



Zur Analyse der Reparationsbedingungen bei Tubularia.

Von

Hans Driesch in Neapel.

Im Anschluss an Untersuchungen J. Loeb's¹⁾ machte Elizabeth E. Bickford²⁾ die wichtige Entdeckung, dass die abgesechnittenen Hydranthen von Tubularia nicht durch einen Sprossungsvorgang, wie etwa das Bein eines Triton, ersetzt werden, sondern dadurch, dass das terminale Gewebe des operierten Stockes sich im Innern des Perisarc in ein neues Polypenköpfchen umwandelt, welches darauf durch Streckungsvorgänge im mehr basal gelegenen Stammteile aus dem Perisarc hinausgeschoben wird.

Als ich die genannte Arbeit referierte³⁾, konnte ich ihre Resultate gleichzeitig bestätigen und erweiternd hinzufügen, dass selbst die Tentakeln des neu zu bildenden Köpfchens nicht etwa aus ihrer Ansatzstelle herausprossen, sondern dass sie sich der Länge nach vom Mutterboden abschnüren, bis nur noch ihr basal gelegener Teil, der eben dadurch zu ihrem Ansatzorte wird, mit diesem zusammenhängt.

¹⁾ Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. I. Würzburg 1890.

²⁾ Notes on Regeneration and Heteromorphosis of Tubularian Hydroids Journ. Morph. IX.

³⁾ Arch. f. Ent. Mech. II.

Wir sehen eine Selbstregulations-, oder in schärferer Bezeichnung eine morphologische Kompensationserscheinung in dem geschilderten Vorgange vor uns, und zwar eine solche, welche sich nicht mit dem sonst als Regeneration bezeichneten Geschehen im einzelnen deckt, denn bei Regeneration handelt es sich um von einer Wundfläche ausgehende Sprossung. Eben deshalb habe ich den in Rede stehenden Vorgang als Reparationsvorgang besonders benannt, in der Meinung, dass im Jugendstadium einer Wissenschaft peinliche Unterscheidung des sinnlich verschiedenen, selbst wenn sie zu weit geht, besser und gefahrloser sei, als voreilige Generalisation, eine Ansicht, die freilich von anderer Seite nicht geteilt wird.

Bei Gelegenheit der Diskussion über meine Versuche „zur Analysis der Potenzen embryonaler Organzellen“¹⁾ bin ich ebenfalls auf die Bickford'schen Versuche eingegangen und habe in Kürze auch die Frage aufgeworfen, welcher specielle Umstand die Neubildung des Köpfchens nach der Operation auslöse; mit Loeb sah ich diesen Umstand darin, dass, ganz allgemein gesprochen, freies Stammmaterial vom Meerwasser gespült werde. Diesen Gedanken nun gilt es in der vorliegenden Studie etwas weiter auszuführen und zu begründen.

Zunächst müssen wir uns Klarheit darüber verschaffen, welches denn der erste sichtbare Differenzierungsvorgang ist, welcher an dem operierten Stammstücke der Tubularia die Reparation des Köpfchens einleitet. Es ist nicht schwer zu konstatieren, dass die proximalen Tentakeln, das soll heissen die von der Wundfläche am meisten entfernt gelegenen Tentakeln, es sind, welche zuerst angelegt werden, denn man sieht ihre Anlagen in Form rötlicher körniger Längsstreifen bereits zu einer Zeit, wo weiter keine Differenzierung am Objekte zu sehen und auch der neue distale Tentakelkranz noch nicht angedeutet ist. Nach Verlauf weniger Stunden, wenn sie selbst schon etwas vom Mutterboden sich abzuschneiden beginnen, folgt dann den proximalen Tentakeln die Anlage der distalen, und zwar in solcher Lagerung, dass, was hier nicht von vorneherein zu erwarten war, die terminalen Spitzen die-

¹⁾ Arch. f. Ent. Mech. II.

ser distalen Tentakeln nicht unmittelbar am Wundrand, sondern in gewisser Entfernung von ihm befindlich sind.¹⁾

Um das bisher geschilderte Geschehen ebenso allgemein wie unvoreingenommen zu interpretieren, können wir also sagen: die Reparaturs des Tubulariaköpfchens wird zwar durch Besspülung der freien Wundfläche mit Meerwasser ausgelöst, aber mit der Einschränkung, dass es nicht die Wundfläche selbst ist, an der sich das erste ausgelöste Geschehen zeigt, sondern nach einander zwei Ringe von Stammaterial, welche durch die Abstandsmasse n , m und p , q , von der Wundfläche aus gerechnet, in ihrer Lage bestimmt wird.

