© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ersten noch nicht genügend erkannt ist. Beide pflanzen sich durch Zweiteilung fort, welche bei den beweglichen Formen stets schief zur Längsachse vor sich zu gehen scheint. Die Peridineen ernähren sich wie andere Algenzellen. Soweit die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen über den Bau und das Leben ein Urteil gestatten, besteht keine Aehnlichkeit der Peridineen mit andern Flagellaten und noch weniger mit bekannten Infusorien; man wird am besten tun sie zu der Klasse der Thallophyten zu stellen. Eine nähere Beziehung zu einer der Familien derselben hat sich aber vorläufig noch nicht erkennen lassen; sie bilden vielmehr innerhalb der Thallophyten eine ziemlich isolirte Gruppe entsprechend den Diatomeen.

In den Schlussworten der Abhandlung werden die allgemeinen Charaktere der Klasse der Flagellaten gegeben, die nach Ausschluss der Volvocineen, Chlamidomonaden, des größern Teils der Hydromorinen und der Peridineen hauptsächlich neben Euglenaceen und Peranemeen noch die monadenartigen Wesen umschließt. Der Verfasser sagt: „Die allgemeinsten Charaktere der ganzen Gruppe würden nach meiner Meinung darin bestehen, dass die dazu gehörigen Organismen einen scharf begrenzten einkernigen Protoplasmakörper besitzen, der die längste Zeit des Lebens in freier Bewegung ist oder derselben mehr oder minder stets fähig bleibt, dass alle ein besonders gebautes Vorderende haben, an dem das aus einer oder mehrern Cilien bestehende Bewegungsorgan sitzt, in dem pulsirende Vakuolen sich befinden. Alle Flagellaten vermehren sich durch Längsteilung, die durch eine am vordern Ende beginnende einseitige Einschnürung beendet wird. Gegenüber ungünstigen Umständen sind sie fähig, in einen Dauerzustand überzugehen.“

Georg Klebs (Tübingen).

Neuere Beobachtungen über Regeneration.

Von Dr. P. Fraisse (Leipzig).

Neuerdings sind die Regenerationsvorgänge bei den wirbellosen Tieren wiederholt bearbeitet worden; wir haben durch die Arbeiten von Carrière, Marshall, Romanes et Ewart und Bülow eine bedeutende Bereicherung unserer Kenntnisse dieser interessanten Erscheinungen erhalten. Besonders wichtig für die Vergleichung mit den ähnlichen Prozessen bei den Wirbeltieren ist die letzte Abhandlung von Bülow, welche vor kurzem erschienen ist[1]).

Der Verfasser hat allerdings in dieser Arbeit nicht direkt die

1) Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. 39. S. 64. Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von *Lumbriculus variegatus*, nebst Beiträgen zur Anatomie und Histologie dieses Wurmes.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ergebnisse seiner Untersuchung über Regenerationsvorgänge niedergelegt, es geht jedoch aus der ganzen Art der Mitteilung hervor, dass es ihm hauptsächlich darauf angekommen ist, sich den Boden für die histologische Bearbeitung der Regenerationserscheinungen bei den Anneliden vorzubereiten. Die meisten seiner Angaben werden erst durch die Vergleichung mit den Wachstumserscheinungen der Regeneration erhöhte Wichtigkeit erhalten; und an vielen Stellen weist Bülow hierauf schon hin, da er namentlich die frühern Arbeiten Sempers[1]) über die Knospung der Naiden eingehend zitirt und kritisirt. Semper und Bülow haben sehr wol erkannt, dass Knospung und Regeneration nur graduell, nicht prinzipiell verschiedene Vorgänge sind und dass höchst wahrscheinlich bei beiden Prozessen die Entwicklung der neuen Teile nach gleichem Typus vor sich gehen wird. Großes Interesse erwecken nun die Angaben Bülow's über das wachsende normale Schwanzende des *Lumbriculus*, in welchem ähnliche Verhältnisse sich wiederholen, wie sie von Semper bei der Knospung der Naiden bereits vor Jahren beschrieben sind; so dass es immer wahrscheinlicher wird, dass bei der Regeneration des Schwanzendes der Würmer die gleichen Wachstumserscheinungen sich finden werden. Charakteristisch ist vor allem das Auftreten besonderer, scharf abgegrenzter Keimschichten, die Bülow wol mit Recht mit den embryonalen Keimblättern vergleicht. Am äußersten Ende, dort wo der After an der obern Seite sich öffnet, erscheint auf dem Querschnitt das Bild einer zweischichtigen Gastrula. Der Vergleich mit dem Gastrulastadium ist allerdings nicht ganz zutreffend; denn es kommt bei der Gastrula, einer Monaxonie, ja hauptsächlich auf die bekannte Architektur an, vermöge deren sämtliche durch die vertikale Achse gelegten Schnitte ein und dasselbe Bild liefern; hier hingegen können nur ein oder wenige Schnitte, in bestimmter Richtung geführt, mit jenen verglichen werden. Uebrigens könnte ein derartiger Vergleich auch nie auf die embryonalen Verhältnisse des *Lumbriculus* Beziehung haben, da eine durch embolische Invagination entstandene Gastrula bei den Anneliden überhaupt nicht vorkommt. Auch dokumentirt sich in dem Flimmerbesatz des Entoderms bereits eine Differenzirung, welche an dieser Stelle nur durch funktionelle Anpassung entstanden sein kann, indem die Wimpern wol mit zur Fortbewegung des Kotes dienen. Die Hauptsache jedoch bleibt die Anordnung in zwei deutlich von einander getrennte Schichten, von denen die eine das Entoderm, die andere, mehr noch dem embryonalen Typus sich nähernde, das Ektoderm repräsentirt. Sehr bald tritt nun, und zwar an den Stellen, an welchen Darm und Ektoderm sich berühren, ein drittes Keimblatt auf, in ähnlicher Weise, wie es von einigen Coelenteraten bekannt

