

Nr. 4.

1907

Sitzungsbericht
der
Gesellschaft naturforschender Freunde
zu Berlin

vom 8. April 1907.

Vorsitzender: Herr L. WITTMACK.

Herr G. TORNIER sprach über experimentell erzielte gleichzeitige Kopf- und Hinterleibsvermehrung bei Axolotten und Fröschen und über Goldfischrassen sowie über Erythrose und Albinismus bei Amphibien.

Herr N. ZUNTZ berichtete über Versuche, welche Herr USTJANZEW unter seiner Leitung über die Funktion des Blinddarmes der Kaninchen angestellt hat.

Herr H. FRIEDENTHAL demonstrierte eine menschenähnliche Placenta eines niederen Affen, ferner einen einfachen Belenchtungsapparat für Mikroskope sowie den Fötus eines schwanzlosen Hundes.

Fräulein MARGARETE ZUELZER sprach über den Einfluß des Meerwassers auf die pulsierende Vacuole.

Über experimentell erzielte Kopf- und Hinterleibs-
vermehrungen bei Axolotten und Fröschen.

VON GUSTAV TORNIER.

Im Jahre 1894 hat OSCAR SCHULTZE eine Methode veröffentlicht, die ermöglicht, Froschlaryen mit 2 Köpfen experimentell hervorzurufen (Archiv f. Entw. Mech. 1, 1894); aus welchen Gründen aber der Organismus unter solcher Behandlung die 2 Köpfe hervorbringt, blieb bisher unklar. Mir ist es nun gelungen, diese Versuchsanstellung so zu verbessern, daß durch sie nicht nur jene strittige Frage entschieden wird, sondern auch festgestellt werden konnte, welchen Anlage-, Keimbau- und Regeneralwert die ersten vier Furchungszellen des Axolotteneies haben, und manches andere. Die Arbeitsmethode war dabei folgende: Es wurde ein gewöhnlicher rechteckiger Objektträger von etwa 3 cm Länge und 2 cm Breite

auf den Arbeitstisch gelegt, dann wurde auf den obenliegenden Rand jeder seiner Schmalseiten je ein Streifen knetbaren Paraffins oder Plastelins durch Festdrücken aufgeklebt. Die Höhe dieser Streifen muß dabei etwas mehr als die Höhe eines eben abgelegten Axolotteieies betragen. Darauf wird ein solches Ei, nachdem seine Dotterkugel das 2- oder 4-Zellenstadium erlangt hat, in die Mitte dieses Objekttägers gesetzt und so lange gewartet, bis die Dotterkugel ihr schwarzes Feld nach oben gedreht hat. Nun wird ein zweiter Objekttäger von der Größe des bisher gebrauchten mit beiden Händen gefaßt und in genau horizontaler Stellung dem anderen so aufgelegt, daß er ihn deckt und dabei den beiden Paraffin- oder Plastelinstreifen aufliegt. Mit beiden Händen wird er weiterhin in genau horizontaler Stellung und senkrecht nach unten auf das Paraffin oder Plastelin so lange niedergedrückt, bis die Dotterkugel des Eies eine der gleich zu erwähnenden, gewünschten Formen der Zusammenpressung durch die Platten erfährt. Der Objekttäger drückt dabei die Paraffin- (oder Plastelin-) Streifen zusammen und klebt gleichzeitig so fest an sie an, daß die Platten dadurch für Dauer in der gewünschten Weise aneinanderhaften und das Ei zusammenpressen. Der Apparat ist nun in eine flache Schale mit Wasser von 2—3 cm Höhe in der Art hineinzulegen, daß die Dotterkugel des Eies ihr schwarzes Feld nach unten kehrt. Nach 24 Stunden wird es zwischen den Platten hervorgeholt, also aus seiner Zwangslage befreit, und darf sich nun frei entwickeln.

Diese Methode gestattet, entgegen der von OSCAR SCHULTZE angewandten, dem Experimentator das Ei bequem und sicher unter jeden Druck zu bringen, den es erhalten soll, was wichtig ist, da es bei diesen Versuchen auf ungeheuer feine Drucknünzen ankommt; das weiche Paraffin oder Plastelin, das zwischen den beiden Platten liegt, läßt sich nämlich zu jeder gewünschten Dicke unschwer zusammendrücken und hält dann ohne weiteres die Druckplatten in der gewünschten Entfernung so lange zusammen, bis sie durch Zwischenschieben einer Präpariernadel oder Messerspitze voneinander getrennt werden.

Wie gut diese Methode zu arbeiten gestattet, wird allein schon dadurch bewiesen, daß es mit ihrer Hilfe möglich war, ein Individuum experimentell hervorzurufen, das drei Köpfe und zwei Hinterenden entwickelte, d. h. fast das Maximum jener überzähligen Bildungen an sich hervorbrachte, die auf diese Weise theoretisch zu erzeugen möglich ist. Es wären das nämlich 4 Köpfe und 4 Hinterenden; was aber in Praxis sicher nie zu erreichen sein wird.

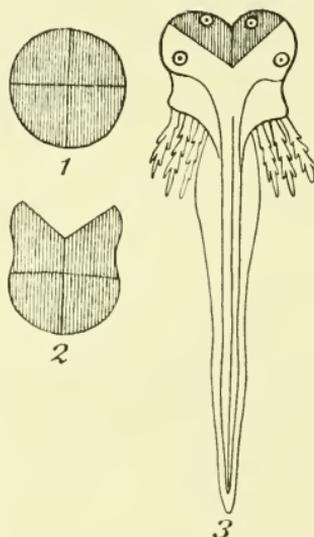
Wird nun ein Axolotten-Ei, dessen Dotterkugel das Zwei- oder Vierzellen-Stadium zeigt, in der angegebenen Weise zusammengedrückt, so verhält sich die Dotterkugel je nach dem Druck, der angewandt wird, verschieden. Unter geringem Druck wird sie natürlich von oben nach unten mehr oder weniger stark zusammengedrückt, verändert sonst aber ihre Struktur nicht weiter (Fig. 1). — Bei stärkerem Druck weichen dagegen ihre Zellen an den Stellen stärksten Druckwirkens mehr oder weniger weit auseinander (Fig. 2 u. 4), der Zellerband lockert sich also, was bei genauer Beobachtung der Dotterkugel deutlich zu sehen ist. Bei noch stärkerem Druck (Fig. 11) entstehen aber außerdem noch Einrisse im schwarzen Feld, d. h. also im Bauplasma der Dotterkugel. In diese Einrisse dringt gleichzeitig der unter dem schwarzen Feld liegende weiße Nährdotter ein, gerinnt daselbst durch Wasseraufnahme aus dem Fruchtwasser des Eies und ist so für den Baudotter unverdaulich, liegt also von nun an als tote Masse im Baudotter-Einriß. — Bei noch stärkerem Druck zerplatzt die Dotterkugel an irgend einer Stelle; was hier aber nicht weiter interessiert.

