

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik)

Haecker, Valentin

Jena, 1918

17. Kapitel. Zeichnung und Hautwachstum beim Axolotl

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 Übersetzung¹⁾ 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 Axolotl²⁾.

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

¹⁾ Stuttgart (J. Hoffmann). Ohne Datum.

²⁾ 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.

Größe der Zellen und Kerne, besonders geeignet zu sein. Es kommt hinzu, daß hier die Möglichkeit besteht, sehr verschiedene Färbungs- und Zeichnungsformen — Melanismus, metameroide Scheckung, Akro-

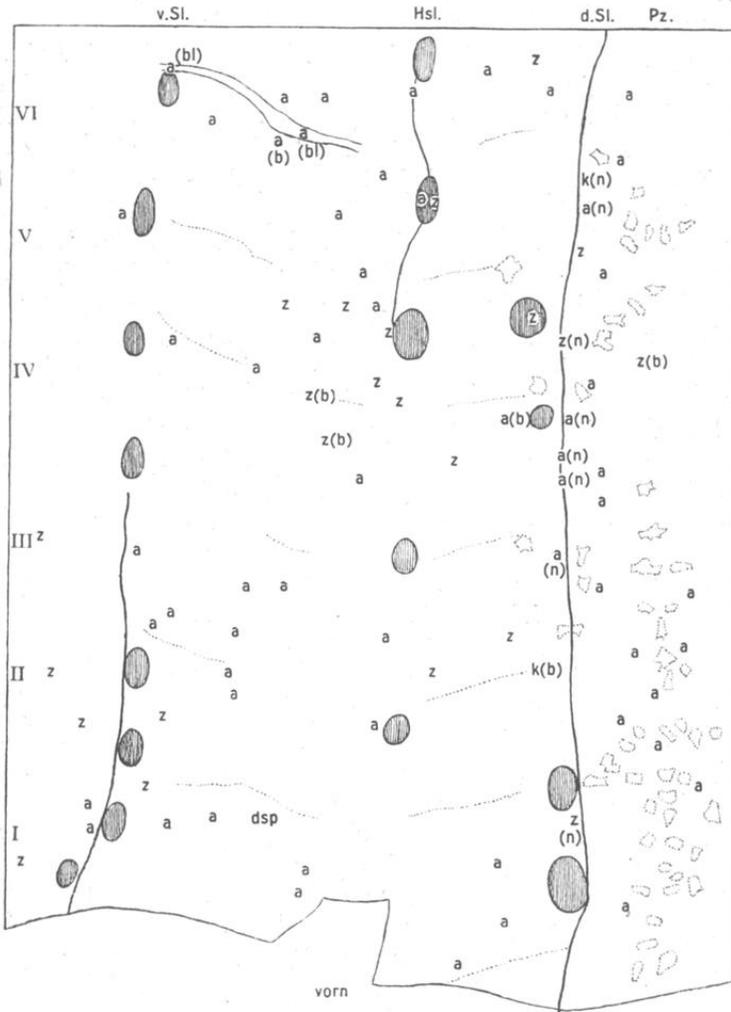


Fig. 124. Haut einer weißen Axolotlarve im Bereich der Rumpsegmente I—VII. v. Sl., Hsl., d. Sl. ventrale, Haupt- und dorsale Seitenlinie. Pz. Pigmentzellen. a Asterstadien. z Zwischenstadien und Übergangsfiguren.

melanismus, primäre Streifung, diffuse Färbung — miteinander zu vergleichen. Speziell bei schlüpfreifen Embryonen und frischgeschlüpften Larven ist, wie früher gezeigt wurde, die normale Zeichnung eine „metameroide“, d. h. von der Körpersegmentierung un-

abhängige Querbänderung, und zwar sind die Jungen der melanistischen Rasse (S. 89, Fig. 53) schwarz und grünlich gebändert, während die weißen Larven (Fig. 52) an Stelle der dunklen Binden eine Reihe ziemlich scharf umgrenzter, an der Basis der Rückenflosse gelegener Punktflecken aufweisen.

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

Die erste Frage konnte bejaht werden, denn bei mehreren Individuen ließ sich zeigen, daß Kernteilungsfiguren natürlich überall in der Haut vorkommen, daß aber in unverkennbarer Weise Nester mit stark gehäuften Mitosen mit Stellen, welche verhältnismäßig arm an Teilungsfiguren sind, abwechseln. Im allgemeinen sind die Stellen regster Teilungstätigkeit gürtelartig von der Dorsal- zur Ventralseite ausgebreitet und die Breite der Gürtel, sowie ihr gegenseitiger Abstand entsprechen ungefähr der Breite der dunklen Bänder und der hellen Zwischenbinden bei den schwarzen Larven, beziehungsweise den Punktflecken und deren Zwischenräumen bei den weißen. So erstreckt sich in Fig. 124, welche den vorderen Rumpfabschnitt einer weißen Larve darstellt, die erste hinter den vorderen Extremitäten gelegene und ebenso die zweite Hauptteilungszone je auf etwa drei Rumpfsegmente (I—III, bzw. IV—VI), während der dazwischengelegene mitosenarme Strich nur etwa das halbe III. Segment umfaßt. Es entsprechen jene Strecken vollkommen den dichteren Anhäufungen der in der Basis der Rückenflosse gelegenen Pigmentzellengruppen (Pz).

Auffallend ist, daß bei einzelnen Individuen ganz überwiegend Aster (Fig. 124, a), sowie die vom Spirem zum Aster führenden, bei Urodelen so häufigen „Übergangsfiguren“ (z) gefunden werden. Bei anderen Exemplaren treten die Aster zurück, während die Knäuel, Übergangsfiguren, besonders aber die Dyaster und Dispireme häufiger sind. Ich kann diese Verhältnisse nur so erklären, daß im allgemeinen eine Synchronie der Teilungen besteht, so daß bald das länger dauernde Asterstadium, bald die Endstadien der Teilung, sowie die unmittelbar daran sich anschließenden Prophasen des nächstfolgenden Teilungsschrittes angetroffen werden.

