Zur Eigenschaftsanalyse der Wirbeltierzeichnung.

Die Wachstumsordnung der Axolotl-Haut.

Von V. Haecker, (Halle a. S.)

I.

Unter entwicklungsgeschichtlicher Eigenschafts- oder Rassenanalyse (Phänogenetik) verstehe ich die morphogenetische und entwicklungsphysiologische Untersuchung der Außeneigenschaften und ihre Zurückverfolgung bis auf möglichst frühe Entwicklungsstadien[1]). Rassen- und vererbungsgeschichtlicher Hauptzweck dieser Forschungsrichtung ist es, die Unterschiede der fertigen Rassen- und Arteigenschaften auf Unterschiede in der Beschaffenheit des jungen Keimes und womöglich der Keimzellen selbst zurückzuführen und auf diese Weise die Kenntnis von der Natur der „Anlagen" (Erbeinheiten, Determinanten, Faktoren, Gene) soweit zu fördern, dass man bei der Deutung der kreuzungsanalytischen Ergebnisse statt mit fingierten Einheiten mit wirklichen, morphologisch und physiologisch fassbaren Verhältnissen und Werten zu arbeiten im Stande ist.

Dass die Methode der rückläufigen Eigenschaftsuntersuchung im Prinzipe einwandfrei ist, und dass in einzelnen Fällen das Endziel bereits in schärferen Umrissen hervortritt, habe ich schon früher ausgeführt. Sehr weit sind wir, vor allem durch Willstätter's Untersuchungen, insbesondere in der chemischen Differenzierung der Blütenfarbstoffe gekommen, so dass die Möglichkeit näher gerückt ist, die Unterschiede der Blütenfärbung auf Verschiedenheiten im allgemeinen Chemismus des Protoplasmas zurückzuführen. Man wird erwarten dürfen, dass auch die Rassen- und Artunterschiede in der tierischen Färbung, soweit sie auf einer quantitativ und qualitativ verschiedenen Ausbildung der Melanine, Melanoproteïde und Lipochrome beruhen, mit Abänderungen im allgemeinen Chemismus des Artplasmas in Verbindung gebracht und also auf chemisch-physiologisch bestimmbare „Anlagen" bezogen werden können.

Einer andern Gruppe von Außeneigenschaften gehört die Zeichnung der Tiere, besonders der Wirbeltiere, an. Es sind bereits verschiedene Versuche gemacht worden, um die spezifischen Zeichnungsmuster entwicklungsgeschichtlich zu erklären. So hat Zenneck die primitive Zeichnung der Schlangen mit dem Verlauf embryonaler Hautvenen, van Rynberk die Querstreifung der Säuger, vor allem der Tigerpferde, mit den Ausbreitungsgebieten der segmental angeordneten Hautnerven, Toldt jun. die Längs-

1) Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1912; Zeitschr. Ind. Abst., 8, 1912, S. 36; 14, 1915, S. 260.

streifen der Katze mit der reihenförmigen Stellung der „Leithaare“ in Verbindung gebracht.

Aber wenn auch zweifellos in allen diesen Aufstellungen ein Teil der Wahrheit enthalten ist, so läßt sich doch leicht zeigen, dass keine eine Verallgemeinerung erlaubt, und dass sie, mit Ausnahme vielleicht der letzten, nicht einmal auf den betreffenden speziellen Gebieten die Erscheinungen in restloser Weise verständlich machen können. Da aber nicht anzunehmen ist, dass die Haupttypen der Wirbeltierzeichnung auf vollkommen verschiedenen entwicklungsgeschichtlichen Grundlagen beruhen, so ist nach einem allgemeineren Erklärungsprinzip zu suchen, und dieses sehe ich in der spezifischen Wachstumsordnung der Haut, speziell der Epidermis (ich wende statt des früher benützten Ausdrucks Wachstumsrhythmus die allgemeinere Bezeichnung Wachstumsordnung an). Zahlreiche Tatsachen weisen nämlich darauf hin, dass die Bildung autochthonen Epidermispigments und die Anhäufung und Vermehrung der Pigmentzellen des Koriums vor allem an Stellen besonders energischer Teilungs- und Differenzierungstätigkeit stattfindet. Wenn es nun möglich wäre, in der Haut tatsächlich eine ganz bestimmte Wachstumsordnung und demgemäß Abschnitte mit intensiverer und solche mit geringerer Wachstumstätigkeit nachzuweisen, so würde sich ohne weiteres die Entstehung besonders der rhythmischen Zeichnungsmuster erklären.

Indem ich bezüglich der allgemeinen Begründung dieser Zusammenhänge auf eine frühere Mitteilung[2]), sowie auf die ausführliche Darstellung, welche an anderer Stelle erscheinen wird, verweise, möchte ich hier zeigen, dass die Haut speziell des Axolotls (Amblystoma) tatsächlich eine bestimmte Teilungs- und Wachstumsordnung aufweist und dass bestimmte Zeichnungsmuster damit in Zusammenhang gebracht werden können.

II.

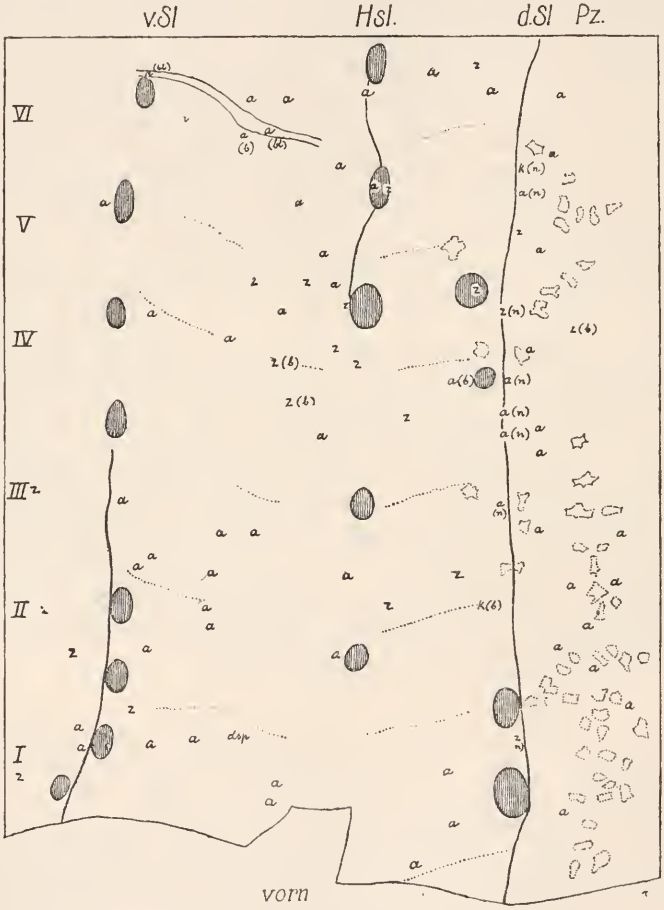
Die Axolotl sind wegen der großen Zellen und Kerne für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen dieser Art besonders geeignet und sie gewähren andrerseits die Möglichkeit, sehr verschiedene Färbungs- und Zeichnungsformen — Melanismus, metameroïde Scheckung, Akromelanismus, primäre Streifung, diffuse Färbung — mit einander zu vergleichen. Speziell bei schlüpfreifen Embryonen und frischgeschlüpften Larven ist die normale Zeichnung eine „metameroïde“, d. h. von der Körpersegmentierung unabhängige Querbänderung, und zwar sind die Jungen der melanistischen Rasse schwarz und grünlich gebändert, ähnlich etwa unserem Flussbarsch, während die weißen Larven an Stelle der

2) 1915, S. 268 ff.

dunklen Binden eine Reihe ziemlich scharf umgrenzter, an der Basis der Rückenflosse gelegener Punktflecken aufweisen[3]).

Ich untersuchte zunächst, ob in diesen frühen Stadien die Epidermis Stellen besonders intensiver Teilungstätigkeit aufweist, ob diese Stellen eine regelmäßige Anordnung zeigen und etwa den Gebieten stärkerer Pigmentierung und Pigmentzellenbildung entsprechen[4]).

Fig. 1.



