

U e b e r

Regeneration der Wirbelsäule und des Rückenmarks bei Tritonen und Eidechsen.

Von

H. Müller,

d. Z. Vorsitzender der Physikalisch-Medicinischen Gesellschaft in Würzburg.

Tafel XXIV. XXV.

Die häufige und in sehr grosser Ausdehnung stattfindende Reproduction des verloren gegangenen Schwanzes bei Eidechsen ist eine Jedermann bekannte und gewiss vom physiologischen Standpunkt sogleich zu mancherlei Fragen anregende Thatsache.

Als ich vor längerer Zeit über den feineren Bau solcher nachgewachsener Schwänze mich unterrichten wollte, fand ich schliesslich nur bei Cuvier (Recherches sur les oss. foss.) eine kurze Beschreibung und die Bemerkung, dass eine genauere Untersuchung sehr interessant sein würde.

In der Sitzung der Physikalisch-medicinischen Gesellschaft (Verhandl. Bd. II. S. 66) durfte ich billig meine Verwunderung aussprechen, dass eine so bekannte und so gut empfohlene Sache so wenig beachtet worden sei, und theilte mit, was ich an einem ausgezeichneten Fall jener Wiedererzeugung gefunden hatte.

Ich hatte in Nizza eine *Lacerta viridis* erhalten, welche zwei Schwänze von bedeutender Länge übereinander besass, während sonst die 2—3fachen Schwänze nebeneinander zu liegen pflegen. Beide erwiesen sich als neugebildet, wie dies bei den mehrfachen Schwänzen in der Regel wenigstens der Fall zu sein scheint. Nach Js. Geoffroy St. Hilaire ¹⁾ kann man sogar bei Eidechsen und besonders bei Salamandern die Vervielfältigung des Schwanzes willkürlich hervorbringen, wenn man das Ende des Stumpfs in zwei oder mehrere Lappen theilt und diese getrennt hält bis die Vernarbung von jedem geschehen ist.

¹⁾ Histoire des anomalies Th. I. p. 644 u. 735. Dort findet sich auch nach Otto, Patholog. Anatomie, die Angabe, dass an den neugebildeten Wirbeln meistens die Apophysen fehlen.

Das Resultat der mikroskopischen Untersuchung ging nun an den reproducirten Schwänzen dahin, dass an das Ende der ursprünglichen Wirbelsäule sich ein Knorpelrohr anfügt, welches, nächst der innern und der äussern Oberfläche verkalkt, eine weiche Masse einschliesst. Die Natur der letzteren war nicht genau festgestellt. Die Anordnung im Ganzen aber schien mir eine grosse Analogie zu haben mit der Anlage der Wirbelsäule um die Chorda dorsalis.

Dieser Vergleich des neugebildeten Strangs mit einer Chorda wurde später von zwei Seiten in ähnlicher Art wiederholt.

A. Müller²⁾ äussert sich: „Der Glaskörper der Chorda kann endlich auch wahrer Knorpel sein, wie ich am reproducirten Salamanderschwanz sah, wo sein Gewebe andern Knorpeln völlig gleicht. An den Knorpelfaden der Chorda setzten sich obere und untere Knorpelstrahlen nach dem Typus der embryonalen Entwicklung.“

Leydig³⁾ aber sagt: „Mitten durch die regenerirte Schwanzspitze (einer Eidechse) zog ein weisslicher Streifen, einer Chorda dorsalis vergleichbar, bestand aber nicht aus den grossen Zellen der Chordasubstanz der Fische und Batrachier, sondern aus kleinen spindelförmigen, eng aneinander liegenden Zellen.“

Mittlerweile hatten mich selbst weitere Untersuchungen belehrt, dass jenes Knorpelrohr nicht eine Chorda einschliesst, sondern einen seinerseits hohlen Strang, der aus dem Rückenmark hervowächst. Hiemit war natürlich die ganze Auffassung des Strangs verändert. Was aber an Interesse verloren wurde dadurch, dass ein epigonales Aequivalent der Chorda nicht mehr angenommen werden konnte, kam ein durch den Nachweis einer Regeneration an einem Organ von so grosser Dignität wie das Rückenmark. Diese Beobachtungen wurden theils in der Physikalisch-medicinischen Gesellschaft, theils auf der Naturforscherversammlung in Bonn vorgetragen.⁴⁾

Später scheint nur Gegenbaur⁵⁾ über die Sache etwas veröffentlicht zu haben. Seine Untersuchungen an Eidechsen führten ihn zu einem Resultat, welches mit dem von mir mitgetheilten fast völlig übereinstimmt. Auch nach ihm handelt es sich nicht um eine neugebildete Chorda, sondern die Wirbelsäule setzt sich in das Knorpelrohr, das Rückenmark in das Contentum des Centralkanals fort. Nur darin weicht Gegen-

2) Müller's Archiv 1853 S. 260.

3) Histologie 1857. S. 62.

4) Amtlicher Bericht für 1857 S. 198.

5) Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule 1862.

baur ab, dass nach ihm eine Regeneration des Rückenmarks nicht statt hat, und das im Innern des Knorpelrohrs liegende Gewebe nichts mit dem Rückenmark direct zu schaffen hat. Denn die neugebildete, an das Rückenmark sich anschliessende Masse scheine nicht aus Elementartheilen des Rückenmarks zu bestehen und der Kanal im Knorpelrohr habe nirgends regelmässige Communicationen nach Aussen. Aehnlich wie bei *Lacerta* fand Gegenbaur das neugebildete Schwanzskelet bei *Hemidactylus*. Das Knorpelrohr ist dickwandiger und hat hier und da nach oben gehende Communicationskanäle.

Soweit die bisher vorliegenden Angaben. Ich will nun im Folgenden einige weitere Beobachtungen an regenerirten Schwänzen von Tritonen und Eidechsen mittheilen. Es kann dabei nicht meine Absicht sein den Gegenstand nach allen Richtungen zu verfolgen, welche der Aufmerksamkeit würdig wären. Denn es steckt in demselben u. A. eine ganze Entwicklungsgeschichte fast sämtlicher Gewebe. Auch über das Aeusserliche des Regenerationshergangs, seine Schnelligkeit und Vollständigkeit je nach Zeit und Umständen kann ich nicht sehr viel beibringen und tröste mich darüber mit der Aussicht, dass ein mit solcher, wenn man so sagen darf, physiologischer Zoologie unserer Amphibien ganz besonders vertrauter Beobachter, Prof. Bruch, darüber später Mittheilungen machen wird. Ich werde mich hier auf die Wirbelsäule und das Rückenmark beschränken, deren Wiedererzeugung an sich schon sehr merkwürdige Thatsachen liefert.

I. Tritonen.

Das Material der Untersuchung bestand aus Exemplaren von *Triton täniatus* und *cristatus*, denen der Schwanz nachwuchs, nachdem er abgeschnitten worden war. Bei dem kleinen Triton betrug das Regenerirte nach einigen Monaten in mehreren Fällen etwa 5 Mm. Bei dem grossen wuchs einmal in zwei Monaten ein Stück von 4 Mm.; bei einem andern in 3 Monaten 7 Mm., bei einem dritten in 8 Monaten 8 Mm. Ohne Zweifel tritt unter günstigeren Umständen als die waren, deren sich diese Thiere erfreuten, die Reproduction in kürzerer Zeit und grösserer Ausdehnung ein, sowie eine längere Lebensdauer Manches noch mehr zur Entwicklung bringen würde.

a. Wirbelsäule.

Als Hauptresultat ist voranzustellen, dass sich eine *vollständige knorpelige Wirbelsäule entwickelt, welche aus einer Reihe von Körpern mit oberen und unteren Bogen besteht.*

Die *Axe des regenerirten Wirbelsystems* bildet ein continuirlicher Knorpelstrang, welcher sich unmittelbar an die Reihe der ursprünglichen Wirbelkörper anschliesst und am vorderen Ende die Dicke derselben erreicht. Bei zwei fast gleichen Exemplaren von Triton täniatus, wo an ein ursprüngliches Schwanzstück von 11—13 Mm. Länge sich ein neues von 5 Mm. anfügte, betrug die Dicke der letzten ursprünglichen Intervertebralknorpel 0,22—0,27 Mm., des in der Mitte eingeschnürten knöchernen Wirbels nur 0,18—0,2 und ebenso dick war der Anfang des neuen Knorpelstrangs. Nach hinten nimmt derselbe nur langsam an Dicke ab. Er ist im Allgemeinen rundlich, hier und da etwas herzförmig oder seitlich comprimirt.

Der *grösste Theil des Axenstrangs ist in einzelne Wirbelkörper gegliedert*, in einer Weise, welche sich viel näher an die Wirbelsäule der Embryonen höherer Wirbelthiere, als an die frühen Entwicklungsstadien der Tritonenwirbel anschliesst.

Es gliedern sich nämlich Wirbel und Intervertebralstellen durch die Form und Anordnung der Knorpelzellen sehr deutlich ab. s. Fig. 8 Tab. XXIV. Je in einem Wirbelkörper werden die Zellen mit ihren Höhlen grösser, blasig; je zwischen zwei Wirbeln sind sie senkrecht verlängert, aber von vorn nach hinten schmal, dabei so geordnet, dass ein senkrechter Längsdurchschnitt Züge zeigt, welche nach dem vorderen und hinteren Wirbel hin concav sind, von der Intervertebralebene aus sich nach den zwei Seiten auseinander wendend.

