

ginnt etwa über dem 9. Strahl der A, diese näher an der Basis der V. als der C.; P.-Flossen anscheinend etwa $\frac{3}{5}$ der Kopflänge, defekt (daher bleibt ihre Form unbestimmt), ihre Länge etwa das Doppelte der V.; C. sehr defekt. Schwanzstiel $2\frac{1}{2}$ mal so lang als hoch und etwa $\frac{2}{3}$ der Kopflänge.

Färbung (in Alkohol) ein schmutziges Rehbraun, ziemlich dunkel, doch mit helleren Stellen.

Experimentelles und Kritisches über tierische Regeneration.

Teil 6—10.¹⁾

VON GUSTAV TORNIER.

Inhaltsangabe:

Teil 6: Neue Belege für das Regeneratsymmetrie-Gesetz.

Teil 7: Einfluß von Zeit und Vorarbeit auf Regeneratvorgänge.

Teil 8: Zum Kampf um den Raum zwischen Regenerat und Nachbarschaft.

Teil 9: Über das Entstehen spezialisierter Regeneratbezirke bei der Embryonalentwicklung höher organisierter Tiere.

Teil 10: Was wird von Pathogenem, besonders Überzähligen, vererbt?

Die vorliegende Arbeit enthält als Fortsetzung von vorläufigen Mitteilungen aus Heft 3, Jahrgang 1906 dieser Sitzungsberichte, weitere Ergebnisse aus Experimenten und Studien, die sobald als möglich ausführlich veröffentlicht werden sollen. Die Inhaltsangabe am Kopf dieser Arbeit und die Kapitelüberschriften in ihr geben auch hier des näheren an, was untersucht wurde. —

Teil 6: Neue Belege für das Regeneratsymmetrie-Gesetz.

Beleg 1.

In meinem Artikel: Überzählige Bildungen und die Bedeutung der Pathologie für die Biontotechnik (Verhandlungen des V. internationalen Zoologenkongresses zu Berlin 1901, S. 488) habe ich in Bezug auf den Einfluß der Nachbarschaft auf das Resultat der Superregeneration das folgende Zupassungs- oder Symmetriegesetz aufgestellt:

Ein Regenerat wird von seiner unmittelbaren Nachbarschaft derart beeinflußt, daß diese den Symmetriecharakter bestimmt, den das Regenerat einnehmen muß, indem sie es zwingt, mit ihm ein Symmetrieverhältnis einzugehen. Stoßen also zwei Regeneratkegel, die aus einer Wunde mit 2 Wundflächen stammen und gleich-

¹⁾ Vortrag, gehalten in der Sitzung am 13. März 1906. Nachträglich eingesandt.

wertig sind, bei ihrem ersten Entstehen sofort aneinander, so bilden sie zueinander ein Symmetrieverhältnis aus; sind sie dagegen bei ihrem Entstehen völlig unabhängig voneinander, so treten sie nicht zueinander, sondern zu der benachbarten Stammartie des Körpers (d. h. zu dem Körperabschnitt, aus dem sie hervorgehen) in ein Symmetrieverhältnis ein. Ein einzelner Regeneratkegel steht stets zu der benachbarten Stammartie in Symmetrie.

Auf Grund dieses Gesetzes, heißt es an der betreffenden Stelle dann weiter, kann vorausgesagt werden, daß Vögel zu finden sein müssen, bei welchen aus der normalen linken Beckenhälfte außer der zugehörigen Gliedmaße 2 überzählige Gliedmaßen derart herausgewachsen sind, daß das überzählige Becken neben dem normalen liegt und die Hintergliedmaßen dieses Tieres in folgender Weise gestellt sind: $r, l; r' l'$.

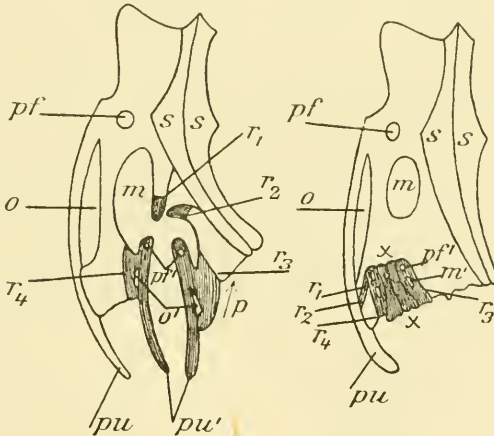


Fig. 1.

Fig. 2.

Beschrieben wurde damals nämlich nur eine Anzahl von Vogelbecken, bei welchen folgendes Überzählige entstanden war (Fig. 1): An der linken Beckenhälfte, welche von hinten her, durch das große Beckenloch (m) hindurch, längs aufgerissen wurde, waren 4 Wundflächen ($r_1 - r_4$) entstanden, von denen die beiden inneren (r_1 und r_2) dicht aneinanderlagen, während die beiden hinteren (r_3 und r_4) sehr weit voneinander entfernt standen. Jede dieser Wundflächen betätigte sich nun zuerst durchaus selbständig super-regenerell, und so entstand aus jeder von ihnen ein selbständiger Regeneratkegel (das in der Figur dunkel gehaltene). Von diesen stießen später die der Wundfläche r_1 und r_2 sehr bald aneinander und bildeten durch Verwachsen einen überzähligen Teil der ver-

letzten Beckenhälfte aus, deren innere Einrißstelle dadurch gleichzeitig verschlossen wurde. Die beiden aus den Wundflächen r_3 und r_4 entstehenden Regeneratkegel dagegen wuchsen ganz unabhängig voneinander aus, und wurde schließlich jeder für sich zum hinteren Abschnitt einer Beckenhälfte mit der zugehörigen Hintergliedmaße. Sie haben also nunmehr folgende definitive Gestalt: Es trägt jeder von ihnen an seiner Spitze eine überzählige Pfanne (pf'), in welcher eine überzählige Gliedmaße gelenkt; hinter dieser Pfanne liegt dann bei jedem Regenerat ein überzähliges großes Beckenloch (m'); hinten wurde jedes Regenerat zum hinteren Außenrand einer Beckenhälfte mit dem zugehörigen Pubicium (pu'), und umschließt dieses Pubicium mit seiner Beckenhälfte — ganz wie bei normalen Becken — ein Beckenloch (o'). Dabei kehren die beiden überzähligen Beckenhälften ihr Pubicium einander zu, d. h. die aus der Wunde r_4 entstandene Beckenhälfte ist gleich einer normalen rechtsseitigen und die aus der Wunde r_3 entstandene gleich einer normalen linksseitigen; sie haben also bei ihrer Entwicklung kein Symmetrieverhältnis zueinander angestrebt, sondern sind in Symmetrie zu dem Körperteil getreten, aus dem sie entstanden, und die Formel für die Hintergliedmaßen dieses Tieres ist daher $l: r', l'; r$ (was auch im übrigen das Schema in Figur 3 ergibt, wo die 4 Gliedmaßen so angeordnet sind, daß, wenn Figur 3 auf Pauspapier übertragen und dann in der richtigen Weise auf Figur 1 gesetzt wird, die verschiedenen Gliedmaßen in die zugehörigen Gelenkpfannen hineinpassen).

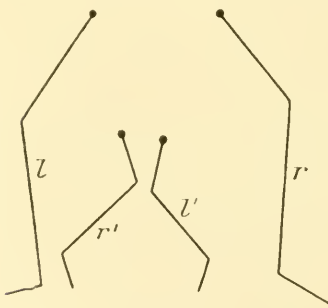


Fig. 3.

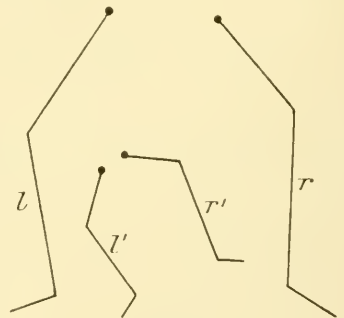


Fig. 4.