Die erste Frage konnte bejaht werden, denn bei mehreren Individuen ließ sich zeigen, dass Kernteilungsfiguren natürlich überall in der Haut vorkommen, dass aber in unverkennbarer Weise Nester mit stark gehäuften Mitosen mit Stellen, welche verhältnismäßig

3) Näheres bei F. Pernitzsch, Arch. mikr. An., 82, 1913, S. 155.
4) Die ersten Präparate hat Frl. L. von Mirbach angefertigt.

arm an Teilungsfiguren sind, abwechseln. Im Allgemeinen sind die Stellen regster Teilungstätigkeit gürtelartig von der Dorsal- zur Ventralseite ausgebreitet und die Breite der Gürtel, sowie ihr gegenseitiger Abstand entsprechen ungefähr der Breite der dunklen Bänder und der hellen Zwischenbinden bei den schwarzen, beziehungsweise den Punktflecken und deren Zwischenräumen bei den weißen Larven. So erstreckt sich in Fig. 1, welche den vorderen Rumpfabschnitt einer weißen Larve darstellt, die erste hinter den vorderen Extremitäten gelegene und ebenso die zweite Hauptteilungszone je auf etwa drei Rumpfsegmente (*I—III* bezw. *V—VII*), während der dazwischen gelegene mitosenarme Strich nur ein Segment (IV) umfaßt. Es entsprechen jene Strecken vollkommen den dichteren Anhäufungen der in der Basis der Rückenflosse gelegenen Pigmentzellengruppen (*Pz*).

Auffallend ist, dass bei einzelnen Individuen ganz überwiegend Aster (Fig. 1, *a*), sowie die unmittelbar vorhergehenden, bei Urodelen so häufigen Zwischenstadien oder „Übergangsfiguren" (*z*)[5]) gefunden wurden. Bei andern Exemplaren treten die Aster zurück, während die Knäuel, Zwischenstadien, besonders aber die Dyaster und Dispireme häufiger sind. Ich kann diese Verhältnisse nur so erklären, dass im allgemeinen eine Synchronie der Teilungen besteht, so dass bald das länger dauernde Asterstadium, bald die Endstadien der Teilung, sowie die unmittelbar daran sich anschließenden Prophasen des nächstfolgenden Teilungsschrittes angetroffen werden, Verhältnisse, die mich sehr an den Teilungsrythmus des Cyclops-Embryos erinnern.[6])

Im Schwanze der weißen Larven sind die korialen Pigmentzellen in geringerer Zahl vorhanden und außerdem gleichmäßiger verteilt, so dass die metameroide Zeichnung weniger deutlich als am Rumpfe hervortritt. Doch gewann ich den Eindruck, dass die pigmentierten Epidermiszellen an einigen Stellen (Fig. 2, oben und unten) dichter, an anderen (Fig. 2, Mitte) merklich weniger dicht sind und dass die Zahl der Mitosen dementsprechend wechselt (in der Fig. 2 sind die pigmentierten Epidermiszellen durch Kreise angegeben, die Hautsinnesorgane schraffiert gezeichnet).

Dass die Teilungshäufigkeit und ihr Zusammenhang mit der Pigmentierung auch zahlenmäßig dargestellt werden kann, soll die folgende Tabelle zeigen, welche für das in Fig. 1 abgebildete Hauptstück die zwischen den Seitenlinien[7]), sowie die innerhalb der Pigmentzellenzone gelegenen Mitosen und Pigmentzellen angibt. Die Aster und Zwischenstadien der Epidermis, diejenigen der Bindegewebszellen (*b*), der Blutgefäße (*bl*), Nerven (*n*) und Sinnesorgane sind dabei besonders gezählt. Jedoch sind nur die auf die Epidermis selbst bezüglichen Zahlen als vollständig

5) Haecker, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899, S. 50.

6) Die Keimbahn von Cyclops. Arch. mikr. An., 49, 1897.

7) *v. Sl.*, *Hsl.*, *d. Sl.*, ventrale, Haupt- und dorsale Seitenlinie.

anzusehen, da die subepidermalen Gewebe, einschließlich der Nerven, nur zum Teil an der abpräparierten Hautlamelle hängen geblieben sind. Dasselbe gilt auch für die Pigmentzellen in der Basis der Rückenflosse. Die gerade auf einer Segmentgrenze gelegenen Mitosen wurden jeweils dem hinteren Segmente zugeschrieben.

Fig. 2.

Aus der Tabelle geht hervor, daß in dem einer hellen Querbinde entsprechenden vierten (postbrachialen) Segment die Zahl der epidermalen Mitosen um mehr als die Hälfte geringer ist, als ihre durchschnittliche Zahl in den stärker pigmentierten Segmenten.

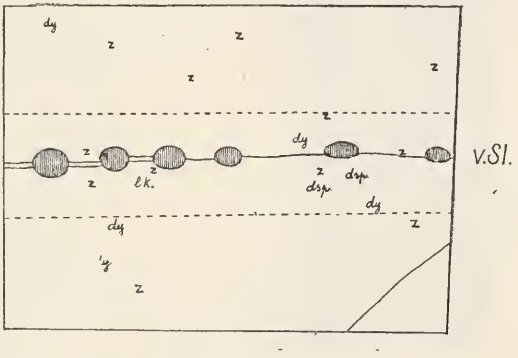
	Segment	Epidermis	Nerven (*n*) und Sinnesorgane	Bindegewebe (*b*)	Blut und Blutgefäße (*bl*)
pigmentzellenreich	I	10	1	—	—
	II	7	—	1	—
	III	13	1	—	—
pigmentzellenarm	IV	4	3	2	—
pigmentzellenreich	V	9	1	2	—
	VI	7	4	1	—
	VII[8])	10	2	2	2

8) In der Figur unvollständig gezeichnet.

Bei den Altembryonen und Larven der schwarzen Rasse liegen die Verhältnisse weniger günstig. Hier kommen auch an den hellen Stellen die korialen und epidermalen Pigmentzellen, sowie die pigmentierten Epidermiszellen, welche nach meinen Beobachtungen bei der dunklen Rasse mindestens zum Teil die Frühstadien der epidermalen Pigmentzellen darstellen[9]), in sehr großer Zahl vor. Infolgedessen sind genauere Zählungen der Pigmentzellen sehr schwer auszuführen und vollends im mikroskopischen Bild verwischen sich die Dichtigkeitsunterschiede vollkommen. Andrerseits sind auch die Mitosen, weil vielfach verdeckt durch die Pigmentzellen, schwer zählbar, so dass mir bisher ein Vergleich der gegenseitigen Häufigkeitsverhältnisse nicht möglich war.

Zum Teil an den gleichen Individuen war auch festzustellen, dass, abgesehen von diesen Gürteln, Zellteilungen besonders reichlich längs der Seitenlinien, von welchen in diesen Stadien drei Paare vorhanden sind, auftreten und zwar nicht bloß in den Seitenorganen selbst, sondern besonders auch in ihrer nächsten Umgebung und zwischen ihnen. So gibt die Fig. 3 ein symmetrisch zur ventralen Seitenlinie gelegenes (an einer Ecke nicht ganz vollständiges) Hautstück wieder, in welchem durch punktierte Linien drei gleich breite Streifen abgegrenzt sind. Während nun der mittlere, die Seitenlinien umfassende Streif 11 Teilungsfiguren aufweist, finden sich in den beiden äußeren Zonen nur 4, bezw. 5.

Fig. 3.



Auch hier treten Beziehungen zwischen Teilungsintensität und Pigmentierung hervor. Allerdings sind bei den unter normalen Bedingungen lebenden weißen und schwarzen Larven die Seitenlinien kaum stärker pigmentiert als der übrige Körper, dagegen bildet sich bei den in vollkommener Dunkelheit gezogenen „Streifenschecken“ [10]) dadurch, dass sich die Pigmentzellen auf die Umgebung der Hautsinnesorgane konzentrieren, wenigstens am Kopfe eine Zeichnung aus, die wohl ohne weiteres mit der primären Längs-

9) Genauere Untersuchungen sind im Gange. Vgl. auch Schapitz, Arch. mikr. An., 79, 1912, S. 57f.

