

Ueber Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden.

Von

Dr. phil. K. Hescheler,

Assistent am zool. Laboratorium beider Hochschulen in Zürich.

Hierzu Tafel XXI—XXVI.

II. Teil.

Histo- und organogenetische Untersuchungen.

Im Anschluß an die in der Jenaischen Zeitschrift, Bd. XXX, publizierte Arbeit: „Ueber Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden“ (96) sollen hier von demselben Gegenstand einige histo- und organogenetische Fragen besprochen werden; dabei handelt es sich bloß um Regenwürmer, bei denen nach Verlust weniger vorderster Segmente, fast durchweg der 5 ersten, die Regeneration eingetreten war. Diese Beschränkung der Untersuchung auf Objekte, bei welchen die Anfangsbedingungen für die regenerative Thätigkeit ungefähr gleiche sind, erscheint bei der großen Variation des Verlaufes der Regeneration durchaus zweckmäßig. Wie ein Vergleich mit den Resultaten RIEVEL's zeigen wird, ist die Neubildung des Kopfes je nach der Größe des entfernten Stückes sehr wenig übereinstimmend. Daneben haben wir ja auch bei dieser Beschränkung noch mit anderen Faktoren zu rechnen, die einen Unterschied zum mindesten in der Geschwindigkeit des Verlaufes der Regenerationsvorgänge bedingen, so mit der Jahreszeit, der Temperatur, dem Alter der Tiere etc. (siehe darüber den ersten Teil).

Bei diesen Untersuchungen kann einzig mit Hilfe von Schnittserien ein ordentliches Resultat erzielt werden; eine Beobachtung des lebenden Objektes oder des in toto präparierten unter Beziehung von Quetsch- und Macerationspräparaten wird hier nie-

mals ausreichen. Es wurden im ganzen 97 regenerierte Vorderenden von Regenwürmern in Schnitte zerlegt; von diesen waren die jüngsten Stadien $\frac{1}{2}$ Stunde nach der Operation, das älteste 9 Monate danach fixiert worden. Die meisten und speciell diejenigen, welche bei den zu besprechenden Fragen in Betracht kommen, beziehen sich auf Regenerationsstadien von 24 Stunden bis zu 30 Tagen. $\frac{2}{3}$ der Objekte gehören zu *Allolobophora terrestris* SAV., die übrigen zu *Lumbricus herculeus* SAV. und *All. caliginosa* SAV., ganz wenige zu *All. foetida* SAV. und *L. rubellus* HOFFM.

Die Tiere wurden mit Alkohol betäubt, in der Weise, daß in eine Schale, in der sie sich in ziemlich wenig Wasser befanden, das Betäubungsmittel tropfenweise zufloß; sie blieben so, ohne daß vorher starke Muskelkontraktionen sich gezeigt hatten, schön ausgestreckt. Nachdem Bewegungslosigkeit eingetreten war, fand sofortige Fixierung statt; gleich nachher wurde das Regenerat mit einer Anzahl alter Segmente zusammen vom übrigen Körper abgetrennt. Bei einzelnen, namentlich jüngeren Stadien geschah das Abtöten und Fixieren mittelst heißer Sublimatlösung. Als Fixierungsmittel dienten Sublimatalkohol, wäßrige Sublimatlösung, PERÉNYI'sche Flüssigkeit, Pikrinsäure und FLEMMING's Gemisch. Gefärbt wurde mit Hämalaun (Stückfärbung), BÖHMER's Hämatoxylin, beide zum Teil kombiniert mit Eosin, Boraxkarmin, zum Teil mit Pikrinsäure, Safranin, Goldchlorid-Ameisensäure und Kali bichromicum-Hämatoxylin (letztere zwei nach APÁTHY). Zur Einbettung diente Paraffin; das Aufkleben der Schnitte geschah mit erwärmtem Wasser. Die Schnitte wurden mit einem MINOT'schen Mikrotom angefertigt, und ihre Dicke betrug $\frac{1}{150}$ bis $\frac{1}{100}$ mm. Es wurden hauptsächlich sagittale Längs-, doch auch eine ziemliche Anzahl von Querschnitten hergestellt.

Die Schwierigkeiten der Untersuchung gerade unseres Objektes sind schon früher, speciell von FRIEDLÄNDER (95) hervorgehoben worden; doch sehe auch ich mich noch veranlaßt, eine kurze Bitte um Nachsicht vorzuschicken, weil vieles nicht mit der wünschbaren Klarheit festgestellt wurde, und manche, gerade die wichtigsten Fragen nur teilweise oder nicht mit Sicherheit beantwortet werden. Eine Erschwerung der Untersuchung ergibt sich schon aus dem Umstande, daß man vollständig auf Schnittserien angewiesen ist und am lebenden Objekte, einige Specialfragen ausgenommen, nichts kontrollieren

kann, wie dies bei kleinen, durchsichtigen Anneliden möglich ist; dann kommen aber die Größe der Objekte, vor allem die komplizierte Organisation dieser höheren Wurmformen und endlich die Variationen bei der Regeneration im eingangs erwähnten Sinne hinzu. So ist das Bild, das hier vom Verlaufe der Regeneration des Vorderendes gegeben wird, auf alle Fälle ein subjektives; denn aus der Menge der Präparate mußten die herausgesucht werden, die eben auf einander zu folgen scheinen; wenn aber so die Einflüsse von Jahreszeit, Alter etc. einigermaßen eliminiert waren, blieb immer noch eine gewisse individuelle Variation übrig, die nahelegt, daß ein Zweiter mit anderen Präparaten sich ein anderes Bild der Vorgänge zurechtlegen würde. Ich habe durchaus den Eindruck, daß diese letzteren sich nicht mit der Regelmäßigkeit abspielen, die uns eine embryonale Entwicklung zeigt.

Litteratur. Es seien hier zunächst nur jene Arbeiten berührt, welche histologische Angaben über die Regeneration beim Regenwurm machen; deren sind nicht viele und alle aus jüngster Zeit, so von FRIEDLÄNDER (95) über das Centralnervensystem, von RIEVEL (96) über Vorder- und Enddarm, von KORSCHULT (95) über Transplantationsversuche und von MICHEL (96) über das Hinterende.

FRIEDLÄNDER (95) hat die Regeneration excidierter Partien des Centralnervensystems untersucht; seine Arbeit enthält jedoch manches, was auch hier in Betracht kommt; nur von letzterem wollen wir sprechen. Wir erfahren zunächst unter dem Abschnitt „Verheilung von Wunden des Hautmuskelschlauches“, daß sich die Wundstelle schon kurze Zeit nach der Operation mit einem trüben, weißlichen Schleime bedeckt, der größtenteils aus einer Menge Zellen besteht, die sich als typische Leukocyten erweisen. Auf Querschnitten zeigt sich in der Gegend, wo die Verletzung stattfand, eine Masse von Kernen, umgeben von einem deutlichen Zelleibe; am peripheren Rande sind Kerne und Zellen spindelförmig gestreckt, so daß sie die Fortsetzung der Ringmuskulatur zu bilden scheinen. Diese Zellen können nichts anderes sein als die oben erwähnten Leukocyten, ein Teil derselben hat sich wohl spindelförmig gestreckt. Der Verf. hütet sich deshalb, direkt zu behaupten, daß jene Spindelzellen sich zu Muskelfasern umwandeln, wie er anderseits auch ihre Leukocytennatur nur vermutungsweise annimmt. In Stadien von 24 Stunden sieht er über diesem „Regenerationsgewebe“ eine Schicht rundlicher Zellen mit rundlichen Kernen, die den Eindruck amöboid gewordener Epithelzellen er-

wecken; doch will er sich auch hier eines definitiven Urteils enthalten. Kernteilungsfiguren werden an diesen Stellen nicht gefunden. Das „Regenerationsgewebe“, das also aller Wahrscheinlichkeit nach aus Leukocyten besteht, tritt nun überall auf, wo Teile des Regenwurmkörpers verletzt oder herausgeschnitten wurden, so auch in den Lücken, die bei der Herausnahme von Stücken des Centralnervensystems entstehen; es umgiebt die Stümpfe der angeschnittenen Organe, und die regenerierenden Teile scheinen in das „Regenerationsgewebe“ hineinzuwuchern. Die wahre Bedeutung des letzteren bleibt vorläufig unaufgeklärt. Einiges Weitere, das der Verf. über die Regeneration der nervösen Teile angibt, soll später noch besprochen werden; nur auf den letzten Abschnitt der Arbeit: „Kursorische Untersuchung eines ganzen nachgewachsenen Vorder- und Hinterendes“ sei noch kurz hingewiesen. Dort sagt FRIEDLÄNDER: „Das meiste hierhin Gehörige ist wohl schon bekannt; so namentlich das Vorkommen von Mitosen im Epithel des Darmes, der Epidermis, der Zellen in der Leibeshöhle (die namentlich die äußerste Schwanzspitze vollständig ausfüllen), sowie auch in den nervösen Centralorganen; ja sogar im Gehirn, das sonst ganz so aussah, wie das eines normalen Wurmes, fand ich eine vereinzelt, aber zweifellose Mitose.“ Mit diesen Angaben läßt sich natürlich nicht viel anfangen; vollständig unaufgeklärt ist mir aber bis heute geblieben, wer denn eigentlich beim Regenwurm (auf dieses Objekt sollen sich die Bemerkungen doch wohl beziehen) das alles schon untersucht und gesehen haben soll.

KORSCHOLT (95) macht bei Besprechung der unter seiner Leitung von JOEST ausgeführten Transplantationsversuche an Regenwürmern einige kurze Mitteilungen über das, was an Schnittserien durch zusammengewachsene Teilstücke zu sehen war. Es ergibt sich, daß an der Verwachsungsstelle zunächst ein Narbengewebe auftritt, welches den nächstliegenden Abschnitt der Leibeshöhle ganz erfüllt. Von beiden Seiten aus erfolgt sodann die Neubildung der Gewebe und Organe.

RIEVEL (96) hat die Regeneration des Vorder- und Enddarmes bei *All. foetida*, *All. terrestris* und *Lumbr. rubellus* untersucht. Hier, wie bei *Ophryotrocha puerilis* und *Nais proboscidea* kommt er zum Schlusse, daß nicht wie bei der embryonalen Entwicklung eine Ektodermeinstülpung zur Bildung eines Stomoder Proctodaeums auftritt, sondern daß die neuen Darmabschnitte allein aus dem Mitteldarmepithel gebildet werden. Am Vorder-, wie am Hinterende findet sich an der Wundstelle ein Granulations-

gewebe, das aus einer Masse dicht aneinander gelagerter Zellen besteht, deren Grenzen nicht deutlich sichtbar sind. Das Protoplasma derselben färbt sich nur ganz schwach und ist nur geringgradig feinkörnig. Die Kerne sind distinkt gefärbt und zeigen eine verschiedenartige Gestalt; ein Teil derselben ist elliptisch, ein größerer Teil rundlich oder länglich; die Kernkörperchen sind nur klein. Dieses neu gebildete Gewebe steht mit dem Mesoderm der Leibeshöhle im Zusammenhang und ist also einfach durch Neubildung und Wucherung der Zellen desselben entstanden, welche eine Umlagerung nach diesem Teile erfahren haben. Gegen das Ende der Knospe zu sind die Zellen mehr elliptisch. Anfangs mit weitmaschigen Lücken versehen, wird die Zellenmasse dieses Granulationsgewebes später kompakter.

Ueber den weiteren Verlauf der Regeneration am Vorderende vernehmen wir folgendes: Der Darm, der an der Schnittstelle zunächst hervorgequollen, wird allmählich wieder einbezogen, die Wundstelle überdeckt sich mit dem Granulationsgewebe; schon nach 4—6 Tagen (vielleicht schon früher) ist die Knospe vom neugebildeten Körperepithel überzogen. Die Ringmuskulatur hört an der Wundstelle ganz auf, dagegen liegen in der Verlängerung der Längsmuskulatur in 2—3 facher Schicht Zellen direkt unter dem Körperepithel; dies ist nur der peripherste Teil des Granulationsgewebes, das die Hauptmasse der Knospe ausmacht, ein Maschenwerk bildet und mit dem Mesenchymgewebe vollständig übereinstimmt. „Auf diese Weise haben sich aus Mesenchymzellen spindelförmige, glatte Muskelzellen gebildet, welche sich schließlich aneinander reihen und so die Muscularis bilden.“

Der Darm, der sich zurückgezogen und geschlossen hatte, schiebt schmale Divertikel nach vorn; schließlich bricht er durch, ohne daß eine Einsenkung oder Einstülpung des äußeren Epithels stattfände. Der neue Vorderdarm ist daher eine Bildung des alten Mitteldarmes. Die Schlundkopfmuskulatur, die schon vor dem Durchbruch angelegt wird, entsteht auch durch Streckung der Mesenchymzellen auf der dorsalen Seite des Darmes. Das Nervensystem, dessen Neubildung übrigens nicht näher verfolgt wurde, bildet sich sehr langsam. Bei Würmern, bei denen der Mund eben durchbricht, erstreckt sich der Bauchstrang in das Mesenchymgewebe hinein, verjüngt sich aber nach vorn etwas und endigt knopfförmig. Bei einem älteren Stadium von 49 Tagen, auf welchem der Mund bereits funktionsfähig geworden, ist von der Anlage eines Ganglions oder der Kommissuren noch nichts

zu sehen. „Hierdurch ist also der Beweis erbracht, daß die Regeneration der nervösen Organe zwar vor sich geht, jedoch sehr lange Zeit beansprucht.“

Die jüngst erschienene vorläufige Mitteilung von MICHEL (96) über die Neubildung des Schwanzendes bei *All. foetida* wollen wir, insofern darin nichts erwähnt wird, was für unsere Untersuchung zunächst in Betracht kommt, am Schlusse kurz besprechen.

Eigene Beobachtungen.

Es sei nochmals hervorgehoben, daß die hier beschriebenen Präparate alle von Würmern stammen, denen nur die 5 ersten Segmente abgeschnitten worden waren, und bei denen also stets, wenn überhaupt Regeneration eintritt (normalerweise ist dies immer der Fall), Neubildung von Segmenten zu konstatieren ist. Zur weiteren Orientierung mag man sich erinnern, daß in diesen 5 ersten Segmenten vor allem die vordersten Centren des Nervensystems enthalten sind, so das Oberschlund- oder Gehirnganglion, im 3. Segmente über dem Darne gelegen, die Schlundkommissuren und mindestens ¹⁾ 2 Ganglien der Bauchganglienreihe. Vom Darmkanal wurde durch die Operation der vorderste Abschnitt, die Mundhöhle und der Pharynx entfernt; das Lumen des letzteren geht hie und da ein Stück weit, seine dorsale verdickte und muskulöse Wandung aber stets ins 6. Segment hinein, ein Punkt, den wir natürlich zu berücksichtigen haben, weil eben deshalb in vielen Fällen nicht der ganze Pharynx abgeschnitten worden war. Die übrigen Organe interessieren uns vorläufig nicht weiter. Wir betrachten zunächst den Verlauf der Regeneration bis etwa zum Ende der ersten Woche.

1. Jüngere Stadien der Regeneration.

Wie wir oben gesehen haben, sind die ersten Vorgänge, die sich nach der Entfernung größerer oder kleinerer Körperteile von

1) „Mindestens“ deshalb, weil die Lage des Unterschlundganglions wechselt. Meist liegt es auch noch im 3. Segmente, bei *L. herculeus* dagegen findet es sich z. B. im 4. Segmente. Man vergleiche die von HESSE (94) gegebene Abbildung in Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. 58, Taf. XXIV, Fig. 20.

Regenwürmern an den Wundstellen abspielen, von den genannten Autoren mehr oder weniger ausführlich beschrieben worden. Alle sind darin einig, daß es an den betreffenden Stellen zunächst zur Ausbildung einer eigentümlichen Zellanhäufung, einer Art Gewebe kommt; es kann wohl kaum darüber ein Zweifel herrschen, daß das, was FRIEDLÄNDER als „Regenerationsgewebe“ beschreibt, und das er mit großer Wahrscheinlichkeit aus Leukocyten hervorgehen läßt, übereinstimmt mit dem „Narbengewebe“ von KORSCHULT und dem „Granulationsgewebe“ von RIEVEL. Wir wollen für dasselbe, gleich zu beschreibende Gebilde hier durchweg den Ausdruck **Nar b e n g e w e b e** verwenden, ohne dabei den in der pathologischen Anatomie damit verbundenen Sinn zu Grunde zu legen, wo das Narbengewebe gerade dem Granulationsgewebe, seinem Vorläufer, gegenübergestellt wird.

a) Das N a r b e n g e w e b e.

Schon kurze Zeit nach der Operation sind die der Wundstelle zunächst gelegenen Räume der Leibeshöhle meist dicht mit Zellen erfüllt; immerhin sind diese letzteren hier voneinander geschieden und lassen ihre Grenzen deutlich erkennen. Es handelt sich um Zellen von größtenteils rundlicher Gestalt mit mittelgroßem, auch gewöhnlich rundlichem Kerne, der kein besonders deutlich hervortretendes Kernkörperchen besitzt. Der Kern tingiert sich mit Hämatoxylin oder Karmin intensiv, das Zellplasma, das fein granuliert, manchmal auch vakuolär erscheint, im allgemeinen sehr wenig. Diese Zellen legen sich an der Wundstelle, welche übrigens durch Muskelfasern, Reste eines Dissepimentes oder das etwas hervortretende Ende des Darmrohres teilweise abgeschlossen wird, enger aneinander, so daß ihre Grenzen dort undeutlich zu erkennen sind und nur an der Peripherie einer solchen Ansammlung, wo sie lockerer gruppiert sind, die vollkommene Identität dieser Elemente mit jenen, welche die Leibeshöhle weiter hinten erfüllen, nachzuweisen ist. Ein paar Stunden später, also auch kurze Zeit nach der Operation, bemerkt man nun in den gleichen Zellanhäufungen zellige Elemente, welche eine spindelförmig gestreckte Gestalt zeigen, deren Kern ebenfalls langgestreckt erscheint, sich aber sonst wie derjenige der oben beschriebenen Zellen verhält. Diese beiderlei Zellarten liegen dicht ineinander und bilden so ein Filzwerk, das jetzt die Leibeshöhle an der Wundstelle nach außen abschließt. Das ist das typische Narbengewebe, das eine nähere Struktur nur schwer erkennen läßt, sich durch seinen Kernreich-

tum auszeichnet und infolgedessen in den Präparaten sofort durch die lebhaftere Färbung auffällt. Siehe Habitusbild Fig. 1.

Was nun die Natur und die Herkunft dieser Zellen betrifft, so wissen wir von den einen, die sich an der Wundstelle finden, bereits, daß sie mit jenen übereinstimmen, die in großer Menge in den nächsten Segmenten in der Leibeshöhle flottieren. Es liegt nahe, diese Elemente als Lymphzellen anzusehen, als was sie ja FRIEDLÄNDER schon mit ziemlicher Sicherheit diagnostiziert hat. Diesem Punkt wurde eine nähere Aufmerksamkeit geschenkt, und es ergab sich, daß wirklich echte Lymphzellen die erste Grundlage des Narbengewebes bilden. FRIEDLÄNDER untersuchte den trüben, weißlichen Schleim, der die Wunden nach partieller Entfernung des Hautmuskelschlauches bedeckt, in frischem Zustande und sah ihn aus typischen Leukocyten zusammengesetzt. Wir vermögen diesen Befund bei Würmern, denen ganze Segmente abgeschnitten wurden, zu bestätigen, allein dies ist wohl nicht beweiskräftig genug; denn es können sich an den betreffenden Stellen in Menge Leukocyten finden, ohne daß die Zellen des Narbengewebes damit identisch zu sein brauchen. Der volle Beweis für diese Identität ist aber dann geliefert, wenn diese Zellen der fixierten Präparate übereinstimmen mit sicheren Leukocyten, welche nach gleichen Methoden fixiert und gefärbt wurden. Die in dieser Weise durchgeführte Untersuchung ergab auch die Lymphzellennatur der fraglichen Zellelemente. Die Präparate zum Vergleiche wurden in der Weise hergestellt, daß der aus den Rückenporen eines mit Aether gereizten Wurmes austretende weiße Schleim auf einem Objektträger aufgefangen, mit Sublimat oder PERÉNYI'scher Flüssigkeit fixiert und mit Alaunhämatoxylin gefärbt wurde.

Wir haben bereits der Beobachtung Erwähnung gethan, daß die Leibeshöhle der vordersten Segmente solcher operierten Würmer mit einer Menge Lymphzellen angefüllt ist. Letztere sind nun bei den Regenwürmern im allgemeinen reichlich vorhanden, doch normalerweise kaum in solcher Quantität. Wenigstens zeigten die Kontrollpräparate von intakten Vorderenden nichts derartiges. Wir müssen also annehmen, daß die Zellen von hinten zuwandern. Allein es bleibt noch eine weitere Beobachtung anzuführen, die für die Herkunft dieser Lymphzellen nicht ohne Bedeutung erscheint. In einigen Fällen konnte man in der Nähe der Wundstelle und des Narbengewebes Haufen von regelmäßig angeordneten, dicht einander anliegenden, polygonal begrenzten Zellen entdecken (Fig. 2). Bei oberflächlicher Betrachtung täuschten sie besondere

Organe oder Teile solcher vor; allein da sie nur auf wenige Schnitte sich erstreckten und frei in der Leibeshöhle lagen, mußten es Pakete von Zellen sein, die sich entweder zusammengruppiert oder, wenn sie ursprünglich in einem Gewebsverband lagen, irgendwo abgelöst hatten. Diese Zellen gleichen vollkommen den frei flottierenden Lymphzellen; wenn letztere, wie in dem in Fig. 2 dargestellten Falle, ein vakuoläres Plasma besaßen, zeigte sich die gleiche Zellstruktur bei den Paketen von Zellen. Es fiel nun weiter auf, daß in den nach hinten zunächst folgenden Segmenten, also vom 6. weg nach hinten zu, ganz ähnlich angeordnete Zellen von demselben Bau und denselben Kernverhältnissen in regelmäßigem Verbands als Besatz von Blutgefäßen, häufig in Verbindung mit einer Dissepimentwandung sich fanden (Fig. 3). Auch sie glichen, wie gesagt, den Lymphzellen, nur war im Plasma seltener eine vacuoläre Struktur, meist eine feine Granulierung zu erkennen, wie ja übrigens auch die Lymphzellen durchaus nicht immer vakuolär erschienen. Es kann kein Zweifel herrschen, daß alle diese beschriebenen Zellen Gebilde sind, welche in die nämliche Kategorie gehören. Es liegt ferner die Vermutung nahe, daß die genannten Pakete von Zellen nur als abgelöste Teile jener oft stark verzweigten und weit in die Leibeshöhle hineinreichenden Zellverbände oder Wucherungen, die sich im Anschluß an die Wandungen der Dissepimente und Blutgefäße finden, aufzufassen seien.

Solche Bildungen in der Leibeshöhle der Regenwürmer sind schon lange beschrieben und bei verschiedenen Gelegenheiten citiert worden. Zur Beleuchtung dieser Frage wollen wir daher auf die diesbezügliche Litteratur wie auch auf den Stand unserer Kenntnisse über die Lymphzellen des vorliegenden Untersuchungsobjectes etwas eintreten. Es sei gleich erwähnt, daß gerade in jüngster Zeit zwei wertvolle Arbeiten in dieser Richtung erschienen, von D. ROSA (95): *I linfociti degli Oligocheti*, und von GUIDO SCHNEIDER (96): *Ueber phagocytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten*.

Schon CLAPARÈDE (69) macht in seiner Monographie des Regenwurms darauf aufmerksam, daß „sich hie und da, von den Dissepimenten ausgehend, und besonders um die Gefäßschlingen herum, welche in die Leibeshöhle hineinragen, Zellwucherungen bilden“, offenbar Wucherungen der Peritonealzellen. „Ich fand mitunter solche bindegewebige Knospen, die keine Gefäße, dagegen einzelne, sich zu einem förmlichen Netze verästelnde Muskelfasern

enthielten.“ Offenbar handelt es sich in unserem Falle um ganz analoge Bildungen. Man vergleiche auch die Fig. 5, Taf. XLVIII der CLAPARÈDE'schen Arbeit.

Während CLAPARÈDE sich über die Bedeutung dieser Gebilde nicht näher ausspricht, thun dies zum Teil die späteren Autoren, die seine Angaben citieren. So bestätigt D'ARCY POWER (78) die Richtigkeit derselben und läßt sich darüber folgendermaßen aus: „Whilst yet again at other points it seems that these endothelial cells proliferate and give rise to the amoebiform corpuscles which float in the perivisceral fluid.“ VEJDOVSKY (84) erwähnt in der Oligochätenmonographie die Beobachtung von CLAPARÈDE und weist auf ähnliche von ihm entdeckte Bildungen bei *Rhynchelmis* und *Tubifex* hin. KÜKENTHAL (85) kommt in seiner bekannten Untersuchung über die lymphoiden Zellen der Anneliden, in welcher er bei *Tubifex* deren Entstehung aus den großen bindegewebigen Zellen, die das Bauchgefäß umgeben und zum Teil aus Besatzzellen der Bauchgefäßäste, die zwischen der Längsmuskulatur liegen, nachwies, ebenfalls auf jenen Passus zu sprechen in dem Sinne, daß es sich bei diesen Gebilden um Ursprungsstellen der Lymphzellen des Regenwurms handle. GROBBEN (87, 88) andererseits spricht sich, wenn auch nur vermutungsweise, dafür aus, daß dahinter eine Art Pericardialdrüse zu suchen sei.

Während nun die meisten Autoren für die Anneliden, speciell auch für die Polychäten, die Entstehung der Lymphzellen direkt aus Peritonealzellen aufnehmen, hat CUÉNOT (91) deren Bildung aus Chloragogenzellen (die selbst allerdings nach der allgemeinen Ansicht umgewandelte Zellen des Peritonealepithels sind) behauptet. Diese Meinung kann jedoch heute, wenigstens soweit sie die Regenwürmer betrifft, durch die Untersuchungen von ROSA (95) und SCHNEIDER (96) als wiederlegt gelten. Endlich sei auch an eine Notiz von UDE (86) erinnert, der Zellwucherungen des Leibeshöhle-endothels in der Nähe der Rückenporen beobachtete; über deren Bedeutung spricht er sich nicht aus.

So könnten wir nun, nachdem die Identität der in unseren Präparaten beobachteten Gebilde mit den von CLAPARÈDE beschriebenen Peritonealzellenwucherungen wahrscheinlich gemacht, auch hierin in Uebereinstimmung mit den erwähnten Autoren Herde der Neubildung von Lymphzellen erblicken und würden darin unterstützt durch die Thatsache, daß zu der Zeit des Beginns der Regeneration in denselben Segmenten ein auffälliger Reichtum an lymphoiden Zellen zu beobachten ist.

Allein diesen Schluß ohne weiteres zu ziehen, wollen wir uns hüten. Betrachten wir zunächst noch die neuesten Angaben von GUIDO SCHNEIDER (96). Dieser hat für eine Reihe von Oligochäten bestimmte, meist segmental im Körper angeordnete Stellen als Lymphdrüsen nachgewiesen; gerade für die Gattung *Allolobophora* (diese kommt für uns allein in Betracht, da die ersten Stadien fast durchweg Präparate von *All. terrestris* darstellen) war ihm dies nicht möglich. Dort übernehmen, so ist es wenigstens bei *All. foetida*, unregelmäßige, größere oder kleinere Zellgruppen, die am Peritoneum haften, die Rolle der Lymphdrüsen. Diese sind, da ihnen auch jeder Stützapparat fehlt, als zufällige Bildungen aufzufassen, und es fragt sich, „ob diese Zellansammlungen an Ort und Stelle entstanden sind, durch Teilung der Peritonealzellen, oder ob sie sich durch Zusammenlagerung von Leukocyten gebildet haben“. „Das letztere scheint mir“, sagt der betreffende Autor, „wahrscheinlicher, weil ich keine Kernteilungen in denjenigen Teilen des Peritoneums habe bemerken können, denen jene Zellhaufen aufsitzen.“

So scheint denn die wahre Natur der von uns beobachteten Gebilde immerhin zweifelhaft, und wir wollen in der Frage keinen sicheren Entscheid treffen; dazu mangeln uns auch genauere Untersuchungen. Ueber den Ort jener Zellanhäufungen ist nur zu erwähnen, daß sie vor allem in dem Teile der Leibeshöhle sich fanden, der über dem Darm liegt, und daß sie sich vornehmlich an die Dissepimente und die von dort ausgehenden Blutgefäße anschließen; Kernteilungen und direkte Ablösung von Lymphzellen wurden an den Orten nicht beobachtet. Die betreffenden Gebilde erwecken aber immerhin, wie auch aus Fig. 3 zu ersehen, nicht den Eindruck von zufällig zusammengeworfenen Zellen; sie scheinen eher ähnlicher Art wie die in SCHNEIDER's Arbeit in Fig. 5 abgebildete Lymphdrüse zu sein. CLAPARÈDE hat ja übrigens auch bei seinen Befunden einen muskulösen Stützapparat erwähnt. Unsere Absicht ist nur die, auf die Sache hinzuweisen, weil diese Verhältnisse, wo ein so vermehrtes Auftreten von Lymphzellen zu konstatieren ist, sehr geeignet scheinen, zur Abklärung der Frage über die Entstehung dieser Elemente beizutragen.

Wenn nun die Lymphzellen in so großen Mengen in der Leibeshöhle flottieren, bemerkt man zugleich in denselben Segmenten einen großen Reichtum an Kernen innerhalb der Muskelschichten, besonders auf der Bauchseite des Tieres. Die betreffenden Teile scheinen ganz damit übersät; speciell auch in der Muskelscheide

des Bauchmarkes zeigt sich die gleiche Erscheinung und, auf den Punkt kommen wir später zu sprechen, auch das Bauchmark selbst hat mehr als gewöhnlich an jenen Zellkernen aufzuweisen, die nicht Ganglienzellen angehören. Diese in vermehrter Anzahl zwischen den Muskelfasern auftretenden Kerne sind ebenfalls auf Lymphzellen zu beziehen, was uns nicht wundern kann, weil die Leibeshöhlenflüssigkeit bei diesen Würmern in den Spalträumen zwischen der Muskulatur zirkuliert, gleichwie auch in der Muskelscheide des Bauchmarkes normalerweise Lymphzellen vorkommen. (Siehe auch die Arbeit von LIM BOON KENG, 95.) Als solche sind sie übrigens an den meisten Orten deutlich zu erkennen.

Ueber die Lymphzellen selbst wollen wir nicht mehr viel Worte verlieren; es war für uns ja nur zu zeigen, daß die im Narbengewebe und dessen Umgebung zuerst auftretenden Elemente derartige Zellen sind. Neben ganz wenig gefärbten und feingranulierten kommen, wie bereits bemerkt, auch Leukocyten mit vakuolärer Protoplasmastruktur vor. Diese stimmen wohl mit jenen überein, welche ROSA (95) als „*linfociti vacuolari*“ bezeichnet. Zu dem Schlusse berechtigt auch die weitere Aehnlichkeit in der excentrischen Lage und runden Form des Kernes. Diese „*linfociti vacuolari*“ betrachtet ROSA als ältere Stadien der gewöhnlichen „*amebociti*“, welche das Vermögen der amöboiden Bewegung eingebüßt haben. Sie kommen vor allem bei jenen Species, bei denen die „*eleociti*“, eine weitere Art von Lymphzellen, fehlen, sehr reichlich vor, und das stimmt für *All. terrestris*. Wie wir gesehen haben, zeigen auch jene Zellen, die im Verbande stehen und die vielleicht als sich gerade bildende Lymphzellen aufzufassen sind, hie und da vakuoläre Struktur. Wir kommen also, wenn wir an dieser Ansicht festhalten, in Konflikt mit den Anschauungen von ROSA. Häufig zeigten sich auch Lymphzellen mit 2 Kernen, was vielleicht auf amitotische Teilung schließen läßt, welche Art der Vermehrung von den Meisten für solche Zellelemente im allgemeinen und für die Oligochäten im speciellen (KÜKENTHAL, KENG etc.) angenommen wird; doch wollen wir hierüber und über Weiteres uns nicht mehr verbreiten; es bedürfte dazu eingehenderer Untersuchung, namentlich auch des frischen Materiales.

Wir konstatieren also: Die ersten Elemente, welche das Narbengewebe aufbauen, sind Lymphzellen.

Kurze Zeit nach der Operation sahen wir aber in dem bis dahin nur aus typischen Leukocyten bestehenden Narbengewebe Zellen von anderer Gestalt, spindelförmige, mit ebenfalls

langgestrecktem Kern, auftreten. FRIEDLÄNDER (95) sowohl wie RIEVEL (96) legten dem Narbengewebe einen einheitlichen Ursprung bei, jener, indem er einen Teil der Lymphzellen sich strecken und so zu spindelförmigen werden läßt, dieser, insofern er sich über eine wesentliche Verschiedenheit der zwei Zellarten überhaupt nicht näher ausspricht, sondern alle das Narbengewebe zusammensetzenden Elemente als aus mesodermalem Gewebe der Leibeshöhle, mit dem sie noch zusammenhängen, hervorgegangen bezeichnet. Es erweckt im ganzen den Eindruck, daß RIEVEL andere Bilder als die hier beschriebenen vor sich hatte; denn sein Granulationsgewebe zeigt den Typus eines Mesenchymgewebes, das weite Maschen und Lücken aufweist. Bei den jüngeren Stadien zeigen unsere Präparate nun das gerade Gegenteil; das Narbengewebe bildet eine kompakte Masse, die bloß an den Rändern etwas gelockert erscheint; vielleicht mag auch diese Differenz, wie noch manche andere, auf die Verschiedenheit der Objekte mit Rücksicht auf die Größe des Verlustes an Segmenten zurückzuführen sein. Strecken sich nun die Lymphzellen wirklich zu spindelförmigen Formen, oder sind die Zellen letzterer Art anderen Ursprungs und neu hinzugetreten? Es ist mir nicht gelungen, die Sache abzuklären; doch kann ich immerhin einiges zur Beleuchtung dieser Frage mitteilen. Diese spindelförmigen Zellen liegen zum größten Teil gegen den äußeren Rand des Narbengewebes zu und stellen hier in der That häufig die Fortsetzung der Längsmuskelschicht vor, wie die genannten Autoren angeben. An jenen Stellen sind aber die Konturen der Zellen schwer zu erkennen, rundliche Lymphzellen und spindelförmig gestreckte Elemente bilden eine Masse, in der bloß die Kerne deutlich hervortreten und wo daneben aus in ungefähr derselben Richtung verlaufenden Linien, eben den Zellgrenzen, das Vorhandensein und die Anordnung der Spindellen erschlossen werden kann. Allein auch am inneren Rande des Narbengewebes gegen die Leibeshöhle, gegen die alte Muskulatur etc. hin sind beiderlei Formen von Zellen zu treffen und, weil sie hier lockerer liegen, deutlich zu unterscheiden (Fig. 4). Warum sollen sich nun hier, an Orten, wo offenbar die Zuwanderung stattfindet, die einen Lymphzellen strecken und die anderen ihre gewöhnliche Form behalten? Für eine Streckung der Lymphzellen scheinen mir zwei Gründe in Betracht zu kommen, einmal ein rein mechanischer, Druck, Zug etc., oder aber, wie FRIEDLÄNDER andeutet, der Grund, daß sich diese Zellen zu Muskelfasern umbilden. Das letztere ist nun von vornherein höchst unwahrschein-

lich; die gewichtigen Einwände gegen die Annahme einer solchen Umbildung der Leukocyten giebt auch FRIEDLÄNDER zu. Gegen eine Streckung aus rein mechanischen Gründen sprechen aber die bereits angeführten Thatsachen, einmal, daß an den Stellen, wo eine solche am ehesten zu erklären, da, wo das Narbengewebe am kompaktesten, nicht alle Zellen gestreckt erscheinen, und dann, daß spindelförmige Zellen sich ganz am Rande des Narbengewebes, in sehr lockerem Verbande, auch zeigen.