Im Schwanz der weißen Larven sind die korialen Pigmentzellen in geringerer Zahl vorhanden und außerdem mehr gleichmäßig verteilt, so daß die metameroide Zeichnung weniger deutlich als am Rumpfe hervortritt. Doch gewann ich den Eindruck, daß die pigmentierten Epidermiszellen an einigen Stellen dichter, an andern merklich weniger dicht sind, und daß ungefähr in gleichem Verhältnis die Zahl der Mitosen wechselt.

Bei den Altembryonen und Larven der schwarzen Rasse liegen

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

Zum Teil an den gleichen Individuen war auch festzustellen, daß, abgesehen von diesen Gürteln, Zellteilungen besonders reichlich längs der Seitenlinien, von welchen in diesen Stadien drei Paare vorhanden sind, auftreten,

und zwar nicht bloß in den Seitenorganen selbst, sondern besonders auch in ihrer nächsten Umgebung und zwischen ihnen. So gibt die Fig. 125 ein symmetrisch zur ventralen Seitenlinie gelegenes (an einer Ecke nicht ganz vollständiges) Hautstück wieder, in welchem durch punktierte Linien drei gleichbreite Streifen abgegrenzt sind. Während nun der mittlere, die Seitenlinie umfassende Streifen 11 Teilungsfiguren aufweist, finden sich in den beiden äußeren Zonen nur 4, bzw. 5.

Auch hier treten Beziehungen zwischen Teilungsintensität und Pigmentierung hervor. Allerdings sind bei den unter normalen Bedingungen lebenden weißen und schwarzen Larven die Seitenlinien kaum stärker pigmentiert als der übrige Körper, dagegen bildet sich bei den im Dunkeln aufgezogenen „Streifenschecken“ dadurch, daß sich die Pigmentzellen auf die Umgebung der Hautsinnesorgane konzentrieren, wenigstens am Kopfe eine Zeichnung aus, die wohl ohne weiteres mit der primären Längsstreifung anderer Wirbeltiere vergleichbar ist (S. 90 Fig. 56). Auch bei frischgeschlüpften weißen Larven zeigen die ganz jungen Seitenorgane regelmäßig eine kräftige Pigmentierung.

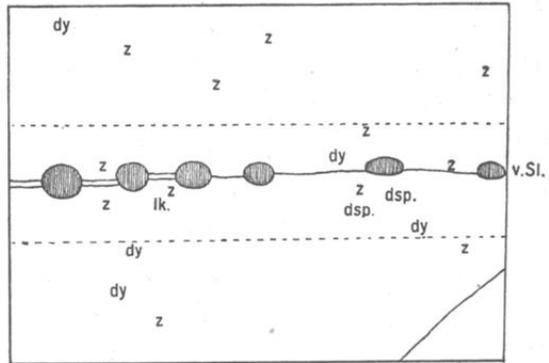


Fig. 125. Hautstück im Bereich der ventralen Seitenlinie. *lk* lockere Knäuel. *z* Zwischenstadien. *dy* Dyaster. *dsp* Dispirem.

Bei der Untersuchung der Verteilungsverhältnisse der Mitosen stellte sich für die genannten Entwicklungsstadien ein bemerkenswertes Nebenergebnis heraus: Die Epidermiszellen sind, bei den einen Individuen in deutlicherer Weise und an zahlreicheren Stellen, bei anderen in geringerem Grade in Reihen angeordnet und zwar derart, daß bei Oberflächenansicht die Kerne der oberen und unteren Schicht in sehr regelmäßiger Weise alternieren und sich mit ihren Rändern bedecken. An bestimmten Stellen des Körpers

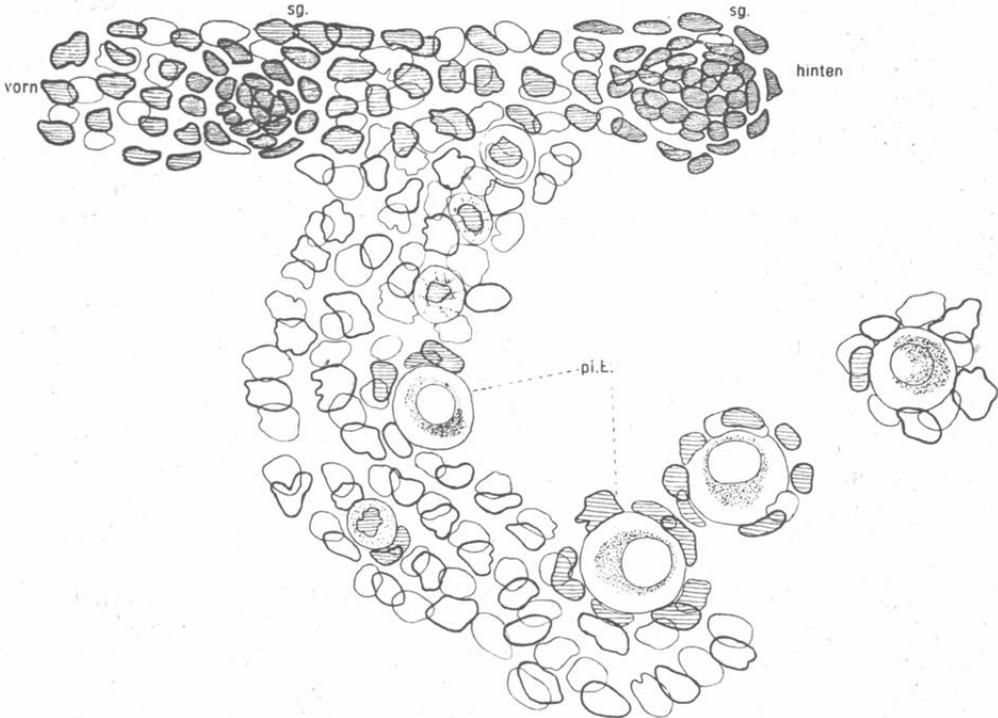


Fig. 126. Stück der Hauptseitenlinie und einige von ihr abgehende Zellreihen. *sg* Seitenorgane. *pi.E* pigmentierte Epidermiszellen.