10) 1915, S. 279. Diese Tiere sind von E. Keitel gezogen worden.

streifung anderer Wirbeltiere vergleichbar ist (Fig. 4). Auch ist in diesem Zusammenhang zu erwähnen, dass bei frischgeschlüpften weißen Larven die ganz jungen, in lebhafter Teilungstätigkeit befindlichen Seitenorgane an ihrer Außenfläche regelmäßig einige gröbere, unregelmäßige Pigmentbrocken erkennen lassen (Fig. 5).

Fig. 4.

Fig. 5.

Bei Individuen mit wenig Teilungsfiguren sind natürlich alle diese Verhältnisse nicht wahrnehmbar, aber bei solchen, welche eine lebhafte Teilungstätigkeit aufweisen, handelt es sich um Gegensätze, welche ohne Mühe erkannt werden. Ich bin auch überzeugt, dass durch bestimmte Fütterungsmethoden, ähnlich wie bei den Larven von *Salamandra maculosa*[11]), die Zahl der Mitosen wesentlich gesteigert werden kann und dass dann ihre zonenweise Anordnung und ihr Zusammenhang mit dem Zeichnungsmuster überall in sofort überzeugender Weise zu Tage treten würde.

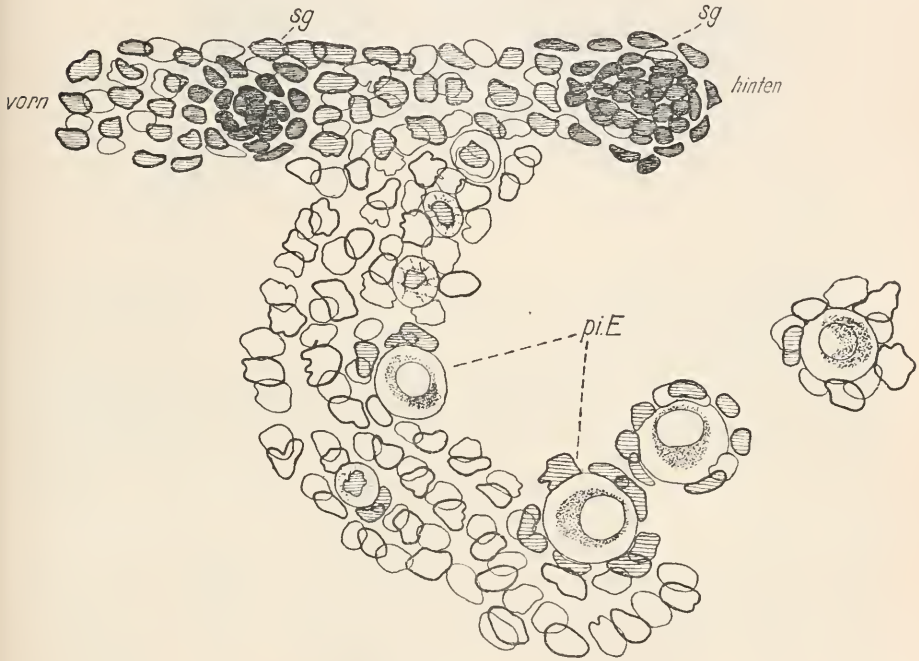
III.

Bei der Untersuchung der Verteilungsverhältnisse der Mitosen stellte sich für die genannten Entwicklungsstadien ein bemerkenswertes Nebenergebnis heraus: Die Epidermiszellen sind, bei den einen Individuen in deutlicherer Weise und an zahlreicheren Stellen, bei andern in geringerem Grade, in Reihen angeordnet, und zwar derart, dass bei Oberflächenansicht die Kerne der oberen und unteren Schicht in sehr regelmäßiger Weise alternieren und sich mit ihren Rändern bedecken. An bestimmten Stellen des Körpers haben diese Reihen einen annähernd parallel gerichteten Verlauf, so dass Zellströme oder Zellkolonnen entstehen. Diese Stellen sind die Mitte des Rückens, besonders vor und neben dem Vorderende des Flossensaums, sowie die zwischen je zwei Sinnesorganen gelegenen Zwischenstrecken der Seitenlinien. Von diesen Leitlinien strahlen andere Reihen in Form von symmetrisch angeordneten Zellsträußen oder mehr unregelmäßigen Zellbüscheln in die zwischen den Leitlinien gelegenen Felder aus.

11) Praxis und Theorie, S. 48.

So zeigt die Fig. 6, wie bei einem schlüpfreifen Embryo auf der letzten Strecke der über die Knickungsstellen der Myomeren weglaufenden Hauptseitenlinie die Zellen zwischen den Seitenorganen (*sg*) kolonnenartig angeordnet sind und wie von dieser Leitlinie andere Reihen gegen die Bauchseite auslaufen. In beiden Systemen alternieren in regelmäßiger Weise die Zellen der unteren und oberen Epidermisschicht (die Kerne der ersteren sind in

Fig. 6.



der Figur mit dickem, die der letzteren mit zartem Kontur dargestellt; die Schraffierung deutet den Färbungsgrad des Karyoplasmas an)[12]).

In der Figur 7 sind die im Schwanzende gelegenen, letzten Sinnesorgane der dorsalen Seitenlinie wiedergegeben. Hier zeigt die Leitlinie nicht den Charakter einer wohl abgegrenzten, längsgerichteten Zellenkolonne, sei es dass die bestimmte Anordnung noch nicht, oder dass sie, im Zusammenhang mit den eben abgelaufenen lebhaften Zellteilungsprozessen, noch nicht wieder hergestellt ist. Dagegen erkennt man sehr deutlich die Seitensprosse, welche in Form symmetrischer Zellsträuße nach oben und

12) Die Fig. 6 stellt den durch gestrichelte Linien umgrenzten (um einen rechten Winkel gedrehten) Ausschnitt der Fig. 2 dar.

unten und zwar in der Hauptsache nach hinten zu ausstrahlen und den Eindruck einer in lebhaftem Fluss befindlichen Zellmasse machen.

Fig. 7.

Stoßen die seitlich abgehenden Reihen auf Widerstände in Gestalt früher gebildeter Zellhorste, wie es z. B. die „pigmentierten Epidermiszellen" mit ihren Hüllzellen sind (Fig. 6, *pi. E.*), so kommen Ausbiegungen von geschlängeltem Verlauf oder auch wirbelförmige Einrollungen zu Stande. Solche ausschließlich durch Gegendruck erzeugte Wirbel, die ich als Einrollungs- oder Involutionswirbel den im Umkreis der Seitenorgane auftretenden, in erster Linie durch den eigenen, spiraligen Teilungsmodus bedingten Ausdehnungs- oder Evolutionswirbeln (Fig. 5, 6, 10) gegenüberstellen möchte, kommen auch in der Weise zu Stande, dass die von zwei Leitlinien ausgehenden Zellreihen einander im Zwischenfelde treffen. Dies ist besonders im dorsalen und ventralen Schwanzflossensaum älterer Embryonen der Fall (Fig. 8), wo ungefähr in der Mitte zwischen dem Flossenrand und der im hinteren Schwanzabschnitt allein entwickelten dorsalen Seitenlinie ein Wirbel neben dem andern gelegen ist. Diese Wirbel entstehen dadurch, dass die vom dorsalen oder ventralen Flossenrande (*Fr*) abgehenden Zellreihen denjenigen begegnen, welche von der Seitenlinie ausstrahlen. Da bei älteren Embryonen in der wachsenden Schwanzspitze die Kerne so weit auseinanderliegen, dass die in einer Reihe aufeinanderfolgenden oberen und unteren Kerne nicht mit ihren Rändern übereinandergreifen, so sind die Zusammenhänge nicht an allen Punkten mit vollkommener Sicherheit festzustellen, doch kann bezüglich der allgemeinen Verhältnisse, welche im übrigen im mikroskopischen Bild viel deutlicher in die Augen springen, als in der Kamerazeichnung, kein Zweifel bestehen. So ist in Fig. 8 bezüglich des durch die Spirallinie gekennzeichneten

Wirbels W' ein Irrtum ausgeschlossen, da sich der regelmäßige Wechsel der oberen und unteren Kerne trotz des geringen Niveauunterschiedes der beiden Schichten mit Sicherheit nachweisen lässt.

Fig. 8.