Bei jeder dieser Druckbeanspruchungen enthält nun der aus der Dotterkugel entstehende Embryo von der Beanspruchung hervorgerufene, und für ihre Einwirkung charakteristische Verbildungen folgender Art:

1) Wird das Ei nur so weit zusammengedrückt, daß die Dotterkugel sich zwar von oben und unten stark abplattet, ihre Struktur aber nicht ändert, erhalten dabei ferner ihre 2 oder 4 Furchungszellen ganz genau gleichen Druck und liegt dann die Dotterkugel — so vorbereitet — 24 Stunden auf dem Rücken, d. h. mit dem schwarzen Feld nach unten im Wasser, ehe sie sich frei entwickeln kann, so erhält der aus ihr entstehende Embryo durchaus normalen Bau. Es ist das also ein sicherer Beweis dafür, daß falsche Wirkung der Schwerkraft ohne Einfluß auf die Entwicklung ist. Andererseits zeigt bei diesem Experiment der schwarze Baudotter der Dotterkugel durchaus kein Bestreben, auseinander zu fließen und in dieser Form seitlich am weißen Nährdotter entlang oder gar durch denselben hindurch und auf ihn hinauf zu wandern; er erweist sich vielmehr bei all diesen Versuchen als ein festgefügtes, nur sehr schwer zerreibbares, einheitliches Gebilde, das nach größeren Zerreibungen unfehlbar abstirbt. —

Ganz normal entwickelt sich der Embryo unter einer solchen Behandlung freilich nur dann, wenn seine rechts- und linksseitigen Furchungszellen dabei ganz gleichen Druck erhalten: wird dagegen

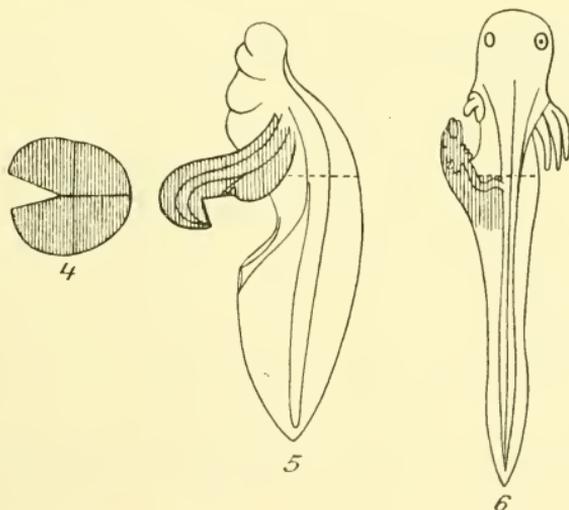
die eine Seite des schwarzen Feldes stärker gedrückt als die andere — was eintritt, wenn die Dotterkugel des Eies beim Aufdrücken der Platten eine Drehung erfährt und dadurch mit etwas schräg liegender Medianebene von den Platten zusammengepreßt wird —, dann entwickelt sich seine stärker gedrückte Seite weniger gut als die andere und das hat zunächst zur Folge, daß vor allem der Medullarwulst der gedrückten Seite dem der anderen Seite gegenüber verkümmert angelegt wird, worauf das Tier — wenn dabei der Kopfteil des mehr gedrückten Medullarwulstgebietes mit bestimmter Stärke angegriffen wird — auf der stärker gedrückten Seite eine Schädelablachung erfährt und daselbst nur noch ein ganz verkümmertes Auge hervorzubringen vermag, das später außerdem noch vom benachbarten Kopfgebiet ganz überwachsen wird.



2) Wird ferner ein Ei soweit zusammengedrückt, daß die vier ersten Furchungszellen seiner Dotterkugel dabei im Gebiet des schwarzen Feldes eine Strecke weit auseinanderweichen, ohne daß aber zugleich Einrisse in ihrem schwarzen Feld entstehen (Fig. 2 und 4) und entwickeln sich dann die Eier — auf dem schwarzen Feld liegend — in der angegebenen Zwangslage 24 Stunden, bevor sie befreit werden, so erhält der entstehende Embryo überzählige Bildungen, die aus den Stellen der 4 ersten Furchungszellen hervorgehen, welche bei der Druckbelastung des Eies auseinanderweichen.

Weichen dabei die 2 vorderen Zellen des Vierzeller-Eies von vorn her eine Strecke weit im schwarzen Feld auseinander, so wird der Embryo mehr oder weniger 2-köpfig (Fig. 2 u. 3); und zwar mit um so selbständigeren Köpfen, je tiefer die Klaffstelle zwischen die Zellen hinein reicht. Es sind dann also 2 Kopfhälften am verbildeten Individuum überzählig und zwar sind die beiden äußeren (in Fig. 3 hellen) Kopfhälften des Doppelkopfes die keimechten, auseinandergewichenen, während die beiden inneren (in Fig. 3 schraffierten) von den Furchungszellen hinzugebildet wurden, und zwar von jeder Furchungszelle je eine.

Weichen dabei aber eine vordere und hintere der vier Furchungszellen einer Dotterkugel von außen her eine Strecke weit im schwarzen Feld auseinander (Fig. 4), so beginnen auch diese beiden Zellen Überzähliges zu erzeugen, doch wird dann das weniger freiliegende Regenerat von dem günstiger gelegenen alsbald unterdrückt; und zwar erzeugt hierbei die vordere Zelle (Fig. 5) aus ihrer vom Druck der Nachbarzelle befreiten Stelle ein volles Hinterende eines Axolotts vom Beginn der Rückenwirbel und Bauchhöhle an, mit voll entwickeltem After und Schwanz. — Die hintere Zelle aber, wenn sie ihr Regenerat ausbilden kann, erzeugt alsdann (Fig. 6) aus der frei gewordenen Stelle ein volles



Vorderende eines Axolotts von der Schnauzenspitze an bis zum Beginn der Rückenwirbel: also mit ganzem Kopf, vollen Kiemen und Herz.

