

# Die Lungenregeneration bei *Salamandra maculosa* und einigen andern Amphibien.

Von

**Enver Muftić.**

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt in Wien.)

Mit Tafel IX und 7 Figuren im Text.

Eingegangen am 31. August 1907.

## Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Zweck der Arbeit . . . . .	235
II. Material, dessen Haltung und die Operationstechnik . . . . .	237
III. Darstellung der Versuche . . . . .	240
A. Versuche bei <i>Salamandra maculosa</i> . . . . .	240
a. Versuche mit nicht abgebundenen Lungen (einfache Amputation) . . . . .	240
b. Versuche mit abgebundenen Lungen und nachträglicher Ampu- tation . . . . .	241
B. Versuche bei <i>Triton cristatus</i> . . . . .	247
C. Versuche bei <i>Rana esculenta</i> . . . . .	249
D. Versuche bei <i>Bufo vulgaris</i> . . . . .	249
IV. Histologische Befunde . . . . .	250
V. Begleiterscheinungen an den nicht operierten Organen . . . . .	252
VI. Theoretische Bedeutung der Befunde . . . . .	255
VII. Zusammenfassung . . . . .	258
VIII. Literaturverzeichnis . . . . .	259
IX. Erklärung der Abbildungen . . . . .	259

### I. Zweck der Arbeit.

AUGUST WEISMANN hat sich in seinen Schriften wiederholt dahin ausgesprochen, daß innere Organe nicht regenerieren, weil sie, von den sie umgebenden Körperpartien geschützt, Verletzungen nicht so leicht und häufig ausgesetzt sind als die äußeren, peripher gelegenen Organe, und daher auch nicht auf dem Wege der Naturzüchtung, auf welchem laut WEISMANN die Erscheinungen des Wiederwachstums

zustande kommen, die Fähigkeit des Wiederwachstums oder der Regeneration erworben haben konnten.

So heißt es in einem der neueren Werke [13, S. 14] <sup>1)</sup> WEISMANN: »Teile, die im natürlichen Leben der Art niemals verletzt werden, besitzen auch häufig keine Regenerationskraft. So die inneren Teile der sonst so regenerationsfähigen Wassersalamander. Ich schnitt Tieren in der Äthernarkose die eine Lunge halb oder auch fast ganz weg; die Wunde schloß sich, aber eine Wiederherstellung des Organs trat nicht ein. Ebenso ging es, wenn ein Stück des Samenleiters oder des Eileiters weggenommen wurde.«

Die geschilderte Wahrnehmung wird WEISMANN zu einer besonders guten Stütze für seine Anpassungstheorie der Regeneration, erstens wegen ihrer, die Richtigkeit vorausgesetzt, ungeheuren Beweiskraft, zweitens weil experimentelle Belege dafür vorlagen, die WEISMANN, wie zitiert, selbst ermittelt hat.

Mit Rücksicht jedoch auf die vielen Tatsachen, welche trotzdem gegen die Auffassung der Regeneration als besondere, durch Selection erworbene Adaption des Organismus sprechen, so z. B. die Ersatzfähigkeit rudimentärer Organe, die Ersatzunfähigkeit vieler autotomierender Gliedmaßen (erwachsene Spinnen, Heuschrecken), dann wieder die neuerliche Bildung autotomierender Extremitäten von andern als den Autotomiestellen aus (Decapoden, Kellerassel, Orthopterenlarven), die Widerlegung einer Reihe von sogenannten Ausnahmefällen, denen die regenerative Potenz wegen mangelnder Adaptionsgelegenheit abgehen sollte (Olm, Marmormolch, Wasserspinne, weibliches Huhn usw.), mit Hinblick also auf all diese für eine primäre, allgemeine Regenerationskraft der Tierkörper sprechenden Fakten, hielt ich es für wünschenswert, die Ergebnisse WEISMANNs, betreffend die Nichtregeneration der Tritonlunge, einer Nachprüfung zu unterziehen.

Ausgehend von dem Objekt, welches auch WEISMANN zu seinen Versuchen verwandte, der Lunge vom Triton oder Wassersalamander (*Triton cristatus* Laur.), dehnte ich meine Versuche besonders ausführlich auch auf den Erdsalamander (*Salamandra maculosa* Laur.) aus, sowie auf die Froschlurche, von denen ich bisher zwei Formen, Wasserfrosch (*Rana esculenta* L.) und gemeine Erdkröte (*Bufo vulgaris* Laur.) behandelte.

<sup>1)</sup> In eckigen Klammern stehende Ziffern beziehen sich auf das Literaturverzeichnis!

Die Hauptfragestellung vorliegender Arbeit lautet demnach: Ist die Lunge der Amphibien eines echt regenerativen Ersatzes fähig? Findet bei ihr eine den Forderungen WEISMANNs entsprechende, neue Formbildung statt, nicht bloß hypertrophische Wucherung?

Die Beantwortung dieser Hauptfrage erschien mir bei den genannten näheren und entfernteren Verwandten des Wassermolchs noch eine wichtige Nebenfrage zu enthalten, mit Rücksicht auf die hier und dort verschiedene funktionelle Bedeutung des in Rede stehenden Organs, und daher als besonders wünschenswert.

Inwieweit ich bei meinen Versuchen dadurch, daß ich die funktionelle Wichtigkeit der *Triton*-, *Salamandra*- und Anurenlung im Auge behielt, der Lösung einiger Begleitprobleme der Regenerationslehre, wenigstens was die von mir bearbeiteten Fälle anlangt, näher gekommen bin, darüber sollen die Versuche selbst sowie der ihnen folgende Abschnitt, betreffend deren theoretische Bedeutung, Aufschluß erteilen.

## II. Material, dessen Haltung und die Operationstechnik.

Meine Versuche bezog ich hauptsächlich auf *Salamandra maculosa* Laur., stellte aber die gleichen auch bei *Triton cristatus* Laur., *Rana esculenta* L. und *Bufo vulgaris* Laur. auf. Sämtliche Tiere waren schon vorher in naturgemäß eingerichteten Behältern untergebracht gewesen. So befanden sich die Salamander, von denen ich etwa 66 bis 70 benötigte, in einem großen Steintrog, der mit Erde und darüber mit Moos belegt war. Als Nahrung wurden ihnen Regenwürmer (*Lumbricus terrestris*) gereicht. Die Tiere wurden täglich gespritzt und nebstbei gab man ihnen ein großes Gefäß mit Wasser.

*Triton cristatus* wurde vor der Operation in großen Aquarien gehalten und mit Pferdefleisch oder *Lumbricus* gefüttert.

*Rana esculenta* und *Bufo vulgaris* wurden in Glasterrarien mit naturgetreuer Einrichtung und reichlicher Wasserversorgung gehalten und mit Mehlwürmern oder Fliegen gefüttert.

Die Erhaltung der Tiere nach der Operation ist von der eben beschriebenen eine verschiedene. Als Behälter für ein, durch die Operation gegen Infektion empfindsam gewordenes Tier ist ein Glasgefäß, das mit Löschpapier am Boden bedeckt ist und, öfters bespritzt, die Feuchtigkeit erhält, vorzubereiten. Die operierten Tiere können entweder dauernd in diesen Behältern gelassen werden, oder,

nachdem die Wundheilung vollendet ist, in zweckmäßig eingerichtete Behälter, wie oben beschrieben, gebracht werden.

Die Feuchtigkeit ist für die an der Lunge operierten Salamander von großer Bedeutung. Die Atmung durch die Haut, welche dann an Stelle der Lunge die respiratorische Tätigkeit allein übernimmt, ist in einer feuchten Luft leichter, und ich glaube, daß das Trockenhalten auch als Hauptursache des beschleunigten Todes einiger Versuchstiere zu betrachten ist.

Alle Salamander wurden vor der Operation von dem auf der Haut haftenden Schmutze befreit, dann betäubt. Als Betäubung ist nur die Schwefeläther-Narkose verwendbar, weil durch die Chloroform-Narkose die Tiere sehr leicht vergiftet werden und dann nicht mehr lebensfähig sind. Die Betäubung nahm ich in der üblichen Weise, in einem gut zugedeckten Glasgefäße, worin sich ein mit Äther befeuchtetes Stück Baumwolle befand, vor.

Vor jeder Operation sterilisierte ich sowohl das dazu nötige Sezierzeug, als auch die zum Zunähen der Wunde notwendige Nadel.

