Bemerkungen über Regeneration.

(1. Über die Regeneration des Rumpfes bei Pantopoden. 2. Zur Theorie der Regenerationserscheinungen.)

Von

Jacques Loeb

University of Chicago.

Mit 3 Figuren im Text.

Eingegangen am 10. Februar 1895.

1) Es wird meines Wissens bis jetzt allgemein angenommen, dass bei Arthropoden nur eine Regeneration der abgeschnittenen Extremitäten möglich ist, dass dagegen die abgeschnittenen Segmente des Rumpfes nicht neugebildet werden. Nach Versuchen, die ich in Woods Holl im verflossenen Jahre anstellte, bilden jedoch die Pantopoden, oder zum mindesten eine Form derselben, *Phoxichilidium maxillara*, eine Ausnahme von dieser Regel.

Der Rumpf von *Phoxichilidium maxillara* (Fig. 1) ist etwa 1 cm lang. Das Thier bleibt wochenlang in einer Schale mit Seewasser am Leben. Es ist wie die meisten frei beweglichen Bewohner der Oberfläche des Meeres positiv heliotropisch¹⁾. Halbirt man den Körper dieses Thieres durch einen Querschnitt (bei *a*, Fig. 1), so ist jedes Theilstück noch im Stande Lokomotionen auszuführen. Setzt man derartige Theilstücke dem Lichte aus, so findet man, dass die oralen Stücke nach wie vor positiv heliotropisch sind, während die aboralen Stücke sich unabhängig vom Lichte bewegen. Die letzteren machen aber überhaupt wenig Progressivbewegungen.

Dass verstümmelte Pantopoden am Leben bleiben können, hat schon DOHRN beobachtet. Er bemerkt darüber: »Ich habe beobachtet,

¹⁾ Über den Einfluss von Heliotropismus und Geotropismus auf die Tiefenvertheilung der Seethiere vgl. PFLÜGER's Archiv Bd. 54, pag. 103—107.

dass Individuen tagelang fortlebten, wenn auch alle Extremitäten durchschnitten wurden, ja ich habe ein weibliches Exemplar von Barana Castelli quer durchschnitten, den vorderen Körpertheil anatomirt, den hinteren aber, welcher die Extremitäten V—VII trug, noch volle 4 Wochen am Leben erhalten ¹⁾.« Diese Beobachtung von DOHRN war mir unbekannt und so stellte ich eingehendere Versuche über den Gegenstand an. Es gelang mir nicht nur Rumpfstücke mit mehreren Segmenten, wie im Falle von DOHRN, wochenlang am Leben zu erhalten, sondern auch einzelne Körpersegmente mit nur einem Beinpaar. Thiere, welche ich der Länge nach halbirt hatte, blieben nicht am Leben. Ich halte es aber für möglich, dass weitere Versuche in dieser Richtung von besserem Erfolge begleitet sein werden.

2) Bei Thieren, deren Körper zwischen dem zweiten und dritten Beinpaar durchschnitten war (bei *a*, Fig. 1), wurden die abgeschnittenen Rumpfssegmente neugebildet. Diese Regeneration war namentlich deutlich bei den oralen Hälften der Thiere, die die hinteren

Segmente zu ersetzen hatten (Fig. 2 und 3). Bei den aboralen Hälften konnte ich dagegen nur eine Anschwellung am vorderen Ende wahrnehmen. In dieser Anschwellung war in einigen Fällen eine komplizierte Neubildung¹ erkenntlich. Ich musste leider die Beobachtung abbrechen, bevor der Regenerationsprozess abgelaufen war.

Die beobachtete Neubildung der hinteren Rumpsegmente wollen wir etwas näher diskutieren. In Fig. 2 besteht das regenerierte Stück ab aus drei Segmenten; bei c ist jedoch die Einschnürung nicht so tief wie sonst in einem Gelenke. In Fig. 3 ist das neugebildete Stück ab aus vier statt der zu erwartenden drei Segmente zusammen-

Fig. 1.

¹⁾ A. DOHRN, Fauna und Flora des Golfes von Neapel. III. Pantopoda. Leipzig 1881. pag. 81.

gesetzt. Das Vorhandensein eines überzähligen Segmentes könnte vermuthen lassen, dass das neugebildete Stück vielleicht im Laufe der Zeit sich zu einer Extremität entwickelt haben würde, dass es sich also um die Bildung eines Beines an Stelle des abgeschnittenen Rumpfstückes gehandelt habe, ein Fall, den ich als Heteromorphose bezeichnete. Allein HOEK¹⁾ führt an, dass bei Ammonothen das Abdomen nicht selten Spuren einer Segmentation zeigt. Ich habe das in Fig. 3 gezeichnete Thier in Serienschritte zerlegen lassen und die Schnitte mikroskopisch untersucht. Der Darm setzte sich in den vorderen Theil des regenerirten Stückes fort. Im Übrigen aber waren die Gewebe wenig differenzirt.

Fig. 2.

Fig. 3.

