

## **Universitäts- und Landesbibliothek Tirol**

### **Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik)**

**Haecker, Valentin**

**Jena, 1918**

16. Kapitel. Zeichnung und Hautwachstum

### Literatur zu Kapitel 15.

- ALLEN, HARRISON, The distribution of the color-marks of the mammalia. Proc. Ac. Nat. Sci. Philadelphia, 1888, S. 84—105.
- GROSSER, O., Metamere Bildungen in der Haut der Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., 80. Bd., 1906.
- HICKL, A., Die Gruppierung der Haaranlagen („Wildzeichnung“) in der Entwicklung des Hausschweins. Anat. Anz., 44, 1913.
- LANKESTER, E. RAY, Parallel Hair-fringes and Colour-Striping etc. Proc. Z. S. L. 1907, I.
- POLL, H., Über Zwillingsforschung als Hilfsmittel menschlicher Erbkunde. Zeitschr. Ethn. 1914.
- TOLDT, K., jun., Studien über das Haarkleid von *Vulpes vulpes* L., Ann. naturhist. Hofmus. Wien, 22, 1907—08.
- , Über eine beachtenswerte Haarsorte. Ebenda, 24, 1910.
- , Beiträge zur Kenntnis der Behaarung der Säugetiere. Zool. Jahrb. (Syst.), 33, 1912.
- VAN RYNBERK, G., I disegni cutanei dei vertebrati in rapporto alla dottrina segmentale. Archivio Fisiol., V. 3, 1905.
- ZENNECK, J., Die Anlage der Zeichnung und deren physiologische Ursachen beim Ringelnatterembryo. Zeitschr. f. wiss. Zool., 58. Bd., 1894.

---

## 16. Kapitel.

### Zeichnung und Hautwachstum<sup>1)</sup>.

Wie im vorigen Kapitel gezeigt wurde, haben die Versuche, die Ursachen der Zeichnung der Wirbeltiere zu ermitteln, an verschiedenen Punkten angesetzt, und zwar wurde die Entwicklung der Zeichnung mit dem Verlauf der embryonalen Gefäße, mit den Innervationsverhältnissen der Haut und mit der Anordnung der zuerst erscheinenden Haargebilde in Verbindung gebracht.

In allen diesen Aufstellungen liegt sicher ein Stück Wahrheit, aber keine erlaubt eine Verallgemeinerung. Und doch müssen wir nach einem allgemeinen Erklärungsprinzip suchen, denn es ist kaum anzunehmen, daß die Hauptformen der Wirbeltierzeichnung auf ganz verschiedenen entwicklungsgeschichtlichen Grundlagen aufgebaut sind. Dies gilt in erster Linie für die verschiedenen primären Zeichnungsmuster, es ist aber eine theoretische Forderung, daß auch die sekundären und tertiären Zeichnungsformen, wie z. B. die Querbänderung der Vogelfedern, irgendwie mit den primären in Zusammenhang gebracht werden können. Diese Forderung wird aber durch keine der bisher besprochenen Hypothesen in genügender Weise erfüllt.

Auf der Suche nach einer einheitlichen Erklärung hat sich den

---

<sup>1)</sup> Vgl. V. HAECKER, Entwicklungsgesch. Eigenschaftsanalyse. Zeitschr. Ind. Abst., 14, 1915.

Forschern immer wieder der Gedanke aufgedrängt, ob nicht doch vielleicht die allgemeine Körpermetamerie, die in der Anordnung von Skelett, Muskulatur, Nervensystem, Blutgefäßen und Nierenanlagen zum Ausdruck kommt, in irgendeiner Weise alle Zeichnungsverhältnisse beherrscht, derart, daß alle Abweichungen der Zeichnungsmuster von der Körpermetamerie nur scheinbare sind und mit Hilfe einiger besonderer Annahmen vielleicht doch einer allgemeineren Gesetzmäßigkeit eingefügt werden können. Dieser Gedanke hat z. B. VAN RYNBERK vorgeschwebt, wenn er meint, daß die „Segmenttheorie“, auch in der Anwendung auf die verschiedenen Erscheinungsformen des Farbenkleides der Wirbeltiere, am besten GÖTTES „geheimen Gesetz“ zum Ausdruck bringe. Gestützt wird diese Vorstellung dadurch, daß bei den Wirbellosen, z. B. bei Schmetterlingsraupen und Annelidenlarven (Fig. 115), streng metamere Zeichnungsverhältnisse eine häufige Erscheinung sind.

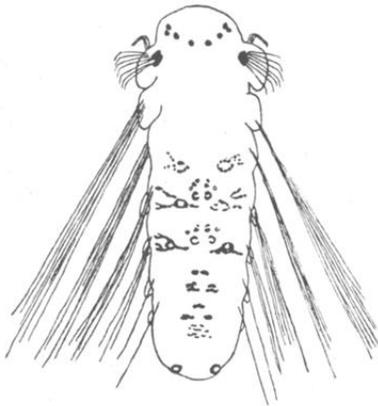


Fig. 115. Neapler Spionidenlarve (Metatrotchophora-Stadium) mit metamerer Zeichnung. In den mittleren Segmenten vollkommen übereinstimmende Anordnung der pigmentierten Zellen.

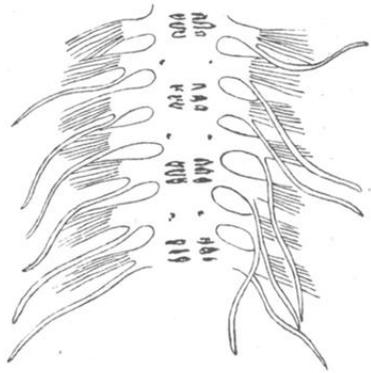


Fig. 116 Einige Körpersegmente von Podarke comata. Nach EHLERS.

Ein merkwürdiger Fall von metamerer Zeichnung findet sich bei einem polychäten Borstenwurm, Podarke comata Ehlers (Fig. 116), bei welchem im allgemeinen jedes zweite Körpersegment auf seiner Rückenseite drei dunkle Querbinden trägt, während die dazwischenliegenden Glieder nur Spuren einer Zeichnung aufweisen (E. EHLERS, in „Deutsche Südpolar-Exp. 1901—03“, 13 [Zool. 5]).

