Fragmente über Restitution bei den Nudibranchiern. (*Hermaea dendritica* Alder et Hancock.)

Von

Frl. Gräfin Andraea Zucco Cucagna und Prof. Dr. Joseph Nusbaum
(Antibes) (Lemberg).

Mit 11 Figuren im Text.

Eingegangen am 1. August 1914.

I. Historisches-Methodologisches.

Unsere Kenntnisse über die Restitution der Mollusken im allgemeinen und speziell über diejenigen der Nudibranchier sind bis jetzt noch äußerst dürftig. Bei den Nudibranchiern sind die Erscheinungen der Autotomie, besonders der Dorsalanhänge (Dorsalpapillen, fälschlich Dorsalkiemien genannt), wohl bekannt und schon deshalb könnte man im voraus die Regenerationsfähigkeit dieser Organe annehmen. É. HECHT¹⁾ machte die Bemerkung, daß die Regeneration der Körperanhänge und speziell der Dorsalpapillen der Nudibranchier ein Phänomen ist, welches innigst mit der Autotomie zusammenhängt. »Es ist klar«, sagt er (S. 69), »daß, wenn manche Arten so leicht ihre Papillen abwerfen können, dieselben auch die Fähigkeit besitzen müssen, diese Anhänge zu ersetzen. Viele Autoren sprechen über die Leichtigkeit, mit welcher die Aeolidier ihre Papillen rekonstruieren, führen aber keine entsprechend präzisierten Beispiele an. PARONA²⁾ hat aber sehr klar bei *Thetys leporina* die Regeneration einer Anzahl Dorsalanhänge (*Phoenicurus*) beobachtet. Er vermochte bei einem Tiere, welches dieselben verloren hat, nach 1 Monat die Anwesenheit neuer Anhänge von $\frac{1}{2}$ cm Länge mit Charakteren dieser Organe zu konstatieren.«

HECHT hat bei *Doto* Beispiele einer klaren Regeneration der

¹⁾ ÉMILE HECHT, Contribution à l'Étude des Nudibranches. Thèses présentées à la fac. d. sc. de Paris. Lille 1896.

²⁾ PARONA, L'autotomia e la regenerazione delle appendici dorsali (*Phoenicurus*) nella *Thetys leporina*. Atti Soc. Lig. 1891. Nach HECHT zitiert.

Papillen beobachtet, und zwar nach der Autotomie. Er führt z. B. einen folgenden Fall an. Ein Exemplar hat durch Autotomie eine Anzahl von seinen Papillen abgeworfen; einige Tage nachher waren ihre Narben schon verdeckt durch kleine Erhebungen des Integuments; diese jungen Papillen waren gefleckt durch ein schwärzliches Pigment. In einem anderen Fall bei einem ausgewachsenen Exemplar von *Doto*, welches zehn Papillen besitzen sollte, hat HECHT nur vier dieser Organe vollkommen entwickelt gefunden; anstatt der sechs andern waren nur kleine Tuberkel entwickelt, und die Schnitte zeigten, daß dieselben die Anlagen von neuen Papillen dargestellt haben. Die Häufigkeit der Autotomie und die relative Leichtigkeit der Regeneration der Papillen bei *Doto* erklären uns, warum man so oft ausgewachsene Individuen mit Papillen von verschiedenen Gestalten trifft. HECHT beobachtete auch manche Fälle von Regeneration der Papillen bei *Aeolis papillosa* und *Aeolis coronata*, bei welchen jedoch keine Autotomie beschrieben worden ist; er meint, daß in solchen Fällen die Regeneration nur derjenigen Papillen stattgefunden hat, welche zufällig traumatisch verloren gegangen sind. Bei einer ausgewachsenen *Aeolis papillosa* fand HECHT in hinterer Körpergegend fünf Reihen von kleinen Papillen, welche etwa ein Drittel der normalen Dimensionen erreichten und augenscheinlich im Zustande eines Wachstums waren.

Da HECHT in der Natur keine Beispiele einer Regeneration der Rhinophoren und Labialtentakel beobachtet hat, so unternahm er eine Reihe von Experimenten, indem er diese Anhänge bei *Aeolis coronata* künstlich abgetragen hat. Er konstatierte nun, daß sowohl die Rhinophoren wie auch die Labialtentakel sich restituieren können; 10 Tage nach der Amputation erreichten die jungen Rhinophoren schon ein Viertel ihrer normalen Länge, besaßen aber noch nicht ihre normale gelbe Farbe. Interessant ist auch die folgende Beobachtung von HECHT: »J'ai observé (— chez *Eolis coronata* —) que les tentacules labiaux absents sont souvent suppléés par les rhinophores que les animaux mutilés inclinent alors en avant et ramènent plus ou moins au niveau du sol«. Manche Beobachtungen über die Regeneration der Nudibranchier (*Aeolis lineata*, *Antiope cristata*) verdanken wir CHILD¹⁾ (1905) und RIGGENBACH²⁾ (1901),

¹⁾ CHILD, CH. M., Regeneration in Nudibranchs. (Central Branch. Amer. Soc. natural.) Science. N. S. Vol. 21. 1905.

²⁾ RIGGENBACH, E., Beobachtungen über Selbstverstümmelung. Zoolog. Anzeiger. Bd. 24. 1901.

der angibt, daß auf Verlust sogar einer größeren Zahl von Papillen das Tier nicht reagiert, und daß die abgeworfenen Papillen in kurzer Zeit regenerieren, wobei unter den Regeneraten Bifurkationen auftreten können. In weit höherem Maße als die Aeoliden vermag auch *Thetys leporina* zu autotomieren. Nach RIGGENBACH kann man am Rücken dieses Tieres nach der Autotomie der Papillen keine Verletzungen bemerken. Der Verschluß der Wunde muß hier so schnell und so vollkommen vor sich gehen, daß ein Defekt am lebenden Tier sich unseren Blicken ganz entzieht; wenigstens gelang es nicht diesem Beobachter, selbst nicht mit der Lupe, eine Wunde oder Narbe zu entdecken, auch wenn die Untersuchung unmittelbar nach der Ablösung erfolgte. Alle Papillen werden regeneriert, und zwar mit Doppelspitzen, in welcher Hinsicht RIGGENBACH die von PARONÁ schon gemachte Beobachtung bestätigt; die regenerierten zweispitzigen Papillen unterscheiden sich also merklich von den ursprünglichen und sind als solche leicht zu erkennen.

