

Experimentelles und Kritisches über tierische Regeneration.

VON GUSTAV TORSNER.

(Teil 1—5).

(Aus dem Referierabend vom 20. Februar 1906).

Inhaltsangabe:

- Teil 1: Sind die Anschauungen der tierembryonalen Mosaik- und Regulationstheorie vereinbar?
Teil 2: Experimentelles über Regenerat-Entstehen.
Teil 3: Experimentelles über Auslösung der Regeneralkräfte.
Teil 4: Experimentelles über den Kampf der Gewebe im Regenerat.
a) Kampf der Gewebe im Regenerat bei Begünstigung der Hautregeneration.
b) Kampf der Gewebe im Schwanzregenerat bei regenerellem Vorsprung der Bortenpolster.
c) Kampf der Gewebe im Schwanzregenerat nach Entfernung von Chorda und Schwanzmark.
d) Schlußbemerkungen.
Teil 5: Regenerelle Altersunterschiede am Froschlaryvenschwanz.

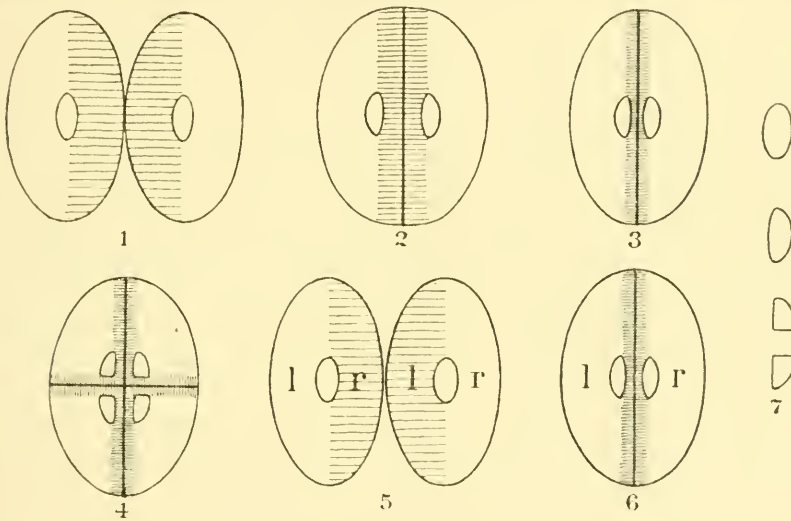
Die vorliegende Arbeit enthält als vorläufige Mitteilung die Haupt-Resultate einer größeren Anzahl von Experimenten und Studien, die demnächst ausführlich veröffentlicht werden sollen; Inhaltsangabe und Kapitelüberschriften aber geben des näheren an, was hier im einzelnen behandelt wird.

Teil 1: Sind die Anschauungen der tierembryonalen Mosaik- und Regulationstheorie vereinbar?

Eine Reihe von Tatsachen und Schlußfolgerungen lehrt, daß die Grundanschauungen über tierische Embryonalentwicklung, welche in der Mosaik- und Regulationstheorie niedergelegt sind, sehr wohl mit einander verschmolzen werden können, denn sie ergänzen sich gegenseitig und schließen sich gar nicht aus, wenn man das letztere auch im Eifer des Gefechts bisher angenommen hat. Ein neuer Beweis für die Tatsache, daß ein wissenschaftliches Problem von den ersten Erforschern immer für einfacher gehalten wird, als es ist, daß es ferner zuerst immer von ganz verschiedenen Seiten angegriffen wird und dann Anschauungen ergibt, die sich scheinbar ganz ausschließen, bis später das geistige Band gefunden wird, das diese Anschauungen vereinigt und jeder zu ihrem Recht verhilft.

Daß im übrigen der Gang der Ereignisse auch in dieser Sache zur Versöhnung der gegnerischen Standpunkte drängt, wird sofort klar, wenn man bedenkt, daß der Vater der Mosaiktheorie zur Zeit die Anschauung von der qualitativ ungleichartigen Zellkernteilung aufgegeben hat und nunmehr annimmt, daß die Kernteilung eine qualitativ gleichartige sei, die Kerne dann aber durch das Plasma

ungleich gemacht werden, und daß außerdem noch Reserveplasma für Regenerationsarbeiten in den Zellen sei, wodurch er stark der Anschauung der Regulationstheorie näher rückt, und wenn man andererseits bedenkt, daß nachweislich bei Abtötung der einen der zwei ersten Furchungszellen des Froschkeims an der unverletzten Furchungszelle nicht nur Halbbildungen entstehen können, wie ROUX, MORGAN und andere fanden, sondern unter Umständen auch Ganzbildungen, wie HERTWIG, MORGAN und auch ROUX direkt oder indirekt feststellten. Drittens gibt es dann nach neueren Anschauungen auch nicht nur Mosaik- und Regulationseier, sondern noch Zwischenformen zwischen ihnen; was alles auf eine sehr enge Verbindung zwischen Mosaik- und Regulationsentwicklung hinweist.



Als Grundlage für die folgenden Auseinandersetzungen seien nun folgende sicher bewiesene Tatsachen angeführt: 1. Gleichartige Zellen ziehen sich an, was durch Roux an Embryonalzellen, von anderen an den Regeneraten der Gewebe mit Artrecht (Spezietät) nachgewiesen und mit dem Namen Cytotaxis oder Cytotropismus belegt wurde. — 2. Diese Zellanziehungen werden hervorgerufen und die Intensität dieser Zellanziehungen wird reguliert durch die Zellkerne, wie besonders die Vorgänge bei der Befruchtung, bei der Merogonie, beim Austausch von Kernsubstanzen durch die Zellen und anderes beweisen. — 3. Die Zellkernteilung ergibt gleichartige (nicht erbgleiche) Teilungsprodukte. — 4. In der befruchteten Eizelle haben die Entwicklungsmaterialien eine polare und bilateralsymmetrische Anordnung.