3) Die neugebildeten Stücke *ab* der Figur 2 und 3 waren nicht etwa allmählich zum Vorschein gekommen und dann stetig größer geworden, sondern sie waren eines Morgens in der relativen Größe und Differenzirung vorhanden, in der sie abgebildet sind, während am Tage vorher keine Neubildung sichtbar gewesen war. Da jedes operirte Thier isolirt in einem Glase gehalten wurde, auf dem seine Geschichte bemerkt war, und da ferner jedes Thier täglich untersucht wurde, so schließe ich daraus, dass die Regeneration und das Wachsthum der neuen Stücke langsam unter der Haut stattfand, und dass bei der nächsten Häutung das bis dahin neugebildete Stück plötzlich frei zu Tage trat. Dass die verstümmelten Pycnogoniden sich wiederholt häuteten, habe ich beobachtet. Ich gedenke diese

¹⁾ HOEK, Nouvelles études sur les Pycnogonides. Arch. de zool. expériment. T. IX. 1881.

Versuche in diesem Jahre wieder aufzunehmen und die noch bestehenden Lücken in der Beobachtung auszufüllen.

II. Zur Theorie der Regenerationserscheinungen.

1. Die Unterbringung der Pantopoden im natürlichen System auf Grund ihrer morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Eigenthümlichkeiten ist auf Schwierigkeiten gestoßen. Es möchte unter solchen Umständen nahe liegen, das physiologische Verhalten zu Hilfe zu ziehen. Wer nach den hier mitgetheilten Thatsachen über Regeneration der Pantopoden urtheilen wollte, würde vielleicht anzunehmen geneigt sein, dass die Pantopoden den Anneliden besonders nahe stehen. Allein in dieser Form wäre der Schluss ungenau, da ja bekanntlich eine ganze Gruppe der Anneliden, die Hirudineen, die abgeschnittenen Körpersegmente nicht regeneriren, obwohl die Stücke eines der Quere nach durchschnittenen Blutegels mehr als ein Jahr lang am Leben bleiben können. Man müsste also konsequenter Weise weiter folgern, dass die Pantopoden den Chaetopoden näher stehen, als die Hirudineen, was ja auch morphologisch wieder absurd wäre.

2. Man begegnet sehr häufig der Behauptung, dass das Regenerationsvermögen der Thiere um so mehr abnimmt je höher wir im System aufsteigen. Erst neuerdings ist diese Ansicht von NUSSBAUM in sehr bestimmter Form ausgesprochen worden: »Der Grad des Regenerationsvermögens der Organismen ist proportional der ihnen auf Grund ihrer Eigenschaften im System angewiesenen Stellung und nimmt nach oben hin ab¹⁾«. Diese Behauptung geht, wie die eben erwähnten Thatsachen schon erkennen lassen, zu weit. Wir finden vielmehr in jeder der großen Gruppen des Thierreichs Arten mit größerem wie mit geringerem Regenerationsvermögen. Der Salamander regenerirt den abgeschnittenen Schwanz sammt Wirbelsäule und Rückenmark und darf in dieser Hinsicht den Chaetopoden und Pantopoden an die Seite gestellt werden. Auf der anderen Seite sind die Blutegel bei einer Verstümmelung ihres Körpers nicht viel besser daran als der Mensch: Sie können den Amputationsstumpf nur überhäuten. Will man also die Regenerationsfähigkeit der Thiere für phylogenetische Zwecke verwerthen, so darf das nur in Bezug auf die Angehörigen ein und derselben größeren morphologischen Gruppe geschehen. Nach SACHS sind überhaupt »im

¹⁾ NUSSBAUM, Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn, 5. Nov. 94.

strengen Sinne ‚verwandt‘ nur die Formen derselben Gruppe unter sich, sie haben mit denen einer anderen Gruppe phylogenetisch nichts gemein; jede morphologische Gruppe ist sozusagen ein Pflanzenreich für sich¹⁾.

Ob aber selbst innerhalb einer der phylogenetischen Gruppen im Sinne von SACHS das Regenerationsvermögen einer Species eine einfache Funktion ihrer Stellung in der Gruppe ist, ist einstweilen aus Mangel an Thatsachen nicht zu entscheiden. Meine Versuche über die Gehirnfunktionen der Würmer ergaben, dass kein Parallelismus besteht zwischen diesen Funktionen und der systematischen Stellung der einzelnen Species. Noch weniger besteht ein derartiger Parallelismus in Bezug auf die Tropismen, die sich ja überhaupt relativ leicht durch äußere Umstände abändern lassen. Wenn es nun aber auch nicht richtig ist, dass die Regenerationsfähigkeit um so mehr abnimmt je höher das Thier im System steht, so ist doch wohl das Folgende richtig, dass die Zahl der Species, die vollkommene Regenerationsfähigkeit besitzen, in den Gruppen der Coelenteraten und Würmer relativ größer ist als in den Gruppen der Arthropoden und Wirbelthiere.