haben diese Reihen einen annähernd parallelgerichteten Verlauf, so daß Zellströme oder Zellkolonnen entstehen. Diese Stellen sind die Mitte des Rückens, besonders vor und neben dem Vorderende des Flossensaumes, sowie die zwischen je zwei Sinnesorganen gelegenen Zwischenstrecken der Seitenlinien. Von diesen Leitlinien strahlen andere Reihen in Form von symmetrisch angeordneten Zellsträußen oder mehr unregelmäßigen Zellbüscheln in die zwischen den Leitlinien gelegenen Felder aus.

So zeigt die Fig. 126, wie bei einem schlüpfreifen Embryo auf der letzten Strecke der Hauptseitenlinie die Zellen zwischen den

Seitenorganen (sg) kolonnenartig angeordnet sind und wie von dieser Leitlinie andere Reihen gegen die Bauchseite auslaufen. In beiden Systemen alternieren in regelmäßiger Weise die Zellen der unteren und oberen Epidermisschicht (die Kerne der ersteren sind in der Figur mit dickem, die der letzteren mit zartem Kontur dargestellt; die Schraffierung deutet den Färbungsgrad des Karyoplasmas an).

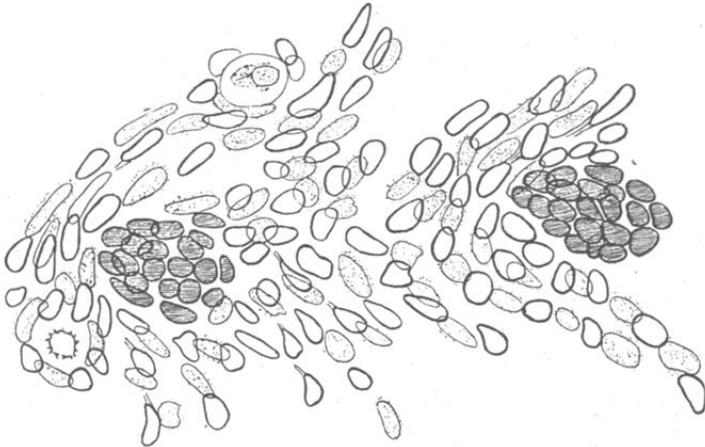


Fig. 127. Stück der dorsalen Seitenlinie mit Zellsträuben.

In der Fig. 127 sind die im Schwanzende gelegenen letzten Sinnesorgane der dorsalen Seitenlinie wiedergegeben. Hier zeigt die Leitlinie nicht den Charakter einer wohl abgegrenzten, längsgerichteten Zellkolonne, sei es, daß sie noch nicht, oder daß sie, im Zusammenhang mit den eben abgelaufenen lebhaften Zellteilungsprozessen, noch nicht wieder hergestellt ist. Dagegen erkennt man sehr deutlich die Seitensprosse, welche in Form symmetrischer Zellsträube nach oben und unten, und zwar in der Hauptsache nach hinten zu ausstrahlen und den Eindruck einer in lebhaftem Fluß befindlichen Zellmasse machen.

Stoßen die seitlich abgehenden Reihen auf Widerstände in Gestalt früher gebildeter Zellhorste, wie es z. B. die „pigmentierten Epidermiszellen“ mit ihren Hüllzellen sind (Fig. 126, *pi. E.*), oder treffen die von zwei Leitlinien ausgehenden Zellreihen im Zwischenfelde zusammen, so kommen Ausbiegungen von geschlängeltem Verlauf (Fig. 126) oder auch wirbelförmige Einrollungen (Fig. 128) zustande. Nicht selten entstehen auch beim Zusammentreffen zweier Zellreihen verschiedenen Ursprungs Doppelwirbel, welche dann mit ihren zwei ineinandergreifenden Spiralen an die bekannten photographischen Bilder gewisser Nebelflecke erinnern.

Bei älteren, aber noch großkernigen Embryonen kann weder über die Existenz der Zellströme, Zellbüschel und Zellwirbel, noch darüber ein Zweifel bestehen, welche Zellen einer bestimmten Reihe angehören, und das regelmäßige Alternieren und Übereinanderergreifen der Kerne der beiden Schichten, der gleichmäßige Habitus, den die Kerne dieser Reihen gegenüber den außerhalb stehenden Zellen (pigmentierte Epidermiszellen samt Hüllzellen, LEYDIG'sche Zellen) aufweisen, sowie



Fig. 128. Wirbelbildung beim Zusammentreffen entgegengesetzt gerichteter Zellreihen.

die zahlreichen jüngeren und älteren Telophasen, deren Achse im allgemeinen mit derjenigen der Zellreihen zusammenfällt, lassen den Zug der einzelnen Zellreihen deutlich hervortreten. Schwierigkeiten für die Beurteilung können u. a. dadurch entstehen, daß die Zellreihen gelegentlich Gabelungen aufweisen, daß aber natürlich solche Gabelungen nur dann unzweifelhaft als solche festgestellt werden können, wenn sie sich in statu nascendi befinden. Einen solchen Fall zeigt die Figur 129, welche ein Seitenorgan der dorsalen Reihe und einige sich anschließende, nach hinten laufende Zellreihen darstellt¹⁾. Man sieht bei *b* ein der oberen Schicht zugehöriges Dispirem aus der Linie des Zellenzuges *abc* herausfallen, und es kann keinem Zweifel umliegen, daß es zusammen mit dem angrenzenden, ganz jungen Tochterkernpaar der untern Schicht die erste Anlage eines Seitenzweiges des Zellenzuges *abc* bildet.