Durch zahlreiche Messungen habe ich mich überzeugt, dass die Masse, n , m und p , q , also auch die beiden extremen Masse n und q (Abstand des distalen Endes der distalen Tentakeln, sowie des proximalen Endes der proximalen) durchaus nicht von der Länge des operierten Stammstückes abhängen, es sei denn, dass dieses sehr klein (weniger als 0,5 cm lang) ist, in welchem Fall allerdings die Grösse des ganzen Reparatursgebietes wesentlich geringer als sonst im Durchschnitt ist. Ich habe aber z. B. an Objekten, die 0,6 oder 1,1 oder 2,5 cm lang waren, die Masse n und m (ja auch die Masse des ganzen Reparatursgebietes!) gleich gross gefunden; ein anderes Mal waren n und m so gross wie in den drei soeben geschilderten Fällen, aber das gesamte Reparatursgebiet um etwa $\frac{1}{3}$ grösser, in noch anderen Beobachtungen waren n und m erheblich grösser; aber eine Regel liess sich durchaus nicht aus den Beobachtungen ableiten, wenn auch bisweilen besonders grosse Stücke besonders grosse Abstandsmasse besaßen, die drei zuerst genannten Beobachtungsfälle sagen deutlich genug, dass solche Ableitung nicht möglich ist. Aehnlich liegen nun die Sachen in Hinsicht des Verhältnisses der Masse n , m , p , q zur Dicke des Objektes; sind auch meist dickere (ältere?) Stämme durch grössere Abstandsmasse ausgezeichnet, so waren doch diese beispielsweise einmal völlig gleich bei zwei Objekten, deren eines den $1\frac{1}{2}$ fachen Perisarcdurchmesser des andern besass.

¹⁾ Vergl. die Figur 1 zu meinem Referate über die Bickford'sche Arbeit (Arch. Ent. Mech. II.), auf welcher nur die Anlage des distalen Tentakelkranzes dargestellt ist.

Wir können also nur dieses sagen, dass die Zahlen n und m (und entsprechendes gilt von den hier weniger in Betracht gezogenen Massen des proximalen Tentakelkranzes p, q) durch die Individualität des Versuchsobjektes bestimmt sind, wenn schon ein gewisser gleichsinniger Einfluss seines Volumens auf sie bisweilen sich deutlich macht.

Der Umstand also, so weit sind wir in unseren Darlegungen vorgedrungen, dass gewisses Material des operierten Stockes in den individuell schwankenden Abständen n bis m und p bis q von der Wundfläche entfernt liegt, löst daselbst die ersten Reparationsvorgänge, die Anlage der Tentakelkränze aus.

Dass dem Gesagten eine tiefere Bedeutung zu Grunde liegt, als nur die einer Umschreibung des beobachteten Sachverhalts in Ermangelung eines Besseren, das lehren nun folgende Thatsachen:

Wenn wirklich die Abstandsmasse n, m und p, q die Orte der ersten Reparationsbildungen bestimmen — so sagte ich mir — wie werden sich diese Bildungen dann anlegen, wenn der Operationsschnitt schief zur Achse des Stockes geführt war, wenn also durch n, m und p, q keine senkrecht auf die Achse orientierte Kreiscylinder bestimmt sind, sondern elliptische Cylinder, die nicht nur nicht senkrecht zur Stammachse orientiert, sondern noch dazu in Bezug auf ihre eigenen Basen geneigt sind? Werden die Ringe, welche die Anlagen der Tentakelkränze bilden, dann auch etwa schief zur Achse des Stammes orientiert sein? Und wenn so, was würde daraus folgen?

Der Versuch war mit Hilfe eines scharfen Messers rasch ausgeführt; er belehrte mich über die Berechtigung meiner Frage.

An Objekten, deren terminales Stammende mitsamt den Hydranthen durch einen schrägen Schnitt entfernt ist, gewahrt man in der That (bei ca. 18—20° C. mittlerer Temperatur schon am Tage nach der Operation, bei niedrigerer Temperatur erheblich später), dass die Anlage der neu zu bildenden Tentakeln schief zur Stammachse orientiert ist, so dass in jedem der beiden Ringe jede einzelne Tentakelanlage gleiche Entfernung von der elliptischen, zur Achse geneigten, freien Wundfläche besitzt: eben wegen dieser Gleichheit der Entfernungen für jede Tentakel desselben Ringes (also unserer Masszahlen n, m und p, q) sind die Ringe als Ganzes schief zur Achse orientiert.