1) Semper, Verwandtschaftsbeziehungen der niedern Tiere. III. Strobilation und Segmentation in: Arbeiten aus d. zool.-zoot. Institut zu Würzburg. III.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ist; doch nimmt es seine Abstammung nicht, wie Semper bei der Knospung der Naiden gesehen hat, aus dem Ektoderm allein, sondern aus den beiden vorhandenen Blättern. Auch im Ektoderm gehen Veränderungen vor sich, indem an der Neuralseite eine Vermehrung der Zellen zu erkennen ist. Der Enddarm schließt sich nun und geht, indem er seine Wimpern bald verliert, in den Körperdarm über, während sich gleichzeitig aus dem Mesoderm zwei Keimstreifen bilden, aus denen die analogen Gewebe hervorgehen, wie beim Embryo. Die Semper'schen Chordazellen des Mesoderms sind hier nicht mehr zu erkennen und gehen höchst wahrscheinlich in das „Neurochord" über. Aus dem Ektoderm bilden sich successive das gesamte Bauchmark mit Fasern und Ganglien, während die Leydig'schen „riesigen Fasern" oder das „Neurochord" Vejdowsky's aus dem Mesoderm ihren Ursprung nehmen. Ebenso entstehen aus dem Ektoderm die Borstenfollikel und die Seitenlinien. Die Zellen, welche die Borstentaschen und die Muskeln der Borsten bilden, entstehen dagegen aus dem Mesoderm.

Die Hauptergebnisse sind die folgenden:

1) Das Mesoderm entsteht durch Einwucherung von Zellen, welche aus der Uebergangsstelle von Ekto- und Entoderm ihren Ursprung nehmen.

2) Das mittlere Keimblatt bildet bald zwei Mesodermkeimstreifen, die sich früher gliedern, als die neurale Ektodermverdickung.

3) Der zentrale Teil des Bauchnervensystems, dessgleichen die Spinalganglien entstehen aus einer paarigen Ektodermanlage; es kommen zu dem nervösen Teil des Bauchnervenstranges von Lumbriculus keine mesodermalen Elemente hinzu, wie Semper dies für die Naiden angibt.

4) Die „Nervenprimitivfasern" oder die „riesigen dunkelrandigen Nervenfasern" Leydig's im Bauchstrang der Oligochaeten, also auch die damit synonyme „Neurochorda" Vejdowsky's sind nicht nervöser Natur, sondern dienen dem Körper als elastische Stütze. Mit der Chorda dorsalis der Wirbeltiere sind sie indess nicht zu homologisiren; denn die Neurochorda entstammt dem Mesoderm, die Chorda der niedrigst organisirten Vertebraten dem Entoderm.

5) Die Chordazellen Semper's sind Abkömmlinge des mittlern Keimblattes, sie verschwinden dort, wo die Anlage des Neurochordes beginnt.