Nun liegt mir ferner auch noch das Hühnerbecken vor, dessen Auffindung ich auf Grund des Regeneratsymmetriegesetzes im Jahre 1901 voraussagte, und zwar handelt es sich bei diesem um Ausbildung eines Symmetrieverhältnisses zwischen 2 Regeneratkegeln.

welche denen genau entsprechen, die im eben besprochenen Becken aus der Wunde r_3 und r_4 entstanden sind. Es wurde nämlich bei diesem Huhn aus der eben angelegten linken Beckenhälfte durch eine verbiegende Kraft die hintere Außenecke abgesprengt und zwar so, daß auch hier 4 Wundflächen ($r_1 - r_4$) entstanden, von welchen r_3 und r_4 mit den gleichgenannten des vorigen Beckens nahezu gleiche Lage haben, aber wesentlich kürzer sind und wesentlich näher aneinanderliegen. Die beiden Wundflächen r_1 und r_2 , die ganz dicht aneinanderliegen, verwachsen dann sehr bald regenerell miteinander; die Wundflächen r_3 und r_4 dagegen, welche stärkere Entfernung voneinander hatten, sandten je einen Regeneratkegel aus, dem die Aufgabe oblag, zum Hinterende einer Beckenhälfte mit Pfanne (pf'), großem Beckenloch (m') und überzähliger Gliedmaße auszuwachsen. Diese beiden Regeneratkegel stießen dann aber auch bald aneinander und bildeten sich alsdann in Symmetrie zueinander derartig aus, daß sie ihre Berührungslinie ($x-x$) für eine Art imaginäres Kreuzbein nahmen, an welches sie sich ansetzen und zu welchem sie sich als zugehörige rechte und linke Beckenhälfte mit den entsprechenden Gliedmaßen umbilden mußten. Es wurden daher ihre Abschnitte, mit welchen sie aneinanderstießen, zu ihrer Innenseite, und ihre Gliedmaßen wurden zu 2 spiegelbildlich gleichen, und zwar zur rechten und linken des winzig kleinen Beckens, in das die beiden Regenerate sich außerdem noch auszubilden begannen. So ist bei diesem Tier in die nunmehr ausentwickelte keimechte Beckenhälfte ein kleines überzähliges Becken eingebaut, das mit dem Becken, zu dem es gehört, fast Parallelstellung hat, und das, soweit es vorhanden ist — es fehlen ihm die Außenrandteile eines keimechten Beckens und die Pubica — bis in die feinsten Kleinigkeiten hinein dem Stammbecken gleich ist. Die Hintergliedmaßenformel des so verbildeten Tieres aber ist (wie Figur 4 schematisch zeigt): $l; l', r'; r$.

Beleg 2.

Im Jahre 1905 beschrieb ich an Knoblauchskröten experimentell entstandene überzählige Hintergliedmaßen (Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, B. XX. S. 76 u. f.), die in folgender Weise zur Ausbildung gebracht worden waren: Es wurde an der Beckenanlage des Tieres die obere Kappe durch Horizontalschnitt abgetrennt. Nun besteht die Beckenanlage (Fig. 5) zu dieser Zeit aus einer Knochenscheibe, die aus 2 Knochenanlagen — dem Darmbein (2) und Sitzbein (1) zusammengesetzt ist. Diese stoßen ferner in einer gemeinsamen Mittellinie aneinander und tragen in

dem gemeinsamen Mittelpunkt eine Pfanne (b) für die zugehörige Gliedmaße. Die von einer solchen Beckenanlage (in ss) abgeschnittene Kappe (h) bestand demnach aus einem fest aneinanderliegenden Darm- und Sitzbeinstück. Jeder dieser Knochenreste hatte darauf das Bestreben, eine Beckenhälfte mit zugehöriger Gliedmaße aus sich zu regenerieren. Hierbei gingen dann die beiden Beckenhälften (Fig. 7) ein Symmetrieverhältnis zueinander ein, d. h. sie bildeten sich zu einem richtigen überzähligen Becken mit zugehörigen

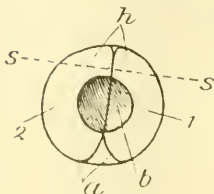


Fig. 5.

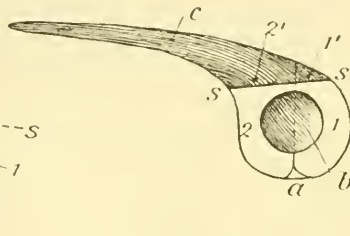


Fig. 6.

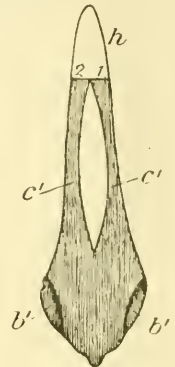


Fig. 7.

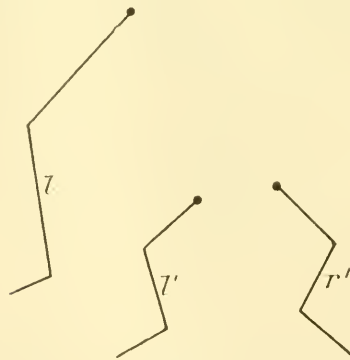


Fig. 8.

2 überzähligen Gliedmaßen aus. Die Gliedmaßen (Fig. 8: 1', r') sind also einander spiegelbildlich gleich und die rechte und linke eines überzähligen Beckens von normaler Gestalt.

Ich habe nun im Jahre 1905 an einer Reihe von *Pelobates-fuscus*-Larven die linke Beckenhälfte in der Art durchgeschnitten, daß der Schnitt (Fig. 9) entweder senkrecht allein durch die Darm-

beinanlage (2) hindurchging oder auf gleiche Weise (in x) das Sitzbein (1) durchzog. Es entstand auf diese Weise (Beispiel in Fig. 10) bei jedem der Versuchstiere an der operierten Beckenhälfte eine Wunde mit 2 Wundflächen, die weit voneinander ablagen. Von diesen Wundflächen hat dann jede einen Beckenabschnitt mit Pfanne und zugehöriger Gliedmaße erzeugt, sodaß also jede dieser operierten Beckenhälften zu ihrer eigenen keimechten Gliedmaße 2 überzählige hinzuerhielt.

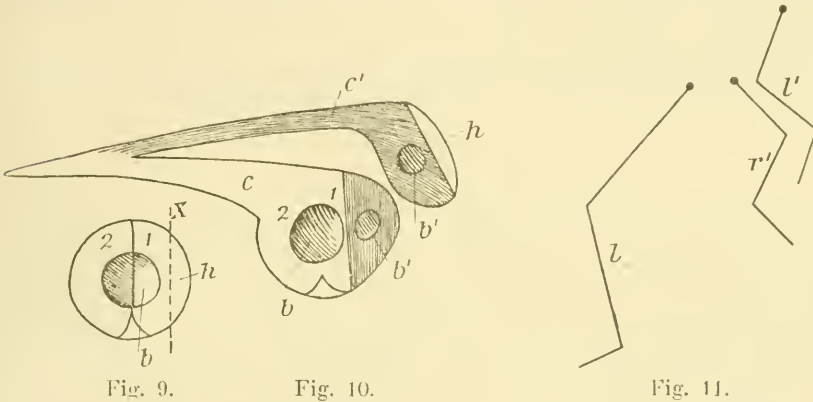


Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

Aber diese Gliedmaßen benahmen sich sehr eigenartig, wofür Fig. 10 und 11 ein Beispiel geben. Die am Hauptabschnitt der Beckenhälfte, d. h. an jenem Beckenstück, welches (in b) die keimechte Gliedmaße trägt, entstandene überzählige Gliedmaße wurde zum Spiegelbild der keimechten (l), also zu einer rechten (Fig. 11: r'). Die abgeschnittene Beckenkappe (h) dagegen ergänzte sich regenerell zu einer ganzen Beckenhälfte, welche der, von welcher sie stammt, gleichwertig ist, und die Gliedmaße, welche mit ihr entstand, wurde deshalb zu einer linken (l'). Ja, das Darmbein dieser aus der Kappe (h) entstandenen Beckenhälfte sandte im vorliegenden Beispiel später sogar einen Darmbeinflügel (c') zum Kreuzbein des Tieres aus, welcher dann mit dem keimechten Darmbeinflügel (c) verwuchs. Die bei dieser Operation entstandenen 2 Wundflächen in einer Beckenhälfte wurden also durch den Schnitt soweit voneinander entfernt, daß ihre Regenerate nicht Symmetrie füreinander ausbilden konnten, sondern zu jenem Körperteil in Symmetrie traten, aus welchem sie hervorgingen.

Nebenbei bemerkt: Im Verlauf dieser Experimente sind die vorliegenden Beckenhälften einer Froschart regenerell genau so verbildet worden wie die Vogelbeckenhälfte, die in Beleg 1 dieser

Arbeit zuerst beschrieben und in Fig. 1 abgebildet wurde; sie liefern also nebenbei den übrigens völlig überflüssigen experimentellen Nachweis für die Berechtigung der Deutung jener Vogelbeckenverbildung.