Am Anfangstheil des Regenerirten sind die Wirbel lang, die Intervertebralstellen kurz. Weiter nach hinten werden die Wirbel kürzer, und die Form der Knorpelzellen ist nicht mehr so verschieden, indem sie auch in den Wirbelkörpern weniger blasig, mehr flach von vorn nach hinten sind. Allmählig verwischt sich auch die charakteristische Anordnung immer mehr. Zuletzt wird der Strang kleinzellig, weicher und verliert nach und nach die Eigenthümlichkeit des Knorpels. Hier tritt dann erst eine raschere Abnahme in der Dicke des Stranges ein.

Es ist aus dem Gesagten ersichtlich, dass hier *von dem hinteren Ende her ein Nachwuchs sich allmählig vergrössernder Wirbel stattfindet*, in derselben Art, wie Knorpel auch sonst zu wachsen pflegen. Indem sich eine grössere Menge festerer

hyaliner Grundsubstanz bildet, wachsen die Zellen zuerst in einer Ebene (nach der Dicke des Knorpelstrangs). Durch Wachstum in der Richtung der Axe des Strangs wird dann vorwiegend ein Längenwachsthum, hier die Bildung längerer Wirbelkörper vermittelt. Die Urquelle weiteren Wachsthums neuer Wirbel aber liegt in der kleinzelligen Masse am hintern Ende des Knorpelstrangs.

Diese Verhältnisse werden besonders an Längsschnitten deutlich. Querschnitte zeigen an der Gränze des Knorpels, wie sonst, schmalere, in der Mitte grössere, blasige Höhlen und Zellen.

An den Axenstrang schliessen sich nun *obere und untere Bogen, welche ebenfalls aus hyalinem Knorpel bestehen*. Dieselben gehen nicht durch Auswachsen des Axenstrangs hervor, sondern sind selbstständige Bildungen, indem sie aus einer weichen Masse verknorpeln, welche eine Höhle ober- und unterhalb des Axenstrangs umgab. Die Bogen erreichen mitunter den Axenstrang vollständiger als dies an den (der Intervertebralganglien wegen) gezeichneten Figg. 1 und 2 der Fall ist. Aber auch wo sie dicht anstossen, bleibt eine Gränze durch die Anordnung der Knorpelzellen sichtbar und an den meisten Stellen bleibt ein mehr oder weniger faseriger Zwischenraum zwischen Wirbelkörper und Bogen.⁶⁾

In der Mittellinie sind in der Regel die rechten und linken Bogenhälften sowohl oben als unten continuirlich; nicht selten ist dort der Knorpel gerade besonders dick und etwas früher entwickelt als weiter gegen die Axe hin. Aber die Bogenhälften sind nicht in der ganzen Länge oben und unten geschlossen.

In der Regel sind die Bogen für die einzelnen Wirbel durch Zwischenräume getrennt, oft mit so grosser Regelmässigkeit als dies an einer normalen Wirbelsäule der Fall sein kann. (s. Fig. 8.)

Nicht selten aber sind doch die Bogen von etwas unregelmässiger Form, und zwar ist dies häufiger an den unteren und wieder an den vordersten Wirbeln besonders der Fall, an den letzteren wohl durch die stärkere Nachwirkung der Verletzung. Solche unregelmässige Auswüchse bilden nun hier und da Brücken von dem Bogen eines Wirbels zu dem des nächsten.

Diese Bogen treten später als die Wirbelkörper auf, wenn man vom Ende des

⁶⁾ Fig. 4 ist nach dem Endtheil eines ursprünglichen Schwanzes gezeichnet, entspricht aber, mit Ausnahme der stärkeren Verkalkung des Knorpels, zum Verwechseln anderen Schnitten welche von reproducirten Schwänzen angelertigt sind.

Schwanzes her untersucht, und die unteren nicht immer gleichzeitig mit den oberen, wiewohl hier meist wenig Unterschied ist.

Hingegen kommen bedeutende Verschiedenheiten in der Ausbildung des Scelets bei äusserlich sehr ähnlichen Exemplaren vor. Während bei den zwei erwähnten Exemplaren von *Triton taeniatus* 1 Mm. von der Schwanzspitze schon schöne knorpelige Bogen vorhanden waren, traten dieselben bei einem dritten Exemplare bei welchem das Regenerirte ebenfalls gegen 5 Mm. betrug, erst 3 Mm. von der Schwanzspitze auf und bei *Triton cristatus* habe ich ähnliche Erfahrungen gemacht.

Bei den meisten der von mir untersuchten Tritonen kam die Wirbelsäule nicht über das knorpelige Stadium hinaus. Es ist aber damit offenbar die Entwicklung nicht abgeschlossen. Bei dem letztgenannten *Triton taeniatus* fand sich an dem vordersten Theil der regenerirten Wirbelsäule eine dünne *knöcherne Schale an der Oberfläche des Knorpels*, sowohl des Körpers, als der Bogen. Diese Knochenschale geht durch Verkalkung der an den eigentlichen Knorpel anstossenden Schicht hervor, welche ein unvollkommen osteoides Gewebe, mit zackigen Zellen darstellt. Was zunächst hervorgeht, ist demnach auch kein exquisites, lamellöses Knochengewebe im engeren Sinne des Wortes. Die Schale kann zu einer gewissen Zeit auch so dünn sein, dass sie gar keine Zellen einschliesst. Eine Markraumbildung wurde am neuen Wirbelkörper dadurch angebahnt, dass von der knöchernen Schale einzelne Bälkchen in die umgebende weiche Substanz ausgingen, wie dies bei der normalen Entwicklung der Tritonwirbel und, ähnlich, bei den periostalen Knochenbildungen überhaupt stattfindet. Eine stärkere Entwicklung der genannten osteoiden Gränzschiebt des Knorpels, mit zackigen Höhlen, kam auch bei einem zweiten Exemplar, sowie bei *Triton cristatus* vor, jedoch ohne dass sie durch stärkere Verkalkung zu einer knöchernen Schale wurde; immerhin mochte eine grössere Lichtbrechung derselben vielleicht auf beginnende Verkalkung zu schieben sein.

Während also Knochenbildung durch Auflagerung auf die Aussenfläche des Knorpels an der neugebildeten Wirbelsäule vorkommen kann, habe ich eine Umwandlung des neuen Knorpels in Mark durch nachträgliche Auflösung der Grundsubstanz noch nicht beobachtet, vielleicht jedoch nur wegen zu kurzen Bestehens der reproducirten Theile.

Es musste nun wohl die Verschiedenheit der neugebildeten Wirbelkörper von den normalen.¹⁾ und die Erfahrungen welche insbesondere Kölliker über die Eigenthüm-

¹⁾ Siehe Gegenbaur, a. a. O.

lichkeiten des Endes der Wirbelsäule bei vielen Fischen gemacht hat, dazu auffordern, das Ende des normalen Tritonschwanzes zu untersuchen.

Dabei zeigte sich in der That, dass bei unseren drei Tritonarten *die Wirbelsäule nicht mit einem knöchernen Wirbel endigt, sondern in einen knorpeligen Strang ausläuft*. Die regenerirte Wirbelsäule schliesst sich in vielen Beziehungen an dieses abweichende Ende der normalen Wirbelsäule an.

Zur Untersuchung dienen, bequemer, successive Querschnitte, oder, vollständiger aber schwieriger, Längsschnitte des Schwanzendes.

Bei *Triton igneus* folgte auf einen knöchernen, markhaltigen Wirbel von 0,4 Länge, durch eine Intervertebralstelle geschieden, ein Wirbel aus verkalktem Knorpel, 0,185 Mm. lang 0,125 hoch, mit einem schwach entwickelten Bogen. Hierauf kam, mit plötzlichem Absatz, eine Strecke von 0,075 Länge und Höhe, wo die Knorpelzellen senkrecht verlängert waren, wiewohl nicht so stark als an andern Intervertebralstellen. Die Partie hatte aber die grösste Aehnlichkeit mit der eigenthümlich stark eingeschnürten hinteren Partie des Intervertebralknorpels an den vorderen Schwanzwirbeln, welche schon von der Knochenschale des nächsten knöchernen Wirbels umschlossen, aber durch einen ringförmigen Hohlraum davon geschieden wird. Dann nahm der Knorpel nochmal auf eine Strecke von 0,04 Mm. einen Durchmesser von 0,11 an, wurde grossblasiger und glänzender, (wahrscheinlich etwas verkalkt), um dann in einen Strang überzugehen, der sich ohne scharfe Gränze in reiches kleinzelliges Gewebe verlor. Fig. 7, zeigt einen Querschnitt in dieser Gegend, welcher mit dem Querschnitt des regenerirten Schwanzes Fig. 6 fast identisch ist.

Bei *Triton cristatus* zeigte sich eine noch grössere Zahl rudimentärer, bloss knorpeliger Schwanzwirbel, indem auf den letzten knöchernen Wirbel 4 Abschnitte folgten, wo der Körper bloss aus verkalktem Knorpel bestand, an Grösse und Entwicklung immer abnehmend, (der erste 0,36 lang, der letzte 0,1 Mm.) durch wenig ausgeprägte Intervertebralknorpel getrennt. Endlich ging ein Strang aus unvollkommenem Knorpel noch 0,25 Mm. weit in das weiche Schwanzende. Auch knorpelige Bogen sind vorhanden an den vorderen der knorpeligen Wirbelkörper.