6) Die Muskelplatten und die sonstigen muskulösen Elemente sind mesodermalen Ursprungs, desgleichen Segmentalorgane, „Leberzellen" und Blutgefäßsystem.

7) Die Borsten und die nervösen Seitenlinien stammen aus dem Ektoderm, ihre Nebenapparate (Muskulatur) aus dem Mesoderm.

8) Die verschiedenen Organe entstehen ihrer Uranlage nach in folgender Reihenfolge: Darm, Zentralnervensystem, Muskelplatten,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

elastische Körperachse oder Neurochord, Seitenlinien und Borsten, Spinalganglien, Blutgefäßsystem, Segmentalorgane und Leberzellen.

Bülow schließt mit folgendem Satze: dass die bei der Regeneration auftretenden Keimschichten ebenfalls den embryonalen gleichzusetzen sind, bliebe noch zu beweisen. Dabei hat er aber an früherer Stelle bereits die Arbeiten Semper's über die Knospung der Naiden einer eingehenden Kritik unterworfen und ist mit Semper zu demselben Schluss gekommen, dass die Knospung der Naiden nichts anderes ist, als ein besonderer Fall von Regeneration. Auch hat er die Semper'sche Hypothese, dass die Bildung des Bauchmarkes im freien (wachsenden) Afterende der geschlechtslosen Naiden übereinstimmen müsse mit derjenigen derselben Organe im Embryo auch der übrigen Oligochaeten, dahin erweitert, und mit seinen Beobachtungen kurz so zusammengefasst: dass die histologischen Vorgänge bei der Bildung der einzelnen Organe im wachsenden Schwanzende und in sich regenerirenden Teilen des Annelidenkörpers denjenigen gleich sind, welche bei seinem Aufbau im Embryo stattfinden. Bülow fährt fort: Inwiefern sich diese Hypothese auch auf andere Tiergruppen ausdehnen lässt, mag einstweilen dahingestellt bleiben. Er zitirt hierbei die Arbeit von Götte: Ueber Entwicklung und Regeneration des Gliedmaßenskelets der Molche, in welcher derselbe als allgemeines Resultat dieser Untersuchungen S. 15 angibt, dass die Skeletbildung bei der Regeneration im wesentlichen ebenso verläuft, wie bei der primären Entwicklung und daher als eine Wiederholung der letztern bezeichnet werden kann.

Wenn Bülow einmal den Weg der Vergleichung betritt, so hätte er wissen können, dass schon vor der Publikation von Götte, wenigstens vor dem Erscheinen des vollständigen Werkes, vom Referenten[1]) ein diesbezüglicher Satz auf der Naturforscherversammlung zu Baden-Baden im Jahre 1879 ausgesprochen wurde, indem derselbe seinen Vortrag über Regeneration mit den Worten schloss, dass die Regeneration von Organen und Geweben bei Amphibien und Reptilien im großen und ganzen nach dem Typus der embryonalen Bildung vor sich geht. Auch in seinen Beiträgen zur Anatomie von *Pleurodeles Waltlii*, einem aus einer jetzt sich dem Abschluss nähernden umfangreichern Arbeit über die Regeneration bei den Wirbeltieren herausgezogenen kleinern Essay, hat Referent wiederholt auf die embryonalen Strukturverhältnisse im Amphibienschwanze in Worten hingewiesen. Ebenso ist wol aus den gegebenen Abbildungen ersichtlich, dass die Verhältnisse im wachsenden Schwanzende der Urodelen im allgemeinen denen des *Lumbriculus* und höchstwahrscheinlich auch

