiale Muskulatur von *Triturus viridescens* Larvenrumpfe verpflanzten, konnten nur in einem einzigen Fall Gonadengewebe wiederfinden. ANDRES (1950) untersuchte die auf ähnliche Weise erzeugten Teratome nach 3—10 Monaten. Ihnen war stets gemeinsam, daß die charakteristische Topik der Organe fehlte, die Wachstumsraten der vorhandenen Gebilde atypisch waren und einige Organe überhaupt fehlten. Da Teratome als „chaotische Anormogenesen“ (LEHMANN, 1950) charakterisiert sind, läßt sich das Fehlen der Geschlechtszellen damit erklären, daß der Kontakt zwischen ihnen und den somatischen Gonadenelementen nicht hergestellt werden konnte oder gestört wurde.

In der vorliegenden Arbeit wird untersucht, ob Gametogonien, die in der Vermehrungsphase stehen, in ihrer Entwicklung bereits unabhängig vom umgebenden Gewebe sind. Die konkrete Fragestellung lautete: Zeigen ektopisch transplantierte Gametogonien auch weiterhin Mitosen oder degenerieren sie?

Bei den beabsichtigten Transplantationen konnten Immunreaktionen außer acht gelassen werden, da nur Larven Verwendung fanden. Während Anurenlarven bereits ein Immunsystem besitzen (HILDEMANN u. HAAS, 1959; BOVBJERG, 1966), scheint dies bei Urodelenlarven nicht der Fall zu sein (REIS, 1930). Außerdem zeigte AMBROSIUS (1962a, b), daß die Gonaden der Urodelen zu den gut transplantierbaren Organen gehören, da ihr Antigengehalt relativ gering ist.

### Material und Methode

*Tiermaterial und Haltung der Versuchstiere.* Für die Untersuchungen dienten Larven von *Triturus h. helveticus* (RAZOUKOWSKY) und *Triturus a. alpestris* (LAURENTI). Die Elterntiere entstammten der näheren Umgebung Freiburgs; zum Laichen befanden sie sich in abgedeckten Freilandbecken, getrennt nach Arten. Die frisch gelegten Eier wurden täglich abge-

sammelt und 10 sec in 70% Äthanol gereinigt. Ihre Entwicklung erfolgte im Kühlschrank bei 10—12° C, wobei sich nie mehr als 30 Eier in einer Petrischale befanden. Das Wasser wurde täglich gewechselt. Durch die verzögerte Eier- und Larvenentwicklung standen auch in den Wintermonaten genügend Larven zur Verfügung. Tabelle 1 enthält Angaben zur Größe und Verwendung der Larven.

Nach der Operation kamen Spender und Wirt getrennt zur Aufzucht in Petrischalen. Die Larven wurden 14 Tage lang ohne Futter im Operationsmedium mit Zusatz von Cibazol gehalten. Nach dem Umsetzen in Leitungswasser erhielten sie 2—3mal wöchentlich *Tubifex* und Leberstückchen. Die Aufzucht der Kontroll- und Versuchstiere erfolgte stets bei Zimmertemperatur.

*Operationstechnik.* Vorversuche hatten ergeben, daß ganze Gonaden übertragen werden konnten. Allerdings wuchs das Transplantat nur selten an, wenn es frei in der Leibeshöhle lag. Die Anwachsrate stieg aber stark, wurde die Gonade nach der Methode von SPEMANN (1942) zwischen Leber und Körperwand eingesteckt, da sie dann einigermaßen festlag.

Als Operationsmedium benutzte ich eine auf  $1/2$  verdünnte sterile Holtfreter-Lösung, die mit 0,4% Cibazol versetzt war. Bereits 24 Std vor der Operation wurden die Larven in dieses Medium gebracht. Zur Operation übertrug ich Spender und Wirt in je eine kleine Petrischale, deren Boden mit Paraffin unter Zusatz von etwas pulverisierter Lindenhholzkohle ausgegossen war. Die Narkose erfolgte durch Zugabe von 0,02% MS 222 (Sandoz). Alle Tiere wurden mit zwei feinen Kunststoffstreifen über dem Kopf und vor den Hinterbeinen so festgelegt, daß stets die rechte Seite nach oben lag. Die Eröffnung der Leibeshöhle beim Wirt erfolgte durch einen 5 mm langen Längsschnitt auf der Lateralseite hinter den Vorderbeinen. Den Wirtslarven wurden beide Gonaden exstirpiert, um unkontrollierbare Wechselwirkungen zwischen Wirts- und transplantierte Gonade auszuschließen. Außerdem soll bei kastriertem Wirt die Anwachshäufigkeit größer sein als beim Normaltier (BEAUMONT, 1929; ADAMS, 1938).