Aus diesen Vordersätzen ist folgendes abzuleiten: Da in der befruchteten Eizelle das Entwicklungsmaterial für ein ganzes Individuum liegt, entstehen bei ihrer Teilung Kernteilungsprodukte, die dem vorhandenen Kern gleichwertig sind, und mit ihnen in letzter Instanz Zellen, gleichwertig der Eizelle und deshalb fähig, jede für sich ein ganzes Individuum zu erzeugen, weshalb auch aus ihnen (abgesehen von seltenen, später zu erklärenden Ausnahmen) zwei vollständige Individuen entstehen, wenn sie künstlich voneinander getrennt werden; andererseits aber ergeben diese zwei Furchungszellen immer nur ein einziges Individuum, wenn sie aneinander bleiben, d. h. das Aneinanderliegenbleiben der Furchungszellen unterdrückt in ihnen die Fähigkeit zur Erzeugung zweier Individuenhälften (Fig. 1—6), und zwar wird in jeder von ihnen je eine ihrer Entwicklungshälften unterdrückt und zwar diejenige, mit der sie sich aneinanderlegen (Fig. 6); was nicht nur theoretisch durch die Tatsache, daß die erste Furchungsebene des Eies bei Normalentwicklung die Medianebene des Tieres ist und durch die Endstufen der Normalentwicklung dieser zwei Furchungszellen, die eine rechte und linke Körperhälfte ergeben, sondern auch durch die Arbeit der Mosaikierer direkt bewiesen wird. — Äußerlich kommt die Unterdrückung der Entwicklungsqualitäten in diesen Eihälften dadurch zum Ausdruck, daß die Furchungszellen (Fig. 1) bei diesem Aneinanderlegen sich mehr oder weniger abplatteln (Fig. 2), ja so weit abplatteln, daß sie unter Umständen zum Schluß die Gestalt einer einzigen Furchungszelle haben (Fig. 3).

Warum aber werden in jenen Zellhälften, die sich aneinanderlegen, die Entwicklungsmaterialien in der Entfaltung gehemmt? und welche physiologischen Vorgänge finden dabei statt?

Die Entwicklungshemmung in diesen Zellhälften findet statt, weil das Plasma dieser Zellhälften durch die Zellanziehung zusammengedrückt wird (In den Fig. 1—6, soweit es gestrichelt ist.) Äußerer Druck aber erzeugt in allen tierischen Geweben, wie bekannt und bewiesen ist, Materialschwund und Funktionshemmungen d. h. Umwandlungsvorgänge, die bis zum Verschwinden des Gedrückten und Erlöschen der Funktionen gesteigert werden können. Daraus ergeben sich für diese Auseinandersetzungen zwei Möglichkeiten, von denen freilich nur eine berechtigt sein kann: Wenn, wie FISCHER, MORGAN und andere annehmen, die Entwicklungsqualitäten der Zellen nur im Zellplasma liegen, werden jene Entwicklungsqualitäten der Furchungszellen, welche unter Zellanziehung und Zellanziehungsdruk stehen, direkt gehemmt und bei genügendem Druck mehr oder weniger schwer geschädigt werden; wenn

dagegen die Entwicklungsqualitäten der Zellen im Zellkern liegen und das Zellplasma den Kern nur ernährt, was die besser begründete und noch nicht widerlegte Anschauung ist, so werden in den betreffenden Furchungszellen durch den Anziehungsdruck diejenigen Kernteile in ihrer Funktion gehemmt, welche durch die Funktionshemmung der gedrückten Plasmateile den anderen gegenüber minderwertig ernährt werden; und ist der Anziehungsdruck dann energisch genug, so können demnach diese Kernabschnitte bis zum Absterben verkümmern, d. h. es werden unter diesen Umständen einmal die Kerne der beiden Furchungszellen infolge der Zellanziehung ungleich, bleiben dabei aber spiegelbildlich gleich und ergeben deshalb später eine spiegelbildlich gleiche Embryonalentwicklung, nämlich 2 zusammenpassende Hälften eines Individuums.

Werden die Furchungszellen aber, nachdem sie kurze Zeit aneinanderlagen, voneinander entfernt, so wird das Plasma ihrer Druckseiten vom Anziehungsdruck befreit; was äußerlich bemerkbar wird, indem die Zellen sich an der Druckseite wieder ausdehnen und abrunden. Es wird dadurch in ihnen aber zuerst den bis dahin gehemmt oder zum Teil zurückgebildeten Plasmateilen die Gelegenheit gegeben sich zu reorganisieren, was geschieht, wenn ihnen genügend Nahrung zugeführt werden kann. Der reorganisierte Plasmabezirk ist dann aber auch imstande, seinen Kernbezirk wieder genügend zu ernähren. Der Kernbezirk reorganisiert sich deshalb nun auch und kann, wenn genügend Nahrung vorhanden ist, seine Entwicklungsmaterialien nachträglich zur Entfaltung bringen. Die Zelle wird so wieder zur Vollzelle, erlangt also auch wieder die Fähigkeit, ein ganzes Individuum zu erzeugen.

Sind diese Sätze richtig, so ergibt sich weiterhin: Wenn die ersten zwei Furchungszellen eines Tieres aneinanderbleiben, werden ihre Kerne alsbald mehr oder weniger ungleich. Die nächste Teilung dieser Zellen ergibt eine weitere Schwächung der Kerne und ein stärkeres Ungleichwerden derselben u. s. w. Im Froschei z. B. werden die beiden ersten Furchungszellen, wie schon erklärt, auf diese Weise spiegelbildlich gleich, dann werden auf dem 4. Zellenstadium des Keims (Fig. 4) an jedem Kern bereits 2 Seiten geschwächt (Fig. 7) und zwar bei genügendem Zelldruck in der Art, daß an den vorderen beiden Kernen speziell die Hinterseiten funktionell und morphologisch so geschwächt sind, daß sie bei Entfernung der beiden hinteren Zellen des Keims diese erst nach einer Latenzperiode regenerieren können; ebenso die hinteren Zellen die vorderen. — Die dritte Furchung schwächt dann die oberen Zellkerne bereits von drei Seiten u. s. w. Bei jeder weiteren Teilung werden die Zellkerne

also immer mehr geschwächt und ungleich, indem sie bei der Zunahme der Zellanziehungsf lächen immer mehr Entwicklungsfähigkeiten zurückbilden oder ganz verlieren, und bleiben in ihnen immer nur jene Entwicklungsmaterialien direkt entwicklungsfähig, welche vom Anziehungsdruck der Zellen bisher nicht getroffen wurden. Daß aber die Entwicklungsfähigkeiten in den Kernen direkt geschwächt resp. vernichtet und nicht bloß außer Tätigkeit gesetzt werden, beweist sicher das Vorkommen von Regenerationsbezirken im Organismus, worauf ich später zurückkomme, und ferner beweisen es die wichtigen neuen Untersuchungen von RICHARD HERTWIG an *Actinosphaerium eichhorni*, welche ergaben, daß im Hungerzustand der Tiere Kernpartien absterben und bei Überernährung der Tiere die Kerne überernährt und dadurch in den Stand gesetzt werden, entwicklungsfähige Partien abzugeben.