Die ersten Versuche legte ich an etwa 20 Exemplaren an, die mir aber sämtlich zugrunde gingen infolge eines Operationsfehlers, den ich sogleich hervorheben will.

Die Tiere wurden gewaschen und betäubt in einer nicht gar zu dichten Ätheratmosphäre. Nach ungefähr 3 Minuten wurden sie herausgenommen und auf den Rücken gelegt. Es ist nämlich ein sicheres Zeichen, daß das Tier betäubt ist, wenn es sich aus dieser Lage nicht zu befreien vermag. Ein so betäubtes Tier wird nun einer Operation unterzogen, indem man es mit einem kleinen Seitenschnitt in der Längsachse der Herzregion unterhalb der vorderen Extremitäten an der Grenze zwischen der Ober- und Unterseite öffnet. Die Haut wird mit dem Daumen und Zeigefinger der Querachse nach leicht emporgehoben, so daß man mit einmaligem Zusammenklappen der Schere die Haut samt dem Peritoneum durchschneidet. Der Schnitt darf nicht länger als 5 bis 6 mm sein. Im Falle der Schnitt richtig angelegt wurde, sieht man die Lunge in der Brusthöhle der Länge nach wie eine rote Weintraube liegen. Das Herausnehmen der Lunge erfordert eine große Vorsicht; sie ist mit ihrer medialen Seite vom Anfange (von den Bronchien aus) bis beinahe zur Spitze durch Mesenterium an den Darm angewachsen und steht mit demselben in einer festen Verbindung. Ich nenne im folgenden den verwachsenen Teil den proximalen, die freie Spitze den distalen Teil der Lunge. Die Lungen wurden abgeschnitten und die Ränder

der geöffneten Haut einfach mit Präparierzwirn zusammengezogen und mit Collodium übergossen.

Es ist nicht überflüssig zu erwähnen, daß bei so durchgeführten Operationen die Blutung eine sehr große ist und zur Ursache des baldigen Todes der Tiere wird. Die innere Blutung reicht bei manchen Exemplaren bis zum Beckengürtel, adhäriert an den Wandungen verschiedenster Organe und verursacht oft deren Entzündung, wie ich es besonders an der Leber beobachten konnte.

In manchen Fällen wurden die Wunden allein mit Collodium übergossen, doch schon bei der ersten Bewegung der Tiere sprangen die Wunden infolge der mechanischen Einwirkung der Luft wieder auf. Hier ist noch zu beobachten, daß die Venen der Haut aufquellen, was auf einen größeren Innendruck zurückzuführen ist. Die gelben Hautflecken werden blutrot, was wieder auf den Reichtum von Blutcapillaren in denselben schließen läßt. Auf diese Weise operierte Tiere fressen gar nichts und kommen auch durch den Hunger um. Später erst kam ich darauf, daß in dem Abschneiden der Lunge ohne besondere Kautelen der Fehler liegt, und unternahm meine späteren Versuche in folgender Weise.

Die Tiere wurden auf die gleiche Art (wie vorher beschrieben) betäubt und geöffnet. Die Lungenspitze — der distale Teil — wird mit einer stumpf zugespitzten Pinzette herausgenommen. Will man aber die ganze Lunge amputieren, so ist sie sorgfältig vom Darme zu trennen. An der zum Abschneiden bestimmten Stelle wird in diesem Falle die Lunge zuerst mit einem Faden Präparierzwirn doppelt abgebunden und dann erst in der Mitte beider Ligaturen abgeschnitten. Dabei kann kein Tröpfchen Blut in Verlust geraten. Der zurückgelassene Teil der Lunge wird in die Brusthöhle zurückgeschoben, die Hautwunde wird zugenäht, aber ohne das Tier zu quetschen. Ein Übergießen mit Collodium kann nicht schaden, jedoch Collodium allein ist wieder weniger zu empfehlen, da sich der Schnitt schon bei sehr leichter Bewegung des Tieres öffnet. Keinesfalls aber ist das Aufkleben eines Pflasters an die Wundstelle ratsam.

In manchen Fällen traten Eiterungen an den Wunden auf, welche ich dann mit Lignosulfit behandelte und beobachtete, daß sich dieses als ein sehr gutes Heilmittel der Wunden erwies. Auf diese Weise heilte ich auch mehrere Tritonen. Bei Mangel an Lignosulfit ist es besser die Wunde nur zugenäht, aber ohne weitere Verschlussvorrichtungen immer rein zu halten. Die Wunde schließt sich dann bald von selbst.

Die abgeschnittenen Teile der Lungen wurden sofort konserviert, um später einer histologischen Untersuchung dienen zu können.

Es sei noch erwähnt, daß die Weibchen leichter die Operation und die durch sie verursachten Krankheiten ertragen als die Männchen. Den Grund dazu glaube ich in der Schwierigkeit, die Männchen zu operieren, gefunden zu haben. Es befinden sich bei diesen in der Nähe der Lungen die Hoden, denen sehr schwer auszuweichen ist, und deren Verletzung den sicheren Tod der Tiere hervorruft. Die allgemeine Erscheinung, daß jüngere Tiere leichter regenerieren als ältere, hat sich auch bei meinen Versuchen deutlich gezeigt.

### III. Darstellung der Versuche.

#### A. Versuche bei *Salamandra maculosa* Laur.

In meinen Versuchen über Regeneration der Lungen verwendete ich 66 bis 70 Salamander. Im vorhergehenden Teile habe ich bereits zwei Arten meines Vorgehens geschildert, in diesem will ich den Verlauf der beiden Methoden etwas genauer darstellen und besonders auf die einzelnen Schnittlagen in der zweiten Art meiner Operationsmethode (Abbinden vor der Amputation) hinweisen.

#### a. Versuche mit nicht abgebundenen Lungen (einfache Amputation).

Diese, meine ersten, mit 40 Tieren unternommenen Versuche mißlangen vollständig. Die ersten 20 Tiere kamen schon nach wenigen Tagen um; ich öffnete sie und sah den Grund des eingetretenen Todes. Die andern 20 lebten, wie beistehende Tabelle ersichtlich macht, bis zu einem Monat. Um den Verlauf der Heilung beobachten zu können, machte ich ein Tier am 15. und ein andres am 25. Tage nach der Operation auf. Von diesen Versuchen erhielt ich zwar keine positiven Resultate der Regeneration, wohl aber gewann ich daraus eine Übung des operativen Verfahrens und die Überzeugung, daß auf diese Weise operierte Tiere nicht länger als 1 Monat zu leben vermögen. Es kommen aber Veränderungen einiger innerer Organe vor, auf die ich im V. Abschnitte genauer zurückkommen werde.

Stück	Anzahl der Lebenstage
2	11
1	14
3	17
2	18
1	29
1	32
2	20
1	21
3	22
1	23
1	24
1	25
1	30
20	

Es wurden nicht alle 20 Tiere an derselben

Lungenstelle operiert. Ich amputierte den distalen Lungenteil auf einer oder auf beiden Seiten. Von den letzteren blieben nur drei Tiere 25 bis 32 Tage am Leben, und als ich sie öffnete, fand ich nur die platt zusammengedrückten Lungenreste, also funktionslose proximale Lungenteile.

Bei denjenigen Exemplaren aber, wo ein Lungenflügel unberührt blieb, der andre aber ganz oder nur teilweise abgeschnitten wurde, dehnte sich der erstere der Länge nach stark aus. Hier ist also eine Hypertrophie entstanden infolge der doppelt zu verrichtenden Funktion.

In diesem Falle war auch von außen eine Anschwellung des Körpers an der nicht verletzten Stelle zu bemerken. Die amputierte Lunge mußte ihre Funktion verlieren, da ihr Lumen ganz freien Durchgang für die eingeatmete Luft abgab, und diese sich zuerst durch die noch offene Wunde an der Haut oder später durch die poröse Haut selbst mit der Außenluft in unmittelbarer Verbindung befand. Bei den Tieren, die nahezu oder einen ganzen Monat gelebt hatten, verschloß sich die Wunde in ungefähr 14 Tagen und in diesem Zeitraum entwickelte sich die Funktion der unverletzten Lunge sehr zweckmäßig, indem sie den Darm und zum Teil auch die Leber gegen die Operationsstelle verschob und einerseits die platte Form des amputierten Lungenflügels verursachte, anderseits Raum für ihre eigne größere Ausdehnung gewann.

