

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Beiträge zur Kenntnis der Verstümmelungs- und Regenerationsvorgänge am Lacertilierschwanze.

Von

Benno Slotopolsky.

(Aus dem zoologisch-vergleichend anatomischen Institut
der Universität Zürich.)

Mit Tafel 7—9 und 11 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

I. Teil. Die Verstümmelungsvorgänge.

1. Abschnitt. Historisches und Kritisches.

2. Abschnitt. Eigene Untersuchungen.

1. Kapitel. Problemstellung und Methode.

2. Kapitel. Material und Technik.

3. Kapitel. Versuche.

A. An Blindschleichen.

I. Ist die Blindschleiche der Selbstverstümmelung fähig?

II. Nachweis der Unmöglichkeit der Autotomie an einem
frei flottierenden Schwanzende.

B. An Eidechsen.

I. Kommt bei den Eidechsen eine Selbstverstümme-
lung vor?

II. Ist auch die in der Natur vorkommende Schwanz-
verstümmelung der Eidechsen immer eine Auto-
tomie?

- III. Kann die Autotomie bei den Lacertiliern als reiner Reflex verlaufen?
- IV. Kann der Reflex auch ein psychogener sein? Eventueller Einfluß des Willens.
- V. Fallen die präformierten Bruchstellen mit den loci minoris resistentiae für Zug zusammen?
- VI. Ist auch bei den Eidechsen Autotomie an einem frei flottierenden Schwanzende unmöglich?
- VII. Gibt es eine Autotomie im Bereiche von Regeneraten? Können am Regenerat applizierte Reize Autotomie auslösen?
- VIII. Fähigkeit der Lacertilier, mehrmals hintereinander zu autotomieren.
- IX. Theorie der automatischen Bewegungen der Amputate.
- X. Zweckmäßigkeit der Schwanzverstümmelungen in der Natur.

II. Teil. Zur Anatomie des Lacertilierschwanzes.

- 1. Abschnitt. Historisches und Problemstellung.
- 2. Abschnitt. Eigene Untersuchungen.
 - 1. Kapitel. Material und Technik.
 - 2. Kapitel. Ergebnisse.
 - A. Beschaffenheit des Wirbelspaltes.
 - B. Beginn der Querteilung der Wirbel.
 - C. u. D. Beziehungen zwischen Wirbel- und Wirtelzahl.
 - E. Die Intervertebralregion.
 - F. Die Querfortsätze.
 - G. Die sekundären Dornfortsätze.
 - H. Die Hämapophysen.
 - I. Ende der Schwanzwirbelsäule.

III. Teil. Regenerationsvorgänge.

- 1. Abschnitt. Historisches und Problemstellung.
- 2. Abschnitt. Eigene Untersuchungen.
 - 1. Kapitel. Material und Technik.
 - 2. Kapitel. Versuche.
 - I. Individuelle Variationen der Regenerationsgeschwindigkeit.
 - II. Einfluß der Operationsweise.
 - III. Regeneration von Regeneraten aus.
 - IV. Regeneration der Schwanzspitze.
 - V. Regeneration von intervertebraler Schnittfläche.
 - VI. u. VII. Regeneration von einer Schnittfläche im Bereich der ungespaltenen Caudalwirbel.
 - VIII., IX. u. X. Mehrfachbildungen.

Zusammenfassung.

Einleitung.

Die Verstümmelungsvorgänge am Lacertilierschwanze, die heute allgemein als typische Selbstverstümmelung (Autotomie) betrachtet werden, gehören zu den meistgenannten Fällen derartiger Naturerscheinungen. Es wäre aber ein Irrtum zu glauben, daß sie auch zu den bestgekannten, ich meine besterforschten gehören. Es gibt im Gegenteil Beispiele von Autotomie, die viel weniger bekannt sind, als der Schwanzverlust der Eidechsen, und dennoch zurzeit viel sicherer erforscht und gründlicher abgeklärt sind, z. B. die Selbstverstümmelung der Crustaceen, der Seesterne und der Regenwürmer. Der Grund hierfür liegt in der Einfachheit, Klarheit und Eindeutigkeit der entsprechenden Vorgänge bei den genannten Tieren, während die Schwanzverstümmelung bei den Lacertiliern ein höchst komplizierter Vorgang ist, dessen richtige Interpretation nur mit Hilfe einer sehr sorgfältig erwogenen und fein abgestuften experimentellen Methodik und Argumentation möglich ist. Bei der Komplexität und Vieldeutigkeit dieses Prozesses waren die bisher über ihn angestellten Untersuchungen, die hauptsächlich von FREDERICQ herrühren, so verdienstvoll sie sind, nicht erschöpfend. FREDERICQ's Argumentation scheint mir in der Hauptsache unrichtig, seine tatsächlichen Beobachtungen bedürfen in wichtigen Punkten einer Korrektur und Ergänzung, ebenso auch die Untersuchungsmethoden, so daß auf Grund der Arbeiten FREDERICQ's keine sichere Entscheidung darüber möglich ist, ob die Lacertilier überhaupt einer wirklichen Selbstverstümmelung fähig sind, ob diese willkürlich oder unwillkürlich zustande kommt, ob wir es schließlich bei der in der Natur vorkommenden Schwanzverstümmelung der Eidechsen mit einer Autotomie zu tun haben, ganz abgesehen davon, daß eine Reihe weiterer die Eidechschenschwanzverstümmelung betreffender Punkte von FREDERICQ gar nicht behandelt wurden. Wenn auch nun die von mir auf Grund einer, wie ich glaube, vollkommeneren Methodik und richtigeren Argumentation erzielten Ergebnisse im Endresultate zu denen FREDERICQ's in keinem fundamentalen Gegensatze stehen, so hindert das doch nicht, daß die bisherigen Anschauungen über die Schwanzverstümmelung der Lacertilier, wenn auch tatsächlich in der Hauptsache richtig, so doch auf einem falschen Wege gewonnen wurden und daher zu Unrecht bestanden. Was aber noch wichtiger ist, die richtige Methodik und Argumentation für Untersuchungen über Selbstverstümmelungen überhaupt auszuarbeiten und an einem geeigneten

Beispiel praktisch durchzuführen, erschien mir als dringendes Erfordernis schon mit Hinblick auf künftige Untersuchungen über Autotomie an anderen Objekten; gegenwärtig werden bei solchen Untersuchungen infolge ungenügender Methodik wertvolle Erkenntnisse bei gegebenem Material versäumt, wie ich noch zeigen werde. Meine Untersuchungen über die Schwanzverstümmelung der Lacertilier haben daher einen doppelten Zweck, einmal diese selbst einwandfrei und umfassender, als bisher zu erforschen und zu richtig begründeten Vorstellungen über sie zu verhelfen, ferner aber auch ein allgemein gültiges methodisches Schema zu geben für alle derartigen Untersuchungen überhaupt.

Die Regenerationsvorgänge am verstümmelten Schwanz der Eidechsen und Blindschleichen sind ebenfalls längst und allgemein bekannt und, wie es in der Natur der Sache liegt, besser erforscht, als die Verstümmelungsprozesse. Immerhin bedürfen auch diese Untersuchungen noch einiger Ergänzung; so wurden meines Wissens bisher noch keine exakten Untersuchungen angestellt über die Regeneration von einer intervertebralen Schnittfläche aus und von einer Schnittfläche im Bereich der ungespaltenen Caudalwirbel, über die Regeneration der Schwanzspitze u. a. m. Diese Lücke auszufüllen, ist die zweite Aufgabe meiner Arbeit.

Schließlich gibt es noch eine Reihe von Punkten in der Anatomie des Lacertilierschwanzes, die für Verstümmelung und Regeneration Bedeutung haben, bisher aber entweder noch strittig oder nicht genügend untersucht worden waren. Hier die nötigen Erhebungen anzustellen, hielt ich für meine dritte Aufgabe.

I. Teil.

Die Verstümmelungsvorgänge.

1. Abschnitt.

Historisches und Kritisches.

Daß die Eidechsen in der Natur häufig eine Verstümmelung ihres Schwanzes erleiden, weiß man schon sehr lange. Auf welche Weise die Verstümmelungen zustande kommen, darüber bestehen ebenfalls schon lange Beobachtungen. Nach M. NEEDHAM (1750) werden die Eidechsen von den Kindern verstümmelt, die gern mit ihnen ein grausames Spiel treiben. Mir erzählten Bewohner des

eidechsenreichen Tessins, die Eidechsen bissen sich bei den Kämpfen der Begattungsperiode gegenseitig die Schwänze ab. Ich nahm diese Behauptung etwas skeptisch auf, fand sie aber später durch eine direkte Beobachtung GLÜCKSELIG's (1863) bestätigt. GLÜCKSELIG gibt sogar an, daß die männlichen Eidechsen im Liebestaumel auch den Weibchen den Schwanz abbeißen. Jedermann weiß schließlich oder hat es wohl auch selbst erfahren, daß der Schwanz einer verfolgten und an diesem gepackten Eidechse sehr leicht abbricht und in der Hand des Verfolgers zurückbleibt, während das verstümmelte Tier entflieht. Über die Natur dieses Vorganges machte man sich aber bis gegen das Ende des vorigen Jahrhunderts keine Gedanken und sofern man sich überhaupt dazu äußerte, sah man den Schwanzverlust der Lacertilier ohne weiteres als einen rein passiven Vorgang an. Die große Brüchigkeit des Schwanzes, für die man später in der Querteilung der Schwanzwirbel eine anatomische Grundlage fand, schien die leichte Verstümmelung genügend zu erklären. Man stellte sich vor, daß der brüchige Schwanz dem Tiere leicht auszureißen sei. Die den Schwanzverlust bewirkenden Kräfte wären in diesem Falle der Zug des den Schwanz packenden Verfolgers und der Gegenzug des sich flüchtenden Tieres. In dieser Weise fassen offenbar auch noch HYRTL (1853), LEYDIG und selbst 1885 noch FRAISSE unser Phänomen auf. Einzig RANKIN (1857) macht eine Bemerkung, die eine andere Anschauung von dem Vorgange verrät. Er sagt, der Schwanzverlust bei der Blindschleiche sei oft allein das Resultat „instinktiver Anstrengung“. RANKIN hält also offenbar die Schwanzverstümmelung bei *Anguis fragilis* für einen aktiven Vorgang, für eine Selbstverstümmelung. Er gibt aber keine nähere Erklärung und keine weitere Begründung. Erst FREDERICQ, der im Jahre 1882 mit seinen systematischen Untersuchungen über die von ihm Autotomie benannte Selbstverstümmelung der Tiere begann, machte auch die Verstümmelungsvorgänge am Lacertilierschwanz zum Gegenstand eingehenderer Untersuchungen und kam zu dem Ergebnis, daß es sich bei ihnen um eine Autotomie handle.

Den Begriff Autotomie definiert FREDERICQ nicht immer in genau gleicher Weise. Manchmal versteht er darunter bloß Selbstverstümmelung (*Mutilation active*), manchmal aber auch faßt er den Begriff enger als reflectorische Selbstverstümmelung, so z. B. in der Formulierung: „L'Autotomie ou mutilation par voie réflexe comme moyen de défense chez les animaux.“ Ich ziehe die erste Fassung unbedingt vor; denn es gibt Fälle von zweifellos will-

kürlicher Selbstverstümmelung, z. B. der von MORGAN (1907) oft beobachtete Fall des Einsiedlerkrebses: „Wird diesem Tier ein Bein distal von der Bruchstelle abgeschnitten, so kann es vorkommen, daß es zuerst nicht gleich abgeworfen wird; dann packt der Krebs mit den Scheren der ersten Beine den Stummel und zieht solange daran, bis das genügende Gegengewicht da ist, um das Bein an der präformierten Bruchstelle abwerfen zu können.“ Hier erfolgt die Selbstverstümmelung also doch offenbar willkürlich; sollte man deswegen nun diesen Fall nicht als Autotomie bezeichnen? Ich werde dementsprechend im folgenden von Autotomie immer im Sinne von bloßer Selbstverstümmelung sprechen, ohne daß damit über die Willkürlichkeit oder Unwillkürlichkeit des Vorgangs etwas präjudiziert sein soll. Der Begriff Autotomie ist aber damit noch nicht vollständig geklärt. Wenn es auch evident ist, daß man unter Autotomie nur eine aktive Verstümmelung, ein „Abwerfen“ eines Körperteils zu verstehen hat, und daß passives „Abreißen“ eines solchen nicht dazu gehört, so erhebt sich doch da eine Schwierigkeit. Zum passiven Abreißen eines Körperteils am lebenden Tiere ist natürlich nicht nur der Zug des Experimentators, sondern auch ein Gegenzug des Tieres notwendig (so wie beim toten Tier doppelseitiger Zug des Experimentators). Darin liegt aber nun eine aktive Muskeltätigkeit des Tieres; eine aktive Muskeltätigkeit des Tieres bei dem Verlust eines Körperteils wird aber in der Literatur vielfach als Kriterium der Selbstverstümmelung bezeichnet. Doch es ist klar, daß diese Definition ungenügend ist. Es kommt nämlich vor allem darauf an, welcher Art diese Muskeltätigkeit ist. Wenn man ein laufendes Pferd am Schwanze packt und ihm dabei ein Büschel Haare ausreißt, so hat zwar sicherlich eine aktive Muskeltätigkeit des Pferdes (sein Zug nämlich) die Verstümmelung bewirkt, aber dennoch wäre es unsinnig, hier von Selbstverstümmelung zu sprechen. Das Pferd hat eben die Schwanzhaare nicht „abgeworfen“, sondern „sie sind ihm ausgerissen worden“. Es geht deshalb auch nicht an, wie FREDERICQ (1893) das tut, als Autotomie das Phänomen zu bezeichnen, daß ein am Schwanze gefaßter wilder Vogel heftig zerrend einige Federn in unserer Hand zurückläßt, oder wie FRENZEL (1891) es tut, ohne weiteres von Autotomie zu sprechen, wenn eine am Schwanzende gepackte Haselmaus entfliehend, ein Stück ihrer Schwanzhaut preisgibt, wie (man verzeihe den Vergleich) Joseph sein Gewand der Frau Potiphar . . . Es gehört eben zum Begriff Autotomie nicht einfach eine aktive Muskeltätigkeit überhaupt sondern eine

besondersartige aktive Muskeltätigkeit an dem zu verstümmelnden Körperteil.

Wie ging nun FREDERICQ bei seinen Untersuchungen vor? Als Material diente ihm zunächst *Anguis fragilis*. Auf den Schwanz einer toten Blindschleiche ließ er vermittels Gewichten einen so lange zunehmenden Druck wirken, bis der Schwanz riß. Dies war erst bei einem Zuge von über 490 g der Fall. Die Blindschleiche hatte 19 g gewogen; der zum Bruche des Schwanzes erforderliche Zug betrug demgemäß mehr als das 25fache des Körpergewichtes. FREDERICQ schloß daraus sofort, daß beim Schwanzverlust der lebenden, am Schwanze gepackten Blindschleiche die mechanische Zerbrechlichkeit des Schwanzes, bzw. der bloße Zug nicht ausschlaggebend sein könnten, daß also der natürliche Verstümmelungsvorgang kein passiver sei, sondern eine Autotomie. Da — so wird dabei argumentiert — eine so große Kraft notwendig ist, damit der Schwanz passiv zerreißt, so wird dem lebenden Tier der Schwanz bei der Verstümmelung nicht ausgerissen (passive Verstümmelung), sondern es wirft ihn selbst ab (aktive Verstümmelung, Autotomie). Dieser Argumentation haben sich alle Autoren angeschlossen, die sich seither mit dem Schwanzverstümmelungsprobleme befaßten; FRENZEL (1891), der zeigte, daß der großen amerikanischen *Tupinambis teguixin*, wenn sie tot ist, der Schwanz ebenso schwer auszureißen ist wie eine Extremität, während der Schwanz des lebenden Tieres mit Leichtigkeit bricht, wenn man es an demselben packte, CONTEJEAN (1890), der FREDERICQ's Ergebnisse bestätigte und FAUSSEK (1900), der eine zusammenfassende Darstellung des Problemes gab. Diese Argumentation ist aber grundsätzlich zu verwerfen. So richtig es ist, am toten Tier die für eine rein passive Zerreißung des Schwanzes notwendige Zugkraft quantitativ zu bestimmen, so verkehrt ist es, sie mit dem Körpergewicht des Tieres in Relation zu setzen. Das Problem besteht in der Frage: Wird dem lebenden Tiere, das am Schwanze gepackt, diesen verliert, der Schwanz ausgerissen, oder wirft es ihn ab? Um diese Frage zu beantworten, müssen wir zwei Größen kennen, die miteinander zu vergleichen sind: die Kraft, die nötig ist, um den Schwanz rein passiv zu zerreißen und die Kraft, mit der das lebende am Schwanze gepackte Tier, das ja die größten Anstrengungen macht, um zu entfliehen, an diesem zieht, man kann auch sagen, die maximale Zugkraft des Tieres. Nur wenn die erste Größe die zweite übertrifft, ist man berechtigt, den Vorgang als Autotomie zu

betrachten. FREDERICQ hat nur die erste Größe bestimmt. Statt der zweiten maß er das Körpergewicht des Versuchstieres, einen gänzlich irrelevanten Faktor; denn wir wissen ja gut, daß die Zugkraft eines Tieres sein Körpergewicht weit übersteigen kann, und doch nur auf die Zugkraft kommt es hier an. Ja noch ein Weiteres. Unter den höchst komplexen Verhältnissen, unter denen sich in der Natur die Schwanzverstümmelung abspielt, wirkt auf den ergriffenen Schwanz nicht nur die maximale Zugkraft des Tieres, das sich bemüht zu entfliehen, sondern auch der lokale Druck der Finger oder des Gebisses des Verfolgers, der an sich keineswegs eine zu vernachlässigende Größe darstellt, gelingt es doch, wie ich ermitteln konnte, bei einer toten Eidechse leichter den Schwanz zwischen den Fingern zu zerquetschen, als ihn durch Zug zu zerreißen. Es hätte also eine Versuchsanordnung getroffen werden müssen, bei der ein Druck auf den Schwanz ganz fortfällt und nur der Zug des Tieres auf ihn einwirkt.

Eine solche Versuchsanordnung haben denn auch FREDERICQ und CONTEJEAN bei Eidechsen, wenn auch in anderer Absicht, nämlich um mit dem Druck einen den eventuellen Autotomiereflex auslösenden Reiz auszuschalten, tatsächlich getroffen. Sie nutzten aber diese Versuchsanordnung nicht methodisch aus und bauten ferner auf ihren Ergebnissen nicht klar diejenige Argumentation auf, die einen einwandfreien Autotomiebeweis hätte liefern können. Objektiv allerdings war der Ausfall ihrer Versuche möglicherweise für Autotomie beweisend. Eidechsen wurden an einem durch ein Pflaster am Schwanz befestigten Faden festgehalten und nun womöglich noch mit einem glühenden Stabe am Rumpfe berührt, so daß sie verzweifelte Anstrengungen machten, um zu entfliehen. Dabei übte ein solches Tier sicherlich auf den festgehaltenen Schwanz seine maximale Zugkraft aus. Aber es gelang ihm in den Versuchen CONTEJEAN'S und FREDERICQ'S nie, sich zu befreien; niemals brach unter diesen Bedingungen der Schwanz. Es war also die maximale Zugkraft des Tieres offenbar nicht ausreichend, um eine Schwanzruptur zu bewirken. Diese trat aber prompt ein, sobald nun der Schwanz selber gereizt wurde. Da kann die Ruptur, wie es scheint, nichts anderes gewesen sein, als eine Selbstverstümmelung. Objektiv lag also mit diesem Experiment der Beweis für die Möglichkeit einer Autotomie bei Eidechsen vielleicht tatsächlich vor, da in ihm unter Verhältnissen, die einen passiven Schwanzverlust anscheinend absolut nicht gestatteten (Ausschließung des Druckes durch die

Pflasterfesselung, Nachweis, daß die maximale Zugkraft des Tieres zur Verstümmelung nicht ausreichte, durch erfolglose Reizung am Rumpfe und den Extremitäten), da in ihm also unter solchen Verhältnissen dennoch jederzeit eine Ruptur möglich war, sobald nämlich eine direkte Reizung des Schwanzes stattfand (und nicht etwa nur eine mechanische, sondern auch z. B. eine thermische). Aber die Schilderung dieser Versuche durch FREDERICQ und CONTEJEAN ist nicht ganz klar. Beide geben nicht genau an, wo sie das Pflaster befestigten. CONTEJEAN (1890) sagt lediglich: „Des lézards attachés par la queue et excités avec un fer rouge ne rompent le membre qui les retient captifs que lorsqu'on le touche avec la baguette rouge.“ Und FREDERICQ gibt einmal (1888) an, daß er das Pflaster am Schwanzende angebracht habe, 1893 berichtet er über Versuche (oder einen Versuch?), in denen das Pflaster umgekehrt in der Nähe der Schwanzbasis befestigt gewesen sei. Sollte die Befestigung nun im Bereiche der ersten 4 Schwanzwirbel geschehen sein, so würde aber dadurch der betreffende Versuch jeder Beweiskraft beraubt, denn in diesem Bereich findet, wie sich aus meinen Untersuchungen ergeben hat und ich in dieser Arbeit noch ausführlich darlegen werde, weder jemals in der Natur eine Schwanzruptur statt, noch kann sich hier eine Autotomie vollziehen, da, wie wir eben später sehen werden, an den ersten 4—5 Caudalwirbeln die präformierten Bruchstellen fehlen. Da auch CONTEJEAN keine näheren Angaben über Art und Ort der Fesselung macht und überdies mit einem glühenden Stabe am Schwanz reizte, wobei die Mitwirkung eines lokalen Druckes ja nicht völlig auszuschließen ist, kann ich also nicht mit Bestimmtheit sagen, ob die betreffenden Versuche die Autotomie wenigstens faktisch bewiesen.

Ein anderer Ausfall dieser Versuche aber, die Eventualität, daß die gefesselte Eidechse auch schon bei Reizung am Rumpfe oder an den Extremitäten, bzw. ohne jede besondere Reizung durch Schwanzruptur sich aus der Pflasterfesselung befreien könnte, würde uns vollends vor ein neues Problem stellen. In einem solchen Falle würden wir nicht entscheiden können, ob der bloße Zug der Eidechse oder eine besondere Muskelaktion der maßgebende Faktor gewesen sei, ob das Tier „sich losgerissen“ oder ob es „den Schwanz abgeworfen“ habe, — solange wir die Größe der maximalen Zugkraft des Tieres nicht gemessen hätten. Und nun ist dieser Ausfall des Versuches nicht etwa bloß eine theore-

tische Möglichkeit, sondern von mir, wie ich vorgreifend bemerken will, tatsächlich oft beobachtet worden.

Um auch dieses Versuchsergebnis im Sinne einer Autotomie interpretieren zu können, erscheint eine Methodik notwendig, deren charakteristische Eigentümlichkeit in einer Bestimmung der maximalen Zugkraft der Eidechse liegt, und die, wie ich gleich hier erwähnen kann, mir die Selbstverstümmelungsnatur auch dieser Schwanzrupturen wahrscheinlich gemacht hat.

So ergibt sich die bemerkenswerte Situation, daß mich auch Beobachtungen, die denen CONTEJEAN'S und FREDERICQ'S gerade entgegengesetzt waren, zu den gleichen Ergebnissen führten, zu denen sie gelangt sind, weil ich mich einer anderen Argumentation und Methodik bediene.

Wie ich nun, wie gesagt, bei dem Fesselungsversuch nach FREDERICQ andere Beobachtungen machen konnte, als anscheinend CONTEJEAN und er sie gemacht haben, indem des öfteren es dem lediglich am Schwanze gefesselten Tiere ohne besondere Reize auf den Schwanz gelang, sich durch dessen Ruptur zu befreien, so scheint es, als ob damit ein Widerspruch zwischen jener Beobachtungen und den meinigen besteht. Tatsächlich braucht das schon deshalb nicht der Fall zu sein, weil ich die genannte Erscheinung nicht in allen, sondern nur in einem Teil der Fälle beobachtete (die allerdings von ausschlaggebender Bedeutung sind) und FREDERICQ und CONTEJEAN ja nicht angeben, wieviel Versuche sie gemacht haben. Aber es ist vor allem auch zu bedenken, daß eben, wie gesagt, FREDERICQ'S und CONTEJEAN'S Fesselung möglicherweise so weit proximal saß, daß eine Ruptur aus mechanischen Gründen dabei nicht stattfinden konnte, bis durch Reizung am Schwanze selbst ein weiterer Fixpunkt in seinem verstümmelbaren Teil geschaffen und so erst eine Ruptur ermöglicht wurde (was alles im Laufe meiner Darstellung noch besser verständlich werden wird).

Daß eine am Schwanze einfach festgehaltene Eidechse sich durch Bruch desselben befreien kann, hat übrigens auch schon FRENZEL (1891) angegeben; er hatte sich aber offenbar nicht der FREDERICQ'Schen Pfasterfesselung bedient, sondern den Schwanz mit den Fingern festgehalten, wobei, wie FREDERICQ (1891) richtig entgegen, es ohne besondere Aufsicht und Übung schwer ist, ein Drücken und eventuelles Zerquetschen des Schwanzes zu vermeiden. Ich muß noch nachtragen, daß FRENZEL in seiner nun mehrfach zitierten Arbeit im Gegensatz zu FREDERICQ der richtigen Problem-

stellung bezüglich der Autotomie sich annähert, ohne sie jedoch mit der nötigen Konsequenz durchgeführt und die Untersuchungen entsprechend gestaltet zu haben. Er sagt (p. 210): „Es gehört, wie wir schon sahen, eine große Kraft dazu, um ein Bein oder einen Schwanz zu zerreißen. Würde nun einfach eine Zugkraft ausgeübt (passive Verstümmelung d. Verf.), so müßte das Tier eine ebenso große Kraft aufwenden¹⁾, eine Kraft, die größer wäre als ein Glied des Beines oder ein Gelenk zu zerreißen. Jeder, der mir aber einen solchen Versuch nachmachen würde, wird mir bezeugen können, daß hierzu eine ganz beträchtliche Kraft erforderlich ist. Einer toten *Iguana* versuchte ich ihren ca. 8 cm dicken Schwanz zu zerreißen, sah aber, daß meine Kraft hierzu kaum ausreichte, und daß es ebenso schwer war, als eins der Beine zu zerreißen. Dennoch aber läßt eine *Iguana* niemals ein festgehaltenes Bein, stets dagegen den Schwanz zurück. Die Zugkraft müßte in dem Falle eine ganz außerordentliche sein und fast einer Menschenkraft gleichkommen. Dagegen widerspricht aber jede Erfahrung; denn hielt ich eine frisch gefangene *Iguana* an einem Hinterbein fest, so zerrte sie zwar gewaltig um zu entkommen, wäre aber kaum imstande gewesen, etwa 10 kg fortzuschleppen.“ An dem Vorgehen FRENZEL's ist nur zu bemängeln, daß er keine quantitativen Untersuchungen machte, daß er nicht untersuchte, welcher Kraft eine *Iguana* das Gleichgewicht halten kann. Immerhin legen FRENZEL's Beobachtungen die Auffassung der Lacertilierschwanzverstümmelung als einer Autotomie sehr nahe. Namentlich seine Bemerkung, daß die festgehaltene *Iguana* niemals ein Bein, stets dagegen den Schwanz zurückläßt, und besonders die folgende Beobachtung, auf die er im ferneren noch hinweist, daß eine am Schwanz festgehaltene Echse mit einer fast spielenden Leichtigkeit entflieht, ohne daß ein irgendwie wahrnehmbarer Ruck ausgeübt würde. Allerdings ist das einerseits eine rein subjektive Beobachtung und andererseits ist, wie schon mehrfach ausgeführt, bei diesem Vorgehen ein Druck auf den Schwanz kaum zu vermeiden. FRENZEL arbeitete eben mit bloßen Beobachtungen, statt mit Experimenten. Die bloße Beobachtung kann aber nur zur Erfassung einfacher und daher eindeutiger Naturerscheinungen genügen. Bei komplexen und daher vieldeutigen Vorgängen, wie es die Schwanzverstümmelung der Lacer-

1) Die Sperrungen in dem Zitat rühren von mir her.

tilier ist, kann nur die Isolation und Variation der Bedingungen, aus denen sich der Bedingungskomplex zusammensetzt, unter dem der Vorgang sich in der Natur abspielt, mit einem Worte das Experiment zu einer richtigen Interpretation verhelfen. Ein derartiges die Autotomie beweisendes Experiment ist von CONTEJEAN (1890) noch bei Eidechsen und von FREDERICQ bei *Anguis fragilis* gemacht worden (1883). Wie diese Forscher durch ihre Fesselungsversuche die aktive Natur bestimmter Schwanzverstümmelungen bei Eidechsen vielleicht objektiv bewiesen haben, ohne aber selbst auf ihren Ergebnissen eine richtige Argumentation aufzubauen, so hat FREDERICQ schon früher einen Versuch mit der Blindschleiche angestellt, der die gleiche Bedeutung hat, von FREDERICQ selbst aber gar nicht so gewürdigt wird. FREDERICQ gründet, wie wir zeigten mit Unrecht, den Autotomiebeweis für *Anguis fragilis* auf die Feststellung, daß der zum Zerreißen des Schwanzes erforderliche Zug das 25fache ihres Körpergewichtes beträgt. Mehr nebenbei dagegen und überdies mit einer unzutreffenden Interpretation erwähnt er folgenden Versuch, der in Tat und Wahrheit viel beweisender für das Vorkommen einer Selbstverstümmelung bei *Anguis fragilis* ist. Eine mit Daumen und Zeigefinger unweit vom Schwanzende gefaßte und freischwebend gehaltene Blindschleiche befreite sich auf heftiges Drücken der gepackten Stelle oder auf Abtrennen der Schwanzspitze mit einem scharfen Scherenschnitt durch Ruptur des Schwanzes proximal von der gefaßten Stelle, fiel somit zu Boden und entfloh. Wieder aufgenommen und der gleichen Prozedur unterworfen, zeigte sie das Verstümmelungsphänomen von Neuem. Dabei waren jedesmal vor der Ruptur charakteristische sförmige Krümmungen des Schwanzes zu beobachten, die FREDERICQ treffend als „mouvements de latéralité“ bezeichnet. — Während nun, wenn eine Blindschleiche unter natürlichen Verhältnissen ihren Schwanz verliert, d. h. wenn sie verfolgt in einem Erdloch zu verschwinden sucht und nun an dem noch hervorstehenden Schwanz ergriffen ein Stück von diesem in der Hand des Verfolgers zurückläßt, während in diesem Falle doch ein zweifellos starker Zug des Tieres vorliegt, der uns die Entscheidung zwischen passiver und aktiver Schwanzverstümmelung unmöglich macht, kommt bei dem freischwebenden Tier in dem geschilderten Versuch ein solcher Zug nicht in Betracht, ebenso, soweit Schnittreize angewandt wurden, auch kein lokaler Druck. Die Schwanzverstümmelung konnte demnach hier nur Autotomie sein. Nun lassen sich gegen diese Auffassung verschiedene Einwände erheben, die

aber, wie ich zeigen werde, nicht stichhaltig sind. Einmal kommt ja auch bei dem freischwebenden Tiere der Zug des eigenen Körpergewichtes in Betracht. Da aber durch FREDERICQ gezeigt wurde, daß dieses nur den 25. Teil des zur passiven Ruptur nötigen Zuges bildet, kann das eigene Körpergewicht an sich die Ruptur unmöglich bewirken. Nun aber macht das schwebende Tier auch allerhand Bewegungen, unter anderem zieht es sich oft herauf und läßt sich dann manchmal mit ziemlicher Wucht wieder fallen (dies meine eigene Beobachtung bei Nachprüfung des FREDERICQ'schen Versuches), wodurch der Zug des eigenen Körpergewichtes verstärkt wird. Eine Verstärkung auf das 25fache ist aber wohl nicht anzunehmen; mithin können Zugkräfte für die Ruptur hier nicht verantwortlich gemacht werden. Nun könnte man noch einwenden, daß doch noch eine Druckkraft hinzu kam, indem das Tier zwischen Daumen und Zeigefinger am Schwanze gehalten wurde. Es ist wahr, daß so ein geringer lokaler Druck vorhanden war, er kommt aber bei *Anguis fragilis* kaum in Betracht, da man, wie ich mich überzeugen konnte, hier mit Bewußtsein sehr stark drücken muß, um den Schwanz zu zerquetschen. Immerhin hätte FREDERICQ besser getan, das Tier an einem vermittelt Heftpflaster befestigten Faden aufzuhängen; dann wäre der Versuch exakter gewesen. Ein größerer Fehler war, daß FREDERICQ zur Auslösung der Ruptur auch Quetschreize verwandte; da aber auch Schnittreize sich wirksam erwiesen, so hat dieser Fehler praktisch keine Bedeutung. Wir kommen zu dem Resultate, daß durch den geschilderten Versuch von FREDERICQ die Möglichkeit einer Autotomie bei *Anguis fragilis* objektiv so ziemlich bewiesen wurde. Die subjektive Würdigung dieses Versuches durch FREDERICQ selber ist dagegen weniger einleuchtend, er betont weder die Zug- noch die Druckausschaltung. Da er auch Quetschreize verwandte, hatte er es offenbar auch gar nicht auf diese abgesehen. Er stellt vielmehr darauf ab, daß ohne besondere Reize keine Ruptur erfolgte, während sie auf besondere Reize hin prompt eintrat. Das beweist aber in Wirklichkeit doch gar nichts; einmal könnten besondere Reize verstärkte Bewegungen des Tieres und damit einen verstärkten Zug zur Folge haben und mithin so auch die Ursache einer passiven Verstümmelung werden; andererseits aber würde auch eine Ruptur ohne besondere Reizung nicht gegen Autotomie sprechen, da ja in solchem Falle auch der Zug selber, bzw. der Angststaffekt als Autotomie auslösender Reiz hätte gewirkt haben können.

Einen entsprechenden Versuch hat übrigens CONTEJEAN (1890)

auch mit Eidechsen gemacht. Er hing die Eidechse am Schwanz auf, schnitt das Schwanzende ab und reizte dann an der Wundfläche mit der galvanischen Pinzette, worauf Schwanzruptur erfolgte. Für den Autotomiebeweis als solchen verwertet aber CONTEJEAN diesen Versuch nicht. Er gibt ihn nur wieder zur Schilderung der Technik der elektrischen Reizung.

