

LATVIJAS ŪNIVERSITĀTES SALĪDZINOŠĀS ANATOMIJAS UN
EKSPERIMENTĀLĀS ZOOLOĢIJAS INSTITŪTA DARBI
ARBEITEN AUS DEM
VERGLEICHEND-ANATOMISCHEN U. EXPERIMENTAL-
ZOOLOGISCHEN INSTITUT D. LETTLÄNDISCHEN UNIVERSITÄT

№ 43

A. Grotans

*Graduelle Gesetzmässigkeit des Regenera-
tionstempos der Kiemenblättchen beim Axolote
(*Amblystoma mexicanum* Cope). Voll. Mit-
teilung.*

R I G A

1933.

(Aus dem Vergleichend-anatomischen und experimentell-zoologischen Institut der Universität Lettlands in Riga. Direktor: N. G. Lebedinsky.)

Graduelle Gesetzmässigkeit des Regenerations- tempos der Kiemenblättchen beim Axolotl (*Amblystoma mexicanum* Cope)

Vorläufige Mitteilung¹⁾.

Von

A. Grotans

Inhalt.

- I. Einleitung.
- II. Material und Technik.
- III. Normalzustand der Kiemen.
- IV. Eigene experimentelle Untersuchungen und Resultate.
 - 1) Unterschiede in der Regenerationsgeschwindigkeit der basalen und distalen Hälfte jeder Kieme.
 - 2) Unterschiede zwischen der ersten, zweiten und dritten Kieme.
 - 3) Einfluss der Amputation auf die normalen, nicht amputierten Blättchen des Kiemenstammes.
 - 4) Einfluss der nochmaligen Amputation auf die regenerierenden Kiemenblättchen:
 - a) derselben Körperseite und
 - b) der entgegengesetzten Körperseite.
 - 5) Amputation der blättchenlosen Haut.
 - 6) Einfluss des Alters.
 - 7) Einfluss der Temperatur.
- V. Der axiale Gradient.

¹⁾ Vorgetragen in der Lettl. biologischen Gesellschaft am 11. V. 1932.

I. Einleitung.

Die Regenerationsfähigkeit der verschiedenen Körperteile eines Individuums ist ungleich und kann sich in gewisser, bestimmter Körper-, bzw. Organrichtung verstärken oder auch vermindern.

Die Ursache der Differenzierungsgefälle im Amphibienkörper sieht v. *Ubisch* (1923) in seiner ontogenetischen Entwicklung. Die Richtung der fortschreitenden Entwicklung in der Ontogenese fällt mit der Richtung der Regenerationsfähigkeit zusammen, denn letztere ist am vollkommensten dort anzutreffen, wo die Zellen noch jung und für bestimmte Aufgaben weniger differenziert sind.

Sorgfältig ausgearbeitete Methoden, insbesondere die der amerikanischen Biologen, weisen darauf hin, dass Reizempfindlichkeit und die Fähigkeit auf Reiz zu reagieren in den verschiedenen Körperregionen eines Lebewesens verschieden ist. Reizempfindlichere Körperteile weisen gewöhnlich auch eine grössere Regenerationsfähigkeit auf. In dieser Art offenbart sich die axiale Gradation des Tierkörpers. Ausser der Hauptachse des axialen Gradienten können auch andere Achsen vorhanden sein, die die erstere kreuzen.

Es war die Aufgabe meiner Arbeit zu klären, ob im Regenerationsprozesse der Kiemenblättchen des Axolotls (*Amblystoma mexicanum* *Cope*.) beim Vergleich der Kiemenpaare in kranio-kaudaler Richtung oder auch der einzelnen Regionen (z. B. der basalen und distalen Hälfte) eines gegebenen Kiemenstammes, der axiale Gradient anzutreffen sei.

Einen tiefempfundenen Dank spreche ich an dieser Stelle meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. *N. G. Lebedinsky* für die Zuteilung dieses Themas und wertvolle Anregungen und Ratschläge im Verlaufe der ganzen Arbeit aus.

II. Material und Technik.

Die Versuche wurden an 47 Kiemen von 11 Axolotlen ausgeführt.

Vor der Amputation der Kiemenblättchen wurden alle Tiere in Wasser, welchem 2—4% Schwefeläther hinzugefügt war, narkotisiert. Die Amputation der Kiemenblättchen wurde mit Hilfe einer seitlich gebogenen Schere ausgeführt.

An jedem fünften Tage wurden die regenerierenden Kiemenblättchen untersucht und gemessen.

Die Länge der Blättchen wurde mit Hilfe eines Messlineals, dessen Konstruktion einem transversalen Masstabe mit einer Ablesegenauig-

keit von 0,1 mm. entspricht, gemessen. Die Masse wurden mit Hilfe einer binokulären Lupe bei 3-facher Vergrößerung abgelesen. — Ausserdem wurde die Länge der Blättchen durch Vergleichung derselben mit ihrer Breite festgestellt.

In der Beschreibung der Untersuchungen werden am Stamm einer jeden Kieme 2 gleichlange Teile, ein basaler und ein distaler, unterschieden; dementsprechend ist die Regeneration der Kiemenblättchen der einen und der anderen Hälfte getrennt beschrieben. Ausserdem sind die Blättchen aller Kiemen eingeteilt in solche von stärkerer bis maximaler Länge (ca. 20% von der Gesamtzahl aller Blättchen), von mittlerer Länge (60%) und endlich von kurzer Dimension (20%).

Die Länge und Anzahl dieser mittleren, maximalen und kurzen Kiemenblättchen ist individuell verschieden.

III. Normalzustand der Kiemen.

Über den normalen Zustand der Kiemen des Axolotl schreibt *Clemens* (1894) folgendes: „Das Längenverhältnis der Kiemen ist nicht konstant, doch ist meist die hinterste die längste. Sie zeigen offenbar nähere Verwandtschaft zu Typus I der Tritonkiemen (stets nimmt die Grösse von vorn nach hinten zu).“

Einen näheren Vergleich der Stämme einzelner Kiemenpaare untereinander konnte ich in der Literatur nicht finden. Es fehlen auch Nachrichten darüber, ob die Blättchen der einzelnen Kiemen einen Unterschied aufweisen.

Um diese Frage zu klären, unternahm ich Messungen der Kiemenblättchen an 30 sich im Institut befindenden Tieren, wobei ich auch die mit Blättchen besetzte Hautpartie zwischen der Basis jedes Kiemenstammes und der entsprechenden Kiemspalte mitberücksichtigt habe. Solche Kiemenblättchen nenne ich in der folgenden Tabelle der kürze Halber „Hautblättchen“.

Aus der Tabelle I ist zu ersehen, dass durchschnittlich beim Axolotl:

1. die Kiemen der linken und der rechten Körperseite gleichmässig entwickelt sind;
2. die Anzahl der Kiemenblättchen an den Stämmen und die Länge der letzteren in der Richtung von der ersten zur dritten Kieme zunimmt;

Tabelle I. Messungen an 30 Individuen.