Nun läßt sich aber leicht nachweisen, daß weder die Zeichnung selbst, noch ihr Träger, die Haut, der allgemeinen Körpermetamerie zu folgen braucht, und daß auch da, wo sowohl die Zeichnung als die Hautbildungen eine regelmäßige, insbesondere eine rhythmische Anordnung aufweisen, der Rhythmus beider keineswegs immer zusammenklingt.

Daß speziell die Querstreifung der Säuger nicht immer streng

metamer ist, ist schon oben gezeigt worden. Ebensowenig entsprechen die 4 oder 5 dunklen Flecke, welche bei den Larven der weißen Axolotlrasse (S. 89, Fig. 52) an der Basis des Rückenflössensaums liegen, bestimmten Körpersegmenten, vielmehr ist ihre Größe und ihr gegenseitiger Abstand bei den einzelnen Individuen derselben Abkunft sehr verschieden und vielfach liegen ihre Zentren nicht in der Mitte eines Segmentes, sondern an der Grenze je zweier solcher<sup>1)</sup>.

Andererseits stimmen auch rhythmisch angeordnete Hautbildungen, wie die Schuppen der Wirbeltiere, in ihrer Anordnung durchaus nicht immer mit der Körpermetamerie überein<sup>2)</sup>. So entspricht bei den Schlangen die Zahl der Bauchschuppen allerdings derjenigen der Wirbel, aber die Querreihen der übrigen Schuppen steigen unter einem Winkel von 45° von den Bauchschuppen kopfwärts gegen die Mittellinie des Rückens auf, so daß jede Schuppenreihe in das Gebiet mehrerer Körpermetameren fällt. Diese und einige andere Verhältnisse scheinen nach GROSSER dafür zu sprechen, daß die Schuppen der Schlangen

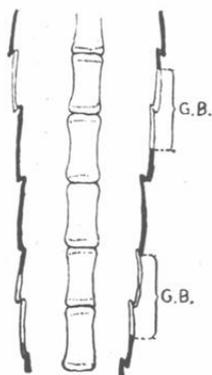


Fig. 117. Schwanz des Alligators, Flachschnitt. G. B. quere gelbe Farbenbänder. Nach GROSSER.

in frühen Stadien der Stammesgeschichte kleine, isolierte und unregelmäßige Bildungen darstellten und daß sich erst sekundär, im Zusammenhang mit der Bewegungsweise, eine gewisse Korrespondenz zwischen den Bauchschuppen und der Körpersegmentierung hergestellt hat<sup>3)</sup>.

Auch andere Hautbildungen, wie die Ringel der Gymnophionen, die Teile des Schildkrötenpanzers, die Schuppen und Gürtel der Edentaten, die Schwanzschuppen der Muriden sind nicht-metamere Differenzierungen<sup>4)</sup>.

Wenn also weder die Querzeichnung, noch die verschiedenen Hautbildungen einen streng metameren Charakter haben, so kann drittens gezeigt werden, daß die rhythmischen Zeichnungsmuster und die Schuppenbildungen auch untereinander keine feste Korrelation aufzuweisen brauchen. Beispielsweise decken sich die abwechselnd gelben und schwarzen Farbenbinden am Schwanze des Alligators nicht mit den segmental angeordneten Schuppenreihen (Fig. 117)<sup>5)</sup>.

<sup>1)</sup> Auch zu den sehr unregelmäßig verteilten Gefäßschlingen des Rückenflössensaums zeigen sie keine bestimmten Lagebeziehungen.

<sup>2)</sup> GROSSER, 1906. Zeitschr. wiss. Zool., 80, 1906 (s. oben S. 186).

<sup>3)</sup> Eine stammesgeschichtliche Umwandlung kleiner isolierter Schuppen in größere, regelmäßig gelagerte Platten wird auch für die Fische angenommen und läßt sich bei den fossilen Ostrakodermen (Thelodus, Ateleaspis, Cephalaspis) beim Übergang vom Nekton zum Benthos Schritt für Schritt verfolgen (vgl. L. DOLLO, Bull. Soc. Belg. Géol. etc., Mém., 23, 1909, S. 393).

<sup>4)</sup> GROSSER, S. 61.

<sup>5)</sup> GROSSER, S. 57.

Der Metamerie-Hypothese steht schließlich noch die weitere Schwierigkeit im Wege, daß sie die primäre Längsstreifung nur durch die Annahme einer nachträglichen, in der Einzel- und Stammesgeschichte erfolgenden Verschmelzung isolierter, metamer gelegener Punkte erklären kann und daß sie, um diesen Vorgang zu erklären, noch irgendwelche besondere, bisher ganz unbekannte Ursachen annehmen muß.

Man wird also dem Schlusse GROSSERS zustimmen dürfen, daß die Hautzeichnung der Wirbeltiere — vielfach, wie man hinzufügen muß! — ihren eigenen Gesetzen folgt, unbekümmert um die Metamerie. Es ist daher nach einem noch allgemeineren, übergeordnetem Prinzip zu suchen, von welchem aus auch diejenigen besonderen Fälle eine Erklärung finden, in denen tatsächlich eine engere Beziehung zwischen Zeichnung und Metamerie besteht.

Dieses allgemeine Prinzip ist aber, wie ich glaube, das **ausgesprochen rhythmische Wachstum flächenhafter Organe, verbunden mit rhythmischer Differenzierung**, in unserem Fall der **Wachstums- und Teilungsrhythmus der Haut**, der manchmal in Korrelation mit dem Wachstumsrhythmus der Körpermetameren steht, manchmal aber in weitem Umfang autonom ist.

Wenn ein Epithel oder sonst ein flächenhaftes Organ wächst, so kann von vornherein erwartet werden, daß eine gewisse regelmäßige Ordnung oder Folge in den Teilungsprozessen besteht, wodurch eine im ganzen stetig, nach den verschiedenen Richtungen hin gleichmäßig fortschreitende, dem Wachstum der übrigen Organe sich anpassende Ausbreitung zustande kommt.

Von vornherein sind mehrere Möglichkeiten gegeben, von denen die wichtigsten folgende sind. Das Wachstum kann ein **diffuses** sein, d. h. die Teilungsintensität ist an allen Punkten der Fläche die nämliche und der Impuls zur Teilung wird für die einzelne Zelle weniger aus ihr selbst heraus, auf Grund eines in ihr selbst liegenden Rhythmus, entstehen, als vielmehr durch die wechselnden Druck- und Spannungsverhältnisse der Umgebung bedingt sein. Das Bild, welches ein derartiges Gewebe darbietet, wird dadurch charakterisiert sein, daß in jeder Entwicklungsphase die Mitosen ungefähr gleichmäßig über die ganze Fläche verteilt sind.