1) Uebrigens hat Leukart in seinem Salpenwerke schon die Bildung der Knospe mit dem Wachstum des Embryos verglichen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der andern Anneliden ähnlich sind. Haben wir es im sich neubildenden Schwanzende der Urodelen auch nicht grade mit einem Gastrulastadium zu tun, da die Regenerationsfähigkeit des Körperendes sich nicht über die Kloake hinaus erstreckt, so finden wir dennoch, dass die Epidermis, vor allem die Cutis und das Zentralnervensystem nach einem Typus aufgebaut werden, den man nicht anders als embryonal bezeichnen kann. Das Skeletsystem ist allerdings nicht nach embryonalem Typus gebildet, obgleich sich embryonale Zellen an der Spitze desselben ebensowol vorfinden, wie in den andern Geweben, sondern es entstehen vielmehr die letzten Wirbel nicht mehr wie beim Embryo, aus dem skeletogenen Gewebe der Chorda, sondern aus einem eigentümlichen, auf dem letzten Rest der Chorda kappenartig aufsitzenden Knorpelstab; ein Verhältniss, welches mit den Befunden im normalen wachsenden Schwanzende übereinstimmt. Dagegen sehen wir in der Epidermis am Schwanzende die sogenannten „Organoblasten" v. Török's auftreten, an denen sich weiter vorn die Umwandlung in Cutisdrüsen und Hautsinnesorgane vollzieht. Wir haben es im sich regenerirenden wie im normal wachsenden Schwanzende wenigstens mit 2 Keimschichten zu tun, aus denen die homologen Organe hervorgehen, wie beim Embryo, mit dem Ektoderm und dem Mesoderm. Eine alleinige Ausnahme macht hier das Rückenmarksrohr, da ein Zusammenhang der Elemente desselben mit dem Ektoderm in keiner Weise nachgewiesen wurde. Ob man demselben deshalb seine nervöse Natur absprechen kann, bleibt dahingestellt. Selbst die eifrigsten Anhänger der Lehre von der Homologie der Keimblätter würden, wenn sie dies versuchen wollten, hier mit den Tatsachen in Widerspruch geraten, denn es steht fest, dass Rückenmark, Spinalganglien und die von ihnen ausgehenden Nerven im regenerirten Schwanze der Urodelen ebenso funktioniren, wie im normalen, obgleich sie nicht direkt aus dem Ektoderm entstehen. Anders liegen die Verhältnisse allerdings bei den Eidechsen; denn das Rückenmark ist hier entschieden nicht mehr funktionsfähig und daher physiologisch mit dem normalen nicht zu vergleichen; doch davon an andern Orten.

Es ist aber nicht der Zweck dieser Mitteilung, auf frühere Arbeiten des Referenten hinzuweisen, sondern er möchte auf einige neue Ideen aufmerksam machen, welche bei der fortgesetzten Bearbeitung der Regenerationsfrage in letzter Zeit entstanden sind. Vor allem muß vorausgeschickt werden, dass dieser Satz, wie er von Bülow für die Anneliden formulirt wurde, dass die histologischen Vorgänge etc. . . . den embryonalen gleich seien, keine allgemeine Bedeutung besitzt, wie man nach den bisherigen Beobachtungen wol annehmen konnte, und wie auch Referent in früherer Zeit geglaubt hat. Der Vergleich der regenerativen Prozesse mit den embryonalen Bildungsgesetzen liegt ja jedenfalls am nächsten, und wir werden auch an vielen Stellen die Richtigkeit dieses Vergleiches nachweisen können;

©Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dennoch darf durchaus nicht außer acht gelassen werden, dass bei der Regeneration noch ganz andere Verhältnisse mitspielen, als bei der Entwicklung im Embryo und dass es hier um spezifische Anpassungen oftmals sich handeln muss, durch welche ein derartiges Zurückgreifen auf embryonale Verhältnisse zur Unmöglichkeit gemacht wird. Auch bei dem Wurme, den Bülow untersuchte, sind die Verhältnisse des äußersten Schwanzendes eigentlich durchaus nicht embryonal, wenigstens nicht direkt den embryonalen Vorgängen bei diesem Wurme zu vergleichen, denn eine zweischichtige, durch embolische Invagination entstandene Gastrula, an welche die Abbildungen Bülow's Taf. V Figg. 1—7 erinnern, existirt hier in der Entwicklungsreihe nicht. Außerdem besitzt das Entoderm einen Flimmerbesatz, welcher am Entoderm der Embryonen von Würmern überhaupt bis jetzt noch nicht konstatirt wurde. Es handelt sich hier also schon um funktionelle Anpassung.

Solche funktionelle Anpassungen finden wir bei der Regeneration der Wirbeltiere in bedeutend größerer Menge, als man zuerst ahnen möchte. So sind es namentlich die Reptilien und unter diesen die Eidechsen, deren Schwanz sich durch eine außerordentliche Reproduktionsfähigkeit auszeichnet, und bei welchen wir ein Zurückgreifen auf embryonale Verhältnisse bei der Regeneration nur in den ersten Stadien beobachten können. Wie überall, wo regenerative Prozesse auftreten, müssen naturgemäß Embryonalzellen, d. h. Bildungszellen vorhanden sein [1]) oder gebildet werden, aus welchen die neuen Gewebe hervorgehen. Eine Hornzelle, oder eine Knochenzelle in spätern Stadien ist nicht mehr im stande sich zu vermehren, ebensowenig wie eine einmal fixirte Muskelzelle oder Bindegewebszelle. Es wird daher eine Menge von Embryonalzellen auftreten, deren Herkommen sehr schwer zu erkennen ist; wenn man auch annehmen darf, dass die Leukocythen oder Wanderzellen das größte Kontingent zu denselben stellen. Auch werden durch einen besondern Prozess, welcher bei jeder Wundheilung vor sich geht, bereits fixirte Gewebeelemente aufgelöst (erweicht) und zu embryonalen Geweben umgebildet, wie dieses von den verschiedensten Forschern beobachtet worden ist. Es