Freilich müssen wir uns einig darüber sein, was hier unter „Wundfläche“ zu verstehen sei; es findet nämlich an den operierten Objekten zunächst, in Verbindung mit dem Schluss der Wunde, eine gewisse Verlagerung der verletzten lebenden Masse statt, indem diese eine gewisse Abrundung erfährt und sich somit an dem distalen Ende des Schnittes etwas vom Perisarc zurückzieht, während sie die perisarciale Wundfläche proximal entsprechend überschreitet (vergleiche diese und die im folgenden geschilderten Verhältnisse auf der in seitlicher Ansicht gezeichneten Figur 1). Der vom Perisarc entblösste freie Teil des Coenosarcs ist daher, wenn wir ihn einmal als in einer Ebene liegend betrachten wollen, nicht so stark zur Stockachse geneigt, wie die Wundebene des Perisarcs, ausserdem aber bildet er gar keine Ebene, sondern eine gekrümmte Fläche, welche proximal nahezu in ihre Tangente, nämlich in die Stockrichtung übergeht. Nach dem Gesagten lässt sich schon erwarten, dass die Neigung der Ebenen, welche den distalen Tentakelkranz (um die Darstellung hier auf diesen zu beschränken) umgrenzen, geringer als diejenige der Perisarcsehnittenebene sein wird, und das zeigt denn auch deutlich die Beobachtung, also auch unsere Figur. Ferner ersehen wir aber aus ihr, dass die Grenzebenen des distalen Tentakelkranzes nicht einmal einer durch den tiefsten und den höchsten Punkt des freien Areals lebender Substanz symmetrisch gelegten Ebene (AB der Figur) parallel sind, sondern selbst dieser noch an Neigung nachstehen. Was ist also jene Wundfläche, von welcher aus gerechnet die Masse n und m für jede distale Tentakel gleich sind? Erinnern wir uns dessen, dass unsere Sprechweise doch nur ein Schema des beobachteten Sachverhaltes sein soll, ein Ausdruck der Thatsache zumal, dass die ersten Reparationsanlagen eben nicht an der Wundfläche selbst, sondern in bestimmter Entfernung von ihr statthaben, dann werden uns selbst geschaffene Schwierigkeiten nicht erschrecken, und wird es uns nicht so wichtig erscheinen, ob wir diejenige Ebene, von welcher aus unsere Abstandsmasse eigentlich zu rechnen sind, scharf bestimmen können oder nicht. Mögen wir immerhin, im Sinne unseres Schemas, sagen, dass diejenige Ebene etwa die massgebende sei, welche durch AC in der Figur bezeichnet ist, diejenige also, welche distalwärts von der Stelle stärkster

Krümmung zu der gekrümmten Wundfläche die Tangentialebene bildet¹⁾).

Dass es auf bestimmte Abstandsmasse als auf bestimmende Faktoren für den Ort der Neubildungen ankommt, das ist uns das Wichtige, und das zeigt die thatsächliche erhebliche Neigung der Tentakelkränze an unseren schief operierten Objekten mit aller wünschenswerten Deutlichkeit: sie lässt erkennen, dass jede einzelne Tentakelanlage für sich örtlich bestimmt wird, und dass eben diese Ortsbestimmung durch veränderte Lage der Wundfläche mit verändert wird.

Ein Faktum, das zwar vermutet, aber doch nicht mit Sicherheit vorausgesagt werden konnte, ist damit eruiert, denn von vorneherein hätte man sich die Sache doch auch derart denken können, dass bei elliptischem Schmitte alle Abstände sich etwa nach einem ideellen, durch den am meisten proximal gelegenen Teil der Wundflächenellipse gelegten Kreise orientiert hätten, in welchem Falle dann richtige, normale, senkrecht zur Achse orientierte, kreisförmige Tentakelringe zu Stande gekommen wären.

Man möchte wohl gar sagen, diese vermutete Art der Reparation erscheine zweckmässiger, als die wirklich beobachtete, aber das weitere wird zeigen, dass auch schief geschnittene Objekte lebensfähige Reparationsbildungen produzieren. —

Unsern Mitteilungen über die schief gerichtete Anlage des terminalen Tentakelkranzes ist zunächst ergänzend hinzuzufügen, dass der proximale Tentakelkranz, dessen Anlage, wie gesagt, etwas früher als die des anderen geschieht, weniger schief als der distale, aber doch immer noch sehr merklich schräg zur Stammachse orientiert ist, wodurch natürlich der Zwischenraum zwischen beiden Tentakelkränzen (also das von den Massen *m*, *p* begrenzte Raumstück) von zwei nicht parallelen Ebenen *t* eingeschlossen erscheint (Figur 1). —

Wir sagten eingangs, durch einen basal von der angelegten Reparationsbildung stattfindenden Streckungsprozess werde diese aus dem Perisarc hinausgeschoben: weder E. E. Bickford noch ich haben diesen Vorgang histologisch studiert, wir kennen ihn

¹⁾ Die Tangentenebene zur Wundfläche proximalwärts von der Stelle stärkster Krümmung (C.) fällt, wie man sieht, mit der Stammrichtung nahezu zusammen.

