© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Über Regenerationsvorgänge bei Tubifex rivulorum Lam. mit besonderer Berücksichtigung des Darmkanals und Nervensystems.

Von

cand. rer. nat. **H. Haase.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel IX—X und 11 Figuren im Text.

Einleitung.

In den letzten Jahren ist die Frage stark in den Vordergrund getreten, ob die Neubildung von Organen, wie sie bei der Fortpflanzung durch Theilung und Knospung, sowie bei der Regeneration verloren gegangener Körpertheile stattfindet, mit den embryonalen Vorgängen übereinstimmt, oder ob dies nicht durchgehends der Fall ist. Verschiedene Beobachtungen weisen darauf hin, dass einzelne Organe bei der Theilung, Knospung und Regeneration auf andere Weise als in der Ontogenie entstehen. Derartige Angaben sind für *Amphibien*, *Tunicaten*, *Echinodermen*, *Bryozoen*, *Anneliden* und *Turbellarien* gemacht worden, und wenn sie auf Wahrheit beruhen, woran nach den übereinstimmenden Angaben einer ganzen Reihe von Forschern nicht gezweifelt werden kann, so ist daraus zu schließen, dass die von der ontogenetischen Bildungsweise abweichende Entstehung der Organe eine ziemlich große Verbreitung besitzen muss, und eine größere jedenfalls, als man bis jetzt weiß, da man diesen Vorgängen noch keine sehr eingehende Aufmerksamkeit geschenkt hat.

Ein Organsystem, welches bei den regenerativen Processen, wie sie mit der Theilung, Knospung und dem Ersatz verloren gegangener Körpertheile (Regeneration im Allgemeinen) verbunden sind, sich von den embryonalen Vorgängen in seiner Bildungsweise häufig zu unterscheiden pflegt, ist der Darmkanal. Als F. von Wagner für

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Lumbriculus variegatus angab, dass nach Verlust des Vorder- und Hinterendes, sowohl der Vorder- wie auch Enddarm nicht, wie zu erwarten war, vom Ektoderm, sondern vielmehr vom Entoderm neu gebildet werde, musste diese von der allgemeinen Auffassung abweichende Angabe naturgemäß zur Nachprüfung auffordern. Eine solche wurde durch die Untersuchungen Rievel's an verschiedenen Anneliden, *Ophryotrocha*, *Naïs*, *Lumbricus*, vorgenommen, welche zu Ergebnissen führten, die mit denjenigen F. von Wagner's im Ganzen übereinstimmten.

Durch die Befunde an verletzten Würmern drängte sich geradezu die Frage auf, wie die entsprechenden regenerativen Vorgänge bei den auf natürlichem Wege sich theilenden Würmern verliefen. Es handelte sich hierbei um die Neubildung des Vorder- und Enddarmes, sowie der neu zu bildenden Theile des Nervensystems, besonders des oberen Schlundganglions. Um diese Vorgänge bei den leicht zugänglichen Arten (*Naïs*, *Chaetogaster*) zu studiren, begann ich meine Untersuchungen. Es stellte sich aber dann das Bedürfnis heraus, die Beobachtungen über die Neubildung des Vorder- und Enddarmes, sowie besonders auch des oberen Schlundganglions und des Bauchmarks nach Verlust des Vorder- und Hinterendes bei einer anderen Art, als den von Rievel untersuchten zu wiederholen und weiter zu führen, zumal die Angaben des genannten Autors auf Widerspruch gestoßen waren. Aus diesem Grunde wandte ich mich auf Anrathen des Herrn Prof. Korschelt den unten zu schildernden experimentellen Untersuchungen an *Tubifex rivulorum* Lam. zu.

Außer der Neubildung des Vorder- und Enddarmes und deren völliger Ausbildung bis zum normalen Verhalten, beabsichtigte ich auch den Ersatz der verloren gegangenen Theile des Nervensystems zu untersuchen. Diese Absicht erfuhr aus sogleich zu erwähnenden Gründen eine gewisse Verschiebung, indem ich mich mehr der Frage nach der Herkunft des Vorder- und Enddarmes widmete; doch setzte ich dabei gleichzeitig meine Untersuchungen über die nervösen Elemente fort, konnte denselben aber leider nicht so viel Zeit widmen, als von Anfang an für dieselben in Aussicht genommen war. Meine Experimente erstreckten sich über die Zeit vom Sommer 1896 bis zum Frühjahr 1898. Die Zahl der von mir untersuchten Würmer beläuft sich auf annähernd 8—900.

Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. E. Korschelt spreche ich auch an dieser Stelle für seine liebenswürdige Anleitung und Unterweisung meinen innigsten Dank aus.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Litterarisches.

Während ich meine Untersuchungen noch ausführte, zeigte es sich, dass eine möglichst genaue, Schritt für Schritt vorgehende, Verfolgung des Regenerationsprocesses am Darmkanal einer bestimmten Art trotz der schon vorliegenden Angaben recht erwünscht sei, denn zu den Befunden Rievel's gesellten sich in kurzer Zeit verschiedene ganz anders lautende von Michel und Hepke, sowie von einer Seite hinzu, von der man es am wenigsten hätte erwarten sollen, nämlich von F. von Wagner. Um letztgenannten Forscher zunächst zu erwähnen, der sich um die ganze Frage der Regeneration des Darmkanals durch seine erste Mittheilung besondere Verdienste erworben hat, so schränkte er nunmehr seine früheren Angaben bedeutend ein, wenigstens was die Abweichung des Regenerationsvorganges von der Ontogenie betrifft. Während er früher zu dem Ergebnis gelangte, dass »bei *Lumbriculus* die regenerative Entstehung des Vorder- und Enddarmes der embryonalen Entwicklung nicht entspricht, indem sie hier vom Ektoderm, dort vom Entoderm ausgeht«, findet er jetzt, dass »die in Rede stehenden Vorgänge aus der Liste derjenigen Regenerationsprocesse, die dem embryonalen Geschehen nicht entsprechen, zu streichen sind«. Zu der von seinen früheren Angaben abweichenden Auffassung gelangt von Wagner desshalb, weil sich bei seinen fortgeführten Untersuchungen an *Lumbriculus* herausstellte, dass zwar Anfangs der entodermale Darm mit dem äußeren Epithel zusammenwächst, und hier eine Öffnung gebildet wird, dass diese jedoch der definitiven Mundöffnung nicht entspricht, sondern nur eine provisorische Bedeutung hat. Späterhin verlöthen nämlich Ektoderm und Entoderm an der ursprünglichen Durchbruchsstelle abermals und nunmehr erfolgt hier »eine deutliche und unverkennbare fortschreitend tiefer greifende Einsenkung des Ektoderms, durch welche die neue Verlöthungsstelle immer mehr und mehr nach innen verlagert wird. Damit ist die Bildung eines typischen Stomodäums eingeleitet und ein definitiver Mund entwickelt, welcher mit der früher bestandenen provisorischen Mundöffnung nichts gemein hat«.

Zur Erläuterung dieser Darstellung giebt von Wagner die weiter unten (auf p. 233) beigefügte Figur, deren Wiedergabe für die späteren Ausführungen nützlich sein wird. In wie fern ich mit von Wagner's Auffassung übereinstimme oder nicht, soll weiter unten des Näheren erörtert werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Während von Wagner's neuere Darstellung der Regenerationsvorgänge des Darmkanals von seiner früheren und von Rievel's Schilderung nur wenig abweicht, ist dies dagegen im hohen Maße der Fall bei der von Hepke gegebenen Schilderung. Dieselbe bezieht sich auf *Naiden*. Nach Entfernung des Vorder- und Hinterendes soll sich sowohl der Vorder- wie Enddarm in Form einer knospenartigen Anlage aus dem schon vorher stark gewucherten Ektoderm bilden. Der solide Zellstrang, als welcher die Anlage des Vorder- und Enddarmes erscheint, wächst nach der Durchschneidungsstelle des alten Darmes hin, um sich mit ihm zu vereinigen. »Dieser Zellstrang bekommt späterhin ein Lumen, welches bald mit einer im Ektoderm entstehenden Einbuchtung zusammenfließt, so dass nun am Kopfende der Mund mit dem Pharynx und am Schwanzende der Anus mit dem Enddarm regenerirt und dadurch die vollständige Kommunikation der Darmhöhle mit dem umgebenden Medium wieder hergestellt ist.«