Nachdem FREDERICQ entschieden zu haben glaubte, daß die Schwanzverstümmelung der Lacertilier eine Autotomie sei, wandte er sich naturgemäß der Frage zu, ob diese unter dem Einfluß des Willens oder als ein Reflex erfolge. Der Weg, den er zur Lösung dieses zweiten Problems beschritt, war teilweise ein unrichtiger. FREDERICQ ging so vor, daß er bei dem in der schon beschriebenen Weise am Schwanz gefesselten Tiere die distal von der Fesselungsstelle gelegene Schwanzpartie durch Kneifen reizte, worauf, wie er angibt, der Schwanz sofort abbrach und zwar nicht etwa proximal von der Fesselungsstelle, sondern distal von ihr unmittelbar vor der Reizstelle. Das Tier erlangte auf diese Weise durch die Autotomie seine Freiheit nicht wieder. Daraus zog FREDERICQ — sehr mit Unrecht — den Schluß, daß die Autotomie ein unwillkürlicher Vorgang sei. „Die Natur“, sagt er, „läßt die Eidechse nicht entscheiden, ob der Schwanz geopfert werden soll oder nicht; es wird durch einen blinden Nervenmechanismus besorgt, jedesmal wenn die Schwanznerven gereizt werden“ (1893). Nun ist aber zunächst zu bedenken, daß für den Fall, daß FREDERICQ tatsächlich im Bereich der nicht verstümmelbaren Zone gefesselt haben sollte (vgl. S. 227), dem Tiere eine Ruptur beim besten Willen überhaupt unmöglich gewesen sein muß, und weiterhin ist es doch gar nicht gesagt, daß wenn der Wille bei dem Vorgang mitspielen würde, dieser auf die Befreiung des Tieres gerichtet sein müßte. Es wäre ja doch sehr gut möglich, daß das Tier nur die Absicht hätte, sich von dem gequälten Körperteil zu befreien, namentlich da in der Natur doch Reizstelle und Fesselungsstelle stets zusammenfallen. Das Versuchsergebnis FREDERICQ's spricht nur eventuell für eine geringe Intelligenz der Eidechse, aber nicht für die Reflexnatur der Autotomie. Ein anderer Versuch, den FREDERICQ machte, trifft das Problem weit besser. Nur findet sich in FREDERICQ's tatsächlichen Angaben ein merkwürdiger Widerspruch, der namentlich unter dem Gesichtspunkt meiner eigenen später zu schildernden Versuchsergebnisse eine besondere Bedeutung hat. In seiner 1888 in den *Travaux du Laboratoire de LÉON FREDERICQ* gegebenen Darstellung der Autotomie teilt

FREDERICQ mit, daß es ihm in einem Falle gelungen sei, bei einer ihrer Großhirnhemisphären beraubten Eidechse die Autotomie zu erzielen. Damit wäre, die Exaktheit der Versuchsdurchführung vorausgesetzt, wenigstens bewiesen, daß die Autotomie rein reflektorisch vor sich gehen kann. Das betreffende Reflexzentrum verlegt FREDERICQ in der genannten Arbeit zwischen Großhirn und Medulla oblongata mit der Begründung, daß nach der Entfernung des ganzen Gehirnes, also nach Dekapitation z. B. die Selbstverstümmelung nicht mehr möglich sei.“ „L'Autotomie ne se produit plus, si l'on enlève tout l'encéphale par décapitation par exemple“ (1888). Zwei Jahre später publizierte im Gegensatz dazu CONTEJEAN (1890) Versuche, nach denen die Autotomie nicht nur nach Dekapitation, sondern sogar fast nach Entfernung des ganzen Rumpfes bis zur Höhe der Hinterbeine noch möglich sei und versetzte demgemäß das Zentrum in das Lumbalmark. Der Widerspruch zu FREDERICQ's Angaben ist augenfällig. Trotzdem hat FREDERICQ 1891 in seiner Polemik gegen FRENZEL, der in der Autotomie keinen reinen Reflexvorgang erblickte, die Angaben CONTEJEAN's ohne weiteres akzeptiert, ohne deren Widerspruch zu seinen eigenen Resultaten irgendwie zu diskutieren. Hier ist ein dunkler Punkt des Autotomieproblems, auf den ich bei der Mitteilung und Diskussion meiner eigenen Versuche noch zurückkommen werde.

Wie eben angedeutet wurde, blieb FREDERICQ's und CONTEJEAN's Auffassung von der Reflexnatur der Autotomie nicht unwidersprochen. In einer 1891 im Archiv für die ges. Physiologie erschienen Arbeit (p. 312—214) behauptete FRENZEL, ohne sich auf eigentliche Experimente zu stützen, mehr aus allgemeinen Erwägungen heraus, es herrsche bei der Autotomie „eine eigentümliche Verquickung von freiem Willen resp. Instinkt und Reflex“ und daß wir bei niederen Tieren an Hand unserer gegenwärtigen Kenntnisse und Hilfsmittel noch gar nicht imstande seien zwischen Wille und Reflex zu unterscheiden (p. 204). FREDERICQ (1891) hat darauf richtig entgegnet und des Näheren ausgeführt, daß Krestiere mit zerstörten Schlundganglien und geköpfte Heuschrecken sich genau so verhalten, wie hirnlose Frösche, indem alle willkürlichen oder instinktmäßigen Bewegungen bei ihnen für immer aufgehoben, die Reflexe aber noch auszulösen seien¹⁾, und daß, da die Autotomie bei Krabben ohne

1) Ich kann es mir nicht versagen, hier noch die sehr einleuchtende Begründung anzuführen, die F. zu dieser Behauptung gibt: „Eine ge-

Schlundganglien und bei enthirnten Eidechsen noch gelinge, sie bei diesen ein reflektorischer Akt sei.

Wesentlicher sind die Einwände einer wenig bekannten Arbeit K. DAWYDOFF'S aus dem Jahre 1898 in den Travaux de la Société des Naturalistes à St. Pétersbourg, Vol. 29. DAWYDOFF, der seine Beobachtungen in der freien Natur auf einer Reise durch Palästina und Petro-Arabien anstellte, glaubt ebenfalls an eine Beteiligung des Willens bei der Selbstamputation des Lacertilierschwanzes. Er stützt sich dabei auf die folgende Beobachtung: „In einigen Gegenden Palästinas wächst ein stachliges Gebüsch, das am Boden entlang kriecht. Dieses ist so dicht, daß es gar nicht möglich ist, zwischen seinen Ästen einen Finger hindurch zu stecken, ohne diesen an seinen langen, spitzigen Dornen gestochen zu haben. Während der Verfolgung pflegen einige Eidechsen in diese Stachelgebüsche hineinzukriechen, wo sie Rettung vor dem Feinde finden. Sie kriechen in ein so dichtes Geflecht von Dornen und Stacheln, daß sogar die kleinste Eidechse von allen Reizungen erhalten muß. Öfters nachdem ich irgendeine größere Eidechse, z. B. *Eumeces* oder *Mabina* in ein solches Stachelgebüsch hineinverfolgt hatte, trat ich darauf; unter diesen Umständen konnte meine Eidechse nicht ungestochen bleiben, und infolgedessen, wenn der Autotomieakt ein Reflexakt wäre, bedingt bloß durch die Reizung des Schwanzes, hätte dieser unabwendbar abgeworfen werden müssen. Und was geschah? Die Eidechse lief davon mit erhaltenem Schwanz. Nun brauchte ich, nachdem ich sie eingeholt hatte, bloß den Schwanz mit der Hand zu berühren, so brach er sofort mit Leichtigkeit ab. Das gefangene Exemplar, oder wenigstens der in der Hand zurückgebliebene Schwanz wurde betrachtet, und trug immer die Spuren der Verwundung von den Stacheln des Gebüsches; also der Versuch verlief ganz richtig.“ Streng genommen besteht aber zwischen dieser Beobachtung und den Beobachtungen über die Reflexnatur der Autotomie von FREDERICQ und CONTEJEAN gar nicht unbedingt ein Widerspruch, sie ergänzen sich vielmehr. Wenn wir aus den

köpft Heuschrecke (*Stenobothrus*) atmet ruhig fort, behält genau ihre normale Körperhaltung, kehrt sich um, wenn man sie auf den Rücken oder auf die Seite legt, springt wie ein normales Tier davon, wenn man sie anrührt, wirft die Springbeine ab, wenn man diese ankneift usw. Die geköpft Heuschrecke wird aber nie eine willkürliche, spontane Bewegung ausführen und wird auf der Stelle sterben und austrocknen, wo man sie einmal hingesetzt hat.“

Untersuchungen FREDERICQ'S und CONTEJEAN'S wissen, daß die Autotomie als reiner Reflex verlaufen kann, so zeigt uns die Beobachtung DAWYDOFF'S höchstens, daß dieser Reflex, wie viel andere ja auch, unter besonderen Umständen irgendwie gehemmt werden kann, ganz abgesehen davon, daß Stichreize vielleicht überhaupt keinen adäquaten Reiz darstellen. Mehr darf aus dieser Beobachtung nicht gefolgert werden, und wenn DAWYDOFF sagt, im Gebüsch habe die Eidechse, da es unnütz gewesen wäre, darauf verzichtet, die Reizungen mit Autotomie zu beantworten, aber von der Hand des Feindes gefaßt habe sie aus dem Bewußtsein der unabwendbaren Gefahr heraus ihren autotomischen Muskelapparat bewußt in Tätigkeit gesetzt, so ist jedenfalls die letztere Behauptung durchaus unbegründet; höchstens könnte man noch an eine willkürliche Reflexhemmung im Gebüsch denken; deren Unterbleiben ist aber doch keinesfalls ein Willensakt. Das Wahrscheinlichste ist wohl, daß bei der in das Stachelgebüsch gehetzten Eidechse eine Shockwirkung oder irgendein Refraktärzustand den Autotomiereflex aufhob.

Bezüglich der Auslösung des Autotomiereflexes bei den Eidechsen hatte FREDERICQ angegeben, daß die Autotomie eintrete, „jedesmal, wenn die Schwanznerven gereizt werden“. Daß auch andere Einflüsse und Reize die Schwanzamputation bei den Lacertiliern hervorrufen können, ist FREDERICQ nicht bekannt gewesen. Erst DAWYDOFF (l. c.) hat darüber ausführliche Beobachtungen publiziert, auf die wir gleich näher eingehen wollen. Aber bereits RANKIN (l. c., p. 110), den wir schon einmal erwähnten, macht eine sonderbare Bemerkung, die in dieser Richtung gedeutet werden muß. Er sagt von der Blindschleiche „If violently seized by the body, the tail is, nevertheless, the part thrown off“. DAWYDOFF gibt nun an, daß man das Abwerfen des Schwanzes bei Eidechsen zuweilen nach einem starken Stich in den Kopf, Hals oder Rücken, nach einem heftigen Druck auf den Körper, überhaupt auf einen heftigen Schmerz hin, beobachten könne. Ja er ist sogar „buchstäblich überzeugt, daß in anderen Fällen die Eidechse durch das Bewußtsein der nahen Gefahr so aufgeregt wird, daß sie, ohne die Berührung am Schwanz abzuwarten, ihn bei Annäherung der Hand des Feindes u. dgl. abwirft“¹⁾. Er glaubt, solche Fälle selbst beobachtet zu haben, kann sich aber doch nicht mit Sicherheit für

1) Von mir gesperrt.

sie verbürgen. „Es versteht sich von selbst“, schließt er, „daß, wenn bloß die letzte Beobachtung der Wirklichkeit entspricht, die Theorie des Reflexes im Autotomieproblem unbedingt wird ersetzt werden müssen durch die Anerkennung der Willkürlichkeit dieses Aktes parallel mit der Äußerung der Reflexwirkung in anderen Fällen.“ Das ist nun aber offenbar ein Irrtum; denn Reflexe erfolgen nicht nur auf lokale Reize, sie können auch durch psychische Vorgänge ausgelöst werden. Derartige „psychogene Reflexe“, deren anatomisches Substrat in einer Verbindung zwischen den Empfindungsbezirken der Großhirnrinde und den Reflexzentren zu suchen ist, sind uns am menschlichen Körper gut bekannt. Ebenso könnten Schmerz und Schreck auch bei der Eidechse reflexauslösende Wirkung haben. Die immer vorhandene Möglichkeit eines derartigen psychogenen Reflexes kann die Deutung gewisser Versuche unmöglich machen, was sich im folgenden Abschnitt meiner Arbeit noch zeigen wird.

DAWYDOFF'S Beobachtung hätte aber, wenn sie authentisch wäre, noch eine andere, viel größere Bedeutung. Sie würde nämlich den Schwanzverlust der Eidechsen unter diejenigen Verstümmelungsvorgänge einzureihen erlauben, die als eindeutige durch bloße Beobachtung richtig erfaßt werden können, wie z. B. die Verstümmelungsvorgänge bei Crustaceen, Asteroiden und Lumbriciden, die sich gelegentlich so gestalten, daß die Verstümmelung ganz von selbst stattfindet, ohne daß man den betreffenden Körperteil irgendwie zu packen oder festzuhalten braucht, also zweifellos eine Selbstverstümmelung ist, die durch keine Experimente mehr verifiziert zu werden braucht! Aber solange die Vermutung DAWYDOFF'S nicht sicher bestätigt ist, ist die experimentelle Erforschung des Autotomieproblems bei den Lacertiliern unerläßlich.

Die Auffassung der Schwanzverstümmelung bei den Lacertiliern als einer Autotomie führte FREDERICQ, FRENZEL und FAUSSEK dazu, im Gegensatz zu der naheliegenden Annahme einer besonderen Brüchigkeit des Lacertilierschwanzes eine solche offenbar zu bestreiten. Sie stützten sich dabei einmal auf FREDERICQ'S Untersuchungen über die Zerreißbarkeit des Blindschleichenschwanzes und FRENZEL'S entsprechende Beobachtungen an Tupinambis, vor allem aber lag dieser Auffassung wohl die Vorstellung zugrunde, daß zwischen besonderer Brüchigkeit einerseits und Selbstverstümmelungsvermögen andererseits eine Alternative bestehe. Nun beweisen die erwähnten qualitativen Untersuchungen FRENZEL'S und selbst die quantitativen Er-

mittelungen wenig, da sie nur absolute Werte und keine Vergleichswerte von nicht autotomierenden Echsen liefern, abgesehen davon, daß diese Forscher nur die Beanspruchung auf Zug untersuchten; die unausgesprochene Anschauung aber, daß das Vermögen der Autotomie eine besondere Brüchigkeit des betreffenden Körperteiles ausschließe, ist unbegründet, da im Gegenteil eine besondere Brüchigkeit die Autotomie sehr erleichtern muß. Diese Meinung spricht auch DAWYDOFF aus, der auch schon den richtigen Gedanken hatte, einen Vergleich zwischen der relativen Festigkeit des Schwanzes autotomierender und nicht autotomierender Echsen anzustellen; es ergab sich denn auch, „daß nur bei denjenigen Formen, welche überhaupt nicht autotomieren, die Schwänze bei den toten Tieren mit ungeheuer großer Mühe abreißen“. Leider hat DAWYDOFF diese Versuche nicht quantitativ ausgestattet. Bei den Lacertiliern, worauf ich bereits hinwies, wie bei vielen anderen autotomierenden Tieren, finden sich an den betreffenden Körperteilen präformierte Bruchstellen, in deren Bereich die Autotomie erfolgt.

In engem Zusammenhang mit dem Problem der relativen Brüchigkeit von der Autotomie unterliegenden Körperteilen steht auch die Frage, ob diese präformierten Bruchstellen mit dem *locus minoris resistentiae* für Zug zusammenfallen, d. h. ob bei entsprechender passiver Verstümmelung (am toten Tier) der Bruch ebenfalls an diesen präformierten Stellen erfolgt. Bei Heuschrecken und Krabben ist das nach Untersuchungen FREDERICQ's und FRENZEL's an toten, ja sogar nur an matten Tieren in der Regel nicht der Fall, ein Resultat, das hier die Eigenartigkeit des natürlichen Verstümmelungsprozesses im Leben eben als einer Autotomie noch augenfälliger macht. Bei den Lacertiliern ist dieser Punkt bisher nicht untersucht worden; ich habe es als meine Aufgabe betrachtet, diese Lücke auszufüllen.

Für die Aufklärung der Mechanik der Selbstamputation des Schwanzes ist von Bedeutung, ob diese auch an einem frei flottierenden Schwanz stattfinden kann. Die bisherigen Angaben darüber sind nicht ganz klar und scheinen sich manchmal zu widersprechen. FREDERICQ sah, wenn er bei seinem Fesselungsversuch distal von der Fesselungsstelle den Schwanz reizte, die Ruptur dicht oberhalb der Reizstelle, aber noch distal von der Fesselungsstelle eintreten, also scheinbar im Bereiche des frei flottierenden Schwanzendes. Er reizte aber durch Kneifen und schuf dadurch doch auch im Bereich der distal von der Fesselungsstelle gelegenen Schwanzpartie

einen Fixpunkt. Unter diesem Gesichtspunkt löst sich auch der sonst scheinbar vorhandene Widerspruch dieser Angabe zu der Mitteilung CONTEJEAN's, daß man den Schwanz einer Eidechse (thermisch!) reizen könne, ohne seinen Bruch zu bewirken, sofern man ihm volle Bewegungsfreiheit läßt: „On peut aussi, avec un chalumeau, brûler la queue d'un Lézard sans la faire tomber, si cet organe est laissé libre de tout mouvement“ (1890). Eher läßt sich diese Angabe mit derjenigen FRENZEL's (1891) nicht vereinigen, daß man mitunter einer Eidechse einen Teil des Schwanzes zerquetschen könne, ohne daß er beim Festhalten immer sofort abfalle, und daß die davon gelaufene Echse später ganz von sich aus (also bei frei flottierendem Schwanze) das verletzte Ende abwerfe. Allerdings glaube ich, ist auch das nur ein scheinbarer Widerspruch; es handelt sich in diesem Falle nämlich wohl kaum um ein Abwerfen, um eine Autotomie, sondern doch wohl nur um ein einfaches passives Abfallen des abgequetschten Schwanzendes. Unvereinbar mit der Angabe CONTEJEAN's wäre nur die Authentizität der Beobachtungen DAWYDOFF's über den psychogenen Autotomiereflex, die aber nicht präzise genug und bisher unbestätigt sind.

Mit dem Problem der relativen Brüchigkeit des Lacertilierschwanzes hängt auch eine Frage zusammen, die bisher noch gar nicht aufgeworfen wurde. Ist nämlich, den Beweis, daß eine Echsenfamilie der Autotomie fähig ist, vorausgesetzt, auch ihr Schwanzverlust in der Natur immer faktisch eine Autotomie? Wenn FAUSSEK (1900) nach Schilderung der Schwanzverstümmelung einer von einer Katze angegriffenen Eidechse sagt: „Dabei glaubt der Zuschauer gewöhnlich, die Katze habe mit ihren Krallen und Zähnen den Eidechsen Schwanz abgerissen. In Wirklichkeit ist es aber ganz anders. Es ist nicht die Katze, welche der Eidechse den Schwanz nimmt, sondern diese selbst ist es, welche ein Stück ihres Schwanzes abbricht . . .“, so ist das eine voreilige Behauptung. Von den schweren Mängeln der zu seiner Zeit bestehenden Beweisführung für die Lacertilierautotomie schon ganz abgesehen, war doch im besten Falle nur bewiesen, daß die Echsen autotomieren können, nicht aber daß jeder Schwanzverlust bei ihnen, bei jeder Echsenart und namentlich der Schwanzverlust in der Natur immer eine Autotomie ist. Ich habe Versuche angestellt, die gestatten, dieser Frage näherzutreten. Es wird im folgenden Abschnitt davon noch die Rede sein.

Es ist hier der Ort, darauf hinzuweisen, daß auch die gelungenen Versuche von FREDERICQ und CONTEJEAN über Autotomie an des

Großhirns beraubten Eidechsen nur beweisen, daß die Selbstverstümmelung bei den Lacertiliern als reiner Reflex verlaufen kann, nicht aber auch, daß jeder Fall von Autotomie bei ihnen auch reflektorisch sein muß. Man hat sich das bisher nie klar gemacht. Es gibt aber doch sicher Muskelaktionen, die sowohl reflektorisch, wie willkürlich ausgeführt werden können, und es ist grundsätzlich durchaus möglich, daß auch die Autotomie der Lacertilier hierher gehört.

Daß bei der Schwanzverstümmelung der Lacertilier der Bruch immer inmitten eines Wirbels erfolgt, scheint noch nicht allzu lange bekannt zu sein. Jedenfalls gibt 1834 GACHET, dem die anatomischen Eigentümlichkeiten des Regenerates bereits wohl bekannt sind, noch an, daß dieses sich an den Gelenkknorpel des letzten Wirbels des normalen Schwanzabschnittes ansetze. Erst HYRTL (1853) und später H. MÜLLER (1864) haben hier offenbar zuerst die wirkliche Sachlage erkannt.

Daß bei dem Bruch des Schwanzes die Muskeln immer an dem Übergang in ihre Sehnen zerreißen und niemals ein Zerreißen der Muskelfasern selbst stattfindet, teilt FREDERICQ 1886 mit. Demgemäß stehen am abgebrochenen Schwanzstück die Muskeln reusenförmig hervor (DAVENPORT HOOKER, 1910).

Das Amputat zeigt unmittelbar und eine kurze Zeit nach dem Verstümmelungsakt heftige Bewegungen, wie man jedenfalls schon lange weiß. 1817 finden wir eine entsprechende Angabe von Bosc, und alle neueren Darstellungen der Schwanzverstümmelung bei Lacertiliern tun dieses Phänomenes besondere Erwähnung. 1883 gibt FREDERICQ an, daß nach Zerstörung des Rückenmarkes im Amputat die automatischen Bewegungen sofort aufhören. Zur Erklärung des ganzen Phänomens findet sich in der Literatur nur wenig. FRAISSE (1885) hält die Bewegungen in der Hauptsache für Reflexbewegungen, ohne aber eine Begründung dafür zu geben. Meine Anschauung über dieses Problem werde ich im folgenden Abschnitt darlegen.

Daß auch amputierte Regenerate die automatischen Bewegungen machen, sofern ihnen noch ein kleines Stück des normalen Schwanzabschnittes anhängt, beschrieb 1864 H. MÜLLER. Seine Beobachtung ist seither oft bestätigt worden. Wiederum versucht FRAISSE eine Erklärung. Im regenerierten Schwanz finden sich keine Spinalganglien; solche birgt jedoch das noch anhängende Stück normalen Schwanzes. Diese letzten Spinalganglien aber hält FRAISSE für die

„Centren der automatischen Bewegungen“. Eine einleuchtende Begründung muß man auch hier vermissen.

An isolierten Regeneraten konnte H. MÜLLER mit einer einzigen Ausnahme keine Bewegungen mehr entdecken. Im Gegensatz dazu konstatierte in neuerer Zeit DAVENPORT HOOKER (1912) auch an solchen Amputaten noch Bewegungen, allerdings nur ein leises Vibrieren. Eine Erklärung gibt er nicht. Wir werden im folgenden Abschnitt auf das ganze Problem noch einmal zurückkommen haben.

Über die Verstümmelungsvorgänge an Lacertiliern mit regenerierten Schwänzen liegen bisher nur ungenügende Beobachtungen und recht unklare Darlegungen vor. DAWYDOFF (1898) gibt an, der neue Schwanz sei mechanisch weniger brechbar und autotomiere schwächer als der alte. Er autotomiert aber, wie ich doch auch an dieser Stelle schon sagen muß, in Wirklichkeit gar nicht. Im Bereich des normalen Schwanzabschnittes kann aber auch ein Tier mit Regenerat noch glatt autotomieren, was angesichts der anatomischen Verhältnisse ganz natürlich ist, und in diesem Falle, d. h. insoweit Autotomie überhaupt stattfindet, ist sie auch keineswegs schwächer. Die genannte Angabe DAWYDOFF's ist daher nicht recht verständlich. Das gleiche gilt von den Ausführungen RIGGENBACH's (1902) über diesen Punkt: „... es mag somit fraglich erscheinen, ob ein regenerierter Schwanz überhaupt noch verstümmelt werden kann. Jedenfalls kommt eine zweite Selbstverstümmelung selten vor. Sie ist dann wohl nur deshalb möglich, weil der Ersatzstrang sehr brüchig ist.“ Unzutreffend und auch unklar erscheint mir auch die Angabe E. MÜLLER's (1896): „Außerdem funktioniert die Einrichtung nur ein Mal, denn den nachgewachsenen Schwanz kann die Eidechse nicht mehr abstoßen.“

Die Verstümmelungsvorgänge am Lacertilierschwanz stehen in enger Beziehung zum Allgemeinzustand, zur ganzen Vitalität der Tiere. Daß geschwächte Individuen des Schwanzverlustes nicht fähig sind, betont zuerst CONTEJEAN; in seiner nun mehrfach zitierten Arbeit legt DAWYDOFF diese Verhältnisse ausführlich dar: Die Tag-eidechsen *Lacerta*, *Ophiops*, *Eremias*, *Acanthodactylus* u. a. autotomieren während des Tages kräftig, gegen Abend nimmt dies Vermögen ab, um schließlich während der Nacht häufig ganz zu erlöschen. Gerade umgekehrt verhalten sich Geckos mit nächtlicher Lebensweise. Ein und dieselbe Eidechsenart autotomiert in den nördlichsten Gegenden ihres Verbreitungsgebietes erheblich schwächer,

als in den südlichsten, sofern das Verbreitungsgebiet ausgedehnt genug ist. DAWYDOFF konstatierte das bei *Lacerta agilis*, die einerseits im Norden Rußlands, andererseits noch in Syrien vorkommt. Nicht nur die horizontale, auch die vertikale Verbreitung einer Lacertilierart ist nach DAWYDOFF von Bedeutung für ihr Selbstamputationsvermögen. Bergbewohnende *Gongyllus ocellatus* autotomieren unvergleichlich schwächer, als die die heißen Täler bewohnenden Vertreter derselben Art. Dasselbe konstatierte er auch an *Lacerta muralis*. Er knüpft an diese Beobachtung noch eine Betrachtung; die mir irrig erscheint. *Lacerta muralis* sei, so führt er aus, vor verhältnismäßig kurzer Zeit aus den kühlen Gebirgsgegenden Syriens in das heiße Jordantal übergesiedelt, und doch habe diese kurze Zeit schon genügt, um einen Einfluß auf den Grad ihres Selbstverstümmelungsvermögens auszuüben. Es hängt aber doch, meine ich, dieses einfach von der jeweiligen Temperatur der Umgebung ab, sodaß an ein und demselben Orte die Stärke der Verstümmelungsphänomene mit der Jahreszeit wechselt. Die Mauer-eidechse des Jordantales dürfte doch wohl ins Gebirge gebracht, jederzeit ebenso schwache Verstümmelungsphänomene aufweisen, wie eine dort einheimische und umgekehrt.

Es sei mir nun noch gestattet, am Schluß dieses historisch-kritischen Abschnittes eine Gruppe von Verstümmelungsvorgängen in den Kreis der Besprechung zu ziehen, die zwar nicht die Lacertilier betrifft, aber so viel grundsätzliches Interesse bietet, daß sie verdient, hier erörtert zu werden. Es handelt sich um Verstümmelungsprozesse am Schwanz gewisser Mäuse, die zum Teil denen am Lacertilierschwanz außerordentlich ähnlich sind und deren bisherige Behandlung in der Literatur teilweise die herrschende unzulängliche Methodik auf diesem Gebiete deutlich kennzeichnet. Wir erwähnten bereits den Fall der Haselmaus, die am Schwanz gepackt uns oft ein Stück der Schwanzhaut zurückläßt und verwarfen FRENZEL'S auf keinerlei Untersuchungen gegründete Auffassung dieses Vorganges als Autotomie. In der Tat haben die Untersuchungen von CUÉNOT (1907) und HENNEBERG (1910) über diese Erscheinung, die auch noch bei vielen anderen Mäusegattungen vorkommt, eher das Gegenteil wahrscheinlich gemacht, indem es sich vermutlich um rein passives Zerreißen der Schwanzhaut handelt. Das wird von beiden Autoren ausdrücklich betont. Aber sie benennen den Vorgang dennoch Autotomie. HENNEBERG ist sich dieses Widerspruches auch bewußt: „Danach könnte man zweifeln, ob man

hier überhaupt von Autotomie sprechen darf . . . Ergreift man ein laufendes Pferd, um es festzuhalten, am Schwanz und reißt hierbei ein Bündel Haare aus, so wird niemand diesen Vorgang als Autotomie bezeichnen. Bei der Waldmaus aber erfolgt der geschilderte Mechanismus unter solchen äußeren Bedingungen und so prompt, daß man ohne weiteres geneigt ist, ihn mit der Autotomie der niederen Tiere zu vergleichen. Nennt man also den geschilderten Vorgang bei der Waldmaus und bei den weiter unten erwähnten Nagern Autotomie, wie dies hier, da einmal diese Bezeichnung für jene eingeführt ist, geschehen soll, so muß man sich des Unterschiedes, der zwischen dieser Erscheinung bei den Säugern und bei den niederen Tieren besteht, durchaus bewußt sein.“ Ich meine, diese Auffassung ist nicht die richtige. Die wahllose Anwendung der Bezeichnung Autotomie auf alle möglichen Verstümmelungsvorgänge ist durch nichts, auch nicht durch eine falsche Tradition zu rechtfertigen; sie muß unbedingt zur Begriffsverwirrung auf diesem Gebiete führen. Wie begründet nun aber HENNEBERG seine Auffassung der Mäuseschwanzverstümmelung als eines passiven Vorganges, „der lediglich durch den Zug erfolgt, dem die Schwanzhaut ausgesetzt wird“? Das auf einer glatten Unterlage laufende Tier weist am Schwanze gepackt das Verstümmelungsphänomen nicht auf, während dies wohl der Fall ist, wenn man das Tier auf eine rauhe Unterlage setzt. Meines Erachtens spricht das nicht unbedingt gegen Autotomie, denn es könnte auch für ein Abwerfen der Schwanzhaut ein fester Stützpunkt notwendig sein. Noch schwieriger gestaltet sich die Interpretation der folgenden Ergebnisse HENNEBERG's, wenn er selbst auch meint, daß sie die passive Natur des Vorgangs auf einfache Weise bezeugen. Bei frei am Schwanze schwebend gehaltenen Waldmäusen konnte HENNEBERG in der Regel keine Zerreißung der Schwanzhaut konstatieren, in einigen Fällen ereignete sie sich aber doch, nämlich dann, wenn das Tier sich besonders heftig hin und her schleuderte. Es liegt hier nahe, einen Vergleich mit dem auf Seite 10—11 geschilderten und diskutierten Versuch FREDERICQ's an *Anguis fragilis* anzustellen. Daß das frei in der Luft schwebende Tier nicht gut einen Zug auf den Schwanz ausüben kann, gilt für die Maus, wie für die Blindschleiche. Immerhin ist natürlich auch hier insofern ein Zug vorhanden, als das eigene Körpergewicht des Tieres einen solchen ausübt. Aber wenn dieser Zug genügen würde, müßte die Verstümmelung auch bei dem entsprechend aufgehängten toten Tier sich ereignen, was bei Blind-

schleichen ebenso wenig der Fall ist, wie HENNEBERG es bei seinen Waldmäusen beobachten konnte. Daß der Zug des eigenen Körpergewichtes nicht genügen kann, um die Zerreißung zu bewirken, geht auch schon daraus hervor, daß der zur Zerreißung notwendige am toten Tiere ermittelte Zug das Körpergewicht weit übertrifft. Er beträgt bei der Blindschleiche das 25fache, wie FREDERICQ ermittelte, bei den Waldmäusen nach den Angaben HENNEBERG's mindestens das 2,5fache und durchschnittlich das 10fache. Wenn es auch nicht leicht verständlich ist, wie das Hin- und Herschleudern des Körpers ein rein passives Zerreißen der Schwanzhaut hätte bewirken können, nachdem doch bei diesen Tieren das Körpergewicht 2,5mal bis über 10mal so klein ist, als der zum Zerreißen der Schwanzhaut erforderliche Zug, so wird man da schon annehmen müssen, daß bei diesen sicher sehr komplizierten Bewegungen der Maus außer dem einfachen Zug des Körpergewichtes auch noch andere mechanische Faktoren mitspielten, die es gestatten würden, den Vorgang dennoch als rein passive Verstümmelung aufzufassen. Auf solche Faktoren habe ich bei Besprechung des FREDERICQ'schen Versuches an *Anguis fragilis* schon hingewiesen. Dort aber spielen diese Faktoren keine entscheidende Rolle, während sie das hier offenbar tun. Es kommt noch hinzu, daß bei der frei schwebenden Blindschleiche der Schwanzruptur charakteristische Krümmungsbewegungen des Schwanzes, die „mouvements de latéralité“ FREDERICQ's vorhergehen, wie ich sie, was ich vorgreifend bemerken will, für die Fälle von zweifellos echter Autotomie bei Eidechsen bezeichnend gefunden habe, während bei den Waldmäusen ein Hin- und Herschleudern des ganzen Körpers zur Verstümmelung führt.

Näher kann ich auf diesen Punkt im Rahmen dieser Ausführungen nicht eingehen.¹⁾

Außer den genannten, wie wir sahen, nicht ganz eindeutigen Beweisen für die passive Natur der Schwanzverstümmelung bei Mäusen führt HENNEBERG für seine Auffassung einen Versuch an, der mir als das experimentum crucis erscheint. HENNEBERG ermittelte nämlich, daß die Waldmaus einem Zuge von 230—280 g Widerstand leisten kann, während die Schwanzhaut bereits bei einem Zuge von 80—170 g Belastung reißt. Danach ist der bloße

1) Daß CUÉNOT hier zu ganz anderen Ergebnissen kommt, als HENNEBERG, trägt dazu bei, die Sache noch weiter zu komplizieren.

Zug des am Schwanze gepackten Tieres, das sich bemüht freizukommen, genügend, um die Verstümmelung der Schwanzhaut herbeizuführen. Durch diesen Teil ihrer Beweisführung erhält die Arbeit von HENNEBERG in methodischer Hinsicht grundlegende Bedeutung. Die Technik allerdings war meiner Ansicht nach nicht richtig, da HENNEBERG die Mäuse zur Ermittlung ihrer maximalen Zugkraft in eine Drahtspirale setzte, sie aber doch so unter unnatürliche Verhältnisse brachte und sicherlich viel zu hohe Werte erhielt.

Bei einem Teil meiner im folgenden Abschnitt zu schildernden Untersuchungen an Eidechsen habe ich, wenn auch in der Technik verbessert, so doch im Prinzip die gleiche Methodik, wie HENNEBERG hier verwandt, von der ich überzeugt bin, daß sie für derartige Experimente grundsätzlich die angemessenste ist und in allen entsprechenden Fällen daher auch praktisch versucht werden muß.

Die neueste Arbeit über angebliche Autotomie bei Säugern: „Autotomy of the tail in Rodents“ von B. SUMNER und H. H. COLLINS (1918) bringt ein namentlich im Hinblick auf die Verstümmelungsvorgänge bei Lacertiliern hochinteressantes Tatsachenmaterial, das aber keiner experimentellen Analyse unterworfen ist.

Von SUMNER und COLLINS untersuchte kalifornische Taschenmäuse (*Perognathus*) weisen ein Verstümmelungsphänomen auf, das weit über das bisher bei Mäusen bekannte hinausgeht, indem sie am Schwanze gepackt nicht bloß ein Stück der Schwanzhaut einbüßen, sondern dem Angreifer, gerade wie eine Eidechse, ein Stück kompletten Schwanzes zurücklassen. Dabei erfolgt die Ruptur, ganz entsprechend, stets inmitten eines Schwanzwirbels und „kann der Schwanz anscheinend an jedem Punkte seiner Länge abgebrochen werden“. Ferner erwiesen sich nicht alle untersuchten Individuen der Verstümmelung fähig, bei solchen, die durch lange Gefangenschaft geschwächt waren, blieb sie aus. „Jedoch, wenn der Vorgang überhaupt eintritt, geht er so plötzlich vor sich, daß man sich verwundert fragt, wie es geschehen konnte.“ Immerhin konnte in mehreren Fällen der Vorgang doch genauer beobachtet werden, und zwar nahm man vor der Ruptur in einigen Fällen wirbelnde Bewegungen des ganzen Körpers, in anderen solche des Schwanzes wahr; es gab aber auch andere, in welchen das Abbrechen durch plötzlichen Sprung erfolgte. Durch solche Vielgestaltigkeit des Verstümmelungsvorganges scheint mir die Schwanzverstümmelung dieser Mäuse noch verwickeltere Probleme zu bieten, als die Verstümmelungsprozesse am Lacertilierschwanz. An den kalifornischen Mäusen ein-

gehende experimentelle Untersuchungen vorzunehmen auf Grund einer Problemstellung und Methodik, wie ich sie im folgenden Abschnitt entwickeln werde, erscheint mir zurzeit als eine der wichtigsten Aufgaben der Autotomieforschung.

Es sei mir nunmehr gestattet, die in diesem Abschnitt entwickelten wesentlichsten Anschauungen noch kurz zusammenfassen.

1. Die in der Natur so häufige Schwanzverstümmelung der Lacertilier wurde bis gegen das Ende des vorigen Jahrhunderts im allgemeinen ohne eigentliche Begründung als passiver Vorgang aufgefaßt. Das Jahr 1883 brachte hier einen völligen Umschwung, indem zu diesem Zeitpunkt die systematischen Untersuchungen FREDERICQ's begannen, die ihn zur Auffassung der Lacertilierschwanzverstümmelung als einer Autotomie führten.