Wie bei der eben beschriebenen Froschbeckenhälfte sind nun auch bei allen anderen, die nach derselben Methode operiert wurden, also auch bei denen, bei welchen der Schnitt das Darmbein senkrecht durchzog, die 2 überzähligen Gliedmaßen nicht zueinander in Symmetrie getreten, sondern zu dem Körperstück, dem sie entstammen.

Weitere Belege für die Berechtigung des Symmetriegesetzes enthalten nun auch noch die folgenden Abschnitte dieser Arbeit.

Schlüsse.

Die bisherigen Untersuchungen ergaben also, daß in einem Regenerat die Charaktere rechts und links nicht von vornherein festgelegt sind, sondern daß sie von jedem Regenerat im Anfang seiner Entwicklung und in Abhängigkeit vom Verhalten der Umgebung erworben werden. Die Frage, wie das geschieht, soll hier aber nicht näher erörtert werden, es bedarf zu ihrer sicheren Beurteilung noch vieler Untersuchungen, doch handelt es sich dabei entweder um Zellkerndrehungen oder um zweiseitig symmetrische Anlegung (also um eine Art Doppelbeginn) von Regeneraten, die dann später im Anschluß an die Nachbarschaft einseitig-symmetrisch werden. Dagegen wäre es angebracht, für die beiden Formen der hier besprochenen Symmetrie-Ausbildung Namen einzuführen, und da das Regenerat bei seiner Symmetrie-Ausbildung entweder allein bleibt oder mit einem anderen zusammenstößt und auf dasselbe drückt, so soll die Symmetrie des allein bleibenden Regenerats als Freisymmetrie, die andere, da hier eine Kontaktauslösung von rechts und links zu Grunde liegt, als Kontaktsymmetrie bezeichnet werden. Die auslösende Kraft für Kontaktsymmetrie ist dann der Seitendruck, der entsteht, wenn die beteiligten Regeneratkegel aneinanderstoßen und sich zum Schluß den vorhandenen engen Entfaltungsraum streitig machen.

Es wäre nun wohl noch angebracht, hier etwas über das Wachsen von Regeneraten anzufügen; und ist deshalb das Wachsen des Regenerats der Fig. 1, Wunde r₄, zu verfolgen. Anfänglich wächst dieses Regenerat, wie alle Regenerate nach BARFKURTHS Entdeckung, senkrecht auf seiner Wundfläche empor, hat dann also Wundstellung und erwürbe, wenn es in dieser Stellung weiter wüchse, nach Ausbildung aller seiner Charaktere die in Fig. 12

angegebene Stellung, d. h. es würde diese überzählige Beckenhälfte alsdann mit ihrem Hinterende gegen den Rücken des Tieres und über denselben hinausragen, und seine Gliedmaße würde ebenfalls diese Stellung haben. Wie Fig. 13 ergibt, erlangt es diese Stellung aber nie, denn es krümmt sich, nachdem es eine Zeit lang in Wundstellung gewachsen ist, von der Mittellinie des Tieres weg und wächst annähernd parallel der Längsachse des Tieres fort. Diese Wachstumsänderung im Regenerat kommt offenbar durch richtende Kräfte (Zellkern und -plasmadruckungen) zustande, die im Regenerat selbst liegen und bei seiner eigenen Ausentwicklung entbunden werden, die also z. B. dafür sorgen, daß die Gliedmaßen nicht in den Körper hinein, sondern aus demselben heraus, das Becken-Hinterende nach hinten

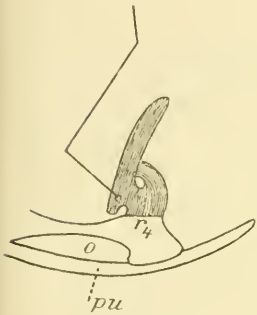


Fig. 12.

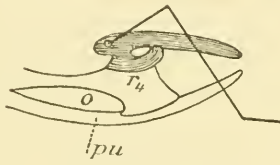


Fig. 13.

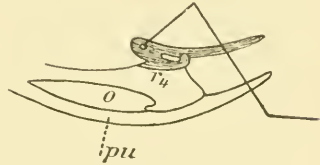


Fig. 14.

wächst usw. Es ist das also eine Selbstausrichtung des Regenerats und das Regenerat erlangt dadurch gegenüber seiner früheren Wundstellung seine Eigenstellung. Aber diese Eigenstellung des Regenerats ist, wie das vorliegende Hühnerbecken mit Sicherheit ergibt, auch noch nicht seine Schlußstellung, denn hätte das vorliegende Regenerat seine Eigenstellung und Eigenausbildung dauernd beibehalten, so müßten sein Außenrand und Pubicium auch jetzt noch, wo es erwachsen vorliegt, wie bei einem normalen Becken konvex nach außen gebogen sein; das ist aber nicht der Fall, denn sie sind hier (Fig. 14) konkav durchgebogen, und sogar der ganze hintere Abschnitt des überzähligen Beckens ist auch entsprechend verbildet. — Nun fragt es sich, woher das kommt?

Es geschieht, weil in dem Regenerat, nachdem es seine Eigenstellung eingenommen hat oder schon dann, wenn es seine Eigenstellung einzunehmen sucht, die richtenden Kräfte des Gesamtkörpers Einfluß auf dasselbe erlangen und nun bestrebt sind, das Regenerat in den Gesamtbau des Körpers möglichst gut einzufügen. Unter

dem Einfluß dieser richtenden Kräfte des Mutterbodens ändert das Regenerat alsdann seine Wachstumsrichtung zum zweiten Mal, erlangt die in Figur 14 abgebildete Schlußstellung und damit seine Verpaßcharaktere zum Gesamtorganismus; die Stellung aber, die es auf diese Weise erhält und für Dauer erwirbt, kann deshalb als seine Verpaßstellung bezeichnet werden.

Wie dieses Hühnerbeckenregenerat muss übrigens jedes andere, das zum Schluß seiner Entwicklung Freisymmetrie aufweist, diese Bildungseinflüsse und Stellungsänderungen über sich ergehen lassen, jedes hat also zuerst Wund-, dann Eigen- und endlich Verpaßstellung. Die Regenerate aber, welche Kontaktsymmetrie erwerben, haben zuerst Wundstellung, erlangen dann Kontaktstellung, die zum Schluß mit Verpaßcharakteren versehen wird.

Teil 7: Einfluß von Zeit und Vorarbeit auf Regenerationsvorgänge.

Im Zoologischen Anzeiger 1897, S. 356 beschrieb ich die Methode, wie eine Wunde durch Fadenüberlegen geteilt und dadurch zur Ausbildung eines Doppelregenerats veranlaßt werden kann. Zu dem Zweck wurde die rechte Hintergliedmaße eines *Triton cristatus* glatt am Körper abgeschnitten und auf die Wunde nach der Überhäutung ein Faden so aufgelegt, daß nur ein mittlerer Vertikalstreif der Wunde vom Faden überdeckt war, ihre seitlichen Abschnitte aber freibleiben. Es hatte dieses Experiment dabei den Zweck, dem fadenbedeckten Wundabschnitt das Regenerieren unmöglich zu machen, während dagegen jeder der freiliegenden Wundabschnitte unabhängig vom anderen den verloren gegangenen Teil der Gliedmaße nacherzeugen sollte. 8 Tage etwa nach dem Auflegen wurde dann der Faden abgenommen.

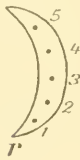


Fig. 15.

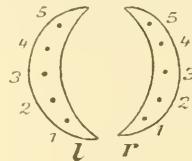


Fig. 16.



Fig. 17.

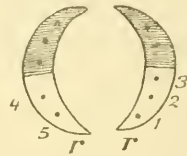


Fig. 18.

Wenn diese Methode an zahlreichen Tieren Verwendung findet, so ergibt sie drei ganz verschiedenartige Resultate. Wird nämlich der Faden der Wunde schon unmittelbar nach der Überhäutung aufgelegt, entsteht eine Gliedmaße, deren Spitzenabschnitt in folgender Weise gegabelt ist: die beiden Gabeläste sind 2 spiegel-

bildlich gleiche Hintergliedmaßen-Enden mit Füßen daran, die genau normalen entsprechen und ihre Sohlenflächen gegeneinander kehren (Abbildung im Zool. Anzeiger l. cit.; — Fig. 15 dieser Arbeit ist der Querschnitt durch einen normalen rechtsseitigen Fuß von *Triton cristatus*, angelegt im Fußgebiet, wo die Zehen an die Fußwurzel stoßen. — Fig. 16 stellt die entsprechenden Querschnitte durch die beiden Füße dar, welche aus einer Oberschenkelwunde, die eben erst überhäutet war, durch Fadenumlegen entstanden. — Die Punkte 1—5 bezeichnen die Lage der Zehen 1—5 in diesem Gebiet).

