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


## 2. Ergebnisse experimenteller Studien über die Regenerationsvorgänge am Gliedmaßenskelet der Amphibien.

Von C. Fritsch.

Aus dem zoologischen Institut zu Marburg.)

eingeg. 25. Januar 1911.

In kurzem seien hier die während der letzten 4 Jahre auf Anregung des Herrn Prof. Korschelt angestellten Untersuchungen über die Regeneration von Amphibienextremitäten in ihren hauptsächlichen Ergebnissen mitgeteilt. Die ausführliche Publikation wird an andrer Stelle erfolgen.

Die Versuche wurden nach drei verschiedenen Gesichtspunkten hin ausgeführt.

Zunächst wurde Larven (*Salamandra maculosa*) sowohl, als ausgewachsenen Tieren (Tritonen) eine vordere oder hintere Extremität im Humerus bzw. Femur amputiert und die darauf einsetzende Regeneration makroskopisch wie mikroskopisch verfolgt.

Ferner wurde dieser selbe Prozeß an der vorderen Extremität nochmals bei Larven (*Salamandra maculosa*) studiert, die bei der Operation ihrer gesamten vorderen Extremität mit Schultergürtel (Suprascapulare, Coracoid und Procoracoid) beraubt wurden und es konnten so, wie noch im einzelnen gezeigt werden wird, die Resultate der ersten Untersuchungen wesentlich unterstützt werden.

Drittens wurden die von Tornier und Barfurth angegebenen Operationsmethoden zur Erzeugung von Hyperdactylie mit gewissen Modifikationen ausgeführt, und zwar bei erwachsenen Tritonen. Die erhaltenen Regenerate wurden dann makroskopisch, wie vor allem auch mikroskopisch untersucht, um über die verschiedenen aufgestellten Hypothesen betreffs der Bildung dieser Superregenerate bestimmteres aussagen zu können.

---

Was nun die Befunde nach einfachen Amputationen betrifft, so sei vorweg bemerkt, daß dieselben bei Larven, gegenüber denen bei erwachsenen Tieren, keine prinzipiellen Unterschiede zeigten, sondern nur bedeutende zeitliche Verschiebungen. Dennoch erscheint es ratsamer, die beiden Prozesse hier nacheinander zu behandeln, da Wendelstadt, wohl neben Colucci der einzige Autor, der histologisch über derartige Regenerationen gearbeitet hat, die beiden Prozesse scharf voneinander schied. Die übrigen Autoren, von den ältesten bis zu den modernen (Spallanzani, Bonnet, Philippeaux, Goette und Fraiße) hatten mehr das makroskopische Verhalten, die beiden letztgenannten die Art und Reihenfolge der Entstehung der einzelnen

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


Skeletteile beobachtet und konnten dabei konstatieren, daß der Verlauf der Regeneration nur eine Wiederholung der ontogenetischen Entwicklung darstelle. Colucci war nun der erste, der eigentlich näher histologisch diese Regenerationsprozesse untersuchte, und seiner Meinung nach bildete sich nach den ersten Wundheilungsprozessen, die ja von Barfurth sehr genau studiert wurden, ein vascularisiertes embryonales Gewebe aus, für dessen Bildung er Leucocyten verantwortlich machte, die aus den Blutgefäßen und aus dem Knochenmark ausgewandert seien. Nur bei ganz jungen Tieren glaubt er, daß auch Knorpelzellen an der Bildung dieses embryonalen Gewebes teilnehmen. Aus diesem embryonalen Gewebe, das Blastem der früheren Autoren, differenzieren sich dann die neuen Knorpelstücke, die später verknöchern.

Wendelstadt beschreibt nun auch dieses Blastem, kann jedoch über die Herkunft desselben keine näheren Angaben machen, und vor allem schreibt er ihm nun eine ganz andre Aufgabe zu, nämlich die der Resorption eines großen Stück Knorpels bzw. Knochens, das durch den Schnitt anscheinend zu sehr in Mitleidenschaft gezogen wurde. Die Neubildung des Knorpels erfolge dann von den alten Knorpelzellen her durch lebhafte Teilung derselben, während der Knochen von den Zellen des Periost, sowie denen der inneren Auskleidung der Markhöhlen aus neu gebildet werde.