Eine zweite Möglichkeit besteht darin, daß von einer Grenzzone aus periodische Teilungswellen über die ganze Fläche weglaufen, das Wachstum also einen **wellenförmigen** Charakter hat. Ferner kann ein gleichmäßiges Flächenwachstum auch dadurch zustande kommen, daß, ausgehend von regelmäßig verteilten Herden stärkster Teilungs- und Wachstumsenergie, eine gleichmäßige, zweidimensionale, **polyzentrische** Flächenvergrößerung herbeigeführt wird. Natürlich können auch zwei dieser Typen kombiniert sein und außerdem ist zu erwarten,

daß durch lokale Sonderbedingungen Ungleichmäßigkeiten der verschiedensten Art zustande kommen.

Für den diffusen Typus liegt, soviel mir bekannt ist, kein genauer untersuchtes Beispiel vor. Doch ist anzunehmen, daß bei älteren

Organismen ein derartiges regulatorisches Wachstum eine häufige Erscheinung ist.

Eine wellenförmige Ausbreitung der Teilungsprozesse kann bei einfacheren embryonalen Verhältnissen stattfinden. Sie läßt sich z. B. in früheren Entwicklungsstadien

der Kopepoden beobachten, wo, wenigstens bei den späteren Furchungsschritten, die Teilungen am dorsalen Ektoderm des Embryos beginnen und sich wellenförmig gegen den vegetativen Pol beziehungsweise Blastoporus ausbreiten<sup>1)</sup>.

Ein polyzentrisches Wachstum kommt z. B. in den Organen erwachsener Tiere vor, wo dann die sog. „Regenerationsherde“ die Zentren bilden<sup>2)</sup>. In der Embryonalentwicklung ist es meist

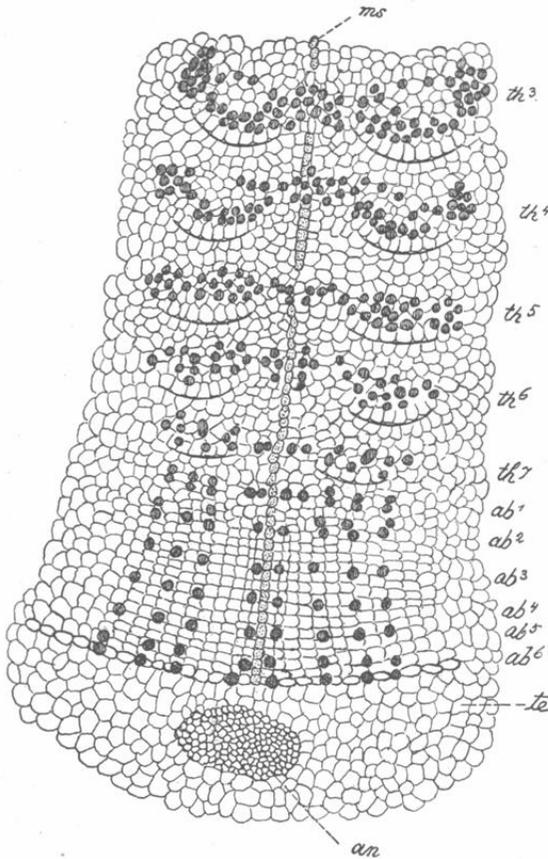


Fig. 118. Keimstreif eines Isopoden (*Ligia*). Mesodermzellen dunkel. *th* Thorax-, *ab* Abdominalsegmente, *te* Telson, *ms* Mittelstreif, *an* Analfeld.

Nach Mc MURRICH aus KORSCHULT u. HEIDER.

mit dem wellenförmigen Wachstum kombiniert und zwar sind hier mehrere Untertypen zu unterscheiden.

Am bekanntesten ist das sogenannte teloblastische Wachstum bei der Bildung der Keimstreifen mancher Arthropoden, besonders der

<sup>1)</sup> HAECKER, V., Die Keimbahn von *Cyclops*. Arch. mikr. An., 49, 1897, S. 50, 55, 59, Taf. 5, Fig. 24, 29 (neuerdings auch von FUCHS bestätigt). Auch im jugendlichen Hoden von Kopepoden (*Diaptomus*) liegen ähnliche Verhältnisse vor, was sich in dem schubweisen Auftreten reifer Spermatozoen äußert.

<sup>2)</sup> Vgl. hierzu H. E. ZIEGLER und O. VOM RATH, Biol. Cbl., 11, 1891.

Isopoden. Hier werden von einer Grenzzone, d. h. von einer Reihe von initialen Mutterzellen, Polzellen oder Teloblasten aus durch fortgesetzte, in bestimmten Perioden erfolgende Teilungsprozesse Querreihen von Zellen gebildet, welche allmählich nach vorne rücken und je aus ebensovielen Zellen bestehen, als Polzellen vorhanden sind. Speziell bei *Ligia* (Fig. 118) bilden je zwei dieser ektodermalen Querreihen zusammen mit einer darunterliegenden Querreihe von mesodermalen Zellen die Anlage eines Körpersegmentes. Der Teilungsrythmus, welchem diese als Wachstumszentren dienenden Segmentanlagen bis zur Bildung der fertigen Segmente folgen, ist nicht näher bekannt, man kann sich aber gewisse Vorstellungen darüber bilden, wenn man die genauer studierten Vorgänge bei pflanzlichen Gebilden zum Vergleiche heranzieht.

So teilt sich bei einer Braunalge, *Sphacelaria* (Fig. 119), die Scheitelzelle, ähnlich den Polzellen der Keimstreifen, ebenfalls nur nach einer Richtung des Raumes,

so daß durch sukzessive Querwände (I, II, III, IV) ebensoviele reihenförmig übereinanderliegende „Segmente“ entstehen. Jedes Segment wird bald darauf durch eine gleichfalls horizontale Wand (1, 2, 3, 4) in eine obere und eine untere Gliedhälfte zerlegt. Innerhalb jeder Gliedhälfte stellen sich dann Längswände ein, wodurch es zunächst zur Quadrantenbildung und späterhin zur Differenzierung von peripheren und zentralen Zellen kommt (4—III). Diese teilen sich dann wieder mehrmals durch Querwände (III—3), und jedes Segment wird auf diese Weise, ohne ein nennenswertes Wachstum zu zeigen, zu einem vielzelligen Gewebestück, das aus dem meristematischen bald in den Dauerzustand übergeht. Ebenso verhalten sich die Seitenzweige, die schon frühzeitig als seitliche Ausstülpungen der Scheitelzelle angelegt werden<sup>1)</sup>.

