Regeneration der Barteln bei Siluroiden.

Von

Cecylia Beigel.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Lemberg.
Direktor Prof. Dr. JÓZEF NUSBAUM.)

Mit Tafel XIV.

Eingegangen am 23. November 1911.

Die durch mehrere Angaben bestätigte Erscheinung, daß die Barteln der Siluroiden (*Amiurus nebulosus* N. N. La Nature, 5, 1903, *Callichthys punctatus* ROTH, 9, 1905, *Malapterurus electricus* KÖHLER, 7, 1904, auch Naturfund von *Acanthopsis* PRZIBRAM, 15, 1907) regenerationsfähig sind, ergänzen wir in folgendem durch einige bei der Regeneration der Barteln von *Amiurus nebulosus* gewonnene Beobachtungen.

Amiurus nebulosus besitzt vier Paare von Barteln, von welchen das im Mundwinkel gelegene Paar sich durch bedeutendere Dicke und Länge von den am Kopfe und am Kinn sich befindenden Barteln unterscheidet.

Das Skelet der Barteln, über dessen Morphologie noch keine sicheren Ansichten vorliegen, gehört zu den präcranialen Skeletteilen (POLLARD, 1, 1895, GAUPP, 10, 1905). In allen Barteln finden wir eine knorpelige Achse, die von einem dicken, aus Bindegewebsfibrillen und -zellen bestehenden Perichondrium umgeben ist. Die Achse der Mundwinkeltentakel ist in ihrem basalen Teile von einer kurzen Knochenrinne umgeben, die sichelförmig der dorsalen Seite des Bartfadens aufliegt. Dorsal und ventral von der Knorpelachse ziehen sich Nervenstämme. Die Epidermis der Barteln ist durch einen totalen Mangel an serösen Drüsen (OXNER, 8, 1905), dagegen durch eine große Menge von Hautsinnesorganen charakteristisch.

In bezug auf die Regenerationsfähigkeit der Barteln von *Amiurus nebulosus* ist zu bemerken, daß alle Barteln wiederholt regenerieren können, wenn sie auf diese Weise entfernt werden, daß kleine ($\frac{1}{2}$ —1 mm lange) Stümpfe zurückbleiben. Die Wiederherstellung der Mundwinkeltentakel erfolgte am schnellsten, wenn der Schnitt unterhalb der Knochenrinne, also mit Schonung letzterer, angelegt wurde. Die Regenerationsdauer der fast bis zur Basis entfernten Bartfäden belief sich auf 6 bis 7 Monate. Bei älteren und größeren (etwa 10—12 cm langen) Individuen trat oft keine Regeneration ein, obwohl nach Entfernung der Barteln ein kleiner Stumpf von denselben zurückblieb. Die Wunde heilte lange Zeit nicht, und infolge von Resorption der Weichteile ragte aus der verletzten Stelle der nackte Knorpelstumpf.

Der hier beobachtete Einfluß des Alters bietet eine Analogie zu dem Verhalten der regenerierenden Amphibienkiefer. Unter den nach WERBERS (11, 1905; 13, 1906) Versuchen amputierten (Fröschen) Anuren regenerierten die Kieferspitze nur Kaulquappen und kleinere Tiere; größere dagegen regenerierten nicht, oder es trat eine Regeneration durch kompensatorische Hypertrophie ein.

1. Die Richtung des Regenerats.

Es wurden bei Entfernung der Barteln sowohl senkrecht als auch mehr oder weniger schief zur Längsachse der Barteln verlaufende Schnitte angebracht, und stets entwickelte sich das neue Gewebe in der Form eines mattweißen, pigmentlosen Kegels, der senkrecht zur Schnittfläche stand. Somit bewies sich auch hier die Richtigkeit des BARFURTHschen Gesetzes. In Fig. 1 ist eine solche aus der 5. Regenerationswoche stammende Neubildung dargestellt.

Im weiteren Verlaufe des Regenerationsprozesses konnten wir jedoch bemerken, daß die dorsale Seite der Mundwinkeltentakel ein Bezirk stärkeren Wachstums als die ventrale Seite derselben darstellte.