Zur Entstehung der platten Form des amputierten Lungenflügels mag aber auch der durch das Ein- und nicht wieder Ausatmen entstandene Überdruck in der Leibeshöhle beigetragen haben; beide Ursachen zusammen gewähren für die Abplattung eine rein mechanische Erklärung.

#### b. Versuche mit abgebundenen Lungen und nachträglicher Amputation.

Diese Versuche stellte ich bei 26 Salamandern auf. Die Tiere wurden auf die im Abschnitte über Operationstechnik bereits geschilderte Weise operiert. Einige kamen während der Operation um, die andern infolge von Infektionen, da sie gleich nach der Operation in naturgemäß eingerichtete Terrarien gebracht wurden, wo sie sich an den modernden Pflanzenteilen leicht Krankheitskeime zuziehen konnten. Es blieben mir jedoch 16 Stück Salamander am Leben, die meinen Versuchen denn auch sichere Resultate lieferten. Die operierten Tiere lebten 12 bis 58 Tage nach der Operation. Ein ein-

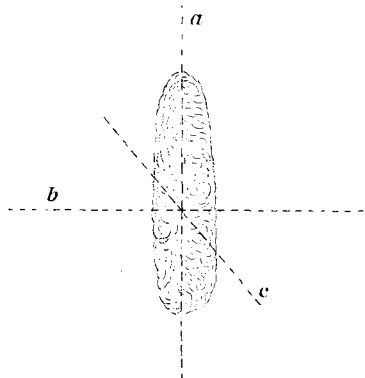
ziges, das am 14. III. 07 operiert wurde, lebt noch heute, ohne irgend ein Gebrechen zur Schau zu tragen.

Bevor ich auf die Einteilung dieser meiner Versuche zu sprechen komme, möchte ich die beistehende schematische Zeichnung (Fig. 1) der Lunge mit den eingezeichneten Achsen erklären, um die Veränderungen der Lungen bei der Regeneration leichter verständlich machen zu können.

Nehmen wir an, daß durch die Salamanderlunge Achsen verlaufen, so bezeichne ich *a* als Längs-, *b* als Quer- und *c* als Sagittalachse.

Diese meine Versuche teilte ich in folgende sechs Gruppen ein:

Fig. 1.



- 1) Lunge einseitig halbiert.
- 2) Lungen beiderseits halbiert.
- 3) Lunge einseitig fast ganz entfernt.
- 4) Lungen beiderseits fast ganz entfernt.

(Im Falle 3 und 4 ließ ich einige Bläschen an den kurzen Bronchien zurück.)

- 5) Lungen beiderseits vollkommen entfernt (exstirpiert).
- 6) Lungen beiderseits halbiert, jedoch auf einer Seite zugebunden, auf der andern offen gelassen.

Bei den ersten fünf Gruppen konnte ich überall deutliche Regeneration beobachten, was mir aber im sechsten Falle mißlang, da das einzige hierzu verwendete Tier nach 7 Tagen starb, ohne nur eine Spur von Regeneration zu zeigen.

Im folgenden will ich eingehend über jeden der eben erwähnten Punkte berichten.

#### 1. Lunge einseitig halbiert.

Den zwei operierten Tieren wurde die Hälfte des rechten oder linken Lungenflügels abgebunden und amputiert. Bei dem ersten nahm ich die Operation am 31. VII. 06 vor, dieses Tier lebte bis zum 14. I. 07. Das zweite wurde am 7. II. 07 operiert und lebte bis 2. IV. 07. Beide Tiere wurden von mir getötet und einer genauen Untersuchung unterzogen. Es zeigte sich, daß sich die Achsen *b* und *c* teilweise verlängert hatten, und zwar die Achse *b* lateralwärts, die Achse *c* ventralwärts. Die Achse *a* hat sich an der Spitze um



etwas verlängert, aber nicht mehr, als es beim normalen Wachstum auch geschehen wäre.

Hier könnte man annehmen, daß eine Aufblähung in den Achsen *b* und *c*, nicht aber eine solche in der Achse *a* stattgefunden hat. Allem Anscheine nach entstand am Anfang des Wiederwachstums unter dem Einflusse des Luftdruckes von Innen eine Ausdehnung lateroventralwärts, die aber nur bis zu einer bestimmten, behufs funktioneller Aushilfe notwendigen Grenze vor sich gegangen ist und später durch die wirkliche Regeneration des amputierten Lungenflügels abgelöst wurde.

Der unverletzte Lungenflügel hat sich bei beiden Exemplaren ein wenig ausgedehnt, was als Nachweis eines hypertrophischen Vorganges gelten kann, der von dem Innendruck und von einer notwendigerweise intensiveren Funktion hervorgerufen sein dürfte (Fig. 2).

Fig. 2.

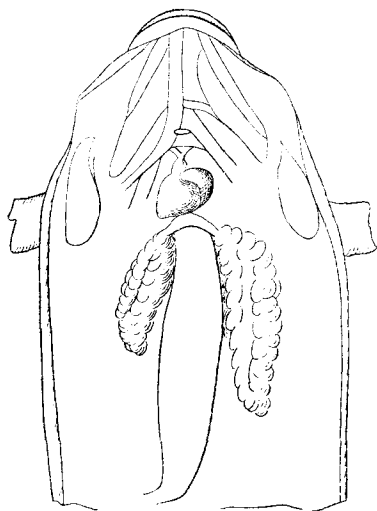
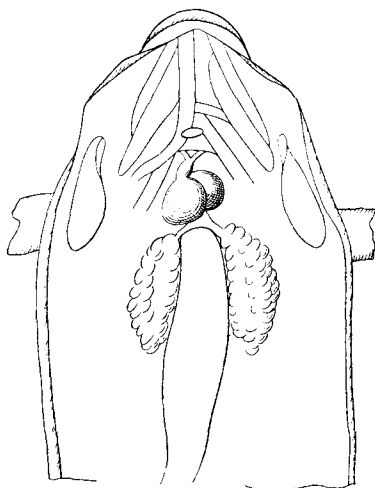


Fig. 3.



## 2. Lungen beiderseits halbiert.

Zu diesem Versuche operierte ich drei Tiere. Das erste, welches am 31. XII. 06 operiert wurde, untersuchte ich am 5. II. 07; es zeigte deutlich Regeneration auf beiden Seiten. Die zwei andern Salamander wurden am 5. III. 07 operiert und am 12. und 15. V. 07 von mir getötet. Auch hier fand ich, daß die Regeneration auf beiden Seiten gleichmäßig in allen Achsen vor sich gegangen war (Fig. 3). Hier kann von einer Hypertrophie keine Rede sein. Die Bildung

der neuen Spitze kam in sämtlichen sechs Fällen (Lungenflügeln) deutlich zum Vorschein.

### 3. Lunge einseitig fast ganz entfernt.

Das einzige Tier, das auf diese Weise operiert wurde, zeigte das Regenerat in allen drei Achsen ziemlich deutlich. Die Lungenbläschen waren aber etwas abweichend von der normalen Form gebaut und die Lunge ganz mit einer dünnen Haut bekleidet (Fig. 4). Das Häutchen ist allem Anscheine nach von den Bronchien abzuleiten, deren häutige Umhüllung gleichzeitig mit dem regenerativen Wachstum der Lunge auf diese überging.

Fig. 4.

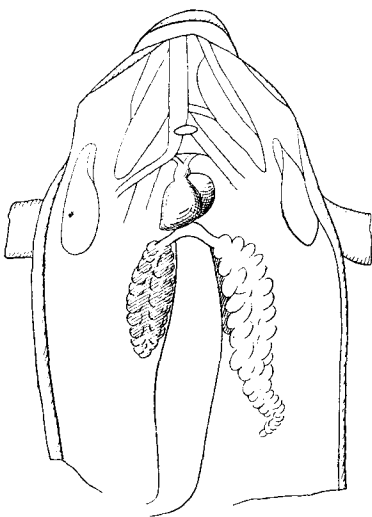
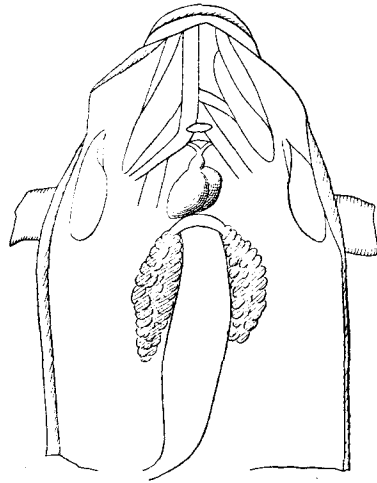


Fig. 5.