2. Die Definition des Begriffes Autotomie und seine Verwendung durch FREDERICQ sind zu beanstanden; sofern bei einer Verstümmelung eine Muskeltätigkeit des Tieres erfolgt, muß sie, damit man von Autotomie sprechen darf, besonders geartet sein und sich an dem zu verstümmelnden Körperteil selbst abspielen; dieser muß wirklich „abgeworfen“ werden. Fälle, wie der Schwanzfederverlust wilder Vögel, die am Schwanze gepackt, heftig zerren, um zu entkommen und ähnliche sind daher von FREDERICQ und anderen mit Unrecht der Autotomie zugerechnet worden. Ferner darf nicht, wie das bei FREDERICQ geschieht, der Begriff Autotomie etwas über die Willkürlichkeit oder Reflexnatur des Vorgangs präjudizieren.

3. Die von FREDERICQ ermittelte Tatsache, daß bei der Blindschleiche zum passiven Zerreißen des Schwanzes das 25fache ihres Körpergewichtes notwendig ist, beweist für die aktive Natur ihrer Schwanzverstümmelung unter natürlichen Verhältnissen nichts, da man die maximale Zugkraft der lebenden Blindschleiche kennen müßte, um sie mit dem obigen Werte vergleichen zu können, während das Körpergewicht hier vollkommen irrelevant ist.

4. Dagegen hat für die Deutung eines anderen Versuches von FREDERICQ an *Anguis fragilis* die Kenntnis des Körpergewichtes eine große Bedeutung: wenn eine frei am Schwanz schwebend gehaltene Blindschleiche nach Reizung der Schwanzspitze unter Schwanzruptur zu Boden fällt, so kann infolge seiner relativen Kleinheit der Zug des eigenen Körpergewichtes nicht die Ursache gewesen sein. Da an einen heftigen Muskelzug des Tieres in dieser Lage kaum zu denken ist, darf man den Vorgang wohl als Autotomie deuten. FREDERICQ selbst aber hat diesen Versuch gar nicht in dieser Weise ver-

wertet. Einen ähnlichen Versuch, aber gleichfalls ohne ihn für den Autotomiebeweis zu verwerten, hat CONTEJEAN an Eidechsen gemacht.

5. Die Feststellung FRENZEL's, daß einer toten *Iguana* der Schwanz sich nur „sehr schwer“ ausreißen läßt, beweist für die aktive Natur ihres Schwanzverlustes unter natürlichen Verhältnissen grundsätzlich nichts, einmal schon weil sie nicht quantitativ ist, vor allem aber wiederum, weil ein Vergleich mit der maximalen Zugkraft des Tieres fehlt und endlich, weil unter natürlichen Bedingungen noch ein lokaler Druck des Angreifers auf den Schwanz hinzukommt.

6. Dieser Druck muß bei Experimenten über Autotomie ausgeschaltet werden. Eine derartige Versuchsanordnung schuf FREDERICQ mit seiner Pflasterfesselung, allerdings in etwas anderer Absicht. Beweisend für Autotomie waren aber die in dieser Versuchsanordnung von FREDERICQ und CONTEJEAN gemachten von ihnen jedoch nicht klar beschriebenen Versuche möglicherweise im Hinblick darauf, daß in ihnen auf Reizung am Schwanz selbst die Verstümmelung sofort eintrat, während sie auch bei den stärksten Reizungen am Rumpfe oder an den Extremitäten ausblieb, wobei doch auch das Tier zweifellos seinen stärksten Zug ausgeübt hatte. In den Fällen aber, für welche diese letztere Prämisse nicht zutrifft — und solche Fälle haben sich in meinen noch zu schildernden Versuchen tatsächlich ereignet — kann demnach auch jener Beweis für die Autotomie nicht gelten.

Um auch dieses Versuchsergebnis im Sinne einer Autotomie interpretieren zu können, muß eine andere Methodik versucht werden.

7. Durch CONTEJEAN und FREDERICQ ist also mit ihren Fesselungsversuchen eine Autotomie bei Eidechsen vielleicht gar nicht, jedenfalls aber nur im Rahmen ihrer Beobachtungen, und überdies allein objektiv bewiesen worden, denn ausgesprochen finden wir bei FREDERICQ und CONTEJEAN die betreffende Argumentation ebenso wenig, wie in dem Hängeversuche FREDERICQ's mit *Anguis fragilis*, und wie bei CONTEJEAN in dem entsprechenden Versuche mit *Lacerta*.

8. Im Gegensatz dazu sprechen sowohl subjektiv, wie objektiv zwei Beobachtungen FRENZEL's für die Möglichkeit einer Autotomie bei Eidechsen: Wie er angibt, läßt eine am Schwanz gepackte *Iguana* uns ein Stück von diesem zurück, „ohne daß ein irgendwie wahrnehmbarer Ruck ausgeübt würde“ und obwohl einer toten *Iguana* der Schwanz so schwer auszuzerren ist, wie ein Bein,

läßt sie gepackt doch nie ein solches, wohl aber stets den Schwanz zurück. Diese Beobachtungen sind zwar nicht exakt genug (nicht quantitativ ausgebaut), lassen aber dennoch das Vorkommen einer Autotomie bei Eidechsen als sehr wahrscheinlich annehmen.

9. Für das Vorkommen einer Selbstverstümmelung bei Lacertiliern objektiv sprechende Tatsachen lagen bis heute wohl vor — wieviel und welcher Art läßt sich auf Grund der Angaben der Autoren nicht mit Bestimmtheit sagen —, was aber auf jeden Fall fehlte, ist der logisch einwandfreie Beweis, der sich auf diese Tatsachen gründet. Abgesehen davon war für neue Tatsachen noch eine neue Methodik zu schaffen.

10. Dem Autotomieproblem als solchem logisch untergeordnet ist die Frage der Willkür — oder Reflexnatur der Autotomie.

FREDERICQ entschied sich für die Auffassung der Lacertilienautotomie als eines Reflexvorganges. Reizte er im Fesselungsversuch den Schwanz distal von der Fesselungsstelle, so erfolgte die Ruptur auch noch distal von der Fesselungsstelle, so daß dabei das Tier seine Freiheit nicht wiedererlangte. Daraus zog FREDERICQ mit Unrecht den Schluß auf die Unwillkürlichkeit der Autotomie, denn wir wissen ja nicht, auf welches Ziel in diesem Falle der Wille des Tieres, wenn er im Spiele ist, sich richten mag. Das Versuchsergebnis spricht nur eventuell für eine geringe Intelligenz der Eidechse, aber nicht für die Reflexnatur der Autotomie.

11. Dagegen beweist ein anderer Versuch von FREDERICQ offenbar, daß die Schwanzamputation bei den Lacertiliern als reiner Reflex vor sich gehen kann. Eine der Großhirnhemisphären beraubte Eidechse erwies sich nämlich noch als schwanzverstümmelungsfähig.

12. Prinzipiell zu dem gleichen Ergebnis kommt CONTEJEAN, es besteht aber bezüglich der näheren Angaben ein merkwürdiger Widerspruch zwischen ihm und den ursprünglichen Mitteilungen FREDERICQ's; während dieser noch 1888 ausdrücklich betonte, daß nach Dekapitation das Verstümmelungsphänomen nicht mehr auszulösen sei, das Reflexzentrum demgemäß im Hirnstamm liegen müsse, gibt CONTEJEAN 1890 an, daß die Autotomie noch nach Entfernung fast des ganzen Rumpfes möglich sei und verlegt das Zentrum demgemäß ins Lumbalmark, welche Angabe ein Jahr darauf von FREDERICQ ohne Diskussion zustimmend zur Kenntnis genommen wird.

13. Während seine Auffassung der Lacertilierschwanzverstümmelung als einer Autotomie, obwohl doch weniger gut begründet,

allgemein akzeptiert wurde, stieß die Lehre FREDERICQ's von ihrer Reflexnatur auf einigen Widerspruch. Die nicht exakt begründeten, mehr auf allgemeinen Erwägungen beruhenden Einwände FRENZEL's hat FREDERICQ treffend zurückgewiesen.

14. Mehr Bedeutung haben die Einwände DAWYDOFF's, mit denen sich bisher meines Wissens niemand auseinandergesetzt hat. DAWYDOFF glaubt eine Beobachtung, nach der bei der Selbstverstümmelung durchaus fähigen Eidechsen unter bestimmten Umständen trotz heftigster Reizungen am Schwanze die Verstümmelung als offenbar zwecklos ausbleibt, in dem Sinne deuten zu dürfen, daß die Autotomie in gewissen Fällen willkürlich erfolge „parallel mit der Äußerung des Reflexes in anderen Fällen“. Tatsächlich aber beweist diese Beobachtung nicht mehr, als höchstens die Möglichkeit einer vielleicht willkürlichen, eher aber durch andere Faktoren bedingten Reflexhemmung.

15. Bezüglich der Auslösung des Autotomiereflexes bei Eidechsen gibt FREDERICQ an, daß die Autotomie nur auf unmittelbare Reizung des Schwanzes eintrete. DAWYDOFF behauptet demgegenüber, daß auch an anderen Stellen des Körpers applizierte Reize, ja sogar bloße Angstafekte die Schwanzamputation bewirken können. Wiederum schließt er daraus auf die Willkürlichkeit der Autotomie in solchen Fällen, während es sich in Wirklichkeit nur um einen psychogenen Reflex zu handeln braucht.

16. In einem anderen Sinne dagegen hätten diese Angaben DAWYDOFF's — von ihrer Authentizität ist er zum Teil selbst nicht ganz fest überzeugt —, falls sie authentisch wären, eine große Bedeutung; sie würden nämlich die Schwanzverstümmelung der Lacertilien unter diesen Umständen ihrer Komplexität entkleiden und ihr für diesen Fall eindeutig den Charakter einer Autotomie verleihen, was alle entsprechenden Experimente überflüssig machen würde.

17. Aber auch damit wäre noch nicht bewiesen, daß jede Form des natürlichen Schwanzverlustes bei jeder Echsenart auch wirklich eine Autotomie ist. Namentlich für die gewöhnliche Form des Schwanzverlustes unserer einheimischen Eidechsen wäre das noch zu untersuchen. Dieses Problem wurde bisher nie aufgeworfen, sondern man glaubte mit dem Nachweis der Möglichkeit der Autotomie bei Lacertiliern auch eo ipso den Beweis ihrer Ausschließlichkeit erbracht zu haben, was ein Irrtum ist.¹⁾

1) Ebenso ist die Meinung irrig, daß die gelungenen Versuche

18. Daß bei der Autotomie der Heuschrecken und Krabben die präformierte Bruchstelle meist nicht mit dem *locus minoris resistentiae* für Zug zusammenfällt, wurde von FREDERICQ und FRENZEL ermittelt. Wie es sich in diesem Punkte mit den Lacertiliern verhält, ist bisher nicht untersucht worden.

19. Ob bei den Lacertiliern die Autotomie an einem frei flottierenden Schwanzstück möglich ist, steht bisher nicht mit Sicherheit fest.

20. Die heftigen Bewegungen amputierter normaler Lacertilierschwanzstücke und auch regenerierter, sofern ihnen noch ein kleines Stück des normalen Schwanzabschnittes anhängt, sind schon längere Zeit gut bekannt, die leisen Vibrationen isolierter Regenerate dagegen erst seit kaum einem Jahrzehnt (DAVENPORT HOOKER, 1912). Eine einleuchtende Theorie über die Bewegungen der Amputate existiert bisher nicht.

21. Über die Verstümmelungserscheinungen an Eidechsen mit regenerierten Schwänzen liegen bisher nur einige sehr unklare Angaben von E. MÜLLER, DAWYDOFF und RIGGENBACH vor: den nachgewachsenen Schwanz könne die Eidechse nicht mehr abstoßen (E. MÜLLER); der regenerierte Schwanz autotomiere schwächer, als der alte (DAWYDOFF); eine zweite Selbstverstümmelung sei fraglich und komme jedenfalls nur selten vor (RIGGENBACH).

22. Seit CONTEJEAN'S Publikation (1890) ist bekannt, daß geschwächte Lacertilier der Selbstamputation nicht fähig sind, daß überhaupt das Selbstamputationsvermögen eine Funktion des Allgemeinzustandes ist.

23. Unter den Säugetieren bieten gewisse Mäuse Verstümmelungsphänomene dar, die an die Lacertilierschwanzverstümmelung mehr oder weniger erinnern. Es gilt dies weniger für das leichte Zerreißen der Schwanzhaut bei der Haselmaus, der Waldmaus u. a., dessen Passivität von HENNEBERG sehr wahrscheinlich gemacht wurde, als für die in neuester Zeit bekannt gewordenen Verstümmelungsvorgänge an kalifornischen Taschenmäusen, die den ganzen Schwanz betreffen und eine weitgehende Übereinstimmung mit dem entsprechenden Vorgang bei Lacertiliern aufweisen. Eine

FREDERICQ'S und CONTEJEAN'S die Ausschließlichkeit der Reflexnatur der Autotomie bei Lacertiliern beweisen. Sie beweisen ebenfalls nicht mehr, als die Möglichkeit einer reflektorischen Autotomie. Ob die gleiche Muskelaktion nicht auch willkürlich vor sich gehen kann, ist noch ein besonderes Problem.

experimentelle Analyse dieser Erscheinung, die B. SUMNER und H. H. COLLINS beobachtet haben, steht bisher noch aus. Einer solchen müßte die gleiche Problemstellung und Methodik zugrunde gelegt werden, wie wir sie nunmehr für die Lacertilier entwickeln wollen.

2. Abschnitt.

Eigene Untersuchungen.

1. Kapitel. Problemstellung und Methode.

Verstümmelungsvorgänge, die, wie etwa bei Lumbriciden, See-sterne und Crustaceen, wenn auch auf bestimmte Reize hin (Veränderung des umgebenden Mediums, Verletzungen), so doch an dem sich selbst überlassenen Tiere erfolgen, also ohne daß eine Behinderung der Lokomotion nötig ist, ohne daß der zu verstümmelnde Teil festgehalten zu werden braucht, bedürfen zu ihrer Diagnose als Selbstverstümmelung keiner experimentellen Analyse. Sie geben sich ohne weiteres als Autotomie zu erkennen. Anders Verstümmelungsvorgänge, wie sie sich bei den Lacertiliern abspielen. Hier ist zur Verstümmelung des Schwanzes nach den bisher sichergestellten Beobachtungen immer eine Behinderung der Lokomotion nötig, und zwar muß der Schwanz selbst irgendwie festgehalten werden. Hier genügt die bloße Beobachtung nicht zur richtigen Auffassung des Vorganges; hier wissen wir von vornherein nicht, ob Autotomie vorliegt oder nicht. Es muß das Experiment uns Aufklärung verschaffen.

1. Die erste Frage, die wir uns vorlegen, lautet: Ist bei den Lacertiliern eine Selbstverstümmelung möglich?

Bei dem Schwanzverlust unter natürlichen Verhältnissen kommen folgende Faktoren in Betracht: der Zug des flüchtenden Tieres, der Zug des Verfolgers und der lokale Druck an der gepackten Stelle des Schwanzes, physische und psychische Nervenreize.

Wir müssen nun eine Versuchsanordnung treffen, die einen Zug des Experimentators und einen lokalen Druck an der fixierten Stelle des Schwanzes ausschaltet und nur den Zug des zerrenden Tieres selbst auf den Schwanz wirken läßt. Wir verwirklichen diese Versuchsanordnung durch eine Fesselung der Eidechse mittels eines durch ein Pflaster am Schwanz befestigten Fadens, an dem wir das Tier nun festhalten. Jede nunmehr eintretende Schwanzruptur muß Autotomie sein, wenn die maximale Zugkraft des betreffenden

Individuums kleiner ist, als der zum passiven Zerreißen des Schwanzes notwendige Zug. (Im anderen Falle wäre die Ruptur auf den bloßen Zug der gefesselten Eidechse zurückzuführen und es läge somit kein „Abwerfen“ des Schwanzes, keine Selbstverstümmelung vor.)

a) Erfolgt der Bruch des Schwanzes in der Pflasterfesselung ohne besondere Reizung oder auf bloße Reizung am Rumpf oder Extremitäten nicht, wohl aber auf Reizung¹⁾ am Schwanze selbst, so ist offenbar bei dem betreffenden Individuum die maximale Zugkraft kleiner gewesen, als der zum passiven Zerreißen des Schwanzes erforderliche Zug. Denn von dem heftig zerrenden Tiere wurde natürlich auch ohne besondere Reize, namentlich aber bei den Reizungen am Rumpfe schon die maximale Zugkraft aufgewandt, ohne daß es jedoch dabei zur Ruptur gekommen wäre; diese muß demnach, als sie erfolgte, eine Autotomie gewesen sein.

b) Kommt es hingegen in der Pflasterfesselung schon ohne besondere Reizung oder bei Reizung bloß am Rumpfe oder den Extremitäten zur Schwanzverstümmelung, so erscheint es zunächst durchaus möglich, daß der Zug des Tieres selbst die Schwanzruptur bewirkt habe und kann diese Möglichkeit nur durch eine zahlenmäßige Bestimmung der maximalen Zugkraft, sowie des zum passiven Zerreißen des Schwanzes nötigen Zuges und den Nachweis, daß jene kleiner ist als dieser, ausgeschlossen und so der Beweis für das Vorliegen einer Selbstverstümmelung geführt werden.

Ein Ausfall des Versuches wie in a) gestattet den Nachweis, daß die maximale Zugkraft des betreffenden Individuums kleiner ist, als der zur passiven Schwanzruptur erforderliche Zug ohne eine direkte zahlenmäßige Bestimmung dieser beiden Größen. Bei einem Ausfall des Versuches wie in b) dagegen ist eine solche unerläßlich. Die zahlenmäßige Bestimmung des zum passiven Zerreißen des Schwanzes nötigen Zuges ist einfach, die der maximalen Zugkraft kann sich in praxi so schwierig gestalten, daß die Methode modifiziert werden muß, bzw. daß ein wirklich exakter Autotomiebeweis mit dieser Methode nicht möglich ist. Immer völlig exakt hingegen ist der Autotomiebeweis, der sich auf einen Ausfall des Versuches wie in a) gründet.

2. Ist die Möglichkeit einer Selbstverstümmelung bei den Lacertiliern erwiesen, so erhebt sich die weitere Frage: Muß nun

1) In den ausschlaggebenden Versuchen dürfen keine mechanischen Reize verwandt werden. Am besten reizt man thermisch (mit einer Flamme).

auch jede Form des Schwanzverlustes bei einem bestimmten Lacer-tilier, müssen namentlich diejenigen Formen seiner Schwanzver-stümmelung, die sich in der Natur ereignen, eine Autotomie sein? Da bei unseren einheimischen Lacertiliern hier hauptsächlich Ergreifen am Schwanze durch einen verfolgenden Menschen oder ein feindliches Tier in Betracht kommt, so scheint das folgende Vor-gehen zur Lösung der Frage geboten: Es muß eine Versuchs-anordnung getroffen werden, die eine aktive Verstümmelung voll-kommen ausschließt; es muß also ein totes Tier genommen werden, bei dem auch die Reflexe bereits erloschen sind. An diesem Tier sind im übrigen die Bedingungen zu schaffen, die beim natürlichen Schwanzverlust wirksam sind, also einmal eine Zugwirkung auf den Schwanz etwa gleich der maximalen Zugkraft des Tieres und ferner derjenige lokale Druck, welchen der zupackende Verfolger ausübt. Erfolgt nun eine Schwanzruptur, so erfolgte sie rein passiv, und es haben sich so die mechanischen Faktoren, die beim Angriff auf das Tier in der Natur unter Ergreifen beim Schwanze in Betracht kommen, als ausreichend erwiesen, um diese zu bewirken: dann ist der Schwanzverlust in der Natur auch ohne Autotomie möglich. Im anderen Falle dagegen würde sich die Gleichung ergeben: Jeder Schwanzverlust gleich Autotomie.

3. Kann die Autotomie bei den Lacertiliern als reiner Reflex verlaufen? Diese Frage kann nur so entschieden werden, daß man ein nachgewiesenermaßen der Autotomie fähiges Individuum nach Ausschaltung des Großhirns unter genau die gleichen Verhältnisse bringt, wie sie vorher zur Selbstverstümmelung führten. Kommt es auch dann noch zur Autotomie, so ist ihre Möglichkeit auf rein reflektorischem Wege sichergestellt.

4. Wir haben dann weiter zu prüfen, ob die Autotomie auch als psychogener Reflex erfolgen kann, d. h. bei einem Tiere im Besitze des Großhirns auf Reize am Rumpfe oder an den Extremitäten und auf rein affektive Reize hin.

5. Es ist aber bei einem positiven Ausfall entsprechender Ver-suche nicht möglich zu entscheiden, ob es sich um einen psychogenen Reflex oder um einen Reflex auf einen Zugreiz, oder gar um eine Willensäußerung handelte.

6. Auch die Frage, ob die Schwanzverstümmelung, die reflek-torisch erfolgen kann, auch nur als Reflex und nicht auch als Willkürhandlung möglich ist, scheint mir nicht lösbar.

7. Zur genaueren Aufklärung der Mechanik der Autotomie

müssen wir durch Versuche am toten Tier prüfen, ob der locus minoris resistentiae für Druck und namentlich Zug mit den präformierten Bruchstellen zusammenfällt.

8. Ferner haben wir zu ermitteln, ob die Selbstverstümmelung an einem frei flottierenden Schwanzstück möglich ist, oder ob die Ruptur nur an einem an 2 Punkten fixierten Schwanzabschnitt erfolgen kann. Zu diesem Zwecke müssen Parallelversuche in der FREDERICQ'schen Pflasterfesselung angestellt werden, wobei das Schwanzstück distal von der Fesselungsstelle, das frei flottiert durch Kneifen und thermisch zu reizen ist. Erfolgt in beiden Fällen die Ruptur im Bereiche des distal von der Fesselungsstelle gelegenen Schwanzabschnittes, so sind 2 Fixpunkte offenbar nicht notwendig; spielt sie dagegen nur im ersten Falle sich so ab, oder erfolgt sie immer, gleichviel wo und wie der Reiz erfolgt, proximal von der Fesselungsstelle, so ist die Autotomie nur an Schwanzstücken möglich, die an 2 Punkten fixiert sind. Ferner habe ich zur Prüfung dieser Frage bei *Anguis fragilis* eine besondere Methode angewandt, die bei Mitteilung der betreffenden Versuche geschildert werden wird.

9. Gibt es eine Autotomie im Bereiche von Regeneraten? Sind im Bereiche von Regeneraten applizierte Reize imstande, Autotomie auszulösen?

10. Kann eine Eidechse mehrmals hintereinander autotomieren?

11. Wie sind die Bewegungen der Amputate zu erklären?

Die hier entwickelte Problemstellung und Methodik kann in wesentlichen Teilen aus technischen Gründen auf die fußlosen sich krümmend fortbewegenden Echsen nicht angewandt werden, da es nicht möglich ist, bei ihnen die Pflasterfesselung und Zugkraftbestimmungen erfolgreich vorzunehmen. Meine diesbezüglichen Versuche sind demgemäß nur an Eidechsen gemacht worden. Bei *Anguis fragilis* habe ich den beschriebenen Versuch von FREDERICQ nachgeprüft und vervollkommenet und dann noch speziell die Mechanik der Autotomie studiert (s. Punkt 8).

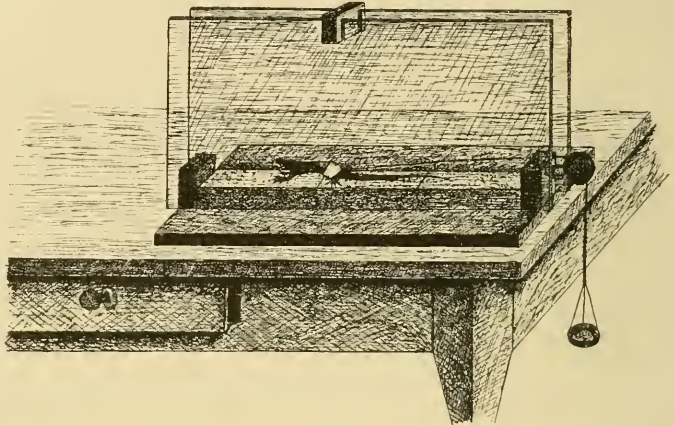
2. Kapitel. Material und Technik.

Sämtliche Versuche an lebenden Eidechsen waren an frischgefangenem Material anzustellen. Auch kurzdauernde Gefangenschaft bei guter Ernährung setzt die Vitalität dieser Tiere und damit ihr Selbstverstümmelungsvermögen stark herab, bzw. hebt es ganz

auf. Versuche, an Terrariumtieren überzeugten mich davon zur Genüge; während bei Blindschleichen auch solche sich zu Versuchen eignen, können bei Eidechsen nur Versuche in der freien Natur ein-



Textfig. A. Schema der Pflasterfesselung am Schwanze.



Textfig. B.

Apparat zur Messung der Zugkraft der Eidechsen.

wandfreie Resultate liefern, von besonderen Fällen abgesehen. Ich begab mich zu diesem Zwecke zweimal nach Monti bei Locarno, wo ich meine ersten Versuche Ende Mai 1919 und die zweite Versuchsserie Anfang September 1919 ausführte. Die Tiere (alles erwachsene Exemplare) von *Lacerta muralis* LAUR. wurden in unmittelbarer Nähe von meinem Versuchsraum gefangen, so daß vom Moment des Fanges bis zur Vornahme der Experimente in der Regel nicht mehr als einige Minuten verstrichen. Der Fang erfolgte schonend, nicht nach langem Umherjagen und nicht mit der Hand, sondern vermittelt einer über den Kopf geworfenen Schlinge, die, nachdem das Tier darin hochgezogen war, sogleich wieder gelöst wurde; das Tier wurde dann

in einem Beutel schnell in den Versuchsraum gebracht. Die Pflasterfesselung am Schwanze (Textfig. A) geschah mit gewöhn-

lichem Faden und gewöhnlichem Heftpflaster.¹⁾ Zur Messung der Zugkraft der lebenden Eidechse konstruierte ich den abgebildeten Apparat (Textfig. B): eine 5 cm breite und 50 cm lange Laufbahn zwischen 2 Glasplatten mit einer Rolle an einem Ende. Der Boden der Laufbahn wurde mit Steinen ausgelegt, um die natürlichen Verhältnisse nachzuahmen (es handelte sich ja um *Lacerta muralis*).

Der Eidechse wurde durch Heftpflaster ein Faden mit anhängender Gewichtsschale am Rücken befestigt, das Tier dann in die Laufbahn gesetzt, der Faden über die Rolle geführt und nun durch Belasten der Gewichtsschale versucht, die maximale Zugkraft zu bestimmen, wie, wird bei den Versuchen selbst näher geschildert werden. Für die Versuche an totem Material wurden die Tiere mit Chloroform getötet, und dann erst $\frac{1}{2}$ —1 Stunde nach Aufhören der Bewegungen der betreffende Versuch gemacht. Nach dieser Zeit ist nämlich auch das Nervensystem abgestorben, wovon ich mich mehrmals dadurch überzeugen konnte, daß abgerissene Schwanzstücke dann keine automatischen Bewegungen mehr zeigten. Die zum passiven Zerreißen des Schwanzes erforderliche Zugkraft wurde in der Weise geprüft, daß ich um den Leib der toten Eidechse ganz fest einen Faden band, an dem eine Gewichtsschale hing. Dann wurde das Tier zwischen Daumen und Zeigefinger an der Schwanzspitze frei schwebend gehalten und nun auf die Gewichtsschale so lange Gewichte aufgelegt, bis der Schwanz riß, sodann die Eidechse am Stumpfe wieder in die Höhe gehoben und weiter Gewichte aufgelegt, bis die nächste Ruptur erfolgte usw.

3. Kapitel. Versuche.

A. Versuche an Blindschleichen.

I. Ist die Blindschleiche der Selbstverstümmelung fähig? (Nachprüfung des FREDERICQ'schen Versuches, wobei aber das Tier nicht, wie bei jenem zwischen Daumen und Zeigefinger, sondern vermittels eines durch ein Pflaster angehefteten Fadens am

1) Der ca. $\frac{1}{2}$ cm breite Pflasterstreifen wurde jeweils an der Dorsal-seite des Schwanzes befestigt oder auch ganz um diesen herumgelegt. Dabei mußte das Tier natürlich am Rumpfe festgehalten und jeder Druck auf den Schwanz vermieden werden, weil sonst leicht, sei's aktive, sei's passive Ruptur hätte eintreten können.

Schwanz schwebend gehalten wurde, womit nun auch jeder Druck ausgeschaltet war.)¹⁾

No. 1. Mehrmaliges Abzwicken des Schwanzendes distal von der Fesselungsstelle bleibt erfolglos. Man kann deutlich jedesmal nach dem Schnitt S förmige Krümmungen des Schwanzes wahrnehmen, doch sind diese offenbar zu schwach, um eine Ruptur zu bewirken.

Interpretation. Das Tier war nicht mehr kräftig genug zur Selbstamputation.

No. 2 u. 3 verlaufen in gleicher Weise.

No. 4. Der erste Schnitt ist erfolglos. Auf den zweiten erfolgt unter heftigen krümmenden Bewegungen des Schwanzes allmählich eine Ruptur proximal von der Fesselungsstelle. Weitere Schnitte erfolglos.

Interpretation. Das Tier war zur Autotomie zwar noch fähig, aber nicht mehr kräftig genug für prompte Autotomie.

No. 5. Die Amputation der Schwanzspitze bei dem in der beschriebenen Weise aufgehängten Tier ist erfolglos; als die gleiche Blindschleiche dann aber auf den Tisch gelegt nur ganz leicht am Schwanz gefaßt wird, erfolgt prompt und spielend leicht dessen Ruptur, wobei kein Zug wahrnehmbar ist. (Den Schwanz passiv zu zerdrücken gelingt nur mit großer Mühe.) Nunmehr wird das Tier wieder in hängende Lage gebracht, diesmal aber zwischen Daumen und Zeigefinger gehalten, dann wieder das Schwanzende abgezwickelt; es erfolgt keine Verstümmelung. Jetzt wird das Tier, ohne daß der Schwanz losgelassen wird, auf den Tisch gelegt, worauf der Schwanz prompt bricht.

Interpretation. Es handelte sich offenbar um ein geschwächtes Tier, da bei normalen Individuen auf einen scharfen Scherenschnitt prompt Autotomie erfolgt. Daß das gleiche Individuum kurz danach nur ganz leicht am Schwanz gefaßt prompt autotomierte, glaube ich folgendermaßen erklären zu dürfen: Ein, wenn auch nur leichtes Fassen am Schwanz ist für die Auslösung des Autotomiereflexes der optimale Reiz. Dieser Reiz hat eine optimale Wirkung. Bei kräftigen Individuen sind auch andere Reize wirksam (Scherenschnitt), geschwächte Individuen hingegen reagieren, wenn überhaupt, nur noch auf den optimalen Reiz. (Ganz entsprechende Beobachtungen machte ich auch an geschwächten Eidechsen, so daß mir die vorstehende Hypothese recht plausibel erscheint.) Es kommt aber auch bei geschwächten Tieren offenbar

1) Siehe S. 230.

daneben die Lage für das Selbstamputationsvermögen in Betracht; dem liegenden Tier scheint die Autotomie leichter möglich zu sein, als dem hängenden.

No. 6. Auf den Scherenschnitt in hängender Lage erfolgt prompt die Ruptur, vor welcher man deutlich die „mouvements de latéralité“ sieht.

Interpretation. Typische Autotomie bei normalem Tiere (Argumentation s. S. 230—231).

II. Nachweis, daß die Autotomie nur zwischen 2 fixen Punkten und nicht an frei flottierenden Schwanzenden erfolgen kann.

No. 7. Das Tier wird auf den Tisch gelegt, am Schwanz festgehalten und dann durch einen Scherenschnitt distal von der ergriffenen Stelle gereizt. Es erfolgt prompt Autotomie proximal von der ergriffenen Stelle, also zwischen 2 fixen Punkten: Fixierung des Schwanzes am Rumpfe und an der ergriffenen Stelle.

Damit ist bewiesen, daß das vorliegende Individuum überhaupt selbstamputationsfähig ist.

Nunmehr wird ein weiterer Scherenschnitt gemacht, dann aber der Schwanz gleich losgelassen und sich selbst überlassen: es erfolgt keine Autotomie.

Um zu beweisen, daß die Autotomie dabei nicht etwa infolge einer inzwischen eingetretenen Schwächung der Blindschleiche unterblieb, wird ein weiterer Scherenschnitt gemacht, wobei aber der Schwanz wiederum festgehalten wird, und wiederum erfolgt prompt Autotomie.

Durch diesen Versuch ist mithin einwandfrei bewiesen, daß die Selbstverstümmelung der *Anguis fragilis* nur zwischen 2 fixen Punkten vor sich gehen kann.

No. 8. Verläuft ganz gleichartig.

Man könnte nun gegen die Beweiskraft der Versuche No. 7 u. 8 doch den Einwand erheben, daß vielleicht nicht die mit dem Festhalten des Schwanzes gegebene Schaffung eines 2. Fixpunktes für den positiven Ausfall verantwortlich gewesen sein mag, sondern der mit dem Festhalten gegebene optimale Reiz, während ein bloßer Scherenschnitt ohne Festhalten als Reiz eben ungenügend wäre. Nun aber erfolgt, wenn Autotomie auf bloßes Festhalten eintritt, die Ruptur immer sofort, ganz prompt; in den Versuchen 7 u. 8 aber, wo doch so vorgegangen wurde, daß ich das Tier zuerst am Schwanz

faßte und dann erst den Scherenschnitt machte, trat die Ruptur erst ein, nachdem der Scherenschnitt geführt war. Also kann doch wohl das bloße Festhalten für die betreffenden Individuen kein autotomieauslösender Reiz gewesen sein, sondern erst der Scherenschnitt muß hier die Selbstverstümmelung bewirkt haben; das Festhalten hatte dann nur die ihm von mir zugeschriebene mechanische Bedeutung, nämlich der Schaffung eines 2. Fixpunktes. Um nun aber ganz sicher zu gehen, wiederholte ich den Versuch noch einmal, indem ich speziell auf diesen Punkt achtete. (Den 2. Fixpunkt unter Vermeidung eines Druckreizes durch Pflasterfesselung zu schaffen, war nicht angängig, weil das kriechende, sich fortwährend krümmende Tier so gar nicht festzuhalten war.)

No. 9. Ein kräftiges Individuum wird zunächst am Schwanz gefaßt und nun wird eine Weile gewartet; es erfolgt keine Verstümmelung.

Daraus geht hervor, daß bei dem vorliegenden Individuum bloßes Festhalten am Schwanz die Autotomie nicht auszulösen imstande ist.

Nummehr wird bei dem nach wie vor festgehaltenen Tiere ein scharfer Scherenschnitt gemacht: es erfolgt Autotomie.

Das Tier ist also selbstamputationsfähig.

Es wird ein weiterer Scherenschnitt gemacht, dann aber der festgehaltene Schwanz rasch losgelassen: es erfolgt keine Ruptur.

Die Ursache hierfür muß darin erblickt werden, das diesmal der 2. Fixpunkt fehlte.

Daß die Autotomie dabei nicht infolge eingetretener Schwächung des Tieres unterblieb, beweist ein weiterer Scherenschnitt bei festgehaltenem Schwanz, der wiederum, wenn auch nicht mehr prompt, die Selbstverstümmelung zur Folge hat.

Der Satz, daß für die Autotomie bei der *Anguis fragilis* 2 fixe Punkte Bedingung sind, bleibt also unangetastet. Dagegen muß ich nach diesen Ergebnissen meine auf den Versuch No. 5 gestützte Anschauung, daß das bloße Anfassen des Schwanzes der optimale Reiz sei, erheblich einschränken; es scheint eben doch, daß diese Dinge individuell sehr variieren. Für manche Individuen ist das bloße Festhalten sicherlich der optimale Reiz, andere aber reagieren, wie wir gesehen haben, darauf gar nicht, sehr wohl aber auf andere Reize.

Eine Zeitlang später hatte ich Gelegenheit einen No. 9 entsprechenden Versuch noch einmal an einer sehr lebhaften *Anguis fragilis* zu machen. Er fiel noch schlagender aus, als No. 9.