Bei *Triton taeniatus* ergaben Querschnitte, von hinten anfangend, als erste Andeutung der Wirbelsäule einen hellen Fleck aus unentwickeltem Knorpel. Nachdem dieser dicker geworden und mehr differenzirt ist, tritt rechts und links ein Stück einer Knochenschale auf, (s. Fig. 3.) welche alsbald zu einem Ring zusammenfliessen, anfänglich ohne eingeschlossene Knochenkörper. Dann erst verkalkt der Knorpel im Innern,

zugleich treten obere und untere knorpelige Bogen auf, welche alsbald ebenfalls von einer Knochenkruste umgeben werden, und zwar sowohl an ihrer äusseren als inneren Oberfläche. Diese Kruste ist der des Körpers continuirlich. (s. Fig. 4.) Hier sind nun die äusserst zierlichen Querschnitte denen der regenerirten Schwänze vollkommen ähnlich, mit Ausnahme der stärkeren Verkalkung. Indem der Knorpel schwindet, tritt dann ein markhaltiger Wirbel von bekannter Formation auf.

Die untersuchten Tritonen waren erwachsen, doch kann ich bestimmte Grösseangaben nicht machen. Es ist sogar wahrscheinlich, dass dieselben noch eines gewissen Wachsthumms des Schwanzes fähig gewesen wären. Aber wohl darf man als sicher annehmen, dass die unvollkommenen Schwanzwirbel und der Knorpelfaden sich nie mehr in ächte knöcherne Wirbel verwandelt hätten.

Es besitzen also die Tritonen bleibend ein eigenthümlich gebautes Schwanzende.

Natürlich erhebt sich die Frage nach dem Verhältniss zur Chorda. Ich habe von derselben hier nichts gesehen, wiewohl ihre Reste in den Intervertebralstellen der vorderen Schwanzwirbel sowohl an Quer- als an Längs-Schnitten leicht zu sehen sind. Ist die Chorda im Schwanzende innerhalb des Knorpels spurlos verschwunden, oder hat sie sich selbst in den Knorpelstrang umgewandelt? Im letzten Fall würde die Auffassung von A. Müller, welcher letzteren bei den regenerirten Schwänzen mit einer Chorda verglich, etwas für sich haben. Es ist aber nicht wohl anzunehmen, da sich der Knorpelstrang des normalen Schwanzendes an den Intervertebralknorpel anschliesst, hinten diffus in eine weiche Masse ausgeht, und der so sehr ähnliche regenerirte Knorpelstrang sicher nicht aus der eigentlichen Chorda entstand.

Hingegen muss die nicht unwichtige Frage entstehen, ob nicht eine Anzahl von Wirbeln, wenn auch rudimentären, aus dem hintern Ende der skeletbildenden Schicht hervorgehen können, durch welches nie die Chorda hindurchgegangen war. Diese Frage hatte sich mir schon früher aufgedrängt, gelegentlich der Untersuchung der Schwänze an Säugethierembryonen, allein das Material reichte nicht zur Sicherstellung hin, und bei Tritonen ist eine solche auch nur (u. A. durch Zählungen der Wirbel) bei Larven zu erwarten. Der etwaige Nachweis von Wirbeln, welche sich aus einem Strang abgliedern unabhängig von der Chorda, würde auch für die Auffassung der Gliederung an dem vordern Ende der Wirbelsäule nicht ohne Einfluss sein.

Bei Froschlerven kommt übrigens eine sehr vollkommene Regeneration der Chorda vor, wenn man den Schwanz abschneidet.

b. Rückenmark.

Wenn man das Rückenmark in dem ursprünglichen Schwanz von Tritonen auf Querschnitten verfolgt, so findet man dasselbe bis weit hinter in der bekannten charakteristischen Anordnung. Um einen Kanal her liegt im Innern eine blasse, zellige Masse, während eine peripherische Zone von den Querschnitten longitudinaler Nervenfasern eingenommen wird. Gegen das hintere Ende verlieren sich die letztern allmählig und es bleibt zuletzt nur der Kanal mit seiner nächsten Umgebung übrig: radiär gestellte, etwas cylindrische Zellen, an welche sich mehr oder weniger deutlich noch eine Lage kleiner rundlicher Zellen anschliesst.

Dieses Filum terminale von 0,045 Mm. Durchmesser tritt in Querschnitten, welche man vom hinteren Ende her macht, fast zugleich mit dem hellen Fleck auf, welcher aus unentwickeltem Knorpel bestehend, das rudimentäre Ende der Wirbelsäule bezeichnet. Erst merklich später treten knorpelige Bogen auf; *es geht also das Rückenmark über die eigentlichen Wirbel, insbesondere über den Wirbelkanal hinaus.* Die skeletbildende Schicht ist wenigstens nicht zu der Bildung von Knorpel oder Knochen gekommen, es ist aber anfänglich nicht einmal eine eigene fibröse Lage als von dem umgebenden pigmentirten Gewebe abgegränzte Wand des Raums für das Rückenmark zu erkennen.

In regenerirten Schwänzen zeigt sich nun, wenn man Querschnitte von rückwärts her macht, genau dieselbe Bildung. *Ein Filum mit radiär um ein Lumen gestellten Zellen tritt ziemlich zugleich mit dem Knorpelfaden, vor den Bogen auf.* Ein Blick auf Fig. 7, welche den Querschnitt eines ursprünglichen Schwanzendes von Triton igneus darstellt und Fig. 6, welche den regenerirten Schwanz von Triton cristatus zeigt, genügt, die vollständige Uebereinstimmung darzulegen.

Weiter nach vorn geht nun aus diesem Filum ein Rückenmark hervor, welches der ursprünglichen fast vollständig gleich ist, nur etwas weniger stark und regelmässig entwickelt (s. Fig. 1. Tab. XXIV.).

Der Kanal liegt sowohl bei Triton taeniatus als cristatus sehr excentrisch nach der Bauchseite. Um ihn her stehen radial Zellen von schwach cylindrischer Form, welche von rundlich - polygonalen, blassen Zellen umgeben werden. An der untern Seite erreichen die Cylinderzellen die Oberfläche des Rückenmarks unmittelbar oder es liegt nur eine Reihe anderer Zellen darüber. An der Seite wird die Zahl der letzteren

immer grösser und nach oben, wohin die Entfernung vom Kanal aus am grössten ist, liegen deren etwa 6 Reihen, so dass sie auch dort an die Oberfläche stossen. Die Grösse der Zellen, welche den Kern eng umgeben, ist 0,0075 bis 0,01 Mm. Die dunkle Zone aussen herum ist nicht so stark als beim ursprünglichen Rückenmark und bloss an den Seiten vorhanden, da die Zellen der inneren, blassen Substanz in der oberen und unteren Mittellinie die Oberfläche erreichen. Die dunkeln Punkte auf dem Querschnitt der äussern Zone werden, wie im ursprünglichen Rückenmark, nachweislich durch Querschnitte von Fasern erzeugt, welche den Charakter feiner Nervenfasern haben.

Der Durchmesser des regenerirten Rückenmarks betrug bei *Triton taeniatus* mit 5 Mm. Neubildung etwa 0,125 Mm. am Anfang derselben. Höher oben in dem ursprünglichen Schwanztheil desselben Thieres war sie allerdings 0,27 Mm., allein in dem hinteren, dünneren Theil ursprünglicher Schwänze beträgt sie auch nur 0,1 Mm., wo das Rückenmark bereits vollkommen mit seinen Substanzen entwickelt ist.

Man darf also den neugebildeten Strang, welcher die Höhle der oberen Wirbelbogen füllt, mit Recht als ein wirkliches Rückenmark ansprechen. Denn, wenn die histologischen Elemente klein und wenig deutlich sind, so ist dies an dem ursprünglichen Rückenmark fast in derselben Weise der Fall.

Für die Vollkommenheit der Neubildung des gesammten Wirbelsystems ist nun noch ein Punkt bezeichnend.

Der regenerirte Schwanztheil enthält jederseits eine Reihe von Spinalganglien.

Diese werden von Zellenhaufen dargestellt, welche an der Basis der oberen Bogen, zwischen und neben denselben liegen. Weit hinten sind die Zellen an Zahl und Differenzirung von den übrigen der Umgehung schwach entwickelt. Weiter vorn aber werden sie unverkennbar. Sie sind durch einen grossen, bläschenförmigen Kern von 0,01 bis 0,125 Mm. ausgezeichnet, um welchen die schwach polyedrische Zelle ziemlich eng anliegt. Ihre Bedeutung wird durch den Vergleich mit den Ganglien des ursprünglichen Schwanzes festgestellt. Diese sind hier ziemlich gross (0,1 Mm. und darüber), so dass je ein Paar zusammen häufig der Grösse des Rückenmarks gleichkommt. Die regenerirten Ganglien dagegen erreichten bei *Triton taeniatus* nur die Hälfte jener Grösse⁵⁾. Lage und Zusammensetzung ist aber dieselbe, nur dass die Zellen und Kerne der ursprünglichen Ganglien etwas grösser sind. Doppelte Nerven-

⁵⁾ Bei *Triton cristatus* wurden die vordersten etwas grösser. Auch für die einzelnen Zellen gilt dies bei dem ältesten Exemplar, wo auch von dem Ganglion ausgehende Nervenstämmchen zu erkennen waren.

wurzeln konnte ich an den regenerirten Stücken nicht sehen, wie an dem ursprünglichen Rückenmark, wohl aber einen zellig-streifigen Strang vom Rückenmark zu den Ganglien. Da die Umgebung sehr dicht anlag, ist vielleicht in günstigeren Fällen auch diese wichtige Eigenthümlichkeit zu finden.

