

Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmafsentheile (Polydaktylie) bei den Amphibien.

Von

Dietrich Barfurth.

[Aus dem vergleichend-anatomischen Institut der kaiserlichen
Universität Jurjew (Dorpat).]

Hierzu Tafel V.

1. Einleitung.

Die nachfolgend mitzutheilenden Versuche bilden einen ersten kleinen Beitrag zur experimentellen Lösung der Fragen über die Entstehung von überschüssigen Gliedmaßen und Gliedmaßentheilen, sowie über die morphologische Bedeutung der »Polydaktylie«. Bei dem großen Interesse, welches gerade in der Gegenwart diesen Fragen entgegengebracht wird, ist es einigermaßen auffallend, dass der Weg des Experiments zur Entscheidung strittiger Punkte bisher nur von wenigen Forschern und meist ohne zielbewusstes Vorgehen beschritten worden ist. Das erklärt sich zum größten Theil wohl daraus, dass das geeignete Material zu diesen Versuchen nicht ohne Weiteres immer vorhanden ist und dass die Versuche selber sich über eine verhältnismäßig lange Zeitdauer erstrecken; denn die Gliedmaßen regeneriren nun einmal nicht so schnell. Selbst junge Amphibien brauchen zur Regeneration derselben 1—2 Monate; bei einem Proteus war nach einer Beobachtung von GOETTE (15, pag. 32) die Regeneration eines Beines erst 1½ Jahre nach erfolgter Amputation eingetreten und nach SPALLANZANI ist ein volles Jahr nicht genügend, dass die regenerirten Knochen der Tritonen ihre natürliche Festigkeit erlangen (13a, pag. 18).

Die normale Regeneration der Extremitäten ist gerade bei Amphibien am meisten studirt worden, weil diese für solche Versuche

die einzig brauchbaren Objekte darbieten. Die ältere Litteratur darüber hat FRAISSE (13a, pag. 12 ff.) zusammengestellt. In der neuesten Zeit haben besonders GOETTE (15) und FRAISSE (13a) die Regeneration der Gliedmaßen bei den Amphibien eingehend behandelt. Ich werde auf diese Arbeiten noch öfter zurückkommen.

Für meine Zwecke kommen nun besonders gewisse »Monstrositäten« bei der Regeneration von Gliedmaßen in Betracht, die dem Gebiet der abnormen Regenerationserscheinungen angehören. Dieses Gebiet ist vorläufig noch eine terra incognita, wird aber nach meiner Ansicht für die indirekte, regenerative Entwicklung (ROUX) — und vielfach wohl auch für die direkte! — eine ähnliche theoretische Bedeutung erlangen, wie sie den »Missbildungen« jetzt schon für die Ontogenese beigemessen wird¹⁾.

Die ersten Beobachtungen über Monstrositäten bei der Regeneration von Gliedmaßen wurden schon von dem Altmeister der experimentellen Regeneration, SPALLANZANI, und seinem Freunde BONNET mitgetheilt (9, 1777, pag. 397). Bemerkenswerth sind besonders diejenigen Experimente von BONNET, in denen er die Hand eines Triton nicht, wie es gewöhnlich von den Experimentatoren geschah, der Quere nach amputirte, sondern der Länge nach spaltete oder schräg abschnitt. Er konstatierte auch bei den so operirten Händen entweder Regeneration der normalen Fingerzahl (4) oder auch überschüssiger Finger.

Im Jahre 1828 beschrieb VON SIEBOLD (24) in seiner Dissertation drei schwarze Tritonen (*Triton cristatus*), bei welchen ein einzelner Finger der Hand oder auch Zehen der hinteren Extremität in eigenthümlicher Weise gespalten waren. Er zeichnet diese Abnormitäten Fig. 20—24, und der Figurenerklärung — die Tafeln fehlen in dem mir zur Verfügung stehenden Exemplar seiner Dissertation — entnehme ich die Angabe, dass er an einem dem Knie entsprossenen Fußrudiment zwei Zehen fand (24, pag. 30).

Besonders interessant sind die Beobachtungen von DUMÉRIL (11), die ich später noch heranziehen will. An dieser Stelle begnüge ich mich mit der Reproduktion einer Stelle aus FRAISSE's Litteraturangaben: »So bildet vor Allem DUMÉRIL eine ganze Reihe Monstrositäten, die er an Axolotln beobachtet, ab. Dieselben beziehen

¹⁾ So sagte schon BONNET (9, 1777, pag. 403): »Ainsi, ce que nous nommons une anomalie ou une monstruosité, est la suite nécessaire de ces loix admirables qui régissent le monde organique, et conséquemment, une confirmation de l'existence de ces mêmes loix.«

sich besonders auf die Bildung der Zehen und sind sicher sämmtlich durch abnorm verlaufene Regeneration in dieser Weise deformirt. Dann gehören hierher die oftmals beobachteten Tritonen mit abnorm gebildeten Extremitäten und der Triton mit 5 Beinen, welchen REUTER¹⁾ in der naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Chemnitz vorzeigte. Sehr unwahrscheinlich ist es mir jedoch, dass die überzähligen Extremitäten der Anuren durch eine abnorm verlaufende Regeneration entstanden sein sollten, unter ähnlichen Bedingungen, wie die doppelten Schwänze der Eidechsen. Auffallend ist allerdings die große Zahl der beobachteten Fälle, denn GERVAIS, DUMÉRIL, CISTERNAS und GIEBEL beschreiben Batrachier mit überzähligen Extremitäten und ich selbst habe Gelegenheit gehabt, bei Herrn Dr. FRÖHLICH in Aschaffenburg einen lebenden Frosch mit drei Hinterbeinen zu sehen. Auch LEYDIG erwähnt eine Anzahl von Missbildungen, deren Entstehung nicht klar ist (13a, pag. 34—35). Die skeptische Äußerung FRAISSE's in Betreff der Extremitäten-Regeneration bei Batrachiern ist veranlasst durch die negativen Resultate seiner Experimente über diesen Punkt. In wie fern sie berechtigt ist, will ich im nachfolgenden Aufsatz besprechen.

Auch GOETTE hat in seinem bekannten Werk (15) über diesen Punkt eine Mittheilung gemacht. Er sagt (pag. 21—22): »Bekanntlich sind monströse Extremitäten keine seltene Erscheinung bei den Molchen. Schon VON SIEBOLD sprach die Ansicht aus, dass sie in der Regel nicht angeboren, sondern Regenerationsprodukte seien; und nach meinen Erfahrungen muss ich ihm beistimmen. Zu den gewöhnlichsten dieser Monstrositäten (unter denen ich übrigens auch eine ausgebildete dreifingerige Hand beobachtete) gehören die überzähligen Finger und Zehen, welche durch dichotomische Theilungen eines solchen Gliedes entstehen; an einem Fuße fand ich die dritte Zehe von der ersten Phalanx ab so getheilt und am zugehörigen dritten Metatarsus noch eine seitlich hervorgewachsene Zehe, welche mit der zweiten verwachsen war. Am merkwürdigsten war dabei, dass diese zweite Zehe auf einem überzähligen Tarsale m IV aufsaß, welches rein knorpelig war und schon dadurch auf

¹⁾ Diese Angabe REUTER's soll nach FRAISSE (13a, pag. 34, Anmerkung 9) in den Berichten der naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Chemnitz, 1875, pag. 26, enthalten sein. Hier muss sich bei FRAISSE ein Druckfehler eingeschlichen haben, denn ich finde sie an der angegebenen Stelle nicht. Ich wiederhole also diese Angabe, wie die nachfolgenden dieses Citats lediglich nach der oben bezeichneten Stelle aus FRAISSE's Werk.

eine Regeneration hinwies. WIEDERSHEIM hat offenbar einen ganz ähnlichen Fall beobachtet.«

An der hier angezogenen Stelle sagt WIEDERSHEIM (28, pag. 149 bis 150): »Schließlich gedenke ich noch eines Falles, den ich bei *Trit. cristatus* beobachtete. Ich fand nämlich aus der ersten Phalanx der vierten und der dritten Zehe eines ausgewachsenen Thieres eine zweite Zehe mit je zwei äußerst feinen Phalangen hervorgesprosst, was mich an und für sich nicht befremdet hätte, da seit SIEBOLD's Untersuchungen »de Salamandris et Tritonibus« bekannt ist, dass nach Setzung einer Wunde die Reproduktionskraft dieser Thiere geradezu zu einer Hyperproduktion gewisser Theile führt, wenn ich nicht zugleich eine Vermehrung der Tarsal-Knochen bis auf neun¹⁾ beobachtet hätte. Jeder Metatarsus saß einem eigenen Tarsale auf und es war dadurch für das Thier gewissermaßen ein zweiter Larvenzustand gegeben.«

LEYDIG äußert sich an der von FRAISSE angezogenen Stelle dahin, dass er die Fälle für »bedeutsam« hält, »wenn eine Art Finger etwas entfernt von den übrigen echten Fingern oder Zehen auftritt. Ich habe anderwärts (Bau der Zehen der Batrachier und die Bedeutung des Fersenhöckers, *Morphol. Jahrbuch*, Bd. II, pag. 191) schon auf eine hierher gehörige von mir an *Bombinator igneus* gemachte Beobachtung hingewiesen« (21, pag. 157). LEYDIG's Angabe erinnert mich in der That an gelegentliche Befunde bei meinen Regenerationsstudien am Axolotl; indessen lässt sich bei LEYDIG's Objekten nicht feststellen, dass eine Regeneration vorliegt.

