

Zoologischer Anzeiger

herausgegeben

von Prof. **J. Victor Carus** in Leipzig.

Zugleich

Organ der Deutschen Zoologischen Gesellschaft.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

XXIII. Band.

7. Mai 1900.

No. 614.

Inhalt:

I. Wissenschaftl. Mittheilungen.

1. **Tornier**, Über Amphibiengabelschwänze und einige Grundgesetze der Regeneration. (Mit 12 Figg.) p. 233.
2. **Sabussow**, Mittheilungen über Tubellariestudien. II. Zur Kenntnis des Körperbaues von *Enterostoma mytili* v. Graff. p. 256.

3. **Nehring**, Nachtrag zu *Alactaga annulata* Milne Edw. aus dem Kentei-Gebirge. (Mit 1 Figur.) p. 263.

II. Mittheilungen aus Museen, Instituten etc. (Vacat.)

III. Personal-Notizen. p. 264.

Necrolog. p. 264.

Litteratur. p. 201–224.

I. Wissenschaftliche Mittheilungen.

1. Über Amphibiengabelschwänze und einige Grundgesetze der Regeneration.

Von **Gustav Tornier**, Berlin.

(Mit 12 Figuren.)

eingeg. 28. März 1900.

Den Herren, welche durch Materialsendung, durch Hinweis auf solches oder durch Beantwortung von Anfragen diese Arbeit wesentlich gefördert haben, vor Allem Herren **Custos Dr. Wolterstorff**, Magdeburg und **Dr. Franz Werner**, Wien, dann den Herren **Apotheker A. John** in Tübingen, **Dr. Brandes**, Halle und **Dr. Bade**, Charlottenburg, sage ich zuerst für ihre Bemühungen um diese Arbeit meinen herzlichsten Dank.

Herr **D. Barfurth** beschrieb im Archiv für Entwicklungsmechanik Bd. IX. Hft. 1 (1899) p. 1 folgende Methode zur Herstellung von Doppelschwänzen bei Amphibienlarven: Die Thiere wurden unmittelbar vor der Operation aus dem Behälter genommen, auf ein feuchtes Tuch gelegt und mit bereit gelegter heißer Nadel so operiert, daß das Wesentliche der Operation in einer weder zu starken, noch zu geringen Verletzung der Chorda dorsalis an einer oder zwei Stellen bestand. Dabei wurde das Rückenmark sicher mit versengt und durch die starke Reaction der Thiere, die lebhaft mit dem Schwanz schlugen, wurde sehr oft dorsalwärts ein ganzes Stück der Schwanzweichteile

weggerissen, was für die Regeneration und den Erfolg des Versuches — wie der Experimentator mit Recht annimmt — gar nicht ungünstig war.

Bei der Anwendung dieser Methode entstanden eine größere Anzahl doppelschwänziger Froschlarven; doch sind diese Doppelschwänze, wie die der Arbeit beigegebenen Abbildungen und auch die sehr sorgfältigen Beschreibungen unwiderleglich ergeben, so völlig im allerersten Entwicklungsstadium einer Doppelschwanzbildung stecken geblieben, daß sie nur ihrer Structur wegen als »2 spitzige« Schwänze zu bezeichnen sind. (Fig. 1 dieser Arbeit — die Reproduction einer Barfurth'schen Figur — zeigt den auf solche Weise entstandenen Schwanzcharacter ganz besonders gut; *s* ist die eigentliche Schwanzspitze, *s'* die hinzugebildete.)

Das kommt morphologisch daher, weil bei all diesen Schwänzen die Neubildung im Wesentlichen nur aus einer so geringen Extrawucherung der Chorda dorsalis und der zur Anlage einer überzähligen



Fig. 1.

Schwanzspitze nothwendigen Muskeln, Blutgefäße und Nerven besteht, daß diese Wucherung entweder gar nicht oder nur ganz wenig im Stande war, den normalen oder regenerierten Hautabschnitt des Schwanzes, der über ihr lag, emporzuheben.

Aus welchen physiologischen Gründen diese Schwanzspitzenverdoppelung so geringfügig wurde, werde ich später nachweisen.

Genau so entwickelte Doppelschwänze entstanden nun auch bei eben dem Ei entschlüpften oder direct dem Ei entnommenen Larven von *Rana arvalis*, wenn ich dieselben anderer Operationen wegen mit einer Pincette so fest am Schwanze packte, daß bei ihnen das noch sehr weiche Gewebe der Schwanzchorda an der Stelle, wo die Pincette angriff, zerdrückt wurde. Es entstand, wie man sofort erkennt, auf diese Weise in ihrem Schwanz eine ganz ähnliche Verletzung, wie sie beim Durchbrennen der Chorda dorsalis an jener Stelle erzeugt worden wäre, und daraus entsprang dann die Gleichartigkeit der Schwanzsuperregeneration in beiden Fällen.

Es ist klar, daß nicht durch Brennen, wohl aber analog der von mir eben angegebenen und ohne Absicht ausprobierten Methode, Amphibiendoppelschwänze in freier Natur entstehen können, denn es genügt hierzu ein Zerquetschen der Chorda caudalis an einer Stelle durch Druck und Gegendruck irgend welcher Art.

Aber es müssen in freier Natur außerdem noch Operationsmethoden möglich sein, die bei Amphibien viel vollkommnere Doppelschwänze hervorrufen, da solche in freier Natur — wenn auch selten — gefunden werden.

Als ich zuerst von solchen erfuhr, war mir sofort klar, daß sie genau in derselben Weise entstehen, wie Eidechsendoppelschwänze von ähnlicher Vollendung. Daß diese Annahme richtig ist, kann dann auf doppelte Weise bewiesen werden, erstens durch Nachweis der Entstehungsursachen an in freier Natur gefundenen derartigen Objecten, und dann durch experimentelle Herstellung gleichwerthiger Schwänze. Beide Wege bin ich gegangen und beide haben meine Vermuthung voll bestätigt.

Zur Untersuchung lagen mir nun bei Beginn dieser Arbeit 3, ohne Einfluß der Menschenhand entstandene, gabelschwänzige Amphibien vor. Darunter erstens ein *Triton vulgaris*, auf den mich zuerst Herr Dr. Bade hingewiesen hat und der dann von Herrn Apotheker John in Tübingen über W. Hinderer in Tübingen und Dr. Woltersdorff in Magdeburg zu mir gelangt ist. Über dieses Thier hat übrigens Herr W. Hinderer bereits in den Blättern für Aquarien- und Terrarienkunde 1899 p. 136/137 kurz berichtet, und zwar in folgender Weise: »Gabelschwänzige Molche sind seltener vorkommende Mißbildungen, und so wird es nicht unangebracht sein, hier über einen *Triton vulgaris* zu berichten, der in Wirklichkeit zwei wohlentwickelte Schwänze besitzt. Daß es sich (dabei) nicht um eine Deformität, sondern um eine Neubildung handelt, ist von vorn herein sicher: Das Thier wurde vor zwei Jahren mit normalem Körper in ein Terrarium gebracht, verschwand dann und kam den ganzen vorigen Sommer nicht wieder zum Vorschein, so daß angenommen werden mußte, es sei entweder ausgerissen oder eingegangen. Jetzt, im Februar 1899, wurde der Terrariengrund umgegraben und dabei das Thierchen wieder, und zwar in munterem Zustand, zu Tage gefördert; inzwischen hatte es sich die schon öfter genannte zweite Körperzierde zugelegt. Daß eine äußerliche Verletzung vorausgegangen, wurde nicht bemerkt, ist aber nicht ausgeschlossen, da Laubfrösche Mithausbewohner waren, von denen namentlich einer gern Molche anpackte. Welches von beiden Körpernden das ursprüngliche, und welches das hinzugewachsene ist, läßt sich ohne Abtödtung und anatomische Untersuchung

wohl schwer sagen; ich hörte auch schon die Vermuthung, daß an der Ansatzstelle der ursprüngliche Schwanz ganz abgerissen oder abgefault sei, und daß aus dem Stummel beide Enden gleichzeitig erschienen seien. Das eine Ende ist erheblich länger als das andere; in der Stärke sind beide ziemlich gleich. Beide können nach meinen Wahrnehmungen gemeinschaftlich, aber auch je einzeln selbständig bewegt werden; bald sind beide gerade nach hinten gelegt, bald gabelförmig aus einander gestellt, und letzterenfalls macht das Thier einen wirklich eigenthümlichen Eindruck. Daß der eine Schwanz eine geradlinige Fortsetzung des Körpers bildet und der andere in einem Winkel nach der Seite absteht, habe ich noch nicht gesehen; namentlich erhält man nie das Bild, das sich bietet, wenn ein Glied durch ein neues verdrängt worden, oder wenn aus einem Glied ein neues seitwärts herausgewachsen ist. «