Wie wir aus dem oben Angeführten ersehen, sind unsere Kenntnisse über Regenerationerscheinungen der Nudibranchier wirklich sehr knapp, und was die histologischen Prozesse anbetrifft, so existiert auf diesem Gebiete keine einzige Beobachtung. Während unseres Aufenthaltes im Ozeanographischen Institut in Monaco, während des Frühjahrs 1914 haben wir deshalb eine Reihe von Studien über die Regeneration der Nudibranchier angefangen, und zwar zuerst an *Hermæa dendritica*, ein kleines Tier mit sehr wohlentwickelten Dorsalpapillen, welches ziemlich häufig im Golfe von Monaco zu finden ist.¶

Dem Herrn Direktor des Ozeanographischen Institutes Dr. JULES RICHARD und dem Herrn Assistenten Dr. MIECZYSLAW OXNER möchten wir an dieser Stelle unsern herzlichsten Dank für die Bereitwilligkeit in der Lieferung des lebenden Materials aussprechen. Wir danken dem Herrn M. OXNER auch für manche technische Winke in der Einrichtung eines dunklen Raumes, in welchem wir die operierten Tierchen gehalten haben.

Wir haben das operierte Material zuerst im lebendigen Zustande beobachtet, dann fixierten wir es (nach der Betäubung mit Cocain) teils in Sublimat mit Eisessig, teils in der BOUINSchen Flüssigkeit. Das in Schnitte zerlegte Material wurde teils mit Hämatoxylin und Eosin, teils mit Eisenhämatoxylin und Nachfärbung mit Orange tingiert.

II. Auszug aus den Protokollen der Experimente.

Zuerst geben wir einige am meisten interessante Auszüge aus unserem Protokollbuche, wobei wir im voraus bemerken, daß wir beiläufig nur folgende wichtigste Operationen berücksichtigen werden: 1) Der Körper wurde hinter dem Herzen und hinter der Analröhre, also im Niveau $a-a$ (Fig. 1), quer durchgeschnitten. 2) Dem Körper wurde nur der hintere, verengte Abschnitt, im Niveau $b-b$ (Fig. 1), abgeschnitten. 3) Dem Körper wurden die Tentakel mit einem kleinen Kopfteil knapp vor den Augen abgeschnitten, so daß der Schnitt im Niveau $c-c$ (Fig. 1) ausgeführt worden ist. 4) Dem Körper wurden die Tentakel mit einem kleinen Kopfabschnitt (knapp vor den Augen) und der ganze hintere Körperabschnitt, hinter dem Herzen abgetragen, so daß nur der Körperteil zwischen $c-c$ und $a-a$ (Fig. 1) übriggeblieben ist. 5) Die Papillen auf einer Seite des Körpers oder alle Papillen des Körpers wurden an ihrer Basis abgeschnitten.

Hermæa dendritica; normal. Die Linien $a-a$ $b-b$, $c-c$ bezeichnen die Querschnittsflächen. A Augen, an Anus, D Dorsalpapillen, T Tentakel. (Vergr.)

Experiment 1.

3. IV. 1914. Bei drei Exemplaren wurde der Hinterteil des Körpers im Niveau $a-a$ (hinter dem Herzen und der Analröhre) abgeschnitten. Der Hinterteil war bald tot, der Vorderteil lebte weiter.

5. IV. Die durchgeschnittenen hinteren Dorsalpapillen waren in Gestalt von birnförmigen kleinen Anlagen sichtbar.

14. IV. Eins von den drei Exemplaren hat alle Kiemen und Antennen autotomisch abgeworfen.

16. IV. Das autotomisierte Exemplar war etwas angeschwollen und schwach, zwei andere Exemplare leben und bewegen sich gut.

17. IV. Das autotomisierte Exemplar war tot, die zwei anderen zeigen einen kegelförmig abgeplatteten Hinterteil (Schwanzteil) regeneriert, wie dies die Fig. 2 zeigt.

26. IV. Beide Exemplare haben fast vollkommen den Hinterteil regeneriert und wurden fixiert.

Experiment 2.

31. III. 1914. An zwei Exemplaren wurde das Hinterende im Niveau *b—b* (Fig. 1) abgetragen.

16. IV. Beide Tiere sehr schwach.

17. IV. Ein Tier tot; zweites schwach.

22. IV. Ein Exemplar, an welchem das Hinterende als ein kleiner Abschnitt regeneriert hat, wurde fixiert.

Fig. 2.

Hermæa dendritica. Ein Exemplar nach dem Abtragen des Hinterteils des Körpers (im Niveau *a—a*). 15 Tage nach der Operation. (Vergr.)

Experiment 3.

16. IV. 1914. An sieben Exemplaren wurde das Hinterende im Niveau *b—b* (Fig. 1) abgetragen.

19. IV. Ein Exemplar fixiert.

22. IV. Zwei Exemplare fixiert.

23. IV. Ein Exemplar fixiert.

26. IV. Ein Exemplar fixiert.

28. IV. Zwei Exemplare fixiert.

Schon beim Exemplar, welches am 19. IV. fixiert wurde, war die Wunde vollkommen geheilt; beim Exemplar, das am 28. IV. fixiert wurde, waren Anfänge von Regeneration des Hinterendes bemerkbar.

Experiment 4.]

3. IV. 1914. An einem Exemplar wurden an der rechten Seite des Körpers alle Dorsalpapillen an der Basis abgeschnitten.

5. IV. An der Stelle der abgeschnittenen Papillen sind kleine, verschlossene, abgerundete Höcker sichtbar, die ganz basal etwas verschmälert sind.