Darauf eröffnete ich die Leibeshöhle beim Spender durch einen ähnlichen Schnitt und übertrug die rechte Gonade mit oder ohne Fettkörper mit einer Pipette in das Wirtschälchen, sie wurde schnell skizziert und mit Hilfe einer Haarschlinge zwischen Leber und Bauchwand geschoben. In den meisten Fällen gelang es, eine räumliche Trennung zwischen Transplantat und Naht zu erzielen. Dies erschien wichtig, um Störungen, die durch die Wundheilung auftraten, als solche erkennen zu können (vgl. WAECHTER, 1944). Zum Verschuß der Wunde diente 0,1 mm starkes Perlon; 3—5 Einzelknopfnähte verhinderten sicher einen Vorbruch. Nach etwa 14 Tagen fielen die Schlingen von selbst aus.

Die Unterscheidung der Geschlechter gelang mit ziemlicher Sicherheit durch die geschlechtsverschiedene Größe des Fettkörpers. Beim ♀ ist er so groß wie das Ovar, beim ♂ in den meisten Fällen bedeutend größer als der Hoden.

Alle Operationen führte ich unter dem Leitz-Binokular bei 8—16facher Vergrößerung durch. Glasgeräte wurden bei 170° C, Metallinstrumente in 70% Alkohol sterilisiert.

*Auswertung.* In den meisten Fällen obduzierte ich gleichzeitig Wirt und Spender. Nach der Narkose wurde die Leibeshöhle von der Ventralseite aus unter Schonung der Vena abdominalis eröffnet. Zur histologischen Untersuchung wurde das Transplantat mit umgebendem Gewebe in Bouin fixiert, nach der üblichen Paraffinmethode eingebettet und lückenlose Schnittserien von 10 µm hergestellt. Zur Färbung dienten Hämalaun (Mayer) und Eosin. Mikrophotos wurden mit dem Zeiss-Photomikroskop angefertigt.

Ferner ist die Anzahl der Geschlechtszellen in den Schnittserien bestimmt worden. Da der Kerndurchmesser stets größer war als die Dicke eines Mikrotomschnittes, befaßte sich die Zählung also nur mit Kernfragmenten. Um die angenäherte Kernzahl zu erhalten, wurde folgende Formel benutzt (FLODERUS, 1944; RUTHMANN, 1966):

$$N = \frac{S}{S + (D - 2k)} n$$

$N$  = Anzahl der tatsächlich vorhandenen Kerne,

$n$  = Anzahl der gezählten Kernfragmente,

$D$  = Kerndurchmesser,

$S$  = Mikrotom-Schnittdicke,

$k$  = Korrekturfaktor. Er läßt sich abschätzen, geht man vom kleinsten gemessenen Kernfragmentdurchmesser aus und berechnet die Höhe (=  $k$ ) des zugehörigen Kugelsegmentes.

## Bei den Abbildungen verwendete Abkürzungen:

<i>Au</i>	Auxocyte	<i>nNk</i>	Nierenkanälchen in Normallage
<i>Fk</i>	Fettkörper	<i>Ov</i>	Ovar
<i>Fo</i>	Follikel epithelzellen	<i>sOvh</i>	sekundäre Ovarialhöhle
<i>Ho</i>	Hoden	<i>Sp</i>	Spermatogonie
<i>Le</i>	Leber	<i>SpMi</i>	Spermatogonie in Mitose
<i>Nk</i>	Nierenkanälchen	<i>soHo</i>	somatisches Hodengewebe
<i>nGlo</i>	Glomerulus in Normallage		

## Homoplastische Transplantation der Gonaden mit Fettkörper

## 1. Graphische Darstellung der quantitativen Entwicklung der Geschlechtszellen

Der Fettkörper begleitete bei der Transplantation je nach Größe ganz oder teilweise die Gonade. Wurde das Transplantat vom Einsteckort caudalwärts abgedrängt, wuchs es nicht an, sondern blieb frei zwischen den Darmschlingen liegen. Um die Anwachshäufigkeit zu erhöhen, wurden die Wirtslarven von Serie II (Tabelle 1) bereits 14 Tage vor der Transplantation beidseitig kastriert. Dadurch ließ sich der Anteil der angewachsenen Gonaden von 64% (Serie I) auf 75% steigern.