1) W. Roux hat in seinem vortrefflichen Buche: Der Kampf der Teile im Organismus, Leipzig 1881. S. 177 seine Ansicht über diese Verhältnisse folgendermaßen ausgesprochen: Wol aber deutet die hohe Regenerationsfähigkeit, welche nach frühern Untersuchungen und nach den jüngsten von P. Fraisse und J. Carrière fast jeden abgeschnittenen oder ausgeschnittenen Teil aus der nächsten Umgebung wieder in seiner typischen Weise herzustellen vermag, darauf hin, dass hier die Zellen nicht durch und durch an ihre spezifische Funktion angepasst sind, sondern dass jede, sei es im Kern oder im Protoplasma, noch einen Rest wirklichen embryonalen Stoffes enthält, welcher in Tätigkeit tritt, sobald und soweit er nicht mehr durch den Widerstand der physiologischen Umgebung daran verhindert wird.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wird zuerst also eine Proliferation von Zellen stattfinden, welche ein indifferentes Gewebe bilden, aus dem sich später vielleicht besondere Schichten differenziren, die sich eventuell mit den embryonalen Keimblättern vergleichen lassen. Es werden auch gleichartige Gewebselemente das Bestreben haben, bei diesem Prozess wieder gleichartige Gewebe zu erzeugen, so dass durch die Proliferation von Epidermiszellen wiederum Epidermis, durch die der skeletbildenden Schichten wiederum Skeletmassen entstehen. So ist es bei den Wirbeltieren, und so wird es auch bei den niedern Tieren sein. Im allgemeinen wird nun wol bei der spätern Entwicklung der Gewebe ein Prinzip innegehalten werden, welches dem embryonalen Bildungsprinzip außerordentlich ähnlich ist oder mit demselben sogar verwechselt werden kann. Liegen die Verhältnisse etwas anders, so wird z. B. die Neubildung eines Körperteiles nicht nach den Gesetzen der embryonalen Bildung vor sich gehen, sondern nach den Bildungsgesetzen, wie sie in den betreffenden Teilen beim normalen Wachstum stattfinden. So kann man nicht eigentlich sagen, dass die Neubildung des Amphibienschwanzes nach einem embryonalen Typus vor sich geht, sondern sie geht nach einem Typus vor sich, welcher für die Bildung des Schwanzendes der normalen erwachsenen Tiere charakteristisch ist. Ebenso ist die Regeneration des Schwanzendes der Anneliden nicht eigentlich eine Wiederholung der embryonalen Prozesse, sondern eine Wiederholung der Verhältnisse im normalen Schwanzende.