No. 10. Das Tier wird am Schwanze gefaßt, und indem es festgehalten bleibt, wird eine Weile gewartet: es erfolgt keine Verstümmelung. Das wird einige Male wiederholt, immer mit dem gleichen Resultat.

Nunmehr wird dem unausgesetzt am Schwanze festgehaltenen Tiere durch einen scharfen Scherenschnitt das Schwanzende amputiert: im Verlaufe weniger Sekunden erfolgt Autotomie.

Die gleiche Prozedur wird wiederholt, aber der Schwanz gleich nach dem Scherenschnitt losgelassen: es erfolgt keine Selbstverstümmelung.

Die Prozedur wird noch einmal wiederholt mit dem gleichen Resultat.

Nunmehr wird noch einmal bei festgehaltenem Schwanz ein Scherenschnitt gemacht und wieder erfolgt prompt Autotomie (in Versuch No. 9 erfolgte sie da nicht mit der gleichen Promptheit).

Die Unerläßlichkeit zweier Fixpunkte für die Autotomie ist danach ganz evident (s. dazu Textfig. C).

B. Versuche an Eidechsen.

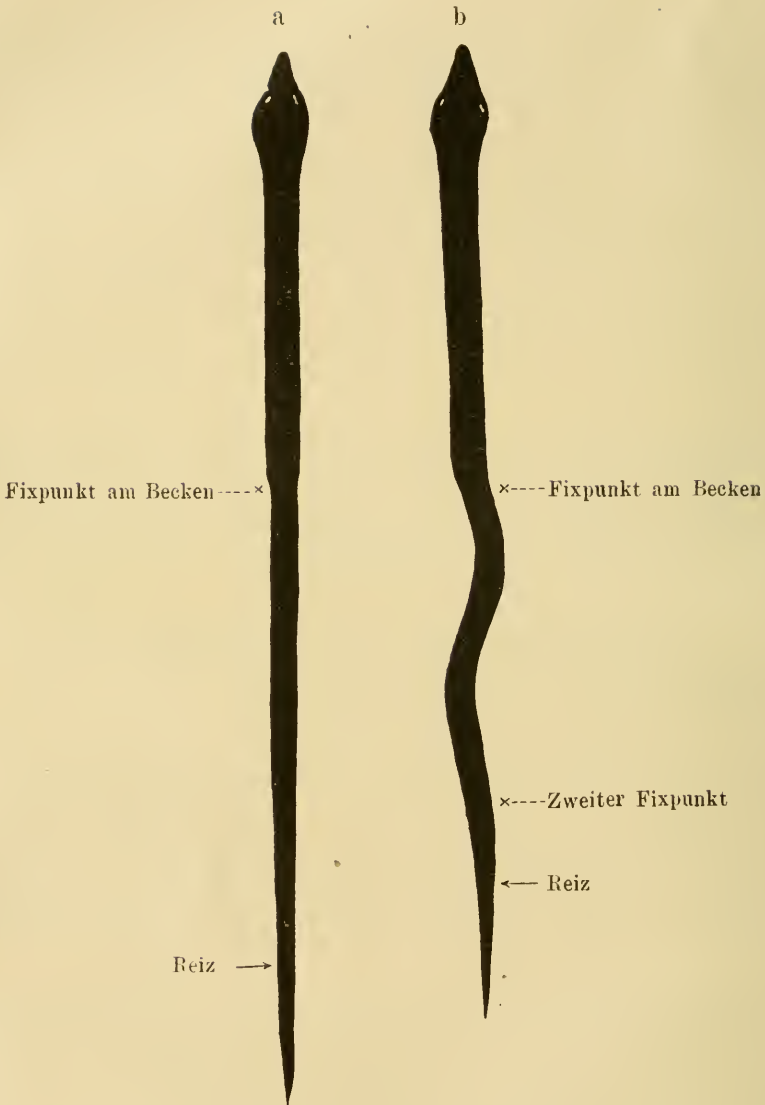
I. Kommt bei den Eidechsen eine Selbstverstümmelung vor?

a) Versuche in Pflasterfesselung, bei denen erst auf Reizung am Schwanze eine Ruptur erfolgte.

No. 1. Fesselung etwa an der Grenze zwischen proximalem und mittlerem Drittel des Schwanzes. Ohne besondere Reizung, sowie auf Reizung am Rumpfe und an den Extremitäten vermag sich das Tier, so heftig es zerrt, nicht zu befreien. Auf längere thermische Reizung am Schwanze dagegen tritt Ruptur desselben ein kurz vor der Fesselungsstelle, und das Tier entflieht.

No. 2. Verläuft ebenso.

Interpretation. In den beiden Versuchen war ein Druck auf den Schwanz durch die Pflasterfesselung und die Art der Reizung ausgeschlossen. Da ohne besondere Reizung und auch auf stärkste Reize am Rumpfe keine Verstümmelung eintrat, so reichte auch die maximale Zugkraft der Eidechse offenbar nicht aus, um die Verstümmelung zu bewirken. Als diese nun in der gleichen Versuchsanordnung (nach Reizung am Schwanze) schließlich erfolgte, konnte somit nur eine aktive eigenartige Tätigkeit der Schwanzmuskulatur die Ursache gewesen sein; es liegt daher typische Autotomie vor.



Textfig. C.

Schema zur Mechanik der Autotomie bei den Lacertiliern. Abhängigkeit der Autotomie von der Schaffung zweier Fixpunkte am Schwanz. Im Falle a, wo außer der Befestigung am Becken der Schwanz nirgends fixiert ist, bleibt ein Reiz auf den Schwanz, sofern der Reiz keinen zweiten Fixpunkt schafft, wirkungslos. Im Falle b, wo der Schwanz, außer am Becken, an noch einem Punkte fixiert ist, hat ein solcher Reiz Autotomie zur Folge, die dann zwischen den beiden Fixpunkten erfolgt.

No. 3. Fesselung wie bei 1. und 2. Ohne besondere Reizung erfolgt keine Schwanzruptur, dagegen prompt nach thermischer Reizung am Schwanze (distal von der Fesselungsstelle) und zwar proximal von der Fesselungsstelle.

Interpretation. Da schon bei bloßer Fesselung (auch ohne besondere Reizung am Rumpfe) ein maximaler Zug des Tieres anzunehmen ist, kann dieser Versuch in der gleichen Weise gedeutet werden, wie die beiden vorigen.

No. 4. Tier mit Regenerat. Fesselung inmitten des Regenerates. Ohne besondere Reizung keine Schwanzverstümmelung, dagegen prompt auf thermische Reizung (letztere distal von der Fesselungsstelle) und zwar Ruptur zehn Wirtel oberhalb des Ansatzes des Regenerates.

Interpretation. Wie bei Versuch No. 3.

Zusatz. Nachdem durch diese Versuche, namentlich durch die Versuche 1 und 2 die Fähigkeit der Eidechsen zur Selbstamputation des Schwanzes exakt bewiesen ist, können wir auch eine Reihe weiterer Versuchsergebnisse, die auf anderem, weniger exaktem Wege gewonnen wurden, in der gleichen Weise interpretieren.

No. 1a. Einer Eidechse, die mit der Hand am Rumpfe festgehalten wurde, brach der Schwanz bei leichtem Zufassen; da das Tier also am Rumpfe gehalten wurde, kam ein Zug auf den Schwanz wohl kaum zur Geltung; das Zufassen am Schwanze geschah fernerhin so leicht, daß auch kein nennenswerter Druck ausgeübt werden konnte; trotzdem erfolgte eine Ruptur, die daher Autotomie gewesen sein muß.

No. 2a. Pflasterfesselung inmitten des Schwanzes. Thermische und Stichreize distal und proximal von der Fesselungsstelle erweisen sich als erfolglos. Als aber der Schwanz mit der Hand ganz leicht gefaßt wurde, brach er prompt.

Interpretation. Da sich das am Schwanze gefesselte Tier anfangs trotz heftigster Reizungen nicht zu befreien vermochte, war seine maximale Zugkraft offenbar ungenügend, um die Ruptur zu bewirken. Das Zufassen, das diese dann auslöste, geschah ohne nennenswerten Druck, so daß Autotomie angenommen werden muß. Daß alle anderen Reize, obwohl am Schwanze selbst appliziert, wirkungslos blieben, deutet darauf hin, daß in manchen Fällen Ergreifen mit der Hand der optimale Reiz ist (vgl. S. 256).

In No. 3a, 4a, 5a, 6a brach bei ganz leicht am Schwanze ge-

faßten Eidechsen dieser, ohne daß ein merkbarer Zug ausgeübt worden wäre. Der Schwanz brach förmlich „spielend“, wobei man gelegentlich deutlich der Ruptur vorausgehende Krümmungen wahrnehmen konnte (vgl. die Autotomieversuche an Blindschleichen).

b) Versuche in Pflasterfesselung, bei denen auch schon bei Reizung am Rumpfe oder an den Extremitäten oder sogar ohne besondere Reizung eine Ruptur erfolgte.

No. 1. Pflasterfesselung am Schwanz. Befreit sich, am Rumpfe gereizt, durch Bruch des Schwanzes dicht vor der Fesselungsstelle.

No. 2. Fesselung wie bei dem vorigen. Befreit sich ohne jegliche Reizung im Verlaufe seiner lebhaften Fluchtversuche durch Bruch des Schwanzes dicht vor der Fesselungsstelle.

No. 3. Fesselung wie bei den vorigen. Ohne jegliche Reizung befreit sich das Tier durch Bruch des Schwanzes proximal von der Fesselungsstelle.

No. 4. Fesselung wie bei den vorigen. Bei Reizung am Rumpfe Bruch des Schwanzes proximal von der Fesselungsstelle.

No. 5. Fesselung wie bei den vorigen. Befreiung durch Schwanzruptur ohne jede besondere Reizung.

No. 6. Fesselung wie bei den vorigen. Schwanzruptur auf Berühren der Hinterbeine mit einem glühenden Eisen.

Diese bisher nicht beobachtete Erscheinung, daß Eidechsen in der Pflasterfesselung auch ohne Reizung des Schwanzes die Schwanzverstümmelung aufweisen, kann als Autotomie nur dann interpretiert werden, wenn zahlenmäßig nachgewiesen ist, daß die maximale Zugkraft der Eidechsen kleiner ist, als der zum passiven Zerreißen des Schwanzes notwendige Zug.

Inwieweit die exakte Bestimmung dieser Größen auf praktische Schwierigkeiten stößt und damit der Autotomiebeweis für die genannten Versuchsergebnisse erschwert wird, wird noch erörtert werden. Ich will vorwegnehmen, daß es mir nicht möglich war den Autotomiebeweis für diese Versuche mit der gleichen Sicherheit zu führen, wie für die auf S. 259—261 geschilderten. Nichtsdestoweniger will ich die betreffenden Untersuchungen mitteilen, schon der prinzipiellen Bedeutung der angewandten Methodik wegen.

a) Welche Kraft ist erforderlich, um beim toten Tier den Schwanz durch Zug zu zerreißen?

No. 1. Tier mit normalem Schwanz.

Bei einer Belastung v.	85 g	reißt der Schwanz ca.	1 cm	weit d. v. Spitze
„	90 „	„	1 „	weiter proximal
„	115 „	„	1 „	„
„	135 „	„	3 „	„
„	195 „	„	6 gleichartige ¹⁾	Schuppen-
			wirtel von der Cloake	entfernt.

Etwa notwendige Belastung auf mittlerer Schwanzhöhe: 125 g.

No. 2. Tier mit normalem Schwanz.

Bei einer Belastung v.	100 g	reißt der Schwanz ca.	1 cm	weit v. d. Spitze
„	140 „	„	2,5 „	weiter proximal
„	170 „	„	1,5 „	„
bei erneuter Belast. v.	170 „	„	0,5 „	„
bei weiterer Belast. v.	160 „	„		kurz vor der Cloake.

Etwa notwendige Belastung auf mittlerer Schwanzhöhe: 155 g.

No. 3. Tier mit normalem Schwanz.

Bei einer Belastung v.	60 g	reißt der Schwanz ca.	1 cm	weit v. d. Spitze
„	100 „	„	1 „	weiter proximal
„	120 „	„	3 „	„
b. einer Belast. schon v.	100 „	„	1 „	„
bei einer Belastung v.	110 „	„	4 gleichartige	Schuppen-
			wirtel vor der Cloake.	

Etwa notwendige Belastung auf mittlerer Schwanzhöhe: 120 g.

No. 4. Tier mit normalem Schwanz.

Bei einer Belastung v.	70 g	reißt der Schwanz ca.	1 cm	weit v. d. Spitze
„	100 „	„	1 „	weiter proximal
bei erneuter Belast. v.	100 „	„	1 „	„
bei einer Belastung v.	130 „	„	1 „	„
„	150 „	„	1 „	„
„	170 „	„	8 gleichartige	Schuppen-
			wirtel von der Cloake.	

Etwa notwendige Belastung auf mittlerer Schwanzhöhe: 130 g.

1) Über diese Bezeichnung vgl. im anatomischen Teil.

No. 5. Tier mit normalem Schwanz.

Bei einer Belastung v. 70 g reißt der Schwanz ca. 1,5 cm weit v. d. Spitze
 „ 100 „ „ 1,5 „ weiter proximal
 „ 140 „ „ 1 „ „
 bei erneuter Belast. v. 140 „ „ 2 „ „
 bei einer Belastung v. 170 „ „ unweit von der Cloake.
 Etwa notwendige Belastung auf mittlerer Schwanzhöhe: 140 g.

No. 6. Tier mit normalem Schwanz.

Bei einer Belastung von 130 g reißt die Schwanzspitze, bei erneuter
 Belastung von 130 g reißt der ganze Schwanz bis auf 8 gleich-
 artige Schuppenwirtel vor der Cloake.
 Etwa notwendige Belastung auf mittlerer Schwanzhöhe: 130 g.

No. 7. Tier mit normalem Schwanz.

Bei einer Belastung von 190 g reißt die Spitze, erst bei einer Be-
 lastung von 270 g erfolgt die nächste Ruptur, und zwar 7 gleich-
 artige Wirtel vor der Cloake.
 Etwa notwendige Belastung auf mittlerer Schwanzhöhe: 270 g.

No. 8. Tier mit regeneriertem Schwanz.

Bei einer Belastung von 155 g reißt die Spitze des Regenerates,
 erst bei einer Belastung von 500 g erfolgt die nächste Ruptur,
 und zwar nicht im Bereiche des noch ca. 3 cm langen Regene-
 rates, sondern 2 Wirtel oberhalb seines Ansatzes im Bereiche des
 normalen Schwanzabschnittes.

No. 9. Tier mit regeneriertem Schwanz.

Bei einer Belastung von 160 g reißt der Schwanz 2 Wirtel oberhalb
 des Ansatzes des Regenerates.

No. 10. Tier mit regeneriertem Schwanz.

Der Versuch fällt genau so aus, wie der vorige.

No. 11. Tier mit regeneriertem Schwanz.

Bei einer Belastung von 190 g reißt der Schwanz an der gleichen
 Stelle wie bei No. 9 und 10.

Der zum passiven Zerreißen des normalen Schwanzes er-
 wachsener Individuen von *Lacerta muralis* erforderliche Zug betrug

demnach im Minimum (Abreißen der Schwanzspitze) 60—190 g, im Mittel (Schwanzruptur auf mittlerer Höhe) etwa 150 g und im Maximum (Schwanzruptur unweit der Schwanzwurzel) 110—270 g, d. h. durchschnittlich 190—200 g. Von diesen Werten kommt dem Minimum keine nennenswerte Bedeutung zu, weil in der Natur die Schwanzverstümmelung nur selten in der Nähe der Schwanzspitze erfolgt; meist setzen die Regenerate auf mittlerer Höhe und noch häufiger kurz vor der Schwanzwurzel an. Es kommen daher hauptsächlich der mittlere und der maximale Wert in Betracht, also ein Zug von durchschnittlich 150—200 g.

Die Versuche an regenerierten Schwänzen zeigen, daß das Regenerat viel weniger brechbar ist, als der normale Schwanz. Wenn auch eine Ruptur im Bereiche des regenerierten Abschnittes bei relativ hoher Belastung vorkommt, so reißt der Schwanz doch in der Regel entweder sofort oder doch wenigstens beim zweiten Mal im Bereiche des normalen Abschnittes an der ersten präformierten Bruchstelle oberhalb des Regenerates. (Daß 2 Wirtel oberhalb des Ansatzes des Regenerates die erste präformierte Bruchstelle des normalen Schwanzabschnittes liegt, wird im anatomischen Teile bewiesen werden.) Die zur Ruptur an dieser Stelle erforderliche Belastung entspricht, wie auch nicht anders zu erwarten, unserem Mittelwert und dem Maximalwert von 150—200 g. Nur Versuch No. 8 weist hier eine eigentümliche Abweichung auf.

β) Welches ist die maximale Zugkraft der Eidechsen?

Als maximale Zugkraft der Mauereidechsen ergab die erste Versuchsserie im Mai 1919 den Wert von durchschnittlich 30 g. Weil mir dieser auffallend gering vorkam, machte ich mit *Lacerta viridis* Kontrollversuche. *Lacerta viridis* ist ja ein viel größeres und sichtlich kräftigeres Tier; bei intakter Apparatur mußten für sie entsprechend höhere Werte gefunden werden. Das war auch in der Tat der Fall (die maximale Zugkraft lag hier zwischen 75 und 100 g), so daß in diesem Sinne an der Richtigkeit der für *Lacerta muralis* gefundenen Werte nicht zu zweifeln war. Aber ein anderer Einwand mußte gegen sie erhoben werden, nämlich die doch zweifellos durch die steigende Belastung, die ich bei den Versuchen angewandt hatte, hervorgebrachte Ermüdung der Versuchstiere. Augenblicklich mit dem maximalen Gewichte belastet, hätten sie sicherlich einem größeren Gewichte als 30 g das Gleichgewicht halten können. Nun fällt ja dieser Einwand nicht allzusehr ins Gewicht, da zur passiven

Schwanzruptur bei der Mauereidechse ein Zug von durchschnittlich 150—200 g notwendig ist, wie ich oben gezeigt habe. Und worauf es für uns ankommt, ist ja nur, ob die maximale Zugkraft diesem Wert an Größe gleichkommt. Das ist aber bei der großen Differenz der beiden Zahlen wohl nicht anzunehmen, selbst wenn man die Ermüdung bei Bestimmung der maximalen Zugkraft durch steigende Belastung in Rechnung setzt. Immerhin schien es mir geboten, in einer zweiten Versuchsserie die maximale Zugkraft der Mauereidechsen mit einer verbesserten Technik zu prüfen. Die erste Verbesserung betraf die Laufbahn. Als solche hatte in der ersten Versuchsserie eine von mir selbst improvisierte aus Steinen, Sand und Zement zusammengefügte etwas holperige „Mauer“ gedient, deren Hauptfehler es war, daß nach dem Trocknen des Zement-Sandgemisches die Oberfläche der Steine von sandiger Substanz bedeckt war, während ja in natura die Mauereidechsen meist auf bloßem Stein laufen. Für die zweite Versuchsserie wurde nun in einem Spezialgeschäft ein extra bearbeiteter Stein bestellt, der möglichst getreu den natürlichen Verhältnissen entsprach. Ich glaube die Verschiedenheit der Resultate in beiden Versuchsserien, wenn auch nur zum geringeren Teile, auf diese erste Verbesserung schieben zu müssen. Des weiteren verfuhr ich nunmehr bei der Bestimmung der maximalen Zugkraft anders. Ich ermittelte zunächst durch aufsteigende und absteigende Belastung bei einigen frischgefangenen Individuen die ungefähre Höhe der maximalen Zugkraft, d. h. der Kraft, welcher das frischgefangene, noch nicht ermüdete Tier gerade noch das Gleichgewicht halten kann. Ich fand dafür Werte zwischen 55 und 110 g, also beträchtlich höhere Zahlen als in der ersten Versuchsserie. Grundsätzlich allerdings war das Resultat das gleiche. Auch nach den Ergebnissen der zweiten Versuchsserie bleibt die vermutliche maximale Zugkraft durchaus hinter dem Zuge zurück, welcher notwendig ist, um den Schwanz einer toten Mauereidechse von normaler Größe auf mittlerer Höhe oder gar in der Nähe der Schwanzwurzel zu zerreißen. Da ich aber eine so große numerische Differenz gegenüber der ersten Versuchsserie nicht erwartet hatte und darüber sehr verwundert war, machte ich noch einen Kontrollversuch mit einem noch recht kleinen Individuum, das denn auch nur 30 g das Gleichgewicht halten konnte, was wiederum die Intaktheit der Apparatur bestätigte. Dennoch war es mir nicht möglich, für ein bestimmtes Individuum die wirklich maximale Zugkraft einwandfrei zu ermitteln,

da diese ja individuell ganz beträchtlich schwankt (etwa von 55—110 g) und es so doch kaum geht, mit der ersten willkürlich gewählten Belastung gerade die maximale Zugkraft zu treffen. Meist wird man ein kleineres oder größeres Gewicht, als diese aufgelegt haben und dann gezwungen sein, die Belastung sukzessive zu steigern, bzw. zu verringern, wobei wiederum die Ermüdung ganz beträchtliche Fehler hervorrufen kann. Die wirklich maximale Zugkraft für ein bestimmtes Individuum absolut genau zu ermitteln, ist schließlich überhaupt unmöglich. Denn wenn ein aufgelegtes Gewicht noch gehalten wird und ein etwas größeres nicht mehr, so kann man ja nicht wissen, ob dieses von Anfang nicht gehalten worden wäre, da ja das Halten des ersten Gewichtes eine mehr oder minder große Ermüdung hervorgerufen haben muß. Durch diese Betrachtungen wurde ich dazu geführt, für den Autotomiebeweis bei Eidechsen maßgebendere Experimente in etwas anderer Weise durchzuführen. Ich verzichtete auf die absolute Bestimmung der wirklich maximalen Zugkraft und beschränkte mich darauf, an einem vorliegenden Individuum eine obere Grenze der Zugkraft zu ermitteln, d. h. ein Gewicht, welchem dieses Tier in seiner vorliegenden Verfassung unter den vorliegenden Umständen (Laufbahn) jedenfalls nicht das Gleichgewicht halten konnte. Wie weit diese obere Grenze über die maximale Zugkraft hinausging, war für mich irrelevant, sofern sie genügend weit hinter dem für die passive Schwanzzerreißen nötigen Zuge zurückblieb. Denn ich veranlaßte in der neuen Versuchsanordnung das Tier, für das ich die erwähnte obere Grenze der Zugkraft bestimmt hatte, in einem unmittelbar darauffolgenden Fesselungsversuch unter Ausschluß irgendwelcher mechanischer Reize zur Schwanzruptur und durfte dann folgendermaßen argumentieren: Die vorliegende Eidechse hat einem Gewicht, das beträchtlich kleiner ist, als der zum passiven Zerreißen ihres Schwanzes notwendige Zug das Gleichgewicht nicht halten können, ihre maximale Zugkraft liegt also gegenwärtig weit unter diesem Gewicht (wie weit, ist gleichgültig, ich ermittelte eben nicht den absoluten Wert der maximalen Zugkraft); dennoch hat sie es vermocht, in der gleichen Verfassung und auf der gleichen Laufbahn sich aus der Pflasterfesselung am Schwanz durch Schwanzruptur zu befreien. Ein Druck auf den Schwanz war hier ausgeschlossen. Die Zugkraft der Eidechse selbst war nachgewiesenermaßen nicht ausreichend. Also muß eine besondere Muskeltätigkeit die Verstümmelung bewirkt haben, muß diese eine Autotomie gewesen sein

Für diese Versuche konnte ich füglich auch auf ganz frisches Material verzichten; notwendig war nur, daß die Tiere noch genügend Kraft zur Autotomie hatten. Ich führte deshalb diese Versuchsserie an einer zu diesem Zwecke aus dem Tessin gerade eingetroffenen Sendung aus. (Meine Terrariumtiere hatten sich als ungeeignet erwiesen; so munter sie sonst waren, die Fähigkeit der Selbstverstümmelung war ihnen abhanden gekommen.)

Es ergab sich, daß Eidechsen mit einer maximalen Zugkraft von momentan weniger als 105, 70, ja sogar 50 g in der Pflasterfesselung der Schwanzverstümmelung fähig waren. Auf den Schwanz dieser Tiere wurde also vom Experimentator kein Druck ausgeübt, diese selbst konnten nicht einmal einen Zug von 105, 70 ja selbst 50 g ausüben, während doch zur Schwanzruptur durch Zug 150—200 g nötig gewesen wären; mithin muß es sich in diesen Fällen wohl um Autotomie gehandelt haben.

Diese Beweisführung wäre vollkommen exakt, wenn die Zugkraftbestimmung, auf die sie sich gründet, sich nicht schließlich als ungenau herausgestellt hätte und zwar ergab sich, daß nicht nur, wie ich schon ausführte, die genaue Bestimmung der wirklich maximalen Zugkraft unmöglich ist, sondern daß eine genaue Zugkraftbestimmung bei Eidechsen überhaupt auf, wie es mir scheint, kaum überwindbare praktische Schwierigkeiten stößt. Man erhält nämlich unter Umständen mit ein und demselben Tier in dem gleichen Versuch bei der Bestimmung der oberen Grenze der Zugkraft beträchtlich schwankende Werte, was darauf zurückzuführen ist, daß die Eidechse sich nicht immer gleich gut an den Boden der Laufbahn anklammert. Die Apparatur scheint mir einwandfrei, aber das Versuchstier kann zu einem gleichmäßigen Verhalten nicht gut veranlaßt werden. So kann man (bei Eidechsen jedenfalls) mit dieser Methodik nur wenig genaue Durchschnittswerte erhalten, wodurch die Beweiskraft der auf sie gegründeten Argumentation erheblich eingeschränkt wird. Dennoch werden wir wohl daran nicht zweifeln dürfen, daß auch in den Fällen, in denen die Eidechse sich auch ohne besondere Reizung oder schon bei Reizung am Rumpfe und an den Extremitäten aus der Pflasterfesselung durch Schwanzruptur befreit, eine Autotomie vorliegt; denn dafür sprechen einmal die bei der experimentellen Analyse dieser Fälle erhaltenen Werte, die immerhin als approximative Werte gelten dürfen, dann aber spricht dafür auch der durch die Versuche, bei denen in der Pflasterfesselung erst nach Reizung am Schwanze die Ruptur erfolgte, ein-

wandfrei erbrachte Beweis, daß eine Autotomie jedenfalls bei den Eidechsen vorkommt.

II. Ist nun aber auch die in der Natur vorkommende Schwanzverstümmelung der Eidechsen immer eine Autotomie?

Ich setzte zur Lösung dieser Frage den Schwanz zweier Mauereidechsen 2 Stunden nach ihrem Tode einem Zug von 110 g bzw. 80 g aus, d. h. ihrer vermutlichen Zugkraft, und packte dann den Schwanz in der Art, wie ich das bei einer zu erjagenden Eidechse tun würde; ich setzte also den Schwanz der toten Eidechse ungefähr den gleichen mechanischen Bedingungen aus, unter denen *intra vitam* Schwanzverlust erfolgt. Wenn dieser auch jetzt erfolgte, so konnte er natürlich nicht auf Autotomie beruhen, sondern mußte auf rein passive Kräfte zurückgeführt werden — und in der Tat erfolgte auch in beiden Fällen eine Schwanzruptur! Selbstverständlich kommt es sehr darauf an, wie fest man zupackt. Ich machte einen 3. Versuch, bei dem ich auf den Schwanz einen Zug von nur 5 g einwirken ließ und dann etwa mit gleicher Stärke zupackte, wie in den beiden 1. Versuchen — und auch hier kam es zur Ruptur. Der wesentliche mechanische Faktor scheint also nicht der Zug auf den Schwanz, sondern der lokale Druck bei Zupacken zu sein, und um so mehr hängt alles davon ab, wie fest man zugreift. Aber ich griff nicht fester zu, als man das bei Verfolgung einer Eidechse im allgemeinen, und vor allem gewiß nicht fester, als das eine Schlange oder Katze auf der Eidechsenjagd mit ihren Kiefern tun dürfte. Es ist daher klar, daß der Schwanz der Eidechsen auch passiv leicht verstümmelt werden kann. Der Eidechschenschwanz ist, ich muß das gegenüber FREDERICQ betonen, wirklich schon an sich sehr brüchig; das schließt ja die Autotomie auf der anderen Seite nicht aus, ja es erleichtert sie doch eben. Aber ganz gewiß ist nicht jeder Fall von natürlicher Schwanzverstümmelung bei Eidechsen eine Autotomie. Bei kräftigen Individuen wird es wohl in der Regel beim Ergreifen am Schwanz immer zur Autotomie kommen, aber Individuen, die zur Autotomie zu schwach sind, können zweifellos ihren Schwanz auf rein passive Weise verlieren. Also — die Eidechsen können autotomieren, aber nicht jeder Schwanzverlust in der Natur ist eine Autotomie.

III. Kann die Autotomie bei den Lacertiliern als reiner Reflex verlaufen?

Die zur Nachprüfung der positiven Resultate FREDERICQ's und CONTEJEAN's von mir angestellten Experimente ergaben merkwürdigerweise durchwegs ein negatives Resultat.

No. 1. Fesselung nach FREDERICQ. Reizung des Schwanzes mit einer Flamme. Prompte Autotomie. Nun sofort Dekapitierung des Tieres und augenblickliche Wiederholung des Versuches, wobei der Rumpf am Vorderende gestreckt gehalten wird (wie das ja während des Lebens der Fall war). Es ist aber keine Autotomie mehr auszulösen.

No. 2. Fesselung nach FREDERICQ. Autotomie schon ohne jede besondere Reizung. (Aber nicht etwa infolge von Druck auf den Schwanz bei der Fesselung, sondern erst nach der Fesselung.) Dekapitierung. Es ist keine Autotomie mehr auszulösen.

No. 3. Prompte Autotomie bei leichtem Anfassen des Schwanzes. Nach der Dekapitierung (obwohl auch hier, wie übrigens bei all' diesen Versuchen, am enthaupteten Tier der nun fehlende Zug des ganzen Körpers vom Experimentator geleistet wurde), ebenfalls keine Autotomie mehr möglich.

No. 4. Autotomie vor, aber nicht mehr nach Dekapitierung.

No. 5. Autotomie vor, aber nicht mehr nach Amputation der vorderen Hälfte des Rumpfes.

No. 6. Fällt aus, wie No. 4.

Den Widerspruch zwischen diesen Resultaten und denen von FREDERICQ und CONTEJEAN vermag ich mir nicht gut zu erklären. Der Einwand, daß ich die Tiere immer schon vor der Dekapitierung einmal autotomieren ließ und sie so ermüdet haben mochte, ist gegenstandslos, da, wie ich feststellen konnte, überhaupt selbstamputationsfähige Tiere spielend mehrmals hintereinander autotomieren. Im Gegenteil, es war unerläßlich die Tiere vor der Dekapitierung autotomieren zu lassen, um so festzustellen, ob das jeweilige Versuchstier überhaupt selbstamputationsfähig war. Der Gegensatz zwischen meinen Ergebnissen und denen der genannten Autoren ist um so auffälliger, als nach CONTEJEAN das dekapitierte Tier infolge Wegfalls der Reflexhemmung noch prompter autotomiert, als das lebendige. Im Hinblick auf meine Versuchsergebnisse ist die im historischen Teil bereits erwähnte ursprüngliche Angabe FREDERICQ's¹⁾ be-

1) Siehe S. 233.

sonders interessant, daß nur nach Entfernung der Hemisphären die Autotomie noch vonstatten gehen könne, aber nicht mehr nach Dekapitierung. Sollte die Lösung des Widerspruches zwischen diesen Ergebnissen FREDERICQ's, mit denen die meinigen übereinstimmen, und den Resultaten CONTEJEAN's, die FREDERICQ später merkwürdigerweise ohne weiteres akzeptierte, darin liegen, daß die Autotomie nach Dekapitierung nur bisweilen erfolgt und daß eben CONTEJEAN solche Fälle beobachten konnte, während das FREDERICQ und mir versagt war? Dann allerdings wäre noch ein Problem, wie dieses wechselvolle Verhalten zu erklären sein mag. In jedem Falle will ich nicht in den Fehler verfallen, Resultate, an denen an sich kein Zweifel erlaubt ist, abzulehnen, lediglich weil ich sie nicht bestätigen kann, sondern in selbstverständlicher Anerkennung des methodologischen Satzes, daß das positive Ergebnis den Vorrang vor dem negativen hat, mit Rücksicht auf die Angaben CONTEJEAN's durchaus gelten lassen, daß die Autotomie als reiner Reflex verlaufen kann.

IV. Kann dieser Reflex nun auch ein psychogener sein? Spielt der Wille bei der Autotomie eine Rolle?

Bei den Versuchen in Pflasterfesselung befreite sich die Eidechse in einer Reihe von Fällen ohne direkte Reizung des Schwanzes, entweder auf Reize an Rumpf oder Extremitäten, oder überhaupt ohne jede besondere Reizung. Hier kann es sich um einen psychogenen Reflex gehandelt haben. Mit Sicherheit könnte ein solcher nur angenommen werden, wenn eine Autotomie auch ohne jede Berührung des Tieres, also auch ohne die Pflasterfesselung bisweilen erfolgen würde; ich halte es für ausgeschlossen im Hinblick auf die noch zu erörternde Mechanik der Autotomie. Die Autotomie ohne direkte Reizung des Schwanzes in der Pflasterfesselung aber kann auch anders, denn als psychogener Reflex aufgefaßt werden, einmal auch als gewöhnlicher durch den Zugreiz auf den Schwanz, den das gefesselte Tier selbst produziert, oder vielleicht auch durch die bloße Pflasterfesselung als Reiz¹⁾ ausgelöster Reflex, dann aber auch möglicherweise als Willenshandlung. Über die mögliche Beteili-

1) In den Fällen, in denen die Eidechse in Pflasterfesselung am Schwanz auch ohne besondere Reizung desselben autotomiert, ist es tatsächlich denkbar, daß bei verstärktem Zerren des Tieres die Pflasterfesselung selbst schließlich als Reiz wirkt. Dagegen kommt dies in den Fällen nicht in Betracht, in denen erst bei besonderer Reizung am Schwanz die Ruptur eintritt.

gung des Willens an der Autotomie läßt sich überhaupt nichts Sicheres aussagen.

V. Fallen die präformierten Bruchstellen mit den *loci minoris resistentiae* für Zug zusammen?

Die bei den Zerreißungsversuchen am toten Tiere (s. S. 263—265) gewonnenen Bruchstücke von Eidechenschwänzen, also Bruchstücke, die das Produkt einer passiven Ruptur, und nicht einer Autotomie waren, unterwarf ich einem im anatomischen Teile dieser Arbeit zu schildernden Färbungs- und Aufhellungsverfahren, um festzustellen, wo jeweils bei dieser passiven Zerreißung die Ruptur erfolgt war, ob an den präformierten Bruchstellen, wie bei der Autotomie, oder an anderen Stellen. Es handelte sich also hier um das Problem, ob die präformierten Bruchstellen auch bei Zug die *loci minoris resistentiae* sind. Die Aufhellungspräparate ergaben nun, daß ausnahmslos der Bruch inmitten eines Wirbels erfolgte und zwar genau längs des Querspaltes, der den Wirbel etwas cranial von seiner Mitte durchsetzt. Demgemäß zeigt jedes Schwanzstück (die Schwanzspitze natürlich ausgenommen) an seinen beiden Enden verschiedene Verhältnisse; am cranialen Ende schließt es mit einem längeren Wirbel-fragment ab, als am caudalen, indem ja der Querspalt den Wirbel in eine kürzere craniale und längere caudale Hälfte teilt (s. Taf. 7, Fig. 1). Bei einer Ruptur fällt dann das kürzere Fragment dem caudalen Ende des Stumpfes, das längere dem cranialen Ende des Amputates zu, und nun ist ja jedes Bruchstück aus unseren Versuchen mit Ausnahme der Spitze mit Bezug auf sein caudales Ende ein Stumpf, mit Bezug auf sein craniales Ende ein Amputat. Man kann also an einem durch passive Zerreißen isolierten mittleren Schwanzabschnitt genau so, wie an einem durch zweimalige Autotomie isolierten mit Sicherheit das craniale und das caudale Ende ermitteln. Der Bruch erfolgt eben bei beiden Formen der Verstümmelung an den präformierten Stellen, die hier anders, als bei Krabben und Heuschrecken, sich auch mit dem *locus minoris resistentiae* für Zug decken. Aber die Übereinstimmung in dem Aussehen der Bruchstücke bei Selbstverstümmelung und passiver Zerreißen geht noch weiter. Als geradezu selbstverständlich wurde gar nicht erwähnt, daß auch bei letzterer der Bruch immer zwischen zwei Schuppenwirteln erfolgt an einer dünneren Stelle der Haut. Vor allem erscheint wichtig, daß bei beiden Formen der Verstümmelung ein Zerreißen der Muskelfasern selbst nicht stattfindet, daß sie viel-

mehr am Übergang in ihre Sehnen zerreißen (was schon seit FREDERICQ bekannt ist), so daß am cranialen Ende des Amputates die Muskeln reusenförmig hervorstehen (s. S. 239).