Weniger durchsichtig liegen die Verhältnisse beim Wirbel W', doch tritt bei mittlerer Vergrößerung auch hier die Spiralform aufs deutlichste hervor.

Fig. 9.

Nicht selten entstehen auch beim Zusammentreffen zweier Zellreihen verschiedenen Ursprungs Doppelwirbel, welche dann mit ihren zwei, von verschiedenen Leitlinien stammenden und in-

einandergreifenden Spiralen an die bekannten photographischen Bilder gewisser Nebelflecke erinnern (Fig. 9). Auch diese Vorkommnisse sind auf den Druck und Gegendruck zweier entgegengesetzt gerichteter Zellenströme zurückzuführen, und speziell in dem in Fig. 9 abgebildeten Fall spielt beim Zustandekommen des Doppelwirbels offenbar auch die im Zentrum gelegene pigmentierte Epidermiszelle eine Rolle.

Bei älteren, aber noch großkernigen Embryonen kann weder über die Existenz der Zellströme, Zellbüschel und Zellwirbel, noch darüber ein Zweifel bestehen, welche Zellen einer bestimmten Reihe angehören. Das regelmäßige Alternieren und Übereinandergreifen der Kerne der beiden Schichten, der gleichmäßige Habitus, den die Kerne dieser Reihen gegenüber den außerhalb stehenden Zellen (pigmentierte Epidermiszellen samt Hüllzellen, Leydig'sche Zellen) aufweisen, sowie die zahlreichen jüngeren und älteren Telophasen, deren Achse im allgemeinen mit derjenigen der Zellreihen zusammenfällt, lassen den Zug der einzelnen Zellreihen deutlich hervortreten. Schwierigkeiten für die Beurteilung können vor allem dadurch entstehen, dass in den Anfangsabschnitten der Zellströme und Zellbüschel die Kerne benachbarter Reihen vielfach in gleicher Höhe liegen und so den Anschein erwecken, als ob die Zellreihen von einem zweiten System orthogonaler Trajektorien durchkreuzt werden und als ob diese beiden Systeme, ähnlich den Periklinen und Antiklinen in den Vegetationspunkten der Pflanzen, durch den Wechsel zweier aufeinander senkrechter Teilungsrichtungen entstehen (z. B. Fig. 8, rechts). Eine genauere Analyse zeigt aber, dass, abgesehen von den gleich zu besprechenden Gabelpunkten, innerhalb der Zellreihen die Teilungen zunächst nur nach einer Richtung hin stattfinden und dass die Zellreihen daher auf große Strecken hin vollständig selbständig gegenüber ihren Nachbarn sind. Unsicherheiten können auch dadurch entstehen, dass die Zellreihen gelegentlich Gabelungen aufweisen, dass aber natürlich solche Gabelungen nur dann unzweifelhaft als solche festgestellt werden können, wenn sie sich in statu nascendi befinden. Einen solchen Fall zeigt die Fig. 10, welche ein Seitenorgan der dorsalen Reihe und einige sich anschließende, nach hinten laufende Zellreihen darstellt[13]). Man sieht bei *b* ein der oberen Schicht zugehöriges Dispirem aus der Linie des Zellenzuges *a b c* herausfallen, und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass es zusammen mit dem angrenzenden, ganz jungen Tochterkernpaar der unteren Schicht die erste Anlage eines Seitenzweiges des Zellenzuges *a b c* bildet.

Auch noch während der weiteren Entwicklung eines Seitensprosses können an der Gabelungsstelle vom Muttersprosse Zellen

13) Hier sind, im Gegensatz zu den meisten anderen Figuren, die Kerne der oberen Schicht mit stärkerem Kontur gezeichnet.

abgegeben werden. So möchte ich glauben, dass in Fig. 10 von den beiden Kernen des Dispirems *e* der eine dem Muttersprosse *def*... verbleiben wird, während der andere in den kurzen Seitensprosse *eg* abgeschoben wird.

Überhaupt sind die Teilungsvorgänge am zahlreichsten in den Wurzelstücken der Zellenreihen zu beobachten, was mit der oben (S. 451) verzeichneten Wahrnehmung übereinstimmt, dass in der Nähe der Seitenlinien besonders viele Mitosen gefunden werden. Doch kommen auch auf anderen Strecken der Zellreihen Teilungen

Fig. 10.

vor und man kann dann zuweilen in beiden Zellen eines Paares Mitosen finden, die ungefähr die gleiche Phase aufweisen. So zeigt in Fig. 10 bei *c* die untere Zelle einen Aster, die obere das verhältnismäßig seltene Stadium der Metakinese. Ob sich in dem Auftreten der Mitosen innerhalb der Zellenreihen ein bestimmter Rhythmus geltend macht, habe ich bisher noch nicht mit Sicherheit ermitteln können.

Wichtig ist noch die Frage nach dem Verhalten der Zellreihen gegenüber den Segmentgrenzen. Es ist hier zu sagen, dass, ebenso wie die Seitenorgane in ihrer Anordnung — vielleicht sekundär — eine ziemlich weitgehende Autonomie gegenüber der segmentalen Gliederung zeigen, auch die von den Zwischenstrecken der Seitenlinien ausgehenden Zellreihen, was ihre Verlaufsrichtung und Ausdehnung anbelangt, unabhängig von den Segmentgrenzen sind. Bei-

spielsweise ließ sich in dem in Fig. 11 wiedergegebenen Fall in unzweifelhafter Weise feststellen, dass die von der Hauptseitenlinie nach hinten abgehende Zellreihe *a b c* über die durch das Blutgefäß *bl* und die Myoseptenzellen *my* gekennzeichnete Segmentgrenze unbekümmert hinwegzieht, und ferner, dass die Zellreihe *d e f*, deren Anfang nicht mehr mit voller Sicherheit nachzuweisen ist, nach dem ersten Überschreiten der Segmentgrenze aufs neue gegen diese zurückbiegt und sie vielleicht sogar noch ein zweites Mal (bei *f*) überschreitet.

Fig. 11.

Schon um die Zeit des Ausschlüpfens werden mit zunehmender Zellenzahl die Reihen des Rückens und der Seiten undeutlicher, nachdem schon einige Zeit vorher an der ganzen Bauchseite alle Spuren einer Regelmäßigkeit verschwunden waren. Ob bei diesen Veränderungen außer der zunehmenden Ineinanderschiebung, Schlängelung und Einrollung der Reihen auch ein Wechsel der Teilungsrichtung und eine häufigere Bildung von Seitensprossen eine Rolle spielt, ist wohl schwer zu entscheiden.

IV.

Nachdem es sich herausgestellt hatte, dass die Reihen besonders deutlich bei älteren Embryonen sind und um die Zeit des Ausschlüpfens allmählich verwischt werden, erhob sich die Frage nach ihrem Verhalten in jüngeren Stadien. Leider ist es in diesen nicht möglich, an Flemming- und Zenker-Material die Epidermis als Ganzes abzuziehen und auf diese Weise eine Übersicht über größere Flächen der Haut zu gewinnen, vielmehr lassen sich wegen der Brüchigkeit des Materials nur kleinere Hautfetzen abtrennen, und es müssen, um über die Zusammenhänge Klarheit zu schaffen,

die ganzen Embryonen bei abgeblendetem Lichte in Oberflächenansicht untersucht werden. Man darf aber dabei nicht versäumen, die einzelnen Stellen, unter Fixierung des Embryos zwischen den Enden zweier Glasleisten und unter mehrfacher Veränderung seiner Lage gegenüber der Lichtquelle, bei möglichst verschieden gerichteter Beleuchtung zu untersuchen, da bei einseitiger Betrachtung leicht Täuschungen und Unsicherheiten entstehen. Bei weißem Wolkenlicht und bei Anwendung schwächerer Vergrößerungen (Objektiv A von Zeiß) wurden sehr schöne und unzweideutige Bilder erlangt, dagegen war es mir bei diesem Objekte nicht möglich, mit Hilfe des Vertikalilluminators von Nachet-Zeiß wesentliche Verbesserungen zu erzielen, da die eigentlichen Voraussetzungen für dessen Gebrauch — vollkommene Undurchsichtigkeit oder vollkommene Durchsichtigkeit des Objektes — nicht gegeben sind.