Also die Fadenumlegung erfolgt in diesem Fall schon zu einer Zeit, in welcher die Wunde nur überhäutet ist und noch keine sonstigen Regeneralfähigkeiten ausgelöst hat. Der Faden teilt dann die Wunde in zwei selbständige Wundflächen, und jede dieser Wundflächen löst nun für sich die Fähigkeit aus, genau das zu ersetzen, was der Gliedmaße verloren ging, dessen Spitze also ein normalgebauter Hinterfuß ist. Die beiden auf diese Weise an der Hintergliedmaße aus der Wunde entstehenden Gabeläste stellen sich dann später in Symmetrie zueinander, d. h. werden an ihren Spitzen zu einem links- und rechtsseitigen Fuß, die ihre Sohlen gegeneinander — und ihren Zehen nach unten kehren. — Es ist gewiß interessant, daß hier eine rechte Hintergliedmaße aus einem Teil einer Spitzenwunde einen linken Fuß regeneriert.

Erfolgt die Fadenumlegung um die Wunde zu einer späteren Zeit, d. h. wenn die Wunde bereits einen kleinen Regeneratkegel vorgetrieben hat, dann stecken in demselben bereits die Zehenanlagen eines rechten Hinterfußes, da nach dem Regeneratauslösungsgesetz von einem Knochenverband zuerst die Spitzenteile und dann nacheinander die immer mehr körpereinwärts liegenden Teile ausgelöst werden. Wird also um ein Regenerat, in welchem bereits Zehenanlagen liegen, ein Faden umgelegt, so drückt dieser auf einen Teil des Regenerats und unter günstigen Umständen auf eine der Zehenanlagen, die darin liegt, und bringt das Gedrückte zum Schwinden; es entsteht dann also eine Gliedmaße, die nach ihrer Ausentwicklung entweder in ihren Weichteilen zwischen den Zehen eine Fehlstelle aufweist oder aber ohne einen der mittleren Zehen ist. (Fig. 17 dieser Arbeit stellt den Querschnitt durch einen Fuß dar, der auf diese Weise um einen Zeh gebracht wurde.)

Erfolgt die Fadenauflegung auf die überhäutete Wunde aber noch später, dann sind aus dieser Wunde bereits die Anlagen von Zehen und Fußwurzel für einen entstehenden rechten Hinterfuß unter die Haut vorgeschickt und werden diese beiden Anlagen

alsdann durch den Faden zerschnitten; und wenn darauf später der Faden abgenommen wird, regenerieren die durchschnittenen Fußwurzelelemente eine Anzahl Zehen superregenerell und genau in der Weise, wie erwachsene Fußwurzeln regenerieren, wenn von ihnen ein Teil mit den zugehörigen Zehen entfernt wird: die überzähligen Zehen stehen dann nämlich senkrecht auf der Wundfläche, aus welcher sie stammen, und sind so als etwas zum zerspaltenen Fuß hinzugekommenes deutlich zu erkennen.

Sehr interessant ist es, daß sich sogar bei diesem Experiment die beiden Fuß-Spaltstücke in Symmetrie zueinander stellen, also mit ihren Fußsohlen gegeneinander stehen. In der Zehenanordnung sind diese Fußstücke dann aber natürlich nicht Spiegelbilder zueinander, sondern das eine Stück enthält einen Teil der Zehen des rechten Fußes, von dem es stammt, das andere die übrigen; daneben hat dann noch jedes Stück für sich die schon erwähnten überzähligen Zehen ausgebildet.

(Fig. 18 dieser Arbeit enthält den Querschnitt durch einen auf diese Weise zerspaltenen Fuß. Die hellen Teile der beiden Halbmonde sind die beiden Sprengstücke des ursprünglichen, vom Faden durchschnittenen Fußregenerats; die schattierten Halbmondteile sind die superregenerellen Neubildungen an ihnen; 1—5 sind die zum zerschnittenen Fuß gehörigen Zehen.)

Teil 8: Zum Kampf um den Raum zwischen Regenerat und Nachbarschaft.

Bei Schweinefüßen treten überzählige Finger am häufigsten an der Innenseite auf. Sie entstehen daselbst (Fig. 19), wenn der Handwurzelknochen C_1 unter dem Druck einer Kraft, die ihn zu verbiegen strebt, seiner Länge nach in 2 Abschnitte zersprengt wird, wodurch in ihm zwei Wundflächen entstehen, die einander zugekehrt sind (wie des näheren bereits in den Verhandl. d. V internat. Zool.-Kongr. zu Berlin 1901, S. 11 nachgewiesen ist). Wenn diese Wundflächen dann weit voneinander entfernt liegen, erzeugt jede aus sich heraus einen überzähligen Hauptfinger des Schweinefußes (Fig. 19, D_3' u. D_4'), und diese beiden überzähligen Hauptfinger treten dann zueinander in Kontaktsymmetrie (was in der Figur am besten am Huf zu erkennen ist). Wie weitere Untersuchungen an gleichem Material nunmehr aber außerdem noch ergeben, wird in solchen Füßen nicht nur das C_1 zersprengt, sondern auch vom benachbarten C_2 an der Oberseite ein Stück mit losgerissen und ferner wird das Radiale des Fußes (Fig. 19, R), d. h. jener Handwurzelknochen aus der ersten Reihe, an welchem das

C_1 als zweitreihiger gelenkt, in zwei nebeneinander liegende Teile zersprengt. Die auf diese Weise entstandenen Sprengstücke des C_2 und Radiale können sich dann sehr verschieden verhalten: die des Radiale können entweder später wieder miteinander verwachsen, aber auch dauernd getrennt bleiben und in der Sprengstelle Gelenk-

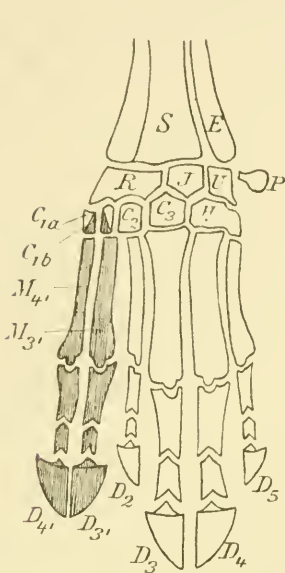


Fig. 19.

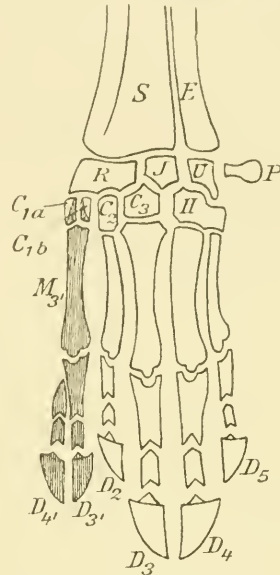


Fig. 20.

knorpel füreinander ausbilden. Das Sprengstück vom C_2 aber kann mit dem Radiale verwachsen oder auch selbständig bleiben, es ist dann in eine Grube des Radiale eingeklemmt und gelenkt mit ihm sowie mit dem C_1 und C_2 .

Wenn also im zersprengten C_1 die Wunde weit genug klapft, so entsteht aus jeder ihrer 2 Wundflächen ein überzähliger Hauptfinger, die beide miteinander Kontaktsymmetrie ausbilden, d. h. Spiegelbilder zueinander und zu dem keimechten D_3 und D_4 des Fußes bilden, an welchem sie sitzen.

Es wurde ferner in dem angegebenen Artikel erwähnt, daß diese beiden überzähligen Finger, wenn sie nicht genügend weit voneinander liegen, in einen Kampf um den Raum eintreten, in welchem sie zum Schluß schon von der Spitze an oder auch nur im Basalteil — etwa vermittelt der Mittelhandknochen (M_4' , M_3') — miteinander verwachsen können. Es liegen nun aber auch noch Füße vor, bei welchen diese beiden überzähligen Mittelhandknochen nicht

nur miteinander, sondern auch mit dem benachbarten M_2 verwachsen sind, also drei Mittelfußknochen miteinander. -- Bei noch anderen Tieren ist dann der M_1' selbständig, dagegen der M_3' mit dem M_2 verwachsen u. s. w.