	3 Kiemen der linken Körperseite	3 Kiemen der rechten Körperseite	Drittes Paar	Zweites Paar	Erstes Paar
1) a. Gesamtlänge der Kiemenstämme in cm. . .	64,6	64,2	47,0	42,7	39,1
b. Gesamtzahl der Kiemenblättchen an d. Stämmen	3982	3964	2926	2636	2384
2) a. Länge der mit den Hautblättchen besetzten Hautfläche in cm.	28,4	28,5	18,7	23,3	14,9
b) Gesamtzahl der Hauptkiemenblättchen	1460	1271	852	1230	649
3) a. Länge dergesamten (Kiemenstämme+Haut an der Stammbasis) mit Blättchen besetzten Fläche in cm	93,0	92,7	65,7	66,0	54,0
b. Gesamtzahl der Blättchen an derselben . . .	5442	5235	3778	3866	3033

3. die Länge der mit „Hautkiemenblättchen“ besetzten Fläche des Kiemenstammes, wie auch die Anzahl der sich an denselben befindenden Blättchen, am grössten bei den zweiten und am kleinsten bei den ersten Kiemen ist;

4. die Gesamtlänge der mit Kiemenblättchen besetzten Fläche und die Anzahl der Blättchen an derselben am kleinsten bei dem ersten, und fast gleich bei dem zweiten und dritten Kiemenpaar ist;

5. die Länge und Breite der Kiemenblättchen am geringsten bei den ersten, aber am grössten und fast einander gleich bei den beiden anderen Kiemenpaaren ist.

IV. Eigene experimentelle Untersuchungen und Resultate.

1. Unterschiede in der Regenerationsgeschwindigkeit der basalen und distalen Hälfte jeder Kieme.

Die Anordnung der Kiemenblättchen an den Kiemenstämmen ist eine sehr verschiedene.

Häufiger findet man, dass am Kiemenstamme die Blättchen sich allmählich in der Richtung vom proximalen zum distalen Ende verkürzen. Die Blättchen befinden sich nur an der ventralen Seite des Stammes. — In anderen Fällen ist ein bedeutender Teil der ventralen Seite der Kiemenstämme vollkommen frei von Blättchen, während am übrigen Teile dieselben in Gruppen vereinigt vorkommen.

Auch diese Blättchen verkürzen sich oft in der Richtung zum distalen Stammende. — Die äusserst kurzen Stämme mancher Kiemen und ihre abgestumpften Enden weisen darauf hin, dass hier ein bestimmter Teil traumatisch eingebüsst worden ist und nur unvollkommen auf dem Wege der Regeneration eine Wiederherstellung erlangt hat.

In einem Falle war die distale Hälfte des Kiemenstammes ringsherum mit Blättchen besetzt.

Mit geringen Ausnahmen konnte ich in den bereits geschilderten, wie auch in übrigen 47 Fällen, folgendes feststellen:

1) Die Regeneration der einzelnen Kiemenblättchen wird durch deren ursprünglichen Umfang vollkommen bestimmt. Eine Bildung der Blättchen an neuen Stellen ist selten anzutreffen. Ihre vorherige Länge erreichen die regenerierten Kiemenblättchen bei älteren Individuen nur selten, bei jüngeren Tieren jedoch können sie jene sogar überschreiten.

2) Die Regenerationsgeschwindigkeit der Kiemenblättchen vermindert sich in der Richtung vom basalen zum distalen Stammende.

3) Die Regenerationsdauer der vorerwähnten Längengruppen der Blättchen (mittlere, maximale usw.) ist an den normal entwickelten Stämmen aller drei Kiemenpaare eine fast gleiche.

4) Die Regenerationsdauer und -Geschwindigkeit der in gleicher Entfernung vom proximalen Ende des Kiemenstammes sich befindenden gleichlangen Blättchen sind, unabhängig davon, ob die Blättchen an der dorsalen, ventralen oder lateralen Seite des Stammes sich befinden, einander gleich.

5) Die Verteilung der Regenerationsgeschwindigkeit auf die einzelnen Zeitabschnitte des Regenerationsprozesses (10 Tage-Perioden) ist in weitem Masse abhängig von den äusseren Regenerationsumständen (Temperatur) und vom Alter des Tieres. Auch durch eine wiederholte Amputation der Kiemenblättchen wird eine Änderung der Regenerationsgeschwindigkeit hervorgerufen.

2. Unterschiede zwischen der ersten, zweiten und dritten Kieme.

Bei der Regeneration der Blättchen der normal entwickelten ersten, zweiten und dritten Kieme (Fig. 1) waren folgende Unterschiede zu verzeichnen:

1. Die Regenerationsgeschwindigkeit der Kiemenblättchen ist bei der ersten Kieme am geringsten; am grössten dagegen, und oft gleich, bei der zweiten und dritten Kieme. Dasselbe ist auch von der Regenerationsdauer zu sagen.

Der Unterschied zwischen der Regenerationsdauer der sich an den basalen und distalen Hälften einzelner Stämme befindenden Kiemenblättchen ist grösser bei der dritten und zweiten und geringer bei der ersten Kieme.

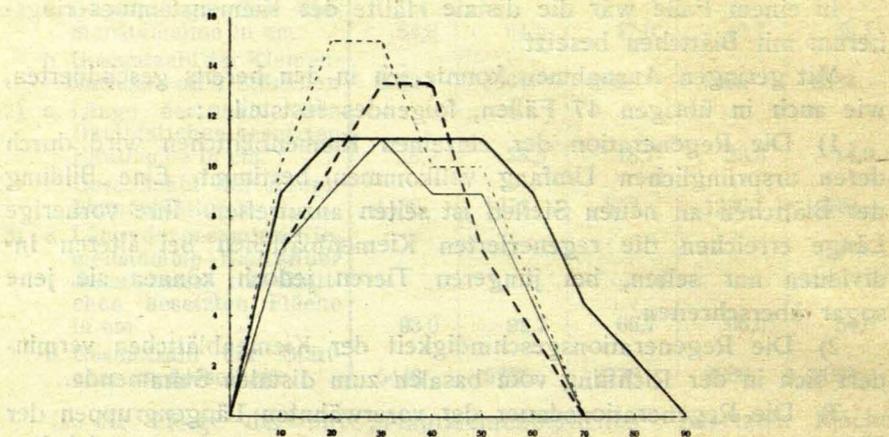


Fig. 1. Beschleunigung des Regenerationstempos der Kiemenblättchen. An der Abszisse sind die seit der Amputation der Blättchen verflossenen Tage vermerkt, an der Ordinate dagegen die Blättchengrösse in Prozenten derer ursprünglichen Länge. Die in ausgezogenen Linien dargestellten Kurven entsprechen den Blättchen der basalen Stammartie, die in gestrichelten Linien dargestellten — solchen der distalen Stammteile. — Alle diese Angaben beziehen sich auch auf die anderen Zeichnungen.

Die Kurven beziehen sich auf ein Tier, dessen Kiemenblättchenregeneration in der Zeit vom 23. August bis zum 20. November 1931 erfolgte. Die dünn ausgezogenen Linien entsprechen den mittellangen Blättchen der ersten, die breiten Kurven dagegen denen der zweiten und dritten Kieme.