Der unverletzt gelassene Lungenflügel ist stark ausgedehnt; sehr schön beobachtet man bei frisch geöffneten Tieren das Auftreten der Hypertrophie (Taf. IX Fig. E).

Die Spitze dieses Lungenflügels hat sich beinahe bis zur Beckenregion ausgedehnt, und erst nachdem ich das Peritoneum durchschnitten hatte, trat er infolge des Lufteintritts in die Bauchhöhle zurück.

Da die regenerierte Lunge noch wenig funktionierte, so haben sich auch ihre Bläschen schwach entwickelt, und die physiologische Aufgabe der Atmung leistete allein der linke Lungenflügel.

### 4. Lungen beiderseits fast ganz entfernt.

Auf diese Weise wurden vier Tiere operiert. Das erste am 31. XII. 06; es zeigte nach einer Dauer von 57 Tagen deutliche

Regeneration. Die drei andern Tiere wurden am 7. II. 07 operiert und zeigten schon nach Verlauf von 40, 41, 48 Tagen kleine Andeutungen der Regeneration.

Von jenem im Dezember operierten Tiere erhielt ich den sichersten Nachweis der Regenerationsfähigkeit der Lunge beim Salamander.

Beide Lungen wuchsen gleichmäßig nach in den Richtungen der Achsen *b* und *c* (Fig. 5). Die Achse *a* erreichte immerhin noch nicht ihre natürliche Länge. Die Bläschen besaßen ihre normale Form und waren beim Aufmachen des Tieres ganz mit Luft gefüllt. Das Häutchen, von welchem ich im vorhergehenden Punkte (3.) sprach, war beträchtlich dünner. Von einer Hypertrophie kann hier überhaupt keine Rede sein, da die Lungen eine natürliche Form besaßen und beide in Funktion standen (Taf. IX Fig. *F*). Von dieser regenerierten Lunge machte ich histologische Präparate, auf die ich, in dem der Histologie gewidmeten Abschnitte, zurückkommen werde.

#### 5. Lungen beiderseits vollkommen entfernt (exstirpiert).

Es wurden zu diesem Versuche fünf Salamandern beide Lungenflügel am 14. III. 07 vollkommen entfernt (exstirpiert), von denen der erste am 19. III., der zweite am 9. IV., und der dritte am 18. IV. 07 starb. Schon bei dem letzten fand ich eine Andeutung der Regeneration, während der vierte, der am 7. V. geöffnet wurde, deutliche Regeneration der beiden Lungenflügel zeigte (Taf. IX Fig. *G*). Der linke Lungenflügel zeigte zwei abnorm große Lungenbläschen, von welchen das eine doppelt so groß war als das andre, beide zusammen in der Größe eines Weizenkorns. Die Farbe dieser Bläschen war grauweiß, somit von der gewöhnlichen, grauschwarzen Lungenfarbe verschieden; beide Bläschen waren mit Luft gefüllt und angespannt. Diese Bläschen sind nichts andres, als die Anfänge der Neuentwicklung des Atmungsapparates, den ich bei der Amputation dieses (linken) Lungenflügels ganz, sogar mit einem Teile der Bronchien, entfernt hatte.

Anders war die Erscheinung an der rechten Seite. Der rechte Lungenflügel wurde zweimal so groß als der linke, obzwar er unter den gleichen Bedingungen exstirpiert worden war; er hatte auch die normale Lungenfarbe und eine Mehrzahl von Lungenbläschen, die aber die Größe der normalen Lungenbläschen um das doppelte übertrugen. Dieser regenerierte Lungenflügel entwickelte sich in allen drei Achsen normal.

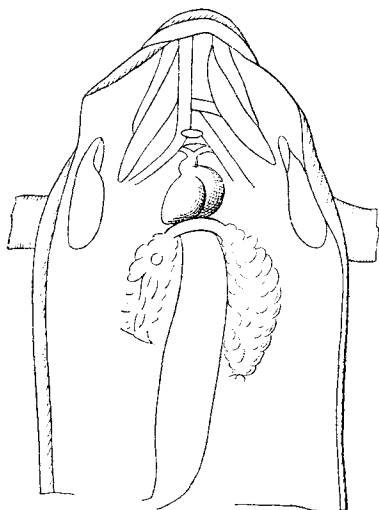
Der vorliegende Fall ist sowohl als eine Regeneration wie auch als eine Hypertrophie anzunehmen. Als Regeneration darum, weil erstens der vollständige rechte Lungenflügel samt einem Stück der Bronchien entfernt worden war und zweitens sich tatsächlich neue Lungenbläschen gebildet haben. Als Hypertrophie aber deshalb, weil die Atmungsfunktion für die neu entstandenen Bläschen eine zu große war und infolgedessen eine übermäßige Ausdehnung derselben hervorrief.

Diesen Fall kann man also entweder als »hypertrophische Regeneration« bezeichnen, oder wir nennen ihn mit MORGAN einfach »Hyperplasie«.

6. Lungen beiderseits halbiert, doch auf einer Seite zugebunden, auf der andern offen gelassen.

Hier wurde von beiden Lungenflügeln je eine Hälfte abgeschnitten, nur mit dem Unterschiede, daß ich die linke Hälfte, ohne sie zuzu-

Fig. 6.



binden, in die Brusthöhle zurückschob und die rechte wie gewöhnlich erst nach dem Abbinden amputierte. Diesen Versuch stellte ich auf, um zu sehen, wie der Vorgang, wenn eine Lunge offen, die andre abgebunden, beide aber verletzt sind, vor sich geht.

Das auf solche Weise am 7. VII. 07 operierte Tier starb nach 21 Tagen, ohne nur eine Spur von Regeneration zu zeigen. Auf der Seite, wo die Lunge abgebunden war, konnte ich während des Lebens eine Aufblähung beobachten, die bei der Untersuchung des toten Tieres ebenfalls zu sehen war.

Die nicht gebundene Lunge war abgeplattet und funktionslos (Fig. 6). Ich operierte noch weitere vier Tiere in derselben Weise (diese Tiere sind im folgenden Verzeichnis nicht eingetragen), doch vermochten sie nur wenige Tage zu leben.

Bei keinem dieser Exemplare konnte ich Regeneration beobachten. Das Ausbleiben der Regeneration erklärte ich mir 1) durch die zu kurze Lebensdauer, 2) durch den zu großen Blutverlust bei der

Operation, der wieder 3) verschiedene Entzündungen der inneren Organe nach sich zog.

Auch das Ausbleiben der Regeneration, wie es DAIBLER gelegentlich von Versuchen an der Milz schildert, ist wohl einzig auf das analog verfehlte Operationsverfahren zurückzuführen.

Als übersichtliche Darstellung meiner Versuche und deren Ergebnisse schließe ich folgende Tabelle bei.

Datum der Operation	Zahl der Tiere	Operationsart	Tag der Untersuchung nach		Lebensdauer	Grad der Regeneration
			natürlichem Tode	Abtötung		
31. XII. 06	1	} Lunge einseitig halbiert	—	14. I. 07	14 Tg.	} Anfänge der Regeneration
7. II. 07	1		—	2. IV. 07	54 -	
31. XII. 06	1	} Lungen beiderseits halbiert	—	5. II. 07	36 -	} deutliche Regeneration auf beiden Seiten
15. III. 07	1		—	12. V. 07	58 -	
15. III. 07	1		—	15. V. 07	61 -	
31. XII. 06	1	einseitig fast ganz entfernt	—	26. II. 07	57 -	deutl. Regenerat.
31. XII. 06	1	} beiderseits fast ganz entfernt	—	26. II. 07	57 -	} deutl. Regenerat. kleine Andeutungen von Regeneration
7. II. 07	1		19. III. 07	—	40 -	
7. II. 07	1		—	20. III. 07	41 -	
7. II. 07	1		27. III. 07	—	48 -	
14. III. 07	1	} Lungen beiderseits exstirpiert	19. III. 07	—	5 -	} keine Regeneration Anfänge d. Reg. deutl. Regenerat.
14. III. 07	1		9. IV. 07	—	26 -	
14. III. 07	1		18. IV. 07	—	35 -	
14. III. 07	1		—	7. V. 07	54 -	
14. III. 07	1		—	lebt noch	—	
7. II. 07	1 <sup>1)</sup>	beiderseits halb., rechts gebunden, links offen gelass.	28. II. 07	—	21 -	keine Regenerat.