¹⁾ Hier sind, im Gegensatz zu den meisten anderen Figuren, die Kerne der oberen Schicht mit stärkerem Kontur gezeichnet.

Auch noch während der weiteren Entwicklung eines Seitensprosses können an der Gabelungsstelle vom Muttersproß Zellen abgegeben werden. So möchte ich glauben, daß in Fig. 129 von den beiden Kernen des Dispirems *e* der eine dem Muttersproß *def* ... verbleiben wird, während der andere in den kurzen Seitensproß *eg* abgeschoben wird.

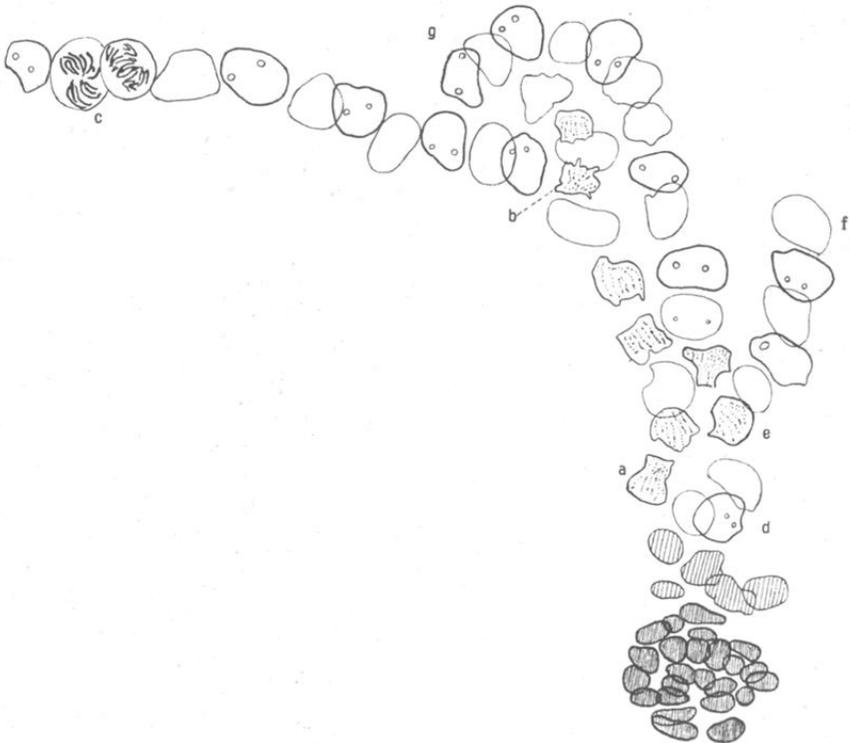


Fig. 129. Gabelung von Zellreihen.

Überhaupt sind die Teilungsvorgänge am zahlreichsten in den Wurzelstücken der Zellreihen zu beobachten, was mit der oben (S. 203) verzeichneten Wahrnehmung übereinstimmt, daß in der Nähe der Seitenlinien besonders viele Mitosen gefunden werden. Doch kommen auch auf anderen Strecken der Zellreihen Teilungen vor und man kann dann zuweilen in beiden Zellen eines Paares Mitosen finden, die ungefähr die gleiche Phase aufweisen. So zeigt in Fig. 129 bei *c* die untere Zelle einen Aster, die obere das verhältnismäßig seltene Stadium der Metakinese. Ob sich in dem Auftreten der Mitosen innerhalb der Zellreihen ein bestimmter Rhythmus geltend macht, habe ich bisher noch nicht mit Sicherheit ermitteln können.

Wichtig ist noch die Frage nach dem Verhalten der Zellreihen gegenüber den Segmentgrenzen. Es ist hier zu sagen, daß, ebenso wie die Seitenorgane in ihrer Anordnung — vielleicht sekundär — eine ziemlich weitgehende Autonomie gegenüber der segmentalen Gliederung zeigen, auch die von den Zwischenstrecken der Seiten-

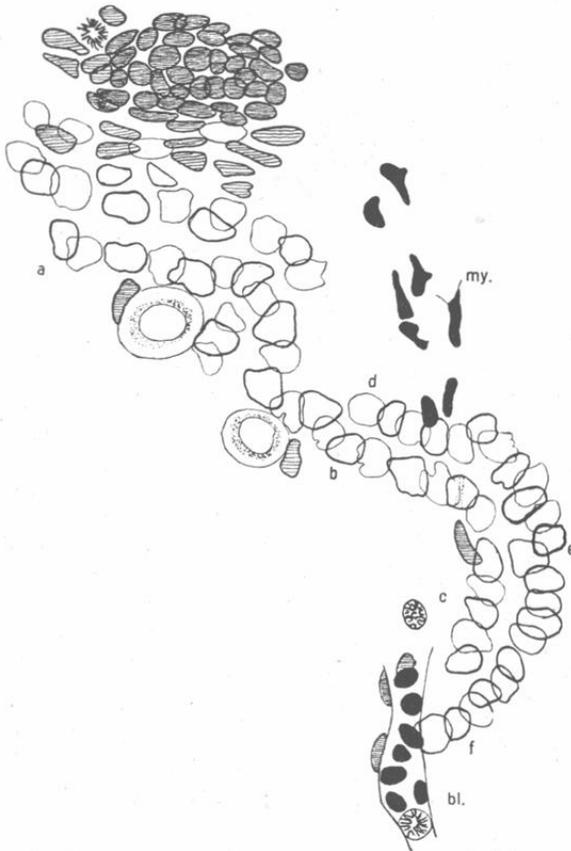


Fig. 130. Unabhängigkeit von Epidermiswachstum und Segmentgrenzen.