2. An der distalen Stammhälfte der ersten Kieme verläuft die Regeneration, prozentual genommen, besser als an der distalen Stammhälfte der zweiten und dritten Kieme. An den basalen Hälften ist dieses Verhältnis umgekehrt. Auch andere Verhältnisse konnten festgestellt werden, doch handelte es sich hierbei um Kiemen, deren Blättchen schon vor der Amputation dem normalen Kiemenzustande nicht entsprachen.
3. Das Verhältnis der basalen und distalen Hälte der einzelnen Kieme ist weniger konstant und in grossem Masse von äusserer Umstände (Temperatur) und dem Alter des Tieres abhängig. Falls sich die Regeneration bei ähnlichen Tieren unter den

gleichen äusseren Umständen vollzieht, so ist das Verhältnis der Länge der regenerierenden zu den amputierten Kiemenblättchen in den einzelnen Zeitperioden der Regeneration, wie auch am Ende des Regenerationsprozesses ein durchaus konstantes und kann unter bestimmten Umständen auf dem ganzen Kiemenstamme zahlenmässig sehr ähnlich oder auch gleich sein. —

4. Hinsichtlich der Regeneration der Blättchen der zweiten und dritten Kieme sind keine bestimmten Unterschiede vorhanden, es waren jedoch Fälle nicht selten zu verzeichnen, bei denen die Regenerationsgeschwindigkeit an der dritten Kieme stärker hervortrat als an der zweiten.
5. Die Kiemenblättchen der linken und rechten Seite regenerieren gleich schnell.

3. Einfluss der Amputation auf die normalen, nicht amputierten Blättchen des Kiemenstammes.

Es ist allgemein bekannt, dass nach der operativen Entfernung der Leber, Niere, Milchdrüse u. s. w. an der einen Körperseite die an der anderen Körperseite sich befindende Organhälfte bzw. das Organ den Normalumfang, durch den verstärkten funktionellen Reiz und Nahrungszufuhr veranlasst, stark vergrössert.

Die kompensatorische Hypertrophie ist nach den Arbeiten von *Merkel* (1925), *Feldotto* (1926) und *Vilas* (1928) auch für die Kiemen der Larven von *Rana* und *Salamandra maculata* bekannt.

Bei normaler Entwicklung der Kiemenblättchen sind unabhängig davon, ob dieselben an einer oder mehreren Kiemen amputiert werden, keine Veränderungen an den nichtoperierten Kiemenstämmen des Axolotl zu bemerken.

Auch *Wurmbach* hat in seiner Arbeit (1926) über die Regeneration der Kiemen beim Axolotl nichts über Veränderungen der nichtoperierten Kiemen erwähnt.

Zu meinen Versuchen wählte ich ein ausgewachsenes Tier mit schwach entwickelten Kiemenblättchen. Die Länge der Blättchen war an der basalen Stammhälfte $1\frac{1}{2}$ mm, an der distalen dagegen $\frac{1}{2}$ mm. An der linken Seite amputierte ich an allen drei Kiemen die Kiemenblättchen und auch die Haut an der ventralen Seite der Kiemenstämme.

In der Zeit vom 1. bis zum 20. Regenerationstage war an den Kiemen der entgegengesetzten (rechten) Körperseite eine Verlängerung mehrerer Kiemenblättchen um 37—100% (Fig. 2) zu bemerken.

Diese Verlängerung blieb nach Beendigung des Regenerationsprozesses bestehen. Die natürliche graue Farbe der Spitzen mehrerer anderer Blättchen rötete sich im Verlaufe der ersten zehn Regenerationstage.

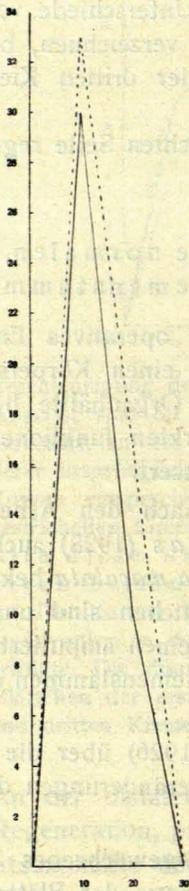


Fig. 2.

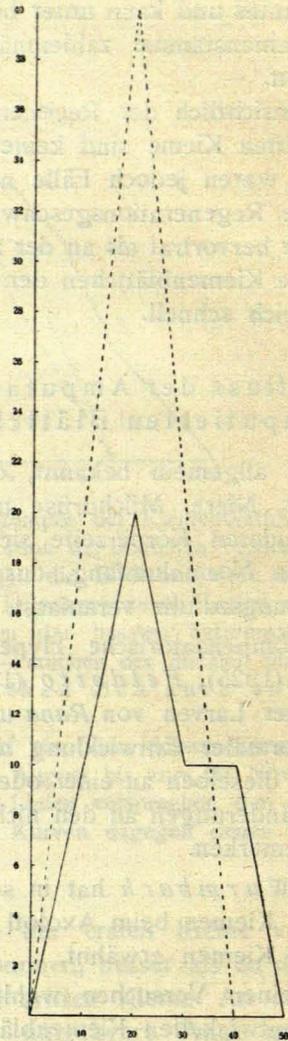


Fig. 3.

Fig. 2. Mittellänge Blättchen der zweiten rechten Kieme. Wachstumsbeschleunigung bei normalen Kiemenblättchen infolge der Amputation von Haut und Blättchen an den Kiemen der anderen Körperseite, vom 23. August bis zum 11. September 1931.

Fig. 3. Mittellänge Blättchen der zweiten linken Kieme des in Fig. 2. angegebenen Tieres. Beschleunigung des Regenerationstempos regenerierender Kiemenblättchen.

Die Spitzen der Blättchen hatten die Tendenz, ihren Umfang zu vergrössern; nach Verlauf der genannten Zeitspanne, in welcher die regenerierten Kiemenblättchen der linken Seite bereits eine Länge von 0,1—0,2 mm erreicht hatten, verschwand die rötliche Färbung der Blättchenspitzen und diese nahmen wieder ihre frühere Färbung an.

Sechs Wochen lang vor diesem Versuch konnten keine Veränderungen bei den Blättchen aller Kiemen beobachtet werden.

Nach Beendigung des Regenerationsprozesses hatten die Kiemenblättchen der linken Seite 50—100% ihrer früheren Länge erreicht (Fig. 3). Die Regenerationsdauer betrug 40—60 Tage.

Die Kiemenblättchen beider Gruppen behielten die geschilderten typischen Grössenunterschiede zwischen der basalen und distalen Hälfte jeder Kieme, wie auch zwischen der ersten, zweiten und dritten Kieme bei.