Die umfangreiche Litteratur über Polydaktylie bei anderen Wirbelthierklassen gehört nicht direkt hierher, steht aber mit den hier zu behandelnden Fragen in so innigem Zusammenhang, dass ich später noch darauf zurückkommen muss. Die Arbeit von VULPIAN (27) habe ich mir leider nicht verschaffen können.

2. Eigene Versuche.

Meine Versuche wurden in den Jahren 1893 und 1894 an *Triton taeniatus*, *Siredon pisciformis* und *Rana fusca* angestellt. Die Versuche an *Triton taeniatus* hatten für meine Zwecke ein

¹⁾ Nach WIEDERSHEIM's Untersuchungen (28, pag. 147) besitzen *Siredon*, *Salamandra*, *Menopoma* und *Geotriton* neun Tarsalstücke, bei *Triton cristatus*, *alpestris* und *taeniatus* ist diese Zahl auf acht reducirt.

negatives Resultat, was vielleicht daran liegt, dass ich nur erwachsene ältere Thiere zur Verfügung hatte. Dieses negative Ergebnis ist trotzdem nicht ohne Interesse, schon weil es die Folie bildet für die günstigen Resultate am Axolotl. Bei *Rana fusca* operirte ich nur die Larven; diese Versuche waren für meine Ziele ebenfalls resultatlos, hatten aber in anderer Hinsicht ein recht interessantes Ergebnis, welches im folgenden Aufsatz mitgetheilt ist. Weil die Experimente langwierig sind, verliefen sie vielfach neben einander, und da die zeitliche Aufeinanderfolge derselben gleichgültig ist, werde ich sie nach der inneren Zusammengehörigkeit und den Resultaten gruppiren.

Die besten Resultate habe ich bei jungen 1—3jährigen Axolotln¹⁾ erzielt; ältere Thiere regenerirten zu langsam und nicht mit der erstaunlichen übersprudelnden Produktivität, wie die jungen. Gute Pflege und reines Wasser sind eigentlich selbstverständliche Postulate für diese Experimente. Ich habe stets abgekochtes Wasser für die Thiere verwandt, jedes einzeln in einem irdenen Topf gehalten und den Topf bedeckt. Letzteres ist nöthig, weil die Thiere sich oft durch Schwanzschläge aus dem Behälter hinausschnellen, wenn sie durch eine Erschütterung erschreckt werden. Ich habe auf diese Weise mehrere Versuchsthiere verloren, weil zufällig die Behälter unbedeckt geblieben waren. Trotz großer Sorgfalt und Reinlichkeit beobachtet man oft Schimmelbildung an den Wunden. Obgleich diese Pilze nicht viel schaden, thut man gut sie mit Pincette und Pinsel zu entfernen.

Von einer kontinuierlichen Angabe der einzelnen Stadien in der Regeneration habe ich Abstand genommen, weil dieselbe sowohl für normale als auch für anormale Objekte von den früheren Beobachtern (SPALLANZANI, BONNET, PHILIPPEAUX, DUMÉRIL, GOETTE, FRAISSE etc.) schon geliefert worden ist. Ich gebe desshalb nur einzelne bemerkenswerthe Notizen aus dem Tagebuch wieder.

Ich habe die Versuche nicht planlos im Vertrauen auf einen glücklichen Zufall angestellt, sondern ich habe mich von bestimmten Gesichtspunkten leiten lassen. Diese ergaben sich mir zum Theil aus theoretischen Erwägungen, zum Theil freilich auch aus direkten

¹⁾ Bei *Proteus* und *Siren lacertina* erzielte WIEDERSHEIM (28, pag. 153) überhaupt keine Regeneration der Gliedmaßen. GOETTE operirte an Tritonen und ihren Larven (15, pag. 2), FRAISSE an *Siredon* und *Pleurodeles*; doch ging bei letzterem die Neubildung der Extremitäten nicht in derselben rapiden Weise vor sich, wie die des Schwanzes (13 a, pag. 103).

Beobachtungen. Wenn man sich einmal klar zu machen sucht, wie denn die Regeneration einer ganzen Extremität vom centralen Stumpfe aus überhaupt möglich ist, so wird man sich diesen Vorgang kaum wesentlich anders vorstellen können, als er von WEISMANN (27a, pag. 138) beschrieben ist. Wie wir bei der ersten Entwicklung der ersten Urknochenzelle des Beines ein Idioplasma zuschreiben müssen, welches die Determinanten für alle folgenden Knochenzellen enthält, »so wird die Regeneration des in seiner Mitte durchgeschnittenen Humerus so zu erklären sein, dass jeder der zur Regeneration fähigen Zellen ein Neben-Idioplasma beigegeben ist, welches die Determinanten der distalwärts liegenden und von dieser Zelle aus zu bildenden Zellen enthält«. Da jeder einzelne Knochen nicht durch eine, sondern durch zahlreiche von einander abweichende Determinanten bestimmt ist, die wohl alle in den Neben-Idioplasmen enthalten sind, so ergibt sich daraus, dass die Mechanik der Regeneration eine sehr complicirte ist und zwar um so complicirter, je höher die morphologische Dignität des durch die Operation entfernten Stückes zu taxiren ist. Mit anderen Worten: Die Regeneration wird in dem Maße complicirter, also auch zu »fehlerhaften« Variationen geneigter sein, je weiter central die Amputation erfolgt. Ein abgeschnittener Finger wird in der erdrückenden Mehrzahl der Fälle normal regenerirt werden, während eine amputirte Hand oder ein ganzer Arm mit gelegentlichen »Monstrositäten« regenerirt wird.

Von dieser Überlegung ausgehend, habe ich in aufsteigender Richtung Finger, Hand über dem Carpus, Arm über dem Ellbogengelenk amputirt und den Erfolg studirt.

Eine weitere Direktive für die Methode der Versuche lieferte mir die Beobachtung, dass Modus und Produkt der Regeneration von der Art der Operation abhängig sind. Diesen Satz habe ich schon bei früheren Versuchen über die Regeneration des Amphibienschwanzes und der Gewebe (5a) festgestellt, und in Bezug auf die Gliedmaßen der Amphibien kam schon BONNET zu einer entsprechenden Ansicht: »On comprend assez que l'endroit où l'on fait la section, la manière dont on la fait, l'état actuel de la partie et des parties voisines peuvent donner naissance à une multitude de variétés ou de bisarreries apparentes, dont plusieurs seront de vraies monstruosités, les unes par excès, les autres par défaut; d'autres enfin, par transposition« (1, 1777, pag. 397—398). Beobachtungen dieser Art machte ich besonders bei solchen Thieren,

denen ihre Genossen Theile der Gliedmaßen abgerissen hatten. Diese Wunden haben sehr oft eine merkwürdige Form, und da gerade nach Verletzungen solcher Natur eigenthümliche Regenerationsprodukte hergestellt werden, wie sie besonders DUMÉRIL beschreibt und abbildet, so ließ sich ein Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen vermuthen. Aus diesem Grunde variirte ich — wie schon BONNET, aber in anderer Weise — die Art der Verwundung bei den Experimenten.

I. Amputation der Digits.

1. Versuch. *Siredon pisciformis*, 2jährig. 6 Thieren wurden am 20./4. 1894 (neuen Stils) sämtliche 5 Digits des rechten Fußes an der Basis amputirt; am 30./5. waren alle in normaler Zahl (5) und mehr oder weniger normaler Form und Größe regenerirt.

2. Versuch. *Triton taeniatus*, erwachsen, vor dem Abläichen eingefangen; die Hautlappen der Brunst auf dem Rücken und an den Extremitäten der Männchen waren nach längerer Gefangenschaft resorbirt. Fütterung mit kleinen Regenwürmern, *Daphnia pulex* und Froschlarven. 10 Thieren wurden die Finger beider vorderen Extremitäten an der Basis amputirt (18./5. 94). Am 25./6. 1894 waren alle Finger in normaler Zahl und Größe regenerirt.

II. Quere Amputation von Hand und Fuß.

3. Versuch. *Triton taeniatus*. Am 23./5. 1894 wurden 10 Thieren beide Hände über dem Carpus, beide Füße über dem Tarsus quer amputirt (der Kürze wegen nenne ich das Endorgan der vorderen Extremität »Hand«, das der hinteren »Fuß«). Am 25./6. musste der Versuch wegen meiner Abreise von Dorpat abgebrochen werden und es zeigten sich an allen Extremitäten schwarze kegelförmige Stummel, die an beiden Seiten schon kurze Höcker als Zeichen weiterer Gliederung aufwiesen; die Regeneration verlief also in durchaus normaler Weise. Von Doppelbildungen und anderen Monstrositäten war nichts zu sehen.