9. IV. Die Papillenregenerate sind etwas länger und am Ende etwas zugespitzt.

17. IV. Die Papillenregenerate sind schon der Gestalt nach vollkommen den normalen Papillen ähnlich, die meisten sind aber viel

kleiner als die normalen, haben nur $\frac{1}{2}$ oder $\frac{1}{3}$ der gewöhnlichen Länge erreicht und sind auch dünner.

23. IV. Fast alle Papillenregenerate haben schon die Länge der normalen Papillen erreicht und werden bald stark lichtbrechend infolge einer Substanz, die im Innern sichtbar wird. (Die Schnitte belehren uns, daß diese Erscheinung davon abhängt, daß in den Papillen zahlreiche Verlängerungen der sog. albuminiparen Drüsen eingewachsen sind.)

26. IV. Das Tier wurde fixiert.

Experiment 5.

6. IV. 1914. An einem Exemplar wurden fast alle Dorsalpapillen an der Basis abgeschnitten.

11. IV. Von den Regeneraten der Papillen sind drei noch kugelförmig, alle andern am Ende schon zugespitzt.

24. IV. Die Regenerate viel größer, den normalen der Gestalt nach ganz ähnlich, lichtbrechend.

27. IV. Das Tier wurde fixiert.

Experiment 6.

9. IV. 1914. An einem starken, gesunden Exemplar wurden die Tentakel mit einem kleinen Kopfteil (im Niveau $c-c$) bis vor den Augen und ein hinterer Körperabschnitt hinter dem Herzen (im Niveau $a-a$, Fig. 1) abgeschnitten, so daß nur ein Körperfragment zwischen $c-c$ und $a-a$ (Fig. 1) am Leben geblieben ist.

12. IV. Mundöffnung scheint sich schon gebildet zu haben, Tentakel noch nicht; hinten ist der Körper schon verheilt.

17. IV. Mundöffnung deutlich sichtbar; man sieht auch die ersten sehr kleinen, etwas kegelförmigen Anlagen der beiden Tentakel.

18. IV. Die Anlagen der Tentakel besser entwickelt.

19. IV. Die Anlagen der Tentakel ganz durchsichtig.

27. IV. Der verheilte Hinterteil zeigt keine deutlichen Zeichen einer Regeneration. Das Exemplar sehr schwach, deshalb wurde es fixiert.

Experiment 7.

22. IV. 1914. Die Tentakel mit einem Stück vom Kopf (bis zum Niveau $c-c$, Fig. 1) bei zwei Exemplaren abgeschnitten.

28. IV. Die Wunde verheilt, Mundöffnung scheint gebildet zu sein. Die Regenerate der Tentakel noch nicht sichtbar. Fixiert.

Experiment 8.

24. IV. 1914. Die Tentakel mit einem Stück vom Kopf (bis zum Niveau $c-c$, Fig. 1) bei einem Exemplar abgeschnitten.

29. IV. Die Wunde verheilt, die Regeneration noch nicht bemerkbar. Fixiert.

Experiment 9.

9. IV. 1914. Linker Tentakel der Länge nach durchgeschnitten.

23. IV. Beide Hälften so verheilt, daß anstatt eines einzigen Tentakels ein Doppeltentakel an linker Seite sichtbar war. Fixiert.

Experiment 10.

9. IV. 1914. Bei einem Exemplar wurde der rechte Tentakel abgeschnitten und der Körper von hinten fast bis zum Herzen sagittal eingeschnitten.

28. IV. Der abgeschnittene Tentakel zum Teil regeneriert, die eingeschnittenen Körperteile geheilt, so daß das Tier einen verdoppelten Schwanz besaß. Fixiert.

Viele andere, dem Ausgange nach weniger sichere Experimente werden wir hier nicht erwähnen, indem wir hoffen, an einem anderen, vielleicht geeigneteren Material unsere bisherigen Forschungen über Restitution der Mollusken und speziell der Nudibranchier weiter zu führen und diese Experimente noch besser präzisieren zu können.

III. Schlüsse, die aus den oben angeführten Experimenten gezogen werden können.

Hermaea dendritica zeichnet sich durch eine ziemlich große Regenerationsfähigkeit aus. Es regenerieren hier nicht nur diejenigen Körperteile, die sehr leicht autotomisch abgeworfen werden können, wie Dorsalpapillen und Tentakel, sondern auch Teile, die niemals autotomiert werden, wie Kopfteil samt den Lippen und der Mundhöhle, hinterer Körperabschnitt (Schwanz); die Regenerationsfähigkeit ist also bei *Hermaea* eine allgemeinere Erscheinung als die Autotomie. Diejenigen Organe, welche leicht autotomiert werden (Dorsalpapillen, Tentakel), zeichnen sich aber durch eine größere Regenerationsfähigkeit aus. Sogar alle Dorsalpapillen, welche künstlich abgeschnitten worden sind, regenerieren in verhältnismäßig kurzer Zeit; die Wunde unterliegt fast momentan einer Heilung; schon am zweiten Tage sind birnförmige Regenerate der Papillen

sichtbar, die so schnell wachsen, daß sie in 2—3 Wochen die normale Länge erreichen. Der abgeschnittene Schwanz zeigt nach ungefähr 2 Wochen ein Regenerat, welches ein Viertel der normalen Länge des Schwanzes ausmacht. Auch die Tentakel mit einem kleinen Kopfteil bis zu den Augen werden regeneriert, wobei die neue Mundöffnung ziemlich schnell, sogar nach einigen Tagen bis zu einer Woche, gebildet wird, die Tentakel erscheinen ein wenig später und wachsen etwa so langsam wie die abgetragenen Dorsalpapillen.

Wenn einem Tier ein Stück Kopf mit den Tentakeln und gleichzeitig ein großer Hinterteil des Körpers (knapp hinter dem Herzen) abgeschnitten wurde, so erfolgte eine vollkommene Wundheilung, das Tier lebte eine längere Zeit; wir haben jedoch in diesem Falle keine Regeneration des abgetragenen Hinterteiles beobachtet, wahrscheinlich infolge eines zu großen Verlustes der Körperteile.