3. Im Allgemeinen wird es auch zutreffen, dass das Regenerationsvermögen des Embryos vollkommener ist, als das des ausgewachsenen Thieres. Die junge Froschlarve regenerirt nach SPALLANZANI das abgeschnittene Bein, während das beim erwachsenen Frosch nicht mehr möglich ist. Wer annimmt, dass das Regenerationsvermögen um so stärker ist je niedriger die Stellung des Thieres im System ist, wird jenes Verhalten des Embryos auf Grund des »biogenetischen Grundgesetzes« sehr natürlich finden. Wenn wir aber das vorhin Gesagte berücksichtigen, dass die Regenerationsfähigkeit keine einfache Funktion der systematischen Stellung des Thieres ist, so wird uns auch das »biogenetische Grundgesetz« nicht förderlich sein.

Die Erklärung der größeren Regenerationsfähigkeit des Embryo ergibt sich in einfacher Weise aus der SACHS'schen Theorie der Organbildung. SACHS nimmt bekanntlich an, dass die Form der Organe durch spezifische Substanzen bestimmt wird, und dass wir eben so viele spezifische organbildende Substanzen in einer Pflanze anzunehmen haben, als verschiedene Organformen in derselben vorhanden sind. Diese Substanzen sind aber keineswegs alle im Keim

¹⁾ J. v. SACHS, Mechanomorphosen und Phylogenie. Flora, 1894. pag. 219.

schon fertig gebildet, sie entstehen vielmehr durch chemische Umsetzungen im Laufe der Entwicklung aus der Keimsubstanz. »Wenn Anfangs nur sprossbildende und wurzelbildende Stoffe entstehen, so wird eben durch diese unter dem Einfluss der äußeren Einwirkungen nach und nach eine andere Kategorie von Stoffen erzeugt, die sich endlich in den männlichen und weiblichen Geschlechtszellen in ihrer reinsten Form darstellen; wir können uns den Vorgang ähnlich vorstellen, wie die auf einander folgenden Prozesse in einer chemischen Fabrik, wo aus dem ursprünglichen Rohmaterial nach und nach chemische Verbindungen der mannigfaltigsten Art entstehen, bis endlich das werthvollste Produkt, vielleicht nur in äußerst kleiner Menge zur Reindarstellung gelangt¹⁾.« Im Sinne dieser Theorie werden wir annehmen müssen, dass im thierischen Ei zunächst specifische Ektoderm- und Entodermsubstanzen vorhanden sind, aus denen sich im Laufe der Entwicklung durch chemische Umsetzungen solche Verbindungen bilden, die Epithelzellen, Leberzellen, Periostzellen etc. specifisch eigenthümlich sind. Fragen wir wie sich nun nach dieser Theorie ein Thier, das volle Regenerationsfähigkeit zeigt (*Planaria torva*), von einem Thier unterscheidet, das den Amputationsstumpf nur zu überhäuten vermag (*Hirudo*), so wird die Antwort, wie mir scheint, die sein müssen: Beim Blutegel ist das gesammte Ausgangsmaterial (die Eisubstanz) zur Erzeugung von specifischeren organbildenden Substanzen aufgebraucht worden, bei der Planarie wird nicht alles »Rohmaterial« umgesetzt. (Dagegen ist beim Blutegel genug epithelbildendes Material vorhanden, um epitheliale Defekte zu ersetzen.)

In der embryonalen Entwicklung wird nun um so mehr »Rohmaterial« in specifische organbildende Substanzen verwandelt, je mehr Organe gebildet werden, je weiter also der Embryo in der Entwicklung fortschreitet. Es ist desshalb zu verstehen, dass bei manchen Thieren, bei denen das »Rohmaterial« in beschränkter Menge angelegt wird, das Regenerationsvermögen in früheren embryonalen Stadien vollkommener ist als in späteren.

Wenn aber in dieser Weise das Regenerationsvermögen abhängt von der Differenz zwischen Anlage resp. Bildung und Umsetzung von ursprünglichem »Rohmaterial«, so ist auch kein Grund vorhanden, warum das Regenerationsvermögen eine Funktion der Stellung

¹⁾ J. v. SACHS, Stoff und Form der Pflanzenorgane, Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg. Bd. II, pag. 457.

einer Species im System sein sollte. Wir können ganz gut verstehen, dass bei einer Form diese Differenz relativ groß ist, während sie bei einer anderen Form derselben Gruppe früher oder später im embryonalen Zustand Null wird. Wir dürfen aber erwarten, dass wir dem letzteren Fall relativ häufiger begegnen werden bei den höher differenzirten Gruppen der Arthropoden und Wirbelthiere was ja auch zuzutreffen scheint. Wie man sich die Rolle der organbildenden Substanzen bei der Regeneration vorzustellen hat, hat SACHS in seinen Abhandlungen über »Stoff und Form der Pflanzenorgane« gezeigt. Dass mit den Vorstellungen von SACHS die Vorgänge der Regeneration, Heteromorphose und Ontogenese bei Thieren im Einklang stehen, habe ich an mehreren Stellen nachzuweisen versucht¹⁾.

¹⁾ Untersuchungen zur Physiologischen Morphologie der Thiere II. Würzburg 1891, und: On Some Facts and Principles of Physiological Morphology. Lectures delivered at Woods Holl 1893.