In sehr frühen Entwicklungsperioden, speziell in den van Bambeke'schen Stadien VII und VIII[14]), während welcher sich die Medullarwülste allmählich zusammenschließen und der Embryo langsam um seine Längsachse rotiert[15]), habe ich noch keine Regelmäßigkeiten in der Anordnung der Zellen wahrnehmen können. Dagegen habe ich sehr deutliche Reihen im Stadium IX gefunden, in welchem der Zusammenschluss der Medullarwülste beendet, die Scheitelkrümmung bereits deutlich erkennbar und eine Anzahl von Ursegmenten gebildet ist. Es ist dies das Stadium, bis zu welchem nach Scott und Osborne[16]) keinerlei Wachstumsvorgänge, sondern nur Formveränderungen durch Verlängerung und Abplattung des Embryos festgestellt werden können. Namentlich bei schräger Ventralansicht des Vorderkopfes sieht man schon in den frühen Phasen dieses Stadiums (Fig. 12) zu beiden Seiten des von der Bildung des Neuralrohrs übrig gebliebenen, flachen Längswulstes leicht geschwungene Querreihen ausgehen. In einer wenig späteren, zum nämlichen Entwicklungsstadium gehörigen Phase (Fig. 13), in welcher bereits die von van Bambeke[17]) beschriebene leichte Seitenkrümmung des Kopfabschnittes und außerdem die Abgrenzung von Telencephalon und Diencephalon in Form einer seichten Einsenkung wahrnehmbar ist[17]), sah ich die Querreihen in besonders deutlicher Weise an der Grenze der beiden genannten Hirnteile ausstrahlen, so dass eine deutliche Sternfigur zustande kommt.

14) Arch. Biol., Bd. 1, 1880.

15) Beim mexikanischen Axolotl zuerst von Joly (C.-r. Ac. sci. Paris, Bd. 70, 1870) und bei *Amblystoma punctatum* von Clarke (Stud. Biol. Labor. John Hopk. Univ., Bd. 2, 1880) beobachtet (vgl. auch van Bambeke, l. c., S. 325). Ich will diese Rotation nicht unerwähnt lassen, da ich es für möglich halten möchte, dass sie eine gleichmäßige Belichtung des Embryos während dieser Stadien zum Zweck hat und also irgendwie mit den Pigmentbildungsprozessen im Zusammenhang steht.

16) Quart. J. micr. Sci., Bd. 76, 1879.

17) l. c., S. 325.

Auch auf dem Rücken treten in dieser Phase kürzere, im allgemeinen senkrecht von der Mittellinie abgehende Querreihen auf, dagegen sind Längskolonnen weder in der Mittellinie des Rückens, noch an der Stelle der späteren Seitenlinien nachzuweisen.

Fig. 12.

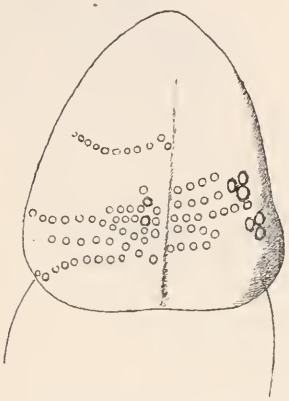
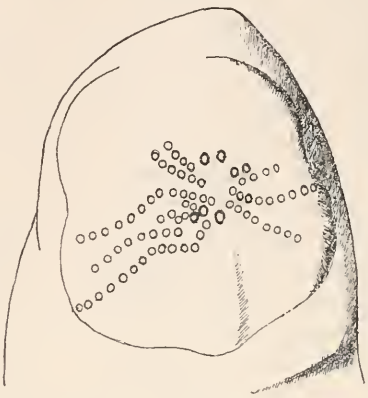


Fig. 13.



Es wäre aber voreilig, wenn man aus diesen Befunden schließen wollte, dass die Entstehung und Anordnung der Zellreihen in irgend einer Weise mit der Bildung des Neuralrohrs näher zusammenhängt. Vielmehr habe ich in diesem Stadium auch innerhalb des großkernigen Feldes, welches die Unterseite der späteren Mandibular-, Hyoid- und Kiemenregion umfasst und nach hinten sehr scharf gegen die von kleinen, unregelmäßigen Kernen bedeckte Bauchregion abgegrenzt ist, schon in früheren Phasen des Stadiums IX

Fig. 14.

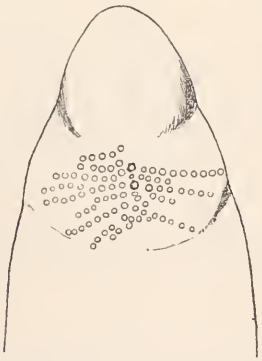
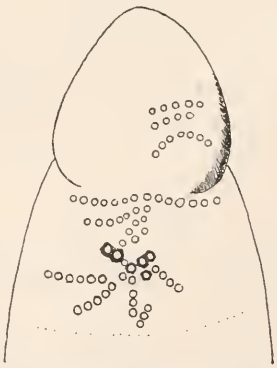


Fig. 15.

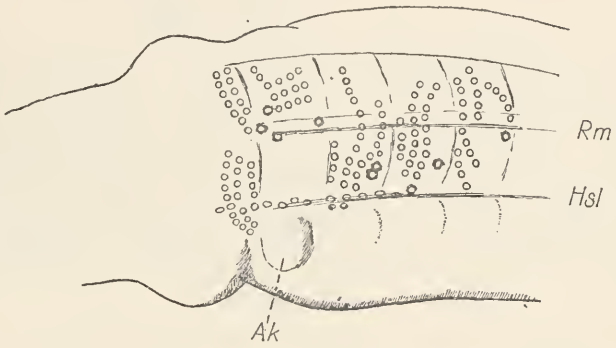


sehr ausgeprägte Querreihen gefunden, die von einem mittleren, aus unregelmäßig angeordneten Zellen bestehenden Längsstreifen ausstrahlen (Fig. 14). Um zu zeigen, dass es sich hier um Regelmäßigkeiten handelt, gebe ich von der gleichen Phase ein zweites Bild (Fig. 15), welches die nämliche Anordnung, wenn auch in

weniger ausgeprägtem Grade, aufweist. Bemerkenswert ist hier auch die Ansammlung von pigmentierten Epidermiszellen in der Mitte des Feldes.

Es ergibt sich also, dass der von der Medianebene durchschnittene Meridian offenbar die erste deutlich erkennbare Leitlinie für die Bildung von Zellreihen ist. Erinnert man sich nun daran, dass wenigstens beim Wasserfrosch die Medianebene des Embryos im typischen Fall der ersten Furchungsebene entspricht und dass möglicherweise dieselbe Beziehung, trotz einiger entgegenstehender Funde, auch für die Urodelen gilt[18]), so darf man vielleicht den meristematischen oder teloblastischen Charakter der in der Leitlinie gelegenen Zellen, wie er in ihrer hohen Reproduktionsfähigkeit zum Ausdruck kommt, mit einer besonderen, während und nach der ersten Furchung entstehenden Verteilung des Eiplasmas in ursächlichen Zusammenhang bringen.

Fig. 16.



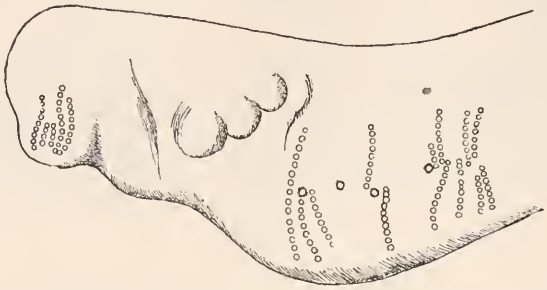
Ähnliche Verhältnisse findet man auch in den unmittelbar folgenden Stadien wieder. So zeigt die Fig. 16 bei schräger Rückenansicht einen Embryo des Stadiums XI, der zu beiden Seiten der Mittellinie eine größere Anzahl querverlaufender oder leicht geschwungener Querreihen aufweist (auch hier sind, wie in allen anderen Figuren nur die unzweifelhaften, bei jeder erneuten Prüfung ohne weiteres wieder zu erkennenden Kernreihen eingetragen). Schon in diesem Stadium ist es aber nicht ganz sicher, ob alle diese Reihen ausnahmslos von der Mittellinie des Rückens (*Rm*) ausgehen, und ob nicht einige von ihnen der Hauptseitenlinie (*Hs*) entstammen, welche, wie man besonders bei Seitenlage des Embryos deutlich sehen kann, zunächst im Armknospen- (*Ak*) und in den nächstfolgenden Segmenten durch einen längsgerichteten, ein- bis zweifachen Zellstrang angedeutet ist. Unterhalb dieser

18) C. Herbst, Art.: Entwicklungsmechanik, in Handwörterb. Naturw., Bd. 3, 1912, S. 546.