Bemerkenswert ist, daß sich bei *Sphacelaria* bereits der allererste Beginn einer Differenzierung innerhalb der Zellen eines Teilgebietes (Segmentes) bemerklich macht, und zwar in Form einer asynchronen Teilung der Tochterzellen jedes Segmentes und ihrer

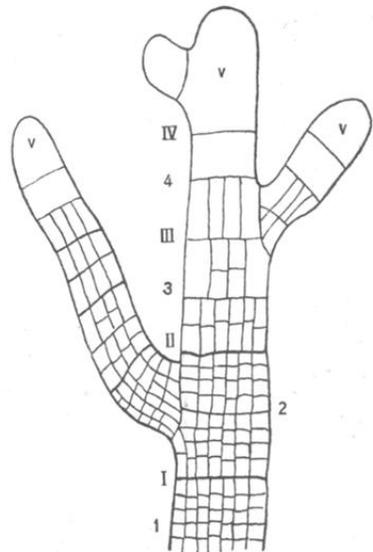


Fig. 119. Thallusast von *Sphacelaria*. v Scheitelzellen. I—IV die sukzessiven Segmentwände, 1—4 die ersten Querwände.

Aus HABERLANDT.

<sup>1)</sup> Vgl. JUL. SACHS, Vorles. über Pflanzenphysiol., 2. Aufl.

nächsten Deszendenten (vgl. die Gliedhälften zwischen II und III, sowie zwischen III und IV). Wenn sich nämlich die Tochterzellen einer Zelle ungleichzeitig teilen, so muß dies entweder auf der Verschiedenheit der Bedingungen oder, wie vermutlich in unserem Fall, darauf beruhen, daß infolge einer asymmetrischen oder inäqualen Teilung der Mutterzelle die beiden Tochterzellen eine im weiteren Teilungsrhythmus hervortretende — eine „teilungsrhythmische“ — Differenzierung erfahren haben<sup>1)</sup>.

Die Verhältnisse bei Sphacelaria führen hinüber zu einem dritten, zunächst theoretisch aufgestellten Untertypus, dem Schachbretttypus. Bei diesem geht das zweiseitige Wachstum von Teilfeldern (Wachstumsfeldern) aus, die in Quer- und Längsreihen angeordnet sind und, auf Grund einer stärkeren teilungsrhythmischen Differenzierung,

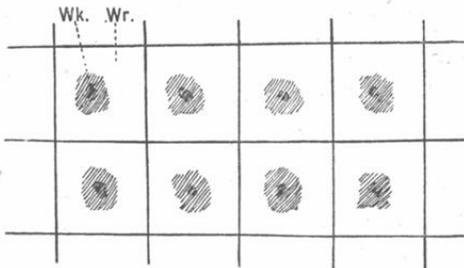


Fig. 120. Schema des polyzentrischen Wachstums im Schachbretttypus. *Wk* Wachstums kern, *Wr* Wachstumsrand.

oder -herde vorübergehend ein durchlaufender Achsenstrang zustande kommt (vgl. den Abschnitt 3—III), so kann man sich denken, daß auch in unserem Fall die Stellen intensivster Teilungsenergie sich

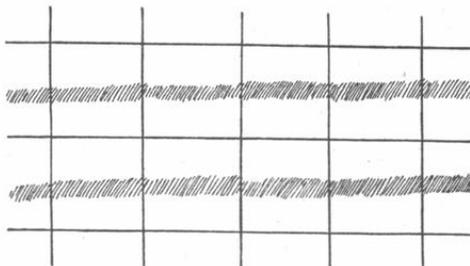


Fig. 121. Zusammenschluß der Wachstumskerne zu Wachstumslinien.

linientypus folgt. Tatsächlich sind alle diese Wachstumsmodi geeignet, eine gleichmäßige flächenhafte Ausbreitung der Haut über

als wir sie bei Sphacelaria sahen, einen Wachstumskern mit besonders intensiver Teilungs- und Wachstumsenergie im Zentrum und einen Wachstumsrand mit geringerer Energie aufweisen.

Ebenso nun wie im Fall von Sphacelaria auf Grund der teilungsrhythmischen Differenzierung statt isolierter Wachstumszentren

nicht als isolierte Wachstumskerne, sondern als längs- oder querverlaufende Wachstumslinien darstellen (Fig. 121).

Ich glaube nun, daß das Hautwachstum der Wirbeltiere dem Schachbretttypus des Flächenwachstums, beziehungsweise dem eng damit zusammenhängenden Längs- oder Quer-

<sup>1)</sup> Vgl. Allg. Vererb., 2. Aufl., S. 377.

den walzenförmigen Rumpf und die zylindrischen Glieder des Embryos zu sichern. Die eigentümlichen Krümmungsverhältnisse der einzelnen Körperteile und die dadurch bedingten Zug- und Druckspannungen mögen dann auf die Richtung der Zentrenreihen oder Wachstumslinien besondere lokale Wirkungen ausüben, da ja bekanntlich Zug und Druck in vielen Fällen deutlich die Richtung der Teilung bestimmen und wohl auch auf den Teilungsrhythmus Einfluß haben<sup>1)</sup>. Auch werden andere örtliche Verhältnisse, so die enge oder lockere Verbindung mit den tieferliegenden Geweben und die Beschaffenheit der letzteren bewirken, daß an einigen Stellen isolierte Wachstumskerne, an andern zusammenhängende, quer- oder längsgerichtete Wachstumslinien auftreten.

Zu der Vorstellung, daß die Epidermis in bezug auf ihre Wachstumserscheinungen ein verhältnismäßig autonomes Organ darstellt, daß sie primitiv segmentär ist und eine Anzahl selbständiger Wachstums- und Differenzierungsbezirke aufweist, ist auch der Dermatologe A. BLASCHKO<sup>2)</sup> bei der Untersuchung eines Falles von lineärem, d. h. in bestimmten Linien oder Kurven angeordnetem Naevus verrucosus gelangt. Nach BLASCHKO sollen diese Linien den Grenzen der einzelnen Wachstumsbezirke oder Dermatome entsprechen und das Auftreten der Naevi gerade in diesen Grenzbezirken wird darauf zurückgeführt, daß letztere bei abnormen Entwicklungsvorgängen, insbesondere bei exzessivem Wachstum der Hautbezirke, besonders leicht den Sitz von Störungen darstellen.