Einige Anfragen, die ich später auf Grund dieser interessanten Notiz an Herrn Apotheker John gerichtet habe, wurden von demselben in der lebenswürdigsten Weise folgendermaßen beantwortet, wobei ich das besonders Wichtige gesperrt hervorhebe:

»Ich wollte mir das Liebesleben, Eiablegen, Befruchten der Tritonen der Umgegend Tübingens näher ansehen. Zu diesem Zweck fieng ich im frühesten Frühjahr von *Triton cristatus*, *alpestris*, *taeniatus*, *palmatus* je 2 Weibchen und 1 Männchen. Da ich die Thiere natürlich nicht an einem Orte und Tage zusammenbringen konnte, so hatte ich in meinem Transportglas nie zu viel. Da ich ferner nach Männchen und Weibchen ausschaute, so konnte mir ein Doppelschwanz hierbei nicht unentdeckt bleiben. Er muß also im Terrarium entstanden sein. Daß mir Jemand den *Triton* eingesetzt hätte, halte ich für völlig ausgeschlossen.

Die Thiere waren beim Fang völlig erwachsen. Ich suchte ja geschlechtsreife Thiere aus.

Das Terrarium räume ich vor und nach dem Winter mehr oder weniger gründlich. Bei einer derartigen Reinigung fand ich den Doppelschwanz auf, ziemlich schlecht ernährt, und da wenige Tage darauf Herr Hinderer hier war, überraschte ich ihn damit. «

Das von mir hergestellte Röntgenbild des inzwischen verstorbenen Thieres zeigt die Entstehungsursache seines Doppelschwanzes wunderschön (Fig. 2). Der Stammschwanz des in diesem Bilde auf dem Rücken liegenden Thieres ist durch irgend eine biegende Kraft, die auf seine rechte Seite einwirkte, so stark verbogen worden, daß die Schwanzwirbelsäule im Verbiegungsscheitel, und zwar ziemlich genau in der Mitte, durchbrach, wobei das abgebrochene Schwanzende (*s*) nach links verschoben wurde und der Schwanz sicher auch rechterseits, gegen-

über dem Wirbelbruch, eine Hautwunde erhielt. Es wuchs dann aus dieser Wunde eine überzählige Schwanzspitze (*s'*) heraus, deren nicht voll ausgewachsene Wirbel sofort als regenerierte zu erkennen sind. Sie wuchsen dabei unmittelbar aus dem stehen gebliebenen Schwanzwirbelstumpf (*st*) heraus und bilden die kürzere der beiden Schwanzspitzen des Thieres, die also, — entgegen der Vermuthung Hinderer's — eine directe Fortsetzung des Schwanzstumpfes ist und die Stelle des verschobenen Schwanzendes einnimmt. Dann zeigt weiter das Röntgenbild, daß die Wirbel des abgeknickten Schwanzendes nachträglich nicht wieder mit den Schwanzstumpfwirbeln verwachsen sind und auch an der Schwanz-

neubildung sind sie nicht befestigt, denn ein im Bilde recht ansehnlicher Zwischenraum trennt sie von ihnen, daher kommt es also, daß die beiden Spitzen dieses Gabelschwanzes, wie Herr Hinderer sehr richtig beobachtet hat, gegen einander bewegt werden konnten. Ja so scharf ist dieses Röntgenbild, daß es sogar genau angiebt, an welcher Stelle der Schwanzwirbelsäule der Bruch eintrat. Er durchtrennte, wie man sieht, den siebenten Schwanzwirbel kurz hinter seinem Kopf, d. h. an der Stelle,



Fig. 2.

wo der Wirbel den kleinsten Querschnitt und daher den geringsten Widerstand gegen Abscherung hat. Aus dem nach diesem Bruch am Schwanzstumpf stehen gebliebenen Wirbelkopf wuchsen dann unmittelbar die überzähligen Schwanzwirbel heraus, während das abgesprengte Wirbelstück sich nicht im geringsten regenerativ verändert hat, sondern genau so erhalten geblieben ist, wie es abgesprengt wurde und deshalb mit dem Wirbelsprengstück auch jetzt noch beginnt.

Es ist also, im Ganzen betrachtet, dieser Gabelschwanz eine Neubildung, der eine Deformierung des Stammschwanzes den Ursprung gab.

Es ist ferner sehr zu berücksichtigen, daß dieser Gabelschwanz aus einer einfachen Schwanzbruchstelle, und ohne daß ein Theil der Schwanzspitze dabei verloren gieng bei einem voll erwachsenen Thiere entstanden ist.

Es wurde dann bereits erwähnt, daß bei diesem verbildeten Molch die Stiefschwanzspitze — entgegen der Vermuthung Hinderer's — als directe Fortsetzung des Schwanzstumpfes auftritt, also die Stelle der verschobenen Stammschwanzspitze einnimmt. Daß dieses beim lebenden Thier nicht zu sehen war, sondern daß hier im Gegentheil beide Gabelschwanzspitzen stets einen solchen spitzen Winkel mit einander bildeten, daß keine von ihnen als gradlinige Fortsetzung des Schwanzstumpfes erschien, kam sicher aus dem Bestreben des Thieres,



Fig. 3.

den Gabelschwanz so zu tragen, daß er auf dem Schwanzstumpf im Gleichgewicht war und der Fortbewegung des Gesamtkörpers möglichst wenig Schwierigkeiten bereitete. Ja es mag sogar diese abnorme, fast in sich symmetrische Stellung des Gabelschwanzes, welche selbst das Röntgenbild noch zeigt, durch Anpassung der Schwanzwirbel an diese Stellung fixiert worden sein. Ein zweiter *Triton vulgaris*, und zwar ein Männchen im Hochzeitskleid, mit selten schönem Gabelschwanz, der auch in freier Natur entstanden ist, gehört dem Zoologischen Institut zu Halle an. Herr Dr. Wolterstorff hat mich darauf aufmerksam gemacht, und Herr Dr. Brandes sandte ihn mir zur Untersuchung freundlichst ein (Fig. 3 und 4).

Es ist sehr wichtig, daß dieser Schwanz unter analogen Entstehungsursachen dem vorigen ganz analog verbildet worden ist, und zwar wurde seine Spitze (*s*) durch eine verbiegende Kraft so stark nach unten gedrückt, daß seine Wirbelsäule im Biegungsscheitel, d. h. im 12. Wirbel von oben, nach unten durchbrach, wobei auch hier am

Schwanzstumpf der Kopf des durchbrochenen Wirbels hängen blieb, während die losgelöste und nach unten verschobene Schwanzspitze (*s*) mit dem Hinterende dieses Wirbels beginnt. Der Wirbel ist also auch hier in seinem kleinsten Querschnitt, d. h. an der Stelle seines geringsten Widerstandes gegen Verbiegung, durchbrochen, während die über ihm liegenden Schwanzweichtheile gleichfalls zerrissen wurden.

Aus dieser Wunde ist dann eine überzählige Schwanzspitze (*s'*) herausgewachsen und zwar als oberste und längste der beiden Gabelzinken dieses Schwanzes. Ihre zahlreichen kleinen und mangelhaft ausgebildeten Wirbel sind dabei sofort als regenerierte zu erkennen und wachsen unmittelbar aus dem Wirbelkopf heraus, der am Schwanzstumpf stehen blieb, indem dieser Wirbelkopf selbst das ihm fehlende

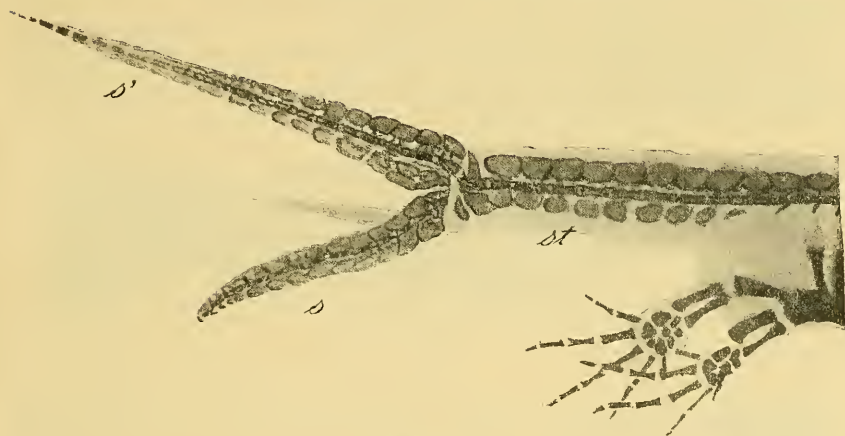


Fig. 4.