Linie hat die Epidermis den vorhin erwähnten klein- und unregelmäßigkernigen Charakter.

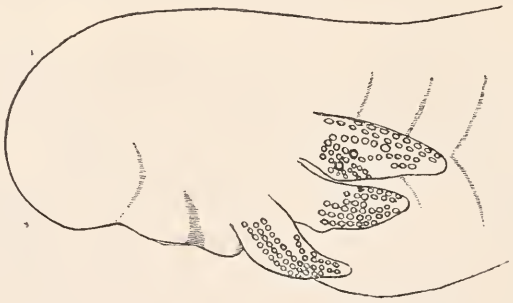
Im folgenden Stadium XII, in welchem bereits die Kiemen als getrennte, knospenförmige Anlagen zu erkennen sind, treten die großkernigen Zellreihen auch an den Rumpfseiten auf und zwar gehen sie offenbar beiderseits von einer Längszone aus, welche der künftigen ventralen Seitenlinie entspricht (Fig. 17).

Fig. 17.



In dieser Entwicklungsperiode fand ich, ebenso wie schon im vorhergehenden Stadium XI, sehr regelmäßig ausgeprägte Kernreihen, welche von einem medianen, an der nach vorn-unten gerichteten Kuppe des Vorderkopfes gelegenen Felde divergieren (Fig. 17). Weniger regelmäßig scheinen die Kernreihen an den Mandibularbögen zu sein, doch sah ich wiederholt, dass sie sternförmig um die Kuppe jedes der beiden Mandibularwülste angeordnet waren.

Fig. 18.



In den folgenden Stadien XIII—XV wachsen die Kiemen weiter aus und zeigen die ersten Andeutungen von Seitensprossen, während gleichzeitig am lebenden Objekt die Kiemenzirkulation wahrnehmbar wird. Um diese Zeit lassen die Kiemen in sehr deutlicher Weise periklinal verlaufende Kernreihen erkennen, welche an die Verhältnisse bei pflanzlichen Vegetationsspitzen erinnern (Fig. 18). Im Umkreis der zuerst als ganz flache Höcker erscheinenden Seitensprossen treten Unregelmäßigkeiten auf (Fig. 18, 3. Kieme),

doch erscheinen hier die Kerne nicht selten gleichzeitig radiär und konzentrisch angeordnet, so dass hier auch die Antiklinen der Vegetationsspitzen eine Art Gegenstück finden.

Verwickeltere Verhältnisse finden sich im Stadium XVI, wo die zweizeilig angeordneten Zweige der Kiemenbäumchen hervorwachsen, doch kann man auch hier wenigstens am Stamm der Kiemen deutliche Längsreihen erkennen.

Mit den zuletzt beschriebenen Stadien ist der Anschluss an die Beobachtungen an schlupfreifen Embryonen (Stadium XVII) gewonnen. Es war mir allerdings bisher nicht möglich, in jenen früheren Entwicklungsperioden innerhalb der einzelnen Kernreihen die Teilungsrichtung der Mitosen und damit die genetische Zusammengehörigkeit aller Kerne einer Reihe endgültig festzustellen, aber es kann doch kaum einem Zweifel unterliegen, dass die Kernreihen dieser früheren Stadien (IX—XVI) die nämliche Herkunft und den nämlichen Gesamtcharakter besitzen, wie diejenigen der schlupfreifen Embryonen. Man wird also sagen dürfen, dass mindestens von den Stadien an, in welchen wirkliche Wachstumsvorgänge auftreten, das Wachstum durch Bildung interkalarer Zellreihen zustande kommt, welche von bestimmten Stellen größter Reproduktionsfähigkeit, von Leitlinien oder Scheitelpunkten, ihren Ausgang nehmen und sich zwischen die früher vorhandenen ektodermalen Elemente hereinschieben. Es liegt also eine Art von teloblastischem Wachstum vor und man wird in mancher Hinsicht an die bekannten Vorgänge im Keimstreif der Isopoden[19]) erinnert, wo ebenfalls von einer Leitlinie, nämlich von der Reihe der ektodermalen Teloblasten aus regelmäßige Zellenreihen vorgeschoben werden. Der Unterschied besteht darin, dass in letzterem Fall die Bildung der Zellenreihen von hinten nach vorn erfolgt, und dass sie Hand in Hand mit entsprechenden Vorgängen im Mesoderm geht, während die Zellreihen der Axolotlepidermis im allgemeinen quer zur Körperachse vorwachsen und, wie das Überschreiten der Segmentgrenzen (Fig. 11) beweist, im allgemeinen eine autonome, von den Gliederungsprozessen des Mesenchyms unabhängige Formation darstellen.

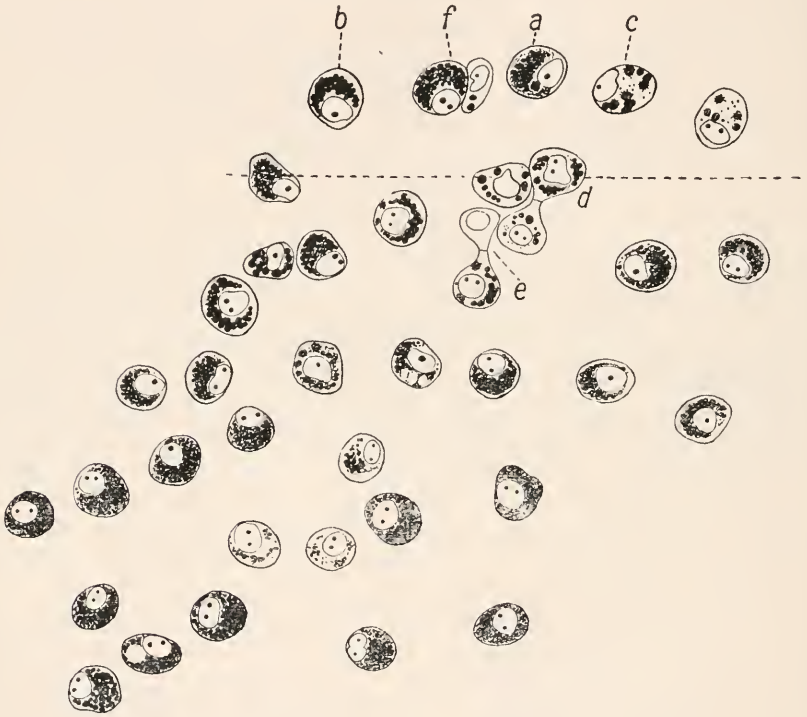
V.

Noch auf eine andere Art von Reihenstellung sei hier hingewiesen. Wiederholt ist im vorstehenden von älteren Zellen und Zellhorsten die Rede gewesen, an welchen sich die von den Leitlinien ausstrahlenden Zellreihen brechen oder vorbeischieben. Zu diesen Elementen gehören auch die mehrfach erwähnten, bereits in den Arbeiten meiner Schüler Schapitz und Pernitzsch besprochenen pigmentierten Epidermiszellen.

19) Vgl. Korschelt und Heider, Lehrb. vergl. Entw., Allg. T., S. 354 ff.

Es war mir zuerst bei schlupfreifen Embryonen aufgefallen, dass diese Elemente besonders in der Schwanzregion vielfach in deutlichen Reihen angeordnet sind, welche im allgemeinen schräg gegen die Längsachse gerichtet sind. Solche Reihen sind z. B. im mittleren Abschnitt der Fig. 2 zu sehen, doch ist zu bemerken, dass bei schwächerer Vergrößerung, welche nur die größten und am stärksten pigmentierten Zellen dieser Art hervortreten lässt, die reihenförmige Anordnung viel deutlicher hervortritt als in der

Fig. 19.