Bei den wirbellosen Tieren ist eine Vergleichung mit den embryonalen Bildungen immerhin noch leichter wie bei den Wirbeltieren, da ja vor allem eines der hauptsächlichsten Gewebe, die Haut, zeitlebens einen embryonalen Charakter behält, d. h. einschichtig bleibt, und daher, wenn man von den Hautdrüsen und der Cuticula absieht, ohne weiteres dem Ektoderm des Embryos gleichwertig ist. In solcher embryonaler Epidermis werden leicht Einstülpungen in die darunter liegenden Schichten stattfinden können. So hat Carrière nachgewiesen, dass das sich neu bildende Auge bei den Mollusken durch eine Einstülpung des Ektoderms entsteht, so hat Semper nachgewiesen, dass bei der Knospung der Naiden die Bildungsweise des Bauchmarkes übereinstimmt mit der embryonalen Bildung, so konnte ich bei den Wirbeltieren nachweisen, dass die Hautdrüsen, die Hautsinnesorgane der Cutis u. s. w. auf einen embryonalen Bildungstypus zurückgeführt werden kann. Alle diese Organe und Gewebe, von denen wir bisher gesprochen, sind nach der Regeneration den normalen vollkommen gleich; man kann ihnen, wenn sie vollständig neu gebildet sind, nicht mehr ansehen, ob sie normal oder regenerirt entstanden sind. Die meisten Organe und Gewebe haben diese Fähigkeit, sich in der normalen Weise zu regeneriren; einigen dagegen geht dieselbe vollständig ab, und wir sehen ganz andere Gebilde an Stelle der normalen durch die Regeneration auftreten, die als morphologisch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verschiedene Gebilde betrachtet werden müssen. Dies ist hauptsächlich der Fall mit dem Knorpelrohr im regenerirten Schwanze der Eidechsen. Wir sehen, dass hier ein nach bedeutend einfacherem Typus gebauter Kanal das komplizirte Skeletsystem des normalen Schwanzes ersetzt. Die Bildung dieses Knorpelrohrs kann natürlich nicht nach embryonalem Typus verlaufen, kann auch nicht auf den Typus zurückgeführt werden, wie er sich im normal wachsenden Schwanzende des erwachsenen Tieres vorfindet, sondern es müssen hier eigene Verhältnisse obwalten, nach denen die Bildung vor sich geht, und dies sind die schon wiederholt betonten Verhältnisse der funktionellen Anpassung.

Noch interessanter als die eben erwähnte Form eines regenerirten Teils ist die Neubildung der Schuppen auf dem regenerirten Schwanze der Eidechsen. Während die embryonale Schuppe zuerst radiär symmetrisch nach außen wächst, wird die breite Cutispapille der regenerirten Schuppe gleich in der Richtung angelegt, in welcher die Schuppe im spätern Entwicklungsstadium sich ausdehnt. Aber auch diese Cutispapillen sind bei den regenerirten Schuppen nicht das primäre, wie man wol erwarten könnte, sondern lange geschlossene Follikel, welche im ganzen Umkreis der Epidermis sich in die Cutis einstülpen, die in diesem Stadium noch sehr locker ist und einen embryonalen Charakter trägt. Auf diese Weise werden lange solide Stränge gebildet, die in gleichen Distanzen verlaufen. Dann allerdings erheben sich segmentweise zwischen je zwei Follikeln die Cutispapillen.

Würde die sich regenerirende Schuppe in der embryonalen Art angelegt, so müsste ohne Zweifel eine bedeutend größere Anzahl von Schuppen auf dem regenerirten Schwanze auftreten, denn die embryonalen Papillen stehen sehr dicht bei einander. Andererseits ist der embryonale Schwanz bedeutend kleiner und dünner als der regenerirte Teil eines erwachsenen Tieres, besonders an der Stelle, die wir hier im Auge haben, und es stehen die einzelnen Schuppen an ihm in viel gleichmäßigerem Verhältniss zu der Ausbildung der andern Organe. Würden nun die Schuppen am regenerirten Schwanze in derselben Weise angelegt, so müsste sehr bald ein Missverhältniss zwischen diesen Bildungen und den übrigen Organen entstehen. So wird denn die regenerirte Schuppe, um einigermaßen den normalen an Größe und Gestalt in der kürzesten Zeit ähnlich zu werden, auf breiterer Basis angelegt, und dies geschieht eben durch die Einsenkung mehrfacher langer Follikelrinnen, zwischen denen dann segmentweise eine breite Cutispapille sich erhebt. So wird der Prozess der Bildung in gewisser Weise vereinfacht, denn die sonst sekundär auftretenden Falten werden hier gleich primär angelegt und dadurch der sekundär auftretenden Cutispapille bereits eine bestimmte Größe vorgeschrieben.