Hinterende mit ersetzt. Es nimmt also auch bei diesem Object — wie beim vorigen — die Neubildung die Stelle des abgebrochenen Schwanzendes ein.

Dann zeigt weiter dieses Röntgenbild, daß auch hier der Wirbelrest, mit dem die abgebrochene Schwanzspitze beginnt, weder einen Kopf regeneriert hat, noch mit den Schwanzstumpfwirbeln oder regenerierten, nachträglich verwachsen ist, ein recht ansehnlicher Raum trennt ihn vielmehr davon und deshalb waren auch diese beiden Schwanzspitzen ein wenig an einander beweglich.

Drittens ist an diesem Schwanz sehr bemerkenswerth, daß seine beiden Zinken mit jenem breiten Hautsaum versehen sind, den der männliche Schwanz als Hochzeitsschmuck trägt; beide Säume sind dabei zwischen den Schwanzspitzen schwimmhautartig und nahtlos mit einander verwachsen, legten sich aber, wenn die beiden Schwanz-

spitzen gegen einander bewegt wurden, in der Mittellinie in einer Falte an einander, wie das auch beim Absterben des Thieres geschehen ist und deshalb die Abbildung zeigt.

Sehr schön zeigt dann auch noch dieses Röntgenbild die oberen und unteren Dornfortsätze dieser Wirbelsäule, welche als große Knochenplatten jede der beiden Schwanzspitzen bis zum Ende begleiten.

Als drittes Amphibium, das einen Doppelschwanz in freier Natur erwarb, lag mir eine *Pelobates fuscus*-Larve vor, die mir Herr Dr. Franz Werner in Wien zur Untersuchung bereitwillig überließ.

Diese Larve hat eine Schwanzverbildung, die wohl zu den wunderbarsten gehört, die überhaupt möglich sind (Fig. 5).

Betrachtet man diesen Schwanz zuerst ohne Rücksicht auf seine Entstehungsursachen, so zeigt er Folgendes:

Er ist an seinem Hinterende gegabelt und seine beiden Gabelzinken liegen fischschwanzartig über einander. Als überzählig erweist



Fig. 5.

sich die obere Zinke (*ss*), welche, wie aus der Form des Schwanzes deutlich zu erkennen ist, an der Schwanzoberseite aus einer Wunde entstand, deren Entstehungsursache eine starke Verbiegung der Schwanzspitze nach unten war, wobei die Schwanzchorda im Zugscheitel dieser Verbiegung, d. h. an ihrer Oberseite, durch Zerplatzen eine Wundstelle erhielt. Zu constatieren ist dies deshalb, weil die Stammchorda des Thieres beim Weiterwachsen diese Verbildungscharactere beibehalten hat, so daß man nicht nur an ihrer Oberseite deutlich die dreieckige Bruchstelle erkennen kann, aus welcher die relativ schwache Chordaspitze für die überzählige Schwanzspitze herausgewachsen ist, sondern auch unter dem Bruch in ihr eine Druckfurche mit scharfer Winkelkante bemerkt, die im Druckscheitel der Verbiegung liegt und normalerweise liegen muß.

Dann sieht man ferner, daß bei diesem Angriff der verbiegenden Kraft auf den Schwanz außerdem noch an der Angriffsstelle der Kraft das normale äußerste Schwanzende abgeknickt worden ist, denn am Gabelschwanz ist auch an der unteren, d. h. Stammschwanzspitze, das

äußerste Ende (*as*) eine Neubildung, wie man sicher an seinem Skeletgewebe erkennen kann, das structurell vom übrigen Chordagewebe abweicht und deshalb auch noch in einer scharfen Grenzlinie mit ihm zusammenstößt.

Dann trägt dieser Schwanz ferner noch, fast genau in seiner Mitte in seinem Hautsaume über der Chorda einen eigenthümlichen Hautkegel, in welchen — wie das Röntgenbild zeigt — ein Stückchen Knorpelkern eingebettet ist und eine eigenthümliche Hautgrube verläuft von diesem Hautkegel zur neu entstandenen Schwanzstammspitze.

Es läßt sich nun nachweisen, daß dieser Hautkegel nichts Anderes ist, als die, durch die verbiegende Kraft beim Angriff auf den Schwanz des Thieres abgebrochene eigentliche Schwanzspitze, die bei diesem Angriff zwar abgebrochen wurde, aber an der Haut der rechten Schwanzseite hängen blieb, mit ihr später verwuchs und beim Weiterwachsen des Schwanzstumpfes nicht mitgewachsen ist, sondern in der Schwanzmitte bereits ihre Ruhestellung gefunden hat.

Die Entwicklungsvorgänge dieser ganzen Schwanzverbildung waren dabei folgende (Fig. 6 zeigt den Schwanz unmittelbar nach der Verletzung von der linken Seite):

Eine den Schwanz an seiner äußersten Spitze angreifende und ihn dann schraubenförmig verdrehende und gleichzeitig nach rechts verbiegende Kraft bewirkte zuerst eine so starke Verbiegung der ganzen Schwanzchorda, daß in derselben, im Zugscheitel der schraubenförmigen Verdrehung und Rechtsverbiegung, d. h. an ihrer Oberseite, das Gewebe zerriß, während es sich unterhalb dieser Wunde im Druckscheitel der Beanspruchung zu einer scharfscheiteligen Druckfurche zusammenschob. Dann drehte ferner die Kraft die von ihr gefaßte äußerste Schwanzspitze (Fig. 6 *s'*) von der Schwanzbasis (Fig. 6 *s*) so stark ab, daß sie nur noch am rechtsseitigen Hautlappen des Schwanzes hängen blieb, mit dem sie dann später innig verwuchs.



Fig. 6.

Die auf diese Weise am stehengebliebenen Schwanzstumpf erzeugte Wunde, aus welcher vielleicht ein wenig die Spitze der angeknickten Schwanzchorda (*w*) herausragte, überhäutete sich nun regenerativ, und diese neue Schwanzhautstelle wurde dann zur Hautspitze des weiter wachsenden Schwanzstumpfes, welcher dabei gleichzeitig Ersatz- und Zusatzspitze ausbildete und mit ihnen so weit an

der eigentlichen (abgesprengten) Schwanzspitze vorbeiwuchs, daß diese nach Vollendung dieser Vorgänge der Schwanzmitte angehörte.

Man könnte hier fragen: Warum wuchs aber die vom Gesamtschwanz abgesprengte eigentliche Schwanzspitze mit der neu entstandenen nicht mit: Warum schob sich diese an ihr vorbei und zog sie nicht hinter sich her? Und man könnte ferner einwerfen: Ein Vorbeischieben des Schwanzstumpfes an der abgebrochenen Schwanzspitze sei schon deshalb nicht möglich gewesen, weil dabei die angeknickte Chordastelle aus dem Hautbezirk, der sie umfaßte, und selbst aus der Stumpfwunde hinausgeschoben werden mußte; ein solcher Vorgang aber sei undenkbar.

Und doch findet er statt, und zwar als Folge eines der wichtigsten Regenerationsprocesse, der bis jetzt, so viel ich weiß, noch nicht beschrieben worden ist und folgendermaßen verläuft:

Beim Eintreten von Regenerationsprocessen werden von den neuentstehenden Hautgebilden zuerst die Basalpartien, dann nach einander die weiterspitzenwärtsstehenden und zuletzt erst die Spitzenbezirke selbst angelegt: dagegen werden von den zugehörigen Knochenbezirken zuerst die Spitzenpartien angelegt und dann entstehen die übrigen, von den Spitzen- zu den Basalpartien rückschreitend, zwischen der Spitze und der Knochenwundstelle.

So ist es sicher der Fall bei der Gliedmaßenregeneration der Tritonen und auch beim Entstehen der Amphibien- und Reptiliendoppelschwänze.