Kamerazeichnung, in welcher sämtliche pigmentierte Zellen in allen Abstufungen der Größe und des Pigmentgehaltes eingetragen sind. Ganz entsprechende Bilder finden sich auch bei jüngeren Stadien. So zeigt die Fig. 19 einen Hautfetzen, welcher von einem Embryo des Stadiums XI—XII gewonnen wurde und, soweit sich nachträglich feststellen ließ, ein sattelförmiges Stück der Rückenhaut darstellt (die punktierte Linie gibt die Mitte des Rückens an). Hier ist die Anordnung vieler pigmentierter Epidermiszellen in schwach gebogenen, schräg zur Körperachse verlaufenden Reihen unverkennbar, und zwar gilt dies in erster Linie für die typischen Zellformen, deren Plasma von einem dichten Gries aus unregel-

mäßigen Dotterpartikeln und dazwischen gelagerten Pigmentkörnchen erfüllt ist (Fig. 19, *a*).

Neben diesen typischen Elementen, den Dotter-Pigmentzellen, treten verschiedene Zellen auf, welche hinsichtlich ihrer Plasmaeinschlüsse durch alle Zwischenstufen mit den ersteren verbunden, von den (in der Figur nicht gezeichneten) gewöhnlichen Epidermiszellen aber durch ihre Größe und besonders durch ihren rundlichen, sehr scharfen Kontur in unzweifelhafter Weise unterschieden sind. Die einen, welche zahlreiche, sehr große Dotterkugeln fast ohne Beimengung von Pigment einschließen und mit Schapitz als embryonale Ektodermzellen oder kürzer als Dotterzellen bezeichnet werden können (Fig. 19 *b*) möchte ich als Vorstufen, die anderen, welche nur spärliche, von einer Pigmentkörnchenhülle umgebene Dotterschollen enthalten und daher im Präparat durch ihr blasses Aussehen auffallen (*c*) als Teilprodukte oder Endphasen der typischen Dotterpigmentzellen ansehen.

In der Tat weisen zahlreiche Bilder darauf hin, dass diese blassen Zellen durch äquale oder differenzierende Teilungsakte aus anderen pigmentierten Epidermiszellen entstehen und dass im Verlauf dieser Teilungen die Dotter- und Pigmentkörner allmählich aufgebraucht werden. Man findet nämlich nicht nur pigmentierte Epidermiszellen im Zustande der Mitose selbst, sondern auch blasse Zellen von flaschenförmiger Gestalt, welche paarweise zusammenhängen und zweifellos eben erst durch die äquale Teilung einer pigmentierten Epidermiszelle entstanden sind (Fig. 19 *d*). Dann und wann ist eine flaschenförmige blasse Zelle auf die nämliche Weise mit einer gewöhnlichen Epidermiszelle verbunden, was auf einen vorher abgelaufenen differentiellen Teilungsprozess hinweist (*e*). Durch differentielle Teilungen mögen auch solche blasse Zellen entstanden sein, welche einer typischen Dotterpigmentzelle flach angelagert sind und bereits den Charakter von Hüllzellen haben (bei *f*).

Während also auf der einen Seite die Auffassung wohlbegründet ist, dass, namentlich bei der weißen Rasse, viele pigmentierte Epidermiszellen, nachdem sie die Phasen der Dotterzelle und Dotterpigmentzelle durchlaufen haben, unter Verbrauch ihrer Reservestoffe und unter einmaliger oder mehrfacher Teilung zu blassen Zellen und schließlich zu gewöhnlichen Epidermiszellen werden, habe ich, wie früher erwähnt, andererseits die Überzeugung gewonnen, dass, wenigstens bei der dunklen Rasse, ein Teil der pigmentierten Epidermiszellen sich zu epidermalen Pigmentzellen umwandeln kann, die sich, wie zahlreiche Bilder beweisen, ihrerseits weiter teilen können.

Im ganzen möchte ich annehmen, dass die unter der Bezeichnung „pigmentierte Epidermiszellen" zusammengefassten Zellformen (Dotterzellen, Dotterpigmentzellen, blasse Zellen) zurückgeblie-

bene, in der Teilung verzögerte Ektodermzellen früher Entwicklungsstadien darstellen[20]) und also in gewissem Sinne den Charakter von epidermalen Keimzellen haben, womit ja auch ihre, von Schapitz beschriebene äußere Ähnlichkeit mit den Urgeschlechtszellen im Einklang steht.

Ihre reihenförmige Anordnung dürfte darauf zurückzuführen sein, dass die einer früheren Periode der Keimblätterbildung oder Furchung angehörigen Mutterzellen, als deren unverbrauchter Rest oder Grundstock die pigmentierten Epidermiszellen zu betrachten sind, ihrerseits eine regelmäßige, durch den Ablauf der Furchung bedingte geometrische Anordnung zeigen. Dass in späteren Stadien die Reihenstellung keine vollständige ist und dass sie überhaupt nach und nach an den meisten Körperstellen verschwindet, ist auf die Verschiebungen zurückzuführen, welche durch das Längenwachstum des Embryos und die Formbildungsprozesse hervorgerufen werden.

VI.

Für unsere Hauptfrage nach den Zusammenhängen zwischen Hautwachstum und Zeichnung ist nun von besonderer Bedeutung der rhythmische Charakter, der in verschiedenen Phasen der Hautbildung zutage tritt. Es kommt hier erstens in Betracht die reihenförmige Anordnung der pigmentierten Epidermiszellen, wie sie besonders in höheren Stadien in deutlicher Weise erkennbar ist. Ein bestimmter Rhythmus macht sich ferner in dem Auftreten gürtelförmiger Zonen größter Teilungsintensität geltend, vor allem aber in der mehrfachen Wiederholung der längsgerichteten Leitlinien und in den aufeinanderfolgenden Teilungsprozessen der Leitlinienzellen, auf Grund deren die seitlichen Zellsprosse schubweise auswachsen. Ob innerhalb der einzelnen Zellreihen, die von den Leitlinien ausgehen, noch ein besonderer Teilungsrhythmus besteht, konnte ich bisher nicht mit Sicherheit entscheiden, ebenso war es mir noch nicht möglich, das bei der Bildung der Kiemen und anderer kegelförmiger Organanlagen stattfindende Scheitelwachstum in zellgeschichtlicher Hinsicht genauer zu analysieren, aber auch hier wird man im gleichen Sinne, wie bei den von den Leitlinien ausgehenden Zellsprossen, von einem rhythmischen Wachstum sprechen dürfen.

Fast alle diese rhythmischen Erscheinungen stehen nun in deutlicher Beziehung zur Pigmentbildung oder zur Anordnung der korialen Pigmentzellen.

---

20) Schapitz vertrat die Auffassung, dass wenigstens die „embryonalen Ektodermzellen", also die hier „Dotterzellen" genannten Elemente, entweder aufgespartes, einstweilen inaktives Zellmaterial oder Zellen von bestimmter ernährungsphysiologischer Bedeutung sind (l. c., S. 56). Auch nimmt er eine Umwandlung der pigmentierten Epidermiszellen zu Epidermispigmentzellen an (S. 57).

Die pigmentierten Epidermiszellen stellen bei Axolotlembryonen mittleren Alters die Stellen stärkster ektodermaler Pigmentbildung dar und bilden so ein, wenn auch nur mikroskopisch wahrnehmbares, geometrisches Zeichnungsmuster. Beim Axolotl ist diese Zeichnung nur eine vorübergehende Erscheinung, aber vielleicht ist es erlaubt, mit diesem Zeichnungsrudiment die regelmäßige Fleckung oder Schachbrettzeichnung anderer Wirbeltiere, insbesondere vieler Säuger, zu vergleichen und nach gemeinsamen entwicklungsgeschichtlichen Ursachen zu suchen.