Man sieht, dass diese Ergebnisse von den Angaben von Wagner's und Rievel's völlig abweichen. Eher würden sie mit denjenigen von Michel zu vereinigen sein. Diese beziehen sich auf *Nephthys* und *Allolobophora foetida*, bei denen nach dem Verluste des Hinterendes die Neubildung des Enddarmes nicht von den noch vorhandenen Darmtheilen, sondern von einer Wucherung des Körperepithels ausgehen soll. Michel scheint hierüber, wie im Allgemeinen über die Regenerationsvorgänge bei den Anneliden, sehr ausführliche Untersuchungen angestellt zu haben, deren Ergebnisse für die hier behandelten Fragen jedenfalls von Bedeutung sein werden, doch liegen bisher nur die vorläufigen Mittheilungen vor, die sich zum großen Theil auf Lumbriciden, also auf Objekte beziehen, bei denen die Vorgänge weniger einfach verlaufen und schwerer zu beurtheilen sind. Man wird daher Michel's ausführliche Arbeit abwarten müssen. Immerhin lässt sich aus dem Vorliegenden schon jetzt entnehmen, dass nach Michel's Auffassung die Regeneration des Darmkanals bei *Nephthys* und *Allolobophora* auf andere Weise verläuft, als dies durch von Wagner's und Rievel's Untersuchungen festgestellt wurde, zumal Michel in einer späteren Mittheilung ausdrücklich von einem Bestehenbleiben der hinteren Öffnung (des Anus) nach der Durchschneidung spricht.

Weit weniger als bezüglich des Darmkanals gehen im Hinblick auf die Regeneration des Nervensystems die Meinungen aus einander. Schon die älteren Untersuchungen Semper's an den sich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

durch Theilung vermehrenden Limicolen hatten das Nervensystem durch Wucherung des äußeren Epithels (Ektoderms) entstehen lassen. Dies ist auch nach den wenigen Angaben, welche Rievel über diesen Punkt macht, bei den *Naiden* der Fall. Hepke beschreibt bei denselben Würmern die Neubildung des gesammten Nervensystems aus dem Ektoderm. Nach ihm entsteht das obere Schlundganglion am Vorderende der neuen Ektodermkappe aus zwei knospenartigen Verdickungen, welche »etwas dorsolateral von der Längsachse des Thierkörpers liegen und sich später erst vereinigen«. Die Schlundkommissuren und das Bauchmark entstehen ebenfalls aus Ektodermverdickungen.

Michel leitet die nervösen Elemente von jener bereits oben erwähnten Wucherung des Ektoderms ab, die allerdings gleichzeitig die Anlagen der übrigen neu zu bildenden Organe liefert.

Zur völlig sicheren Entscheidung der Frage, wie sich die bei der Regeneration stattfindenden Bildungsvorgänge zu dem embryonalen Geschehen verhalten, wäre es nöthig, diese beiderlei Vorgänge bei ein und derselben Species zu studiren. Da nun die Embryonalentwicklung des *Tubifex rivulorum* im Bezug auf die hier behandelten Organe nicht bekannt ist, so sieht man sich genöthigt, möglichst nahestehende Formen zum Vergleich heranzuziehen. Bevor ich auf meine eigenen Untersuchungen eingehe, möchte ich desshalb einen kurzen Überblick der besonders in Frage kommenden Angaben aus der Entwicklungsgeschichte der Oligochäten geben, da die Kenntnis dieser Entwicklungsvorgänge für die Beurtheilung der mitzutheilenden regenerativen Processe jedenfalls von Wichtigkeit ist.

Entwicklungsgeschichtliches.

a. Vorderdarm und Enddarm.

Die hier in Betracht kommenden hauptsächlichsten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen sagen ziemlich übereinstimmend aus, dass bei den Anneliden ein (ektodermales) Stomodäum und Proktodäum vorhanden ist. Wie weit sich das erstere erstreckt, erscheint in den einzelnen Fällen zweifelhaft. Eine Untersuchung, welche den sehr wünschenswerthen Vergleich zwischen den regenerativen und ontogenetischen Vorgängen direkt ermöglichen soll, wird auf dem hiesigen zoologischen Institute von anderer Seite ausgeführt.

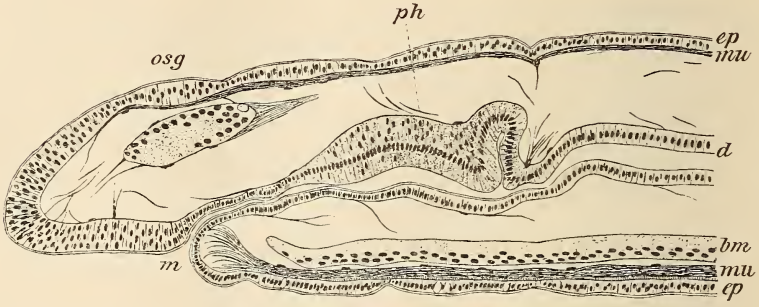
Bezüglich des Pharynx sind die Angaben verschieden, obwohl sich die Mehrzahl der Autoren für dessen ektodermalen Charakter ausspricht. E. B. Wilson kommt in dieser Beziehung zu folgenden Resultaten, die sich auf *Lumbriciden* beziehen. »It is therefore clear that the stomodaeum gives rise only to the pharynx, and that the oesophagus, with its calciferous glands, is derived from the archenteron« und (p. 414) »The proctodaeum is very long delayed in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

development, only making its appearance near the end of foetal life, when the body has an elongated form and concrescence of the germ-bands is nearly complete. It is formed as a hollow invagination of ectoblast which pushes its way between the hinder ends of the mesoblastic bands, and soon fuses with the archenteron wall.«

Von besonderem Interesse erscheinen mir die Angaben von L. Roule, weil es sich hierbei um einen limicolen Oligochäten *Enchytraeoides Marioni* handelt. Roule sagt (p. 183): »La bouche et l'anus prennent naissance par deux dépressions ectoblastiques qui vont à la rencontre de l'endoblaste; les cellules qui font partie de l'endoblaste dans la région de rencontre, se détruisent de manière à faire communiquer la cavité intestinale avec les deux invaginations. La dépression buccale ou stomodaeum constitue le pharynx, et la dépression anale ou proctodaeum forme un petit rectum court et assez etroit.« p. 362: »Le rectum et le pharynx sont donc produits par l'ectoblaste et non par l'endoblaste comme Ms. Lemoine semble le croire.«

Ich kann es mir nicht versagen, untenstehend eine Kopie nach Roule's Fig. 134 hier beizufügen, weil dieselbe besser als Worte seine Angaben erläutert und auf das Schlagendste den Unterschied mit den später zu schildern-



Textfig. I.

den Regenerationsvorgängen hervorhebt, immer vorausgesetzt natürlich, dass die Embryonalentwicklung des *Tubifex* in dieser Hinsicht mit der von *Enchytraeoides* übereinstimmt, was man wohl anzunehmen berechtigt ist. Man erkennt an dieser Figur, dass der Pharynx (*ph*) ziemlich weit nach hinten reicht und ähnliche Verhältnisse zeigt, wie diejenigen von *Tubifex*, welche ich von einem normalen Wurm in Fig. 9, Taf. IX dargestellt habe.

Obwohl ich bei diesem vergleichenden Überblick über die Ontogenie des Darmkanals hauptsächlich möglichst nahestehende Anneliden, d. h. also die Oligochäten, heranziehen möchte, muss ich doch noch die jetzt eben vor der Drucklegung meiner Arbeit erscheinende, höchst eingehende Entwicklungsgeschichte der *Capitelliden* von Eisig erwähnen, weil sie mit großer Genauigkeit die Entstehung eines umfangreichen ektodermalen Vorderdarmes nachweist. Eisig schildert Stadium für Stadium die allmähliche Herausbildung des Vorderdarmes, der sich in einen vorderen und hinteren Abschnitt (Stoma und Ösophagus) sondert und bis zum neunten Segment des Wurmes reicht. Hier ist also der ektodermale Vorderdarm besonders umfangreich.

Eisig nimmt auch auf die Entwicklungsvorgänge des Vorderdarmes bei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Oligochäten Bezug und sagt sehr richtig, dass man den allgemein vom Entoderm hergeleiteten sog. Ösophagus eigentlich nicht als solchen, sondern besser als vorderen Abschnitt des Mitteldarmes bezeichnen solle. Vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt ist diese Auffassung entschieden zu billigen.