Noch wichtiger aber sind jene Tiere, bei denen die beiden in Kontaktsymmetrie stehenden überzähligen Finger miteinander oder mit dem D_2 in so eigenartiger Weise um den Raum kämpfen, daß sie sich gegenseitig ihre Ansatzstellen an der Handwurzel wegzunehmen trachten, wobei dann bald der eine, bald der andere siegreich wird. Am günstigsten für diesen Kampf um den Raum liegt der überzählige D_3' und er hat deshalb auch am häufigsten Erfolge.

Die Wirkung eines dieser Kämpfe um den Raum ist in Fig. 20 dieser Arbeit abgebildet. Als hier der überzählige D_4' aus dem zugehörigen C_1 -Sprengstück erst seine drei Fingerglieder ausentwickelt hatte, verdrängte ihn der überzählige D_3' von seiner Handwurzelbasis (C_{1a}) d. h. Auslösungsstelle und nahm seinen Platz daselbst ein. Dabei geschah die Verdrängung des D_4' so langsam und schrittweise, daß sein erstes Fingerglied dabei an seinem Handwurzelende spitz zulaufend wurde. Der überzählige D_4 hat sich dann nicht weiter gegen die Fußwurzel hin entwickelt, wurde dafür aber von seinem Besieger, dem D_3' , dem er sehr eng anlag, ins Schlepptau genommen und soweit gegen die Fußspitze hin transportiert, daß seine nun vorhandene Spitze daselbst jene Stellung einnimmt, die sie auch einnehmen würde, wenn der Finger ganz ausentwickelt worden wäre. -- Bei anderen Tieren sind aber sogar an gleichwertigen 2 Fingern die Hufe zu einer Einheit verwachsen; in noch anderen Fällen auch die Fingerglieder. Ein derartig entstandener Finger mit Doppelspitze erscheint dann als solcher, der einen in sich symmetrischen Huf und in sich symmetrische Fingerglieder auf einfachem unsymmetrischen Mittelhandknochen besitzt.

Aus diesen Beispielen geht dreierlei hervor und zwar zuerst: Wie bei anderen Skeletregeneraten werden auch bei diesen überzähligen Fingern des Schweinefußes zuerst die Spitzenabschnitte angelegt, dann nacheinander die mehr körpereinwärts liegenden Knochen und Knochenteile und zum Schluß der Mittelhandknochen von der Spitze an bis zu seinem Handwurzelende. -- Ausgelöst werden zweitens sämtliche Knochenanlagen dieser Finger allein aus dem Knochenstück, das die regenerierende Wundfläche trägt. -- Wird drittens die Verbindung zwischen jener Knochenstelle, welche ein Skeletregenerat auslöst, und dem bisher nur allein aus ihr entsprungenen Spitzenteil dieses Regenerats durch Seitendruck unterbrochen, so findet keine irgendwie geartete Nachentwicklung

desjenigen statt, das dem Regenerat noch fehlt. Auch entsteht keine Spur einer Superregeneration am Abscheer-Ende des Regenerats. Es ist in diesen Fällen der Seitendruck, der die Superregeneration aus dieser Stelle verhindert. — Wenn viertens ein Knochenverband, schon bevor er ganz ausentwickelt ist, von seiner Auslösungsstelle durch einen anderen Knochenverband abgedrängt wird und nun nicht bis zum Ende ausgelöst werden kann, dann transportiert der siegreiche Verband das von dem unterlegenen bis dahin erzeugte, sofern es ihm nur dicht genug anliegt, zu jener Organstelle hin, wo es von Entwicklungswegen hingehört; eine Fingerspitze gelangt also auch auf diese Weise auf ihr normales Stellungsgebiet, d. h. neben die anderen Fingerspitzen.

Daß dieser Kampf der überzähligen Finger hier wirklich nur um den Raum geführt wird, beweisen die zahlreichen Belegobjekte, die mir vorliegen, ja aus ihnen geht sogar hervor, daß dieser Kampf bei nur geringem Klaffen der sie auslösenden C_1 -Wunde schon so früh beginnen kann, daß von dem äußeren der beiden überzähligen Finger (D_1') überhaupt nichts zur Ausbildung gelangt. Er beginnt dann zwar seine Entwicklung, zwingt ferner den benachbarten überzähligen Finger (D_3') zur Ausbildung von Kontaktsymmetrie zu ihm, wird dann aber von diesem Nachbar sofort unterdrückt und unter dessen Belastung vielleicht zuvor gar etwas rückgebildet. Schweinevorderfüße, in denen ein derartiger Kampf um den Raum stattgefunden hat, haben dann an ihrer Innenseite nur einen einzigen überzähligen Finger sitzen, und verstößt dieser dabei scheinbar gegen das hier vorgetragene Regeneratsymmetriegesetz, weil er alsdann allein überzählig ist und nicht in Symmetrie zu dem Fuß steht, an welchem er sitzt. — Füße mit derartig Überzähligem sind aber recht selten.

In anderen Fällen ist vom äußeren überzähligen Finger (D_1') der Huf mit dem darin steckenden letzten Fingerglied vorhanden; in noch anderen der Finger aufwärts bis Glied₂, bei einigen bis Glied₁; dann bis zum Mittelhandknochen, und endlich liegen auch noch Füße vor, wo dem D_1' nur noch ein oberes Stück Mittelhandknochen fehlt, ja bei einigen Füßen trennt den Finger von der Handwurzel nur noch eine winzige Fehlstelle.

Genau so wie hier, kann übrigens der D_3' auch mit seinem Nachbar-Finger D_2 in Kampf um den Raum geraten und ihn dann entweder ganz unterdrücken oder so vom C_2 abdrängen, daß er nur noch aus einem mehr oder weniger langen Spitzenende besteht, das keine Verbindung mit der Handwurzel hat.

Teil 9: Über das Entstehen spezialisierter Regeneralbezirke bei der Embryonalentwicklung höher organisierter Tiere.

Daß bei höher organisierten Tieren, wenn sie ausentwickelt sind, die Regeneralfähigkeiten nicht gleichmäßig durch den ganzen Körper verteilt, sondern in Bezirken lokalisiert lagern, wird ohne weiteres klar, wenn man berücksichtigt, daß die ausentwickelten Gewebe dieser Tiere gewebliches Artrecht besitzen, d. h. nur ihresgleichen erzeugen und wiedererzeugen können. In diesen Satz ist aber gleich noch die ebenso wichtige Tatsache mit eingeschlossen, daß jedes dieser Gewebe dann auch Träger der Kräfte sein muß, welche die aus ihm entstehenden Gebilde ausgestalten; wenn also belegweise Bindegewebsubstanzen nur ihresgleichen erzeugen und wiedererzeugen können, so können sie es auch nur in den für dieses Gewebe typischen Formen, d. h. also dort, wo es angebracht ist, in der Gestalt von Wirbeln, Rippen u. s. w., womit im ausentwickelten Organismus bereits die wesentlichen Regeneralpotenzen lokalisiert sind. Aber nachweislich können daselbst die Regeneralbezirke noch viel kleiner sein, als sie bisher begrenzt wurden. In Teil 5 dieser Arbeit wurde bereits angegeben, daß Cutis und Unterhautbindegewebe höherer Tiere regenerell völlig unabhängig voneinander sind. Dann wurde in Teil 4 dieser Arbeit und im Archiv für Entwicklungsmechanik 1906, Bd. XXII, Heft 3 u. 4 nachgewiesen, daß das Knochengewebe Träger für das embryonale und regenerelle Längenwachstum von Körperorganen (den Schwanz z. B.) und wohl in letzter Instanz für den ganzen Körper ist. Dann wurde in Teil 4 dieser Arbeit und im Archiv für Entwicklungsmechanik 1906, Bd. XXII, Heft 3 und 4 bewiesen, daß die Rückenseite der Molchschnanzhaut nicht imstande ist, den roten Bodenwulst der Schwanzunterseite nachzuerzeugen, und bei Eidechsen-schwänzen, deren Hautoberseite eine andere Beschuppung als die Unterseite besitzt (Verhandl. d. V. international. Zool.-Kongresses zu Berlin 1901, S. 10), tragen jene überzähligen Schwanzspitzen, welche ihre Hauthülle allein aus der Oberseite der Schwanzhaut beziehen, die Schuppen der normalen Schwanzoberseite auch auf ihrer Unterseite.