VI. Ist auch bei den Eidechsen (so, wie ich es bereits für die Blindschleiche nachwies) Autotomie an einem frei flottierenden Schwanzende unmöglich?

Die Angabe FREDERICQ's, daß bei Reizung des distal von der Fesselungsstelle gelegenen Schwanzabschnittes der Schwanz proximal von der Reizstelle, aber distal von der Fesselungsstelle abbreche, könnte dazu verführen, diese Frage zu verneinen.

Wie aber reizte FREDERICQ? Durch Kneifen. Damit aber schuf er einen weiteren Fixpunkt im Bereiche des distal von der Fesselungsstelle gelegenen Schwanzabschnittes. Also brach in seinen Versuchen in Wahrheit nicht ein flottierendes, sondern ein an zwei Punkten fixiertes Schwanzende. Der eine Fixpunkt war die Fesselungsstelle, der andere die Reizstelle.

Ich stellte nun in zahlreichen Fällen den Versuch an einem wirklich frei flottierenden Schwanzende. Ich reizte nämlich die distal von der Fesselungsstelle gelegene Schwanzpartie rein thermisch, durch Berühren mit einer Flamme, und dann erfolgte die Ruptur stets proximal von der Fesselungsstelle — zwischen 2 Fixpunkten: der Befestigung des Schwanzes am Rumpfe einerseits und der Fesselungsstelle andererseits. An einem frei flottierenden Schwanzstück war die Autotomie gerade so, wie bei der Blindschleiche nicht möglich.

Als ich nun einmal versuchsweise wie FREDERICQ reizte, d. h. durch Kneifen, und so einen Fixpunkt im Bereiche der distal von der Fesselungsstelle gelegenen Schwanzpartie schuf, brach der Schwanz ganz entsprechend auch distal von der Fesselungsstelle

Wir kommen so zu folgenden Anschauungen über die Mechanik der Schwanzautotomie bei den Lacertiliern:

Der Schwanz bricht oberhalb der Reizstelle zwischen den nächstgelegenen 2 Fixpunkten. Zwischen diesen biegt er sich durch entsprechende Kontraktion seiner Muskulatur S-förmig aus, wobei er, wie ein Stab, den man über dem Knie zerbricht, an einem *locus minoris resistentiae* entzwei bricht. Solch ein *locus minoris resistentiae* findet sich jeweils in einer präformierten Bruchstelle. Auf den Bau der präformierten Bruchstellen wird im anatomischen Teile näher eingegangen werden (s. besonders S. 291—293).

VII. Gibt es eine Autotomie im Bereiche von Regeneraten? Sind am Regenerate applizierte Reize imstande Autotomie auszulösen?

Zahlreiche Versuche an Eidechsen mit regenerierten Schwänzen lehrten mich, daß bei dem Autotomieprozeß das Regenerat wohl als Reizaufnahmeorgan, aber nicht als Erfolgsorgan zu fungieren imstande ist. Am Regenerat applizierte Reize haben die gleiche Wirkung, wie solche, die auf den normalen Schwanzabschnitt einwirken, was ja auch ganz plausibel ist, da das Regenerat ebenso wie der normale Schwanzabschnitt mit sensiblen Nerven versehen ist. Niemals aber kann die Ruptur im Bereiche des Regenerates erfolgen. Hier, wo die Wirbelsäule durch ein gänzlich ungegliedertes Knorpelrohr vertreten wird, gibt es keine präformierten Bruchstellen mehr; die Festigkeit ist gegenüber dem normalen Schwanzabschnitte eine ganz bedeutende (vgl. meine Zerreißungsversuche an Regeneraten, S. 264). Der nachgewachsene Schwanz autotomiert nicht etwa „schwächer“, wie DAWYDOFF, und auch nicht „selten“, wie RIGGENBACH sicher irrtümlich angibt, sondern überhaupt nicht. Andererseits entspricht es aber ebenso wenig den Tatsachen, daß „eine zweite Selbstverstümmelung selten vorkomme“ (RIGGENBACH) oder „daß die Einrichtung nur ein Mal funktioniere“ (E. MÜLLER). Denn sofern nur der verbliebene normale Schwanzabschnitt nicht zu kurz ist, d. h. noch präformierte Bruchstellen enthält, kann ein Lacertilier mit Regenerat nicht nur einmal, sondern sogar eventuell noch mehrmals autotomieren. Zahlreiche entsprechende Versuche von mir ergeben das mit voller Sicherheit. Nur ein einziges Mal konnte ich eine Erscheinung beobachten, die von dem hier geschilderten Verhalten abweicht; es handelte sich zwar nicht um eine Ruptur im Bereiche des Regenerates, aber um eine Abstoßung des ganzen Regenerates, also um eine Ruptur an der Ansatzstelle desselben am normalen Schwanzabschnitte. Dieser enthielt, wie ich aus seiner Schuppenbekleidung entnehmen konnte, sehr wahrscheinlich die ersten $5\frac{1}{2}$ Schwanzwirbel. Da der fünfte Schwanzwirbel bei den Mauereidechsen meist noch keine präformierte Bruchstelle besitzt (die Begründung dieser Behauptung, sowie die Erklärung der vorigen über die Wirbelzahl wird aus dem anatomischen Teile zu entnehmen sein), so war hier offenbar eine Autotomie im Bereiche des normalen Schwanzabschnittes nicht gut möglich. An der Grenze dieses gegen das Regenerat gefaßt, machte das Tier gleichwohl heftige seitliche Krümmungsbewegungen. Und nun scheint die Stabilität der ungespaltenen Caudalwirbel größer

zu sein, als die der Ansatzstelle des Regenerates. So erfolgte eine Ruptur noch am ehesten hier. Doch war das offensichtlich ein Ausnahmefall. Die Regel wird sein, daß bei so hohem Ansätze des Regenerates gar keine Autotomie mehr möglich ist. Enthält dagegen der normale Schwanzabschnitt noch präformierte Bruchstellen, so kann, sofern das Tier nur kräftig genug ist, immer noch eine Autotomie im Bereiche des normalen Schwanzabschnittes erfolgen, und das ist dann eine Regel ohne Ausnahme.

VIII. Ein Lacertilier kann nicht nur mehrmals autotomieren, er kann auch mehrmals unmittelbar hintereinander autotomieren.

Meine Blindschleichen sowohl, wie die Eidechsen taten das in zahlreichen Versuchen bis zu 3- und 4mal.

IX. Theorie der automatischen Bewegungen der Amputate.

Die bisherigen Beobachtungen über automatische Bewegungen der Amputate kann ich sämtlich bestätigen; namentlich möchte ich hervorheben, daß ich regelmäßig auch an isolierten Regeneraten Bewegungen wahrnehmen konnte, wenn allerdings auch nur leise Vibrationen. Die bisherigen Erklärungsversuche für die betreffenden Phänomene, soweit solche überhaupt vorliegen, aber möchte ich nicht akzeptieren. Die automatischen Bewegungen amputierter Schwänze sind doch wohl keine Reflexbewegungen, denn wo wären die entsprechenden äußeren Reize, um die ja in manchen Fällen etwa eine Viertelstunde lang dauernden Bewegungen fortwährend von neuem auszulösen? Selbstverständlich sind an den Amputaten, so lange in ihnen das Rückenmark noch lebt, auch Reflexbewegungen möglich, was daraus hervorgeht, daß nach Erlöschen der automatischen Bewegungen noch eine Zeitlang auf besondere Reizung des Schwanzes Bewegungen sich einstellen. Aber die automatischen Bewegungen selbst, die sofort nach der Ruptur auftreten und allmählich immer schwächer werdend nach 10—15 Minuten aufhören, müssen anders aufgefaßt werden. Die einfachste Erklärung scheint mir, daß beim Bruch des Schwanzes das Rückenmark stark gereizt wird und nun eine Zeitlang heftige motorische Impulse von sich gibt, bis die Erregung abflaut. Diese Erklärung kommt jedoch nur für die Bewegungen normaler Schwanzstücke und solche Regenerate in Betracht, an denen noch ein Stück normalen Schwanzes hängt; denn

nur in diesen Fällen erfolgte eine Zerreiung funktionsfhigen Rckenmarkes. Bei der Isolierung von Regeneraten oder der Amputation eines Stckes von einem Regenerat wird ja nur das regenerierte Rckenmark verletzt, das anatomisch wie physiologisch hchst primitiv, vor allem aber deshalb physiologisch wertlos ist, weil von ihm keine Nerven entspringen (Alle Nerven des Regenerates entstammen dem normalen Schwanzabschnitt). So kann es auch keine motorischen Impulse aussenden. Die Bewegungen isolierter Regenerate knnen daher nur auf die Reizung der zahlreichen Nerven zurckgefhrt werden. Demgem sind diese Bewegungen auch nur sehr geringfgig und kurzdauernd.

X. Die Zweckmigkeit der natrlichen Schwanzverstmmelung bei den Lacertiliern liegt so klar auf der Hand, da ich ber sie kein Wort zu verlieren brauchte, wenn nicht E. MLLER (1896) Zweifel an ihr uern wrde im Hinblick darauf, da die verstmmelte Eidechse bis zur Vollendung des Regenerationsprozesses in ihren Bewegungen sehr unbeholfen und daher relativ stark gefhrdet sei.

Das hindert aber doch nicht, da durch die stattgefundene Verstmmelung der Eidechse damals das Leben bzw. die Freiheit gerettet wurde. Gewi ist sie spter eine Zeitlang strker gefhrdet als ein Individuum mit intaktem Schwanz, aber ohne den Schwanzverlust seiner Zeit wre sie doch nun schon lngst entweder tot oder gefangen.

Die groe Brchigkeit und die Selbstverstmmelungsfhigkeit des Lacertilierschwanzes haben als Schutzmittel gewi nur relativen aber doch zweifellos einen sehr bedeutenden Wert.

II. Teil.

Zur Anatomie des Lacertilierschwanzes.

1. Abschnitt.

Historisches und Problemstellung.

Das Verstndnis der Verstmmelungs- und Regenerationsvorgnge am Lacertilierschwanz ist naturgem mit der Kenntnis seines groeren und feineren Baues eng verknpft; systematische Regenerationsversuche an Lacertiliern erfordern eine weitgehende

Vertrautheit mit den anatomischen Eigentümlichkeiten des Schwanzes. Vor allem handelt es sich dabei um die Struktur der Wirbelsäule, deren auffallendste Eigentümlichkeit die im I. Teile der Arbeit bereits erwähnten präformierten Bruchstellen sind. Ein erstes anatomisches Problem, wichtig für das Verständnis der Mechanik der Anatomie sowohl wie auch für das Wesen der Regenerationsvorgänge, ist die Struktur dieser präformierten Bruchstellen. Von CUVIER (1824) rührt die Entdeckung der normalen Querteilung der Lacertilierschwanzwirbel her. HYRTL (1853) hat dann 29 Jahre später über die „normale Querteilung der Saurierwirbel“ eine systematische Untersuchung veröffentlicht, die sich auf Scincoiden, Chalcididen, Geckonen und neuweltliche Iguaniden, sowie Lacertiden, also auch auf die Familie bezieht, zu der unsere einheimischen Lacertilier gehören; auf die Lacertaarten selbst aber, wie ich sie Regenerationsversuchen und dementsprechend auch der anatomischen Untersuchung unterzog, erstreckt sich HYRTL'S Arbeit nicht. Die allgemeinen Resultate dieser Arbeit sind, daß bei den genannten Familien entweder alle Caudalwirbel mit Ausnahme der vordersten oder nur die mittleren Caudalwirbel eine Querteilung aufweisen, die den ganzen Wirbel, sowohl Körper, wie Bogen betrifft, so daß jeder Wirbel in zwei Segmente zerfällt. „Die Querteilung der Wirbel entspricht entweder der Mitte derselben, oder der Vereinigungsstelle ihres vorderen und mittleren Drittels.“ Die beiden Segmente sind demnach entweder gleich groß, oder das caudale ist das längere. „Ist der Wirbel mit Querfortsätzen versehen, so nehmen beide Segmente an der Bildung derselben Anteil, indem das hintere Segment den Hauptbestandteil des Querfortsatzes abgibt, das vordere aber eine schmale Leiste aus sich herauswachsen läßt, welche sich an den vorderen Rand des Querfortsatzes als Ergänzungsstück anlegt.“ ... — Die Vereinigung der beiden Wirbelsegmente erfolgt durch eine Synchondrose. Dies ist die einzige Angabe HYRTL'S, welche in der Folgezeit bestritten wurde. Nach GEGENBAUR (1862) nämlich besteht zwischen beiden Segmenten ein klaffender Spalt, über dessen plane Knochenflächen sich höchstens einige dünne Periostlamellen hinziehen. Diesen strittigen Punkt näher zu untersuchen und womöglich aufzuklären, stellte sich mir als erste anatomische Aufgabe dar.

Die Richtigkeit der GEGENBAUR'Schen Angaben vorausgesetzt, mußte sich die Frage erheben, wodurch dann die beiden Wirbelsegmente überhaupt zusammengehalten würden, ob nur vom Periost

oder vielleicht in der Weise, daß der Spalt nicht die ganze Dicke des Wirbels durchsetzte, die Spalthälften also stellenweise wenigstens miteinander zusammenhängen. Hier soll nun nach GEGENBAUR, der es bestätigt, schon HYRTL genau angegeben haben, daß der Spalt nicht durch die ganze Dicke des Wirbelkörpers dringe; ich habe die Angabe in dieser Form aber bei HYRTL nicht finden können. Im Gegenteil: als das typische Verhalten bezeichnet dieser eine „vollkommene Querteilung“. „Bei *Scincus officinalis*“, sagt er, „ist am achten, neunten und zehnten Schwanzwirbel die Teilung als Verwachsungswulst angedeutet¹⁾, der elfte bis vierzehnte Wirbel vollkommen quer geteilt“, und an anderer Stelle dann „*Eutropis multifasciata* zeigt an den vorderen Caudalwirbeln, mit Ausnahme der 5 ersten, vollständige Teilung, an den hinteren Kreiswülste an der verwachsenen Teilungsstelle.“ Diese Kreiswülste sind eben der äußerliche Ausdruck des peripheren Zusammenhanges der beiden Spalthälften, der also nach HYRTL keineswegs das typische Verhalten darstellt. Um so dringender schien es mir geboten, das mir vorliegende Material auf diesen Punkt hin zu untersuchen. Mein zweites anatomisches Problem lautet somit: Durchsetzt der Spalt bei *Lacerta* die ganze Dicke des Wirbels, oder nicht?

Bei den von ihm untersuchten Arten hat HYRTL jeweils ermittelt, welche Caudalwirbel die Querteilung aufweisen, bzw. an welchem Caudalwirbel diese beginnt. Diese Frage auch für meine Versuchstiere (*L. muralis* und *L. agilis*) beantwortet zu haben, war für mich im Hinblick auf eine Versuchsserie erforderlich, deren Zweck es war, zu ermitteln, ob auch bei Amputation im Bereiche ungespaltener Schwanzwirbel eine Regeneration eintritt. Nun existierte auf diese Frage auch schon eine Antwort. LEYDIG (1872) gibt nämlich an, daß bei den Eidechsen (*Lacerta*) die Querteilung am 7. Caudalwirbel beginne. Diese Angabe ist meines Wissens nie nachgeprüft, aber allgemein angenommen worden. So sagt FRAISSE (1885): „... LEYDIG gebührt unbedingt das Verdienst, zuerst nachgewiesen zu haben, daß gerade in der Gegend des 7. Caudalwirbels, an welchem die Querteilung beginnt, der *locus minoris resistentiae* zu suchen ist ...“ Er fügt hinzu, daß die Ruptur des Schwanzes meist an dieser Stelle erfolge. Mir fielen nun aber unter mit regenerierten Schwänzen eingefangenen Eidechsen Individuen auf,

1) Die Sperrungen in diesem Zitat rühren von mir her.

bei denen die Regenerate so nahe der Schwanzwurzel ansetzten, daß es mir zweifelhaft erschien, ob in diesen Fällen wirklich die autotomierbare Zone des Schwanzes erst am 7. Caudalwirbel und nicht schon früher begonnen habe. Aber vollends das Röntgen-Bild eines Schwanzes von *Lacerta muralis*, das den Beginn der Querteilung auf das deutlichste schon am 5. Caudalwirbel zeigte, ließ es als gegeben erscheinen, nunmehr auch die Frage, an welchem Caudalwirbel bei *Lacerta agilis* und *Lacerta muralis* die Querteilung beginnt, zum Gegenstand einer systematischen Untersuchung zu machen.

Die Lösung dieses dritten Problems vorausgesetzt, war noch eine weitere Frage zu beantworten, ehe an eine zweckvolle Durchführung der betreffenden Regenerationsversuche zu denken war: Gibt es ein Mittel, um sich am unverletzten Eidechschwanz durch bloße Ermittlung der Schuppenwirtelzahl über die absolute Anzahl der Schwanzwirbel in einem vorliegenden Schwanzstück zu orientieren? Besteht eine Beziehung zwischen Wirtel- und Wirbelzahl? RABL (1896) gibt im Vorwort zu seiner Theorie des Mesoderms an, daß man aus der Zahl der Schuppenwirtel eines Eidechschwanzes einen annähernd sicheren Schluß auf die Zahl seiner Wirbel ziehen könne. (1906 teilt dann GROSSER mit, daß bei *L. viridis* 2 Schuppenringe auf einen Schwanzwirtel entfallen. GROSSER hat diesen und ähnliche Befunde bei Reptilien mit der Frage der Existenz einer Metamerie der Reptilienschuppen in Verbindung gebracht. 1910 veröffentlichte dann — offenbar ohne Kenntnis der GROSSER'schen Arbeit — STEHLI gleichartige Beobachtungen, die er im Sinne einer ursprünglichen metameren Anordnung der Reptilienschuppen deutet, wobei ich auf gewisse Einwände GROSSER's hinweisen möchte, die demgegenüber in Betracht kommen. Näher auf das Problem einzugehen, liegt nicht im Rahmen meiner Arbeit. Neuerdings (1917) ist noch eine ausführliche Untersuchung über die Dermatomerie der Eidechse von VAN TRIGT gemacht worden, die auf recht komplizierte Verhältnisse hindeutet.)

Mit der ebengenannten ist die Frage verwandt, wie man äußerlich am Eidechschwanz die vertebralen und intervertebralen Abschnitte bestimmen könne, was für diejenigen meiner Regenerationsversuche von Bedeutung war, durch die ermittelt werden sollte, ob bei intervertebraler Amputation die Regeneration in gleicher Weise statthabe, wie bei der natürlichen intravertebralen.

Für diese Regenerationsversuche war ferner von Wichtigkeit zu wissen, wie die Intervertebralgegend an der Schwanzwirbelsäule der

Eidechse beschaffen ist. Die Angaben hierüber in der Literatur sind ungenügend und widersprechen sich zum Teil. GEGENBAUR gibt in seinen Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Amphibien und Reptilien an, daß bei erwachsenen Eidechsen die Wirbel gelenkig verbunden sind. Er sagt das zwar nicht ausdrücklich, aber es geht aus folgenden Sätzen klar hervor: „Eine völlige Trennung mit Bildung der Gelenkhöhle erfolgt erst in späteren Stadien“ und: „Bei der Natter scheint die Differenzierung rascher vor sich zu gehen, als bei der Eidechse. Einjährige Exemplare der letzteren zeigten noch keine vollendeten Gelenkflächen, die Grundsubstanz des Knorpels war nirgends unterbrochen, nur die Zellen zeigten durch die Richtungsverhältnisse ihrer Längsachse Kopf und Pfanne an.“ Also nach GEGENBAUR sind die Eidechsenwirbel embryonal und in den Jugendstadien durch einen kontinuierlichen Intervertebralknorpel, später gelenkig untereinander verbunden. TORNIER gibt im Handwörterbuch der Naturwissenschaften an, daß sich zwischen den Schwanzwirbeln vieler Eidechsen einfache Bandscheiben befinden; ebenso verhält es sich nach ihm beim Krokodil. BÜTSCHLI macht in seiner Vergleichenden Anatomie wieder andere Angaben. Nach ihm persistiert der Intervertebralknorpel in Form einer Art von Menisci bei den placoiden Reptilien (Krokodilen und Schildkröten). Von einem zeitlebens erhaltenen Intervertebralknorpel bei Eidechsen sagt er nichts. Aber H. MÜLLER (1864) gibt dies in seiner vorzüglichen Abhandlung bereits ausdrücklich an und belegt diese Angabe mit der Abbildung eines Sagittalschnittes durch Eidechsen Schwanzwirbel, übrigens der einzigen derartigen Abbildung, die meines Wissens bisher existiert. „Vielleicht ist dafür“, sagt er, „daß diese Trennung in der Regel durch die Querspalte des Wirbels zu gehen scheint, noch ein anderer Punkt bemerkenswert. Es sind nämlich die Schwanzwirbel der Eidechsen wenigstens sehr häufig nicht durch Gelenke verbunden, sondern der Intervertebralknorpel verbindet je 2 Wirbel unmittelbar, ohne daß es zur Bildung einer Höhle gekommen ist. . . .“ Angesichts dieser Sachlage war es selbstverständlich, daß ich auch die Intervertebralregion ganz besonders in den Kreis meiner Untersuchungen zog.

Schließlich ergab sich noch die Gelegenheit, im Laufe dieser Untersuchungen noch einige weitere Punkte aus der Anatomie der Schwanzwirbelsäule bei den Lacertiliern genauer aufzuklären, die in keinem direkten Zusammenhange mit meinen Versuchen standen, aber

zum Teil wenigstens für die genaue Vorstellung von dem Selbstverstümmelungsvorgänge nicht ganz ohne Bedeutung sind.

Es handelt sich hier vor allem um das Verhalten der Querfortsätze, von denen ja schon HYRTL ermittelte, daß sie an der Querteilung der Wirbel Anteil haben. Über die Querfortsätze bei *Lacerta* finden sich genauere Angaben bei LEYDIG und GOETTE (1897) auf die, ebenso wie die von HYRTL, ich bei der Darstellung meiner eigenen Resultate noch zurückkommen werde.

Bezüglich der Hämaphysen besteht eine Kontroverse zwischen LEYDIG und HUXLEY einerseits, die die unteren Bögen dem jeweils cranialen Wirbel und GEGENBAUR und OWEN andererseits, die ihnen eine intervertebrale Stellung zuweisen. Über diesen Punkt war also noch Aufklärung zu schaffen.

Weiterhin war die Angabe LEYDIG's nachzuprüfen, daß bei *Lacerta* die Hämaphysen am 3. (bzw. zwischen 3. und 4.) Caudalwirbel beginnen.

Ferner war der sogenannte sekundäre Dornfortsatz, zu dem sich, wie HYRTL und später LEYDIG angibt, der Wirbelbogen an der Stelle der Querteilung erhebt, noch genauer zu studieren.

Schließlich wurde noch das Ende der Wirbelsäule näher in Betracht gezogen, das nach FRAISSE deutlich knorpelig ist, was immerhin bemerkenswert wäre.

2. Abschnitt.

Eigene Untersuchungen.

1. Kapitel. Material und Technik.

Das Material meiner anatomischen Untersuchungen, *Lacerta agilis* L. und *Lacerta muralis* LAUR., waren diejenigen Eidechsenarten, mit denen ich Regenerationsversuche anstellte. Es handelte sich durchwegs um vollkommen erwachsene Tiere, Mauereidechsen von 5—7 cm und Zauneidechsen von etwa 8 cm Rumpflänge, so daß die gefundenen Formzustände nicht etwa Jugendstadien darstellen.

Die Technik der Untersuchung war teilweise neuartig und muß daher, sowie wegen ihrer Schwierigkeiten überhaupt ausführlicher beschrieben werden. Eine erfolgreiche anatomische Untersuchung der Schwänze unserer einheimischen Eidechsen mit Messer und Pincette ist der Kleinheit und Brüchigkeit des Objektes wegen ausgeschlossen. Es kommt von den gangbaren makroskopischen

Methoden nur die Maceration in Betracht. Aber auch diese ist nicht gut brauchbar, einmal weil sie die einzelnen Wirbel aus ihrem Zusammenhange reißt und ferner weil sich Beschädigungen des Skeletes bei ihr nicht vermeiden lassen; so fallen z. B. die Hämapophysen bei der Maceration leicht ab, wodurch es unmöglich wird, mit der Macerationmethode festzustellen, an welchem Schwanzwirbel die unteren Bögen beginnen.

Es mußten also zur Erforschung der makroskopischen Verhältnisse andere Wege eingeschlagen werden. Ich fand diese in der Röntgenphotographie¹⁾ der in Formol fixierten Schwänze und in dem Totalfärbungs- und Aufhellungsverfahren von LUNDVALL-SPALTEHOLZ, auf das ich gleich näher eingehen werde.

Die beiden Methoden ergänzten sich in glücklichster Weise. An den Aufhellungspräparaten mußten die Schuppen meist entfernt werden. Für die Abklärung der Beziehungen zwischen Wirbel- und Wirtelzahl kamen daher in erster Linie die Röntgenaufnahmen in Betracht, auf denen außer der Wirbelsäule auch die einzelnen Wirtel sich scharf markieren. Der Beginn der Querteilung der Wirbel war an den Aufhellungspräparaten nicht festzustellen, dagegen gelang dies in einigen Fällen an den Röntgenbildern. Die Aufhellungspräparate aber gestatteten einen genauen Einblick in alle feineren Formverhältnisse: die Ansatzstelle der Hämapophysen, das Verhalten der Querfortsätze, die Verbindungsweise der Schwanzwirbel, die Ausbildung der sekundären Dornfortsätze und das Verhalten der Schwanzspitze.

Die Präparate wurden einem Färbungs- und Aufhellungsverfahren unterworfen, das von LUNDVALL (1904—1905) in die anatomische Technik eingeführt und von SPALTEHOLZ (1911—1914) weiter entwickelt und verbessert wurde. Das Verfahren, ursprünglich zur Demonstration embryonaler Skelete bestimmt, wurde später von SPALTEHOLZ in den Dienst auch anderer anatomischer Aufgaben gestellt und hat sich auch als vorzüglich erwiesen, zur Lösung der Probleme der vorliegenden Arbeit beizutragen. Das Prinzip ist eine elektive Färbung des Knorpels mit Methylgrün und des Knochens mit Alizarin (LUNDVALL) und eine weitgehende Aufhellung auch der kompaktesten Objekte mit einem Schwefelkohlenstoff-Benzolgemisch

1) Die Aufnahmen wurden im Röntgeninstitut der chirurg. Klinik des Kantonsspitals Zürich, Leiter Herr Dr. H. SCHINZ, gemacht.

(LUNDVALL) bzw. mit einem Gemisch von ätherischen Ölen (SPALTEHOLZ), namentlich von Wintergrünöl und Isosafrol. Das Verfahren von SPALTEHOLZ unterscheidet sich also von dem älteren von LUNDVALL vor allem durch die aufhellende Endflüssigkeit. Die übrigen Unterschiede sind weniger wesentlich. Beide Verfahren beginnen mit einer 48stündigen Fixierung in Formol. Daran schließt sich bei LUNDVALL eine Nachbehandlung mit 95%igem Alkohol, bei SPALTEHOLZ ein Bleichprozeß mit Wasserstoffsperoxyd¹⁾; sodann folgt in beiden Verfahren die Färbung, darauf die Entwässerung in steigendem Alkohol, darauf als Intermedium Benzol und hieraus die Überführung in die Endflüssigkeit.

Ich selbst fand für meine Zwecke eine Kombination und leichte Modifikation der beiden Verfahren am passendsten. Das Schwefelkohlenstoff-Benzolgemisch gab mir keine brauchbaren Resultate. Ich wählte deshalb als Endflüssigkeit ein Gemisch von Isosafrol und Wintergrünöl nach SPALTEHOLZ. Das passende Verhältnis dieser beiden Flüssigkeiten zueinander im Gemisch ist für jede Species und jedes Organ ein rein empirisches und muß durch Ausprobieren ermittelt werden. Da SPALTEHOLZ für ganze Frösche und Fische ein Mischungsverhältnis von Isosafrol: Wintergrünöl = 5:27 angibt, glaubte ich probeweise zweckmäßig von einem Verhältnis Isosafrol: Wintergrünöl = 5:25 ausgehen zu sollen, um dann durch probeweisen Zusatz sei es von Wintergrünöl, sei es von Isosafrol das optimale Mischungsverhältnis herauszufinden. Es ergab sich aber, daß eine Änderung des gewählten Mischungsverhältnisses weder in der einen noch in der anderen Richtung bessere Resultate zu ergeben vermochte, als mit dem genannten zu erzielen war, weshalb ich dieses dann später auch beibehielt. Die Objekte wurden vollkommen durchsichtig und blieben dauernd in diesem Zustande. Was die Färbung betrifft, so färbte ich, sofern ich nicht nur Knochenfärbung vornahm, zuerst mit Methylgrün und dann mit Alizarin, da im hiesigen Zoologischen Institut mit diesem Vorgehen (LUNDVALL gibt eine umgekehrte Reihenfolge an) bessere Erfahrungen gemacht worden waren. Das Methylgrün nahm ich in viel stärkerer Konzentration, als LUNDVALL vorschreibt. Herr Dr. H. STEINER empfahl mir eine 30mal so starke Lösung; mit der von LUNDVALL angegebenen Konzentration hatte er keine befriedigenden Resultate

1) LUNDVALL hat später auch einen Bleichprozeß in sein Verfahren aufgenommen.

erzielen können. (Da sich seine Untersuchungen ebenfalls auf embryonale Skelete bezogen hatten, wird diese Abweichung vielleicht einer Verschiedenheit des verwandten Handelsproduktes zuzuschreiben sein. Wir hier im Zoologischen Institut der Universität Zürich verwenden Methylgrün von Dr. GRÜBLER & Co. in Leipzig.) Ich nahm daher von vornherein folgende Lösung:

Methylgrün	3 g
70% Alkohol	100 ccm
Eisessig	2—3 Tropfen

und färbte direkt in dieser Lösung 24 Stunden lang. Sodann wurde die Farbe mit 70% und 95% Alkohol alternierend ebenfalls etwa 24 Stunden lang ausgewaschen. Das Resultat war nie eine Überfärbung, sondern stets eine mäßige, manchmal eher schwache, distinkte Grünfärbung des Knorpels. Die Knochenfärbung mit Alizarin nach LUNDVALL gab mir keine besonders guten Resultate. Ausgezeichneten Erfolg hatte ich dagegen, als ich das Alizarin in der von SPALTEHOLZ 1914 empfohlenen Weise anwandte: wochenlange Färbung in wesentlich schwächeren, sauren Alizarinlösungen. LUNDVALL'S Lösung A enthält einen Teil gesättigte alkoholische Alizarinlösung auf 9 Teile 70% Alkohol. Ich verwandte in Anlehnung an SPALTEHOLZ eine 4mal so schwache saure Alizarinlösung:

Gesättigte rein alkohol. Alizarinlösung	1 ccm
Alcoholus absolutus	39 „
Eisessig	5 Tropfen.

Das verwandte Alizarin war, da mir das von SPALTEHOLZ empfohlene Alizarinum crystallisatum nicht zur Verfügung stand, „Alizarin trocken“ von KAHLBAUM. Die Erfolge waren, wie gesagt, vorzüglich. Eine Mitfärbung der anderen Gewebe trat zwar hier und da ein, störte aber gar nicht, da nach der Aufhellung auch hier nur das Knochenskelet in schönem Rot scharf hervortrat. Ich solchen Fällen, wie LUNDVALL (1912) in einer neueren Arbeit empfiehlt, den Farbstoff aus den anderen Geweben mit schwach essigsauerm Alkohol auszuziehen, möchte ich dringend widerraten, da ich mich überzeugen mußte, daß unter dieser Prozedur auch die Knochenfärbung ziemlich beträchtlich leidet.

Die dem Aufhellungsverfahren zu unterwerfenden Eidechsen-schwänze müssen (am besten nach der Fixierung) entschuppt werden, wobei große Vorsicht am Platze ist; es brechen sonst leicht die

Wirbel an den präformierten Stellen. Man geht am besten so vor, daß man Schuppenwirtel für Schuppenwirtel mit einer feinen Schere spaltet und dann vorsichtig abzieht, wobei unbedingt darauf geachtet werden muß, daß die die ganze Schwanzmuskulatur umhüllende Fascie nicht mitgeht, sondern die Muskulatur zusammenhaltend auf dieser liegen bleibt, sonst wird unweigerlich auch Muskulatur mitgerissen, und dann ist eine Wirbelruptur kaum zu vermeiden.

Ich darf nun wohl das Verfahren, wie es sich speziell für die Lacertilierschwänze bewährte, noch einmal kurz zusammenfassen:

1. Fixieren in 4% Formol 48 Stunden lang,
2. Entschuppen,
3. Bleichen in neutralem H₂O₂ 24—48 Stunden lang,
4. Auswaschen in fließendem Wasser 12—24 Stunden lang,
5. 70% Alkohol 24 Stunden lang.

Nun entweder Einfachfärbung
mit Alizarin

6. 95% Alkohol 24 Stunden,
7. Abs. Alkohol 24 Stunden,
8. Alizarin 2 Wochen lang,
9. Abs. Alkohol 24 Stunden,

oder Doppelfärbung mit
Methylgrün-Alizarin.

- 5a. Methylgrün 24 Stunden,
6. Alternierend 70% und 95%
Alkohol 24 Stunden lang,
7. Abs. Alkohol 24 Stunden lang,
8. Alizarin 2 Wochen lang,
9. Abs. Alkohol 24 Stunden lang,

10. Benzol (2 mal wechseln) 2—3 Tage lang,
11. Einlegen in die Endflüssigkeit.

Die ganze Prozedur dauert also etwa 4 Wochen.

Wenn das Aufhellungsverfahren auch gestattete, Knochen und Knorpel im groben auseinanderzuhalten, so ist es doch klar, daß für die Aufklärung feinerer Verhältnisse, für den Nachweis von Spuren von Knorpel, namentlich im Innern der Wirbel, die mikroskopische Untersuchung von Schnittserien unerlässlich war. Auch für die Frage, an welchem Caudalwirbel die Querteilung beginnt, waren diese in letzter Linie entscheidend, da ja, wie schon erwähnt, dieses an den Aufhellungspräparaten gar nicht und an den Röntgenaufnahmen nicht immer mit Sicherheit festzustellen war.