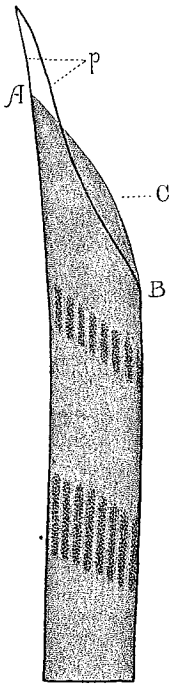


Fig. 1.

Schief operierter Tubulariastock nach vollendeter Anlage beider Tentakelkränze im Innern des Perisarcs (p). Man erblickt die Schnittfläche von der Seite (als Linie) und sieht, wie der distale Tentakelkranz in sehr hohem, der proximale in geringerem Grade elliptisch-schief zur Stammachse orientiert ist. Mit Camera genau gezeichnet, aber ohne histologisches Detail.

nur an seinem Erfolge: dem Herausdrängen des fertig daliegenden Köpfchens, dessen Platz im Perisarc nunmehr von Stammmaterial eingenommen wird. Ob ein blosser Wachstumsprozess innerhalb eines Bezirkes der Stammaterie oder ein solcher, mit Zellteilung verbunden, hier statthatte, das vermag ich also nicht zu sagen, es ist für unseren Zweck auch ohne Bedeutung.

Wichtig dagegen ist die Thatsache, dass auch diese Streckungszone, mögen die Vorgänge in ihr im Einzelnen beschaffen sein wie sie wollen, in Form eines elliptischen, schräg zur Stammachse orientierten Ringes bei unseren schief operierten Objekten sich anlegte; wir ersehen dieses Faktum wieder aus seinem Erfolg, nämlich aus der Thatsache, dass die vollendete Reparationsbildung bei unseren Objekten derart aus der Perisarc-röhre geschoben wird, dass sie draussen einen erheblichen Winkel (120 bis 150°) mit der Achse des Stammes bildet (Fig. 2).

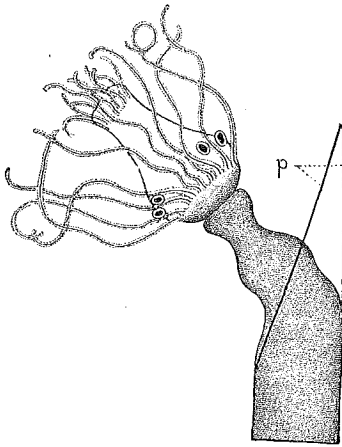


Fig. 2.

Reparationshydranth eines schief operierten Objektes nach erfolgter Streckung aus dem Perisarc, einen Winkel mit der Stockachse bildend. p = Perisarc.

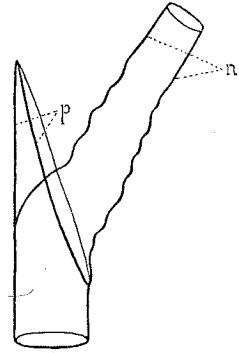


Fig. 3.

Reparationshydranth nach Verlauf von 10 Tagen; es hat kein Ausgleich der Richtung stattgefunden, vielmehr setzt auch das neugebildete Perisarc (n) im Winkel an das alte (p) an.

Alle einzelnen Geschehnisse bei der Reparation der Tubularia werden also örtlich in letzter Instanz durch Abstandsmasse, von der Wundfläche aus gerechnet, bestimmt; der absolute Wert dieser Masse schwankt individuell, ist aber bei denselben Individuen für Glieder einer Organgemeinschaft (Tentakeln) konstant.

Ich habe die schief reparierten Tubularien mehrere Wochen am Leben erhalten, sowohl liegend als aufrecht stehend: ein Richtungsausgleich mit dem alten Stamme findet nicht statt; auch das bei fortschreitendem Wachstum des reparierten Teiles neu von ihm gebildete Perisarc schliesst in dem gegebenen Winkel an das alte an (Fig. 3). Man hätte einen nachträglichen Ausgleich der Richtung vielleicht vermuten können, da sich nach Barfurth ¹⁾ ein solcher bei Kaulquappen zeigt. Wird diesen nämlich der Schwanz schräg abgeschnitten, so wird er derart regeneriert, dass jedes Gewebe seine Sprossungen senkrecht zu der elliptischen, auf der Achse des Tieres schräg stehenden Wundfläche ausführt ²⁾; der regenerierte Schwanz zeigt also anfangs

¹⁾ Beiträge zur funktionellen Anpassung. Arch. mikr. Anat. XXXVII.