Ein specieller Fall, es handelt sich auch um eine *All. terrestris*, interessiert uns besonders. Hier waren alle Lymphzellen des Narbengewebes, alle, welche die Leibeshöhle in den folgenden Segmenten erfüllten, dann diejenigen Zellen, die in ganzen Verbänden den Dissepimenten oder Blutgefäßen etc. aufsaßen, alle ohne Ausnahme mit gelbbraunen Körnchen erfüllt. So ließen sich jetzt die Spindelzellen im ganzen Narbengewebe in ausgezeichneter Weise von den anderen unterscheiden (Fig. 5), und es zeigte sich wieder, was wir früher schon behauptet hatten, daß die beiden Zellarten zu einem dichten Filz- oder Flechtwerk vermenget sind. Die erwähnten Zellverbände in der Leibeshöhle gewährten ganz den Anblick des Narbengewebes, nur daß ihnen die Spindelzellen fehlten. Was das massenhafte Auftreten dieser Körnchen in den Lymphzellen betrifft, so kann darüber nichts zur Erklärung geboten werden; bekannt ist ja, daß die Leukocyten sich mit solchen Produkten hie und da beladen¹⁾. (Siehe auch RACOVITZA [95] für Polychäten.) Fassen wir nun alles zusammen, so kommen wir zum Schlusse, daß eine Umwandlung der Lymphzellen in die spindelförmigen höchst unwahrscheinlich erscheint, daß wir vielmehr in letzteren Elemente anderer Natur erblicken müssen. Dabei wollen wir aber nicht vergessen, daß auch häufig echte Leukocyten gestreckte Form annehmen und jenen in der Gestalt ähnlich werden können. Die Spindelzellen kommen vermutlich aus den Geweben der Leibeshöhle, vielleicht sind es die Mesenchymzellen, die RIEVEL beschreibt, und von denen er sagt, daß sie, je centrifugaler sie liegen, um so mehr ihre Ausläufer verlieren und zuletzt in feine, spindelförmige Zellen übergehen.

1) Um die „eleociti“ ROSA's kann es sich hier nicht handeln, auch vorausgesetzt, daß etwa die Species falsch bestimmt worden (*All. terrestris* zeigt nämlich fast gar keine Eleociti), denn die Ablagerungen in den letzteren sind auch nach vorausgegangener Fixierung noch in Alkohol leicht löslich, und im weiteren ist die Farbe der oben beschriebenen gelbbraunen Körnchen für Eleocyten viel zu intensiv.

Zur Vervollständigung der Beschreibung des Narbengewebes sind schließlich noch kleinere Zellen mit ganz hellem, von keinem der angewandten Farbstoffe tingiertem Plasma zu erwähnen; ihr Kern zeigt wechselnde Form, hie und da auch runde; sehr häufig zeigen diese Zellen 2 Kerne; in jedem Falle aber sind die letzteren gleichmäßig dunkel gefärbt, so stark, daß eine weitere Struktur nicht mehr zu erkennen ist (Fig. 6z). Man ist geneigt, auch diese Gebilde als Leukocyten anzusprechen, um so eher, als die bereits beschriebenen Formen oft ähnliche Kernverhältnisse aufweisen. KÜKENTHAL (85) giebt an, daß bei den sich teilenden Lymphzellen die Kerne so dunkel gefärbt erscheinen.

Was endlich die Bedeutung des Narbengewebes betrifft, ist darauf hinzuweisen, daß hier vor allem auch die protektive Funktion der Lymphzellen, wie sie gerade für den Regenwurm von LIM BOON KENG (95) gezeigt wurde, in Betracht fallen wird.

b) Das Verhalten der alten Organe und Gewebe an der Wundstelle.

Das Narbengewebe bleibt in der ersten Zeit, etwa bis zum Schlusse des ersten Tages nach der Operation, ohne eine äußere Bedeckung; von dieser Zeit an ersehen wir aus den Präparaten, daß sich das Körperepithel am Rande der Wundstelle eine Strecke über diese weg fortsetzt: die Epidermisregeneration hat begonnen (Fig. 1rEp). Das neue Epithel wurde von RIEVEL (96) zutreffend beschrieben (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 62, S. 322). Ohne es ausdrücklich hervorzuheben, nimmt dieser Autor offenbar an, daß die alte Epidermis die neuen Zellen geliefert hat. FRIEDLÄNDER (95) glaubt, wie hervorgehoben wurde, letzteres nicht ohne weiteres als Thatsache bezeichnen zu dürfen; er läßt die Frage der Herkunft offen. Es kann aber mit ziemlicher Sicherheit behauptet werden, daß das alte Körperepithel der Mutterboden des neuen ist. Zunächst hebt sich rings im Umkreise der Wundstelle die alte Epidermis von der Basalmembran, durch welche sie sonst von der darunterliegenden Ringmuskelschicht getrennt wird, ab, und es schiebt sich Narbengewebe in die so entstandene Lücke ein (Fig. 1 u. 7 X). Der Verband der Epithelzellen erscheint an jener Stelle durchaus gestört, die Lagerung unregelmäßig; zum wenigsten lassen sich nicht die tiefer gelegenen Basal- und die äußeren Corticalzellen unterscheiden, welche 2 Schichten CERFONTAINE (90) auseinandergehalten hat. In einzelnen Fällen beobachtet man geradezu ein Auswandern der Epidermiszellen in

jener Gegend. Einige Zellen sind ganz aus dem Verbande geschieden und liegen in der Tiefe bereits im Narbengewebe. Sie scheinen, wie die Richtung ihrer Längsachse andeutet, dem neuen Teile zuzuwandern (Fig. 8). Was das Verhalten der verschiedenen Sorten von Epithelzellen anbetrifft, so kann darüber nicht viel gesagt werden. Die neueren Untersuchungen über die Lumbriciden-epidermis unterscheiden Stütz-, Drüsen- und Sinneszellen, wobei die letzteren bloß gruppenweise, in Form besonderer Sinnesorgane auftreten (HESSE [94], LANGDON [95]). Nur die Stütz- und die Drüsenzellen seien berücksichtigt. Das neue Epithel zeigt sich durchweg gleichförmig, auch noch auf älteren Stadien, Elemente drüsiger Natur fehlen gänzlich. An jenen Stellen, wo Auswanderung stattfindet, läßt sich häufig konstatieren (Fig. 8), daß nicht nur die nicht-drüsigen, sondern auch die Drüsenzellen aus dem Verbande ausgeschieden sind. Was mit den letzteren geschieht, ob sie zu Grunde gehen oder sich umwandeln, wurde nicht festgestellt. LENHOSSÉK (92) findet übrigens durchaus keine scharfe Grenze zwischen Stütz- und Schleim-(Drüsen-)Zellen; CERFONTAINE (90) ist der Meinung, daß beide Arten von den Basalzellen gebildet werden. Die neue Epidermis scheidet schon nach kürzester Zeit eine Cuticula ab, welche die unmittelbare Fortsetzung der alten bildet und nur etwas dünner als jene erscheint. Vor allem sei aber hervorgehoben, daß sich bei dieser Bildung des neuen Epithels durchaus keine Mitosen weder in der alten noch in der neuen Epidermis auffinden ließen. Die Präparate wurden daraufhin sehr genau durchgesehen, und es sind Teilungsfiguren wohl um so weniger entgangen, als solche auf späteren Stadien in Menge und mit großer Leichtigkeit festgestellt werden konnten. FRIEDLÄNDER hat übrigens auch nichts derartiges gefunden. Vom Ende des dritten Tages stammen die ersten Präparate, welche das Narbengewebe und also die Wundstelle selbst mit dem Epithel vollständig bedeckt zeigten.

Bevor wir auf diesen Punkt eintreten, müssen wir aber zunächst des Verhaltens des Darmes gedenken. Dieser endigt nach der Operation mit offenem Lumen an der Wundstelle. Bald ist ein solches Verhalten noch nach etwa 2 Tagen zu bemerken (Fig. 1), d. h. der Darm hört offen auf, rings um sein Vorderende Narbengewebe, das am peripheren Rande bereits vom Körper-epithel bedeckt wird, oder der Darm breitet sich mit den Rändern ebenfalls über das Narbengewebe aus, und zwar so weit, daß es nahezu oder vollständig zur Berührung von Darmepithel und neuer

Epidermis kommt. Von den Stadien von etwa 4 Tagen an mehren sich sodann die Bilder, wo sich der Darm zurückgezogen hat und von dem neugebildeten Körperepithel, welches jetzt über das Narbengewebe ganz hinwegzieht, durch das letztere geschieden wird (Fig. 7). Dann haben sich die vorderen Ränder des Darmrohres vereinigt, und letzteres wird von seinem eigenen Epithel vorn allseitig abgeschlossen. Das müssen wir als das typische Verhalten bezeichnen. Allein es verdient hervorgehoben zu werden, daß auch noch auf späteren Stadien Bilder gefunden werden, die den Darm offen und sein Epithel in Verbindung mit dem Körperepithel zeigen, so z. B. in dem in Fig. 9 dargestellten Falle (Stadium von 7 Tagen). RIEVEL hat dasselbe Verhalten beobachtet, glaubt aber, und hierin hat er gewiß Recht, daß bei der Konservierung häufig ein Sprengen des neuen zarten Epithels stattfindet, und daß schon sehr früh ein epithelialer Ueberzug vorhanden sei, weil „das helle, durchsichtige Gewebe der Knospe schon nach 2 Tagen genau dieselbe gleichförmige Beschaffenheit und denselben Glanz zeigt wie nach 4 oder 6 Tagen“, wenn der Epithelüberzug sicher vorhanden ist. Dieser Punkt verdient jedoch alle Beachtung, denn es ist sehr wichtig für die Beurteilung der Frage, wie der neue Vorderdarm sich bildet, ob sich einfach gleich anfangs die beiden Epithelien vereinigen, oder ob der Darm sich zurückzieht und erst sekundär die Verbindung mit dem Körperepithel hergestellt wird. Das letztere darf jedoch fest behauptet werden, denn alle späteren Stadien von etwa 10 Tagen an zeigen den Darm zurückgezogen und geschlossen, ausgenommen solche Fälle, wo mit aller Sicherheit ein auf künstliche Weise bewirktes Hervorbrechen des Darmrohres nachgewiesen werden kann; zudem bildet sich, wie wir sehen werden, die neue Mundöffnung in so charakteristischer Weise, daß das oben als typisch geschilderte Verhalten durchaus als das normale hingestellt werden muß. Auch im Darmepithel sind auf den ersten Stadien keine Mitosen zu finden.

Was die übrigen Organe betrifft, wollen wir noch die Muskulatur und das Bauchmark in Betracht ziehen. Die Ringmuskulatur hört an der Wundstelle, wie RIEVEL schon angiebt, verjüngt auf (Fig. 1 u. 7). Sie ist stets gegen das Narbengewebe scharf abgegrenzt, und zwar wird diese Grenze in den Präparaten durch eine helle Linie gegeben, welche die direkte Fortsetzung des Querschnittes der Basalmembran, die unter dem alten Körperepithel liegt, bildet. Nicht so die Längsmuskulatur; sie geht meist ohne scharfe Grenze ins Narbengewebe über, einzelne Muskelfasern

ziehen noch mehr oder weniger weit in dasselbe hinein. In ihrer Fortsetzung liegen in der That, wenigstens später, die meisten jener spindelförmigen Zellen des Narbengewebes. Das Bauchmark hört vorn samt seinen Hüllen ohne scharfe Grenze auf; es wird frühzeitig, oft bevor das Narbengewebe einen deutlichen Wundverschluß hergestellt hat, von einer Kappe der gleichen Gewebsart überdeckt (Fig. 10). Ueber sein sonstiges Verhalten werden wir in einem speciellen Abschnitt am Schlusse reden. Endlich finden sich häufig noch Reste des muskulösen Pharynx (Fig. 7 *Ph*), dessen Muskulatur unordentlich zerstreut, die übrigen Elemente aber in Auflösung begriffen erscheinen.

Résumé. So gestaltet sich denn das Bild am Schlusse dieser jüngsten Stadien, die je nach Jahreszeit und anderen Faktoren bis zu 5 oder 7 Tagen dauern, folgendermaßen:

Die Wundstelle wird von dem neuen Körperepithel vollständig bedeckt und zwar ganz à niveau, ohne besondere Erhebung. Der Darm hat sich zurückgezogen und endigt geschlossen. Direkt unter der neuen Epidermis liegt ein Narbengewebe, dessen erste Grundlage Lymphzellen sind, denen sich späterhin Zellen von spindelförmiger Gestalt beimengen, deren Herkunft nicht festgestellt werden konnte. Die meisten übrigen Organe endigen an diesem Narbengewebe.

Was wir vor allem aber nochmals feststellen wollen, sind folgende Punkte. Bis zu diesem Stadium zeigen sich in der Gegend der Operationsstelle keine Mitosen, weder im Körperepithel, noch im Darmepithel, noch im allgemeinen in den übrigen angrenzenden Teilen; ferner sind im Narbengewebe außer den erwähnten 2 Zellarten keine anderen, namentlich keine mit großem Kerne und besonders deutlichem Kernkörperchen zu entdecken.

Von diesem Zeitpunkte ab können wir nun in der Gegend, wo sich die weiteren Regenerationsvorgänge abspielen, Kernteilungen, und zwar auf mitotischem Wege, beobachten. Solche treten aber zuerst nur spärlich auf und an den verschiedensten Orten, bei 2 Präparaten (von All. terr., operiert im Frühjahr, 6 und 7 Tage alt) zunächst bloß im Darmepithel zu sehen, bei einem (von All. terr. August, 7 Tage) nur im Körperepithel, bei einem anderen (All. terr., 7 Tage, Aug.) im Darm und Körperepithel zugleich, bei einem weiteren (*L. rubellus*, 6 Tage, Juni) im Körperepithel und an den großkernigen Zellen im Narbengewebe, endlich auch im Bauchmark, doch hiervon später. Das Narbengewebe zeigt immer mehr faserige Struktur, und die Fasern, es sind

unsere spindelförmigen Zellen, ordnen sich in Schichten, die parallel der äußeren vorderen Körpergrenze laufen und ziemlich in der Fortsetzung der Längsmuskelschicht liegen. Daneben sind aber noch sichere Lymphzellen, allerdings mehr am Rande des Narbengewebes gelegen, vorhanden (Fig. 11). Jetzt mischen sich auch andere Elemente dem Narbengewebe bei, Zellen mit großem Kerne und auffallend großen Kernkörperchen, ähnlich wie die Epithelzellen solche enthalten. Woher sie kommen, werden wir im nächsten Abschnitte sehen. Diese Bilder leiten über zu den älteren Stadien, an denen wir im wesentlichen nur die Neubildung der nervösen Centralorgane und des Vorderdarmes betrachten wollen.

2. Aeltere Stadien der Regeneration.

Die weitere Entwicklung kompliziert sich nun außerordentlich, und es ist wohl am besten, wenn wir die Präparate, wie sie je nach dem Stande der Ausbildung der von uns in Betracht gezogenen Organe aufeinander folgen, direkt beschreiben.

a) Bis zur Anlage des Gehirnes.

Es geben uns eine Reihe von Längsschnittserien durch Vorderenden von *L. herculeus* weiteren Aufschluß. Die All. terrestris zeigten sich alle zu weit vorgeschritten, und zudem scheinen auch bei *L. herculeus* die Vorgänge etwas leichter auseinanderzuhalten sein.

Das Narbengewebe, das immer noch die Strecke zwischen neuem Epithel und dem zurückgezogenen, geschlossenen Darm ganz ausfüllt, ist kompakt, zeigt aber mehr faserigen Charakter, offenbar, weil jetzt die spindelförmigen Zellen prädominieren oder fast ausschließlich vorhanden sind; an der Peripherie weisen diese die gleiche Verlaufsrichtung wie die Längsmuskelfasern, an die sie sich anschließen, auf, mehr central ist keine bestimmte Richtung vorherrschend. Das Wichtigste aber, um schon Gesagtes zu wiederholen, ist der Umstand, daß in diesem Narbengewerbe, bei einem Stadium von 10 Tagen noch wenig, bei einem solchen von 11 in stärkerem Maße, Zellelemente auftreten, die sich durch den Besitz eines großen Kernes mit dunkel tingiertem und großem Kernkörperchen auszeichnen und dadurch sofort von den uns bereits bekannten Zellen des Narbengewebes unterscheiden. Sie sind bei ihrem ersten Auftreten im ganzen Narbengewebe zerstreut und

mehr oder weniger gleichmäßig verteilt (Fig. 12). Die Zellgrenzen dieser neu zugewanderten Elemente sind meist schwer zu erkennen; sie haben sich den übrigen Bestandteilen des Narbengewebes eng vermischt. Woher kommen sie? Es liegt auf der Hand, bei der Frage ihrer Abkunft an Zellen zu denken, welche gleiche Eigenschaften besitzen, so z. B. die Epidermiszellen.

Sehen wir also zunächst das Verhalten der Epidermis an. Es wurde erwähnt, daß sich über der Wundstelle ein vollständiger Epithelüberzug gebildet hat, ohne daß bei diesem Vorgange Kernteilung auf mitotischem Wege zu beobachten gewesen wäre. Um so mehr fällt jetzt auf, daß die Epidermis an der Reparationsstelle, und zwar vor allem die neugebildete, aber auch zum Teil die alte der nächsten Umgebung, an Mitosen eine reiche Fülle weist (Fig. 13). Wozu auf einmal diese starke Zellvermehrung? Die Zellteilungen in der alten Epidermis dürften zum Ersatz der früher ausgewanderten Zellen dienen. Andererseits ist sicher, daß die Oberfläche des neuen Epithels jetzt stark vergrößert wird, indem die Regenerationsknospe kegelförmig auszuwachsen beginnt. Die Lage der Teilungsebene der sich vermehrenden Zellen spricht auch in weitaus den meisten Fällen für die Verwendung zu diesem Zwecke. Indessen wandern auch sicher Epidermiszellen in die Tiefe des Narbengewebes. Das ist allerdings ziemlich schwer festzustellen; denn ein Auswandern oder Abschnüren in größeren Komplexen (die gleich zu erwähnenden Fälle ausgenommen) findet nicht statt. Dann zeigt sich häufig das neue Epithel so stark gefaltet, daß man an vielen Stellen, weil es vielfach tangential geschnitten wird, ein mehrschichtiges vor sich zu haben glaubt; da es ferner, weil eine Basalmembran völlig fehlt, nirgends gegen das Narbengewebe fest abgegrenzt ist, könnte man leicht darauf verfallen, an solchen Stellen überall Auswanderung von Zellen anzunehmen. Doch finden sich daneben genug einwandfreie Bilder sicherer Auswanderung der Epidermiszellen (Fig. 12). Diese erscheinen gegen das Narbengewebe bei den vorliegenden Stadien lang und spitz ausgezogen; dicht unter ihrem Verbands, aber schon außerhalb treffen wir nun ganz ähnliche Zellen, ohne Zweifel ausgewanderte Epidermiszellen. Je tiefer im Narbengewebe sie liegen, um so weniger läßt sich ein solcher Charakter mehr nachweisen; die großkernigen Zellen erscheinen dort überall uniform. Zum weiteren Beweise wollen wir noch folgendes anführen: Es treten im Narbengewebe häufig Gebilde auf, welche Teile besonderer Organe vortäuschen; sie bestehen ebenfalls aus großkernigen, um ein kugeliges

Lumen regelmäßig angeordneten Zellen; bei Betrachtung eines einzelnen Schnittes würde man sie für den Querschnitt irgend eines Kanales halten (Fig. 14). Ein solches Gebilde ist nur auf wenigen aufeinander folgenden Schnitten zu entdecken, und gegen das Lumen zu findet sich stets eine cuticulare Abscheidung, die sich ganz wie die Cuticula der Epidermis verhält; offenbar handelt es sich um in die Tiefe geratene, abgeschnürte Verbände von Epidermiszellen. Das läßt sich direkt nachweisen, indem an verschiedenen Stellen, namentlich am peripheren Rande der neuen Epidermis solche Gebilde zum Teil schon ganz, zum Teil erst halb abgeschnürt auftreten, immerhin noch den Zusammenhang mit der Epidermis, im letzteren Falle auch von ihrer Cuticularabscheidung mit der Epidermiscuticula aufweisen (Fig. 15). Es kann sich nicht etwa um Anlagen bestimmter Organe handeln; dazu sind die Gebilde viel zu zahlreich vorhanden und zu unregelmäßig angeordnet. Sie sind wohl bei dem raschen Wachstum der Epidermis zufällig in die Tiefe geraten. Die sie zusammensetzenden Zellen zeigen nun häufig Mitosen; an anderen Stellen bemerkt man, daß deren geordneter Zusammenhang bereits verloren gegangen ist, und daß sie sich anschicken, sich voneinander zu trennen und mit dem Narbengewebe zu vermischen.

Es wandern also auf alle Fälle Epidermiszellen in das Narbengewebe.

Doch nicht alle großkernigen Zellen, die sich dort finden, sind auf diesen Ursprung zurückzuführen. Wir wollen, der Kürze des Ausdruckes wegen, von nun an diese Elemente als Regenerationszellen und das Narbengewebe plus Regenerationszellen als Regenerationsgewebe bezeichnen, ohne natürlich damit im geringsten den Sinn zu verbinden, daß diese Zellen allein die Regeneration besorgen. Man wird nun am Rande des Regenerates da, wo die Muskulatur an dasselbe grenzt, Kerne ganz gleicher Art wie die der Regenerationszellen auffinden, und zwar sowohl zwischen den Längs- wie zwischen den Ringmuskelfasern (Fig. 16 und 17). Meist lassen sich Zellgrenzen schwer erkennen, und es scheinen die betreffenden Zellen mit den Muskelfasern direkt verbunden zu sein, in einzelnen Fällen sieht man sie jedoch als distinkte Zellen mit ziemlich feinkörnigem Protoplasma (Fig. 17). Die Kerne sind von etwas wechselnder Größe, aber durchschnittlich denen der Epidermiszellen gleich. Solche Zellen finden sich im normalen Wurme überall zwischen den Muskelfasern, aber in viel geringerer Anzahl. Hier, am Rande des Regenerates, sind sie

auffällig gehäuft (es ist dies auf allen Präparaten bis zur späteren Entwicklung der neuen Teile zu beobachten), und noch mehr: hie und da zeigen sich, oft ziemlich vom Regenerationsfelde entfernt, z. B. 2 Segmente weit davon, zwischen den Muskelfasern Mitosen, die auf dieselben Zellen zu beziehen sind. Es besteht also kein Zweifel, daß wir hier eine weitere Quelle der Regenerationszellen vor uns haben. Wir wollen allerdings nicht vergessen, daß auch an anderen Stellen und Organen Zellkerne ähnlicher Natur auftreten, so z. B. an den Nephridien, den Borstensäcken etc. Es fand sich gelegentlich auch eine Mitose in einer Zelle, die dem angeschnittenen Reste eines Nephridialganges angehörte. Die Hauptmasse der Regenerationszellen stammt jedoch jedenfalls, soweit sie sich nicht vom Körperepithel herleiten, von jenen zwischen der Muskulatur gelegenen Zellen. Wir werden am Ende dieses Abschnittes auf die Natur der letzteren zu sprechen kommen.

Endlich wäre noch das Darmepithel in Betracht zu ziehen, das in der That eine große Zahl von Mitosen zeigt und mit seinem vorderen Ende auch nicht scharf gegen das Regenerationsgewebe abgegrenzt ist. Die Kerne gerade jener neu sich bildenden Partien des Darmes sind in nichts von denen der Regenerationszellen zu unterscheiden. Wir haben jedoch keine direkten Beweise für Auswanderung der Darmepithelzellen, und auf diesen Stadien erscheint eine solche nicht sehr wahrscheinlich.

Ein ganz eigentümliches Verhalten weist aber ein Organ auf, das uns vor allem interessiert, das alte Bauchmark. Wir sahen, daß dasselbe zunächst von einer Kappe von Narbengewebe bedeckt wurde, daß die Hüllen an der Schnittstelle aufhörten und frei ins Narbengewebe ausliefen. Das ist auch jetzt noch der Fall. Das erste, was sich weiter zeigt, ist das Auswachsen der Nervenfasern ins Regenerationsgewebe hinein (Fig. 18 und 19). Sodann bemerken wir in den Ganglien des alten Bauchmarkes, soweit diese sich überhaupt auf den Präparaten verfolgen lassen (gewöhnlich etwa 8—10 Segmente weit, also ungefähr bis zum 15.) Anhäufungen von Zellen und in denselben viele Mitosen, in einer Art und Weise, daß die betreffenden Stellen bei schwacher Vergrößerung als intensiv gefärbte Flecke auffallen (Fig. 20). Die Zellen dieser Anhäufungen, so wenigstens die große Mehrzahl, besitzen einen runden Kern mit großem Kernkörperchen, der von wenig Protoplasma umgeben wird; da diese Zellen fast immer gehäuft erscheinen, lassen sich Zellgrenzen schwer unterscheiden (Fig. 21). Deutlicher sieht man diese bei den sich teilenden

Zellen, wo sich feststellen läßt, daß der Zellkörper relativ klein ist, jedenfalls bedeutend kleiner als der der echten Ganglienzellen, während ihr Kern dem der letzteren sehr ähnlich sieht. Ueber die Natur und Verteilung dieser Zellanhäufungen im Bauchmarke wollen wir später im Zusammenhange reden. Vorn gehen diese Anhäufungen mit den auswachsenden Nervenfasern ins Regenerationsgewebe hinein (Fig. 19). Zwischen den Zellkernen dieser Bildungen und denen der Regenerationszellen besteht hinsichtlich Struktur und Größe ebenfalls kein Unterschied; hingegen sind die Zellen selbst, was namentlich an den sich teilenden zu konstatieren, in vielen Fällen, aber auch nicht durchweg, kleiner als die Regenerationszellen und deren Vorfahren, die Epidermiszellen etc. In Fig. 22 sind diese verschiedenen Zellarten, ihre Kerne und Teilungsstadien zur Demonstration des Gesagten nebeneinander gestellt; sie sind natürlich demselben Objekt entnommen. So lassen sich auf diesem Stadium gar keine sicheren Beweise erbringen, inwieweit diejenigen Zellen, welche zwischen und neben den auswachsenden Nervenfasern liegen und die offenbar am Aufbau der neuen nervösen Centralorgane sich beteiligen, dieser oder jener Abkunft sind; denn auf den nicht einmal durchweg zutreffenden Unterschied in der Größe können wir wohl nicht abstellen. Es ist aber auf alle Fälle wahrscheinlich, und wir werden dafür später noch weitere Gründe anführen (siehe Abschnitt über das Verhalten des alten Bauchmarkes), daß einerseits die in der alten Bauchganglienkette sich vermehrenden Elemente an der Neubildung des Nervensystems im Regenerate sich beteiligen, und andererseits wird es bei der Beschreibung der folgenden Stadien gelingen, den Beweis zu erbringen, daß Zellen sicherer Herkunft (aus der Epidermis) einen wesentlichen Anteil daran nehmen. Nur der Punkt bleibt unsicher, ob jetzt schon Regenerationszellen, die nicht aus dem Bauchmarke stammen, sich am Aufbau dieser nervösen Neubildungen beteiligen. Die Schwierigkeit liegt eben in dem Umstande, daß das Regenerat ungefähr gleichzeitig von den Regenerationszellen bevölkert wird, die zwar verschiedener Herkunft sind, aber alle gleichartigen Charakter besitzen, so daß ihre Abstammung nicht mehr nachzuweisen ist.

Wir haben über die Natur jener Zellen, resp. Kerne, die sich zwischen der Muskulatur am Rande des Regenerates so gehäuft finden und also einen Teil der Regenerationszellen liefern, nichts weiter bemerkt. Für ihre Beurteilung sind wir auf die Angaben der einschlägigen Litteratur angewiesen. Von neueren Unter-

suchungen über den Hautmuskelschlauch und die Muskulatur der Lumbriciden überhaupt kommen vor allem die Arbeiten von ROHDE (85), UDE (86), CERFONTAINE (90) und HESSE (94) in Betracht. Der feinere Bau und die Anordnung der Muskelfasern interessieren uns hier nicht, dagegen wohl jene Angaben, die von den Kernen der Muskelzellen oder des dazwischen liegenden Gewebes reden. Es ist eine alte Streitfrage, ob die Muskelfasern der Regenwürmer kernhaltig seien oder nicht. ROHDE (85) und im weiteren HESSE (94) geben eine Uebersicht der betreffenden älteren Litteratur, so daß ich einfach darauf verweisen kann. Diejenigen Forscher, welche den Muskelfasern durchweg oder teilweise einen zugehörigen Zellkern absprechen, beziehen die Kerne, die sich an jenen Orten finden, auf eine Zwischensubstanz körniger Natur, in der keine deutlichen Zellgrenzen nachzuweisen sind und die meist als Bindegewebe bezeichnet wird.

UDE (86) unterscheidet zwischen der Muskulatur 2 Arten von Kernen, kleinere, stark tingierbare, die zu der feingranulierten Bindesubstanz, in welche die Muskelfasern eingebettet liegen, gehören, und größere, länglich-ovale, die einen deutlichen Kernkörper haben und mit dem Längsdurchmesser stets den Muskelfasern parallel liegen. Die letztere Art mißt 0,014—0,016 mm Länge und 0,005 mm Dicke (für *Lumbr. herculeus* SAV., *All. longa* UDE = *All. terrestris* SAV. und *All. riparia* HOFFM.); sie sind auf die fibrillären Fasern zu beziehen und liegen nach Art der Kerne der nematoiden Muskelfasern auf der Oberfläche der kontraktilen Substanz. CERFONTAINE (90) schiekt zunächst voraus, daß beim erwachsenen Wurme sehr schwer zu unterscheiden, was Binde- und was Muskelgewebe. Sodann bemerkt auch er 2 Arten von Kernen, große und kleine, die letzteren in viel größerer Anzahl. Die großen beschreibt er, wie folgt: „Les grands noyaux se trouvent d'une manière assez constante au voisinage des colonnes musculaires, ils semblent avoir une affinité moins grande pour les matières colorantes; ils renferment généralement deux ou trois corpuscules nucléoliformes et l'on y distingue parfois assez nettement un réticulum chromatique. Ils paraissent être plus particulièrement en rapport avec les éléments musculaires etc.“ „Ce sont ces noyaux que nous avons trouvés accolés à certains éléments musculaires isolés et c'est ce qui a amené SCHWALBE, HERMANN UDE et d'autres à considérer les éléments musculaires du *Lombric* comme possédant chacun son noyau, comme ayant, par conséquent, chacun la valeur morphologique d'une cellule“. Die

Zahl dieser Kerne, fährt er fort, ist jedoch zu klein, als daß jedes Muskelement einen solchen besitzen könnte. Wenn sie zu den Muskelfasern Beziehungen haben, können es nur ontogenetische sein, indem diese Kerne Zellen angehören, welche durch Differenzierung ihres Protoplasmas jede einer Anzahl von Fasern Entstehung gegeben haben. Beim erwachsenen Tiere müssen aber diese Kerne zur intermuskulären Substanz gerechnet werden. Diese „substance intercolumnaire“ besteht aus einem granulierten Stroma, in welchem sich keine Zellgrenzen nachweisen lassen. Maßangaben über die Größe der Kerne werden nicht gegeben. Demgegenüber hat nun HESSE (94), der in jüngster Zeit die Muskulatur der Oligochäten beschrieben und speciell auch die Muskelfasern von Lumbricus untersucht hat, diese letzteren durchaus als kernhaltig, d. h. vom Werte einer Zelle, dargestellt. Ueber den Kern selbst äußert er sich nicht weiter, doch scheint aus den Figuren wie aus den Einwendungen, die er gegen die Behauptungen CERFONTAINE's macht, hervorzugehen, daß es sich um jene Sorte von großen Kernen mit deutlichen Kernkörperchen handelt.

Auch APÁTHY (93) bemerkt gelegentlich bei einer Beschreibung der Muskelfasern von Ascaris, daß diejenigen des Regenwurmes kernhaltig seien. VEJDOVSKY (88—92) hat in seinen entwicklungs-geschichtlichen Untersuchungen speciell der Längsmuskulatur der Lumbriciden eine ausführliche Betrachtung gewidmet. Nach ihm gehen aus den Zellen der Somatopleura, welche sich zu Längsmuskelfasern umbilden, je aus einer Zelle mehrere Fasern hervor. „Nur ein Teil des Plasma einer Muskelzelle hat sich zu zahlreichen Muskelfasern differenziert, während der Zellkern unverändert im Centrum des nicht differenzierten Plasma persistiert.“ Die Muskelfasern selbst sind also nach ihm nicht kernführend, sondern die Kerne sind auf die Bildungszellen der Fasern zu beziehen¹⁾. Außerdem ist aber auch eine Stützsubstanz bindegewebiger Natur, die sich zwischen den muskulösen Elementen findet, kernführend; diese Kerne sind jedoch anderer Art und, wie aus den Zeichnungen zu ersehen, viel kleiner.

Auf unseren Präparaten sehen wir nun die von UDE und CERFONTAINE beschriebenen 2 Sorten von Kernen, die großen und die kleineren, ganz deutlich, und zwar zeigen sich die größeren, die, wie

1) Da ich mich nicht allzu sehr einlassen darf, führe ich an dieser Stelle bloß an, daß BERGH (90) bei seinen embryologischen Untersuchungen einen ähnlichen Standpunkt vertritt.

bereits hervorgehoben wurde, nur in geringer Zahl zwischen den Muskelfasern normalerweise sich finden, durchaus so gebaut wie jene Zellkerne, die in der Gegend des Regenerates in so starkem Maße zwischen der alten Muskulatur gehäuft auftreten und dort auch Teilungserscheinungen zeigen¹⁾. Nach UDE und wohl auch nach HESSE (um nur die oben erwähnten Autoren anzuführen) handelt es sich um Kerne, die zu einer Muskelfaser gehören, nach CERFONTAINE um solche der „substance intercolumnaire“ von unbestimmter Natur, nach VEJDOVSKY um Kerne von Bildungszellen der Muskelfasern im oben ausgeführten Sinne.

Da ich die Entstehung der Muskulatur, und für diese kommen doch die Elemente in erster Linie in Betracht, bei der Beobachtung dieser Regenerationsvorgänge nicht näher untersucht habe, bin ich auch dieser Frage nicht weiter nachgegangen. Es sei nur erwähnt, daß man hie und da den Eindruck gewinnt, speciell da, wo die fraglichen Kerne gehäuft liegen, als ob allseitig eine Zellgrenze um den Zellkörper zu erkennen wäre (Fig. 17); allein eine Täuschung ist nicht ausgeschlossen, denn es kann sich trotzdem um den aus der kontraktilen Substanz heraustretenden protoplasmatischen Körper der Muskelzelle handeln. Die ganze Häufung spricht aber für eine Wanderung dieser Elemente gegen das Regenerat hin und in dasselbe hinein; handelt es sich nun wirklich um Muskelzellkerne, eine Frage, die also durchaus unbeantwortet sein soll, so können sie sich ja von der kontraktilen Substanz unabhängig gemacht haben. Die neueren ontogenetischen Untersuchungen haben dargethan, daß die Längs- und Ringmuskulatur verschiedenen Ursprunges sind; der Bau dieser Teile ist jedoch beim erwachsenen Tiere ein übereinstimmender. Wir finden auch die fraglichen Zellen in beiden Schichten am Rande des Regenerates gehäuft.

Schließlich wollen wir nicht vergessen, daß für die Regeneration der Muskulatur jedenfalls noch die spindelförmigen Zellen des Narbengewebes in Betracht zu ziehen sind.

1) Merkwürdig erscheint, daß CERFONTAINE in diesen Kernen zwei oder drei Kernkörperchen beschreibt; doch sagt er selbst, daß dieselben mit den von UDE erwähnten großen Zellkernen identisch seien; letzterer zeichnet aber nur ein Kernkörperchen, wie auch ich stets nur eines vorfand. Vielleicht mögen die Verhältnisse in der mittleren und hinteren Körperregion etwas andere sein; von dort habe ich keine Präparate daraufhin untersucht. Die Maßangaben von UDE stimmten vollkommen mit meinen Befunden; dabei handelt es sich auch um die nämlichen Species (s. oben unter UDE).