Ferner ist nachgewiesen worden, daß, wenn ein Eidechsen-schwanz so angeknickt wird, daß von irgend einer Seite der Schwanzoberfläche aus eine Wunde durch die Weichteile hindurch bis in einen Schwanzwirbel geht und dieser Wirbel dadurch 2 Wundflächen erhält, beide Wundflächen des Schwanzes ganz gleiche überzählige Schwanzspitzen erzeugen. Hier liegen dann also 2 Wundflächen vor, die zwar Spiegelbilder zueinander sind und

dicht nebeneinander liegen, aber sehr verschiedenwertigen Körperbezirken ansitzen, denn die eine hat hier den vorderen Schwanzabschnitt und den ganzen Körper des Tieres hinter sich, die andere nur eine Schwanzspitze, und doch regenerieren sie beide ganz gleiches. Es ist also gar kein Zweifel, daß hier nur die Wundflächen als solche darüber entscheiden, was regeneriert wird, denn würden hier die hinter diesen Auslösungsstellen liegenden Körperteile mitwirken, dann müßten wegen der ungeheuren Verschiedenheit dieser Körperteile die entstehenden Regenerate durchaus ungleich werden. Andererseits aber erzeugen diese Wundflächen aus sich nicht nur gleichartiges, sondern stets eine Schwanzspitze, nicht etwa eine Gliedmaßenspitze: das Regenerationsvermögen dieser Wundflächen ist also außerdem spezialisiert. Genau dasselbe gilt für ausentwickelte Vorder- und Hintergliedmaßen von Landwirbeltieren und Insekten, wo 2 Wundflächen einer Wunde, wenn sie überhaupt superregenerell befähigt sind und ihre Regenerate voll ausbilden können, genau gleiches nacherzeugen, obgleich auch hier die Wundflächen ganz verschiedenwertige Körperteile hinter sich haben. — Genau dasselbe gilt drittens von den zahlreichen, parallel verlaufenden Superregenerationen an Becken- und Schultergürteln höherer Tiere, wenn in diesen 2 Wundflächen entstehen, die zu einer Wunde gehören. Den besten Beweis liefert hierfür das Hühnerbecken in Fig 1 dieser Arbeit. Beide Wundflächen erzeugen hier genau dasselbe, liegen aber an ganz verschiedenwertigen Beckenabschnitten, denn die eine Wundfläche hat fast das ganze Becken, die andere nur einen winzigen Rest von solchem hinter sich. Diese beiden Wundflächen erzeugen ferner viel mehr, als für den Gesamtorganismus und das verletzte Becken nützlich ist, denn für den Organismus wäre es zweifellos viel besser, wenn die Beckenwunde r_1 einfach ersetzt, was in ihr von der zugehörigen Beckenhälfte abgesprengt worden war, und wenn die Wundfläche r_2 einfach verheilte, denn das aus diesen Wundflächen in Wirklichkeit entstandene hat gar keinen Nutzen für den Organismus, behindert vielmehr seine Bewegungen auf das äußerste, stellt ferner seine gesamten Gewebe unter starken Nahrungsmangel und schädigt sicher seine Fortpflanzung sehr, weil, wie in diesen Sitzungsberichten gezeigt wurde, große überzählige Bildungen den Organismus sogar regenerell kastrieren, denn sie kommen bei der Entwicklung der Individuen früher zur Ausbildung als die Geschlechtsorgane zur Ausreifung und benutzen deshalb jene Gewebenährmittel zu ihrem Aufbau und zu ihrer Erhaltung, die eigentlich später den Geschlechtsorganen als Ausreifungsmaterial zu dienen hätten.

Es werden andererseits aber aus diesen Beckenwunden nur Beckenbezirksgebilde und nicht etwa Schwanzteile oder anderes regeneriert: die Regeneralfähigkeiten im Becken- und Schultergürtel der höheren Tiere sind also auch spezialisiert, und die Wunden dieser Gürtel allein entscheiden darüber, was aus ihnen regeneriert wird.

Noch viel besser wird das bewiesen durch das schon früher in dieser Arbeit besprochene *Pelobates-fuscus*-Becken, von dem bei Beginn seiner Entwicklung eine obere Kappe abgeschnitten wird (Fig. 7). Die Kappe (h) besteht alsdann aus einem Darm- (2) und Sitzbeinstück (1), die fest miteinander vereinigt sind und eine Wunde mit 2 Wundflächen tragen. Es liegen diese 2 Wundflächen dann also an zwei ganz ungleichwertigen Knochenanlagen und doch regenerieren sie alsbald genau dasselbe, nämlich je eine Beckenhälfte, die bis auf ein winziges Spitzchen vom Darmbeinflügel vollständig ist. Also liegen hier 2 Knochen vor, die artlich verschieden sind und doch genau dasselbe regenerieren. Sie beweisen damit übrigens zugleich, daß für das Regeneralmögen einer ausentwickelten Körperstelle mehr ihre Lage im Körper und ihre Zugehörigkeit zu einem Regeneralbezirk als ihr Artcharakter Bedeutung hat.

Diese Spezialisierung der Regeneralbezirke läßt sich dann auch noch in den Kiefern, Augen und selbst schon, wie Teil I dieser Arbeit ergab, in den ersten Furchungszellen der Urodelen nachweisen.

Als Resultate dieser Untersuchungen ergeben sich also: Was bei ausentwickelten höheren Tieren aus einer Wundfläche regenerell ausgelöst werden kann, hängt nur von dem Regeneralmögen der Wundfläche ab. — Für jede dieser Auslösungsstellen ist das Regeneralmögen spezialisiert. Die ausentwickelten höher organisierten Tiere sind demnach ein Mosaik von spezialisierten Regeneralbezirken und sie werden dies in ihrer Embryonalentwicklung. — Für die Regeneralbegabung ausentwickelter Körperbezirke ist ihre Lage im Organismus von ausschlaggebender Bedeutung (im Schwanz und Gliedmaßen z. B. regeneriert jeder Querschnitt das von ihm peripher liegende, also der körpereinwärts liegende entsprechend mehr als der mehr peripher gelegene, und Beckenabschnitte werden nur aus Beckenwunden regeneriert). — Für das Regeneralmögen einer ausentwickelten Körperstelle haben ihre Lage im Körper und ihre Zugehörigkeit zu einem bestimmten Regeneralbezirk mehr Bedeutung als ihr Artcharakter. — Dann möchte ich noch folgendes Gesetz hinzufügen: Die Auslösung von Entwicklungspotenzen aus spezialisierten Regeneralbezirken resp. Zellkernen erfolgt nicht derartig,

daß die Potenzen aus dem Auslösungsbezirk (resp. aus dem Zellkern) ausscheiden, sondern das auszulösende verdoppelt sich im Auslösungsbezirk, worauf von diesen 2 gleichen Potenzen die eine zur Regeneratbildung auswandert, die andere im Auslösungsbezirk zurückbleibt. Daraus folgt, daß ein und derselbe Auslösungsbezirk mehrmals nacheinander dieselbe Regeneration ausführen kann.

Teil 10: Was wird von Pathogenem, besonders von Überzähligem, vererbt?

In einem von mir ganz außerordentlich hochgeschätzten Bericht über die Fortschritte in den Untersuchungen über tierische Regeneration finde ich die Angabe, ich hätte mich bereits gegen jede Vererbung überzähliger Bildungen ausgesprochen: das ist aber durchaus nicht der Fall. Die einzige Stelle in meinen Arbeiten, welche diesen Irrtum hervorgerufen haben kann, ist folgende: „Soweit nun bisher meine recht zahlreichen Untersuchungen an Naturobjekten mit überzähligen Bildungen und meine Experimente ergaben, entstehen überzählige Bildungen nur aus Wunden durch falsche Verwendung der Regenerativkraft des Organismus. Tatsachen, welche darauf hindeuten, daß überzählige Bildungen auch an unverletzten Organismen oder aus Keimplasmavariationen entstehen können, sind mir dagegen bisher noch nicht vorgekommen, und wenn es z. Z. noch Gelehrte gibt, welche annehmen, daß überzählige Bildungen auch auf diese Weise entstehen können, so müssen sie jene Objekte herbeibringen und beschreiben, aus welchen eine derartige Tätigkeit des Organismus zu vermuten ist; auf keine Tatsachen gestützte Annahmen dieser Art sind einer Besprechung nicht wert.“ (Verhandl. V. Internat. Zool.-Kongress. 1901, S. 3 u. Zool. Anzeiger 1901, S. 491). Diese Angaben können nur dann als eine Verneinung der Vererbung überzähliger Bildungen angesehen werden, wenn angenommen wird, die nunmehr schnell absterbende Keimplasmalehre sei nur eine (und die einzige) Vererbungshypothese, während sie in Wirklichkeit auch eine Formumbildungshypothese ist und es noch viele andre Vererbungshypothesen gibt. Die betreffende Stelle meiner Arbeiten aber war leider, wie ich jetzt einsehe, doppeldeutig und hätte in ihrem Anfangsteil deshalb besser so gelautet: „Soweit bisher meine recht zahlreichen Untersuchungen an Naturobjekten mit überzähligen Bildungen und meine Experimente ergaben, entstehen überzählige Bildungen nur aus Wunden durch falsche Verwendung der Regenerativkraft des Organismus, ob und wie dann dieselben aber vererbt werden, weiß ich so wenig wie andere. Tatsachen,“ — u.s.w. —