Aber durch Schnittserien allein den Beginn der Querteilung festzustellen, wäre außerordentlich schwierig und zeitraubend gewesen, da man, um immer zu wissen, welcher Wirbel geschnitten sei, vom Becken an hätte schneiden müssen. Hier leisteten die

Röntgenaufnahmen einen sehr wertvollen Dienst. Sie gestatteten, aus einem vorliegenden Objekte an Hand seiner Röntgenphotographie einige ganz bestimmte Wirbel herauszuschneiden. Zu diesem Zwecke wurden Schwanzstümpfe mit Becken in Formol fixiert und dann Röntgenaufnahmen von ihnen gemacht. Vom Becken ausgehend konnte man dann auf der Röntgenplatte die absolute Zahl der Wirbel in dem Objekte zählen. Da ferner die Schuppenwirtel sich auf der Platte deutlich abzeichnen, läßt sich mit Leichtigkeit ermitteln, wieviel Wirtel einer bestimmten Wirbelzahl entsprechen, und dann kann man unter Abzählung der Wirtel aus dem Objekt die gewünschten Wirbel herausschneiden. (In einem derartigen Schwanzstumpf seien $12\frac{1}{2}$ Caudalwirbel enthalten. Auf die Strecke vom Ende des Stumpfes bis zur Grenze zwischen 6. und 7. Caudalwirbel mögen 12 Schuppenwirtel entfallen, 6. und 5. Caudalwirbel von 4 Wirteln umgeben sein, dann würde man, um diese beiden Wirbel zu erhalten mit einer scharfen Schere 12 Wirtel oberhalb des Stumpfendes und 4 Wirtel oberhalb davon ein Stück des Schwanzes herausschneiden.) Auf diese Weise isolierte ich die kritischen Wirbel zu zweien oder zu dreien (5. u. 6., 5., 6. u. 7., 6. u. 7. oder 6., 7. u. 8. Caudalwirbel). Diese Objekte waren dann leicht in Schnitte zu zerlegen. Allerdings mußten auch bei diesen relativ kleinen Stücken ihrer großen Härte und Kompaktheit wegen alle histologisch-technischen Prozeduren recht lange dauernd vorgenommen werden: Entkalkung, Färbung (am besten Stückfärbung in Hämalaun mehrere Tage lang), Entwässerung und das Verweilen in Paraffin (bis zu 36 Stunden). Auch mußten die Schnitte etwa $20\ \mu$ dick gewählt werden, was in den oberen Schwanzregionen, wo es sich im wesentlichen um topographische Probleme handelte, aber kein Nachteil war. In der mittleren Schwanzregion, deren Schnittserien zur Aufklärung histologischer Probleme dienten, ließ sich eine Schnittdicke von nur $15\ \mu$ erzielen. Die Fixierung erfolgte, von den erwähnten röntgenisierten Formolpräparaten abgesehen, durchwegs in ZENKER'scher Lösung, die Entkalkung mit 10% salpetersaurem Alkohol, die Färbung entweder als Stückfärbung mit Hämalaun oder als Schnittfärbung mit Hämatoxylin. Außerdem wurden viele Schnitte der elektiven Knorpelfärbung mit Bismarckbraun unterworfen.

Die Zeichnungen von Aufhellungspräparaten wurden mit dem Embryographen, die von Schnittpräparaten mit dem ABBE'schen

Zeichenapparat angefertigt.¹⁾ Auf den letzteren ist das Knochenmark als für die untersuchten Probleme ganz unwesentlich etwas schematisiert.

2. Kapitel. Ergebnisse.

A. Die Beschaffenheit des Wirbelspaltes.

I. Geht der Spalt durch die ganze Dicke des Wirbels?

Sagittal- und Frontalschnittserien durch quergeteilte Schwanzwirbel lassen als das typische Verhalten eine nicht vollkommene Durchdringung des Wirbels durch den Spalt erscheinen. Dieser durchsetzt weder den Wirbelkörper, noch den Wirbelbogen ganz, indem die beiden Wirbelhälften durch einen peripheren Ring zusammenhängen (s. Textfig. D). Hier und da durchsetzen Brücken den Spalt (s. Textfig. E). Es kommt auch vor, daß stellenweise die Spalthälften des Wirbelkörpers gegen den Wirbelkanal hin zusammenhängen. In einer Reihe von Fällen erscheint auf meinen Präparaten der erwähnte Ring stellenweise unterbrochen, so daß dann die Spalthälften nur durch das Periost zusammengehalten werden (wie in Textfig. F). Häufiger ist dies auf den Frontalschnitten (also an den Seiten), als auf den Sagittalschnitten (also dorsal und ventral); regelmäßig zeigt der Ring eine Unterbrechung da, wo die Querfortsätze abgehen, d. h. zwischen den beiden Zacken des Querfortsatzes. Es ist möglich, daß dieses Verhalten ein Kunstprodukt ist; der periphere Ring, der die beiden Spalthälften zusammenhält, ist nur sehr schmal, und es läßt sich sehr gut denken, daß er, sei es beim Entschuppen, sei es beim Schneiden der Objekte stellenweise bricht und der Spalt dann dort die ganze Dicke des Wirbels zu durchsetzen scheint. Immerhin dürfte an der Abgangsstelle der Querfortsätze wenigstens eine vollkommene Durchdringung des Wirbels durch den Spalt auch in natura anzunehmen sein (s. Textfig. Ga u. b).

1) Die Vergrößerung der histologischen Zeichnungen ermittelte ich jeweils mit dem Objektmikrometer. Es ergab sich für

LEITZ Obj.	Okul.	1 Tubuslänge	100 mm	eine Vergr.	von
"	3	"	100	"	1 : 55
"	Ölimm.	"	170	"	1 : 100
"	"	3	170	"	1 : 800
"	"	"	170	"	1 : 1300.

II. Wie ist der periphere Ring beschaffen, der die Spalthälften zusammenhält? Sind diese im übrigen durch eine Synchronrose verbunden?

Der periphere Ring, an dem die beiden Spalthälften zusammenhängen, ist nicht wie man bisher auf Grund von GEGENBAUR's bloßer



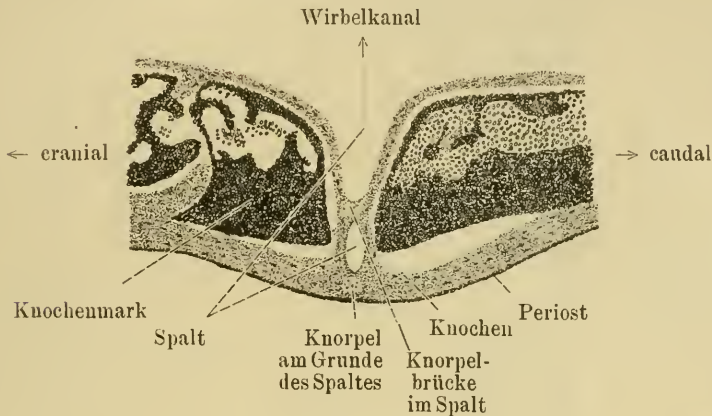
Textfig. D.

Sagittalschnitt durch einen gespaltenen Schwanzwirbel von *Lacerta muralis*.

55:1. (Auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.)

Der Spalt durchsetzt den Wirbelkörper nicht ganz, beide Spalthälften hängen am Grunde des Spaltes zusammen. An dieser Stelle befindet sich Knorpel (typisches Verhalten). Der Wirbelbogen wird vom Spalte ganz durchsetzt (Kunstprodukt?). Die Ergänzungsfigur b zeigt bei 100facher Vergrößerung das typische Verhalten des Wirbelbogens, wie es die meisten übrigen Schnitte derselben Serie darbieten: der Spalt durchsetzt auch den Wirbelbogen nicht ganz, an der Decke des Spaltes, wo die beiden Wirbelhälften zusammenhängen, befindet sich Knorpel.

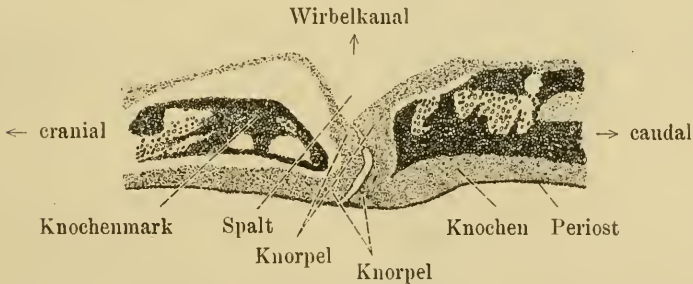
Angabe, der Spalt durchsetze nicht die ganze Dicke des Wirbels, sich vorstellen mochte, knöchern, sondern er ist knorpelig. Der geringen Dicke und Breite des Ringes entsprechend findet man ihn auf Schnitten immer nur durch wenige Knorpelzellen repräsentiert, aber regelmäßig sind diese mit starker Vergrößerung nachzuweisen, und fast immer



Textfig. E.

Stück eines Sagittalschnittes durch einen gespaltenen Schwanzwirbelkörper von *Lacerta muralis*. 100:1. (Auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.)

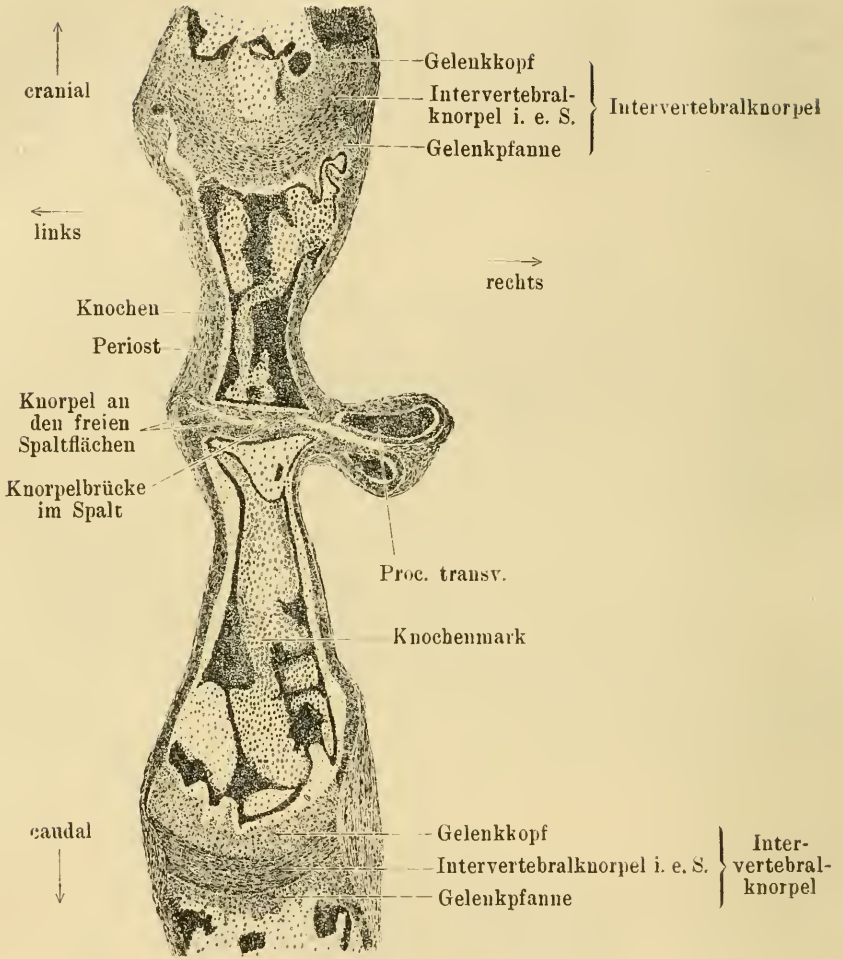
Der Spalt durchsetzt den Wirbelkörper nicht ganz. Beide Wirbelhälften hängen am Grunde des Spaltes zusammen. An dieser Stelle befindet sich Knorpel. Ferner durchsetzt eine Knorpelbrücke den Spalt ungefähr in der Mitte.



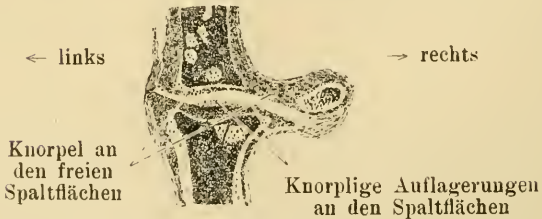
Textfig. F.

Stück eines Sagittalschnittes durch einen gespaltenen Schwanzwirbelkörper von *Lacerta muralis*. 100:1. (Auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.)

Der Spalt durchsetzt den Wirbelkörper ganz. Beide Wirbelhälften werden nur vom Periost zusammengehalten (Kunstprodukt?). An den Stellen, an denen die Spalthälften sonst am Grunde des Spaltes zusammenhängen, ist auch hier Knorpel nachzuweisen, außerdem an den freien Spaltflächen mehr gegen den Wirbelkanal hin an einer Stelle, die der Knorpelbrücke in Textfig. E entspricht.



a



b

Textfig. G (Erklärung hierzu siehe nächste Seite).

fallen sie auch bei schwacher Vergrößerung schon auf (s. Textfig. H).

Stellenweise findet sich Knorpel auch an den freien Spaltflächen der Halbwirbel (s. Textfig. F). Stellenweise bildet er auch knopfförmige Auflagerungen auf diesen (s. Textfig. G b). Stellenweise findet sich Knorpel im Spalt, diesen überbrückend und so die beiden Halbwirbel noch besonders verbindend (s. Textfig. E u. G a). Daß auch an solchen Wirbeln, bei denen der Spalt (in meinen Präparaten!) ganz durchgeht, an den Stellen, wo die Halbwirbel sonst zusammenhängen, sich Knorpel befindet (s. Textfig. F), spricht für die oben geäußerte Vermutung, daß diese Bilder Kunstprodukte sind. Aber davon ganz abgesehen, darf man wohl behaupten, daß bei jeder Wirbelruptur wenigstens stellenweise Knorpel verletzt wird.

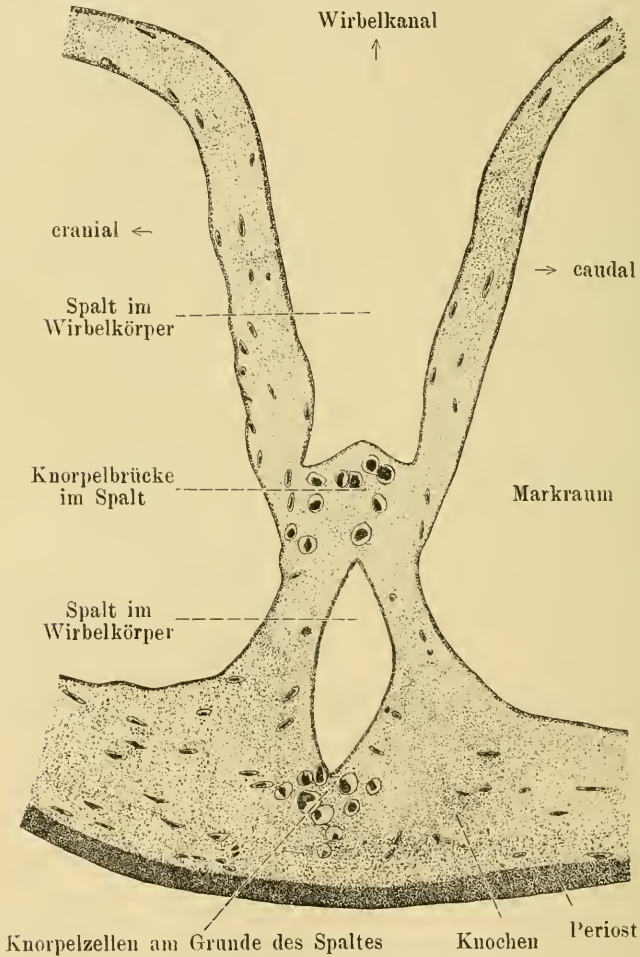
Ich komme zu dem Schlusse, daß weder die in die Lehrbücher übergegangene Angabe HYRTL's richtig ist, wonach die präformierte Bruchstelle eine den Wirbel quer durchsetzende Knorpelscheibe sei, mit anderen Worten, daß die Spalthälften durch eine Synchronrose verbunden würden, noch daß die Angabe GEGENBAUR's zutrifft, es zögen sich höchstens einige dünne Periostlamellen über die planen Knochenflächen des Spaltes hinweg. Es handelt sich vielmehr um eine Art „partieller Synchronrose“, indem die Halbwirbel stellenweise durch Knorpel verbunden sind; niemals aber sind die beiden Spalthälften, wie man nach HYRTL's Angaben sich vorstellen mußte, durch eine kontinuierliche Knorpelplatte verbunden. Die beschriebene Art der Verbindung der beiden Hälften eines quergeteilten Schwanzwirbels ist offenbar mechanisch recht zweckmäßig, indem bei der Biegung, durch welche die Autotomie erfolgt (vgl. S. 273) natürlich die peripheren Partien des Wirbels zuerst beansprucht werden und

Textfig. G.

Aus einer Frontalschnittserie durch einen gespaltenen Schwanzwirbel von *Lacerta muralis*. 100:1. (Auf $\frac{2}{5}$ verkleinert.)

Da die Schnittebene nicht ganz frontal war, ist auf den abgebildeten Schnitten immer nur ein Querfortsatz, der rechte, zu sehen. Fig. G a stellt den ganzen Wirbel mit den angrenzenden Partien der beiden benachbarten Wirbel dar. Man sieht hier den Intervertebralknorpel, aus einer dem Gelenkkopf, einer der Gelenkpfanne entsprechenden Partie und einer dazwischen liegenden Partie, dem Intervertebralknorpel im engeren Sinne, bestehend. Der Spalt durchsetzt den Wirbel ganz zwischen den Zacken des Querfortsatzes. An den freien Spaltflächen findet sich Knorpel. Es findet sich aber auch Knorpel im Spalt, die beiden Spalthälften verbindend. In der Ergänzungsfig. G b, die nach einem der folgenden Schnitte der gleichen Serie gezeichnet ist, durchsetzt der Spalt den Wirbel ebenfalls ganz zwischen den Zacken des Querfortsatzes. Die freien Spaltflächen sind zum Teil knorpelig, zum Teil überknorpelt. Im Spalt selbst ist kein Knorpel.

so schon eine geringfügige Biegung genügt, um eine Trennung der beiden Halbwirbel hervorzurufen; wären diese zentral miteinander verbunden, so würde dazu eine viel stärkere Biegung vonnöten sein. Von diesem Gesichtspunkt aus erscheinen jene Wirbel, bei denen



Textfig. H.

Stück eines Sagittalschnittes durch einen gespaltenen Schwanzwirbelkörper von *Lacerta muralis*. 800:1. (Auf $\frac{2}{5}$ verkleinert.)

Es handelt sich um den gleichen Schnitt, wie er auf Fig. E abgebildet ist. Man sieht am Grunde des Spaltes und in der den Spalt durchsetzenden Brücke, also immer da, wo die beiden Spalthälften des Wirbels zusammenhängen, eine Reihe von Knorpelzellen.

eine zentrale Knorpelbrücke den Spalt durchsetzt und so die beiden Wirbelhälften noch besonders verbindet (s. Textfig. E u. Ga) für die Autotomie weniger gut präformiert. Die präformierte Bruchstelle solcher Wirbel ist ein *locus minoris resistentiae*, während die präformierte Bruchstelle vom typischen Bau, bei der nur eine periphere ringförmige Synchronrose besteht, einen wahren *locus minimae resistentiae* darstellt — und dieses übrigens nicht nur für die Beanspruchung durch Biegung, also für die Autotomie, sondern ebenso auch für die Beanspruchung durch Druck oder Zug, also für die passive Verstümmelung.

B. Der Beginn der Querteilung.

Eine Reihe von Röntgenaufnahmen von Zauneidechenschwänzen ergeben mit einer Ausnahme (wo die Querteilung am 7. Caudalwirbel zu beginnen scheint), als ersten gespaltenen Schwanzwirbel den sechsten (s. Taf. 8, Fig. 1). Das letztere Resultat erhielt ich auch auf den Schnittpräparaten.

Auf den Röntgenplatten von *Muralis*-Schwänzen findet sich der Beginn der Querteilung entweder am sechsten oder am siebenten Caudalwirbel (s. Taf. 8, Fig. 2 u. 3). In einem Falle aber konstatierten wir ihn mit Sicherheit schon am fünften (s. Taf. 8, Fig. 4). Auf den gemachten Schnittserien ist der erste gespaltene Wirbel einmal der sechste, ein anderes Mal der siebente Schwanzwirbel.

Es steht daher fest, daß der Beginn der Querteilung bei den Eidechsen durchaus nicht, wie man bisher glaubte, konstant am siebenten Schwanzwirbel sich findet. Vielmehr variieren die Verhältnisse, und sie variieren sogar individuell.

Die Regel ist offenbar vielmehr ein Beginn am sechsten Caudalwirbel, was ich der besonderen Häufigkeit dieses Falles auf den Röntgenplatten entnehme. Es kommen aber auch Übergänge zwischen einem Beginn der Querteilung etwa am 7. oder schon am 6. Caudalwirbel vor. So finde ich in der Schnittserie durch den 5., 6. und 7. Caudalwirbel einer *Lacerta muralis*, in welcher die Querteilung erst am 7. Caudalwirbel beginnt, am Bogen des 6. Caudalwirbels die Spaltung auf einer Seite bereits schwach angedeutet.

Die Variationsbreite scheint nicht über den 5. Caudalwirbel einerseits und den 7. andererseits hinauszugehen. An allen Individuen also, bei denen ich sicher sein wollte, den Schwanz vor dem Beginn

der autotomierbaren Zone abgetragen zu haben, mußte die Amputation vor dem 5. Caudalwirbel vorgenommen werden.

C. Gibt es aber einen Weg, um am lebenden Tiere wenigstens mit annähernder Sicherheit diese Zone des Schwanzes abgrenzen zu können, bzw. um sich überhaupt über die absolute Zahl der Wirbel in einem Schwanzstücke zu orientieren?

Meine Aufhellungspräparate ergeben, daß ein Schwanzwirbel immer von zwei Schuppenwirteln bedeckt ist¹⁾ (s. Taf. 7, Fig. 3). Aber wie die Röntgenaufnahmen zeigen, stellt sich etwa vom 10. Caudalwirbel ab gegen die Schwanzwurzel hin bisweilen eine allmähliche Änderung dieses Verhältnisses ein, indem Wirbellänge und Wirtelbreite nicht in gleichem Maße abnehmen, so daß dann in dieser Region, statt, wie weiter distal, auf 2n Wirtel n Wirbel, auf 2n Wirtel $n + \frac{1}{2}$ bis $n + 1$, ja bis $n + 1\frac{1}{2}$ Wirbel entfallen. So ist auf dieser Höhe des Schwanzes eine absolut genaue Bestimmung der Wirbelzahl aus der Wirtelzahl in einem vorliegenden Schwanzstück nicht möglich. Deshalb und da weiterhin die ersten Schwanzwirtel außerordentlich klein und unregelmäßig sind, kann auch für ein weiter distal gelegenes Schwanzstück nur mit Sicherheit ausgesagt werden, wieviel, aber nicht welche Wirbel in ihm vorhanden sind. Dies letztere kann nur approximativ angegeben werden. Ein Irrtum um einen halben oder einen ganzen Wirbel ist immer möglich. Also diese Fehlerquelle wird man immer in Betracht ziehen müssen, wenn man mit der gleich anzugebenden Regel arbeitet, die ich für die Bestimmung der Wirbelzahl gefunden habe. Man wird also z. B., wenn man vor dem Bereiche des 5. Caudalwirbels amputieren will, unter Anwendung dieser Regel nicht durch den 4., sondern vielleicht lieber schon durch den 3. Caudalwirbel hindurch schneiden; es könnte sich später vielleicht erweisen, daß der Schnitt tatsächlich doch bereits durch den 4. Caudalwirbel ging. So angewandt ist meine Regel für die Technik der Regenerationsversuche ein wertvoller Behelf.

Es handelt sich um folgendes: Bei Betrachtung des Schwanzes von der Ventralseite erscheinen die ersten auf die Kloake folgenden Schuppenwirtel sehr schmal und unregelmäßig, dann folgt deutlich abgesetzt ein breiterer, der aber nicht so breit ist, wie die folgenden

1) Ich kann also die diesbezüglichen früheren Befunde bestätigen.

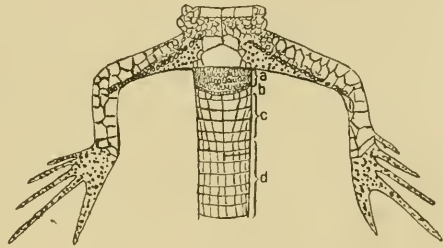
und dessen Schuppen sich mit denen der folgenden noch nicht decken; auf diesen Wirtel folgen lauter gleichartige Wirtel, deren einzelne Schuppen genau übereinanderstehen (s. Textfig. J). Von diesen Wirteln an beginne ich die Wirtel zu zählen. Zahlreiche Röntgenaufnahmen zeigten mir, wieviel Schwanzwirbel auf $2n$ derartiger „gleichartiger Wirtel“ durchschnittlich entfallen. Es sind bei *Lacerta muralis* $n + 3\frac{1}{2}$, bei *Lacerta agilis* $n + 4$. An der Schwanzwurzel sind es meist $1 - 1\frac{1}{2}$ Wirbel weniger (also etwa $n + 2\frac{1}{2}$ oder $n + 2$).¹⁾

Die Regel ist also die folgende: Will man die absolute Zahl der Schwanzwirbel in einem vorliegenden Schwanzabschnitt be-

Textfig. J.

Bewirtelung des Eidechschwanzes von der Ventralseite gesehen. (Normaler Schwanzabschnitt und Stück eines Regenerates.)

Der normale Schwanzabschnitt ist von 4 „gleichartigen“ Wirteln bedeckt. *a* auf die Kloake unmittelbar folgende schmale und unregelmäßige Schuppenwirtel. *b* der Übergangswirtel, bereits regelmäßig, aber noch aus relativ schmalen Schuppen gebildet. *c* die folgenden 4 gleichartigen Wirtel, deren Schuppen genau übereinander stehen. Über den beiden mittleren Schuppen des ersten dieser Wirtel stehen je 2 Schuppen des Wirtels *b*. *d* Wirtel des Regenerates.



stimmen, d. h. wieviel und zwar welche Caudalwirbel in ihm enthalten sind, so zähle man die „gleichartigen Wirtel“, die ihn bedecken und setze diese Zahl gleich $2n$; die absolute Zahl der Wirbel ist dann je nachdem $n + 3\frac{1}{2}$ oder $n + 4$ (bzw. auch wie gesagt nur $n + 2\frac{1}{2}$ oder $n + 2$); z. B. an dem Schwanz einer Mauereidechse mit Regenerat setzt dieses an einem von 16 „gleichartigen Wirteln“ bedeckten normalen Schwanzabschnitt an; $16 = 2n$; $n = 8$; $8 + 3\frac{1}{2} = 11\frac{1}{2}$; dieser enthält demnach $11\frac{1}{2}$ Wirbel; d. h. die Ruptur erfolgte bei diesem Tiere s. Z. im Bereich des 12. Caudalwirbels, das Regenerat setzt an dessen cranialen Bruchstück an. Ein anderes Beispiel: Einer Mauereidechse wird der Schwanz so nahe bei der Kloake amputiert, daß der Stumpf nur noch von 2 „gleichartigen“ Wirteln bedeckt ist. $2 = 2n$. $n = 1$. $1 + 2\frac{1}{2} = 3\frac{1}{2}$; der Stumpf

1) Gelegentlich auch $n + 3$; die Verhältnisse schwanken also durchaus; wie gesagt kann man sich immer bei dieser empirischen Regel um einen halben oder um einen ganzen Wirbel irren.

enthält demnach aller Wahrscheinlichkeit nach $3\frac{1}{2}$ Wirbel; der Schnitt ging vermutlich durch den 4. Caudalwirbel.

D. Wie kann man mit Sicherheit bestimmen, ob man intravertebral oder intervertebral amputiert?

Etwa vom 10. Schwanzwirbel ab caudalwärts ist das leicht möglich, da hier auf jede Wirbelhälfte 1 Wirtel, auf jeden Wirbel 2 Wirtel entfallen. Eine gerade Zahl von Wirteln oberhalb der Ansatzstelle eines Regenerates oder der Stelle einer eigens zu diesem Zwecke ausgelösten sei es aktiven, sei es passiven Schwanzruptur (denn man kann einem Tier, das zu schwach ist, um zu autotomieren, recht gut ein Stück des Schwanzes abquetschen oder ausreißen, wobei die Ruptur auch immer intravertebral erfolgt) befindet sich selbstverständlich wiederum ein Querspalt, eine ungerade Zahl von Wirteln oberhalb der Ansatzstelle eines Regenerates oder der Stelle einer Schwanzruptur aber liegt eine Intervertebralstelle. Amputiert man dort, so amputiert man intravertebral; wird der Schnitt hier durchgeführt, so geht er intervertebral durch.

E. Die Intervertebralregion (Verbindungsweise der Wirbelkörper).

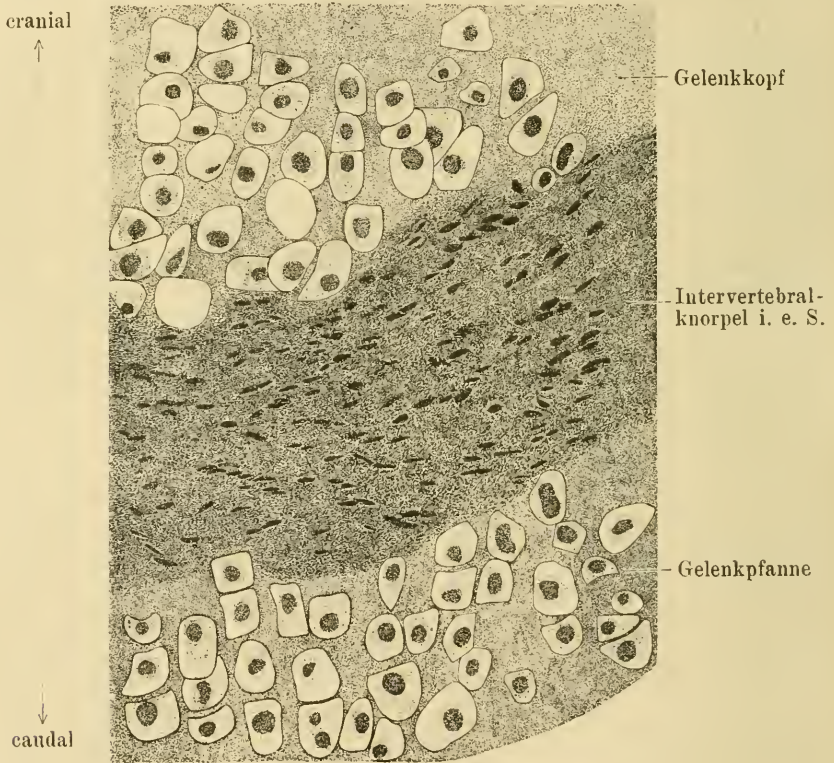
Auf meinen Schnitten durch die Schwanzwirbelsäule erwachsener Eidechsen finde ich den Intervertebralknorpel überall erhalten und nirgends eine Gelenkspalte. Kopf und Pfanne sind trotzdem angedeutet, einmal durch eine viel stärkere Färbung mit Bismarckbraun, welches die dazwischenliegende Partie fast gar nicht annimmt, ferner durch die Richtungsverhältnisse der Zellen, deren Längsachse in den Kopf und Pfanne entsprechenden Partien craniocaudal, in dem dazwischenliegenden Abschnitt dorsiventral gestellt ist. Ich unterscheide daher einen Intervertebralknorpel im engeren Sinne und im weiteren Sinne. Der Intervertebralknorpel im weiteren Sinne setzt sich aus Gelenkkopf, Gelenkpfanne und Intervertebralknorpel im engeren Sinne zusammen (s. Taf. 7, Fig. 2 und Textfig. K u. L). Alle 2 gehen kontinuierlich ineinander über. Der Gelenkkopf ist an mittleren Schwanzwirbeln nur sehr schwach gewölbt, die Pfanne fast ganz platt. An vorderen Caudalwirbeln sind Kopf und Pfanne stärker gewölbt. Hier fällt an dem Intervertebralknorpel im engeren Sinne eine starke Gedrängtheit der Zellen auf; ihre Form ist spindelartig, so daß sie mehr den Eindruck von Bindegewebszellen machen. Es handelt sich aber wohl zweifellos um Knorpel, auch nicht etwa

um Bindegewebsknorpel. Das merkwürdige Aussehen dieses Knorpels läßt sich als Folge einer Kompression durch den sich stärker wölben- den Gelenkkopf gut begreifen. Vielleicht haben diese Bilder zu dem Irrtum Veranlassung gegeben, daß die Schwanzwirbel der Eidechsen durch Bandscheiben miteinander verbunden würden. In der mittleren Schwanzregion hat der Intervertebralknorpel das typische Aussehen. Meistens ist er hier nur wenig differenziert, die Grundsubstanz nicht sehr reichlich, die Kapseln dünn.

Ich muß also GEGENBAUR und BÜTSCHLI widersprechen: auch bei erwachsenen Eidechsen persistiert im Schwanz jedenfalls der Intervertebralknorpel, und sogar meist noch in der Form von jungem Knorpel. TORNIER irrt sich, insofern als die intervertebrale Verbindung nicht durch eine Bandscheibe, sondern eben durch Knorpel geschieht, wie das ja schon H. MÜLLER (1864) angegeben hat. Er wies mit Recht auch schon auf die mechanische Bedeutung des Intervertebralknorpels hin. Die einzelnen Wirbel sind im Eidechsen- schwanz durch den Intervertebralknorpel fest und kompakt verbunden, die Spalthälften der Wirbel dagegen nur durch den beschriebenen dünnen, noch dazu stellenweise unterbrochenen Knorpel- ring und vereinzelte Knorpelbrücken. So liegt naturgemäß hier der *locus minoris resistentiae* (s. S. 291—293).

Auch im Hinblick auf Regenerationsversuche ist der Intervertebralknorpel von Bedeutung. FRAISSE ist die Persistenz des Intervertebralknorpels nur bei den Ascalaboten bekannt und im Hinblick auf diese meint er: „Auch bei den Reptilien sind, als bereits oben erwähnt, die Schwanzwirbel in eigentümlicher Weise angepaßt, ja es kommt häufig zu gar keiner abgeschlossenen Gelenkbildung, wie bei den Ascalaboten. Bei jeder Amputation muß also auch eine Verletzung der Knochen stattfinden und eine reine Exstirpation (nach welcher nach dem Satze von PHILIPPEAUX keine Regeneration eintreten würde, d. Verf.) ist eben unmöglich.“ Diese Schlußfolgerung ist insofern zu berichtigen, als bei Ausbleiben der Gelenkbildung durch Persistenz des Intervertebralknorpels bei einer intervertebralen Amputation doch dieser und nicht der Knochen verletzt werden muß, was übrigens nicht nur für die Ascalaboten, sondern nach meinen Untersuchungen ebenso für die Eidechsen gilt. Praktisch wird sich wohl allerdings bei intervertebraler Amputation zu experimentellen Zwecken eine Verletzung auch des Knochens nie vermeiden lassen, da am lebenden Tier, namentlich wenn es nur von geringer Größe ist, eine bloße Durchschneidung des Intervertebralknorpels

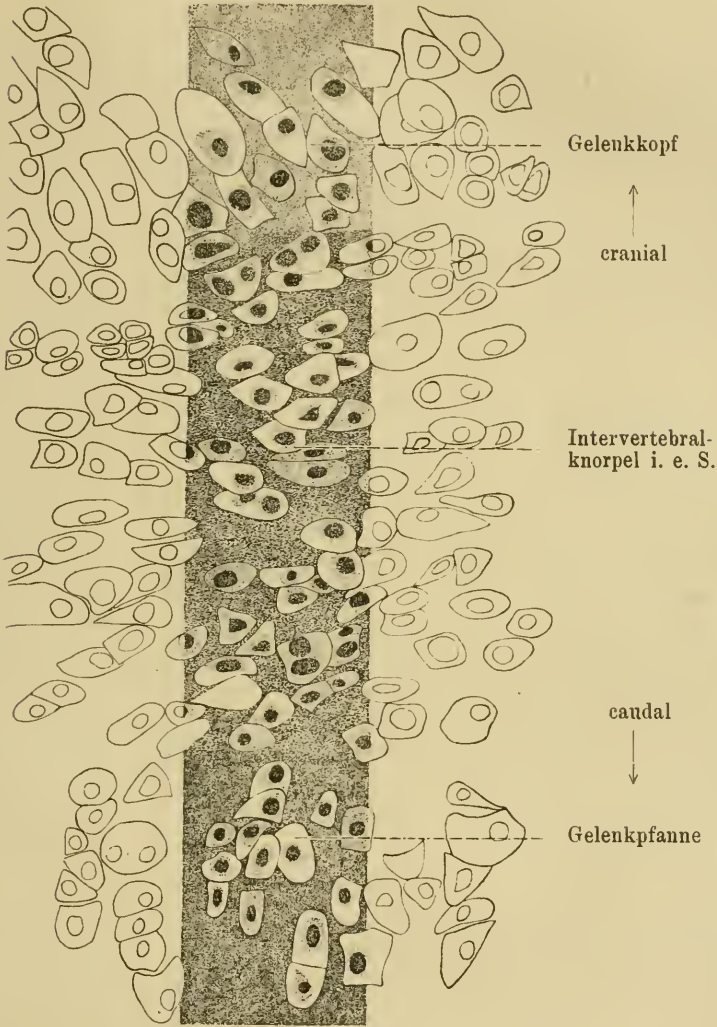
unter Exarticulation des Wirbelbogens nicht durchzuführen ist, bei dem notwendigen raschen intervertebralen Schnitt aber mindestens die Gelenkfortsätze des Wirbelbogens verletzt werden müssen. Wenn ich trotzdem solche Regenerationsversuche überhaupt anstellte, so geschah das, weil sich dennoch a priori über die Regeneration von einer anderen, als der natürlichen Bruchstelle aus keine Voraussage machen ließ.