Es schließt sich nun eine Reihe von Präparaten an, welche das bereits Gesagte vollauf bestätigen und sich von den beschriebenen nur dadurch unterscheiden, daß im Regenerationsgewebe die großkernigen Zellen, betreffend deren Herkunft das schon Erwähnte gilt, sich außerordentlich vermehrt zeigen, so namentlich in den mehr central gelegenen Partien. Die mehr ventral sich findenden Nervenfasern sind weiter ins Regenerat vorgerückt, auch zwischen ihnen und um dieselben treffen wir zahlreiche Regenerationszellen, die sich aber in nichts von den übrigen unterscheiden, so daß sie in keiner Weise als ein Ganzes, als besondere Anlage eines Organes imponieren. Der Darm ist jetzt weiter nach vorn ausgewachsen, seine Zellen sind in starker Vermehrung begriffen, was sich durch die vielen Mitosen kundgibt. Auch das Darmepithel zeigt gegen das Regenerationsgewebe durchaus keine scharfe Grenze, die Zellen liegen häufig mehrschichtig, und es ist nicht ausgeschlossen, sogar wahrscheinlich, daß auch von hier ein Beitrag an die im Regenerate zerstreuten Regenerationszellen abgegeben wird; doch kann man auch an diesem Teile nirgends eine Abschnürung in Form eines zusammenhängenden Zellkomplexes beobachten.

Résumé. Wir wollen die Beobachtungen an diesen weiteren Regenerationsstadien vom Auftreten der Mitosen an kurz zusammenfassen:

Nachdem sich das Narbengewebe ausgebildet, der Darm zurückgezogen und geschlossen hat, das neue Körperepithel über die Wundstelle hinübergewachsen ist, beginnt eine rasche Vermehrung der verschiedensten Elemente. Mitosen treten in fast allen Geweben und Organen in der Gegend des Regenerationsgebietes auf. Vor allem zeigen die neue Epidermis und die anstoßenden Teile der alten eine außerordentlich rege vermehrende Thätigkeit; am Darne, der zunächst noch wenig ins Narbengewebe hineinreicht, ist die Erscheinung anfangs in geringerem Maße zu beobachten. Zu gleicher Zeit bevölkert sich das Narbengewebe mit großkernigen Zellen, die darin früher durchaus fehlten und die wir Regenerationszellen genannt haben. Was ihre Herkunft betrifft, so konnte festgestellt werden, daß sie einmal von dem neuen Körperepithel und sodann von den großkernigen Zellen zwischen der alten Muskulatur abstammen, ohne daß damit alle Quellen, von wo sie kommen, genannt sein sollen; denn es ist z. B. wahrscheinlich, daß später auch das neue Darmepithel solche Regenerationszellen liefert. Was die Zellen resp. Zellkerne zwischen den alten Muskelfasern

betrifft, so kann auf Grund der vorliegenden Litteratur deren Natur nicht sicher bestimmt werden, es kann sich um Muskelzellkerne, um Kerne von Muskelbildungszellen oder Elemente bindegewebigen Charakters handeln. Die Regenerationszellen sind im Regenerationsgewebe mehr oder weniger gleichmäßig zerstreut und nach ihrer Herkunft nicht mehr zu unterscheiden. Um die gleiche Zeit, wenn diese Vorgänge sich abspielen, wachsen vom alten Bauchmark aus Nervenfasern ins Regenerat hinein, und in den Ganglien der Bauchganglienkeette, soweit dieselben auf den Präparaten zu verfolgen sind, treten merkwürdige Zellhäufungen mit zahlreichen Mitosen auf, die im wesentlichen aus Zellen bestehen, welche sich ebenfalls von den Regenerationszellen nicht unterscheiden lassen. Diese Anhäufungen gehen bis ins Regenerationsgewebe hinein. So ist auf diesem Stadium der Anteil der verschiedenen Elemente am Aufbau der neuen nervösen Centralorgane unsicher; höchst wahrscheinlich beteiligen sich aber die im alten Bauchmark in Vermehrung begriffenen zelligen Elemente und selbstverständlich die auswachsenden Nervenfasern daran.

b) Regenerationsstadien mit Gehirnanlage.

Schon bei den beschriebenen Stadien ließen sich die auswachsenden Nervenfasern weit hinein in das Regenerat, das jetzt als Ganzes die Form eines ziemlich stumpfen Kegels angenommen hat, verfolgen, in einzelnen Fällen schon bis zum Vorderende des Darmes, der nun weit nach vorn vorgerückt ist. Der letztere hat sich der Epidermis sehr genähert; rechts und links von der Stelle geringsten Abstandes beider Teile finden sich wieder Nervenfasern, welche die Fortsetzung der vom Bauchmark ausgewachsenen bilden; an die Bündel dieser Fasern legen sich nun von außen eine Menge gleich zu beschreibender Zellen an, ein Teil über dem Darm, wo die Faserbündel endigen, die anderen in unmittelbarer Fortsetzung jener an die den Darm umgreifenden Partien und endlich an das weitere unpaare Stück bis zum alten Bauchmark. Wir haben es offenbar mit der Gesamtanlage der neuen nervösen Centralorgane, des Gehirnganglions, der Schlundkommissuren und des fehlenden Stückes der Bauchganglienkeette zu thun. Während bis dahin die Zellen, welche sich zwischen und um die auswachsenden Nervenfasern gelagert fanden, sich in nichts von den beschriebenen großkernigen des Regenerationsgewebes unterschieden, stechen die neu hinzugekommenen von letzteren so-

fort durch den Besitz eines stark granulierten und dunkelgefärbten Zellplasmas, sowie durch ihre massige Lagerung ab; diese zwei Momente lassen sie überhaupt als Anlagen besonderer Organe deutlich hervortreten. Sie liegen, wie bereits bemerkt, nur den Nervenfaserbündeln außen an und besonders auf jenen Seiten, die der Epidermis zugekehrt sind, d. h. auf der ventralen und lateralen. Vom Körperepithel selbst sind sie stets durch eine, wenn oft auch sehr dünne, Lage von Regenerationsgewebe getrennt. Diese Anlagen treten schon bei schwacher Vergrößerung durch die Intensität ihrer Färbung deutlich hervor (Fig. 23 u. 24).

Die Zellen zeigen sich alle auf der einen Seite in einen spitzen Fortsatz, der besonders intensiv gefärbt ist, ausgezogen; der Fortsatz selbst ist gegen die Fasermasse gerichtet (Fig. 25). Die ganze Anordnung erweckt den Eindruck, als ob sie in dieser Richtung zugewandert seien, d. h. vom Körperepithel herkommen. In der That wird man des dunkelgefärbten Zellplasmas wegen auch an Epithelzellen denken, wie wir ja früher schon einen ähnlichen Bau bei den auswandernden Epidermiszellen erwähnten, nur daß dieser Charakter der Zellen in der Tiefe des Regenerationsgewebes sodann verloren ging. Auch ist bei den beschriebenen Objekten immer noch wie früher Vermehrung und Auswanderung von Zellen aus der Epidermis zu konstatieren. Doch auf das Gesagte allein gestützt, möchten wir die Herkunft dieser neuen Nervenzellen keineswegs für nachgewiesen halten; denn die letzteren sind manchmal noch stärker als die Epidermiszellen gefärbt, und zudem erweist sich das neue Darmepithel, das überdies, wie bereits hervorgehoben, ebensowenig scharf gegen das Regenerationsgewebe abgegrenzt ist, ganz ähnlicher Natur.

So müßten wir denn eigentlich darauf Verzicht leisten, über die Abstammung des eben erwähnten, bedeutenden Teiles der am Aufbau des Centralnervensystems beteiligten Elemente etwas Sicheres zu behaupten, wenn nicht eine Serie durch das Vorderende einer *All. caliginosa* (13 Tage) uns vollen Aufschluß geboten und die Ueberzeugung beigebracht hätte, daß die besprochenen Anlagen jungen Epidermiszellen wirklich ihre Herkunft verdanken. In diesem Falle waren die Zellen, welche sich um die Nervenfasern gruppierten, nicht so intensiv gefärbt wie in den besprochenen Präparaten; die ganze Anlage, speciell aber die des Gehirnganglions, zeigte gegen die Umgebung gar keine bestimmte Abgrenzung; ganz allmählich gingen an der Peripherie die betreffenden Zellen in das mit den großkernigen Elementen durchsäete Regenerations-

gewebe über, und nur gegen das Centrum der Anlage fand sich eine dichtere Häufung von zukünftigen Nervenzellen (Fig. 26). Viele derselben besaßen wieder jenen typischen Fortsatz auf der einen Seite; dann konnte man hier mit aller Deutlichkeit Zellen konstatieren, die im Begriffe waren, aus dem Körperepithel auszuwandern, oder dasselbe bereits verlassen hatten; ihr Habitus stimmte vollkommen mit dem der jungen nervösen Zellelemente; stellenweise ließ sich eine förmliche Straße bis zur Anlage des Centralnervensystems verfolgen. Dann noch eins. In der Gehirnanlage traten einige Zellen mit enorm großem Kern auf (Fig. 27); derartige Zellen ließen sich an den verschiedensten Stellen des jungen Körperepithels ebenfalls feststellen (Fig. 28), während sie sonst im Regenerate und dessen Umgebung nirgends zu finden waren. Die epidermale und, wenn wir auf die Keimblätter zurückgehen wollen, die ektodermale Abkunft eines Teiles der am Aufbau der neuen Centralorgane nervöser Natur beteiligten Zellelemente ist damit nachgewiesen.

Nun ist aber noch Verschiedenes zu berücksichtigen. Neben diesen Zellen epidermalen Ursprungs finden sich in den nervösen Anlagen, meist mehr central gelegen, noch eine Reihe anderer, welche die Charaktere der ersteren (dunkel gefärbtes Plasma, Fortsatz) nicht zeigen; wir haben diese auf den früheren Stadien schon zwischen den auswachsenden Nervenfasern angetroffen, und wie damals, sind wir auch jetzt nicht imstande, zu entscheiden, ob sie etwa den sich vermehrenden zelligen Elementen des alten Bauchmarkes entstammen oder, zum Teil wenigstens, aus dem Regenerationsgewebe zuwanderten und somit unbestimmter Herkunft wären. Es sei erwähnt, daß die Zellnester mit den vielen Mitosen in der alten Bauchganglienreihe auch in allen diesen Präparaten anzutreffen sind. Man kann hier nur eines anführen, das allerdings viel für sich hat. Wenn die Zellen der zweiten Sorte, die sich schon früher an der Stelle der Neuanlage des Nervensystems fanden, wirklich nicht alle dem alten Bauchmarke entstammen, sondern teilweise aus dem Regenerationsgewebe kommen, ist anzunehmen, daß auch die letzteren speciell Elemente sind, die aus der Epidermis auswanderten; denn es darf doch als höchst unwahrscheinlich bezeichnet werden, daß anfangs alle möglichen Teile des restierenden Organismus ein bestimmtes Organ aufbauen helfen, ein Organ, das später sein Hauptbaumaterial aus einem bestimmten Bezirke, eben der Epidermis, bezieht.

Da der Anteil des jungen Körperepithels am Aufbau der nervösen Partien sich nicht in Form einer Platte oder einer Einstülpung vom Mutterboden abgliedert, sondern in Form einzeln auswandernder Zellen abgegeben wird, ist es schwer, sich das richtige Bild über die allererste Gesamtanlage des Centralnervensystems zu machen. Diejenigen Bilder, die mir die jüngsten zu sein scheinen, stimmen alle darin überein, daß die Zellen der Gehirnanlage sich unmittelbar anschließen an die der Schlundkommissuren und der noch weiter hinten gelegenen Partien, d. h. die Anlage ist in dieser Hinsicht eine einheitliche, das Gehirnganglion tritt nicht gesondert auf, und die neuen Teile weisen auf der ganzen Strecke einen kontinuierlichen Zellbelag. An den Sagittalschnitten ist ferner zu konstatieren, daß die Anlage des Gehirnganglions gegen die Medianlinie zu immer dünner wird, dort sich nur aus wenigen Zellen zusammensetzt, ohne daß diese an einer Stelle vollständig verschwinden (Fig. 24); die erste Anlage ist also vermutlich eine einheitliche, aber bilateral-symmetrische mit paarigen Anschwellungen. Je älter die Bildung, um so mehr erscheint sie als einheitliches Ganzes.

Wir haben bis jetzt durchweg sagittale Längsschnitte beschrieben, die Querschnitte, die mir zur Verfügung standen, bestätigen jedoch das Gefundene vollauf. Dieselben sind aber viel schwerer zu deuten, und sie stellten alle ältere Stadien mit sicherer Gehirnanlage dar¹⁾. Wir wollen auch eine solche Querschnittsserie betrachten.

An der Spitze des Regenerates zeigen sich die Epidermiszellen in sehr lockerem Verbands; auf den etwas tiefer gelegenen Schnitten ist deren Grenze gegen das im Innern befindliche, faserige Narbengewebe wenig scharf; einzelne Zellen liegen beinahe, andere vollständig außerhalb des Epithelverbandes (Fig. 29). Nun ist aber nicht zu vergessen, daß eben das Narbengewebe ja überall, also auch hier an der Spitze, von großkernigen Zellen durchsetzt wird; es ist also damit nicht bewiesen, daß dies alles Epithelzellen sind. Die gleiche Erscheinung tritt sodann im ganzen Bereiche

1) Es sei an der Stelle nochmals hervorgehoben, daß es sehr schwer hält, die richtigen Stadien zu bekommen; eine zeitliche Norm läßt sich auch bei Berücksichtigung der eingangs erwähnten, beeinflussenden Faktoren kaum feststellen. So zeigte z. B. von 4 gleichzeitig operierten und äußerlich vollkommen ähnlichen *All. terrestris* nach 16 Tagen (Oktober) eine bereits Gehirnanlage etc., die anderen aber waren in der Entwicklung viel weiter zurück.

des Regenerates zu Tage. Weiterhin treffen wir auf die Gehirn-anlage, die sich durch stärkere Plasmafärbung der Zellen deutlich abhebt; doch sind diese Zellen nicht wesentlich von den anderen großkernigen Regenerationszellen verschieden; die stärkere Färbung tritt mehr als Folge der Häufung hervor (Fig. 30). Eine typische Form, auf einer Seite in einen Fortsatz ausgezogen, läßt sich hier im allgemeinen nicht beobachten. Die Gehirnanlage wird in der Mitte von wenigen Zellen zusammengesetzt; sie geht auf beiden Seiten unmerklich in die Schlundkommissuren über, die sich auch als Zellzüge zu erkennen geben; die Nervenfasern sind auf den Querschnitten, hier, wo die Anlage noch so wenig kompakt und abgegrenzt erscheint, schwer zu erkennen. Bis ungefähr an die Stelle des Abganges der Commissuren finden wir eine Einstülpung des Körperepithels als ovalen Querschnitt; sowie dieser verschwindet, tritt ein anderer auf, der sich auf den Darm zurückführen läßt. Der letztere ist also noch geschlossen. Wir kommen auf diesen Punkt gleich unten zu sprechen. Die Commissuren vereinigen sich unter dem Darm zu einem unpaaren Teile, der ebenfalls durch viele Zellen oben beschriebenen Charakters gekennzeichnet ist; allmählich treten die Nervenfasern deutlicher hervor, die Zellen werden seltener, endlich beginnen die Hüllen des Bauchmarkes, wir haben die Grenze des Regenerates erreicht. Im alten Bauchmarke stoßen wir sodann auf Zellanhäufungen mit Mitosen, Zellen, die sich auch nicht wesentlich von den beschriebenen Regenerationszellen des Narbengewebes und der neuen nervösen Teile unterscheiden; alles in allem also Uebereinstimmung mit dem an Längsschnitten Festgestellten.

Résumé. So machen wir uns denn ungefähr folgende Vorstellung über die Neubildung der nervösen Centralorgane (siehe schematische Figuren 31 und 32): Die Nervenfasern des alten Bauchmarkes wachsen zunächst ins Regenerat hinein; zwischen ihnen legen sich Zellen an, von denen ein Teil höchst wahrscheinlich von der alten Bauchganglien-kette aus neugebildet wurde, ein anderer vielleicht von den großkernigen Zellen, welche das Regenerat erfüllen, geliefert wird. Der Darm wächst unterdessen nach vorn aus, so daß die Nervenfasern ihn zu beiden Seiten umfassen; dann legen sich über dem Darm an die Enden dieser Fasern, sowie an ihre nach hinten nächstfolgenden Abschnitte, die die Stelle der späteren Schlundkommissuren innehaben, und endlich an das unpaare Stück bis zum alten Bauchmarke gleichzeitig Zellen an, die ihrer Herkunft nach zum neuen Körperepithel

gehören. Nirgends läßt sich eine größere Abspaltung eines epidermalen Zellkomplexes, sei es in Form einer Platte oder einer Einstülpung, konstatieren; es findet überall nur Aus- und Zuwanderung einzelner Zellen statt. Das anfangs durch eine starke Einschnürung fast in 2 Hälften geschiedene Gehirnganglion liegt beinahe an der Spitze des ganzen neuen Körperteiles, der sich meist stumpf-kegelförmig zeigt, und ist in kontinuierlicher Verbindung mit den übrigen nervösen Neubildungen.

Die Anlage des Centralnervensystems wird vom Körperepithel durch das von uns so genannte Regenerationsgewebe deutlich geschieden; dieses besitzt, wie früher bereits, eine faserige Struktur, und je näher den alten Teilen, um so mehr zeigen die Fasern gegen die Peripherie des Kegels eine ringförmige, in den etwas tieferen Schichten eine längsgeordnete Richtung, d. h. sie bilden die Fortsetzung der Muskelschichten der Körperwand. Da wir über die Regeneration der Muskulatur nicht weiter sprechen wollen, werden wir diesen Punkt fernerhin nicht mehr berühren; es sei bloß erwähnt, daß sich auf den Fasern die alten bekannten Kerne des Narbengewebes (der spindelförmigen Zellen) in größter Menge und etwas weniger zahlreich die großen Kerne der Regenerationszellen, die später hinzukamen, zeigen. Im übrigen stellen wir noch fest, daß, wie früher, Mitosen in allen Teilen des Regenerates, dann Häufung der großkernigen Zellen zwischen der angrenzenden alten Muskulatur, ferner Gebilde, die wir als zufällig abgespaltene Epidermiszellenpakete beschrieben haben, stets noch zu finden sind.

Wir wollen nachträglich erwähnen, daß bei einer *All. foetida* 11 Tage nach der Operation (Sommer) schon ein sehr ausgebildetes Gehirn nebst übrigen nervösen Teilen angetroffen wurde, während sonst die Gesamtanlage dieser Partien kaum vor Ende der 2. Woche auftritt.

In fast allen Fällen (die in Fig. 26 abgebildete *All. caliginosa* bildet hier eine Ausnahme) trifft man jetzt an jener Stelle, wo sich der Darm am meisten dem Körperepithel genähert hat, eine kleine trichterförmige Einstülpung des letzteren. Diese Erscheinung interessiert uns nun für die weiteren Stadien, die uns besonders über die Bildung der Mundöffnung und des vordersten Darmabschnittes belehren sollen.

c) Der Durchbruch des Darmes und die weitere Ausbildung des vordersten Darmabschnittes.

Es schließen sich nun eine ganze Reihe von Präparaten an (von *All. terr.*, *All. calig.* und *L. herc.* 15—24 Tage), die schon etwas

weiter vorgeschrittene Stadien repräsentieren, aber immer noch den Darm geschlossen zeigen. Die neuen Anlagen der nervösen Centralorgane erscheinen stärker, die Zahl der Ganglienzellen vermehrt, ebenso die der Nervenfasern, die ganze Anlage kompakter, aber gegen das übrige Gewebe nicht scharf abgegrenzt, denn da, wo das alte Bauchmark aufhört, endigen auch die Hüllen desselben, und die neuen Teile besitzen noch nichts derartiges. Der Ganglienzellbelag erstreckt sich über die ganze Neuanlage, doch liegen die Zellen im Bauchmark ventral und lateral, im Gehirnganglion mehr dorsal, also ähnlich wie beim normalen Wurme. Ein Unterschied zwischen den einzelnen Zellen, abgesehen von Größendifferenzen, läßt sich nun kaum mehr feststellen, nur hie und da erscheint eine Zelle, welche jenen dunkeln Fortsatz noch aufweist, wie wir ihn früher bei jenen Elementen gefunden, die aus der Epidermis zugewandert sind. Das Regenerat hat sich sonst nicht stark verändert, es stellt immer noch eine ziemlich kompakte Masse vor, an der an der Peripherie die Anlage des Hautmuskelschlauches durch die Faserrichtung zu erkennen ist.

Die Einstülpung des Körperepithels da, wo der Darm sich demselben am meisten genähert hat, ist stets mehr oder weniger ausgesprochen vorhanden. Es ist nun denkbar, daß es sich um eine zufällige Bildung handelt, die etwa durch das Zurückziehen des Darmes bei der Fixierung zustande kommt; allein solches ist unwahrscheinlich in den Fällen, wo das Regenerat sonst schön ausgestreckt erscheint, und ausgeschlossen in Fällen, wie sie z. B. durch Fig. 33 dargestellt werden. Hier tritt jene Einstülpung mehr als Spalte, denn als trichterförmige Vertiefung auf, und der Darm hat ein ganz schmales Divertikel, das nur auf wenigen Schnitten zu beobachten ist, in das Regenerat hineingesandt; das Divertikel geht nun neben der Einstülpung noch eine Strecke weit nach vorn; hätte sein Zurückziehen die Epidermeseinstülpung hervorgerufen, so müßten die Enden desselben und des Darmastes ja direkt übereinander liegen. Außerdem stellt hier das ganze Regenerat eine so kompakte Masse vor, daß ein derartiges Zurückziehen alles in den relativen Lagebeziehungen alteriert haben würde, was nicht der Fall ist. Aehnliches können wir auch an dem bereits beschriebenen Querschnitte (Fig. 30) konstatieren, wo ebenfalls das Ende der Epidermeseinstülpung und das des vordersten Darmabschnittes nebeneinander liegen. An einem Präparat ließ sich übrigens eine solche künstlich hervorgerufene Einstülpung, und zwar eine sehr tiefe, deutlich nachweisen (Fig. 34); hier sind aber Gehirn und

Kommissuren mit in die Tiefe gezogen, und ersteres liegt wieder über jener Stelle, wo die stärkste Annäherung zwischen Körper- und Darmepithel stattfindet.

Im übrigen zeigen diese Serien nichts, was nicht mit dem früher Beschriebenen übereinstimmen würde.

Mit einer *All. terrestris* (25 Tage, November) treffen wir nun auf ein Stadium, wo der Durchbruch des Darmes aufs nächste vorbereitet ist (Fig. 35). Das Regenerat hat hier bereits eine weitere Differenzierung erfahren, indem in der bis dahin kompakten Masse desselben eine Gliederung eingetreten ist; die jungen Muskelfasern haben sich hauptsächlich zum Hautmuskelschlauch und zur Pharynxmuskulatur gruppiert, im Inneren finden sich kleinere und größere Hohlräume, die auf das baldige Auftreten einer segmentierten Leibeshöhle hinweisen. Darm und Körperepithel haben sich bis zur Berührung genähert und zwar an jener Stelle, wo die Einstülpung des letzteren am tiefsten ist (Fig. 36). Die Cuticula der Epidermis reicht bis zu dieser Stelle hin, d. h. sie kleidet die Einstülpung vollständig aus; allein auch das benachbarte Darmepithel weist einen einer Cuticularbildung ähnlichen Saum auf, von dem wir nachher sprechen werden. Es fällt weiter auf, daß jene Strecke des Körperepithels, die direkt dorsal auf den eingestülpten Teil folgt, eine besondere Dicke aufweist (Fig. 35 V); wir dürfen deshalb dieses Stück jetzt schon als der Spitze des zukünftigen Prostomiums angehörig betrachten, weil beim normalen Wurm hier das nämliche Verhalten zu konstatieren ist; endlich wollen wir erwähnen, daß bei allen Stadien kurz vor dem Durchbruch des Darmes sich noch Mitosen in allen Teilen des Regenerates finden, speciell auch an der eingestülpten Strecke der Epidermis und an dem vordersten Darmabschnitt.

Die Bilder, die sich jetzt anschließen, zeigen den Darm vorn nach außen geöffnet (2 Serien: *All. terrestris*, 22 Tage [Juni] und 26 Tage [November]), aber zunächst nur an einer engen Stelle. Die Einsenkung des Körperepithels ist hier trichterförmig, und am Grunde des Trichters hat die Kommunikation des Darmrohres mit ersterer statt; der Durchmesser dieser verengten Stelle beträgt in den beobachteten Fällen beidemal ungefähr 150μ . Im übrigen sind diese Objekte (Fig. 37 und 38) in der Ausbildung der Regenerate noch nicht so weit vorgeschritten, wie das eben besprochene kurz vor dem Durchbruche des Darmes. Gehirnganglion und Schlundkommissuren liegen noch ganz an der Spitze des Regenerates, jenes über der trichterförmigen Epidermiseinstülpung,

diese die Einstülpung umfassend. Eine Prostomiumanlage ist noch in keiner Weise vorgezeichnet.

Wir sind nun bei einem bemerkenswerten Stadium des ganzen Regenerationsvorganges angelangt, dadurch vor allem charakterisiert, daß das neugebildete Gehirnganglion am vorderen Ende des kegelförmigen Regenerates dorsal von einer kurzen, trichterförmigen Einstülpung des Körperepithels liegt, einer Einstülpung, deren hinteres Ende in offener Kommunikation mit dem Darmkanale steht.

Die Regeneration schreitet jetzt rasch weiter. Um die Zeit der Oeffnung des Darmrohres nach außen beginnt auch die Segmentierung des neuen Stückes sich geltend zu machen; dies ist natürlich ein wichtiger Punkt, der die eingehendste Beachtung verdient, zumal damit die schwierige Frage der Segmentierung des Annelidenkopfes im allgemeinen aufs engste berührt wird. Ich muß aber darauf verzichten, jetzt darüber Näheres anzugeben; denn meine Präparate scheinen mir in ungenügender Weise verbindende Stadien zu bieten, um etwas Sicheres aussagen zu können. Die Lösung dieser Frage wird vor allem dadurch schwierig, weil von jetzt ab die Regenerate in ihrer zeitlichen Ausbildung immer größere Differenzen aufweisen, weil ferner sehr häufig Anomalien, wenigstens in der äußeren Segmentierung, auftreten, weil endlich die Segmentierung dieser Körperregion so wie so lange nicht so scharf ausgesprochen ist wie in den weiter hinten gelegenen Körperabschnitten, wo die Dissepimente deutlich die Segmentgrenzen bezeichnen. So viel sei aber gesagt, die Segmentierung geht offenbar am neugebildeten Vorderende weder einfach von vorn nach hinten (wie z. B. FIELDE (85), angiebt), noch schreitet sie bloß in umgekehrter Richtung vor. Einmal läßt sich aus den Präparaten deutlich ersehen, daß der dem alten Stücke zunächst gelegene Abschnitt des Regenerates stets am weitesten differenziert ist; andererseits erkannten wir zur Zeit des Darmdurchbruches, wenn das Gehirnganglion noch ganz vorn liegt, schon an dem verdickten Epithel die Anlage des Prostomiums, und dies letztere bildet sich auch gleich nachher aus; beim fertigen Regenerate liegen aber die vordersten Nervencentren, in der Regel wenigstens, wie beim normalen Tiere, das Gehirn im 3., das Unterschlundganglion im 3. oder 4. Segmente. Es haben sich daher zwischen Prostomium und Gehirnganglion noch 2 weitere Segmente auszubilden. Dies, wie gesagt, nur so nebenbei zum Beweise, daß die Sache sehr

kompliziert ist. Zur sicheren Lösung der Frage bedürfte es jedenfalls auch einer genaueren Untersuchung der Neubildung der übrigen Organe, vor allem der Nephridien, die allerdings in den ersten Segmenten fehlen, dann der Borsten, der Gliederung des Hautmuskelschlauches etc., alles Dinge, die ich vor der Hand nicht weiter verfolgt habe. Wir wollen also unsere Betrachtungen, was die weitere Ausbildung des Regenerates anbetrifft, vorläufig abschließen, nachdem wir noch erwähnt haben, daß die neuen nervösen Teile noch lange Zeit der Hüllen entbehren; diese hören an der Grenze des Regenerates auf.

Eine Frage muß aber doch noch näher berührt werden. Wie steht es mit der weiteren Ausbildung des Vorderdarmes? Die kurze Einstülpung des Körperepithels geht anfangs bis in die Gegend der Schlundkommissuren, weil eben letztere noch weit vorn liegen. Bleibt nun, wenn die vordersten Nervencentren ins 3. resp. 4. Segment zurückverlegt werden, die relative Lage genannter Teile dieselbe, mit anderen Worten, bildet sich das Darmepithel der 3 ersten Segmente aus den eingestülpten Epidermiszellen, oder aber liefern die ursprünglichen Darmzellen dazu die Hauptsache, und behält die Epidermiseinstülpung ihre anfängliche Kürze bei? Es ist klar, daß auch diese Frage im Zusammenhange mit der Segmentierung des Regenerates steht und eigentlich gemeinsam mit dieser behandelt werden müßte. Wir können dieselbe aber auch noch auf anderem Wege beantworten und so die wahre Bedeutung jener Epidermiseinstülpung mit ziemlicher Sicherheit feststellen.

Zu dem Zwecke müssen wir zunächst mit einigen Worten auf die Anatomie und Histologie des Vorderdarmes der Regenwürmer eintreten. Durch den unter dem Prostomium gelegenen Mund gelangen wir zunächst in eine ziemlich geräumige Mundhöhle, die sich bis in die Gegend der Schlundkommissuren erstreckt; dort verengt sich das Lumen des Darmkanales; es folgt sodann ein Abschnitt, der als Pharynx bezeichnet wird, und der vor allem durch die an ihn sich anheftende, dorsal außerordentlich stark entwickelte Muskulatur ausgezeichnet ist; er geht bis zum 6. Segment, d. h. die dorsale Verdickung häufig ins 6. hinein; es schließt sich daran der Oesophagus an, dem Kropf, Muskelmagen und eigentliches Intestinum folgen. Uns interessieren hier nur Mundhöhle und Pharynx.

Während über die feinere Struktur der Mundhöhlenwandung in der Litteratur nicht viel Näheres zu finden ist (LANGDON, 95,

hat dort das Auftreten von Sinnesorganen gleich wie in der Epidermis nachgewiesen), gehen die Angaben über den histologischen Bau des Pharynxepithels wesentlich auseinander. CLAPARÈDE (69) schreibt, daß in der Schlundhöhle zunächst eine dicke, auf dem Querschnitte streifige Cuticula zu finden sei, auf welche dann das Epithel folge. Diese Notiz findet sich in VOGT und YUNG's (88) vergleichender Anatomie, welche sich für die Beschreibung des Regenwurmes im wesentlichen an CLAPARÈDE's grundlegende Monographie hält, wieder; auch hier ist von einer feingestreiften Cuticula die Rede. BEDDARD (95, Monographie der Oligochaeten) schreibt: „The pharynx has usually exceedingly muscular walls, the musculature being dorsal; the lumen is folded and ciliated, in the lower Oligochaeta, and dorsally, as BENHAM has lately pointed out in the earthworms — at least in many earthworms“. BENHAM (91) selbst, ich führe dies an, weil es bei BEDDARD nicht zu ersehen, hat diese Beobachtung bei Gelegenheit der Beschreibung einer tropischen Regenwurmform: *Eminia aequatorialis*, niedergelegt. Ueber den Pharynx sagt er: „The lumen is of different shape in different parts of the pharynx, as CLAPARÈDE figured some twenty years ago. One of the most constant diverticula is a dorsally placed, flattened, and laterally extended pouch, communicating with the general pharyngeal cavity anteriorly, or sometimes along its whole extent. The epithelial cells of the roof of this dorsal pouch differ from those of the floor; the latter are short, columnar or sometimes nearly cubical cells, with a distinct cuticle and a round nucleus. The cells forming the upper lining of the dorsal pouch are very much longer and narrower; the nucleus is elongated, oval, and lies usually near the base of the cell; moreover, these dorsal cells are ciliated. This last fact I have observed in several genera, including *Allolobophora*, *Criodrilus*, *Allurus* and others; and am unaware of any previous mention of the fact in earthworms ect.“ Ganz ähnliche Bemerkungen finden sich auch in einer späteren Abhandlung BENHAM's (92) über 2 Regenwürmer aus New Zealand.

ROSA (93) gibt eine ganz entsprechende Beschreibung vom Lumbricidenpharynx, ob auf Grund eigener Beobachtungen oder in Anlehnung an obiges von BENHAM, ist nicht festzustellen.

Uebrigens findet sich die nämliche Beobachtung, wenn auch versteckt, in der Oligochaetenmonographie von VEJDOVSKY (84). Nachdem die Bewimperung des Pharynx bei niederen Formen betont worden, heißt es: „Die vertikalen Längsschnitte durch den

Pharynx zeigen, daß dessen innere wimpernde Epithelschicht verschiedene Falten und Aussackungen bildet, welche vornehmlich bei den Lumbriculiden, Lumbriciden und Criodrilus etwa in Gestaltsverhältnissen vorkommen, wie auf der Taf. XIV Fig. 1 darstellt.“ Freilich schreibt er sodann wieder weiter unten: „Die innere Epithelschicht des Pharynx ist etwas höher als die der Mundhöhle und besteht aus schönen kubischen (Nais) oder cylindrischen Zellen (Tubifex, Criodrilus, Dendrobaena, Lumbricus), die nach innen eine schwache Cuticulalage absondern.“

Die Behauptung, daß in der Pharynxhöhle der verschiedensten Regenwurmarten ein Wimperepithel vorkomme, ist durchaus zutreffend; doch lassen sich die Beobachtungen von BENHAM noch weiter ergänzen, indem Cilien nicht nur an der dorsalen Wandung, sondern auch an anderen Stellen, so auch am Boden der Höhle sich finden, nur sind sie hier nicht auf längere Strecken, sondern bloß stellenweise vorhanden; ferner handelt es sich nicht um ein einfaches, sondern ziemlich kompliziert gebautes Wimperepithel, auf welchen Punkt wir gleich weiter unten eintreten wollen.

Kehren wir nun zunächst zu unserem eigentlichen Thema zurück und fragen wir: wozu dieser Exkurs über den Bau des Pharynxepithels? Wir erinnern uns, daß nach Entfernung der 5 ersten Segmente, eine Operation, die an unseren Versuchstieren im allgemeinen vorgenommen wurde, doch häufig noch ein Stück des Pharynx zurückbleibt. Wir haben sodann die weitere Ausbildung des Darmes bei der Regeneration nicht näher verfolgt, sondern bloß darauf hingewiesen, daß zur Zeit, wenn die ersten Mitosen in der Regenerationsknospe sich zeigen, solche auch bei den Darmepithelzellen auftreten, daß diese Zellen sich lebhaft vermehren, der Darm als Ganzes in das Regenerationsgewebe hineinwächst, eine Abgrenzung hier nur undeutlich statthat, so daß es unentschieden bleiben mußte, ob nicht auch Darmzellen ins Regenerationsgewebe hineinwandern. Der Darm selbst ist dann zur Zeit, wenn sich die nervösen Centralorgane neugebildet haben, bis gegen die Spitze der kegelförmigen Regenerationsknospe vorgewachsen; eine kurze Einstülpung des neuen Körperepithels kommt ihm entgegen, und schließlich sind Darm- und Körperepithel bis zur Berührung genähert. Bei dieser Gelegenheit erwähnten wir zum ersten Male, daß, gleichwie die Epidermiszellen von ihrem ersten Auftreten an einen deutlichen Cuticularüberzug besitzen, der sich auf der ganzen Strecke der Einstülpung mit aller wünschbaren Klarheit zeigt, auf diesem Stadium auch

die Darmepithelzellen von einem einer cuticularen Bildung ähnlichen Saum begleitet sind. Da nun die jungen Epidermis- und Darmzellen histologisch sich sonst nicht wesentlich unterscheiden, glauben wir in diesen Bildungen (Cuticula etc.) ein Mittel an der Hand zu haben, um auch nach dem Durchbruch noch das Gebiet der eigentlichen Darmzellen und das der eingestülpten Epidermiszellen trennen und damit die eigentliche Bedeutung jener Einstülpung bestimmen zu können; deshalb also das nähere Eingehen auf die histologische Struktur des Pharynxepithels.

