

der äußeren Ectodermhülle besorgt, die oberhalb des Schwimmringes dem Discus aufsitzen. Diese Zellen wachsen über den Schwimmring hinweg und scheiden dabei nach innen eine Lamelle aus, welche das bisher offene periphere Ende der Luftkammern verschließt. Die Schwimmringzellen sterben hierauf in den Luftkammern ab.

Heidelberg, Januar 1910.

8. Die Herkunft des Eipigmentes der Amphibien.

(Mit 1 Figur.)

Von Dr. Karl Wagner, z. Z. Freiburg i. Br.

eingeg. 10. Februar 1910.

Über die Herkunft und das Wesen des melanotischen Pigmentes herrschen hauptsächlich 3 Ansichten.

1) Es wird behauptet, das Pigment sei ein Secret, welches die Zelle ausscheidet.

2) Stamme es aus dem Blut, sei umgewandeltes Hämoglobin.

3) Sei es nucleären Ursprunges, nämlich aus dem Kern ausgetretene, umgewandelte chromatische Substanz oder stehe sonst mit dem Zellkern in Verbindung.

Ich will hier nur auf die letzten beiden Punkte eingehen, da sich an sie die meiste Polemik angeknüpft hat und am meisten Tatsachen für und wider herangebracht worden sind.

Als bedeutendster Vertreter der Anschauung, daß das Pigment aus dem Blut stamme, sei Ehrmann (2. 3) genannt. Die wichtigste Arbeit (3) dieses Forschers betrifft in überwiegendem Maße die Amphibien. Seine Hauptargumente zugunsten einer Theorie des hämatogenen Ursprunges des Pigmentes sind folgende: Die ersten Pigmentzellen treten erst zur Zeit des Erscheinens des roten Blutes auf. Die Pigmentzellen liegen den Blutgefäßen dicht angeschmiegt da. Pigment wird nur in blutgefäßreichen Partien gebildet, also im ganzen Bindegewebe und dessen Abkömmlingen.

Letzteres Argument muß sogar als Voraussetzung gelten.

Wie ist es nun möglich, daß in der Epidermis Pigment auftritt, da doch dort keine Blutgefäße anzutreffen sind?

Die Herleitung des Pigmentes ausschließlich aus dem Blut schien unmöglich. Es gelang jedoch schon viel früher Kölliker (5), die Herkunft der epidermoidalen Pigmentzellen festzustellen. Von Ehrmann und vielen andern wurden seine Angaben in vollem Umfange bestätigt. Es handelte sich nämlich um aus der Cutis eingewanderte pigmentierte Bindegewebszellen. Der Vorgang findet so statt, daß schon an jungen Tieren, wo pigmentierte Zellen anfangs nur im Bindegewebe dicht unter

der Epidermis vorhanden sind, sie Ausläufer in die letztere entsenden, denen sie schließlich selbst folgen, um dann ganz in der Epidermis zu liegen. Unbedingte Voraussetzung ist dabei jedenfalls, daß das Pigment zuerst im Bindegewebe auftritt. Sollte es sich dennoch herausstellen, daß sich das Pigment in der Epidermis früher als in dem Bindegewebe zeigte, so wäre eine konsequente Durchführung der ganzen Theorie kaum möglich.

Einer der Hauptvertreter der Ansicht, daß das Pigment nucleären Ursprunges sei, ist Jarisch (4). Er und viele andre nach ihm, z. B. Kodis, Distaso (1), haben gesehen, daß färbbare Substanz (>tingibler Körper« nach Jarisch, Chromatin nach Distaso) aus dem Kern austritt und sich dabei in Melanin umwandelt. Distaso hat sogar (an Schnecken) einen direkten Zerfall des Kernes in Pigment beobachten können. Letzterer und besonders Jarisch liefern ziemlich eindeutige Abbildungen dieses Vorganges.

Wie verhält sich nun Jarisch zur Ehrmannschen Theorie der Blutherkunft des Pigmentes? Er sucht natürlich die Argumente Ehrmanns zu entkräften. Er sagt, daß die benachbarte Lage der Pigmentzellen zu den Blutgefäßen erst sekundär zustande käme. (Dieses ist später von Loeb an *Fundulus* experimentell bestätigt worden.) Ferner hat er beobachten können, daß bei den Fröschen in der Epidermis Pigment da ist, lange schon bevor rotes Blut auftritt und bevor auch nur eine Spur von Pigment im Bindegewebe sich zeigt. Hieraus schließt Jarisch, daß das Pigment in der Epidermis nur autochthon entstanden sein, nicht aus dem Blut stammen kann, und daß es viel wahrscheinlicher ist, daß der Prozeß des Einwanderens umgekehrt stattfindet, nämlich in der Richtung Epidermis → Cutis.