IV. Die inneren Prozesse.

A. Die inneren Prozesse bei der Regeneration der Dorsalpapillen.

Die inneren Prozesse bei der Regeneration der Dorsalpapillen sind insofern von Interesse, als dieselben, man kann sagen, mit einer idealen Einfachheit verlaufen. Die großen Dorsalpapillen haben beim normalen Tier den folgenden Bau. Von außen eine Schicht von Epithelium, welches sowohl an dorsalen Papillen wie überhaupt auf dem ganzen Körper mit Ausnahme der plantaren Körperfläche (wo die Epithelzellen sehr hoch sind) ziemlich niedrig, abgeplattet ist. Wir haben in normalen Papillen zweierlei Arten von einzelligen Drüsen unter dem Epithel, im Bindegewebe vertieft, beobachtet, in welcher Hinsicht wir die Beobachtungen von HECHT¹⁾ bestätigen, und zwar: 1) ziemlich große, gewöhnlich kugelige oder ovoide Drüsenzellen, ohne Ausführungsgänge, die unter der Epithelschicht liegen und mit einem basal liegenden, stark abgeplatteten Kern, sowie mit zahlreichen acidophilen (z. B. mit Eosin nach unseren Beobachtungen sich stark rot tingierenden) Körnchen im Plasma versehen sind; 2) ebenfalls ziemlich große, birn- oder schlauchförmige Drüsenzellen, die mit einem engen, langen Ausführungsgang durch das Epithel nach außen münden, mit rundlichem basalen Kern und mit einem basophilen Plasma (z. B. mit Hämatoxylin nach unseren

¹⁾ L. c. S. 61.

Beobachtungen stark blau sich tingierenden) versehen sind und die wir, mit HECHT, für Schleimdrüsen halten, während die Drüsen der ersten Art wahrscheinlich seröser Natur sind.

Außerdem sieht man in allen Dorsalpapillen von *Hermaea dendritica* Verlängerungen von röhrenförmigen Drüsen zweierlei Art, namentlich der Leber und der den weiblichen Geschlechtsorganen angehörenden sog. albuminiparen Drüsen (Glandes albuminipares von Dr. PELSENER¹⁾). PELSENER gibt eine Abbildung des Querschnittes durch eine Dorsalpapille von *Hermaea dendritica*, wo man mehr zentral zwei durchschnittene Leberschläuche und mehr peripherisch drei durchschnittene albuminipare Drüsenschläuche sieht. Nach unseren Untersuchungen ist zwar die Lage und Zahl der eingewachsenen Drüsenschläuche beiderlei Arten verschiedenartig, am öftesten aber liegt der viel breitere Schlauch der albuminiparen Drüse mehr zentral, während die engeren Leberschläuche eine mehr peripherische Lage zeigen. Die Drüsenschläuche beiderlei Arten haben einen sehr differenten Bau und sind sehr leicht unterscheidbar, und zwar sind die Lichtungen der albuminiparen Drüsen gewöhnlich größer und die einschichtige Epithelwand dünner als in den Leberschläuchen. Die Epithelzellen der albuminiparen Drüsen sind kubisch, mit verhältnismäßig kleinen Kernen und mit Plasma versehen, welche zahlreiche, etwas gelbliche, weder mit Hämatoxylin noch mit Eosin sich tingierende feine Körnchen enthält, während die Epithelzellen der Leberschläuche kubisch bis zylindrisch sind, mit viel größeren basalen Kernen versehen sind und im Plasma sehr zahlreiche dicke Körner enthalten, die sich mit Hämatoxylin äußerst intensiv blau färben. Sehr oft (vgl. Fig. 4) zeigen in den Papillen die geräumigen albuminiparen Drüsenschläuche tiefe Einschnürungen und Verästelungen. Beide Drüsenarten sind nur mit einer äußerst dünnen und sehr schwach entwickelten Schicht von Bindegewebe versehen, und zwar nur mit einer Schicht von sehr spärlich hier und da dem Epithel anliegenden platten Zellen. In manchen Teilen der Leberschläuche sahen wir zwei Arten von Epithelzellen: a) körnchenreiche, cyanophyle, und b) mit ganz hellem Plasma versehene Zellen.

Zwischen den erwähnten Drüsenschläuchen finden wir im Inneren der Dorsalpapille sehr spärliches Bindegewebe und im basalen Teile der Papille unter dem Hautepithel liegende Längs-

¹⁾ PELSENER, P., Recherches sur div. Opisthobranches. Mém. cour. par l'Acad. Royal de Belgique. 1894.

muskelfasern, wie auch spärliche, ganz basal in der verengten basalen Stelle der Papille verlaufende einzelne zirkuläre Muskelfasern. Nachdem wir also den histologischen Bau der Papillen kennen gelernt haben, kehren wir zur Regeneration dieser Anhänge zurück.

Nachdem die Rückenpapille an ihrer Basis durchgeschnitten worden ist, kommt es momentan zur Verengung der Öffnung, wahrscheinlich infolge des starken Zusammenwirkens der zirkulären

Fig. 3.

Längsschnitt durch eine regenerierende Dorsalpapille (jüngeres Stadium).

e Hautepithel, *h* Leberschläuche, *g.a* albuminipare Drüsenschläuche, *g* Hautdrüsenzellen, *m* Muskeln.
(Ok. 2, S. hom. Imm. $\frac{1}{12}$ Zeiss.)

Muskeln, und die freien Ränder des Epithels wachsen zusammen, so daß selbst einige Stunden nach der Operation keine Wunde mehr sichtbar ist. Beim Durchschneiden der Rückenpapille werden natürlich auch die Leberschläuche und die Schläuche der albuminiparen Drüsen durchgeschnitten. Die einen und die andern schließen sich ebenfalls momentan zu, und zwar deshalb, weil sie aus einem sehr plastischen epithelialen Gewebe gebaut sind. Und nun fangen alle drei durchgeschnittenen epithelialen Organe zu wachsen an: das Hautepithel bildet eine kleine Ausstülpung, in welche gleichzeitig die anliegenden

blind zugeschlossenen Schläuche der albuminiparen Drüsen hineinwachsen; erst etwas später beginnen auch die zugeschlossenen angrenzenden Leberschläuche einzuwachsen, und zwar hauptsächlich in die Spalten zwischen den albuminiparen Drüsen und der äußeren Wand der Papille. Sehr bald dringen auch spärliches Bindegewebe

Fig. 4.