linien ausgehenden Zellreihen, was ihre Verlaufsrichtung und Ausdehnung anbelangt, unabhängig von den Segmentgrenzen sind. Beispielsweise ließ sich in dem in Fig. 130 wiedergegebenen Fall in unzweifelhafter Weise feststellen, daß die von der Hauptseitenlinie nach hinten abgehende Zellreihe *abc* über die durch Blutgefäß *bl* und die Myoseptenzellen *my* gekennzeichnete Segmentgrenze unbekümmert hinwegzieht, und ferner, daß die Zellreihe *def*, deren Anfang nicht mehr mit voller Sicherheit nachzuweisen ist, nach dem ersten Über-

schreiten der Segmentgrenze aufs neue gegen diese zurückbiegt und sie vielleicht sogar noch ein zweites Mal (bei *f*) überschreitet.

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

Nachdem es sich herausgestellt hatte, daß die Reihen besonders deutlich bei älteren Embryonen sind und um die Zeit des Ausschlüpfens allmählich verwischt werden, erhob sich die Frage nach ihrem Verhalten in jüngeren Stadien. Hier ist es allerdings wegen Brüchigkeit des Materials nicht möglich, die Epidermis als Ganzes abzuziehen und auf diese Weise eine Übersicht über größere Flächen der Haut zu gewinnen, dagegen lassen sich die ganzen Embryonen bei abgeblendetem Lichte in Oberflächenansicht untersuchen.

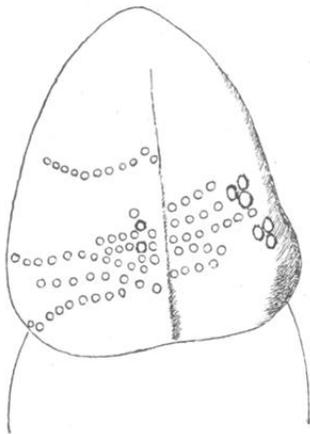


Fig. 131. Ventralansicht des Vorderkopfes, Stadium IX.

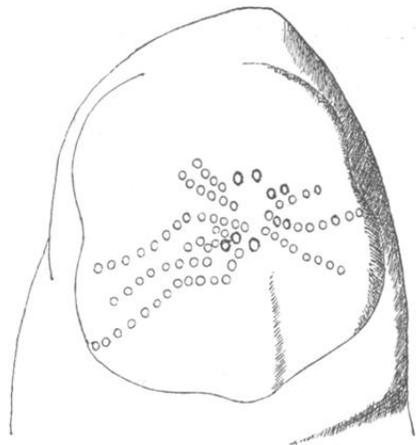


Fig. 132. Dasselbe, etwas ältere Phase.

In sehr frühen Entwicklungsperioden, speziell in den VAN BAMBEKESchen Stadien VII und VIII¹⁾, während welcher sich die Medullarwülste allmählich zusammenschließen und der Embryo langsam um seine Längsachse rotiert²⁾, habe ich noch keine Regelmäßigkeiten in

¹⁾ Arch. Biol., 1, 1880.

²⁾ Beim mexikanischen Axolotl zuerst von JOLY (C.-r. Ac. sci. Paris, 70, 1870) und bei *Amblystoma punctatum* von CLARKE (Stud. Biol. Lab. John Hopk. Univ., 2, 1880) beobachtet (vgl. auch VAN BAMBEKE, l. c., S. 325). Ich will diese Rotation nicht un-

der Anordnung der Zellen wahrnehmen können. Dagegen habe ich als erste Zeichen eines eigentlichen Wachstums sehr deutliche Reihen im Stadium IX gefunden, in welchem der Zusammenschluß der Medullarwülste beendet, die Scheitelkrümmung bereits deutlich erkennbar und eine Anzahl von Ursegmenten gebildet ist, und welches diejenige Periode darstellt, in welcher auch nach SCOTT und OSBORNE¹⁾ an Stelle einfacher Formveränderungen durch Verlängerung und Abplattung des Embryos wirkliche Wachstumsvorgänge aufzutreten beginnen. Namentlich bei Ventralansicht des Vorderkopfes sieht man schon in den frühen Phasen dieses Stadiums (Fig. 131) zu beiden Seiten des von der Bildung des Neuralrohrs übriggebliebenen, flachen Längswulstes leicht geschwungene Querreihen ausgehen. In einer wenig späteren, zum nämlichen Entwicklungsstadium gehörigen Phase (Fig. 132), in welcher bereits die von VAN BAMBEKE²⁾ beschriebene leichte Seitenkrümmung des Kopfabschnittes und außerdem die Abgrenzung von Telencephalon und Diencephalon in Form einer seichten Einsenkung wahrnehmbar ist, sah ich die Querreihen in besonders deutlicher Weise an der Grenze der beiden genannten Hirnteile ausstrahlen, so daß eine deutliche Sternfigur zustande kommt.

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

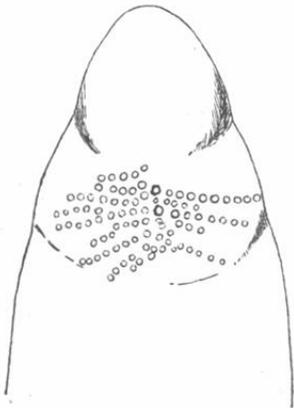


Fig. 133. Ventralansicht der Mandibular-, Hyoid- und Kiemenregion, Stad. IX.

leren, aus unregelmäßig angeordneten Zellen bestehenden Längsstreifen ausstrahlen (Fig. 133).

erwähnt lassen, da ich es für möglich halten möchte, daß sie eine gleichmäßige Belichtung des Embryos während dieser Stadien zum Zweck hat und also irgendwie mit den Pigmentbildungsprozessen im Zusammenhang steht.