Ein sehr umfangreiches und verhältnismäßig weit nach hinten reichendes Stomodäum fand Beddard bei *Acanthodrilus multiporus*. Nach seiner Beschreibung ist dasselbe sehr gut vom entodermalen Mitteldarm unterschieden, abgesehen davon, dass es in früheren Stadien noch blind gegen ihn abgeschlossen war. Sowohl die Struktur, die Größe, das Färbungsvermögen und die vorhandene oder fehlende Bewimperung, wie das Verhalten zu dem umgebenden Mesoderm unterscheidet das Stomodäum vom Mitteldarm. Es erstreckt sich durch die vier ersten Körpersegmente und liefert nach Beddard's Darstellung den recht umfangreichen Pharynx. Weniger ausgedehnt ist das ebenfalls durch eine ektodermale Einstülpung entstehende Proktodäum.

Nach den Befunden der genannten Forscher, welche den betreffenden Verhältnissen eine eingehende Untersuchung widmeten, ist also der Vorderdarm mit Einschluss des Pharynx bei den Oligochäten ektodermaler Natur. Zu dieser Auffassung gelangte auch Vejdovský bei dem Studium der Entwicklungsgeschichte von *Rhynchelmis*, doch ändert er seine Ansicht später und leitete nunmehr den Pharynx vom Entoderm her. In seinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen sagt er (p. 316): »Über die Entstehung des Stomodäum habe ich mich bereits früher ausgesprochen, es nimmt nur das erste Segment ein. Dass der Ösophagus seinen Ursprung dem Hypoblaste verdankt, habe ich auch bereits im „System und Morphologie der Oligochäten" dargelegt. Die Einstülpung des Epiblastes zur Bildung des Proktodäums im hinteren Körperende findet erst in sehr späten Entwicklungsstadien statt und nimmt anfänglich nur das letzte Segment an der dorsalen Seite ein. An älteren Würmchen verlängert sich der Enddarm auch bis in das zweite (vorletzte) Segment und ist leicht durch seine hyalinen, dünnen Wandungen und das verengte Lumen von dem eigentlichen Magendarm erkennbar. Diese Verhältnisse des Enddarmes sind leicht bei allen Lumbriciden nachzuweisen.«

»Am schwierigsten ist die Frage über die Herkunft des Pharynx zu beantworten. Ich habe früher (Syst. u. Morphol. d. Oligoch.) nachzuweisen versucht, dass dieser Theil des Darmtractus dem Epiblaste seinen Ursprung verdankt, da ich die stomodäale, Anfangs an das erste Segment sich beschränkende Einstülpung als Pharynx bezeichne. Diese Einstülpung sollte sich später in die nachfolgenden Segmente erstrecken und mit dem verengten ösophagealen Theile, der dem Hypoblaste seinen Ursprung verdankt, in Verbindung treten. Dieser Auffassung scheinen die von der Oberfläche betrachteten Präparate zu entsprechen. Allein die Untersuchung von Schnittserien durch jüngere Stadien unterstützt vielmehr die Ansicht, dass auch das Pharynxepithel aus den modificirten Hypoblastzellen sich aufbaut.«

Man sieht hieraus, dass bei den von Vejdovský untersuchten Arten die Herkunft des Pharynx nur mit Schwierigkeit festzustellen war. Die Thatsache, dass Vejdovský dem Pharynx früher selbst ektodermalen Ursprung zuschrieb, wird zunächst noch, bis für die betreffenden Arten neuere Angaben vorliegen, der Vermuthung Raum gewähren, dass es sich vielleicht doch, trotz der später abweichenden Angaben, um eine Entstehung aus dem Ektoderm handeln möge. Man wird diese Vermuthung nicht ungerechtfertigt finden, wenn man die vorher angeführten, nach dieser Richtung sehr bestimmt lautenden Angaben der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erstgenannten Autoren in Betracht zieht. Übrigens wird, wie ich schon früher bemerkte, für einen völlig einwandfreien Vergleich zwischen den regenerativen und embryonalen Vorgängen, nur eine Untersuchung dieser beiderlei Vorgänge an ein und derselben Species ausschlaggebend sein. So lange man dieselbe nicht besitzt, wird man sich an die bisher vorliegenden Litteraturangaben halten müssen, wie dies hier geschieht.

b. Oberes Schlundganglion und Bauchmark.

Wie beim Vorder- und Enddarm, so möchte ich auf die Entstehung des Nervensystems in der Embryonalentwicklung bei den Oligochäten, und so weit es erforderlich erscheint, auf diejenigen der Polychäten kurz eingehen, da es mir von großem Interesse zu sein scheint, auch hier einen Vergleich mit der Bildungsweise, besonders des oberen Schlundganglions, bei der Regeneration bezw. Knospung zu ziehen. Bei der Entstehung des Nervensystems handelt es sich besonders um die beiden Punkte, ob das obere Schlundganglion und das Bauchmark aus paarigen Anlagen hervorgehen, und ob diese beiden Theile des centralen Nervensystems getrennt von einander oder im Zusammenhang angelegt werden. Wie sich später zeigen wird, interessirt bei der Regeneration vor allen Dingen die letzte Frage, obwohl auch zur Beantwortung der ersteren ein Beitrag geliefert werden wird.

Nach den bisher für die Anneliden gegebenen Darstellungen, wie sie z. B. in dem Lehrbuche von Korschelt und Heider und in der zusammenfassenden Schilderung von R. S. Bergh niedergelegt sind, ist man geneigt, das obere Schlundganglion auf eine (paarige oder unpaare) dorsale Ektodermverdickung und das Bauchmark auf eine eben solche ventrale Wucherung zurückzuführen. Die Frage, ob die Anlage des oberen Schlundganglions mit derjenigen des Bauchmarks von Anfang an in Verbindung steht, oder ob beide einen getrennten Ursprung haben, wird von den Autoren verschieden beantwortet.

Während Hatschek's Befunde an *Oligochäten* für einen Zusammenhang des Gehirns mit dem Bauchmark sprechen, lässt Kleinenberg bei den *Lumbriciden* beide getrennt entstehen, welche Auffassung sich auch aus seinen späteren Untersuchungen an *Polychäten*, sowie besonders auch aus denen von Goette und Salensky ergiebt.

Von den auf Oligochäten bezüglichen Untersuchungen möchte ich zunächst die von Roule an *Enchytraeoides* anführen. Wie ich seine Darstellung verstehe, geht das obere Schlundganglion aus einer dorsalen Ektodermwucherung hervor, die früher als die ventrale, zum Bauchmark werdende Verdickung auftritt und sich erst nachträglich mit dieser vereinigt. Diese Auffassung ergiebt sich auch aus Roule's schematischer Darstellung p. 351; doch fällt mir dabei auf, dass in der ebenfalls schematischen Figur auf p. 163 eine seitliche Ektodermverdickung als »plaque céphalique«, d. h. als Gehirnanlage bezeichnet wird. Unwillkürlich erinnert dies an Bildungszustände des Gehirns, wie sie bei der Regeneration von *Tubifex* auftreten.

Im Gegensatz zu Roule's Angaben stehen die von Wilson an *Lumbriciden* gewonnenen. Wenn Roule das obere Schlundganglion unabhängig vom Bauchmark sich bilden sah, und dieses aus einer unpaaren median gelegenen Anlage hervorgehen ließ, sagt Wilson: »My preparations show clearly, I think, that the entire nervous systeme has a double (bilateral) origin and is formed by a process of concrescence, and further more, that the foundation of the

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

cerebral ganglion of each side is simply the thickened anterior extremity of the corresponding neural row« (p. 415). Und weiter: »In its first recognizable condition the nervous system is represented by a short neural row lying at the surface of the germ-band on each side the body. Each row terminates behind in a neuroblast; anteriorly it passes up at the side of the mouth and apparently lost in the general ectoblast.«

Schon die Angaben dieser beiden Forscher lassen erkennen, wie sehr die Meinungen über die Entstehung des Nervensystems selbst bei den Oligochäten von einander abweichen, denn während Roule die Anlage als unpaar darstellt, schildert Wilson sie vielmehr als paarig. Ein weiterer Unterschied liegt darin, dass Roule das Gehirn dorsal und unabhängig vom Bauchmark entstehen lässt, während es sich nach Wilson offenbar im Zusammenhang mit dem Bauchmark und lateral bildet.