Jarischs letztere Ausführungen werden nun von Ehrmann (2. 3) auf die geistvollste Weise widerlegt. Zunächst weist Ehrmann nach, daß das erste Pigment der Epidermis gar nicht in diesem entsteht, sondern noch vom pigmentierten Ei herrührt, also mütterlichen Ursprunges ist. Am deutlichsten wird dieses vom Verhalten des Salamanders bestätigt. Die Eier des letzteren sind, wie bekannt, unpigmentiert, und gerade dieser Umstand bewirkt es, daß das Pigment nicht so früh in der Epidermis, sondern ganz wie es Ehrmanns Theorie verlangt, zuerst in dem Bindegewebe erscheint.

Wie steht es nun aber mit dem Pigment des Eies? Wird es im Ei selbst gebildet, wo doch kein Blut circuliert?

Für Ehrmann gibt es hier nur einen Ausweg, um die Theorie der Blutherkunft des Pigmentes aufrecht zu erhalten, er wird sich wohl fragen: Worauf weist die periphere Lage des Pigmentes im Ei hin? Kann nicht auch dieses aus dem blutreichen Stroma des Ovariums

stammen? Sollte nicht auch hier ein ähnlicher Vorgang stattfinden wie zwischen Cutis und Epidermis? Die Antwort Ehrmanns läßt sich leicht voraussagen. Er muß annehmen, daß auch das »originäre Pigment« der Eier »aus primären Melanoblasten«, wie er die Pigmentträger und gleichzeitig -bildner nennt, herstammt. So sucht sich Ehrmann auch den Grund klar zu machen, woher es kommt, daß die einen Amphibien pigmentierte Eier produzieren, die andern nicht. In diesem Punkte will ich Ehrmann ausführlich zitieren, da seine Ausführung von großem Interesse für die ganze Frage ist.

Ehrmann sagt (3, S. 2):

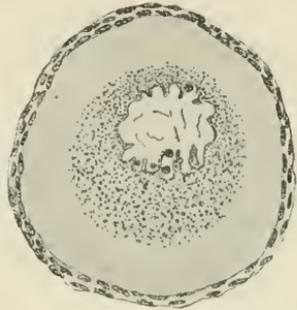
»Über den Grund dieser Verschiedenheit habe ich, weil er abseits von dem Ziele meiner Untersuchungen lag, keine ausgedehnten Nachforschungen angestellt, glaube aber nach dem, was ich gesehen habe, nicht fehlzugehen, wenn ich ihn in den Umstand verlege, daß das Stroma des Ovariums bei solchen Tieren, welche originär pigmentlose Eier besitzen, auch der beweglichen Chromatophoren (Melanoblasten) entbehrt. . . Genaueres über den Weg, auf welchem das Pigment aus den Chromatophoren in die Eier kommt, zu erfahren, wäre die Aufgabe einer speciell darauf gerichteten Untersuchung; es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daß das Pigment aus den Chromatophoren in die Eier gelangt und nicht umgekehrt, denn die Eier werden ja bekanntlich erst pigmentiert, wenn sie sich dem Stadium der Reife nähern, während die Chromatophoren schon früher pigmentiert sind. Ob das Pigment auf ähnlichen Verbindungsfäden, wie man sie vom Epithel der Theca folliculi in die Eisubstanz einiger Tiere ziehen sah, eindringt, wäre zu untersuchen.«

Aus diesen Vermutungen Ehrmanns, wie ich sie nennen will, geht jedenfalls hervor, daß es ihm nicht bekannt ist, wie das Pigment in das Amphibienei gelangt. Auch in der sonstigen Literatur, soweit sie mir zugänglich war, konnte ich nur sehr spärliche Angaben über das Pigment der Amphibieneier finden, und über die Herkunft desselben ließ sie mich gar vollkommen im Stich.

Ich beschloß nun die Frage in Angriff zu nehmen und sagte mir, daß, wenn die nucleäre Herkunft des Pigmentes wirklich richtig sei, das Nächstliegende doch jedenfalls wäre, die Entstehung des Pigmentes der Eier mit dem Keimbläschen (nicht etwa mit den Kernen der Zellen des Follikelepithels) in Verbindung zu bringen. Gerade das Amphibienei, so meinte ich, sei doch im Falle, daß das Pigment wirklich dem Kern entstamme, seiner Größe wegen ein bequemes Objekt, den Vorgang der Pigmentbildung zu verfolgen.

