

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

№ 50

A. Grotans

*Graduelle Gesetzmässigkeit des Rege-
nerationstempos der Kiemen beim
Axolotl.*

R I Ģ A

1934.

SEPARAT UR ACTA ZOOLOGICA
BD 15, 1934. INTERNATIONELL TID-
SKRIFT FÖR ZOOLOGI UTGIVEN
:: :: AV NILS HOLMGREN :: ::
:: :: :: STOCKHOLMS HÖGSKOLA :: :: ::

GRADUELLE GESETZMÄSSIGKEIT DES REGENERATIONSTEMPOS DER KIEMEN BEIM AXOLOTL (*AMBLYSTOMA MEXICANUM* Cope)

VON

A. GROTANS

(Aus dem Vergleichend-anatomischen und experiment.-zoologischen Institut
der Universität Lettlands, Riga. Direktor: Prof. N. G. LEBEDINSKY.)

I N H A L T.

| | |
|--|-----|
| Einleitung | 215 |
| I. Literaturübersicht | 216 |
| II. Material und Technik | 218 |
| III. Normalzustand der Kiemen | 221 |
| IV. Eigene experimentelle Untersuchungen und Resultate | 224 |
| 1. Unterschiede in der Regenerationsgeschwindigkeit der basalen und distalen Hälfte jeder Kieme | 224 |
| 2. Unterschiede zwischen dem ersten, zweiten und dritten Kiemenpaar | 231 |
| 3. Einfluss der Blättchenamputation auf die normalen, nicht amputierten Blätt- chen des Kiemenstammes | 234 |
| 4. Einfluss der Hautentfernung auf die regenerierenden Kiemenblättchen | 237 |
| A. Entfernung der mit den Blättchenregeneraten besetzten Haut | 237 |
| a) Einfluss auf die Regeneration der Blättchen derselben Körperseite | 237 |
| b) Einfluss auf die entgegengesetzte Körperseite | 239 |
| B. Entfernung der blättchenlosen Haut | 240 |
| a) Einfluss auf die Blättchenregeneration derselben Körperseite | 240 |
| b) Einfluss auf die entgegengesetzten Kiemen | 242 |
| c) Verhalten der durch die Operation von der Haut entblösten Stamm- partien | 243 |
| 5. Einfluss des Alters | 245 |
| 6. Einfluss der Temperatur | 247 |
| V. Der axiale Gradient | 248 |
| VI. Zusammenfassung | 249 |
| Literaturverzeichnis | 251 |

Regenerationsprozesse sind im ganzen Tierreich anzutreffen. Bei niederen Tieren ist die Regenerationsfähigkeit sehr bedeutend, bei höheren Formen dagegen nimmt sie im Zusammenhange mit der Komplizierung ihrer Organisation ab.

Auch vom Alter des Tieres ist die Regenerationsfähigkeit abhängig, indem junge Tiere oder deren embryonale Stadien die verlorenen Teile leichter erneuern.

Acta Zoologica 1934. Bd. XV.



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

Die Ursache der Differenzierungsgefälle im Amphibienkörper sieht v. UBISCH (1923) in ihrer ontogenetischen Entwicklung. Die Richtung der fortschreitenden Entwicklung in der Ontogenese fällt mit der Richtung der Regenerationsfähigkeit zusammen, denn die 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 Reize zu reagieren in den verschiedenen Körperregionen eines Lebewesens verschieden ist. Dabei weisen gewöhnlich die reizempfindlicheren Körperteile 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.

Die Aufgabe meiner Arbeit ist zu klären, ob im Regenerationsprozesse der Kiemenblättchen des Axolotl (*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.

I.

LITERATURÜBERSICHT.

Schon vor ca. 70 Jahren wurden die ersten Regenerationen verwundeter oder ganz entfernter Amphibienkiemen beobachtet.

KNEELAND (1859) beobachtete die Kiemenregeneration bei *Menobranthus*, DUMERIL (1867) — bei *Amblystoma mexicanum*, ERBER (1876) bei *Siren lacertina*, CHAUVIN (1876) bei *Amblystoma mexicanum* und *Salamandra atra* und WIEDERSHEIM (1877) bei *Siren lacertina*.

Einige Jahre nach diesen mehr zufälligen Beobachtungen gab BOAS (1882) folgende morphologische Beschreibung der Kiemen des Axolotl: „Am Hinterende des Stammes sitzen die Kiemenblätter in zwei Reihen, ohne jedoch ganz dieselbe Regelmässigkeit inne zu halten wie bei *Salamandra*; zuweilen sitzen ein paar Blätter, derselben Reihe angehörig, nebeneinander. Einzelne

GRADUELLE GESETZMÄSSIGK. DES REGENERATIONSTEMPOS

von den Blättern sind in mehrere Zipfel geteilt und durch eine weitere Fortsetzung dieses Prozesses kann man sich leicht die Entstehung der genannten Unregelmässigkeit denken.

Die Blätter sind sehr lang und in jeder Reihe findet sich eine viel grössere Anzahl als bei der Salamanderlarve.

Die relative Grösse der drei Kiemen konnte ich nach den vorliegenden Exemplaren nicht feststellen.“

FRAISSE (1885) beschrieb die Kiemenregeneration beim Axolotl nach der Entfernung der Kiemenstämme. GEGENBAUR (1901) verdanken wir eine kurze vergleichende Übersicht des Kiemenbaues einiger Amphibien.

CLEMENS (1894) schreibt unter anderem über die Morphologie der Axolotl-Kiemen: „Das Längenverhältnis der Kiemen ist nicht konstant, doch ist meist die hinterste die längste. Sie zeigen offenbar nähere Verwandtschaft zum Typus I der Tritonkiemen (stets nimmt die Grösse von vorn nach hinten zu). Der Kiemenkörper ist dick, blattförmig. Die Zahl der Reihen der Kiemenfäden beträgt circa 10—12, so dass fast die ganze hintere Fläche besetzt ist. BOAS konstatiert gelegentliche Zipfelung der Kiemenfäden, ich habe sie nie gesehen.“

Bei der Beobachtung von Schwanz- und Gliedmassenregenerationen bei Lurchen konstatierte KAMMERER (1904), dass die Regenerationsfähigkeit der Kaulquappen der Amphibien vom Alter abhängig ist, wobei er in bezug auf Schwanzlurche ausführt: „Neotenische Urodelenlarven, noch auf gleichem Stadium befindlich, in welchem normale Larven sehr rasch regenerieren, zeigen eine ebenso geringe Regenerationsgeschwindigkeit, wie gleichalterige metamorphosierte Exemplare.“

EYCLESHYMER (1905/1906) fand bei der Kiemenregeneration von *Necturus* eine noch grössere Unabhängigkeit der Kiemenblättchenentwicklung, als bei der Entwicklung normaler Kiemen.

BARFURTH (1906) meint: „Die Art der Regeneration ist abhängig vom jeweiligen Entwicklungsstadium und wiederholt im allgemeinen die diesem Stadium entsprechenden normalen Entwicklungsvorgänge.“

WINTERSTEIN (1921) beobachtete, dass kleine Amblystomalarven, die sich längere Zeit im Wasser befanden, dem durch Ventilation Sauerstoff zugeführt wurde, einen sehr geringen Kiemenwuchs aufwiesen, während bei gleichgrossen Tieren, die sich im tiefen Wasser, dem kein Sauerstoff beigemischt wurde, aufhielten, die Kiemenentwicklung stark beschleunigt war.

UBISCH (1922 und 1923) klärte auf experimentellem Wege das Entstehen der Gradationsstufen des Amphibienkörpers.

SCHMALHAUSEN (1925) beschrieb den Einfluss verschiedener äusserer Faktoren auf die normale Entwicklung der Gliedmassen des Axolotl, wie auch auf ihre Regeneration und kam zu folgenden Schlussfolgerungen: „Das Wachstum und die Bildung der Anlagen wird durch *erniedrigte Ernährung*

gehemmt, die Morphogenese scheint hierdurch etwas weniger getroffen zu werden und die Histogenese gar nicht. Die Morphogenese wird mit *zunehmendem Alter* der Larve (Regeneration) immer stärker abgeschwächt, weniger wird hierdurch das Wachstum gehemmt, und am wenigsten die Histogenese getroffen.

Die Histogenese und das Wachstum werden durch *erhöhte Temperatur* stärker beschleunigt als die Morphogenese.“

FELDOTTO (1926) beobachtete bei Kaulquappen, dass beim Amputieren der ersten und zweiten Kieme eine Hypertrophie der dritten Kieme eintrat. Diese ist stärker verzweigt, was bei normalen Tieren selten vorkommt.

WURMBACH (1926) studierte die Regeneration der Kiemen beim Axolotl. Die einzelnen Kiemen einer Körperseite wurden vollständig oder teilweise amputiert. Die Regenerationsdauer betrug 97—106 Tage. Die regenerierten Kiemenblättchen erreichten nicht die Länge der auf dem Kiemenstamm verbliebenen Blättchen.

PAWLOWSKY und PERFILJEW (1926) beschreiben die Metamorphose des Axolotl im Falle einer experimentellen Entfernung der Lungen.

VILAS (1928) beobachtete die Regeneration der Aussenkiemen bei Lärven von *Salamandra maculata*. Bei einem Teil der Tiere wurden die Kiemen nur einer Körperseite, bei dem andern an beiden Seiten abgeschnitten. Die Kiemenregeneration ist äusserst beschränkt, bei einigen Tieren wurde sie überhaupt nicht konstatiert. Bei einer einseitigen Kiemenamputation war eine Hypertrophie der Kiemen der entgegengesetzten Körperseite zu beobachten.

II.

MATERIAL UND TECHNIK.

Die Versuche wurden an 47 Kiemen der 11 Tiere 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.

Um ein möglichst gleichmässiges Abschneiden der Kiemenblättchen eines Kiemenstammes zu ermöglichen, wurden sie während der ganzen Amputationsdauer regelmässig durch eine binokuläre Lupe bei dreifacher Vergrößerung betrachtet. Nur bei den 2 ersten Tieren wurde die Kiemenblättchenamputation ohne binokuläre Lupe vorgenommen.

Die Amputation von Blättchen an allen sechs Kiemen eines Tieres dauerte ungefähr 30 Minuten.

Gewöhnlich reagierte das Tier auf die Amputation der Kiemenblättchen

GRADUELLE GESETZMÄSSIGK. DES REGENERATIONSTEMPOS

nicht; nur in drei Fällen musste die Narkose, um die Amputation fortsetzen zu können, wiederholt werden.

Die postoperative Blutung war sehr gering und währte nur kurze Zeit, bei einigen Tieren fehlte sie sogar vollständig.

Nach der Amputation der Kiemenblättchen wurden alle Tiere zur Desinfektion auf 5 Minuten ins Wasser gesetzt, in dem etwas Kali hypermanganicum bis zur hellrosa Färbung aufgelöst war.

Nach der Narkose waren bei allen Tieren, mit Ausnahme von zwei, keinerlei Veränderungen in den Atmungsbewegungen der Kiemen zu beobachten. Schon bei den ersten Atmungsbewegungen verhielten sich die Tiere wie vor der Amputation der Kiemenblättchen.

Das siebente Tier führte nach Amputation der Blättchen aller sechs Kiemen längere Zeit unzusammenhängende, nervöse Bewegungen aus, indem es bald den einen, bald wieder den anderen Kiemenstamm an den Körper anlegte, dann den Mund öffnete und ihn wieder plötzlich schloss. Auch am zweiten Tage waren schmerzhaft zuckende Bewegungen der Kiemenstämme zu beobachten und erst am dritten Tage verhielt sich das Tier völlig normal.

Das zweite Tier, dem die Kiemenblättchen nur an der ersten rechten Kieme amputiert wurden, begann die Kiemenbewegungen mit den Kiemen der rechten Seite und erst nach 10—15 Minuten war eine langsame Kiemenbewegung auch an der nicht operierten Körperseite zu beobachten, wobei die Schnelligkeit der Bewegung allmählich zunahm und zuletzt die der Kiemenbewegung der operierten Körperseite erreichte. Ebenso war ein Öffnen und Schliessen des Mundes zu beobachten. Am nächsten Tage nahm der Kiemenstamm der amputierten Blättchen an den Atmungsbewegungen nicht teil. Man konnte bemerken, dass der Kiemenstamm sich zu einer Spirale zusammenzurollen versuchte. Die Atmungsbewegungen der übrigen Kiemen waren normal.

Am dritten Tage beteiligten sich an den Atmungsbewegungen alle Kiemenstämme. Die Spiraldrehung der Kieme mit den amputierten Blättchen war sehr schwach ausgedrückt.

Die drei ersten Tiere befanden sich in einem 590 cm² weiten Glassgefäss, bei einer 9—10 cm tiefen Wasserschicht, ca. 2 m vom Fenster des Aquariumzimmers des Instituts entfernt. Vor Amputation der Kiemenblättchen befanden sich alle Tiere in einem gemeinsamen, nach der Amputation jedes in seinem eigenen Gefäss.

Alle drei Axolotl wurden an jedem dritten Tage mit Regenwürmern und Rindfleisch gefüttert, zur selben Zeit wurde auch das Wasser erneuert.

Die übrigen Axolotl befanden sich in einem 150 × 75 cm grossen Zinkblech-Becken mit fliessendem Wasser, 1 m vom Fenster des Aquariumzimmers entfernt. Die Tiefe der Wasserschicht betrug 14 cm. Die Axolotl wurden an jedem dritten Tage abwechselnd mit Rindfleisch, Regenwürmern, Kaulquappen, Daphnien, Cyclopen usw. gefüttert.

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 Ablesegenauigkeit von 0,1 mm entsprach, gemessen. Die Masse wurden mit Hilfe einer binokulären Lupe bei 3facher Vergrößerung abgelesen. — Ausserdem wurde die Länge der Blättchen durch Vergleich mit ihrer Breite festgestellt.

Alle Tiere wurden jedesmal vor der Beobachtung und vor Ausführung der Messung der Kiemenblättchen in geschilderter Weise narkotisiert.

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

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

Die Beschreibung der experimentellen Untersuchung gibt hauptsächlich eine Übersicht über den Verlauf der Regeneration von Kiemenblättchen an den 47 Kiemen der 11 einzelnen Tiere; in den Protokollen finden sich nähere Angaben über die Kiemenblättchenregeneration besonders interessanter Fälle.

In den Protokollen sind die Messungen der regenerierenden Kiemenblättchen so angeordnet, dass die Reihenfolge der entsprechenden Zahlen nach Möglichkeit der natürlichen Kiemenblattanordnung auf dem Kiemenstamm entspricht.

Bei der Analyse des Prot. 1 z. B. unterscheiden wir zuerst die regenerierenden Kiemenblättchen am basalen und distalen Teil des Kiemenstammes; ausserdem beziehen sich die Zahlen in den letzten Rubriken links auf die Kiemenblättchen des basalen Teiles des Stammes, rechts aber auf die Kiemenblättchen des distalen Teiles.

Weiter unterscheiden wir bei der Bewertung der Befunde zwei hauptsächlichste Masswerte — den einen in der Mitte des basalen, den zweiten in der Mitte des distalen Stammteiles. An beiden Stellen wurden Kiemenblättchen mittlerer und maximaler Länge gemessen. Unter den Massen dieser Kiemenblättchen ist im Protokoll auch ihre Länge im Moment der Amputation angegeben, während für die Kiemenblättchen anderer Grössen die entsprechenden Masse vor der Amputation nicht angeführt werden.

Aus diesem Protokoll Nr. 1 ersehen wir, dass sich in der Mitte des basalen Teiles die Kiemenblättchen mit einer Durchschnittslänge von 2,5 mm und einer Maximallänge von 2,75 mm befinden. Näher zur Stammbasis befinden sich 1,0—0,3 mm lange Kiemenblättchen. Die Kiemenblättchen des basalen Teiles

GRADUELLE GESETZMÄSSIGK. DES REGENERATIONSTEMPOS

sind gewöhnlich nicht länger als 2,75 mm; in anderen Fällen ist die Länge direkt angegeben.

Ebenso finden wir in der Mitte des distalen Teiles Kiemenblättchen mit einer mittleren Länge von 1,5 mm und einer Maximallänge von 2,0 mm. Näher zum freien Ende des Stammes treffen wir 1,1—0,3 mm lange Kiemenblättchen an und auf der Grenze des distalen und basalen Teiles 2,2 mm lange, welche also länger sind als die in der Mitte des distalen Teiles befindlichen Kiemenblättchen maximaler Länge. Dieses entsteht dadurch, dass zwischen den Mittelpunkten des distalen und des basalen Kiementeiles eine allmähliche Vergrößerung der Kiemenblattlänge von 2,00 bis 2,75 mm, also um 0,75 mm erfolgt.

In den Protokollen sind oft die Masse derjenigen Kiemenblättchen nicht angeführt, die sich zwischen den Mitten des basalen und des distalen Teiles, sowie an beiden Enden des Kiemenstammes befinden. In diesen Fällen habe ich eine allmähliche Verringerung der Kiemenblättchenlänge vom basalen Teil des Kiemenstammes in der Richtung des distalen Teiles beobachtet. Die Regeneration der Kiemenblättchen ergibt sich aus den bereits angeführten zwei Hauptpunkten.

Aus dem Protokoll ist auch zu ersehen, an wie vielen und welchen Kiemen eines jeden Tieres die Kiemenblättchen amputiert worden sind.

Dass im Protokoll I nur Beobachtungen über die Kiemenblättchen der rechtsseitigen ersten Kieme enthalten sind, und ein anderes Protokoll für dieses Tier nicht vorhanden ist, erklärt sich dadurch, dass die Blättchen der übrigen Kiemen überhaupt nicht amputiert worden sind.