Im übrigen bestreite ich auch jetzt noch, daß neue Formcharaktere von Individuen ganz unabhängig vom Soma und von äußeren Einflüssen aus Keimplasmaveränderungen ihrer Eltern entstehen und möchte noch einmal bitten, mir Objekte vorzulegen, die es beweisen: ich will mich ja gern eines bessern belehren lassen. Jeder Naturforscher aber muß an Objekten demonstrieren, und auf reine Hypothesen gepfropfte ebensolche Hypothesen, sowie auf keine Tatsachen gestützte Annahmen dieser Art sind wirklich einer Besprechung nicht wert.

In den Sitzungsber. d. Ges. Nat. Freunde 1904, S. 167 wurde von mir über Experimente berichtet, welche die Frage lösen sollten, ob experimentell hervorgerufene überzählige Bildungen vererbt würden oder nicht; es ergab sich dabei, „daß Tiere mit wenig großen überzähligen Bildungen normal fruchtbar sind, und haben die von ihnen bisher erhaltenen vielen 1000 Nachkommen niemals Vererbung des Überzähligen gezeigt; Tiere dagegen mit großem Überzähligen sind unfruchtbar.“

Es handelte sich ferner bei diesen Versuchen und bei dieser regenerellen Kastration [der die parasitäre (Yves Delage) und die hydropische Kastration (TORNIER) zur Seite stehen] um doppel-schwänzige Axoloten.

Ähnliche Zuchtversuche wurden nun von mir auch im Jahre 1905 an Axoloten mit experimentell hervorgerufenen überzähligen Bildungen angestellt und dabei folgende Paarungen vorgenommen: Zuerst ein Axoloten-Männchen mit Doppelschwanz, Weibchen normal. — Beim zweiten Paar hatten Männchen und Weibchen das linke Vorderbein, vom Oberarm aus, gleichartig gegabelt. — Beim dritten Paar war am Männchen das linke Vorderbein, vom Oberarm aus, gegabelt; am Weibchen das rechte. — Beim vierten Paar hatten beide Exemplare das linke Hinterbein, vom Oberschenkel aus, gleichartig gegabelt. — Beim fünften Paar war beiderseits das rechte Hinterbein, vom Oberschenkel aus, gegabelt.

Alle diese Paarungen aber ergaben bei recht zahlreichen Nachkommen keine Vererbung des vorhandenen Überzähligen.

Um die Vererbungsfrage des Überzähligen außerdem auf sehr breiter Basis und von einer anderen Seite anzufassen, ließ ich für mich — mit gütiger Erlaubnis der zuständigen Herren Ober-Tierärzte — auf einem der größten Schlachthöfe Deutschlands 2 Jahre hindurch sämtliche mit Embryonen belegte Schweine-Uteri auf normale und verbildete Individuen untersuchen. Eine ausführliche Arbeit über

das dabei gefundene soll später erscheinen, hier sei nur folgendes aus den Ergebnissen der Untersuchung mitgeteilt:

Unter sehr vielen 1000 von befruchteten Uteri wurde eine größere Anzahl von solchen gefunden, in welchen verbildete Individuen vorhanden waren. Unter denen aber, welche Individuen mit überzähligen Fingern aufwiesen, trugen weit über 80% nur ein einziges verbildetes Individuum unter zahlreichen nicht verbildeten. Hier war also an Vererbung von Überzähligem garnicht zu denken. — Bei einer geringen Anzahl von Trachten war dann die Mehrzahl der Embryonen mit überzähligen Fingern versehen; es waren in den einzelnen Trachten dann aber neben Individuen mit nur einem überzähligen Finger auch solche mit 2 am gleichwertigen Vorderfuß und neben Tieren mit sonst nicht weiter verbildeten Vordergliedmaßen andere, bei welchen dieselben verkrümmt waren. Also lag auch hier — wenigstens keine direkte — Vererbung der Verbildungen vor, sonst hätten die Individuen gleichartig verbildet sein müssen. [Ähnliche Verhältnisse an anderen Säugetierjungen führten bereits vor mir andere Forscher und in neuester Zeit ERNST SCHWALBE (Münchener Med. Wochenschrift 1906, S. 8) zu ähnlicher Schlußfolgerung]. — Nur in einer einzigen Tracht waren alle Jungen mit so gleichartiger Polydactylie behaftet, daß in diesem Fall an direkte Vererbung dieser Verbildung gedacht werden konnte.

Es ist aber sicher, daß auch hier keine Vererbung des vorhandenen Überzähligen vorlag, denn einmal kann selbst eine solche nahezu gleiche Polydactylie der Geschwister nachweislich von außen hervorgerufen werden und dann sprechen dagegen folgende Gründe:

Es fiel mir bei diesen Untersuchungen an Schweinetrachten auf, daß alle jene Embryonen, welche enorm stark verbildet waren, also z. B. extreme Zwergbildung besaßen oder aber Wirbelsäulenverkrümmungen, starke Gliedmaßenverbiegung, Mopskopfbildung, Schwund von Gliedmaßen aufwiesen, in einem Amnion lagen, das, wie der Vergleich mit dem Amnion der normal gebildeten Früchte ergab, im Verhältnis zu der darin liegenden Frucht viel zu eng war; ja in sehr vielen Fällen war der Embryo allseitig so fest von demselben umschnürt, daß er nur mit Anstrengung aus demselben herauszuschälen war.

Aber nicht nur bei allen schwer verbildeten, sondern auch bei Embryonen, die nur überzählige Finger besaßen, war — in den Fällen, wo es untersucht werden konnte — das Amnion enger als ein normales. Dafür spricht auch die lange vorher von mir bewiesene Tatsache, daß fast alle mit Polydactylie behafteten Säugetiere an der verbildeten Gliedmaße neben der „Amnionvor-

wirkung“, welche durch Wundbildung am Fuß Polydactylie anlegt, „Amnionnachwirkungen“ erkennen lassen, die zustande kommen, weil das Amnion, das „bei der Amnionvorwirkung durch Wundbildung am Fuß Hyperdactylie anlegt, auch dann noch auf den Fuß einwirkt, wenn das Überzählige im Wachsen ist“ (Morph. Jahrb XXXI (1903), S. 503), indem „das Amnion als ein viel zu enger Sack den weiter wachsenden Fuß auch nach Ausbildung des Stiefzehs so fest umschließt, daß dadurch größere Abschnitte desselben weiter verbildet oder gar zum Schwinden gebracht werden“ (Archiv für Entwicklungsmech. Bd. XV (1902), S. 352).

Es besteht also die Tatsache, daß in allen Fällen, wo bei Tieren größere angeborene oder besser ausgedrückt: im Embryonalleben hervorgetretene Verbildungen nachweisbar sind, z. B. bei Wirbelsäulen- und Gliedmaßenverkrümmungen, Mopskopfbildung, Entstehen von überzähligen Gliedmaßeanteilen, das Amnion dem normalen gegenüber zu eng ist.