¹⁾ Quart. J. micr. Sci., 76, 1879.

²⁾ l. c., S. 325.

Es wäre nun voreilig, wenn man aus diesen Befunden schließen wollte, daß die Entstehung und Anordnung der Zellreihen in irgendeiner Weise mit der Bildung des Neuralrohrs näher zusammenhängt. Vielmehr habe ich in diesem Stadium auch innerhalb des großkernigen Feldes, welches die Ventralseite im Bereich der späteren Mandibular-, Hyoid- und Kiemenregion umfaßt und nach hinten sehr scharf gegen die von kleinen, unregelmäßigen Kernen bedeckte Bauchregion abgegrenzt ist, schon in früheren Phasen des Stadiums IX sehr ausgeprägte Querreihen gefunden, die von einem mittleren, aus unregelmäßig angeordneten Zellen bestehenden Längsstreifen ausstrahlen (Fig. 133).

Es ergibt sich also, daß der von der Medianebene durchschnitene Meridian offenbar die erste deutlich erkennbare Leitlinie für die Bildung von Zellreihen ist. Erinnerung man sich nun daran, daß wenigstens beim Wasserfrosch die Medianebene des Embryos im typischen Fall der ersten Furchungsebene entspricht und daß möglicherweise dieselbe Beziehung, trotz einiger entgegenstehender Funde, auch für die Urodelen gilt¹⁾, so darf man vielleicht den meristematischen oder teloblastischen Charakter der in der Leitlinie gelegenen Zellen, wie er in ihrer hohen Reproduktionsfähigkeit zum Ausdruck kommt, mit einer während der ersten Furchung zustandekommenden Anhäufung von Eiplasma („Bildungsdotter“) im Eimeridian in ursächlichen Zusammenhang bringen.

Ähnliche Verhältnisse findet man auch in den unmittelbar folgenden Stadien wieder. So zeigt die Fig. 134 bei schräger Rückenansicht einen Embryo des Stadiums XI, der zu beiden Seiten der Mittellinie eine größere An-

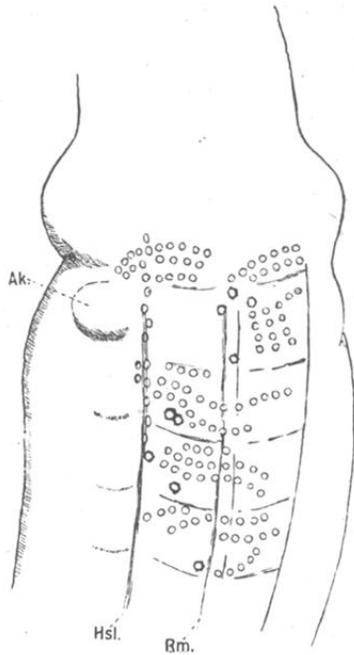


Fig. 134. Rückenansicht eines Embryo, Stad. XI.

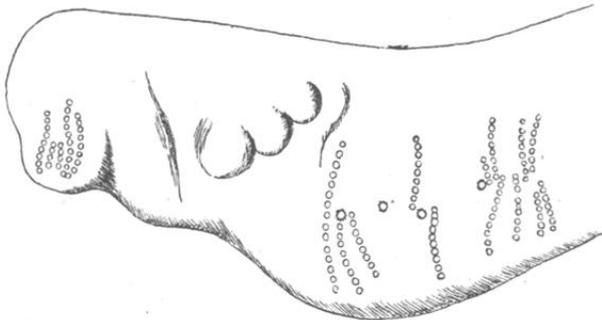


Fig. 135. Zellreihen beiderseits der ventralen Seitenlinie, Stad. XII.

zahl querverlaufender oder leicht geschwungener Querreihen aufweist²⁾. Schon in diesem Stadium ist es aber nicht ganz sicher, ob alle diese

¹⁾ C. HERBST, Art.: Entwicklungsmechanik, in Handwörterb. Naturw., 3, 1912, S. 546.

²⁾ Auch hier sind, wie in allen anderen Figuren, nur die unzweifelhaften, bei jeder erneuten Prüfung ohne weiteres wieder zu erkennenden Kernreihen eingetragen.

Reihen 'ausnahmslos' von der Mittellinie des Rückens (*Rm*) ausgehen und ob nicht einige von ihnen der Hauptseitenlinie (*Hsl*) entstammen, welche zunächst im Armknospen- (*Ak*) und in den nächstfolgenden Segmenten durch einen in einer längsgerichteten Furche liegenden, ein- bis zweifachen Zellstrang angedeutet ist. Unterhalb dieser Linie hat die Epidermis den vorhin erwähnten klein- und unregelmäßigkernigen Charakter.

Im folgenden Stadium XII, in welchem bereits die Kiemen als getrennte knospenförmige Anlagen zu erkennen sind, treten die großkernigen Zellreihen auch an den Rumpfseiten auf und zwar gehen sie offenbar beiderseits von einer Längszone aus, welche der künftigen ventralen Seitenlinie entspricht (Fig. 135).

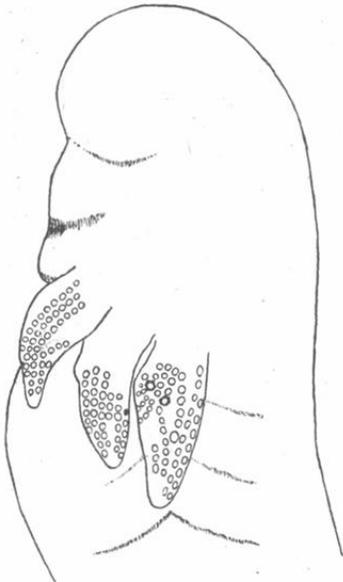


Fig. 136. Älterer Embryo mit periklinalen Zellreihen an den Kiemen.