Im folgenden sei nun der Verlauf der Regeneration bei den Larven, der aus einzelnen aufeinander folgenden Stadien, die ein sehr zahlreiches Material erforderten, ersehen wurde, kurz charakterisiert.

Nach erfolgter Amputation zeigt die Wunde das Bestreben, sich zu schließen. Dies geschieht einmal dadurch, daß die Epidermisränder sich durch Kontraktion der Weichteile einander nähern, danach die einzelnen Epidermiszellen sich verschieben, und zwar dadurch, daß sich die untere Schicht mehr cylindrischer Epithelzellen in die Breite streckt. So wird meist nach wenigen Stunden bereits ein vollständiger Epithelverschluß der Wunde hergestellt. An den übrigen Geweben treten zunächst keine Veränderungen auf. Im weiteren Verlauf, also am 2.—3. Tage, sieht man dann eine Infiltration von Blutkörperchen am amputierten Stumpf eintreten, und es beginnt nun ein Einschmelzungsprozeß des wahrscheinlich durch den Schnitt geschädigten Knorpels. Die einzelnen Leucocyten dringen in die zum Teil eröffneten Knorpelkapseln ein, lösen die Knorpelgrundsubstanz auf. Es kommt oft zur Bildung von Riesenzellen durch Verschmelzung mehrerer Leucocyten, die dann im vermehrten Maße den Knorpel angreifen. Nur die oft schon etwas verknöcherte Rinde leistet etwas größeren Widerstand, so daß man Bilder findet, die noch festzustellen gestatten, wieviel vom Knorpel bereits eingeschmolzen worden ist.

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


Während dieses Einschmelzungsprozesses treten nun am peripheren Ende des Stumpfes Zellen auf, die sich alsbald sehr stark vermehren, wofür die zahlreichen Kernteilungsfiguren sprechen. Diese Zellen, die die Blastemzellen der früheren Autoren darstellen, haben ein ganz ähnliches Aussehen, wie manche Leucocyten. Leider konnte aber über ihre Herkunft nichts Näheres festgestellt werden, denn auch normalerweise finden sich in dem Mesenchym dieser Larven ganz ähnliche Zellen. Jedenfalls bilden sie durch sehr starke Vermehrung ein Blastem, aus dem sich später die neuen Skeletteile differenzieren.

Durch dieses Auftreten des Blastems kommt es zur Bildung einer sehr bald makroskopisch wahrnehmbaren Knospe. Das Epithel über der Knospe vermehrt sich nunmehr durch Zellteilungen. Während also so die Knospe zu einer ganz respektablen Größe heranwächst, sehen wir dann den früher beschriebenen Einschmelzungsprozeß sistieren und die nun dem proximalen Humerusstumpf am nächst gelegensten Blastemzellen, die sich bereits in einzelne Reihen geordnet haben, eine Knorpelgrundsubstanz um sich ausscheiden.

Im weiteren Verlauf treten die einzelnen Differenzierungen der Knorpelstücke durch konzentrisches Anordnen der Blastemzellen, die dann Knorpelgrundsubstanz um sich ausscheiden, ein und es kommt so in der Zeit von etwa 2 Monaten zur Bildung der neuen Extremität unter den ja schon von Goette und Fraiße sehr genau beschriebenen äußeren Phasen.

---

Was nun den Verlauf der Regeneration bei erwachsenen Tieren anbetrifft, so besteht, wie bereits erwähnt, mehr eine zeitliche Verschiebung, als sonst ein prinzipieller Unterschied. So erfolgt einmal schon der Epithelverschluß nicht so schnell, sondern meist erst nach 1—3 Tagen. Sehr häufig beobachtet man ein freies Hervorragen des Humerusstumpfes aus der im übrigen schon geschlossenen Wunde. Das Epithel wirft sich dann an den Rändern wallartig auf.

Der Einschmelzungsprozeß findet in derselben Weise statt, wie bei den Larven; nur leistet hier naturgemäß der Knochen viel größeren Widerstand, und es kommt infolgedessen oft zur Absprengung größerer Stücke, da ja die Leucocyten vereint mit den Riesenzellen auf einer größeren Strecke den Knochen angreifen.