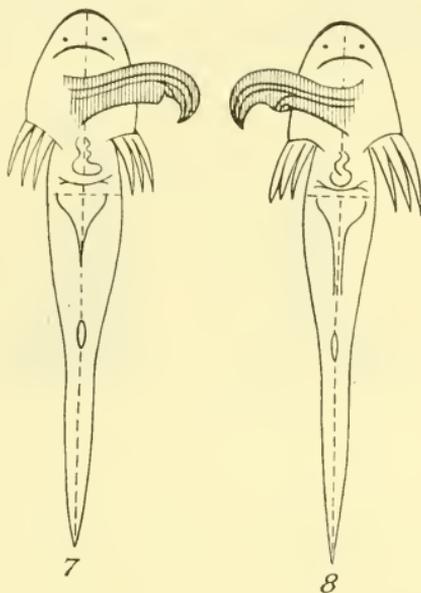
Hieraus folgt: würde sich eine der ersten 4 Furchungszellen eines Axolotts ganz aus dem zugehörigen Zellverband lösen, so würde sie sicherlich einen ganzen Axolott aus sich hervorbringen, die ersten 4 Furchungszellen des Axolotts sind also der Anlage nach einander gleichwertig; und gleichwertig außerdem der Dotterkugel, aus der sie entstehen; d. h. sie sind totipotent. —

Ferner bestätigen diese Experimente Roux's Angaben, daß bei normaler Entwicklung des Amphibieneies jede der ersten 4 Furchungszellen etwa ein Viertel des später vorhandenen Organismus aus sich erzeugt und zwar liefert dabei jede der 2 vorderen Zellen nur oder nicht viel mehr als eine Kopfhälfte mit Kiemen und Herz, jede der hinteren Furchungszellen aber eine Rumpf- und Schwanzhälfte. Diese Experimente beweisen drittens unwiderleglich, daß nur das feste Aneinanderliegen der Furchungszellen bei normaler Embryonalentwicklung verhindert, daß diese Zellen alsdann mehr als einen Organismus erzeugen; sie ergeben viertens, daß in jeder dieser ersten Furchungszellen die Keimentwicklungsmittel doppelt vorhanden und bilateral-symmetrisch angeordnet sind, denn nur dadurch wird es möglich, daß hier ein Viertel-Organismus ein ganzes Hinter- oder Vorderende überzählig erzeugen kann. Diese Experimente liefern also den direkten Beweis für die Berechtigung meiner eigenen Anschauung über die ersten Entwicklungsvorgänge bei der tierischen Embryonalentwicklung, wie Einsicht in die betreffende Abhandlung (Sitz. Gesellsch. nat. Freunde 1906 S. 50—58) ergibt.

Sechstens ergeben schon diese Resultate der Experimente die Berechtigung der von mir früher (im zoologischen Anzeiger 1901 S. 503 und in den Verhandl. d. V. Internat. Zool.-Congresses Berlin 1901 S. 3) ausgesprochenen Anschauung, daß überzählige Vorder- und Hinterenden von Individuen nicht allein aus Längswunden des Keims, sondern auch aus Querschnitten entstehen können; denn die hier angegebene Lockerung des Zellverbandes ist gleich einer richtigen Verwundung des Keims, da ja selbst bei Messereinschnitten in Gewebe die zerschnittenen Zellen der Wundflächen absterben und nur die dort unverletzt gebliebenen eventuell im Stande sind, Regenerationen auszuführen. —

Es ist nun aber sehr wichtig, daß die vorderen beiden Furchungszellen der 4-zelligen Dotterkugel eines Axolotten-Eies nicht nur dann imstande sind ein ganzes überzähliges Axolott-Hinterende — mit Rumpf, After und Schwanz — aus sich heraus zu erzeugen, wenn sie im schwarzen Feld von der zugehörigen hinteren Furchungszelle losgelöst werden, sondern auch dann, wenn sie entweder im weißen Feld von einander getrennt werden, oder wenn sich ihr

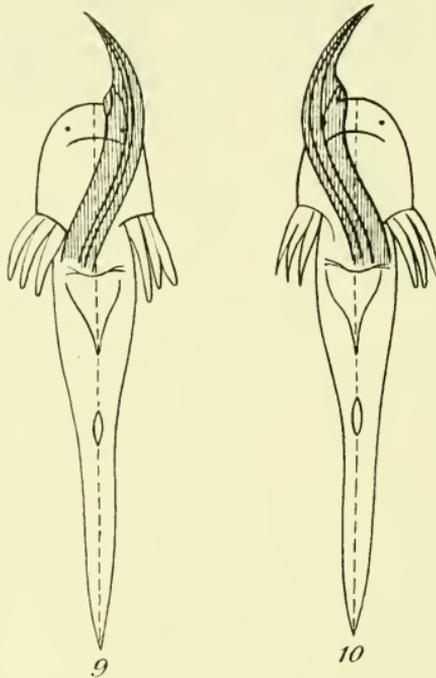
weißes Feld von dem weißen Feld der zugehörigen hinteren Furchungszelle trennt. In all diesen Fällen erhält der



Organismus nämlich auch ein überzähliges Hinterende, bestehend aus Rumpf, mit After und wohlentwickeltem Schwanz, das dann aber eine höchst seltsame heteromorphotische Stellung am Organismus hat. Weichen z. B. die beiden vorderen Furchungszellen unter solchen Umständen im weißen Feld auseinander, so entspringt später (Fig. 7 u. 8) das auf diese Weise entstandene überzählige Hinterende aus dem Brustbezirk des Tieres, zu dem es gehört; und geht quer über den Brustbezirk nach links, wenn es von der rechten Furchungszelle erzeugt wurde (Fig. 7); oder nach rechts, wenn es aus der linken stammt (Fig. 8). Weichen aber die vordere und hintere Furchungszelle der rechten oder linken Körperseite im weißen Feld auseinander, so zieht das Überzählige (Fig. 9 u. 10) über den Brustbezirk des Tieres gegen die Schnauzenspitze hin und der überzählige After und Schwanz ragen dann an oder unter der Schnauzenspitze des ausentwickelten Tieres über den Kopf hinaus.