Bei dem unmittelbaren Uebergang des alten Rückenmarkes in das neu erzeugte ist es wahrscheinlich, dass letzteres durch Vermehrung der Elemente des ersteren herausgewachsen ist. Doch habe ich hierüber noch keine sichern Beobachtungen machen können. Hingegen muss offenbar *das Wachstum des einmal angelegten Rückenmarkes als ein sehr kräftiges* bezeichnet werden. Hiefür spricht, dass dasselbe so weit in das Schwanzende hinaus ragt, und dass es den Kanal der Wirbelbogen sehr vollständig ausfüllt. Auch hierin gleicht der neu erzeugte Schwanz dem hintern Ende des ursprünglichen, während weiter vorn mehr Raum zwischen Rückenmark und Wirbelkanal bleibt. Beide Stellen schliessen sich an das Verhalten von Embryonen an, wo die Centraltheile des Nervensystems in früher Zeit gross gegenüber ihren Umgebungen sind.

Das durch den Verlust des Schwanzes hervorgerufene Auswachsen, oder die Wucherung des Rückenmarks führt nun in manchen Fällen zu *Zuständen, welche sich von der einfachen Regeneration entfernen und zuletzt entschieden pathologisch zu nennen sind*, sofern überhaupt eine solche Scheidung zulässig ist.

Ein Triton cristatus hatte in 8—9 Monaten 8 Mm. neuen Schwanzes erzeugt. Die Wirbelsäule verhielt sich ganz wie oben dargestellt ist. Auch das Rückenmark sowie die Intervertebralganglien fehlten nicht; aber eine Anzahl Querschnitte nahe am Anfang des Regenerirten zeigte im Rückenmark 3 Kanäle, jeden von den radiär gestellten Zellen umgeben (s. Fig. 2 Tab. XXIV.). Aussenher lag, den Wirbelkanal völlig füllend, eine trübe Masse, in der Fasern nicht mit völliger Sicherheit zu erkennen waren. Weiter hinten war der Kanal wieder einfach auf dem Querschnitt. Dies, sowie die schiefe Richtung der 3 Kanäle an den Durchschnitten, endlich Längenschnitte, sprach dafür, dass es sich nicht um eine Theilung des Kanals, sondern um starke *Windungen* desselben handelt, wobei das Rückenmark sich je an den weiteren Stellen des Wirbelkanals streckenweise angeschwollen zeigte. Dieser eigenthümliche Befund muss wohl auf ein unverhältnissmässiges Wachstum des Rückenmarkes, besonders in seinem mittlern Theil, bezogen werden.

Zwei Exemplare von Triton taeniatus, wo der Schwanz nur als ein $1\frac{1}{2}$ und $1\frac{3}{4}$ Mm. langes Spitzchen nachgewachsen war, zeigten stärkere Abweichungen. In beiden war nur ein dünner Faden unentwickelten Knorpels, ohne Bogen, zu finden.

Ueber demselben lag in dem einem Fall eine Höhle, welche sich an den ursprünglichen Wirbelkanal anschloss, oben leer, d. h. mit Flüssigkeit gefüllt war, und das Rückenmark in dem Endtheil des ursprünglichen Schwanzes war trüb, dick und unregelmässig. In dem zweiten Fall war das Regenerirte grösstentheils von einer sehr weiten Höhle (0,45 hoch, 0,17 breit) eingenommen, welche eine zellige eiterartige Masse enthielt. Diese Höhle hatte sich hinten nach abwärts neben den rudimentären Knorpelfaden gedrängt (Fig. 5.); vorn kam sie ganz über denselben zu liegen und der Inhalt schloss sich unmittelbar an das Rückenmark an. Dieses war aber in der ganzen Länge des ursprünglichen Schwanzes verdickt und trüb, und die regelmässige Anordnung nicht zu erkennen. Es hatte hier offenbar ein entzündlicher Vorgang nicht nur die gewöhnliche Regeneration gestört, sondern weit hinauf das Rückenmark betroffen, ohne jedoch die Regeneration des Uebrigen ganz aufzuheben. Die Wand des Hohlraums in dem neugebildeten Stück enthielt ringsum Gruppen neugebildeter Muskelfasern.

II. Eidechsen.

Das verwendete Material bestand grösstentheils aus Eidechsen, welche mit bereits regenerirten Schwänzen eingefangen wurden. Die Länge des Regenerirten betrug bis zu 6 Cm.

Die bereits bekannte Haupteigenthümlichkeit des regenerirten Schwanzes besteht darin, dass derselbe *statt einer Wirbelsäule von einem Knorpelstrang durchzogen wird, dessen Höhle sich an die der ursprünglichen Wirbelsäule anschliesst.*

Wo die Regeneration bereits weiter vorgeschritten ist, hat das Knorpelrohr vorn etwa den Durchmesser der Schwanzwirbel, und verjüngt sich gegen das hintere Ende allmählig. Ueber den inneren Bau geben zunächst *Querschnitte* bequemen Aufschluss, welche nebenbei, wenn man sie durch den ganzen gut erhärteten Schwanz anfertigt und färbt, zu den zierlichsten Objecten gehören, welche man sehen kann.

Das *Knorpelrohr* bildet an solchen Schnitten einen Ring, der an der inneren und äusseren Oberfläche mit einer Gränzschrift versehen ist, welche kleine verlängerte und concentrisch gegen die Axe liegende Körperchen hat, übrigens von sehr verschiedener Dicke vorkommt. Die mittlere, meist grösste Zone des Rings besteht dagegen aus grösseren meist scharf polygonalen Knorpelhöhlen mit hyaliner Zwischensubstanz. Da

diese nicht in Gruppen liegen, hat der Schnitt ein netzartiges Ansehen. Wo der grosszellige Knorpel in die Gränzschrift übergeht, also nahe der innern und äussern Oberfläche, ist eine Verkalkung der Zwischensubstanz eingetreten, die meist homogen, nur in kleineren Strecken krümelig ist. Die Dicke der verkalkten Zone wechselt sehr. Am Anfang und gegen das Ende des Rohrs erreichen sich gewöhnlich beide Zonen, indem fleckweise auch der mittlere Theil des Knorpels verkalkt. Aber auch an andern Stellen kommt ein solches Durchgreifen der Verkalkung vor, und wo seitliche Oeffnungen an dem Rohr vorkommen, werden sie meist von einer Kalkkruste bekleidet, welche so die innere und die äussere Kalkzone in Verbindung setzt.

In Schwänzen, deren Regeneration noch weniger vorgeschritten ist, findet man das ganze Knorpelrohr aus kleinzelliger Substanz ohne Verkalkung gebildet, das Lumen desselben beträchtlich geringer, so dass es von dem als Rückenmark zu bezeichnenden Strang ganz ausgefüllt wird.

Die Querschnitte belehren ferner über die Form des Knorpelrohrs, welche oft nur beiläufig rundlich ist, und es ist hervorzuheben, dass besonders gegen das vordere Ende häufig Unregelmässigkeiten vorkommen, die damit zusammenhängen, dass dort der Beginn der Regeneration die grössten Schwierigkeiten zu überwinden hatte. Auch ein grosses Gefäss, welches nicht selten dort den Knorpel durchbohrt, oder eine Strecke in ihm verläuft, bedingt häufig eine Modification. Fast immer aber ist in derselben Gegend das Knorpelrohr unten merklich dicker, was durch den Anschluss an den stärkeren Wirbelkörper bedingt wird. So entsteht eine herzähnliche Form, welche schon an sehr jungen Objecten zu finden ist. Ist der Knorpel unten zugleich breiter, so erhält er bisweilen eine Furche, welche gegen die dort gelegenen Hauptgefässe gerichtet ist⁹⁾.

Was ist nun der Inhalt des Knorpelrohrs? Bindegewebe, manchmal mit zierlichen sternförmigen Körperchen, Blutgefässe, ramificirte Pigmentzellen, an einzelnen Stellen Fettzellen, ausserdem aber insbesondere ein Strang, den ich nachher als Rückenmark weiter zu betrachten habe.

Vorerst muss *das vordere Ende des Knorpelrohrs in seinem Verhältniss zur ursprünglichen Wirbelsäule* festgestellt werden. Hier gibt ein guter medianer Längen-

⁹⁾ Beispielsweise gebe ich einige Maasse von einem 5½ Cm. lang regenerirten Schwanz. Der Durchmesser eines der letzten Wirbelkörper betrug 0,32 Mm. Der Knorpel an seinem Anfang unten 0,15, oben 0,28, das Lumen 0,2. Ein Cm. weiterhin: Dicke des Knorpels 0,18—0,23; 3 Cm. vom Anfang: Dicke des Knorpels 0,14—0,18, Lumen 0,13; 4 Cm. vom Anfang: Dicke des Knorpels 0,135—0,16, Lumen 0,125; endlich 5 Mm. vom Ende: Dicke des Knorpels 0,09—0,12; Lumen 0,1 Mm.

schnitt die beste Auskunft (s. Fig. 2. Tab. XXV.). In allen von mir genau untersuchten Fällen schloss sich das Knorpelrohr unmittelbar an ein stehen gebliebenes Stück eines knöchernen Wirbels an, und zwar unten an den Körper, oben an den Bogen.