In dieser Entwicklungsperiode fand ich, ebenso wie schon im vorhergehenden Stadium XI, sehr regelmäßig ausgeprägte Kernreihen, welche von einem mediangelegenen Feld an der nach vorn—unten gelegenen Kuppe des Vorderkopfes divergieren (Fig. 135). Weniger regelmäßig scheinen die Kernreihen an den Mandibularbögen zu sein, doch sah ich wiederholt, daß sie sternförmig um die Kuppe jedes der beiden Mandibularwülste angeordnet waren.

In den folgenden Stadien XIII bis XV wachsen die Kiemen weiter aus und zeigen die ersten Andeutungen von Seitensprossen, während gleichzeitig am lebenden Objekt die Kiemenzirkulation wahrnehmbar wird. Um diese Zeit lassen die Kiemen in sehr deutlicher Weise periklinal verlaufende Kernreihen erkennen, welche an die Verhältnisse bei pflanzlichen Vegetationsspitzen erinnern (Fig. 136).

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

Mit den zuletzt beschriebenen Stadien ist der Anschluß an die Beobachtungen an schlüpfreifen Embryonen (Stadium XVII) gewonnen. Es war mir allerdings bisher nicht möglich, in jenen früheren Entwicklungsperioden innerhalb der einzelnen Kernreihen die Teilungs-

richtung der Mitosen und damit die genetische Zusammengehörigkeit aller Kerne einer Reihe endgültig festzustellen, aber es kann doch kaum einem Zweifel unterliegen, daß die Kernreihen dieser früheren Stadien (IX—XVI) die nämliche Herkunft und den nämlichen Gesamtcharakter besitzen, wie diejenigen der schlüpfreifen Embryonen. Man wird also sagen dürfen, daß mindestens von den Stadien an, in welchen wirkliche Wachstumsvorgänge auftreten, das Wachstum durch Bildung interkalärer Zellreihen zustande kommt, welche von bestimmten Stellen größter Reproduktionsfähigkeit, von Leitlinien oder Scheitelpunkten, ihren Ausgang nehmen und sich zwischen die früher vorhandenen ektodermalen Elemente hereinschieben. Es liegt also eine Art von teloblastischem Wachstum vor und man wird in mancher Hinsicht an die bekannten Vorgänge im Keimstreif der Isopoden (S. 190, Fig. 118) erinnert, wo ebenfalls von einer Leitlinie, nämlich von der Reihe der ektodermalen Teloblasten aus, regelmäßige Zellreihen vorgeschoben werden.

Auch auf die Untersuchungen des Botanikers G. KRABBE¹⁾ sei kurz hingewiesen. Dieser hat die Erscheinung des „gleitenden Wachstums“ der Pflanzenzellen, d. h. ihre Fähigkeit, bei starkem Eigenwachstum sich an den Nachbarzellen vorbei- und zwischen ihnen hindurchzuschieben, genau beschrieben und die große Verbreitung dieses Vorganges und seine wichtige Bedeutung speziell für die Gewebebildung im Holze der Laubbäume nachgewiesen.

Auf jeden Fall ist es aber bemerkenswert, daß bei den Axolotl-embryonen die Epidermiszellen einen doppelten Ursprung haben und daß also von gewissen Stadien an das Hautwachstum durch Bildung interkalärer Zellreihen, welche sich zwischen die älteren Zellhorste hereinschieben, zustande kommt.

Noch auf eine andere Art von Reihenstellung sei hier hingewiesen. Wiederholt ist im Vorstehenden von älteren Zellen und Zellhorsten die Rede gewesen, an welchen sich die von den Leitlinien ausstrahlenden Zellreihen brechen oder vorbeischieben. Zu diesen Elementen gehören auch die mehrfach erwähnten, bereits in den Arbeiten meiner Schüler SCHAPITZ²⁾ und PERNITZSCH³⁾ besprochenen pigmentierten Epidermiszellen.

Bei schlüpfreifen Embryonen sind diese Elemente, besonders in der Schwanzregion, vielfach in deutlichen Reihen angeordnet, welche im allgemeinen schräg gegen die Längsachse gerichtet sind, und entsprechende Bilder finden sich auch bei jüngeren Stadien. So zeigt

¹⁾ Das gleitende Wachstum usw. B. 1886. 4^o.

²⁾ Arch. mikr. An., 79, 1912.

³⁾ Ebenda, 82, 1913.

die Fig. 137 einen Hautfetzen, welcher von einem Embryo des Stadiums XI—XII gewonnen wurde und ein sattelförmiges Stück der Rückenhaut darstellt (die punktierte Linie gibt die Mitte des Rückens an). Hier ist die Anordnung vieler pigmentierter Epidermiszellen in schwach gebogenen, schräg zur Körperachse verlaufenden Reihen un-