Daß nun in der Tat bei Wirbeltier-Embryonen das Hautwachstum einen rhythmischen Charakter aufweist und daß sich die betreffenden Bilder mit dem Schachbretttypus und seinen Varianten sehr gut in Einklang bringen lassen, soll im folgenden Kapitel gezeigt werden. Hier handelt es sich zunächst um die zweite Frage, auf welche Weise durch ein derartiges rhythmisches Wachstum die geometrischen Zeichnungsmuster bedingt sein können.

Wenn wir zunächst nur die Melaninfärbungen ins Auge fassen, so sind in histologischer Hinsicht vier Vorkommnisse zu unterscheiden:

<sup>1)</sup> Auf zoologischem Gebiet liegen bisher keine Experimente vor, aus welchen ein Einfluß der Krümmungsverhältnisse eines flächenhaften Organs auf die Teilungsrichtungen unmittelbar zu entnehmen ist. Doch läßt sich indirekt aus den bekannten Versuchen an den unter Druck sich furchenden Frosch- und Seeigeleiern (PFLÜGER, ROUX, BORN, O. HERTWIG, DRIESCH, MORGAN, H. E. ZIEGLER u. a.; vgl. H. E. ZIEGLER, Verh. An. Ges. 1894) ableiten, daß bei sehr jungen Wirbeltier-Embryonen, bei welchen die Flächenkrümmungen noch beträchtlich sind und das Verhältnis der Zellengröße zum Volumen des Gesamtorganismus noch sehr groß ist, die Anordnung derjenigen Zellen, welche die Grundlage der Wachstumsherde und -linien bilden, eben durch die Krümmungsverhältnisse beeinflußt wird. Eine Stütze für diese Annahme gewähren einige Versuche von Botanikern (KNY, NĚMEC, v. WETTSTEIN; vgl. WINKLER, H., Entwicklungsmechanik der Pflanzen, Hdw. Naturw., 3. Bd. 1912, S. 650).

<sup>2)</sup> Dermatol. Zeit. chr. 1895, S. 361 ff.; Die Nervenverteilung der Haut 1901; Rev. prat. malad. cutanées 1906.

Das primäre oder originäre, schon in den unreifen Eizellen enthaltene, während der Entwicklung den Embryonalzellen übermittelte Pigment (z. B. bei Amphibieneiern und -Embryonen)<sup>1)</sup>; das autochthone Pigment von Epidermiszellen, welche nicht in die amöboide Form übergehen; die Pigmentzellen epidermalen Ursprungs, wie sie nach übereinstimmenden Befunden mehrerer Autoren besonders deutlich in den Federkeimen der Vögel auftreten; und die Pigmentzellen bindegewebigen Ursprungs (koriale P.), auf welchen großenteils die Färbung der urodelen Amphibien beruht.

Für die Entstehung der lokalisierten und kontrastierenden Färbungen, auf denen die Zeichnungsmuster beruhen, kommen die drei zuletzt genannten Vorkommnisse in Betracht und es fragt sich also, wodurch die Lokalisation von Pigment und Pigmentzellen bedingt ist.

Was das autochthone Pigment anbelangt, so kann jedenfalls so viel gesagt werden, daß es unter normalen Verhältnissen besonders

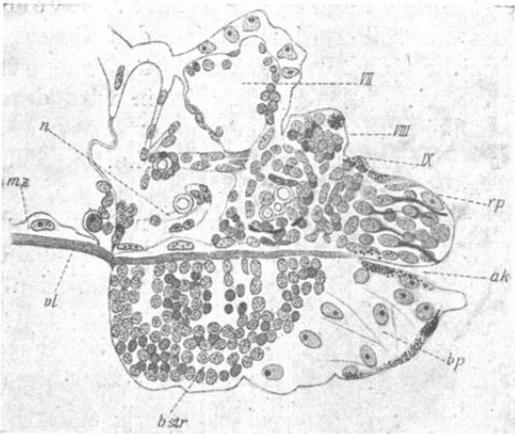


Fig. 122. Schnitt durch das Körperende einer Annelidenlarve (Polynoë). *bstr* Bauchstrang. *bp* Bauchplatte. *rp* Enddrüsenfeld der Rückenplatte (hinter der Wachstumszone!). *ak* Ankerbe.

an Stellen lebhafter Wachstums- und also intensiver Stoffwechseltätigkeit auftritt. Ein besonders schönes Beispiel bildet die präanale Segmentbildungszone von Annelidenlarven (Fig. 122, bei IX und *bp*), welche im Gegensatz zu den bereits gebildeten Segmenten (VII, VIII) und ebenso zum Analfeld der Rückenplatte (*rp*) eine starke Pigmentierung aufweist<sup>2)</sup>. Das Pigment hat in solchen Fällen offenbar die Bedeutung eines Reservestoffes oder jedenfalls eines Zwischenproduktes intensivster Stoffwechseltätigkeit, und so lassen sich auch die Fälle erklären, in welchen das wachsende Bildungsgewebe als Ganzes pigmentreich ist, aber gerade die in Teilung befindlichen Zellen, offenbar unter Aufbrauch

<sup>1)</sup> Vgl. bes. EHRMANN und WEIDENREICH (s. oben S. 103).  
<sup>2)</sup> Spätere Entw. der Polynoëlarve. Zool. Jahrb. (An.), 8. Bd., 1894, S. 250, Taf. 16, Fig. 23. Vgl. Zeitschr. wiss. Zool., 62. Bd., 1896, S. 133ff.

ihrer Pigmentvorräte, entfärbt erscheinen<sup>1)</sup>. Bei diesen Vorgängen dürften im übrigen außer dem Ernährungszustand auch Rassenunterschiede eine Rolle spielen, ähnlich wie kräftige Menschen bei starken körperlichen Leistungen infolge gesteigerter Nahrungsaufnahme ihre runden Formen bewahren, während schwächlichere Individuen ihre Fettvorräte rasch erschöpfen.