4. Versuch. *Siredon pisciformis*, 2jährig, 7—10 cm lang. 14 Thieren wurde am 17./12. 1893 die rechte Hand über dem Carpus quer amputirt; alle amputirten und auch die nicht amputirten Hände besaßen die normale Fingerzahl (4). Am 14./1. 1894 war bei allen ein konischer Fortsatz regenerirt, der am 5./2. sich in zwei neben einander liegende Spitzen differenzirt hatte. Am 28./2. 1894 war der Unterarm in Winkelstellung zum Oberarm in fast normaler

Länge vorhanden und bei den meisten Thieren ließen sich 3 oder 4 Finger deutlich unterscheiden. Am 13./3. wurden die Thiere (Nr. 1—14) einzeln mit der Lupe genau besichtigt und von allen regenerirten Händen Skizzen angefertigt (Fig. 2—15).

Nr. 1—11 haben die Hände mit der normalen Fingerzahl (4) regenerirt, die nur zum Theil noch etwas kleiner und unregelmäßiger gestellt sind, als an der normalen Hand.

Nr. 12 (Fig. 2) hat eine fünffingerige Hand regenerirt. Die Hand ist durch einen Einschnitt in zwei Abtheilungen getrennt, von denen die radiale 2, die ulnare 3 Finger besitzt; Knorpelspannen sind in denselben schon mit bloßem Auge sichtbar.

Nr. 13 (Fig. 3) hat ebenfalls abnorm regenerirt. In Ruhelage des Thieres ist der Vorderarm nach hinten (statt nach vorn) gerichtet und zeigt abnorme Beweglichkeit wie bei einer Pseudarthrose. An der Hand sind nur zwei Fortsätze entwickelt, die als unvollkommen differenzirte Fingeranlagen aufgefasst werden können. Das Thier ist eins der kleinsten und schwächlichsten aus der Kollektion.

Nr. 14 (Fig. 15) hat fünf vollständige Finger regenerirt. Bei einer späteren Besichtigung am 20./4. 1894 waren bei Nr. 12—14 keine wesentlichen Veränderungen bemerkbar.

5. Versuch. *Siredon pisciformis*, Nr. 12 und Nr. 13 mit fünf-, resp. zweifingeriger rechter Hand wurde am 20./4. 1894 die linke Hand quer amputirt. Am 30./5. 1894 besaß die rechte Hand immer noch ihre 5 (Nr. 12) resp. 2 Finger (Nr. 13), die regenerirte linke Hand bei beiden die normale Zahl von 4 Fingern. Ein correlativer Einfluss der Abnormität rechts hatte also bei Regeneration auf der linken Seite nicht stattgefunden.

6. Versuch. *Siredon pisciformis*, 2jährig. 6 Thieren wurde der linke Fuß über dem Tarsus quer amputirt (20./4. 1894). Am 21./5. 1894 hatte sich ein Thier aus dem Behälter hinausgeschleudert, wurde noch lebend aufgefunden, starb aber bald. An der Amputationsstelle war ein kegelförmiger Stumpf regenerirt, an dem eine Gliederung noch nicht eingetreten war. Die übrigen 5 Thiere hatten am 30./5. 3 resp. 4, am 7./6. alle 5 Zehen regenerirt.

7. Versuch. *Triton taeniatus*, erwachsen. 5 Männchen mit stark entwickelten Rücken- und Schwanzflossen und Schwimmlappen an Händen und Füßen wurden am 7./5. 1894 beide Hände über dem Carpus, die Füße über dem Tarsus quer amputirt. Die Thiere fraßen Kaulquappen und hatten am 22./5. die Hautwucherungen der Brunst resorbirt. Am 22./5. war bei allen Thieren an allen

Extremitäten ein kegelförmiger Fortsatz regenerirt und am 6./6. ergab die Besichtigung Folgendes: Nr. 1 vorn beiderseits 4, hinten 5 Digiiti regenerirt; die distalen (ulnaren und fibularen) sind kleiner, werden im Allgemeinen später regenerirt. Nr. 2 vorn rechts 4, links 3 Digiiti; hinten beiderseits 4 Zehen. Nr. 3 vorn beiderseits 4, hinten beiderseits 4 und ein kleiner Höcker distal (Anlage der 5. Zehe). Nr. 4 vorn beiderseits drei Höcker, hinten an beiden Seiten erst ein stumpfer Kegel. Nr. 5 vorn links ein schaufelförmiger Fortsatz, vorn rechts 3 Höcker, hinten links und rechts 4 Zehen. Bei der letzten Besichtigung am 25./6. 1894 haben Nr. 2, 3 und 5 überall die normale Zahl der Digiiti regenerirt, Nr. 4 hat vorn beiderseits 3 Finger deutlich, den 4. als kleinen Höcker, hinten links einen Kegel ohne Gliederung, rechts mit drei Fortsätzen. Hier ist also die Regeneration noch nicht so weit vorgeschritten. Doppelbildungen und sonstige Abnormitäten sind nirgends wahrzunehmen.

III. Quere Amputation der vorderen Extremität in der Mitte des Humerus.

8. Versuch. 6 *Siredon pisciformis*, 3—4jährig, erwachsen, die Regeneration verläuft entsprechend langsamer. Operation 17./12. 1893. Nr. 1 hat am 16./5. 1894 beide amputirten vorderen Extremitäten mit Antibrachium und Hand regenerirt. An der Hand 4 Finger als kurze Stummel.

Nr. 2 wurde die R. V. E. (rechte vordere Extremität) amputirt. Am 16./5. war ein kurzes Antibrachium mit 2 Fortsätzen (Finger) regenerirt; eine spätere Besichtigung zeigte die Regeneration der beiden übrigen Finger.

Nr. 3. R. V. E. amputirt. Sie war am 16./5. regenerirt; die Hand hatte vier Finger und einen überschüssigen Finger ventral vom vierten Finger. Die nicht amputirte linke Hand besaß vier Finger.

Nr. 4. R. V. E. amputirt. Sie war am 16./5. regenerirt, an der Hand fanden sich 4 Finger.

Nr. 5. R. V. E. amputirt. Sie war am 16./5. regenerirt; an der Hand fanden sich 4 Finger und ein überschüssiger Finger ventral unter dem 3. Finger. L. V. E. hatte 4 Finger.

Nr. 6. L. V. E. amputirt, am 16./5. mit 4 Fingern regenerirt.

9. Versuch. *Rana fusca*, Larven. Die eben hervorgesprossenen hinteren Extremitäten wurden bei einer größeren Zahl von Thieren

amputirt; es trat bei den meisten Regeneration ein mit gelegentlichen Defekten, aber eine Doppelbildung irgend welcher Art wurde nicht beobachtet. Alles Nähere über diesen Versuch findet sich im folgenden Aufsatz.

IV. Schräge Amputation von Hand und Fuß.

10. Versuch. Triton taeniatus, erwachsen. 12 Thieren wurden beide Hände über dem Carpus, beide Füße über dem Tarsus am 23./5. 1894 schief amputirt. Als der Versuch am 25./6. abgebrochen werden musste, waren an allen Extremitäten schwarze kegelförmige Stummel, vielfach mit Anlagen der *Digiti* regenerirt. Eine Doppelbildung von Hand oder Fuß war nirgendwo bemerkbar; über das Verhalten der *Digiti* lässt sich nichts Sicheres aussagen, doch ist nach den früheren Erfahrungen Doppelbildung auch hier sehr unwahrscheinlich.

11. Versuch. *Siredon pisciformis*, 2jährig. 2 Thieren wurden die beiden hinteren Extremitäten am 30./5. 1894 schräg über dem Tarsus amputirt. Bei Abbruch des Versuches am 25./6. waren Abnormitäten nicht zu bemerken; da an dem regenerirten Stumpf die *Digiti* noch nicht ausgebildet waren, ist über eine ev. hier auftretende Doppelbildung nichts Sicheres auszusagen.