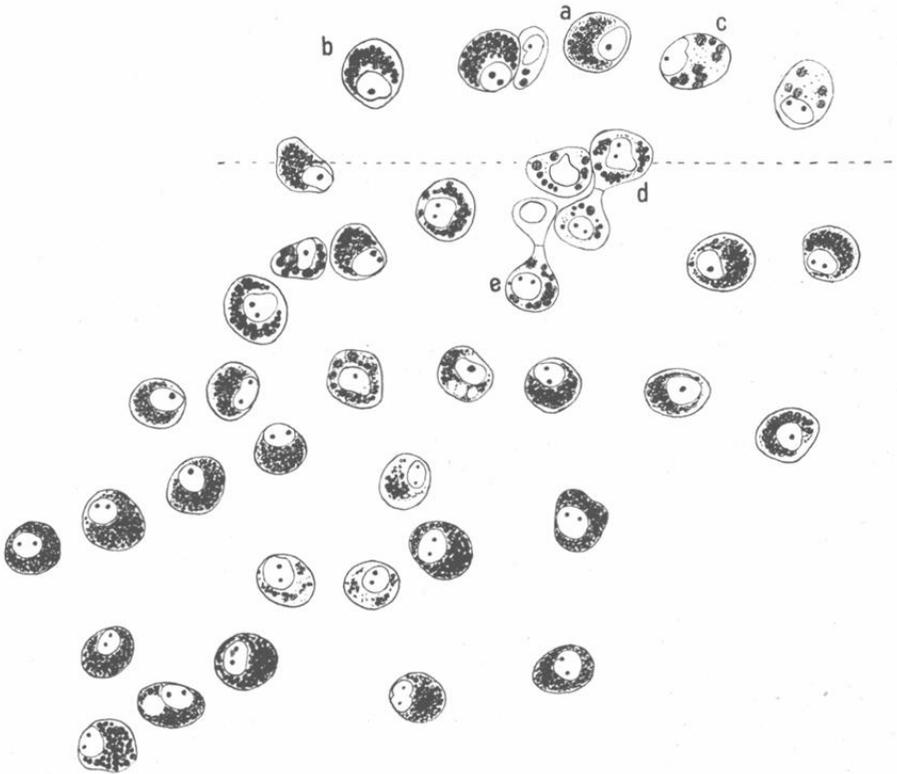


Fig. 137. Reihenstellung der pigmentierten Epidermiszellen.

verkennbar, und zwar gilt dies in erster Linie für die typischen pigmentierten Epidermiszellen, deren Plasma von einem dichten Gries aus unregelmäßigen Dotterpartikeln und dazwischen gelagerten Pigmentkörnchen erfüllt ist (Fig. 137, a).

Neben diesen typischen Elementen, die ich Dotter-Pigmentzellen nennen will, treten verschiedene andere Zellen auf, welche hinsichtlich der Plasma-Einschlüsse durch alle Zwischenstufen mit ihnen verbunden, von den (in der Figur nicht gezeichneten) gewöhnlichen, schwach pigmentierten Epidermiszellen aber durch ihre Größe und besonders durch ihren rundlichen, sehr scharfen Kontur in unzweifelhafter Weise unterschieden sind. Die einen, welche zahlreiche, sehr große Dotterkugeln fast ohne Beimengung von Pigment einschließen und mit

SCHAPITZ als embryonale Ektodermzellen oder kürzer als Dotterzellen bezeichnet werden können (Fig. 137, *b*) möchte ich als Vorstufen, die andern, welche nur noch spärliche, von einer Pigmentkörnchen-Hülle umgebene Dotterschollen enthalten und daher im Präparat durch ihr blaßes Aussehen auffallen (*c*), als Teilprodukte oder Endphasen der typischen Dotter-Pigmentzellen ansehen.

In der Tat findet man nicht nur pigmentierte Epidermiszellen im Zustande der Mitose selbst, sondern auch blaße Zellen von flaschenförmiger Gestalt, welche paarweise zusammenhängen und zweifellos eben erst durch die äquale Teilung einer pigmentierten Epidermiszelle entstanden sind (Fig. 137, *d*). Dann und wann ist eine flaschenförmige blaße Zelle auf die nämliche Weise mit einer gewöhnlichen Epidermiszelle verbunden, was auf einen kurz vorher abgelaufenen differentiellen Teilungsprozeß hinweist (*e*).

Während also die Auffassung wohl begründet ist, daß, namentlich bei der weißen Rasse, viele pigmentierte Epidermiszellen, nachdem sie die Phasen der Dotterzelle und Dotter-Pigmentzelle durchlaufen haben, unter Verbrauch ihrer Reservestoffe und unter einmaliger oder mehrfacher Teilung zu blassen Zellen und schließlich zu gewöhnlichen Epidermiszellen werden, habe ich, wie früher (S. 93) erwähnt, andererseits die Überzeugung gewonnen, daß, wenigstens bei der dunklen Rasse, ein Teil der pigmentierten Epidermiszellen sich zu epidermalen Pigmentzellen umwandeln kann, die sich, wie zahlreiche Bilder beweisen, ihrerseits weiter teilen können.

Im ganzen möchte ich annehmen, daß die unter der Bezeichnung „pigmentierte Epidermiszellen“ zusammengefaßten Zellformen (Dotterzellen, Dotter-Pigmentzellen, blaße Zellen) zurückgebliebene, in der Teilung verzögerte Ektodermzellen früher Entwicklungsstadien darstellen und also in gewissem Sinne den Charakter von epidermalen Keimzellen haben, womit ja auch ihre schon von SCHAPITZ beschriebene äußere Ähnlichkeit mit den Urgeschlechtszellen im Einklang steht.

Ihre reihenförmige Anordnung dürfte darauf zurückzuführen sein, daß schon ihre Mutterzellen, d. h. die einer früheren Periode der Keimblätterbildung oder Furchung angehörigen Zellen, als deren unverbrauchter Rest oder Grundstock die pigmentierten Epidermiszellen zu betrachten sind, eine regelmäßige, durch den Ablauf der Furchung bedingte geometrische Anordnung besessen haben müssen. Daß in den von uns betrachteten Stadien die Reihenstellung keine vollständige ist und daß sie überhaupt nach und nach an den meisten Körperstellen verschwindet, ist auf die Verschiebungen zurückzuführen, welche durch das Längenwachstum des Embryos und die Formbildungsprozesse hervorgerufen werden.