4. Einfluss einer nochmaligen Amputation auf die regenerierenden Kiemenblättchen.

Bei Beobachtung der Einwirkung einer nochmaligen Amputation waren folgende Ergebnisse zu verzeichnen:

1. Die zum zweiten Male mit der Haut des Kiemenstammes amputierten Blättchen regenerieren sich nicht mehr, wodurch hier eine Reduktion der mit Blättchen besetzten Atmungsfläche eintritt.
2. Die durch Amputation von Blättchen völlig freigelegte Haut des Kiemenstammes regenerierte und bedeckte sich von neuem mit Blättchen, wodurch die mit Blättchen besetzte zur Atmung dienende Oberfläche sich vergrössert.

1. Versuch.

Zuerst amputierte ich an allen sechs Kiemen die Kiemenblättchen. Nach 20 Tagen entfernte ich von neuem die regenerierten Kiemenblättchen und die Haut an der ventralen Seite der ersten und zweiten Kieme der linken Körperseite, und zwar wurde die proximale Stamm-partie (etwa $\frac{2}{3}$ der Gesamtlänge) dieser Operation unterworfen.

a) Einfluss der nochmaligen Amputation auf die Regeneration der Kiemenblättchen derselben Körperseite.

Da die zum zweiten Male amputierten Blättchen nicht mehr regenerierten, war nur eine Vergleichung der distalen Stammhälfte möglich.

Während der ersten zwanzig Tage ist die Regenerationsgeschwindigkeit der Blättchen an den Distalhälften aller drei Kiemenstämme

gleich. Am 21. Tage wurde die zweite Amputation ausgeführt. In den darauffolgenden Tagen erreichte die Regenerationsgeschwindigkeit ihr Optimum, wobei das Distalende des ersten Kiemenstammes dieses Regenerationsoptimum am längsten beibehielt (Fig. 4); der Stamm der zweiten Kieme wies eine gewisse Verkürzung dieser Zeitspanne auf, während sie beim dritten Kiemenstamme am kürzesten war.

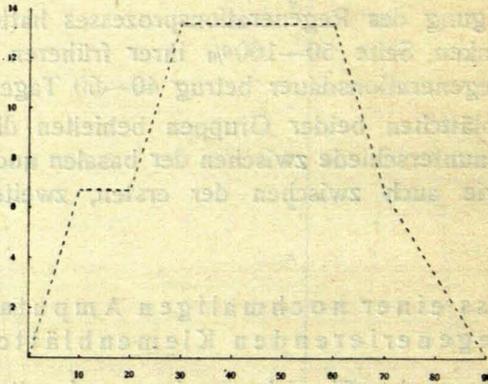


Fig. 4. Regeneration der mittellangen Blättchen der ersten linken Kieme, in der Zeit vom 23. August bis zum 20. November 1931.

Nach Beendigung des Regenerationsprozesses erreichten die Blättchen der ersten Kieme 77%, die der zweiten 85% und die der dritten 55% der Länge der amputierten Blättchen. Hieraus ist ersichtlich, dass bei Kiemen, an denen eine nochmalige Amputation vorgenommen wurde, sich die Regeneration der Kiemenblättchen am meisten verstärkt.

b) Einfluss der nochmaligen Amputation auf die Regeneration der Kiemenblättchen an der anderen Körperseite.

Bei den Kiemenblättchen der rechten Körperseite ist eine äusserst grosse Regenerationsgeschwindigkeit in der Zeit vom 20. bis zum 30. Regenerationstage zu verzeichnen. Dieselbe nimmt intensiv zu, um dann äusserst schnell zu fallen. Diese Zunahme der Regenerationsgeschwindigkeit der Kiemenblättchen fällt mit den durch die zweite Blättchen- und Hautamputation an der ersten und zweiten Kieme der linken Körperseite hervorgerufenen Atmungsstörungen zusammen.

Bei Beendigung des Regenerationsprozesses erreichten die Blättchen der ersten Kieme 57%, die der zweiten 49% und die der dritten 57% von der Länge der amputierten Kiemenblättchen.

Die Unterschiede in der Regeneration der Kiemenblättchen sind

gut zu ersehen aus der Vergleichung der Regenerationskurven der distalen Hälften der ersten linken erneut regenerierenden Kieme und der ersten rechten nur einmal regenerierenden Kieme (Fig. 4 u. 5).

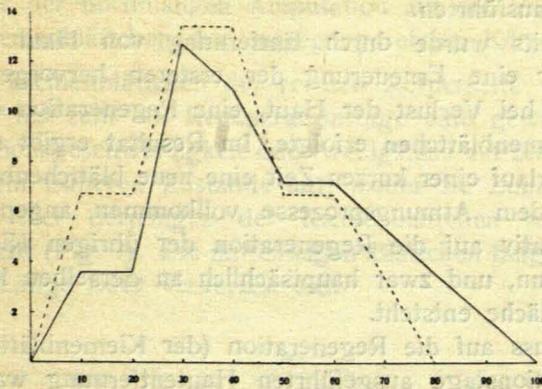


Fig. 5. Regeneration der mittellangen Blättchen der ersten rechten Kieme des in Fig. 4. dargestellten Tieres.

Das Dargelegte wird bestätigt durch Beobachtungen am Kontrolltier, bei welchem solche Schwankungen zwischen den Kiemen der rechten und linken Körperseite während der Regenerationszeit nicht wahrgenommen wurden. Auch die Blättchenlänge an den entsprechenden Kiemen beider Körperseiten zeigt bei beiden Tieren keine nennenswerten Unterschiede.

2. Versuch.

Zuerst amputierte ich an allen sechs Kiemen die Blättchen. Am sechzigsten Regenerationstage wurde dann die Haut an der von Kiemenblättchen freien ventralen Seite der basalen Hälfte des zweiten Kiemenstammes der linken Körperseite abgeschnitten. Am achtzigsten Regenerationstage wurde ebenso wie an der zweiten auch an der ersten linken Kieme die Haut der ventralen Stammseite entfernt; diese war auch hier frei von Kiemenblättchen.

a) Einfluss der nochmaligen Amputation auf die Blättchenregeneration derselben Körperseite.

Bei diesem Versuche konnte festgestellt werden, dass das Tier bei der ausschliesslichen Hautamputation an den beiden Kiemen der linken Körperseite hinsichtlich des Atmungsprozesses weniger einbüsste, als das vorerwähnte Tier, welchem an einer gleich grossen

Fläche sowohl Haut als auch Kiemenblättchen entfernt wurden. Im Falle der Hautamputation bestand die Störung hauptsächlich darin, dass die zum zweiten Male operierten, verhältnismässig stark verwundeten Kiemen die Atmungsbewegungen einige (2—3) Tage lang fast garnicht ausführten.

Andererseits wurde durch Entfernung von Haut und Kiemenblättchen nur eine Erneuerung der ersteren hervorgerufen, wohingegen hier, bei Verlust der Haut, eine Regeneration der Haut und auch der Kiemenblättchen erfolgte. Im Resultat ergibt sich, dass das Tier nach Verlauf einer kurzen Zeit eine neue blättchenbesetzte Fläche besitzt, die dem Atmungsprozesse vollkommen angepasst ist, was sich nur negativ auf die Regeneration der übrigen Kiemenblättchen auswirken kann, und zwar hauptsächlich an derselben Kieme, an der diese neue Fläche entsteht.