Also in allen Zellen, die unter Zellanziehung stehen, hat der Kern 2 Arten von Materialien, erstens solche, die nicht unter Druck leiden, deshalb direkt entwicklungsfähig sind und am Aufbau des embryonalen Organismus teilnehmen, und zweitens solche, welche unter Kernanziehung und Zelldruck leiden, deshalb in der Entwicklung gehemmt sind und erst nach Reorganisierung wieder gebrauchsfähig werden; sie bilden das Reserveplasma Roux's oder das Regeneralmaterial der Zelle. Die Auslösung dieser Regeneralkräfte erfolgt nun in folgender Weise:

Die Wundsetzung wirkt auf die am Wundrand des Organismus liegenden Zellen durch Aufhebung der Zellanziehungen als Zelldruckaufhebung. Durch diese Druckentlastung wird das Plasma dieser Wundrandzellen in den Stand gesetzt sich zu reorganisieren. Ob es das aber kann, hängt alsdann von noch 2 Faktoren ab, und zwar einmal davon, wie lange bereits die Zellen unter Anziehungsdruck standen (also von der Zeit), denn je länger sie unter Zelldruck stehen, desto mehr werden ihre Regenerationsmaterialien geschwächt, und ferner davon, ob genügend Nährmittel vorhanden sind, um die Reorganisierung und Reaktivierung des vorher geschädigten Zellinhalts ins Werk zu setzen. Sind genug Nährmittel in der Zelle selbst oder für sie herbeizuschaffen, so nimmt das vom Zelldruck befreite Plasma mehr Nahrung auf als unter dem Druck und beginnt sich zu reorganisieren; ist das geschehen, so ernährt es die durch seine frühere Hemmung geschwächten Kernabschnitte wieder normal und setzt sie dadurch in den Stand, sich nun auch zu reorganisieren, und wenn ein gewisses Übermaß von Nahrung ihnen geboten wird, beginnen sie mit der Auslösung ihrer Entwicklungsqualitäten d. h. mit der Regeneration am Organismus.

Sind diese Sätze richtig, so ergibt sich ferner aus dem abgeleiteten Satz, daß die Stoffwechselstörungen in den gedrückten Zellteilen um so größer werden müssen, je stärker die Zellen unter Zellanziehung zu leiden haben (gleichwertig reorganisierbare Zellen vorausgesetzt): Mosaikier sind solche Eier, bei welchen schon die ersten Furchungszellen infolge intensiver Zellanziehung fest aneinanderliegen; Regulationseier dagegen sind diejenigen, bei welchen die ersten Furchungszellen noch locker aneinanderliegen, was mit der Erfahrung durchaus übereinstimmt, da die Furchungszellen der Medusen nach MAAS schon mit der Nadel zu isolieren sind, die der Seeigel nach HERBST schon durch Einlegen in kalkfreies Seewasser, während die der Molche sich nur noch sehr schwer (durch Fadenabschnürung) voneinander trennen, die der Frösche überhaupt nicht mehr selbständig werden können u. s. w.

Um aber nicht mißverstanden zu werden, wiederhole ich noch einmal: Die Isolierung der Zellen gibt nur den äußeren Faktor für die Auslösung ihrer Regeneralkräfte; Wirkung hat dieser äußere Faktor aber nur dann, wenn die inneren Faktoren für Regeneration nicht versagen, d. h. es dürfen die Regeneralkräfte der isolierten Zellen nicht bereits infolge zu langen Leidens unter Zellanziehungen ganz erloschen sein, wenn die Zellisolierung einsetzt, und es müssen den Zellen genügend Nährmittel zur Verfügung stehen, um ihre Regeneralkräfte zu reorganisieren und reaktivieren. Versagen diese inneren Faktoren, so kann also weder die Isolierung der Zellen, noch Wundsetzung schlummernde Regeneralkräfte erwecken. (Zu vergleichen Teil 3 dieser Arbeit.)

Aus diesen Vordersätzen ist ferner abzuleiten, warum ROUX, HERTWIG und MORGAN aus dem erst zweizelligen Froschkeim nach Abtötung einer Furchungszelle bald Halbembryonen, bald Ganzembryonen erhielten. Auf den richtigen Weg leitet dabei die Tatsache, die MORGAN zuerst aufgefallen ist, daß nach dieser Operation der Keim sich entweder so einstellt, daß die abgetötete Zelle höher liegt als die nicht angestochene, oder daß beide Zellen auch nach dem Abtöten der einen in einer Horizontalebene nebeneinander liegen bleiben, wie beim normalen Keim. Diese verschiedene Einstellung des angestochenen Keims aber läßt folgendes erkennen: Wenn die abgetötete Furchungszelle höher steht als die lebendige, ist die tote relativ stark angestochen worden und hat deshalb beim Anstich sehr viel Dotter verloren, sie ist dadurch wesentlich leichter geworden als die nicht abgetötete, und infolgedessen ändert sich die Gleichgewichtslage des Keims derartig, daß die nicht angestochene Zelle durch Drehung des Keims an der angestochenen herabsinkt und