Vejdovský's ausführliche Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Oligochäten bringen bezüglich der hier interessirenden Fragen keine Entscheidung; zwar ist die frühe Anlage des oberen Schlundganglions von ihm beobachtet worden, doch vermag ich über den Zusammenhang des Gehirns mit dem Bauchmark aus seiner Darstellung nicht mit Sicherheit zu entnehmen, wie sich dasselbe verhält. Vejdovský spricht zwar von einer ventralen Lage derjenigen Zellen, welche die erste Anlage des oberen Schlundganglions darstellen, und demnach würde sich ein Zusammenhang derselben mit dem Bauchmark leicht ergeben, ähnlich wie er nach Wilson's Auffassung vorhanden ist, doch vermag ich nicht zu sagen, ob dies thatsächlich auch Vejdovský's Meinung ist.

R. S. Bergh, der sich wie Wilson sehr eingehend mit der Frage der Entstehung des Bauchmarks aus den Neuroblasten und Neuralreihen beschäftigte, hebt ausdrücklich hervor, dass die Anlage des oberen Schlundganglions selbständig, d. h. unabhängig von jener des Bauchstranges aus einer paarigen Ektodermverdickung oberhalb des Schlundes ihren Ursprung nimmt.

Auf die Bedeutung dieser Angaben im Hinblick auf die bei der Regeneration von mir gemachten Angaben möchte ich weiter unten noch näher zurückkommen.

Material und Methode.

Die Würmer, welche ich zu meinen Untersuchungen verwandte, stammen sämmtlich aus einem in der Nähe des Dorfes Marbach bei Marburg gelegenen Tümpel. Dieselben kommen hier in solcher Menge vor, dass oft der Boden des Gewässers vollständig roth erscheint. Man findet sie hier das ganze Jahr hindurch, nur wenn das Wasser sich mit einer Eisdecke überzieht, pflegen auch die Würmer sich tief in den Schlamm zu vergraben, aus dem sie im Frühling sehr bald wieder hervorkommen.

Bei der eigenartigen Lebensweise der Thiere ist es nicht schwer, dieselben monatelang in Gefäßen aufzubewahren. Ich verfuhr dabei derart, dass ich mit den Würmern zugleich Schlamm aus dem Tümpel herausschöpfte, und beides zusammen in ein Glasgefäß brachte. Hatten sich hier die erdigen Bestandtheile zu Boden gesetzt, so sah

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

man, wie die Tubificiden ganz ihrer Lebensweise in der freien Natur entsprechend, sich an einer bestimmten Stelle des Behälters in einem Knäuel angesammelt hatten. Im Sommer verschaffte ich mir stets in Zwischenräumen von wenigen Tagen frisches Material. Vor Beginn des Winters sammelte ich größere Quantitäten, und wenn ich jede Woche das Wasser wechselte und dafür sorgte, dass die Gläser immer ziemlich gleichmäßiger Temperatur ausgesetzt waren, so konnte ich sie den ganzen Winter hindurch vollständig frisch erhalten.

Zum Zweck der Operation brachte ich eine Anzahl Würmer in eine größere Glasschale, aus der ich sie dann mittels eines Platinspatels auf einen Objektträger übertrug. Hierbei verfuhr ich derart, dass ich die Würmer am Hinterende zu fassen suchte, und sie nun schnell auf dem Glase entlang zog, so dass sie vollständig ausgestreckt waren. In dieser Stellung verharrten sie meistens mehrere Minuten, ohne sich zu rühren, wodurch es mir sehr leicht fiel, die Zahl der Segmente, welche entfernt werden sollten, mit der Lupe zu bestimmen, um dann diese mit einem scharfen Skalpell abzutrennen. Am Vorderende entfernte ich bei den für das Studium der Neubildung des Darmes und Nervensystems bestimmten Würmer 4—6, am Hinterende eine unbestimmte Zahl von Segmenten, jedoch nie mehr als ein Viertel der ganzen Länge. Nach dem Durchschneiden erfolgte ein sofortiges Zusammenrollen. Anfänglich habe ich öfter versucht, die Würmer vor der Operation mittels Chloroform oder Chloroformwasser zu betäuben, ohne jedoch bessere Resultate zu erzielen, im Gegentheil starben mir derartig behandelte Würmer verschiedentlich wohl in Folge zu langer Einwirkung der Chemikalien.

Die operirten Thiere wurden in verschiedener Weise aufbewahrt. Theils hielt ich sie in reinem Wasser, theils brachte ich sie in Schlamm. Der Unterschied, der durch diese Behandlungsweise hervorgebracht wurde, war ein ungewöhnlich großer, denn während die im Schlamm befindlichen Exemplare schon nach einigen Wochen vollständig regenerirt waren, dauerte dies bei den im Wasser befindlichen mehrere Monate, ja sehr oft geschah es, dass sie nur die Wunde mit einer durchsichtigen Kappe verschlossen und dann überhaupt nicht weiter regenerirten, dass sie vielmehr vom Hinterende anfingen, abzusterben. In Folge dessen habe ich später die Würmer nur unter den Bedingungen gehalten, wie sie auch in der freien Natur zu leben pflegen.

Der Einfluss der Jahreszeit auf den Verlauf der Regeneration ist bei *Tubifex* kein so großer wie er z. B. für die *Lumbriciden* von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verschiedenen Forschern angegeben wird. Vom Frühjahr bis Herbst, einschließlich, kann man mit Sicherheit darauf rechnen, dass schon nach Verlauf von 12—14 Tagen eine vollständige Neubildung des Kopfes erfolgt ist, während zur Regeneration des Afters nur 7—9 Tage erforderlich sind. Im Winter dauern diese Vorgänge 16—18 bezw. 10—12 Tage, so dass also kein erheblicher Unterschied vorhanden ist.

Für die Regeneration von Schwanzenden ist das Aufbewahren in reinem Wasser gar nicht zu empfehlen, da ich auf diese Weise nur in sehr seltenen Fällen gute Resultate bekommen habe. In noch höherem Maße, wie bei den regenerirenden Vorderenden, schnüren sich hier Segmente vom Hinterende ab, es findet also eine Selbstamputation statt, auf die ich weiter unten noch näher eingehen werde.

Bei der Amputation des Hinterendes verfuhr ich ähnlich wie beim Kopf, ohne jedoch die Anzahl der abzutrennenden Segmente mit der Lupe näher zu bestimmen, mehr als $^1/_5$—$^1/_4$ des Thieres habe ich nie entfernt, meist etwa 10 Segmente. Die Würmer wurden täglich nachgesehen und die etwa abgestorbenen Exemplare aus den Gläsern entfernt. Um beim Herausnehmen der zum Konserviren bestimmten Würmer nicht jedes Mal sämmtliche Thiere zu stören, vertheilte ich sie im Gefäß in mehrere Gruppen, deren Lage durch die von ihnen gebildeten Röhren leicht aufzufinden war; auch brachte ich aus demselben Grunde nie mehr wie 50 Exemplare in ein Glasgefäß. Besondere Schwierigkeiten bereitete mir Anfangs die Herstellung unversehrter Präparate des Enddarmes, da mir in Folge von steinigem Darminhalt die Schnitte sehr oft zerrissen. Um dies zu vermeiden, brachte ich die Würmer vor der Operation so lange in reines Wasser, bis ich annehmen durfte, dass sie den Darminhalt vollständig entleert hatten, was bei der großen Durchsichtigkeit der *Tubificiden* leicht festzustellen ist. Hierauf operirte ich die Thiere in der oben geschilderten Weise, um aber ein Wiederaufnehmen von neuer Nahrung zu verhüten, schnitt ich ihnen gleichzeitig 1—2 Segmente vom Vorderende ab. Durch diese Methode habe ich selbst von ganz jungen Stadien gute Bilder bekommen.

Als Konservirungsmittel diente mir Sublimat, das mich gute Resultate erzielen ließ. Zum Zweck der Konservirung schnitt ich theils die regenerirten Enden ab und übertrug sie in die Konservirungsflüssigkeit, theils brachte ich die Thiere ganz in ein Uhrgläschen und überschüttete sie hier mit dem vorher auf 70—80° erwärmten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sublimat, worin die Würmer etwa 10 Minuten verblieben. Sie wurden dann mit Wasser kurze Zeit ausgewaschen und allmählich unter Jodzusatz in 96 %igen Alkohol überführt.