Der Einfluss auf die Regeneration (der Kiemenblättchen) der am 20. Regenerationstage ausgeführten Hautentfernung war stärker als die Einwirkung der erst am 60.—80. Tage vorgenommenen Eingriffe.

Die Regenerationsgeschwindigkeit der Blättchen beider linken Kiemen nach Hautamputation blieb in diesem Falle vom 60. bis zum 100. Regenerationstage, auch nach der nochmaligen Amputation die frühere, verminderte sich jedoch allmählich vom 80. bis zum 150. Tage. Nur die Blättchen maximaler Länge der zweiten Kieme (Fig. 6) wiesen eine zunehmende Regenerationsgeschwindigkeit in der Zeit vom 70. bis zum 80. Regenerationstage auf.

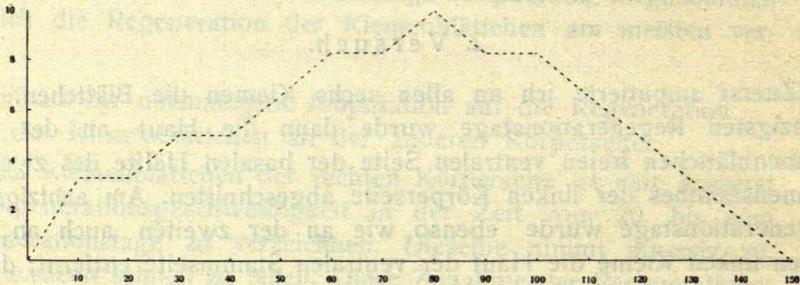


Fig. 6. Regeneration maximallanger Blättchen der zweiten linken Kieme, vom 31. Dezember 1930 bis zum 29. Mai 1931.

Die Zunahme der Regenerationsgeschwindigkeit und Erreichung des Optimums fällt bei den Kiemenblättchen maximaler Länge an der dritten linken Kieme und bei den sich an der Distalhälfte derselben Kieme befindlichen mittellangen Blättchen in die Zeit vom 60.—80.

Regenerationstag. Die Regenerationsgeschwindigkeit der mittellangen Kiemenblättchen an der basalen Hälfte der dritten linken Kieme verändert sich nicht in der erwähnten Zeit.

b) Einfluss der nochmaligen Amputation auf die Regeneration der Kiemenblättchen der entgegengesetzten Körperseite.

Auch die Kiemenblättchen der rechten Körperseite weisen in der Zeit vom 60. bis zum 80. Regenerationstage eine gewisse Zunahme der Regenerationsgeschwindigkeit oder wenigstens ein zeitweiliges Verharren auf dem früheren Zustande auf, wobei die Zunahme der Geschwindigkeit hier derjenigen der Kiemenblättchen von maximaler Länge entspricht (Fig. 7). Die mittellangen Blättchen hingegen behalten ihre frühere Länge oder verkürzen sich.

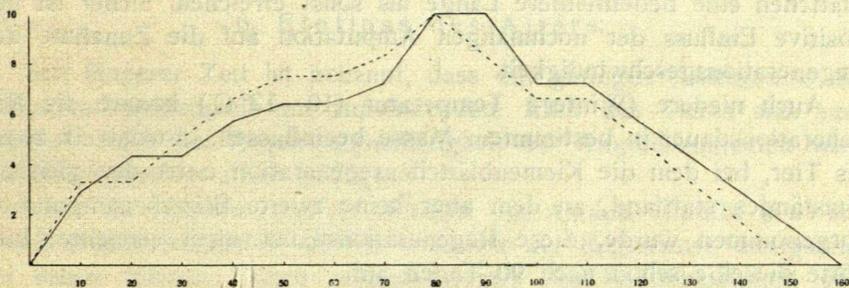


Fig. 7. Regeneration der maximallangen Blättchen der dritten rechten Kieme, des in Fig. 6. dargestellten Tieres.

Bei Abschluss des Regenerationsprozesses erreichen die Blättchen an der Distalhälfte der ersten Kieme der linken Körperseite 86%, die der zweiten Kieme 80% und die der dritten 83% ihrer früheren Länge; die Blättchen der dritten Kieme der rechten Körperseite 75%, die der zweiten 86% und die der ersten Kieme 86%.

Ein andauerndes Regenerationsoptimum der Kiemenblättchen, häufiges Zusammenfallen der Zunahme und des Optimums der Regenerationsgeschwindigkeit mit dem 60.—90. Regenerationstage, die ungewöhnlich lange Periode der Regenerationsdauer, eine überaus grosse Annäherung der Länge der regenerierten Blättchen an jene der amputierten und die Bildung einer neuen mit neuen Blättchen besetzten Atmungsfläche sind alles Erscheinungen, welche die Regeneration der Kiemenblättchen des Axolotls charakterisieren.

Da im ersten Versuch (Amputation der blättchentragenden Haut) die Einwirkung des Eingriffes besonders gut an denjenigen Kiemen-

stämmen zu konstatieren war, an welchen diese Operation vorgenommen wurde, so folgt daraus, dass bei unserer Amphibienart kein Unterschied in bezug auf Blättchenregeneration zwischen dem Verhalten der Kiemen nach einer zweiten Amputation und demjenigen ohne der Vorname einer solchen nicht besteht. Ausserdem ist die Einwirkung der nochmaligen Amputation besonders ausgesprochen bei den Kiemenblättchen maximaler Länge, deren Anzahl ungefähr 20% von der Gesamtzahl der Blättchen ausmacht, nicht jedoch bei sämtlichen Kiemenblättchen, wie es im ersten Falle war. In dieser Hinsicht besteht eine gewisse Ähnlichkeit mit der Amputationseinwirkung auf die normalen Blättchen der Kiemenstämme, — auch diese reagieren ungleich, und zum Teile garnicht, auf Amputation.

Es scheint, dass die nochmalige Amputation die Regenerationsdauer stark verlängert, wodurch die zum ersten Mal regenerierenden Blättchen eine bedeutendere Länge als sonst erreichen. Sicher ist der positive Einfluss der nochmaligen Amputation auf die Zunahme der Regenerationsgeschwindigkeit.

Auch niedere (Winter-) Temperatur (10—12° C.) konnte die Regenerationsdauer in bestimmtem Masse beeinflussen, obwohl ein zweites Tier, bei dem die Kiemenblättchenregeneration unter den gleichen Umständen stattfand, an dem aber keine zweite Blättchenamputation vorgenommen wurde, diese Regenerationsdauer nicht erreichte; hier hörte dieselbe schon nach 90 Tagen auf.

5. Amputation der blättchenlosen Haut.

Der Stamm der ersten linken Kieme war bei meinem Versuchstier in dorsoventraler Richtung zusammengedrückt und daher riemenförmig. Zum Distalende hin verschmälert er sich nicht, sondern behält seine anfängliche Breite und ist etwas verzweigt. Der gemeinsame, basale Teil des Stammes ist von der Haut bedeckt, die sich äusserlich nicht von jener anderer Körperpartien unterscheidet, und vollkommen frei von Blättchen ist. Die Kiemenblättchen befinden sich nur in den Distalenden der beiden Stammzweige.