Die Prozentsätze wurden berechnet nach den „*Indextabellen zum anthropometrischen Gebrauche*“ von CARL M. FÜRST (1929).

III.

NORMALZUSTAND DER KIEMEN.

Angaben über den Normalzustand der Kiemen finden wir, wie das schon in der Literaturübersicht erwähnt wurde, in den Arbeiten von BOAS (1882), CLEMENS (1894) und WURMBACH (1926).

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

Um diese Frage zu klären, unternahm ich Messungen der Kiemenblättchen an 30 im Institut vorhandenen Tieren, wobei ich auch die mit Blättchen besetzte Hautpartie zwischen der Basis jedes Kiemenstammes und der entspre-

chenden Kiemenspalte berücksichtigt habe. Solche Kiemenblättchen nenne ich in der folgenden Tabelle der Kürze halber „Hautblättchen“, im Gegensatz zu den die Stämme bedeckenden „Kiemenblättchen“.

Tab. I. Messungen an 30 Individuen.

| | 3. linke Kiemen | 3. rechte Kiemen | Drittes Paar | Zweites Paar | Erstes Paar |
|---|--------------------|---------------------|-----------------|-----------------|----------------|
| 1) a. Gesamtlänge der Kiemenstämme in cm | 64,0 | 64,2 | 47,0 | 42,7 | 39,1 |
| b. Gesamtzahl der Kiemenblättchen an den Stämmen | 3 982 | 3 964 | 2 926 | 2 636 | 2 384 |
| 2) a. Länge der mit den Hautblättchen besetzten Hautfläche in cm | 28,4 | 28,5 | 18,7 | 23,3 | 14,9 |
| b. Gesamtzahl der Hautkiemenblättchen | 1 460 | 1 271 | 852 | 1 230 | 649 |
| 3) a. Länge der gesamten (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 | 5 442 | 5 235 | 3 778 | 3 866 | 3 033 |

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

- 1) die Kiemen der linken und 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;
- 3) die Länge der mit „Hautkiemenblättchen“ besetzten Fläche des Kiemenstammes, wie auch die Anzahl der sich an denselben befindenden Blättchen am grössten bei dem zweiten und am kleinsten bei dem ersten Kiemenpaar 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, am grössten aber und fast gleich bei den beiden anderen Kiemenpaaren ist.

Während BOAS (1882) die Verzweigung des distalen Teiles der Kiemenblättchen beschrieben hat, erwähnt CLEMENS (1894) eine solche gar nicht. Auch WURMBACH (1926) sagt nichts von einer Verzweigung des distalen Kiemenblättchenteiles.

Um eine genaue Übersicht über die Form dieser Blättchen zu bieten, fixierte ich die Blättchen dreier Tiere in BOUINScher Flüssigkeit, färbte sie mit Boraxkarmin und schloss sie in Kanadabalsam ein. Mit Hilfe eines Zeichenapparates zeichnete ich dann bei vierfacher Vergrösserung die Umrisse der Blättchen, die in Fig. 1 zu finden sind.

GRADUELLE GESETZMÄSSIGK. DES REGENERATIONSTEMPOS

Die in der zweiten Reihe rechts angeführten 5 Kiemenblättchen sind Reperate, die bei Beendigung der Regeneration eine Länge von 4 mm oder 71 % von der Länge der links von ihnen befindlichen Kiemenblättchen aufwiesen. Nach einigen Monaten wurden sie zusammen mit den Blättchen der übrigen sechs Kiemen allmählich kleiner und erreichten die in der Tabelle vermerkte Grösse.

Die übrigen in Fig. 1 angeführten Kiemenblättchen sind keine Reperate, sondern normale Kiemenblättchen, die bei diesen Tieren im Zusammenhang mit den Beobachtungen der Kiemenblättchenregeneration amputiert wurden.

Von den in dieser Arbeit beschriebenen elf Tieren hatten sieben neben normalen auch verschiedenartig verzweigte Kiemenblättchen.

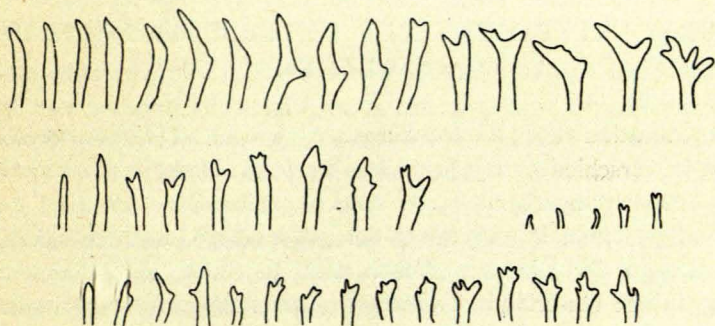


Fig. 1. Axolotl D, M₂ und R. Typische und verzweigte Kiemenblättchen; 4 ×.

Meist befinden sich die verzweigten Blättchen an den basalen Teilen der zweiten und dritten Kieme und treten in einer Anzahl von 10—15 Stück an jeder Kieme auf. Höchst selten und nur in geringer Anzahl (1—3 Stück) waren diese Blättchen auch an der ersten Kieme anzutreffen.

Nicht selten trat auch eine Verzweigung an den regenerierenden Blättchen des distalen Kiemenendes auf.

Bei einigen Tieren beobachtete ich auch eine Verzweigung der distalen Spitze des Kiemenstammes, die ähnlich der Verzweigung der distalen Spitzen der Kiemenblättchen war. Manchmal war es sogar schwierig, den Hauptstamm von den Verzweigungen zu unterscheiden. Häufiger war eine Spaltung des Distalendes der Kiemenstämme zu beobachten, wodurch zwei gleichgrosse Äste entstanden. In einem Fall bestand das Distalende des Kiemenstammes sogar aus vier gleichgrossen Ästen. Die ventrale Seite dieser Stammäste war ebenfalls mit Kiemenblättchen besetzt, deren Länge zum freien Ende des Astes hinzu allmählich abnahm. Seltener waren 2—3 mm lange Ästchen mit wenigen (10—15 Stück) Blättchen am basalen Teil des Kiemenstammes anzutreffen. Es sei ausdrücklich festgestellt, dass meine Regenerationsbeobach-

tungen an Kiemenblättchen sich nicht auf solche Fälle beziehen, da mir die angeführten Bauverhältnisse als traumatisch verursacht vorgekommen sind.

Aus der Beschreibung des Normalzustandes der Axolotlkiemen ersehen wir, dass ähnlich den äusseren Kiemen von Salamandern und Tritonen, von Perenibranchiaten *Necturus* und *Siren* auch beim Axolotl eine Zunahme der Kiementwicklung in der Richtung von der ersten Kieme zur dritten erfolgte.

Über ein ähnliches Verhalten der drei äusseren Kiemenpaare bei *Proteus* fand ich in der Literatur keine bestimmten Angaben, an den drei im Institut befindlichen Tieren konnte ich keinen Unterschied zwischen den einzelnen Kiemenpaaren konstatieren.

IV.

EIGENE EXPERIMENTELLE UNTERSUCHUNGEN UND RESULTATE.

Die Regeneration der Kiemenblättchen wurde an Tieren verschiedenen Alters und in verschiedenen Jahreszeiten verfolgt. Deshalb unterscheiden sich auch die Beobachtungsergebnisse so stark voneinander, dass ich den Stoff neben der allgemeinen Beschreibung der graduellen Gesetzmässigkeit im Regenerationstempo der Kiemenblättchen noch in einige, im Inhaltsverzeichnis bereits angeführte Unterkapitel einteilen musste. Wegen der geringen Anzahl der Beobachtungen gedenke ich keine vollständige Beantwortung der Fragen über den Einfluss des Alters, der Temperatur und anderer Faktoren auf die Regeneration der Kiemenblättchen zu geben; dazu wären Versuche spezielleren Charakters erforderlich. Ich möchte diesbezüglich nur die allgemeinen Hauptunterschiede hervorheben.

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

Die Anordnung der Kiemenblättchen an den Kiemenstämmen ist eine sehr verschiedene. Ich vermag nicht zu entscheiden, ob dieses Verhalten nicht zum Teil mit den häufigen Verletzungen und der nachfolgenden Regeneration der Stämme zusammenhängt.

Häufiger findet man, dass die Blättchen am Kiemenstamme 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 Fläche der Kiemenstämmen vollkommen frei von Blättchen, während dieselben daneben in Gruppen vereinigt

GRADUELLE GESETZMÄSSIGK. DES REGENERATIONSTEMPOS

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 auf dem Wege der Regeneration eine nur unvollkommene 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 den meisten übrigen der 47 Fälle folgendes feststellen:

An 34 Kiemen (von sieben noch nicht operierten Tieren) verkürzten sich die Kiemenblättchen allmählich vom proximalen zum distalen Ende des Kiemenstammes. Während der ganzen Regenerationsdauer der Blättchen und auch nach Abschluss der Regeneration blieb dieses Verhältnis der Blättchenlänge im allgemeinen bestehen.

Bei einem anderen Tiere war vor dem Versuch die Mitte des distalen Teiles der ersten und zweiten rechtsseitigen Kieme frei von Blättchen; nach Abschluss der Regeneration war das Verhältnis der blättchenlosen und der mit Blättchen besetzten Stammesoberfläche unverändert. Ausserdem befanden sich am distalen Ende der zweiten Kieme viele einander gleiche, 1 mm lange Blättchen. Auch die an dieser Stelle regenerierten Blättchen unterschieden sich nur durch eine etwas geringere Länge, während das gegenseitige Längenverhältnis dasselbe blieb. Auch an Stelle der am distalen Ende der ersten Kieme amputierten Blättchen von 3,5 mm (3 Stück), von 2,5 mm (2 Stück), von 1,6 mm (1) und von 1,3 mm (2) Länge regenerierten die Kiemenblättchen in entsprechender Anzahl und relativer Länge (2 mm, 1,5 mm, 1 mm und 0,8 mm).

Erwähnt sei noch eine eigenartige, möglicherweise auf eine frühere Verletzung zurückgehende Anordnung der Kiemenblättchen an den Kiemenstämmen eines andern Tieres. Hier war das distale Ende des dritten rechtsseitigen Kiemenstammes ringsum mit Blättchen besetzt, an dem basalen Teile der linksseitigen ersten und zweiten Kieme fehlten die Kiemenblättchen vollständig; die Blättchen am distalen Ende der beiden ersten Kiemen waren ausserordentlich lang, sie glichen oder übertrafen sogar in dieser Hinsicht die Kiemenblättchen der dritten Kieme; endlich waren die Kiemenblättchen am distalen Ende der beiden dritten Kiemen stark verlängert, mit einer geringen Längenabnahme zum basalen Teile hin, und erinnerten also an eine umgekehrte Kieme der übrigen Tiere, deren proximales Ende jetzt dem distalen und das distale Ende dem proximalen entsprechen würde. Die experimentelle Regeneration war auch bei diesem Tier durch eine vollständige Wiederherstellung des früheren Zustandes charakteristisch.

Nur bei einem Tier war die Regeneration der Kiemenblättchen der ersten Kieme zahlenmässig sehr begrenzt. Die Blättchen regenerierten nur am basa-

len und distalen Drittel des Kiemenstammes, und auch dort nur teilweise; im mittleren Drittel war fast keine Regeneration zu konstatieren.

Die geschilderten Beobachtungen zeigen, dass die Regeneration der einzelnen Kiemenblättchen völlig durch deren ursprünglichen Umfang bestimmt wird. Die Potenzen der normalen und regenerierten Blättchen sind einander gleich. Eine Bildung der Blättchen an neuen Stellen ist selten anzutreffen.

Die Längenverhältnisse der regenerierten Kiemenblättchen wurden in Prozenten der ursprünglichen Grösse berechnet und für alle 47 Kiemen in der Tabelle II zusammengefasst:

Tab. II. Die Längenverhältnisse der regenerierten Kiemenblättchen von 47 Kiemenstämmen.

| Länge der regen. Blättchen in % der ursprünglichen Länge | Anzahl der einer bestimmten Prozentgruppe entsprechenden Fälle | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--|--|-------------|------------|-------------|------------|---------------|-------------|------------|-------------|------------|--------------|----------|------------|-------------|------------|-------------|------|----------|------------------|------|
| | Dritte Kiemen | | | | | Zweite Kiemen | | | | | Erste Kiemen | | | | | Gesamtzahl | | | | |
| | Basalteil | | Distalteil | | | Zusammen | Basalteil | | Distalteil | | | Zusammen | Basalteil | | Distalteil | | | Zusammen | Anzahl der Fälle | In % |
| | Max.-länge | Mitt.-länge | Max.-länge | Mitt.-länge | Max.-länge | | Mitt.-länge | Max.-länge | Mitt.-länge | Max.-länge | Mitt.-länge | | Max.-länge | Mitt.-länge | Max.-länge | Mitt.-länge | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 40—50 | — | — | 1 | — | 1 | 1 | 1 | — | 1 | 3 | 1 | 3 | — | 1 | 5 | 9 | 5,0 | | | |
| 50—60 | 5 | 4 | 1 | 6 | 16 | 2 | 4 | 3 | 2 | 11 | 7 | 4 | 4 | 2 | 17 | 44 | 24,2 | | | |
| 60—70 | — | 4 | 5 | 1 | 10 | 3 | 1 | 5 | — | 9 | 4 | 3 | 4 | 5 | 16 | 35 | 19,2 | | | |
| 70—80 | 3 | 2 | 1 | 2 | 8 | 1 | 2 | — | 4 | 7 | — | 2 | 3 | 2 | 7 | 22 | 12,1 | | | |
| 80—90 | 3 | — | 5 | 1 | 9 | 2 | 2 | 3 | 4 | 11 | 1 | 1 | 3 | 3 | 8 | 28 | 15,4 | | | |
| 90—100 | — | — | — | — | — | — | — | 1 | — | 1 | — | — | — | — | — | 1 | 0,5 | | | |
| 100—110 | 2 | 3 | — | 3 | 8 | 2 | 1 | 1 | 2 | 6 | — | — | 1 | 2 | 3 | 17 | 9,4 | | | |
| 110—120 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | | | |
| 120—130 | — | — | — | — | — | — | — | 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 2 | — | 5 | 7 | 3,8 | | | |
| 130—140 | — | 2 | 2 | 1 | 5 | 2 | 2 | 1 | — | 5 | — | — | — | — | — | 10 | 5,5 | | | |
| 140—150 | 2 | — | — | 1 | 3 | — | — | — | — | — | 1 | — | — | — | 1 | 4 | 2,2 | | | |
| 150—160 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 2 | 2 | 2 | 1,1 | | | |
| 210—220 | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | 1 | — | — | — | — | — | 1 | 0,5 | | | |

Da jede Kieme bei der Bewertung der Resultate in eine basale und distale Hälfte geteilt und die Regeneration der maximalen und mittellangen Kiemenblättchen gesondert verfolgt wurde, so waren an 47 Kiemen im ganzen 188 Beobachtungen möglich ($47 \times 2 \times 2$). In der Tabelle sind jedoch nur 180 Beobachtungen enthalten, und zwar weil an den basalen Teilen von vier Kiemen die Kiemenblättchen ganz fehlten.

Die den Prozentsätzen von 100—220 entsprechenden Beobachtungen be-

GRADUELLE GESETZMÄSSIGK. DES REGENERATIONSTEMPOS

ziehen sich hauptsächlich auf zwei junge (noch mittelgrosse) und auf zwei alte Tiere. Das eine der letzteren besass vor der Amputation nur kurze ($1\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$ mm) Kiemenblättchen.

Die den übrigen Prozentsätzen entsprechenden Beobachtungszahlen beziehen sich auf acht alte Tiere.

Bei 71 % der Kiemen erreichten die Blättchen 50—90 % ihrer früheren Länge, bei den restlichen 29 % der Kiemen erreichten die Blättchen entweder nicht einmal die Hälfte ihrer früheren Länge, oder übertrafen diese anderseits um 10—110 %. Bei etwa der Hälfte der Kiemen (43 %) haben die Blättchen nur 50—70 % ihrer früheren Länge erreicht.

Wir sehen also, dass bei älteren Individuen die regenerierten Kiemenblättchen nur selten ihre ursprüngliche Länge erreichen; bei jüngeren Tieren jedoch und auch bei alten Tieren mit kurzen Kiemenblättchen können jene diese Länge sogar übertreffen.

Die Regenerationsgeschwindigkeit der Kiemenblättchen ist an den basalen und distalen Stammteilen ungleich, ja in den einzelnen Perioden der Regeneration (von je 10 Tagen) ist sogar eine regelmässige Abnahme der Regenerationsgeschwindigkeit in der Richtung vom basalen zum distalen Stammende zu beobachten.

Im Zusammenhang mit dieser Verminderung der Regenerationsgeschwindigkeit ist eine Verkürzung der regenerierenden Kiemenblättchen mittlerer und maximaler Länge an allen drei Kiemen festzustellen, und zwar in der Richtung vom basalen zum distalen Ende. Eine gleiche Verminderung der Regenerationsgeschwindigkeit, sowie der Länge der regenerierten Kiemenblättchen, ist in der Richtung von der dritten zur ersten Kieme zu beobachten, wobei der Unterschied zwischen der dritten und zweiten Kieme ein sehr geringer ist.