Dieses Gesetz erklärt nun nicht nur — wie wir sehen werden — die vorliegende Amphibienschwanzverbildung, sondern auch viele andere höchst seltsame und scheinbar unerklärliche Regenerationsvorgänge. Es erklärt zum Beispiel das Entstehen folgender Gliedmaßenregeneration:

Wenn ein Oberschenkel aus einer Wunde Superregenerativkräfte auslöst, so hat diese Superregeneration das Bestreben aus der betreffenden Wunde alle jene Gliedmaßentheile als überzählig zu erzeugen, welche in der Stammgliedmaße peripher von der Wunde liegen, also in diesem Fall das Skelet eines überzähligen unteren Oberschenkelkopfes, eines überzähligen Unterschenkels, des zugehörigen Tarsus mit den entsprechenden Zehen. Angelegt werden dabei aber zuerst die Skelette der überzähligen Zehen, dann das des Tarsus, dann das des Unterschenkels und zuletzt erst das des unteren Oberschenkelkopfes.

So vollständig verläuft diese Superregeneration aber nur, wenn die Wunde eine bestimmte Größe hat; ist dagegen die Wunde nicht

entsprechend groß, sondern kleiner, so wird die Regeneration weniger ausgiebig und es wächst dann aus dem Oberschenkelknochen etwa nur das Skelet einer Zehe, oder das Zehenskelet nebst Tarsus heraus, worauf bereits die Regeneration persistiert.

Bei der Regeneration der Eidechsenchwänze entstehen auf diese Weise höchst seltsame Schwanzformen, von denen ich eine hier näher beschreiben will, weil sie eine gewisse Analogie zu dem vorliegenden Amphibienschwanz darbietet (Fig. 7):

Ist ein Eidechsenchwanz abgebrochen und ist dann seine Ersatzspitze (*es*) im Wachsen begriffen, so kann es vorkommen, daß diese Ersatzspitze bei erst geringer Ausbildung durch Verbiegung einen Hautriß erhält, unter dem gleichzeitig ein Bruch ihrer Skeletröhre entsteht, wodurch die Ersatzspitze zur Ausbildung einer Stiefschwanzspitze (*es'*) gezwungen ist. Nun beginnt diese Stiefschwanzspitze zu wachsen und da bei einem Schwanzregenerat die Hautpartien hinter einander — vom Basalabschnitt beginnend bis zur Spitze — entstehen, also nicht durch Zwischenlagerung von neuen Bezirken aus der einmal erworbenen Stellung verschoben werden, so verändert weder die Basis dieser Hautneubildung, noch sie selbst ihre ursprüngliche Stellung, sondern wo der Riß in der Schwanzersatzhaut entstand, entsteht sie und bleibt dort stehen, während die zugehörige Schwanzersatzspitze selbst ruhig weiter wächst. Ganz anders verhält sich aber die Bruchstelle in der Skeletröhre des Schwanzes, denn sie gehört — nach dem erwähnten Regenerationsgesetz — der Spitze der Ersatzchorda an und wird daher durch Zwischenlagerung von neuen Skeletröhrenpartien bis in die oberste Spitze des Schwanzes hineingeschoben. Nun hat aber diese Bruchstelle der Ersatzskeletröhre die Aufgabe, die Skeletröhre für die überzählige Schwanzspitze zu erzeugen; das thut sie auch; damit sie aber beim Weiterwachsen mit ihrem Hautbezirk in beständiger Verbindung bleibt, bildet sie bis zu ihm einen langen, neben der Ersatzchorda herlaufenden Schenkel aus, der scheinbar rückwärts, in facta aber einfach intercalar gewachsen ist, während gleichzeitig ihre Spitze in der überzähligen Schwanzhautspitze ruhig weiter wächst, so daß diese — trotz dem selt-



Fig. 7.

samen Verhalten ihrer Chorda — eine recht ansehnliche Länge erreichen kann, wie das vorliegende Object es zeigt.

Nachdem dieses Object erklärt worden ist, wird es nicht weiter wunderbar erscheinen, daß bei der vorliegenden *Pelobates fuscus*-Larve die abgebrochene Stammschwanzspitze, die nur noch an der Schwanzhaut hängen blieb, an jener Stelle im Schwanz zurückgeblieben ist, an welcher sie abgebrochen wurde, denn sie gelangte durch ihr Abbrechen und Anwachsen an der Haut unter den ausschließlichen Einfluß der Hautgebilde des Schwanzes und wurde dadurch ganz deren Wachstumsbedingungen unterworfen, d. h. zum Stillliegen gezwungen, während der von ihr befreite Chordastumpf mit seinem Extraanhang ruhig weiterwuchs und sich dabei an ihr vorbeisob.

Aber diese abgebrochene Stammschwanzspitze beeinflusste doch ein wenig ihre fortrückende Ursprungsstelle, denn diese Ursprungsstelle versuchte natürlich beim Weiterwachsen die Schwanzspitze als zugehörigen Schwanztheil hinter sich her zu ziehen, es entstand dadurch eine Hautspannung zwischen ihr und der zurückbleibenden Schwanzspitze, welche in der Schwanzhaut des Thieres jene Furche erzeugte, die diese beiden Gebilde nunmehr verbindet (Fig. 5); auch war diese Spannung wohl der Grund dafür, daß die Skeletröhre der Stiefspitze dieses Schwanzes (*ss*) schwach wellenförmig verbogen ist, die ungleichartige Spannung in den über ihr liegenden Weichtheilen verhinderte eben ihr reguläres geradliniges Fortwachsen.

In der bei dieser Froschlarve in die Schwanzmitte verschlagenen Schwanzspitze haben wir übrigens das erste Beispiel einer Verlagerung eines Körpertheiles durch Störung der Ontogenese des Trägers in Folge pathologischen Eingriffes in den jugendlichen Organismus, dessen Entstehungsursache klar nachgewiesen ist.

Ganz ähnliche Entwicklungsvorgänge führen ferner dazu, daß bei Wirbelthieren überzählige Gliedmaßen, welche aus einem abgesprengten Becken- oder Schulterblattstück superregenerativ erzeugt worden sind, oft weit von der Ursprungsstelle — zum Beispiel genau in der Mitte zwischen beiden Gliedmaßen ihrer Körperseite — gefunden werden. Auch hier gerathen die abgesprengten Skeletstücke, die an der Haut hängen bleiben, völlig unter deren Einfluß und werden so »passiv« verlagert.

In diesen Fällen kann man übrigens auch von einer »indirecten« Versprengung eines Regenerationskeimes in den Organismus reden.

Abschnitt: Experimentelles.

Als ich im Anfang dieses Jahres in den Besitz einiger befruchteter *Axolotl*-Eier gelangte, entschloß ich mich, sie zur Herstellung von

möglichst vollkommenen Doppelschwänzen zu benutzen. Zu dem Zweck wurde der Versuch gemacht etwa 15 in den Eiern enthaltenen Embryonen, nachdem sie kurz vor dem Ausschlüpfen der Eihaut entnommen waren, mit einem scharfen Messer den Schwanz entweder von oben oder von unten, oder von der Seite so anzuschneiden, daß die Wirbelsäule eben noch mit durchschnitten wurde. Bei 5 der so operierten Thiere wurde der Schnitt zu groß und trennte entweder die ganze Schwanzspitze ab, oder dieselbe faulte nachträglich ab, worauf die fehlende Schwanzspitze sehr schnell regeneriert wurde.

Bei 10 anderen Exemplaren gelang dagegen anscheinend die Operation, und in der That erhielten 6 von ihnen in Folge dessen auch einen Doppelschwanz. Bei den 4 übrigen dagegen heilte die Wunde, weil sie doch nicht tief genug angelegt worden war, einfach zu.

Von den 6 gabelschwänzigen Thieren starb leider das eine sehr frühzeitig ab, was erst bemerkt wurde, als bereits bei ihm Verwesung eingetreten und die genauere Untersuchung unmöglich war. Die 5 übrigen Gabelschwänze dagegen wuchsen fort und weichen wiederum — entsprechend der Art ihrer Verwundung — sehr von einander ab, denn bei 2 von ihnen war der Schwanz von oben angeschnitten worden, bei einem von unten und bei 2 von der rechten Seite.

Bei dem ersterwähnten Thier war der Schnitt von oben nur ganz wenig in die Wirbelsäule eingedrungen, in Folge dessen ist bei ihm aus der Wirbelsäule auch nur eine ganz kurze Skeletzusatzspitze herausgewachsen und der für diese Neubildung angelegte Hautbezirk ragt auch nur als geringer Buckel über den Rand des normalen Schwanzsaumes heraus. Dieser Doppelschwanz hat demnach auch gar nichts Imponierendes.