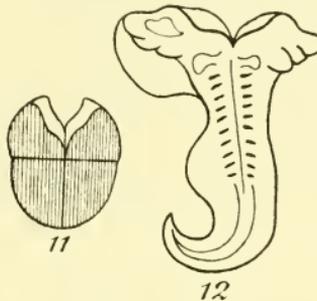
Der Grund ist: die vorderen Furchungszellen lösen auch unter all diesen Umständen ihre, normalerweise nicht zur Entwicklung kommenden Hinterleibsbaumittel aus, bilden dabei über ihrem eigenen, nunmehr selbständig gewordenen weißen Feld einen Blasto-

porus mit Medullarwülsten und erzeugen so ein volles überzähliges Hinterende am Organismus. Dessen seltsame Wachstumsrichtung aber kommt daher, weil es — als echtes Regenerat, das es ist — senkrecht auf der Wundfläche zu erscheinen beginnt, aus der es stammt. —



3) Ein noch stärkerer Plattendruck als bisher auf das umgekehrt liegende Ei erzeugt, wie bereits erwähnt worden ist, Einrisse im Baudotter der Dotterkugel. Diese Einrisse entstehen dabei gewöhnlich entlang den vorhandenen Zellfugen und können die Zellen an den Einrißstellen dabei außerdem noch auseinanderweichen (wie in Fig. 11) oder aneinander bleiben. In beiden Fällen aber ist die Einwirkung der Einrisse auf die Keimentwicklung eine genau gleiche und war in den bisher vorliegenden Fällen folgende: Die Einrisse entstanden hier im Zweizellenstadium der Dotterkugel (Fig. 11), wo die vorhandene Zellfuge die spätere Symmetrieebene des Individuums ist. Die Zellen wichen dabei im Kopfteil des schwarzen Feldes auseinander und gleichzeitig entstand entlang ihrer Klaffstelle im schwarzen Feld jeder Zelle ein Längseinriß, in welchen Nährdotter eindrang. Dieser Nährdotter sog

dann Fruchtwasser auf, starb dadurch unter Gerinnung ab und blieb dann als tote Masse dem schwarzen Feld eingelagert. Die Weiterentwicklung der Dotterkugel war darauf folgende (Fig. 12): Soweit die beiden Zellen nicht klafften und unverletzten Baudotter behielten, geschah ihre Weiterentwicklung ganz normal, sodaß das Individuum später von hintenher bis zu den Schultergürtelanlagen sich ganz normal ausbildete. Es entstanden ferner vorn am



Individuum auch die beiden echten Kopfhälften, die aber ganz auffällig stark in der Entwicklung gehemmt wurden und weit von einander getrennt waren. Sie zeigten ferner keine Neigung an den Klaffstellen je eine Kopfhälfte zu regenerieren, während — wie schon bewiesen ist — von Dotterkugeln, deren gleichwertige Zellen an gleicher Stelle nur auseinanderweichen, Doppelköpfe angelegt werden.

Daraus folgt: Der tote Nährdotter im schwarzen Feld wirkt hier einmal als ein Regenerationshemmnis und zwar offenbar dadurch, daß er auf den benachbarten Baudotterabschnitt einen energischen Druck ausübt und ihn so am Regenerieren verhindert; außerdem aber hemmt er ihn durch diesen Druck, und weil er ihm zugleich als Nährmittel fehlt, auch noch stark in seiner Entwicklung.

4) Alle Individuen, welche bei diesen Experimenten erzielt wurden, wurden mehr als 14 Tage vom Beginn ihrer Entwicklung an am Leben erhalten d. h. bis bei den normal-gebliebenen alle Organe längst ausentwickelt waren. Das ganze Material wurde ferner täglich 1—2 mal untersucht, dabei jedesmal genau beschrieben und gezeichnet, sodaß von jedem Individuum der Entwicklungsverlauf lückenlos festgestellt worden ist. Dadurch wurde ferner klar, daß jede Zuvielbildung als richtiger Parasit auf ihren Stammorganismus wirkt, indem sie demselben zu ihrer Ausbildung — entsprechend ihrer Größe und Wertigkeit — Nährmittel d. h. Nährdotter entzieht, den er selbst notwendig braucht und zwar entnimmt sie diesen Nährdotter ihrer unmittelbarsten Stammnachschaft, die

dann ihrerseits das ihr verloren gegangene aus ihrer Umgebung zu decken bestrebt ist. Deshalb wird bei Individuen mit Überzähligem zuerst die unmittelbarste Stammnachschaft des Überzähligen in der Entwicklung mehr oder weniger — oft indes äußerst stark — gehemmt, später dann auch Weiter-ab-liegendes und zum Schluß der ganze zugehörige Organismus; dieser andererseits arbeitet aber auch stark an den überzähligen Bildungen, indem er ihnen zuerst nur ein Minimum von Nährmitteln zukommen läßt, sodaß sie sehr bald — den gleichwertigen Stammgebilden gegenüber — in Entwicklung und Wuchs stark zurückbleiben; und später, wenn der Nährdotter vom Individuum fast verbraucht ist, beginnt der Stammorganismus die überzählige Bildung direkt aufzusaugen. So entwickelte sich und wuchs z. B. bei dem in Fig. 5 abgebildeten Tier, welches an seiner linken Seite mit überzähligen Hinterende versehen war, das Stammhinterende leidlich normal, dagegen behielt dieses Individuum dauernd einen völlig embryonalen Kopf, an dem Kiemen und Mund überhaupt nicht zur Entwicklung kamen und erst nach 14-Tagen das rechte Auge auftrat und zwar dann erst, als der Organismus schon begann, seine überzählige Bildung von der Schwanzspitze an energisch aufzusaugen. Als nach einigen Tagen dann das ganze Individuum aus Dottermangel anfang hydrophisch zu werden, d. h. langsam abzusterben, mußte es getötet werden, ohne daß auch bis dahin auf seiner linken Kopfseite ein Auge zur Entwicklung gebracht worden war. —

Ähnlich litten bei allen gleichwertig verbildeten Individuen besonders Kopf, Kiemen und Augen unter der Entziehung von Nährstoffen durch Überzähliges, was den neuen Satz ergibt: Die Entwicklungsenergie sonst gleichwertiger Eier und Embryoteile ist proportional dem Nährdotterquantum, das ihnen zur Verfügung steht. Es ist dies ein Satz, für den mir auch noch andere Beweismittel zugänglich sind.

Der Nachweis, daß die überzähligen Bildungen im zugehörigen Organismus mit den Stammbildungen energisch um den Nährdotter zu kämpfen haben, ergibt aber gleichzeitig auch noch eine der Grundursachen für die „Regulierung“ der Vorgänge bei der normalen Embryonalentwicklung: Der Keimling ist ursprünglich eine Gemeinschaft gleichwertiger Zellen, die auf ein bestimmtes Nährquantum angewiesen sind. Dieses Nährquantum reicht aber nicht für die Entwicklung aller, in diesen Zellen vorhandenen Keimbaumittel aus; es einigen sich daher die Zellen derartig zu einer gemeinsamen Bauausführung, daß jede von ihnen nur jene Arbeit am gemeinsamen Werk ausführt, welche die anderen (ihrer

Lage und des allgemeinen Nahrungsmangels wegen) nicht ausführen können und sollen; dadurch wird die ursprüngliche Zellengemeinschaft aber zum einheitlichen Organismus.