Nach Abschluss der Regeneration ist der Längenunterschied der Kiemenblättchen noch grösser (s. Tab. IV, Gesamtübersicht der Blättchenlängen der basalen und distalen Teile von 24 Kiemen). Zum Beispiel betrug bei 6 Tieren an 8 Kiemenstämmen die Gesamtlänge der regenerierten Kiemenblättchen mittlerer Länge an der Mittelpartie des basalen und des distalen Teiles der dritten Kieme 26,2 mm, resp. 13,8 mm; in der Mitte des basalen und des distalen Teiles der zweiten Kieme 25,2 mm und 14,3 mm, und in der Mitte des basalen und des distalen Abschnittes der ersten Kieme 20,8 mm und 13,2 mm. Dieses kann man auch bei derselben Anzahl von maximallangen Kiemenblättchen der genannten Tiere beobachten, deren Gesamtlänge an den Mittelpartien des basalen und distalen Teiles des dritten Kiemenstammes 31,4 mm und 23,6 mm, des zweiten Kiemenstammes 29,5 mm und 21,7 mm und des ersten 25,9 und 20,6 mm betrug.

Im allgemeinen konnte ein ähnliches Verhalten (Tab. IV) an den 15 Kiemen von zwei jungen und einem alten Axolotl mit kurzen Kiemenblättchen festgestellt werden.

Die Ursache der einzelnen, diesem Verhalten nicht entsprechenden Abweichungen ist wohl in einer bereits vor der Amputation eingetretenen unverhältnismässig starken Entwicklung der betreffenden Kiemenstämme und Kiemenblättchen der basalen und distalen Teile zu suchen.

Die Regenerationsdauer der Kiemenblättchen kann in Abhängigkeit von ihrer Anordnung auf dem Kiemenstamm und ihrer Länge sehr verschieden sein.

Die kürzeren, 0,2 mm, 0,3 mm oder 0,5 mm langen Kiemenblättchen erreichen ihre ursprüngliche Länge bei einer gleichmässigen Regenerationsgeschwindigkeit in zwanzig bis vierzig Tagen und bleiben in diesem Zustand die ganze Zeit. Sie befinden sich hauptsächlich an den distalen und basalen Enden des Kiemenstammes, seltener in der Mitte desselben.

Die Regeneration der 1—1,5 mm langen Kiemenblättchen unterscheidet sich von der soeben beschriebenen darin, dass das Regenerationstempo an den basalen und distalen Teilen der Kiemenstämme verschieden ausfällt. Am basalen Teile regenerieren nämlich die Blättchen anfänglich mit bedeutender Geschwindigkeit und sind in den ersten Regenerationstagen von den übrigen nächststehenden Kiemenblättchen mittlerer und maximaler Länge nicht zu unterscheiden; in den folgenden Tagen ist die Regenerationsgeschwindigkeit im Abnehmen begriffen, so dass die Regeneration bereits nach 40—50 Tagen zum Abschluss kommt. Anders verläuft die Wiederherstellung der Blättchen am distalen Stammende. Sie ist charakterisiert durch eine langsame, jedoch relativ gleichmässige positive Wachstumsbeschleunigung und eine nachfolgend abnehmende Wachstumsenergie; auch kommt dabei der ganze Prozess erst nach 70—80 Tagen zum Abschluss.

Die Regeneration der Kiemenblättchen mittlerer Länge (ca. 1,5—3 mm lang) wird charakterisiert durch eine fast gleiche Regenerationsdauer von 70—90 Tagen am ganzen Kiemenstamm; die Regenerationsgeschwindigkeit jedoch ist verschieden und nimmt allmählich vom basalen zum distalen Ende des Kiemenstammes ab.

Die Regeneration der Kiemenblättchen maximaler Länge unterscheidet sich von derjenigen der Blättchen mittlerer Länge durch eine längere Regenerationsperiode und eine grössere Regenerationsgeschwindigkeit.

Die Tab. III dokumentiert Unterschiede in der Regenerationsdauer (in Tagen) der in der Mitte des basalen und des distalen Stammteiles liegenden Kiemenblättchen.

Wie wir erschen, war (bei einer Gesamtzahl von 41 Kiemen) die Regenerationsdauer bei den 24 Kiemenstämmen an den distalen und basalen Kiemen teilen vollständig gleich, oder der Unterschied überstieg nicht 10 Tage. Bei 13 Kiemen betrug der Unterschied 10—20 Tage, und nur bei 4 Kiemen erreichte er 21—50 Tage.

GRADUELLE GESETZMÄSSIGK. DES REGENERATIONSTEMPOS

Tab. III. *Unterschiede in der Regenerationsdauer (in Tagen) der in der Mitte des basalen und des distalen Teiles des Kiemenstammes sitzenden Kiemenblättchen.*

| Unterschied in der Regenerationsdauer (in Tagen) am basalen und distalen Kiementeile | Anzahl der Fälle (Kiemenstämme) | | | | | | | | Gesamtzahl ¹ |
|--|---------------------------------|--------------|-------------|----------|-------------------|--------------|-------------|----------|-------------------------|
| | Mittellange Blättchen | | | | Grösste Blättchen | | | | |
| | Dritte Kieme | Zweite Kieme | Erste Kieme | Zusammen | Dritte Kieme | Zweite Kieme | Erste Kieme | Zusammen | |
| Kein Unterschied . . . | — | 1 | 5 | 6 | 1 | 4 | 6 | 11 | 17 |
| Unterschied zu Gunsten des basalen Teiles: | | | | | | | | | |
| 1—10 Tage . . . | 5 | 2 | 5 | 12 | 9 | 3 | 5 | 17 | 29 |
| 11—20 „ . . . | 6 | 7 | 4 | 17 | 3 | 3 | 3 | 9 | 26 |
| 21—30 „ . . . | — | 2 | — | 2 | — | 2 | — | 2 | 4 |
| 31—40 „ . . . | 1 | 1 | — | 2 | — | 1 | — | 1 | 3 |
| 41—50 „ . . . | 1 | — | — | 1 | — | — | — | — | 1 |
| Unterschied zu Gunsten des distalen Teiles: | | | | | | | | | |
| 1—10 Tage . . . | — | — | 1 | 1 | — | — | 1 | 1 | 2 |

¹ Die in dieser Spalte angeführte Kiemenzahl ist in Wirklichkeit um die Hälfte kleiner anzusetzen denn die Kiemenblättchen mittlerer und maximaler Länge beziehen sich auf dieselben Kiemen.

Bei den basalen und distalen Teilen des dritten und zweiten Kiemenstammes entsteht der grössere Unterschied in der Regenerationsdauer im Vergleich zur ersten Kieme dadurch, dass hier die Blättchen schon vor der Amputation oft schwach entwickelt erschienen und auch ihre Regenerationsenergie bei einem Teile der Kiemen schwächer ausgeprägt war und früher sich abschwächte, während die Regeneration der Blättchen an den basalen Teilen eine verstärkte und andauernde war. Die Regeneration der Kiemenblättchen erfolgte am ersten Kiemenstamm mehr gleichzeitig.

Im allgemeinen wurde, wie bereits erwähnt, beobachtet, dass die Fälle mit dem Unterschied der Regenerationsdauer der basalen und distalen Kiemenblättchen von mehr als 20 Tagen meistens bei der ungewöhnlichen Entwicklung oder Anordnung der Kiemenblättchen am distalen Stammteil vorkam. So z. B. war manchmal die Blättchenlänge am distalen Ende des Kiemenstammes grösser als am basalen Teil derselben Kieme usw.

Wegen der äusserst geringen und sogar schwer zu konstatierenden Zunahme der Blättchenlänge in den letzten Tagen der Regeneration hat auch der Zeitunterschied von 1—10—20 Tagen für die Kiemenblättchen der basalen und distalen Teile des Kiemenstammes nur eine geringe Bedeutung, und man darf sagen, dass die Regenerationsdauer der erwähnten Längengruppen der Blätt-

Tab. IV. Länge der regenerierten Blättchen in mm und %

| Regenerationszeit | d.=rechte Kieme, s.= linke Kieme | Mittellange Blättchen | | | | | | | | | |
|--------------------------------------|-------------------------------------|-----------------------|-------|------------|-------|------------|-------|------------|-------|-----------|------|
| | | III. Kiemen | | | | II. Kiemen | | | | I. | |
| | | Basalteil | | Distalteil | | Basalteil | | Distalteil | | Basalteil | |
| | | mm | % | mm | % | mm | % | mm | % | mm | % |
| <i>Alle Tiere</i> | | | | | | | | | | | |
| 12. XII. 30—11. III. 31 | d. | 2,2 | 55 | 1,5 | 50 | 2,2 | 55 | 1,5 | 50 | 2,0 | 57 |
| 31. XII. 30—29. V. 31 | d. | 4,0 | 73 | 3,0 | 75 | 4,0 | 89 | 3,0 | 86 | 2,0 | 87 |
| 24. VII.—20. IX. 31 | s. | 4,1 | 68 | 1,5 | 100 | 3,9 | 71 | 1,5 | 100 | 2,9 | 64 |
| 24. VII.—20. IX. 31 | d. | 4,0 | 67 | 1,5 | 100 | 3,5 | 70 | 1,5 | 100 | 2,9 | 72 |
| 24. VII.—1. X. 31 | s. | 3,4 | 57 | 1,4 | 56 | 3,4 | 57 | 1,9 | 76 | 3,0 | 60 |
| 23. VIII.—20. XI. 31 | d. | 2,6 | 52 | 1,7 | 57 | 2,6 | 43 | 1,7 | 49 | 3,1 | 56 |
| 23. VIII.—20. XI. 31 | s. | 3,1 | 69 | 1,6 | 53 | 3,1 | 69 | 1,6 | 53 | 2,3 | 49 |
| 23. VIII.—20. XI. 31 | d. | 2,8 | 62 | 1,6 | 53 | 2,5 | 56 | 1,6 | 53 | 2,1 | 47 |
| Regeneratgröße . . . | | 26,2 | 503 | 13,8 | 544 | 25,2 | 510 | 14,3 | 567 | 20,8 | 492 |
| Durchschnittsgröße d. Regen. | | 3,27 | 62,87 | 1,72 | 68 | 3,15 | 63,75 | 1,78 | 70,87 | 2,9 | 61,5 |
| <i>Junge Tiere</i> | | | | | | | | | | | |
| ¹ 23. VIII.—21. X. 31 . . | s. | 1,0 | 100 | 0,5 | 71 | 0,5 | 50 | 0,4 | 80 | 0,5 | 50 |
| 23. VIII.—30. XI. 31 . . | s. | 2,5 | 100 | 1,0 | 67 | 2,0 | 80 | 0,7 | 70 | 0,8 | 40 |
| 23. VIII.—30. XI. 31 . . | d. | 3,1 | 100 | 1,0 | 100 | 3,1 | 100 | 1,1 | 73 | 1,2 | 60 |
| 23. VIII.—30. XI. 31 . . | s. | 4,1 | 137 | 1,4 | 140 | 3,9 | 130 | 2,1 | 210 | 3,1 | 124 |
| 23. VIII.—30. XI. 31 . . | d. | 4,1 | 137 | 2,0 | 133 | 3,9 | 130 | 1,2 | 120 | 3,2 | 128 |
| Regeneratgröße . . . | | 14,8 | 574 | 5,9 | 511 | 13,4 | 490 | 5,5 | 553 | 8,8 | 402 |
| Durchschnittsgröße d. Regen. | | 2,96 | 144,8 | 1,18 | 102,2 | 2,08 | 98 | 1,1 | 110,6 | 1,70 | 80,4 |

¹ Altes Tier, jedoch mit kurzen, $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$ mm langen Kiemenblättchen.

chen (mittlere, maximale usw.) an den normal entwickelten Stämmen aller drei Kiemenpaare fast die gleiche ist.

Die Regenerationsdauer und -geschwindigkeit der in gleicher Entfernung vom proximalen Ende des Kiemenstammes sich befindenden gleichlangen Blättchen ist, unabhängig davon, ob die Blättchen an der dorsalen, ventralen oder lateralen Seite des Stammes sich befinden, die gleiche.

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

der ursprünglichen Grösse. Gesamtübersicht für 11 Individuen.

| Kiemen | Maximallange Blättchen | | | | | | | | | | | | |
|--------|------------------------|------|-----------|------|------------|------|-----------|------|------------|------|-----------|------|------|
| | III. Kiemen | | | | II. Kiemen | | | | I. Kiemen | | | | |
| | Distalteil | | Basalteil | | Distalteil | | Basalteil | | Distalteil | | Basalteil | | |
| | mm | % | mm | % | mm | % | mm | % | mm | % | mm | % | |
| 1,5 | 60 | 2,5 | 50 | 1,8 | 46 | 2,5 | 50 | 1,5 | 50 | 2,8 | 52 | 2,0 | 57 |
| 3,0 | 86 | 6,0 | 86 | 5,0 | 83 | 5,0 | 83 | 4,0 | 80 | 4,0 | 80 | 4,0 | 80 |
| 1,5 | 100 | 4,5 | 75 | 3,5 | 87 | 4,1 | 68 | 3,4 | 85 | 3,4 | 68 | 3,1 | 89 |
| 1,5 | 100 | 4,1 | 59 | 3,0 | 60 | 4,1 | 68 | 3,0 | 60 | 3,4 | 68 | 2,5 | 83 |
| 1,4 | 56 | 4,0 | 57 | 2,7 | 67 | 4,0 | 57 | 2,7 | 67 | 3,5 | 58 | 2,4 | 60 |
| 1,7 | 57 | 3,1 | 52 | 2,6 | 65 | 3,1 | 44 | 2,6 | 65 | 3,5 | 58 | 2,6 | 65 |
| 1,3 | 65 | 3,6 | 72 | 2,5 | 62 | 3,6 | 72 | 2,8 | 57 | 2,9 | 58 | 2,0 | 67 |
| 1,3 | 65 | 3,6 | 72 | 2,5 | 62 | 3,1 | 62 | 2,2 | 55 | 2,9 | 58 | 2,0 | 67 |
| 13,2 | 589 | 31,4 | 523 | 23,6 | 532 | 29,5 | 504 | 21,7 | 519 | 25,9 | 500 | 20,8 | 568 |
| 1,05 | 73,02 | 3,96 | 65,37 | 2,95 | 66,75 | 3,88 | 63,0 | 2,71 | 64,87 | 3,24 | 62,5 | 2,57 | 71,0 |
| 0,4 | 80 | 1,2 | 80 | 0,8 | 80 | 0,8 | 80 | 0,5 | 100 | 0,6 | 60 | 0,5 | 100 |
| 0,6 | 60 | 3,1 | 100 | 2,2 | 88 | 3,1 | 100 | 1,2 | 60 | 1,3 | 52 | 0,8 | 53 |
| 0,7 | 70 | 3,4 | 100 | 2,0 | 80 | 3,1 | 100 | 1,8 | 90 | 1,2 | 48 | 0,8 | 53 |
| 1,6 | 160 | 4,5 | 141 | 4,1 | 137 | 4,5 | 141 | 3,9 | 130 | 3,2 | 128 | 3,1 | 124 |
| 1,6 | 160 | 4,5 | 141 | 4,1 | 137 | 4,5 | 141 | 3,7 | 123 | 3,6 | 144 | 3,2 | 128 |
| 4,9 | 530 | 16,7 | 562 | 13,2 | 522 | 16,0 | 562 | 11,1 | 503 | 9,9 | 432 | 8,4 | 458 |
| 0,98 | 160 | 3,34 | 112,4 | 2,04 | 104,4 | 3,2 | 112,4 | 2,22 | 100,6 | 1,98 | 86,4 | 1,68 | 91,6 |

2. Unterschiede zwischen dem ersten, zweiten und dritten Kiemenpaar.

Aus der Untersuchung des Normalzustandes der Axolotlkiemen ist ein bestimmter Unterschied zwischen dem basalen und distalen Teil einer jeden Kieme und zwischen den einzelnen Kiemengruppen zu ersehen.

Sowohl während der Regeneration der Kiemenblättchen, als auch nach Abschluss derselben wurden die gegenseitigen Längenverhältnisse des Normalzustandes beibehalten (Prot. 1—6).

Bei der Regeneration der Blättchen der normal entwickelten ersten, zweiten und dritten Kieme (Fig. 2 und Tab. IV) waren folgende Unterschiede zu verzeichnen:

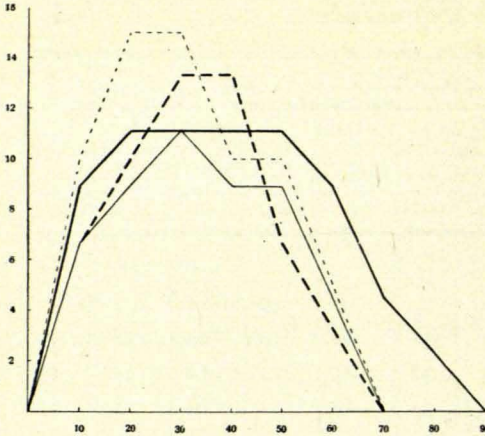


Fig. 2. Axolotl A₃. Der 1., 2. u. 3. Kiemenstamm. Blättchenregeneration (Prot. 2) vom 23. VIII.—20. XI. 31. Die Abszisse gibt die seit der Amputation der Blättchen verflossenen Tage an, die Ordinate die Blättchengrösse in % der ursprünglichen Länge. Die dünnen Kurven beziehen sich auf die erste, die breiten auf die zweite und dritte Kieme. (Hier, wie auch in den andern Figuren, entsprechen die ausgezogenen Linien den basalen, die gestrichelten den distalen Blättchen.)

Blättchen schon vor der Amputation dem normalen Zustande nicht entsprachen.

3. Das Verhältnis des Regenerationsgeschehens an der basalen und distalen Hälfte der einzelnen Kieme ist wenig konstant und in grossem Masse von äusseren Umständen (Temperatur) und dem Alter des Tieres abhängig. Bei der Regeneration bei ähnlichen Tieren und unter den gleichen äusseren Umständen bleibt das Grössenverhältnis zwischen den regenerierenden Kiemenblättchen in den einzelnen Zeitperioden der Regeneration, wie auch am Ende des Regenerationsprozesses ein durchaus konstantes und kann unter bestimmten Umständen am ganzen Kiemenstamm zahlenmässig sehr ähnlich oder auch gleich sein.