Eine Vergleichung der weiter vorn gelegenen Wirbel zeigt, dass dies Stück nichts anderes ist, als die vordere (kleinere) Hälfte des Wirbels, welche nach Cuvier an den Schwanzwirbeln der Eidechsen durch eine Querspalte von der hinteren Hälfte getrennt ist. Gegenbaur hat gezeigt, dass diese Spalte durch einen tief durchgreifenden Markraum erzeugt wird. Um diese Spalte zu zeigen, ist in Fig. 2. Tab. XXV. der nächst-vordere Wirbel mit aufgenommen. Diese Spalte bildet offenbar den Locus minoris resistentiae des Eidechsen Schwanzes und ihre Anwesenheit bedingt ohne Zweifel zum Theil die bekannte Leichtigkeit der Abtrennung.

Vielleicht ist dafür, dass diese Trennung in der Regel durch die Querspalte des Wirbels zu gehen scheint, noch ein anderer Punkt bemerkenswerth. Es sind nämlich die Schwanzwirbel der Eidechsen wenigstens sehr häufig nicht durch Gelenke verbunden, sondern der Intervertebralknorpel verbindet je zwei Wirbel unmittelbar, ohne dass es zu der Bildung einer Höhle gekommen ist¹⁰⁾. Auch hier also finden wir am Schwanz die Entwicklung oder die Differenzirung der Wirbelsäule weniger weit gediehen, als an andern Abschnitten.

Im Einzelnen ergeben sich nun folgende Verhältnisse des Anschlusses des neuen Knorpelrohrs an das alte Stück des Wirbelkörpers:

Der Knorpel ist in alle Unebenheiten des Knochens und seiner Markräume so eingelassen, dass beide in dem innigsten Zusammenhang stehen. Wahrscheinlich sind die Zellen des Markes sogar an seiner Production wesentlich betheilig. Die innige Berührung verkalkenden Knorpels mit ächtem Knochen und Mark ist so häufig, dass sie nicht auffallen kann. Entsprechend der grösseren Dicke des Wirbelkörpers als des Bogens ist der Knorpel anfänglich unten beträchtlich dicker. Bei manchen, offenbar seit lange regenerirten Schwänzen tritt dann ein weiteres Stadium ein durch Bildung von Markräumen in dem verkalkten Knorpel und Entstehung neuer, echter Knochensubstanz, welche namentlich die Oberfläche des Knorpels mitunter ziemlich weithin überzieht¹¹⁾.

¹⁰⁾ Doch habe ich einmal auch eine Gelenkspalte an vorderen Schwanzwirbeln gefunden.

¹¹⁾ Ein Eidechsen Schwanz, der offenbar erst ganz kurzlich abgebrochen war, zeigte eine halbkugelige Erhebung, die bereits von geschichteter Epidermis bekleidet war. Darunter befand sich eine lebhaft wuchernde Zellenmasse mit Blutgefässen, der Rückenmarkskanal erstreckte sich bis nahe unter die Haut, aber von dem Wirbel waren ausser dem verkalkten Intervertebralknorpel nur wenige Balkchen des Körpers und Bogens übrig

So ist eine völlige Fusion des Anfangs des Knorpelrohrs mit dem Wirbel-Rest eingetreten und Querschnitte, welche nach Kenntniss des Längsschnitts sehr einfach zu deuten sind, werden ausserdem sehr leicht verwirrend; man kommt aus einem Knorpelrohr, in welchem Markräume auftreten und an welchem da und dort Knochenbeleg auftritt, so allmählig in einen völligen Wirbel hinein, dass man diesen leicht für ganz neugebildet halten könnte.

Die Querschnitte werden an der Uebergangsstelle ausserdem durch die Betheiligung der Bogen und Fortsätze complicirt. Ein Stück des oberen Bogens scheint in der Regel stehen zu bleiben, aber es ist dies sehr verschieden gross. Es hängt dies damit zusammen, dass, wie ich sehe, die Spalte im Bogen nicht regelmässig durchgeht. Wenn nun viel stehen geblieben ist, so bilden sich knorpelige Auswüchse, an denen wieder Verkalkung und Bildung von Knochensubstanz und Mark vorkommt. Dasselbe ist ganz gewöhnlich an dem unteren Bogen mit seinem Dorn der Fall (*i* Fig. 2.). Da er am Intervertebralknorpel haftet, so bleibt er stehen, und bildet einen Vorsprung, an den sich die oben genannten Vorgänge ebenfalls anschliessen, mehr oder weniger getrennt von dem Knorpelrohr.

Längsschnitte der Basis des Knorpelrohrs zeigen ferner die Caudalgefässe (von denen Fig. 2 bloss die Vene getroffen ist), deren Regeneration auch hier durch einen Plexus kleinerer Gefässe, von denen sich einzelne später erweitern, eingeleitet wird.

Vor Allem aber zeigen jene Schnitte *die Continuität des oben als Inhalt des Knorpelrohrs erwähnten Strangs mit dem Rückenmark.*

Das Rückenmark ändert im ursprünglichen Theil des Schwanzes seine Form, so dass es am vordern Theil eines Wirbels und Intervertebralknorpel breit aber niedrig wird, während es sonst eher rundlich-viereckig ist. Es erscheint also von oben gesehen an den erstgenannten Stellen knotig, auf dem senkrechten Längsschnitt aber je zwischen denselben.

Das am letzten Intervertebralknorpel bereits niedriger aussehende Rückenmark setzt sich nun, allmählig noch dünner werdend, sehr deutlich in das Innere des Knorpelrohrs fort, und zwar bis an das äusserste Ende desselben.

geblieben, welche in die junge Zellenmasse hineinragend, die deutlichsten Spuren der Resorption an sich trugen. Nach der ganzen Anordnung musste wohl der Wirbel an der gewöhnlichen Stelle abgebrochen, der stehengebliebene vordere Theil aber einer fast volligen Auflösung anheimgefallen sein. Wenn dies der gewöhnliche Hergang ist, würde allerdings auch das knocherne Stück, welches das neue Knorpelrohr mit dem letzten Intervertebralknorpel zu verbinden pflegt, als fast ganz neugebildet anzusehen sein.

In diesem aus dem Rückenmark hervorstehenden Strang sind nun nervöse Elemente mit Sicherheit nachzuweisen.

Der Bau desselben ist nämlich der folgende:

Im Innern zieht durchweg ein scharfbegrenztes Lumen von etwa 0,01 Mm. hin, welches eine Fortsetzung des Rückenmarkskanals ist. Um das Lumen her stehen kleine Cylinderzellen, auf welche noch andere rundlich-polygonale Zellen nach aussen folgen. Ob die Cylinderzellen flimmern, kann ich nicht sagen, die erhärteten Präparate zeigen meist einen starken Saum, der im hintern Theil des Strangs sehr scharf zu sein pflegt, während er weit vorn öfters wie gekerbt aussieht. In dem hintern, dünnern Theil des Knorpelrohrs ist nichts weiter zu erkennen und der Strang misst im Ganzen dort nur 0,04 Mm. Der Querschnitt ist dem vom Ende des Rückenmarks bei den Tritonen ganz ähnlich; der Längsschnitt trifft oft weithin das Lumen, so dass man sehr scharfe Profilansichten erhält, welche weit hinten mitunter bloss eine einzige Lage von Zellen zeigen (Fig. 5. Tab. XXV.).

Weiter vorn aber ist in älteren Schwänzen um die cylindrischen Zellen her eine grössere Ansammlung von rundlich-polygonalen Zellen und eine peripherische Lage von Nervenfasern vorhanden.

Diese Anordnung ist am besten an Querschnitten zu erkennen, wobei sich ein Durchmesser des ganzen Stranges von 0,05—0,09 Mm. ergibt (Fig. 3. Tab. XXV.). Hier bilden die Zellen eine innere helle Zone, welche rings von einer dunkeln umgeben wird, jedoch ohne lineare Gränze. Die dunkle Zone besteht aus verschiedenen grossen dunkeln Punkten, welche durch eine helle Zwischensubstanz so in Bündel getheilt sind, dass eine radiäre, sectorenartige Anordnung entsteht. Die Punkte aber erweisen sich als Querschnitte von Fasern. Ich habe dieselben zwar noch nicht frisch gesehen, allein in der Flüssigkeit conservirt, welche ich für Augen anzuwenden pflege, haben sie vollkommen den Charakter feiner *markhaltiger Nervenfasern*. Ihr Durchmesser beträgt kaum über 0,0025 Mm., meist 0,001—2. Die Menge dieser Fasern, d. i. die Breite der äussern dunkeln Schicht des Strangs ist am vordern Theil des Schwanzes am grössten: nach hinten verlieren sie sich allmählig, doch sind sie in grösseren Schwänzen mehrere Cm. weit nachzuweisen.

Schwieriger sind die zelligen Elemente zu beurtheilen. Sie sind meist nur gegen 0,003—5 Mm. gross, und ihre nervöse Bedeutung lässt sich um so weniger erweisen, als eine entschiedene Trennung von den Cylinderzellen des Kanals nicht zu erkennen ist. Doch scheinen sie sich an Grösse, Lage und Ansehen vorn an die multipolaren

Zellen des ursprünglichen Marks allmählig anzuschliessen, und die Analogie des Tritonenschwanzes ist der Annahme ihrer nervösen Natur günstig.