Damit die Zellen nun aber jene Baustoffe, welche von ihnen nicht verwandt werden dürfen, die aber das entschiedene Bestreben haben, an der Entwicklung teilzunehmen, davon ausschließen, legen sie sich so aneinander, daß diese Baustoffe unter Zellanziehungsdruck kommen, wodurch sie unter Verschuß gehalten und an eigenmächtiger Entwicklung verhindert werden. So unter Verschuß gehalten, bilden jene zur Ruhe gezwungenen Keimbaustoffe des Organismus seine Regeneralmittel und können als solche auftreten, wenn der Zelldruck, unter dem sie liegen, aufgehoben wird. Wenn dann aber im Verlauf der Entwicklung des Tieres Nährstoffmangel einzutreten beginnt, d. h. wenn dieser annähernd verbaut ist werden vom Organismus auch noch die bisher unter Verschuß gehaltenen Keimbaustoffe als Nahrung für die aktiven und damit zur Fortbildung des Organismus verwandt und verliert derselbe alsdann entsprechend an Regeneralfähigkeiten. (Zu vergleichen: TORNIER: Experimentelles und Kritisches über tierische Regeneration. Gesellsch. nat. Freunde. Berlin 1906 S. 50—66 und fg.) —

Zum Schluß sei noch erwähnt, daß die hier beschriebene Versuchsmethode, welche bei Axolotten so gute Resultate ergab, auch bei Anwendung auf Eier von *Rana esculenta* nicht versagte. Einige Probeversuche an solchen Eiern ergaben nämlich, soweit die Versuchsobjekte nicht abstarben, Individuen mit 2 vollausgebildeten Hinterleibsenden, die aus einer vierzelligen Dotterkugel entstanden, als in ihr eine vordere und hintere Furchungszelle zum Teil auseinanderwichen und die vordere dann aus ihrer Hinterwand zu regenerieren vermochte.

Experimentelles über Erythrose und Albinismus der Kriechtierhaut.

VON GUSTAV TORNIER.

Die Gebilde, welche bei den Kriechtieren für die Hautfärbung maßgebend sind, sind die Chromatophoren, d. h. sämtliche Hautzellen, welche Farbstoffe einschließen, mögen sie im übrigen beweglichen Inhalt haben oder nicht. Sie erzeugen dabei eine be-

stimmte Hautfarbe entweder einfach, indem sie nebeneinander liegen, oder durch Schichtenbildung, indem verschieden gefärbte übereinander stehn; so wird ja, wie bekannt, das Grün des Laubfroschrückens derartig erzeugt, daß schwarze Chromatophoren von gelben überdeckt werden.

Nun wurde bereits 1897 von mir nachgewiesen (in Kriechtiere Deutsch-Ost-Afrikas S. 104 u. f.), daß alle in der Kriechtierhaut möglichen Chromatophoren in Rücksicht auf Bau und Bedeutung in folgender Reihe angeordnet werden können: schwarze, graue, braune, rote, gelbe, weiße. Sie bilden in dieser Anordnung zuerst eine geschlossene Ausbildungsreihe: die schwarzen sind die größten, stärkst verästelten und haben das meiste und grobkörnigste Pigment; jede folgende Form der Reihe ist ferner in all diesen Charakteren schwächer ausgebildet als die vorangehende und die weißen sind winzig klein, haben nur ganz unbedeutende oder gar keine Verzweigung und kein Pigment. — Die Chromatophoren liefern in dieser Anordnung ferner eine auf- und absteigende Entwicklungsreihe, denn sie können an geeigneten Objekten von schwarz zu weiß hin verkümmern, oder bei anderen Objekten von weiß reih-auf bis schwarz hin sich entwickeln, wie besonders beim Aufwachsen mancher jungen Kriechtiere der Fall ist.

Es handelte sich nun zunächst darum, nachzuweisen, wie und unter welchen Umständen sie verkümmern oder zu aufsteigender Entwicklung gelangen.

Hierüber gaben meine Untersuchungen über das Entstehen der Farbkleidmuster der Reptilienhaut (Sitzungsber. Acad. der Wiss. Berlin 1904 XI.) wenigstens indirekt Aufschluß, weil darin nachgewiesen wurde, daß beim Entstehen der Hautfarbkleider in Hautfaltenmustern diejenigen Hautstellen, welche bei den Körperbewegungen eines Kriechtiers häufig in Falten gelegt werden, hellgefärbt sind, da die Blutgefäße, die zu ihnen führen, bei jeder Hautfaltenbildung stark zusammengepreßt werden und die zugehörigen Chromatophoren daher viel weniger gut ernähren, als jene Blutgefäße die ihrigen, welche zu Hautstellen gehen, die bei den Körperbewegungen des Tieres auf dem Körper liegen bleiben, weshalb diese Hautstellen auch dunkel gefärbt sind.

Die folgenden Experimente und Beobachtungen aber geben nun außerdem direkten Aufschluß über die Umfärbung von Hautstellen:

Bekanntlich besteht der Schwanz der Froschlarven aus einem, in seiner Mitte liegenden Kern, der aus dem Schwanzmark, dem Schwanzskelett und dessen Muskeln besteht, und aus 2 Schwanzborten, von denen eine vor allem über dem Schwanzkern liegt, die

andere unter ihm. Ferner zieht — dem Schwanzkern oben unmittelbar aufliegend — ein arterielles Blutgefäß zur Schwanzspitze hin, das vorwiegend die obere Schwanzborte ernährt, indem es zahlreiche Seitenzweige in deren Unterhautbindegewebe und an die Oberhaut über ihm hinsendet. Wird nun von einem solchen Schwanz die Spitze in der Art weggeschnitten, daß der stehenbleibende Schwanzkernrest durch einen stehengebliebenen, längeren Zipfel der oberen Schwanzborte überragt wird und beginnt dann dieser Zipfel mit der regenerellen Neubildung von Oberhaut und Unterhautbindegewebe, so zeigt sich folgendes: Überall dort, wo die Schnittstellen angeschnittener Blutgefäßzweige dem Regenerat dicht anliegen, wird der Hautsaum des Regenerats durch übernormale Chromatophorenausbildung tief schwarz gefärbt, während jene Stellen der Bortenneubildung, die nicht so direkt ernährt, oder — wie alsbald bewiesen werden soll — überernährt werden, in normaler Hellgraufärbung entstehen. Aber nicht nur in dieser Neubildung färben sich alsdann die überernährten Partien durch intensive Chromatophoren-Ausbildung über die Norm hinaus dunkel, sondern sogar jene Stelle des stehen gebliebenen Schwanzbortenzipfels wird dunkelhäutig, welche durch die Spitze des der Wunde am nächsten liegenden unangeschnittenen Seitenastes der angeschnittenen Arterie ernährt wird.