Betrachten wir das Verhalten der jungen Darmzellen vor dem Durchbruch; sie sind, wir wollen das nicht vergessen, zum Teil durch Vermehrung der Reste von Pharynxzellen oder dann durch Vermehrung der Zellen des Oesophagus entstanden. Die Bilder, die sich zeigen, sind sehr verschiedenartige: bald treffen wir gar kein besonderes Differenzierungsprodukt an der freien Fläche der Zellen, bald aber einen hellen Saum von verschiedener Höhe und etwas unregelmäßiger Begrenzung; häufig läßt sich an demselben eine deutliche Querstreifung erkennen; in anderen Fällen tritt ein Wimperepithel zu Tage, das sich jedoch auf kleinere oder größere Gruppen von Zellen beschränkt und nie kontinuierlich über den ganzen neuen Teil des Darmes erstreckt. Die Cilien sitzen entweder den Epithelzellen direkt auf und lassen sich oft eine Strecke weit hinein verfolgen, oder aber, und dies häufiger, sie sind an der Basis durch einen Saum verbunden, der die Fortsetzung jenes oben erwähnten quergestreiften oder ungestreiften vorstellen kann (Fig. 39 und 40). Alle diese Bildungen sind im ganzen Bereiche des Lumens des regenerierten Darmrohres aufzufinden und können in mehreren dieser Erscheinungsformen beim gleichen Individuum auftreten. Mit der echten Cuticula der Epidermis ist von allen den Formen nur der helle, ungestreifte Saum zu verwechseln, doch auch er bietet meist noch Unterscheidendes genug. Einmal läßt sich die echte Cuticula, auch wenn sie sich nicht mit Farbstoffen tingiert hat, noch bei ziemlich heller Beleuchtung des Objektes deutlich erkennen, während jener Saum der Darmzellen unter den gleichen Umständen verschwindet; dann ist die Cuticula stets scharf und geradlinig begrenzt, der Saum meist unregelmäßig und, das ist das Auffälligste, jene ist auf allen Schnitten kontinuierlich vorhanden, dieser nur auf kürzere Strecken, und mit seinem Verschwinden können an jener Stelle die anderen Bildungen, Cilien oder quergestreifter Saum, auftreten. So kann mit aller Sicherheit konstatiert werden, daß vor dem Durchbruche des

Darmes nie eine Ausscheidung am freien Rande der Darmepithelzellen zu beobachten ist, welche vollständig einer echten Cuticula gleichen würde. Wichtiger als dies ist jedoch der Umstand, daß in den meisten dieser Regenerationsstadien die Cilien stellenweise bis ans Ende des Darmrohres, bis an jene Stelle, wo Epidermis und Darm sich zur Berührung nähern, verfolgt werden können (Fig. 36). Dies ist ein Beweis, daß jene Zellen, welche vor dem Durchbruche des Darmes nach außen innerhalb der Durchbruchsstelle liegen, ganz als Pharynxzellen angesprochen werden dürfen; denn vor dem Pharynx ist kein Cilienepithel mehr zu finden, weder beim normalen noch beim regenerierten Vorderdarme des Regenwurmes¹⁾.

Eine weitere Erklärung dieser verschiedenartigen Bilder des Pharynxepithels vermögen wir nicht zu geben. Beim intakten Wurme, wie bei Exemplaren mit regeneriertem Kopfe finden sich die nämlichen Variationen. Allerdings ist die dorsale Fläche der Pharynxhöhle, speciell das dort sich findende Divertikel, soviel ich konstatieren konnte, unter allen Umständen bewimpert und auch mit längeren Cilien versehen; aber auch an dieser Stelle tritt bald ein basaler Saum auf, bald fehlt ein solcher. An den übrigen Teilen sind die Verhältnisse ganz so, wie wir sie für das neu sich bildende Darmepithel beschrieben haben.

Ich habe diese Sache nur des oben genannten Zweckes wegen verfolgt und die weitere Ausbildung des Pharynx bei der Regeneration nicht beobachtet; ich glaubte deshalb auch auf eine eingehendere Untersuchung dieser Verhältnisse, die namentlich auch mit Isolierungsmethoden etc. studiert werden müßten, verzichten zu dürfen²⁾. Immerhin möchte ich noch eins anführen.

Vor einigen Jahren hat GREENWOOD (92) die feinere Struktur der Zellen des eigentlichen Intestinums des Regenwurms beschrieben

1) Sinneszellen mit Sinneshaaren sind hier natürlich ausgenommen.

2) Aus dem gleichen Grunde wurde auch nicht auf die umfangreiche Litteratur über den feineren Bau der Wimperepithelien weiter eingegangen. Der hier als „basaler Saum“ bezeichnete Teil ist in den verschiedensten Fällen als aus „Fußstücken“ der Cilien zusammengesetzt beschrieben worden; da ich jedoch keine volle Uebereinstimmung mit jenen Bildern finden konnte, habe ich die Sache lieber in einer, wie es manchem scheinen mag, etwas naiven Weise dargestellt.

und dabei neben den typischen Drüsenzellen andere, diese umgebende, gefunden, welche sehr wechselnde Bilder zeigen. Einmal treten sie als typische Wimperzellen auf, deren Cilien auf einem hyalinen Saum stehen oder durch diesen bis in den Zellkörper eindringen, bald aber zeigen diese Zellen am freien Rande bloß einen hyalinen Saum, der ungestreift sein kann, häufig jedoch quer gestreift erscheint oder deutlich sich aus Stäbchen zusammensetzt. Die Bildungen letzterer Art werden mit den besonders von R. HEIDENHAIN (88) eingehend beschriebenen Stäbchenzellen vom Dünndarm der Wirbeltiere verglichen. Alle diese Zellmodifikationen wechseln sowohl in dem Längsverlaufe des Darmrohres, wie sie auch an den verschiedensten Stellen eines Querschnittes angetroffen werden können. Sie hängen direkt mit der Funktion der Zelle zusammen; wenn diese Fett verdaut, tritt der gestreifte oder aus Stäbchen zusammengesetzte Saum auf und zwar an Stelle der Cilien, die nach GREENWOOD retraktile sind. Die Bilder, die wir nun vom Pharynxepithel erhalten, sind zum Teil ganz ähnliche, wie sie im Intestinum sich zeigen; nur Stäbchen treffen wir nicht. Selbstverständlich besitzen die Pharynxzellen ganz andere Funktionen als die des Intestinums, und insofern ist die beobachtete Aehnlichkeit eine rein äußerliche; doch könnte es sich ja möglicherweise auch um retraktile Cilien handeln.

Kehren wir jetzt wieder zu jenem Stadium der Regeneration zurück, auf welchem Gehirnganglion, Schlundkommissuren und fehlende Bauchmarkstrecke bereits neugebildet sind, ersteres aber noch ganz vorn im Regenerate liegt, wo ferner eine kurze Einstülpung der Epidermis dem Darne bis in die Gegend der Kommissuren entgegenwächst. Wir wissen nun, daß hier diejenigen Zellen, welche, bevor sich der Darm nach außen geöffnet hat, innerhalb der Durchbruchstelle das Lumen des Darmrohres auskleiden, als zukünftige Pharynxzellen angesprochen werden dürfen, weil sie größtenteils jenes charakteristische Wimperepithel bilden, während die Zellen der Epidermiseinstülpung sich durch ihre Bekleidung mit einer echten Cuticula von ihnen unterscheiden. Nun kommen im Anschluß die 2 bereits beschriebenen Schnittserien, die den Darm an einer verhältnismäßig engen Stelle geöffnet zeigen, wobei gerade aus der Verengung geschlossen werden darf, daß hier die Verbindung von Epidermiseinstülpung und Darm erfolgt ist (Fig. 37 und 38). In diesen beiden Fällen läßt sich die Cuticula bis an die betreffende Stelle verfolgen und dort hört sie auch auf; innerhalb zeigt sich in einem Falle, direkt an die

cuticularisierten Zellen anschließend, Wimperepithel, d. h. die Einstülpung reicht noch bis zum zukünftigen Pharynx; im anderen Falle weisen die Zellen von der verengten Stelle nach hinten zu kein besonderes Differenzierungsprodukt am freien Rande, erst etwas weiter hinten tritt Wimperepithel auf; eine echte Cuticula kommt aber innerhalb der Durchbruchstelle sicher nicht vor.

Dann folgen ältere Stadien, welche die Ausbildung des Prostomiums, das Zurückwandern des Gehirnganglions ins 3. Segment etc. demonstrieren, Dinge, über die wir nicht mehr weiter diskutiert haben. Ein solches Regenerationsstadium veranschaulicht Fig. 41. Der Darm ist jetzt nach außen weit offen, die Vereinigungsstelle von ursprünglichem Darmepithel und Epidermisteinstülpung ist ohne weiteres nicht mehr zu konstatieren. Wir sehen aber in unserem Falle die Epidermiscuticula bis zum Gebiete des Pharynx reichen und fast überall direkt an Wimperzellen stoßen, wie sie für die Schlundhöhle charakteristisch sind. Das ganze Gebiet, in dessen Bereich eine echte Cuticula auftritt, ist in den Figuren durch blaue Linien bezeichnet. Nicht alle Präparate von ähnlichen Stadien zeigen diese Dinge so deutlich; in manchen Fällen ist die Cuticula weniger weit hinein zu verfolgen, und wo sie aufhört, schließen sich sodann Zellen ohne besondere Bekleidung am freien Rande an. Hier kann natürlich über deren mutmaßliche Herkunft gar nichts weiter gesagt werden ¹⁾. Endlich treffen wir unter den Präparaten, welche zur Demonstration von solchen Stadien dienen, auf welchen die Regeneration im wesentlichen der Vollendung entgegengeht und wo das Gehirnganglion seine definitive Lage einnimmt, eine ganze Reihe, die mit aller Deutlichkeit die ganze Mundhöhle bis zum Pharynx mit einer Cuticula ausgekleidet zeigen (Fig. 42). Diese letztere bildet die unmittelbare Fortsetzung der Epidermiscuticula und zeigt auch den nämlichen Bau; sie ist nie quergestreift wie der basale Saum der Pharynxzellen ²⁾. Ist beim Wimperepithel

1) Alle diese Dinge, Cuticula, Wimpern, Basalsaum sind bei den gewöhnlichen Färbungen (Hämalaun, Boraxkarmin) oft sehr schwer zu erkennen. Am deutlichsten traten sie bei Anwendung von Hämoxylin-Kali bichromicum (ΑΡΑΤΗΥ) hervor. Ich habe deshalb in allen zweifelhaften Fällen mit dieser Methode die schon gefärbten, alten Präparate nachbehandelt, und zwar stets mit Erfolg.

2) Diese Darstellung der Cuticula als mehr weniger homogen ist nicht absolut richtig; denn auch die echte Epidermiscuticula zeigt neben einer regelmäßigen Durchbohrung überall da, wo Drüsen- und Sinneszellen vorkommen, eine ganz feine Querstreifung (CERFONTAINE, 90, und RETZIUS, 92), die aber mit jener anderen nicht wechselt werden kann.

des Pharynx, betreffend dessen wir auf das bereits Gesagte verweisen, der Basalsaum sichtbar, so geht dieser als Fortsetzung der Cuticula weiter (Fig. 43, dorsale Seite); fehlen die Cilien und ist der Basalsaum nicht quergestreift, dann ist allerdings kaum eine Grenze zwischen diesem und der Cuticula zu ziehen.

Résumé. Ueberblicken wir das Gesagte nochmals: Wir konnten feststellen, daß die neugebildeten Zellen des Darmepithels vor dem Durchbruche des Darmrohres nach außen keine echte Cuticula ausschieden, daß sie vielmehr Cilien oder andere Bildungen aufwiesen, wie solche im normalen Pharynx des Regenwurmes vorkommen; wir dürfen somit jene Zellen als zukünftige Pharynxzellen ansehen; andererseits zeigen alle Zellen der Epidermeseinstülpung eine Cuticulabekleidung. Uebergangsstadien, auf welchen das Gehirnganglion ins 3. Segment zurückwandert, und endlich Regenerate, die die einzelnen Organe bereits wieder in definitiver Ausbildung besitzen, zeigen nun vielfach die ganze Mundhöhle, resp. den bis zum zukünftigen Pharynx reichenden Abschnitt vollkommen mit einer Cuticula ausgerüstet; auch bei diesen älteren Stadien ist nichts zu beobachten, das dafür sprechen würde, daß die dem ursprünglichen Darmepithel entstammenden Zellen eine Cuticula abgeschieden haben. Wir schließen somit: es ist höchst wahrscheinlich, daß die erwähnte Epidermeseinstülpung dazu bestimmt ist, das Epithel der ganzen Mundhöhle zu liefern, während das Pharynxepithel sicher vom alten Darm, sei es von den Zellen des Oesophagus oder den überbleibenden des alten Schlundkopfes aus, regeneriert wird, mit anderen Worten: auch bei der Regeneration bildet sich ein Stomodaeum epidermaler Abkunft, das sich etwa bis zum 3. Segment inkl. erstreckt.

Zur Unterstützung des Gesagten sei auch daran erinnert, daß in einzelnen Fällen vor dem Durchbruche des Darmes die Anlage des Prostomiums, soweit es wenigstens den Anteil des Körperepithels an seinem Aufbau betrifft, schon durch eine verdickte Stelle der Epidermis erkennbar ist (Fig. 35, V); der nun folgende Epidermisabschnitt, welcher der Einstülpung angehört, zeigt eine Reihe von Mitosen, also weiteres Wachstum; dieses kann aber, weil das vorderste Ende des Wurmes in der Spitze des Prostomiums (verdickte Stelle) bereits gegeben ist, nur in der Richtung nach innen und hinten, d. h. in den zukünftigen Vorderdarm hinein erfolgen.

Wir schließen hier, bevor wir eine Gesamtübersicht der gewonnenen Resultate geben, einen Abschnitt an, betitelt:

Das Verhalten des alten Bauchmarkes während der Regeneration des Kopfes.

Das Bauchmark endigt nach der Operation frei an der Wundfläche und wird dort alsbald von einer Kappe Narbengewebes überdeckt; dann beginnen zuerst Nervenfasern ins Regenerat hineinzuwachsen, und zu gleicher Zeit mit dem Auftreten von Mitosen im Regenerate und dessen Umgebung findet auch im alten Bauchmarke eine rege Zellvermehrung statt. Diese letztere, höchst interessante Thatsache wollen wir noch näher betrachten und uns folgende Fragen stellen: 1) was für Zellen vermehren sich, 2) wie sind diese Zellen gelagert, 3) wann beginnt die Vermehrung und wie lange dauert sie, und endlich 4) was ist über die Herkunft und die Aufgabe dieser Zellen zu sagen?

Bevor wir aber zur Beschreibung der eigenen Beobachtungen übergehen, wollen wir uns etwas über die Kenntnisse vom histologischen Bau des Regenwurmbauchmarkes orientieren und dabei hauptsächlich den für uns wichtigen Punkt berühren, was für zellige Elemente daselbst vorkommen. Die verschiedenen Ansichten über die feinere Struktur des Nervösen, sei es der Nervenfasern oder der Ganglienzellen, sollen dabei ganz beiseite gelassen werden. Es handelt sich hauptsächlich um die Frage, ob im Bauchmarke der Lumbriciden eine Stützsubstanz neben der eigentlich nervösen vorkommt und, wenn ja, wie diese beschaffen ist. Es ist bekannt, daß diese Frage nicht nur für unser Untersuchungsobjekt, sondern für die wirbellosen Tiere überhaupt in keiner Weise sicher beantwortet ist, und gerade was den Regenwurm betrifft, existieren in dieser Hinsicht fast so viele Ansichten, wie überhaupt Anschauungen vom Bau des Nervösen geltend gemacht worden sind, und deren giebt es genug. Wenn wir also gleich eingangs bemerken, daß das Resultat dieser historischen Betrachtung nur das sein wird, daß wir über die Stützsubstanz im Bauchmarke unserer Oligochäten nichts Sicheres wissen, wollen wir doch dieselbe nicht umgehen, weil sich immerhin einige Angaben finden die zur Beurteilung unserer Beobachtungen von Wichtigkeit scheinen.

Zur allgemeinen Orientierung seien noch folgende Thatsachen angeführt. Das Bauchmark wird von besonderen Hüllen umgeben; dorsal gelagert treffen wir in demselben 3 Neurochordröhren, die heute noch Gegenstand lebhafter Diskussion sind; die Ganglien-

zellen sind hauptsächlich lateral und ventral gelegen, und im ganzen Bauchmarke verzweigen sich Blutgefäße.

Was die älteren Autoren, die sich über unseren Gegenstand verbreitet haben, betrifft, so seien nur kurz die grundlegenden Arbeiten von LEYDIG (64, 64a) und CLAPARÈDE (69) berührt. Die Hüllen des Bauchmarkes, die von ihnen als Neurilemm bezeichnet werden, bestehen aus 3 Schichten: einem äußeren Neurilemm epithelartiger Natur, einer Muskelschicht, aus Längsmuskeln sich aufbauend, zwischen welchen kernhaltiges Bindegewebe liegt, und einem inneren Neurilemm, das als dünne, homogene Membran erscheint. Im Nervenmarke findet sodann CLAPARÈDE außer den Ganglienzellen und der fibrillären Punktsubstanz eine „bindegewebige, VIRCHOW'S Neuroglia vergleichbare Stützsubstanz“. Eine Menge ovaler Kerne sind sowohl zwischen den Ganglienzellen, wie an der ganzen Innenseite des Neurilemms und an beiden Seiten einer medianen Scheidewand, einer bloßen Fortsetzung des inneren Neurilemms, eingestreut. An Zupfpräparaten zeigen sich diese Kerne von einem Klumpen Protoplasma umgeben, und sie sind von den Bindegewebskörpern anderer Organe nicht zu unterscheiden. Vielleicht tritt auch noch ein anderes Stützgewebe auf, das als ein Stroma von Fäserchen mit eingestreuten Bindegewebskörperchen in Form einer Kapsel die Ganglienzellen umgibt.

VIGNAL (83) stimmt in seinen Beobachtungen mit diesen Befunden im wesentlichen überein; auch er unterscheidet die 3 Hüllen des Bauchmarkes, die er noch genauer untersucht und deren innerste er als cuticulare Membran bezeichnet. Dann findet er im Bauchmarke selbst ein Bindegewebe, „tissu conjonctif“, bestehend aus Lamellen, zwischen welche die „cellules conjonctives“ eingestreut sind. Letztere zeigen eine wechselnde Gestalt. Ihre Aufgabe soll sein, einmal die innerste Neurilemmscheide aufzubauen und dann gewissermaßen als viertes Neurilemm zum Schutze der nervösen Elemente in Gestalt eines Polsters zu dienen.

VEJDOVSKÝ (84) beschreibt in seiner Oligochätenmonographie die 3 Schichten der Bauchmarkshülle und nimmt innerhalb eine bindegewebige, faserige Stützsubstanz an, von der er aber mit Bezug auf ihre Anordnung und Struktur eine ganz andere Auffassung als CLAPARÈDE hat.

NANSEN (87) spricht in seinen vergleichend-histologischen Untersuchungen über das Nervensystem beim Regenwurm von einer Stützsubstanz bindegewebiger Natur, die er Neuroglia nennt, und in welcher ovale Kerne auftreten.

FRIEDLÄNDER (88) hat sodann dem Centralnervensystem von Lumbricus wieder eine specielle Untersuchung gewidmet, aus der für uns nur folgendes in Betracht kommt. Er findet wie seine Vorgänger die Hüllen des Bauchmarkes aus 3 Schichten bestehend; die beiden, bilateral-symmetrisch gelagerten Hauptfaserzüge im Bauchmarke selbst sind je von einer bindegewebigen Separathülle umgeben; beide zusammen schließen den von diesem Autor aufgefundenen medianen Nerv ein. Ueber die bindegewebigen Elemente äußert er sich nicht weiter, ausgenommen, daß er in ihnen Kerne beschreibt, die, nach den Abbildungen zu schließen, mehr oder weniger ovale Gestalt besitzen, und die er in seinen späteren Arbeiten stets als „spindelförmige“ Kerne beschreibt.

In HALLER (89) treffen wir einen Autor, dessen Arbeit uns speciell interessiert, da er die nicht nervösen Elemente des Bauchmarkes einer eingehenden Beschreibung würdigt. Im Gegensatz zu allen seinen Vorgängern hat er eine ganz andere Auffassung von der Hülle des Bauchmarkes. Die äußerste Schicht der anderen Autoren ist ihm ein Peritonealüberzug, der gar nicht als eigentliche Hülle des Bauchmarkes zu betrachten ist; innerhalb derselben findet sich nun eine dicke Schicht, die als „Neurogliahülle“ bezeichnet wird und eine sehr dicke, homogene Scheide um das Bauchmark vorstellt; sie ist im Innern vielfach von Höhlungen durchbrochen, in denselben, doch nicht in allen, liegen die Muskelfasern eingebettet. Man kann sich diese Auffassung im Vergleich zur anderen wohl am besten so zurecht legen, daß man sich die cuticulare Membran (das innerste Neurilemm) über die Muskelhülle verbreitert denkt und die Muskelfasern der mittleren Hülle in die Höhlungen der einheitlichen Scheide versetzt sieht¹). Wir werden über diesen Punkt später noch sprechen. Die Neurogliahülle sendet im allgemeinen keine Fortsätze (in der Medianlinie aber doch in geringem Maße) ins Innere des Bauchmarkes und ist überall durch einen scharfen Rand abgegrenzt. Wichtiger für uns ist aber, was HALLER über die Zellen nicht-nervöser Natur im Innern des Bauchmarkes berichtet. Es sind dieselben, welche VIGNAL als „cellules conjonctives“ bezeichnet. Sie sind jedoch nicht nur zwischen der nervösen Substanz, sondern auch in den Lücken der „Neurogliahülle“ (d. h. in der Muskelschicht nach der anderen Auffassung) zu finden. Sie zeichnen sich durch den Besitz

1) Dieser Ansicht von HALLER hat sich auch VEJDOVSKÝ (88—92) in seinen embryologischen Untersuchungen angeschlossen.

eines stark granulierten Zellkernes ohne ausgesprochenes Kernkörperchen aus; der Kern enthält die chromatophile Substanz gleichmäßig verteilt, weshalb er sich mit Farbstoffen dunkel tingiert; er ist nie ganz rund, sondern stets mehr oder weniger langgestreckt. Durch diese Eigenschaften sind solche Kerne stets und sicher von den Ganglienzellkernen zu unterscheiden, welch' letztere sich durch ein (selten zwei) deutliches Kernkörperchen auszeichnen, und deren chromatophile Substanz nie gleichförmig verteilt, sondern mehr peripher liegt, weshalb der Ganglienzellkern auf den gefärbten Präparaten hell erscheint. Die Zellen erstgenannter Art zeigen sich in der verschiedensten Gestalt und müssen als Zellen amöboider Natur betrachtet werden. Sie wandern, wie HALLER direkt beobachtet hat, durch Lücken in der Hülle des Bauchmarkes in die Hohlräume der letzteren ein. Gestützt auf diese Befunde und auf andere, die wir hier nicht weiter erwähnen, schließt HALLER auf ihre physiologische Funktion, die darin bestehen soll, daß die Zellen verbrauchte Stoffe aus den nervösen Teilen aufnehmen, in die Neurogliahülle führen, dann an die Peritonealhülle abgeben, welch' letztere sie in die perienterische Flüssigkeit entleert; nachher kehren die Amöboidzellen ins Bauchmark zurück. Hierbei stützt er sich auf die Darlegungen von GROBBEN (88), der vor allem die exkretorische Funktion des Leibeshöhlenendothels behauptet hat. Im übrigen findet HALLER, daß außer diesen amöboiden Zellen und den eigentlich nervösen Elementen im Bauchmarke des Regenwurmes (im Gegensatze zu dem der Polychäten) kein weiteres Stützgewebe, keine Neuroglia (nach seiner Auffassung) zu finden sei, da sich die Neurogliahülle im allgemeinen nicht in das Bauchmark hinein verzweigt. Die bindegewebigen Septen FRIEDLÄNDER'S existieren nach ihm nicht; der Bauchstrang von Lumbricus ist ein einheitliches Gebilde.

Auch die Auffassung ROHDE'S vom Bau des Nervösen und speciell der Neuroglia findet für das Regenwurmbauchmark eine Darstellung in der Arbeit von WAWRZIK (92), der bei diesem wie bei dem der Polychäten ein Stützgewebe annimmt, das ursprünglich aus dem Subcuticulargewebe hervorgeht und der Neuroglia der Wirbeltiere zu vergleichen ist.

VEJDOVSKÝ (88—92) hat in den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen zunächst für Rhynchelmis, wobei er aber die Uebereinstimmung der Vorgänge bei Lumbriciden angiebt, dargelegt, daß bei der späteren Entwicklung des embryonalen Bauch-

markes sich zuerst die LEYDIG'sche Punktsubstanz, von ihm Neuralreticulum genannt, differenziert, und zwar jederseits aus 4 Kern-, resp. Zellreihen. Dieses Neuralreticulum kann deshalb nicht mit der Punktsubstanz identisch sein, welche RETZIUS (92) u. a. als solche annehmen, die aus Fortsätzen der Ganglienzellen und Verzweigungen der Nervenfasern besteht (Dendritenzone). So nimmt denn VEJDOVSKÝ an, daß sein Neuralreticulum möglicherweise ein Stützgewebe bilde; daneben tritt aber noch eine Neuroglia auf, deren Zellelemente demselben Mutterboden wie die Ganglienzellen entstammen, die aber trotzdem als bindegewebiger Natur bezeichnet wird. Die Gliazellen finden sich besonders um das Neuralreticulum, jedoch auch zwischen den Ganglienzellen.

Endlich erwähnt PFLÜCKE (95), der jüngst den feineren Bau der Nervenzellen bei Wirbellosen untersuchte, beim Flußkrebis um die größeren Ganglienzellen eine bindegewebige Kapsel, bestehend aus feinen, häufig wellig gebogenen Fasern, zwischen welchen Kerne von meist ovaler Gestalt eingestreut sind. Die Abbildungen, die von den Nervenzellen bei Lumbricus gegeben werden, lassen darauf schließen, daß hier ein ganz analoges Verhalten vorliegt.

Es wird auffallen, daß in vorstehendem Litteraturabrisß die schönen neuen Untersuchungen von RETZIUS (92), LENHOSSÉK (92), CERFONTAINE (92), die mit der GOLGI- und Methylenblaumethode arbeiteten, nicht erwähnt sind: diese sprechen sich nun gerade über den uns interessierenden Punkt, das Stützgewebe, nicht näher aus. RETZIUS erwähnt hie und da „interstitielle Zellen“ und an einer Stelle sagt er: „Im Bauchstrang sieht man oft schön gefärbte, verzweigte Zellen, die einer Art Neuroglia entsprechen oder gar als Bindegewebszellen aufzufassen sind.“

Das Endresultat dieses Ueberblickes ist also, daß wir gegenwärtig noch im Unklaren sind, was für Elemente neben der eigentlich nervösen Substanz im Bauchmarke des Regenwurms vorkommen ¹⁾; darin sind jedoch die Autoren ziemlich einig, daß solche überhaupt auftreten, mögen es nun, wie HALLER will, bloß Zellen amöboider Natur sein, mögen sie bindegewebigen Charakter haben oder der Neuroglia der Wirbeltiere, deren Definition sich ja bloß auf die embryonale Abstammung gründet, entsprechende Gebilde sein; alle Arbeiten, welche sich über die Kerne der fraglichen Gewebelemente aussprechen oder Zeichnungen davon

1) Die kürzlich erschienene Abhandlung von APÁTHY: Das leitende Element des Nervensystems ect., Mit. d. zool. Stat. Neapel Bd. 12, 1897, konnte nicht mehr berücksichtigt werden.

geben, stellen dieselben stets von gestreckter, ovaler, nie runder Form dar; freilich betont eigentlich nur HALLER den durchgreifenden Unterschied gegenüber den Ganglienzellkernen.

Gehen wir zu den eigenen Beobachtungen über: zuerst ein paar Worte über die Hüllen des Bauchmarkes. Die früheren Autoren stimmen unter sich im allgemeinen überein, indem sie 3 solcher Hüllen annehmen; HALLER dagegen vertritt demgegenüber die Auffassung, daß nur eine dicke Hülle vorhanden ist, in deren Lücken die Muskelfasern der Muskelschicht der anderen Autoren eingebettet liegen, und daß die äußerste Schicht als Peritonealhülle gar nicht zu den Hüllen des Bauchmarkes gehört. Letzterer Punkt scheint nicht so sehr von Belang; ob man diesen Peritonealüberzug hinzurechnen will oder nicht, das bleibt wohl der individuellen Auffassung überlassen. Dagegen sprechen die Bilder, die ich zu Gesicht bekam, durchweg gegen die sonstigen Anschauungen von HALLER, was die Bauchmarkscheiden betrifft; sie decken sich vollkommen mit jenen, welche die anderen Autoren beschreiben, die eine gesonderte Muskelschicht als mittleres und innerhalb derselben eine cuticulaartige Membran als innerstes Neurilemm annehmen. Speziell nach Behandlung mit Hämatoxylin-Kali bichromicum oder Goldchlorid-Ameisensäure, aber auch schon bei einfacheren Färbungen, z. B. Hämatoxylin-Eosin, tritt die separate Natur dieser Membran deutlich zu Tage. Dann, und dies spricht wohl für die Richtigkeit dieser Anschauung, sehen wir vorn am Wundrande, wo das Bauchmark aufhört, diese innere Membran auf den Längsschnitten zu beiden Seiten des Bauchmarkes als schmales Band, das vielfach gebogen und gewunden erscheint (s. Fig. 9, in der dieser Teil absichtlich besonders dunkel gehalten ist). Das ist doch ein Beweis für die Individualität dieser Membran, für deren Unabhängigkeit von der umgebenden Muskelschicht. Ferner bekam ich eine Menge Bilder zu Gesicht, welche deutlich Fortsätze dieser Membran ins Bauchmark hinein zeigten, allerdings im allgemeinen nur in der Medianlinie oder deren nächster Umgebung gelegene.

Dies alles sei jedoch mit Vorbehalt gesagt; denn ich habe nur das Verhalten in den vordersten Segmenten beobachtet, und es ist nicht ausgeschlossen, daß unter Umständen an anderen Orten Variationen auftreten können; das beweist auch eine Angabe von FRIEDLÄNDER (88), der, trotzdem er also auf einem anderen Standpunkte steht, am Unterschlundganglion ein ähnliches Verhalten der Bauchmarkshülle beobachtete, wie HALLER es beschreibt. Species- und Altersdifferenzen können hier ebenso in Betracht

kommen. — Bevor wir die Bauchmarkshüllen verlassen, wollen wir uns nochmals erinnern, daß im regenerierten Vorderende dieselben erst sehr spät (nach Monaten) auftreten, und daß zunächst an ihrer Stelle bloß eine dünne Umkleidung, die Fortsetzung der äußersten, peritonealen Schicht, zu beobachten ist. Wir können uns deshalb über die Neubildung dieser Teile nicht weiter auslassen.

Kommen wir jetzt auf das Bauchmark selbst zu sprechen. Zu jener Zeit, da die Nervenfasern in das Narbengewebe hineinzuwachsen beginnen, da in dasselbe jene großkernigen Regenerationszellen einwandern und allseitig eine rege Zellvermehrung sich äußert, sehen wir im alten Bauchmarke, soweit sich dieses auf den Präparaten verfolgen läßt, gewöhnlich etwa 8—10 Segmente weit, also ungefähr bis zum 15., ganz ungewöhnliche Anhäufungen von Zellen und in den Nestern eine Menge Mitosen. Schon bei schwacher Vergrößerung fallen diese Stellen durch ihre dunklere Färbung auf (Fig. 20). Wir haben uns für die Natur dieser Zellen interessiert und zu dem Zwecke die Litteratur durchgegangen, um zu wissen, was für Zellelemente im Bauchmarke überhaupt vorkommen. Das Ergebnis war wenig befriedigend, zeigte aber immerhin, daß neben typischen Ganglienzellen andere auftreten, deren wahre Bedeutung nicht sicher feststeht¹⁾. In der That sieht man auf den Präparaten, mögen sie nach irgend einer der von mir angewandten Methoden verfertigt sein, einmal die sicheren Ganglienzellen und daneben eine Menge Kerne ovaler, mehr oder weniger langgestreckter Form, deren zugehöriger Zellkörper meist nicht deutlich zu erkennen ist. Durchaus zutreffend sind die Angaben von HALLER, die wir oben citiert haben, der die Ganglienzellen mit ihrem, der ungleichmäßigen Verteilung des Chromatins wegen hellen Kern mit großen deutlichen Kernkörperchen von den anderen Elementen, nach ihm Zellen amöboider Natur, leicht unterscheidet, da der Kern der letzteren gerade durch den Mangel eines deutlichen Kernkörperchens und durch dunkle Tinktion infolge gleichmäßiger Verteilung der chromatophilen Substanz ausgezeichnet ist. Dem kann ich vollständig beipflichten. Wenn es nun auch nicht gesagt ist, daß alle diese nicht-nervösen Zellen gleicher Natur sind, indem lange nicht alle, wie HALLER abbildet, einen mit Körnchen (nach

1) Auch ich bin nicht imstande, hier weiteres zur Aufklärung zu bieten, da ich, was zur Entscheidung notwendig wäre, mich auf keine nach neueren neurologischen Methoden (einige wenige mit Goldchlorid tingierte ausgenommen) angefertigten Präparate stützen kann. Einige specielle Färbungen wurden versucht, gaben jedoch bis jetzt kein abschließendes Resultat, weshalb ich ganz darüber schweige.

HALLER Stoffwechselprodukte) erfüllten Zellkörper zeigen, so können wir doch behaupten, daß alle Kerne, welche nicht Ganglienzellen angehören, von denen der letzteren sich in erwähnter Weise unterscheiden.

Nun sei gleich etwas erwähnt, was in einem merkwürdigen Einklange mit der Angabe HALLER's steht, daß es sich hier um amöboide Zellen handelt, welche von der Hülle des Bauchmarkes in dasselbe hinein und umgekehrt wandern. In den Fällen nämlich, wo wir eine allgemeine Lymphzellenüberschwemmung nicht nur in den Räumen der Leibeshöhle, sondern auch zwischen der umgebenden Muskulatur etc. antreffen, finden sich solche Zellen auch in vermehrtem Maße in der Muskelschicht des Bauchstranges. Daß sie hier überhaupt normalerweise vorkommen, hat schon LIM BOON KENG (95) gezeigt; aber noch mehr, auch die Kerne der nicht-nervösen Elemente des Bauchmarkes sind in den gleichen Fällen in vermehrter Anzahl zu sehen. Was folgt daraus? Lymphzellen kommen in der Muskelhülle der Bauchganglienkette sicher vor, HALLER hat die dort sich zeigenden Zellen als amöboide beschrieben, hat deren Wanderung ins Bauchmark selbst beobachtet, hat unsere fraglichen Zellen im Innern des Bauchmarkes ebenfalls als amöboide¹⁾ bezeichnet; wir nun bemerken bei einer allgemeinen Lymphzellenüberschwemmung die gleichen Zellen im Bauchmarke vermehrt: ergo sind es wohl Lymphzellen, die zwischen den nervösen Elementen auftreten; ob nun alle, möchte ich sehr bezweifeln, denn die Angaben von NANSEN, VEJDOVSKÝ, PFLÜCKE etc. deuten doch darauf hin, daß sich daneben noch eine eigentliche Stützsubstanz faseriger Natur mit eingestreuten Kernen vorfindet. Ueber die physiologische Rolle, welche HALLER den Amöboidzellen zuschreibt, wollen wir hier nicht diskutieren. Noch ein Weiteres zur Stütze unserer Ansicht. Im Bauchstrange treten, namentlich gegen die Regenerationszone hin, übrigens zum Teil auch im Marke des normalen Wurmes, oft eine Menge ganz heller Zellen mit sehr dunkelgefärbtem Kerne auf, Elemente, wie wir sie bereits beim Narbengewebe beschrieben und abgebildet (Fig. 6) haben, und welche wir ebenfalls als Leukocyten, vielleicht in Teilung begriffene, ansehen. Ihre Kerne können bei flüchtiger Betrachtung leicht Stadien der mitotischen Teilung vortäuschen.

1) RACOVITZA (96) hat die Angabe HALLER's aufgenommen und betrachtet diese Zellen als Wanderzellen.

