Regeneration und Übung.

Versuche an Amphiglena.

Von

Eugen Schultz,

Professor an der Hochschule für Frauen in St. Petersburg.

Mit 5 Figuren und 1 Diagramm im Text.

Eingegangen am 23. Oktober 1910.

In meinen jüngst erschienenen »Prinzipien der rationellen vergleichenden Embryologie« ist das Schlußkapitel dem Vergleiche morphologischen Geschehens mit der Handlung gewidmet. Bei diesem Vergleiche, der natürlich sowohl in der Handlung als in der Morphogenese das Wesentliche hervorheben mußte, fehlt es bald auf dieser, bald auf jener Seite an für den gegebenen Zweck brauchbaren Beobachtungen. Es fragt sich vor allem, ob Begriffe, auf denen die Handlung gleichsam aufgebaut ist, wie der Begriff des Versuchs und Irrtums, der Übung u. a., sich auch im morphologischen Geschehen offenbaren. Natürlich läßt sich dem Charakter des Analogieschlusses gemäß hier nie widerspruchsslose Sicherheit erzielen, er wirkt durch seine Masse und die Qualität dieser Masse. Aber er ist doch ein notwendiges Mittel der Erkenntnis, wie es noch jüngst MACH in einem geistreichen Kapitel nachgewiesen hat.

Was den Begriff der Übung betrifft, so wissen wir, daß jede unsrer Handlungen — also Bewegungen — besser und schneller verläuft, je öfter wir sie wiederholen.

Man mag die Übung bei höheren Tieren durch die Zunahme der Erregbarkeit der Nerven bei wiederholten Reizen erklären, bei Muskeln, Gelenken, Sehnen, Knochen durch funktionelle Anpassung. Wird die Wiederholung aber nicht durch genügende Ruhepausen unterbrochen, so hört die Steigerung der Leistungsfähigkeit plötzlich auf. Dieses Sinken der Leistungsfähigkeit, welches wir Ermüdung nennen, hat aber ihre Ursache in den Endorganen (Muskeln, Drüsen,

Sinnesorgane usw.). Ermüdung und Übung sind also auch auf physiologischem Gebiete sehr komplexe Erscheinungen, psychologisch dagegen ist Ermüdung ein einheitlicherer Begriff. Was die Ermüdung des Gedächtnisses betrifft, so ist sie eine »Abschwächung der Assoziabilität und Reproduzierbarkeit«, sie liegt nicht in den centralen Empfindungen als solchen, sondern in der Ordnung und dem Zusammenhange derselben (KÜLPE). Diese Abnahme der Aufmerksamkeit geschieht ziemlich plötzlich. Eine graphische Wiedergabe weist einen mehr oder weniger spitzen Winkel auf (vgl. BINET und HENRI) und ein schnelles Fallen der Produktionsfähigkeit.

Weisen nun die morphologischen Bildungsprozesse etwas Ähnliches auf? Wird auch ihre Tätigkeit bei Wiederholungen besser, und tritt auch hier endlich eine Ermüdung ein?

Es existieren in der Literatur einige Hinweise darauf. DRIESCH beobachtete bei *Tubularia*, daß, wenn sie einmal »heteromorph durch Lageveränderung einen Kopf gebildet, so geht die Reparatur desselben, wenn er abgeschnitten wird, schneller vor sich, als er zur Bildung das erstemal gebrauchte«. MORGULIS bemerkte bei *Lumbriculus*, daß ein mehrmals operiertes Stück in derselben Zeiteinheit mehr neues Gewebe produziert, als ein nur einmal operiertes. Dagegen schnitt SPALLANZANI den Schwanz eines *Triton* sechsmal ab, und jedesmal wurde er ebenso schnell wie das erstemal regeneriert. Auch C. MÜLLER beobachtete, daß *Lumbriculus* die verlorenen 25—28 Segmente bei 22maliger Operation immer in gleicher Zeit und Zahl regenerierte. Auch *Tubifex* lieferte, alle 14 Tage operiert, immer die gleiche Zahl Segmente in der gleichen Zeit. Nachher trat Erschöpfung ein. Analysiert man aber die Fälle C. MÜLLERS, so ist es nicht ausgeschlossen, daß doch eine jedesmalige Mehrleistung vorliegt, da sich die erwähnten Oligochaeten, bevor der Darm regeneriert ist, ja doch nicht ernähren können, also dasselbe, trotz Abnahme des Bildungsmaterials, in derselben Zeit geliefert wird.