Tabelle 1. Überblick über die Versuche (Transplantat mit Fettkörper I—II, ohne Fettkörper III—V)

Serie	Wirt	Spender	Anzahl der Versuche	Anzahl der angewachsenen Transplantate	Versuchsdauer (Tage)	
I	<i>Tr. helveticus</i>	30 mm	30 mm	22	14	1—100
II	<i>Tr. helveticus</i>	30 mm, kastriert	30 mm	8	6	15— 70
III	<i>Tr. helveticus</i>	29 mm	30 mm	4	4	7— 70
IV	<i>Tr. alpestris</i>	29 mm	29 mm	8	4	22
V	<i>Tr. alpestris</i>	autoplastisch, 28 mm		4	3	14— 45

Die Daten der Normogenese erhielt ich von jeweils 4 Kontrolltieren (Abb. 1a bis c), wobei mit dem Tag 0 eine Larvenlänge von 30 mm gegeben ist. Streubreite und Mittelwerte wurden in die Kurven „Normogenese“ aufgenommen. Der Unterschied zwischen den Kurven „Transplantat über Fettkörper angewachsen“ und „Transplantat frei in der Leibeshöhle“ ist evident (Abb. 1a, b). Im Ovar scheinen die Oocyten zu Anfang der Verpflanzung eine Phase der Degeneration zu erleiden, nach etwa 40 Tagen beginnen die Oogonien mit einer erhöhten Mitoseaktivität (Abb. 1b). 25—45 Tage p.o. treten im transplantierten Ovar Auxocyten (Oocyten in der Wachstumsphase; die bivalenten Chromosomen haben sich zu einem homogenen Gerüstwerk entschräubt) als der beste Beweis für die gelungene Übertragung auf (Abb. 1c). Nach etwa 40 Tagen verläuft die Entwicklung der Geschlechtszellen in den angewachsenen Transplantaten annähernd parallel zur Normogenese.

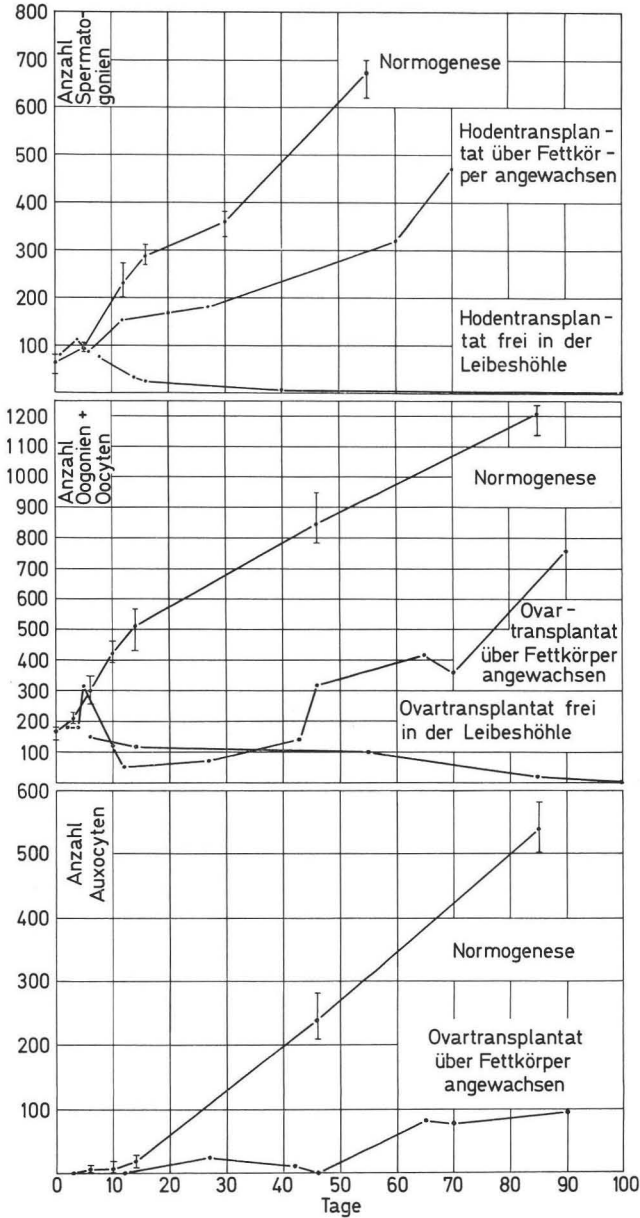


Abb. 1 a (oben), b (mitte), c (unten). Graphische Darstellung der quantitativen Geschlechtszellenentwicklung in den Transplantaten und während der Normogenese. Serie I und II

Ist die Gonade nicht angewachsen, vermindert sich die Zahl der Geschlechtszellen sehr langsam; im Ovar treten hierbei nie Auxocyten auf. 100 Tage p.o. fanden sich bei einer Larve noch zwei Spermatozoen (Abb. 1 a).