Auch die zweite linke Kieme ist an ihrer ganzen Basalhälfte vollkommen frei von Blättchen.

Um festzustellen, ob die regenerierende Haut des Kiemenstammes nicht etwa andere, vielleicht höhere Potenzen, als die an dieser Stelle amputierte blättchenfreie Haut aufweist, entfernte ich jene an der Basalhälfte des zweiten linken Kiemenstammes am 1. März 1931. Am 21. März 1931 wurde dann die Haut der ventralen Seite des gemeinsamen basalen Stammabschnittes der ersten linken Kieme ab-

präpariert. Es bildeten sich bis zum Abschluss des vorliegenden Manuskriptes auf beiden blättchenfreien Flächen in kurzer Zeit (5—7 Tagen) Knospen, die zu Kiemenblättchen auswuchsen. Einige Knospen (3 Stück) der zweiten Kieme erreichten eine Länge von 2—3 mm. und entwickelten sich zu Zweigen, die sich dann ihrerseits mit Kiemenblättchen besetzten. Die Entstehung dieser Kiemenblättchen erfolgte gleichzeitig mit derjenigen der Zweige selbst.

Die ausgewachsenen, neuentstandenen Blättchen beider Kiemenstämme hatten im allgemeinen die Tendenz dieselbe Längenanordnung wie die normalen Kiemenblättchen beizubehalten, d. h. die Länge der Blättchen nimmt in der Richtung vom distalen zum proximalen Stammende zu. — Auch die bereits früher erwähnten Verhältnisse zwischen der ersten und zweiten Kieme werden hier beibehalten.

6. Einfluss des Alters.

Seit längerer Zeit ist bekannt, dass mit geringen Ausnahmen die Regenerationsfähigkeit mit zunehmendem Alter des Tieres sich vermindert. Auch die Regenerationsfähigkeit der Amphibienkiemen wird mit zunehmendem Alter geringer.

Über die Regeneration der Kiemen der Axolotl schreibt *Wurm-bach* (1926) folgendes: „Doch erreichen die Regenerate wenigstens bei schon älteren Tieren niemals wieder die Regelmässigkeit und Grösse der normalen Kiemen.“

Eine nähere Vergleichung der Kiemenregeneration jüngerer und älterer Tiere konnte ich in der Literatur nicht finden.

Die erste Beobachtung wurde an einem 1½ Jahre alten Axolotl gemacht. Beim Beginn des Versuchs betrug die Körperlänge des Tieres 10,2 cm., am Ende desselben 14 cm. — Während der Zeit von 100 Tagen ist die Länge des Tieres um 3,8 cm., oder um 27%, angewachsen. Die Kiemenstämme wiesen in dieser Zeit keinen Längenzuwachs auf. — Bei nicht hinreichender Ernährung wies das Tier im Verlaufe der letzten 4 Monate vor Amputation der Kiemenblättchen keine Veränderungen der Körperlänge auf. Auch an den Kiemenstämmen und -Blättchen wurden in dieser Zeit keine Veränderungen wahrgenommen.

Die Regeneration der Blättchen aller sechs Kiemen erfolgte in der Zeit vom 23. August bis zum 30. November 1931.

Die Beobachtungsergebnisse (Fig. 8) sind folgende:

- 1) Die Regenerationsgeschwindigkeit der Kiemenblättchen nahm schon während der ersten 10 Tage stark zu und blieb in diesem gesteigerten Zustande längere Zeit (sogar bis zum

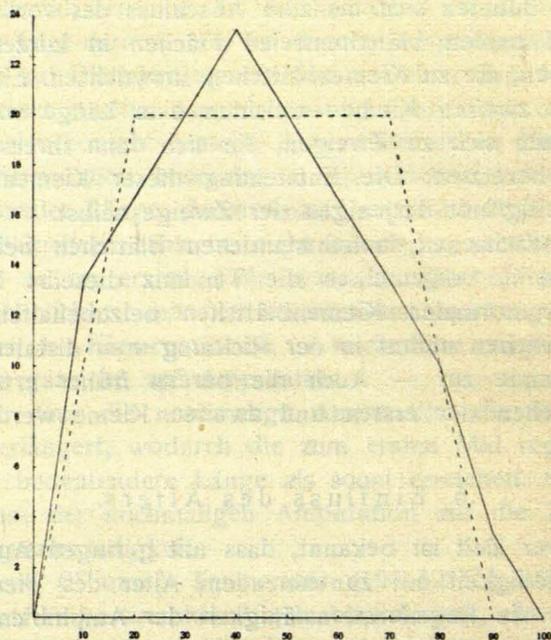


Fig. 8. Regeneration mittellanger Kiemenblättchen an der dritten linken Kieme, vom 23. August bis zum 30. November 1931.

70. Regenerationstage), um sich danach äusserst rasch zu vermindern. Bei älteren Tieren hingegen (Fig. 1 u. 5), bei denen die Regeneration der Kiemenblättchen unter denselben Umständen und zur selben Zeit wie bei zwei jungen Tieren erfolgte, nahm die Regenerationsgeschwindigkeit langsamer zu, blieb kürzere Zeit in gesteigertem Zustande und verminderte sich ebenfalls langsamer.

- 2) Die Regenerationsdauer betrug ähnlich wie bei älteren Tieren 60 bis 100 Tage, je nach der Länge der Kiemenblättchen.
- 3) Die Kiemenblättchen der jüngeren Tiere erreichten nicht nur ihre frühere Länge, sondern übertrafen diese sogar um 120—210%.
- 4) Der höhere Prozentsatz bezieht sich auf die distalen, der niedrigere auf die basalen Stammhälften. Also war die Regeneration an den distalen Stammhälften bedeutender. Nach Abschluss des Regenerationsprozesses erweist sich die Blättchenlänge (ähnlich wie vor der Regeneration) in der Richtung vom proximalen zum distalen Stammende als abnehmend, doch ist der Längenabfall der Kiemenblättchen hier ein geringerer.

- 5) Das Verhalten der Kiemenregionen inbezug auf Blättchenlänge, wie auch der Kiemen zueinander sind die früheren.

Auch bei einem zweiten, gleichaltrigen Tiere verlief die Regeneration sehr ähnlich. In diesem Falle sieht man das allgemeine Bestreben junger Gewebe stärker auf traumatische Reize zu reagieren.

7. Einfluss der Temperatur.

Zahlreiche Beobachtungen verschiedener Forscher weisen darauf hin, dass Entwicklung, Wachstum und auch Regeneration der Tiere abhängig von Temperatur sind. Bei einer bestimmten Minimal- oder Maximaltemperatur kann der Regenerationsprozess gewisser Tierarten gänzlich unterbrochen werden, bei einer bestimmten anderen Temperatur hingegen sein Optimum erreichen. *Barfurth* hat beobachtet, dass die Regeneration von Amphibienlarven bei 10° C. fast ganz aufhört, hingegen vollzieht sie sich gut bei einer Temperatursteigerung bis 28° C.