Treten wir endlich auf unsere eigentliche Frage ein, welche Zellen sich in der alten Bauchmarke vermehren. In Fig. 21 ist ein Schnitt durch ein solches Zellnest, in Fig. 22a sind einzelne dieser Zellen abgebildet. Die Kerne besitzen ein deutliches Kernkörperchen, die chromatophile Substanz ist mehr oder weniger gleichförmig verteilt, doch nicht in dem Maße, wie bei den fraglichen Elementen nicht-nervöser Natur, und andererseits also etwas mehr als bei den Ganglienzellkernen. Die Kerne sind stets rund und liegen in ein granuliertes Zellprotoplasma eingebettet, das sich mit Hämatoxylin und Karmin ziemlich stark tingiert, ähnlich wie dasjenige der Ganglienzellen. Im ganzen besitzen sie also den Charakter kleiner Ganglienzellen und sind im allgemeinen von den ovalen, eines deutlichen Kernkörperchens entbehrenden Zellen unbestimmter Natur sicher zu unterscheiden. In diesen Anhäufungen lassen sich Zellgrenzen bei den von uns angewandten Methoden gewöhnlich nicht nachweisen; wohl aber ist die Zelle deutlich zu erkennen, wenn sie in Teilung begriffen ist. Diese erfolgt unter mitotischer Teilung des Kernes. Diese Elemente sind auch, wie wir bereits hervorgehoben haben, von den an den neuen Teilen des Nervensystems sich findenden nicht zu unterscheiden, außer daß die sich teilenden Zellen meist, aber nicht durchgängig, etwas kleiner erscheinen als die Mehrzahl der im gleichen Stadium befindlichen Regenerationszellen (Fig. 22). Darin liegt eben die Schwierigkeit, den Anteil, welchen diese Zellen am Aufbau der neuen nervösen Centralorgane nehmen, zu bestimmen, da zu jener Zeit, wenn sie auftreten, das Regenerat bereits von den gleichartigen großkernigen bevölkert wird. So sieht nun aber bloß die große Mehrzahl dieser Zellen aus, und wir wollen nicht verhehlen, daß der Charakter dieser sich in der alten Bauchmarke vermehrenden Elemente nicht überall ein gleichartiger ist. Häufig treffen wir in solchen Zellnestern auch Gebilde, die sich vielmehr nach ihrem Habitus in die Kategorie der nicht-nervösen Zellen gruppieren; auch Mitosen zeigen sich häufig, die den beschriebenen nicht entsprechen, indem sie nicht in ein granuliertes Plasma eingebettet sind, sondern von einem im Präparat ganz hellen Zellkörper umgeben werden. Dann liegen die Kernteilungsfiguren oft direkt auf der Wandung eines Blutgefäßes, welches die Bauchmark durchsetzt. Die Unterscheidung ist begreiflicherweise in manchen Fällen sehr schwierig, und hier und da wird man darauf verzichten müssen, die sich vermehrenden Elemente dieser oder jener Zellkategorie zuzuweisen. Es sei aber doch betont, daß

gerade zu jener Zeit, wenn die Vermehrung am stärksten, und da, wo die Anhäufungen am größten, gegen das Vorderende zu, ein Zweifel über die Ganglienzellähnlichkeit der meisten Elemente nicht walten kann; aber auch in den hintersten Segmenten, die überhaupt noch Mitosen und Anhäufungen zeigen, ist die große Mehrzahl dieser Zellen von gleichem Charakter¹⁾.

Wir haben die fernere Frage gestellt, wie diese Zellen angeordnet seien. In weitaus den meisten Fällen trifft man die Zellnester in den Ganglien. Da nun aber die Konnektive beim Regenwurm-bauchmark überhaupt sehr kurz sind und die Ganglien oft fast unmerklich ineinander übergehen, ist damit keine präzise Lagebestimmung gegeben. Allein es zeigt sich doch, daß sich die Anhäufungen mehr oder weniger segmentweise wiederholen, ohne daß sie an eine bestimmte Stelle des Ganglions gebunden wären. Schon an sagittalen Längsschnitten und mit voller Sicherheit an Querschnitten (Fig. 44) läßt sich konstatieren, daß dieselben rechts und links im Bauchmarke symmetrisch zur Mediane auftreten. Meist liegen sie ventralwärts, etwa in der Gegend zwischen den lateralen und ventralen Ganglienzellgruppen. Das ist jedoch nur das häufigste Verhalten. Daneben finden sich einzelne Mitosen, seltener Zellnester an anderen, beliebigen Orten des Bauchstranges, so auch in den Konnektiven. In den meisten dieser Fälle sind es jedoch gerade Zellen nicht-nervöser Natur, die sich hier vermehren.

Wann beginnt diese Erscheinung und wie lange dauert sie? Zunächst sei bemerkt, daß von dem Zeitpunkte an, wo im Regenerate überhaupt Mitosen sich zeigen, bis zu den spätesten Stadien der Regeneration kein Präparat gefunden wurde, das nicht das beschriebene Phänomen deutlich gezeigt hätte. Am stärksten ausgeprägt ist es allerdings zu jener Zeit, da sich die neuen nervösen Teile anlegen; aber die Erscheinung dauert auch noch fort, wenn diese schon ziemlich ausgebildet sind, und auch die Stadien nach dem Durchbruche des Darmes, sogar nach dem Rückzuge des Gehirnganglions ins 3. Segment, zeigen noch lebhaftere Zellvermehrung im alten Bauchmarke. Aehnlich verhält es sich mit dem ersten

1) Auch in den Hüllen des Bauchmarkes, speciell in der Muskelschicht, fanden sich hie und da mehrere Segmente vom Regenerate entfernt, mitotisch sich teilende Zellen, die ich zum Teil wenigstens als den zwischen der Muskulatur der Körperwand sich vermehrenden, bereits beschriebenen Elementen gleichwertig erachte.

Auftreten. Zwar wurden bis zum Ende der ersten Woche nach der Operation im allgemeinen bei unseren Objekten keine Teilungserscheinungen im Bauchstrange beobachtet, allein ausnahmsweise doch, so bei einem Stadium von 24 Stunden, obwohl nur in sehr geringem Maße. Später treten die Mitosen und Anhäufungen auch anfänglich in geringem Umfange und nicht an bestimmter Stelle, bald zuerst vorn, bald weiter hinten, bald überall zugleich auf. Von Wichtigkeit ist noch folgende Beobachtung. Auch bei normalen Würmern findet man hier und da an einzelnen Stellen des Bauchmarkes stärkere Ansammlungen von Zellen, die jedoch im großen Ganzen als solche nicht nervöser Natur zu betrachten sind. HALLER (89) hat bereits bemerkt, daß die von ihm beschriebenen amöboiden Zellen stellenweise in vermehrter Zahl auftreten. Nun konnte ich im Bauchstrange des Vorderendes eines äußerlich unverletzten *Lumbricus rubellus* einige wenige sichere Kernteilungsfiguren beobachten; die meisten möchte ich aus den bereits angeführten Gründen den Zellen nicht nervöser Natur zuweisen; eine jedoch war ganz ähnlicher Art wie die bei unseren ganglienzellähnlichen Gebilden; auch sie war in ein granuliertes, stark gefärbtes Plasma eingeschlossen.

Schließlich noch ein paar Worte über die Bedeutung dieser Erscheinungen. Ich kann mich hier bloß in Vermutungen ergehen; denn solange die Natur aller im Bauchmarke des Regenwurmes vorkommenden Zellen nicht aufgeklärt ist, dürfen wir über die Herkunft dieser sich vermehrenden Elemente (wir meinen hier nur die einen, welche den Ganglienzellen ähnlich sehen) kein definitives Urteil fällen. Das Wahrscheinlichste scheint mir aber, daß es sich um kleinere, ganglienzellartige Gebilde handelt, die mehr oder weniger einen embryonalen Charakter bewahrt haben und speciell zum Ersatz der Nervenzellen des Bauchstranges bestimmt sind. Es ließe sich auch denken, daß die Zellen von außen her in das Bauchmark eingewandert seien und etwa mit den großkernigen Zellen des Regenerationsgewebes identifiziert werden könnten. Dagegen spricht nun folgendes: Erstens tritt Zellvermehrung im alten Bauchmarke zum Teil schon ein, bevor großkernige Zellen im Narbengewebe sich vorfinden; zweitens tritt diese Vermehrung durchaus nicht immer zuerst vorn auf, und drittens, dies nur unter Vorbehalt, kommt es möglicherweise auch beim normalen, wenigstens äußerlich nicht sichtbar verletzten Wurme hier und da zur Vermehrung dieser Elemente. Wenn nun

aber die Zellen nicht von außen ins Bauchmark gelangen, müssen sie ja dort jederzeit aufzufinden sein. Dem ist entgegenzuhalten, daß wir dort eine Menge Elemente treffen, die als kleine Ganglienzellen bezeichnet werden, welche ganz wohl als Mutterzellen dieser sich bei der Regeneration vermehrenden angesehen werden können; sie brauchen ja während der Inaktivitätsperiode nicht auffällig gelagert zu sein.

Was ist wohl die Aufgabe unserer Zellen? Es darf mit ziemlicher Sicherheit angenommen werden, daß sie sich zu Nervenzellen umwandeln; dafür spricht ihr ganzer Charakter; eine andere Frage ist es, ob sie zu Grunde gegangene Zellen des alten Bauchmarkes ersetzen, oder ob sie bei der Regeneration der neu sich bildenden nervösen Centralorgane beteiligt sind. Wahrscheinlich ist beides zutreffend. Für das letztere haben wir bereits einige Argumente beigebracht, und diese, wie noch einige andere, seien hier wieder angeführt. Die Anhäufungen und Mitosen sind stets in den an das Regenerat grenzenden Teilen des Bauchstranges am zahlreichsten und stärksten; ganz vorn, wo die Nervenfasern auswachsen, gehen sie mit diesen in den regenerierten Teil hinein (Fig. 19). Vor allem aber ist die Zahl dieser Zellen in den typischen Fällen so groß, daß sie unmöglich bloß zum Ersatz zu Grunde gegangener Zellen des alten Centralnervensystems dienen können. Daß sie aber jedenfalls nur einen Teil der neuen nervösen Partien bilden helfen und daß an deren Aufbau wesentlich Elemente epidermaler Abkunft beteiligt sind, ist uns bereits bekannt. Andererseits lassen sich auch genug Gründe anführen, die für die zuerst berührte Aufgabe sprechen, also für den Ersatz im Gebiete des alten Bauchstranges, so vor allem, daß die Vermehrung noch fort dauert, wenn die neuen Teile schon mehr oder weniger ausgebildet sind und nur noch Größenzunahme erfahren, ferner die bilateral-symmetrische Anordnung dieser Elemente und ihre intime Lagebeziehung zu den Ganglienzellgruppen, endlich, wieder unter Vorbehalt gesagt, die Möglichkeit der Vermehrung beim normalen Wurme.

Zum vollen Beweise für die letztgenannte Aufgabe müßte nun die Degeneration der alten Bauchmarkselemente nachgewiesen werden. Da aber über solche Erscheinungen auf dem Gebiete der wirbellosen Tiere, meines Wissens wenigstens, keine Beobachtungen vorliegen und mir andererseits praktische Kenntnisse in der Hinsicht fehlen, ist die Beantwortung dieser Frage sehr heikel; zudem können hier nur spezifisch neurologische Methoden zu sicheren

Schlüssen führen. Ich will aber immerhin einiges von dem, was ich beobachten konnte, anführen. Einmal finden sich vor allem in den vordersten, direkt an das Regenerat grenzenden Partien des alten Bauchmarkes Ganglienzellen, die sicher stark alteriert sind. Der Kern ist geschrumpft, eingebuchtet, das Protoplasma der Zelle stark vakuolisiert¹⁾, häufig sogar sehen wir eine Stelle, an der offenbar, nach der Form zu urteilen, eine Ganglienzelle gelegen hat, ganz leer. Solche Bilder treten aber, allerdings weit weniger häufig, in den hinteren Segmenten, wo noch Mitosen zu konstatieren, also z. B. im 15., ebenfalls auf. Wenn dies nun für die Thatsache der Degeneration zu sprechen scheint, ist nicht zu vergessen, daß gerade durch die neueren Untersuchungen wahrscheinlich gemacht wird, daß die Fortsätze der Nervenzellen des Lumbricidenbauchstranges im allgemeinen nicht sehr weit über die nächstfolgenden Segmente sich verbreiten, wenigstens werden außer den fraglichen Neurochordröhrennervenfaseren keine beschrieben, welche das Bauchmark auf längere Strecken durchlaufen. Wie soll man da eine Degeneration noch 10 Segmente hinter der Verletzungsstelle, vermutlich aber noch weiter hinten, weil sich die Mitosen wohl auch noch weiter erstrecken, erklären? Ueber die Degeneration der Nervenfaseren kann ich mich mangels geeigneter Präparate gar nicht aussprechen. Nach der Fixierung mit FLEMMING'scher Lösung ergaben sich Bilder, wie Fig. 18 eines darstellt. Zwischen den auswachsenden Nervenfaseren und ein Stück weit in das alte Bauchmark hinein zeigten sich tiefschwarze Massen, ziemlich langgestreckt und von breiterem Querschnitt als die Nervenfaseren, häufig vorn keulig angeschwollen. Es sind offenbar die gleichen Gebilde, die FRIEDLÄNDER (95) S. 271 beschreibt und die er als Degenerationsprodukte auffaßt, die speciell auch das Vorhandensein markhaltiger Substanz an diesen Faseren beweisen sollen. Solche Bilder zeigten sich nur ganz vorn im Bauchmark, was aber damit zusammenhängt, daß die betreffende Fixierungsflüssigkeit wenig weit eindringt.

Es ist also die Erklärung dieser Vorgänge in der alten Bauchganglienkeette sehr problematischer Natur, und es wird bloß mit Hilfe der neueren Untersuchungsmethoden zum Studium des Nervensystems gelingen, Klarheit zu schaffen; dennoch glaubte ich, ohne

1) Es ist nicht zu übersehen, daß nach PFLÜCKE (95) auch in normalen Nervenzellen des Regenwurmes häufig große Vakuolen auftreten.

daß ich selbst zu letzteren Zuflucht genommen, mich über diese Dinge etwas weitschweifig aussprechen zu dürfen, weil es sich um einen Befund handelt, der wohl in ähnlicher Art bis jetzt nicht bekannt ist und der deshalb auch ein weiteres Interesse erwecken dürfte. Die Art der Vermehrung von Ganglienzellen wie ROHDE (96) sie kürzlich darlegte, hat mit der oben beschriebenen Zellvermehrung zunächst nichts zu thun; denn dort handelt es sich um direkte Kernteilung und zwar in einer Art und Weise, wie sie nur auf Grund der von ROHDE verteidigten Ansicht über die Beziehungen von nervöser Substanz und Neuroglia ihr volles Verständnis findet. Ob dagegen irgendwelche Beziehungen zu dem in den letzten Jahren wiederholt beschriebenen Auftreten von Centrosomen und Attraktionssphären bei Nervenzellen verschiedener Tiere (z. B. auch Polychäten und Helix) bestehen, ist fraglich. Es ist nur zu betonen, daß in unserem Falle gar keine Anhaltspunkte vorhanden sind, wonach typische Ganglienzellen, d. h. solche, die bereits funktionierten, sich etwa geteilt und jene Gebilde von embryonalem Charakter geliefert hätten.

Endlich wollen wir noch berücksichtigen, daß bei Wirbeltieren bei Erkrankungen nervöser Teile Kernteilungen auf mitotischem Wege in Ganglienzellen beobachtet wurden (siehe z. B. Zusammenstellung der betreffenden Litteratur bei OBERSTEINER [96] S. 175 und 176), die jedoch nicht zu reparativen Prozessen führen. Es wäre nun nicht ausgeschlossen, daß einige der in unseren Fällen beobachteten Mitosen in gleicher Weise erklärt werden müßten, niemals aber die große Mehrzahl derselben.

Zusammenfassung.

1) Die hier gegebenen Resultate beziehen sich hauptsächlich auf *Allolobophora terrestris* SAV., in zweiter Linie auch auf *All. caliginosa* SAV. und *Lumbricus herculeus* SAV. Alle Objekte waren ungefähr der 5 vordersten Segmente beraubt worden, auf welche Operation hin stets Regeneration unter Neubildung von Segmenten erfolgt.

2) Die jüngeren Stadien, etwa bis zum Ende der ersten Woche reichend, zeigen folgendes:

Es bildet sich an der Wundstelle sofort nach der Operation ein Narbengewebe, dessen erste Grundlage Lymphzellen sind, in welchem aber auch schon nach wenigen Stunden spindelförmige

Zellen auftreten, deren Herkunft nicht festgestellt werden konnte, die aber kaum durch Streckung von Lymphzellen entstanden sind. Beiderlei Elemente sind eng vermengt; die spindelförmigen Zellen ordnen sich später in regelmäßigen Zügen, welche in der Fortsetzung der Längsmuskulatur liegen. Das Narbengewebe verschließt die Wundstelle nach außen; es wird in wenigen Tagen nach der Operation von einem neuen Körperepithel überwachsen, das offenbar vom alten aus gebildet wird, ohne daß die Zellen des letzteren sich unter mitotischer Kernteilung vermehren. Die neue Epidermis besteht anfangs und noch längere Zeit aus durchaus gleichartigen Zellen; vor allem lassen sich keine Drüsenzellen nachweisen; sie wird frühzeitig von einer Cuticula bedeckt. Der Darm zieht sich, das ist wenigstens das Normale, bevor das Narbengewebe vom Körperepithel vollständig überdeckt wird, zurück, schließt sich durch Verwachsen der freien Ränder und wird von der Epidermis stets durch das Narbengewebe getrennt. Die meisten übrigen Organe endigen mit ihren Stümpfen am Narbengewebe, speciell das Ende des Bauchmarkes wird frühzeitig von einer Kappe des letzteren bedeckt. Auf diesen jüngsten Stadien sind im allgemeinen im Regenerat und dessen Umgebung keine Mitosen bemerkbar, und im Narbengewebe fehlen durchweg jene großkernigen Elemente, die sich dort später finden.

3) An den folgenden älteren Stadien wurde hauptsächlich die Neubildung des Centralnervensystems und des Vorderdarmes studiert.

a) Nach Ablauf der erwähnten jüngsten Regenerationsstadien tritt in allen Teilen in der Gegend des Regenerates und im Zusammenhange mit der Vergrößerung der Knospe eine lebhafte Zellvermehrung mit mitotischer Kernteilung auf, so namentlich auch in der neuen Epidermis und den angrenzenden Teilen der alten. Jetzt bevölkert sich das Narbengewebe mit Zellen, die gegenüber den bis dahin dort vorkommenden einen großen Kern mit sehr deutlichem Kernkörperchen besitzen; wir haben diese Elemente als Regenerationszellen, das Narbengewebe plus dieselben als Regenerationsgewebe bezeichnet, ohne damit irgendwie ausdrücken zu wollen, daß die Regeneration allein von hier ausgehe. Die Regenerationszellen sind einmal von der neuen Epidermis eingewandert; dann stammen sie von großkernigen Elementen, die sich zwischen den angrenzenden Teilen der alten Muskulatur stark gehäuft finden und von denen nach den Litteraturangaben nicht festgestellt werden konnte, ob es sich um Kerne von Muskelfasern,

von Muskelbildungszellen oder Gebilde anderer Natur handelt. Doch sind dies nicht die einzigen Quellen der Regenerationszellen, welche, wenn sie einmal in der Tiefe des Narbengewebes liegen, alle mehr oder weniger gleichartig erscheinen; so liefert vermutlich später auch das Darmepithel seinen Beitrag dazu. Das alte Bauchmark zeigt ein auffälliges Verhalten. Das erste, was sich geltend macht, ist das Auswachsen der Nervenfasern ins Regenerationsgewebe hinein; dann treten aber im Bauchstrange Zellanhäufungen auf, die im wesentlichen aus Zellen bestehen, welche von den Regenerationszellen kaum zu unterscheiden sind. Da die Zellnester bis ins Regenerat hineinreichen, ist auf diesem Stadium der Anteil, den die einzelnen Elemente am Aufbau der neuen nervösen Teile nehmen, unmöglich genau festzustellen; höchst wahrscheinlich beteiligt sich aber das alte Bauchmark außer durch die auswachsenden Nervenfasern auch durch die sich vermehrenden zelligen Elemente daran.

b) Die Gesamtanlage der neuen Teile des Centralnervensystems kommt in der Weise zustande, daß die Nervenfasern gleich wie der Darm immer weiter ins Regenerat hineinwachsen, daß dann die Fasern den Darm zu beiden Seiten an jener Stelle umfassen, wo er dem \bar{x} Körperepithel am meisten genähert ist, daß endlich jetzt auf der ganzen Strecke dieser Neuanlage, namentlich auch am dorsalen Ende über dem Darm, Zellen sich anlegen, welche der jungen Epidermis entstammen. Sie bilden einen kontinuierlichen Zellbelag bis zur alten Bauchmarkstrecke, und der dorsal über dem Darm gelegene Teil bezeichnet das zukünftige Gehirnganglion, an dem sich zuerst eine stark ausgesprochene bilaterale Symmetrie erkennen läßt, in Form zweier Zellanhäufungen, die durch eine dünne mediane Brücke verbunden sind. Während der ganzen Dauer der Bildung des neuen Centralnervensystems war keine größere zusammenhängende Abspaltung von Epidermiszellen, sondern nur Zuwanderung einzelner Zellelemente zu beobachten. Daneben finden sich in den neuen nervösen Teilen noch Zellen, welche schon früher zwischen den auswachsenden Nervenfasern lagen, die wohl zum größten Teil aus dem alten Bauchmarke stammen, zum Teil sich aber auch aus anderen Regenerationszellen rekrutieren mögen. Im letzteren Falle handelt es sich höchst wahrscheinlich auch um solche epidermaler Abkunft.

c) Zur Zeit, wenn die Gesamtanlage der nervösen Centralorgane auftritt, wird eine trichterförmige Einstülpung der Epidermis bemerkbar, die dem vordersten Abschnitt des Darmes

entgegenwächst und schließlich sich am Grunde des Trichters in das Darmlumen öffnet. Dieses Stadium der Regeneration ist sehr bemerkenswert, weil jetzt das Gehirnganglion und die Schlundkommissuren noch ganz vorn im kegelförmigen Regenerate liegen, jenes über der Epidermiseinstülpung, diese die Stelle, wo letztere ins Darmlumen übergeht, umfassend. Die weitere Ausbildung des Regenerates, die Anlage des Prostomiums, die Segmentierung, das Zurückschieben des Gehirnganglions ins 3. Segment wurden nicht näher studiert. Auf anderem Wege konnte aber höchst wahrscheinlich gemacht werden, daß die Einstülpung der Epidermis dazu bestimmt ist, die Wandung der gesamten Mundhöhle, d. h. des vordersten Darmabschnittes bis zum 3. Segment inkl., zu liefern. Es wird also bei dieser Regeneration ein Stomodaeum epidermaler Abkunft gebildet. Das regenerierte Pharynxepithel geht aus den Zellen des alten Darmes hervor. Es findet sich im Pharynx wie beim normalen Wurme ein Wimperepithel, doch nicht nur dorsal, sondern ringsum (an den meisten Stellen allerdings nicht kontinuierlich vorhanden). Von der weiteren Ausbildung der neuen nervösen Teile sei noch erwähnt, daß die Hüllen derselben erst sehr spät auftreten.

4) Im alten Bauchmarke sind während der Zeit, in der sich diese Regenerationsvorgänge abspielen, starke Anhäufungen von Zellen mit vielen Mitosen sichtbar. Die ganz ungewöhnliche Erscheinung läßt sich im ganzen Bereiche des alten Bauchstranges, der zu beobachten war (bis ca. zum 15. Segmente), verfolgen. Es sind wesentlich Zellen, die einen ganglienzellähnlichen Charakter besitzen, welche die Anhäufungen zusammensetzen; daneben vermehren sich aber auch solche nicht-nervöser Natur, die nach den vorliegenden Untersuchungen nicht genauer definiert, wohl aber von den Ganglienzellen sicher unterschieden werden können. Einen Teil derselben bilden jedenfalls Lymphzellen. Die beschriebenen Anhäufungen liegen rechts und links von der Medianlinie etwas ventral in den Ganglien. Die Erscheinung hebt allmählich, an keinem bestimmten Orte an; einzelne Mitosen sind schon frühzeitig nach der Operation nachzuweisen; ja sogar im normalen Bauchmarke treten solche auf. Erst wenn die neuen nervösen Teile schon ziemlich differenziert sind und ihre normale Lage einnehmen, hört diese Zellvermehrung auf. Die Zellen, wenigstens die von ganglienzellähnlichem Aussehen, sind vermutlich dazu bestimmt, einerseits sich am Aufbau des neuen Centralorganes zu beteiligen und andererseits zu Grunde gegangene Elemente des alten Bauchstranges zu ersetzen.

Vergleichendes.

Es liegt nahe, die gewonnenen Resultate zunächst mit denen zu vergleichen, welche die Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Regenwürmer bieten. Für uns kommt also nur die Entwicklung des centralen Nervensystems, speciell dessen vordersten Abschnittes, sowie diejenige des Vorderdarmes in Betracht. Um nicht allzu weitschweifig zu werden, müssen wir uns auf das Notwendigste beschränken, da gerade in diesen beiden Punkten die Ansichten sehr auseinandergehen. Im übrigen sei außer auf die Originalarbeiten auch auf die Zusammenfassungen in den Lehrbüchern der Embryologie und vergleichenden Anatomie, sowie, wenigstens für die älteren Autoren, auf die Uebersichten in VEJDOVSKÝ's (84) Monographie und von BERGH (86) verwiesen. Wir halten uns speciell an das, was über die Entwicklung der Lumbriciden oder naher Verwandter bekannt ist; auf die gesamte Annelidenembryologie, mit der diese Untersuchungen natürlich aufs engste verknüpft sind, einzutreten, würde viel zu weit führen.

Nachdem die Beobachtungen von WILSON (89) und BERGH (90) dargethan, daß das Bauchmark des Regenwurmes den 2 Neuroblasten, Urzellen ektodermaler Abkunft, die sich durch weitere Teilungen zu den Neuralreihen entwickeln, im großen und ganzen seine Herkunft verdankt (über den von BERGH entdeckten medianen Plexus von Nervenzellen und -fasern vermutlich direkt ektodermaler Abkunft sind die Ansichten noch streitig), hat sich auch VEJDOVSKÝ (88—92) dieser Auffassung angeschlossen, nachdem er zuvor die separate Entstehung der einzelnen Bauchstrangganglien aus je einem Paar Hypodermiszellen behauptet hatte. Nach WILSON sind die Bildungsstätten des Gehirnganglions ebenfalls diese Neuralreihen, d. h. ihre vordersten Enden, doch schon zu einer Zeit, wo die ganze Anlage des Nervensystems noch aufs engste mit dem allgemeinen Ektoderm verbunden ist, so daß man also nicht mit Sicherheit entscheiden kann, ob das Cerebralganglion direkt von den Neuroblasten oder vom Ektoderm im allgemeinen abstammt. Jedenfalls ist aber nach WILSON die Anlage von Bauchstrang, Schlundkommissuren und Gehirnganglion eine gemeinsame und paarige. Demgegenüber geht die frühere Angabe von VEJDOVSKÝ (88—92 — d. h. von jener Zeit, da er für getrennte Anlage aller Bauchmarksganglien war) dahin, daß sich das Gehirnganglion sowohl bei Rhynchelmis wie bei den Lumbriciden durchaus

unabhängig von der Bauchmarkanlage aus 2 Ektodermzellen (paarige Anlage) bilde und sich erst nachträglich durch Auswachsen der Schlundkommissuren mit dem Bauchstrange verbinde. Gerade über den Punkt spricht er sich sodann in der „Organogenie“ nicht mehr aus. BERGH (95) vertritt in den „Vorlesungen über allgemeine Embryologie“ die Ansicht von der getrennten Entstehung von Gehirnganglion und Bauchmark.

Das Cerebralganglion tritt am Vorderende der Embryonalanlage dorsal vom Stomodaeum auf, und es wird sodann mit den Kommissuren zusammen zu jener Zeit, wenn das Stomodaeum nach hinten auswächst, ins 3. Segment zurückgeschoben; dabei sollen nach WILSON (89) die Bauchstrangganglien der 3 ersten Somiten zu dem Subösophagealganglion verschmelzen. Nach dem gleichen Forscher entstehen die Anlagen des Gehirnganglions im Kopflappen (Prostomium); VEJDOVSKÝ zeigt jedoch, daß zu jener Zeit noch gar kein eigentlicher Kopflappen vorhanden ist, daß der Mund terminal liegt und erst nachträglich von dem auswachsenden Prostomium überlagert wird.

Die älteren Autoren kannten also die Neuroblasten und Neuralreihen, aus denen das Bauchmark entsteht, noch nicht. KLEINENBERG (79) läßt die Bauchganglienkeette aus 2 Ektodermsträngen hervorgehen, die nachher zu einer unpaaren Medullarplatte verschmelzen. Eine unpaare, ektodermale Anlage (Scheitelplatte) giebt dem Cerebralganglion Ursprung. Von letzterem wachsen später die Schlundkommissuren aus, um sich mit dem Bauchstrange zu verbinden. Nach HATSCHKE (76 und 78) geht ebenfalls das Gehirnganglion aus einer unpaaren ektodermalen Scheitelplatte hervor und sendet nachher nach hinten 2 Stränge, die zunächst die Kommissuren bilden, sich dann aber immer weiter nach hinten zu ausdehnen, bis sie die 2 Seitenstränge der Bauchganglienkeette gebildet haben; dazu tritt noch eine unpaare Ektodermeinstülpung (Medullarrinne), welche, medial zwischen diesen Strängen gelegen, ebenfalls zur Bildung der nervösen Centralorgane beiträgt. Aus KOWALEWSKY's (71) Arbeit erwähnen wir, daß er als erster das Nervensystem aus paarigen Verdickungen des Ektoderms hervorgehen läßt.

Darin sind also diese Autoren alle einig, daß sie das Centralnervensystem der Regenwürmer als alleiniges Produkt des Ektoderms hinstellen, und auch die paarige Anlage desselben, wenigstens soweit es das Bauchmark betrifft, scheint nach den neueren Arbeiten sicher; dagegen dürfte über die Anlage des Gehirnganglions, ob

getrennt vom Bauchmark, ob paarig oder unpaar, die Diskussion noch nicht geschlossen sein. Die Beteiligung anderer als ektodermaler Elemente, speciell mesodermaler, wird im allgemeinen nur von BUČINSKY (81), dessen Arbeit mir nur aus Citaten bekannt wurde, ferner von SEMPER (76) (siehe unten) behauptet. Erwähnt sei noch, daß in jüngerer Zeit ROULE (89) nach seinen Untersuchungen bei *Enchytraeus* für die unpaare Anlage des Bauchstranges eintritt.

Was die Entwicklung des Vorderdarmes anbetrifft, so stimmen alle Arbeiten darin überein, daß sich an seiner Bildung eine Einstülpung des Ektoderms beteiligt. Ueber die Größe dieses ektodermalen Stückes ist aber wiederum die Untersuchung noch nicht abgeschlossen. Während die älteren Autoren den eingestülpten Abschnitt einfach als Oesophagus bezeichneten und man daraus schloß, daß das beim erwachsenen Wurme so genannte Stück ektodermalen Ursprunges sei, hat VEJDOVSKÝ (84) in der Monographie der Oligochäten bereits nachgewiesen, daß der eigentliche Oesophagus aus dem Mitteldarme hervorgeht und der Pharynx das Ende des Stomodaeums darstellt. WILSON (89) kommt zum gleichen Resultate und bezeichnet das Ende des 5. Segmentes, wo der Pharynx aufhört, als die Grenze, bis zu welcher das Stomodaeum einwächst. VEJDOVSKÝ (88—92) ist jedoch in der Organogenie der Oligochäten von seiner früheren Ansicht zurückgekommen. Er sagt S. 317: „Daß das Stomodaeum der Lumbriciden von Anfang an sich ebenso an das 1. Segment beschränkt, habe ich bereits früher mehrmals hervorgehoben. Dasselbe findet man auch in den späteren Stadien, wo der Embryo sich bedeutend in die Länge erstreckt, nicht selten aber sieht man, daß die Röhre bis in das 2. und 3. Segment reicht. In solchen Fällen ist es schwierig anzugeben, ob der hintere Teil aus den Epiblast- oder Hypoblastzellen besteht; gewiß aber befindet sich im 2. etc. Segmente der mit verdickter Dorsalwandung sich auszeichnende und ausstülpbare Pharynx.“ Wir wissen nun, daß beim erwachsenen Tiere der eigentliche Pharynx erst hinter dem Gehirn, das im 3. Segment liegt, beginnt. Aus den Ausführungen von VEJDOVSKÝ geht aber offenbar nicht klar hervor, ob das vor demselben liegende Stück, die Mundhöhle, dem Stomodaeum seinen Ursprung verdankt oder ob letzteres für immer auf das 1. Segment beschränkt bleibt.

BEDDARD (92), der hauptsächlich die postembryonale Entwicklung von *Acanthodrilus*, einem Verwandten der Lumbriciden, untersuchte, läßt hier das Stomodaeum bis zum 4. Segmente inkl. gehen.

Wenn wir jetzt mit diesen Befunden der Embryologie unsere Resultate vergleichen, so läßt sich einmal, was das Nervensystem anbetrifft, keine direkte Uebereinstimmung feststellen; das ist sehr begreiflich, weil bei der Regeneration der noch vorhandene Teil des Bauchmarkes sich in bedeutendem Maße und zwar in initiativer Weise in Form des Auswachsens der Nervenfasern beteiligt. Allein es ist insofern auch kein Widerspruch in beiden Entwicklungsarten zu sehen, als der Mutterboden des durch die regenerative Entwicklung entstandenen Centralnervensystems der gleiche ist wie bei der embryonalen, sei es nun, daß er in den alten nervösen Teilen zu suchen ist, sei es, daß sich ektodermale Elemente und als solche müssen wir die Epidermiszellen ansehen, am Aufbau beteiligen. Diese Mitwirkung des alten Bauchmarkes hat wohl die ganze Art der Entstehung der neuen Partien so beeinflußt, daß sich die Anlage, soweit sie vom Ektoderm geliefert wird, nicht mehr im Zusammenhange, in Form einer Platte oder einer Einstülpung etc. abgliedert, sondern daß ein Zuwandern einzelner Zellen stattfindet. Aus dem gleichen Grunde scheint mir auch ein eingehenderer Vergleich, etwa darauf abstellend, daß Gehirn, Kommissuren und neue Bauchmarkstrecke in zusammenhängender Anlage entstehen, unzulässig. Die regenerative Entwicklung geht eben darauf aus, möglichst schnell den definitiven Zustand wiederherzustellen. Immerhin lassen sich Anklänge an das ursprünglich paarige, bilateral-symmetrische Auftreten des Centralnervensystems in der anfänglichen Form des regenerierten Cerebralganglions, das aus 2 Hälften, die nur durch eine schmale Brücke verbunden sind, besteht, sowie vielleicht auch in der bilateralen Lagerung der Zellanhäufungen des alten Bauchmarkes erkennen. Ebenso zeigt die erste Anlage des Gehirnganglions an der Spitze des Regenerates über der Epidermiseinstülpung eine bedeutsame Uebereinstimmung mit der Embryonalentwicklung, ein Punkt, auf den wir nochmals zu sprechen kommen.

Fast überraschend ist dagegen der Vergleich der Bildung des Vorderdarmes bei beiden Arten der Entwicklung, der embryonalen und der regenerativen. Auch bei der Regeneration tritt eine Einstülpung der Epidermis auf, die anfangs klein, doch, so haben wir es wenigstens höchst wahrscheinlich gemacht, dem Epithel der Mundhöhle, d. h. dem Darmabschnitt der ersten 3 Segmente Ursprung giebt. Der Pharynx entsteht dabei sicher aus dem alten Darne; doch wollen wir nicht vergessen, daß zur Beurteilung dieses Punktes unsere Objekte wenig günstig sind, indem in man-

chen Fällen noch Reste des alten Pharynx zurückblieben. Ist nun die Ansicht von VEJDOVSKÝ (88—92) die richtige, wonach der eigentliche Pharynx dem Entoderm entstammt und, so wollen wir seine Angaben interpretieren (siehe oben), die Mundhöhle aus dem Stomodaeum hervorgeht, so würde der Anteil des Ektoderms am Aufbau des Darmes bei der Regeneration der nämliche sein wie bei der embryonalen Entwicklung. Noch wichtiger als dies, auch für den Fall, daß nur ein Teil der regenerierten Mundhöhle epidermaler Abkunft ist, scheint jedoch die Thatsache, daß während der Regeneration ein Stadium auftritt, das einem gewissen in der Embryonalentwicklung ganz ähnlich ist, jenes nämlich, wo Gehirnganglion und Kommissuren beinahe an der Spitze des Regenerates über und um ein Stomodaeum, das durch die kurze Epidermiseinstülpung repräsentiert wird, liegen. (Man vergleiche die entsprechenden Figuren in WILSON'S und VEJDOVSKÝ'S Arbeit.)