In der Tabelle V ist die den Prozentsatz-Unterschieden von Kiemenblättchen der basalen und distalen Stammteile entsprechende Kiemenzahl zusammengestellt.

Der Tabelle S. 233 ist zu entnehmen, dass unter den 43 Kiemen bei 25 der Prozentunterschied an den basalen und distalen Teilen 10 % nicht übersteigt. Vergewenwärtigt man sich aber, dass dieser Zahl bloss eine Länge von 0,2—0,5 mm des regenerierten Kiemenblättchens entspricht, so wird es verständlich, dass dieser prozentuelle Unterschied zwischen den basalen und distalen Blättchen bei flüchtiger Beobachtung der Kiemen nicht wahrnehmbar

1. Die Regenerationsgeschwindigkeit der Kiemenblättchen ist bei der ersten Kieme am geringsten; bei der zweiten und dritten Kieme ist sie oft gross.

Dasselbe ist auch von der Regenerationsdauer zu sagen.

Der Unterschied zwischen der Regenerationsdauer der basalen und distalen Kiemenblättchen ist grösser bei der dritten und zweiten, und geringer bei der ersten Kieme.

2. An der distalen Stammhälfte der ersten Kieme verläuft die Regeneration, prozentual genommen, rascher 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

GRADUELLE GESETZMÄSSIGK. DES REGENERATIONSTEMPOS

Tab. V. Häufigkeit der Abweichungen (Anzahl der Kiemenstämme) in der relativen Regenerationskraft (Regeneratgrösse in % des amputierten Blättchens ausgedrückt) der basalen und distalen Kiemenblättchen miteinander verglichen; $b > d$ bedeutet das Überwiegen des basalen Kiementeiles, $b < d$ das umgekehrte Verhalten.

| Unterschied in der relat. Regenerationskraft der bas. und dist. Blättchen | Kiemenzahl, die einer bestimmten Prozentgruppe entspricht | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|------------|--------------|------------|--------------|------------|---------|-------------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|---------|------------|
| | Mittellange Blättchen | | | | | | | Grösste Blättchen | | | | | | | Gesamtzahl |
| | 1. Kieme | | 2. Kieme | | 3. Kieme | | Zusamm. | 1. Kieme | | 2. Kieme | | 3. Kieme | | Zusamm. | |
| | $b \wedge d$ | $b \vee d$ | $b \wedge d$ | $b \vee d$ | $b \wedge d$ | $b \vee d$ | | $b \wedge d$ | $b \vee d$ | $b \wedge d$ | $b \vee d$ | $b \wedge d$ | $b \vee d$ | | |
| 0 % | 1 | — | — | — | 2 | — | 3 | 2 | — | 1 | — | 1 | — | 4 | |
| 1—5 % | 3 | 4 | 2 | 1 | 2 | 1 | 13 | 5 | 2 | — | 1 | 2 | 4 | 14 | 27 |
| 6—10 % | 1 | 1 | 2 | — | — | 1 | 5 | 2 | 1 | 4 | 1 | 1 | 2 | 11 | 16 |
| 11—15 % | — | — | 1 | — | 1 | — | 2 | 1 | 1 | 1 | — | — | 2 | 5 | 7 |
| 16—20 % | 1 | — | — | 2 | — | 3 | 6 | 1 | — | 1 | 2 | 1 | 1 | 6 | 12 |
| 21—25 % | — | — | — | — | — | 1 | 1 | — | — | — | 1 | — | — | 1 | 2 |
| 26—30 % | 1 | — | 1 | 3 | — | 2 | 7 | — | — | — | — | — | — | — | 7 |
| 31—35 % | 1 | 2 | — | — | — | 1 | 4 | — | — | — | — | — | — | — | 4 |
| 36—40 % | — | — | — | 1 | — | — | 1 | — | — | 1 | — | — | 1 | 2 | 3 |
| 75—80 % | — | — | — | 1 | — | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | 1 |

ist. Dasselbe bezieht sich auf 9 Kiemen, bei denen die Prozentunterschiede der basalen und distalen Blättchen 20 % nicht übersteigen.

Nur bei den restlichen 9 Kiemen war der Prozentunterschied der basalen und distalen Blättchen grösser als 20. Das bezieht sich hauptsächlich auf Beobachtungen, bei denen die Längen der regenerierten Kiemenblättchen die der amputierten Blättchen überstiegen.

Aus der Tabelle ist auch die Häufigkeit (durch Anzahl der Kiemenstämme) der Abweichungen in der relativen Regenerationskraft der basalen oder distalen Kiemenblättchen zu ersehen, und es ergibt sich, dass ein Überwiegen der Blättchenlängen an den basalen Teilen des Kiemenstammes häufiger an der dritten und zweiten Kieme anzutreffen ist; die Anzahl der ersten Kiemen, die ein solches prozentuelles Überwiegen aufweisen, ist sehr gering; dieses war nur bei einem Drittel sämtlicher Kiemen I zu beobachten.

Hinsichtlich der Regeneration der Blättchen der zweiten und dritten Kieme sind keine bestimmten Unterschiede vorhanden; es waren jedoch nicht selten Fälle zu verzeichnen, bei denen die Regenerationskraft an der dritten Kieme stärker hervortrat als an der zweiten (siehe Tab. IV).

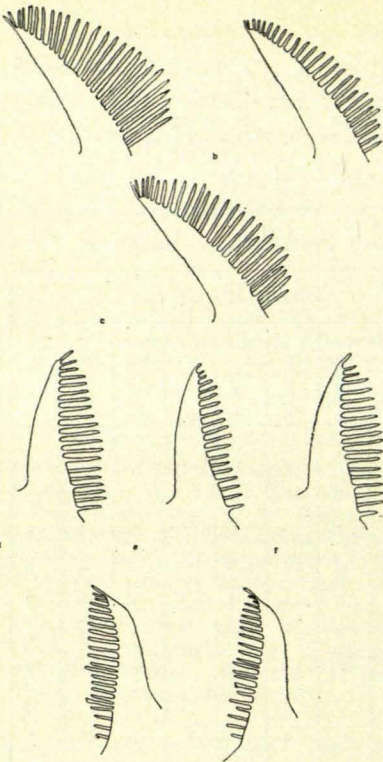


Fig. 3. Axolotl S. Normale (a, d und g), teilweise (b und c) und vollständig (c, f und h) regenerierten Kiemenblättchen.

in den Zeichnungen d, e und f die erste linke und in den Zeichnungen g und h die erste rechte Kieme.

Es wurden an den Kiemenstämmen nur die äusseren Blättchenreihen gezeichnet. Die Zeichnungsobjekte sind sechsfach vergrössert.

Die Zeichnungen wurden mit Hilfe einer binokulären Lupe ausgeführt, bei einer dreifachen Vergrösserung. Das Axolotl befand sich dabei in einem engen Glasgefäss (eine Veränderung der Stellung war dem Tier dadurch erschwert) mit seichem Wasser, dem einige Tropfen Schwefeläther zugesetzt waren. Dank dieser geringen Narkose verhielt sich das Tier ruhiger.

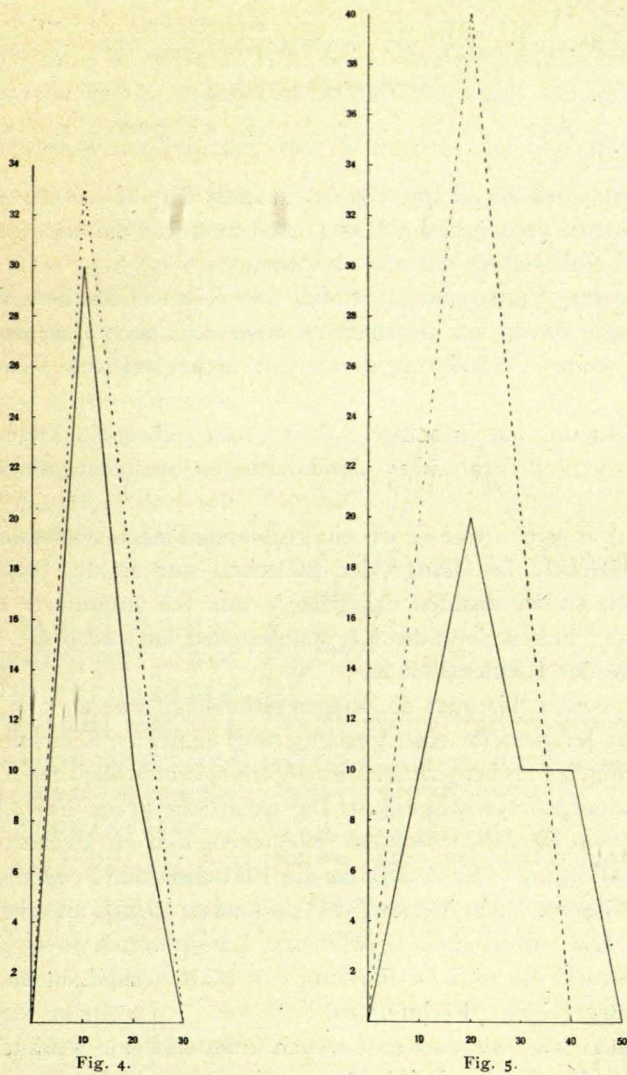
3. Einfluss der Amputation auf die nicht operierten Blättchen des Kiemenstammes.

Es ist allgemein bekannt, dass nach der operativen Entfernung der Leber, Niere, Milchdrüse usw. an der einen Körperseite die an der anderen Körperseite sich befindende Organhälfte (bzw. das Organ) den Normalumfang,

Die Kiemenblättchen der linken und rechten Körperseite regenerieren gleich schnell. Die in einigen Tabellen sowohl betreffs der einzelnen 10tägigen Perioden der Regenerationszeit, als auch nach Abschluss der Regeneration beobachteten Unterschiede sind durch eine ungleiche Entwicklung der Kiemenblättchen beider Seiten bereits von ihrer Amputation vorgezeichnet gewesen.

Der beschriebene Unterschied der Regenerationskraft zwischen den basalen und distalen Blättchen einer jeden Kieme und auch zwischen den Blättchen der ersten und der zweiten Kieme ist aus der Fig. 3 zu ersehen. Die Regeneration der Kiemenblättchen erfolgte in der Zeit vom 19. Juni bis zum 23. August 1932. Die Zeichnungen a, d und g der Fig. 3 beziehen sich auf normale Kiemenblättchen kurz vor der Amputation, die Zeichnungen b, c, e, f und h dagegen auf regenerierte Kiemenblättchen; b und c wurden nach dem ersten Regenerationsmonat gezeichnet; c, f und h — nach Abschluss der Regeneration.

In den Zeichnungen a, b und c sieht man die zweite Kieme der linken Körperseite,



durch den verstärkten funktionellen Reiz und Nahrungszufuhr veranlasst, stark vergrößert.

Auch bei niederen Tieren ist eine solche Hypertrophie der verbliebenen entsprechenden Körperteile oder Organe zu bemerken. Wenn man bei einigen heterochelen zehnfüssigen Krebsen (*Alpheus*, *Calianassa*, *Portunus* u. a.) an der einen Körperseite die grosse „Knackschere“ amputiert, so regeneriert an

ihrer Stelle eine kleinere und schwächere, während an der entgegengesetzten Körperseite die nicht amputierte kleine „Zwickschere“ zu einer grossen Schere auswächst. Vgl. des Näheren: PRZIBRAM (1909), „Regeneration“ und LEBEDINSKY (1925), „Die Isopotenz allgemein homologer Körperteile etc.“.

Die kompensatorische Hypertrophie ist aus den Arbeiten von MERKEL (1925), FELDOTTO (1926) und VILAS (1928) auch für die Kiemen der Larven von *Rana* und *Salamandra maculata* bekannt.

Beim normalen Entwicklungszustand der Kiemenblättchen des Axolotls sind, unabhängig davon, ob dieselben an einer oder mehreren Kiemen amputiert werden, keine Veränderungen an den nichtoperierten Kiemenstämmen 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 grösseres 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. Ich amputierte nun an allen drei Kiemen der linken Seite 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 nichtoperierten Körperseite eine Verlängerung mehrerer Kiemenblättchen um 37—100 % (Fig. 4) zu bemerken. Diese Verlängerung blieb nach Beendigung des Regenerationsprozesses bestehen. Die natürliche graue Farbe der Spitzen anderer Blättchen derselben rechten Seite rötete sich im Verlaufe der ersten zehn Regenerationstage. Auch zeigten die Blättchen die Tendenz, ihren Umfang zu vergrössern. Nach Verlauf der genannten Zeitspanne, in welcher die regenerierten Kiemenblättchen 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. 5). Die Regenerationsdauer betrug 40—60 Tage.

Die Kiemenblättchen der beiden Körperseiten 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 der Hautamputation auf die regenerierenden Kiemenblättchen.

A. Entfernung der mit den Blättchenregeneraten besetzten Haut.

Zuerst amputierte ich an allen sechs Kiemen die Kiemenblättchen. Nach 20 Tagen entfernte ich nun die Haut samt den regenerierten Kiemenblättchen an der ventralen Seite der ersten und zweiten Kieme der linken Körperseite, und zwar wurden dieser Operation nur die proximalen Stammportionen (etwa $\frac{2}{3}$ der Gesamtlänge) unterworfen.

Die nochmals, aber jetzt samt der Haut des Kiemenstammes amputierten Blättchen regenerierten sich nicht mehr, wodurch hier eine Reduktion der mit Blättchen besetzten Atmungsfläche eintrat.

a) Einfluss der Amputation der mit der Blättchenregeneraten besetzten Haut auf die Regeneration der Kiemenblättchen derselben Körperseite.

Da die mit der Haut amputierten Blättchen nicht mehr regenerierten, war nur ein Vergleich der distalen Stammhälften möglich.

Während der ersten zwanzig Tage war die Regenerationsgeschwindigkeit der Blättchen an den Distalhälften aller drei Kiemenstämme eine gleiche. Am 21. Tage wurde die Hautamputation ausgeführt. In den darauffolgenden Tagen erreichte die Regenerationsgeschwindigkeit ihr Optimum, wobei

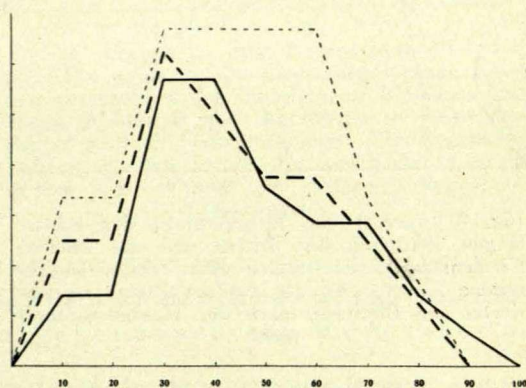


Fig. 6. Axolotl N₃. Blättchenregeneration, z. T. nach der Hautentfernung, 23. VIII.—30. XI. 31. Die dünnausgezogene Kurve entspricht den mittellangen Blättchen der ersten, die breiten Kurven denen der dritten linken Kieme. Am Basalteil der ersten Kieme regenerierten die Blättchen nach der Hautentfernung nicht.

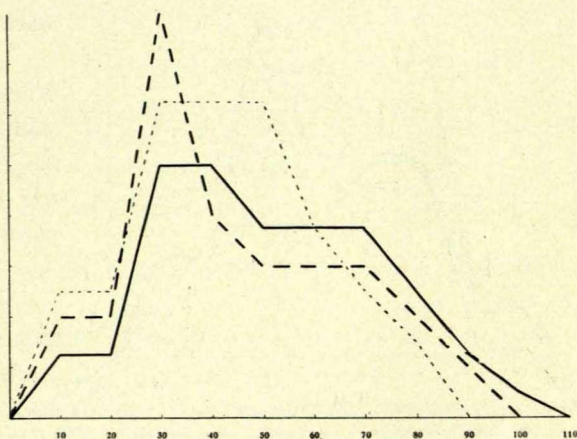


Fig. 7. Axolotl N₃. Regeneration der maximallangen Blättchen der in Fig. 6 dargestellten Kiemen.

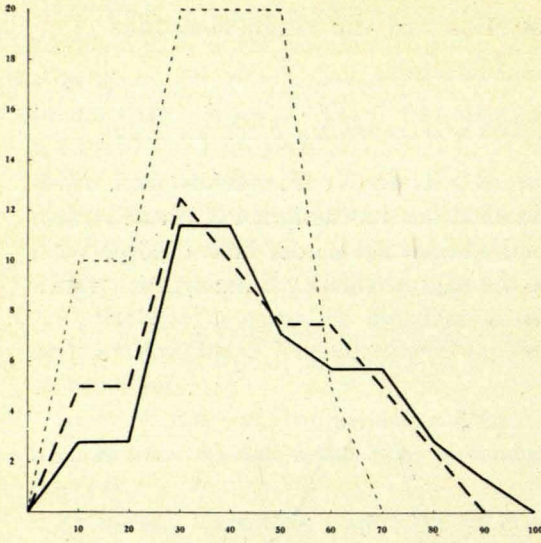


Fig. 8. Axolotl N₃. Regeneration der mittellangen Blättchen des dritten und des zweiten Kiemenstamms der linken Seite (dünn ausgezogene Kurve). An der zweiten Kieme regenerierten die Blättchen nach der Hautentfernung nicht.

das Distalende des ersten Kiemenstammes dieses Regenerationsoptimum am längsten beibehielt (Fig. 6, 7); der Stamm der zweiten Kieme wies eine gewisse Verkürzung dieser Zeitspanne auf (Fig. 8, 9), während diese beim dritten Kiemenstamme am kürzesten ausfiel (Fig. 6, 7, 8, 9).