Von den verschiedenen Färbmitteln erwies sich der im hiesigen Institut gebräuchliche, nach einer modificirten Grenacher'schen Vorschrift bereitete Boraxkarmin als besonders vortheilhaft. Die Färbung ließ sich durch geeignetes Ausziehen mit angesäuertem Alkohol so reguliren, dass eine differente Färbung der verschiedenen, besonders der ektodermalen und entodermalen bezw. mesodermalen Schichten und vor Allem aber eine gleichbleibende Färbung der einzelnen Objekte erreicht wurde, was die Beurtheilung derselben, sowie besonders der verschiedenen Regenerationsstadien sehr erleichterte.

Die in Paraffin eingebetteten Objekte wurden in Schnitte von 6—8 μ Dicke zerlegt. Die Orientirung der in Sagittalschnitte zu zerlegenden Würmer gestaltete sich dadurch sehr einfach, dass sie sich meist nach der ventralen Seite zu krümmten. Vollständig ausgestreckte Thiere wurden nach Lage von Rücken- und Bauchgefäß orientirt. Zum Studium des Darmes wurden hauptsächlich Sagittalschnitte, für die des Nervensystems besonders Querschnitte angefertigt. Alle Zeichnungen wurden in bekannter Weise mit dem Prisma entworfen.

Regeneration des Vorder- und Hinterendes.

Ehe ich auf die hauptsächlich von mir erwähnten Organe (Darmkanal und Nervensystem) eingehe, möchte ich meine auf die Regeneration des Vorder- und Hinterendes im Allgemeinen bezügliche Beobachtung mittheilen.

So viel ich feststellen konnte, ist über das Regenerationsvermögen von *Tubifex* Genaueres bisher nicht bekannt geworden. Eine Bemerkung darüber findet sich bei H. Randolph, die gelegentlich der Frage über Herkunft und Bedeutung der Neoblasten nur beiläufig auf *Tubifex* zu sprechen kommt: »In *Tubifex* the presence of neoblasts shows a well-marked adaptation for regeneration. The reaction of the organism however, is not rapid, the blood-vessels close less quickly or less completely than in *Lumbriculus*, causing coagulation in the growing end and giving to the whole worm a pale appearance.«

Bei dieser Gelegenheit möchte ich gleich der Neoblasten gedenken, welche im Übrigen für die von mir behandelten Fragen wenig in Betracht kommen. Randolph sucht nachzuweisen, dass die Neoblasten bei der Regeneration eine große Rolle als Bildungsmaterial

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

spielen; in den einzelnen Segmenten der Würmer vorhanden, dienen sie im Falle einer Verwundung derselben dazu, die verloren gegangenen Theile wieder ersetzen zu helfen.

Ich habe die Neoblasten regelmäßig beobachtet und fand sie am Hinterende, besonders in etwas späteren Stadien, wenn die eigentliche Ausbildung des Regenerates ihren Anfang nahm. Das häufige Auftreten der Neoblasten in den hinteren Regionen könnte vielleicht durch die umfangreicheren Neubildungen erklärt werden, welche hier erfolgen, so wie Randolph dies auffasst, doch habe ich dieser Frage, wie erwähnt, kein besonderes Studium widmen können.

Eingehendere Versuche sind von Bülow und früher von Bonnet über den *Tubifex* nahestehenden *Lumbriculus* angestellt worden, die zu dem Resultat führten, dass, wenn man von den vordersten Segmenten eine bestimmte Zahl abschneidet, die man leicht an den Borsten kontrolliren kann, stets gerade so viel Segmente wieder entstehen, wie entfernt wurden, keines mehr, keines weniger. Sind z. B. fünf weggeschnitten, so werden fünf regenerirt, sind drei abgeschnitten, so entstehen wieder drei etc. Die abgeschnittenen Segmente sind nicht lebensfähig. Weiter unten heißt es dann in der Arbeit von Bülow: »Zum Schluss will ich noch einmal auf die ungemein große Regenerationsfähigkeit der *Lumbriculi* hingewiesen haben. Wie wir erinnern, hatte Bonnet einen dieser Würmer in 26 Stücke zerlegt, »dont la plupart ont repris, et dont plusieurs sont devenues des animaux complets«. Die einzelnen Theilstücke müssen schon recht klein gewesen sein, bei einem Thier von mittlerer Größe ca. 2 mm. Ich habe diesen Versuch nun zwar nicht in der Form angestellt, dass ich einen ganzen Wurm in so viel Theilstücke zerschnitt, sondern es sind nur immer gelegentlich Beobachtungen gemacht worden. So erzielte ich z. B. mehrere Male bei sorgfältiger Pflege aus Stücken von vier bis fünf Körpersegmenten ganze Thiere. Waren sie acht oder neun Segmente groß, so konnte man sicher annehmen, aus ihnen vollständige Würmer zu erhalten.« Aus diesem Wenigen geht ganz klar hervor, dass das Regenerationsvermögen von *Lumbriculus* in der That ein außerordentlich großes sein muss.

Ähnliche Versuche, wie die für *Lumbriculus* beschriebenen, sind in neuester Zeit mehrfach an *Lumbricus* angestellt worden, ich verweise hier auf die Arbeiten von Morgan und Hescheler, sowie auf diejenigen von Joest und Korschelt.

Die beiden erstgenannten Autoren konnten im Laufe ihrer Untersuchungen nachweisen, dass einige *Lumbricus*-Arten fähig sind, einen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

neuen Kopf zu bilden, wenn dieselben bis neun oder zehn Segmente verloren haben, wobei jedoch zu bemerken ist, dass nicht sämmtliche Segmente neu gebildet werden, sondern dass die Zahl der regenerirten mit der Länge der amputirten Anzahl stetig abnimmt. Hinter dem 15. Segment hört die Neubildung eines Kopfes auf und nur in Ausnahmefällen konnte eine Regenerationsknospe auftreten, die sich indessen nicht weiter entwicklungsfähig zeigte. Dem Hinterende wird von beiden Autoren eine viel größere Reproduktionskraft zugeschrieben.

Diese Befunde sind nun in letzter Zeit bedeutend erweitert worden, indem Korschelt zeigte, dass die Regeneration des Kopfes sich weit über das 15. Segment hinaus erstreckt, und dass die Neubildung von Segmenten eine bedeutend größere ist, als von Morgan und Hescheler angegeben wurde; ferner erstrecken sich diese Untersuchungen auch auf das Verhalten kleiner Theilstücke aus den verschiedensten Körpergegenden, und es wird auch für diese gezeigt, dass sie im Stande sind, sowohl am Hinter- wie auch am Vorderende beträchtliche Regenerate zu bilden. Korschelt kommt zu folgendem Resultat: »Das Regenerationsvermögen hat sich auch durch die späteren Versuche als ein sehr weitgehendes erwiesen. Im Übrigen geht noch aus denselben hervor, dass thatsächlich Theilstücke aus allen Körpergegenden die Fähigkeit des Ersatzes verloren gegangener Körpertheile bis zu einem gewissen Grade besitzen, wobei zu bemerken ist, dass in bestimmten Gegenden, besonders am Kopf- und Schwanzabschnitt diese Fähigkeit stark herabgemindert erscheint.« Morgan hat in einer zweiten Arbeit ähnliche Angaben gemacht.

So eingehend, wie die oben erwähnten Autoren habe ich die Frage nach dem Regenerationsvermögen von *Tubifex* nicht verfolgt. Die Hauptaufgabe meiner Versuche lag darin, festzustellen, ob die Würmer bei der Regeneration des Vorderendes neue Segmente bilden, und wie die neuen Organe in den alten Segmenten entstehen, sodann wie viele Segmente man vom Vorderende abtrennen dürfte, um noch eine Wiederherstellung des Kopfes zu erzielen. Außerdem habe ich auch einige Versuche mit kleinen Theilstücken, die etwa eine Länge von fünf bis zehn Segmenten hatten, angestellt.

Ganz in Übereinstimmung mit Randolph konnte ich feststellen, dass die Regenerationsfähigkeit von *Tubifex* zwar eine große ist, dass die Regeneration jedoch nicht so schnell verläuft, wie dies bei *Lumbriculus* der Fall ist. Nach der Operation tritt kein sehr baldiger Wundverschluss ein, was wohl mit der weniger stark ausgebildeten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Muskulatur von *Tubifex* zusammenhängt. Beobachtet man durchschnittene Thiere unter der Lupe, so bemerkt man sehr deutlich, dass bei der Operation ein ziemlich erheblicher Bluterguss stattfindet; allem Anschein nach hält die Blutung noch eine geraume Zeit an, da man in ganz jungen Stadien immer verhältnismäßig große Reste geronnenen Blutes findet.