Textfig. K.

Aus einem Sagittalschnitt durch den Intervertebralknorpel eines Mauereidechsen-schwanzes. 1300:1. (Auf $\frac{2}{5}$ verkleinert.)

Der stärkeren Krümmung des Gelenkkopfes entsprechend hat der Intervertebralknorpel im engeren Sinne hier seine „komprimierte“ Form. Die Helligkeit des Tones der Grundsubstanz soll hier, wie in der folgenden Figur, über die absolute Stärke ihrer Färbung auf dem Präparate nichts aussagen, vielmehr nur die Stärke der Färbung mit dem Bismarckbraun angeben, und zwar ist in der Zeichnung der Ton um so heller gehalten, je stärker das Bismarckbraun angenommen wurde. Am stärksten hat sich mit diesem der Gelenkkopf, schwächer die Pfanne und fast gar nicht der Intervertebralknorpel im engeren Sinne gefärbt.



Textfig. L.

Aus einem Sagittalschnitt durch den Intervertebralknorpel eines anderen Mauer-
eidechschenschwanzes. 1300:1. (Auf $\frac{2}{5}$ verkleinert.)

Die Krümmung des Gelenkkopfes ist hier so schwach, daß der Wirbel fast platycöl
zu nennen ist. Demgemäß hat der Intervertebralknorpel im engeren Sinne ein
typisch knorpeliges Aussehen und ist von den Gelenkkopf- und Gelenkpfanne dar-
stellenden Knorpelpartien nur durch die Richtung der Zellen und durch die Nicht-
färbung mit dem Bismarckbraun zu unterscheiden. Die Zeichnung ist des Ver-
gleiches halber genau so breit gehalten, wie in Fig. K, es ist aber nur ein Streif
in der Mitte ganz ausgeführt.

F. Die Querfortsätze.

Die Angabe HYRTL's, daß an den gespaltenen Querfortsätzen die caudale Hälfte den Hauptbestandteil liefere, finde ich nur bei *Anguis fragilis* bestätigt. Bei den Eidechsen dagegen ist gerade die craniale Zacke des gespaltenen Querfortsatzes weit stärker entwickelt, als die caudale. Bei *Lacerta muralis* liefert zwar am Querfortsatz des 5.—8. Caudalwirbels das caudale Segment den Hauptteil, an den folgenden Wirbeln aber ist gerade die caudale Zacke fast ganz verkümmert. Diese Querfortsätze erscheinen, wenn man die winzige caudale Zacke nicht beachtet, einfach, und dann sieht es so aus, als ob, wie LEYDIG sagt, die Sonderung hinter dem Querfortsatz geschehe, während in Wirklichkeit der Spalt zwischen beiden Zacken derselben hindurchgeht. Bei der Ruptur fällt dann die craniale Zacke dem cranialen, die caudale Zacke dem caudalen Bruchstück zu (s. Taf. 7, Fig. 4 u. 5). Eine Verlötung der Zacken, wie sie HYRTL als das Typische angibt, konnte ich bei Eidechsen nur einmal an einem Querfortsatz des 6. Caudalwirbels einer *Lacerta muralis* konstatieren. Regel ist bei den Eidechsen, daß die Zacken getrennt bleiben, was HYRTL von *Podinema teguixin* und *Crocodilurus amazonicus* angibt, was nun aber ebenso nach meinen Untersuchungen für unsere einheimischen Eidechsen zutrifft.

Deutlich gespaltene Querfortsätze trägt bei *Lacerta muralis* bisweilen der erste Caudalwirbel, sowie regelmäßig der 5. bzw. 6. bis 8. bzw. 9. Caudalwirbel¹⁾. 2.—4. (5.) Proc. transv. sind einfach²⁾, 9., (10.) und ff. scheinen einfach, indem hier die caudale Zacke auf einen kleinen Stummel reduziert ist. Es scheint (den Röntgenaufnahmen nach), daß die Spaltung der Querfortsätze (vom ersten abgesehen) bei *Lacerta muralis* meist um einen Wirbel früher beginnt als die der Wirbelkörper. (Bei *Podinema teguixin* ist das nach HYRTL schon 3 Wirbel vor Beginn der Wirbelkörperteilung der Fall.)

Bei *Lacerta agilis* ist am Querfortsatz des ersten Caudalwirbels eine Teilung durch eine in seiner Mitte verlaufende Leiste angedeutet. 2.—5. Proc. transv. sind einfach, 6. und manchmal 7. sind deutlich gegabelt, an den folgenden ist die caudale Zacke verkümmert.

1) Daß am 6.—8. Schwanzwirbel der Eidechsen gabelförmige Seitenfortsätze vorkommen, gibt bereits GOETTE (1897) an.

2) GOETTE (1897) gibt an, daß auch an den 3 ersten Schwanzwirbeln von *Lacerta* die Querfortsätze doppelt angelegt werden, dann aber an ihrer Oberseite völlig verschmelzen.

G. Die sekundären Dornfortsätze.

Die sekundären Dornfortsätze LEYDIG'S; von HYRTL schon bei den Geckonen als akzessorische Dornfortsätze beschrieben, sind nur an den gespaltenen Wirbeln vorhanden und nehmen an der Querteilung teil. Bei der Ruptur fällt die craniale Zacke dem cranialen, die caudale Zacke dem caudalen Bruchstück zu (vgl. Taf. 7, Fig. 1). Die sekundären Dornfortsätze beginnen bei *Lacerta muralis* da, wo gewöhnlich die Querteilung beginnt, nämlich am 6. Caudalwirbel. Bei *Lacerta agilis* beginnen sie am 6. oder 7. Caudalwirbel.

H. Die Hämapophysen.

Die Hämapophysen stehen intervertebral, gehören aber meinen Aufhellungspräparaten, Röntgenaufnahmen und Sagittalschnittserien nach ganz deutlich vorwiegend dem cranialen Wirbel an. Sagittalschnittserien lassen erkennen, daß sie ihren Ursprung nicht nur vom Kopf des cranialen Wirbels, sondern auch noch vom Intervertebralknorpel in engerem Sinne nehmen. Damit erledigt sich auch die Kontroverse zwischen LEYDIG und HUXLEY einerseits, die die unteren Bögen dem cranialen Wirbel, und GEGENBAUR und OWEN andererseits, die ihnen eine intervertebrale Stellung zuweisen. Sie gehören eben vorwiegend dem cranialen Wirbel an (s. Taf. 7, Fig. 2).

LEYDIG läßt die Hämapophysen bei den Eidechsen am 3. (bzw. zwischen 3. und 4.) Caudalwirbel beginnen. Ich kann das als Regel bestätigen, finde aber auch individuelle Variationen, so einen Beginn erst am 4., andererseits auch schon am 2. Caudalwirbel.

J. Ende der Schwanzwirbelsäule.

Das Ende der Schwanzwirbelsäule finde ich nicht knorpelig, wie FRAISSE, sondern deutlich knöchern, nur sind die beiden letzten Wirbel verschmolzen (s. Taf. 7, Fig. 3).

III. Teil.

Regenerationsvorgänge.

1. Abschnitt.

Historisches und Problemstellung.

Obwohl die Erscheinung schon seit ARISTOTELES bekannt ist, beginnt, soweit wir wissen, die direkte experimentelle Erforschung

der Regenerationsvorgänge bei den Lacertiliern erst im 17. Jahrhundert. 1686 machte THÉVENOT den ersten Regenerationsversuch an Eidechsen: er schnitt einer *Lacerta viridis* den Schwanz ab und erhielt ein ansehnliches Regenerat. Weitere Versuche folgten nur spärlich und beschränkten sich auch, nachdem SPALLANZANI in seinem *Prodromo* einen Weg für die systematische Untersuchung der Regenerationsvorgänge gewiesen hatte, in der Hauptsache auf die bloße Konstatierung der Tatsache der Schwanzregeneration bei den Lacertiliern, so die Versuche von DUGÈS (1829), von HOLFERT (1868) und von FRAISSE (1885).

Erst vor 10 Jahren erschien eine Arbeit, die das Problem umfassender in Angriff nimmt, die *Ricerca sulla struttura della coda normale e rigenerata nella Lacerta muralis* von A. MISURI (1910). An einem umfangreichen Material studierte MISURI den Einfluß der Operationsweise, der Amputationshöhe, des Alters und des Geschlechts auf die Regeneration, die äußeren und inneren Vorgänge bei derselben, sowie das Aussehen der Regenerate. Es gelang ihm auch, die Möglichkeit 2- und 3maliger Regeneration nachzuweisen, d. h. also der Regeneration von Regeneraten aus. MISURI fand, wie zu erwarten, die Regenerationsgeschwindigkeit proportional der Temperatur und umgekehrt proportional dem Alter und der Körpergröße. Da die Weibchen immer etwas kleiner sind, als die Männchen derselben Art, regenerierten sie dementsprechend ein wenig schneller. Nach Abtragung eines Schwanzstückes durch einen Scheren- oder Skalpellschnitt beobachtete MISURI meist entweder Degeneration des Stumpfes und dann den Tod des Versuchstieres, oder nur eine sehr unvollkommene Regeneration. Viel bessere Resultate erhielt er, wenn er den Schwanz durch Ausreißen eines Stückes verstümmelt hatte. Je näher der Spitze die Amputation erfolgt, um so rascher, je näher der Basis, um so langsamer geht nach MISURI die Regeneration vonstatten. Das Regenerat ist auch an seinen äußeren Charakteren deutlich erkennbar. Seine Farbe ist gleichförmiger und blasser, seine Schuppenwirtel sind schmaler, als die des normalen Schwanzabschnittes und nicht so regelmäßig. Bei 2- und 3maliger Regeneration allerdings ist das sekundäre und tertiäre Regenerat von dem primären schwer zu unterscheiden. Der Verlauf der Regeneration ist äußerlich ein einfacher. Etwa 2 Wochen nach der Amputation fällt der Wundschorf ab und eine stark pigmentierte Warze wird sichtbar, die sich nun rasch verlängert und in der 4. Woche bereits von Schuppenwirteln bedeckt ist.

Die histo- und organogenetischen Vorgänge sind vor MISURI schon ausführlich von FRAISSE behandelt worden; da ich mich mit ihnen nicht beschäftigte, gehe ich naturgemäß auch an dieser Stelle auf sie nicht ein.

Ich glaubte vielmehr einige Probleme in Angriff nehmen zu sollen, die bisher entweder noch gar nicht oder nur unvollkommen untersucht worden sind:

In der Natur geht die Regeneration wohl immer von einer intravertebralen Bruchstelle aus, sei es nun, daß der Bruch eine Autotomie war, oder passiv erfolgte. Regeneration von einer intervertebralen Wundfläche kommt natürlicherweise nicht vor. Kommt sie nun überhaupt vor, d. h. läßt sie sich künstlich hervorrufen?

In der Natur fallen autotomierbare und regenerierbare Zone des Schwanzes zusammen. Sowohl die aktive, wie auch sicherlich die passive Ruptur ist nur möglich im Bereich der gespaltenen Caudalwirbel. Ist eine Regeneration auch von einer Schnittfläche im Bereich der ungespaltenen Caudalwirbel möglich?

Da die gespaltenen Caudalwirbel sich bis in die Schwanzspitze erstrecken, so sollte wohl keine Frage sein, daß auch die Schwanzspitze regeneriert wird. Es findet sich aber bei DAWYDOFF (1898) eine gegenteilige Angabe, allerdings ohne genauere Begründung. Es lag mir daher fernerhin ob, noch besonders zu prüfen, ob das äußerste Schwanzende regeneriert wird.

Da MISURI über die relative Dauer der Regeneration von Regeneraten aus (im Vergleich zur gewöhnlichen Regeneration) keine Angaben macht, wandte ich auch dieser Frage mein Augenmerk zu.

Endlich liefere ich noch einen kleinen Beitrag zu einem bisher bereits sehr viel diskutierten, aber relativ wenig erforschten Problem, zur Frage der Mehrfachbildungen bei der Schwanzregeneration der Lacertilier.

Seit die anatomische Untersuchung der Doppelschwänze sie als Produkte der Regeneration erwiesen hatte, und damit die ursprüngliche teratologische Auffassung der Mehrfachbildungen der richtigen Auffassung dieser Erscheinung als einer im postembryonalen Leben erworbenen gewichen war, erhob sich naturgemäß die Frage, auf welche Weise sie erworben würde. NEEDHAM (1750) meinte, daß sich an einem der Länge nach gespaltenen Schwanz beide Teile abrunden und so zwei Schwänze entstehen. Ich glaube, wir dürfen diese An-

sicht a limine zurückweisen; wie sollte denn eine Längsspaltung des Schwanzes in der Natur zustande kommen? In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts machte wenigstens die Theorie der Doppelschwänze Fortschritte. Man führte sie nunmehr auf einen Regenerationsprozeß nach „unvollkommener Amputation“ (DUGÈS), nach „partieller Ruptur“ (GACHET) zurück. DUGÈS (1829) versuchte auch seine Hypothese durch das Experiment zu verifizieren, d. h. durch künstliche partielle Ruptur des Schwanzes Mehrfachbildungen zu erhalten. Aber es gelang ihm nicht, indem immer bald eine vollkommene Ablösung des abgeknickten Schwanzendes und dann natürlich die gewöhnliche Regeneration erfolgte. Demnach hatte man bis in das 19. Jahrhundert keine experimentell fundierte Anschauung über die Entstehung der Doppelschwänze, weil es eben bis dahin nie gelungen war, solche künstlich zu erhalten. FRAISSE'S Ausspruch: „Daß man solche Mißbildungen auch künstlich hervorrufen kann, ist ebenfalls längst bekannt“, scheint auf einem Irrtum zu beruhen. Zwar heißt es 1817 bei Bosc: „Les doubles et les triples queues des lézards, dont les charlatans tirent souvent parti pour duper les ignorans, peuvent être produits artificiellement. Il ne s'agit pas que de fendre l'extrémité d'une queue de lézard préalablement cassée.“ Aber das ist offenbar nur eine Behauptung, die sich nicht auf Versuche stützt. Eine Längsspaltung des Amputationsstumpfes ist doch wohl ebensowenig möglich wie die des unverletzten Schwanzes und in der Natur vollends ausgeschlossen.

So ist es wohl sicher, daß TORNIER der erste war, dem es gelang, künstlich Mehrfachbildungen am Lacertilierschwanz hervorzurufen. „Da die Regenerativkräfte“, sagt er in seiner 1897 erschienenen diesbezüglichen Veröffentlichung, „ausgelöst werden, indem die Wundstelle, an welcher sie liegen, überernährt wird, woraus folgt, daß von der Größe der Überernährung der Wundstelle die Größe des Regenerationserfolges abhängt, kann man theoretisch ableiten und experimentell beweisen, daß bei Eidechsen Doppelschwänze von hoher Vollendung dann entstehen, wenn der Eidechsenchwanz doppelt eingeknickt wird, und zwar so, daß dadurch die Schwanzspitze verloren geht, während das vor ihr liegende abgeknickte Schwanzstück am Schwanzstummel hängen bleibt.“ Mit der theoretischen Grundlage der TORNIER'schen Verstümmelungstechnik kann ich mich, wie ich bei der Diskussion meiner eigenen Resultate darlegen werde, nicht vorbehaltlos einverstanden erklären. Davon aber wird natürlich die Tatsache nicht betroffen, daß diese Technik zu

ausgezeichneten Erfolgen geführt hat, Erfolgen, die nunmehr der ja schon vor langer Zeit aufgestellten Hypothese von der partiellen Ruptur als der Ursache der in der Natur vorkommenden Doppelschwänze die experimentelle Fundierung verleihen. TORNIER's grundlegende Arbeiten sind denn auch allgemein anerkannt und entsprechend gewürdigt worden. Einzig MISURI (1910) leugnet ihre Bedeutung und zieht auch ihren tatsächlichen Gehalt in Zweifel, aber ohne eigentlich einen haltbaren Grund dafür anzugeben. Allerdings hat er TORNIER's Versuche nachgeprüft und es gelang ihm auf diese Weise ebensowenig einen Doppelschwanz zu erzeugen wie seinerzeit DUGÈS, zum Teil weil es bei der Operation oft zur Autotomie kam, zum Teil weil auch im Falle des Gelingens der Operation das abgeknickte Schwanzende entweder nachträglich abfiel, oder aber es zwar zur Bildung einer Regenerationsknospe kam, die sich indessen nicht weiter entwickelte. Auf Grund dieser Ergebnisse nimmt MISURI an daß die Doppelschwänze zwar wohl auf partielle Ruptur des Schwanzes, nicht aber auf äußere Verletzungen, sondern auf bloße Wirbelfrakturen ohne Weichteilverletzung zurückgehen, und solche Wirbelfrakturen, meint er, kommen gelegentlich beim Hindurchkriechen durch enge Felsspalten usw. anlässlich der Aufsuchung des Winterquartieres vor. Die Regeneration beginne dann schon während des Winterschlafes und werde im Frühjahr fortgesetzt. Diese wenig plausible Hypothese stellt MISURI auf, weil es ihm nicht gelungen ist, mit der Technik von TORNIER Mehrfachbildungen zu erzeugen; ja er erklärt sogar TORNIER's positive experimentelle Resultate für eine Hypothese. „Perciò a mio credere, anche quello che TORNIER chiama metodo non è, probabilmente, che una concezione sua, giacchè non regge al controllo sperimentale condotto in modo scrupolosamente essato. Esso non ha dunque importanza che da un punto di vista soggettivo; è una convinzione personale qual' è quella de me eposta più sopra sul riferimento dell' origine di code bifide allo stato letargico.“ Aber es geht aus TORNIER's Arbeit klar hervor, worauf MISURI's Mißerfolge beruhen. „Ist die Verletzung“, sagt TORNIER ausdrücklich, „zu gering, dann wird gewöhnlich die überzählige Schwanzspitze zwar angelegt, wächst aber nicht weiter fort; geht der Schnitt aber zu tief, so atrophiert das Schwanzstück, welches hinter dem Schnitt gelegen ist und die normale Schwanzspitze regenerieren soll (und fällt ab, möchte ich bemerken) und der Schwanz regeneriert sich dann einfach und durchaus normal.“ Obwohl also an TORNIER's Resultaten kein Zweifel

erlaubt ist, mußte dennoch eine Bestätigung nicht unerwünscht sein, und so war ich bestrebt, zu einer solchen zu verhelfen.

Schließlich machte ich auch noch den Versuch, auf einem etwas anderen, aber im Prinzip durchaus gleichartigen Wege Doppelschwänze zu erzeugen, nämlich durch partielle Ruptur im Bereiche von Regeneraten. Diesen Modus der Entstehung von Mehrfachbildungen vermutet TORNIER bereits in der Natur, hat aber diese Anschauung nicht experimentell verifiziert.

2. Abschnitt.

Eigene Untersuchungen.

1. Kapitel. Material und Technik.

Das Material meiner Regenerationsversuche bildeten im Frühjahr und im Sommer 1919 im Tessin gefangene erwachsene Mauereidechsen beiderlei Geschlechts, sowie einige Zauneidechsen aus einer aus Berlin stammenden Reptiliensendung. Die Tiere wurden zu einer Reihe von Versuchsgruppen vereinigt auf eine Anzahl Terrarien verteilt, die ich auf der sehr sonnigen Galerie unseres Vivariums placierte. Im allgemeinen wurde jede Versuchsgruppe (meist aus 3 Individuen bestehend) in ein besonderes Terrarium gesetzt; wo mehrere Gruppen in einem Terrarium vereinigt waren, waren die vorausgegangenen Schwanzverstümmelungen bei den einzelnen Gruppen so verschiedenartig, daß diese mit Sicherheit auseinandergehalten werden konnten. Eine Unterscheidung der einzelnen Individuen einer Versuchsgruppe wurde dadurch ermöglicht, daß bei Ausführung der verstümmelnden Eingriffe darauf Bedacht genommen wurde, etwas verschiedene Längen und namentlich Wirtelzahlen der Amputationsstümpfe usw. zu erhalten. So konnte über jedes einzelne Individuum eine fortwährende Kontrolle ausgeübt werden.

Die Terrarien, mit Glaswänden und Luftlöcher enthaltenden Glasdeckeln versehen, waren in der üblichen Weise eingerichtet. Besonders wurde für reichlichen Pflanzenwuchs in einer Ecke des Terrariums einerseits und für die Ausstattung mit relativ hohen, etwas zackigen Steinen andererseits gesorgt, um den Mauereidechsen so Gelegenheit zu geben, wie sie es in der Natur gewohnt sind, sich bei kaltem und feuchtem Wetter zu verkriechen und sich bei schönem Wetter auf den Steinen liegend nach Kräften zu sonnen und

wenigstens ein bisschen umherklettern zu können. Wassernäpfe stellte ich in den Terrarien nicht auf, da ich die Eidechsen nie aus solchen trinken sah, dagegen leckten sie gierig die Wassertropfen von den Blättern, den Glaswänden und dem Körper von Terrariumgenossen, wenn die Pflanzen im Terrarium begossen wurden. Ich hielt die Terrarien überhaupt ziemlich feucht, schon mit Rücksicht auf die Regenwürmer, die ich von Zeit zu Zeit als Futter ausstreute. Neben diesen dienten als Futter vor allem Mehlkäferlarven, die wie bekannt, von den Eidechsen mit großer Vorliebe gefressen werden. Auf den ins Terrarium gesetzten Mehlwurmnäpf stützen sie sich von allen Seiten, nehmen aber noch lieber die Mehlwürmer einander aus dem Maul, als aus dem Futternäpf. So kann man kurze Zeit, nachdem man diesen ins Terrarium gesetzt hat, dort überall Paare sehen, die an einem Mehlwurm zerren, bis er entweder mitten durchreißt oder dem einen der beiden Konkurrenten zufällt; aber nicht immer kann dieser ihn dann ungestört verspeisen, denn manchmal erobert sich der andere das entrissene Gut wieder zurück. Eine unbeabsichtigte Bereicherung erfuhr der Speisezettel, als im Hochsommer die Jungen ausschlüpfen. Die immer hungrigen Tiere trugen kein Bedenken, auch diese als Nahrung zu benutzen, was zweimal beobachtet werden konnte.

Die bei den experimentellen Verstümmelungen angewandte operative Technik war einfach. Besonders Asepsis oder Antiseptik erwies sich als unnötig und hätte auch nicht viel nützen können, da es ja post operationem im Terrarium genügend Infektionsmöglichkeiten gab, auf den Aufenthalt daselbst aber nicht gut verzichtet werden konnte, wenn man die Tiere gesund und munter erhalten und unter natürlichen Verhältnissen regenerieren lassen wollte. Immerhin wurden die Instrumente von dem Eingriff durch die Flamme gezogen und große stark blutende Wundflächen mit Alkohol und in einigen Fällen zur Blutstillung mit FeCl_3 -Lösung betupft. Ein Einfluß dieser Prozedur auf die Regeneration war nicht zu erkennen. Auch wurden bei starker Blutung die Tiere erst ins Terrarium gesetzt, wenn diese stand und sich bereits genügend Gerinnsel gebildet hatte. Stark bluteten im übrigen überhaupt nur die durch Amputation mit Messer oder Schere in der Nähe der Schwanzwurzel erzeugten Wunden; auf die gleiche Weise in den weiter distal gelegenen Partien beigebrachte Wunden bluteten schon weniger, und fast gar keine Blutung wiesen die Wunden nach Ausreißen, Abquetschen oder gar nach Autotomie eines Schwanzstückes auf

mittlerer Höhe auf. Narkotisiert wurden die Tiere niemals, weder bei den operativen Eingriffen, noch bei den vorausgehenden Messungen. Es wäre das zu gefährlich gewesen und hätte auch im Falle des Gelingens die Reinheit der späteren Resultate getrübt. Es ging auch ohne Narkose sehr gut, da die Eingriffe ja meist recht einfach und recht kurzdauernd waren.

Eine eventuelle durch den Eingriff ausgelöste Autotomie wäre bei manchen Eingriffen zu stören imstande gewesen. Aber die Terrariumtiere hatten ja ihr Selbstverstümmelungsvermögen fast ausnahmslos eingeübt. Abgesehen davon konnte bei den entsprechenden Eingriffen (intervertebrale Amputation und seitliche Einschnitte) durch Vermeidung eines Festhaltens des Schwanzes, sowie durch rasche Schnittführung, also durch Applikation der Verletzung an einem frei flottierenden Schwanze eine Autotomie vermieden werden, was nach meinen Ausführungen über die Mechanik der Autotomie im ersten Teile dieser Arbeit wohl verständlich ist. Zur Orientierung über die Amputationshöhe bei der jeweiligen Schnittführung, also darüber, ob intravertebral oder intervertebral, bzw. ob im Bereiche der gespaltenen oder der ungespaltenen Schwanzwirbel amputiert wurde, bediente ich mich der im anatomischen Teile entwickelten Kriterien.

Die Resultate der geschilderten Technik waren recht gute. Von 46 Versuchstieren starben frühzeitig 12, also etwa 25 %. Die übrigen lebten den Sommer hindurch, regenerierten nach Wunsch und wurden jeweils nach Abschluß der Regeneration getötet und, soweit sie noch weiter zu untersuchen waren, konserviert. In den Fällen, in denen eine besondere Schnittführung beabsichtigt gewesen war (intervertebrale Amputation, Amputation im Bereiche der ungespaltenen Schwanzwirbel, partielle Rupturen zur Erzeugung von Mehrfachbildungen) bildeten Röntgenaufnahmen der konservierten Schwänze die notwendige Kontrolle.

2. Kapitel. Versuche.

Auszug aus den Protokollen:

Versuchsgruppe No. I.

3 Mauereidechsen mit normalem Schwanz werden etwa gleichgroße Stücke desselben manuell abgekniffen — am 28./5. 1919.

	No. 1	No. 2	No. 3	
Stumpf	2,6 cm 17 Wirtel	2,1 cm 15 Wirtel	2,7 cm 18 Wirtel	
Amputat	10,5 cm 74 Wirtel	7,8 cm 57 Wirtel	10,4 cm 65 Wirtel	
Regenerat	1 cm	1,8 cm, zeigt schon Ringelung	0 cm	19./6.
"	1,2 cm	2,9 cm, an den prox. $\frac{2}{3}$ von 28 Schuppenwirteln bedeckt		1./7.
"	1,6 cm, im prox. Abschn. 9 Schuppenwirtel sichtbar	3,7 cm 44 Wirtel, nur die letzten 2 mm unbewirtelt	0,8 cm, im prox. Abschn. Andeutung einer Ringelung	21./7.
"	1,7 cm 13 Wirtel	3,7 cm 46 Wirtel, der letzte mm unbewirtelt	0,9 cm, Ringelung überall angedeutet	30./7.
"	2,2 cm 26 Wirtel	4,1 cm 49 Wirtel, letzte 3 mm unbewirtelt	2,9 cm 33 Wirtel, letzte 0,7 mm unbewirtelt	19./7.
"	2,5 cm, bis auf die letzten 3 mm deutlich bewirtelt	4,4 cm vollkommen bewirtelt	3,6 cm vollkommen bewirtelt	9./9

Am 9./9. werden die Tiere getötet.

Ergebnisse. Bei gefangenen Mauereidechsen braucht es ca. 3 Sommermonate bis zur vollständigen Vollendung des Regenerationsprozesses. Die Regenerationsgeschwindigkeit zeigt bedeutende individuelle Schwankungen. Bei gleicher Länge sowohl des Stumpfes, wie des Amputates und gleicher Haltung und Pflege zeigen No. 1 und No. 3 ein ganz verschiedenes Verhalten. Dieses regeneriert im 1. Monat gar nicht, nachher aber dann um so schneller, um schließlich sogar noch jenes, das viel gleichmäßiger regenerierte, zu überholen.

Versuchsgruppe No. II.

3 Mauereidechsen werden durch intravertebralen Scherenschnitt etwa gleichgroße Stücke des Schwanzes amputiert — am 2./6. 1919.

Am 21./7., also nach 7 Wochen hatten sich bei allen dreien ansehnliche, schön bewirtelte Regenerate von 2,3 cm, 3 cm und 4,2 cm Länge entwickelt. Am 18./8. wurde eines der Versuchstiere im Terrarium tot aufgefunden. Am 8./9. maßen die Regenerate der

überlebenden 2,3 bzw. 5,1 cm. An diesem Tage wurden dieselben getötet.

Ergebnisse. 1. Wiederum die bedeutenden individuellen Schwankungen in der Regenerationsgeschwindigkeit, aber auch im Enderfolg. (Reg. von 5,1 cm bei dem einen und von nur 2,3 cm Länge bei dem anderen Versuchstier trotz gleicher Länge des Amputationsstumpfes bei beiden.) 2. Die Operationsweise — ob das mehr natürliche Abkneifen (siehe Versuchsgruppe I) oder ein Scherenschnitt — hat keinen Einfluß auf den Verlauf und das Resultat der Regeneration. Ich komme also hier zu einem anderen Ergebnis, als MISURI.

Versuchsgruppe No. III.

3 Mauereidechsen mit regeneriertem Schwanz werden etwa gleich große Stücke des Regenerates abgeschnitten — am 2./6. 19.

	No. 1	No. 2	No. 3	
Stumpf norm. Abschn.	1,3 cm 8 Wirtel	0,9 cm 4 Wirtel	1,1 cm 6 Wirtel	
Stumpf reg. Abschn.	3 cm 26 Wirtel	2,5 cm 19 Wirtel	1,5 cm 12 Wirtel	
Amputat	4,2 cm 42 Wirtel	4,3 cm	4,7 cm 47 Wirtel	
Sek. Regenerat	0,25 cm	0,2 cm	0,6 cm	20./6.
" "	0,7 cm	† 27./6.	1,0 cm	7./7.
" "	1,1 cm 10 Wirtel, die letzten 2 mm unbewirtelt		1,1 cm	22./7.
" "	2,3 cm 33 Wirtel, die letzten 2 mm unbewirtelt		† Anfang August	19./8.
" "	unverändert, wird getötet			9./9.

Ergebnis. Bei der Regeneration von Regeneraten aus ist weder im Verlauf, noch im Erfolge der Regeneration ein Unterschied gegenüber der gewöhnlichen Regeneration zu erkennen.

Versuchsgruppe No. IVa.

3 Mauereidechsen mit normalem Schwanz wird die Schwanzspitze abgeschnitten — enthaltend etwa die letzten 12 Schwanzwirbel — am 30./5.

	No. 1	No. 2	No. 3	
Stumpf	10,8 cm 62 Wirtel	9,8 cm 71 Wirtel	11,3 cm 70 Wirtel	
Amputation	3,2 cm 24 Wirtel	2,3 cm 24 Wirtel	2,6 cm 25 Wirtel	
Regenerat	0,1 cm	0,2 cm	0,5 cm	20./6.
„	0,7 cm	0,4 cm	0,5 cm	3./7.
„	0,7 cm 10 Wirtel, die letzten 2 mm unbewirtelt	0,6 cm 8 Wirtel, der letzte mm un- bewirtelt	0,8 cm 12 Wirtel, der letzte mm un- bewirtelt	22./7.
„	unverändert	0,8 cm 9 Wirtel, der letzte mm un- bewirtelt	1,1 cm 15 Wirtel, die letzten 3 mm unbewirtelt	19./8.
„	0,7 cm, vollkommen bewirtelt	unverändert	1,2 cm 27 Wirtel, bis zur Spitze be- wirtelt	1./9.

Versuchsgruppe No. IVb.

3 Mauereidechsen mit normalem Schwanz wird die Schwanzspitze abgeschnitten — enthaltend die letzten 5—8 Wirbel — am 12./7.

Nach 2 Monaten zeigt das eine der Versuchstiere (Amputat von 10 Wirteln bedeckt gewesen, enthielt also die letzten 5 Wirbel) keine Spur einer Regeneration, die beiden anderen dagegen entwickelten in dieser Zeit Regenerate von allerdings nur 1 mm Länge¹⁾ (bei ihnen enthielten die Amputate die 7 bzw. 8 letzten Schwanzwirbel).

Ergebnis. Ich kann MISURI's Angaben, daß je caudaler die Amputation, um so rascher die Regeneration erfolge, nicht bestätigen. Ja, das äußerste Ende des Schwanzes, etwa das, welches die letzten 6 Schwanzwirbel beherbergt, wird offenbar überhaupt nicht

1) Da infolge deren Kleinheit bei nur makroskopischer Betrachtung eine Täuschung möglich schien, wurden die „Regenerate“ einer histologischen Kontrolle unterworfen, die ihre Regeneratnatur bestätigte.

mehr regeneriert (vgl. die betreffende Angabe DAWYDOFF'S im historischen Abschnitt (S. 303). Kurz vor dieser Stelle verstümmelt, regeneriert der Schwanz nur äußerst langsam und sehr kümmerlich. Erst bei einer Amputation etwa 12 Wirbel oberhalb der Spitze hat man mit der normalen Regeneration zu rechnen.

Versuchsgruppe No. V.

3 Mauereidechsen wird ein Stück des Schwanzes durch intervertebralen Scherenschnitt amputiert.

Nach einer Regenerationsdauer von 2—2 $\frac{1}{2}$ Monaten zeigen sie sämtlich stattliche, vollkommen typische Regenerate von 3,8 cm, 4,2 cm und 5,5 cm Länge.

Die Röntgenaufnahmen der konservierten Schwänze ergeben deutlich den Ansatz der Regenerate an einer intervertebralen Schnittfläche, also an einem ganzen Wirbel (Taf. 9, Fig. 1 u. 2).

Versuchsgruppe No. VI.

6 Mauereidechsen wird der Schwanz so nahe bei der Cloake amputiert, daß der Stumpf nur noch von 2—3 „gleichartigen“ Wirteln bedeckt ist.

Nach einer Regenerationsdauer von etwa 2 Monaten haben sie sämtlich ansehnliche Regenerate entwickelt, von 2 cm, 3 cm, 3,2 cm, 3,9 cm, 4 cm und 4,6 cm Länge.

Die Röntgenbilder ergeben einen Ansatz derselben am 3., an einer Bruchfläche des 4., am 4. und an einer Bruchfläche des 5. Caudalwirbels (s. Taf. 8, Fig. 6).

Versuchsgruppe No. VII.

6 Zauneidechsen wird der Schwanz so nahe bei der Cloake amputiert, daß der Stumpf nur noch von dem ersten der „gleichartigen“ Wirtel oder sogar nur von den ersten unregelmäßigen Wirteln bedeckt ist.

2 von diesen Tieren sterben im Verlaufe einiger Wochen.

Von den Überlebenden haben drei nach einem Monat deutliche Regenerationsknospen entwickelt.

Die Röntgenaufnahme eines von diesen Schwänzen ergibt einen Ansatz des Regenerates an einem kleinen Bruchstück des 3. Caudalwirbels (s. Taf. 8, Fig. 5).

Ergebnis: Regeneration erfolgt auch von einer Schnittfläche im Bereich der ungespaltenen Caudalwirbel. Die Regenerationszone ist also ausgedehnter als die Selbstamputationszone.