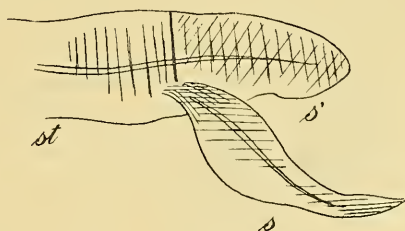


Fig. 8.

Beim zweiten Thiere (Fig. 8) war der Schnitt von oben dagegen so tief in den Schwanz eingedrungen, daß er nicht nur die Chorda völlig mit durchschnitt, sondern auch die ganze Schwanzspitze (*s*) so stark abtrennte, daß dieselbe nicht mehr ihre normale, d. h. senkrechte Stellung beibehalten konnte, sondern nach links hin umkippte und dadurch horizontal zu liegen kam. Dadurch wurde die Wunde am Schwanzstumpf völlig freigelegt und bildete deshalb eine normal stehende Schwanzersatzspitze (*s*) aus, während die wahre Schwanzspitze des Thieres mit dem ganzen Schwanz nur durch Hautpartien — wenn auch ziemlich fest — verbunden ist und nunmehr an dem senk-

recht stehenden Schwanz einen horizontal liegenden Anhang bildet, der, wenn das Thier mit dem Schwanze schlägt, sehr lebhaft hin und her pendelt. Dabei ist diese Stammschwanzspitze des Thieres noch sehr viel größer als seine Ersatzspitze, überragt sie daher recht weit nach hinten und der Schwanz gewährt in Folge dessen einen recht seltsamen Anblick.

Bei dem dritten dieser gabelschwänzig verbildeten Thiere (Fig. 9, Momentphotographie) wurde der Schwanz von unten angeschnitten und so glücklich getroffen, daß der Schnitt gerade noch die Schwanzchorda des Thieres mit durchschnitt, worauf die Wunde ziemlich weit aus ein-



Fig. 9.

ander klappte. In Folge dessen entstand hier der schönste Amphibiendoppschwanz, der mir bisher vorgelegen hat, denn die Stammschwanzspitze des Thieres (*s*) behielt unter diesen Umständen ihre

senkrechte Stellung bei und die Zusatzspitze (*s'*) wuchs — senkrecht stehend — zu beträchtlicher Größe aus der Wunde heraus. In Folge dessen ahmt dieser Schwanz täuschend die Form eines Fischeschwanzes nach, dessen oberer Abschnitt außerdem noch einen kühn geschwungenen Bogen bildet und dem Thier ein verwegenes Aussehen verleiht.

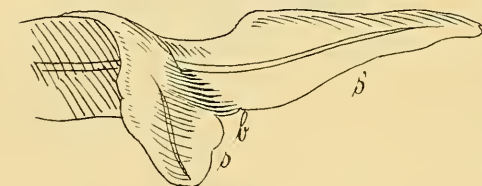


Fig. 10.

und die Zusatzspitze (*s'*) wuchs — senkrecht stehend — zu beträchtlicher Größe aus der Wunde heraus. In Folge dessen ahmt dieser Schwanz täuschend die Form eines Fischeschwanzes nach, dessen oberer Abschnitt außerdem noch einen kühn geschwungenen Bogen bildet und dem Thier ein verwegenes Aussehen verleiht.

Nebenbei bemerkt: Als vor einiger Zeit dem Thier gerade die Spitze dieses geschwungenen Schwanzabschnittes beim Durchschlüpfen durch Wasserpflanzen abgerissen wurde, fürchtete ich, daß ein Theil der Schönheit dieses Schwanzes für immer verloren sei; die Spitze ist aber seitdem zu der früheren Größe und Form wieder herangewachsen.

Beim vierten unter diesen Thieren, welche doppelschwänzig geworden sind (Fig. 10), war der Schnitt so auf die rechte Schwanzseite geführt worden, daß die Wirbelsäule dabei gerade noch mit durchschnitten wurde, der Hautschnitt aber nicht bis zur Rückenlinie des Thieres hinaufreichte, worauf die Schwanzspitze (*s*) um die Durchschnittebene nach links rotierte und sich so umlegte, daß ihre rechte Seite etwas nach oben sah. Es wuchs dann aus der vorhandenen

Wundseite eine Stiefschwanzspitze (s') als unmittelbare Fortsetzung des Schwanzstumpfes heraus; sie steht also genau an Stelle und in der Stellung, welche der verschobenen Stammschwanzspitze des Thieres eigenthümlich war. Beide Schwanzspitzen stehen also im Wesentlichen senkrecht neben einander, bilden ferner einen spitzen Winkel mit einander und sind außerdem unten durch eine horizontal liegende Hautfalte (b) schwimnhautartig verbunden. Die Hautfalte entstand dadurch, daß die angeschnittene Stammschwanzspitze durch ihre Wunde mit der neu entstehenden Ersatzschwanzspitze verwuchs, worauf sich diese Verbindung beim Weiterwachsen der beiden Schwanzspitzen zuletzt zu einer horizontal liegenden Hautbrücke zwischen ihnen ausbildet.

Außerdem weist diese Stiefschwanzspitze (s') oben an ihrer Ursprungsstelle eine Art Einschnitt auf, wodurch sie, von der Seite gesehen, tiefer zu liegen scheint als die Stammschwanzspitze. Dieser scheinbare Einschnitt in den oberen Saum der Stiefschwanzspitze ist eine Folge davon, daß der Schnitt, welcher sie hervorgerufen hat, die rechtsseitige Schwanzhaut nicht ganz bis oben durchtrennte, sondern bereits kurz über der Chorda Halt machte, es konnte sich deshalb der obere Hautsaum der Neubildung nicht von vorn herein zu voller Ausbildung entfalten.

Beim fünften dieser doppelschwänzig gewordenen Thiere war — ähnlich wie beim vorigen — die rechte Schwanzseite so angeschnitten worden, daß die Wirbelsäule dabei gerade noch mit durchschnitten wurde. Es entstand deshalb auch aus dieser Wunde ein Doppelschwanz, der dem vorher beschriebenen im Wesentlichen gleich gebildet war, d. h. zwei senkrecht neben einander stehende Schwanzspitzen hatte, die einen spitzen Winkel mit einander bildeten. Ja dieser Gabelschwanz übertraf den vorigen noch an Größe, da der Schnitt, der ihn erzeugte, sehr nahe der Schwanzbasis des Thieres angelegt worden war. Für die Aufzucht des Thieres aber ward gerade diese Größe seines Gabelschwanzes verhängnisvoll, denn derselbe erwies sich alsbald als so schwer, und zur Ausführung von Schwimmbewegungen so ungeeignet, daß sich das Thier mit ihm nicht vom Boden erheben konnte, und da jetzt im Winter kein richtiges Bodenfutter für die operierten Thiere zu beschaffen war, so blieb dieser *Axolotl* wegen Mangel an Nahrung im Wachsen mehr und mehr zurück und starb etwa einen Monat, nachdem er operiert worden war. Sein Schwanz war aber während jener Zeit bereits so weit fortgewachsen, daß er ohne wesentliche Schwierigkeit untersucht werden konnte und daß er auch den Character seiner Verbildung bereits klar erkennen ließ.

Es ist übrigens sehr bemerkenswerth, daß diese Doppelschwänze

von großer Vollkommenheit als Folgen eines einfachen Schnittes in den Schwanz der Thiere entstanden sind, während bei Eidechsen — allerdings sind bisher nur ältere darauf hin experimentell behandelt worden — Gabelschwänze von ähnlicher Größe nur dann zu Stande kommen, wenn neben dem Schnitt, welcher die Wunde für die Stiefschwanzspitze erzeugte, ein anderer die eigentliche Schwanzspitze abtrennte, denn nur so erhielt jene Neubildung das Nährmaterial, welches für ihr starkes Wachsen nothwendig ist. Während bei den vorliegenden Individuen die noch im Organismus steckende große Wachstumsintensität der überzähligen Schwanzspitze zu Gute kommt.