Der Wundverschluss verläuft bei *Tubifex* folgendermaßen: Nach dem Durchschneiden tritt, wie erwähnt, ein heftiger Bluterguss ein. Die Körperwand wird durch die Kontraktion der Muskulatur verkürzt, wodurch bewirkt wird, dass der Darm ein Stück über dasselbe hinausragt. Ein Verschluss der Blutgefäße wird dadurch hervorgebracht, dass das Körperepithel sich einwärts krümmt, sich gegen den Darm legt und damit die Öffnung abschließt, ferner, dass das austretende Blut gerinnt, und damit ein Weiterausströmen verhindert. Inzwischen hat auch der Darm begonnen sich zurückzuziehen, wodurch er nunmehr völlig in das Innere des Körpers zu liegen kommt, und das Körperepithel über ihn hinwegzieht. Diese Vorgänge verlaufen am Vorder- und Hinterende ungefähr in gleicher Weise.

Nach Verlauf von ein bis zwei Tagen kann man einen vollständigen Verschluss der Wunde wahrnehmen, und zugleich sehen, wie das abgeschnittene Ende mit einer durchsichtigen Kappe von Narbengewebe überzogen wurde. Der Beginn der Regeneration wird durch das Auftreten eines kleinen, kegelförmigen, vollständig durchsichtigen Aufsatzes angezeigt, der sich deutlich von dem übrigen Körper abhebt. Im Laufe der nächsten Tage ist ein stetes Wachsen des Regenerates zu konstatiren. Letzteres nimmt allmählich die Breite der normalen Segmente ein, und gliedert sich am Vorderende in zwei bis drei Segmente, womit dann nach meiner Beobachtung das Wachsthum hier zunächst abgeschlossen ist. Wie die unten mitgetheilten Versuche zeigen, trat (wenigstens im Verlauf von drei Monaten, Januar bis April) nur die Bildung von drei, nie aber von mehr vorderen Segmenten ein. Am Hinterende wurde in derselben Beobachtungszeit eine größere Zahl von Segmenten neu gebildet. Die regenerirten Theile sind noch lange an ihrer größeren Durchsichtigkeit von den übrigen Partien zu unterscheiden. Im Allgemeinen geht auch bei *Tubifex* die Regeneration verhältnismäßig schnell vor sich, denn meist schon nach 15 Tagen hat sich ein neuer Kopf gebildet, während die Neubildung des Afters bereits nach acht Tagen vollendet sein kann.

Beginnen die Würmer abzusterben, was bei denjenigen nach Verlauf einer bestimmten Zeit eintreten muss, denen das Vorderende

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

abgetrennt ist, und die keinen neuen Mund gebildet haben, so giebt sich dies meist dadurch zu erkennen, dass sie anfangen, vom Hinterende aus Segmente abzuschnüren. Diese Selbstamputation tritt ausschließlich am Schwanzende ein, und zwar dergestalt, dass sich auf der Grenze zweier Segmente eine Furche bildet, die immer tiefer einschneidet und zur allmählichen Abschnürung dieses Theiles führt. Gewöhnlich wiederholt sich der Vorgang so oft, bis das Thier völlig zu Grunde geht. Bei dieser Selbstamputation werden indessen nicht nur die im Absterben begriffenen letzten Segmente abgestoßen, sondern noch einige lebensfähige davon mitbetroffen, um, wie dies auch Joest für die Lumbriciden annimmt, eine Infektion des noch übrigen gesunden Theiles zu verhindern, sowie um ein Zerreißen, das durch die Kontraktion der Muskulatur von beiden Seiten aus erfolgen muss, zu ermöglichen.

Nachfolgend theile ich eine Anzahl von Versuchen mit.

Versuch 1.

Am 7. Januar wurden 25 Würmern die ersten sechs Kopfsegmente abgetrennt. Nach der Operation wurden dieselben direkt in Schlamm gebracht. Am 14. Januar waren die Thiere sämmtlich lebend, auch hatte sich schon ein kleines, durchsichtiges Regenerat gebildet. Letzteres vergrößerte sich im Laufe der nächsten Zeit recht bedeutend, und hatte sich bis 24. Januar in zwei bis drei Segmente gegliedert. Die Würmer wurden bis zum 21. April gehalten, ohne dass bis dahin eine weitere Anlage von Segmenten zu bemerken gewesen wäre.

Versuch 2.

25 Würmern wurde am 7. Januar das erste Körperdrittel entfernt. Am 14. Januar konnte eine große Lebensfähigkeit der Thiere festgestellt werden, auch hatte sich die Wunde mit einem durchsichtigen Gewebe geschlossen; von einem Regenerat war indessen nichts zu bemerken. Am 2. Februar wurden die Objekte genau untersucht, doch konnte weder von einem Regenerat, noch von einer Mundbildung etwas konstatirt werden. Wohl in Folge der Unfähigkeit Nahrung aufzunehmen und eines dadurch bedingten abnormen Zustandes, fingen die Würmer im Laufe der nächsten Zeit an, einige Segmente vom Hinterende abzuschnüren. Die Selbstamputation schritt sodann immer weiter fort, so dass am 22. März sämmtliche Würmer abgestorben waren, ohne ein Regenerat gebildet zu haben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Versuch 3.

Am 16. Februar wurden 30 bis 40 Theilstücke, welche fünf bis zehn Segmente umfassten, und der vorderen Körperhälfte entstammten, in Wasser gebracht. Der Wundverschluss war an beiden Enden nach einigen Tagen eingetreten. Schon am 18. Februar waren verschiedene Exemplare gestorben, andere fingen an, Segmente zu amputiren. Am 19. Februar waren zwei Drittel aller Stücke abgestorben, der Rest konnte noch bis zum 21. Februar gehalten werden.

Versuch 4.

30 bis 40 Theilstücke aus der hinteren Körperhälfte von gleicher Länge wie beim vorigen Versuch. Das Ergebnis ein gleich ungünstiges.

Versuch 5.

Zwölf Würmern wurden am 22. Februar die ersten zehn bis zwölf Segmente abgetrennt. Am 26. Februar hatte sich die Wunde am Vorderende in bekannter Weise geschlossen; ein Regenerat war noch nicht vorhanden; doch konnte letzteres am 5. März bei einigen Exemplaren konstatirt werden. Dasselbe wuchs in der nächsten Zeit bis zu einer Länge von zwei bis drei Segmenten heran. Eben so wie bei Versuch 1 konnte auch hier keine größere Anzahl neu gebildeter Segmente festgestellt werden.

Versuch 6.

Die beim Versuch 5 abgeschnittenen vorderen Segmente wurden direkt nach der Operation in Schlamm gebracht. Am 8. März konnte am hinteren Ende dieser Vorderstücke die Neubildung verschiedener Segmente beobachtet werden, deren Zahl sich bei verschiedenen Thieren bis 31. März bedeutend vergrößerte. Ein Exemplar von zwölf Segmenten hatte 40 Segmente neu gebildet, ein anderes von zehn Segmenten deren 46, zwei von je elf Segmenten hatten 30 bezw. 35 Segmente regenerirt.

Versuch 7.

Am 5. März wurden zwölf Würmern die ersten zehn Segmente abgetrennt. Am 7. März war die Wunde geschlossen, doch hatte sich noch kein Regenerat gebildet, letzteres war am 12. März als kleiner Kegel am Vorderende wahrzunehmen. Bis zum 21. April ließen sich an diesen kurzen Regeneraten nur zwei Segmente feststellen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Versuch 8.

Die in Versuch 7 abgeschnittenen vorderen Segmente wurden direkt in Schlamm gebracht. Auch hier bildeten sich am Hinterende neue Segmente, deren Zahl sich bis zum 21. April auf etwa 20 belief.

Versuch 9.

Am 19. März wurden zwölf Würmern die vorderen Segmente, einschließlich der Geschlechtssegmente abgetrennt. Ein Regenerat war bis 21. April nur bei zwei Exemplaren als kleiner Conus nachzuweisen.

Versuch 10.

20 kleine Theilstücke, die vier bis zehn Segmente umfassten und aus der vorderen Körperhälfte stammten, wurden am 19. März in Schlamm gesetzt. Nach einigen Tagen war beiderseits ein vollständiger Wundverschluss eingetreten. Zehn Tage später wiesen einige Theilstücke am Hinterende ein kleines Regenerat auf. Am 5. April waren die Objekte bis auf vier gestorben, die noch eine geraume Zeit lebten, ohne indessen am Vorderende ein Regenerat zu bilden.