#### B. Versuche bei *Triton cristatus* Laur.

Die Operationen gestalteten sich hier weitaus schwieriger als beim Salamander. Die Lunge der Tritonen unterscheidet sich im wesentlichen von der Lunge der vorher beschriebenen Gattung und ist auf den ersten Blick eher einem Blutgefäße als einer Lunge ähnlich. Die Operationen unternahm ich mit vorübergehendem Abbinden bei 14 Stück. Die Tiere, die vor dem Versuche in einem großen Aquarium untergebracht waren, wurden nach vollbrachter Operation

<sup>1)</sup> Außer diesem einen Tier wurden noch andre vier Tiere auf dieselbe Weise operiert, doch bei keinem konnte ich eine Andeutung von Regeneration beobachten.

zum Teil im Wasser, zum Teil auf nassem Kiessand gezogen. Der Operationsgrad war wieder ein verschiedener.

Ich operierte: 1) Nur je einen kleineren Teil auf der einen Seite.

2) Je eine Hälfte einer Lunge.

3) Je eine Lunge fast ganz.

4) Beide Lungen fast ganz.

5) Je eine Lunge vollkommen.

6) Beide Lungen vollkommen.

Es starben mir bis auf drei Weibchen, die ich noch halte, sämtliche elf Tiere. Ihre Untersuchung gab mir jedoch keine deutlichen positiven Ergebnisse.

Ich kann ebensowenig von einer Regeneration, als von einem Ausbleiben dieser berichten, weil ich beim Öffnen von zwei Exemplaren eine undeutliche Kompensation an abgeschnittenen Lungenflügeln beobachtete, und zwar war das eine von diesen Tieren nur auf einer Seite, das andre an beiden Seiten entlungt.

Ich werde also die drei lebenden Weibchen samt dem einen noch lebenden Salamander, die alle zurzeit das beste Wohlbefinden äußern, weiter ziehen, um möglicherweise nach einer längeren Lebenszeit ein Auftreten der Regeneration beobachten zu können.

Die beistehende Tabelle diene zur deutlichen Übersicht meines Verfahrens.

Zahl der Tiere	Datum der Operation	Operationsart	Datum des Todes	Unterbringung	Lebensdauer	Begleiterscheinungen
2	♂ 22. XI. 06 ♀ - - -	einen kleineren Teil auf einer Seite	6. XII. 06 29. XI. 06	auf feuchtem Sand	16 Tg. —	beschleunigte Häutungen und Abfallen d. Phalangen mit nachfolgender Regenerat. derselben
2	♂ 20. XI. 06 ♀ - - -	eine Hälfte einer Lunge	6. XII. 06 lebt noch	im Wasser	7 Tg. 29 -	
2	♂ 20. XI. 06 ♀ - - -	eine Lunge fast ganz	27. XI. 06 19. XII. 06	im Wasser	16 Tg. —	
2	♂ 20. XI. 06 ♀ - - -	beide Lungen fast ganz	6. XII. 06 lebt noch	im Wasser	14 Tg. 7 -	
2	♂ 22. XI. 06 ♀ - - -	eine Lunge vollkommen	31. V. 07 von mir geöffnet lebt noch	auf feuchtem Sand	190 - —	
4	♂ 22. XI. 06	beide Lungen vollkommen	26. XI. 06	auf	4 Tg.	
	♀ - - -		26. XI. 06	feuchtem	4 -	
	♂ 1. XII. 06		5. XII. 06	Sand	4 -	
	♀ - - -		16. XII. 06		15 -	

### C. Versuche bei *Rana esculenta* Laur.

Da mir zumeist um die Regeneration bei *Salamandra* zu tun war und ich die Versuche bei andern Amphibien nur nebenbei führte, so operierte ich von dieser Art nur zwei Stück, ein Männchen und ein Weibchen, am 27. XI. 06, und zwar entfernte ich beide Lungen vollständig nach vorausgegangenem Abbinden. Der Tod trat beim Weibchen schon am 28. XII. 06 infolge einer schlecht durchgeführten Operation ein. Das Männchen tötete ich am 20. I. 07.

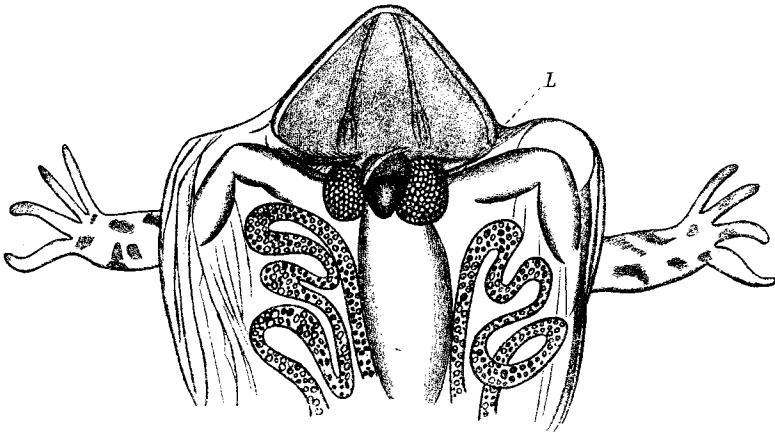
Trotz der kurzen Lebensdauer beobachtete ich eine Volumvergrößerung der übergebliebenen Teile der Lunge, die sich besonders auffallend beim Männchen gestaltet. Da ich die histologische Untersuchung dieser Art unterließ, kann ich diese Erscheinung weder mit Sicherheit als Regeneration noch als Hypertrophie bezeichnen.

Es ist höchst bemerkenswert, daß die Frösche ohne Lunge leben konnten und ihre respiratorische Funktion nur durch Vermittlung der Haut leisteten.

### D. Versuche bei *Bufo vulgaris* Laur.

Zwei *Bufo vulgaris*, ein Männchen und ein Weibchen, operierte ich am 29. XI. 06. Die Operationen bestanden, wie bei *Rana esculenta*, aus vorhergehendem Abbinden und darauffolgendem gänzlichen

Fig. 7.



Entfernen beider Lungen. Das Weibchen tötete ich am 31. V. 07, es zeigte die beiden Lungen regeneriert, die um ein Drittel kleiner waren als die normalen. Das Männchen, das ich am 23. VI. 07

öffnete, zeigte ebenfalls das deutliche Auftreten der Regeneration auf beiden Seiten. Die in der vorstehenden Fig. 7 mit *L* bezeichneten regenerierten Lungenteile sind im unaufgeblasenen Zustand gezeichnet worden.

#### IV. Histologische Befunde.

Der Darstellung der bisher geschilderten Operationsergebnisse schließe ich jetzt einige Worte über das morphologische Aussehen der Lungen an und gehe dann auf die Beschreibung ihres histologischen Baues über.

Die Lungen von *Salamandra* hängen in der Brusthöhle im vorderen Winkel des Peritonealsackes an den kurzen Bronchien. Durch jeden Lungenflügel zieht ein Lumen in der Richtung der Vertikalachse, das am Präparate schon mit freiem Auge leicht zu sehen ist. In dieses Lumen münden von allen Seiten Alveolengänge. Die Alveolen sind, wie HATSCHKE und CORI in ihrem »Elementarkurs der Zootomie« (S. 13) sagen: »an der Innenfläche durch wabenartig angeordnete Schleimhautfalten ausgezeichnet«, »eine Einrichtung, welche zur Vergrößerung der respiratorischen Fläche dient«. — »Ein reiches capillares Blutgefäßnetz umspannt die einzelnen Lungenwaben.«

Glatte Muskelfasern verlaufen in Begleitung der dicken Vena pulmonalis am Rande und durch die Septa der Lungen. Die Bindegewebsfasern, die sich durch ihre Elastizität auszeichnen, sind überall in der Lunge zu treffen.

Große Arterien nehmen ihren Lauf mehr an der Oberfläche der Lungen, während die Venen, wie erwähnt, in der Längsrichtung durch die Mitte der Lungen oder wie beim Frosch in den Kuppen der Septen unter den Randmuskelbalken verlaufen (ECKER-WIEDERSHEIM). Das größte Blutgefäß der Salamanderlunge ist die Vena pulmonalis.