Auch das Blastem tritt in gleicher Weise auf, und hier ist es noch viel schwieriger über die Herkunft dieser embryonalen Zellen etwas auszusagen. Naturgemäß wird dieses Blastem auch zellreicher als bei den Larven. Es bildet aber dann in genau derselben Weise die verloren gegangenen Teile wieder durch Differenzierung in die einzelnen Skeletstücke, die erst knorpelig werden und dann verknöchern.

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


Also, mit einem Worte gesagt, beide Regenerationsprozesse, der sowohl bei Larven, als auch der bei erwachsenen Tieren, stimmen im Prinzip überein und stellen nichts weiter als eine Wiederholung der ontogenetischen Entwicklung dar. Gerade die Übereinstimmung der beiden Prozesse ist sehr leicht zu verstehen gegenüber der Ansicht von Wendelstadt, denn es ist nicht gut einzusehen, warum zwei entwicklungsgeschichtlich so nahe verwandte Gewebe wie Knorpel und Knochen, sich bei ihrer Regeneration so verschieden verhalten sollen. Ferner ist es doch begreiflicher, daß Leucocyten und aus ihnen hervorgangene Riesenzellen es sind, die das alte nicht mehr brauchbare Gewebe einschmelzen, da doch dies ihre physiologische Aufgabe ist, als das dies embryonale Zellen übernehmen.

---

Der zweite Teil meiner Untersuchungen unterstützt nun das bisher Gesagte noch wesentlich, da hier für die Neubildung weder Knorpel- noch Periostzellen in Betracht kommen können, weil keine mehr vorhanden sind. Wie ja schon erwähnt, wurde den Tieren (Larven von *Salamandra maculosa*) auf der einen Seite der ganze Schultergürtel (Suprascapulare, Coracoid und Procoracoid) entfernt. Somit wurde der von Philippeaux aufgestellte und von vielen Autoren vertretene Satz: Ein Organ kann nur dann regeneriert werden, wenn es nicht vollständig entfernt worden ist, nochmals widerlegt, nachdem ja schon die Versuche über Linsenregenerationen bei Amphibien, wie sie Wolf, Emery, Colucci, Erich Müller und Koch ausgeführt haben, dies gezeigt haben.

Esther Byrnes hatte nun bereits an jungen Froschlarven ähnliche Versuche angestellt, indem sie den Tieren das gesamte Anlagematerial der hinteren Extremität entfernte und dennoch eine normale Entwicklung beobachtete. Das Bildungsmaterial der Gliedmaße mußte also von den benachbarten Partien der Bauchwand stammen, die in der typischen normalen Entwicklung mit der Bildung der Extremität nichts zu tun haben.

Fernerhin konnte Braus bei seinen Transplantationsversuchen konstatieren, daß, wenn er Froschlarven die vordere Extremität auf einem Stadium entfernte, wo sie als kugeliges Knöpfchen im äußeren Kiemensack lag, keine Regeneration derselben mehr eintrat, sondern nur noch bei jüngeren Stadien.

Die Resultate meiner Versuche zeigten nun, daß eine Regeneration selbst noch bei Stadien möglich ist, bei denen bereits der volle Schultergürtel ausgebildet war und vollständig entfernt wurde. Auch hier begann die Regeneration, nachdem die Wunde in derselben Weise wie früher geschlossen war, was der Größe

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


des Defektes wegen etwa 1—2 Tage dauerte, mit der Bildung eines Blastems, und zwar gegenüber der Endigung des Plexus brachialis. Dort wölbte sich dann eine kleine konische Knospe vor, die allmählich heranwuchs. Die erste Differenzierung, die dann eintrat, war die Anlage des proximalen Humerusabschnittes. Erst später wurde dann der Schultergürtel angelegt, wenn bereits weitere Differenzierungen im distalen Teile der Extremitäten stattgefunden hatten.