V. Unregelmäßige Amputation durch die Kiefer der Genossen.

Wie oben erwähnt wurde und allen Axolotlzüchtern bekannt ist, kommt es beim Zusammenleben mehrerer jüngerer Axolotl in einem gemeinsamen Behälter regelmäßig zu gegenseitigem Abbeißen der Kiemen, Schwänze und Extremitäten. Haben die Kiefer einmal eine Extremität eines Genossen gefasst, so öffnen sie sich in der Regel nicht eher, bis das gequälte Thier die Extremität abgerissen hat. Die so erzeugte Amputationsfläche ist im höchsten Maße unregelmäßig und neigt ungemein zur Regeneration abnormer Bildungen. Diese Beobachtung wurde schon von DUMÉRIL und VULPIAN gemacht, sie war auch mir längst bekannt und ich habe den Causalnexus zwischen der Unregelmäßigkeit der Wunde und den monströsen Regenerationen noch außerdem durch den

12. Versuch festgestellt. Die hierzu verwandten Axolotl hatten eine oder mehrere Extremitäten in der oben angegebenen Weise verloren, lieferten also ein gewissermaßen fertiges Material. Die

Beschaffenheit der Wunden im einzelnen zu beschreiben wäre sehr schwer und hätte wohl auch nicht viel Zweck. Die Hände oder Füße waren oft so schräg abgerissen, dass oben nur noch ein kleiner Rest etwa der Ulna sitzen geblieben war, während der Radius fast ganz erhalten war; in einigen Fällen hing die Hand noch durch einen Hautfetzen mit dem centralen Stumpf zusammen und wurde dann von mir mit der Schere abgelöst. Die Thiere wurden am 5./12. 1893 isolirt und die eingetretene Regeneration am 5./5. 1894 notirt.

Nr. 1. L. V. E. war schräg abgerissen. Statt einer Hand hat sich ein in eine Spitze (Finger?) auslaufender rückwärts gekrümmter Fortsatz regenerirt. R. V. E. hatte vier Finger, beide H. E. fünf.

Nr. 2. L. V. E. war quer abgerissen. Es hat sich eine Hand mit drei Fingern regenerirt. R. V. E. und R. H. E. hatten die normale Zahl von Digits, von den 5 Zehen der L. H. E. aber war die dritte in zwei ventral und dorsal gerichtete Fortsätze gespalten. Die Extremität war früher abgebissen gewesen, aber zur Zeit der Isolirung (5./12. 1893) schon regenerirt.

Nr. 3. L. V. E. war abgerissen. Es hatte sich eine Hand mit 4 Fingern regenerirt, von denen der vierte aber an der Spitze gespalten war. Beide H. E. waren normal.

Nr. 4. Es waren beide V. E. abgerissen. R. V. E. hatte eine Hand mit fünf Fingern, L. V. E. eine solche mit 4 Fingern regenerirt, von denen der dritte an der Spitze gespalten war. Beide H. E. normal.

Nr. 5. R. V. E. war abgebissen; es war eine Hand mit fünf Fingern regenerirt worden, von denen der dritte und fünfte gespalten waren (Fig. 20). Die anderen E. normal.

Nr. 6. R. V. E. war abgebissen. Es erfolgte normale Regeneration.

Nr. 7. R. V. E. und L. H. E. waren abgerissen. Die regenerirte Hand war gegabelt: eine Partie hatte 1, die andere 3 Finger. Auch der regenerirte Fuß endigte in zwei Fortsätzen, die in je eine Spitze ausliefen.

Nr. 8. Alle Extremitäten waren abgebissen. L. V. E. hatte eine Hand mit 4, die R. V. E. eine solche mit fünf Fingern regenerirt. Die beiden H. E. hatten zwar die normale Fingerzahl (5), waren aber sehr abnorm gestaltet.

Nr. 9. L. V. E. war abgerissen; es waren zwei Hände regenerirt worden, die eine (funktionirende) mit vier, die andere

(nicht funktionierende Nebenhand) mit drei Fingern. Alle anderen E. hatten die normale Zahl von *Digiti* (Fig. 1).

Nr. 10. R. V. E. war abgerissen und hatte zwei Hände regeneriert: die Haupthand mit 4, die Nebenhand ebenfalls mit 4, aber verkümmerten Fingern (Fig. 21).

Da dieser Versuch eine ungewöhnlich große Zahl von Abnormitäten, speciell doppelte Hände, doppelte Finger und doppelte Phalangen, geliefert hatte, so war es sehr wahrscheinlich geworden, dass die Beschaffenheit der Wunde das hauptsächlichste, jedenfalls das auslösende causale Moment für die Regeneration solcher Monstrositäten bildet. Ich beschloss deshalb das von der Natur gelieferte Experiment möglichst nachzuahmen. Die schräge Amputation (vgl. IV) hatte gar keinen, oder einen zweifelhaften Erfolg¹⁾; dagegen führte eine Modifikation der Verwundung zum Ziel, die ich in

Versuch 13 anwandte. *Siredon pisciformis*, 2jährig. Am 9./4. 1894 wurde 12 Individuen die linke Hand über dem *Carpus* amputiert und centralwärts über der Amputationsfläche noch ein tiefer Einschnitt durch *Radius* oder *Ulna* hindurch gemacht. Das Ergebnis dieses Versuches war folgendes:

Nr. 1—3 waren am 20./5. aus dem Behälter gesprungen, lebten zwar noch, als sie aufgefunden wurden, starben aber bald nachher. Die Besichtigung ergab bei

Nr. 1 an der linken Hand 4 Finger als kurze Stummelchen regeneriert, die alle aufwärts (dorsal) gerichtet waren.

Nr. 2 hatte die linke Hand mit fünf Fingern regeneriert.

Nr. 3 hatte die linke Hand mit drei lappenartigen Stummeln regeneriert, von denen der mittlere bei Betrachtung von unten zwei helle Streifen aufwies, wie sie die Anlage der Knorpel in den Fingern charakterisieren; also sind vier Finger in Regeneration begriffen.

Die Regenerationsprodukte bei den übrigen Versuchstieren wurden am 30./5. notirt.

¹⁾ BONNET erzielte in dem oben erwähnten Experiment durch schräge Amputation Regeneration eines überschüssigen Fingers: »j'avais coupé obliquement la main droite d'une Salamandre« (9, 1777, pag. 397). Wenn FRAISSE also referirt: »Am 21. August wurde die rechte Hand eines Triton vollständig abgeschnitten, so dass nur der erste Finger stehen geblieben war« (13a, pag. 21), so tritt hier eine sehr wichtige Thatsache nicht genügend hervor.

Nr. 4 hat eine vierzehige Hand in normaler Weise regenerirt. Etwa 3 mm aber über dieser sitzt medial eine zweite rudimentäre Hand mit zwei Fingern (Fig. 16). R. V. E. normal mit 4 Zehen.

Nr. 5 hat die Hand mit drei Fingern regenerirt. Ulnarwärts erschien aber späterhin noch eine Fingeranlage, so dass die Regeneration als normal zu bezeichnen ist.

Nr. 6 hat eine Hand mit 4 Fingern regenerirt, von denen der erste medialwärts ungewöhnlich weit absteht. Über der Hand (fast 1 cm weit) ragt lateral ein spitzer Höcker hervor, dessen Berührung das Thier zu energischen Reaktionen reizt und bei genauer Untersuchung mit der Pincette im Inneren einen festen Körper (Knorpel) durchfühlen lässt (Fig. 18). Ob dieser Höcker als rudimentäre Hand aufzufassen ist? Die R. V. E. hatte die normale Fingerzahl (4).

Nr. 7. L. V. E. hat eine Hand mit 4 Fingern regenerirt, über welcher in einer Entfernung von ca. 4 mm medial ein stumpfer Höcker (rudimentäre Nebenhand?) wahrgenommen wird (Fig. 19). R. V. E. hat 4 Finger.

Nr. 8 hat eine normale Hand mit 4 Fingern regenerirt.

Nr. 9. L. V. E. hat eine Hand mit 4 Fingern regenerirt; sie ist abnorm nach hinten und unten gerichtet. Etwa 2 mm über derselben ragt nach vorn (cephalwärts) ein Sporn vor (Fig. 17), der an Länge einem gut entwickelten Finger entspricht (ca. 4 mm lang). In diesem ist mit der Lupe deutlich ein Knorpelstrahl zu sehen. R. V. E. hat 4 Finger.

Nr. 10. Es ist eine normale Hand mit 4 Fingern regenerirt, auch die andere hat 4 Finger.

Nr. 11. Die regenerirte Hand und ihr Widerpart haben 4 normale Finger.

Nr. 12. Die regenerirte und die nicht amputirte Hand haben 4 normale Finger.

Sämmtliche Versuche stelle ich nun zunächst übersichtlich zusammen, um die Art der Operation und die Regenerationsprodukte hervortreten zu lassen. R. V. E., L. H. E. bedeuten rechte vordere, linke hintere Extremität. Unter der Rubrik »Bemerkung« habe ich die aus den Versuchen sich ergebenden Thatsachen, denen ich eine theoretische Bedeutung beimesse, hervorgehoben.

Übersicht der Versuche.