Nerven sind ebenfalls in der Lunge reichlich vorhanden. Alle Lungennerven zweigen sich von einem Ast des Nervus glossopharyngeus-Vagus ab und durchziehen stark verästelt die Lunge bis an ihre Spitze. Selbst markhaltige Nerven und Ganglien sind nicht schwer in den Präparaten aufzufinden.

Bindegewebe ist, wie bereits erwähnt, reichlich in der Lunge enthalten. Außer den Muskeln, Gefäßen und Nerven sind in das Bindegewebe auch die inneren und äußeren Epithelzellen eingelagert. Das Epithel ist auf beiden Seiten aus rundlichen, platten Epithel-



zellen zusammengesetzt. Diese Zellen besitzen einen von Protoplasma umgebenen Riesenkern, welcher gewöhnlich in der Mitte der Zelle liegt und eine querliegende Eiform aufweist.

Das Randepithel ist von einer Cutis begleitet, welche die eigentliche Serosa der Lunge ist. Die Zellen des Randepithels folgen dicht aufeinander und bilden ein geschichtetes Epithel. Die dichte Aufeinanderfolge dieser Epithelzellen nimmt gegen die Spitze der Lunge zu allmählich ab (Taf. IX Fig. A).

Nach BETHGES »Betrachtungen über das Blutgefäßsystem bei *Salamandra maculata*, *Triton taeniatus* und *Spelerpes fuscus*« ergibt sich auf Grund der Verteilung und Ausbildung der Capillaren, daß die Atmung bei *Salamandra* durch die Lunge, den Oesophagus, die Mundhöhle und durch die Haut möglich sei.

*Triton vulgaris* = *taeniatus* entbehrt der Atmung durch den Oesophagus gänzlich oder im beträchtlichen Maße. Der Durchmesser der Hautcapillaren bei *Triton* beträgt 12 bis 16  $\mu$  und ist bedeutend größer als beim Salamander (7 bis 12  $\mu$ ), während der Durchmesser der Hautcapillaren beim lungenlosen *Spelerpes fuscus* 24 bis 30  $\mu$  mißt.

Dies wären einige Worte über die Bestandteile der normalen Lunge, nun will ich aber noch in kurzem über das Verhalten der Epithelzellen in den regenerierten Lungen sprechen.

Nach meiner Ansicht, die ich im Abschnitte über die theoretische Bedeutung der Befunde näher zu erklären trachten werde, ist der große Anteil, den die Epithelzellen am Aufbau der Lunge nehmen, ein ausschlaggebender Faktor für die regenerative Potenz der Lunge. Die Epithelzellen sind sowohl in der normalen, als auch in der regenerierten Lunge überall zu treffen; jedoch mit dem Unterschiede, daß sie in der regenerierten Lunge an der ehemaligen Verletzungsstelle im großen Maße angehäuft und gegen die Mitte zu konzentriert auftreten. Sie lösen sich von dem gemeinsamen Innenepithel ab, vermehren sich in großer Zahl durch Teilung und bilden auf diese Weise an der Verletzungsstelle mit dem eben vorhandenen Bindegewebe ein Gerüst (Regenerationsknospe), worin sich dann alle andern Gewebsarten zu differenzieren vermögen (Taf. IX Fig. C).

Neben den Epithelzellen habe ich nicht selten zapfenartige Zellen mit einem winzigen Kern zu sehen bekommen, niemals aber eine Bildung von Riesenzellen bei den regenerierten Lungenteilen, was auf eine sichere Neubildung, nicht aber auf eine bloße Ausdehnung der Zellen hinweist.

Die Größe, Form und der Bau dieser Zellen stimmen bei den Regeneraten vollkommen mit den normalen Epithelzellen überein, was ebenfalls als Beweis einer Regeneration und nicht etwa bloßer Hyperplasie zu betrachten ist.

Um den ausgesprochenen Unterschied der Regeneration und der Hypertrophie deutlich hervorheben zu können, verfertigte ich auch von einer hypertrophierten Lunge Präparate und lege diese (Taf. IX Fig. D) vor. Das Präparat wurde von einem Salamander, der auf einer Seite der Lunge entbehrt, angefertigt. Es vergrößern sich in solchem Falle nicht die Bläschen allein, sondern auch die Zellen, aus welchen diese aufgebaut sind. Die Epithelzellen bekommen eine viel größere Gestalt, indem sie ihre runde Form aufgeben und sich in die Länge strecken, auch ihre Kerne vergrößern sich und ändern dementsprechend ihre Form. An vielen Stellen verschmelzen die einzelnen Epithelzellen zu einer Kolonie, die mit einer gemeinsamen Membran für sich abgeschlossen ist. Von einer Zellvermehrung kann hier keine Rede sein, indem die Zellen, statt knapp aneinander zu stoßen, Interzellularräume bilden, welche unter dem Mikroskop als Hohlräume erscheinen.

Auf Grund dieser Beschreibung, die mir nur infolge der Ergebnisse meiner Versuche und der angefertigten mikroskopischen Präparate möglich war, glaube ich den Beweis betreffs der Regenerationskraft der Lunge, also eines inneren Organs, mit Bestimmtheit erbracht zu haben. Die makroskopischen Präparate der Versuchstiere sind in der Biologischen Versuchsanstalt in Wien aufbewahrt, das mikroskopische Belegmaterial befindet sich in meinem Privatbesitz.

## **V. Begleiterscheinungen an den nicht operierten Organen.**

Die Operationen, die ich bei meinen Versuchen durchgeführt hatte, riefen Veränderungen an den äußeren und inneren Organen hervor, die in manchen Fällen, wie z. B. bei den Tritonen, weitgehend waren, und denen zufolge die operierten Tiere sogar verschiedener Körperteile verlustig gingen.

Vorliegender Abschnitt soll der Darstellung der eben erwähnten Veränderungen Raum bieten, um sie im Zusammenhange behandeln zu können.

Die Veränderungen an den äußeren Organen und deren Funktionen beim Salamander erstrecken sich auf die Bewegungs-

organe und auf die Rotfärbung der vorher gelb gewesenen Zeichnung der Haut.

Was zunächst die Bewegung anbelangt, so ist diese bei soeben operierten Tieren eine minimale. Obzwar die Salamander auch in freier Natur ruhige Tiere sind, so tritt ihr besonders ruhiges Verhalten knapp nach der Operation dennoch deutlich hervor, indem sie tagelang auf einem und demselben Platz verharren, ohne auch nur die kleinste Bewegung auszuführen. Die Bewegungslosigkeit, welche nicht mit der Betäubung infolge der Narkose zu verwechseln ist, ist besonders bei vollkommen entlungten Exemplaren zu bemerken. Man könnte jene Erscheinung entweder als Folge der Kraftabnahme, oder als nützliche Einrichtung, eine Heilung früher hervorzurufen, oder als beides zusammen betrachten.

Bei dem Wiederaufwachen der Tiere aus der Narkose ist nebst der im zweiten Abschnitte schon erwähnten Aufblähung des Körpers die rötliche Verfärbung der gelben Drüsenflecken zu beobachten, welche bei den ohne vorhergehendes Abbinden operierten Tieren weitaus schärfer hervortritt.

Diese rote Färbung kommt besonders an den gelben Drüsenflecken des Kopfes, am meisten aber um die Augen herum, zum Ausdrucke. Nach vollständiger Genesung der Tiere verschwindet allmählich auch diese Rotfärbung. Hervorgerufen ist sie durch den nach Entfernung der Lungen eingetretenen inneren Überdruck des Blutes, genauer gesagt, durch den Raummangel für Blutverteilung, welche nun statt auf das Lungen-, auf das Hautcapillarnetz konzentriert wird. Gleichzeitig ist damit eine intensivere Hautatmung erzielt.

Keinesfalls ist diese Farbenänderung mit dem Auftreten jener violetten oder ziegelroten Fleckenzeichnung, die bei normalen Tieren nicht selten zu beobachten ist, zu verwechseln (vgl. über diese in der Literatur wenig erwähnte Pigmentierung von *Salamandra* KAMMERER und v. SCHWEIZERBARTH).

Die operierten Tiere häuten in den ersten Tagen mehrere Male, also eine starke Beschleunigung des natürlichen Häutungsprozesses, deren Grund unbedingt in dem künstlichen Eingreifen zu suchen ist. Sind die ersten Häutungen ohne jeden Schaden für das Tier vollendet, so geht es ruhig seiner Genesung entgegen, und man kann nach Verlauf von 4 Wochen eine Regeneration deutlich beobachten.