Versuchsgruppe No. VIII.

3 Mauereidechsen wird durch einen seitlichen intravertebralen Scherenschnitt das Schwanzende partiell gebrochen, „abgeknickt“. Sämtlichen 3 Versuchstieren fällt das abgeknickte Schwanzende früher oder später im Terrarium ab.

Interpretation: Der Schnitt ging offenbar zu tief und bewirkte so einen Mißerfolg, wie ihn DUGÈS und später MISURI erleben mußte und dessen Möglichkeit ja auch TORNIER wohl bekannt ist.

Versuchsgruppe No. IX.

6 Wirtel oberhalb der durch Autotomie entstandenen Bruchstelle wird bei einer Mauereidechse ein seitlicher Einschnitt gemacht und ein weiterer 8 Wirtel oberhalb hiervon.

Nach einem Monat ist von der Bruchstelle am Ende ein Regenerat von 0,8 cm Länge und von der Stelle des distalen seitlichen Einschnittes ein solches von 1,3 cm Länge hervorgewachsen. An der Stelle des proximalen seitlichen Einschnittes dagegen ist nur eine Vernarbung eingetreten.

3 Wochen später ist das Bild unverändert. Das Tier wird getötet und konserviert.

Die Röntgenaufnahme (Taf. 9, Fig. 3) ergibt an der Stelle des distalen Einschnittes eine totale Fraktur des betreffenden Schwanzwirbels, an der des proximalen Einschnittes aber nur eine partielle Fraktur.

Ergebnis: Der Ausfall dieses Versuches ist eine vollkommene Bestätigung der entsprechenden Angaben TORNIER'S.

1. Durch Frakturierung von Wirbeln unter Erhaltung des Zusammenhanges der beiden gegeneinander abgeknickten Schwanzstücke durch die Weichteile lassen sich Mehrfachbildungen erzeugen.

2. Geht die Fraktur aber nicht weit genug, so bleibt der regenerative Vorgang aus.

Versuchsgruppe No. X.

3 Mauereidechsen mit regeneriertem Schwanz werden seitliche Einschnitte in die Regenerate gemacht.

Zwei von ihnen zeigen nach 1½ Monaten nur eine Vernarbung an der Stelle des Einschnittes, während bei der dritten nach dieser Zeit von hier bereits ein Regenerat von 2,2 cm Länge hervorgewachsen ist. Dieses Tier wird weiter gepflegt, jene werden getötet. Die Röntgenaufnahmen ihrer konservierten Schwänze zeigen, daß die Verletzung seinerzeit nur die Weichteile betraf, das Knorpelrohr aber intakt ließ.

Das regenerierte 3. Versuchstier hat nach weiteren $1\frac{1}{2}$ Monaten einen schönen Doppelschwanz, dessen eine (längere) Zacke von dem primären Regenerat gebildet wird, dessen andere (kürzere) Zacke ein sekundäres Regenerat ist.

Die Röntgenaufnahme dieses Schwanzes zeigt, daß die Verletzung seinerzeit das Knorpelrohr des primären Regenerates total durchtrennte und daß von dem Ende des cranialen Fragmentes nun das sekundäre Regenerat herausgewachsen ist (s. Taf. 9, Fig. 4).

Ergebnis: 1. Doppelschwänze können also auch durch partielle Ruptur im Bereiche von Regeneraten entstehen, wobei, wie in den bereits von TORNIER gemachten Versuchen die Wirbelsäule, das Knorpelrohr verletzt werden muß.

2. Der Versuch hat aber auch noch eine wichtige theoretische Bedeutung. TORNIER glaubt, und seine Versuche sprechen ja auch nicht dagegen, daß zur Erzeugung einer Mehrfachbildung am Eidechsen-schwanz außer der partiellen Ruptur noch peripher davon eine totale Ruptur gemacht werden muß, um so die Überernährung der Wundstelle, die dann eintritt, auszunutzen, welche er für die *causa movens* der Regeneration hält (vgl. S. 304).¹⁾ Der geschilderte von mir gemachte Versuch aber beweist, daß auch bei bloßer partieller Ruptur unter Erhaltung des ganzen abgeknickten Schwanzendes eine Regeneration zustande kommt. Eine Überernährung der Wundstelle ist da nicht möglich, da ja hier nichts weggenommen wurde und der ganze Schwanz noch da ist. Die *causa movens* der Regeneration muß demnach hier eine andere sein.

In späteren Arbeiten (1900 u. 1901) legt TORNIER offenbar auf die Überernährung als Ursache der Regeneration und damit auch der Mehrfachbildungen kein so großes Gewicht mehr. Immerhin vertritt er auch da noch im wesentlichen die gleiche Anschauung.¹⁾ „Es ist übrigens sehr bemerkenswert“, sagt er 1900, „daß diese Doppelschwänze (bei Amphibienlarven d. Verf.) von großer Vollkommenheit als Folgen eines einfachen Schnittes in den Schwanz der Tiere entstanden sind, während bei Eidechsen — allerdings sind bisher nur ältere daraufhin experimentell behandelt worden — Gabelschwänze von ähnlicher Größe nur dann zustande kommen,

1) Anm. bei der Korrektur: Wie Prof. TORNIER mir gütigst persönlich mitteilte, mißt er heute der Überernährung der Wundstelle für das regenerative Geschehen keinerlei wesentliche Bedeutung mehr zu. Nichtsdestoweniger erscheint mir jener Gedanke durchaus diskutabel und der Verfolgung wert.

wenn neben dem Schnitt, welcher die Wunde für die Stiefschwanzspitze erzeugte, ein anderer die eigentliche Schwanzspitze abtrennte, denn nur so erhielt jene Neubildung das Nährmaterial, welches für ihr starkes Wachsen notwendig ist. Während bei den vorliegenden Individuen (Amphibienlarven d. Verf.) die noch im Organismus steckende große Wachstumsintensität der überzähligen Schwanzspitze zugute kommt.“ Nun ist mir ja demgegenüber bei einer erwachsenen Eidechse durch einen bloßen Einschnitt die Erzeugung eines recht ansehnlichen Gabelschwanzes gelungen. Aber es ist dabei zu berücksichtigen, daß es sich um einen Einschnitt in ein Regenerat handelte, das ja bekanntlich besondere Strukturverhältnisse aufweist; möglicherweise steckt in einem solchen auch noch eine besonders große Wachstumsenergie, die auch ohne Überernährung der Wundstelle eine Regeneration auszulösen imstande ist, während bei Regeneration von der normalen Schwanzwirbelsäule aus doch eine Überernährung der Wundstelle notwendig sein könnte, worauf auch vielleicht der Ausfall meines entsprechenden Versuches (Gruppe IX) hinweist, indem hier sogar trotz gleichzeitiger Amputation der Schwanzspitze der Gabelschwanz nur kümmerlich ausfiel. Beweisend ist dieser Versuch natürlich nicht. Jedenfalls wäre die Frage einer einläßlichen Prüfung wert.

Zusammenfassung

der wichtigsten Resultate der vorliegenden Arbeit.

1. Für das Vorkommen einer wirklichen Selbstverstümmelung bei Lacertiliern liegen jetzt exakte Beweise vor.

2. Aber nicht jeder Schwanzverlust in der Natur braucht — bei unseren heimischen Eidechsen wenigstens — eine Autotomie zu sein. Die große Brüchigkeit ihres Schwanzes gestattet auch leicht eine passive Ruptur.

3. Autotomie und passive Ruptur erfolgen an den gleichen Stellen. Ob die Eidechse den Schwanz abwirft, oder ob er ihr durch Druck oder Zug ausgerissen wird, immer geht der Bruch durch einen Wirbelspalt. Präformierte Bruchstelle und locus minoris resistentiae auch für Druck und Zug fallen hier zusammen.

4. Autotomie an frei flottierenden Schwanzenden ist nicht möglich. Sie kann nur durch Sförmige Krümmungen des Schwanzes zwischen 2 fixen Punkten zustandekommen.

5. Ob die Selbstamputation der Lacertilier außer als gewöhnlicher Reflex auch noch als psychogener Reflex oder gar unter dem

Einfluß des Willens sich abzuspielen vermag, ist nicht mit Sicherheit zu ermitteln.

6. Im Bereiche eines Regenerates ist Selbstverstümmelung unmöglich, wohl aber können auch am Regenerat applizierte Reize eine solche auslösen, wofern nur der normale Schwanzabschnitt noch präformierte Bruchstellen enthält. Eine Eidechse kann also mehrmals autotomieren.

7. Sie kann aber auch mehrmals hintereinander autotomieren.

8. Die automatischen Bewegungen normaler Amputate, sowie von amputierten Regeneraten mit einem anhängenden Stück normalen Schwanzes sind wohl auf die vorangegangene Reizung des Rückenmarks zurückzuführen, die Bewegungen isolierter Regenerate dagegen wohl auf die vorangegangene Reizung der motorischen Nerven.

9. Die präformierten Bruchstellen am Lacertilierschwanz werden durch quere Spalte der Wirbel repräsentiert, die aber den Wirbel nicht ganz durchsetzen. Die beiden Spalthälften des Wirbels werden durch einen vielleicht stellenweise unterbrochenen peripheren Knorpelring und durch isolierte Knorpelbrücken verbunden, so daß bei jeder Schwanzruptur Knorpel verletzt werden muß.

10. Die Querteilung beginnt bei unseren einheimischen Eidechsen nicht, wie man bisher glaubte, konstant am 7. Schwanzwirbel. Die Verhältnisse variieren vielmehr, und variieren sogar individuell. Ja, die Regel scheint ein Beginn am 6. Schwanzwirbel zu sein; es kommt aber auch vor, daß schon der 5. Schwanzwirbel die Spaltung aufweist.

11. An der Querteilung nehmen Anteil die Processus transversi und die sekundären Dornfortsätze. Jene, d. h. quergeteilte Processus transversi, beginnen häufig um einen Wirbel früher, diese, die sekundären Dornfortsätze, manchmal um einen Wirbel später, als die Teilung der Wirbelkörper. Am Querfortsatz des 5. (6.) bis 8. oder 9. (7.) Caudalwirbels sind beide Zacken annähernd gleich entwickelt, die caudale aber eher stärker. An den folgenden Wirbeln ist die caudale Zacke des Querfortsatzes sehr verkümmert, so daß dieser hier einfach zu sein scheint. Die Ruptur geht zwischen den beiden Zacken der Querfortsätze und des sekundären Dornfortsatzes hindurch.

12. Der Intervertebralknorpel persistiert im Schwanz der Eidechsen zeitlebens. Er zerfällt in 3 Abschnitte: in eine dem Gelenkkopf, in eine der Gelenkpfanne entsprechende und in eine dazwischenliegende Partie, den Intervertebralknorpel im engeren Sinne.

13. Die Hämaphysen stehen intervertebral; sie setzen am jeweils cranialen Wirbel, sowie am Intervertebralknorpel im engeren Sinne an, gehören also vorwiegend dem cranialen Wirbel zu. Sie beginnen am 3. Caudalwirbel, doch gibt es auch hier individuelle Variationen.

14. Die Regenerationsgeschwindigkeit der Eidechsen unterliegt in bedeutendem Maße individuellen Variationen.

15. Das äußerste Ende des Schwanzes (Zone der ca. 6 letzten Wirbel) wird offenbar nicht regeneriert.

16. Im übrigen aber erstreckt sich die Zone der Regenerierbarkeit über den ganzen Eidechsenschwanz, fällt also nicht mit der Zone der Autotomie zusammen:

a) Regeneration erfolgt auch nach Amputation im Bereiche der vordersten — ungespaltenen — Caudalwirbel.

b) Auch von einer intervertebralen Schnittfläche aus kann der Schwanz regeneriert werden.

17. Regeneration von Regeneraten aus erfolgt in ganz gleicher Weise wie von normalen Schwanzstümpfen aus, als auch ebenso schnell.

18. Mehrfachbildungen lassen sich künstlich erzeugen durch partielle Ruptur, d. h. durch Totalfrakturierung des Skeletes unter einseitiger Erhaltung des Zusammenhanges der abgeknickten Fragmente durch die Weichteile. Nach unvollkommener Skeletfraktur kommt es, wie es scheint, zu keiner Regeneration. Nicht nur durch Wirbelfraktur, sondern auch durch solche des Knorpelrohres in einem Regenerate, also auch durch seitliche Einschnitte an Regeneraten lassen sich Doppelschwänze erzeugen.

· Zum Schlusse sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. K. HESCHELER für die Anregung zu dieser Arbeit, und ihm, sowie Fräulein Privatdozent Dr. M. DAIBER für das Interesse und die fortdauernde Unterstützung, die sie mir zu Teil werden ließen, meinen ergebensten Dank auszusprechen. Herrn Prof. Dr. J. STROHL bin ich für seine wertvollen Anregungen und Ratschläge, Herrn Dr. med. H. R. SCHINZ, Leiter des Röntgeninstituts des Kantonsspitals Zürich, für die Anfertigung der zahlreichen Röntgenaufnahmen, die die Arbeit erforderte, sehr verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

- BOSC, L., Nouveau Dictionnaire d'hist. nat., Vol. 17, art. Lézard, 1817.
- BRONN, Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Vol. 6, Abt. 3. Reptilien. II. Eidechsen und Wasserechsen, 1890.
- BÜTSCHLI, O., Vorlesungen über vergl. Anatomie, 1910—1912.
- CONTEJEAN, CH., Sur l'autotomie chez la sauterelle et le lézard, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 61, p. 611—614, 1890.
- CUÉNOT, L., L'autotomie caudale chez quelques mammifères du groupe des rongeurs, in: CR. hebdomad. des Séances Soc. biol., Vol. 62, 1907.
- CUVIER, G., Recherches sur les ossements fossiles, Vol. 5, part. 2, 1824.
- DAWYDOFF, K., Zur Frage über die Autotomie der Eidechsen, in: Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg, Vol. 29, 1898.
- DUGÈS, ANT., Mém. sur les espèces indigènes du genre *Lacerta*, inseré dans le cahier d'Avril du Vol. 16 Ann. Sc. nat., 1829.
- FAUSSEK, V., Die Autotomie und die Schmerzempfindlichkeit im Tierreich, in: Naturw. Wochenschr., Vol. 15, No. 23, 1900.
- FRAISSE, P., Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren, besonders Amphibien und Reptilien, 1885.
- FREDERICQ, L., Amputation des pattes par mouvement réflexe chez le Crabe, in: Arch. Biol., Vol. 3, p. 235—240, 1882.
- , Sur l'autotomie ou mutilation par voie réflexe comme moyen de défense chez les animaux, in: Arch. Zool. expér., Vol. 1 (2), p. 413—426, 1883.
- , L'Autotomie ou la mutilation active, in: Travaux du Laboratoire de LÉON FREDERICQ, Vol. 2, p. 201—221, 1888.
- , Ueber Autotomie, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 50, p. 600—602, 1891.
- , L'Autotomie ou la mutilation active dans le règne animal, in: Bull. Acad. roy. Belgique (3), Vol. 26, 1893, p. 758—772.

- FRENZEL, J., Ueber die Selbstverstümmelung (Autotomie) der Tiere, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 50, p. 191—214, 1891.
- GACHET, H., Mém. sur la reproduction de la queue des reptiles sauriens, in: Act. Soc. LINN. Bordeaux, No. 36, 1834.
- GEGENBAUR, C., Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien, 1862.
- GLÜCKSELIG, M. CH., Ueber das Leben der Eidechsen, in: Verh. zool.-bot. Ver. Wien, 1863.
- GOETTE, A., Ueber den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbeltieren, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 62, 1897.
- GROSSER, O., Metamere Bildungen der Haut der Wirbeltiere, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 80, 1906.
- HENNEBERG, B., Ueber Schwanzautotomie bei Säugern, in: Med.-naturw. Arch., Vol. 2, 1910.
- HOLFERT, SB. Ges. Isis Dresden, 1869.
- HOOKE, D., Die Nerven im regenerierten Schwanz der Eidechsen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 80, 1912.
- HYRTL, C. J., Ueber normale Querteilung der Saurierwirbel, in: SB. Akad. Wiss. Wien, 1853.
- KORSCHULT, E., Regeneration und Transplantation, Jena 1907.
- LEYDIG, FR., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, 1872.
- LUNDBALL, H., Ueber Demonstration embryonaler Knorpelskelete, in: Anat. Anz., Vol. 25, 1904.
- , Weiteres über Demonstration embryonaler Skelete, *ibid.*, Vol. 27, 1905.
- , Ueber Skelettfärbung und Aufhellung, *ibid.*, Vol. 40, 1912.
- MISURI, A., Ricerche sulla struttura della coda normale e rigenerata nella *Lacerta muralis* Merr., in: Boll. Soc. Zool. Italiana, 1910.
- MORGAN, TH. H., Regeneration bearbeitet von M. MOSZKOWSKI, Leipzig 1907.
- MÜLLER, E., Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Stuttgart, Jg. 52, SB. 85, Ueber die Abstoßung und Regeneration des Eidechschwanzes, 1896.
- MÜLLER, H., Ueber Regeneration des Rückenmarks und der Wirbelsäule bei Tritonen und Eidechsen, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt, Vol. 5, 1864.
- NEEDHAM, M., Nouvelles observations microscopiques avec des découvertes intéressantes sur la composition et la décomposition des corps organisés, Paris 1750.
- PRZIBRAM, H., Experimentelle Zoologie. II. Regeneration, Leipzig und Wien 1909.
- RABL, C., Theorie des Mesoderms. I (Vorwort), Leipzig 1896.
- RANKIN, D. R., On the structure and habits of the Slowworm (*anguis fragilis*), in: Edinburgh New Philos. Journ., Vol. B (N. S.), 1857.

- RIGGENBACH, E., Die Selbstverstümmelung der Tiere, in: *Ergebn. Anat. Entwicklungsgeschichte*, Vol. 12, 1902.
- SPALTEHOLZ, W., Ueber das Durchsichtigmachen menschlicher und tierischer Präparate, 1. Aufl., Leipzig 1911.
- , —, 2. Aufl., Leipzig 1914.
- STEHLI, G., Ueber die Beschuppung der Reptilien, in: *Jena. Ztschr. Naturw.*, Vol. 46, 1910.
- SUMNER, F. B. and H. H. COLLINS, Autotomy of the tail in Rodents, in: *Biol. Bull.*, Vol. 34, No. 1, 1918.
- THÉVENOT, in: *Mém. Acad. sc.*, Vol. 2, 1686.
- TORNIER, G., Ueber experimentell erzeugte dreischwänzige Eidechsen und Doppelgliedmaßen von Molchen, in: *Zool. Anz.*, Vol. 20, 1897.
- , Ueber Amphibiengabelschwänze und einige Grundgesetze der Regeneration, in: *Zool. Anz.*, Vol. 23, 1900.
- , Neues über das natürliche Entstehen und experimentelle Erzeugen überzähliger und Zwillingbildungen, in: *Zool. Anz.*, Vol. 24, 1901.
- , *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*. Art. Reptilien, 1913.
- VAN TRIGT, H., La dermatométrie du lézard, in: *Arch. Néerland. Physiol. de l'homme et des animaux*, Vol. 2, Livr. 1, p. 51, 1917.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 7.

Fig. 1. Schwanzbruchstück von einem passiven Zerreißungsversuch am Schwanz einer toten *Lacerta muralis*, von der Seite gesehen. Aufhellungspräparat. 10:1. *a* craniale, *b* caudale Spalthälfte des Wirbels. *pr* präformierte Bruchstelle. *i* Intervertebralknorpel. *h* Hämapophyse. *g* Gelenkfortsätze. *s* sekundärer Dornfortsatz. *s*₁ craniale, *s*₂ caudale Spalthälfte des sekundären Dornfortsatzes.

Fig. 2. Ganzer Schwanzwirbel und craniales Bruchstück eines solchen von *Lacerta muralis*, von der Seite gesehen. Aufhellungspräparat. 20:1. *w* ganzer Wirbel. *w*₁ craniale, *w*₂ caudale Spalthälfte. *pr* präformierte Bruchstelle. *i* Intervertebralknorpel im weiteren, *i. s. s* im engeren Sinne. *k* dem Gelenkkopf, *pf* der Gelenkpfanne entsprechende Partie des Intervertebralknorpels. *h* Hämapophyse. *d* Dornfortsatz. *g* Gelenkfortsätze. *i. l* Intervertebralloch. *s* sekundärer Dornfortsatz. *s*₂ craniale Spalthälfte des sekundären Dornfortsatzes.

Fig. 3. Normales Schwanzende von *Lacerta muralis* mit der Schuppenbedeckung. Aufhellungspräparat. 10:1. *a* ein Wirbel von 2 Schuppenwirteln bedeckt. *pr* präformierte Bruchstelle (Wirbelspalt). *i* Intervertebral-

knorpel (auch hier vollkommen kontinuierlich). *b* knöchernes Ende der Wirbelsäule, offenbar aus 2 verschmolzenen Wirbeln bestehend.

Fig. 4. 7. Schwanzwirbel und craniales Bruchstück des 8. von *Lacerta muralis*, von oben gesehen. Aufhellungspräparat. 10:1. *a* 7. Caudalwirbel. *b* craniales Bruchstück des 8. Caudalwirbels. *c* craniale, *d* caudale (voll entwickelte) Zacke des Querfortsatzes. *e* Dornfortsatz. Die Ruptur erfolgt zwischen beiden Zacken des Querfortsatzes, wie aus dem Bruchstück ersichtlich ist. (Die Gelenkfortsätze sind an dem Präparat nicht sichtbar, ebenso in Fig. 5).

Fig. 5. 13. Schwanzwirbel und craniales Bruchstück des 14. von *Lacerta agilis*, von oben gesehen. Aufhellungspräparat. 10:1. *a* 13. Caudalwirbel. *b* craniales Bruchstück des 14. Caudalwirbels. *c* craniale Zacke des Querfortsatzes. *d* caudale (verkümmerte) Zacke des Querfortsatzes. *e* Dornfortsatz. Die Ruptur erfolgt zwischen beiden Zacken des Querfortsatzes, wie aus dem Bruchstück ersichtlich ist.

Tafel 8.

Sämtliche Röntgenaufnahmen im Röntgeninstitut des Kantospitals Zürich. Leiter: Herr Dr. H. SCHINZ.

Fig. 1. Röntgenaufnahme der 12¹/₂ vordersten Caudalwirbel einer *Lacerta agilis* in der Dorsalansicht. 4:1. Man erkennt die beiden Sacralwirbel an ihren miteinander verwachsenen Querfortsätzen, mit denen das Darmbein artikuliert. Es folgen die Caudalwirbel, 12 an der Zahl, an der Bruchstelle, dann noch die craniale Hälfte des 13. Caudalwirbels. Bei genauerer Betrachtung entdeckt man am 6. Caudalwirbel die erste präformierte Bruchstelle, die sich durch eine feine Querlinie kenntlich macht. Die Querlinien zwischen 5. und 6., sowie am 9. Caudalwirbel beruhen auf Plattenverletzungen.

Fig. 2. Röntgenaufnahme der 8¹/₂ vordersten Caudalwirbel mit anschließendem Regenerat von *Lacerta muralis* in der Dorsalansicht. 4:1. Man orientierte sich an den beiden Sacralwirbeln. Der 6. Caudalwirbel zeigt als erster die Querteilung.

Fig. 3. Röntgenaufnahme der 12¹/₂ vordersten Caudalwirbel mit anschließendem Regenerat einer *Lacerta muralis* in der Dorsalansicht. 4:1. Der erste gespaltene Caudalwirbel ist der 7.

Fig. 4. Röntgenaufnahme der 7¹/₂ vordersten Caudalwirbel mit anschließendem Regenerat einer *Lacerta muralis* in der Dorsalansicht. 4:1. Hier sieht man schon am 5. Caudalwirbel sehr scharf die erste präformierte Bruchstelle.

Fig. 5. Röntgenaufnahme eines Schwanzstummels mit Regenerationsknospe aus Versuchsgruppe VII. 4:1. Man sieht das Regenerat an einem ganz kleinen Bruchstück des 3. Caudalwirbels ansetzen.

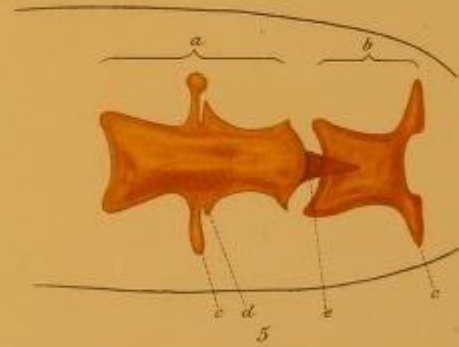
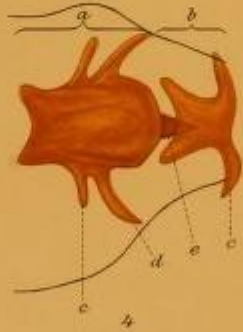
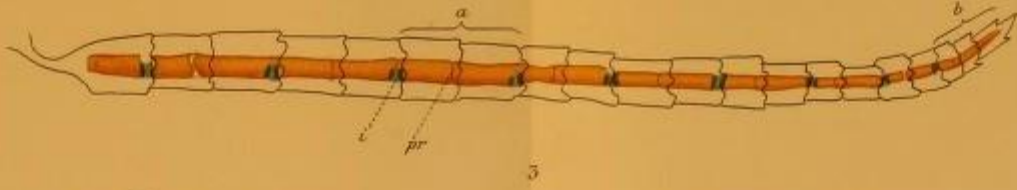
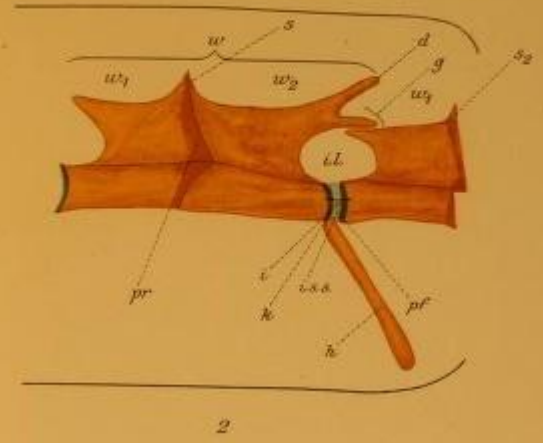
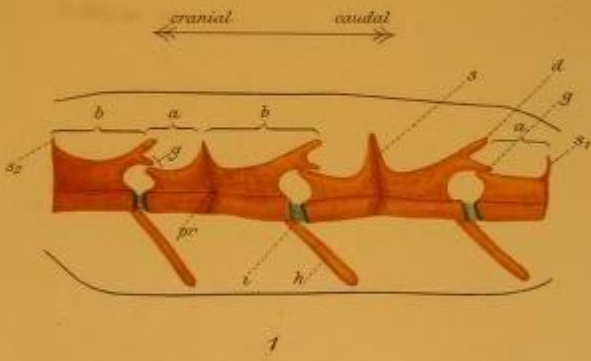
Fig. 6. Röntgenaufnahme eines fertig regenerierten Schwanzes aus Versuchsgruppe No. VI. 4:1. Das Regenerat setzt an einer Bruchfläche im Bereiche des 4. Caudalwirbels an.

Tafel 9.

Fig. 1 u. 2. Röntgenaufnahmen zweier fertig regenerierter Schwänze aus der Versuchsgruppe No. V. $2\frac{1}{2} : 1$. Die Regenerate setzen am 17., bzw. 16. Schwanzwirbel an.

Fig. 3. Röntgenaufnahme des Versuchstieres von Gruppe No. IX bei 5facher Vergrößerung. Auf der Höhe des 14. Caudalwirbels (Stelle des proximalen Einschnittes) sieht man eine leichte Abknickung, der eine oberflächliche Fraktur des Wirbels zugrunde liegt. Der 18. Caudalwirbel ist total frakturiert; von der Frakturstelle ist eine zweite Schwanzspitze hervorgewachsen.

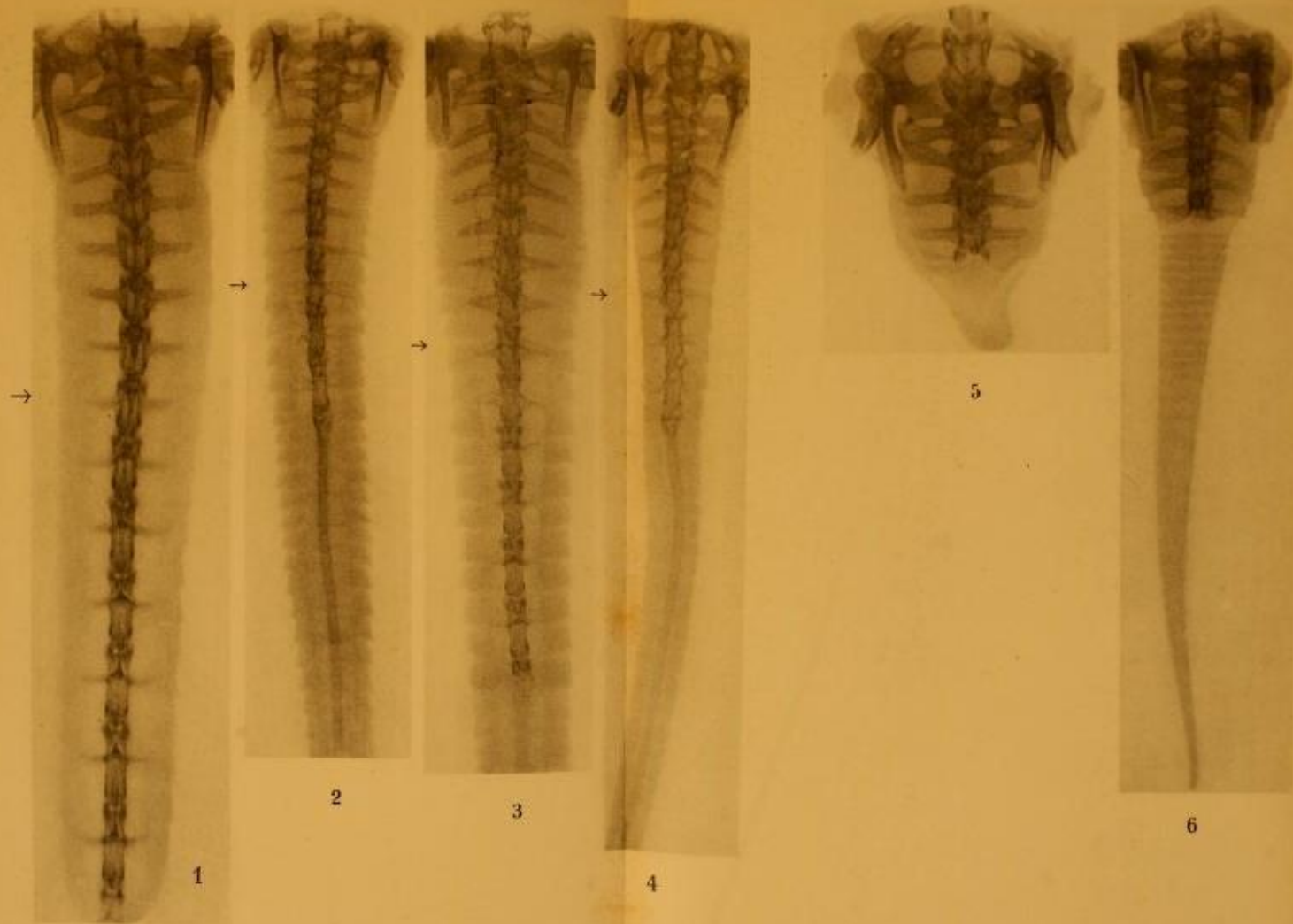
Fig. 4. Röntgenaufnahme eines Doppelschwanzes nach partieller Ruptur im Bereiche des Regenerates. $5 : 1$. An der cranialen Hälfte des 9. Caudalwirbels setzt das primäre Regenerat an. In dieses war seinerzeit ein seitlicher Einschnitt gemacht worden, der, wie man sieht, das Knorpelrohr total durchschnitt und zur Abknickung des Schwanzendes führte. Von der Stelle dieses Einschnittes und zwar von dem cranialen Fragment des durchschnittenen Knorpelrohres ist das sekundäre Regenerat hervorgewachsen, welches nun die überzählige Schwanzspitze repräsentiert. Diese liegt jetzt in einer Richtung mit jenem, so daß sie das ursprüngliche Schwanzende zu sein scheint. (Die Enden der beiden Schwanzspitzen sind an dem Objekt natürlich nicht abgestutzt, wie auf der Photographie; die äußersten Schwanzspitzen gingen nur nicht mehr auf die Platte.)



h. Hirtzky ges.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

h. Hirtzky in Jena.



B. Stöpsel

Vorlag von Gustav Fischer in Jena.

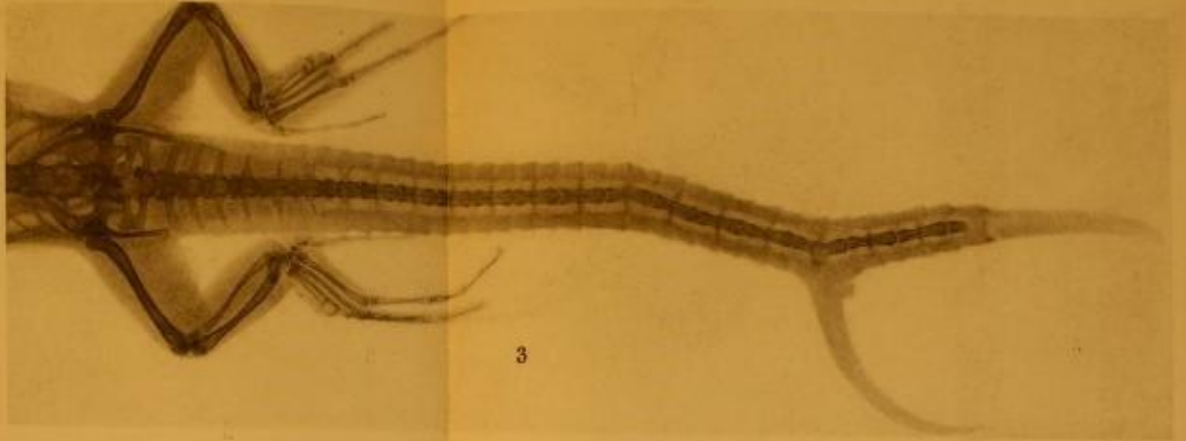
J. B. Obernetter, München repr.



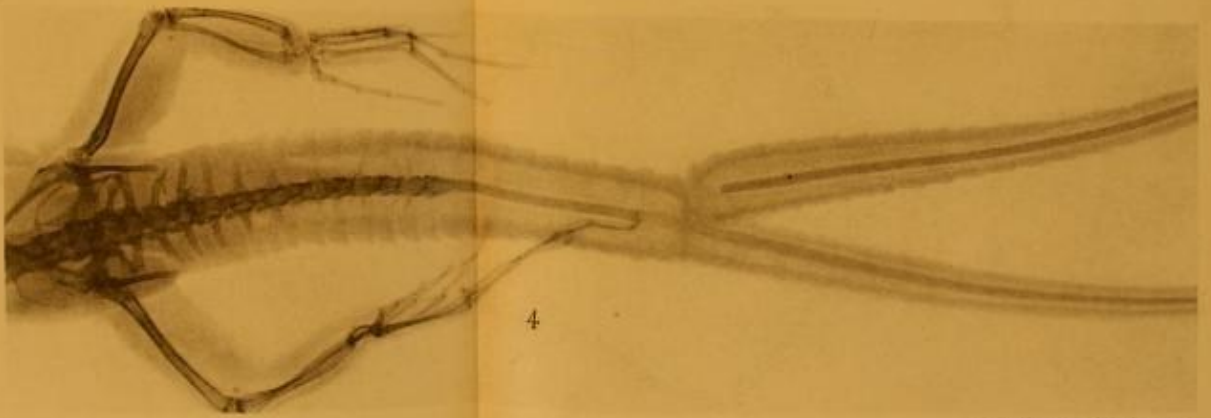
1

2

H. Stölpösky



3



4

J. B. Obernetter, München repr.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.