Die Folge dieser ungleichartigen Wachstumsschnelligkeit sind die bogenförmigen Regenerate, wie sie in den Fig. 2, 3, 4 und 5 zu sehen sind, in welchen Regenerate aus verschiedenen Zeiten abgebildet sind.

Schnelleres Wachstum der ventralen Seite wurde auch in diesen Fällen nicht beobachtet, wenn der schief zur Längsachse des Bart-

fadens (Mundwinkeltentakel) verlaufende Schnitt von der ventralen Seite mehr Gewebe entfernte als von der dorsalen. In letzteren Fällen war das Regenerat noch stärker gebogen; zusammen mit dem alten Teile hatten die regenerierenden Barteln die Form seitwärts gekrümmter Haken, wie aus den Figuren 7 und 8, die Neubildungen aus der 9. und 10. Regenerationswoche darstellen, zu entnehmen ist. Daß die hakenförmigen Regenerate kein Resultat gleichmäßigen Wachstums sind, sehen wir ebenfalls aus den Fig. 7 und 8, da nämlich die Regenerate nicht senkrecht zur Schnittfläche stehen, was doch bei gleichmäßigem Wachstum der Fall sein müßte, — sondern sie stehen schief zur Schnittebene, und zwar der ventralen Seite genähert, wo wir demnach eine Wachstumshemmung annehmen müssen.

In den geschilderten Stadien der regenerierenden Barteln können wir keinen regulatorischen Faktor im Sinne MORGANS (2, 1900: 4, 1902: 14, 1907) ansehen, wie derselbe bei der Regeneration aus einer schrägen Schnittfläche, z. B. bei der Regeneration der Flossen der Teleostier, zur Geltung kommt, da sonst das Regenerat ein Bestreben zeigen würde, am schnellsten, zusammen mit dem alte Teile, die normale Tentakelform anzunehmen.

Als Ursache des stärkeren Wachstums der dorsalen Seite der Barteln kann die Art, wie die den Bartfaden zusammensetzenden Gewebe gruppiert sind, hervorgehoben werden.

Der Dorsalseite näher befinden sich nämlich Gewebsarten, die eine größere Regenerationsgeschwindigkeit besitzen als diejenigen der Ventralseite. Wie in Fig. 13, die einen Querschnitt durch den Bartfaden aus der unterhalb der Knochenrinne sich erstreckenden Partie darstellt, zu sehen ist, liegt der Knorpelstab des Bartfadens näher der dorsalen Seite, so auch die Knochenrinne, und oberhalb dieser Skeletteile befinden sich einige relativ dünne Nervenstämmen, während die ventrale Seite der Barteln vorwiegend durch mächtige Nervenstämmen eingenommen wird.

Daß die Gruppierungsart der Gewebe, die eine ungleiche Regenerationsgeschwindigkeit besitzen, einen Einfluß auf die Wachstumsschnelligkeit des ganzen Organs ausübt, erhellt auch aus dem Umstande, daß wir bei *Cobitis taenia*, bei welchem die Barteln einen Bau aufweisen, der die Symmetrie zwischen ventraler und dorsaler Seite bewahrt, während der ganzen Regenerationsdauer derselben weder bogenförmig noch hakenartig gekrümmte Regenerate beobachten konnten.

In den späteren Regenerationsstadien beginnt die Streckung des Regenerats, und zur Zeit der Erlangung der normalen Tentakelform finden wir in den Barteln von *Amiurus nebulosus* auch schon regenerierte Nervenstämme.

Die Wirkung der regulativen Faktoren kann also, wie wir aus den bei der Regeneration der Barteln bei *Amiurus nebulosus* ermittelten Resultaten sehen, von der Art des inneren Baues des regenerierenden Organs begünstigt oder auch verhindert sein. Bei der Regeneration, z. B. der Flossen der Teleostier, konnte die Gleichartigkeit und Symmetrie im inneren Bau dieser Gebilde den Wachstumsprozeß beschleunigen, indem in vielen Fällen mehr Gewebe dort zum Vorschein kam, wo die Verletzung größer war (MORGAN, 1907; BEIGEL, 16, 1910), — während dagegen das massige Auftreten der Nervenstämme, also relativ langsam regenerierender Gewebe, in der ventralen Gegend der Barteln, unabhängig von der Schnittrichtung, einen das Wachstum dieser Partie hemmenden Einfluß ausübt.