Wenn wir einen Blick auf das Verhalten der inneren Organe in der Brust- und Bauchhöhle werfen, so sehen wir, daß hier eben-

falls Veränderungen vor sich gegangen sind, die sich besonders auf das Herz, die Leber und die Milz erstrecken.

Das Herz ist viel größer geworden, und scheint in manchen Fällen das normale um beinahe das Doppelte überragt zu haben. Es ist hier eine Hypertrophie entstanden in dem Bestreben, durch anstrengende Arbeit das Gleichgewicht des Körpers wieder herzustellen. Hier ist zu bemerken, daß diese Herzhypertrophie in vielen Fällen die Ursache des frühen Todes der Tiere ist. Auch die Herzfarbe stimmt mit jener der normalen Tiere nicht überein.

Die Leber bleibt auch nicht ohne eine Veränderung ihrer Form. Sie gewinnt etwas an Größe, jedoch bleibt ihre Farbe die gleiche.

Die Milz quillt etwas auf, und ihre Farbe verdunkelt sich um einige Nuancen. Es ist nicht überflüssig zu erwähnen, daß die Erscheinung an der Milz eher als Hyperämie, nicht als Hyperplasie aufzufassen ist, da, soweit man makroskopisch urteilen kann, nur vermehrte Blutzufuhr, nicht aber Gewebsvergrößerung zu konstatieren ist. Diesen Fall habe ich jedoch nicht histologisch untersucht, sondern nur ganz grob die beim gleichmäßigen Drücken mit den Fingern gewonnene Blutmenge einer normalen und einer krankhaften Milz verglichen und bei der letzteren in mehreren Beispielen ein größeres Blutquantum beobachtet.

Diese physiologischen Erscheinungen an Herz, Leber und Milz sind wohl nur auf den verdorbenen Blutkreislauf infolge Abtragens der Lungen oder Teilen davon zurückzuführen.

Die andern Organe behalten, vorausgesetzt, daß sie bei der Operation unverletzt blieben, ihre natürliche Form und ihr ursprüngliches Aussehen bei.

Mit einer gewissen Abweichung gestalteten sich diese Verhältnisse bei den Tritonen. Die Tiere waren an der im normalen Zustande orangegelb gefärbten Bauchseite nach der Operation stärker gerötet, also gleichfalls mit Blut imbibiert, und diese Färbung hielt mit einer kleinen Abblassung an, bis sich bei den Tieren eine gleichmäßigere Blutcirculation eingestellt hat. Während jener Zeit waren die Tiere in sehr starker Häutung begriffen. Außerdem verloren insbesondere diejenigen, welche ein- oder beiderseitig entlungt waren, die Zehen oder sogar die ganze Extremität. Diese Körperteile regenerierten nach Verlauf von 2 Monaten. Die Zehen fielen bei allen operierten Tritonen ab, welches Abfallen von einer besonderen inneren Krankheit stammen muß, weil ich Ähnliches auch bei normalen Tieren, die unter schlechten Bedingungen leben, beobachtet habe. Es wäre

noch zu erwähnen, daß bei zwei Exemplaren, die vollkommen entlungt waren, längere Zeit keine willkürlichen Bewegungen mehr zu beobachten waren; außerdem fielen ihnen unter intensiver Häutung mehr als die Hälfte der Schwänze und alle Extremitäten ab.

An *Rana esculenta* und *Bufo vulgaris* habe ich keinerlei Begleiterscheinungen, weder an äußeren noch an inneren Organen und deren Funktion, verfolgt.

## VI. Theoretische Bedeutung der Befunde.

Schon im Einleitungskapitel (»Zweck der Arbeit«) wurde ein prinzipieller Gegensatz betont, der zwischen den gegenwärtigen Anschauungen in bezug auf die Regenerationstatsachen herrscht. Die einen, an ihrer Spitze WEISMANN, verfechten die Macht der selectiven Anpassung, die andre Richtung, mit MORGAN und PRZIBRAM als todangehende Vertreter, tritt für das Bestehen einer primären, allgemeinen Regulationskraft als Ursprung der organischen Restitutionen ein.

Noch andre, in erster Linie KORSCHOLT, sind der Meinung, daß beide Hauptfaktoren wirksam sind, daß also zwar eine allgemeine Regenerationspotenz existiere, aber an gewissen Punkten der Tierreihe durch besondere Anpassung verstärkt werde.

Wir wollen bei unsrer theoretischen Stellungnahme jene Gegensätze zunächst außer acht lassen und die einzelnen, für vorliegenden Fall in Betracht kommenden Faktoren der Reihe nach einer möglichst objektiven Prüfung unterziehen.

Was zunächst die Verlustwahrscheinlichkeit anbelangt, so kann diese für die Lungen als innere Organe keine große sein. Im natürlichen Leben der untersuchten Tiere dürfte es kaum vorkommen, daß die Lungen von außen in einer Weise verletzt werden, die nicht zugleich das Leben der betreffenden Exemplare zerstört. Aber auch Verletzungen von seiten innerer Feinde (Entoparasiten) kommen in der Lunge kaum regelmäßig genug vor, um besondere Reserveanlagen heranzüchten zu lassen; man müßte derartigen Fällen sonst gelegentlich der Sectionen häufiger begegnen. Die Verletzungsgefahr kann also am Regenerationsvermögen der Amphibienlunge keinen Anteil haben.

Was ferner die Wichtigkeit für das Leben des Tieres anbelangt, so kann ein Organ, dessen Fehlen für das Wohlbefinden des betreffenden Individuums so gleichgültig ist, wie meinen Versuchstieren der Mangel ihrer beiden Lungenflügel, diesbezüglich keinen

hohen Rang einnehmen. Zwar, wird man einwenden, müssen ja alle regenerierenden Organe bis zum Wiederwachstum entbehrt werden; aber dazu kommt hier doch noch die schwerwiegende Tatsache, daß es in mehreren Gruppen der urodelen Amphibien Arten gibt, die normalerweise lungenlos sind oder von denen manche Individuen Lungen haben, andre nicht. Jedenfalls sind die Lungen im Leben meiner Versuchstiere kein unentbehrlicher Bestandteil, können also vermöge ihrer Wichtigkeit ebenfalls nicht die Regenerationsfähigkeit bis zu der vorhandenen, hohen Stufe herangebildet haben.

Von dieser »Wichtigkeit« wohl zu unterscheiden ist die funktionelle Inanspruchnahme eines Organs. Ein Organ kann normalerweise sich in reger Tätigkeit befinden und doch dem Leben seines Trägers entbehrlich sein. Ein gut funktionierendes Organ unterliegt aber stärkerem Verbrauch, verlangt daher auch intensiver ernährt zu werden als ein schwach funktionierendes; dieser intensive Metabolismus ist es, der ihm in weiterer Folge eine bessere Zellvermehrungs- und Wachstumsfähigkeit sichern muß. Die Lungen der Froschlurche und des Erdsalamanders sind solche zwar entbehrliche, aber stark funktionierende Organe; die Lunge des Wassersalamanders hingegen spielt, wie schon morphologisch durch ihre minder reiche Architektur angedeutet ist, als Atmungsorgan eine viel geringere Rolle, indem sie den größten Teil der respiratorischen Funktion dem äußeren Körperintegument überläßt. Es ist sonach nicht weiter zu verwundern, wenn zwischen der Wachstums- und Regenerationsfähigkeit der Anuren- und *Salamandra*-Lunge einerseits, des *Triton* anderseits zu gunsten der ersteren ein größerer Abstand herrscht.

In derselben Hinsicht erscheint noch ein anderer Umstand von Bedeutung: im Verlaufe der Versuchsdarstellung wurde zu wiederholten Malen betont, daß die einfach abgeschnittenen Lungen nicht regenerieren, wohl aber die vorher abgebundenen. Zum Teil mag dies gewiß dem im letzteren Falle geringeren Blutverluste zuzuschreiben sein; wahrscheinlich kommt aber noch folgendes in Betracht: es wurde, wie berichtet, an der Lunge eine doppelte Ligatur angelegt und in der Mitte zwischen beiden, von denen die proximale also auch nach der Operation bestehen blieb, abgeschnitten. Bei einfacher Amputation resultierte also ein funktionsloser Gewebsfetzen, bei Amputation nach dem Abbinden ein durch den Verband geschlossener Sack, der ganz gut weiter zu funktionieren vermochte und hierdurch den Wiederherstellungsprozeß wesentlich beschleunigt haben dürfte.