sich dabei im Extrem unter sie schiebt; wenn dagegen bei der Abtötung der einen Zelle diese nicht viel Zellmaterial verliert, ändert sich die Gleichgewichtslage des Keims nach dem Anstich nicht oder nur unbedeutend, und die beiden Zellen bleiben dann in einer Horizontalebene nebeneinander liegen, wie beim unverletzten Keim. Wenn aber die tote Zelle viel Zellmaterial beim Anstich verloren hat, wird es der mit ihr verkuppelten entwicklungsfähigen auch relativ leicht werden, diese tote Last vor sich herzuschieben und bei Seite zu drücken und sich dadurch noch von jenem Restdruck ihrer einstigen Zellverkopplung zu befreien, den die tote Zelle noch nach der Abtötung durch ihre Schwere passiv auf sie ausübt; und sie kommt dadurch in den Stand, ihre Regeneralkräfte so schnell zu reorganisieren, daß diese gleichzeitig oder doch fast gleichzeitig mit ihrem Embryonalmaterial in Tätigkeit treten können, d. h. die Zelle entwickelt sich dann also sofort voll resp. regulativ. — Im anderen Fall dagegen, d. h. wenn die tote Zelle beim Anstechen sehr wenig Dotter verliert, wird es der mit ihr verkuppelten sehr viel schwerer, diese tote Last von sich wegzudrücken, und daher kommen hier die Regeneraltendenzen viel weniger schnell in Tätigkeit als vorher und daher geht hier noch eine zeitlang die Embryonalentwicklung der unverletzten Zelle ihrer Regeneralarbeit voraus, d. h. die Zelle leistet dann Mosaikarbeit.

MORGAN hat freilich eine andere Erklärung für das Entstehen von bald Halbbildungen, bald Ganzbildungen aus dem zweizelligen Froschkeim, bei dem eine Zelle abgetötet wird; er meint, daß durch Verlagerung des Zellinhalts der lebengebliebenen Zelle das Entstehen der Halb- und Ganzbildungen reguliert werde, er hat auch seinen Experimenten diese Anschauung zu Grunde gelegt, aber dabei im Gegensatz zu ihr aus einem Keim, der in schräger Lage gehalten wurde, eine Halbbildung erhalten und damit seine Anschauung selbst widerlegt, sie aber durch eine Hilfshypothese zu retten gesucht. Warum ist es aber notwendig, daß sich die lebengebliebene Furchungszelle mit ihrem Bildungsdotter von der toten abwenden muß, um eine Vollbildung zu erzeugen? die tote Zelle kann ja gar keinen aktiven Einfluß mehr auf sie ausüben. — Immerhin aber ist es nicht nur möglich, sondern eigentlich sicher, daß in den Fällen von Schrägeinstellung des Keims, nach Abtötung einer seiner ersten beiden Furchungszellen, in der lebengebliebenen Zelle das Bildungsmaterial eine andere Stellung einnimmt als im normalen Keim, und es mögen daraus, wie auch aus dem Hängenbleiben der abgetöteten Zelle an der unverletzten, die atypischen Entwicklungscharaktere entspringen, die speziell der regulativen

Entwicklung des angestochenen zweizelligen Froschkeims, wie es scheint, immer anhaften.

Die hier vorgetragenen Ideen stehen mit keiner der bisher in dieser Sache gefundenen Tatsachen im Widerspruch, werden im Gegenteil durch eine ganze Reihe von solchen wesentlich unterstützt, so besonders — wie schon erwähnt — durch die Untersuchungen von RICHARD HERTWIG an *Actinosphaerium eichhorni*, dann durch die Tatsache, daß äußerer Druck, wie von mir wiederholt bewiesen wurde, das Regenerieren aus einer Wundfläche verhindert; dann drittens durch die Beobachtungen von DRIESCH und MAAS, welche ergaben, daß für die isolierten Furchungszellen „die Wahrscheinlichkeit einer vollständigen Leistung steigt mit dem Wachsen ihres Anteils an vegetativem Eiplasma“¹⁾, d. h. mit der leichten Ernährungsmöglichkeit der Zellen. Und ferner hängt sie nach MAAS und DRIESCH noch von der „zunehmenden Ausgleichungsunfähigkeit“ oder „Starrheit“ des Plasmas ab, von der MAAS das folgende schreibt: „In allen früheren Stadien nun ist der Zusammenhalt der Zellen ein sehr geringer, die Abrundung der einzelnen Zellen überwiegt, sodaß schon METSCHNIKOFF sagt: Es ist auffallend, daß nach geschehener Teilung die Keimzellen sich möglichst weit von ihren Geschwistern trennen, um sich ihren entfernteren Verwandten innig zu verbinden; es entstehen dabei eigentümliche Kombinationen. Jede einzelne Zelle hat im Verhältnis mehr freie Oberfläche, die mit Rindenplasma versehen ist. Auf späteren Stadien bilden sich dagegen immer mehr Berührungsflächen heraus. Die Beobachtung nach einem Eingriff zeigt, daß dann auch die Labilität der plasmatischen Substanzen geringer geworden ist. Das Exoplasma braucht viel längere Zeit, um eine neugebildete freie Fläche zu überziehen, ja kann dies manchmal überhaupt nicht vollständig leisten, und infolgedessen werden nach einer durch Schütteln vorbereiteten Trennung in verschiedenen Objekten Abstufungen möglich sein, die den verschiedenen Verlauf der Aufzucht erklären“²⁾. Und endlich sprechen dafür vor allem die Verlagerungsversuche an frühen Furchungszellen, welche zweifellos nur durch starkes Reaktivieren von Regenerationspotenzen zum Schluß normale Entwicklung ergeben.

Wenn diese Anschauungen berechtigt sind, haben die Anhänger der Regulationstheorie in folgendem recht:

1. Die gegenseitige Lage der Keimzellen reguliert ihre Tätigkeit als Embryonalzellen.

¹⁾ MAAS: Experimentelle Ergebnisse zur Entwicklungsgeschichte der Medusen. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. 1905, p. 602.

²⁾ MAAS: l. cit. p. 605.

2. Stoffwechselfvorgänge, die den Zellteilungen folgen, verändern die Zellen.

3. Gegenüber den Anhängern der Regulationstheorie haben aber die der Mosaiktheorie darin recht, daß die Kerne der Furchungszellen hierbei ungleich werden und dadurch bei der Embryonalentwicklung ungleiche Resultate ergeben, wodurch die Entwicklung des Eies eine Mosaikarbeit wird.