Versuch 11.

Am gleichen Tage wurden eben so kurze Stücke wie bei Versuch 10 der hinteren Körperhälfte entnommen. Das Ergebnis war das gleiche.

Versuch 12.

Am 19. März wurden 20 Würmern die vordere Hälfte abgetrennt. Der Wundverschluss war nach einigen Tagen vollständig eingetreten; ein Regenerat war bis 21. April nicht nachzuweisen.

Aus den von mir angestellten, in der Zahl und Anordnung freilich wenig ausgedehnten und möglicherweise auch von der Jahreszeit (Januar bis April) nicht besonders begünstigten Versuchen scheint hervorzugehen, dass das Regenerationsvermögen von *Tubifex rivulorum* kein so großes ist, wie dies für verwandte Formen beobachtet wurde. Nach meinen Versuchen bilden sich bei der Regeneration des Vorderendes nicht wieder so viel Segmente neu, wie abgeschnitten werden, sondern es werden immer nur bis zu drei Segmenten wieder ersetzt. Schneidet man den Würmern bis zehn Segmente ab, so geht die Neubildung des Kopfes verhältnismäßig bald und regelmäßig vor

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sich, während sich in den Fällen, in denen ich den Thieren mehr als zehn Segmente fortgenommen hatte, nur vereinzelte Regenerate bildeten. Entfernte ich den Versuchsthieren die vordere Körperhälfte, so sah ich überhaupt sich niemals ein Regenerat bilden, letzteres war auch der Fall, wenn ich noch mehr Segmente entfernte. Das sind also Ergebnisse, welche sich in Übereinstimmung mit denjenigen befinden, wie sie von Morgan und Hescheler an den Lumbriciden gewonnen und auch durch die Versuche von Korschelt bestätigt wurden, nur dass sich *Tubifex* nicht so widerstandsfähig erwies, wie das speciell für die Lumbriciden durch Korschelt gezeigt wurde, denn die Versuche mit kleinen Theilstücken verliefen nicht so günstig, wie dies für *Lumbriculus* und die *Lumbriciden* angegeben ist. Regenerate habe ich bei ihnen immer nur am Hinterende auftreten sehen, wo sie allerdings eine ziemlich große Zahl von Segmenten betragen konnten; am Vorderende habe ich dagegen keine Gelegenheit gehabt, Neubildungen zu beobachten, sei es nun, dass überhaupt keine solchen von *Tubifex* gebildet werden, oder dass eine längere Beobachtungszeit und eine größere Zahl von Versuchen hierzu erforderlich ist.

Für kurze Vorderenden konnte ich eine große Regenerationsfähigkeit feststellen. Stücke von sechs bis zehn Segmenten Länge lebten monatelang weiter und regenerirten schnell das aus einer großen Zahl von Segmenten bestehende Hinterende, so dass man vielleicht zu der Annahme berechtigt ist, dass sie bei genügend langer Beobachtung sich zu normalen Thieren ausgebildet haben würden.

Die Neubildung des Vorderdarmes.

Nach dem Abtrennen des vorderen Körperendes vollzieht sich sehr bald der Wundverschluss in der früher geschilderten Weise, und es entsteht eine helle, durchsichtige Kappe von Narbengewebe. In diesem Stadium verharren die Thiere längere Zeit. Ein schon etwas fortgeschritteneres Stadium zeigt Fig. 1. Bald fangen die am Vorderende des alten Darmes gelegenen Zellen an, sich zur Theilung anzuschicken, wie aus der Struktur der hier gelegenen Kerne hervorgeht. Das Körperepithel überzieht gleichmäßig das ganze Vorderende; der Darm ist um ein gutes Stück von jenem entfernt, und an seinem Vorderende sieht man die Zellen besonders dicht gedrängt; an dieser Stelle findet man später eine große Zahl von Mitosen. Zwischen Darm und Körperdecke sieht man mesodermales Gewebe sich hinziehen. Die Gestalt des Thieres ist eine gleichmäßig walzenförmige. Wie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schon oben erwähnt, tritt am Vorderende stets eine Neubildung von zwei bis drei Segmenten ein; eine Anlage der neuen Organe in den vordersten alten Körpersegmenten, wie dieselben von Rievel bei *Lumbriciden* beobachtet wurden, habe ich niemals gesehen. Diese neuen Segmente kann man noch lange Zeit an ihrer hellen Farbe von den alten unterscheiden. Je weiter das Wachsthum schreitet, um so mehr differenzirt sich auch das Regenerat, und um so deutlicher tritt die charakteristische Kopfform zu Tage.

Im Stadium der Fig. 2 treten am Vorderende des Darmes viele Theilungsfiguren auf, wie dies andere Präparate zeigen. Während der Darm in Fig. 1 sich noch mehr in der Mitte des Körpers befand, so sieht man ihn hier schon nach der Ventralseite zu gerichtet. Auch bemerkt man an derselben Figur, wie die Zellen nach hinten zu sich mehr anhäufen und damit ist bereits die erste Anlage des Pharynx angedeutet. Langsam nähert sich der Darm dem Körperepithel, bis er nur noch durch einen schmalen Zwischenraum von ihm getrennt ist (Fig. 3). Im Darmepithel sind noch immer Mitosen in größerer Zahl vorhanden. Die Auftreibung und Wandverdickung, welche wir sehr bald als die Anlage des Pharynx kennen lernen werden, hat sich bedeutend vergrößert und tritt jetzt deutlicher hervor. Auch der bisher noch vorhandene Zwischenraum zwischen Körperepithel und Darm schwindet allmählich, und der Darm legt sich nunmehr unmittelbar an das Körperepithel an.

Kurz bevor dies jedoch eintritt, fängt das Körperepithel an dieser Stelle der Ventralfläche an, sich ein wenig nach innen einzusenken. Diese leichte Einsenkung wird bald etwas tiefer, bis sie mit dem ihr entgegenwachsenden Darm in Verbindung tritt (Fig. 5). Die Zellen des Körperepithels heben sich scharf von denen des Darmes ab, einestheils dadurch, dass die Grenze durch eine feine Linie bezeichnet wird, und sodann durch ihr stärkeres Färbungsvermögen, was beides aus der Fig. 5 zu erkennen ist.

Während der geschilderten Vorgänge ist die Entwicklung des Pharynx bedeutend vorgeschritten. Vor allen Dingen tritt an der dorsalen Wand des vorderen Darmabschnittes eine starke Verdickung auf, die durch eine reichliche Vermehrung der Zellen an dieser Stelle entstand (Fig. 3 und 4). Die Darmhöhle erweitert sich in dieser Gegend beträchtlich und zwar hauptsächlich dadurch, dass sie in die dorsale Zellenwucherung eine nach hinten zu gerichtete Ausbuchtung hineinschickt. Auf diese Weise entsteht eine von hinten nach vorn gerichtete Falte an der dorsalen Wand (Fig. 5). Durch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

diese Umbildung der Darmwand tritt der Pharynx allmählich recht deutlich hervor.

Mit fortschreitender Regeneration entwickelt sich der beschriebenen Falte gegenüber an der ventralen Seite des Darmes ebenfalls eine, aber viel weniger beträchtliche Zellenwucherung. Ein ähnlicher Vorgang wie an der dorsalen Seite wiederholt sich hier, indem ebenfalls eine Falte zur Ausbildung gelangt (Fig. 5, 7), die der dorsalen gegenüber, aber etwas weiter nach hinten liegt. Außer diesen beiden bilden sich im Verlauf der Regeneration noch mehrere kleine Falten, die indessen nicht immer so deutlich hervortreten, wie die beiden eben beschriebenen (Fig. 8). Es sei gleich an dieser Stelle erwähnt, dass zu dem deutlichen Hervortreten des Pharynx auch seine sich jetzt allmählich ausbildende Muskulatur mit beiträgt. Das mesodermale Gewebe legt sich vor Allem an der Dorsalseite dem zum Pharynx ausgeweiteten Darmepithel immer dichter und in größeren Mengen an (Fig. 4—8), so dass durch Vermehrung dieses Gewebes allmählich die für den Pharynx so außerordentlich charakteristische Muskulatur zur Ausbildung gelangt.