An *Amphiglana*, einem kleinen, massenweise bei Neapel vorkommenden Polychaeten, zum Zwecke von Reductionsstudien beschäftigt, beschloß ich, seine große Regenerationsfähigkeit zur Erhellung der oben erwähnten Frage zu benutzen.

Amphiglana ist ein Wurm, dessen hinteres Ende zwei Pigmentflecken, dessen vorderes eine große Tentakelkrone trägt, auf dessen Hauptstrahlen Seitenäste sitzen. Die Regeneration der Tentakelkrone schien mir sehr geeignet für Untersuchungen über die Schnelligkeit der Regeneration; es lassen sich hier nämlich leicht einzelne Stufen,

also einzelne Stadien, unterscheiden, die scharf voneinander gesondert sind. Dieser Umstand macht die Tentakelregeneration für unsern Zweck besonders wertvoll, da er ermöglicht, nicht nur die Schnelligkeit der Bildung des ganzen entfernten Organs zu untersuchen, sondern auch, in welchem Tempo die Regeneration vor sich geht und ob dieses Tempo bei wiederholter Regeneration Veränderungen erleidet. Endlich haben wir, da ein gegliederter Bildungsprozeß vor-

Fig. 1.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 2.

liegt, nicht nötig, wie frühere Autoren, das Augenmerk auf die produzierte Masse des Gewebes zu richten, was hier auch schwer wäre, sondern auf die Gestaltung des Gebildes.

Die Regeneration verläuft in folgender Weise: Die Wunde schließt sich, zwei Höcker (Fig. 1) treten auf. Nach dem Auswachsen dieser Höcker erscheinen auf ihnen die ersten Anzeichen von Auswüchsen II. Ordnung (Fig. 2). Diese wachsen fingerförmig hervor (Fig. 3) und nachdem sie eine gewisse Länge erreicht haben, treten auf ihnen ganz in derselben Weise, wie sie selbst auf den Höckern erschienen, neue Auswüchse auf (Fig. 4). Wir haben also drei Etappen,

Fig. 5.

die sich scharf voneinander abheben und durch beistehendes Schema (Fig. 5) wiedergegeben werden können. Die Primärhöcker nenne ich der Bequemlichkeit wegen primäre Strahlen (I), die Tentakel Sekundärstrahlen (II), die Seitenäste dieser tertiäre Strahlen (III).

50 Amphiglenen wurden am 4. April hinter dem ersten oder zweiten Segment durchschnitten. Es war leider nicht möglich, bei allen Tieren den Durchschnitt eben genau an derselben Stelle zu machen, doch schien die Stelle des Durchschnittees in den engen Grenzen, zwischen denen sie schwankte, keinen besonders sichtbaren Einfluß auf die Regeneration auszuüben. Alle Würmer wurden in ganz gleichen Bedingungen und bei gleicher Zimmertemperatur gehalten. Das Wasser wurde gleich oft gewechselt, während der ganzen Versuchsdauer jeden zweiten Tag, so daß auch die Zusammensetzung desselben hier nicht in Betracht kommt. Der einzige Faktor, der hier nicht ausgeschlossen werden konnte, ist der innere Zustand des Tieres — seine Periodizität. Es ist natürlich sehr wahrscheinlich, daß ein Tier anders im Frühjahr als im Herbst, im Winter anders als im Sommer morphologisch reagiert, je nach seiner Geschlechtsreife usw. Die Periodizität wird bei Experimenten fast nie ausgeschlossen, oder müßten diese über ein Jahr sich erstrecken, und sie ist wohl oft die Ursache von Widersprüchen in den Resultaten verschiedener Forscher. Doch auch diese spielt wohl im gegebenen Falle für den Regenerationsprozeß keine so große Rolle, da die Experimente sich auf eine ziemlich geringe Zeitdauer (4. April bis 17. Mai) erstrecken. Man könnte ja noch einwenden, daß meine Resultate ungenau wären, da ich bei der Amputation ein bestimmtes Segment nicht immer mit gewünschter Genauigkeit einhalten konnte, ja, da ich nicht die vollständige Regeneration abwartete, ehe ich zu einer neuen Amputation schritt, die Amputationsstelle jedesmal unwillkürlich ein wenig caudalwärts fortrücken mußte. Dagegen muß ich erwidern, daß es ja als allgemeine Regel gelten kann, daß je weiter caudalwärts der Schnitt geführt wird, um so erschwelter die Regeneration der vorderen Körperhälfte ist, wir also das gegenteilige Resultat von demjenigen erwarten müßten, was wir erhielten.