Nr.	Versuchsthiere	Amputation				Regeneration	Bemerkung
		quer	dch. Abbeißen von Genossen	schräg	kompliziert		
1	6 Siredon piscif., 2jährig.	Digiti der R. V. E.				Normal, 4 Digiti	
2	10 Triton taeniatus, erwachs.	Digiti beider V. E.				Normal, 4 Digiti	
3	10 Triton taeniatus	Beide Hände über Carpus, beide Füße über Tarsus				Normal, 4 resp. 5 Digiti	
4	14 Siredon piscif.	Rechte Hand über Carpus				Nr. 1—11 normal, 4 Finger Nr. 12 regenerirte 5 » Nr. 13 » 2 » Nr. 14 » 5 »	Hier wurde also in zwei Fällen eine Hand mit fünf Fingern regenerirt!
5	2 Siredon piscif. (Nr. 12 u. 13 von Vers. 5)	Linke Hand über Carpus				Normal, 4 Finger	
6	6 Siredon piscif.	Linker Fuß über Tarsus				Normal, 5 Zehen	
7	5 Triton taeniatus, ♂	Beide Hände über Carpus, beide Füße über Tarsus				Normal, 4 resp. 5 Digiti	Die distalen (ul- naren u. fibu- laren) Digiti werden im All- gem. später re- generirt. Viel- leicht liegthier ein funktio- neller Ein- fluss vor.
8	6 Siredon piscif. (3—4jähr.)	Nr. 1 beide V. E. Nr. 2—5 R. V. E. Nr. 6 L. V. E.				Nr. 1, 2, 4, 6 normal (4) Nr. 3 und 5 fünf Finger	Hier wurde wie- der in 2 Fällen eine Hand mit fünf Fingern regenerirt!
9	47 Rana fusca, Larven	Beide H. E.				Meist normal, einige mit Defekten, wenige gar nicht, keine mit Doppel- bildung	
10	12 Triton taeniatus			Beide Hände üb. Carpus, beide Füße über Tarsus		Normal mit 4 resp. 5 Digiti	

Nr.	Versuchsthiere	Amputation				Regeneration	Bemerkung
		quer	dch. Abbeißen von Genossen	schräg	kompliziert		
11	2 Siredon piscif. (2jährig)			Beide Füße über Tarsus		Bei Abschluss des Versuches wenig vorgeschritten, aber ohne Doppelbildung.	
12	10 Siredon piscif., meist 3jährige Thiere, die sich im Zusammenleben gegenseitig verletzt hatten		Nr. 1 L. V. E. schräg Nr. 2 L. V. E. und L. H. E. quer Nr. 3 L. V. E. abgerissen Nr. 4 beide V. E. abgerissen Nr. 5 R. V. E. abgebissen Nr. 6 R. V. E. abgebissen Nr. 7 R. V. E. und L. H. E. abgerissen Nr. 8 alle E. abgebissen Nr. 9 L. V. E. abgerissen Nr. 10 R. V. E. abgerissen			Nr. 1 statt der Hand ein spitz auslaufender Fortsatz. Nr. 2 L. V. E. 3 Finger; L. H. E. 5 Zehen, die dritte gespalten. Nr. 3 L. V. E. mit 4 Fingern, der vierte gespalten. Nr. 4 R. V. E. 5 Finger; L. V. E. 4 Finger, der dritte gespalten. Nr. 5 Hand mit 5 Fingern. Nr. 6 normal. Nr. 7 Hand mit 2 Gabeln, eine mit 1, die andere mit 3 Fingern, Fuß mit 2 Gabeln, die in je eine Spitze ausliefen. Nr. 8 R. V. E. 5, L. V. E. 4 Finger; beide H. E. mit normaler Zehenzahl, aber abnormer Gestalt. Nr. 9 zwei Hände; die funktionirende mit 4, die Nebenhand mit 3 Fingern. Nr. 10 zwei Hände mit je 4 Fingern.	Hier wurde in drei Fällen eine Hand mit fünf Fingern regenerirt! Dreimal fandensich gespaltene (gegebelt) Finger oder Zehen, also verdoppelte Phalangen! Es wurden in zwei Fällen zwei Hände, eine funktionirende und eine rudimentäre regenerirt!
13	12 Siredon piscif., 2jährig			Nr. 1—12 wurde in früher beschriebener komplizirter Weise die linke Hand über dem Carpus amputirt		Nr. 1, 3, 5, 8, 10, 11, 12 normal. Nr. 2 l. Hand m. 5 Fingern. Nr. 4 eine normale l. Hand und eine rudiment. zweifingrige. Nr. 6 eine etwas ungewöhnliche l. Hand und darüber lateral ein spitzer Höcker (rudimentäre Hand?). Nr. 7 über der Hand noch ein stumpfer Höcker (rudimentäre Hand?). Nr. 9 eine abnorme Hand und darüber ein langer Sporn (Finger oder rudimentäre Hand?)	Es wurde in einem Falle eine Hand mit fünf Fingern regenerirt! Es wurde in einem Falle sicher, in drei anderen Fällen wahrscheinlich eine normale und eine überschüssigerudimentäre Hand regenerirt!

3. Die Ergebnisse der Versuche und ihre Bedeutung für die Frage der Polydaktylie.

Aus den Versuchen lässt sich ohne Weiteres herauslesen, dass die einfache quere und die einfache schräge Amputation mit einem scharfen Instrument Unterschiede in der Regeneration abnormer Produkte wohl nicht bedingen. Dagegen ist die Verschiedenheit der Höhe von den *Digit*i nach dem Schulter- oder Beckengürtel zu, in welcher die Amputation erfolgt, nicht irrelevant: man kann im Allgemeinen sagen, dass die Regeneration um so mehr zur Herstellung von Abnormitäten neigt, je höher der Schnitt erfolgt, d. h. je complicirter die regenerative Leistung ist¹⁾.

Das Alter allein ist für das Auftreten oder Nichtauftreten »superregenerativer« Erscheinungen — so will ich sie der Kürze halber nennen — nicht maßgebend; bei jungen Axolotln treten sie auf, bei jungen Fröschen und andererseits bei erwachsenen Tritonen nicht.

Dagegen ist die *Species* von entscheidendem Einfluss: Die Regeneration der Gliedmaßen ist bei Fröschen so sehr reducirt, dass sie nur noch, wie ich im nächsten Aufsätze beweisen werde, bei ganz jungen Larven eintritt; die regenerative Kraft ist bei Tritonen zwar im Allgemeinen groß, reicht aber doch nicht an die verschwenderische Produktion heran, die wir beim Axolotl finden. Deshalb wird man bei Wiederholung und Weiterführung einschlägiger Versuche in erster Linie den Axolotl wählen müssen.

Ferner ist nach diesen Versuchen nicht daran zu zweifeln, dass die Art der Verwundung die nächste auslösende Ursache für die Bildung gewisser superregenerativer Produkte ist. Glatte (quere oder schräge) Schnitte rufen in der Regel einfache, complicirte Wunden oder Zerreißen aber complicirte Regeneration überschüssiger Gliedmaßen oder Theile derselben hervor. Bei meinen Experimenten gelang es mir durch einen zweiten Schnitt, der ein Stück der Ulna oder des Radius am Amputationsstumpf ablöste, Superregeneration einer Hand oder eines Fingers zu erzeugen; dasselbe wird man wahrscheinlich auch auf andere Weise erreichen, wenn man die Natur zwingt, ihre regenerative Leistung nicht an einer, sondern an mehreren Stellen zu bethätigen. Denn darin liegt wohl das Wesentliche: ist die Verwundung so beschaffen, dass nicht ein, sondern

¹⁾ Zu einem entsprechenden Resultat gelangte DAVENPORT bei Versuchen an Polypen: Je näher der Schnitt dem distalen Ende des Polypenastes lag, desto bestimmter war das regenerative Produkt (*Anat. Anzeiger*, 1894).

dass zwei oder noch mehr Regenerationscentren auftreten, so kann die Produktion überschüssiger Gliedmaßen erfolgen. Bleiben diese Centren getrennt, so erfolgt sie wirklich; fließen sie bald nach ihrer Auslösung zusammen, so entsteht nur eine einfache Hand oder die normale Fingerzahl. Entwickeln sich beide unter beständiger Konkurrenz, so kann schließlich das eine siegen und das andere so beeinträchtigen, dass es nur zur Bildung sehr rudimentärer Produkte fähig ist.

Diese »Centren« stellen natürlich nichts Anderes dar, als Zellkomplexe und es scheint, dass eine gewisse Zahl von Zellen dazu erforderlich ist, wie wir es von Regenerationserscheinungen bei Hydra (NUSSBAUM und ISHIKAWA) und bei den Keimblättern der Amphibien (BARFURTH) wissen. Der Leistung nach dürften sie mit den BONNET'schen »Knospen« identisch sein. BONNET gelangte durch seine Experimente zur Annahme »de la préexistence des germes destinés à réparer au besoin la perte des membres« (9, 1779, pag. 12). Er vergleicht sie ohne Bedenken den pflanzlichen Knospen und findet, dass diese »membres en mignatures, qui coupés eux-mêmes, produisent une mignature remblables . . . sont bien favorables à l'hypothèse de l'emboîtement« (l. c., pag. 17). Dabei führen ihn aber seine Reflexionen über die primitive Anschauung einer einfachen »Einschachtelung« weit hinaus. Es erinnert durchaus an eine moderne evolutionistische Anschauung, wenn er sagt: »Je ne dirai pas néanmoins, que les germes réparateurs sont emboîtés les uns dans les autres: cette expression ne serait pas assez exacte: mais je dirai, que le germe qui se développe actuellement, renferme toutes les parties propres au membre à reproduire, et avec ces parties, des germes qui leurs sont unis, qui croissent avec elles et par elles, et qui sont destinés à remplacer les membres perdus« (l. c., pag. 17).