Es ist zu bemerken, dass das Optimum der Regenerationsbeschleunigung bei Kiemenblättchen mittlerer und maximaler Länge der dritten Kieme in den 20.—30. Regenerationstag fällt, und dass eine äußerst starke Zunahme der Regenerationsgeschwindigkeit zu verzeichnen ist, der eine schnelle Abnahme folgt.

Sehr charakteristisch ist die Kurve der Regenerationsbeschleunigung für die Blättchen mittlerer Länge am distalen Teil der zweiten linksseitigen Kieme (Fig. 8) im Vergleich zur entsprechenden Kurve des dritten linksseitigen Stammes. In diesem Falle sind allerdings auch die verschiedenen Längen der entsprechenden Blättchen beider Kiemen vor der Amputation zu beachten; der

Einfluss der zweiten Amputation ist jedoch nicht zu verkennen.

Weniger ausgesprochen, aber dennoch charakteristisch sind die Kurven der Kiemenblättchen mittlerer und maximaler Länge der ersten Kieme (Fig. 6, 7) und maximaler Länge der zweiten Kieme (Fig. 9) im Vergleich zu den entsprechenden Kurven der dritten Kieme, wo der Einfluss der zweiten Am-

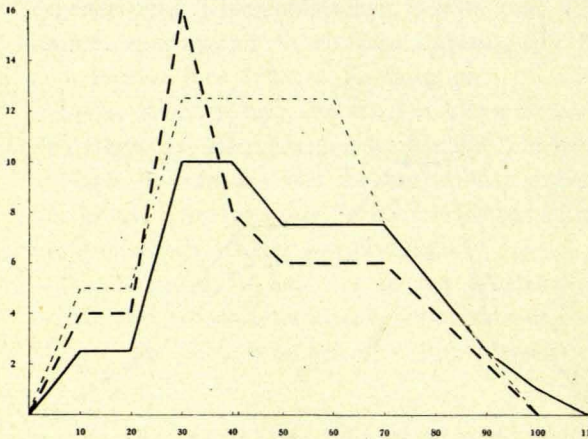


Fig. 9. Axolotl N₃. Regeneration der maximallangen Blättchen der in Fig. 6 dargestellten Kiemen.

GRADUELLE GESETZMÄSSIGK. DES REGENERATIONSTEMPOS

putation ein viel weitgehender ist.

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

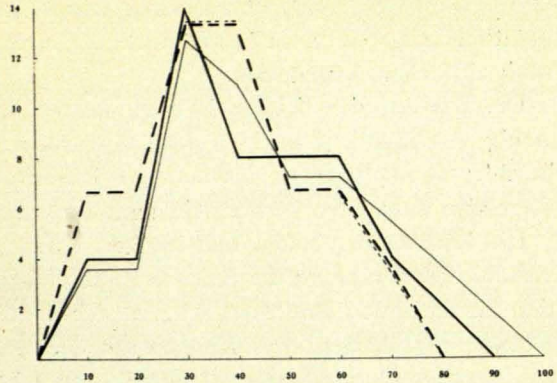


Fig. 10. Axolotl N₃. Blättchenregeneration; vom 23. VII.—30. X. 31. Die dünn ausgezogenen Kurven entsprechen den mittellangen Blättchen der ersten rechten Kieme, die dicken — jenen des dritten rechten Kiemenstammes. Die Regenerationskurven der distalen Hälften beider Kiemen decken sich während der ersten 30 Regenerationstagen.

b) Einfluss der Amputation der mit den Blättchenregeneraten besetzten Haut auf die Regeneration der Kiemenblättchen der entgegengesetzten Körperseite.

Bei den Kiemenblättchen der rechten Körperseite war eine äusserst grosse Regenerationsgeschwindigkeit in der Zeit vom 20. bis zum 30. Regenerationstage zu verzeichnen. Dieselbe nahm anfänglich intensiv zu, um dann äusserst schnell abzunehmen, und zwar fiel wohl jene Zunahme der Regenerationsgeschwindigkeit der Kiemenblättchen mit den durch die Hautamputation an der ersten und zweiten linken Kieme hervorgerufenen Atmungsstörungen zusammen.

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

Die Unterschiede in der Regeneration der Kiemenblättchen sind gut zu ersehen aus dem Vergleich der Regenerationskurven der ersten und zweiten linksseitigen Kieme nach der Hautamputation,

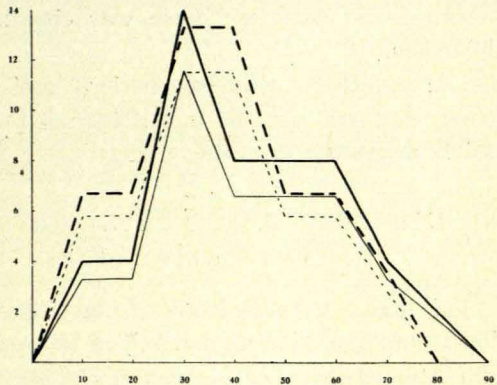


Fig. 11. Axolotl N₃. Regeneration der mittellangen Blättchen des dritten (dicke Linien) und des zweiten Kiemenstammes der rechten Körperseite.

und der rechten ersten und zweiten Kieme nach der einfachen Blättchenamputation (Fig. 10 u. 11), wie auch der dritten Kieme beider Körperseiten nach einfacher Amputation.

Die Kurven der dritten Kiemen beider Körperseiten unterscheiden sich wenig voneinander; beide weisen eine starke Zunahme der Regenerationsbeschleunigung vom 20. bis zum 30. Regenerationstage auf mit einer nachfolgenden äusserst schnellen Abnahme derselben.

Die Kurven der ersten und zweiten Kieme beider Körperseiten sind ganz verschieden. Während die Kurven beider Kiemen mit der einfachen Amputation an die ihnen ähnlichen Kurven der dritten Kieme erinnern, ist bei den Kurven der übrigen zwei Kiemen mit der Hautamputation ein 20—30 Tage andauerndes Optimum der Regenerationsgeschwindigkeit zu bemerken.

In dieser Hinsicht erinnert die Kiemenblattregeneration bei der Hautentfernung an diejenige junger Tiere, deren Beschreibung weiterhin folgt.

Das Dargelegte wurde kontrolliert durch Beobachtungen an einem an den Blättchen operierten Tiere, bei welchem solche Unterschiede zwischen den Kiemen der rechten und linken Körperseite während der Regenerationszeit nicht wahrgenommen wurden. Dabei zeigte die Blättchenlänge an den entsprechenden Kiemen beider Körperseiten der beiden verglichenen Tiere keine nennenswerten Unterschiede.

B. Entfernung der blättchenlosen Haut.

Zuerst amputierte ich die Blättchen an allen sechs Kiemen. Am sechzigsten Regenerationstage wurde dann die Haut an der von Kiemenblättchen auch ursprünglich freien ventralen Seite der basalen Hälfte des zweiten linken Kiemenstammes weggeschnitten. Am achtzigsten Regenerationstage wurde dann auch an der ersten linken Kieme die Haut der basalen ventralen Stammartie entfernt; diese war ebenfalls ursprünglich frei von Kiemenblättchen.

Die amputierte Haut regenerierte und bedeckte sich von neuem mit Blättchen, wodurch sich die mit Blättchen besetzte, zur Atmung dienende Oberfläche vergrösserte (Prot. 3 u. 4).

a) Einfluss der Hautamputation auf die Blättchenregeneration derselben Körperseite.

Bei diesem Versuch konnte festgestellt werden, dass das Tier nach der lokalen Hautamputation an den beiden Kiemen der linken Körperseite hinsichtlich des Atmungsprozesses weniger einbüsste, als das vorerwähnte Tier, welchem an einer gleich grossen Fläche die Haut samt den Kiemenblättchen entfernt wurde. Im Falle der ausschliesslichen Hautamputation bestand die auffälligste Störung hauptsächlich darin, dass die operierten, verhältnismässig stark ver-

GRADUELLE GESETZMÄSSIGK. DES REGENERATIONSTEMPOS

wundeten Kiemen die Atmungsbewegungen einige (2—3) Tage lang fast gar nicht ausführten.

Während nun in unserem ersten Versuch durch die Entfernung von Haut samt Kiemenblättchen nur Erneuerung der ersteren hervorgerufen wurde, erfolgte sonderbarerweise nach Verlust der Haut im 2. Versuch nicht nur ihre Regeneration, sondern auch eine Neubildung der Kiemenblättchen. Im Resultat ergab sich, dass das Tier nach Verlauf einer kurzen Zeit eine neue blättchenbesetzte Fläche besass, die dem Atmungsprozesse vollkommen angepasst war; das geht aus dem Umstande hervor, dass diese Operation sich nur negativ auf die Regeneration der übrigen Kiemenblättchen auswirkte, und zwar hauptsächlich an derselben Kieme, an der die neue Haut entstand.

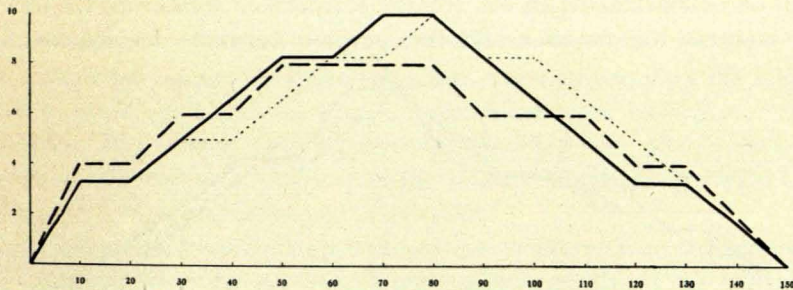


Fig. 12. Axolotl K₂. Regeneration maximallanger Blättchen des zweiten Kiemenpaares vom 31. XII. 30—29. V. 31. (Prot. 3 u. 4.) Die dicke Kurve bezieht sich auf die rechte Kieme.

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

Die Regenerationsgeschwindigkeit der Blättchen beider linken Kiemen nach der 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 wiesen eine zunehmende Regenerationsgeschwindigkeit in der Zeit vom 70. bis zum 80. Regenerationstage auf (Fig. 12).

Es ist interessant festzustellen, dass die Regenerationsdauer der Blättchen der ersten Kieme gewöhnlich eine kürzere war, als die der zweiten und dritten Kieme. Wie schon erwähnt, erfolgte bei diesem Tier die Abnahme der Regenerationsbeschleunigung an den Blättchen der ersten Kieme nach 100 Regenerationstagen, an der zweiten dagegen nach 80 Tagen. Vielleicht stand das im Zusammenhang mit dem Einfluss der Hautamputation an der zweiten Kieme (am 60. Tage) und einer späteren Amputation (am 80. Tage) an der ersten Kieme. Dieses bestätigt auch das Eintreten der Abnahme der Regenerationsbeschleunigung am 80. Regenerationstage an den Kiemenblättchen des distalen

Teiles der ersten Kieme an der entgegengesetzten Körperseite, wo keine Hautamputation vorgenommen wurde.

Die Zunahme der Regenerationsgeschwindigkeit und das Erreichen des Optimums fiel für die Kiemenblättchen maximaler Länge an der dritten linken Kieme und für die an der Distalhälfte derselben Kieme befindlichen mittellangen Blättchen in die Zeit vom 60. bis zum 80. Regenerationstage. Die Regenerationsgeschwindigkeit der mittellangen Kiemenblättchen an der basalen Hälfte der dritten linken Kieme veränderte sich nicht in der erwähnten Zeit.

b) Einfluss der Hautamputation 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 Regenerations-

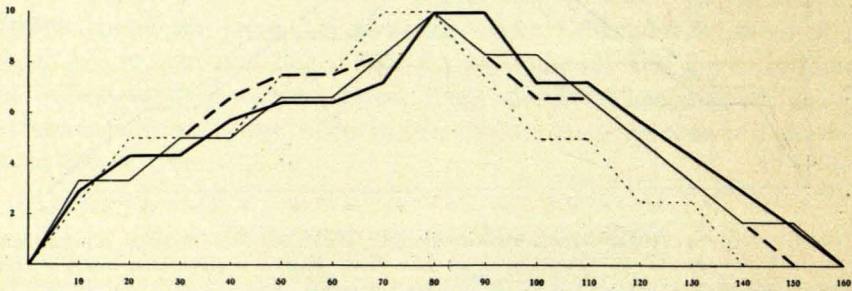


Fig. 13. Axolotl K₅. Regeneration der maximallangen Blättchen des dritten Kiemenpaares des in Fig. 12 dargestellten Tieres.

geschwindigkeit, oder wenigstens ein zeitweiliges Verharren bei dem erreichten Regenerationstempo auf, wobei die Zunahme der Geschwindigkeit hier derjenigen der Kiemenblättchen von maximaler Länge entspricht (Fig. 13). Die mittellangen Blättchen hingegen behalten ihre frühere Länge oder verkürzen sich.

Bei Abschluss des Regenerationsprozesses erreichen die Blättchen an der Distalhälfte der ersten linken Kieme 86 %, die der zweiten Kieme 80 % und die der dritten Kieme 83 % ihrer früheren Länge; die Blättchen der dritten rechten Kieme 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 Regeneration, eine überaus grosse Annäherung der Länge der regenerierenden 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 (Fig. 12 u. 13).

GRADUELLE GESETZMÄSSIGK. DES REGENERATIONSTEMPOS

Da im ersten Versuch (s. oben) die Einwirkung des Eingriffs ebenfalls besonders gut gerade an denjenigen Kiemenstämmen zu konstatieren war, an welchen diese Operation vorgenommen wurde, so besteht diesbezüglich eine weitgehende Parallelität zwischen dem Verhalten nach der Entfernung der Haut samt den Blättchenregeneraten und demjenigen nach der Entfernung der blättchenlosen Haut. Ausserdem ist die Einwirkung der Hautamputation 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 nicht operierten Blättchen der Kiemenstämmen: auch diese reagieren ungleich und zum Teile gar nicht.

Auf Grund der beiden Versuche scheint es festzustehen, dass die Hautentfernung an der Kiemenbasis die Regenerationsdauer stark verlängert, wodurch die distalen, zum ersten Mal regenerierenden Blättchen eine bedeutendere Länge als sonst erreichen. Sicher steht für unseren Eingriff fest die zeitweilige Stimulation der Regenerationsgeschwindigkeit.

Gewiss könnte in unseren, zum Teil auf die Wintermonate sich erstreckenden Versuchen auch die niedrige Umgebungstemperatur (10—12° C) die Regenerationsdauer im bestimmten Masse beeinflussen, obwohl bei einem dritten Tier (bei dem die Kiemenblättchenregeneration unter den gleichen Umständen stattfand), an dem keine Amputation der mit Blättchen versehenen Haut vorgenommen wurde, die Dauer der Regeneration eine kürzere war; hier hörte dieselbe schon nach 90 Tagen auf.

c) Verhalten der durch die Operation von der Haut entblössten Stammportionen.

Der Stamm der ersten linken Kieme sah bei meinem Versuchstier in dorsoventraler Richtung zusammengedrückt aus und daher riemenförmig. Zum Distalende hin verschmälerte er sich nicht, sondern behielt seine anfängliche Breite und war schwach verzweigt. Der gemeinsame, basale Teil des Stammes war von der Haut bedeckt, die sich äusserlich nicht von jener anderer Körperpartien unterschied und vollkommen frei von Blättchen war. Die Kiemenblättchen befanden sich nur an den Distalenden der beiden Stammzweige.

Auch die zweite linke Kieme war 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 2. März 1931 wurde dann die Haut der ventralen Seite des gemeinsamen basalen Stammabschnittes der ersten linken Kieme abpräpariert. Es bildeten sich bis zum Abschluss des vorliegenden Manuskripts 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.

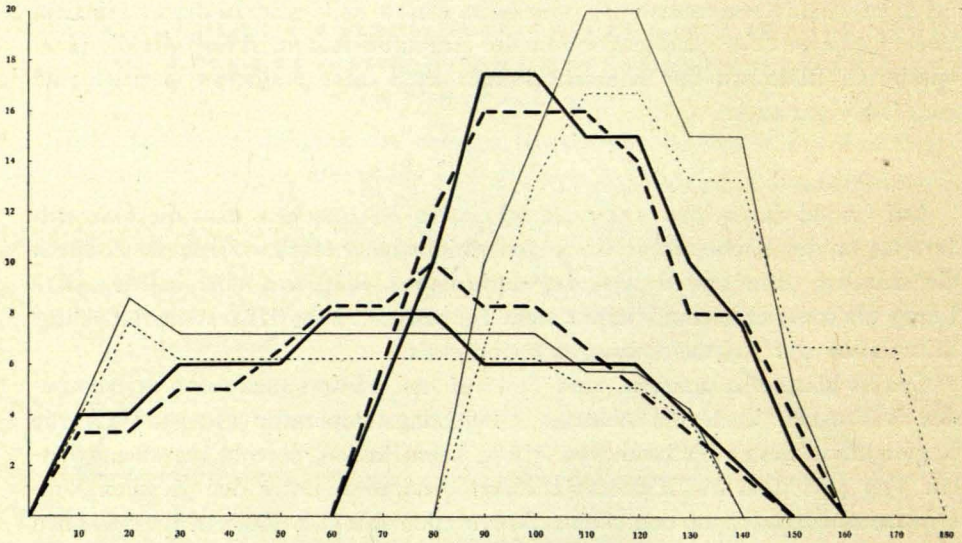


Fig. 14. Axolotl K_5 . Die dem 1.—150. Regenerationstage (Prot. 4) entsprechenden Kurven beziehen sich auf die mittel- und maximallangen Blättchen der distalen Hälften der ersten (dünn ausgezogen) und der zweiten (dick ausgezogen) Kiemen. Die dem 60.—180. Regenerationstage entsprechenden Kurven geben die neu entstehende mittel- und maximal-lange Blättchen der basalen Hälften der ersten (dünn ausgezogen) und der zweiten (dick) Kiemen an. In beiden Fällen entspricht den mittellangen Blättchen die ununterbrochene Kurve, den maximallangen Blättchen die gestrichelte Linie.