Man will weiters das Regenerationsvermögen in invers proportionaler Abhängigkeit von der Differenzierungshöhe wissen, und zwar in einer dreifachen Richtung: 1) je phylogenetisch älter ein Tier, desto besser sein Regenerationsvermögen, 2) je ontogenetisch älter ein Tier, desto schlechter sein Regenerationsvermögen, 3) je spezialisierter ein Organ oder Gewebe, desto schwieriger sein Wiederaufbau. Von diesem Gesichtspunkte aus ist gut zu verstehen, warum gerade das Lungengewebe mit seiner einfachen epithelialen Zusammensetzung leicht regeneriert, und es ist meiner Meinung nach auf diesen Punkt sogar viel Gewicht zu legen. Ein Nebenversuch, den ich im Laufe der eigentlichen Versuchsdarstellung gar nicht erwähnte, mag hier nachgetragen werden. Er wird für das jetzt erwähnte Abhängigkeitsverhältnis der Regeneration sowie für das Ineinandergreifen der verschiedenen Regenerationsfaktoren ein instruktives Beispiel abgeben.

Erd- und Wassersalamandern wurde zugleich mit den Lungen auch eine Extremität abgeschnitten. Nach einem Monat waren bei den ersteren die Lungen in Regeneration begriffen, die Extremität noch nicht; bei den letzteren war die Extremität regeneriert, an den Lungen hingegen zeigte sich davon keine Spur.

Das Beispiel zeigt jedenfalls auch, daß die phyletische Stufe nicht, wie einige Autoren wollen, das einzige ist, wovon die Regeneration abhängt; denn sonst müßten die Lungen der Tritonen besser regenerieren als diejenigen der Anuren, was gewiß nicht der Fall, obzwar ich trotz bisherigen Mangels an deutlichen positiven Resultaten Andeutungen dafür empfangen habe, daß dem *Triton* die Regenerationsfähigkeit der Lunge nicht ganz abgehe.

Die theoretische Gesamtfolgerung aus meinen Resultaten im Vergleich zu denjenigen andrer Experimentatoren kann also dahin lauten:

Eine Abhängigkeit von der Verlustwahrscheinlichkeit ist dem Regenerationsvermögen abzusprechen. Eine solche von der Wichtigkeit des Organs besteht nur insofern, als seine regere Funktion größere Wachstumsenergie bedingt; Selectionsvorgänge, Reservedeterminanten kommen also dabei nicht in Betracht. Dagegen läßt sich folgendes proportionale Abhängigkeitsverhältnis mit großer Bestimmtheit behaupten: je einfacher die histologische Beschaffenheit, desto größer die Regenerationsfähigkeit.

Die Fragebeantwortung in vorliegender Arbeit spricht somit im Sinne des Vorhandenseins einer primären, allgemeinen Regene-

rationskraft, welche mit dem Aufsteigen der Organismenreihe abnimmt, an bestimmten Punkten derselben aber durch sekundäre (jedoch nicht indirekt-selectiv, sondern stets direkt wirkende) Faktoren besonders gesteigert oder gehemmt wird.

## VII. Zusammenfassung.

1) Die Lunge von *Salamandra maculosa*, *Rana esculenta* und *Bufo vulgaris* ist nach teilweisem oder gänzlichem Verlust regenerationsfähig.

2) Hierbei spielt es nach positiver Richtung eine große Rolle, wenn zurückbleibende Teile durch eine Ligatur funktionsfähig erhalten bleiben.

3) Bei einseitiger Operation tritt am unverletzten Lungenflügel der Gegenseite, welche während des Regenerationsprozesses den größten Teil der Atmungsfunktion zu leisten hat, kompensatorische Hypertrophie auf.

4) Ebenso ist nach Exstirpation beider Lungenflügel Hyperplasie zu konstatieren, verursacht durch die funktionelle Überbürdung der zuerst regenerierten, an Zahl noch geringen Lungenbläschen.

5) Der feinere Bau der regenerierenden Lunge weist an der ehemaligen Verletzungsstelle eine große Menge von hochgeschichteten, nach der Mitte zu konzentrierten Epithelzellen auf, welche dort eine Regenerationsknospe bilden und im weiteren Verlauf des Prozesses alle andern Gewebsarten aus sich hervorgehen lassen. Dabei ist rege Zellvermehrung zu beobachten, und fällt besonders die Kleinheit der Kerne in die Augen.

6) Der feinere Bau der hypertrophierten Lunge hingegen weist auffallend große, in die Länge gestreckte, großkernige Zellen und keine Zellvermehrung auf.

7) Bezüglich *Triton cristatus* kann die Frage, ob die Lungen auch hier regenerieren und hypertrophieren, noch nicht endgültig entschieden werden; doch sprechen die Beobachtungen dafür, daß beide Fähigkeiten, wenn auch im Vergleich zur gut funktionierenden Salamander-, Frosch- und Krötenlunge im schwächeren Maße, der Tritonlunge zukommen dürften.

---



## VIII. Literaturverzeichnis.

- 1) BETHGE, E. 1898. Das Blutgefäßsystem von *Salamandra maculata*, *Triton taeniatus* und *Spelerpes fuscus*; mit Betrachtungen über den Ort der Atmung beim lungenlosen *Spelerpes fuscus*. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. Bd. LXIII. 4. Heft.
- 2) DAIBLER, MARIE. 1906. Zur Frage nach der Entstehung und Regenerationsfähigkeit der Milz. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XLII. S. 73—114. Taf. V—VIII.
- 3) ECKER, A. — WIEDERSHEIM, R. 1896—1904. Anatomie des Frosches. Braunschweig. Bd. I—III.
- 4) HATSCHKE, B. — CORI, C. J. 1896. Elementarkurs der Zootomie. Jena. S. 13.
- 5) KAMMERER, P. 1904. Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von *Salamandra atra* und *maculosa*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVII. 2./3. Heft. S. 232, 234, 236.
- 6) KORSCHOLT, E. 1907. Regeneration und Transplantation. Jena. Besonders S. 58.
- 7) MORGAN, T. H. 1907. Regeneration. Aus dem Englischen übersetzt von MAX MOSZKOWSKI. Leipzig.
- 8) PRZIBRAM, H. 1905. Quantitative Wachstumstheorie der Regeneration. Centralbl. f. Physiologie. Bd. XIX. 18. Heft.
- 9) ——— 1906. Die Regeneration als allgemeine Erscheinung in den drei Reichen. Naturwiss. Rundschau. XXI. Jahrg. Nr. 47—49.
- 10) V. SCHWEIZERBARTH, E. M. 1906. Eine rote Farbenvarietät von *Salamandra maculosa* Laur. Bericht der SENCKENBERG'schen naturforsch. Gesellsch. in Frankfurt a. M. S. 119—121. Taf. IV Fig. 3.
- 11) WEISMANN, A. 1899. Tatsachen und Auslegungen in bezug auf Regeneration. Anat. Anz. Bd. XV.
- 12) ——— 1892. Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung.
- 13) ——— 1902. Vorträge über Descendenztheorie. Jena. Bd. II. S. 1—41, besonders S. 14.

## IX. Erklärung der Abbildungen.

## Tafel IX.

- Fig. A. Querschnitt durch die normale Lunge von *Salamandra maculosa*.  
 Fig. B. Ein Teil dieses Querschnittes bei stärkerer Vergrößerung (LEITZ Oc. III, Obj. 4).  
 Fig. C. Querschnitt durch die regenerierte Lungenspitze von *Salamandra maculosa*.  
 Fig. D. Ein Teil des Querschnittes durch eine hypertrophierte Lunge (LEITZ Oc. II, Obj. 3).  
 Fig. E—G. Die Lunge von *Salamandra maculosa* in situ (nat. Größe).  
 Fig. E. Regenerat des rechten Lungenflügels nach fast völliger Entfernung; Hypertrophie des linken Flügels.  
 Fig. F. Regenerate beider Lungenflügel nach fast vollständiger Entfernung.  
 Fig. G. Lungen nach beiderseitiger Exstirpation im Begriffe zu regenerieren: links zwei, rechts mehrere große, hypertrophierte Bläschen.