Es wären nun noch jene 4 Thiere zu besprechen, von denen oben erwähnt wurde, daß bei ihnen die experimentell nicht groß genug angelegte Schwanzwunde verheilte, ohne eine überzählige Schwanzspitze zu erzeugen. Bei drei von diesen Thieren war dabei diese Wundheilung eine so vollständige, daß nach ihrem Abschluß, von der ursprünglichen Schwanzverletzung gar nichts mehr zu bemerken war; anders bei dem vierten unter diesen Thieren (Fig. 11). Hier war der Schnitt,



Fig. 11.

welcher von oben in den Schwanz hineingeführt wurde, doch so groß geworden, daß durch ihn wahrscheinlich auch die Schwanzwirbelsäule ein ganz klein wenig angeschnitten war, und daß deshalb die Schwanzspitze um die Schnittebene ein wenig nach unten rotierte, d. h. sich senkte. So nahm der Schwanz — kann man sagen — die Form eines derart nach unten verbogenen Schwanzes an, daß in seinem Verbiegungsscheitel die Wunde lag. In dieser Schwanzstellung heilte dann auch die Wunde zu und es ward dadurch der obere Schwanzhautsaum länger, als er bei normaler Entwicklung geworden wäre, und der untere dagegen etwas zu kurz, oder blieb in normaler Länge, indem er im Druckscheitel etwas einknickte. Aus Ursachen, welche später besprochen werden sollen, richtete sich die nach dieser Heilung ein wenig herabhängende Schwanzspitze später wieder so weit auf, daß sie Normalstellung erlangte, und die Folge davon war: der für diese normal werdende Schwanzspitzenstellung zu lang angelegte obere Schwanzhautsaum buchtete sich an der Stelle, wo früher die Wunde gelegen hatte, zu einer Hautfalte ein, welche bisher, obgleich das Thier inzwischen stark gewachsen ist, unverändert stehen geblieben ist.

Die in diesem Capitel besprochenen Thiere haben somit — wie man sieht — eine Reihe von Schwanzformen, die beweisen, wie sehr die Wundgröße Einfluß auf die Regenerativprocesse hat. Kleine Wunden heilen einfach zu, etwas größere, von derselben Art, führen zur Superregeneration der Schwanzweichtheile an der Wundstelle, noch größere Wunden derselben Art führen zur Entstehung von überzähligen Schwanzspitzen, die um so größer angelegt werden, je größer die Wunde ist, bis bei Maximalgröße der Wunde die überzählige Schwanzspitze zu derselben Größe auswächst, wie die durch Abschneiden aus ihrer Stellung verdrängte Normalspitze des zugehörigen Schwanzes, ja sie kann sie später sogar im Wachsen überflügeln.

Abschnitt: Bemerkungen über Barfurth's gabelschwänzige Froschlarven.

Fragen wir nun, wie ist es gekommen, daß die von D. Barfurth experimentell erzeugten Amphibiengabelschwänze eine so geringe Ausbildung ihrer Stiefzinke zeigen, daß dieselbe den ursprünglichen Hautsaum des Schwanzes entweder gar nicht beeinflußt hat, oder nur ganz wenig ausbuchtete, also demnach entweder gar keine, oder nur eine ganz geringe Neigung zum Selbständigwerden verrieth? Die Antwort lautet: Durch das Anbrennen der Schwanzchorda am oberen Rand, mag dabei auch das Schwanzmark mit verletzt werden und ein Stück des Schwanzmittelstücks verloren gehen, wurde eine Wunde erzeugt, welche für ausgiebige Superregeneration zu klein war. Eine dafür genügende Wunde wäre — wie die neu beschriebenen Amphibiendoppelschwänze ergeben — nur dann entstanden, wenn nicht nur die Schwanzchorda an der betreffenden Stelle völlig durchbrannt worden wäre, sondern dazu auch noch ein größerer Weichtheilbezirk des Schwanzes; denn all die vielen von mir bisher untersuchten Superregenerationen zeigen: die Ergiebigkeit der Superregeneration ist proportional der Größe und freien Lage der Wunde, durch welche ihr Eintreten veranlaßt wird.

Dann wäre noch Folgendes zu bemerken: Die Wunde, welche bei jenen Froschlarven den Doppelschwanz erzeugte, wurde dem Schwanz von der Seite beigebracht, hatte also ihre Hauptrichtung, wenn die Mitverwundung der Schwanzweichtheile gegen den oberen Schwanzsaum hin nicht gar zu groß war, nach der betreffenden Schwanzseite hin, und die Folge davon mußte sein, wenn das Entstehen der von mir experimentell erzeugten *Axolotl*-Schwänze als Maßstab genommen wird, daß bei all jenen Froschlarven, deren Wundhauptachse nach der Schwanzseite gerichtet war, die Stiefschwanzspitze wenigstens die Neigung haben mußte, nach jener Schwanzseite hin auszuwachsen

und in der That ist das der Fall gewesen, denn Herr Barfurth schreibt p. 19 seiner Abhandlung: »Zuweilen kommt es vor, daß der dorsale Ast der Schwanzgabel nicht in der Medianebene bleibt, sondern etwas seitlich herauswächst. Das war bei den in Figur 7a, 8 und 12 photographierten Larven der Fall.« Und er fügt dann sehr mit Recht, doch ohne nähere Begründung hinzu: »Daß auch diese Erscheinung von der Art der Verletzung abhängig ist, kann keinem Zweifel unterliegen.«

Ferner möchte ich noch folgende Bemerkungen der citierten Arbeit besprechen: Ist der Schwanz zur Erzeugung der Stiefzinke verwundet worden, so verhält sich nun der peripher von der Verletzung gelegene Theil der Chorda dorsalis, und mit ihr das ganze Schwanzende, verschieden, je nach der Größe des Defects und nach seiner eigenen Größe. (Im ersten Fall und) in der Regel, d. h. bei einem erheblichen Defect und kurzen Schwanzende, krümmt sich das persistierende Chorda-Ende mit der Schwanzspitze dorsalwärts, veranlaßt durch die Lücke, welche die Operation erzeugte, und wohl auch durch die Schwimmbewegungen des Schwanzes. Denn der »Wegfall des Seitendruckes« wird in unserem Object als Vorbedingung sowohl das Hineinwuchern der Zellen in die Lücke, als auch die grobmechanische Dorsalkrümmung des Schwanzendes begünstigen. Die centrifugal wirkenden Schwanzschläge aber werden in diesem Falle stärker wirken als die Schwerkraft, und die Dorsalkrümmung des Schwanzendes activ herbeiführen. Thatsächlich beobachtet man die Krümmung schon 1—2 Tage nach der Operation, wenn die eigentlichen Regenerationsvorgänge kaum begonnen haben. Fig. 1 zeigt dann sehr überzeugend, daß die Krümmung noch bestehen bleibt, wenn der Defect längst durch Wucherung des Integuments geschlossen ist. Es sei aber hinzugefügt, daß späterhin wieder eine langsame Streckung des ganzen Schwanzendes erfolgt, eine »functionelle Orthopädie«, wie Roux sagt, die ich früher ausführlich beschrieben habe (Versuche zur functionellen Anpassung. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 37). Ist dagegen (zweitens) der Defect klein und das erhalten gebliebene Schwanzende groß bezw. ganz intact, so ist die dorsale Wucherung der Chorda dorsalis entsprechend unansehnlich und die Schwanzspitze kann, wie in diesem Falle, ganz abwärts (ventral) gekrümmt werden. Eine dritte Möglichkeit entsteht bei mittelgroßem Defect und mittlerer Länge des erhalten bleibenden Schwanzendes. Beide Gabeläste der Chorda entwickeln sich fast gleich stark und die Verlängerung der Schwanzachse würde fast gleich weit von beiden Ästen entfernt bleiben, also den Winkel der Schwanzgabel nahezu halbieren« p. 18/19.

An einer anderen Stelle (Archiv für mikroskop. Anatomie Bd. 37 p. 405) führt Herr Barfurth über ähnliche Vorgänge Folgendes aus:

»Die abgeschnittene Schwanzspitze unserer einheimischen Amphibien und ihrer Larven wird vollständig regeneriert.

Die Regeneration geschieht mechanisch in der Weise, daß sich die Achse des Regenerationsstückes senkrecht auf die Schnittebene stellt.

4) Die schief regenerierte Schwanzspitze wird im Verlauf des Wachstums gestreckt.

5) Streckend wirkt zunächst die Schwimmfunktion des Schwanzes; sie erzielt durch functionelle Anpassung eine bedeutend stärkere und schnellere Streckung.

6) Streckend wirkt ferner die Schwerkraft.