Die Versuche lehren ferner, dass eine Verdoppelung sowohl bei den Phalangen, als bei den Fingern und bei der Hand möglich ist. Freilich kommen auch defektive Regenerationserscheinungen an allen diesen Theilen vor¹⁾. Ich glaube aber, dass man den letzteren Produkten so wenig eine besondere morphologische Wichtigkeit beimessen darf, als in der Regel den Defekten

¹⁾ Sie bilden ein Seitenstück zu entsprechenden Vorkommnissen der Ontogenese. Vgl. die Arbeiten von LÉBOUCQ, W. GRUBER, die Dissertation von POELCHAU u. a. Die mehrfache Bildung einer Hand oder eines Fußes bezeichnet DUMÉRIL (l. c., pag. 128) nach GEOFFROI-ST-HILAIRE als *mélomélie*: »anomalies caractérisées par l'insertion d'un ou de plusieurs membres accessoires sur un ou plusieurs de membres normaux ou ,mélomélie«.

beim Embryo, die ja auch nur als Kontrolle der positiven Leistungen der Ontogenese eine gewisse Bedeutung haben. Positiv gestaltende Kräfte aber haben an sich Interesse für uns und fordern uns zum Versuch einer Erklärung auf, wenn sie die normale Leistung überschreiten.

Die von mir in der Tabelle noch besonders hervorgehobenen Verdoppelungen von Theilen der Extremität stehen nun in direkter Beziehung zur vielberufenen Frage der Polydaktylie. Der Begriff »Polydaktylie« hat seine ursprüngliche, nur von überzähligen Fingern resp. Zehen abgeleitete Bedeutung längst verloren und wird auch auf überschüssige Phalangen und Hände ausgedehnt, weil die Theorien über die Entstehung der »Polydaktylie« diese Erweiterung nöthig machten. Ich werde in meiner weiteren Diskussion der Versuchsergebnisse leichter verständlich sein und manche Wiederholung vermeiden können, wenn ich zunächst mit wenigen Worten die augenblicklich herrschenden Ansichten über die Frage darlege. Ich beziehe mich dabei auf die Arbeiten und Referate von RÜDINGER, GEGENBAUR, BOAS, SWEDELIN, BARDELEBEN, LÉBOUCQ, BAUR, ALBRECHT, KOLLMANN, FACKENHEIM, ZANDER, JOLLY, DWIGHT, GRÖNBERG u. A. und muss im Übrigen wegen der Litteratur auf die Zusammenstellungen in den Arbeiten von BARDELEBEN, KOLLMANN, JOLLY, ZANDER u. A. verweisen.

Aus den Beobachtungen, dass die Verdoppelung jeden beliebigen Finger betreffen kann, aber besonders häufig am kleinen Finger und Daumen vorkommt, dass sie zuweilen an Händen und Füßen gleichzeitig auftritt und oft vererbt wird, ziehen viele Forscher den Schluss, dass diese Formen der Daktylie einen Rückschlag auf einen älteren mehrfingerigen Typus darstellen. Man kann diese Theorie die »atavistische« nennen. So nehmen BARDELEBEN, KEHRER, WIEDERSHEIM u. A. an, dass die Urform der Säugethierhand und des Säugethierfußes nicht pentadaktyl, sondern heptadaktyl war. ALBRECHT bezeichnet die Hyperdaktylie des Menschen als Spaltung eines sonst normalen Fingers, deren Ausgangspunkt auf die Rochen zurückführe. KOLLMANN weist zwar darauf hin, dass die Anatomie noch nicht berechtigt ist, alle Arten der Polydaktylie für Rückschlag zu erklären, dass vielmehr z. B. das Auftreten von 10 Fingern an einer Hand wohl am einfachsten als partielle Doppelbildung aufzufassen ist, steht aber auch im Ganzen auf der atavistischen Grundlage: Hyperdaktylie ist eine themorphe Erscheinung und weist auf eine Reduktion von Strahlen hin, welche bei der Umformung der Fischflosse in eine Batrachierhand mit aufgenommen

wurden. Hyperdaktylie des Menschen ist demnach eine besondere Form des Atavismus.

Eine zweite Theorie ist die der doppelten Keimesanlagen, die von FOERSTER und mit einigen Modifikationen auch von MARCHAND vertreten wird. Nach MARCHAND kann von außen eine Spaltung erzeugende Ursache einwirken, es kann aber auch ein Mehrfachwerden ohne äußere Veranlassung durch eine dem Keim anhaftende Eigenthümlichkeit vorkommen. Die äußere Ursache einer solchen Spaltung sieht AHLFELD in Amnionfäden und führt als Beweis ein Kind an mit doppeltem Daumen, zwischen welchem ein amniotischer Faden haftete. Danach wäre die ursprünglich einfache Anlage rein mechanisch durch Theilung in eine doppelte umgewandelt worden, also nach meiner Ansicht regenerativer Natur.

Nach einer dritten Theorie ist Polydaktylie lediglich Missbildung. Nach GEGENBAUR ist sie eine Monstrosität, die in die Reihe der Doppelbildungen gehört. ZIEGLER rechnet sie zu den vererbbaaren Missbildungen, die ursprünglich als Keimesvariationen auftreten. JOLLY beschreibt eine Hand mit 6 Fingern, die in zwei Partien zu je 3 Fingern gesondert waren. Hier handelt es sich nach ihm um eine theilweise Doppelbildung der Hand und einzelner Theile des Armes bei gleichzeitigem Verlust anderer Theile¹⁾. Auch ZANDER rechnet die Polydaktylie zu den Missbildungen und findet keinen Grund, warum nicht im Anschluss an die Beobachtung von AHLFELD für alle Fälle von Polydaktylie auf die Einwirkung des Amnion auf die embryonale Gliedmaßenanlage zurückgegriffen werden soll.

Aus diesen Angaben ergibt sich die auffallende Thatsache, dass die Autoren mehr oder weniger das Bestreben zeigen, alle Fälle von Polydaktylie auf eine gemeinsame Ursache zurückzuführen. Ich halte das für verfehlt; ich will auf Grund meiner Versuchsergebnisse den Nachweis zu führen suchen, dass für die Entstehung der Polydaktylie verschiedene Ursachen anzusprechen sind und dass es den Thatsachen besser entspricht, wenn man die Fälle von Polydaktylie nach diesen verschiedenen Entstehungsursachen sorgfältiger unterscheidet, als es bisher geschehen ist.

Die Versuche lehren, dass die Verdoppelung resp. Vermehrung sowohl die Phalangen, als auch die Digits und die ganze Hand

¹⁾ Für eine mehr oder weniger unvollständige Doppelbildung als Ursache der von ihnen beobachteten Fälle von Polydaktylie sprechen sich neuerdings noch aus: GRÖNBERG im Anschluss an BOAS (16) und DWIGHT (12).

(oder den Fuß) betreffen können. Ist die überschüssige Hand sehr verkümmert, so fügt sie den Fingern der normalen Hand scheinbar einen oder mehrere Finger zu und erzeugt auf diese Weise eine falsche Polydaktylie, während die echte Polydaktylie lediglich durch reine Vermehrung der Fingerzahl hergestellt wird. Die Vermehrung der Phalangen lässt sich als unvollständige Theilung, resp. Verdoppelung einzelner Finger auffassen und würde dann eine rudimentäre Polydaktylie darstellen; sie kann aber auch einfach als Gabelung resp. Verdoppelung der Phalangen betrachtet werden, nach Analogie der thatsächlich vorkommenden Doppelfinger und Doppelhände.

Alle diese Formen von »Melomelie« können, wie wir aus den Versuchen ersehen, durch Regeneration entstehen, gehören also in diesem Falle der regenerativen oder indirekten¹⁾ Entwicklung an. Sie können aber sicherlich auch zum Theil oder sämmtlich durch direkte Entwicklung also bei der Ontogenese erzeugt werden. Beide Arten der Entstehung können eine phyletische (»atavistische«) Beziehung haben, in der Weise, dass sie Bildungen naher oder entfernter Vorfahren wiederholen.

Demgemäß unterscheide ich morphologisch eine wahre Polydaktylie von einer falschen, resp. rudimentären und der Entstehung nach eine regenerative von einer ontogenetischen. Regenerative, wie ontogenetische Polydaktylie können phylogenetische Reminiscenzen darstellen, aber nur so weit sie der wahren und eventuell der rudimentären Polydaktylie angehören. Die falsche Polydaktylie dürfte in der Mehrzahl der Fälle auf Regeneration resp. Superregeneration zurückzuführen sein.