Der Grund dafür aber ist folgender: Selbst, wenn vom Schwanz ein größeres Endstück abgeschnitten wird, verändert dies nicht weiter die normale vom Körper aus erfolgende Blutzuführung zum Schwanz. Da nach solcher Operation aber ein Stück des Schwanzes fehlt, so wird der stehen gebliebene Rest vom Körper aus überernährt, dieser Überfluß an Nährstoffen im Schwanz häuft sich an der Schnittstelle und dicht vor ihr an und bewirkt dann die Schwarzfärbung jener Hautstellen im Bortenrest und Regenerat, die bei dieser Überernährung am meisten begünstigt werden, indem sie unter dem unmittelbaren Einfluß des zuführenden Blutgefäßes stehen. Das ist ganz sicher, weil diese Stellen zum größten Teil alsdann wieder bis zur Norm entfärbt werden, wenn das Schwanzregenerat eine bestimmte Größe erlangt hat und nun noch weiter wächst. Das Stauen überschüssiger Nährstoffe am Ende des ursprünglichen Schwanzreststückes hört dann eben auf, die bisher überernährten Schwanzpartien kehren wieder zu normaler Ernährung zurück, und ihre Chromatophoren erleiden entsprechende Rückbildung und Entfärbung.

Überzeugender noch wirkt folgendes Experiment: Ausgereifte Mehlkäfer haben beim Verlassen der Puppenhaut noch völlig un-

gefärbte Flügeldecken. Wird nun aus einer solchen ungefärbten Flügeldecke eine dreieckige Kerbe ausgeschnitten, so färbt sich am ganzen Schmitttrand das Wundverschlußgewebe schwarz; rings um die Kerbe dagegen tritt minderwertige Ausfärbung der Flügeldecke ein, denn sie bleibt dort für die ganze Lebensdauer des Käfers intensiv rot, während der Rest der Flügeldecke die normale Schwarzfärbung erlangt. Der Grund ist folgender: Der Wundrand wird durch das Ausströmen von Nährstoffen aus den angeschnittenen Blutgefäßen der Flügeldecken übernährt und färbt sich daher in seinem Verschlußgewebe dunkelschwarz, dagegen verengern die beim Einkerbigen der Flügeldecken durchschnittenen Blutgefäße aus unbekanntem Gründen eine Strecke weit vom Wundrand aus körpereinwärts ihre Lichtung und können alsdann das von ihrem Verengerungsbezirk abhängende Flügeldeckengebiet nicht mehr normrecht ernähren und dieses färbt sich daher minderwertig aus, d. h. nur bis zu rot. Weiter körpereinwärts aber, wo die Blutgefäße der Flügeldecke durch die Schnittstelle gar nicht mehr beeinflußt werden, wird die Flügeldecke normal, d. h. schwarzbraun ausgefärbt.

Noch etwas mehr lehrt folgendes Experiment: Beim voll ausgefärbten Marienkäfer aus der Art *Coccinella septempunctata* sind die Flügeldecken bekanntlich intensiv rot gefärbt und tragen beide je 4 schwarze Flecke. Schneidet man nun bei einer solchen Flügeldecke, wenn sie noch ganz ungefärbt ist, in das später rot werdende Feld durch Doppelschnitt eine Kreuzfigur ein, so erhalten sämtliche Wundränder bei ihrer Verheilung tiefschwarze Färbung; jener Flügeldeckenbezirk aber, der den Kreuzschnitt umschließt, wird nur gelblich, d. h. weniger pigmentiert, als ihm normal zusteht; rings um dieses gelbe Feld herum aber legt sich als Abnormbildung eine Ringzone von tiefschwarzer Färbung an, worauf erst die normale rote Flügeldeckenfärbung beginnt. Die Gründe für diese Vorgänge aber sind folgende: Die Wundränder werden durch das ihnen, im Übermaß zuströmende Blut übernährt und regenerieren daher ein schwarzes Verschlußgewebe. Die durchschnittenen Blutgefäße aber verengern auch hier von ihren Schnittstellen aus eine Strecke weit in die Flügeldecke hinein ihre Lichtung, und dieser verengerte Teil der Flügeldeckengefäße kann dann das von ihm abhängige Flügeldeckengebiet nur minderwertiger als Norm ist ernähren, so daß es nur Gelbfärbung erlangt; da aber der Flügel vom Körper aus auch nach der Operation normale Blutzuführung hat, so staut sich der Blutstrom im Anfangsgebiet jener Blutgefäßverengungszone und so wird dieses ringförmiggestaltete Gebiet nunmehr übernährt und erlangt dadurch abnorme Maximal-, d. h. Schwarzfärbung; wo aber endlich

die Flügeldecke nicht mehr durch die Verwundung in irgend einer Weise beeinflußt wird, d. h. hinter dem schwarzen Ring erlangt sie die rote Normalfärbung.

Es ist übrigens klar, daß auch in den Flügeldecken der vorher beschriebenen Mehlkäfer der rot bleibende Bezirk durch eine Überernährungszone umschlossen sein muß, das wird nach außen hin aber deshalb nicht sichtbar, weil diese Flügeldecken normalerweise ja ohnehin schwarz gefärbt sind, also sich auch bei Überernährung nicht stärker färben können, als sie schon sind. — So ist dreimal durch das Experiment direkt bewiesen, daß bei einer abnorm minderwertigen Ernährung einer Hautstelle die Chromatophoren in der Entwicklung so sehr gehemmt werden, daß sie sich nicht voll anfärben, eine überreiche Ernährung einer Hautstelle aber hat ein Wachsen der darin liegenden Chromatophoren gegen schwarz hin zur Folge und treibt sie außerdem zu starker Vermehrung.