Die Frage wäre zunächst durch physiologische Versuche zur Lösung zu bringen und ich habe seit längerer Zeit die sich bietende Gelegenheit benützt, zu sehen, *ob der regenerirte Schwanz für sich die Fähigkeit hat, Reflexe zu erzeugen.* In Verbindung mit dem ursprünglichen Rückenmark erweist sich der regenerirte Schwanz so empfindlich als der ursprüngliche, allein dies erklärt sich durch die denselben durchziehenden starken und histologisch, wie ich schon früher bemerkte, sehr vollkommen entwickelte Stämmchen dunkel-randiger Nervenfasern, welche von den peripherischen Nerven des Schwanzstummels ausgehen. Diese Fasern erreichen gegen 0,006 Mm. Dicke. Sie reichen auch aus, die automatischen Bewegungen zu erklären, welche der regenerirte Schwanz so gut macht, wie der ursprüngliche. Wenn man eine Eidechse decapitirt, so macht sie meist wenig Bewegungen: fährt man aber fort, stückweise das Rückenmark nach hinten wegzunehmen, so fängt der Schwanz an immer heftiger, hin- und herzuschlagen, und isolirte Stücke des Schwanzes thun dies auch. Der vordere Theil des Rückenmarks aber scheint ein Hinderniss für diese Bewegungen zu enthalten. Regenerirte Schwänze machen diese Bewegungen noch, wenn nur noch wenige Millimeter des ursprünglichen Schwanzes damit in Verbindung sind, hören aber auf, sowie man dieses kurze Stück entfernt. Es reicht also dasselbe aus, um diese Bewegungen in dem ganzen nach hinten folgenden Schwanz von 5 Cm. Länge zu bewirken.

Ebenso wie die automatischen Bewegungen hörten in 5 Fällen die Reflexbewegungen nach mechanischer Reizung auf, sobald das ursprüngliche Rückenmark entfernt war. Ein einziges Mal, an einer Eidechse, deren regenerirter Schwanz die bedeutende Länge von 6 Cm. erreichte, machte derselbe, unterhalb der Regenerationsgränze abgeschnitten, noch leise, aber deutliche Bewegungen, welche stärker zu werden schienen, wenn der Schwanz auf dem Rücken lag, und die Schnittfläche der Axe mit einer Nadel gereizt wurde. An dieser Eidechse zeigte später die anatomische Untersuchung allerdings eine sehr wohl entwickelte Fortsetzung des Rückenmarks in den regenerirten Theil, mit sehr starker Schicht dunkler Nervenfasern, aber Ganglienzellen waren auch nicht mit Entschiedenheit zu erkennen und so kann der Fall vorläufig kaum als beweisend gelten.

Es fehlt nämlich vor Allem der Nachweis, dass von dem regenerirten Rückenmarksstrang Nervenfasern zu den peripherischen Theilen gelangen können. Gegen-

baur hat hervorgehoben, dass das Knorpelrohr bei Eidechsen nirgends regelmässige Oeffnungen besitze. Es sind allerdings auch bei Eidechsen solche Oeffnungen da und dort, manchmal gar nicht selten vorhanden, allein sie sind in der That keineswegs regelmässig, gehn in mehreren Fällen wenigstens, wiewohl nicht immer, nach abwärts und man sieht Blutgefässe durch dieselben verlaufen. In einem einzigen Fall glaubte ich zwei Nervenfasern durch eine solche Oeffnung gehn zu sehen, doch war es nicht vollkommen sicher.

Es ist somit eine beträchtliche physiologische Wirksamkeit des neugebildeten Nervenstrangs zweifelhaft, aber die Möglichkeit eines gewissen Einflusses nicht ganz zu leugnen. Man könnte schliesslich daran denken, dass die neugebildete Masse bloss auf dem Umweg durch den erhaltenen Theil des ursprünglichen Rückenmarkes wirksam wäre, im andern Fall aber, ob nicht das hintere Stück des ursprünglichen Rückenmarkes eine Veränderung dadurch erfährt, dass sein Gebiet so bedeutend vergrössert ist. Eine Wucherung und Neubildung in demselben ist ja jedenfalls gegeben, und es fragt sich nur welche Elemente sie betrifft.

Bemerkt sei noch, dass das Rückenmark bisweilen an dem frischen Schwanzstumpf etwas vorsteht, also leicht ein kleines Stückchen desselben hindurch in die neue Masse aufgenommen werden kann.

Schliesslich ist das *Verhalten des Knorpelrohrs und des darin enthaltenen Strangs in dem äussersten Ende des Schwanzes* bemerkenswerth.

Dasselbe ist nicht immer gleich. In der Regel geht der Schwanz in ein kleines Höckerchen aus, das über die allmählig kleiner gewordenen Schuppenreihen etwas vorsteht. Bis an oder in dasselbe erstreckt sich das Knorpelrohr, nachdem auch an älteren Exemplaren die Verkalkung desselben aufgehört hat. Meist geht dann der dünn und kleinzellig gewordene Knorpel ohne scharfe Gränze in das übrige pigmentirte Gewebe über. Der hohle Rückenmarksstrang aber, oder wenn man lieber will, das *Filum terminale* tritt auch in dieses wenig differenzirte Gewebe ein, und ist sowohl auf Quer- als Längsschnitten bis ganz nahe unter die Epidermis zu verfolgen. An einem besonders gelungenen Schnitt eines 5 ½ Cm. lang regenerirten Schwanzes endigte der kleinzellige Knorpel ziemlich scharf oben 0,07, unten 0,06 Mm. von der Epidermis der Spitze; das *Filum* aber, dessen Lumen nach einer vorhergehenden Verengung sich auf 0,015 erweitert hatte, gerade wo es aus der Oeffnung des Knorpelrohrs vortrat, war bis an das äusserste Ende zu erkennen. Das

Lumen, welches 0,017 Mm. von der Epidermis noch sehr scharf war, schien dort zu endigen. Die Zellen des Filum bildeten von der Fläche gesehen ein Pflaster dessen Felder kaum 0,009 betragen, während sie an andern Exemplaren nicht so klein waren. Durch den ganzen Knorpelkanal war das Filum von zahlreichen Blutgefässen begleitet, welche nach dem Austritt aus der Spitze des Knorpels mit den dort an der Aussenseite befindlichen beträchtlichen Gefässen anastomosirten, wie dies auch sonst der Fall zu sein pflegt. An einem andern, ebenfalls sehr stark nachgewachsenen Schwanz, wo der Knorpel noch schärfer und noch etwas früher abgegränzt war, endigte das Lumen des Filum ebenfalls etwas früher, noch in dem Knorpel, nachdem es, wie gewöhnlich zuvor sich etwas erweitert hatte. Es scheint somit, dass die schärfere Abgränzung des Knorpels den kaum mehr wachsenden Exemplaren zukommt. Das Filum geht aber bis sehr nahe unter die Epidermis, auch wo der kleinzellige Strang sehr lang, sich sehr allmählig verlierend, noch ein kräftiges Wachstum des Knorpels verspricht.

Diese Erfahrung, dass das rudimentäre Rückenmark in dem nachgewachsenen Schwanz bis zur äussersten Spitze reicht, in Zusammenhalt mit dem, was über das Schwanzende der Tritonen mitgetheilt wurde, musste zur Untersuchung der normalen Schwanzspitze bei Eidechsen auffordern. An dem einen bisher untersuchten Exemplar war zwar kein Knorpel, sondern ein kleines Knötchen aus unvollkommener Knochen- substanz, ohne Bogen als letztes Ende der Wirbelsäule zu finden. Ueber diesem aber lag bereits ein Filum mit Lumen wie in den regenerirten Schwänzen.

Die Regeneration des Schwanzes kommt in derselben Art wie bei den Lacerten auch bei anderen Sauriern vor, und zwar, wie es scheint, häufig genug. Der *Ascalabotae* hat Gegenbaur schon Erwähnung gethan. Ich habe drei zum Theil sehr vollkommen regenerirter Schwänze aus dieser Familie vor mir und kann hinzufügen, dass das dicke Knorpelrohr einen Strang von demselben Bau wie bei den Lacerten einschliesst, der sich in Weingeist sehr gut erhalten hat. Bei *Anguis* trifft man häufig ein Stück des Schwanzes regenerirt sammt den Knochentafeln der Haut. Der Knorpelstrang im Innern ist dickwandig, besonders an der untern Seite, (0,3 bis 0,55 Mm. Wanddicke bei 0,1 bis 0,2 Lumen), und schloss sich in einem Fall wenigstens in ähnlicher Weise an ein vorderes Wirbelstück wie bei *Lacerta*, während in

einem zweiten Fall dies in der Gegend des ursprünglichen Intervertebralknorpels der Fall war. Im Innern des Knorpels liegt sehr starkes Fasergewebe. In der zootomischen Sammlung in Würzburg findet sich ferner n. A. ein Skelet von *Draco volitans*, wo an die vordere, erhaltene Hälfte des 19. Schwanzwirbels sich ein über 2 Cm. langer Strang aus stark verkalktem Knorpel anschliesst, der an Dicke die Schwanzwirbel eher übertrifft.

Ein sehr ausgezeichnetes Beispiel bietet ferner in derselben Sammlung das Skelet von *Iguana*. An das erhaltene vordere Stück des 21. Schwanzwirbels schliesst sich ein ungegliederter Strang an, der eingetrocknet vorn noch 5 Mm. Dicke besitzt. In der Länge von $10\frac{1}{2}$ Cm. endigt derselbe offenbar verstümmelt. Der Querschnitt zeigt ein etwas excentrisches Lumen von nur $\frac{2}{3}$ Mm. Die Wand besteht grossentheils aus verkalktem Knorpel, derselbe ist aber noch in der Entfernung von 2 Cm. vom letzten Wirbel durchzogen von Kanälen, welche von mehr oder weniger vollkommener Knochensubstanz umgeben sind. Ohne Zweifel enthielten jene Kanäle Blutgefässe und es liegt hier der Fall vor, dass ausgedehnter als es bei *Lacerta* der Fall ist, der neugebildete Knorpel von Gefässen durchzogen wird, deren Anwesenheit die Bildung von Knochen, wohl auch auf Kosten resorbirten Knorpels vermittelt.