So suchte ich mir denn Ovarien von Fröschen zu verschaffen, in denen ich vermuten durfte, die ersten Stadien der Pigmentbildung anzutreffen. Am leichtesten zugänglich war mir *Rana temporaria*. Es

war anzunehmen, daß das Pigment in den Eiern dieses Frosches zuerst im Sommer auftritt, denn im Herbst schon strotzt das Ovarium von Eiern, die, soweit es das Pigment anbetrifft, fertig sind. Nach dem Abbläichen aber enthält das Ovarium, mit Ausnahme von rückgebildeten alten Eiern, nur noch sehr junge unpigmentierte Stadien. Ich untersuchte ein Juniovarium (also etwa 2—3 Monate nach dem Abbläichen), von dem ich Schnittserien anfertigte. Bei den größten¹ Eiern derselben war ein feiner zartbrauner Pigmentkranz um das Keimbläschen herum vorhanden. Das Pigment schmiegte sich dicht an die Membran des Bläschens an. Es war das einzige Pigment des Eies. Da Eier dieser Art nur in sehr geringer Zahl im Ovarium vorhanden waren, so konnte ich mich freilich auch sehr leicht getäuscht haben: es konnte sich ja um irgendwelche Artefakte handeln. Ich mußte mir also weiteres Material zu verschaffen suchen, und das wurde mir schwer, da es bereits Winter geworden war und die Eier des Froschovariums den ausgewachsenen, dunkel pigmentierten Zustand bereits erreicht hatten. Mir stand leider nur noch ein Oktoberovarium (also etwa 4—5 Monate nach dem Abbläichen) von *R. esculenta* zur Verfügung, sowie ein fertiges Präparat von *Triton (taeniatus?)*. Beide verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Kühn, dem Assistenten am hiesigen Zoologischen Institut, dem ich dafür an dieser Stelle meinen besten Dank ausspreche.



So wenig mir auch dieses zufällige Material versprach, so bestätigte es doch vollkommen meine Beobachtung an *R. temporaria*. Das *R. esculenta*-Ovarium enthielt zum großen Teil Eier, deren Durchmesser ungefähr 0,4 mm betrug, derjenige des Keimbläschens war etwas weniger als 0,2 mm, und bei denen die Pigmentierung wohl schon vor einiger Zeit ihren Anfang genommen hatte. Außerdem fanden sich ganz junge unpigmentierte und einige wenige, schon recht weit vorgeschrittene größere Eier vor, deren Pigment schon größtenteils an der Peripherie sich befand. Was die Eier mit vor kurzem aufgetretener Pigmentierung betraf, so hatten sie sämtlich ihr Pigment rings um das Keimbläschen angeordnet, und ersteres erreichte ungefähr die Hälfte der Strecke, vom Rande des Keimbläschens bis zu demjenigen des Eies. Ich habe diese Verhältnisse in der beistehenden Textfigur darzustellen versucht. Sie ist etwas schematisiert, da es erstens nur möglich war, das Pigment dunkler dar-

¹ Das Keimbläschen war noch rund; Nucleolen in großer Menge an der Peripherie; Chromatinfäden konnte ich nicht wahrnehmen.

zustellen, als es in Wirklichkeit ist, zweitens sind die Dotterkörner nicht eingezeichnet, die bereits an der Peripherie des Eies hervortreten, und drittens ist der Pigmentkranz meistens nicht so gleichmäßig angeordnet, wie im Bilde, sondern es enthält fast stets pigmentärmere und -reichere Stellen. Man sieht an dieser Abbildung das Keimbläschen etwas exzentrisch liegen. In ihm befinden sich einige Chromatinstücke, die wohl als Durchschnitte des fadenförmig angeordneten Chromatins zu betrachten sind. Weiter sind im Keimbläschen Nucleolen vorhanden, die zum großen Teil in den Protuberanzen desselben liegen. Letztere sind auf der einen Seite bei weitem größer als auf der entgegengesetzten. Das Keimbläschen ist von Pigment umgeben, welches von einem viel lichterem Braun ist als bei den ausgebildeten Eiern. Es handelt sich wohl um eine Vorstufe zum definitiven Pigment. Genau wie bei *R. temporaria* schließt es sich dem Rande des Keimbläschens dicht an, dringt also in alle Spalten zwischen den Protuberanzen hinein. Ferner ist deutlich zu sehen, daß das Pigment nicht konzentrisch um das Keimbläschen angeordnet, sondern daß es auf der einen Seite bedeutend stärker entwickelt ist; es ist gleichzeitig dieselbe Seite des Keimbläschens, die die größeren Protuberanzen trägt. Darauf folgt der an der Peripherie grobkörnigere, auf der Figur nicht dargestellte und keine Spur von Pigment zeigende Dotter. Zuletzt schließt sich dann das Follikelepithel an.