Daß überhaupt starke Substanzproduktion und Pigmentbildung in engem Zusammenhang stehen, wird indirekt auch dadurch bewiesen, daß bei zahlreichen Vögeln mit gebänderten Federn, so besonders bei Raubvögeln (Wespenbussard), bei Regenpfeifern und Brachvögeln, beim schottischen Moorhuhn u. a.<sup>2)</sup> die pigmentierten Stellen der Federn eine größere Widerstandskraft besitzen als die hellen, weshalb bei älteren Federn die Ränder gezackt oder gesägt erscheinen.

Unter pathologischen Verhältnissen kommt autochthones Pigment, sei es Melanin, sei es Hämosiderin<sup>3)</sup>, besonders bei unregelmäßigen und exzessiv gesteigerten Zellvermehrungsprozessen, sowie bei restitutiven Vorgängen vor. Beispiele sind die Pigmentmale, die melanotischen Tumoren und das Wundpigment, das nach TORNIER bei Käfern nach Einschneiden der Flügeldecken und nach eigenen Erfahrungen bei Verletzungen der Cladocerenschale auftritt.

Auch die Pigmentzellen häufen sich unter normalen Verhältnissen nicht selten gerade an den Stellen an, wo lebhaftere Wachstums- und Stoffwechselfvorgänge stattfinden oder in Vorbereitung sind, so bei Seeigellarven an den Bildungsstätten der Arme und Wimper-Epaulletten<sup>4)</sup> und bei den Säugern in den Leithaaranlagen<sup>5)</sup>. Dasselbe gilt für restitutive Vorgänge: so finden Ansammlungen von Pigmentzellen bei der Neubildung des Schwanzes der Froscharven an den Stümpfen angeschnittener Blutgefäße statt<sup>6)</sup>. Zweifellos spielen bei allen diesen Erscheinungen Reizwirkungen eine Rolle. Während LOEB<sup>7)</sup> es noch unentschieden läßt, ob Chemotropismus oder Stereotropismus vorliegt, nehmen andere in bestimmter Weise eine Wirkung des Sauerstoffs oder auch der an Stellen intensivsten Stoffwechsels gebildeten Kohlensäure an<sup>8)</sup>.

Bleiben abnormerweise die betreffenden Reizwirkungen aus, so

<sup>1)</sup> G. TORNIER, Experimentelles über Erythrose usw., Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Freunde. B. 1907.

<sup>2)</sup> Nach NAUMANN, E. A. WILSON, (P. Z. S. L. 1910, II), sowie nach eigenen Beobachtungen. Vgl. hierzu W. SPÖTTEL, Z. Jahrb. (An.), 38, 1914, S. 424).

<sup>3)</sup> UNNA u. GOLODETZ, s. oben S. 93.

<sup>4)</sup> J. RUNNSTRÖM, Ann. Inst. Océanogr., 6, Paris 1914.

<sup>5)</sup> TOLDT jun. (s. S. 184).

<sup>6)</sup> TORNIER l. c., S. 83.

<sup>7)</sup> J. LOEB, Vorlesungen. Lpz. 1907, S. 233.

<sup>8)</sup> HERBST, Artikel: Entw.-Mech. (Handwörterb. Naturw.), bzw. RUNNSTRÖM, l. c., S. 108.

können in der Entwicklung Pigmentdefekte zustande kommen, wie dies z. B. BOVERI für Seeigellarven angibt<sup>1)</sup>.

Auf Grund von Beobachtungen an Axolotllarven möchte ich indessen glauben, daß Anhäufungen von Pigmentzellen an umgrenzten Körperstellen nicht bloß durch chemotaktische Wirkungen im obigen Sinne, sondern auch dadurch zustande kommen können, daß von bestimmten Epithelzellengruppen, wenigstens in gewissen Phasen der Entwicklung, stärkere Teilungsimpulse auf die Pigmentzellen übergehen, vielleicht teilungserregende Reizstoffe abgeschieden werden<sup>2)</sup>.

Um zu beweisen, daß die Epidermis in diesem Sinne als innere Drüse funktionieren kann, habe ich einerseits Hautstücke schwarzer erwachsener Axolotl, andererseits solche von weißen Tieren mit künstlichem Verdauungssaft (HCl-Pepsin) behandelt und mit den so erhaltenen Extrakten im ersten Fall weiße, im letzteren schwarze Larven behandelt. Ich hatte mit der Möglichkeit gerechnet, daß speziell die Extrakte der schwarzen Häute bei weißen Larven eine vermehrte Produktion von Pigmentzellen hervorrufen würden. Indessen sind mir bisher die betreffenden Kulturen aus unbekanntem Gründen eingegangen.

Alles in allem treten sowohl autochthones Pigment als Pigmentzellen namentlich an Stellen besonders energischer, sei es normaler, sei es abnormer Stoffwechseltätigkeit auf, mit einem Worte da, wo „etwas los ist“ oder sich etwas vorbereitet. Das autochthone Pigment wird hier unter dem unmittelbaren Einfluß des intensiven Stoffwechsels als End- oder Nebenprodukt gebildet, die Pigmentzellen dagegen folgen vielleicht chemotaktischen Wirkungen, bzw. Teilungsimpulsen, die von bestimmten Epithelzellengruppen auf sie ausgeübt werden.

Wenn also die Bildung autochthonen Pigmentes und die Anhäufung oder Vermehrung der Pigmentzellen in erster Linie an den Stellen besonders energischer Teilungs- und Differenzierungsenergie stattfindet, so werden während der embryonalen und postembryonalen Entwicklung die vorhin erwähnten Wachstumskerne und -linien bevorzugte Stellen der Pigmentbildung sein und damit ist zunächst für die erste Entstehung der Pigmentfleckenreihen und Pigmentstreifen eine Erklärung gegeben. Da aber die innerhalb der Wachstumsfelder bestehenden Energieunterschiede während der ganzen Entwicklungszeit fort dauern oder nur ganz allmählich verschwinden werden, so würde die Hypothese imstande sein, nicht bloß das erste Auftreten, sondern auch die vollständige Entwicklung der Zeichnung auf die Wirkung eines und desselben Ursachenkomplexes zurückzuführen. Sie vermeidet also gewisse Schwierig-

<sup>1)</sup> Zellenstud. VI, S. 126.