Längsschnitt durch eine regenerierende Dorsalpapille
(älteres Stadium).

e Hautepithel, *ga* albuminiparer Drüsenschlauch, *h* Leberschlauch,
g, g' Hautdrüsenzellen, *m* Muskeln. (Ok. 2, S. hom. Imm. 1/12 Zeiss.)

und Muskelfasern hinein, die die direkte Verlängerung der alten darstellen. Von den einzelligen subepithelialen Drüsen erscheinen zuerst die serösen, etwas später die mit Ausführungsgängen versehenen Schleimdrüsen.

Die Regeneration der Dorsalpapillen erfolgt also durch ein einfaches Weiterwachstum der durchgeschnittenen und zugeschlossenen Organe, es bildet sich hier keine eigentliche Narbe, es erscheint kein für viele andere Fälle so charakteristisches Wundgewebe an der Wundfläche, es erscheint keine Involution irgendwelcher Gewebe. Die

Ursachen dieser Erscheinung sind: 1) die kleine Fläche der Wunde und 2) die Einfachheit des Baues des entfernten Körperteils.

Die Regeneration der Papillen stellt aber nicht nur ein gewöhnliches Wachstum der betreffenden Organe dar, sondern unserer Meinung nach ist sie, wenigstens teilweise, eine Morphallaxis. Wir fanden überhaupt sehr selten Mitosen in den regenerierenden, wachsenden Organen der Papille, aber gleichzeitig

beobachteten wir eine Veränderung der Gestalten der Zellen, eine kolossale Verlängerung derselben mit gleichzeitiger Abplattung. Es genügt, die Fig. 3 mit der Fig. 4 zu vergleichen, um zu sehen, daß in Fig. 3, welche ein jüngeres Entwicklungsstadium einer Dorsalpapille darstellt, das Epithel etwas höher ist als in Fig. 4, wo die Kerne auch mehr abgeplattet und in der Längsachse der Papille ausgezogen sind; besonders interessant sind aber in dieser Hinsicht die Schläuche der albuminiparen Drüsen. In jüngeren Regenerationsstadien sind deren Epithelzellen kubisch oder sogar zylindrisch, in älteren (s. Fig. 3 und 4) werden sie sehr abgeplattet und kolossal ausgezogen in der Richtung der Längsachse des Schlauches, so daß dieselbe Zahl von Kernen auf eine viel größere Strecke Schlauchwand fällt, als in jüngeren Stadien. Dasselbe, obwohl in etwas geringerem Grade, ist auch beim Wachstum der Leberschläuche bemerkbar. Auf Kosten der Verringerung der Dicke der Epithelwände, sowohl der Hautdecke wie auch der albuminiparen Drüsenschläuche und der Leberschläuche, kommt es in hohem Maße zur Vergrößerung der Fläche dieser Bildungen und zum Wachstum des Ganzen. Besonders klar tritt das, wie schon erwähnt, in den albuminiparen Drüsenschläuchen, die am meisten ihre Oberfläche vergrößern, ein großes Lumen erhalten und Windungen machen, hervor. Wir können also sagen, daß die Regeneration der Dorsalpapillen, wenigstens in großem Maße, auf einem Wachstum, mit Morphallaxis verknüpft, beruht.

Erst in ganz späten Entwicklungsstadien kommt es wieder zur Verdickung der epithelialen Wände, die infolge der Morphallaxis zu dünn geworden waren.

B. Die inneren Prozesse bei der Regeneration der Tentakel mit einem Teile des Kopfes.

Wenn dem Tiere die Tentakel samt einem Teile des Kopfes bis vor den Augen (bis zum Niveau $c-c$, Fig. 1) abgetragen worden sind, so kommt es, wie wir bereits wissen, zur Regeneration dieses ganzen Körperabschnittes. Da hier eine große Wundfläche entsteht, so sind auch die Reparationsprozesse komplizierter, als nach dem Abtragen der Dorsalpapillen.

Infolge der Kontraktion der Muskulatur kommt es zuerst zu einer ziemlich großen Verengung der Wundfläche und der ganze Kopf zieht sich so stark nach hinten zusammen, daß die Fläche $c-c$ (Fig. 1) fast bis zum Niveau reicht, wo die Dorsalpapillen und

die lateralen Ausbreitungen des Körpers beginnen. Ein solches Zusammenziehen des Kopfes erleichtert in hohem Maße die Verschiebung des Epithels aus dem Rande der Wunde gegen die Wundfläche. An dieser letzteren erscheint somit sehr früh eine epitheliale Bedeckung, wobei die Zellen dieser Epithelschicht größtenteils viel höher sind als die des Epithels der Dorsalfläche und der Seitenteile des Körpers. Wir schließen daraus, daß diese früh erschei-

Fig. 5.

Ein kleiner Teil des Horizontalschnittes durch den regenerierenden Vorderkopfteil (6 Tage nach der Operation; der Schnitt war durchgeführt im Niveau *c-c* der Fig. 1). *e* Hautepithel, *b*, *b'* Bindegewebszellen, *a.D.* albuminiparer Drüsenschlauch, *l* Leukocyten, *m* Muskelfasern, *s*, *s'* Sarkocyten, *m'* junge Muskelfaserzellen. (Ok. 4, S. hom. Imm. $\frac{1}{12}$ ZEISS.)

nende Epitheldecke der Wundfläche hauptsächlich aus der Ventralfläche des Körpers stammt, wo nämlich die Epithelschicht viel höher (und bewimpert) ist als an anderen Stellen der Körperoberfläche. Wir bemerken schon jetzt, daß das von den Wundrändern stammende Epithel so reichlich über die Wundfläche verschoben wird, daß seine Fläche viel zu groß ist für die der Wunde, weshalb die Epithelschicht vielen Faltungen unterliegt und auch provisorische Ausstülpungen bildet (vgl. die Fig. 5), die später ausgeglichen werden. Bevor jedoch das Epithel die verhältnismäßig große Wunde bedeckt

(und auch nach dieser Bedeckung), strömen zu der Wundfläche zahlreiche Zellen, die ein Wundgewebe bilden.