Außer den angegebenen Verhältnissen, welche durch die funktionelle Anpassung jedesmal hervorgerufen werden, und vielleicht bei mehr Geweben, als hier erwähnt werden konnte — es wird hierauf an anderem Orte noch speziell hingewiesen werden —, sind es noch andere Umstände, die bei diesen Entwicklungsvorgängen eine bedeutende Rolle spielen. So darf besonders der Einfluss der Phylogenie nicht unterschätzt werden. Hierfür hat Fritz Müller die schönsten Beispiele geliefert in seinem Aufsatz: Häckel's biogenetisches Grundgesetz bei der Neubildung verlorener Glieder (Kosmos Bd. VIII S. 388). Wie bei der Entwicklung des ganzen Tieres geschieht es auch bei der Neubildung einzelner Gliedmaßen nicht selten, dass die frühern Zustände den Gliedmaßenbau der Vorfahren wiederholen. Hierfür folgende zwei hübsche Beispiele. Bei einer Garneele (*Atyoida Protimirim*) hat die regenerirte Schere eine deutliche Hand, welche der normalen fast vollständig fehlt, da diese fast nur aus den beiden Fingern besteht. So zeigt sich die neugebildete Schere ähnlich derjenigen der verwandten Gattung *Carodina*, doch noch ursprünglicher dadurch, dass die Finger nicht löffelartig ausgehöhlt und am Ende mit nur sehr wenigen, ganz kurzen Dornen besetzt sind. Noch schlagender ist der zweite Fall: das von den übrigen abweichend gebaute fünfte Fußpaar, welches durch den Mangel einiger beweglicher Borsten und durch eine am letzten Glied ausgebildete Bürste ausgezeichnet ist, wird bei der Regeneration zuerst nach dem Typus der vorhergehenden Beinpaare angelegt und erhält seine typische Gestalt erst nach der letzten Häutung. Daraus schließt Müller, dass wahrscheinlich bei den Vorfahren der *Atyoida* die drei letzten Fußpaare des Mittelleibes gleich gebildet waren, dass erst später das fünfte Fußpaar einen oder zwei der Schenkeldornen verlor und an seinem Endgliede einen Kamm zum Reinigen namentlich der Hinterleibsfußpaare bekam.

Derartige Resultate, wie sie Fritz Müller erzählt hat, sind noch von niemand bisher konstatirt worden; doch wenn man die ganze Reihe der Beobachtungen über die Regenerationsfrage durchmustert, so wird man finden, dass vielleicht manches bisher noch unverständliche dadurch erklärt werden kann, dass man die Gesetze der Phylogenie mit in betracht zieht. Auch mir ist eine diesbezügliche Beobachtung erst klar geworden, nachdem ich den Müller'schen Aufsatz gelesen hatte. Am regenerirten Schwanze der Eidechsen finden wir stets in bestimmten Stadien ein dunkles Pigment auftreten, sodass der Schwanzstummel oftmals fast schwarz erscheint. Hauptsächlich ist dies der Fall bei südlichen Formen, *Lacerta muralis*, und den Geckotiden; aber auch bei unserer *Lacerta agilis* hat der regenerirte Schwanz im jungen Stadium eine ganz andere Farbe als der normale und hebt sich stets dunkler von diesem ab. Diese dunklere Farbe scheint im ersten Moment sehr leicht dadurch erklärbar zu

werden, dass das Pigment der Cutis durch die in diesen Stadien noch fast embryonale und durchsichtige Epidermis hindurchschimmert. Aber bei näherer Untersuchung belehren uns feine Querschnitte, dass das Pigment im regenerirten Schwanze nicht allein in der Cutis, sondern auch zwischen den Epidermiszellen sich vorfindet, und zwar in so bedeutender Menge, dass man durch die jetzt opake Epidermis hindurch die Chromatophoren der Cutis kaum wahrnehmen kann. Es führt also die Epidermis Pigmentzellen, wie dies bei Embryonen von *Lacerta* und andern Tieren von Kerbert nachgewiesen wurde; und es geht auch die Bildung dieser Pigmentzellen in derselben Weise am regenerirten Schwanz vor sich wie beim Embryo, indem nämlich farblose Wanderzellen in die Epidermis von der noch embryonalen Cutis aus eindringen, sich in dem lymphatischen Gewebenetz derselben ausbreiten und nun ihren Inhalt der Pigmentmetamorphose unterwerfen. Aber was hat das mit der Phylogenie zu tun? könnte man fragen, da diese Vorgänge sich ja ganz genau auf ontogenetische Prinzipien zurückführen lassen. Der Hauptpunkt bei dieser Vergleichung liegt darin, dass das Pigment später eben wieder aus der Epidermis auswandert, sowol beim Embryo wie beim regenerirten Schwanz, wenigstens unserer einheimischen Lacerten und der Ascalaboten. Der regenerirte Schwanz der dunkel gefärbten, sogenannten blauen Eidechse des Faraglionefelsens bei Capri und der *Lacerta* var. *Lilfordi* behält dagegen zeitlebens in seiner Epidermis eine bedeutende Pigmentanhäufung und sieht deshalb noch dunkler aus als der übrige Körper. Natürlich musste dieser morphologische Befund zu einer mikroskopischen Untersuchung des normalen Schwanzes der *Lacerta Lilfordi* und *Faraglionensis* führen, und es zeigte sich dann auch, dass in der normalen Epidermis dieser Tiere eine so bedeutende Menge von Pigment vorhanden war, dass hierdurch allein schon die dunkle Färbung der Tiere bedingt werden musste. Wir kommen da auf eine Theorie, die uns vielleicht von unserm Thema in gewisser Beziehung abbringt, die aber doch mit demselben insofern innig verknüpft ist, als sie zur Erklärung der Regenerationserscheinungen beiträgt. Es kann nämlich aus dem Vorhergehenden ohne weiteres gefolgert werden, dass die vorübergehende Anhäufung von Pigment in der Epidermis des Embryos wie des regenerirten Schwanzes ursprünglich etwas normales bei diesen Tieren gewesen ist, dass also sämtliche Eidechsen in frühern paläolithischen Zeitaltern eine schwärzliche Farbe besessen haben, und dass erst nach und nach durch Rückwanderung der schwarzen Chromatophoren aus der Epidermis in die Cutis die Anpassung der Farbe an die verschiedenen Orte bewirkt wurde. Ich weiß sehr wol, dass diese Hypothese in direktem Widerspruch steht zu der von Eimer und andern vertretenen Anpassungstheorie der Färbung, aber ich glaube durch diesen morphologischen Befund berechtigt zu sein zu dem Schluss, dass