Jedenfalls spricht der Verlauf dieses Regenerationsprozesses, der mit den beiden erst geschilderten vollständig übereinstimmt, sehr für die Richtigkeit der ersten Auffassungen, denn hier ist es ja gar nicht anders denkbar, als daß das Blastem die neuen Teile bildet. Leider konnte aber auch hier die Frage nach der Herkunft dieses Blastemgewebes nicht befriedigend beantwortet werden, dies wäre wohl nur möglich, wenn es gelänge, diese Prozesse am lebenden Tiere zu verfolgen.

---

Der 3. Teil meiner Untersuchungen erstreckte sich auf die Regeneration abnormer Produkte. Zu diesem Zweck wurden, wie bereits erwähnt, die von Barfurth und Tornier angegebenen Methoden zur Erzeugung von Hyperdactylie, mit noch manchen Modifikationen ausgeführt. Es wurden also durch verschiedenartige Schnittführungen einzelne Finger oder Zehen mit ihren Carpalia bzw. Tarsalia so amputiert, daß eins oder mehrere ab- oder zugewandte Regenerationscentren entstanden, von denen aus dann die Regeneration erfolgte. Gerade dieses Schaffen von verschiedenen Regenerationscentren hat nun zu Hypothesen geführt, die diesen Regenerationsprozessen eine Gesetzmäßigkeit zuschreibt, von der ich mich nicht überzeugen konnte. Sicherlich begünstigt das Schaffen zweier voneinander abgewandter Regenerationscentren die Superregeneration gegenüber den Fällen, in denen diese beiden Centren einander zugewandt sind. Denn es ist anzunehmen, daß auch diese Regenerationsprozesse ebenso verlaufen, wie die seither beschriebenen, das heißt ein Teil der zurückgebliebenen Knochenstücke wird durch Leucocyten eingeschmolzen, worauf dann aus dem entstandenen Blastem die verloren gegangenen Teile wieder ersetzt werden. Wenn nun diese Blastembildungen gegenseitig sich stören, so ist es leicht zu verstehen, daß dann Reduktionen auftreten. In andern Fällen, d. h. wenn die Blasteme von Regenerationscentren aus entstehen, die voneinander abgekehrt sind, kommt es häufiger und leichter zu Superregenerationen, zumal diese zarten Blasteme durch den Gehakt immer gereizt und so zu vermehrter Produktivität angeregt werden. Letztere Tatsache zeigen sehr schön die Versuche von Giard, der Superregenerationen

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


nach einfachen Amputationen nur durch funktionelle Reize des Blastems hervorgerufen hat.

Was nun die Einteilung dieser Superregenerate betrifft, die Barfurth aufgestellt hat und der sich Tornier nicht bedingungslos anschließen konnte, so ist diese bei genauerer Untersuchung nicht haltbar, und damit komme ich zu dem Kernpunkt all dieser Fragen. Man darf nämlich keineswegs von äußeren morphologischen Bildungen aus irgendwelche Schlüsse auf die Entwicklung des Skelettes ziehen, da diese meist nicht Hand in Hand gehen, sondern große Abweichungen zeigen, wie ein großer Teil meiner späteren Figuren deutlich veranschaulichen wird.

Ganz ebenso verhält es sich auch mit der Frage des Atavismus. Drei meiner erhaltenen Regenerate hätte man, rein äußerlich morphologisch betrachtet, wohl als atavistische Bildungen deuten können, jedoch die Untersuchung des Skelettes zeigte, welchen Trugschluß man begangen hatte.

Es ist also für die Lösung all dieser Fragen unbedingt eine Untersuchung des Skelettes erforderlich, der sich leider aber recht große Schwierigkeiten in den Weg stellen. Ferner ist es nicht möglich, ein und dasselbe Regenerat bei der Ausbildung zu verfolgen, ein Umstand, der unbedingt erforderlich ist, um völlig klar zu sehen. Vielleicht gelingt dies vermittels der immer weiter vorschreitenden Röntgentechnik, jedoch muß man immer bedenken, daß gerade die ersten Differenzierungen von wesentlicher Bedeutung sind, und dieselben dürften wohl nur mikroskopisch festzustellen sein.

## Literatur.

D. Barfurth, Experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmaßen bei Amphibien. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. I. 1894. S. 91—116.