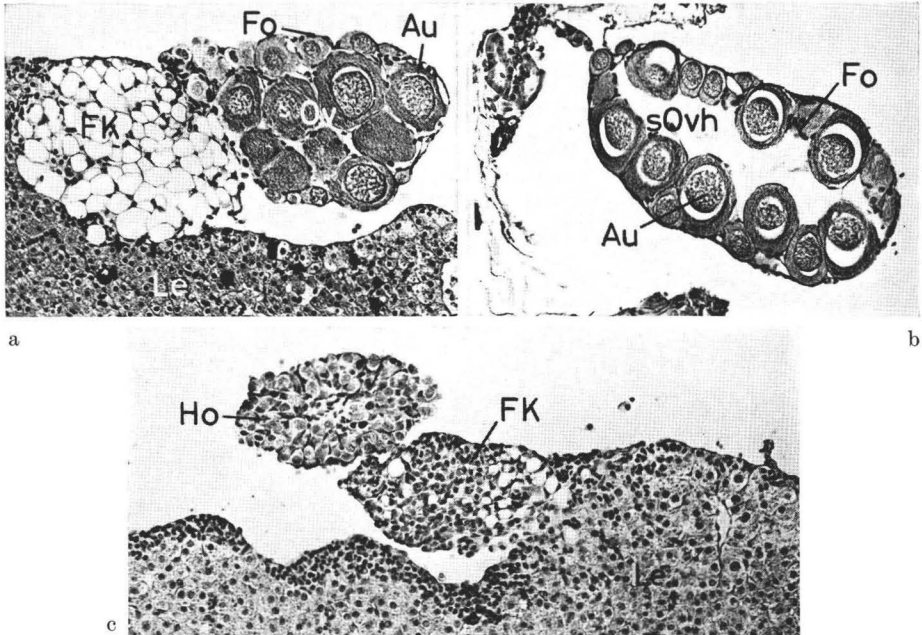


Abb. 2a—c. Transplantation mit Fettkörper. a Transplantiertes Ovar über den Fettkörper an der Leber angewachsen. Auxocyten mit Follikelzellen. 70 Tage p.o. Vergr.  $62\times$ . b Spender mit verbliebenem linken Ovar, 70 Tage nach Entnahme des rechten Ovars. Vergr.  $62\times$ . c Transplantiertes Hoden über den Fettkörper an der Wirtsleber angewachsen. Spermatogonienester. 70 Tage p.o. Vergr.  $80\times$

Die Metamorphose der Kontroll- und Versuchstiere trat 30—50 Tage p.o. ein (bei 33—35 mm Länge). 100 Tage p.o. maßen die jungen Molche etwa 40 mm. Bei den männlichen Kontrolltieren bildete sich etwa 70 Tage p.o. die Ampullenstruktur des Hodens aus, verbunden mit einer starken Zunahme der Spermatogonien. Die Hodentransplantate zeigten in dem untersuchten Zeitraum keine Ampullenstruktur.

## 2. Histologische Untersuchungen

*Angewachsene Transplantate.* Im typischen Fall zeigte sich bei der Autopsie, daß der Fettkörper mit mehr oder weniger breiter Fläche der Leber angeheftet war, während die anhängende Gonade keine Verwachsung mit dem Wirtsgewebe zeigte. Erste Anzeichen einer Gefäßversorgung des Transplantats lassen sich nach 6 Tagen wahrnehmen; 7—12 Tage p.o. sind auf den Schnitten Hohlräume mit Erythrozyten zu erkennen, die von der Leber in den Fettkörper einstrahlen. Spätestens nach 27 Tagen läßt sich bei der Autopsie ein voll ausgebildetes Kapillarnetz in Fettkörper und Gonade nachweisen. Die erfolgreiche Transplantation eines Ovars, 70 Tage p.o., zeigt Abb. 2a. Die sekundäre Ovarialhöhle ist kaum ausgebildet, dies mag durch den mechanischen Druck auf das Ovar bedingt sein. Jede Auxocyte ist von Follikelepithelzellen umgeben. Die Struktur des Transplantats ist nach 70 Tagen völlig identisch mit dem des verbliebenen Spenderovars (Abb. 2b). Auch Hoden, mit Fettkörper implantiert, zeigt nach