Obige Beobachtungen beziehen sich auf das Verhalten der Mundwinkeltentakel; die übrigen Bartelpaare wurden weniger eingehend in dieser Richtung untersucht.

2. Regeneration der Skeletteile der Barteln.

Der Knorpelstab, den wir in sämtlichen Barteln von *Amiurus nebulosus* vorfinden, besteht aus einem Gewebe, das dem Myxinoid-Knorpel sehr ähnlich ist, wie es bereits POLLARD, 1, 1895, in den Barteln anderer Siluroiden schilderte. Es bietet die größte Übereinstimmung mit dem von SCHAFFER, 12, 1906, als »weichen Knorpel« charakterisierten Gewebe, das in den Labialtentakeln der *Myxine glutinosa* sich befindet. Spärliche, schwach rosa mit Plasmafarbstoffen sich färbende Grundsubstanz, die ein verästeltes Balkennetz bildet, große Mengen von Zellen, einfache basophile Kapseln, eine große Zahl von Zellen, die in chondro-mucoider Metamorphose sich befinden, schließlich der Mangel von Fibrillen ist für diesen Knorpel charakteristisch. In Fig. 14, die eine oberflächliche Partie eines Längsschnittes durch den Knorpel des Bartfadens abbildet, sehen wir, daß die Grundsubstanz an der Peripherie eine dickere Rinde bildet, an die sich die Bindegewebsfibrillen des Perichondriums anlegen.

Die Regeneration des Knorpelstabes erfolgt ausschließlich aus dem Perichondrium. Die zwischen den Fibrillen des

Perichondriums liegenden zahlreichen Zellen vermehren sich und bilden einen kompakten, in das Regenerat vordringenden Zellstrang, in welchem bald die Knorpelbildung beginnt.

Die Chondroblasten bilden eine Zellmasse, in welcher Zellgrenzen schwerlich zu unterscheiden sind; sie haben eher den Charakter eines sehr kernreichen Syncytiums. Die Bildung des Knorpels beginnt im proximalen Teile des Regenerats, distalwärts sind stets jüngere Stadien anzutreffen.

In den letzteren sieht man die Zellen sich stark vergrößern, sich aneinanderlegen, und zwischen ihnen erscheinen dünne, acidophile Scheidewände (Fig. 15 distale Partie *pr*). Dieses Stadium entspricht dem Vorknorpelstadium nach STUDNIČKA, 6, 1903, oder der pro-chondralen Grundsubstanz nach SCHAFFER, 3, 1901. Proximal von dieser Stelle sehen wir in Fig. 15, die einen Längsschnitt durch einen in der 7. Regenerationswoche sich befindenden Bartfaden darstellt, daß um die stark gewachsenen, quer zur Längsachse des Regenerats ausgezogenen Zellen sich membranartige Säume gebildet haben, die aber bereits einen ausgesprochenen basophilen Charakter aufweisen. Das fein granuliert Plasma dieser sehr großen Zellen reicht nicht bis zur basophilen Scheidewand, die Kerne sind groß, blasig, und besitzen 1—2 oder auch 3 intensiv sich tingierende Nucleolen. In der oberflächlichen, dem Perichondrium nächstliegenden Partie finden wir am häufigsten eine Zellvermehrung; stets ist aber nur die amitotische Zellteilung zu sehen.

Die tief blau mit MAYERS Hämatoxylin sich tingierenden Scheidewände, nach SCHAFFER als protochondrale Grundsubstanz bezeichnet, umsäumen genau die Zellen, ohne in den Berührungspunkten mehrerer Zellen Ergüsse zu bilden. Erst in älteren Stadien vereinigen sich die Scheidewände einer Zellreihe und bilden stärkere, quer zur Längsachse des Regenerats sich lagernde Balken.

In noch älteren Stadien kann man auch schon die interkapsuläre, blaß rosa oder gelblich sich färbende Grundsubstanz finden, deren zarte Balken von den basophilen Knorpelkapseln umsäumt sind. Mit dem Auftreten dieser interkapsulären, acidophilen Grundsubstanz, (nach SCHAFFER »metachondralen Grundsubstanz«) hat der Knorpel der Bartfäden seine höchste Differenzierung erreicht.