Es ist mir nun weiter gelungen, experimentell nachzuweisen, warum bei Amphibienembryonen, wenn bei ihnen angeborene Mißbildungen verschiedener Art entstehen, die Eihüllen für den wachsenden Embryo zu eng werden. Der Grund ist folgender:

Damit ein Embryo sich normal entwickeln kann, ist es notwendig, daß er eine gewisse Protoplasma-Energie besitzt, die sich am Organismus nach außen hin als Widerstandskraft gegen übermäßige Wasseransammlung in den Geweben und als lebhaftere Bewegungsfreudigkeit zu erkennen gibt. Hat der Embryo diese Energie nicht, leidet er vielmehr im Gegenteil — aus Ursachen, die später darzulegen sind — an Protoplasmaschwäche, so findet seine Entwicklung nicht mehr normal statt, sondern er wird verbildet. Diese Protoplasmaschwäche zeigt sich beim Embryo — wie schon angedeutet — in der Neigung seiner Zellen, besonders der Dotterzellen, über die Norm hinaus Wasser aufzunehmen und zwar deshalb, weil das energieweiche Protoplasma der Zellen nicht imstande ist, in der Zelle vorhandene, stark hygroskopische Zellprodukte an der Wasseraufnahme zu verhindern; und ferner leidet der Embryo gleichzeitig auch an einer starken Bewegungsträgheit. Wenigstens einer dieser beiden Faktoren verbildet dann auch später den Embryo: und speziell die Bewegungsträgheit erzeugt folgende Verbildungen: Jeder Kriechtierembryo muß, wenn er sich normal entwickeln soll, durch aktive Körperbewegungen zuerst seine Dotterhaut und später, wenn er diese aktiv abgeworfen hat, seine Eihaut fortschreitend und proportional seiner nachfolgenden Entwicklungs-

zunahme ausweiten (Sitz. Gesell. nat. Fr. 1906, S. 125 u. f.); tut er das aber zu irgend einer Zeit seiner Entwicklung aus Bewegungsträgheit nicht, so wird die betreffende Eihülle für sein folgendes Entwicklungsstadium alsbald zu eng und so erfährt er, wenn er z. B. schon nicht einmal die Dotterhaut ausweiten kann, eine Dauer-Verkrümmung in der Vertikalen, wobei seine Rückenlinie eine Konkaveinkrümmung erhält; wenn ein Amphibienembryo aber die Dotterhaut noch normal durchbricht, die Eischale dann aber nicht mehr ausweiten kann, ergibt dies für ihn eine dauernde Körperverkrümmung in der Horizontalen, also nach rechts oder links oder in einer Doppelschleife, und zwar wird bei Eischalen-Mitwirkung jene Körperstellung des Embryos auf Dauer fixiert, die er selbst anfänglich nur vorübergehend einnimmt, um möglichst wenig Druck von der Eischale zu erhalten.

Während nun bei den Amphibienembryonen wohl nur Körperverkrümmungen, Mopskopfbildungen und Druckschwunde aus embryonaler Bewegungsträgheit hervorgehen, da diese Embryonen ihre Gliedmaßen erst nach dem Verlassen der Eihüllen entwickeln, können bei Säugetieren und Vögeln nicht nur ganz parallele Körperverkrümmungen, Mopskopfformen und Druckschwunde aus Bewegungsträgheit embryonal entstehen, sondern auch Verkrümmungen sowie Druckschwunde an Gliedmaßen und vor allem überzählige Bildungen aller Art in den Gliedmaßenbezirken. Die Gliedmaßenverbildungen speziell dann, wenn die Embryonen in der geeigneten Entwicklungsperiode durch Körperbewegungen oder gar durch aktives Schlagen mit den weichen jungen Gliedmaßen eine ihnen zu eng werdende Amnionhülle auszuweiten streben, wobei dann durch den Gegendruck und durch das Zurückschmelzen der getroffenen Amnionstelle die Gliedmaßenanlagen oder jungen Gliedmaßen vorübergehend so stark verbogen werden, daß sie dabei in den entstehenden Verbiegungsscheiteln der Zugseite Einrißwunden erhalten, aus denen das Überzählige später herauswächst.

[Hiermit aber soll nicht gesagt sein, daß nur auf dem Wege der Protoplasmaschwäche die erwähnten Verbildungen ausgelöst werden können, wenn andererseits auch sicher ist, daß es hauptsächlich so geschieht; denn auch hier gilt der biotechnische Satz, daß bei der Tier-Ausgestaltung mehrere ganz verschiedenartige Auslösungsmittel für einen gleichen Schlußeffekt möglich sind. So können z. B. auch, wie ich schon an anderer Stelle angab, Körperverkrümmungen und Überzähliges direkt durch Erschütterungen hervorgerufen werden, welche den Embryo zu geeigneter Zeit in den Eihüllen umherwerfen].

Embryonen können nun ihre Plasmaschwäche entweder eigen erwerben oder aber von ihren Eltern, wenn diese schon mit vorübergehender oder dauernder Plasmaschwäche behaftet sind. Als Ursachen der Eigenerwerbung haben zu gelten vor allem alle Entwicklungsarten des Embryos unter abnormen äußeren Entwicklungsbedingungen, z. B. Entwicklung in Wasser mit Sauerstoffmangel oder in Wasser, dem solche Chemikalien zugesetzt sind, welche die Protoplasmaenergie schwächen, ferner parasitäre Erkrankungen, Verwundungen, Erschütterungen, schlechte Temperaturen oder abnorme Temperaturschwankungen u.s.w. Derartige abnorme Entwicklungsbedingungen ergeben also, wenn sie genügend stark auftreten, zuerst Individuen mit den oben erwähnten embryonal erworbenen Mißbildungen und mit Plasmaschwäche, die für Lebenszeit bleibt. Derartig geschwächte Individuen können dann Nachkommen erzeugen, die ein Plasma haben, das ebenso energielos ist wie das ihrer Eltern, und die deshalb bei ihrer Embryonalentwicklung Verbildungen erwerben, die denen der Eltern an Entstehungswert entsprechen, ihnen aber durchaus nicht formgleich sein werden, da die vererbte Plasmaschwäche wohl eine gleiche Bewegungsträgheit, nicht aber gleiche Körperbewegungen hervorruft. — Die vorangehenden Untersuchungen ergeben demnach folgendes:

Von Tieren, welche mit embryonal eigenerworbenen oder auf Vererbung beruhenden Mißbildungen behaftet sind (z. B. mit Körperverkrümmungen, überzähligen Bildungen in den Gliedmaßenbezirken, hydropischen Auftreibungen), werden diese Verbildungen nicht direkt auf ihre Nachkommen vererbt, sondern vererbt wird jedesmal von ihnen nur eine Plasmaschwäche bestimmten Grades, die bei ihren Nachkommen im Embryonalleben als Neigung der Zellen, besonders der Dotterzellen, zu übermäßiger Aufnahme von Wasser und ferner als starke Bewegungsträgheit in die Erscheinung tritt. Infolge dieser Plasmaschwäche neigen diese Nachkommen im Embryonalleben zu hydropischen Verbildungen und sind nicht imstande, durch rechtzeitige Erweiterung ihrer Keimhüllen normale Embryonalentwicklung zu erzwingen. Entsprechend ihrer Körperschwäche erwerben sie vielmehr angeborene Mißbildungen, indem sie entweder durch die ihnen bald zu eng werdenden Eihüllen passiv Entwicklungsstörungen (z. B. Verbiegungen, Druckschwunde, Mopskopfbildung) erhalten, oder aber sie rufen selbst, indem sie ihre zu eng werdenden Eihüllen auszuweiten streben, an ihren Gliedmaßenanlagen oder jungen Gliedmaßen vorübergehende Verbiegungen mit Scheitelbrüchen an der Zugseite hervor, aus welchen Wunden dann überzählige Bildungen herauswachsen.

Aus diesem Entstehen der Mißbildungen aus angeerbter Plasmaschwäche erklärt sich dann auch, warum Nachkommen von Individuen, die derartiges vererben, gewöhnlich nicht gleichartige Mißbildungen aufweisen, sondern nur solche, die sich gleichsam gegenseitig vertreten (Polydactylie oder Syndactylie oder Spaltfüße z. B.). Von den Eltern wird in diesen Fällen nur ein bestimmter Grad von Bewegungsträgheit auf die Nachkommen vererbt; wie sich diese Nachkommen dann aber als Embryonen bewegen und welche von diesen Bewegungen ihre Verbildung herbeiführen, hängt jedesmal von unberechenbaren Zufällen ab, und deshalb erhalten die Nachkommen auf diesem Wege auch nur eine gleichwertige und nicht eine gleichartige Verbildung.

Referierabend am 17. Dezember 1906.

- A. REICHENOW:** Über die Vogelwarte Rossitten und neuere Beobachtungen des Vogelzuges.
- L. KNY:** Über 1.) L. DIELS, Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreiche, 1906; 2.) W. JOHANNSEN, Das Ätherverfahren beim Frühtreiben, 2. Auflage, 1906.
- H. FRIEDENTHAL:** Die Verwendung des Kinematographen im Dienste der Physiologie.

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 264-287](#)