Endlich ist noch eine auffällige Erfahrung an der zweischwänzigen Eidechse anzuführen, welche mich ursprünglich auf diesen Gegenstand geführt hatte.

Jeder der beiden Schwänze enthält denselben hohlen Strang, der sich bei andern Eidechsen als Fortsetzung des Rückenmarks erwiesen hat. Es findet also eine Spaltung des auswachsenden Rückenmarks statt. Neue Schnitte des jetzt härter gewordenen Präparats lassen keinen Zweifel. Dieselben zeigen aber weiter folgendes: *In dem oberen der beiden Schwänze liegen 3 Kanäle mit den bekannten radiär geordneten Zellen* nahe beisammen. Zwei derselben sind mit ziemlich viel peripherischer Substanz in eine gemeinsame Faserhülle eingeschlossen, der dritte aber besitzt eine besondere Hülle (Fig. 4.). Da dieses Verhältniss sich gleich bleibt an Schnitten, die ziemlich entfernt von einander angelegt sind, so kann es sich hier nicht um eine Windung handeln, wie oben bei Triton, sondern es muss eine der beiden hohlen Fortsetzungen des Rückenmarks sich noch zweimal getheilt haben.

Werfen wir noch einen Blick zurück auf die hier dargelegten Thatsachen, so finden wir zuerst, dass bei Tritonen an dem hinteren Ende der Wirbelsäule das ganze Leben hindurch (oder wenigstens sehr lange) sich ein Zustand erhält, welcher dem embryonalen einigermassen nahe steht. Diesem Abschnitt der Wirbelsäule gleicht die neugebildete. Diese Bildung ist dadurch ausgezeichnet, dass sie ohne Chorda vor sich geht, welche auch in jenem Abschnitt der normalen Wirbelsäule nicht zu erkennen ist. Da dort ein directes Hervorgehen des ganzen Knorpelfadens aus der Chorda kaum anzunehmen ist, so darf wohl auch der reproducirte Knorpelstrang nicht als Chorda aufgefasst werden, wogegen die ganze Gliederung spricht, sondern er muss als Aequivalent des Strangs von äusserer skelettbildender Substanz betrachtet werden, welcher aussen an der Chorda liegt. Allenfalls kann man die Sache so ansehen, dass der neue Knorpelfaden das Aequivalent der Chorda sammt äusserem Beleg ist, welche in dem reproducirten Theil der Wirbelsäule, unter wesentlich anderen Verhältnissen, nicht zur Differenzirung gekommen sind.

Die vollkommene Reproduction des Rückenmarks mit den dazu gehörigen Spinalganglien entspricht der Ausbildung des ganzen Wirbelsystems.

Dass die Zellenmasse, welche aus den Geweben des Rumpfs hervorwuchert, die Fähigkeit hat, sich nach der Eigenthümlichkeit der Organisation jeder Thierspecies zu entwickeln und anzuordnen, ist an sich nicht wunderbarer, als dass dies im Ei der Fall ist, aber es fällt uns auf, weil wir nicht gewohnt sind, diess täglich an den uns umgebenden Wesen zu sehen.

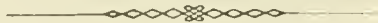
Während wir so bei den Tritonen finden, dass die gänzlich veränderten äussern Verhältnisse das Product des neu angeregten Wachsthums nur in geringerem Grade zu modificiren vermögen, zeigt sich jenes Moment bei den Eidechsen viel mächtiger. Es ist die Reproduction der Masse nach mindestens so bedeutend als dort, aber die Anordnung ist sehr beträchtlich abweichend, und es ist ohne Zweifel lehrreicher zu sehen, wie die Veränderung der äussern Umstände die Gestaltung des Werdenden an demselben Thier so gewaltig beeinflusst, als dass die Entwicklungsfähigkeit mancher Thiere sich durch die schwierigsten Verhältnisse nicht hindern lässt.

Die neugebildete Axe des Schwanzes hat ihren Charakter als Rohr gewahrt, die Gliederung aber verloren. Ehenso ist sie nicht mehr der unmittelbare Stützpunkt der den Schwanz bewegenden Muskeln, welche von derselben überall durch Weichtheile (Fett und Fasergewebe) weit getrennt sind. Demungeachtet muss nach den morpho-

logischen und histologischen Eigenthümlichkeiten jenes Rohr als Aequivalent des Wirbelrohrs bezeichnet werden.

Ebenso ist der eingeschlossene hohle Strang als neugebildetes, wiewohl bedeutend modificirtes Rückenmark anzusprechen. Es fehlt daran der bestimmte Nachweis von Zellen mit centralen Kräften, es fehlt, entsprechend dem Bau des Wirbelrohrs, die durch die abgehenden Nerven ausgesprochene Gliederung. Aber die Anwesenheit dunkelrandiger Fasern macht den Strang zu einem unzweifelhaft nervösen Gebilde und die Anordnung derselben um einen zelligen Strang mit Centralkanal ist sicherlich hinreichend, die Unterscheidung von einem gewöhnlichen durch Auswachsen der Fasern neugebildeten Nervenstamm zu begründen.

In histologischer Beziehung schliesst sich bei den Eidechsen wie bei den Tritonen das Reproducirte noch näher an das Ursprüngliche an, als dies in morphologischer Hinsicht der Fall ist. Eine histologische Entwicklungsgeschichte der fraglichen Theile wird zugleich Manches über die gröbere Anordnung z. B. der Muskeln nachzutragen finden. Hier sollte nur, soweit es das Material eben erlaubte, eine Darlegung der wichtigsten anatomischen Erfahrungen über jene allgemein bewunderten, aber wenig untersuchten Naturobjecte gegeben werden.



Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIV.

- Fig. 1. Querschnitt durch den 5 Mm. langen, regenerirten Schwanz von *Triton taeniatus*. *a* Epidermis, *b* Hautdrüsen, *c* Muskeln, quer durchschnitten, *d* oberer Knorpelbogen, *e* Rückenmark mit Centralkanal und peripherischer Nervenschicht, *f* Spinalganglion, links daran ein Blutgefäss, *g* knorpeliger Wirbelkörper, *h* unterer Knorpelbogen, die Caudalgefässe einschliessend.
- Fig. 2. Querschnitt durch den regenerirten Schwanz von *Triton cristatus*, Wirbel mit oberem und unterem Knorpelbogen. Das Rückenmark zeigt 3 Durchschnitte des Centralkanals; rechts liegt ein Spinalganglion mit einem durchschnittenen Blutgefässe.
- Fig. 3. Querschnitt durch das ursprüngliche Schwanzende von *Triton taeniatus*. *a* knorpeliger Wirbelkörper mit einer Verkalkung zu beiden Seiten, *b* Rückenmark, *c* Hautdrüsen.
- Fig. 4. Querschnitt durch denselben Schwanz etwas weiter vorn. Der Knorpel des Wirbelkörpers ist verkalkt, mit einer Kruste an der Oberfläche, diese überzieht auch die oberen und unteren Bogen. *a* Rückenmark.
- Fig. 5. Querschnitt durch den abnorm regenerirten Schwanz von *Triton taeniatus*. *a* rudimentärer Wirbelkörper, *b* Höhle voll zelliger Masse, die mit dem Rückenmark zusammenhing.
- Fig. 6. Querschnitt durch das regenerirte Schwanzende von *Triton cristatus*. *a* Epidermis, *c* Rückenmark, *c* Knorpelstrang, *d* Blutgefässe.
- Fig. 7. Querschnitt durch das ursprüngliche Schwanzende von *Triton igneus*. Bezeichnung wie Fig. 6.
- Fig. 8. Längenschnitt durch den regenerirten Schwanz von *Triton taeniatus*. *a* obere Bogen, *b* Rückenmark mit dem Centralkanal, *c* Knorpelstrang der Wirbelkörper mit drei Intervertebralstellen, *d* Arterie, *e* Vene, *f* untere Bogen.

Fig. 1 ist 70mal, Fig. 2 120mal, die übrigen 40—50mal vergrössert.

Tafel XXV.

- Fig. 1. Querschnitt durch den regenerirten Schwanz einer Eidechse. 55mal vergrössert. *a* Epidermis, *b* Gruppen von Muskelbündeln, *c* Knorpelrohr mit äusserer und innerer Kalkschicht, *d* Kanal des Knorpelrohrs mit dem hohlen Rückenmark umgeben von Pigmentzellen und einigen Blutgefässen, *e* Fettzellen, *f* Blutgefässe. (Die Zeichnung dieser Figur verdanke ich Herrn Dr. Eberth, ebenso Fig. 4 u. 6.)
- Fig. 2. Längenschnitt durch das Ende der ursprünglichen Wirbelsäule und den Anfang des Knorpelrohrs eines neugebildeten Eidechschschwanzes, 28mal vergrössert. *a* oberer Bogen des letzten ganzen Wirbels, *b* vorderes kleines Stück des Körpers von demselben Wirbel, *c* durchgreifender Markkanal, welcher das hintere Stück desselben Wirbelkörpers trennt, *d* Intervertebralknorpel, *e* unterer Bogen, *f* letzter Intervertebralknorpel nach vorn und hinten verkalkt, *g* Rest des oberen Bogens vom darauffolgenden Wirbel,

h vorderes Stück des Körpers desselben Wirbels, *i* unterer Bogen mit neugebildetem Knorpel daran, *k* untere Wand des neugebildeten Knorpelrohrs, *l* obere Wand desselben, *m* Rückenmark, *n* Blutgefäße nach hinten sich theilend.