Genau dasselbe Bild ergaben auch die Eier von *Triton*.

Ich betrachte nun dieses Stadium (4—5 Monate nach dem Abbläichen) als Fortsetzung zu demjenigen von *R. temporaria* (2—3 Monate nach dem Abbläichen), welches ich weiter oben beschrieben habe; daraus folgt ohne weiteres, daß das Pigment in seiner Ausbreitung die Richtung Keimbläschen → Eiperipherie einschlägt.

Ich glaube, ich gehe nicht zu weit, wenn ich aus diesen Beobachtungen den Schluß ziehe, daß das Pigment seine Existenz der Tätigkeit des Keimbläschens verdankt. Es spricht dafür: 1) die enge topographische Beziehung des ersten Erscheinens, 2) die Richtung der Ausbreitung, 3) das vermehrte Auftreten des Pigmentes an der Stelle, wo das Keimbläschen eine größere (Vergrößerung der Protuberanzen) Oberfläche darbietet.

Dann glaube ich annehmen zu können, daß die Seite der kräftigeren Entstehung des Pigmentes am Keimbläschen der zukünftig stärker pigmentierten Seite des Eies entspricht — es äußert sich also schon am Keimbläschen ein gewisser Grad von polarer Differenzierung. Nähere Beziehungen zwischen Pigment und dem Innern des Keimbläschens (etwa mit dem Chromatin oder den Nucleolen) habe ich nicht bestimmt herausfinden können, doch hoffe ich in nächster Zeit, wenn mir vollständige Serien von Ovarialeiern der Amphibien vorliegen werden, auch

darüber einiges zu bringen und dann auf dieser Grundlage festzustellen, warum einige Amphibieneier an der ganzen Peripherie Pigment haben (z. B. *Bufo*), einige wieder nur an einem Pol (z. B. *Rana*), andre hingegen überhaupt keins (z. B. *Triton cristatus*, *Salamandra*).

Meine Befunde an *Rana esculenta* und *temporaria* zeigen jedenfalls aufs klarste, daß beim Auftreten des ersten Pigmentes der Eier keine primären Melanoblasten im Spiel sind, die etwa das Pigment aus dem Stroma des Ovariums in die Eier transportieren, sondern daß das Pigment im Ei selbst gebildet wird. Auch macht das erste Auftreten des Pigmentes im Innersten des Eies eine direkte Beteiligung des Blutfarbstoffes am Aufbau des Pigmentes unwahrscheinlich.

Ich hoffe, daß diese Art der Bildung des Pigmentes in Amphibien-eiern einiges Licht auf die Frage der Entstehung des Pigmentes überhaupt werfen wird.

Ich behalte mir vor, in einer ausführlichen Arbeit genaueres über die Herkunft des Eipigmentes der Amphibien zu bringen.

Zitierte Literatur.

- 1) 1908. Distaso, Die Beziehung zwischen den Pigmentbändern des Mantels und denen der Schale bei *Helix nemoralis* L. und *hortensis* Müller. Biologisches Zentralblatt 28.
- 2) 1892. Ehrmann, Zur Kenntnis von der Entwicklung und Wanderung des Pigmentes bei den Amphibien. Archiv für Dermatologie und Syphilis 24.
- 3) 1896. — Das melanotische Pigment usw. Bibliotheca medica D II Heft 6.
- 4) 1892. Jarisch, Über die Bildung des Pigmentes in den Oberhautgebilden. Archiv für Dermatologie und Syph. 24.
- 5) 1887. Kölliker, Über die Entstehung des Pigmentes in den Oberhautgebilden². Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 45.

II. Mitteilungen aus Museen, Instituten usw.

1. Biologische Station zu Plön.

eingeg. 2. Februar 1910.

Wie im verflossenen Jahre, so werden von Prof. Otto Zacharias auch heuer Ferienkurse in Hydrobiologie und Planktonkunde für Oberlehrer und Studenten der Zoologie (bzw. Botanik) veranstaltet, mit denen eine Einführung in die bezeichneten Gebiete und eine nähere Bekanntschaft mit den verschiedenen Untersuchungsmethoden bezweckt wird. Die Kurse finden (mit Rücksicht auf die Schul- und Universitätsferien) in den Monaten Juli und August statt. Bei hinreichender Beteiligung kann aber auch schon im Monat Juni ein Kursus arrangiert werden. Das Plankton erreicht während dieser 90 Tage in quan-

² Diese Arbeit faßt die Resultate einiger älterer Arbeiten desselben Autors zusammen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [35](#)

Autor(en)/Author(s): Wagner Karl

Artikel/Article: [Die Herkunft des Eipigmentes der Amphibien. 538-543](#)