Ein Stadium, das dem letztgeschilderten, nach den Untersuchungen SCHAFFERS, 3, 1901, in der Entwicklung des *Myxine*- und *Petromyzonten*-Knorpels vorangehen soll, nämlich das Stadium der protochondralen (basophilen) Grundsubstanz mit acidophiler Kapsel-

auskleidung, haben wir trotz aufmerksamen Suchens nicht auffinden können; — obgleich, wie bereits erwähnt wurde, der Knorpel der Bartfäden mit dem »weichen« Knorpel der *Myxine*, und zwar demjenigen der Labialtentakel, im Bau vollkommen übereinstimmt.

Die bei Entfernung der Barteln verletzte Knochenrinne regeneriert ebenfalls. Bei tief greifender Verletzung regenerierte dieselbe auf die Weise, daß das zwischen der Knochenrinne und dem Knorpelstrang sich befindende Zellmaterial, also Perichondrium und Periost, sich energisch vermehrt und ein embryonales Knorpelgewebe produziert. In demselben differenzieren sich zwei Teile, der eine wird zum Ausgangspunkt des regenerierenden Knorpelstabes, der zweite umgibt die Stümpfe der Knochenrinne und bildet sich zum hyalinen Knorpel aus, in welchem aber bald Verknöcherungen eintreten.

Nichtsdestoweniger nimmt das Periost, welches die Knochenrinne von der Außenseite bekleidet, Teil an der Regeneration derselben. An der Peripherie der Rinne findet man starke Zellvermehrung, und zwischen den Zellen sehr zahlreiche Bindegewebsfibrillen.

Bei geringeren Defekten regeneriert die Knochenrinne ausschließlich aus ihrem Perioste, indem sich hier der Knochen direkt bildet, ohne früher ein Knorpelstadium durchzumachen.

In einigen Fällen wurden die Barteln der Länge nach gespalten, worauf einer der Stümpfe auch quer durchschnitten wurde. Infolge solcher Schnittführung entstand ein gabelförmiger Bartfaden, dessen Regenerationsstadien in den Fig. 9—12 abgebildet sind. Wie aus der Fig. 9 zu sehen ist, setzte die Regeneration nur am quer durchschnittenen Stumpfe (*b*) ein, und es entwickelte sich hier wie von andern ganzen Schnittflächen aus ein hakenförmiges Regenerat, wie es die Fig. 10 und 11 darstellen, das aber nach einer Regenerationsdauer von 7 Monaten sich vollkommen streckte (Fig. 12). — In dem andern Stumpfe (*a*), an welchem kein Querschnitt angebracht wurde, heilte bloß die Wunde. Aus einer Serie von Schnitten durch diesen heteromorphen Bartfaden, konnten wir die Art der operativ stattgefundenen Verletzung erkennen. Die Spaltung war keine symmetrische, indem sie nur den Knorpelstab traf, die ventralen Nervenstämmen bloß in den einen Stumpf (*b*) verlagerte, die dorsalen Nervenstämmen aber ganz unverletzt ließ.

Aus dem Perichondrium des verletzten Knorpels regenerierte der neue Knorpelstab (*b*) Fig. 16, der sich anfangs dicht im Bereiche des Perichondriums des Stumpfes (*a*) lagert, in dem Maße aber, als er stärker wird, teilt er sich von letzterem ab und besitzt sein eignes

Perichondrium (Fig. 17). — Die dorsalen, wahrscheinlich gar nicht verletzten Nervenstämme finden wir nur im Stumpfe (a), wo nur die Wundheilung stattfand, die ventralen dagegen nur in dem regenerierten Stumpfe (b), und im Zusammenhange damit befinden sich die Hautsinnesorgane der Epidermis nur in der ventralen Seite des regenerierten Stumpfes (b), Fig. 17; im alten nur geheilten Arme (a) des Bartfadens sind hier keine zu sehen, und es ist wahrscheinlich, daß die zur Zeit der Operation sich in der ventralen Seite befindenden Hautsinnesorgane, infolge der Verschiebung des Nervenstammes in den zweiten Stumpf, degenerierten.

Verzeichnis der zitierten Arbeiten.