<sup>2)</sup> G. HABERLANDT, Sitz.-Ber. Ak. Wiss. Berl. 1914, S. 1110.

keiten, welche anderen Erklärungshypothesen im Wege stehen. So vermag z. B. die ZENNECKSche Hypothese keine ausreichende Erklärung dafür zu geben, daß bei den Schlangen auch nach dem Schwund der Hautvenen eine Fortentwicklung der Zeichnung stattfindet.

Auch für die Pigmentfleckenreihen und Pigmentstreifen gilt das nämliche, wie für die Wachstumkerne und Wachstumslinien: durch besondere lokale Verhältnisse, wie z. B. das Relief des Körpers und das Verhalten der tieferen Gewebe, können nicht bloß die Verlaufsrichtung der Fleckenreihen und Streifen, sondern auch die örtliche Ausdehnung des Zeichnungsmusters, das zeitliche Auftreten und der längere oder kürzere Fortbestand in der Einzel- oder Stammesgeschichte beeinflußt werden. Bei Kreuzungen können, was von unserer Hypothese aus ebenfalls leicht verständlich ist, intermediäre Zeichnungsmuster zustande kommen, z. B. Übereinanderlagerungen zweier Zeichnungstypen, wie z. B. bei den Zahnkarpfenbastarden (S. 169, Fig. 98).

Der spezifische Teilungsrhythmus der Hautzellen, welcher nach unserer Auffassung die eigentliche Ursache der Zeichnung bildet, ist zunächst als ein Mittel für eine im ganzen stetig und in Harmonie mit der allgemeinen Formbildung des Körpers fortschreitende, zweidimensionale Ausbreitung der Haut anzusehen. Er kann daher in Korrelation mit dem Teilungsrhythmus der Stammzellen der inneren Körpersegmente stehen, er kann aber auch in weitgehendem Maße autonom sein. Im ersteren Fall ergibt sich eine streng metamere Zeichnung, wie sie namentlich bei Wirbellosen (Spionidenlarven, Raupen u. a.) häufig vorkommt, im letzteren Fall sind die rhythmisch wiederholten Zeichnungselemente in ihrer Verteilung unabhängig von der Körpersegmentierung (Axolotl-Larven, quergestreifte Säuger). Der oben (S. 189) angeführte Satz GROSSERS ist also, wie bereits angedeutet, dahin abzuändern, daß die Hautzeichnung der Wirbeltiere ihren eigenen Gesetzen folgen kann, unbekümmert um die Metamerie.

Sind außer dem Zeichnungsmuster noch andere geometrisch angeordnete Hautdifferenzierungen vorhanden (Schuppen-, Feder- oder Haarreihen), so werden, da solche Hautbildungen während der Entwicklung die Stellen besonders intensiver Teilungs- und Differenzierungsenergie darstellen, beide Systeme sich in vielen Fällen decken, so z. B. bei Katzen- und Schweineembryonen.

In anderen Fällen trifft dies nicht zu, so besteht z. B., wie wir sahen, am Schwanz des Alligators keine Kongruenz zwischen Querstreifen und Schuppenreihen. Möglicherweise ist in solchen Fällen der die Zeichnung bedingende Teilungsrhythmus als die „ursprünglichere“, in der allgemeinen Wachstumsharmonie des Embryos begründete Erscheinung zu betrachten, während sich die besondere

Anordnung der Hautbildungen sekundär in Anpassung an die Bewegungsweise des Schwanzes herausgebildet hat<sup>1)</sup>.

Zusammenfassend kann man sagen: die primären Zeichnungsformen (Fleckung, Längsstreifung, Querstreifung) sind Begleiterscheinungen der in einem bestimmten, spezifischen Rhythmus sich abspielenden Teilungs- und Wachstumsvorgänge der Haut, insofern Pigmentbildung und Anhäufungen von Pigmentzellen in erster Linie und in besonders starkem Maße an den Punkten und Linien intensivster Teilungs- und Wachstumstätigkeit stattfinden.

Die Hautwachstumshypothese erfüllt alle Forderungen, die an ein allgemeineres, übergeordnetes Erklärungsprinzip gestellt werden können. Denn sie macht nicht nur die tatsächlichen Beziehungen verständlich, welche zwischen Zeichnung und Körpermetamerie bestehen und schon längere Zeit die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt haben, sondern sie ist auch imstande, die speziellen Anschauungen, die bei der Untersuchung einiger besonderer Objekte gewonnen wurden, in sich aufzunehmen.

Ohne weiteres gilt dies für die Ergebnisse TOLDTS, welcher einen engen Zusammenhang zwischen der primären Längsstreifung und der Anordnung der Leithaaranlagen nachgewiesen hat. Auch die VAN RYNERKSCHE Annahme, daß die Streifen des Zebras mit den Summations-

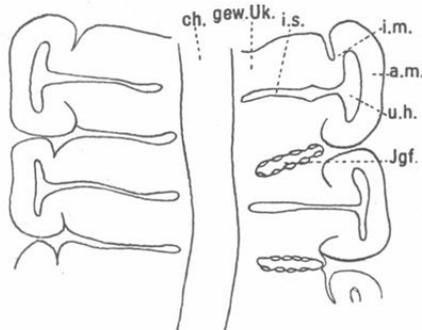


Fig. 123. Frontalschnitt durch einen Embryo der Ringelnatter. *ch.* Chorda. *a. m.* äußere, *i. m.* innere Schicht der Muskelplatte. *u. h.* Urwirbelhöhle. *i. s.* Intervertebralspalte. *gew. Uk.* gewuchertes Urwirbelkern. *Jgf.* Interkostalgefäß.

Nach v. EBNER aus RAUBER.

zonen der Innervationsgebiete der Hautnerven zusammenfallen, könnte unschwer mit der Hautwachstumshypothese in Einklang gebracht werden, falls durch anatomische und physiologische Untersuchungen jene Übereinstimmung ganz oder teilweise erwiesen werden sollte. Wenn ferner nach ZENNECK bei der Natter die ersten Pigmentdepots mit den Kreuzungspunkten der Hautvenen zusammenfallen, so braucht hier keine direkte Abhängigkeit der Zeichnung von der Gefäßanordnung angenommen zu werden, vielmehr kann diese Koinzidenz sehr wohl darauf be-

ruhen, daß beiden Lokalisierungen die gleiche Ursache, nämlich ein polyzentrisches Wachstum der Haut, zugrunde liegt.

<sup>1)</sup> Vgl. die Verhältnisse bei den Schlangen, S. 188.