Daß der Mund auch bei der Regeneration ursprünglich terminal liegt und das Prostomium erst nach Anlage der nervösen Teile auswächst, haben wir erwähnt. Die weitere Untersuchung von Regenerationsstadien zum Studium der Frage der Segmentierung dürfte noch manche interessante Vergleiche mit der Entwicklung des Embryos bieten.

Wir wollen uns aber hüten, jetzt gleich aus diesen Angaben etwa den allgemeinen oder auch nur für die Oligochäten giltigen Schluß zu ziehen, es verlaufen die Regenerationsvorgänge analog den embryonalen. Die Gründe dafür werden wir sofort kennen lernen.

Vergleichen wir nun die Resultate ähnlicher Untersuchungen bei Oligochäten. Die wenigen Arbeiten, die über Regenerationsvorgänge bei Regenwürmern histologische Angaben geben, haben wir bereits eingangs erwähnt und dieselben, soweit sie für die frühesten Vorgänge der regenerativen Entwicklung in Betracht kommen, besprochen. Für die Neubildung des Vorderdarmes haben wir bloß die Arbeit von RIEVEL (96) zu berücksichtigen, deren Auszug man oben nachlesen mag.

RIEVEL ist zu wesentlich anderen Resultaten als die hier gegebenen gelangt. Er faßt dieselben so zusammen: „Die Regeneration des Vorder- und Enddarmes bei Lumbriciden erfolgt lediglich durch Verlötung des Mitteldarmepithels mit dem Körperepithel, ohne daß letzteres eine Einstülpung erkennen läßt. Vorderdarm und Enddarm gehen somit aus dem Entoderm hervor. Die

Regeneration geschieht in der Regel ohne Neubildung von Segmenten. Die Regenerationsfähigkeit ist nicht auf eine bestimmte Anzahl Segmente beschränkt.“

Wie sind nun die Widersprüche, die sich beim Vergleiche seiner und meiner Resultate ergeben, zu verstehen? Ich glaube, eine Erklärung ergibt sich daraus, daß RIEVEL von der falschen Voraussetzung ausgeht, daß es für die Regeneration des Vorderdarmes, oder sagen wir des Vorderendes im allgemeinen, gleichgiltig ist, ob neue Segmente gebildet werden oder nicht, und ob der Verlust selbst viele oder wenige Segmente betrifft. Nirgends giebt er an, ob seine Präparate zur histologischen Untersuchung von Würmern stammen, die ein großes oder kleines Stück des Vorderkörpers verloren haben. Offenbar stützt er sich aber im wesentlichen auf solche, welche ziemlich viele Segmente verloren haben. Hier findet nun eben nach meiner Ansicht nur eine unvollkommene Regeneration statt. Das zeigt sich einmal darin, daß keine Ektodermeinstülpung mehr auftritt, sondern daß das Darmepithel sich mit dem Körperepithel einfach verlötet, um einen neuen Mund zu bilden. Meine Behauptung, daß die von RIEVEL beschriebene Art der Regeneration nur eine unvollkommene ist, wird aber vor allem auch gestützt durch die Beobachtung, die er über die Regeneration des Nervensystems im neuen Vorderende mitteilt. Diesen Punkt hat er zwar nicht näher untersucht, doch sagt er wenigstens, daß bei einem Präparate, bei dem der neue Kopf einen spitzen Kegel bildete, der Bauchstrang zwar in den neuen Teil hineingewachsen, von der Anlage eines Ganglions oder von Nervenkommissuren aber noch nichts zu bemerken sei, trotzdem dieser Wurm 49 Tage alt geworden war. „Hierdurch ist also der Beweis erbracht worden, daß die Regeneration der nervösen Organe zwar auch vor sich geht, jedoch sehr lange Zeit beansprucht.“ Wir haben gesehen, in wie typischer Weise in allen Fällen, in denen bloß 5 erste Segmente abgeschnitten worden waren, die Neubildung dieser nervösen Teile vor sich geht, wie sich erst dann, wenn ihre Anlage bereits vorhanden ist, die kurze Epidermeinstülpung (das Stomodaeum) mit dem Darm verbindet und wie auf diese Art ein wichtiges embryonales Stadium rekapituliert wird. Die Ausbildung der nervösen Partien beansprucht also in diesem Falle, wo neue Segmente stets wieder auftreten, durchaus nicht relativ lange Zeit gegenüber den anderen Organen. Es scheint mir nun überhaupt fraglich, ob es in jenem Falle, den RIEVEL beschreibt, zu einer vollkommenen Neubildung der nervösen

Centren kommt. Ich besitze selbst auch eine Schnittserie von einer *All. foetida*, welche die 50 ersten Segmente verloren und einige wenige regeneriert hatte (1 Monat nach der Operation). Der Darm ist bereits nach außen geöffnet, gleich hinter dem Munde liegt ein Pharynx; der Bauchstrang setzt sich in den neuen Teil fort, von Gehirn- und Schlundkommissuren ist nichts zu sehen, also ganz das von RIEVEL beobachtete Verhalten. Es bedarf daher jedenfalls weiterer Untersuchungen darüber, inwieweit die nervösen Centren in solchen Fällen ersetzt werden. Bei der vollkommenen Regeneration unter Neubildung von Segmenten liefert uns die Betrachtung der relativen Lage von Gehirnganglion und Kommissuren zum Darm gerade ein Mittel zur Entscheidung der Frage, welchem Darmteil die Ektodermeinstülpung entspricht; wenn aber, wie bei der von RIEVEL beschriebenen Art des Wiederersatzes des Vorderendes, ein solcher Vergleich unmöglich ist, weil die nervösen Teile fehlen, sind wir auch nicht imstande, zu sagen, ob hier überhaupt ein Stück Vorderende regeneriert wird, das dem vor dem Gehirnganglion gelegenen Abschnitte, also den 3 ersten Körpersegmenten entspricht. Treten diese etwa erst später auf, so wird es sich sehr fragen, ob in diesem Falle auch der alte Darm das Epithel der Mundhöhle liefern wird ¹⁾.

Mit dem Gesagten erachte ich nun auch die Einwände zum größten Teil für entkräftet, welche RIEVEL gegen die Schlüsse, zu denen ich in meiner früheren Arbeit (96) gelangt bin und die mit denen von MORGAN (95) übereinstimmen, erhoben hat. Diese Einwände sind im wesentlichen in folgenden Sätzen der Abhandlung von RIEVEL enthalten: „Die Regeneration des Vorderendes findet fast immer statt und ist nicht auf die Entfernung einiger weniger Segmente beschränkt. . . . Die Bildung einer bestimmten Anzahl von Segmenten am Vorderende der Lumbriciden ist nicht notwendig; in den meisten Fällen kommt es nicht zur Bildung neuer Segmente, sondern der Mund entsteht an dem ersten alten Körpersegment.“

Die ausführliche Kritik, welche der genannte Autor meiner früheren Arbeit widmet, erscheint mir, ich möchte dies gleich hervorheben, in seiner auf histologischen Untersuchungen basierenden Abhandlung an ziemlich unrichtigem Platze, da ich ausdrücklich

1) Daß der Pharynx, wie aus den Figuren von RIEVEL hervorgeht, nicht bis zur neuen Mundöffnung reicht, scheint mir kein ausreichendes Kriterium, um den davorliegenden Abschnitt der ganzen Mundhöhle gleichwertig erachten zu können.

hervorhob, daß ich nur Vorgänge beschreibe, welche makroskopisch festzustellen sind. Nun sagt aber RIEVEL selbst: „Da der Zeitpunkt der Mundbildung makroskopisch nur sehr schwer und dann immer auch nur annäherungsweise zu bestimmen war, so war ich gezwungen, eine große Menge Material zu schneiden, bevor ich zu den gewonnenen Resultaten gelangt bin.“ Die Kritik wäre also wohl besser in dem Satze zusammengefaßt worden: HESCHELER konnte diese Regeneration des Vorder- oder Enddarmes mangels histologischer Präparate nicht feststellen; er hat aber insofern gefehlt, als er kurzweg bemerkte, die Stücke haben nicht regeneriert, wenn sie keine neuen Segmente bildeten. Im übrigen finde ich, daß meine früheren Behauptungen nach wie vor zu Recht bestehen und gerade durch die histologische Untersuchung befestigt worden sind. Das Wesentliche daran, daß die Regenerationsfähigkeit in Bezug auf den Ersatz des Vorderendes eine beschränkte sei, ist nach wie vor richtig, und die Untersuchung auf Grund mikroskopischer Präparate beweist eben, daß diese Beschränkung in dem Ausbleiben der Neubildung von Segmenten ihren Ausdruck findet; dieses Ausbleiben ist aber bei Verlust größerer vorderer Partien das Gewöhnliche; daß auch in den Fällen eine Art Regeneration, wenn auch eine unvollkommene, eintritt, hat nun allerdings RIEVEL nachgewiesen.

Der gleiche Autor bestreitet ferner die Richtigkeit meiner Angabe, daß bei Verlust von mehr als ungefähr 15 vorderster Segmente nur noch ausnahmsweise Regenerate (d. h. segmentierte) auftreten und daß gewöhnlich, mögen ganz wenige oder mehr Segmente abgeschnitten worden sein, nur etwa 4—5 regeneriert werden. Dem hält er 2 Fälle entgegen, einen von ihm, einen von JÖST (KORSCHULT, 95) beobachteten, wo eine ganze Reihe neuer Ringe zum Ersatze des Vorderendes gebildet worden waren, und bemerkt weiterhin, daß diese 2 Fälle „entgegen der Meinung HESCHELER'S“ zeigen, daß auch mehr als 7 Segmente regeneriert werden können, wie meine Meinung, es werden bei Verlust größerer vorderer Partien bloß ausnahmsweise Regenerationsknospen gebildet, eine irrige sei. Mir scheint, daß diese 2 Fälle nicht genügen, um zu beweisen, daß es sich hier nicht um etwas „Ausnahmsweises“, sondern um die Regel handelt¹⁾; im ferneren ist es einfach unrichtig, mir die Behauptung zuzuschieben, es werden nicht mehr als 7 Segmente regeneriert; ich habe letzteres als bei meinen Ver-

1) Siehe Anmerkung am Schlusse!

suchen beobachtetes Maximum angegeben und selbst den von MORGAN (95) erwähnten Fall citiert, wo bei einem Verlust von ca. 35—40 Segmenten 15 sich neu bildeten (siehe HESCHELER, 96, S. 282).

RIEVEL kann ferner nicht verstehen, daß ich, wie übrigens auch MORGAN, nach Neubildung von etwa 4 Segmenten, d. h. im allgemeinen einer geringeren Zahl, als abgeschnitten worden, die Regeneration als abgeschlossen betrachtete. Die Sache ist wohl einfach; man sieht, daß nach einiger Zeit (2—3 Wochen) diese Zahl der Segmente vorhanden ist und nun konstant bleibt, indem das Regenerat nur noch in seinen Dimensionen zunimmt und allmählich die Größe und Farbe des alten Teiles erreicht; neue Segmente bilden sich aber während dieser ganzen Zeit nicht mehr; man hat daher wohl ein Recht, anzunehmen, daß auch später (z. B. nach einem Jahre) keine mehr eingeschoben werden. In letzter Zeit habe ich wieder einer größeren Anzahl von Regenwürmern die 8—15 vordersten Ringe abgeschnitten, sie bekamen im Verlaufe einiger Wochen 3—6 Segmente, die meisten 4 oder 5, und diese Zahl blieb konstant, wie eine mehr als halbjährige Beobachtung der Tiere zeigte. Uebrigens beweist die histologische Untersuchung solcher Objekte, daß nach gewisser Zeit das neue Gewebe vollständig differenziert ist und von einer weiteren Einschlebung neuer Segmente keine Rede mehr sein kann.

Daß die Regeneration des Hinterendes unter Auftreten eines langen, dünnen Anhängsels, aus vielen Segmenten bestehend, erfolgt, wird ebenfalls bestritten. Von der Richtigkeit meiner Beobachtung kann sich jeder leicht überzeugen, und im übrigen hat MICHEL (96 und 97) gerade solche Stücke zur Untersuchung der Regeneration des Hinterendes von *All. foetida* verwendet, ein Beweis auch, daß es sich in solchen Fällen nicht bloß um ein nachträgliches Wachstum handelt. Uebrigens müßte wohl auch ein solches als Regeneration aufgefaßt werden, weil einfach dadurch das ersetzt wird, was verloren ging, und darin ist ja die Aufgabe der Regeneration gegeben.

Im übrigen sei darauf hingewiesen, daß die von MORGAN und mir gewonnenen Resultate im wesentlichen übereinstimmen mit den Angaben von MICHEL (97), der solche Untersuchungen schon früher angestellt, deren Resultate aber erst jetzt publiziert hat.

Was die Regeneration des Centralnervensystems der Lumbriciden betrifft, so kommt eigentlich nur die Arbeit von FRIEDLÄNDER (95) in Betracht; denn was früher schon von der Neubildung nervöser Teile bei diesen Tieren berichtet wurde, stützt sich auf keine histo-

logische Untersuchung. (Siehe Zusammenstellung der Litteratur: HESCHELER (96).) Durch den Mangel eingehenderer Untersuchung ist auch zu erklären, weshalb FIELDE (85) die Ansicht äußert, daß die Regeneration dieser Partien sehr langsam vor sich gehe (Auftreten des Gehirns nach 58 Tagen bei Verlust von 5 Segmenten am Vorderende); RIEVEL hegt dieselbe Auffassung; wir haben bereits dargethan, daß dieselbe, so allgemein ausgesprochen, unrichtig ist; denn bei der Regeneration nach Verlust weniger vorderer Segmente bilden sich die nervösen Teile keineswegs langsamer als die anderen Organe; ihre erste Anlage ist je nach den in Betracht kommenden Faktoren in der Zeit von 14 Tagen bis 3 Wochen nach der Operation bereits vorhanden. (Als Minimum wurde beobachtet 11 Tage bei *All. foetida* im Sommer.)

FRIEDLÄNDER (95) hat sich nun gerade über die Herkunft der neu auftretenden nervösen Elemente nicht näher ausgesprochen. Er glaubt zwar, daß das regenerierte Nervengewebe aus seinesgleichen, d. h. vom vorhandenen aus entstehe, hält aber immerhin die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß die Leukocyten des „Regenerationsgewebes“ sich in andere Gewebelemente umwandeln können. Bei der Regeneration excidierter Bauchmarkstücke hat er hauptsächlich das Verhalten der LEYDIG'schen Fasern verfolgt, worauf wir hier nicht einzugehen brauchen. Dagegen sei noch auf eine Notiz am Schlusse seiner Arbeit hingewiesen; er sagt an jener Stelle: „Ich will ferner hervorheben, daß in dem regenerierten Bauchmarke eine Zellenart vorkommt, die im normalen Marke fehlt. In diesem giebt es außer Ganglienzellen nur noch kleine, spindelförmige Zellkerne, die wohl von allen Beobachtern gesehen und von mir früher als „Bindegewebszellen“ bezeichnet wurden. In dem regenerierten Marke fielen nun noch außerdem kleine rundliche Zellkerne auf, die meist nesterartig in Haufen bei einander lagen.“ Mir scheint, und die betreffende photographische Abbildung spricht auch dafür, daß es sich wohl um die gleichen Zellnester handelt, die ich nicht bloß im regenerierten, sondern vor allem im angrenzenden alten Bauchmark fand und die ich ausführlich beschrieben habe. Wenn ein solches Verhalten des alten Bauchmarkes auch in den von FRIEDLÄNDER untersuchten Fällen, wo also nur einzelne Strecken der nervösen Teile excidirt wurden, zutrifft, so giebt es uns ein Verständnis der Reparation dieser Teile; allerdings scheint auch hierbei nicht ausgeschlossen, daß noch von außen zuwandernde Elemente sich

beteiligen; jedenfalls bedarf es auch für diese Fälle erneuter Untersuchung.

Was endlich die Arbeiten über Regenerationsvorgänge bei anderen Oligochäten als Regenwürmern anbetrifft, so finden sich solche, die auch histogenetische Angaben geben, aus früheren Jahren fast gar keine, erst in letzter und allerjüngster Zeit haben sich derartige Abhandlungen gemehrt. Das Gleiche können wir ja übrigens bei allen Tiergruppen konstatieren; man ist erst seit relativ kurzer Zeit darangegangen, die Herkunft der beim Wiederaufbau verlorener Partien des tierischen Körpers beteiligten Elemente zu studieren. Wir beschränken uns auch hier wieder auf das, was von der Neubildung des Vorderdarmes und der vordersten Nervencentren handelt.

Man kann an der Stelle die Untersuchungen von SEMPER (76) über die Knospung der Naiden in Betracht ziehen. Nach diesem Forscher entsteht bei den Anneliden allgemein der mediane Teil des Bauchmarkes aus einer Verdickung des Ektoderms; diesem Teile gesellen sich jederseits mesodermale Anlagen bei, welche die seitlichen Partien des Bauchstranges bilden. In der Knospungszone der Naiden nun, die aus einem vorderen Abschnitt, der Rumpfzone des künftigen Vordertieres, und einem hinteren Abschnitt, der Kopfzone des künftigen Hintertieres, besteht, entwickelt sich das Nervensystem der Kopfzone, die wir allein zu betrachten haben, in folgender Weise: Diese Kopfzone enthält nicht nur den Schlundring, sondern auch die vordersten Bauchmarkganglien. Der alte Bauchstrang wächst nun aus, in die Kopfzone hinein; eine mediane Ektodermverdickung tritt nicht auf; das einwachsende Bauchmark umgreift mit 2 Schenkeln den neu entstehenden Schlund; andere Elemente, vom „Kopfkeimstreifen“, der in letzter Linie vom Ektoderm abstammt, herkommend, gesellen sich hinzu, der respektive Anteil ist jedoch nicht genau zu erkennen; die Schlundkommissuren vereinigen sich dorsal zum Gehirnganglion, zu dessen Aufbau jedoch wesentlich noch paarige seitliche Ektodermeinstülpungen (Sinnesplatten) beitragen; das Gehirnganglion ist also doppelten Ursprunges. Der Kopfdarm entsteht in gleich komplizierter Weise: der ventrale oder neurale Teil geht aus dem alten Darne hervor, der dorsale oder cardiale aber bildet sich aus 2 Seitenwülsten der Kopfkeimstreifen (den Kiemengängen).

KENNEL (82) untersuchte die Knospungsvorgänge bei *Ctenodrillus pardalis*, welche ganz ähnlich denen der Naiden verlaufen; allein das Nervensystem liegt hier zeitlebens in der Epidermis. Die

Anlage des Gehirnganglions tritt isoliert vom Bauchmark in Form zweier Centren der Zellvermehrung in der Epidermis des Kopflappens auf. Ob das Bauchmark der Kopfzone und die Kommissuren durch Vermehrung und Auswachsen der alten nervösen Teile oder von den Ektodermzellen der Knospungszone in situ gebildet werden, kann wegen der Lage der Organe in der Epidermis selbst nicht mit Sicherheit entschieden werden. Der Schlunddarm entsteht aus paarigen seitlichen Ektodermeinstülpungen.

VEJDOVSKÝ (84) beschreibt die Teilungsvorgänge bei *Aeolosoma tenebrarum*, jener höchst einfach gebauten Oligochätenform, deren Nervensystem im wesentlichen bloß aus einem mit der Epidermis stets zusammenhängenden Gehirnganglion besteht. Auch bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung entsteht dieses als Epiblastverdickung; der vorderste Darmabschnitt, der Pharynx, geht ebenfalls aus einer Ektodermeinstülpung hervor.

Dies sind nun alles Vorgänge, die sich bei ungeschlechtlicher Vermehrung abspielen; eigentliche Regenerationserscheinungen haben an demselben Objekte wie SEMPER in jüngster Zeit RIEVEL (96) und HEPKE (96) studiert. Nach RIEVEL entsteht der Vorderdarm bei den Naiden gleich wie bei Regenwürmern aus dem Mitteldarmepithel, ist also entodermaler Abkunft, eine Ektodermeinstülpung tritt nicht auf. Bevor eine neue Mundöffnung sich gebildet hat, zeigt sich bereits wieder ein Schlundring, von dem das untere Schlundganglion vermutlich durch Vermehrung der alten Ganglienzellen entsteht, während das obere Schlundganglion aus einer Einwucherung des Körperepithels hervorgeht; ob die Kommissuren dabei (wie SEMPER will) auch beteiligt sind, läßt er unentschieden; über die Herkunft der letzteren selbst wird nichts angegeben.

HEPKE (96) ist, wie er in einer vorläufigen Mitteilung ankündigt, zu ganz anderen Resultaten gelangt. Nach ihm bildet das neue Ektoderm, ein Produkt der alten Epidermiszellen, am Vorderende eine anfangs ein-, später mehrschichtige Kappe, aus der alle zu regenerierenden Gebilde in letzter Instanz ihren Ursprung nehmen, so vor allem auch der Vorderdarm, zu dessen Bildung der alte Darm nur ganz wenig beiträgt. Der gesamte Nervenapparat entsteht aus dem Ektoderm, das Gehirnganglion aus 2 knospenartigen Verdickungen der Kappe, die sich später vereinigen, die beiden Schlundkommissuren als wulstartige Ektodermverdickungen, das fehlende Stück des Bauchmarkes als unpaare, stärkere neurale Anlage. Die cerebrale und neurale Anlage ent-

stehen zuerst, die der Kommissuren später. Das alte Bauchmark produziert keine neuen Zellen. Wenn nun schon die widersprechenden Angaben SEMPER's, wenigstens ihre Verallgemeinerung gleich nach ihrer Publikation stark angegriffen wurden, und es auch nicht ausgemacht erscheint, daß die Prozesse der Knospung und der Regeneration gleich verlaufen, herrscht eben unter diesen jüngst geltend gemachten Anschauungen wieder eine solche Differenz, daß ein Vergleich allgemeinerer Natur über die Regeneration des Vorderendes der Oligochäten zur Zeit unmöglich ist.

Die kurze Mitteilung v. WAGNER's (97) dagegen über die Regeneration des Vorderdarmes von Lumbriculus stimmt in ihrem Resultate sehr mit meinen Beobachtungen beim Regenwurm. Auch beim Lumbriculus tritt eine trichterförmige Einsenkung der Epidermis auf, wodurch ein Stomodaeum gebildet wird. Es ist diese Angabe um so wichtiger, als gerade die früher durch v. WAGNER (93) gemachte Mitteilung im gegenteiligen Sinne bei den verschiedensten Gelegenheiten als typisches Beispiel eines Gegensatzes zwischen regenerativer und embryonaler Entwicklung citiert wurde.

Schließlich hätten wir noch jene Arbeiten zu betrachten, die von der Regeneration von Hinterenden bei Oligochäten reden. Auch diese Untersuchungen sind größtenteils jüngsten Datums, manche erst in Form vorläufiger Mitteilungen publiziert. Wir wollen uns aber gar nicht näher darauf einlassen, denn als Endresultat ergibt sich auch hier, daß die Ansichten sehr auseinandergehen. Nur einiges sei zum Beweise angeführt.

Wenn wir einmal die Arbeit von BÜLOW (83) über die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbriculus hierher rechnen, so sehen wir durch seine Beobachtungen wie durch die späteren von RANDOLPH (92) über das regenerierende Schwanzende im wesentlichen dargethan, daß diese Vorgänge ganz ähnliche sind wie die der embryonalen Entwicklung, insofern wenigstens die Organe bei der Regeneration von Elementen abstammen, deren Abkunft auf dieselben Keimblätter zurückzuführen ist, denen die gleichen Organe bei ihrer embryonalen Anlage den Ursprung verdanken. RANDOLPH konstatiert auch die Bildung eines ektodermalen Enddarmes, eines Proctodaeums. Mit diesen Resultaten stehen die Angaben MAKAROW's (95), der die Bildung neuer Segmente bei Tubifex studierte, nicht im Einklang, und ebensowenig die von RIEVEL (96), der für Nais wie für die Regenwürmer die Bildung des Enddarmes aus dem Mitteldarmepithel ohne Beteiligung des Ektoderms beschreibt.

Nach HEPKE (96) endlich entsteht auch am Schwanzende bei der Regeneration der Naiden alles in letzter Linie aus dem Ektoderm, resp. der Epidermis.

MICHEL (96) kommt für *All. foetida* zu einem im Grunde ähnlichen Resultate wie HEPKE, da auch hier alles aus den wuchernen Ektodermzellen gebildet werden soll und die entsprechenden alten Gewebe sich eigentlich gar nicht an der Regeneration ihresgleichen bethätigen. Daß beim Regenwurm das Bild der Regeneration am Schwanzende ein wesentlich anderes ist als am Vorderende, kann man sich schon bei flüchtiger Betrachtung einiger Präparate klar machen. Nach MICHEL findet am Hinterende bei Beginn der Regeneration keine Zuwanderung von Leukocyten statt, sondern eher das Gegenteil. So hat man es wohl hier nicht mit dem Narbengewebe zu thun, das am regenerierenden Vorderende die Erkenntnis der Vorgänge außerordentlich erschwert und verdunkelt. Im übrigen will ich mich nicht auf Näheres einlassen, da die ausführliche Arbeit MICHEL's erst publiziert werden wird.

Im ganzen aber können wir schließen, daß angesichts solch widersprechender Angaben nur innerhalb der Gruppe der Oligochäten es wohl nicht an der Zeit ist, allgemeine Vergleiche oder theoretische Ausführungen an unsere Untersuchung zu knüpfen. Was für die Erkenntnis der Regenerationserscheinungen vor allem not thut, sind weitere eingehende Beobachtungen; theoretische Auslassungen darüber existieren gegenwärtig¹⁾.

Nun bleibt mir nur noch eine angenehme Pflicht übrig, nämlich die, meinem verehrten Chef und Lehrer, Herrn Prof. Dr. ARNOLD LANG für all das Interesse und die gütige Unterstützung, die er mir auch bei dieser Arbeit reichlich zu teil werden ließ, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

1) Vergleiche mit Regenerationserscheinungen bei Wirbeltieren sind hier ganz weggelassen worden; es finden sich aber mancherlei Anklänge, so namentlich bei der Regeneration der Epidermis. Ich verweise vor allem auf die Abhandlung von BARFURTH, Zur Regeneration der Gewebe, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 37. Man könnte vielleicht in Uebereinstimmung mit dem dort Gegebenen das, was wir als jüngere Stadien der Regeneration bezeichneten, Vorstadien nennen und die eigentliche Regeneration erst mit dem Auftreten der Mitosen beginnen lassen; ich möchte jedoch hiervon absehen, solange es nicht sicher ist, daß nicht Elemente des Narbengewebes (spindelförmige Zellen) auch bei der eigentlichen Regeneration beteiligt sind.

Inzwischen hat KORSCHULT (Ueber das Regenerationsvermögen der Regenwürmer, Sitz.-Ber. d. G. z. Bef. der ges. Naturw. Marburg, Aug. 1897) nachgewiesen, daß die Regenerationsfähigkeit der Regenwürmer bedeutend größer ist als von mir früher angegeben wurde. Der Widerspruch in den Beobachtungen läßt sich zu einem guten Teil auf die merkwürdige Thatsache zurückführen, daß ganz kleine Teilstücke des Regenwurmkörpers viel leichter ein umfangreiches Regenerat des Vorderendes liefern als größere Stücke, z. B. ganze hintere Hälften. Dadurch wird nun natürlich das von mir über diesen Punkt auf S. 589 Geäußerte hinfällig; was aber sonst gegenüber RIEVEL betont wurde, speziell jene Fälle betreffend, in denen keine neuen Segmente gebildet werden, bleibt davon unberührt.

Seitdem das Manuskript zum Drucke abgesandt worden, sind auch sonst noch eine Reihe von Abhandlungen über Regenerationsvorgänge und Verwandtes bei Oligochaeten erschienen, Arbeiten, auf die ich hier nicht mehr eintreten kann; sie seien nur der Vollständigkeit halber zitiert:

- M. VON BOCK, Ueber die Knospung von *Chaetogaster diaphanus*. Jen. Zeitschr., Bd. 31, 1897.
 E. JOEST, Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entwickelungsmech., Bd. 5, 1897.
 T. H. MORGAN, Regeneration in *Allolobophora foetida*. Arch. f. Entwickelungsmech., Bd. 5, 1897.
 P. HEPKE, Ueber histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprozessen der Naiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 63, 1897.

Citierte Litteratur.

- 93 APÁTHY, H, Ueber die Muskelfasern von *Ascaris*, nebst Bemerkungen über die von *Lumbricus* und *Hirudo*. Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. 10, 1893, S. 36—73 und 319—361.
 92 BEDDARD, F. E., Researches into the embryology of the Oligochaeta. I. On certain points in the development of *Acanthodrilus multiporus*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 33, 1892, p. 497—540.
 95 BEDDARD, F. E., A monograph of the order of Oligochaeta. Oxford 1895.
 91 BENHAM, W. BL., Report on an earthworm collected for the Natural History Department of the British Museum, by EMIN Pasha, in Equatorial Africa. Journ. of the Roy. Micr. Soc., 1891, p. 161—168.
 92 BENHAM, W. BL., Notes on two *Acanthodriloid* earthworms from New Zealand. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 33, 1892, p. 289—312.
 86 BERGH, R. S., Die Entwicklungsgeschichte der Anneliden mit besonderer Rücksicht auf das sog. mittlere Keimblatt und Centralnervensystem. Kosmos, Bd. 2, 1886, S. 401—418.

- 90 BERGH, R. S., Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. I. Zur Entwicklung und Differenzierung des Keimstreifens von *Lumbricus*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 50, 1890, S. 469—526.
- 95 BERGH, R. S., Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden 1895.
- 81 BUČINSKY, P., Ueber die Entwicklung des Regenwurmes. Zapisk. novorow. Obsch. Est. Odessa, VII, 1881. (Russisch.)
- 83 BÜLOW, C., Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von *Lumbriculus variegatus*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 39, 1883, S. 64—96.
- 90 CERFONTAINE, P., Recherches sur le système cutané et sur le système musculaire du *Lombric terrestre*. Arch. de biol., T. 10., 1890, p. 327—428.
- 92 CERFONTAINE, P., Contribution à l'étude du système nerveux central du *Lombric terrestre*. Bull. Acad. Belg., T. 24, 1892, p. 742—752.
- 69 CLAPARÈDE, Ed., Histologische Untersuchungen über den Regenwurm (*Lumbricus terrestris* LINNÉ). Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 19, 1869, S. 563—624.
- 91 CUÉNOT, L., Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. Arch. de zool. exp., Sér. II, T. 9, 1891, p. 13—90, 365—475, 593—670.
- 85 FIELDE, A., Observations on tenacity of life and regeneration of excised parts in *Lumbricus terrestris*. Proceed. of the Ac. of nat. sc. of Philadelphia, 1885, p. 20—23.
- 88 FRIEDLÄNDER, B., Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems von *Lumbricus*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 47, 1888, S. 47—84.
- 95 FRIEDLÄNDER, B., Ueber die Regeneration herausgeschnittener Teile des Centralnervensystems von Regenwürmern. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 60, 1895, S. 249—283.
- 92 GREENWOOD, M., On the retractile cilia in the intestine of *Lumbricus terrestris*. Journ. of Physiol., Vol. 13, 1892, p. 239—259.
- 87 GROBBEN, C., Die Pericardialdrüse der Opisthobranchier und Anneliden. Zool. Anz., Bd. 10, 1887, S. 479—481.
- 88 GROBBEN, C., Die Pericardialdrüse der chätopoden Anneliden. Sitzungsber. der K. Akad. der Wiss. in Wien, Bd. 97, 1888, S. 250—263.
- 89 HALLER, B., Beiträge zur Kenntnis der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. CLAUS, Arb. aus dem zool. Inst. Wien, Bd. 8, 1889, S. 175—312.
- 76 HATSCHKE, B., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Anneliden. Sitzungsber. der K. Akad. der Wiss. in Wien, Bd. 74, 1876, S. 1.
- 78 HATSCHKE, B., Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. aus dem zool. Inst. Wien, Bd. 1, 1878, S. 277—404.
- 88 HEIDENHAIN, R., Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. PFLÜGER'S Arch. für die ges. Phys., Bd. 43, Suppl., 1888.

- 96 HEPKE, P., Zur Regeneration der Naiden. Zool. Anz., Bd. 19, 1896, S. 513—516.
- 96 HESCHELER, K., Ueber Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. Jen. Zeitschr., Bd. 30., 1896, S. 177—290.
- 94 HESSE, R., Zur vergleichenden Anatomie der Oligochäten. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. 58, 1894, S. 394—439.
- 95 KENG, LIM BOON., On the coelomic fluid of Lumbricus terrestris. Phil. Transact., Vol. 186 B, 1895, p. 383—399.
- 82 KENNEL, J., Ueber Ctenodrilus pardalis CLAP. SEMPER, Arb. aus dem zool. Inst. Würzburg, Bd. 5, 1882, p. 373—427.
- 79 KLEINENBERG, N., The development of the earthworm, Lumbricus trapezoides DUGÈS. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 19, 1879, p. 206—244.
- 95 KORSCHULT, E., Transplantationsversuche an Regenwürmern. Sitzungsber. d. G. z. Beförd. d. ges. Naturw. Marburg, Dezember 1895, S. 1—11.
- 71 KOWALEVSKY, A., Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg, Sér. VII, T. 16, 1871.
- 85 KÜKENTHAL, W., Ueber die lymphoiden Zellen der Anneliden. Jen. Zeitschr., Bd. 18, 1885, S. 319—364.
- 95 LANGDON, F., The sense organs of Lumbricus-Agricola HOFFM. Journ. of Morph., Vol. 11, 1895, p. 193—232.
- 92 LENHOSSÉK, M. v., Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei Lumbricus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 39, 1892, S. 102—136.
- 64 LEYDIG, FR., Vom Bau des tierischen Körpers. Tübingen 1864.
- 64a LEYDIG, FR., Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.
- 95 MAKAROW, N. N., Bildung neuer Segmente bei Oligochäten. Zool. Anz., Bd. 18, 1895, S. 195—196.
- 96 MICHEL, A., Sur le bourgeon de régénération caudale chez les Annélides. Comptes rendus, T. 123, p. 1015—17 u. 1080—82.
- 97 MICHEL, A., Recherches sur la régénération chez les Annélides. Compt. rend. soc. de biol., Sér. X, T. 4, 1897, p. 283.
- 95 MORGAN, T. H., A study of metamerism. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 37, 1895, p. 395—476.
- 87 NANSEN, F., The structure and combination of the histological elements of the central nervous system. Bergens Mus. Aarsberetning f. 1886. 1887, p. 27—214.
- 96 OBERSTEINER, H., Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane. Leipzig und Wien 1896.
- 95 PFLÜCKE, M., Zur Kenntnis des feineren Baues der Nervenzellen bei Wirbellosen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 60, 1895, S. 500—542.
- 78 POWER, D'ARCY, On the endothelium of the body-cavity and blood-vessels of the common earthworm. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 18, 1878, p. 158—161.
- 95 RACOVITZA, E. G., Sur le rôle des Amibocytes chez les Annélides polychètes. Comptes rendus, T. 120, 1895, p. 464—467.