- 1) 1895. POLLARD, H. B., The oral cirri of Siluroids and the origin of the head in Vertebrates. Zool. Jahrb. (Morph. Abt.) Bd. 8. 1895.
- 2) 1900. MORGAN, T. H., Regeneration in Teleosts. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 10.
- 3) 1901. SCHAFER, J., Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes usw. I. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 70.
- 4) 1902. MORGAN, T. H., Further Experiments on the Regeneration of the Tail of Fishes. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 14.
- 5) 1903. La Nature. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde. Bd. 14. Hft. 35.
- 6) 1903. STUDNÍČKA, F. K., Histologische und histogenetische Untersuchungen. Anatomische Hefte. Bd. 21.
- 7) 1904. KÖHLER, O., Ein Analogon zu der bei Regeneration wiederholt beobachteten Gabelschwanzbildung der Eidechsen. Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde. Hft. 38.
- 8) 1905. OXNER, M., Über die Kolbenzellen in der Epidermis der Fische usw. Inaugural-Dissert. Jena.
- 9) 1905. ROTH, W., Doppelte Regeneration eines Bartfadens bei einem Panzerwelse. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde. Bd. 16. Hft. 42.
- 10) 1905. GAUPP, E., Die Entwicklung des Kopfskelets. Handbuch d. vergl. u. exper. Entw. Bd. III.
- 11) 1905. WERBER, I., Regeneration der Kiefer bei der Eidechse *Lacerta agilis*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 19.
- 12) 1906. SCHAFER, J., Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 80.
- 13) 1906. WERBER, I., Regeneration der Kiefer bei Reptilien und Amphibien. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 22.
- 14) 1907. MORGAN, T. H., Regeneration. (Übersetzung v. MOSZKOWSKY.)
- 15) 1909. PRZIBRAM, H., Experimental-Zoologie. 2. Regeneration.
- 16) 1910. BEIGEL, C., Zur Regeneration des Kiemendeckels und der Flossen der Teleostier. Extrait du Bulletin de l'Acad. des Sciences de Cracovie.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

<i>K</i>	Kapsel,	<i>DN</i>	dorsale Nervenstämme,
<i>IK</i>	interkapsuläre Substanz,	<i>VN</i>	ventrale Nervenstämme,
<i>Kr</i>	Knorpelrinde,	<i>A</i>	Knorpelstab,
<i>P</i>	Perichondrium,	<i>A'</i>	neugebildeter Knorpelstab,
<i>DZ</i>	degenerierende Zellen,	<i>pt</i>	protochondrale Grundsubstanz,
<i>E</i>	Epithel,	<i>pr</i>	prochondrale Grundsubstanz,
<i>S</i>	Hautsinnesorgane,	<i>KZ</i>	Knorpelzellen.

Tafel XIV.

- Fig. 1—9. Schemata regenerierender Bartfäden von *Amiurus nebulosus* aus der 5. (Fig. 1), 7. (Fig. 2, 4, 5, 6), 9. (Fig. 3) und 10. Regenerationswoche (Fig. 7, 8, 9).
- Fig. 10—12. Regenerationsstadien eines gespaltenen Bartfadens des *Amiurus nebulosus*. *a* geheilter Stumpf, *b* der nach einem Querschnitt regenerierende Stumpf.
- Fig. 13. Querschnitt durch einen Mundwinkeltentakel von *Amiurus nebulosus*.
- Fig. 14. Längsschnitt durch eine oberflächliche Partie des Bartelnknorpels von *Amiurus nebulosus*. (REICHERTS Oc. 4, Syst. $\frac{1}{12}$ hom. Immers., Zeichenapparat ABBE.)
- Fig. 15. Längsschnitt durch den regenerierenden Knorpel aus der distalen Partie des Bartfadens von *Amiurus nebulosus*. (REICHERTS Oc. 4, Syst. $\frac{1}{12}$ hom. Immers., Zeichenapparat ABBE.)
- Fig. 16—17. Die Bildung des accessorischen Knorpelstumpfes: in Fig. 16 die Anlage desselben, in Fig. 17 die sich voneinander abtrennenden Stümpfe des gabelförmigen Bartfadens von *Amiurus nebulosus*. (REICHERTS Oc. 4, Syst. 3, Zeichenapparat ABBE.)