Es handelte sich nun darum, nicht nur einzelne Hautpartien, sondern womöglich die ganze Haut eines Kriechtiers, soweit sie in der Natur gefärbt ist, umzufärben, und war dabei zuerst die Frage zu lösen, in welchem Lebensalter an die betreffenden Tiere experimentell heranzugehen war. Es ist nun, besonders aus den Arbeiten von MAURER bekannt, daß die Frösche ein Larvenhautfarbkleid besitzen, das auf Epidermisfärbung beruht und bei Umwandlung der Larve zum Volltier verschwindet, während gleichzeitig das Farbkleid des ausgereiften Frosches entsteht, das im wesentlichen durch Chromatophoren der Lederhaut aufgebaut wird. Wie nun meine eigenen Beobachtungen ergeben, ist auf dem Rücken von *Pelobates fuscus*-Larven dieser Farbkleidwechsel besonders gut zu verfolgen. Diese Larven sind nämlich bei normalem Bau gleichmäßig grauschwarz gefärbt und zwar unter Furchenmusterbildung in der Epidermis; kurz vor der Zeit aber, wo bei diesen Larven die Vordergliedmaßen durchbrechen, beginnt das Verblässen ihres Larvenfarbkleids und entsteht das Rückenfarbkleid des Volltiers in folgender Weise: Es bildet sich zu Anfang nur das Furchen- oder Elastic-Farbkleid der Rückenhaut, indem zuerst in vielen der ringförmigen Furchen, von denen jede eine der großen Hautdrüsen des Rückens umzieht, je ein Ring schwarzer Cutis-Chromatophoren auftritt. Die Äste dieser Chromatophoren wachsen dabei auf die Drüse hinauf, färben sich aber gewöhnlich nicht vollwertig aus, sondern bleiben rot, was alsdann der schwarz umringelten Drüse eine rote Kappe einträgt. Dann bilden sich auch in allen Struktur-Furchen der Rückenhaut schwarze Chromatophoren aus,

während die zwischen jenen Furchen liegenden Hautwülste und -fluren farblos bleiben. Wesentlich später aber — d. h. kurz bevor das Tier anfängt normale Rumpfbewegungen auszuführen — tritt erst sein Hautfalten-Farbkleid in der Art auf, daß in jenen Hautstellen, welche nunmehr zu großen dunklen Rückenflecken auswachsen sollen, die in den Furchen vorhandenen Chromatophoren an Größe zunehmen und mit ihren Ästen und Zweigen auch die ihnen benachbarten Hautwülste und -fluren überdecken und so größere einheitlich gefärbte schwarze Flatschen auf dem Rücken des Tieres erzeugen, während die Chromatophoren in den zwischen diesen Flatschen stehenden bleibenden Zwischenzonen die ihnen benachbarten Hautwülste und -fluren nicht überwachsen, sondern sich wahrscheinlich sogar in vielen Fällen selbst noch etwas zurückbilden.

Die Tatsache, daß das Farbkleid des Vollfrosches erst beim Übergang der Froschlarve zum Volltier entsteht, könnte nun zu der Annahme verführen, daß die Experimente zur Umfärbung des Vollfrosches erst kurz vor der Metamorphose der Froschlarve zu beginnen hätten. Diese Annahme würde aber einen Fehlschluß bedeuten, denn, wenn auch bei den Froschlarven die Epidermis übermäßig stark, die Cutis auffällig schwach entwickelt ist, sind doch auch bei ihnen schon beide Bestandteile der Oberhaut vorhanden und müssen schon in dieser Form unwandelbar sein. Dann aber erhielt ich vor Jahren einmal eine vollständig albinotische Larve vom grünen Wasserfrosch; diese wandelte sich dann später zu einem vollständig weißen Vollfrosch um, also ist sicher, daß unter geeigneten Umständen ein Vollfrosch sein abnormes Farbkleid bereits im Larvenleben erworben haben kann.

Also Froschlarven waren unzufärben und sind dafür 2 Wege gangbar: Entweder mußten direkt die Chromatophoren der Haut in ihrer Lebensenergie derartig geschwächt werden, daß sie sich nicht mehr voll ausbilden konnten, oder aber sie konnten indirekt geschwächt werden, indem die Haut anormal dicht an die Körperwände des Tieres herangebracht wurde, weil dieses dichte Aneinanderlegen von Körperhaut und Körperwänden die Ausbildung von Blutgefäßen für die Haut erschweren und dadurch die Ernährung und Ausbildung der Hautchromatophoren auf Dauer schwächen mußte. — Beide als möglich bezeichneten Versuchsarten wurden unternommen und wurden dazu *Pelobates*-embryonen jenen Alters gewählt, wo die Medullarplatte und -rinne vorhanden ist, aber die Medullarwülste noch nicht zu wachsen beginnen, wo also der Dotterbezirk des Tieres von den Blastoporuslippen — d. h. von der Körperhaut — eben erst vollständig überwachsen ist.

Zur direkten Beeinflussung der Chromatophoren wurden dabei Stoffe benutzt, welche die Plasmaenergie der Zellen zu schwächen geeignet schienen. Als bestes Mittel bewährte sich dabei wässrige Glycerinlösung. Dieselbe kann dabei sehr verschiedene Konzentrationsgrade haben, denn schon eine Lösung von 5 cem Glycerin auf 100 cem Wasser bewirkte bei nur einmaliger Anwendung von 10 Minuten Dauer, daß die Embryonen, welche mitsamt den Laichschnüren hineingelegt wurden, soweit sie lebensfähig blieben, schon in 2 Tagen von schwarz zu kastanienbraun sich umfärbten; eine Färbung, die bei den Larven, als sie größer wurden, in zitronengelb überging, während normal entwickelte Larven beständig grauschwarz sind. — Eine Lösung von 40 cem Glycerin auf 100 Wasser aber ergab ein besonders gutes Resultat, wobei allerdings nur ganz wenige der behandelten Embryonen und zwar nur die im Innern der Laichschnüre befindlichen leben blieben, die anderen durch die starke Lösung dagegen abgetötet wurden. — Derartig ungefärbte Larven ergaben ferner bei der Ausreifung Volltiere, welche auf dem Rücken fast ganz blutrot gefärbt waren, dabei aber noch normale Farbkleidmuster-Bildung erkennen ließen. — Die blutrote Färbung aber kommt dadurch zustande, daß die meisten der normal schwarz werdenden Rückenhautchromatophoren des betreffenden Tieres sich nicht zu normaler Höhe anfärben, sondern rot bleiben.

In ganz gleicher Weise wirkte dann eine 1% wäßrige Lösung von $MgCl_2$ in welcher Tiere 2 Tage blieben, auf sie ein. Ein Beweis dafür, daß die Stoffe nicht etwa das Chromatophoren-Pigment direkt umfärben, sondern die Chromatophoren selbst so beeinflussen, daß sie sich umfärben.

Aber selbst, wenn Embryonen unter starkem Sauerstoffmangel zur Entwicklung gebracht werden, tritt bei ihnen eine gleiche Rotfärbung der Rückenhaut ein, da der Sauerstoffmangel Plasma-schwäche in der Haut dieser Tiere erzeugt und dadurch die Vollanfärbung der Haut verhindert.