—— *Triton* mit überschüssiger fünfzehiger Vordergliedmaße. Verhandl. der Anat. Ges. 1899.

Bonnet, Sur la reproduction des Membres de la Salamandre aquatique. Observations sur la physique etc. par Rozier 1. Mém. T. X. Paris 1777. 2. Mém. T. XIII.

H. Braus, Vordere Extremität und Operculum bei *Bombinator*-Larven. Morphol. Jahrbücher. Bd. 35. S. 509—590. 1906.

E. F. Byrnes, On the regeneration of limbs in frogs after the extirpation of limb-rudiments. Anat. Anz. Bd. XV. 1899.

V. S. Colucci, Intorno alla rigenerazione, degli arti e della coda nei Tritoni. Studio sperimentale. Mem. Accad. Bologna T. VI. 1886.

P. Fraiße, Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren besonders Amphibien und Reptilien. Cassel und Berlin 1885.

M. A. Giard, Polydactylie provoquée chez Pleurodeles Waltii. Comptes rendus Soc. Biol. Paris 1895.

A. Goette, Über die Entwicklung und Regeneration des Gliedmaßenskelettes der Molche. Leipzig. 1879.

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


S. M. Philippeaux, Sur la régénération des membres chez l'Axolotl. Comptes rendus Acad. des Sciences. Paris. 1867.
—— Les membres de la Salamandre aquatique bien extirpés ne régénèrent point. Comptes rendus Acad. des Sciences. Paris 1876.
J. Tornier, Experimentelles und Kritisches über tierische Regeneration. Sitzungsber. Ges. Nat. Freunde Berlin.
—— Über Hyperdaktylie, Regeneration und Vererbung mit Experimenten. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. III u. IV 1896.
—— Über experimentell erzeugte Doppelgliedmaßen von Molchen. Zool. Anzeiger 1897.
—— Über Operationsmethoden, die sicher Hyperdactylie erzeugen. Zool. Anzeiger 1897.
—— Neues über das natürliche Entstehen und experimentelle Erzeugen überzähliger und Zwillingsbildungen. Zool. Anzeiger. Bd. 24. 1901.
Wendelstadt, Experimentelle Studie über Regenerationsvorgänge am Knochen und Knorpel. Arch. f. mikroskopische Anatomie. Bd. 63. 1904.
—— Über Knochenregeneration. Arch. f. mikroskopische Anatomie. Bd. 57. 1901.

# II. Mitteilungen aus Museen, Instituten usw.

## Ergänzungen und Nachträge zu dem Personalverzeichnis zoologischer Anstalten.

Der Herausgeber richtet an die Herren Fachgenossen die Bitte, ihm etwaige Ergänzungen der Personalverzeichnisse oder eingetretene Veränderungen freundlichst bald mitteilen zu wollen. E. Korschelt.

### Florenz.

Professor **Ermanno Giglio-Tos**, bisher ord. Professor der Zoologie und vergl. Anatomie an der Universität Cagliari und Direktor der zugehörigen Biologischen Station, wurde zum Direktor des Instituts für Zoologie, Anatomie und Physiologie der Wirbeltiere in Florenz (Istituto d. Stud. superiori, Via Romana 19) ernannt.

### Bergen (Norwegen).

Dr. **Aug. Brinkmann**, bisher Prosektor d. normal. Anatomie der Kgl. tierärztlichen u. landwirtschaftlichen Hochschule zu Kopenhagen, übernimmt am 1. April 1911 die Leitung des Zool. Museums zu Bergen und der damit verbundenen zoologischen Lehrkanzel.

### Kiel-Berlin.

Prof. Dr. **C. Apstein** siedelt am 1. April 1911 als wissenschaftl. Beamter der Kgl. Preuß. Akademie der Wissenschaften nach

**Berlin NW. 52, Flemmingstraße 5a**

über.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 37

Autor(en)/Author(s): Fritsch Karl (sen.) [Carl]

Artikel/Article: Ergebnisse experimenteller Studien über die Regenerationsvorgänge am Gliedmaßenskelet der Amphibien. 378-384