Nachdem ich diese erklärenden Bemerkungen zum leichteren Verständnis des Nachfolgenden vorausgeschickt habe, kehre ich zu meinen Versuchsergebnissen zurück und bitte den Leser, die »Bemerkungen« in der Versuchstabelle (pag. 104 und 105) besonders beachten zu wollen.

Hier habe ich hervorgehoben, dass in 4 Fällen (Versuch 4 und 8) eine Hand mit fünf Fingern regenerirt wurde²⁾. Das geschah

¹⁾ Ich folge hier der von ROUX aufgestellten Unterscheidung zwischen indirekter und direkter Entwicklung.

²⁾ Auch in den Versuchen 12 und 13 wurden in vier Fällen fünffingerige Hände beobachtet. Ferner wäre hier die früher erwähnte fünffingerige Hand des BONNET'schen Experiments heranzuziehen und ebenso die Beobachtungen von DUMÉRIL. DUMÉRIL beschreibt unter den »anomalies numériques des doigts

nach einfacher querer Amputation mit scharfem Instrument, also bei normaler Regeneration und ist sicherlich schon aus dem Grunde bedeutungsvoll, weil unter denselben Bedingungen eine Superregeneration von Zehen in keinem Falle beobachtet wurde. Es erscheint diese wahre Polydaktylie an der Hand in eigenthümlichem Lichte, wenn man bedenkt, dass nach den übereinstimmenden Angaben bewährter Forscher¹⁾ die Hand der Urodelen und der Amphibien überhaupt ursprünglich fünf Finger besaß! Und gerade die Hand des Axolotl hält diesen ursprünglichen Zustand noch dadurch speciell fest, dass sie, wie WIEDERSHEIM hervorhebt, öfters noch ein fünftes Carpale entwickelt. Die Regeneration aber ist noch konservativer als die direkte Entwicklung: sie liefert in vielen Fällen wieder die ursprüngliche fünf-fingerige²⁾ Hand! Wenn also WEISMANN wohl mit Recht gegen

et les orteils« (pag. 123) außer der Verringerung von Fingern (3) und Zehen (4) fünf Fälle, in denen die vordere l. oder r. E. fünf Finger besaß, sodann zehn Fälle mit sechsfingeriger und zwei mit achtfingeriger Hand. An der hinteren Extremität fand er in fünf Fällen sechs Zehen, in drei Fällen sieben und in einem Falle acht Zehen. Während die fünffingerigen Hände aber z. B. fast durchweg normal beschaffen sind und der überschüssige Finger sich in typischer Weise angliedert, zeigen die sechs- und achtfingerigen fast alle Monstrositäten, die auf Vermehrung der typischen vier Finger durch eine rudimentäre Hand schließen lassen, z. B. Fig. 10, 12, 13, 16, 18, 19. Da die in dieser Anmerkung erwähnten Fälle von fünffingerigen Händen alle nach complicirten Verletzungen entstanden sind und möglicherweise auf Bildung rudimentärer Doppelhände zurückzuführen sind, so habe ich dieselben bei meiner obigen Deduktion nicht in Rechnung gezogen.

¹⁾ GEGENBAUR, 14a, pag. 16—17; BORN, 8, pag. 61; WIEDERSHEIM, 29, pag. 188 der ersten Auflage: »Dass letztere Zahl (vierzähliger Metacarpus mit vier Fingern) als Ausdruck einer regressiven Metamorphose aufzufassen ist, dass also die Hand aller Urodelen ursprünglich aus fünf Fingern komponirt gewesen ist, beweist das hier und da auftretende fünfte Carpale beim Axolotl und ebenso lässt sich das erschließen aus einer Vergleichung des Tarsus von gewissen Salamandern ((Salam. Keyserlingii) pag. 188 der ersten Auflage). Hier finden sich zwar auch nur vier Metatarsen mit vier Fingern, aber ein fünftes Tarsale ist noch vorhanden, so dass wir uns den Reduktionsprocess von der Peripherie in proximaler Richtung fortgeschritten und bei der Hand noch weiter gediehen vorstellen müssen (WIEDERSHEIM).«

²⁾ Es war mir aus verschiedenen Gründen noch nicht möglich, das Skelet derartiger Hände genauer zu untersuchen, um mehrere Detailfragen zu lösen: dieselben sind auch für meinen Zweck zunächst von geringerer Bedeutung. Um mir aber eine Anschauung des Skelets rudimentärer Doppelbildungen überhaupt zu verschaffen, habe ich eine vordere Extremität mit Doppelhand vom Axolotl nach der Methode von TH. KÖLLIKER in 2%iger Kalilauge bei Zimmertemperatur macerirt. Die Besichtigung mit der Lupe ergab zunächst, dass vom Humerus im Ellbogengelenk ein normaler Vorderarm (Radius und Ulna) mit Carpus und

die Auslegung der Polydaktylie als »Rückschlag« geltend macht, dass keiner der sichern Fälle von Rückschlag auf Ahnencharaktere über so ungeheure Zeiten und Generationsfolgen hinweggeht, wie sie in diesem Falle angenommen werden müsste, so fällt dieser Einwand für meine Beobachtung weg (WEISMANN, 27 a, pag. 563). Es liefert dieser Befund aber ein Seitenstück zu den interessanten Mittheilungen von FRITZ MÜLLER über Regeneration von Gliedmaßen bei einigen Krebsen. Bei einer Garneele (*Atyoida Potimirim*) hat die regenerirte Schere eine deutliche Hand, welche der normalen fast vollständig fehlt, da diese fast nur aus den normalen Fingern besteht. So zeigt sich die neugebildete Schere ähnlich derjenigen der verwandten Gattung *Caridina*, doch noch ursprünglicher dadurch, dass die Finger nicht löffelartig ausgehöhlt und am Ende mit nur sehr wenigen ganz kurzen Dornen besetzt sind. Ähnliches zeigte sich bei der Regeneration des fünften Fußpaares (vgl. FRAISSE, 13 a, pag. 146).

In den »Bemerkungen« zur Tabelle habe ich ferner hervorgehoben, dass nach complicirten Verletzungen gelegentlich zwei ganze Hände regenerirt werden (Versuch 12 und 13); DUMÉRIL sah sogar einmal drei Hände. Aus meinen Mittheilungen und Zeichnungen ergibt sich ferner, dass von diesen Händen eine allein funktionirt und dem entsprechend gewöhnlich kräftiger und normaler gebaut ist, als die andere nicht funktionirende, schwächere, meist stark verkümmerte mit geringerer Fingerzahl. Die Fingerzahl betrug 2 und 4 und war gelegentlich auf 1 reducirt. Ich halte die mit Nr. 6, 7, 9 (Versuch 13) bezeichneten Fälle für solche mit einer sehr rudimentären Hand und speciell Nr. 9 beweist mit ihrem fingerartigen, langen, im Niveau der echten Hand befindlichen Sporn, dass eine »Polydaktylie« durch Regeneration einer reducirten überschüssigen Hand entstehen kann. Hier handelt es sich dann also um eine falsche Hyperdaktylie¹⁾ entsprechend der oben von mir gegebenen Bestimmung.

Hand ausging. Die rudimentäre Nebenhand war nun mit dem proximalen Ende des Radius nahe dem Humerus verbunden. Von hier gingen zwei Knorpelstrahlen (Radius und Ulna) aus, die mit drei kleinen Knorpelstückchen (Carpus) und weiterhin mit vier langen zarten Knorpelstrahlen (Metacarpi und Digits) in Verbindung standen. Der rudimentären Ausbildung des Carpus entsprechend standen Metacarpi und Digits nicht neben einander, sondern waren nach der Mitte zusammengedrückt.

¹⁾ GRÖNBERG sieht in der Polydaktylie (bei Hühnern) überhaupt eine unvollständige Doppelbildung des ganzen Fußes, wie BOAS früher

Die Beobachtung (Versuch 12), dass mehrmals gegabelte Finger, also verdoppelte Phalangen gefunden wurden, lässt sich atavistisch nach ALBRECHT als Rückschlag auf die Selachier (Rochen) erklären, wenn man die im Wege stehende lange Ahnenreihe nicht scheut; sie lässt sich aber auch — und wohl einfacher — durch die WEISMANN'sche Annahme verstehen, dass eine Verdoppelung der betreffenden Determinantengruppe durch lokale excessive Ernährungsverhältnisse hervorgerufen worden sei (27 a, pag. 564).

Ergebnisse.

1) Superregenerative Bildungen und Abnormitäten bei der Regeneration von Gliedmaßen des Axolotl lassen sich durch complicirte Amputationen künstlich hervorbringen.

2) Sie treten um so leichter und öfter auf, je näher die Amputationsfläche dem proximalen Ende der Extremität liegt, also je complicirter die regenerative Leistung ist.

3) Sie sind am häufigsten bei Thieren mit starker Regenerationskraft der Extremitäten überhaupt (Siredon, Triton) und fehlen bei Amphibien, die dieses Regenerationsvermögen nur noch in geringem Grade (in früher Jugend!) besitzen (Rana).