4. Nebenbei gesagt, ist diese Entwicklung aber, soweit sie Folge der Zellanziehungen ist, keine Selbstregulierung, sondern eine passive Regulierung (oder passive Differenzierung), d. h. eine Anregulierung.

Für die Selbstregulierung des embryonalen Organismus bleibt dann aber noch genug übrig, z. B. Bestimmung der Stärke der Zellanziehungen, Bestimmung der Zeit, wann die einzelnen Entwicklungsqualitäten und an welcher Stelle im Organismus sie ausgelöst werden u. s. w.

Teil 2: Experimentelles über Regenerat-Entstehen.

Durch Erzeugung von Wunden mit 2 Wundflächen, die unter spitzem Winkel, und mit 3 Wundflächen, die unter rechten (Fig. 8—10) oder stumpfen Winkeln aneinanderstoßen, und die in der gleichartigen hyalinbindegewebigen Schwanzborte des Froschlarvenschwanzes angebracht wurden, war folgendes festzustellen.

1. Nicht Wunden, sondern Wundflächen sind die Bezirke für das Auslösen von Regeneratpotenzen (Bestätigung meiner Angaben vom Entstehen mehrerer Superregenerationen aus einer Wunde).

2. In jedem dieser Bezirke steht das zugehörige Regenerat zuerst senkrecht auf der Wundfläche, wie BARFURTH zuerst nachwies. Der Grund ist offenbar, daß die Zellen, welche der Wundfläche direkt anliegen, ihre Kerne so einstellen, daß sie mit ihrer Symmetrieebene senkrecht zur Wundfläche stehen, worauf dann Kern- und Zelldurchschnürung parallel zur Wundfläche erfolgen. Das Wundsetzen wirkt also auf die Kernstellung der Wundrandzellen unregulierend ein; es hebt für die Kerne und Zellen die Normalpolarität auf und zwingt ihnen eine Wund- oder Regeneratpolarität auf.

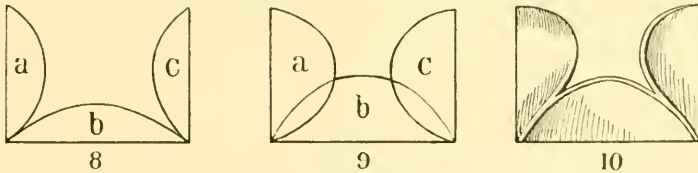
3. Wundpolarität und Normalpolarität bekämpfen sich im späteren Verlauf der Regeneration, bis die Normalpolarität zum Schluß das Übergewicht erlangt; doch ist sie nie imstande, den Einfluß ganz zu verwischen, den die Wundpolarität auf das Regenerat hatte.

4. In jedem Regeneratbezirk wächst das Regenerat am stärksten in seinem Zentralabschnitt, in seinen Seitenteilen um so schwächer, je näher diese den Rändern der Wundfläche gelagert sind, bis in

den wirklichen Randteilen des Regenerats das regenerative Wachsen ganz erlischt.

5. Das ungleiche Wachsen in den verschiedenen Teilen eines Regenerats kommt daher, daß das Regenerat bei seinem Entstehen nicht durch Blutgefäße, sondern von Zelle zu Zelle ernährt wird, was im übrigen mit der Primärer Ernährung der Embryos übereinstimmt und deshalb auch als Primärer Ernährung des Regenerats bezeichnet werden kann, gegenüber der Sekundärer Ernährung durch Blutgefäße. Ein Zellhaufen wird unter diesen Umständen aber am besten von innen heraus ernährt. Weil nun das Regenerat primär in dieser Weise ernährt wird, stehen seine inneren d. h. Zentralteile unter besonders reichlicher Ernährung und erlangen dadurch in der Entwicklung einen Vorsprung vor den Seitenteilen des Regenerats.

6. Aus dem Umstand, daß in einem Regenerat — infolge seiner Primärer Ernährung von innen heraus und von Zelle zu Zelle — der Zentralteil am stärksten ernährt wird, erklärt sich, warum in Regeneratbezirken, die zwar dazu befähigt sind, zahlreiche nebeneinanderliegende Regeneratpotenzen auszulösen, aber eine zu kleine Wundfläche erhielten, um sie aus dieser alle zur Entwicklung zu bringen, nur die Zentralpotenzen ausgelöst werden. Wenn also z. B. in einem Regeneratgebiet, das eine Hand mit 5 Fingern regenerieren kann, eine Wundfläche von so geringer Ausdehnung entsteht, daß nur ein Teil der Hand aus ihr regeneriert werden kann, so werden nur die physiologischen Zentralteile der Hand, also an vielen fünffingrigen Händen dann sogar nur der mittlere Finger mit zugehörigen Handwurzelknochen aus der Wundfläche regeneriert, dagegen nicht die Seitenfinger und Handwurzelseiten.



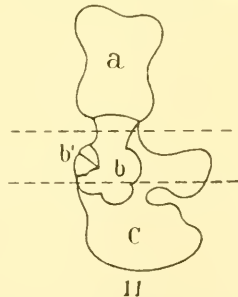
7. Aus dem Umstand, daß in einem Regenerat infolge seiner Primärer Ernährung — von innen heraus und von Zelle zu Zelle — der Zentralteil am stärksten ernährt wird, erklärt sich, warum in solchen Regeneratbezirken, die zwar dazu befähigt sind, zahlreiche nebeneinanderliegende Regeneratpotenzen auszulösen, aber durch Schwächung der Entwicklungsfähigkeit, z. B. bei Unterernährung, nicht instande sind, wirklich alle in Betrieb zu setzen, nur die zentralen ausgelöst werden.

8. Wenn ein Regeneralbezirk, der zahlreiche nebeneinanderliegende Regeneralpotenzen auszulösen vermag, durch Kleinerwerden Regeneralpotenzen verliert, so verschwinden die seitlichen Regeneralpotenzen in ihm, nicht die zentralen. Beweis: das verkümmerte Carpale 1 des Schweinefußes vermag nur Hauptfinger (3 und 4) nicht Nebenfinger (2 u. 5) zu regenerieren.