Das Wundgewebe wird hauptsächlich von zweierlei Zellen gebildet; die größte Zahl derselben bilden Leukocyten oder Wanderzellen, die rundliche, rundlich-ovale, oft (am konservierten Materiale) mit kurzen stumpfen Pseudopodien versehene Elemente darstellen; das Plasma ist hell, oft von vakuolenartigem Bau, der Kern abgerundet und sehr oft polständig, besonders in den länglich-ovalen Zellen. Solche Zellen sehen wir in Fig. 5 *l* und in viel größerer Anzahl angehäuft in Fig. 6 *l*. Die zweite Zellenart sind Bindegewebszellen, welche spindelförmig, oft verästelt, und mit länglich-ovalem Kern versehen sind. Direkt unter dem Epithel, und teilweise bevor noch dasselbe die Mitte der Wundfläche bedeckt, häufen sich die Bindegewebszellen ziemlich dicht in der Mitte der Wundfläche als stark ausgezogene und mit langen, fast stäbchenförmigen Kernen versehene Elemente an. Wir sehen diese Bindegewebsselemente in Fig. 5 *b*, und die erwähnte Anhäufung von stark ausgezogenen Bindegewebszellen bei *b*!

Das aus ausgezogenen Bindegewebszellen und Leukocyten bestehende Wundgewebe ist aber überhaupt bei *Hermaea dendritica* sehr schwach entwickelt im Verhältnis zur kolossalen Entwicklung eines solchen Wundgewebes bei vielen anderen Mollusken, z. B. bei *Helix*¹⁾, wo es eine sehr dicke und ziemlich lang persistierende subepitheliale Schicht bildet und wichtigen Veränderungen unterliegt. Außer den zwei erwähnten Zellenarten finden wir im Wundgewebe eine Anzahl von Muskelfasern, dann einzelne große, aufgequollene, mit hellen Körnchen versehene Drüsenzellen, die sich sehr wahrscheinlich von den angeschnittenen albuminiparen Drüsenschläuchen und den Speicheldrüsen abgetrennt haben, da sie dem Habitus nach den Zellen dieser Drüsen ähneln; diese Zellen gehen wahrscheinlich sehr bald zugrunde, da die Kerne derselben einer energischen Fragmentation unterliegen. In Fig. 5 oben sehen wir zwei solche Elemente. Nahe der Ventralfläche finden wir auch im Wundgewebe viele Fußdrüsenzellen. Die durchschnittenen albuminiparen Schlauchdrüsen schließen sich bald blind (s. Fig. 5 rechts), nachdem, wie es scheint, von denselben hier und da einzelne Zellen sich abtrennten

¹⁾ Eine histologische Analyse dieses kolossal entwickelten Wundgewebes bei *Helix* wird nächstens in einer Arbeit des Herrn stud. phil. ZAWATKIEWICZ dargestellt werden, die im Zoologischen Institut der Lemberger Universität ausgeführt worden ist und demnächst im Drucke erscheint.

und zugrunde gingen. Was die Muskelfasern anbetrifft, so geht eine jedenfalls geringe Anzahl von alten Fasern in der nächsten Nachbarschaft der Wunde zugrunde, indem sie einem Zerfalle unterliegen, wozu die Leukocyten (Phagocyten) beitragen. Wir fanden Phagocyten in der nächsten Nachbarschaft der Muskelfasern, denselben anliegend, und in manchen Phagocyten beobachteten wir Vakuolen,

Fig. 6.

Die Bildung des neuen Mundes bei der Regeneration des vorderen Kopfstückes (Operationsschnitt war im Niveau *c-c* durchgeführt). Horizontalschnitt; etwa 17 Tage nach der Operation. *α.M.* neue äußere Mundöffnung, *M.R.* Mundröhre, *L.S.* ein Teil der Lobialscheibe, *Sch.* Schlundkopf, *K* Knorpelzellen, *R* ein Teil der Rodula. (Ok. 2, S. hom. Imm. $\frac{1}{12}$ Zeiss.)

in denen abgerundete Stückchen von Muskelfasersubstanz (mit Eosin rot, mit Eisenhämatoxylin schwarz gefärbt) lagen; eine solche Zelle ist in Fig 5 oben rechts abgebildet, wo sie einer Muskelfaser anliegt, welche am unteren Ende in Körnchen zerfällt. Die Frage, aus welcher Quelle die neuen Muskelfasern des Regenerates entstehen, konnten wir zurzeit nicht mit aller Bestimmtheit lösen, es scheint uns aber höchst wahrscheinlich zu sein, daß sie den alten entstammen, und zwar aus »Sarkocyten« sich entwickeln, die vom Sarkoplasma

und Kernen der alten Muskelfasern den Anfang nehmen. Wir fanden Bilder, die dafür zu sprechen scheinen. So sahen wir z. B. mit einer zugrundegehenden Muskelfaser Plasmamasse mit Kern innigst zusammenhängen; eine solche Zelle war dem Habitus nach etwas different vom Leukocyten, ihr Plasma tingierte sich intensiver, der Kern lag in der Mitte (in den Leukocyten ist der Kern zum größten Teil polständig); es ist also höchst wahrscheinlich, daß solche Zellen Produkte des Sarkoplasma und des Kerns sind. In Fig. 5 finden wir eine solche Zelle bei *s* und bei *s'*. Wir halten also diese Zellen

Fig. 7.