Im Hinblick auf die Frage nach dem Zusammenhang zwischen Zeichnung und Körpermetamerie ist es von Interesse, die Örtlichkeiten genauer zu bestimmen, an welchen die aus der Tiefe vordringenden „Interkostalgefäße“ mit den Hautvenen zusammentreffen. Nach den Untersuchungen von REMAK, v. EBNER und CORNING sind beim Natternembryo die Interkostalgefäße (Fig. 123, *gfg*) zwischen je zweien der von der medianen Wand der Ursegmente (Myotome) oder „Urwirbel“ gebildeten „gewucherten Urwirbelkerne“ (*gew. Uk*) gelegen. Sie liegen also auf gleicher Höhe wie die Mitten der späteren Knochensegmente oder Wirbelkörper, da jeder der letzteren mit seiner vorderen Hälfte dem einen, mit seiner hinteren dem folgenden Urwirbelkern angelört. Jedenfalls ergibt sich, daß die durch die Gefäßkreuzungen und Pigmentdepots angedeuteten Wachstumszentren der Haut in diesem Fall — mit Bezug auf die Urwirbelgliederung — intersegmental gelagert sind.

Auch noch mit einer andern Hypothese, die sich allerdings nicht auf die Wirbelzeichnung bezieht, kann, wie ich glaube, auf einfache Art ein Zusammenhang hergestellt werden. Vor kurzem hat GEBHARDT die Vorstellung zu begründen versucht, daß die verschiedenen Zeichnungsformen des Schmetterlingsflügels dadurch zustande kommen, daß sich im wachsenden Flügel von bestimmten Zentren, z. B. von durchlässigen Partien der in den Adern verlaufenden Blutbahnen aus Oxydasen ausbreiten und daß diese beim Zusammentreffen mit den von den Flügelzellen produzierten Pigment-Vorstufen oder Chromogenen die verschiedenen Pigmente in rhythmischer Folge entstehen lassen, ebenso wie nach LIESEGANG ein auf eine gechromte Gelatineplatte aufgesetzter Tropfen Silbernitratlösung bei seiner Ausbreitung eine rhythmische zonenweise Ausfällung von Chromsilber bewirkt. Es wird nun von der Anordnung jener Zentren, also von der spezifischen Form und Äderung der Flügel, abhängen, welchen Verlauf die Ausbreitungserscheinungen der Oxydase nehmen und in welchen Punkten und längs welcher Linien und Kurven die Pigmentbildung stattfindet.

Ich möchte den Erscheinungen eine andere Deutung geben und glauben, daß auch beim Flächenwachstum des Schmetterlingsflügels eine bestimmte, z. T. rhythmische Wachstumsordnung eingehalten wird, auf Grund deren, ebenso wie in der Wirbeltierhaut, Wachstumsherde und Wachstumslinien in spezifischer Anordnung gebildet werden. Ob man sich dann in Anlehnung an die Chromogen-Oxydase-Hypothese und an die Vorstellungen GEBHARDTS denkt, daß die betreffenden Stellen in besonderer Weise zur Chromogenbildung befähigt sind und daß ihnen von den Adern aus die Oxydase zugeführt wird, oder ob man den betreffenden Stellen auf andere Weise eine besondere Prädisposition zur Pigmentbildung zuschreibt —, jedenfalls scheint mir so die verhältnismäßig große Stabilität der spezifischen Zeichnungsmuster der Schmetterlinge besser erklärt zu sein, als durch die Annahme einer wellenförmigen Ausbreitung und interferierenden Wirkung gelöster

1) Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1912.

Substanzen, also von Vorgängen, die durch Ernährungsschwankungen stärker beeinflusst werden dürften.

Zum Schluß habe ich noch zu erwähnen, daß in einem populärwissenschaftlichen Buche P. C. MITCHELLS, von welchem vor kurzem unter dem Titel: „Die Kindheit der Tiere“ eine deutsche Übersetzung<sup>1)</sup> erschienen ist, ebenfalls Beziehungen zwischen der Zeichnung und dem Hautwachstum angenommen werden. Danach erfolgt letzteres auf Grund einer „strahlenförmig“ oder zweiseitig sich ausbreitenden Zellvermehrung, weshalb die Haut, wie alle andern Gewebe, gemustert erscheint. Die Muster der Haut sind bei einfacheren Verhältnissen regelmäßig, aber durch ungleich rasches Wachstum benachbarter Körperteile oder durch Interferenzwirkungen kommen kompliziertere Formen zustande. Auf alle Fälle sind diese Muster unvermeidliche, mit dem Körperbau zusammenhängende Erscheinungen, die zunächst nicht nützlich zu sein brauchen. Da auch die Farben gewissermaßen nur beiläufig als das Produkt sekretorischer Vorgänge und struktureller Verhältnisse entstehen, so sind die durch vereinte Wirkung von Muster und Farbe zustandekommenden Zeichnungsmuster zunächst nur der sichtbare Ausdruck dafür, daß alles Lebende verwickelt gebaut ist und wächst. Speziell die Flecken und Streifen sind einfache „Wachstumsmuster“.

Diese Auffassung deckt sich in wichtigen Punkten mit meinen eigenen Ergebnissen. Aber abgesehen davon, daß keine entwicklungsgeschichtlichen und histologischen Unterlagen gegeben werden, fehlt der Schlußstein der Hypothese, indem nicht gesagt wird, warum die Farben gerade an den von mir als „Wachstumszentren“ und „Wachstumslinien“ bezeichneten Stellen lokalisiert oder besonders intensiv entwickelt sind.

---

## 17. Kapitel.

### Zeichnung und Hautwachstum beim Axolotl<sup>2)</sup>.

Zur entwicklungsgeschichtlichen Prüfung der Frage, ob tatsächlich der auf vergleichendem Wege erschlossene Zusammenhang zwischen Zeichnung und Hautwachstum besteht, schienen mir die Axolotl wegen der günstigen histogenetischen Verhältnisse, vor allem wegen der

<sup>1)</sup> Stuttgart (J. Hoffmann). Ohne Datum.

<sup>2)</sup> Vgl. V. HAECKER, Die Wachstumsordnung der Axolotlhaut als Grundlage der Zeichnungsmuster. Mitt. Naturf. Ges. Halle, 4, 1916; Zur Eigenschaftsanalyse der Wirbeltierzeichnung. Biol. Zentrbl., 36, 1916.