- 96 RACOVITZA, E. G., Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides polychètes. Arch. zool. expér., Sér. III, T. 4, 1896, p. 133—343.
- 92 RANDOLPH, H., The regeneration of the tail in Lumbriculus. Journ. of Morph., Vol. 7, 1892, p. 317—344.
- 92 RETZIUS, Graf G., Das Nervensystem der Lumbricinen. Biol. Untersuchungen, Neue Folge Bd. 3, 1892.
- 96 RIEVEL, H., Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 62, 1896, S. 289—341.
- 85 ROHDE, E., Die Muskulatur der Chätopoden. Zool. Beiträge von A. SCHNEIDER, Bd. 1, 1885, S. 164—205.
- 96 ROHDE, E., Ganglienzellkern und Neuroglia. Ein Kapitel über Vermehrung und Wachstum von Ganglienzellen. Arch. für mikr. Anat., Bd. 47, S. 121—135.
- 93 ROSA, D., Revisione dei Lumbricidi. Mem. R. Accad. Torino, T. 43, 1893, p. 399—476.
- 95 ROSA, D., I linfociti degli Oligocheti. Mem. R. Accad. Torino, T. 46, 1895, 149—178.
- 89 ROULE, L., Études sur le développement des Annélides et en particulier d'un Oligochète limicole marin (*Enchytraeoides Marionii*). Ann. Sc. nat., Sér. VII, T. 7, 1889, p. 107—442.
- 96 SCHNEIDER, GUIDO, Ueber phagocytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 61, 1896, S. 363—392.
- 76 SEMPER, C., Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. III. Strobilation und Segmentation. SEMPER, Arb. a. d. zool. Inst. Würzburg, Bd. 3, 1876, S. 115—404.
- 86 UDE, H., Ueber die Rückenporen der terricolen Oligochäten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 43, 1886, S. 87—143.
- 84 VEJDOVSKÝ FR., System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884.
- 88-92 VEJDOVSKÝ, FR., Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888—1892.
- 83 VIGNAL, W., Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques Invertébrés. Arch. zool. expér., Sér. II, T. 1, 1883, p. 267—412.
- 88 VOGT, C., und YUNG, E., Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Bd. 1, Braunschweig 1888.
- 93 WAGNER, F. v., Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Biol. Centralbl., Bd. 13, 1883, S. 287—296.
- 97 WAGNER, F. v., Zwei Worte zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarmes bei Lumbriculus. Zool. Anz., Bd. 20, 1897, S. 69—70.
- 92 WAWRZIK, ED., Ueber das Stützgewebe des Nervensystems der Chätopoden. Zool. Beitr. von A. SCHNEIDER, Bd. 3, 1892, S. 107—127.
- 89 WILSON, ED. B., The embryology of the earthworm. Journ. of Morph., Vol. 3, 1889, p. 387—462.
-

Figurenerklärung.

<i>Bl</i>	Blutgefäß.
<i>Bm</i>	Bauchmark.
<i>BmH</i>	Bauchmarkshüllen.
<i>BmHa</i>	äußere
<i>BmHm</i>	mittlere
<i>BmHi</i>	innere
	} Bauchmarkshülle.
<i>Bs</i>	Basalmembran.
<i>C</i>	Cuticula.
<i>Com</i>	Schlundkommissur.
<i>d</i>	dorsal.
<i>Dp</i>	Darmepithel.
<i>Drz</i>	Drüsenzelle.
<i>Ds</i>	Dissepiment.
<i>Ep</i>	Epidermis.
<i>Est</i>	Epidermiseinstülpung.
<i>G</i>	Gehirnganglion.
<i>Gkz</i>	Großkernige Zelle des Regenerationsgewebes (Regenerationszelle).
<i>Lm</i>	Längsmuskelschicht.
<i>Lz</i>	Lymphzelle.
<i>M</i>	Mitose.
<i>Ng</i>	Narbengewebe.
<i>Ph</i>	Pharynx.
<i>rBm</i>	regeneriertes Bauchmark.
<i>rDp</i>	„ Darmepithel.
<i>rEp</i>	„ Körperepithel.
<i>Rg</i>	Regenerationsgewebe = Narbengewebe + Regenerationszellen.
<i>Rm</i>	Ringmuskelschicht.
<i>Spz</i>	spindelförmige Zelle des Narbengewebes.
<i>V</i>	verdickte Partie der regenerierten Epidermis = Spitze des Prostomiums.
<i>v</i>	ventral.
<i>ZA</i>	Zellanhäufungen im alten Bauchmarke.

Alle Figuren, ausgenommen Fig. 31 und 32, sind mit der Camera gezeichnet.

Tafel XXI.

Fig. 1. Junges Regenerationsstadium von *Allolobophora terrestris*, 41 $\frac{1}{2}$ Stunden nach der Operation (März). Das Narbengewebe schließt die Wundfläche gegen außen ab. Darm noch nicht zurückgezogen. Die neue Epidermis beginnt bereits über das Narbengewebe hinüberzuziehen. Sagittaler Längsschnitt. x = Stelle, wo Epidermis von der Basalmembran abgehoben. Vergr. 25 mal.

Fig. 2. Einzelne Lymphzellen und Pakete von solchen, in der Nähe der Wundstelle gelegen. *All. caliginosa*, 24 Stunden nach der Operation. Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 3. Zellanhäufung an der Wand eines Blutgefäßes, das von einem Dissepiment herkommt. *All. terrestris* (8 Stunden). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 4. Lymphzellen und spindelförmige Zellen des Narbengewebes. *All. terrestris* (21 Stunden). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 5. Ein Stück Narbengewebes, in dem alle Lymphzellen mit gelbbraunen Körnchen beladen sind. *All. terrestris* (39 Stunden). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 6. Stück Narbengewebe mit den S. 535 beschriebenen hellen Zellen (Z). *All. caliginosa* (24 Stunden). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 7. Regenerationsstadium von 4 Tagen von *Lumbricus herculeus* (Juli). Epidermis regeneriert, Darm zurückgezogen und geschlossen. Sagittaler Längsschnitt. x wie in Fig. 1. Vergr. 25 mal.

Tafel XXII.

Fig. 8. Uebergangsstelle der neuen Epidermis in die alte, ungefähr die Stelle x in Fig. 1 und 7. Weiteres siehe S. 535. Drüsenzellen gelb. *All. terrestris* (65 Stunden). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 9. Zur Demonstration des Verhaltens der Bauchmarkshüllen, insbesondere der innersten Neurilemmscheide (schwarz). Darm atypisch, noch nicht zurückgezogen. *All. terrestris* (7 Tage, Juli). Vergr. ca. 100 mal.

Fig. 10. Ende des Bauchmarkes an der Wundstelle auf einem frühen Stadium. Dasselbe mit einer Kappe von Narbengewebe bedeckt. *All. terrestris* (41 $\frac{1}{2}$ Stunden). Vergr. ca. 130 mal.

Fig. 11. Regenerierte Epidermis und Narbengewebe in der Uebergangszeit zu älteren Regenerationsstadien. Die Zellen liegen an dieser Stelle sehr locker. Erstes Erscheinen von großkernigen Zellen im Narbengewebe. *All. terrestris* (7 Tage, Juli). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 12. Typus des Regenerationsgewebes (Narbengewebes mit großkernigen Zellen [Regenerationszellen]), Auswanderung von Epidermiszellen. *L. herculeus* (11 Tage, Juni). Sagittaler Längsschnitt. Vergr. ca. 280 mal.

Fig. 13. Von demselben Individuum ein Stück regenerierter Epidermis mit vielen Mitosen. Epidermis tangential geschnitten. Vergr. ca. 400 mal.

Tafel XXIII.

Fig. 14. Gebilde aus Epidermiszellen bestehend, im Narbengewebe gelegen. Siehe S. 540. *L. herculeus* (11 Tage). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 15. Ein solches Gebilde in Abschnürung aus der Epidermis begriffen. *L. herculeus* (11 Tage). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 16. Häufung von großkernigen Zellen in der alten Ringmuskelschicht in der Nähe des Regenerates. *L. herculeus* (10 Tage). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 17. Dasselbe in der Längsmuskelschicht. *L. herculeus* (11 Tage). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 18. Hineinwachsen der Nervenfasern ins Regenerationsgewebe. Dunkle Stellen am Ende des alten Bauchmarkes (Degenerationserscheinungen?). *L. herculeus* (11 Tage), fixiert mit FLEMING'S Fl. Vergr. ca. 60 mal.

Fig. 19. Auch zur Demonstration des Hineinwachsens der Nervenfasern und zugleich der Zellanhäufungen im alten Bauchmarke. Letztere gehen ebenfalls ins Regenerat hinein. Die Zellanhäufungen erscheinen bei dieser Vergrößerung als dunkle Flecke, Mitosen deutlicher. *L. herculeus* (11 Tage). Vergr. ca. 100 mal.

Fig. 20. Regenerationsstadium von 11 Tagen von *L. herculeus* (Juni). Man beachte die Zellnester, die an 2 Orten im alten Bauchmarke zu sehen sind. Sagittaler Längsschnitt. Vergr. 25 mal.

Fig. 21. Zellanhäufung im alten Bauchmarke mit 3 Mitosen. *L. herculeus* (11 Tage). Vergr. ca. 280 mal.

Tafel XXIV.

Fig. 22. a Zellen und Mitosen aus den Anhäufungen im alten Bauchmarke. b Zellen und Mitosen aus der neuen Epidermis. c Zellkerne und Mitosen von den verschiedensten Teilen des Regenerationsgewebes (Regenerationszellen). *L. herculeus* (11 Tage). Vergr. ca. 500 mal.

Fig. 23. Regenerationsstadium von 19 Tagen von *All. terrestris* (Januar). Erste Anlage des Centralnervensystems, Gehirnganglion und eine Schlundkommissur sichtbar. Sagittaler Längsschnitt. Vergr. 25 mal.

Fig. 24. Dasselbe. Neue nervöse Teile in der Medianlinie getroffen. Vergr. 25 mal.

Fig. 25. Stärker vergrößerte Partie desselben Objektes. Anlage eines Stückes des neuen Bauchmarkes. Vergr. ca. 350 mal.

Fig. 26. Regenerationsstadium von 13 Tagen von *All. caliginosa* (Juni). Anlage des Centralnervensystems, Auswanderung und Zuwanderung der Epidermiszellen. Sagittaler Längsschnitt. Vergr. ca. 130 mal.

Tafel XXV.

Fig. 27. Ein Stück Gehirnanlage des gleichen Individuums (s. Fig. 26). Zelle mit sehr großem Kern, wie solche sonst nur in der Epidermis zu finden. Vergl. Fig. 28. Vergr. ca. 500 mal.

Fig. 28. Dasselbe Objekt. Regenerierte Epidermis mit Zellen mit sehr großem Kerne. Vergr. ca. 500 mal.

Fig. 29. Querschnitt durch die Spitze eines Regenerates von *All. terrestris*, 20 Tage (November). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 30. Querschnitt durch eine tiefer gelegene Partie desselben Objektes. Anlage des Gehirnganglions und der Schlundkommissuren. Vergr. ca. 100 mal.

Fig. 31 u. 32. Schematische Figuren zur Darstellung der Anlage des regenerierten nervösen Centralorganes (blau). Beziehungen zum geschlossenen Darm und zur Epidermiseinstülpung. Fig. 31 Ansicht von der Seite, Fig. 32 von oben.

Fig. 33. Regenerationsstadium von 15 Tagen von *All. terrestris* (Juni), Centralnervensystem angelegt, Epidermiseinstülpung. Sagittaler Längsschnitt. Vergr. 25 mal.

Fig. 34. Regenerationsstadium von 18 Tagen von *L. herculeus* (Juli). Epidermiseinstülpung sehr stark, aber künstlich durch Zurückziehen des Darmes hervorgerufen. Sagittaler Längsschnitt. Vergr. 25 mal.

Fig. 35. Regenerationsstadium von 25 Tagen von *All. terrestris*, kurz vor dem Durchbruche des Darmes (November). Sagittaler Längsschnitt. Vergr. 40 mal.

Tafel XXVI.

Fig. 36. Vergrößerte Partie von Fig. 35. Berührungsstelle von Darm- und Körperepithel. Vergr. ca. 280 mal.

Fig. 37. Regenerationsstadium von 26 Tagen von *All. terrestris* (November). Erstes Stadium nach dem Durchbruche des Darmes. Regenerat grau; Epithel, soweit es von einer Cuticula bekleidet ist, blau. Letzteres gilt auch für die folgenden Figuren. Sagittaler Längsschnitt. Vergr. 25 mal.

Fig. 38. Dasselbe von *All. terrestris*, 22 Tage (Juni). Vergr. 25 mal.

Fig. 39. Wimperepithel mit basalem Saume aus dem Pharynx von *All. terrestris* (regeneriert). Vergr. Oel-Immersion ZEISS.

Fig. 40. Epithelzellen mit quergestreiftem Saume aus dem regenerierten Darne einer *All. terrestris* von 16 Tagen. Vergr. Oel-Immers. ZEISS.

Fig. 41. Regenerationsstadium von 25 Tagen von *All. terrestris* (August). Bereich der mit Cuticula bekleideten Epithelgebiete blau gezeichnet. Sagittaler Längsschnitt. Vergr. 25 mal.

Fig. 42. Regenerationsstadium von 21 Tagen von *All. terrestris*, jüngeres Exemplar (Juni). Regeneration beinahe vollendet. Hier waren nur 4 Segmente abgeschnitten und ebenso viele regeneriert worden. Der alte Pharynx, von dem ein großer Teil zurückblieb, drängt die Dissepimente weit nach hinten. Sagittaler Längsschnitt. Vergr. 25 mal.

Fig. 43. Vom gleichen Objekt. Uebergangsstelle von Mundhöhle und Pharynx. Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 44. Stück eines Querschnittes von *All. terrestris* von 20 Tagen nach der Operation (November). Bauchmark an der Uebergangsstelle ins Regenerat. Bilaterale Anordnung der Zellanhäufungen. Vergr. ca. 130 mal.



Fig. 1.



Fig. 2.

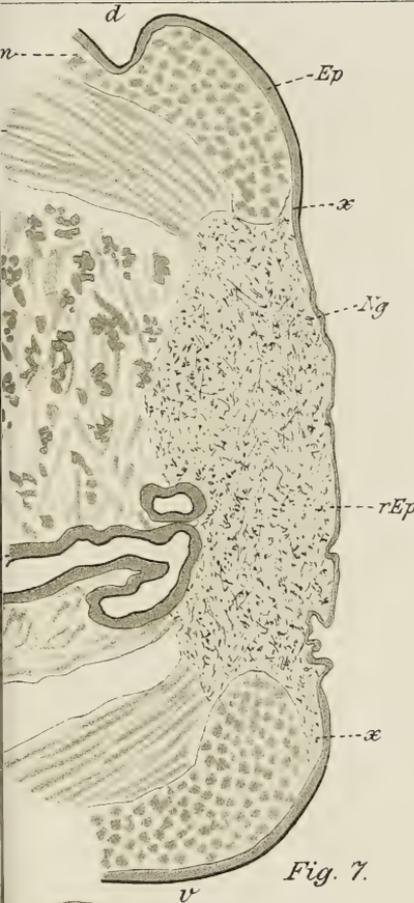


Fig. 7.

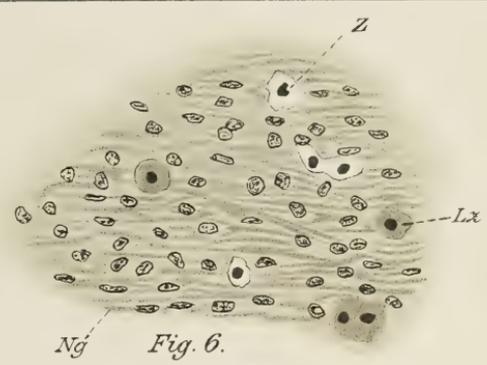


Fig. 6.

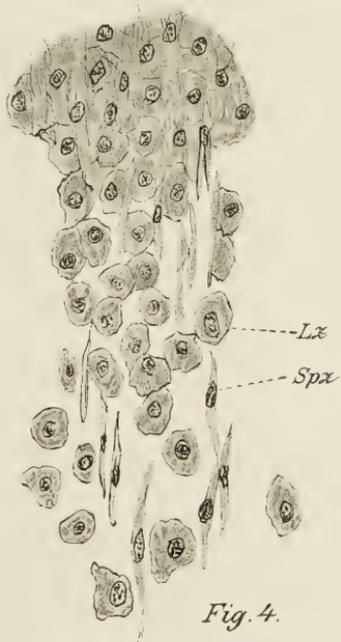


Fig. 4.



Fig. 3.

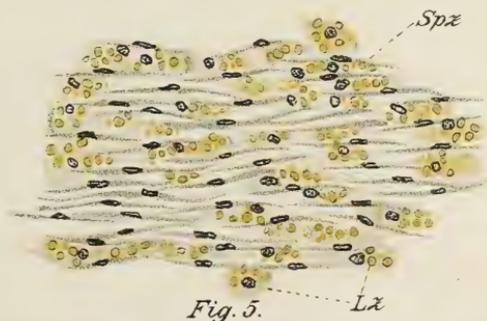


Fig. 5.

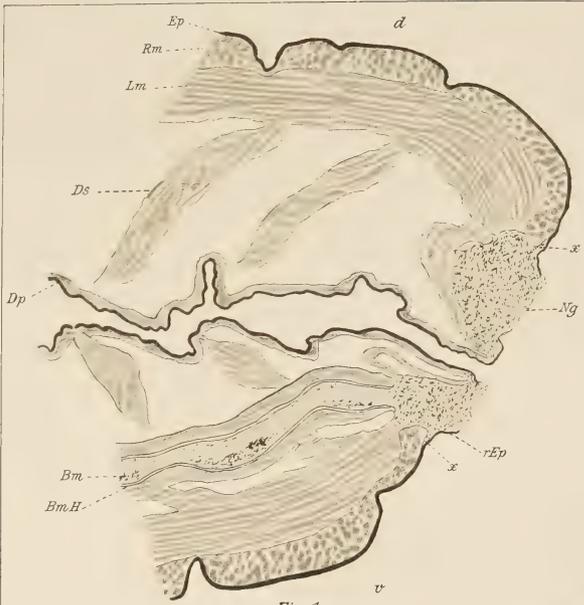


Fig. 1.

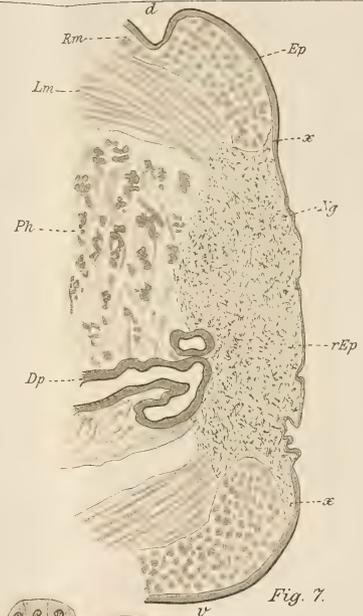


Fig. 7.

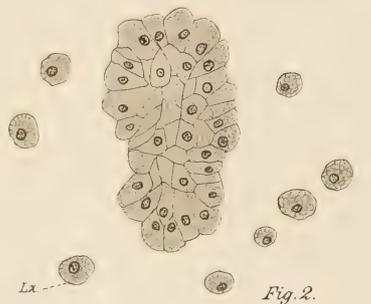


Fig. 2.

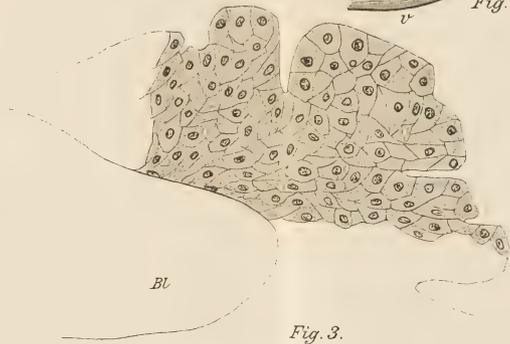


Fig. 3.

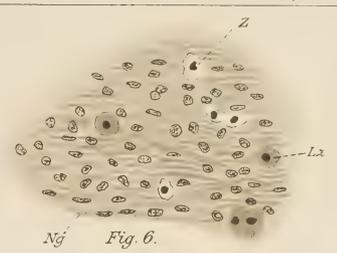


Fig. 6.

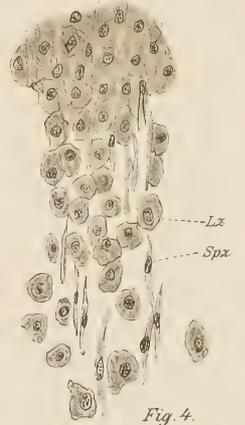


Fig. 4.

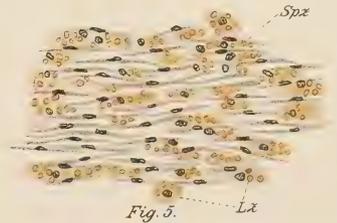


Fig. 5.

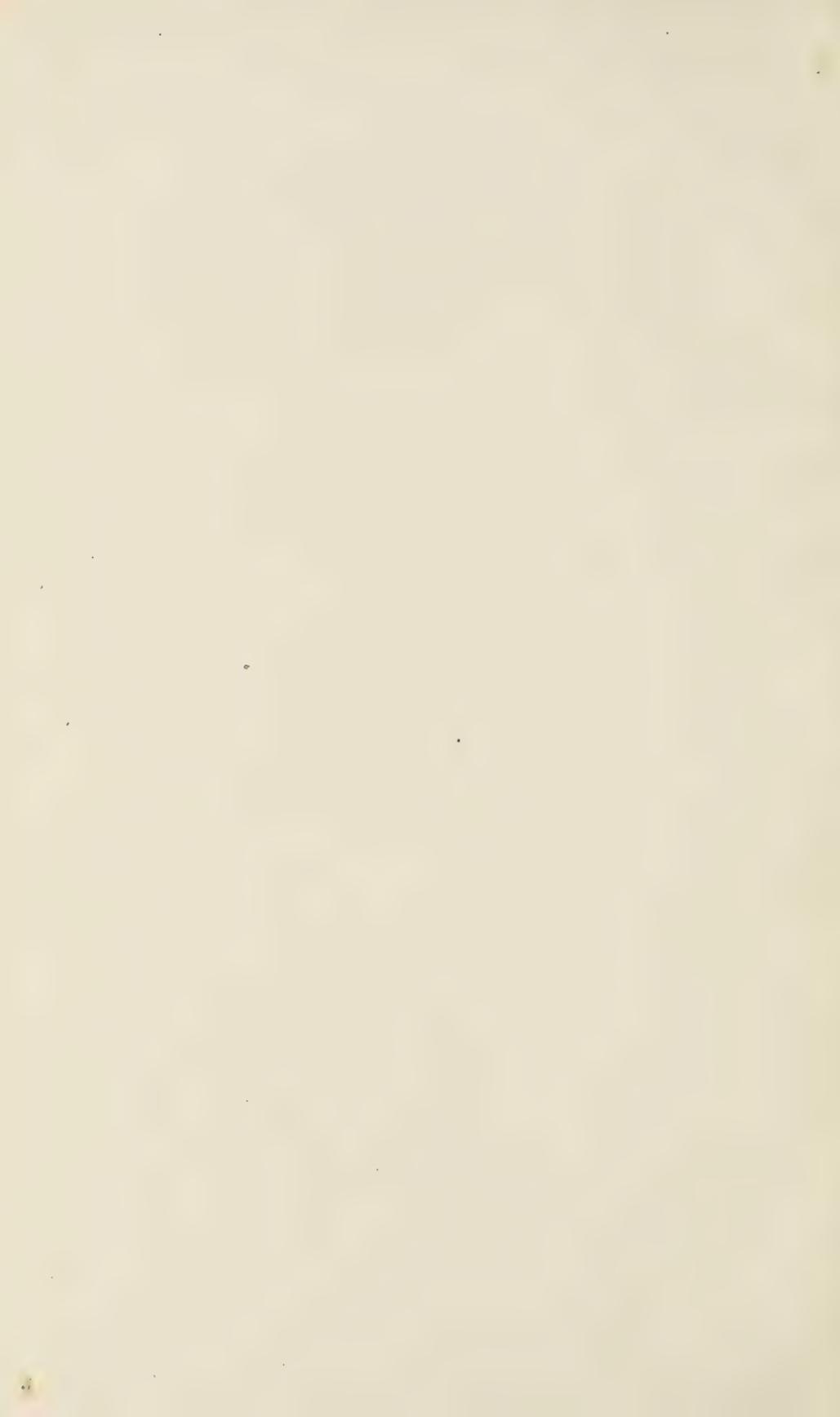




Fig. 8.

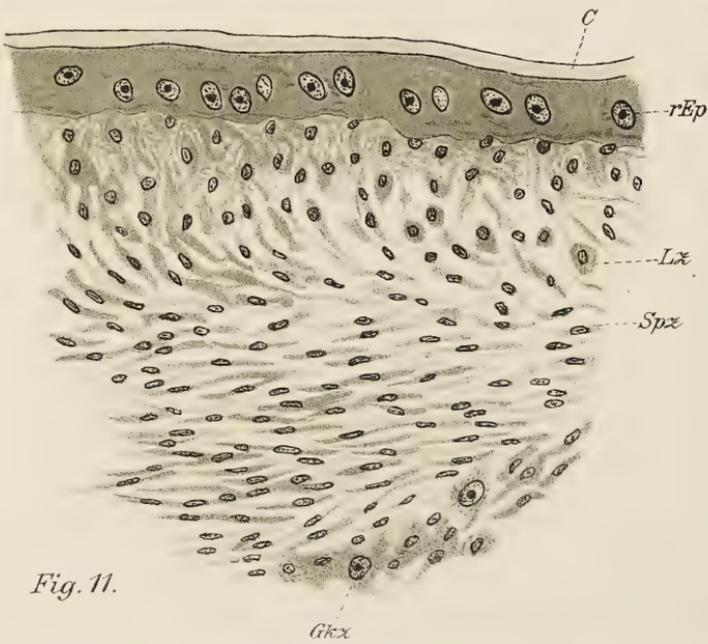
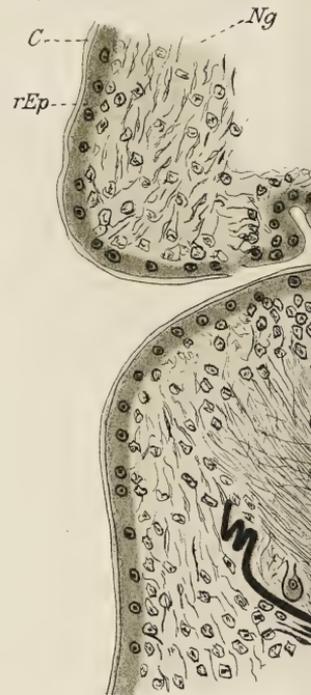
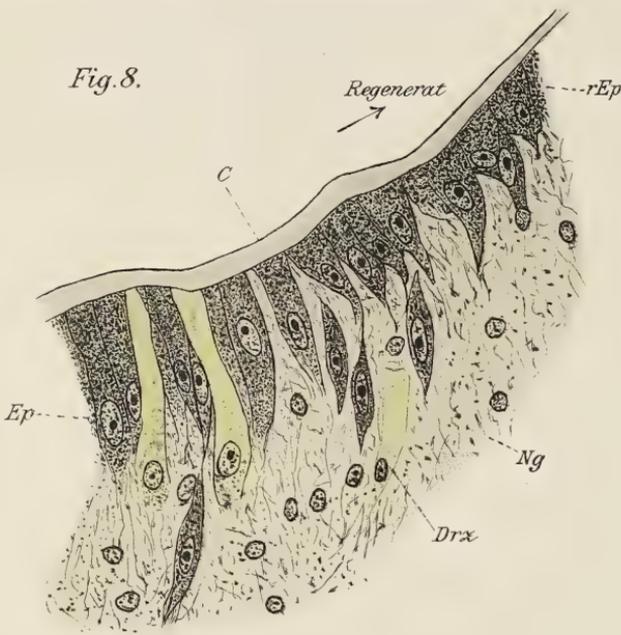


Fig. 11.



Fig. 9.



Fig. 10.

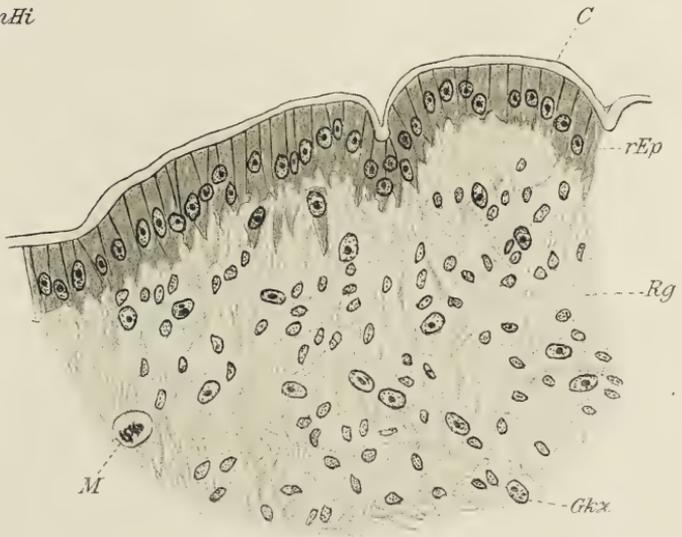
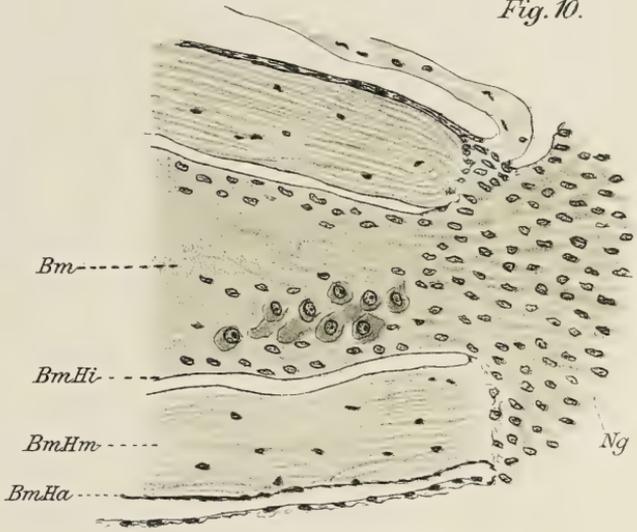


Fig. 13.

Fig. 12.

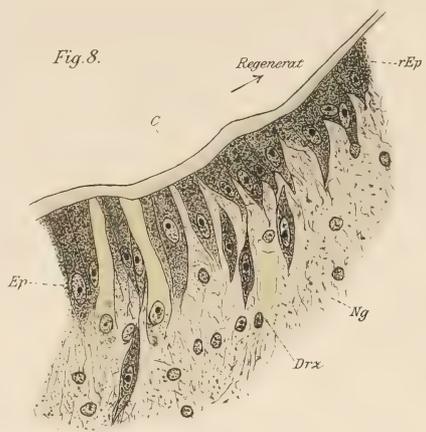


Fig. 8.

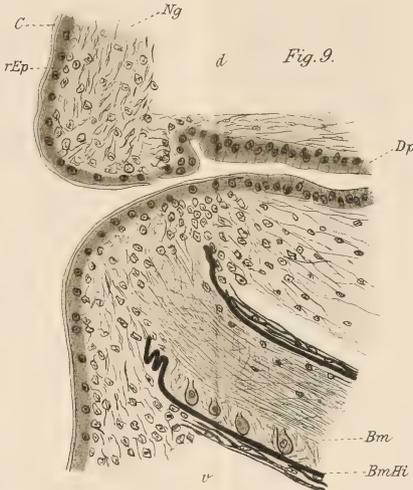


Fig. 9.

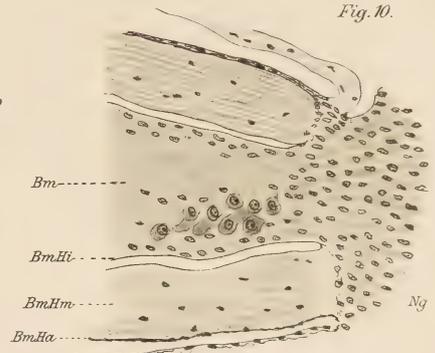


Fig. 10.

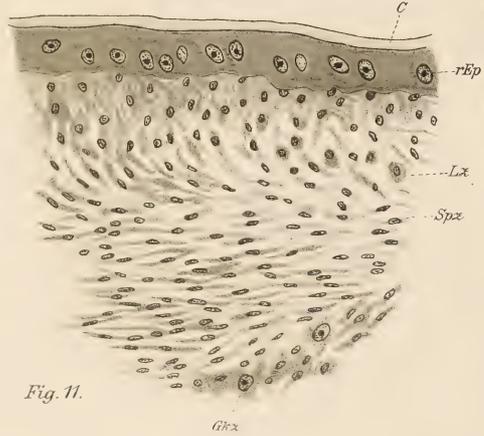


Fig. 11.



Fig. 13.

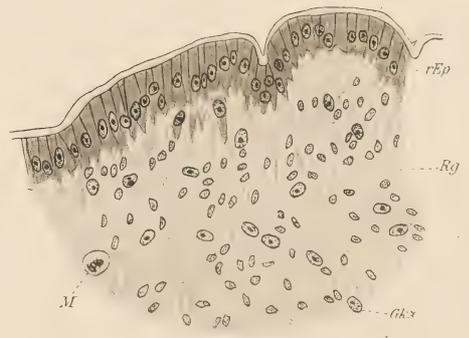


Fig. 12.

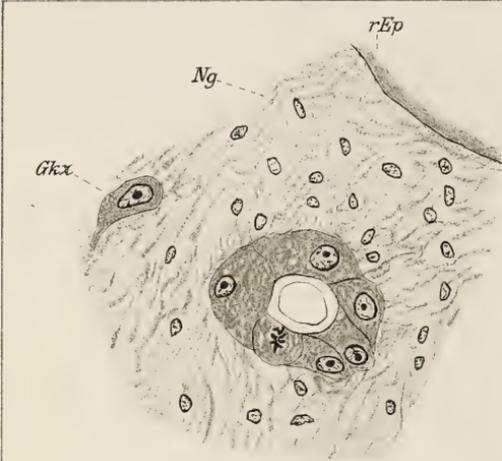


Fig. 14.

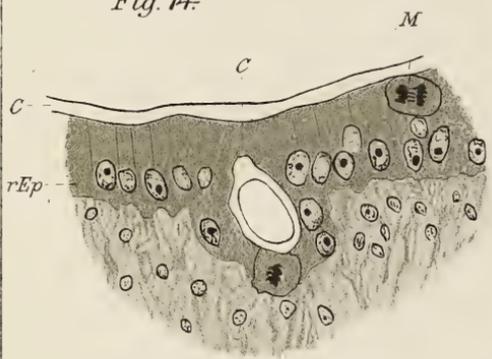


Fig. 15.