7) Außer den mechanischen Kräften der Function und Gravitation muß eine ordnende Einwirkung des Organismus angenommen werden.«

»Der Organismus als solcher vertritt hierbei die Oberleitung, indem er die Gewebsteile allmählich in diejenige Lage bringt, die der Function des Organs und damit der Wohlfahrt des ganzen Individuums am förderlichsten ist.«

Auf welche Weise diese selbstregulierende Thätigkeit des Organismus zu Stande kommt, ist nicht bekannt.

Da ich an anderer Stelle noch sehr eingehend auf diese letzten Angaben zurückkomme, will ich hier nur zu dem oben Citirten Folgendes bemerken:

Es ist kein Zweifel, daß bei der als Fall Eins bezeichneten Froschschwanzverbildung weder die Schwerkraft, noch die Schwanzschläge noch irgend eine Art »Selbstregulierung des Organismus« die Dorsalkrümmung der Schwanzspitze herbeigeführt hat. Die Schwerkraft konnte es nicht, denn die Schwanzspitze ist nach oben gewachsen, also unter Überwindung der Schwerkraft. Die Schwanzschläge konnten es nicht, der Schwanz schlägt zwar beim Schwimmen im Bogen nach hinten gegen das Wasser, arbeitet dabei aber mit seinen Seitenflächen gegen das Wasser und hält deshalb den Rückstoß durch das Wasser ebenfalls als Seitendruck. Die Schwanzspitze könnte aber nur dann durch den Wasserdruck nach oben gekrümmt werden, wenn der Schwanz beim Schwimmen in senkrechter Richtung nach unten schlüge, so arbeitet er aber beim Schwimmen nie, sondern ohne jede Kraftanwendung nur dann, wenn das Thier, im Wasser schwebend, sich nach unten begeben will; da diese sehr seltene Schwanzbewegung alsdann noch stets ohne jede Kraftanwendung geschieht, so kann auch sie nicht die Schwanzspitze nach oben gekrümmt haben.

Ebenso wenig sind »selbstregulierende Vorgänge im Organismus für ihre Aufwärtskrümmung verantwortlich zu machen, sondern sie ist ganz allein eine Folge der durch den Schnitt veränderten Wachstumsvorgänge im verwundeten Schwanz, und zwar findet sie nach dem Gesetz statt, daß jedes Organ, welches auf der einen Seite stärker wächst als auf der gegenüberliegenden, in einem Bogen wächst, dessen Centrum auf jener Organseite liegt, die das geringere Wachstum hat. Folgen dieses Gesetzes sind längst bekannt, denn jeder mit der Pflanzenphysiologie nur wenig Vertraute weiß, daß das spirale Wachsen der Kletterpflanzen dadurch zu Stande kommt, daß die Stengelseite, die der Kletterstange zugewendet ist, weniger wächst als die, welche mit der Stange nicht in Berührung ist, und er weiß ferner, daß die Blüthe der Sonnenblume sich stets deshalb dem Sonnenlichte zukehrt, weil die vom Sonnenlicht getroffene Stengelseite weniger wächst als die gegenüber im Schatten liegende.

Es sind also, wie gesagt, veränderte Wachstumsvorgänge in den nach der Methode Barfurth verwundeten Schwänzen, welche die Aufwärtskrümmung ihrer Spitze erzeugt haben, und zwar wird das Wachsen des verwundeten Schwanzes durch die Verwundung auf der Wundseite unterbrochen, während die unbeschädigte Schwanzseite ruhig weiterwächst, woraus dann folgt, daß der Schwanz nach jener Verwundung in einem Bogen wächst, der sein Centrum auf der Wundseite hat, d. h. die Schwanzspitze krümmt sich dabei aufwärts. Das ändert sich dann aber, wenn später die Wunde durch Ersatzgewebe geschlossen ist und dieses zu wachsen beginnt, denn dann drückt es die aufwärts gewachsene Schwanzspitze wieder zurück, d. h. die Schwanzspitze zeigt dann das Bestreben wieder Normalstellung anzunehmen.

Natürlich geschieht das nur dann, wenn das in der Wunde neu entstandene Gewebe so umfangreich ist, daß es die nothwendige Druckenergie entwickeln kann und zweitens nur dann, wenn deren Eingreifen so schnell erfolgt, daß die aufwärts gewachsene Schwanzspitze noch nicht durch Substanzeinlagerung in der pathologischen Stellung zu stark fixiert worden ist. Ist dagegen die gekrümmte Schwanzspitze bereits zu sehr fixiert, so kann sie nicht mehr durch das Ersatzgewebe zurückgedrängt werden und bleibt dann dauernd gekrümmt und hemmt ihrerseits das Ersatzgewebe im Wachsen.

Da im verwundeten Schwanz das veränderte Wachsen sofort mit der Verwundung eintritt, so ist es auch kein Wunder, daß die nachfolgende Aufwärtskrümmung der Schwanzspitze bereits 1—2 Tage nach der betreffenden Operation beobachtet wird, wenn die eigentliche Wundregeneration noch kaum begonnen hat.

Je erheblicher hierbei übrigens der »Weichtheildefect« ist, desto größer wird dabei die Aufwärtskrümmung der Schwanzspitze sein, denn desto größer wird die Unterbrechung des Wachsens der verwundeten Schwanzseite sein, während eine erhebliche Verwundung der Chorda, wie noch gezeigt werden wird, ein neues Moment in die Schwanzverbildung hineinträgt.

Endlich hat sicher auch die Lage der Schwanzwunde selbst Einfluß auf die Schwanzspitzenverkrümmung, denn der Amphibienschwanz vergrößert sich wahrscheinlich ontogenetisch und regenerativ gleich, d. h. vorwiegend durch Spitzenwachstum seiner Hautpartie und wenn dieses der Fall ist, dann muß eine Wunde, welche nahe der Schwanzspitze nach der Methode Barfurth erzeugt wird, eine schnellere und intensivere Aufwärtskrümmung des Schwanzendes erzeugen, als eine Schwanzwunde, die näher der Schwanzwurzel liegt, weil die Wunde in der Nähe der Schwanzspitze in einem stärker wachsenden und daher stärker krümmbareren Bezirk angelegt wird als die näher dem Schwanzgrund liegende.

»Die Function« ruft also dieses Auf- und Abwärtsachsen der Schwanzspitze nicht activ hervor, daher sind diese Vorgänge auch nicht Folgen einer functionellen Orthopädie; die Function begünstigt aber als Reizmittel, d. h. indem sie als »Arbeitgeberin« eine gesteigerte Blutzufuhr zu dem arbeitenden Schwanz veranlaßt, ein beschleunigteres Wachsen desselben, also auch schnelleren Verlauf seiner Spitzenverbildung.

Es wurde bereits darauf hingedeutet, daß eine nach der Methode Barfurth vorgenommene größere Verwundung der Chorda dorsalis die Schwanzverbildung anders gestaltet als eine geringe Chordaverwundung, und zwar ist der Unterschied folgender: Wird die Chorda nur wenig verwundet, dann behält sie, wie vorher, ihre Stellung als geradachsiger Stab auch nach der Verwundung bei, wird sie dagegen stärker angebrannt, so ist das unverletzte Chordagewebe der Wundstelle nicht mehr im Stande, die Schwanzspitze in normaler Stellung zu tragen. In Folge dessen senkt sich diese Spitze nunmehr, dem Gesetz der Schwere folgend, nach unten und dadurch drückt der obere Schwanzsaum, der nunmehr stark auf Zug beansprucht wird, von oben auf die im Schwanz erzeugte Wunde, verschließt sie, besonders bei geringem Umfang, zum Theil, und verhindert dadurch entsprechend das Wachsen der Stiefschwanzspitze, da jedes Gewebe — vor Allem aber neugebildetes — durch Druck von selbst mäßiger Stärke am Wachsen gehindert wird. In solchen Fällen wird also »die dorsale Wucherung der Chorda dorsalis entsprechend unansehnlich und die

Schwanzspitze kann in diesem Falle ganz abwärts (ventral) gekrümmt werden.

Die dritte Möglichkeit Barfurth's entsteht dann, wenn die Schwanzspitze sich in Folge starker Verwundung der Chorda senkt, während über ihrer Wunde ein relativ großer Weichtheilbezirk mitverletzt wurde, dann hat die überzählige Schwanzspitze trotz des Herunterdrückens des oberen Schwanzhautsaumes auf diesen Wundbezirk noch Raum genug, sich leidlich auszubilden.