Ich gehe zur Beschreibung der Resultate über:

I. Operation. Am 4. April wurden 50 Amphiglenen hinter dem ersten oder zweiten Segment durchschnitten. Am 3. Tage waren die ersten Anzeichen der Höcker — als der Primärstrahlen — zu sehen, am 4. Tage wuchsen diese aus, am 5. zeigten sich die Sekundärstrahlen, die in den nächsten Tagen zu Zipfeln auswuchsen.

Die II. Operation wurde unternommen, ehe noch die tertiären Strahlen sich zeigten. Die ersten Primärstrahlen traten am 2. Tage auf, die Sekundärstrahlen am 4., die tertiären am 9. Tage.

III. Operation. Die ersten Primärstrahlen wurden vom 1. bis 2. Tage angelegt, die Sekundärstrahlen am 3. Tage, die tertiären am 7. Tage.

Die IV. Operation erwies auch einige Beschleunigung. Die Anlage der Primärstrahlen geschah wie bei der III. Operation am 1.—2. Tage. Die ersten Sekundärstrahlen waren schon am Schlusse des 2. Tages zu sehen. Zu gleicher Zeit aber trat Erschöpfung ein und zum völligen Auswachsen fehlte die Kraft; die Gebilde wurden fehlerhaft.

Wenn wir unsre Resultate in einer kleinen Tabelle zusammenfassen, so sehen wir ein deutliches Kürzerwerden der Zeit, die die Bildung erforderte.

	Primärstrahlen	Sekundärstrahlen	Tertiärstrahlen
I. Operation . . .	3 Tage	5 Tage	
II. Operation . . .	2 -	4 -	9 Tage
III. Operation . . .	1—2 Tage	3 -	7 -
IV. Operation . . .	1—2 -	2—3 Tage	

Wenn wir die Entwicklung jedesmal durch eine Linie wiedergeben, so erhalten wir folgende graphische Tabelle:

Man sieht mit jeder folgenden Operation ein bedeutendes Vorrücken der Linien nach links, was bedeutet, daß die Bildungen immer schneller geschaffen werden. Dabei gehen die Linien strahlenförmig auseinander, die Distanzen zwischen ihnen werden bei der weiteren Entwicklung größer, was besagen will, daß in allen Stadien ungefähr die gleiche Zunahme der Bildungsgeschwindigkeit zu bemerken ist.

Wodurch könnte nun die Beschleunigung dieser Bildungsprozesse hervorgerufen sein? Die äußeren Verhältnisse bleiben dieselben. Das Bildungsmaterial nimmt nicht nur nicht zu, sondern stetig ab, da das Tier bis zur Regeneration einer neuen Mundöffnung hungert. Man kann getrost sagen, daß alle augenscheinlich berechenbaren »äußeren« Umstände eine Verlangsamung der organogenetischen Prozesse erwarten lassen. Wenn dieselben dennoch schneller und schneller verlaufen, so kann ich es nur mit der Erfahrung vergleichen, die wir an uns machen, daß wir nämlich einen Prozeß das zweitemal besser vollführen als das erstemal, das drittemal besser als das zweitemal usw. Es ist das, was wir Übung nennen. Daß zur Übung nicht das Nervensystem unumgänglich notwendig ist, und nicht nur durch das Eingefahrensein der Nervenbahnen erklärt werden kann, beweisen auch einige Handlungen der Protozoen und die Tätigkeit der Leucocyten, an die ja kein Nerv herantritt; auch ist die Übung, wie ich oben erwähnt habe, ein komplexer Begriff (WUNDT u. a.).