Die Entstehung dieser Kiemenblättchen erfolgte gleichzeitig mit derjenigen der Zweige.

Die ausgewachsenen, neuenstandenen Blättchen beider Kiemenstämme hatten im allgemeinen die Tendenz, dasselbe gegenseitige Längenverhältnis wie die normalen Kiemenblättchen beizubehalten, d. h. die Länge der Blättchen nahm in der Richtung vom distalen zum proximalen Stammende zu. Auch die bereits früher erwähnten Relationen zwischen der ersten und zweiten Kieme wurden hier eingehalten.

Aus dem Vergleich der Kurven der an der Stelle der amputierten Haut neu-entstandenen und regenerierenden Blättchen beider Kiemen ist zu ersehen, dass ein grosses Übergewicht in bezug auf die Regenerationsdauer und -beschleunigung zu Gunsten der neuentstandenen Blättchen vorhanden ist (Fig. 14).

Hinsichtlich ihrer grossen Regenerationsbeschleunigung und deren Einteilung in Zeiträume von 10 Tagen, wie auch ihrer kurzen Regenerationsdauer gleichen die neuenstandenen Kiemenblättchen den regenerierenden Blättchen bei „Wärmetieren“.

Die Angaben über das Wachstum dieser Kiemenblättchen befinden sich im Prot. 4.

5. Einfluss des Alters.

Es ist seit längerer Zeit 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 des Axolotl schreibt WURMBACH (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.

Meine erste Beobachtung wurde an einem 1½ Jahre alten Axolotl gemacht. Zu Beginn des Versuchs betrug die Körperlänge des Tieres 10,2 cm, am Schluss 14 cm. — Während dieser Zeit von 100 Tagen ist somit die Länge des Tieres um 3,8 cm (= 27 %) angewachsen. Die Kiemenstämme wiesen in dieser Zeit keinen Längenzuwachs auf. — Bei unzureichender 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 (Prot. 5, Fig. 15) sind folgende:

Die Regenerationsgeschwindigkeit der Kiemenblättchen nahm schon während der ersten 10 Tage stark zu und blieb in diesem gesteigerten Zustande längere Zeit (sogar bis zum 70. Regenerationstage), um sich danach äusserst rasch zu vermindern. Bei älteren Tieren hingegen (Fig. 2), bei denen die Regeneration der Kiemenblättchen unter denselben Umständen und zur selben Zeit wie bei jungen Tieren erfolgte, nahm die Regenerationsgeschwindigkeit langsamer zu, blieb kürzere Zeit in gesteigertem Zustande und verminderte sich ebenfalls langsamer.

Die Regenerationsdauer betrug bei den jungen Tieren ähnlich wie bei älteren 60 bis 100 Tage, je nach der Länge der Kiemenblättchen. Nicht nur erreichten die Kiemenblättchen der jüngeren Tiere ihre frühere Länge, sondern übertrafen diese sogar um 20—110 %. Der höhere Prozentsatz bezieht sich

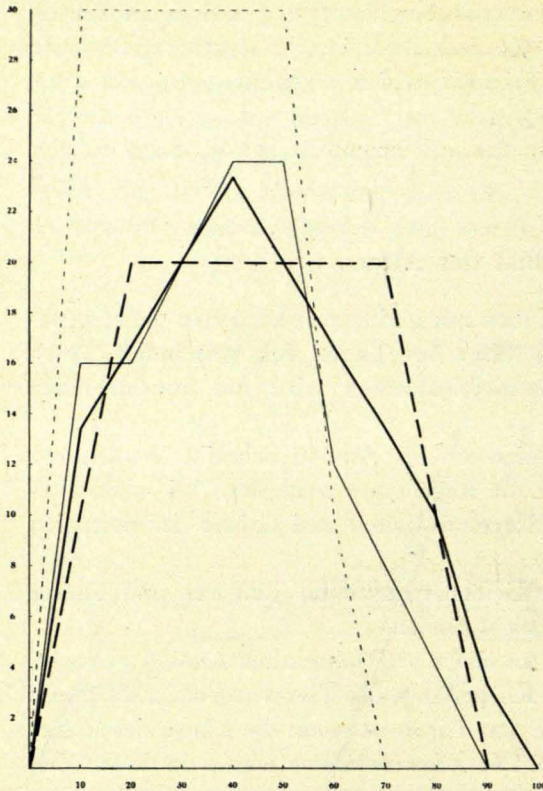


Fig. 15. Axolotl P₄. Blättchenregeneration; 23. VIII.—30. XI. 31. (Prot. 5.) Die dünn ausgezogenen Kurven entsprechen den mittellangen Blättchen der ersten linken, die breiten denjenigen der dritten Kieme.

100 Tagen ist die Länge des Tieres um 3 cm (= 19 %) angewachsen. Auch bei diesem Tier wurden während der letzten vier Monate vor Amputation an den Kiemenblättchen keine Veränderungen der Körperlänge, der Kiemenstämme und -blättchen wahrgenommen.

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

Die Regeneration der Kiemenblättchen verlief sehr ähnlich derjenigen beim ersten Tier, nur erreichte das Optimum der Regenerationsgeschwindigkeit nicht denselben zahlenmässigen Wert wie bei jenem.

Gleichzeitig war ein bedeutender Unterschied in der Zunahme der Körperlänge des ersten (27 %) und zweiten (19 %) Tieres vor und nach der Kiemenblättchenregeneration zu bemerken. Es ist möglich, dass das zweite Tier, obgleich es ebenso alt wie das erste war, bereits eine höhere Entwicklungsreife erlangt hatte und in dieser Hinsicht dem erwachsenen Zustand näher stand;

auf die distalen, der niedrigere auf die basalen Stammhälften. Somit 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.

Das Verhältnis der Kiemenregionen in bezug auf Blättchenlänge, sowie jenes der Kiemen zueinander blieb das vorherige.

Die zweite Untersuchung erfolgte ebenfalls an einem 1¹/₂ Jahr alten Axolotl, der ebenso wie der erste im Aquarium des Instituts aus dem Laich grossgezogen war. Beim Beginn des Versuchs betrug die Körperlänge des Tieres 13 cm, nach Abschluss der Regeneration dagegen 16 cm. Im Verlaufe von

dem entsprach auch die Länge seiner Kiemenstämme und seine Körpergrösse. Infolgedessen verlief die Regeneration seiner Kiemenblättchen auch schwächer als beim ersten Tier, aber anders und besser als bei alten Tieren.

In beiden Fällen äusserte sich jedenfalls die allgemeine Fähigkeit junger Gewebe, stärker auf traumatische Reize zu reagieren.

6. Einfluss der Temperatur.

Zahlreiche Beobachtungen verschiedener Forscher weisen darauf hin, dass Entwicklung, Wachstum und auch Regeneration der Tiere von Temperatur abhängig sind. Bei einer bestimmten Minimal- oder Maximaltemperatur kann oft der Regenerationsprozess gänzlich unterbrochen werden, bei einer bestimmten anderen Temperatur dagegen vermag dieser Prozess sein Optimum zu erreichen. BARFURTH hat z. B. beobachtet, dass die Regeneration von Amphibienlarven bei 10° C fast ganz aufhört, sich hingegen gut vollzieht bei einer Temperatursteigerung bis 28° C.

Am 24. Juli 1931 wurden bei einem Axolotl die Blättchen an allen sechs Kiemen entfernt. Ihre Regeneration erfolgte bis zum 21. September 1931 (Prot. 6, Fig. 16). Die Wassertemperatur betrug $17-18,5^{\circ}$ C („Wärmertier“). Bei einem andern Tier erfolgte die Regeneration der Kiemenblättchen im Herbst desselben Jahres bei der Wassertemperatur von $13-15^{\circ}$ C („Kältetier“). Es wurden dabei folgende Unterschiede wahrgenommen:

Der langsamen Zunahme und Abnahme der Regenerationsgeschwindigkeit des Kältetieres entspricht eine dreimal schnellere Zunahme der Regenerationsgeschwindigkeit mit nachfolgender starker Abnahme beim Wärmertier.

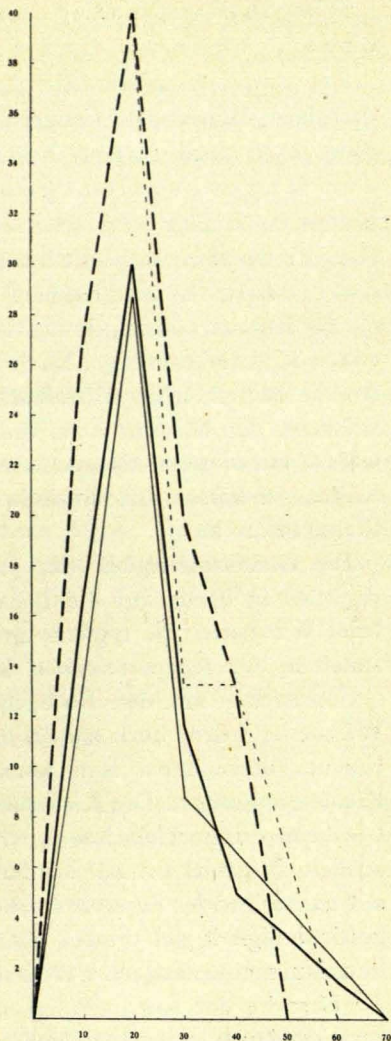


Fig. 16. Axolotl R₁. Blättchenregeneration; 24. VII.—21. IX. 31. (Prot. 6.) Die dünn ausgezogenen Kurven entsprechen den mittellangen Blättchen der ersten linken, die breiten der dritten linken Kieme.

Die 90tägige Regenerationsdauer der Kiemenblättchen verkürzte sich auf 50—70 Tage beim Wärmetier.

Die starke Zunahme der Regenerationsgeschwindigkeit der Kiemenblättchen beim Wärmetier erinnert an diejenige der Kiemenblättchen junger Tiere (Fig. 15); doch folgt beim Wärmetier auf die Zunahme der Regenerationsgeschwindigkeit deren starke Abnahme, während bei jungen Tieren diese gesteigerte Regenerationsgeschwindigkeit lange verbleibt und erst danach abnimmt.

Das Regenerationsoptimum verschiebt sich beim Wärmetier mehr auf die ersten Regenerationstage. Nach Abschluss des Regenerationsprozesses erreichten die Blättchen der Distalhälfte der Kiemenstämme ihre früheren Längen, während die Blättchen der basalen Hälfte 64—72 % der ursprünglichen Grösse aufwiesen; dagegen weist die Regeneration der Kiemenblättchen des Kältetieres höhere Prozentsätze an der basalen und niedrigere an der distalen Stammhälfte auf.

Die Gesetzmässigkeit des gegenseitigen Verhältnisses einzelner Kiemenregionen in bezug auf die Blättchenlänge, sowie der Kiemen zueinander ist beim Wärmetier die typische geblieben. Dieses Tier wies die grösste Längenzunahme der regenerierenden Kiemenblättchen pro 10 Tage auf (2,2 mm).

Gleichzeitig mit den Beobachtungen der Kiemenblättchenregeneration am Wärmetier wurde auch noch ein anderes Individuum dem Experiment unterworfen. Ihm wurden nur die Blättchen der drei linksseitigen Kiemen amputiert. Die Kiemenblättchenregeneration verlief hier sehr ähnlich wie beim ersten Tier. Ebenso trat auch bereits in den ersten Regenerationsstadien eine starke Zunahme der Regenerationsgeschwindigkeit ein, und zwar mit nachfolgender äusserst starker Abnahme. Trotzdem ist die Regenerationsgeschwindigkeit bei diesem Tier geringer gewesen, während die Regenerationsdauer eine längere war und 60—80 Tage währte. Es ist möglich, dass die Ursache der Geschwindigkeitsabnahme und der Verlängerung der Regenerationsdauer in dem Verbleiben gut entwickelter nicht amputierter Kiemenblättchen der anderen Körperseite zu suchen ist.

V.

DER AXIALE GRADIENT.

Schon zu Beginn der vorliegenden Arbeit 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 jeden Kiemenstammes.

GRADUELLE GESETZMÄSSIGK. DES REGENERATIONSTEMPOS

Auch im Regenerationsfalle ist eine graduelle Zunahme des Regenerationstempos 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 bei allen meinen Versuchen von äusseren Umständen (Temperatur) und dem Alter des Tieres unabhängig war.

Aus den beschriebenen Regenerationsversuchen ergibt sich ohne weiteres, dass ein ständiger axialer Gradient im Regenerationsprozesse der Kiemenblättchen des Axolotls weder in bezug auf die einzelnen Kiemenpaare, noch auf die einzelnen Regionen eines Kiemenstammes (z. B. das distale und basale Ende) anzunehmen ist.

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

VI.

ZUSAMMENFASSUNG.

Der Zweck dieser Arbeit war zu klären, ob im Regenerationsprozesse der Kiemenblättchen vom Axolotl beim Vergleiche verschiedener Kiemenpaare in kranio-kaudaler Richtung, oder der einzelnen Regionen eines bestimmten Kiemenstammes (z. B. Basal- und Distalende), ein axialer Gradient zu konstatieren ist.

A. Zuerst wurden die Verhältnisse der normalen Kiemen zu einander festgestellt:

Die Kiemen der rechten und linken Körperseite des Axolotls waren gleichmässig entwickelt.

Die Anzahl der Kiemenblättchen an den Stämmen und die Länge der letzteren nahm in der Richtung von der ersten zur dritten Kieme zu. Ein Unterschied zwischen der zweiten und dritten Kieme war oft kaum wahrnehmbar.

Die Länge und Breite der Kiemenblättchen war am geringsten bei den ersten und gleich gross bei den beiden anderen Kiemenpaaren.

B. Experimentelle Untersuchungen:

Die Regeneration der Blättchen einzelner Kiemen wird vollkommen durch den vorherigen Umfang der amputierten Blättchen bestimmt. Neue Blättchen entstehen nur selten.

Die Regenerationsgeschwindigkeit der Blättchen nimmt in der Richtung vom basalen zum distalen Stammende ab.

Die Regenerationsgeschwindigkeit war in den einzelnen Zeitabschnitten (10-Tage-Perioden) der Regeneration in grossem Masse von äusseren Bedingungen (Temperatur) und dem Alter des Tieres abhängig. Auch durch wiederholte Blättchenamputation konnte ein Wechsel der Regenerationsgeschwindigkeit hervorgerufen werden.

Die Regenerationsdauer von Blättchen bestimmter Längengruppen (mittlere, maximale usw.) war fast gleich für alle normalentwickelten Stämme aller drei Kiemenpaare.

Findet die Regeneration bei den einander möglichst ähnlichen Tieren und unter den gleichen äusseren Umständen statt, so bleibt meistens das Verhältnis der Länge der Regenerate zu der ursprünglichen Blättchengrösse auf dem ganzen Kiemenstamme in den einzelnen Zeitperioden der Regeneration zahlenmässig sehr ähnlich oder auch gleich.

Die Regenerationsgeschwindigkeit war am geringsten an den ersten Kiemen, grösser (und fast gleich) an den zweiten und dritten Kiemen.

Dasselbe ist auch von der Regenerationsdauer zu sagen.

Die Regeneration der Blättchen der rechten und linken Kiemen eines und desselben Paares geschieht ähnlich sowohl in bezug auf die Schnelligkeit, als auch auf das Tempo des Prozesses.

Bei schwach entwickelten Kiemenblättchen beeinflusste die an der einen Körperseite ausgeführte Amputation der Haut der ventralen Stammseiten samt den Kiemenblättchen die normalen nicht amputierten Blättchen an den Kiemen der entgegengesetzten Körperseite, deren Länge um 37—100 Prozent zunahm.

Ebenso konnte man auch einen Einfluss der Entfernung der basalen Haut des Kiemenstammes auf bereits regenerierende Kiemenblättchen beobachten, deren Regenerationsgeschwindigkeit infolge dieser Operation an einzelnen Kiemenstämmen auf kurze Zeit gesteigert war.

Die regenerierte Haut des Kiemenstammes vermochte andere und höhere Potenzen aufzuweisen als die an dieser Stelle entfernte Haut. Die amputierte Haut war z. B. in zwei Fällen völlig blättchenfrei, die regenerierte dagegen mit normal entwickelten Blättchen besetzt.

Die weiteren Beobachtungen standen im Zusammenhange mit dem Einfluss der Temperatur und des Alters des Tieres auf die Regeneration der Kiemenblättchen.

Die Regenerationsgeschwindigkeit nahm bei jungen Tieren schon während der ersten zehn Tage schnell zu, verblieb in diesem gesteigerten Zustand sehr lange und nahm dann schnell ab; alte Tiere wiesen eine geringere Zunahme der Regenerationsgeschwindigkeit, ein kürzeres Andauern des gesteigerten Zustandes und eine langsamere Geschwindigkeits-

abnahme auf. Die regenerierten Blättchen erreichten bei jungen Tieren nicht nur die ursprüngliche Länge, sondern übertrafen diese sogar manchmal bis etwa um 100 %. Die Kiemenblättchen alter Tiere erreichten dagegen nur 60—70 % ihrer früheren Länge. Die Regenerationsdauer war bei jungen und alten Tieren fast gleich lang, und betrug ca. 100 Tage.