70 Tagen völlig normale Strukturen (Abb. 2c); der Fettkörper ist mit breiter Fläche der Leber angewachsen. Die Spermatogonien liegen in Nestern dicht zusammen.

*Nichtangewachsene Transplantate.* Selbst nach 100 Tagen p.o. waren diese Transplantate noch leicht zu finden, da der Fettkörper seine ursprüngliche Struktur behielt. Lediglich kurz nach der Transplantation traten gelegentlich Mitosen der Gametogonien auf, eine weitere Differenzierung der Geschlechtszellen fand nicht statt. Die meisten waren im Hoden nach 40, im Ovar nach 85 Tagen degeneriert, wobei ihre Kerne verschiedene Stadien einer langsamen Karyolyse zeigten. Schließlich nehmen dann somatische Zellen den freigewordenen Raum ein, so daß die Gonade nur noch eine bindegewebige Zyste darstellt.

### Homo- und autoplastische Transplantation der Gonaden ohne Fettkörper

Es wurden insgesamt 16 Transplantationen durchgeführt (Tabelle I, Serie III bis V). Vor dem Übertragen der Gonaden wurde der anhängende Fettkörper sorgfältig entfernt. Die nicht angewachsenen Transplantate bleiben unerwähnt; die Geschlechtszellen zeigten in diesen Fällen eine langsame Degeneration, wie sie oben beschrieben wurde.

Tabelle 2. *Schnittserie durch Hodentransplantat der Serie V, 45 Tage p.o.*

Schnitt- nummer	Anzahl der Spermatogonien- fragmente	Bemerkungen
1	10	} Hoden zeigt noch keine Verwachsung mit der Leber
2	13	
3	13	
4	20	
5	21	
6	22	
7	25	
8	29 (Abb. 3a)	
9	25	
10	22	
11	21	} Hoden mit der Leber verwachsen
12	16 (Abb. 3b)	
13	10	
14	7	
15	3 (Abb. 3c)	
16	0	
17	0	
18	0	
19	0 (Abb. 3d)	
:	:	
26	0	

7 Tage p.o. sind die Gonaden fest mit der Leber verwachsen, erste Anzeichen einer Vaskularisation lassen sich feststellen. Im unmittelbaren Kontaktbereich mit der Leber zeigen die Kerne der Geschlechtszellen eine weit fortgeschrittene Karyolyse, distal von der Verwachsungsstelle erscheinen sie normal. Ist die