Daß auch bei einfacher Schwanzspitzenregeneration in gewissen Fällen die Schwanzersatzspitze ausschließlich durch verändertes Wachsen aufwärts und nachher wieder abwärts gekrümmt werden kann, lehrt folgendes Beispiel (Fig. 12):

Bei einem größeren *Axolotl* schnitt ich die Schwanzspitze so ab, daß die Wunde ein in den Schwanz hineinragender Winkel war, dessen Spitze genau in der Wirbelsäule (*w*) des Thieres lag. Der Schwanzstumpf endete deshalb mit zwei über einander liegenden

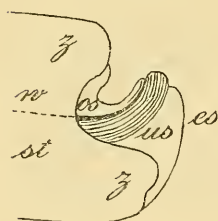


Fig. 12.

Weichtheilzipfeln (*z* und *z*). Von diesen begann nun der obere (*z*) stark nekrotisch zu werden und von der Spitze an abzufallen, während der untere (*z*) nur sein äußerstes Spitzchen verlor, sonst aber voll erhalten blieb und alsbald seinen Antheil der verlorenen Schwanzspitze zu regenerieren begann. Das geschah in der Weise, daß er die Weichtheile (*us*) seiner Schwanzseite erzeugte, während gleichzeitig mit ihm auch die Wirbelsäule eine Neubildung vorschickte (die schwarze Linie

über *us*). Die so entstehende Schwanzersatzspitze wuchs nun fast senkrecht nach oben und krümmte sich außerdem in einem schwachen Bogen gegen den nekrotisch gewordenen oberen Weichtheilzipfel des Stumpfes. Als dann aber an diesem Zipfel das Nekrotisieren zum Stehen gekommen war und der Zipfel ebenfalls den ihm zukommenden Theil der Schwanzersatzspitze auszubilden begann (Fig. 12 zeigt dieses Stadium), da schob die aus ihm hervorgehende Weichtheilneubildung (*os*) den früher angelegten und dabei im Bogen zu ihm hingewachsenen Ersatzspitzenabschnitt (*us*) so weit zurück, daß zum Schluß das nunmehr vollständig gewordene Schwanzersatzstück genau die Stelle des abgeschnittenen Schwanzendes erhielt. Die Auf- und Abkrümmung des neu entstehenden Schwanzendes ist hier also ausschließlich durch sein anormales Wachsen zu Stande gekommen. Dies wird indirect auch dadurch bewiesen, daß andere *Axolotl*, die zugleich und ebenso operiert wurden, bei welchen dann aber die beiden Schwanzstumpfzipfel gleichzeitig ihre Regeneration begannen, von

vorn herein ein genaues Wachsen der Schwanzersatzspitze in der Richtung des abgeschnittenen Schwanzendes zeigten.

In ganz ähnlicher Weise kam dann auch in dem früher beschriebenen *Axolotl*-Schwanz (Fig. 11), welcher in seinem oberen Saum mit einer Hautfalte versehen ist, diese Hautfaltenausbildung zu Stande: Der in diesem Schwanz durch den Schnitt durchtrennte obere Theil hörte vorübergehend zu wachsen auf, während der untere Schwanztheil dagegen ruhig weiter wuchs. In Folge dessen krümmte er die Schwanzspitze, die sich bei der Schwanzverwundung nach unten gesenkt hatte, wieder nach oben in Normalstellung und erzeugte dadurch gleichzeitig durch Druck auf den oberen Schwanzsaum, der mittlerweile in seiner Wundstellung, d. h. zu lang verheilt war, die erwähnte Hautfalte als Ausbuchtung des Wundfüllgewebes, da dieses als Neubildung viel weniger druckfest war als die anderen Partien des oberen Schwanzsaumes.

Abschnitt: Hauptergebnisse dieser Arbeit.

1) Die Ergiebigkeit der Superregeneration in einem bestimmten Körperbezirk hängt von der Größe der daselbst erzeugten Wunde ab. (In Amphibienschwänzen für Superregeneration angelegte, aber zu klein gerathene Wunden heilen einfach zu; etwas größere Wunden ergeben nur Superregeneration der Weichtheile; noch etwas größere Wunden ergeben ganz kleine überzählige Schwanzspitzen, analog der Barfurth'schen oder ähnlichen Operationsmethoden; wirklich große Wunden dieser Art, d. h. solche, welche an einer Schwanzseite die Weichtheile und die darunter liegende Wirbelpartie durchschneiden, ergeben überzählige Schwanzspitzen von der Größe der zugehörigen normalen oder solche, die sogar größer sind.)

2) Die untersuchten, in freier Natur entstandenen Amphibien-gabelschwänze sind aus Schwanzwunden entstanden. Diese Wunden waren analog den von mir experimentell erzeugten.

3) Beim Eintreten von Regenerationsprocessen jeder Art werden von den zu bildenden Hautgebilden zuerst die Basalpartien, dann nach einander die weiter spitzenwärts stehenden und zuletzt erst die Spitzenbezirke angelegt; dagegen werden von den zugehörigen Knochengebilden zuerst die Spitzenpartien angelegt, und dann erst entwickeln sich nach einander die übrigen Partien, von den Spitzen- zu den Basalpartien rückschreitend, zwischen dem bereits Erzeugten und der Knochenwundstelle, aus welcher die ganze Neubildung entsteht.

Auf Grund dieses Gesetzes entstehen zweispitzige Eidechsen-schwänze, in deren eine Spitze die zugehörige Chorda scheinbar rücklaufend eintritt.

4) Die Thatsache, daß ein zuerst anormales Wachsen mancher Schwanzspitzenneubildungen und verwundeter Schwanzspitzen später so corrigiert wird, daß die Folge ihres früheren anormalen Wachsens aufgehoben und zuletzt also noch ein normal stehender Schwanz oder Schwanzersatz erzeugt werden, beruht nicht auf »Selbstregulierung des Organismus«, sondern auf ungleichartigem Wachsen der Einzelpartien in diesen Objecten.

5) Es giebt Verlagerungen von Körpertheilen durch Störung der Ontogenese des Trägers in Folge pathologischen Eingriffs in den jugendlichen Organismus. Diese Verlagerungen können »active« oder »directe« und »passive« oder »indirecte« sein. Im ersten Fall werden die betreffenden Körpertheile schon durch den pathologischen Eingriff an die Versprengstelle befördert, im anderen Fall — bei passiver Verlagerung — verlieren sie beim pathologischen Angriff nur den unmittelbaren Zusammenhang mit ihrer normalen Umgebung und rücken erst beim Weiterwachsen des Organismus weiter von ihr ab.

2. Mittheilungen über Turbellarienstudien. II. Zur Kenntnis des Körperbaues von *Enterostoma mytili* v. Graff.

Von Hyppolyt Sabussow, Privatdocent an der Universität zu Kasan.

eingeg. 29. März 1900.

Die Objecte der vorliegenden Untersuchung sind auf den Kiemen von *Mytilus edulis* während meines Aufenthaltes an der biologischen Station von Solowetzki, im Weißen Meere gesammelt.

Die Thiere im conservierten Zustand sind 0,47—0,77 mm lang. Der Körper ist cylindrisch; die beiden Enden sind abgerundet, wobei das Vorderende etwas spitzer als das Hinterende ist. Die Farbe des Körpers ist bei auffallendem Licht rosa-gelblich, bei durchgehendem Licht gräulich. Der Körper ist von braunen und gelben Flecken marmorirt. Die gelben Flecke sind zahlreiche, einzellige Drüsen mit körnigem Inhalt. Der Pharynx plicatus liegt am Hinterende und steht im Zusammenhang mit der Geschlechtsöffnung. Der Darm ist sehr mächtig entwickelt und liegt dem Hautmuskelschlauch direct an. Die Thiere kriechen in verschiedener Zahl (zuweilen 12—15) auf den Kiemen von *Mytilus edulis*.

Das Epithel von *Enterostoma mytili* besteht aus polygonalen oder unregelmäßigen Zellen mit sehr undeutlichen Grenzen. Die Höhe der Zellen ist im Allgemeinen ziemlich unbedeutend; man kann sie als platte Zellen bezeichnen. Die Höhe der Zellen ist an verschiedenen Körperstellen nicht gleich: sie ist am Vorderende am größten (0,006 mm) und wird noch bedeutender (0,008 mm) dort, wo sich der

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: [23](#)

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

Artikel/Article: [Über Amphibiengabelschwänze und einige Grundgesetze der Regeneration. 233-256](#)