Das Faktum, daß durch Übung das Resultat der Regeneration verbessert wird, braucht nicht metaphysisch und nicht psychologisch aufgefaßt zu werden. Wir können es unter den von ROUX gegebenen Begriff der funktionellen Anpassung bringen, wenn wir annehmen, daß trotz der Abnahme an Bildungsmaterial die Regenerationsstelle trophische Reize aussendet, deswegen besser und besser ernährt wird und deswegen in kürzerer Zeit dasselbe schafft. Ich bin bereit anzunehmen, daß der Mechanismus eben ein solcher ist. Für meine Anschauung wäre es nur wichtig, zu konstatieren, daß hierin kein prinzipieller Unterschied zwischen der Einübung einer Handlung und einem morphologischen Prozesse existiert.

Sehr charakteristisch sowohl für jede Handlung, als auch für mehrmalige Regeneration ist das plötzliche Ermatten, welches unordentliche, schlechte Regenerate ergibt, die nach der vierten Operation in den späteren Tagen auftreten. Sehr typisch ist es, daß viele Tiere die Regeneration nicht zu Ende führten und tagelang

kein weiteres Wachstum und keine weitere Differenzierung aufwiesen. Bei vielen waren die Sekundärstrahlen fast ganz unbeweglich, trotzdem das Tier nicht tot war. Es wurden also unzweckmäßige Gebilde geschaffen — monströse. Dieses scheint mir aber doch nicht durch die Erschöpfung des Materials allein erklärlich zu sein, nicht allein durch die mangelhafte Ernährung des Regenerates. Wir sehen hier eine mangelhafte Verwendung des Materials, eine Erschöpfung der Bautätigkeit, wie wir sehen, wenn wir z. B. ein Kind viele Male hintereinander denselben Gegenstand zeichnen lassen. Es zeichnet ihn jedesmal schneller und besser, dann plötzlich aber wird seine Zeichnung unharmonisch, unordentlich, mißgebildet, unbeendet — schlecht. Zu der physischen Ermüdung tritt die geistige; — die Aufmerksamkeit ist geschwächt usw., erklären wir es beim Kinde: wie wir sie bei morphologischen Prozessen erklären, kann nur eine Analyse lehren, die auf Grundlage umfassender Untersuchungen in dieser Richtung gemacht werden muß.

Daß trotz der Ermattung und Materialabnahme dennoch das Tier die Regeneration nicht unterbricht, sondern fortsetzt, selbst wenn sie dieselbe mit dem Tode bezahlt, hat seine Analogie in Instinkten. So fährt die Raupe, deren Gespinnst immer wieder zerstört wird, in der Reparatur desselben fort, bis sie vor Ermattung stirbt.

Man kann ja angesichts der eben beschriebenen Experimente auch auf andre Ideen kommen und sich vorstellen, daß bei der Regeneration ein Reserveidioplasma aktiviert wird, ungefähr in der Art, wie es sich WEISMANN denkt, und da der Vorrat an Reserveidioplasma ein begrenzter ist, auch die Zahl der Regenerationen prä-determiniert sei. Das plötzliche Aufhören der Regeneration wäre dadurch gut erklärt; daß nicht alle Individuen genau zu gleicher Zeit ihre Regenerationsfähigkeit einbüßen, könnte man durch Schwankungen in der Zahl der Reservedeterminanten erklären. Dann könnten wir dem Begriffe der Ermüdung seinen rein psychischen Charakter lassen, dem vom parallelistischen Standpunkte hier Materialmangel entspräche. Auch dann aber wäre die Analogie zwischen Handlung und morphologischem Prozesse hier nicht aufgehoben.

Hier ließe sich durch umfassendere Experimente als die meinigen, die nur nebenbei gemacht sind, manches genauer analysieren. Auch die Teratologie würde dabei nicht leer ausgehen, da die letzten Regenerate wahrscheinlich immer einen reichen Schatz auch für die causale Forschung wichtiger Mißgestalten zutage fördern würden.

Literaturverzeichnis.

- BINET et HENRI, La fatigue intellectuelle. Paris 1898.
DRIESCH, H., Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. I. Tubularia. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. V. 1897.
KÜLPE, Grundriß der Psychologie. 1893.
MACH, Erkenntnis und Irrtum.
MORGULIS, S., Observations and Experiments on Regeneration in Lumbriculus. Journ. Exper. Zool. Vol. IV. 1907.
MÜLLER, CONRAD, Regenerationsversuche an Lumbriculus variegatus und Tubifex rivulorum. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXVI. 1908.
SPALLANZANI, Prodromo. 1770.
WUNDT, Grundzüge der physiologischen Psychologie. III. Aufl.
-