²⁾ Entsprechendes beobachtete auch Morgan am Regenwurm. Quart. Journ. Micr. Sc. XXXVII. Ebenso Hescheler Jen. Zeitschr. XXX.

ein ähnliches Verhalten wie der reparierte Hydranth meiner Polypen, nachher aber orientiert er sich (durch funktionelle Anpassung nach Barfurth) in Richtung der Körperachse.

Abgesehen davon, dass in Barfurth's Versuch Regeneration, bei uns ein davon wohl unterschiedener Reparationsvorgang vorliegt, konstatieren wir also auch in dem späteren Verhalten der Kompensationsbildungen bei Tubularia und den Larven vom Frosch einen Unterschied.

Eine eingehende Diskussion des Problems der ontogenetischen „Auslösung durch Abstandsmasse“ soll an dieser Stelle unterbleiben, und es mag nur darauf hingewiesen werden, dass dieser Vorgang in noch viel prägnanterem Masse vorliegt, wenn, wie früher von mir geschildert¹⁾, das Darmfragment einer im Aequator zerschnittenen Gastrula sich in richtiger Proportionalität in die drei normalen Abschnitte des Echinidendarms aufteilt.

Nicht unerwähnt will ich hier dagegen lassen, dass sowohl meine Versuche über die prospektiven Potenzen von Organzellen²⁾, als auch die Reparationserscheinungen der Tubularia, allen Theorien, welche mit „Reserve-plasson“ und dergleichen operieren (Roux, Weismann) unvergleichlich grössere Schwierigkeiten bereiten, als echte Regenerationsvorgänge das thun. Denn bei diesen, wo alles Geschehen von einer Fläche ausgeht, mag man sich die Reserveplassonarten und deren Aktivierung noch irgendwie vorstellen können, das geht aber nicht mehr, wenn, wie bei der Reparation, eine sehr grosse Anzahl auch von der Schnittfläche entfernter Zellen sich an der Neubildung des operativ entfernten beteiligt, wenn, wie es hier der Fall ist, jede Zelle des Stammes jeden beliebigen Teil eines Hydranthen liefern kann, je nachdem ihr Abstand von der Fläche grösser oder geringer ist und je nachdem die Wundfläche gelegt war. Weismann, der am consequentesten den Anschluss der Regenerationserscheinungen an seine Stammtheorie von der Zerlegung der ontogenetischen Anlagesubstanz durchgeführt hat, kannte zur Zeit der Abfassung seines Buches die eigenartigen Vorgänge echter Reparation noch nicht und ebenso wenig jene von mir eruierten Eigenschaften der Organzellen.

¹⁾ Arch. f. Entw. Mech. II.

²⁾ Arch. f. Entw. Mech. II.

Mögen aber doch jetzt einmal die Vertreter der Lehre von der qualitativ ungleichen Kernteilung es versuchen, diese Vorgänge ihrem Schema mit seinen zahllosen Hilfsannahmen wirklich einzureihen, anstatt sie, wie das meinen Druckversuchen¹⁾ bisher widerfuhr, nur mit Redensarten allgemeinsten Art abzuspeisen. Freilich fürchte ich und auch sie selbst wohl, dass damit jener künstlichen Lehre, welche, um sich halten zu können, schon so seltsame Begriffsbestimmungen des „Normalen“ und „Anormalen“ der „Regeneration“ und anderer Dinge aufstellen musste²⁾, der letzte Gnadenstoss erteilt werden würde, wenn ihn die von Morgan und mir ausgeführten Ctenophorenversuche³⁾ ihr nicht gar schon erteilt haben. —

Anhangsweise mag bemerkt sein, dass, falls das weggeschnittene Köpfchen einer Tubularia die bekannten traubenförmigen Geschlechtsorgane besass, solche an den reparierten Hydranthen stets von Anfang an ebenfalls vorhanden sind, freilich nicht sogleich in vollendeter Ausbildung (vgl. Fig. 2). Eine histologische Ausbeutung der hier obwaltenden Verhältnisse wäre vielleicht von Erfolg gekrönt.

Neapel, im Januar 1896.

¹⁾ Zeitschr. f. wiss. Zool. LV.

²⁾ Man vergleiche die verschiedenen Schriften von Roux.

³⁾ Arch. f. Entw. Mech. II.