9. Die Regenerate aus einander benachbarten gleichartigen Wundflächen, welche unter scharfer Winkelbildung aneinanderstoßen (Fig. 8—10), wachsen anfänglich gewöhnlich aneinander vorbei, legen sich aber später mit ihren Rändern, soweit diese sich berühren können, aneinander und verwachsen dann miteinander zu einem einzigen Regenerat. Das kann aber nur dadurch geschehen, daß sich die Primärregenerate aus eigener Kraft so zueinander verbiegen, daß sich zum Schluß ihre Ränder berühren und dann verwachsen, weshalb das Sekundärregenerat eine zeitlang noch taschenartige Einbuchtungen aufweist und wie wellig-verbogen aussieht. Es findet also beim Entstehen von benachbarten gleichwertigen Regeneraten nicht nur eine Anziehung unter den gleichartigen Zellen der Regenerate — ein Cytotropismus — statt, sondern sie haben gleichzeitig eine Randanziehung — einen Marginaltropismus.

Teil 3 Experimentelles über Auslösung der Regeneralkräfte.

Der Schultergürtel des gewöhnlichen *Triton cristatus* wurde zwecks Ausführung von Regeneralversuchen theoretisch in 3 Zonen a, b und c zerlegt, und wurde dann eine Gruppe dieser Tiere so operiert, daß im Körper der Tiere nur das Stück a des Schulterblatts erhalten blieb, es regenerierte dann dieses Stück a die fehlenden Stücke (b und c) des Schultergürtels, sowie die mit b gleichzeitig entfernte, zugehörige Vordergliedmasse.



Einer zweiten Gruppe von Versuchstieren wurde vom Schultergürtel nur das Stück c im Körper gelassen, d. h. ein Stück des Coracoid und Praeoracoid, das andere (b und a) mitsamt der

zugehörigen Gliedmasse) wurde entfernt. Es regenerierte dann dieses Stück die verloren gegangenen Abschnitte des Schultergürtels und gleichzeitig die mit verloren gegangene zugehörige Gliedmasse.

Es wurden dann drittens das Stück a und b des Schultergürtels mit der zugehörigen Gliedmasse im Körper gelassen (oder die letztere bis auf den Oberarmkopf zurückgeschnitten) und das Stück c derartig entfernt daß eine b berührende Randpartie, die bei anderen Tieren b und a regeneriert hatte, hier an dem Stück b haften blieb; obgleich also bei diesen Versuchstieren an der hergestellten Wundfläche Gewebe war, das Regenerationsfähigkeit besaß, blieb hier jede Regeneration aus, die Wunde verheilte einfach.

Ganz gleich verhielt sich die Wunde, wenn die Schultergürtelstücke c und b im Körper blieben, a dagegen so entfernt wurde, daß seine, an b anstoßende Randpartie, die bei anderen Versuchstieren regeneriert hatte, an b erhalten blieb, auch hier trat trotzdem nicht die Spur einer Regeneration ein.

Aus diesen Versuchen ergibt sich also, daß das einfache Setzen einer Wundfläche nicht genügt, um die in einem Körperteil enthaltenen Regeneralkräfte auszulösen.

Dasselbe ergaben noch andere Experimente und ferner ergaben diese zugleich — so z. B. das Abschneiden der einen Schwanzspitze an einem experimentell hergestellten Doppelschwanz, worauf diese nicht nachwuchs (Sitzungsber. Ges. nat. Fr. Berlin 1904, p. 167) —, daß die Auslösung von Regeneralkräften nur dann erfolgt, wenn der sie enthaltende Wundbezirk genügend Nährmittel auftreiben kann, um sie zu reorganisieren und in Tätigkeit zu setzen.

Das Wundsetzen appelliert also an die Regeneralkräfte, bereitet ihnen den Boden und macht sie frei, die Zellernährung und -Nahrung organisiert sie und löst sie aus. Weil sie aber gleichzeitig in der Entwicklung bisher gehemmte Embryonalanlagen sind, werden sie damit zugleich reorganisiert und reaktiviert.

Teil 4: Experimentelles über den Kampf der Gewebe im Regenerat.

a) Kampf der Gewebe im Regenerat bei Begünstigung der Hautregeneration.

An Molchschwänzen, die nach Abschneiden der Spitze so hergerichtet wurden, daß ein Hautring die Wundstellen der übrigen Schwanzgewebe überragte, worauf der Hautring vernäht wurde und so lange vernäht blieb, bis die Hautwunde verheilt war, ergab sich folgendes:

1. Die Gewebe, welche gezwungen sind, gemeinsam ein Re-

generat aufzubauen, sind bei dieser Arbeit bis zu einem gewissen Grade unabhängig voneinander und können deshalb dabei sogar in Kampf miteinander geraten.

2. Arbeiten Gewebe bei gemeinsamem Regenerat-Aufbau miteinander in bestimmter Harmonie, so entsteht ein Vollregenerat.

3. Ist beim Regenerat-Aufbau der Kampf zwischen den beteiligten Regeneranten von größtmöglicher Heftigkeit, so verhindert er jedes Regenerat-Entstehen und in weniger extremen Fällen ergibt er Stümper- oder Notregenerate, d. h. Regenerate, welche nur einen Teil der Charaktere des betreffenden Vollregenerats besitzen.

4. Bei Molchen entstehen — infolge des Kampfes der Regeneralgewebe aus einer zum Regenerieren geeigneten Querschnittwunde — Dauerkurzschwänze, wenn die Hautlappen der Wunde schon verheilt sind, ehe die anderen Gewebe zu regenerieren begonnen haben; bei mäßig vorschnellem Verheilen dieser Hautlappen entstehen Stümperschwänze; sehr wenig vorschnelle Hautlappenverheilung aber ergibt nach sehr verspätet einsetzender Entwicklung Schwanz-Vollgenerale mit vermindertem Längenwuchs. Also wird bei diesem Experiment die Regeneralkraft des Molchschwanzes proportional der Güte der Hautverwundung und proportional der davon abhängigen Beschleunigung der Hautverheilung geschwächt, bis sie bei einem bestimmten Beschleunigungsoptimum der Hautverwundung und -verheilung überhaupt nicht mehr in Tätigkeit zu treten vermag. Die Hautverwundung und schnelle Hautverheilung sind aber nicht die direkten Ursachen der Vernichtung der Regeneralkraft des Schwanzes, sondern sie wirken nur indirekt, indem durch sie das Hautregenerat, das unter ihrem Einfluß entsteht, unter Wachstumsbedingungen gebracht wird, die ihm zum Schluß gestatten, mit viel mehr Widerstandskraft gegen Zugdehnung in den Kampf gegen das Kernregenerat einzutreten, als diesem bei Vollregeneration von dem zugehörigen Hautregenerat entgegengesetzt wird.