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in der Pigmentanhäufung in der Epidermis des regenerirten Schwanzes nicht nur eine Wiederholung ontogenetischer, sondern auch phylogenetischer Verhältnisse vorliegt. An anderer Stelle werde ich hierüber näheres mitteilen.

Fassen wir die so besprochenen Gesetze noch einmal kurz zusammen, so sehen wir, dass das wol zuerst von mir, wenn auch nicht in so konkreter Form formulirte Gesetz, dass die histologischen, besser histogenetischen Vorgänge bei der Bildung der einzelnen Organe im wachsenden Schwanzende und in sich regenerirenden Teilen denjenigen gleich sind, welche bei ihrem Aufbau im Embryo stattfinden, einen Vergleich hervorruft mit dem biogenetischen Grundgesetz. Es würde also bei den Regenerationserscheinungen dasjenige Wachstumsprinzip zuerst und vor allen Dingen in Kraft treten, welches beim Embryo desselben Tieres maßgebend gewesen ist; hiernach muss aber auch die Phylogenie in betracht gezogen werden. Es werden sich die Beispiele hierfür jedenfalls noch mehren, besonders aber darf nicht außer acht gelassen werden, dass der funktionellen Anpassung bei dieser Lebenserscheinung der allerweiteste Spielraum gelassen worden ist. Somit kann man sagen, dass die Regeneration der einzelnen Organe und Gewebe in gleicher Weise beeinflusst werde durch die Ontogenie wie durch die Phylogenie, und dass im allgemeinen der Regenerationsprozess eine kurze Rekapitulation der ontogenetischen Vorgänge ist; dass aber außerdem caenogenetische Entwicklungsvorgänge in Menge hinzutreten. Nicht außer acht darf dabei bleiben, dass selbst bei höher organisirten Tieren, wie bereits erwähnt, an denjenigen Teilen, welche sich durch besondere Reproduktionsfähigkeit auszeichnen, im normalen Stadium embryonale Verhältnisse sich nachweisen lassen, und dass hierdurch höchst wahrscheinlich schon eine besondere Anpassung an Regenerationsprozesse dokumentirt ist.

C. Bülow, Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbriculus variegatus nebst Beiträgen zur Anatomie und Histologie dieses Wurmes.

Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 39 Heft 1 S. 64—96. Mit 1 Taf.

Die glashelle, den ganzen Körper überziehende Cuticula lässt hier nur sehr schwer jene bei andern Oligochaeten, den Hirudineen und Sipunculiden, bekannte Struktur erkennen und erscheint deshalb meist homogen. Ihre Matrix besteht aus einem einfachen Zylinderzellenepithel mit dazwischen liegenden einzelligen Drüsen, die einen feinkörnigen oder schleimigen Inhalt führen. Die Borsten stehen in vier Reihen um den Körper. Für gewöhnlich finden sich in je einem

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1883-1884

Band/Volume: 3

Autor(en)/Author(s): Fraisse Paul

Artikel/Article: Neuere Beobachtungen über Regeneration. 617-627