Um ferner bei Pelobatesembryonen dauernde Unterernährung der Haut zu erhalten, und dadurch in ihr Chromatophorenschwäche beständig zu machen, wurde bei solchen Embryonen, welche erst eine Medullarrinne oder höchstens Medullarwülste im Uranfang der Entwicklung besaßen, durch die Medullarplatte hindurch mit einer derben Nadel bis in den Dotterbezirk des Embryos eingestochen. Durch den Einstichkanal drang dann Fruchtwasser in den Dotterbezirk ein, das gierig von dem Dotter aufgesaugt wurde, der dadurch zu quellen begann. Quellender Dotter aber beansprucht einen viel

größeren Raum für seine Unterbringung als normal eingedickter und so wirkte dieser quellende Dotter als ein Sprengmittel, das den Dotterbezirk des Tieres nach allen Seiten entsprechend der Stärke der Quellung ausdehnte. Dadurch stießen die Wände des Dotterbezirks sehr bald an die Innenseite der Bauchhaut des Tieres, drückten auf sie und dehnten sie — und damit die ganze Oberhaut des Tieres — abnorm aus, was bei der Weiterentwicklung der Larven für Lebenszeit fixiert wurde. Die Folge davon war, diese Pelobates erhielten, wenn die Bauchauftreibung genügend stark ausgefallen war, als Vollfrösche fast reine intensive Rotfärbung der Rückenhaut, und hatten außerdem in ihr nicht mehr große Dunkelflecke d. h. Faltenmusterbildung, sondern nur noch das Furchenmuster.

Der Grund ist: Der Dotterbezirk der Embryonen, der hier durch Dotterquellung nicht nur sich selbst, sondern auch die Oberhaut stark ausdehnt, glättet die Oberhaut dabei energisch durch Auseinanderziehen ihres Gewebes und sie erhält dadurch einmal eine abnorm seichte Furchenbildung, büßt aber vor allem ihre Befähigung zu normaler Faltenausbildung und -erzeugung ein, damit aber geht ihr auch die Möglichkeit verloren, ihr Faltenfarbkleid anzulegen und so werden diese Frösche auf dem Rücken wesentlich mehr einfarbig als normal.

Während also die mit Chemikalien behandelten Individuen gewöhnlich nur eine fast reine Erythrose der Haut aufwiesen, haben die durch Einstechen in den Dotterbezirk des Tieres erzielten, rot gefärbten Individuen zumeist volle Erythrose erlangt.

In ganz gleicher Weise, wie die eben beschriebenen Pelobates-Embryonen wurden dann auch noch Axolottembryonen behandelt, welche von einer schwarzen Mutter und einem weißen Vater stammten, bei denen also die Tendenzen ein schwarzes und weißes Farbkleid zu erzeugen, im Organismus labil waren. Bei solchen Embryonen also, als sie erst die Medullarplatte und Rinne besaßen, wurde durch die Medullarplatte mit einer derben Nadel bis in den Dotterbezirk eingestochen. Auch hier drang dann durch den Einstichkanal Fruchtwasser in den Dotterbezirk ein, das gierig vom Dotter aufgesaugt wurde, der dadurch zu quellen begann und den Dotterbezirk gegen die Hautanlage des Tieres preßte. Sämtliche 40 so behandelten Individuen bildeten darauf ein weißes Farbkleid aus, gingen also in der Minderwertigkeit der Hautausfärbung noch einen Schritt weiter, als die gleichwertig behandelten Pelobateslarven.

Zum Schluß wären noch folgende Beobachtungen an Axolott-Embryonen zu verzeichnen: Bei diesen Embryonen ändert stets der

Teil des Ektoderms seine ursprünglich schwarze Farbe zu grau bis Farblosigkeit ab, in dem lebhafte Zellteilungen eintreten, so verhalten sich z. B. die Blastoporuslippen, wenn sie lebhaft Zellen zur Umwachsung des Dotters entwickeln und diese neuen Zellen sind sogar anfangs ganz farblos. Aus gleichen Gründen entfärbt sich jener ursprünglich schwarze Rückenbezirk des Axolott-Embryos der zur Medullarplatte wird und auch jene, welche die Medullarwülste liefern, während zwischen den Medullarwülsten und der Medullarplatte eine schwarze Grenzlinie stehen bleibt, da in ihr keine lebhafte Zellvermehrung stattfindet. Und nach W. ZIMMERMANN entfärben sich sogar die äußerst stark pigmentierten beweglichen Chromatophoren der Haut erwachsener Tiere, ehe sie sich teilen. Diese Tatsachen zusammen mit jener, daß überernährte Chromatophoren über die Norm Pigment ausbilden, ergeben mit Sicherheit, daß die Pigmentkörner Reservebaustoffe für das Zellplasma sind, das nicht nur bei Zellteilungen verbraucht wird sondern auch dann, wenn Zellen durch eine äußere Ursache so sehr an Plasmaenergie geschwächt werden, daß sie nicht mehr fähig sind, aus dem Gesamtkörper des Tieres Nährstoffe herauszuziehen und zu verarbeiten; sie leben dann — unter Umständen bis zum Absterben — von den Pigmentstoffen, die in ihnen aufgespeichert sind. Daher kommt es auch, daß Hautchromatophoren, die durch Giftstoffe energisch geschwächt worden sind, in ganz kurzer Zeit von schwarz zu kastanienbraun ablassen. Daher kommt es endlich auch, daß Zellen, welche in gewissen Perioden (Ruheperioden) dunkel sind, in Perioden lebhafter physiologischer Beanspruchung hell werden, d. h. einen Farbwechsel in Pigmenterzeugungs- und -verbrauchsperioden haben.

Die Bedeutung des Blinddarmes bei Nagern nach Versuchen von Dr. USTJANZEW aus Novo-Alexandria.

Von N. ZUNTZ.

BERGMANN und HULTGREN (Skand. Arch. f. Physiol. 1903 Bd. XIV p. 188) zeigten, daß man bei Kaninchen den mächtigen Blinddarm vom übrigen Darmkanal abtrennen kann, ohne daß die Gesundheit und die Ernährung der Tiere ernstlichen Schaden leidet. Diese Forscher haben aber den Einfluß der Ausschaltung des Blinddarms auf die Verdauung desjenigen Bestandteils der Nahrung für dessen Lösung die Gährungsprozesse im Blinddarm am bedeutungs-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [1907](#)

Autor(en)/Author(s): Tornier Gustav

Artikel/Article: [Über experimentell erzielte Kopf und Hinterleibsvermehrungen hei Axolotten und Fröschen. 71-89](#)