Der regenerierende Kopf mit Tentakeln (der Operationsschnitt wurde im Niveau *c—c* der Fig. 1 durchgeführt); etwa 17 Tage nach der Operation. Horizontalschnitt. *T* Tentakel, *A* Augen, *α.G.* albuminipare Drüsen-schläuche, *S* Schlundkopf. (Ok. 4, S. 16 mm Ap. 0,30 Zeiss.)

für Sarkocyten (Sarkoblasten). Und nun fanden wir auch in der Nähe von zugrunde gehenden alten Muskelfasern ziemlich große, spindelförmige Zellen, welche viel plasmareicher als die gewöhnlichen spindelförmigen Bindegewebszellen waren, intensiver sich färbten und mit länglich-ovalem Kerne versehen waren. Solche Zellen, die wir in Fig. 5. bei *m'* sehen, sind sehr wahrscheinlich junge Muskelfaserzellen, die sich aus den oben erwähnten Sarkocyten entwickelt haben. Alle diese Tatsachen führen uns also zu dem sehr wahrscheinlichen Schluß, daß die neuen Muskelfasern aus dem Sarkoplasma und Kernen der alten Muskelfasern entstehen, unter Bildung von Sarkocyten, die sich direkt in junge Muskelfaserzellen verwandeln.

Wir haben schon erwähnt, daß nach dem Abschneiden des vorderen Kopfteils (im Niveau der Linie $c-c$, Fig. 1) die neue Mundöffnung schon innerhalb einiger Tage sichtbar wird. Beim normalen Tier, wie überhaupt bei den Nudibranchiern, unterscheiden wir: die äußere Mundöffnung (»orificio orale esterno« von *Trinchese*), die Mundröhre (»tubo orale«), welche dorsal durch eine Lippenscheibe, reich an Muskeln, begrenzt wird (»cercine muscolare«); diese Lippenscheibe grenzt die Mundränder von dem stark entwickelten, verdickten Schlundkopfe (bulbus pharyngeus) ab. Bei der Ausführung der oben erwähnten Operation wird die Mundröhre quer durchgeschnitten. Die Bildung eines fehlenden Teiles der Mundröhre und der neuen äußeren Mundöffnung erfolgt auf folgende Weise. Die durchgeschnittene Mundröhre, deren epitheliale Wand aus einer Schicht hoher zylindrischer Epithelzellen mit basal liegenden Kernen gebildet ist, schließt sich nicht blind, sondern bleibt offen, obwohl die Ränder der Öffnung sich dem Mittelpunkt nähern, und somit verengt sich diese Öffnung sehr stark. Gleichzeitig aber fängt das Hautepithel an, die Wundfläche zu bedecken, und in der Mitte dieser letzteren bildet sich eine trichterförmige Vertiefung, wo die Epithelzellen anfangs weit voneinander und fast isoliert stehen, was darauf hinweist, daß die Epithelzellen hier etwa gleiten und sich verschieben, bis sie an die freien Ränder der durchgeschnittenen Mundröhre treffen. Ein solches interessantes Stadium sehen wir in Fig. 6, welche einen horizontalen Schnitt durch das Regenerat darstellt. Wir sehen hier, wie in der trichterförmigen Vertiefung die noch ziemlich lose stehenden kubischen Zellen der Epithelschicht schon dem hohen zylindrischen Epithel des alten Teiles der Mundröhre anliegen und mit demselben zusammenkleben. Die trichterförmige Vertiefung bildet die äußere Mundöffnung. Es kommt hier also zur Bildung dieser letzteren in möglichst einfacher Art und Weise; die durchgeschnittene Mundröhre schließt sich nicht, sondern bleibt durchwegs offen und ihre Epithelwand wächst einfach mit dem Epithel, das vom Hautepithel der Mundränder stammt, zusammen.

Was endlich die regenerierenden Tentakel anbetrifft, so entstehen dieselben erst nach der Bildung der äußeren Mundöffnung und sind anfangs von Gestalt der Katzenohren, an der Basis sehr verbreitert, distal zugespitzt; erst später nehmen sie die definitive Gestalt an. In die Anlagen der Tentakel dringt eine ganze Masse von Leukocyten- und Bindegewebszellen hinein. Erst etwas später

dringen in dieselben Muskelfasern und Ausstülpungen der albuminiparen Drüsenschläuche.

C. Die inneren Prozesse bei der Regeneration des Hinterteiles (Schwanzes) des Körpers.

Wir wissen, daß nach dem Abtragen des Schwanzes (im Niveau *b—b*, Fig. 1) derselbe restituiert wird. Nun möchten wir sagen, daß, wie bei der Regeneration der Rückenpapillen, bei der Neubildung des Schwanzes wir es zum Teil wenigstens mit einer Morphallaxis zu tun haben. Was die Wundheilung anbelangt, so kann man nur dasselbe wiederholen, was wir oben über die Wundheilung und Vernarbung der Wunde am Kopfe gesagt haben: Anhäufung von Leukocyten und Bindegewebszellen, ein starkes Zusammenziehen der Wundfläche, Verschiebung des Epithels auf diese letztere. Die verwundeten inneren Organe des Schwanzes, vorzugsweise die zahlreichen albuminiparen Drüsenschläuche, Leberschläuche, und die noch zahlreicheren Acini der hermaphroditischen Geschlechtsdrüse schließen sich blind und wachsen in die sich bildende neue Schwanzanlage hinein, ebenfalls wachsen in dieselbe die Fußdrüsen, Bindegewebe und Muskeln, zum größten Teil aber scheint hier bloß eine Translokation der schwach wachsenden Organe aus dem mehr vorderen in dem hinteren Körperabschnitt zustande zu kommen, weil der vordere Körperabschnitt etwas dünner wird in dem Maße, als sich hinten der fehlende Schwanzabschnitt differenziert. Der letztere erscheint dabei nicht als ein zuerst enger Regenerationskegel, sondern hat von Anfang an eine ebensolche Breite an seiner Basis als der vordere Körperabschnitt und erscheint anfangs nur kürzer als normal, indem er sehr allmählich die definitiven Größenverhältnisse annimmt. Bei diesem Wachstum des Schwanzes kommt in hohem Maße eine bloße Verschiebung der Organe nach hinten hin und ein schwaches Längswachstum der tubulösen Organe zustande, z. B. der albuminiparen Drüsenschläuche auf Kosten der Dicke ihrer Wände. Mit einem Worte, wir haben hier, ebenfalls wie bei der Restitution der Dorsalpapillen, eine möglichst einfache Regeneration, mit einer teilweisen Morphallaxis verbunden, vor uns.