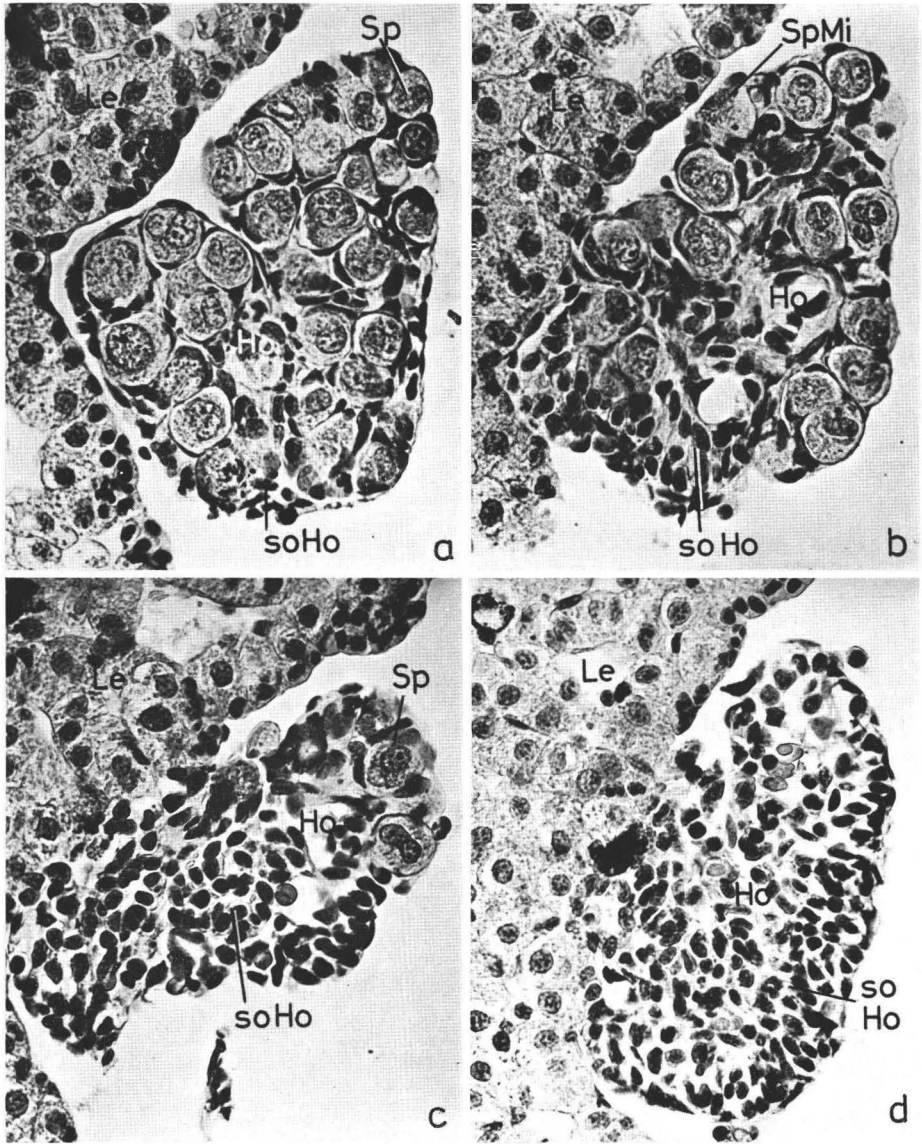


Abb. 3a—d. Transplantation ohne Fettkörper. Hodentransplantat, Serie V. 45 Tage p.o. Lage der Schnitte s. Tabelle 2, Erklärung s. Text. Vergr. 250 ×

Gonade mit ganzer Länge an der Leber angewachsen, lassen sich 24 Tage p.o. keinerlei Geschlechtszellen mehr nachweisen, es ist nur noch eine bindegewebige Zyste vorhanden. Sowohl *Helveticus*- als auch *Alpestris*-Larven erbrachten das gleiche Ergebnis. Um jegliche Abwehrreaktion bei der Rückbildung der Geschlechtszellen auszuschließen, führte ich zusätzlich noch autoplastische Transplantationen durch (Tabelle 1, Serie V).



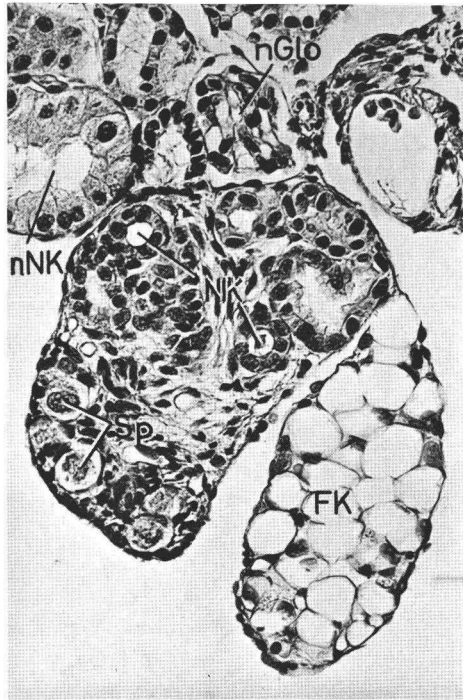


Abb. 4. Kontrollarve (*Alpestris*, 37 mm Länge, ♂). Nierenkanälchen dringen in den Hoden ein, die proximalen Spermatogonien sind degeneriert. Vergr. 160 ×

Das folgende Hodentransplantat wurde nach 45 Tagen untersucht. Aus der Tabelle 2 und Abb. 3 wird ersichtlich, daß nur in dem Teil des Transplantats die Spermatogonien degeneriert sind, der mit der Leber verwachsen ist. Der andere, frei in die Leibeshöhle ragende Teil zeigt eine völlig normale Hodenstruktur.