5. Schwanz Vollregenerate an Molchschwänzen entstehen, wenn das Haut-, Unterhautbindegewebe- und Kernregenerat einer Schwanzwunde ohne Kämpfe miteinander, zur Ausbildung kommen.

6. Das Längenwachstum eines Schwanzregenerats wird allein durch sein Skeletregenerat hervorgerufen und reguliert.

7. Dem Schwanzhautregenerat fehlt jede Befähigung zu selbständigem Längenwachstum; es wird durch die dahinter liegende Skeletneubildung zur Verlängerung gezwungen, indem es durch deren Vorwachsen zuerst passiv ausgedehnt wird und diese Verlängerung dann aktiv durch interkalares Wachsen dauerhaft macht.

8. Zugeinfluß erzeugt in Schwanzhautregeneraten interkalares Längenwachstum.

9. Im neuen Hautüberzug einer Schwanzquerschnittwunde ist die Befähigung zur Schwanzspitzenbildung nicht lokalisiert; jede Partie dieser Hautneubildung hat die Fähigkeit, zu einer Schwanzspitze auszuwachsen, wenn das zugehörige Schwanzregenerat sie zwingt, es zu tun.

10. Das Unterhautbindegewebe des Schwanzes, selbst in der Form der Bortenpolster, hat in seinen Regeneraten nur ganz geringe Befähigung zu selbständigem Längenwachstum. Es empfängt den Antrieb zu ausgiebigem Längenwachstum vom Skeletregenerat, indem dieses ihm durch Vortreiben der Haut die Hohlräume öffnet, in die es hineinregenerieren kann.

11. Das Skeletregenerat des Schwanzes ist nicht imstande, regeneriertes Schwanzbortengewebe zu durchbrechen; es verbiegt sich daher mehr oder weniger, wenn seine Spitze an ein solches stößt.

12. Wie bei den Eidechsen werden auch bei den Molchen von der Oberhaut des Schwanzersatzstücks zuerst die Basalpartien angelegt, dann die den Basalpartien benachbarten Mittelzonen und zum Schluß erst die Endpartie. Genau so verhält sich das Unterhautbindegewebe des Schwanzes. Vom Skeletregenerat des Schwanzersatzstücks dagegen wird zuerst die Endpartie angelegt, dann kommen nacheinander die immer mehr kopfwärtsliegenden Partien zur Entwicklung; die Basalpartie also zuletzt.

b) Kampf der Gewebe im Schwanzregenerat bei regerem Vorsprung der Bortenpolster.

Wenn in einem sehr jugendlichen Froschlarvenschwanz der Schwanzkern (bestehend aus Chorda, Schwanzmark und Muskeln) in der Art ein Stück zurückgeschnitten wird, daß die Querwunde des Kernstumpfs von den stehenbleibenden Enden der 2 Schwanzborten ansehnlich überragt wird, so biegen diese Lappen sich alsbald gegeneinander vor, legen sich dadurch vor die Schwanzkernwunde und verwachsen daselbst miteinander. Was dann weiter wird, hängt davon ab, ob der Schwanzkern (d. h. Chorda, mit Schwanzmuskeln und Schwanzmark) dieses Hemmnis seines Längenwachstums durchbrechen kann oder nicht. Gelingt es, dann wird der Schwanzkern regeneriert, bleibt aber stets der Norm gegenüber an Länge sehr zurück und da nun von seinem Nachwachsen (und in letzter Instanz allein von dem der Chorda) auch das richtige Schwanzspitzennachwachsen abhängt, wird in diesen Fällen

auch die Schwanzspitze dann mehr oder weniger nachgebildet, immer aber sehr mangelhaft. Gelingt das Durchbrechen des Schwanzkerns durch die vorgelagerte Schwanzborte aber nicht, wird das Längenwachstum des Schwanzkerns und damit auch das Schwanzspitzennachwachsen völlig gehemmt.

e) Kampf der Gewebe im Schwanzregenerat nach Entfernung von Chorda und Schwanzmark.

Wenn in einem sehr jugendlichen Froschlarvenschwanz die Chorda mit dem Schwanzmark eine Strecke weit von hinten her derartig zurückgeschnitten werden, daß die Querschnitte an ihren Stümpfen von zwei Gewebelappen überragt werden, von welchen jeder aus dem Hinterende einer Schwanzborte besteht, das unten von einem Längsstreifen der Schwanzmuskulatur eingefast wird, so findet kein Regenerieren von Chorda und Schwanzmark statt, obgleich ihre Wundflächen in diesem Fall dauernd so frei liegen, daß sie wegen Mangel an Hemmung durch Gewebedruck sich ungehindert regenerieren könnten. Infolgedessen findet also auch ein Spitzenersatz an diesem Schwanz nicht statt. Und gleichzeitig zeigt sich dabei, daß das Bortenpolster centripetale Gewebespannung besitzt, die Schwanzmuskulatur centrifugale: es sind das also gegensätzliche Gewebespannungen, die sich unter Umständen bekämpfen können.

Also schon die seitliche Vorlagerung von Muskulatur vor eine Wundfläche an Chorda und Schwanzmark hindert das Regenerieren dieser beiden Gewebe.

d) Schlußbemerkungen.