Beim Kontrolltiere erfolgte die Regeneration (Fig. 1) der Kiemenblättchen im Herbst desselben Jahres. Die Wassertemperatur betrug 13—15° C.

Es sind folgende Unterschiede wahrgenommen:

- 1) Verkürzung der 90-tägigen Regenerationsdauer der Kiemenblättchen des Kontrolltieres auf 50—70 Tage bei Sommertieren.
- 2) Der langsamen Zunahme und Abnahme der Regenerationsgeschwindigkeit der Kiemenblättchen des Kontrolltieres entspricht eine dreimal schnellere Zunahme der Regenerationsgeschwindigkeit mit nachfolgender starken Abnahme beim Sommertiere.
- 3) Die starke Zunahme der Regenerationsgeschwindigkeit der Kiemenblättchen beim Sommertiere erinnert an diejenige der Kiemenblättchen junger Tiere (Fig. 8); doch folgt bei Sommertieren auf die Zunahme der Regenerationsgeschwindigkeit deren starke Abnahme, während bei jungen Tieren diese Zunahme der Regenerationsgeschwindigkeit in gesteigertem Zustande lange verbleibt und erst danach abnimmt.
- 4) Das Regenerationsoptimum verschiebt sich bei den Sommertieren mehr auf die ersten Regenerationstage.
- 5) Nach Abschluss des Regenerationsprozesses erreichten die Blättchen der Distalhälfte der Kiemenstämme ihre früheren Längen, während die Blättchen der basalen Hälfte 64—72% ihrer vorherigen Länge aufweisen; dagegen weist die Regeneration der Kiemenblättchen des Kontrolltieres höhere Prozent-

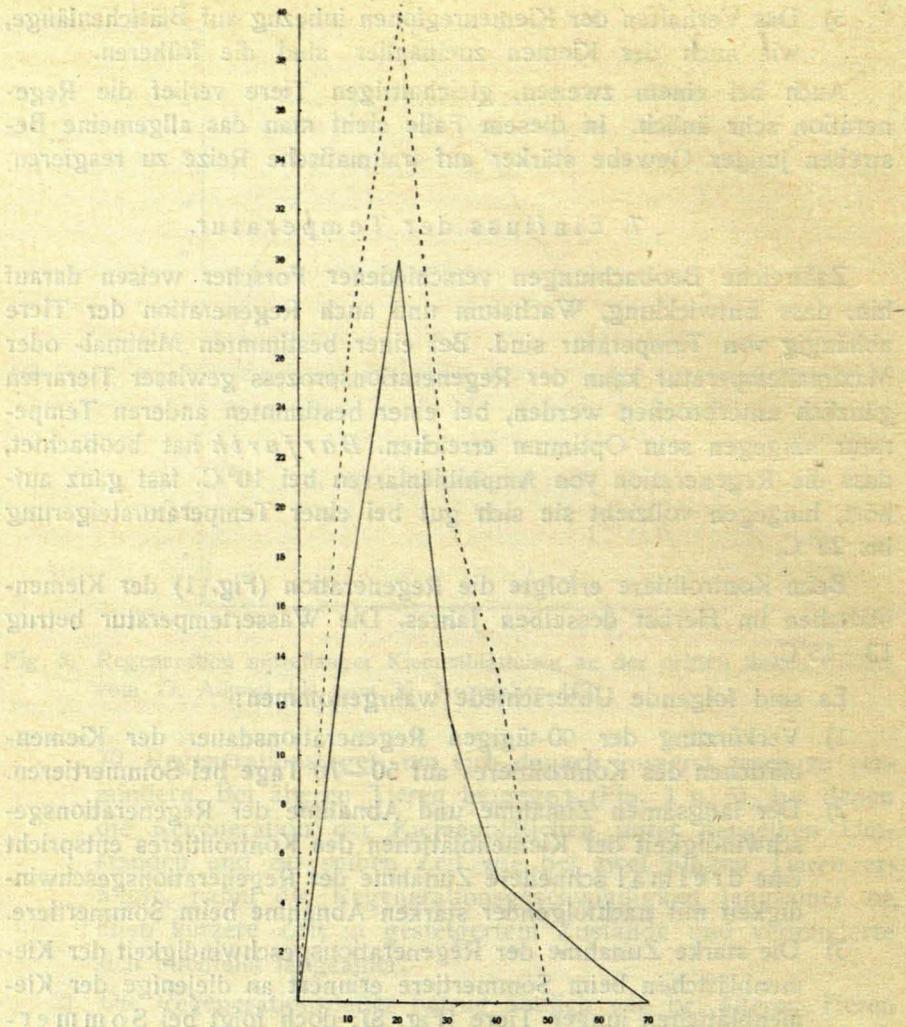


Fig. 9. Regeneration der mittellangen Blättchen der dritten linken Kieme, vom 24. Juli bis zum 21. September 1931.

sätze an der basalen und niedrigere an der distalen Stammhälfte auf.

- 6) Die Gesetzmässigkeit der gegenseitigen Verhältnisse einzelner Kiemenregionen in bezug auf Blättchenlänge sowie der Kiemen zueinander sind die früheren.
- 7) Diese Tiere wiesen die grösste Längenzunahme der regenerierenden Kiemenblättchen pro 10 Tage (2,2 mm.) auf.

Auch beim zweiten Versuchstiere verlief die Regeneration sehr ähnlich.

V. Der axiale Gradient.

Schon zu Beginn der vorliegenden Mitteilung erwähnte ich, dass die Grösse der normalen Kiemenblättchen in der Richtung von der ersten zur dritten Kieme zunimmt; bei den einzelnen Kiemen geschieht dieses in der Richtung vom distalen zum proximalen Ende eines jeden Kiemenstammes.

Auch im Regenerationsfalle ist eine graduelle Zunahme des Regenerationstempus der Kiemenblättchen in der Richtung von der ersten zur dritten Kieme und vom distalen zum proximalen Ende eines jeden Kiemenstammes zu verzeichnen; wobei diese Gesetzmässigkeit als solche, innerhalb der Grenzen meiner Versuche von äusseren Umständen (Temperatur) und dem Alter des Tieres unabhängig war.

Wie aus dem Vergleiche von Kiemen im normalen Zustande mit solchen, die ihre Blättchen regenerieren, zu ersehen ist, war ein ständiger axialer Gradient im Regenerationsprozesse der Kiemenblättchen des Axolotls weder inbezug auf die einzelnen Kiemenpaare, noch auf die einzelnen Regionen eines Kiemenstammes (z. B. das distale und basale Ende) festzustellen.

Hingegen könnte man das Vorhandensein eines axialen Gradienten im Sinne der ontogenetischen (embryonalen) Kiemenentwicklung annehmen, welches dann seinerseits die Regeneration bestimmen würde; denn die Regenerationsgeschwindigkeit und die bei der Regeneration erreichten Masse der Kiemenblättchen entsprechen deren in der ontogenetischen Entwicklung erreichten gegenseitigen Grössenverhältnissen.