Schließlich sei noch ein merkwürdiger Befund mitgeteilt, der aber durchaus die oben gewonnenen Ergebnisse bestätigt. Bei einer Kontrollarve (*Alpestris*, 37 mm Länge) drangen auf der rechten Seite über eine Länge von 290  $\mu$ m Nierenkanälchen in den Hoden ein. Die Ursache dafür ist unklar. Überall, wo Nierenkanälchen und Spermatogonien in Kontakt geraten, degenerieren die Geschlechtszellen (Abb. 4). Sie werden keineswegs zwischen das Nierengewebe eingelagert, sondern verschwinden. Auch hier scheint das fremde Gewebe einen Einfluß auszuüben, der die Degeneration der Gametogonien mindestens mitverursacht.

#### Diskussion der Ergebnisse

Die ektopische Verpflanzung von Larvengonaden läßt sich nur dann erfolgreich durchführen, wenn die Gonade über den mittransplantierten Fettkörper mit dem Wirtsgewebe verwächst oder die Verbindung lediglich aus einer schmalen Gewebebrücke besteht. Verwächst die Gonade über eine größere Fläche mit dem Wirtsgewebe, beginnt bereits 7 Tage p.o. die Karyolyse der Gameto-

gonien zuerst im unmittelbaren Kontaktbereich mit der Leber. Nach der Rückbildung der Gametogonien dominieren die somatischen Zellelemente der Gonade. Follikelzellen füllen den freigewordenen Raum aus, wobei sie ihre gestreckte Kernform verlieren. Schließlich folgt eine bindegewebige Entartung, die zu zystenartigen Bildungen führt.

Auch die degenerierten Transplantate zeigen Vaskularisation, wobei nicht auszuschließen ist, daß die Blutversorgung weniger gut sein konnte als bei den erfolgreichen. Die Gefäßversorgung hat bestimmt großen Einfluß auf das Überleben der Transplantate (KNAKE, 1959); doch zeigen die nicht angewachsenen Transplantate, daß sogar völliges Fehlen der Vaskularisation lediglich eine sehr langsame Degeneration verursacht.

Es ist unklar, ob primär die Gametogonien, die somatischen Zellen oder die Wechselbeziehungen zwischen ihnen verändert werden. Die Ergebnisse zeigen jedenfalls klar, daß die Gametogonien in der Vermehrungsphase nicht unabhängig vom umgebenden Gewebe sind. Extragonadales Gewebe verursacht in drastischer Weise ihre Degeneration, wobei diese Beeinflussung lokal beschränkt bleibt.

Dieser Befund fügt sich gut in die Resultate ein, die bisher durch Gonadentransplantationen bei Amphibien erhalten worden sind (zusammenfassende Darstellung bei WOLFF, 1962). Die Geschlechtsdifferenzierung der Keimzellen wird unabhängig von ihrem genetischen Geschlecht ausschließlich durch den somatischen Anteil der Gonade bestimmt. Während Medulla bzw. Cortex der Gonade die Richtung auf Spermato- oder Oogenese festlegen, führt zusätzliches extragonadales somatisches Gewebe zur Degeneration der Keimzellen. Über die primäre Wirkung des extragonadalen Gewebes werden erst dann Aussagen möglich sein, wenn mehr über die Natur der cortico-medullären Induktoren im Sinne WITSCHIS (1934) bekannt ist.

### Literatur

- ADAMS, A. E.: Sexual conditions in *Triturus viridescens*. Artificial hermaphroditism. *J. exp. Zool.* **78**, 233—269 (1938).
- AMBROSIUS, H.: Serologische Untersuchungen im Zusammenhang mit heteroplastischen Organtransplantationen bei niederen Wirbeltieren. *Zool. Anz.* **25** Suppl., 283—293 (1962a). — Heteroplastische Gonadentransplantationen bei Urodelen. *Wiss. Z. Karl-Marx Univ. Leipzig, math.-nat. Reihe* **1**, 57—100 (1962b).
- ANDRES, G. V.: Experimentelle Erzeugung von Teratomen bei *Xenopus*. *Rev. suisse Zool.* **57**, 1—12 (1950).
- ASAYAMA, S.: The developmental potencies of the intermediate mesoderm of *Triturus pyrrhogaster* when transplanted into orthotopic or heterotopic site in the body wall of another embryo. *J. Inst. Polytech., Osaka City Univ.* **1**, 13—32 (1950).
- BEAUMONT, J. DE: Les caractères sexuels du Triton et leur déterminisme. Masculinisation et féminisation. *Arch. Biol. (Liège)* **39**, 175—245 (1929).
- BOSAEUS, W.: Beiträge zur Kenntnis der Genese der Ovarialembryome. *Upsala* 1926.
- BOVBJERG, A. M.: Rejection of skin homografts in larvae of *Rana pipiens*. *J. exp. Zool.* **162**, 69—80 (1966).
- DENT, J. N., and D. G. BENSON: Responses of tissues from larval newts to implantation into adult hosts. *Anat. Rec.* **155**, 315—323 (1966).
- FLODERUS, S.: Untersuchungen über den Bau der menschlichen Hypophyse mit besonderer Berücksichtigung der quantitativen mikromorphologischen Verhältnisse. *Acta path. microbiol. scand.* **53**, Suppl., 1—276 (1944).