Hinsichtlich des Einflusses der Temperatur ist zu sagen, dass in den ersten Regenerationstagen eine starke Zunahme der Regenerationsbeschleunigung zu bemerken war, die einer Beschleunigung der Blättchenregeneration bei jungen Tieren ähnelte; doch dauerte bei letzteren der Zustand der gesteigerten Beschleunigung äusserst lange an, während im Falle von Temperatureinwirkung dieser Zustand sehr kurze Zeit währte, und dann äusserst schnell abnahm. Das Regenerationsoptimum verlagerte sich mehr auf die ersten Regenerationstage, die Regenerationsdauer war dagegen bedeutend kürzer geworden.

C. Der axiale Gradient.

Ein ständiger axialer Gradient im Regenerationsprozesse der Kiemenblättchen des Axolotls war weder in bezug auf die einzelnen Kiemenpaare, noch auf die einzelnen Regionen eines Kiemenstammes festzustellen. Man darf dagegen das Vorhandensein eines axialen Gradienten im Sinne der ontogenetischen (embryonalen) Kiemenentwicklung annehmen (= „Differenzierungsgefälle“), welcher dann seinerseits das Regenerationsgeschehen bestimmen würde; denn die Regenerationsgeschwindigkeit und die bei der Regeneration erreichten Masse der Kiemenblättchen entsprachen deren in der ontogenetischen Entwicklung erreichten gegenseitigen Grössenverhältnissen.

LITERATURVERZEICHNIS.

- BARFURTH, D., Die Erscheinungen der Regeneration bei Wirbeltierembryonen. Hertwigs Handb. der Entwicklungslehre d. Wirbeltiere, Bd. 3, T. 3, Jena 1906.
- BOAS, J. E. V. v., Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morphologisches Jahrbuch, Bd. 7, 1882.
- CLEMENS, P., Die äusseren Kiemen der Wirbeltiere. Anat. Hefte, Bd. 5, Abt. 1, 1894.
- EYCLESHYMER, ALB. C., The Growth and Regeneration of the Gills in the Young Necturus. Biol. Bull., Vol. 10, 1906.
- FELDOTTO, A., Ergänzende Versuche über die Regeneration der äusseren Kiemen von Froschlarven. W. Roux' Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 108, 1926.
- FRAISSE, P., Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren, besonders Amphibien und Reptilien. Cassel und Berlin, 1885.
- GEGENBAUR, CARL, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. 2, Leipzig 1901.
- GOETSCH, W., Das Regenerationsmaterial und seine experimentelle Beeinflussung. W. Roux' Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 117, 1929.

- GROTANS, A., Graduelle Gesetzmässigkeit des Regenerationstempos der Kiemenblättchen beim Axolotl (*Amblystoma mexicanum* Cope). Bull. Soc. Biol. de Lettonie, T. 3, 1933.
- HOFFMANN, C. K., Amphibien. In Bronns Klassen u. Ordn. d. Tierreichs, Bd. VI, Abt. 2, 1873—1878.
- IHLE, J. E. W., KAMPEN, P. N., NIERSTRASZ, H. F., VERSLUYS, J., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Berlin 1927.
- KAMMERER, P., Über die Abhängigkeit des Regenerationsvermögens der Amphibienlarven vom Alter, Entwicklungsstadien und spezifischen Grösse. W. Roux' Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 19, 1905.
- KORSCHULT, E., Regeneration und Transplantation. Bd. I. Berlin 1927.
- LEBEDINSKY, N. G., Die Isopotenz allgemein homologer Körperteile des Metazoenorganismus. Abhandl. z. theor. Biologie, Heft 22, Berlin 1925.
- MERKEL, CL., Orientierende Versuche über die Regeneration der äusseren Kiemen von Froschlarven. W. Roux' Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 105, 1925.
- NAUE, H., Über Bau und Entwicklung der Kiemen der Froschlarven. Leipzig 1890.
- OPEL, A., Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere, Teil VI, Atmungsorgane. Jena 1905.
- PRZIBRAM, H., Experimental-Zoologie (2. Regeneration). Leipzig u. Wien 1909.
- SCHMALHAUSEN, J., Über die Beeinflussung der Morphogenese der Extremitäten von Axolotl durch verschiedene Faktoren. W. Roux' Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 105, 1925.
- UBISCH, L. v., Über die Aktivierung regenerativer Potenzen. W. Roux' Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 51, 1922.
- Das Differenzierungsgefälle des Amphibienkörpers und seine Auswirkungen. W. Roux' Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 52, 1923.
- WIDERSHEIM, R., Über Neubildung der Kiemen bei *Siren lacertina*. Morphol. Jahrb., Bd. 3, H. 4, 1877.
- WINTERSTEIN, H., Handbuch der vergleichenden Physiologie (Physiologie der Atmung). 1921.
- WILAS, E., Über die Regeneration der äusseren Kiemen bei *Salamandra maculata*. W. Roux' Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 115, 1929.
- WURMBACH, H., Über Kiemenregeneration beim Axolotl. Zool. Anz., Bd. 67, 1926 a.
- Über die histologischen Vorgänge bei der Kiemenregeneration von Axolotln. Zool. Anz., Bd. 68, 1926.

Protokoll Nr. 1 (1. Versuch). *Kiemenblättchenregeneration des ersten rechten Kiemenstammes vom 6. XI. 30—3. II. 31. Mittlerer Zuwachs in mm.*¹

| Regenerationszeit | Anzahl der Tage | Die erste rechte Kieme | | | | | | | | | | |
|--|-----------------|------------------------|------|-------------|------|------|---------------------|-----|------|------|------|-----|
| | | Proximalteil d. Kieme | | | | | Distalteil d. Kieme | | | | | |
| | | Basis | → | Grenzregion | | ← | Spitze | | | | | |
| 1930 | | | | | | | | | | | | |
| 6. XI.—15. XI. . . . | 10 | 0,1 | 0,1 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0,15 | 0,1 | 0,1 |
| 16. XI.—25. XI. . . . | 20 | 0,1 | 0,15 | 0,25 | 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,2 | 0,15 | 0,1 |
| 26. XI.—5. XII. . . . | 30 | 0,1 | 0,15 | 0,25 | 0,4 | 0,4 | 0,35 | 0,3 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0,1 |
| 6. XII.—15. XII. . . . | 40 | — | 0,1 | 0,2 | 0,5 | 0,5 | 0,45 | 0,4 | 0,25 | 0,2 | — | — |
| 16. XII.—25. XII. . . . | 50 | — | — | 0,1 | 0,5 | 0,5 | 0,35 | 0,3 | 0,25 | 0,15 | — | — |
| 1931 | | | | | | | | | | | | |
| 6. XII.—4. I. | 60 | — | — | — | 0,25 | 0,25 | 0,25 | 0,2 | 0,2 | 0,15 | — | — |
| 5. I.—14. I. | 70 | — | — | — | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0,15 | 0,1 | — | — |
| 15. I.—24. I. | 80 | — | — | — | 0,2 | 0,15 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,05 | — | — |
| 25. I.—3. II. | 90 | — | — | — | 0,2 | — | — | — | — | — | — | — |
| Mittl. Regeneratgrösse | — | 0,3 | 0,5 | 1,0 | 2,75 | 2,5 | 2,2 | 2,0 | 1,5 | 1,1 | 0,3 | — |
| Mittl. Länge der amputierten Blättchen | — | — | — | — | 4,0 | 3,5 | — | 3,0 | 2,5 | — | — | — |

¹ Beim Messen wurde die erste Dezimalstelle abgelesen, die zweite schätzungsweise angenommen. Ähnliches bezieht sich auch auf die übrigen Protokolle.

Protokoll Nr. 2 (3. Versuch). Blättchenregeneration an den Kiemen-

| Regenerationszeit | Anzahl der Tage | I. linke Kieme | | | | II. linke Kieme | | | | III. linke | | |
|---|-----------------|----------------|-----|-----------|-----|-----------------|-----|-----------|-----|------------|-----|-----|
| | | Distalteil | | Basalteil | | Distalteil | | Basalteil | | Distalteil | | |
| | | → | ← | → | ← | → | ← | → | ← | | | |
| 1931 | | | | | | | | | | | | |
| 23. VIII.—1. IX. | 10 | 0,2 | 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,2 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,2 | 0,3 |
| 2. IX.—11. IX. | 20 | 0,3 | 0,4 | 0,5 | 0,4 | 0,3 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,4 | 0,3 | 0,3 |
| 12. IX.—21. IX. | 30 | 0,3 | 0,4 | 0,5 | 0,5 | 0,4 | 0,4 | 0,6 | 0,5 | 0,4 | 0,4 | 0,4 |
| 22. IX.—1. X. | 40 | 0,3 | 0,4 | 0,5 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,6 | 0,5 | 0,4 | 0,4 | 0,4 |
| 2. X.—11. X. | 50 | 0,2 | 0,3 | 0,4 | 0,4 | 0,2 | 0,3 | 0,5 | 0,5 | 0,3 | 0,2 | 0,4 |
| 12. X.—21. X. | 60 | 0,1 | 0,2 | 0,4 | 0,2 | 0,1 | 0,3 | 0,4 | 0,4 | 0,2 | 0,1 | 0,4 |
| 22. X.—31. X. | 70 | — | — | 0,2 | — | — | — | 0,3 | 0,2 | — | — | 0,2 |
| 1. XI.—10. XI. | 80 | — | — | 0,1 | — | — | — | 0,2 | 0,1 | — | — | 0,1 |
| 11. XI.—20. XI. | 90 | — | — | — | — | — | — | 0,1 | — | — | — | — |
| Mittl. Regeneratgrösse . . | — | 1,3 | 2,0 | 2,9 | 2,2 | 1,6 | 2,3 | 3,0 | 3,1 | 2,1 | 1,6 | 2,5 |
| Mittl. Länge d. amputierten Blättchen | — | 2,0 | 3,0 | 5,0 | 4,5 | 3,0 | 4,0 | 5,0 | 4,5 | — | 3,0 | 4,0 |

Protokoll Nr. 3 (7. Versuch). Blättchenregeneration an den

| Regenerationszeit | Anzahl der Tage | III. rechte Kieme | | | | | | | | | |
|--|-----------------|-------------------|-----------|-------------|------|------|-------------------|-------------------|------------|------|------|
| | | Basis | Basalteil | | | | | | Distalteil | | |
| | | | → | Grenzregion | | | | ← | Spitze | | |
| 31. XII. 30—9. I. 31 | 10 | 0,10 | 0,10 | 0,10 | 0,20 | 0,20 | — | — | 0,20 | 0,20 | 0,10 |
| 1931 | | | | | | | | | | | |
| 10. I.—19. I. | 20 | 0,10 | 0,15 | 0,20 | 0,20 | 0,30 | — | — | 0,20 | 0,20 | 0,15 |
| 20. I.—29. I. | 30 | 0,10 | 0,15 | 0,20 | 0,30 | 0,40 | — | — | 0,30 | 0,30 | 0,15 |
| 30. I.—8. II. | 40 | 0,10 | 0,20 | 0,30 | 0,30 | 0,40 | — | — | 0,40 | 0,30 | 0,15 |
| 9. II.—18. II. | 50 | — | 0,15 | 0,40 | 0,40 | 0,45 | — | — | 0,45 | 0,30 | 0,20 |
| 19. II.—28. II. | 60 | — | 0,15 | 0,40 | 0,40 | 0,45 | — | — | 0,45 | 0,30 | 0,20 |
| 1. III.—10. III. | 70 | — | 0,10 | 0,30 | 0,40 | 0,50 | — | — | 0,50 | 0,30 | 0,25 |
| 11. III.—20. III. | 80 | — | — | 0,20 | 0,40 | 0,70 | — | 0,20 ¹ | 0,60 | 0,30 | 0,30 |
| 21. III.—30. III. | 90 | — | — | 0,20 | 0,30 | 0,70 | 0,10 ¹ | 0,10 | 0,50 | 0,30 | 0,20 |
| 31. III.—9. IV. | 100 | — | — | 0,20 | 0,30 | 0,50 | 0,10 | — | 0,40 | 0,20 | 0,10 |
| 10. IV.—19. IV. | 110 | — | — | 0,20 | 0,30 | 0,50 | 0,10 | — | 0,40 | 0,20 | 0,10 |
| 20. IV.—29. IV. | 120 | — | — | 0,20 | 0,20 | 0,40 | — | — | 0,30 | 0,10 | 0,10 |
| 30. IV.—9. V. | 130 | — | — | 0,10 | 0,20 | 0,30 | — | — | 0,20 | — | — |
| 10. V.—19. V. | 140 | — | — | — | 0,10 | 0,20 | — | — | 0,10 | — | — |
| 20. V.—29. V. | 150 | — | — | — | — | 0,10 | — | — | — | — | — |
| 30. V.—8. VI. | 160 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 9. VI.—18. VI. | 170 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Mittl. Regeneratgrösse | — | 0,4 | 1,0 | 3,0 | 4,0 | 6,0 | 0,3 | 0,3 | 5,0 | 3,0 | 2,0 |
| Mittl. Länge der amputierten Blättchen | — | — | — | — | 5,5 | 7,0 | — | — | 6,0 | 4,0 | — |

¹ Die zwischen den Regeneraten neuentstandene Blättchen.

stämmen beider Körperseiten, in mm; vom 23. VIII.—20. XI. 31.

| Kieme | III. rechte Kieme | | | | | | II. rechte Kieme | | | | I. rechte Kieme | | | | | |
|-------|-------------------|-----|------------|-----|-----------|-----|------------------|-----|-----------|-----|-----------------|-----|-----|-----|-----|-----|
| | Basalteil | | Distalteil | | Basalteil | | Distalteil | | Basalteil | | Distalteil | | | | | |
| | ← | → | ← | → | ← | → | ← | → | ← | → | | | | | | |
| 0,4 | 0,4 | 0,3 | 0,3 | 0,4 | 0,4 | 0,3 | 0,2 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,2 | 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,2 |
| 0,5 | 0,5 | 0,3 | 0,3 | 0,5 | 0,5 | 0,4 | 0,3 | 0,4 | 0,4 | 0,5 | 0,5 | 0,3 | 0,4 | 0,5 | 0,4 | 0,3 |
| 0,6 | 0,5 | 0,4 | 0,4 | 0,5 | 0,6 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,5 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,5 | 0,4 | 0,3 |
| 0,6 | 0,5 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,6 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,5 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,5 | 0,4 | 0,2 |
| 0,5 | 0,5 | 0,3 | 0,3 | 0,4 | 0,5 | 0,4 | 0,2 | 0,3 | 0,3 | 0,5 | 0,3 | 0,2 | 0,3 | 0,4 | 0,3 | 0,2 |
| 0,4 | 0,4 | 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,4 | 0,3 | 0,1 | 0,2 | 0,3 | 0,4 | 0,2 | 0,1 | 0,3 | 0,4 | 0,2 | 0,1 |
| 0,3 | 0,2 | 0,1 | 0,2 | 0,2 | 0,3 | 0,2 | — | — | 0,2 | 0,2 | — | — | — | 0,2 | — | — |
| 0,2 | 0,1 | — | 0,1 | 0,1 | 0,2 | 0,1 | — | — | 0,1 | 0,1 | — | — | — | 0,1 | — | — |
| 0,1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 3,6 | 3,1 | 2,1 | 2,3 | 2,8 | 3,6 | 2,5 | 1,6 | 2,1 | 2,5 | 3,1 | 2,2 | 1,6 | 2,1 | 2,9 | 2,0 | 1,3 |
| 5,0 | 4,5 | — | — | 4,5 | 5,0 | 4,0 | 3,0 | — | 4,5 | 5,0 | 4,0 | 3,0 | 4,5 | 5,0 | 3,0 | 2,0 |

rechten Kiemenstämmen in mm, vom 31. XII. 30—18. VI. 31.

| II. rechte Kieme | | | | | | I. rechte Kieme | | | | | | | | | | |
|------------------|------|------|------------|------|-------------------|-----------------|------|------|-------------------|------|------|------|------|------|------|------|
| Basalteil | | | Distalteil | | | Basalteil | | | Distalteil | | | | | | | |
| → | ← | → | ← | → | ← | → | ← | → | ← | → | ← | | | | | |
| 0,10 | 0,10 | 0,10 | 0,20 | 0,20 | — | 0,20 | 0,20 | 0,10 | — | 0,15 | 0,15 | 0,15 | 0,15 | 0,15 | 0,15 | 0,15 |
| 0,15 | 0,20 | 0,20 | 0,20 | 0,20 | — | 0,20 | 0,20 | 0,15 | — | 0,15 | 0,15 | 0,20 | 0,20 | 0,20 | 0,15 | 0,15 |
| 0,15 | 0,20 | 0,20 | 0,30 | 0,30 | — | 0,30 | 0,30 | 0,15 | — | 0,20 | 0,20 | 0,20 | 0,25 | 0,25 | 0,20 | 0,20 |
| 0,20 | 0,20 | 0,30 | 0,40 | 0,40 | — | 0,30 | 0,30 | 0,15 | — | 0,20 | 0,30 | 0,25 | 0,30 | 0,25 | 0,30 | 0,20 |
| 0,15 | 0,30 | 0,40 | 0,40 | 0,50 | — | 0,40 | 0,30 | 0,20 | — | 0,20 | 0,30 | 0,30 | 0,30 | 0,30 | 0,30 | 0,20 |
| 0,15 | 0,30 | 0,40 | 0,50 | 0,50 | — | 0,40 | 0,30 | 0,20 | — | 0,30 | 0,30 | 0,30 | 0,40 | 0,40 | 0,30 | 0,30 |
| 0,10 | 0,25 | 0,30 | 0,40 | 0,60 | — | 0,40 | 0,30 | 0,25 | — | 0,30 | 0,40 | 0,40 | 0,40 | 0,40 | 0,30 | 0,30 |
| — | 0,25 | 0,30 | 0,40 | 0,60 | — | 0,40 | 0,30 | 0,30 | — | 0,20 | 0,30 | 0,40 | 0,40 | 0,40 | 0,30 | 0,20 |
| — | 0,10 | 0,20 | 0,30 | 0,50 | 0,10 ¹ | 0,30 | 0,30 | 0,20 | 0,10 ¹ | 0,20 | 0,30 | 0,30 | 0,40 | 0,30 | 0,20 | 0,20 |
| — | 0,10 | 0,20 | 0,30 | 0,40 | 0,10 | 0,30 | 0,20 | 0,20 | 0,10 | 0,20 | 0,20 | 0,30 | 0,30 | 0,30 | 0,20 | 0,20 |
| — | — | 0,20 | 0,30 | 0,30 | 0,10 | 0,30 | 0,20 | 0,10 | 0,10 | 0,20 | 0,20 | 0,30 | 0,30 | 0,30 | 0,20 | 0,20 |
| — | — | 0,10 | 0,20 | 0,20 | — | 0,20 | 0,10 | — | — | 0,20 | 0,10 | 0,20 | 0,30 | 0,30 | 0,20 | 0,20 |
| — | — | 0,10 | 0,10 | 0,20 | — | 0,20 | — | — | — | 0,10 | 0,10 | 0,10 | 0,20 | 0,25 | 0,10 | 0,10 |
| — | — | — | 0,10 | 0,10 | — | 0,10 | — | — | — | — | — | 0,10 | 0,10 | 0,20 | 0,10 | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 1,0 | 2,0 | 3,0 | 4,0 | 5,0 | 0,3 | 4,0 | 3,0 | 2,0 | 0,3 | 2,0 | 3,0 | 3,5 | 4,0 | 4,0 | 3,0 | 2,0 |
| — | — | — | 4,5 | 6,0 | — | 5,0 | 3,5 | — | — | 3,0 | — | — | 5,0 | 5,0 | 3,5 | — |