In der Tat möchte ich glauben, dass beide Arten von Vorkommnissen mit einem zeitweise bestehenden polyzentrischen Wachstum der Wirbeltierhaut zusammenhängen, und zwar mit einer besonderen Form dieses Wachstums, die ich als Schachbretttypus bezeichnet habe[21]). Bei diesem geht das zweiseitige Hautwachstum von Wachstumsfeldern aus, „die in Längs- und Querreihen angeordnet sind und auf Grund einer Differenzierung je einen Wachstumskern mit besonders intensiver Teilungsenergie im Zentrum und einen Wachstumsrand mit geringerer Energie aufweisen". Im Einklang mit der allgemeinen Erfahrung, dass Stellen mit energischer Teilungs- und Differenzierungsenergie eine besonders starke Neigung zu Pigmentproduktion aufweisen, darf man in solchen Fällen den Wachstumskernen eine größere Potenz zur Pigmentbildung zuschreiben als den Wachstumsrändern, woraus sich eine schachbrettartige Anordnung der Zeichnung ohne weiteres ergeben würde. Speziell beim Axolotl wäre anzunehmen, dass in einem bestimmten sehr frühen Entwicklungsstadium sämtliche Ektodermzellen oder wenigstens ein größerer Teil von ihnen den Ausgangspunkt für die Bildung je eines solchen Wachstumsfeldes darstellen, und dass innerhalb dieser Wachstumsfelder jeweils von einer Gruppe zentraler Zellen aus und auf Grund fortgesetzter, in gewissem Sinne differentieller Teilungen die peripheren Elemente des Wachstumsrandes abgegliedert werden, so wie beim Axolotl von den Leitlinien aus die seitlichen Zellsprossen gebildet werden. Als der letzte Rest dieser Wachstumskerne würden die pigmentierten Epidermiszellen mit ihrer starken Neigung, die Reservestoffe in Pigment überzuführen, anzusehen sein, und durch ihre geometrische Anordnung kommt das erwähnte Zeichnungsrudiment zustande. In ähnlicher Weise könnte man sich die Entstehung der Fleckzeichnung der Säuger vorstellen.

Dass die metameroïden Querzonen stärkerer Teilungsintensität, wie sie bei schlupfreifen Axolotlembryonen vorkommen, mit den breiten Pigmentbanden der jungen Larven in Zusammenhang stehen, habe ich oben zu zeigen versucht, auch mögen ähn-

21) 1915, S. 268.

liche Verhältnisse für viele Fische mit breiten dunklen Querbinden (Perciden, Squamipennes, Scomberiden u. a.) gelten. Inwieweit entwicklungsgeschichtliche Übereinstimmungen mit der schmalbänderigen Querstreifung z. B. der Säuger bestehen, kann ich zurzeit nicht sagen, dagegen scheint es mir nahe zu liegen, die metameroïde Scheckung der Säuger (Nager, Rinder u. a.) auf ähnliche Ursachen wie die breitbindigen Muster der niederen Wirbeltiere zurückzuführen.

Dass die seitlichen Leitlinien und speziell die ihnen eingelagerten Sinnesorgane unter besonderen Verhältnissen den Sitz stärkerer Pigmentbildung, bezw. einen Hauptanziehungsherd für die korialen Pigmentzellen bilden, ist oben unter Hinweis auf die Pigmentierung junger Sinnesorgane (Fig. 5) und auf die primäre Längsstreifung am Kopfe der „Streifenschecken" (Fig. 4) gezeigt worden. Der nämliche Wachstumsrhythmus, der so beim Axolotl und wohl auch bei Fischen die Bildung dunkler Längslinien bedingt, mag auch noch bei Reptilien, Vögeln und Säugern, wenigstens andeutungsweise, fortbestehen und auch hier die eigentliche Wurzel der vielfach so zäh festgehaltenen primären Längsstreifung bilden. Die genetische Unabhängigkeit, welche Allem nach die primäre Längsstreifung gegenüber dem breitbindigen Zeichnungsmuster besitzt, kommt auch darin zum Ausdruck, dass bei Kreuzung von Zahnkarpfen (Cyprinodontiden) im F_1-Bastard beide Zeichnungsformen übereinandergelagert sein können[22]).

Fig. 20.

Die Mittellinie des Rückens und des Bauches, von denen die erste beim Axolotl in ihrem ganzen Verlauf, die letztere mindestens an der Unterseite des Kopfes (Fig. 14, 15) und bei älteren Embryonen am Schwanze als Leitlinie für Zellsprossen dient, ist bei unserem Objekt im allgemeinen nicht durch besonders dunkle Pigmentierung ausgezeichnet. Doch zeigen ganz junge Larven auf der Oberseite des Kopfes regelmäßig eine dunkle Längslinie, und ferner besitze ich eine jetzt beinahe 3 cm lange Larve aus einer DR × RR-Zucht, welche, außer einer leichten Bestäubung längs der Hauptseitenlinie, an Rücken- und Bauchflosse einen dunklen, unregelmäßig begrenzten Saum besitzt (Fig. 20). Man wird an die Möglichkeit denken dürfen, dass, ähnlich wie diese besonderen Zeichnungsformen des Axolotls, auch der dunkle „Aalstrich" mancher Säuger auf dem Vorhandensein einer medianen Hauptwachstumslinie oder Leitlinie beruht.

22) Vgl. die Originalbilder von W. Gerschler in Baur's Vererbungslehre, 2. Aufl., S. 225.

Die Beobachtungen über das Scheitelwachstum an jungen Kiemen, sowie am Vorderkopf des Axolotlembryos, werden vielleicht bei weiterer Untersuchung einige Anhaltspunkte für die Ätiologie des auch beim Axolotl verbreiteten Akromelanismus bilden. Die am Scheitel solcher Organanlagen gelegenen Zellgruppen, die Scheitelfelder, dürften dieselbe Rolle als Pigmentierungszentren spielen wie die Leitlinien und Wachstumskerne, und ebenso wie diesen, muss auch ihnen eine gewisse Labilität im Chemismus zugeschrieben werden, derart, dass das bekannte antagonistische oder vikariierende Verhältnis zwischen extremer Pigmentierung und vollkommener Pigmentlosigkeit, speziell zwischen Akromelanismus und Akroleucismus, eine Erklärung findet.

Beim Axolotl macht sich die in den Zellreihen zutage tretende Wachstumsordnung zuerst am Kopfe, dann in der Nähe der Mittellinie des Rückens und zuletzt an den Seiten des Rumpfes bemerklich. Ein Seitenstück zu dieser chronologischen Aufeinanderfolge bildet die Reihe der Zeichnungsabstufungen, die z. B. bei Castle's[23]) Ratten von Individuen mit ausschließlich dunklem Kopfe ihren Ausgang nimmt und durch Formen mit „Kopfhaube" und Aalstrich zu solchen mit breitem Rückenband und schließlich zu fast einfarbig dunklen führt. Man könnte sich denken, dass in den verschiedenen Gliedern dieser Variationsreihen verschiedene Grade von keimplasmatisch bedingten Störungen der spezifischen Wachstumsordnung ihren Ausdruck finden.

Wenn die verschiedenen Folgerungen und Ausblicke, zu welchen diese Untersuchungen geführt haben, wirklich auf der richtigen Linie liegen sollten, so würde sich ergeben, dass die aufgezählten Zeichnungsmuster, deren weite Verbreitung oder Ubiquität innerhalb des Kreises der Wirbeltiere mehr und mehr anerkannt wird, schon in sehr frühen Entwicklungsstadien durch besondere, mit der Furchung, Keimblätter- und Organbildung zusammenhängende Wachstumsverhältnisse festgelegt sind. Für die phänogenetische Untersuchung besteht also bei fortschreitenden morphogenetischen und chemisch-physiologischen Kenntnissen die Aussicht, dass auch auf dem Gebiet der Wirbeltierzeichnung der „Gabelpunkt" zweier divergierender Arten oder Rassen sehr weit zurückverlegt werden kann, so wie dies schon bei einer Reihe von anderen Eigenschaften durchgeführt oder wenigstens angebahnt werden konnte (1915, S. 261). Auch die seit Eimer erörterte Frage nach dem phylogenetischen Alter der einzelnen Zeichnungsformen wird von neuen Gesichtspunkten aus behandelt werden können (1915, S. 270).

Halle a. S., 28. Juli 1916.

---

23) Vgl. A. Lang, Die experimentelle Vererbungslehre, S. 610.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: 36

Autor(en)/Author(s): Haecker Valentin [Ferdinand Karl]

Artikel/Article: Zur Eigenschaftsanalyse der Wirbeltierzeichnung. Die Wachstumsordnung der Axolotl-Haut. 448-471