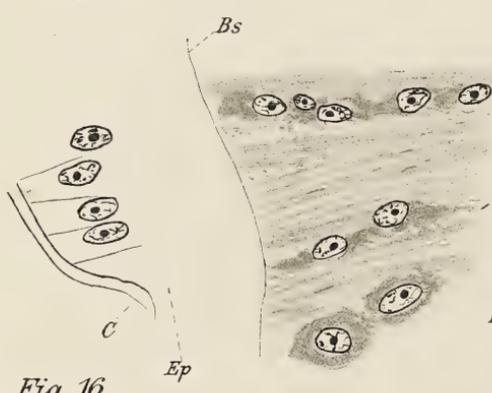
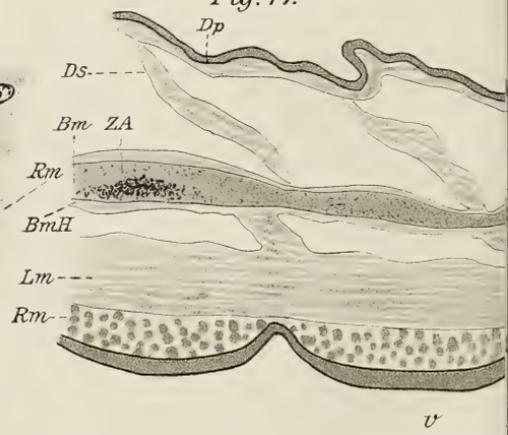
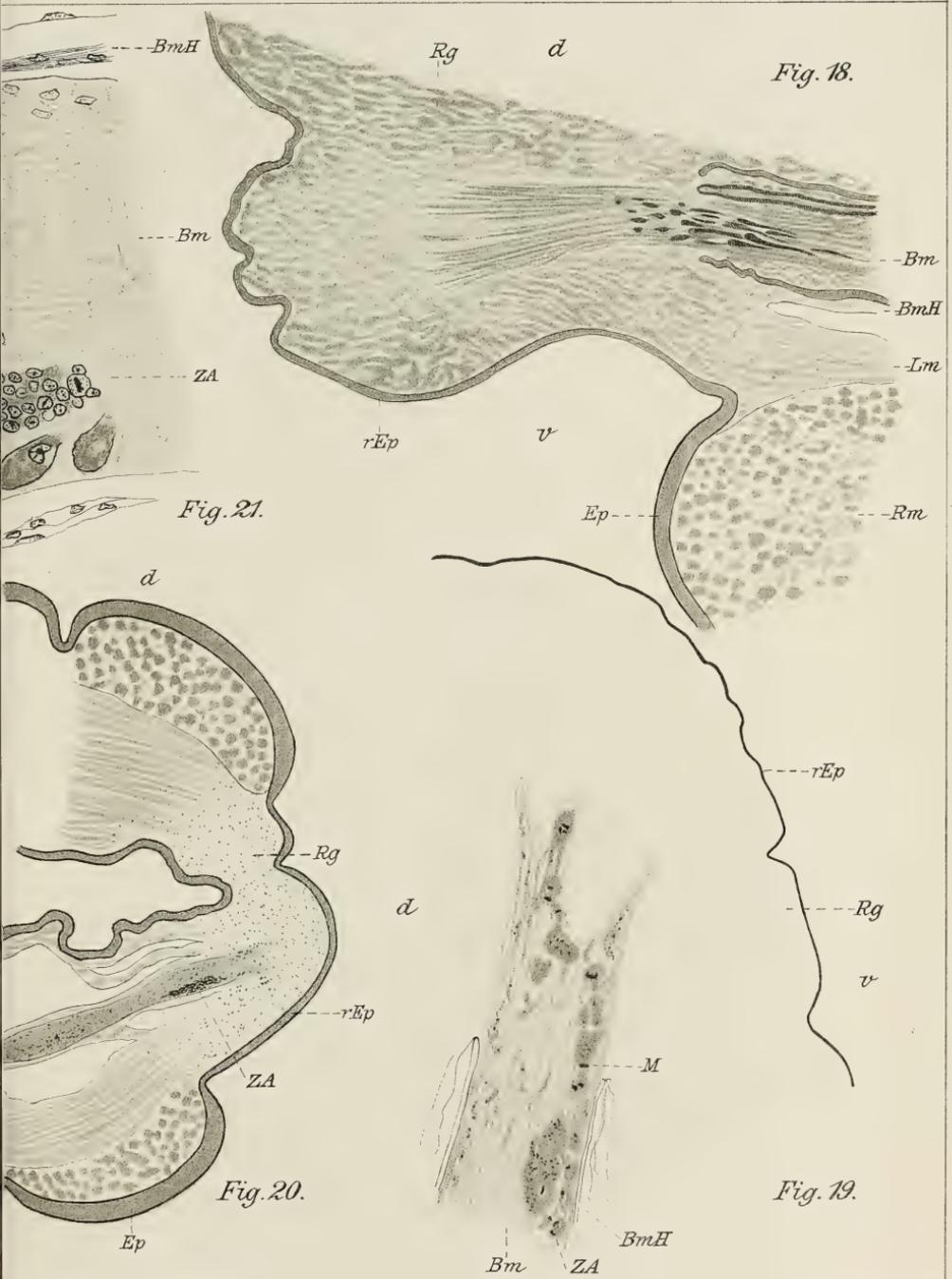


Fig. 16.



Fig. 17.





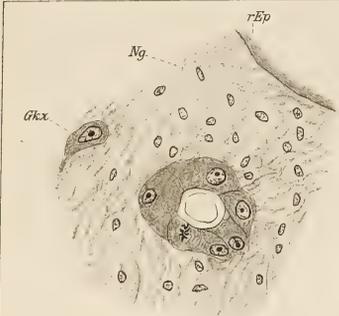


Fig. 14.

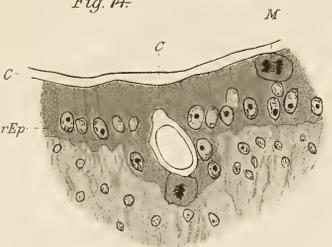


Fig. 15.

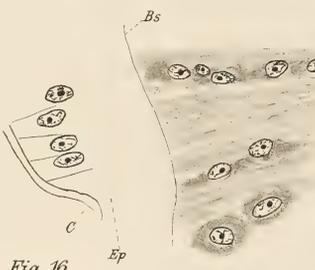


Fig. 16.



Fig. 17.

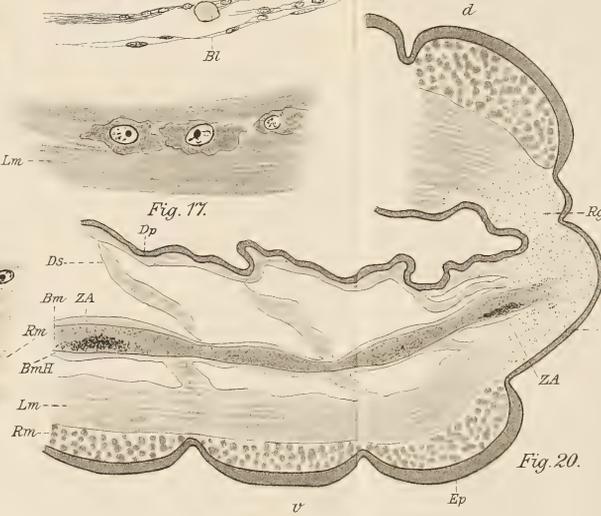


Fig. 20.



Fig. 18.

Fig. 21.

Fig. 19.

Fig. 23.

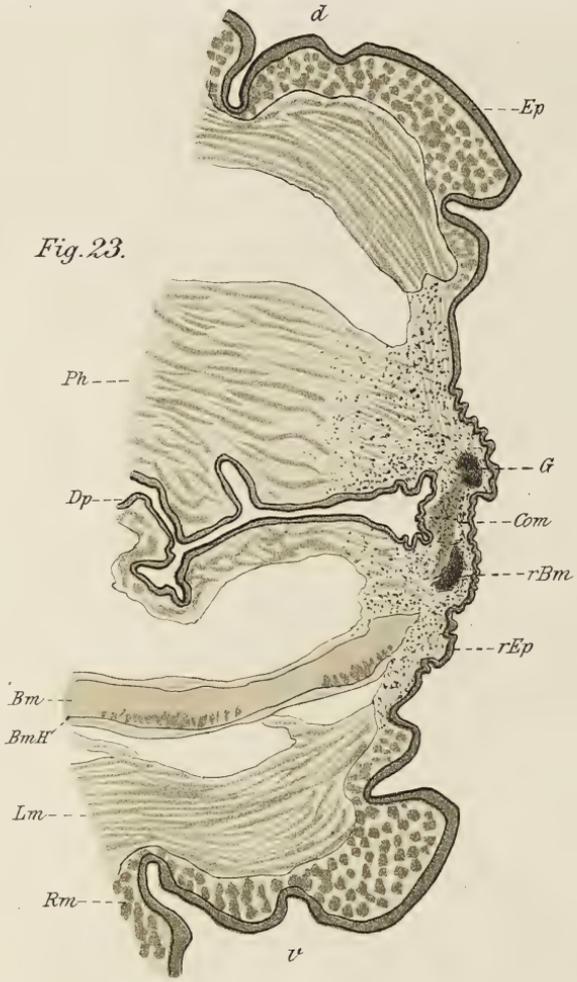


Fig. 24.

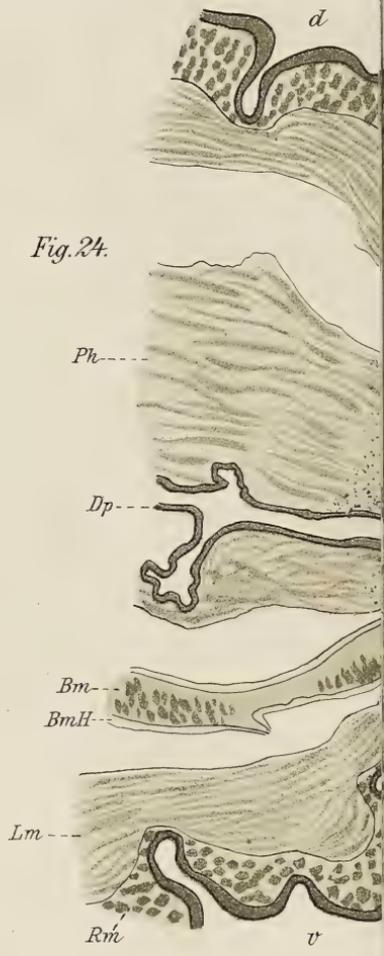


Fig. 22 a.



Fig. 22 b.



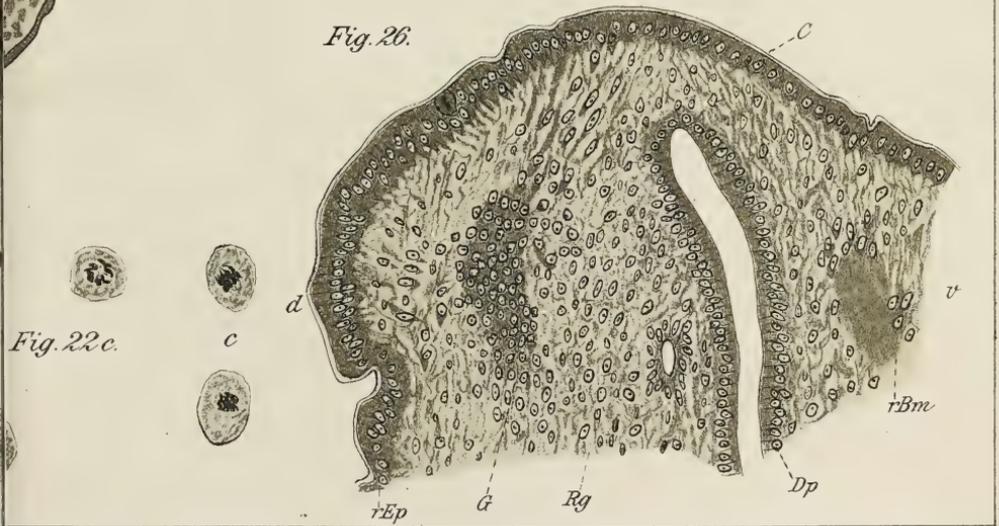
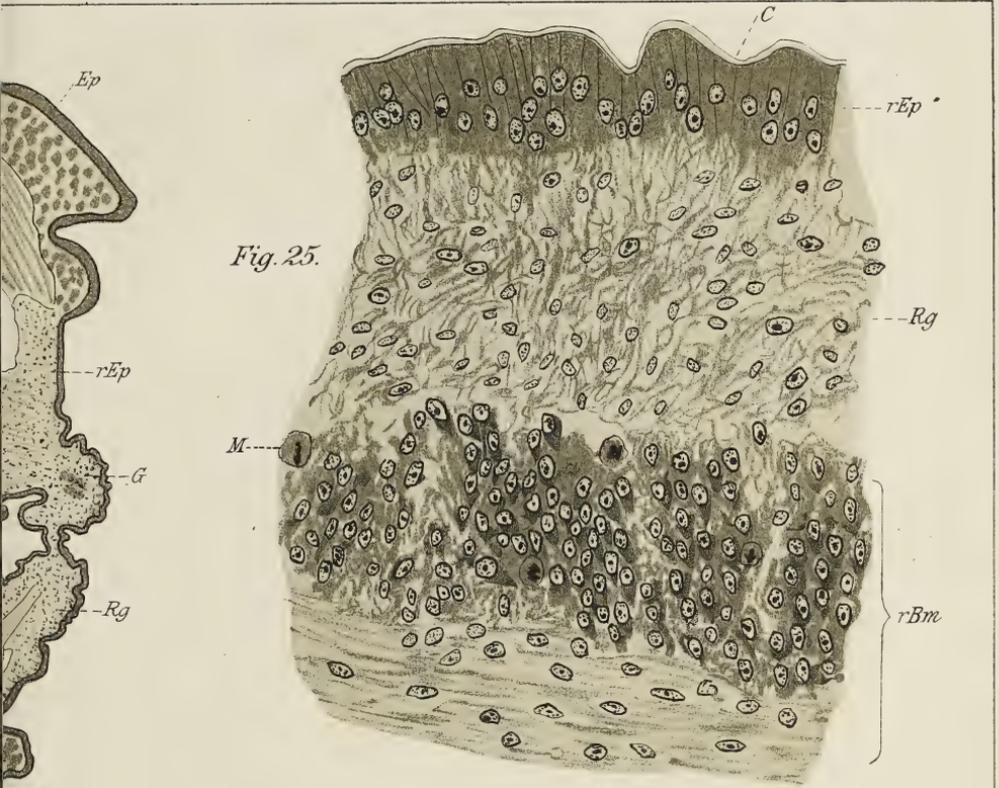


Fig. 22c.

Fig. 23.

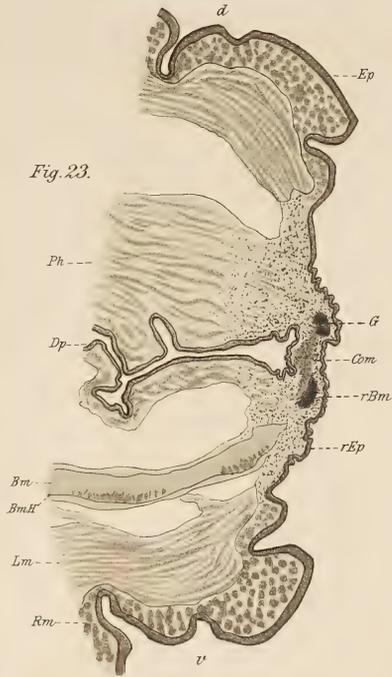


Fig. 24.

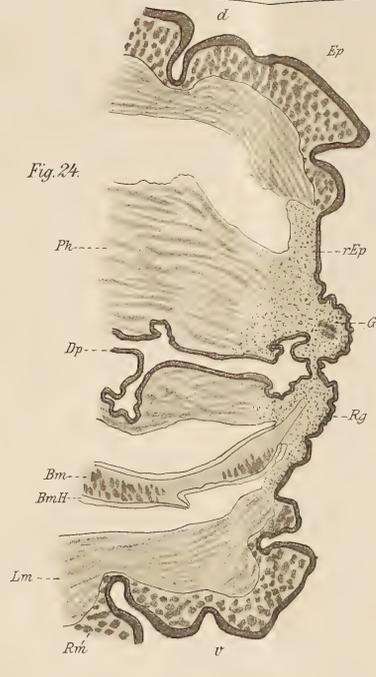


Fig. 25.

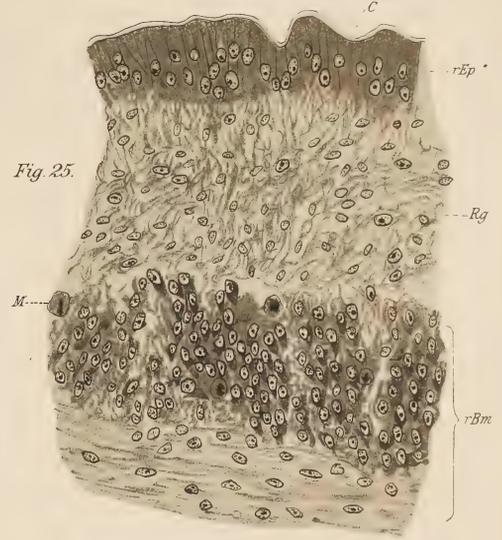


Fig. 26.

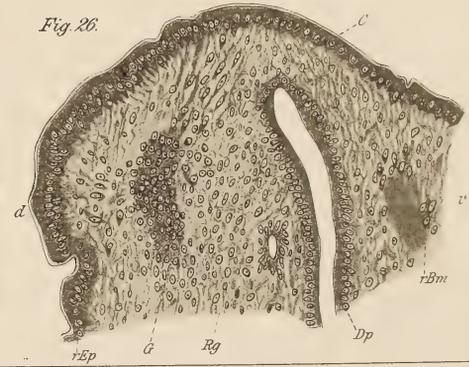


Fig. 22 a.

Fig. 22 c.

Fig. 22 b.

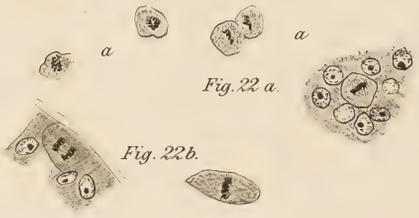


Fig. 29.

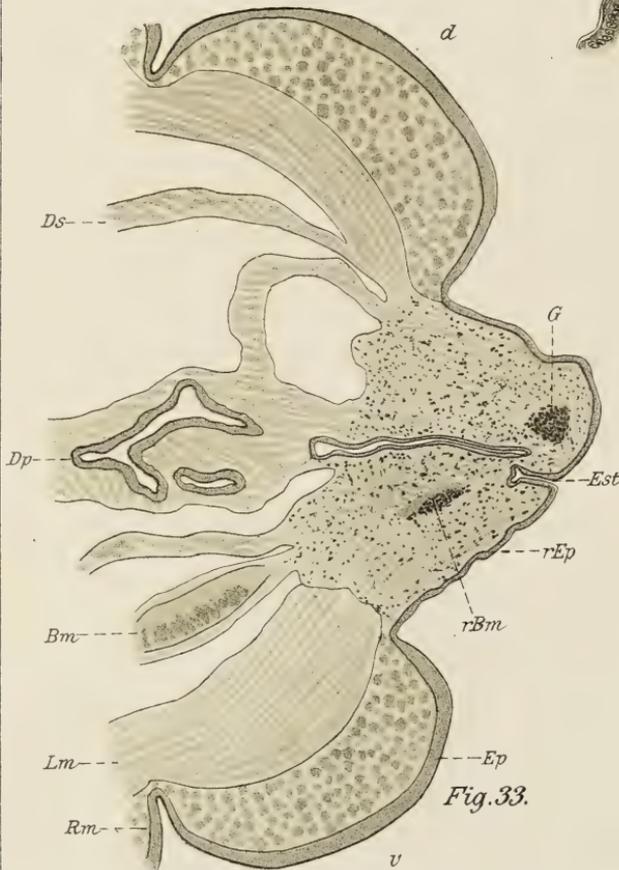
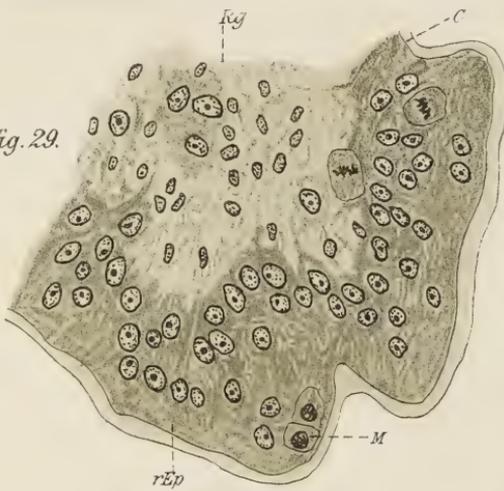
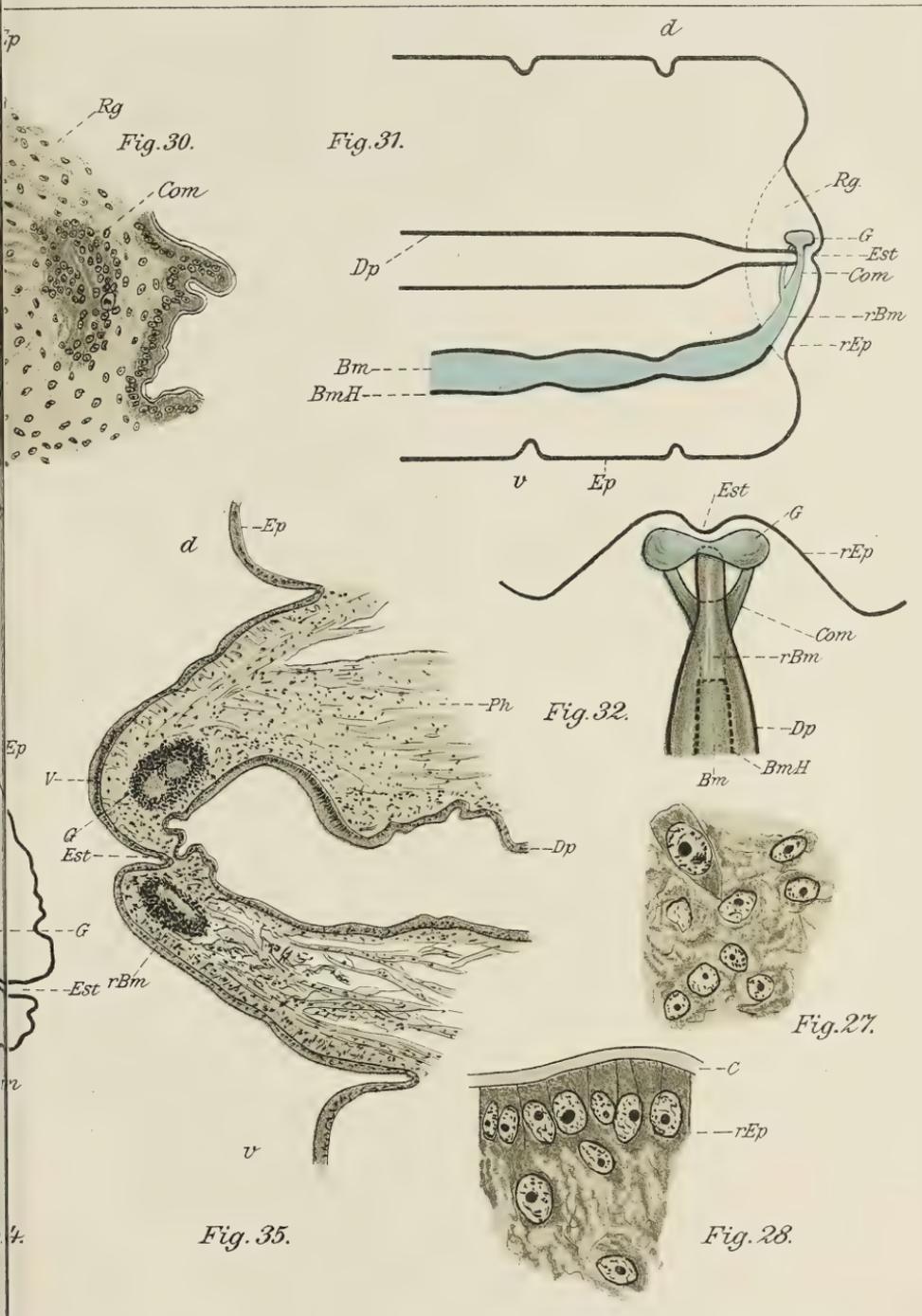


Fig. 33.



Fig.



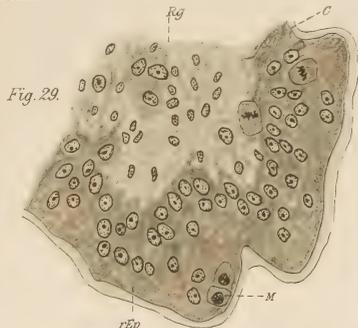


Fig. 29.

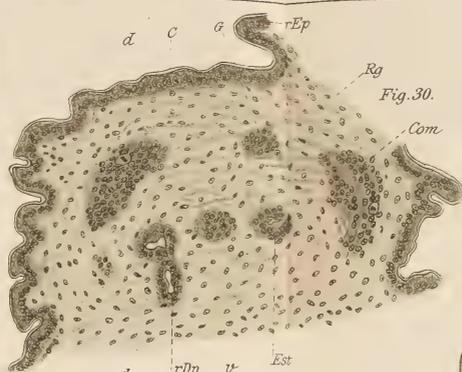


Fig. 30.

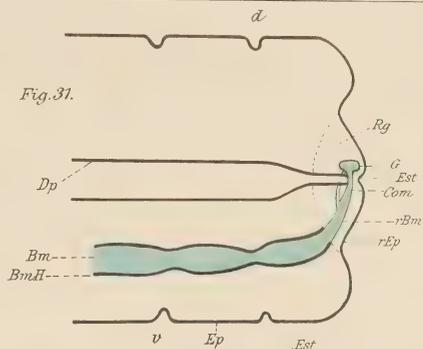


Fig. 31.

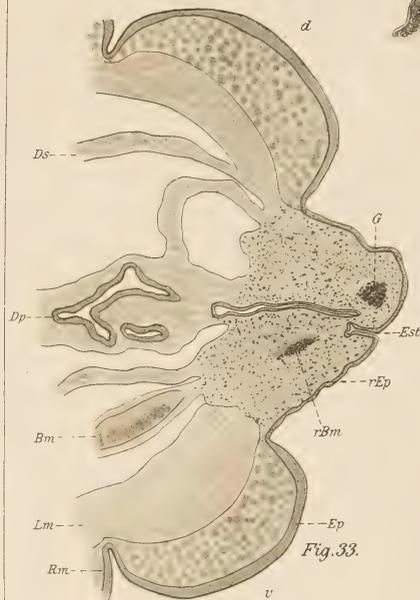


Fig. 33.



Fig. 34.

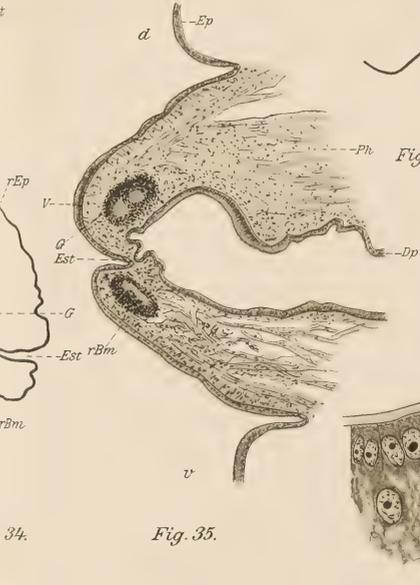


Fig. 35.

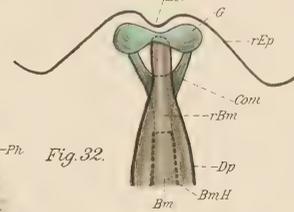


Fig. 32.



Fig. 27.

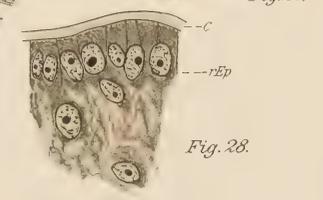


Fig. 28.

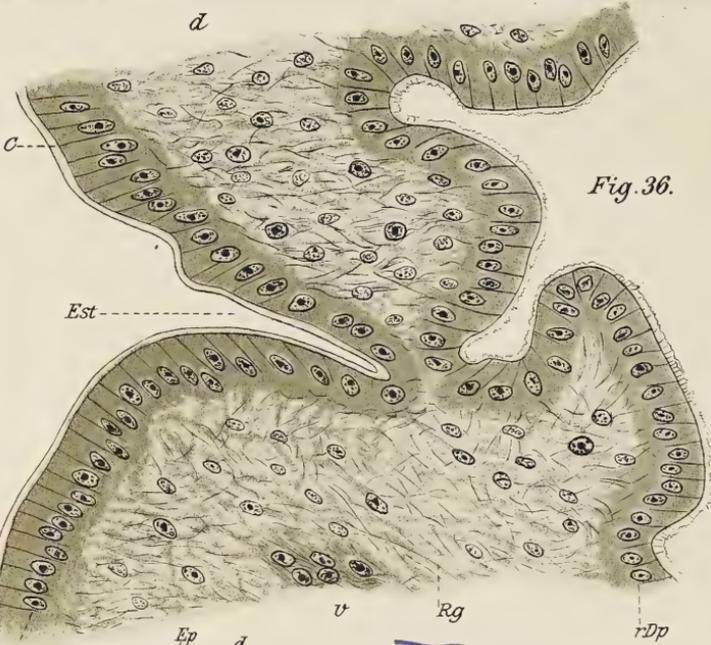


Fig. 36.

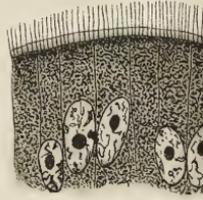
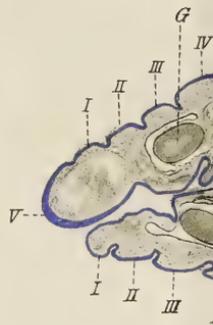


Fig. 39.



Fig. 37.

Fig. 38.



ZA

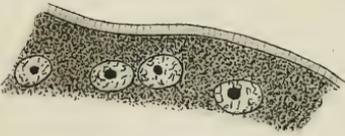


Fig. 40.

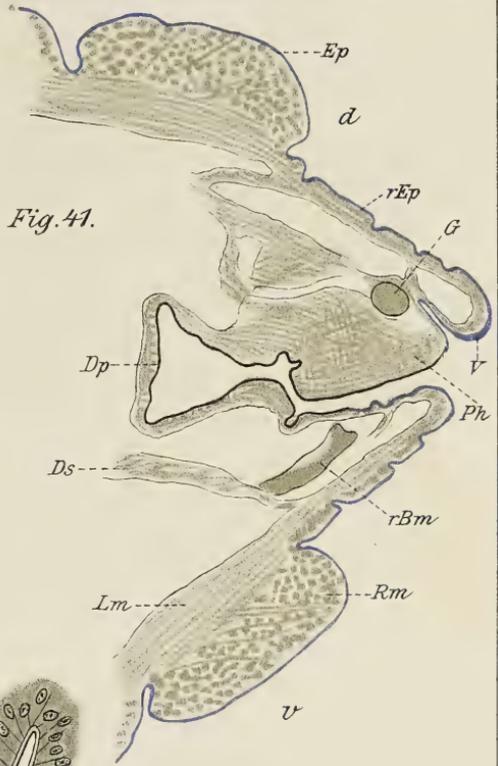


Fig. 41.

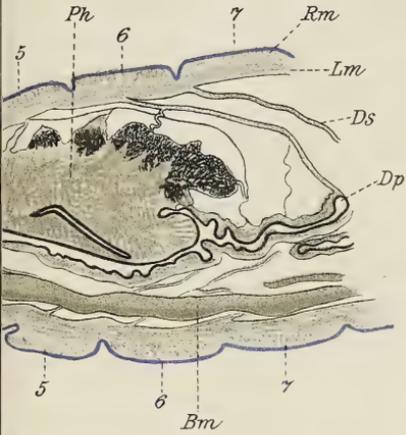


Fig. 42.

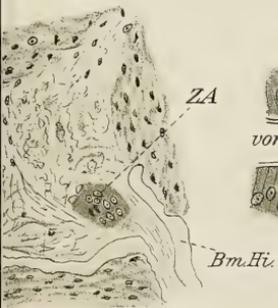


Fig. 44.

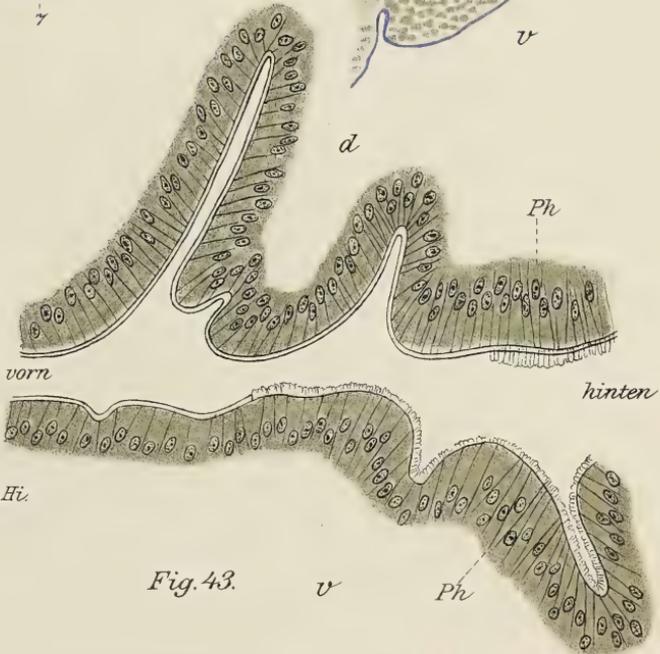


Fig. 43.

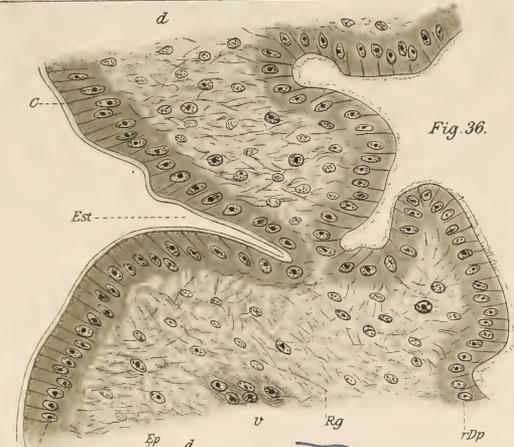


Fig. 36.

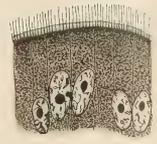


Fig. 39.

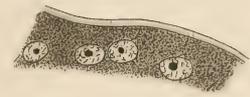


Fig. 40.

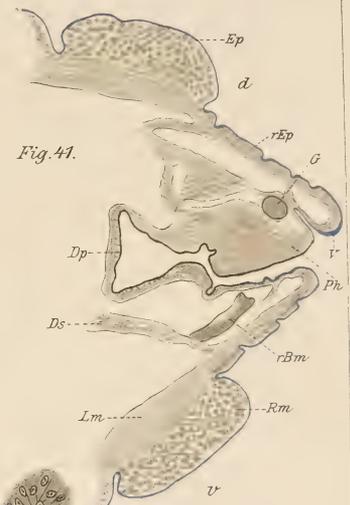


Fig. 41.

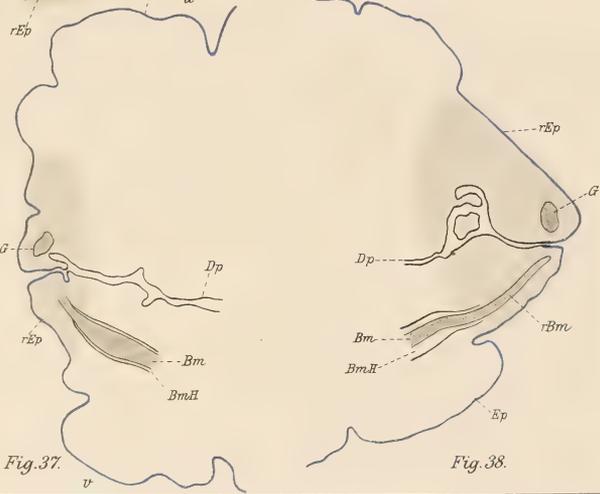


Fig. 37.

Fig. 38.

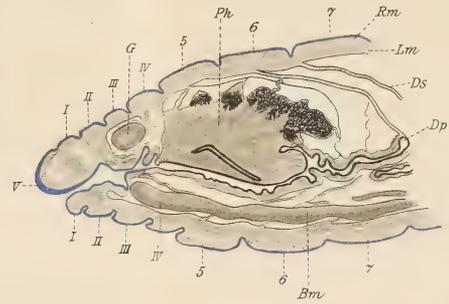


Fig. 42.

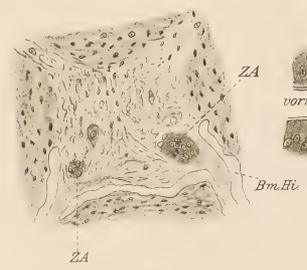


Fig. 44.

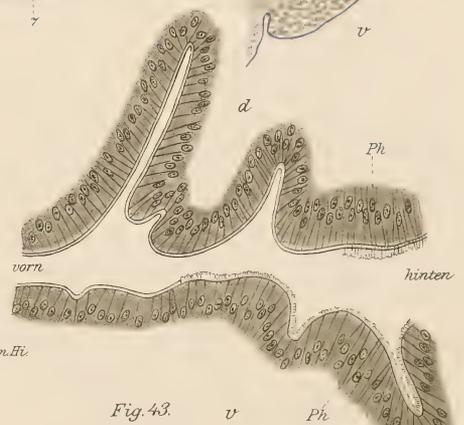


Fig. 43.