Protokoll Nr. 4 (7. Versuch). Blättchenregeneration an den

| Regenerationszeit | Anzahl der Tage | I. linke Kieme | | | | | | | | II. | |
|--|-----------------|----------------|------|-------------|------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|---------|------|
| | | Distalteil | | | | Basalteil | | | | Distal- | |
| | | Spitze | → | Grenzregion | ← | Basis | → | | | | |
| 31. XII. 30—9. I. 31 1931 | 10 | 0,05 | 0,15 | 0,15 | 0,10 | — | — | — | — | 0,10 | 0,10 |
| 10. I.—19. I. | 20 | 0,15 | 0,25 | 0,30 | 0,10 | — | — | — | — | 0,10 | 0,10 |
| 20. I.—29. I. | 30 | 0,10 | 0,20 | 0,25 | 0,15 | — | — | — | — | 0,10 | 0,15 |
| 30. I.—8. II. | 40 | 0,10 | 0,20 | 0,25 | 0,15 | — | — | — | — | 0,10 | 0,15 |
| 9. II.—18. II. | 50 | — | 0,15 | 0,25 | 0,10 | — | — | — | — | 0,10 | 0,10 |
| 19. II.—28. II. | 60 | — | 0,15 | 0,25 | 0,10 | — | — | — | — | — | 0,10 |
| 1. III.—10. III. | 70 | — | 0,15 | 0,25 | 0,10 | — | — | — | — | — | 0,10 |
| 11. III.—20. III. | 80 | — | 0,15 | 0,25 | 0,10 | — | — | — | — | — | 0,10 |
| 21. III.—30. III. | 90 | — | 0,15 | 0,25 | 0,10 | 0,00 ¹ | 0,20 ¹ | 0,20 ¹ | 0,20 ¹ | — | 0,10 |
| 31. III.—9. IV. | 100 | — | 0,15 | 0,25 | — | 0,00 | 0,30 | 0,40 | 0,20 | — | — |
| 10. IV.—19. IV. | 110 | — | 0,15 | 0,20 | — | 0,20 | 0,40 | 0,50 | 0,30 | — | — |
| 20. IV.—29. IV. | 120 | — | 0,15 | 0,20 | — | 0,30 | 0,40 | 0,50 | 0,20 | — | — |
| 30. IV.—9. V. | 130 | — | — | 0,15 | — | 0,30 | 0,30 | 0,40 | 0,10 | — | — |
| 10. V.—19. V. | 140 | — | — | — | — | 0,10 | 0,30 | 0,40 | — | — | — |
| 20. V.—29. V. | 150 | — | — | — | — | 0,10 | 0,10 | 0,20 | — | — | — |
| 30. V.—8. VI. | 160 | — | — | — | — | — | — | 0,20 | — | — | — |
| 9. VI.—18. VI. | 170 | — | — | — | — | — | — | 0,20 | — | — | — |
| Mittl. Regeneratgröße | — | 0,4 | 2,0 | 3,0 | 1,0 | 1,0 | 2,0 | 3,0 | 1,0 | 0,5 | 1,0 |
| Mittl. Länge der amputierten Blättchen | — | — | — | 3,5 4,0 | — | — | — | — | — | — | — |

¹ Die an den blättchenlosen Stammflächen neuentstandene Blättchen.

Protokoll Nr. 5 (8. Versuch). Blättchenregeneration der Kiemen-

| Regenerationszeit | Anzahl der Tage | I. linke Kieme | | | | II. linke Kieme | | | | III. | |
|---------------------------------------|-----------------|----------------|-----|-----------|-----|-----------------|-----|-----------|-----|------------|-----|
| | | Distalteil | | Basalteil | | Distalteil | | Basalteil | | Distalteil | |
| | | → | ← | → | ← | → | ← | → | ← | | |
| 1931- | | | | | | | | | | | |
| 23. VIII.—1. IX. | 10 | 0,3 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,3 | 0,4 | 0,4 | 0,5 | 0,3 | 0,4 |
| 2. IX.—11. IX. | 20 | 0,3 | 0,4 | 0,4 | 0,5 | 0,3 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,4 | 0,5 |
| 12. IX.—21. IX. | 30 | 0,3 | 0,5 | 0,5 | 0,6 | 0,3 | 0,6 | 0,6 | 0,6 | 0,5 | 0,6 |
| 22. IX.—1. X. | 40 | 0,3 | 0,6 | 0,6 | 0,7 | 0,3 | 0,6 | 0,6 | 0,7 | 0,4 | 0,7 |
| 2. X.—11. X. | 50 | 0,3 | 0,6 | 0,6 | 0,6 | 0,3 | 0,4 | 0,4 | 0,6 | 0,4 | 0,6 |
| 12. X.—22. X. | 60 | 0,1 | 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,4 | 0,4 | 0,6 | 0,4 | 0,5 |
| 22. X.—31. X. | 70 | — | 0,2 | 0,2 | 0,1 | 0,2 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,3 | 0,4 |
| 1. XI.—10. XI. | 80 | — | 0,1 | 0,1 | — | 0,1 | 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,3 |
| 11. XI.—20. XI. | 90 | — | — | — | — | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | — | 0,1 |
| 21. XI.—30. XI. | 100 | — | — | — | — | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | — | — |
| Mittl. Regeneratgröße | — | 1,6 | 3,1 | 3,1 | 3,2 | 2,1 | 3,9 | 3,9 | 4,5 | 3,3 | 1,4 |
| Mittl. Länge d. amputierten Blättchen | — | 1,0 | 2,5 | 2,5 | 2,5 | 1,0 | 3,0 | 3,0 | 3,2 | — | 1,0 |

linke Kiemenstämmen in mm; vom 31. XII. 30—18. VI. 31.

| linke Kieme | | | | | | III. linke Kieme | | | | | | | | | | | |
|-------------|------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|------------------|------|------|------|------|------|-----------|------|------|------|------|------|
| teil | | | Basalteil | | | Distalteil | | | | | | Basalteil | | | | | |
| | | | ← | | | → | | | | | | ← | | | | | |
| 0,20 | 0,20 | — | — | — | — | 0,10 | 0,10 | 0,10 | 0,10 | 0,10 | 0,10 | 0,10 | 0,20 | 0,20 | 0,10 | 0,10 | 0,10 |
| 0,20 | 0,20 | — | — | — | — | 0,10 | 0,10 | 0,10 | 0,10 | 0,20 | 0,20 | 0,20 | 0,30 | 0,30 | 0,15 | 0,15 | 0,10 |
| 0,30 | 0,30 | — | — | — | — | 0,10 | 0,10 | 0,15 | 0,20 | 0,20 | 0,20 | 0,30 | 0,30 | 0,30 | 0,15 | 0,15 | — |
| 0,30 | 0,30 | — | — | — | — | — | 0,10 | 0,15 | 0,20 | 0,20 | 0,30 | 0,30 | 0,30 | 0,20 | 0,10 | — | — |
| 0,30 | 0,40 | — | — | — | — | — | 0,10 | 0,10 | 0,20 | 0,30 | 0,30 | 0,30 | 0,40 | 0,20 | 0,10 | — | — |
| 0,40 | 0,50 | — | — | — | — | — | — | 0,10 | 0,20 | 0,30 | 0,30 | 0,40 | 0,40 | 0,15 | — | — | — |
| 0,40 | 0,50 | 0,20 ¹ | 0,30 ¹ | 0,20 ¹ | 0,20 ¹ | — | — | 0,10 | 0,30 | 0,40 | 0,40 | 0,40 | 0,50 | 0,15 | — | — | — |
| 0,40 | 0,60 | 0,40 | 0,60 | 0,30 | 0,30 | — | — | 0,10 | 0,30 | 0,40 | 0,40 | 0,40 | 0,60 | 0,10 | — | — | — |
| 0,30 | 0,50 | 0,70 | 0,80 | 0,50 | 0,40 | — | — | 0,10 | 0,30 | 0,30 | 0,30 | 0,40 | 0,50 | 0,10 | — | — | — |
| 0,30 | 0,50 | 0,70 | 0,80 | 0,60 | 0,50 | — | — | — | 0,20 | 0,20 | 0,20 | 0,30 | 0,50 | 0,10 | — | — | — |
| 0,30 | 0,40 | 0,60 | 0,80 | 0,40 | 0,30 | — | — | — | 0,20 | 0,20 | 0,20 | 0,30 | 0,40 | — | — | — | — |
| 0,30 | 0,30 | 0,60 | 0,70 | 0,40 | 0,20 | — | — | — | 0,10 | 0,10 | 0,10 | 0,20 | 0,30 | — | — | — | — |
| 0,20 | 0,20 | 0,40 | 0,40 | 0,30 | 0,10 | — | — | — | 0,10 | 0,10 | 0,10 | 0,10 | 0,20 | — | — | — | — |
| 0,10 | 0,10 | 0,30 | 0,40 | 0,20 | — | — | — | — | — | — | — | — | 0,10 | 0,10 | — | — | — |
| — | — | 0,10 | 0,20 | 0,10 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 0,10 | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 4,0 | 5,0 | 4,0 | 5,0 | 3,0 | 2,0 | 0,3 | 0,5 | 1,0 | 2,5 | 3,0 | 3,0 | 4,0 | 5,0 | 1,4 | 0,6 | 0,2 | — |
| 5,0 | 6,0 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |

stämmen beider Körperseite in mm; vom 23. VIII.—30. XI. 31.

| linke Kieme | | | III. rechte Kieme | | | | II. rechte Kieme | | | | I. rechte Kieme | | | | | |
|------------------|-----|-----|-------------------|-----|------------|-----|------------------|-----|------------|-----|-----------------|-----|-----|-----|-----|-----|
| Basalteil | | | Basalteil | | Distalteil | | Basalteil | | Distalteil | | Basalteil | | | | | |
| ← | | | → | | ← | | → | | ← | | → | | | | | |
| 0,4 | 0,5 | 0,4 | 0,5 | 0,5 | 0,4 | 0,4 | 0,3 | 0,4 | 0,5 | 0,4 | 0,4 | 0,1 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,3 |
| 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,3 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,2 | 0,5 | 0,4 | 0,4 | 0,3 |
| 0,6 | 0,6 | 0,6 | 0,6 | 0,6 | 0,6 | 0,6 | 0,4 | 0,6 | 0,6 | 0,6 | 0,6 | 0,2 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,3 |
| 0,7 | 0,7 | 0,6 | 0,7 | 0,7 | 0,7 | 0,7 | 0,4 | 0,7 | 0,7 | 0,6 | 0,5 | 0,2 | 0,7 | 0,6 | 0,6 | 0,3 |
| 0,6 | 0,6 | 0,4 | 0,6 | 0,6 | 0,6 | 0,6 | 0,3 | 0,6 | 0,6 | 0,4 | 0,4 | 0,2 | 0,6 | 0,6 | 0,6 | 0,3 |
| 0,5 | 0,6 | 0,4 | 0,4 | 0,6 | 0,5 | 0,5 | 0,2 | 0,5 | 0,6 | 0,4 | 0,4 | 0,2 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,1 |
| 0,4 | 0,4 | 0,3 | 0,2 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,1 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,3 | 0,1 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | — |
| 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,2 | 0,3 | 0,3 | 0,3 | — | 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,3 | — | 0,2 | 0,1 | 0,1 | — |
| 0,1 ¹ | 0,2 | 0,2 | 0,1 | 0,2 | 0,1 | 0,1 | — | 0,1 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | — | 0,1 | — | — | — |
| — | 0,1 | 0,1 | — | 0,1 | — | — | — | — | 0,1 | 0,1 | 0,1 | — | — | — | — | — |
| 4,1 | 4,5 | 3,8 | 3,8 | 4,5 | 4,1 | 4,1 | 2,0 | 4,1 | 4,5 | 3,9 | 3,7 | 1,2 | 3,6 | 3,2 | 3,2 | 1,6 |
| 3,0 | 3,2 | — | — | 3,2 | 3,0 | 3,0 | 1,5 | — | 3,2 | 3,0 | 3,0 | 1,0 | 2,5 | 2,5 | 2,5 | 1,0 |

Protokoll Nr. 6 (10. Versuch). Blättchenregeneration an den

| Regenerationszeit | Anzahl der Tage | I. linke Kieme | | | | | | | | | |
|---|-----------------|----------------|-----|-------------|-----|-------|-----------|-----|-------------|-----|-------|
| | | Distalteil | | | | | Basalteil | | | | |
| | | Spitze | → | Grenzregion | ← | Basis | Spitze | → | Grenzregion | ← | Basis |
| 1931 | | | | | | | | | | | |
| 24. VII.—2. VIII. | 10 | 0,3 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,6 | 0,8 | 0,8 | 0,6 | 0,4 |
| 3. VIII.—12. VIII. | 20 | 0,4 | 0,6 | 1,0 | 1,0 | 1,0 | 1,3 | 1,3 | 1,2 | 0,5 | |
| 13. VIII.—22. VIII. | 30 | 0,2 | 0,2 | 0,6 | 0,6 | 0,6 | 0,4 | 0,5 | 0,4 | 0,3 | |
| 23. VIII.—1. IX. | 40 | 0,1 | 0,2 | 0,5 | 0,5 | 0,6 | 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,2 | |
| 2. IX.—11. IX. | 50 | — | 0,1 | 0,2 | 0,3 | 0,4 | 0,2 | 0,3 | 0,2 | — | |
| 12. IX.—21. IX. | 60 | — | — | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,2 | 0,1 | — | |
| Mittl. Regeneratgrösse | — | 1,0 | 1,5 | 2,8 | 2,9 | 3,1 | 2,9 | 3,4 | 2,6 | 1,4 | |
| Mittl. Länge d. amputierten Blättchen | — | — | 1,5 | — | — | 3,5 | 4,5 | 5,0 | — | — | |

GRADUELLE GESETZMÄSSIGK. DES REGENERATIONSTEMPOS

linken Kiemenstämmen in mm; vom 24. VII.—21. IX. 31.

| II. linke Kieme | | | | | | | | | | III. linke Kieme | | | | | | | |
|-----------------|-----|-----|-----|-----|-----------|-----|-----|-----|-----|------------------|-----|-----|-----|-----------|-----|-----|-----|
| Distalteil | | | | | Basalteil | | | | | Distalteil | | | | Basalteil | | | |
| → | | | | | ← | | | | | → | | | | ← | | | |
| 0,3 | 0,4 | 0,6 | 0,8 | 0,8 | 1,0 | 0,8 | 0,4 | 0,2 | 0,3 | 0,4 | 0,5 | 0,8 | 1,0 | 1,0 | 0,7 | 0,4 | 0,2 |
| 0,5 | 0,6 | 0,7 | 1,4 | 1,9 | 1,8 | 1,4 | 0,6 | 0,2 | 0,5 | 0,6 | 0,7 | 1,8 | 1,8 | 2,2 | 1,8 | 0,6 | 0,2 |
| 0,2 | 0,3 | 0,4 | 0,6 | 0,6 | 0,7 | 0,6 | 0,3 | — | 0,2 | 0,3 | 0,4 | 0,5 | 0,7 | 0,7 | 0,5 | 0,3 | — |
| — | 0,2 | 0,2 | 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,2 | — | — | 0,2 | 0,2 | 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,2 | — |
| — | — | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | — | — | — | — | 0,2 | 0,1 | 0,2 | 0,2 | 0,1 | — | — |
| — | — | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | — | — | — | — | 0,1 | — | 0,1 | 0,1 | 0,1 | — | — |
| 1,0 | 1,5 | 2,2 | 3,4 | 3,9 | 4,1 | 3,4 | 1,5 | 0,4 | 1,0 | 1,5 | 2,1 | 3,5 | 4,1 | 4,5 | 3,5 | 1,5 | 0,4 |
| — | 1,5 | — | 4,0 | 5,5 | 6,0 | — | — | — | — | 1,5 | — | 4,0 | 6,0 | 6,0 | — | — | — |