- FRANKHAUSER, G., and G. L. STONESIFER: The fate of newt embryos implanted with or without jelly under the skin of adults. *J. exp. Zool.* **132**, 85—103 (1956).
- HARDISTY, M. W.: The numbers of vertebrate primordial germ cells. *Biol. Rev.* **42**, 265—287 (1967).
- HILDEMANN, W. H., and R. HAAS: Homotransplantation immunity and tolerance in the bullfrog. *J. Immunol.* **83**, 478—485 (1959).
- HOLTFRETER, J.: Über die Aufzucht isolierter Teile des Amphibienkeimes. I. Methode einer Gewebezüchtung in vivo. *Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org.* **117**, 421—510 (1929).
- HOULLON, CH.: Recherches expérimentales sur la dissociation médullo-corticale dans l'organogénèse des gonades chez le triton *Pleurodeles waltlii* Michah. *Bull. biol. France Belg.* **90**, 359—445 (1956).
- HUMPHREY, R. R.: The developmental potencies of the intermediate mesoderm of *Amblystoma* when transplanted into ventrolateral sites in other embryos: the primordial germ cells of such grafts and their role in the development of a gonad. *Anat. Rec.* **40**, 67—101 (1928a).
- Sex differentiation in gonads developed from transplants of the intermediate mesoderm of *Amblystoma*. *Biol. Bull.* **55**, 317—338 (1928b).
- JANDA, V.: Zur Frage der Entwicklung intraabdominal implantierter Amphibieneier. *Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org.* **109**, 24—40 (1927).
- KNAKE, E.: The absence of vascularization as a cause of the destruction of homografts. Experiments to improve the results. *Bull. Soc. int. Chir.* **18**, 353—363 (1959).
- LEHMANN, F. E.: Entwicklungsphysiologische Analyse von Teratomen. *Rev. suisse Zool.* **57**, 13—18 (1950).
- LEHMANN, R.: Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung des Opisthonephros bei *Triturus alpestris*. *Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org.* **158**, 13—51 (1967).
- REIS, K.: Untersuchungen über das Verhalten der Transplantate larvaler Amphibienhaut auf Larven und auf erwachsenen Amphibien, mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose. *Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org.* **122**, 494—545 (1930).
- RUTHMANN, A.: Methoden der Zellforschung. Stuttgart: Franckh'sche Verlagshandlung 1966.
- SPEMANN, H.: Über das Verhalten embryonalen Gewebes im erwachsenen Organismus. *Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org.* **141**, 693—769 (1942).
- STÄRK, O. J.: Entwicklung der Gonaden und Geschlechtszellen bei *Triton alpestris*, *cristatus* und *taeniatus*, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Verschiedenheiten. *Z. Zellforsch.* **41**, 285—334 (1955).
- Die streuenden Geschlechtszellen von *Triton alpestris*. *Z. Zellforsch.* **50**, 693—748 (1959).
- WAECHTER, H.: Regeneration eines kleinen Stückes der ventralen Bauchwand bei erwachsenen Molchen. *Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org.* **144**, 132—154 (1949).
- WITSCHI, E.: Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana temporaria*. *Arch. mikr. Anat.* **85**, 9—113 (1914).
- Genes and inductors of sex differentiation in amphibians. *Biol. Rev.* **9**, 460—488 (1934).
- WOLFF, E.: Experimental modification of ovarian development. In: *The ovary*, vol. II, ed. S. ZUCKERMAN. New York and London: Academic Press 1962.

Dipl.-Biol. ULRICH SCHEER  
 Biologisches Institut II  
 Lehrstuhl für Zellbiologie  
 78 Freiburg i. Br.  
 Schänzlestraße 9