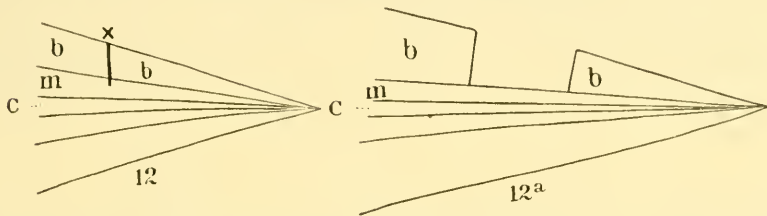
Die hier mitgeteilten Versuche sind nicht etwa nur Wiederholungen oder Modifikationen von denen, welche durch MORGAN¹⁾ und WINTREBERT²⁾ unternommen wurden, um zu bestimmen, ob Chorda oder Schwanzmark „für die Schwanzregeneration“ notwendig sind: diesen Versuchen lagen andere Operationsmethoden und Absichten zugrunde und sie ergaben dann natürlich auch andere Resultate (im Allgemeinen: Wachstumshemmungen von Schwanzgeweben kompliziertester Art; die Hemmungen der Chorda im besonderen zumeist hervorgerufen durch künstlich — d. h. durch Vernähung der Wunde — erzielte Vorlagerung der anderen, aneinander befestigten Schwanzgewebe vor sie).

¹⁾ Archiv f. Entwickl.-mech. 1903, S. 105.

²⁾ C. R. Acad. Sc. 1904 (T. 139), S. 432—34

Teil 5. Regenerelle Altersunterschiede am Froschlärvenschwanz.

Wenn bei Froschlärven (Fig. 12), die kurz vor dem Ausschlüpfen aus der Eihaut stehen, so durch eine Schwanzborte in den Schwanz eingeschnitten wird, daß der Schnitt (x) quer durch die Schwanzborte (b) bis in die Schwanzmuskulatur (m) hineingeht, so erweitert sich (Fig. 12a) beim Weiterentwickeln und -wachsen dieses Schwanzes der Schnitt zu einer großen Fehlstelle in der Schwanzborte. Sind Froschlärven aber schon weiter in der Entwicklung vorgeschritten und größer, wenn sie operiert werden, so erzeugt bei ihnen ein genau ebenso angelegter Schwanzanschnitt keine Fehlstelle in der betreffenden Schwanzborte.



Der Grund ist folgender: Im Schwanz der hinter der richtigen Embryonalentwicklung befindlichen, älteren Froschlärven ist der Schwanzkern (bestehend aus Chorda, Schwanzmark und Schwanzmuskulatur) allseitig von hyalinem Unterhautbindegewebe umhüllt, das über und unter dem Schwanzkern zu einer so hohen und kompakten Masse anschwillt, daß dadurch die Schwanzborten des Tieres erzeugt werden; wenn dagegen der Schwanz der Froschlärven noch in der richtigen Embryonalentwicklung steckt, umfaßt das hyaline Unterhautbindegewebe des Schwanzes nicht allseitig den Schwanzkern, sondern liegt diesem — unter Bildung der Schwanzborten — nur an der Ober- und Unterseite an, ist an seinen Seiten also unterbrochen. Wird in einen derartigen sehr jungen Schwanz also von oben oder unten durch die Schwanzborte bis in die Schwanzmuskulatur eingeschnitten, so wird die betreffende Schwanzborte und das sie bildende hyaline Bindegewebe ganz durchschnitten, und bei dem sehr schnellen Wachsen des Schwanzes gelingt es ihnen nicht, die erhaltene Querwunde zu schließen, und so entsteht durch das Auseinanderweichen der Wundränder eine große Fehlstelle in der Schwanzborte. Wenn dagegen bei Froschlärven, deren hyalines Unterhautbindegewebe den Schwanzkern bereits ganz umgibt, eine Borte durchschnitten wird, gelingt es hier jenen Stellen des Unterhautbindegewebes, welche den Schwanzkern seitlich decken, auch beim Weiterwachsen des Schwanzes die Wunde von unten her auszufüllen und so völlig zu schließen. —

Diese Versuche lehren nun außerdem zuerst: Bei der Embryonal-Entwicklung des Froschlarvenschwanzes wächst das Unterhautbindegewebe von der Leibeshöhle aus in zwei getrennten Schichten derartig in den Schwanz hinein, daß sich die eine dieser Schichten über dem Schwanzkern, die andere unter ihm gegen die Schwanzspitze hin vorschiebt; erst später wachsen dieselben dann in den Schwanzseiten, gegen einander vor, verwachsen daselbst zum Schluß und umfassen dann den Schwanzkern allseitig.

Zweitens geht daraus hervor: Das Unterhautbindegewebe und die Cutis des Froschlarvenschwanzes (und des ganzen Tieres zweifellos) haben genetisch garnichts miteinander zu tun; sie können sich auch nicht gegenseitig regenerieren.

Gleiche Versuche an Axolot- und Molchschwänzen ergaben dasselbe.

Eine neue Vorrichtung zur Durchlüftung von Aquarien.

Von BRUNO JÖCKEL.

(Aus dem Referierabend vom 20. Februar 1906.)

Von allen im Laufe der Zeit angegebenen komplizierteren Durchlüftungsapparaten für Aquarien hat kaum einer allgemeine Verbreitung erlangt; noch heute gilt als die zuverlässigste Einrichtung für diesen Zweck eine Druckpumpe in Verbindung mit einem Windkessel. Aber selbst dieser so einfache Apparat zeigt im Betriebe große Nachteile, z. B. die bedeutende Abnutzung der Pumpe und der Ventile, dann der Aufwand an Zeit und Arbeit zum Wiederaufpumpen, der erfahrungsgemäß nicht unbeträchtlich ist. Ein Aussetzen besonders von längerer Dauer hat wiederum zur Folge, daß die Durchlüfter sich verstopfen oder quellen.

Um diese lästige Arbeit zu umgehen, hat man Vorrichtungen erdacht, die auf dem Prinzip der Wasserstrahlpumpe beruhen und an die Wasserleitung angeschlossen werden. Sie arbeiten zwar ganz selbständig, doch mehr oder weniger unökonomisch; besonders aber ist der produzierte Druck so schwach, daß Hartgummi- und Buchsbaumdurchlüfter mit ihnen garnicht betrieben werden können.

Einen bedeutend höheren Druck, der für größere Aquarien unentbehrlich ist, liefert eine Anordnung, die an sich so einfach ist, daß sie häufig von Liebhabern selbst hergestellt wird. Ein mehrere Liter fassendes, allseitig geschlossenes Gefäß steht mit

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [1906](#)

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

Artikel/Article: [Experimentelles und Kritisches über tierische Regeneration 50-66](#)