4) Durch Regeneration können, wie bei der Ontogenese, überschüssige Gliedmaßen und Theile von Gliedmaßen (Polydaktylie, Melomelie) entstehen.

5) Die Verdoppelung kann die Phalangen, die Finger und die Hände betreffen.

6) Die verhältnismäßig häufige Regeneration einer fünffingerigen Hand beim Axolotl ist ein Rückschlag auf die ursprünglich normalerweise fünffingerige Hand der Amphibien.

7) Durch superregenerative Bildung einer rudimentären Nebenhand kann eine falsche Polydaktylie hergestellt werden.

schon für Schweine und Pferde dargelegt hatte. »Wir haben also hier nur gleiche Grade derselben Erscheinung, und das Auftreten siebenzehiger Formen darf, wenn meine Ansicht richtig ist, uns nicht überraschen« (pag. 516). Ich unterscheide, wie ich oben ausgeführt habe, zwischen der wahren Polydaktylie durch Vermehrung der Fingerzahl und der falschen durch Bildung einer überschüssigen Hand, gebe aber zu, dass diese Unterscheidung praktisch sich nicht immer an den einzelnen Objekten wird durchführen lassen.

Litteraturverzeichnis.

- 1) ALBRECHT, P., Über den morphologischen Werth überzähliger Finger und Zehen. Centralblatt für Chirurgie 1886, Nr. 24, Beilage.
- 2) BARDELEBEN, C. v., Zur Morphologie des Hand- und Fußskelets. Sitzungsber. der Jen. Ges. f. Med. u. Naturw., 1885.
- 3) Derselbe, Über neue Bestandtheile der Hand- und Fußwurzel der Säugethiere, sowie die normale Anlage von Rudimenten »überzähliger« Finger und Zehen beim Menschen. Ebenda, 1885.
- 4) Derselbe, Hand und Fuß. Tagebl. der 59. Vers. Deutscher Naturf. u. Ärzte zu Berlin, 1886.
- 5) Derselbe, Verhandl. d. Anat. Gesellsch. zu Würzburg, 1888 (Diskussion), pag. 529.
Das Referat auf der letzten Vers. der anatom. Gesellschaft in Straßburg (1894) war bei Abfassung dieser Schrift noch nicht erschienen.
- 5a) BARFURTH, D., Versuche zur funktionellen Anpassung. Zur Regeneration der Gewebe. Archiv f. mikr. Anat. 1890.
- 6) BAUR, G., Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Reptilien. Zoolog. Anzeiger 1885.
- 7) BOAS, J. E. V., Bidrag til Opfattelsen af Polydactyli hos Pattedyrene. Videnskap. Middel. fra den Naturh. Forening i Kjöbenhavn, 1883. (Citirt nach GRÖNBERG).
- 8) BORN, G., Nachträge zu Carpus und Tarsus. Morphol. Jahrb., VI. Bd., 1880.
- 9) BONNET, M., Mémoire sur la reproduction des membres de la Salamandre aquatique. Observations sur la physique etc. par ROZIER. Paris. I. Mémoire X. Bd., 1777, II. Mémoire XIII. Bd., 1779.
- 10) DUGÈS, A., Recherches sur l'ostéologie et la myologie des batraciens à leurs différens ages. Académie royale des sciences.
- 11) DUMÉRIL, M. A., Description de diverses monstruosités observées à la ménagerie des reptiles du muséum d'histoire naturelle sur les batraciens urodèles à branchies extérieures, dits Axolotls. Mit 1 Tafel. Nouvelles archives du muséum d'histoire naturelle de Paris. T. III, 1867, pag. 119 ff.
- 12) DWIGHT, THOMAS, Fusion of Hands. Anat. Anz. 1893.
- 13) FACKENHEIM, Über einen Fall von hereditärer Polydaktylie etc. Jenaer Zeitschr. für Naturw., 22. Bd., 1888.
- 13a) FRAISSE, P., Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren etc. Cassel und Berlin, 1885.
- 14) GEGENBAUR, C., Kritische Bemerkungen über Polydaktylie als Atavismus. Morph. Jahrb., VI. Bd., 1880.
- 14a) Derselbe, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Carpus und Tarsus. 1864, Leipzig, W. ENGELMANN.
- 15) GOETTE, A., Über Entwicklung und Regeneration des Gliedmaßenskelets der Molche. Leipzig, 1879.
- 16) GRÖNBERG, G., Beiträge zur Kenntnis der polydaktylen Hühnerrassen. Anat. Anz. 1894, pag. 509 ff.
- 17) JOLLY, F., Über Polydaktylie mit Missbildung des Armes. Internat. Beiträge zur wiss. Medic. VARCHOW-Festschrift. I. Bd., Berlin, 1891.

- 18) KOLLMANN, J., Handskelet und Hyperdaktylie. Verhandl. der Anat. Gesellschaft. in Würzburg, 1888, pag. 515 ff.
- 19) LÉBOUCQ, H., De l'augmentation numérique des os du carpe humain. Annales de la soc. de méd. de Gand. (Band und Jahr sind aus dem Separat-
abdruck nicht zu ersehen.)
- 20) Derselbe, Sur la morphologie du carpe et du tarse. Anat. Anz. 1886, 1. Bd.
- 21) LEYDIG, F., Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn, 1877 (pag. 156, Missbildungen).
- 22) POELCHAU, G., Ein Fall von Perodaktylie. Dissertation. Aus dem anat. Institut zu Königsberg i. Pr., 1891.
- 23) RÜDINGER, Beiträge zur Anatomie des Gehörorgans, der venösen Blutbahn, sowie der überzähligen Finger. München, 1876.
- 24) SIEBOLD, VON, Observationes quaedam de salamandris et tritonibus. Dissert. Berolini, 1828.
- 25) SWEDELIN, A., Ein Beitrag zur Anatomie der Doppeldauen. Dissertation aus dem anatom. Institut in Dorpat, 1883.
- 26) VIRCHOW, R., Descendenz und Pathologie. VIRCHOW's Archiv 103. Bd., 1886.
- 27) VULPIAN, A., Sur la reproduction des membres chez l'axolotl dans le cas de polydaktylie acquise. Bull. Soc. philom. Paris, 6. Série, T. 4, 1867, pag. 117. (Diese Arbeit habe ich mir weder in Dorpat, noch in Göttingen verschaffen können.)
- 27a) WEISMANN, A., Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena, 1892.
- 28) WIEDERSHEIM, R., Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Mit 17 lith. Taf. und 3 Holzschn. Genua, 1875.
- 29) Derselbe, Lehrbuch d. vergl. Anat. der Wirbelthiere. 2. Aufl. Jena, 1886.
- 30) Derselbe, Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien. Morphol. Jahrbuch 2. Bd.
- 31) ZANDER, R., Ist die Polydaktylie als theromorphe Varietät oder als Missbildung anzusehen? VIRCHOW's Archiv 125. Bd., 1891.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V.

Die Thiere und ihre Gliedmaßen wurden (mit Ausnahme von Fig. 20 und 21) *intra vitam* gezeichnet. Fig. 1 ist in $\frac{2}{3}$ natürlicher Größe dargestellt, alle anderen Figuren entsprechen der natürlichen Größe. Die Zeichnung der Zehen und derjenigen Theile, auf die es besonders ankam (*r_h* und *x*!) ist immer mit der Lupe kontrollirt worden.

Fig. 1. Dreijähriger Axolotl mit doppelt regenerirter linker vorderer Extremität.

Die rudimentäre Nebenhand (*r_h*) hat nur drei Digits, die eigentliche Hand vier, wie es der Norm entspricht.

Fig. 2. Zweijähriger Axolotl. Regenerirte rechte Hand mit 5 Fingern.

Fig. 3. Ebenso mit 2 Fingern.

Fig. 4—14. Ebenso mit 4 Fingern, mehr oder weniger noch etwas unregelmäßig gestellt und geformt.

Fig. 15. Zweijähriger Axolotl mit 5 Fingern an der rechten regenerirten Hand.

Fig. 16. Zweijähriger Axolotl mit doppelt regenerirter linker Hand. Die eigentliche funktionirende Hand besitzt die normalen 4 Finger, die radial gestellte verkümmerte Nebenhand zwei Finger.

Fig. 17—19 stammen von demselben Versuch wie Fig. 16. Hier ist es nicht zur Bildung einer zweiten Hand gekommen, aber es finden sich bei x vom Integument überzogene Knorpelstücke, die auf ein zweites selbständiges, aber schwächeres Regenerationscentrum schließen lassen. (Rudimentäre Nebenhand?)

Fig. 20. Regenerirte rechte Hand eines dreijährigen Axolotl mit 5 Fingern, von denen der erste und dritte sich gabelförmig theilen.

Fig. 21. Regenerirter rechter Vorderarm eines dreijährigen Axolotl mit doppelter Hand, von der ventralen Seite gezeichnet, um die rudimentäre Nebenhand zu zeigen; sie besaß 4 Finger, wie eine normale Hand.