Fig. 3. Querschnitt des regenerirten Rückenmarkes einer Eidechse mit Centralkanal, Zellschicht, Faserschicht und Halle. Vergr. 500.

Fig. 4. Querschnitt durch das Rückenmark mit dreifachem Centralkanal von einer Eidechse mit zwei Schwänzen. Vergr. 200.

Fig. 5. Längenschnitt durch das hintere Ende eines neugebildeten Rückenmarks. Vergr. 500.

Fig. 6. Längenschnitt durch das Ende eines regenerirten Eidechschwanzes. *a* Knorpelrohr nach vorn verkalkt, nach hinten ziemlich scharf mit einer Oeffnung endigend, *b* Blutgefäss, durch diese Oeffnung heraustretend; darüber sieht man das hintere Rückenmarksende mit dem Lumen bis dicht an die Oberfläche der Schwanzspitze treten. Die Epidermis fehlt. Vergr. 100.

Fig. 7. Theil eines Querschnittes von dem Knorpelrohr eines regenerirten Eidechschwanzes. *a* äussere kleinzellige Gränzsicht des Knorpels, *b* äussere verkalkte Lage, *c* mittlere grosszellige Schicht, *d* innere kleinzellige Gränzsicht des Knorpels. Vergr. 400.



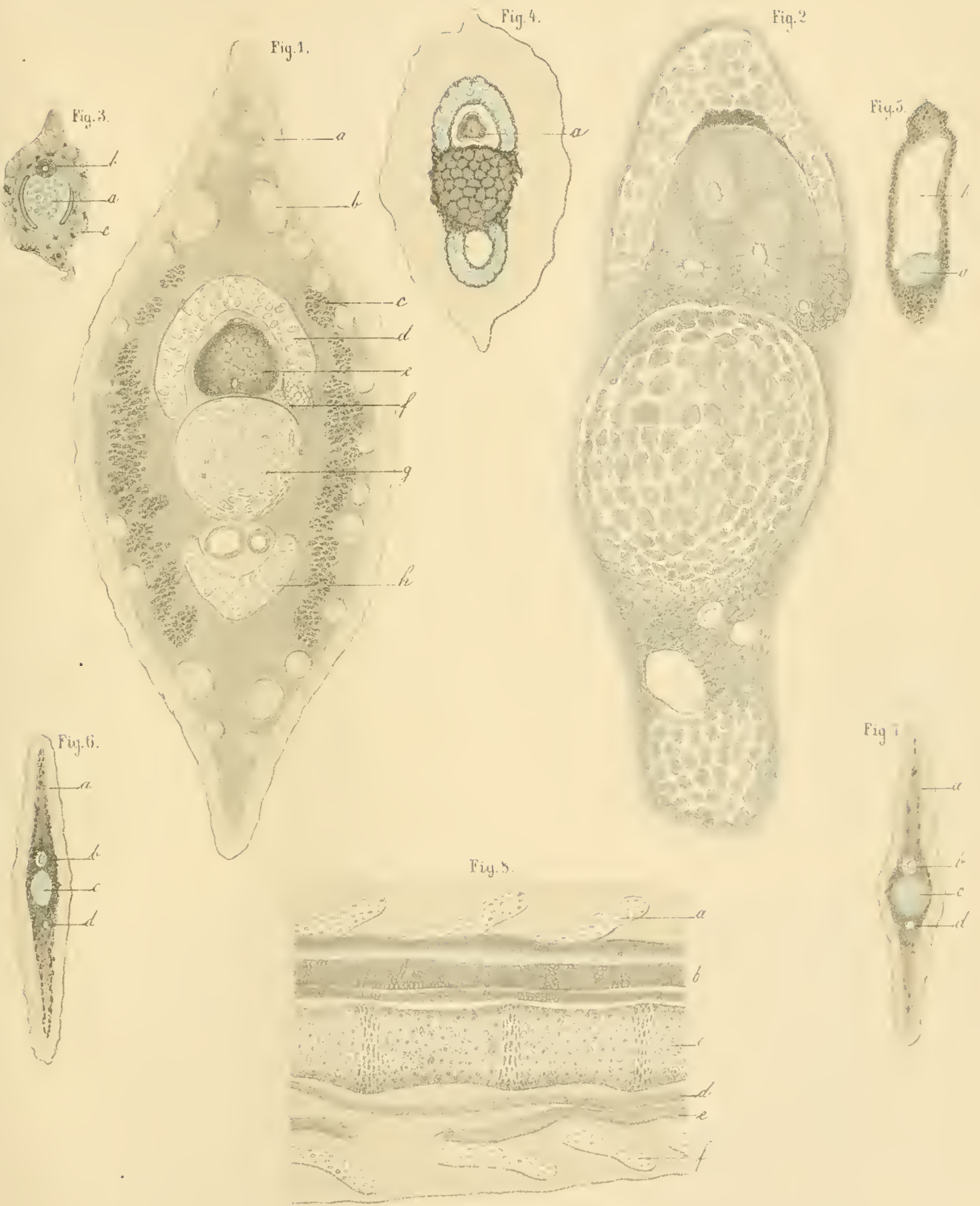




Fig. 3.



Fig. 4.

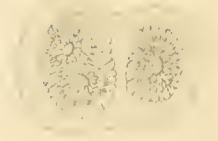


Fig. 5.



Fig. 6.

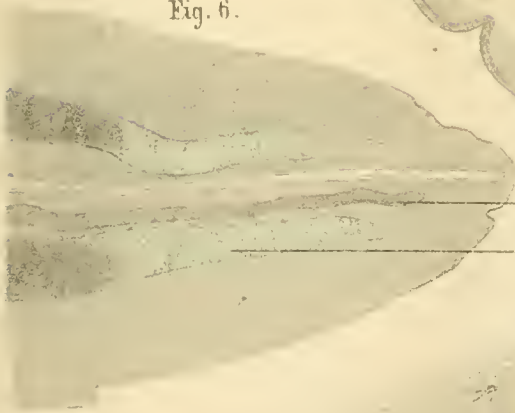
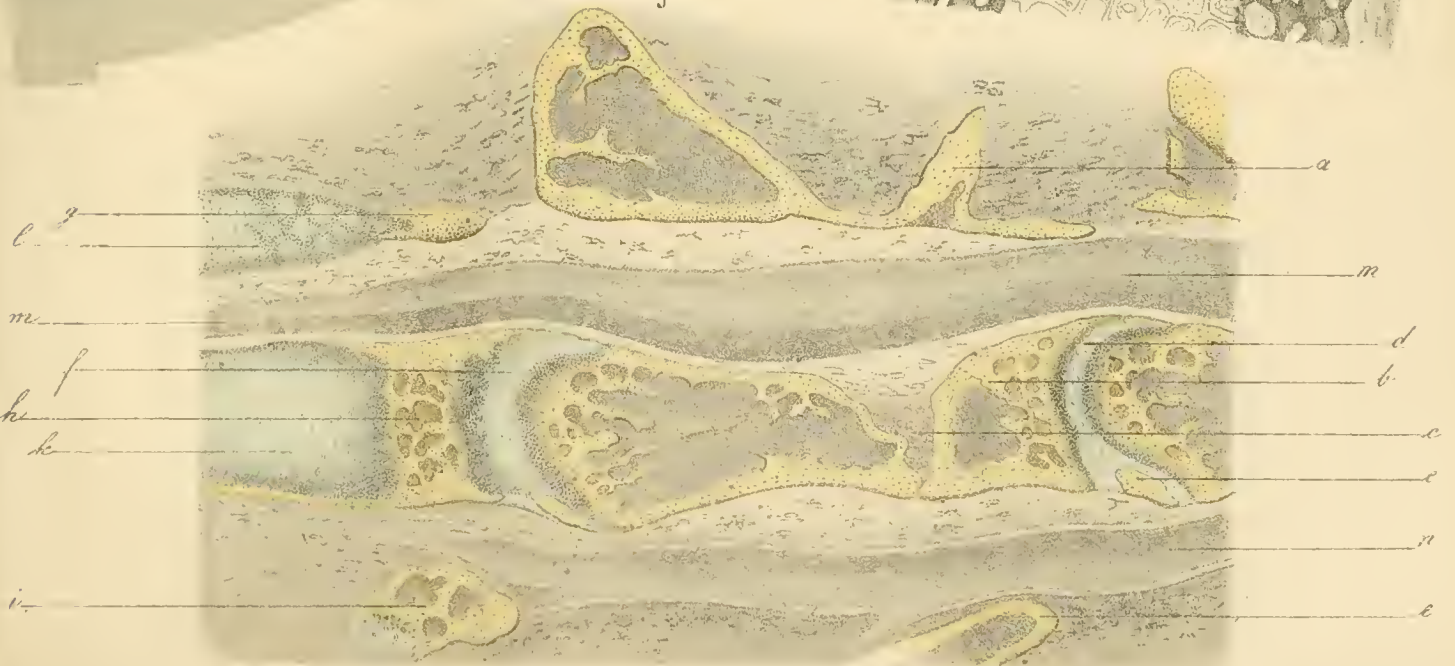


Fig. 7.



Fig. 2.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1864-1865

Band/Volume: [5_1864-1865](#)

Autor(en)/Author(s): Müller Heinrich

Artikel/Article: [Ueber Regeneration der Wirbelsäule und des Rückenmarks bei Tritonen und Eidechsen. 113-136](#)