Wir müssen hier noch bemerken, daß nach dem Durchschneiden des Tieres (im Niveau *b—b*, Fig. 1) sowohl der dorsale Teil des Körpers, in welchem zahlreiche Acini der hermaphroditischen Drüsen (g, Fig. 8) und auch zahlreiche albuminipare Drüsenschläuche und

Leberschläuche vorhanden sind, wie auch der viel längere und mehr abgeplattete Ventralteil oder Fuß abgeschnitten wird, in welchem

Fig. 8.

Sagittalschnitt durch das Hinterende des normalen Tieres. *a* albuminipare Drüse, *d* Dorsalpapille, *g* Gonade, *h* Leberschläuche, *m* Muskeln, *p* Fußdrüsen. (Ok. 2, S. 8 mm Ap. 0,65 Zeiss.)

Fig. 9.

Sagittalschnitt durch das regenerierende Hinterende (6 Tage nach der Operation). Buchstabenbezeichnung und Vergrößerung wie Fig. 8.

letzterem die zahlreichen Fußdrüsen (*p*) vorhanden sind, und der reich an Muskeln ist; in diesem ventralen Abschnitt dringen ebenfalls, aber nur wenige albuminipare Drüsenschläuche hinein. Bei der Regeneration dieses ganzen hinteren Körperteiles eilt zuerst der dorsale Teil dem ventralen voran, weil hier durch die Morphallaxis die tubulösen Organe (Geschlechtsacini, albuminiparen Drüsenschläuche und Leberschläuche) schneller nach hinten wachsen und sich verschieben, während der ventrale Fußteil, als mehr kompakt muskulös und ärmer an tubulösen epithelialen Drüsen, etwas lang-

samer regeneriert, wie wir es aus dem Vergleich der Fig. 9 mit Fig. 10 sehen, von welchen die erstere einen Sagittalschnitt durch

das Regenerat, 6 Tage nach der Operation, die letztere einen eben-
solchen Schnitt, 12 Tage nach der Operation, darstellt. Einen Teil
des Sagittalschnittes durch ein Präparat
derselben Schnittserie, aus welcher die
Fig. 10 stammt, sehen wir bei stärkerer
Vergrößerung in Fig. 11. Wir sehen hier,
daß das Epithel am Ventralteil des Fußes
hoch und flimmernd ist, wie im normalen
Fuße, wir finden auch hier die zahlreichen
Fußdrüsen, Leukocyten, Bindegewebszellen
und albuminiparen Drüsenschläuche,
die in das Regenerat eingedrungen sind.
Die Muskulatur des Regenerats ist, wie
schon erwähnt, ein Produkt der alten;
wahrscheinlich entwickelt sie sich auch
hier aus dem Sarkoplasma und Kernen
der alten Muskelfasern, teilweise bildet sie
aber, möglicherweise, eine direkte Ver-
längerung der alten Muskelfasern, wofür
einige von uns beobachtete Bilder zu
sprechen scheinen.

Fig. 10.

Sagittalschnitt durch das regenerierende
Hinterende (12 Tage nach der Operation).
Buchstabenbezeichnung und Vergröße-
rung wie Fig. 8.

Fig. 11.

Ein Teil des Sagittalschnittes durch den regenerierten Fuß (12 Tage nach der Operation).
Buchstabenbezeichnung wie in Fig. 8. Ok. 4, S. hom. Imm. $\frac{1}{12}$ ZEISS.

D. Einige allgemeine Schlüsse.

Aus den von uns oben dargestellten Beobachtungen über die Restitution der Nudibranchier folgen einige allgemeine Schlüsse, und zwar:

1) Es regenerieren hier nicht nur solche Körperteile, die leicht abgeworfen werden können (Autotomie), z. B. Dorsalpapillen und Tentakel, sondern auch Körperteile, die niemals spontan oder, sagen wir exakter, reflektorisch abgeworfen werden, wie der vordere Kopfteil und der Schwanz. Die Regenerationsfähigkeit ist also hier, wie in vielen andern Fällen, eine allgemeine biologische Funktion des Organismus, und in hohem Maße unabhängig von der Ausgesetztheit und von den durch Autotomie hervorgerufenen Bedürfnissen.

2) Bei *Hermaea dendritica* verläuft die Restitution in möglichst einfacher Art und Weise, fast ohne jegliche Metaplasien der Gewebe, fast ohne jegliche Umdifferenzierungen und Rückdifferenzierungen dieser letzteren, und hauptsächlich durch das Weiterwachstum der Organe von der Schnittfläche aus mit einer damit innigst verbundenen Morphallaxis. Eine solche einfache Art und Weise der Restitution bei unsern Mollusken steht, meinen wir, im innigen Zusammenhange mit dem histologischen Bau des Körpers derselben, da an der Schnittfläche (bei den von uns ausgeführten Operationen) hauptsächlich voneinander unabhängige epitheliale, drüsige, tubulöse Organe erscheinen, mit äußerst spärlichem Bindegewebe versehen, und das Epithel ein überhaupt sehr primäres, plastisches und zum Wachstum befähigtes Gewebe ist, und weiter, weil zwischen diesen Organen ein äußerst lockeres und zellenarmes Zwischengewebe sich vorfindet, das eine histologische Unabhängigkeit der erwähnten Organe bedingt. Ein viel komplizierterer Verlauf der Restitution bei manchen andern Mollusken, z. B. bei den Gasteropoden (*Helix*), ist u. a. eben dadurch bedingt, daß bei denselben ein kolossal entwickeltes, reichzelliges und hoch differenziertes Zwischengewebe zwischen den inneren Organen vorhanden ist. Es folgt aus diesen und ähnlichen Beobachtungen die Richtigkeit der von einem von uns¹⁾ schon mehrmals ausgesprochenen (J. NUSBAUM) Idee, daß die Art und Weise des Restitutionsverlaufes in erster Linie von den histologischen Eigentümlichkeiten des betreffenden Tieres abhängt.

¹⁾ NUSBAUM, J., Vergleichende Regenerationsstudien (Polychaeten). Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 79. 1905.