(No L. U. Salīdzinošās anatomijas un eksperimentālās zooloģijas institūta.
Direktors: N. G. Lebedinsky).

Aksolotla (*Amblystoma mexicanum* Cope) kāpura žaunu bārkstiņu regenerācijas tempa graduālā likumība

Kopsavilkums.

A. Grotans

Viena un tā paša individa dažādu ķermeņa daļu reģenerācijas spēja nav vienāda un zināmā noteiktā ķermeņa vai orgāna virzienā pieaug vai samazinās.

Abinieku ķermeņa gradācijas pakāpju rašanās ceļoni *Ubisch's* (1923) atrod to ontogenētiskā attīstībā, jo reģenerācijas spējas ir lielākas tur, kur kāda ķermeņa vai orgāna daļa jaunāka un šūnas mazāk difirencētas zināmiem uzdevumiem.

Tādā kārtā rodas dzīvnieka ķermeņa aksiālā gradācija. Bez galvenās aksiālā gradienta ass var būt arī citas asis, kas to krusto.

Arī mana darba uzdevums bij noskaidrot, vai aksolotla žaunu bārkstiņu reģenerācijas procesā sastopams aksiālais gradients, ja salīdzinām kranio-kaudalā virzienā dažādus žaunu pārus vai arī vienas dotās žaunas kātiņa atsevišķus reģionus (piem. bazālais un distālais gals).

Vispirms noskaidroju normālu žaunu savstarpējos samērus un nācu pie slēdziena, ka:

- 1) Kreisās un labās puses aksolotla žaunas attīstītas vienādi.
- 2) Kātiņu gaņums un bārkstiņu skaits uz tiem palielinās virzienā no pirmās uz trešo žaunu. Starpība starp otro un trešo žaunu bieži grūti saskatāma.
- 3) Bārkstiņu gaņums un platums vismazāks pirmām žaunām un vienāds abām pārējām žaunām.

Eksperimentālo pētījumu novērojumi rādīja, ka:

- 1) Atsevišķas žaunas bārkstiņu reģenerāciju pilnīgi noteic amputēto bārkstiņu iepriekšējais apmērs. Jaunu bārkstiņu rašanās reta.
- 2) Bārkstiņu reģenerācijas ātrums samazinās virzienā no kātiņa bazālā gala uz distālo galu.

- 3) Bārkstiņu reģenerācijas ātrums atsevišķos reģenerācijas procesa laika sprīžos (10 dienās) lielā mērā atkarīgs no reģenerācijas ārējiem apstākļiem (temperatūras) un dzīvnieka vecuma. Arī ar vēlreizējām žaunu bārkstiņu amputācijām panākamas reģenerācijas ātruma maiņas.
- 4) Noteikta gaļuma (vidējā, maksimālā u. t. t.) bārkstiņu grupu reģenerācijas ilgums uz visu triju, normāli attīstītu, žaunu pāru kātiņiem, gandrīz vienāds.
- 5) Reģenerācijai noritot vienādos ārējos apstākļos un pie ārēji līdzīgiem dzīvniekiem atsevišķu reģenerācijas laika periodu attiecības starp reģenerējošo un amputēto bārkstiņu gaļumiem uz visa žaunas kātiņa var būt savā starpā skaitliski ļoti tuvas, pat līdzīgas.
- 6) Žaunu bārkstiņu reģenerācijas ātrums vismazāks pirmām žaunām, vislielāks un bieži vienāds otrām un trešām žaunām. Tas pats sakāms par reģenerācijas ilgumu.
- 7) Labās un kreisās puses žaunu bārkstiņas reģenerē vienādi.
- 8) Vāji attīstītu žaunu bārkstiņu gadījumā novērojama vienas puses žaunu bārkstiņu un kātiņu ventrālo pušu ādiņas amputācijas ietekme uz pretējās puses kātiņu normālām neamputētām bārkstiņām, kuŗu gaļums pieaug par 37—100 procentiem.
Tāpat novērojama vēlreizējo amputāciju ietekme uz jau reģenerējošām bārkstiņām, kuŗu reģenerācijas spēja, sakarā ar dažu žaunu kātiņu bārkstiņu atkārtotu amputāciju, īslaicīgi pastiprinās.
- 9) Reģenerējušā žaunas kātiņa āda var uzrādīt citas lielākas potences nekā šinī vietā nogrieztā āda. Kātiņu nopreparētā āda bij pilnīgi brīva no bārkstiņām, bet reģenerējušā pārklājas ar normāli attīstītām bārkstiņām.
- 10) Tālākie novērojumi saistīti ar dzīvnieka vecuma un temperatūras ietekmi uz žaunu bārkstiņu reģenerāciju.

Jaunu dzīvnieku bārkstiņu reģenerācijas ātrums jau pirmās desmit dienās strauji pieaug, tādā kāpinātā stāvoklī turpina palikt visai ilgi un tad spēji samazinās, kamēr veci dzīvnieki uzrāda lēnāku reģenerācijas ātruma pieaugumu, īsāku kāpinātā ātruma stāvokli un lēnāku ātruma samazināšanos. Jauna dzīvnieka reģenerējušās bārkstiņas var sasniegt ne tikai savus agrākos gaļumus, bet pat par 100—200 procentiem pārsniegt tos. Turpretim vecu dzīvnieku žaunu bārkstiņas sasniedz tikai 60—70 procentus no sava iepriekšējā gaļuma. Reģenerācijas ilgums jauniem un veciem dzīvniekiem gandrīz vienāds, apmēram 100 dienas.

Kas attiecas uz temperatūras iespaidu, tad pirmās reģenerācijas dienās novērojams spējs bārkstiņu reģenerācijas ātruma pieaugums, kas atgādina bārkstiņu reģenerācijas ātruma pieaugumu pie jauniem dzīvniekiem, tomēr pēdējiem šis pieaugums paliek kāpinātā stāvoklī visai ilgi, bet temperatūras ietekmes gadījumā pieauguma kāpinātā stāvokļa laiks ļoti īss, kam tūlīt seko tā spēja samazināšanās. Reģenerācijas optimums pārvietojas vairāk uz pirmajām reģenerācijas dienām, bet reģenerācijas ilgums ievērojami samazinās. Abos gadījumos bārkstiņu vispārējās reģenerācijas likumības agrākās.

Kā no normālu un reģenerējušu žaunu stāvokļa redzams, tad pastāvīgs aksiālais gradients aksolotļa žaunu bārkstiņu reģenerācijas procesā nav iespējams, ne atsevišķu žaunu pāru, ne arī vienas dotās žaunas atsevišķu reģionu (piem. bazālais un distālais gals) salīdzinājumā.

Turpretim aksiālā gradienta esamību varētu pieņemt žaunu ontogenētiskās (embrioloģiskās) attīstības nozīmē, kuŗa savukārt noteic reģenerāciju, jo žaunu bārkstiņu reģenerācijas ātrums un reģenerācija sasniegtais samērs pilnīgi atbilst ontogenētiskā attīstībā sasniegtiem savstarpējiem lielumu samēriem.