Während der besprochenen und noch zu schildernden Vorgänge erfährt das vordere Körperende jene Umgestaltung (Fig. 3—6), welche besonders durch die hier erfolgende Neubildung der Segmente bedingt ist und die zu der Ausbildung der charakteristischen Kopfform führt, wie sie in Fig. 6—9 hervortritt. Das Vorderende ist jetzt kegelförmig gestaltet; oberhalb des Schlundes ist das Gehirn zur Ausbildung gelangt, auf welches später noch zurückzukommen sein wird.

Die Einstülpung des Körperepithels senkt sich, wie erwähnt, etwas mehr in die Tiefe (Fig. 6). Die Zellen des Darmes sind in diesen späteren Stadien durch ihre stärkere Färbbarkeit deutlich vom Körperepithel zu unterscheiden. Außerdem lässt ein noch immer vorhandener feiner Kontour die Erstreckung des Darmes hervortreten (Fig. 6).

Die Figuren 6 und 7 stellen ein Stadium kurz vor dem Durchbruch der Mundöffnung dar, und zwar handelt es sich, worauf noch besonders hinzuweisen sein wird, nicht um einen vorläufigen, sondern um den bleibenden Mund. Zu dieser Zeit, wenn sich die Mundöffnung zu bilden im Begriff steht, beginnen sich die vorher erwähnten Unterschiede zwischen Darm und Körperepithel zu verwischen. Die feine Linie zwischen beiden muss naturgemäß wegfallen und der Unterschied in der Färbung bleibt zwar noch eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zeit lang erhalten, wird aber doch bald recht unbestimmt. Immerhin kann man auch an solchen Sagittalschnitten, welche bereits die Verbindung der Darmhöhle mit der Außenwelt zeigen, unter Umständen noch das Darmepithel von dem eingestülpten Körperepithel unterscheiden.

Die Fig. 8 zeigt einen Sagittalschnitt eines regenerirten Kopfendes 16 Tage nach der Operation. Die Mundöffnung ist gebildet, und das der Zeichnung zu Grunde liegende Präparat lässt mit ziemlicher Sicherheit erkennen, dass die epitheliale Einstülpung so weit reicht, wie sich an der Ventralseite die drei helleren und runden, etwas gegen das Lumen gelegenen Kerne erstrecken. Diese gehören zu der Einstülpung. Dorsal scheint sich der ektodermale Theil nicht so weit ins Innere zu erstrecken.

Man darf mit ziemlicher Sicherheit annehmen, dass nach dem erfolgten Durchbruch der Mundöffnung ein weiteres Hineinwachsen oder Einsenken des Körperepithels nicht mehr stattfindet, denn der Pharynx ist fertig ausgebildet und überhaupt zeigt das jetzt erreichte Stadium bereits eine völlige Übereinstimmung mit dem normalen Verhalten des unverletzten Wurmes. Um dies hervortreten zu lassen, gebe ich in Fig. 9 den Sagittalschnitt vom Vorderende eines solchen, an welchem man die Übereinstimmung ohne Weiteres erkennen wird, wenn man von unbedeutenden individuellen Verschiedenheiten und der beim normalen Thier natürlich weiter fortgeschrittenen Differenzirung der Pharynxwand absieht.

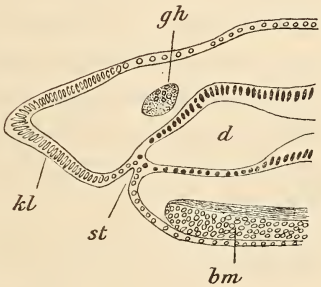
Aus meinen Untersuchungen ergiebt sich mit Bestimmtheit, dass der Pharynx nach Verlust der vorderen Darmpartien aus dem entodermalen Theile des Darmes neu gebildet wird. Ich glaube, dass die vorstehende Schilderung und die mitgetheilten Zeichnungen hierüber keinen Zweifel lassen. Zu dem entodermalen Pharynx kommt eine nur wenig umfangreiche Einstülpung des (ektodermalen) Körperepithels hinzu (Fig. 6 und 7), welches die Mundhöhle bildet.

Meine an *Tubifex* gewonnenen Ergebnisse decken sich ziemlich mit den von Rievel an *Nais* und den *Lumbriciden* erzielten Resultaten; zumal mit dem ersteren Wurm ist die Übereinstimmung bezüglich des Pharynx eine große; jedoch hat Rievel bei der Regeneration des Vorderendes von *Nais proboscidea* von irgend welchen ektodermalen Einsenkungen nichts bemerkt, sondern er lässt vielmehr das entodermale Darmepithel mit dem (ektodermalen) Körperepithel direkt ohne Einsenkung verschmelzen. Ob der Vorgang bei *Nais* thatsächlich abweichend verläuft, oder ob die nur geringe

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ektodermale Einsenkung möglicherweise nur nicht zur Beobachtung gelangte, wie man vielleicht vermuthen könnte (man vgl. z. B. Rievel's Fig. 10, Taf. XII), lässt sich hier nicht entscheiden. Der Schwerpunkt von Rievel's Darstellung liegt überhaupt nicht nach dieser Richtung, sondern in der entodermalen Entstehung des Pharynx und in dieser Beziehung stimmen meine Untersuchungen an *Tubifex* mit den seinigen an *Nais* überein. Erwähnen möchte ich hier noch, was übrigens theilweise auch aus meinen Fig. 6—8 hervorgeht, dass die Ektodermeinstülpung in manchen Fällen etwas tiefer, in anderen weniger tief sein kann, niemals aber umfangreicher als in Fig. 7 ist, so weit wenigstens meine Erfahrungen reichen. Es wäre also denkbar, dass bei anderen Arten und Gattungen die epitheliale Einsenkung noch weniger umfangreich oder gar nicht vorhanden ist, wie dies eben nach Rievel bei *Nais proboscidea* der Fall sein soll.

Ebenfalls mit obigen völlig übereinstimmend sind von Wagner's Befunde an *Lumbriculus variegatus*, wie sie sich aus seiner neueren Veröffentlichung ergeben. Vergleicht man die von ihm mitgetheilte Figur mit Rievel's und meinen Abbildungen von *Nais* und *Tubifex*, so ergiebt sich die mit *d* bezeichnete Anschwellung des vorderen Darmendes zweifellos als Anlage des Pharynx zu erkennen, wie auch die schon ausgebildete Kopfform und das ebenfalls bereits vorhandene obere Schlundganglion (*gh*) bestätigen. Die von mir an *Tubifex* angestellten Beobachtungen erfuhren im vergangenen Frühjahr durch von Wagner's zweite Veröffentlichung eine mir sehr erfreuliche Bestätigung, denn im Gegensatz zu Rievel's Befund hatte ich schon damals die Einstülpung des Ektoderms aufgefunden. Auch nach von Wagner's Untersuchung kommt zu der Pharynxanlage noch eine kurze Ektodermeinsenkung (*st*) hinzu, aber der Pharynx ist jedenfalls auch bei der Regeneration von *Lumbriculus* entodermaler Natur, wie man auch aus von Wagner's vorläufig allerdings nur ganz kurz mitgetheilten Ergebnissen entnehmen muss.



Textfig. II.

Davon, dass die zuerst gebildete Öffnung eine provisorische ist, die sich später wieder schließt, worauf nunmehr erst die Einsenkung des Ektoderms und damit die Bildung der bleibenden Mundöffnung erfolgt, wie von Wagner den Vorgang für *Lumbriculus* darstellt, ist

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bei *Tubifex* sicher nichts vorhanden. Nachdem ich von Wagner's hierauf bezügliche Angaben kennen gelernt hatte, nahm ich nochmals eine erneute Prüfung der von mir angefertigten Schnittserien, sowie neue Experimente vor, doch erhielt ich stets das oben geschilderte Ergebnis, dass sofort durch Verschmelzung des vorderen zugespitzten Darmendes mit der ektodermalen Einstülpung die bleibende Öffnung gebildet wird. Abgesehen hiervon bringen meine Untersuchungen an *Tubifex* wie gesagt eine Bestätigung von von Wagner's Angaben über *Lumbriculus*, wenn ich mich auch nicht mit der ihnen im Schlusssatz gegebenen Deutung einverstanden erklären kann, wovon weiter unten noch zu sprechen sein wird.

Durchaus nicht stimme ich in meinen Ergebnissen mit denen von Hepke über die Regeneration des Vorderdarmes der *Naiden* überein, eben so wenig wie sich diese mit Rievel's und von Wagner's Angaben über *Nais* und *Lumbriculus* vereinigen lassen. Wie schon Eingangs erwähnt wurde, lässt Hepke den Vorderdarm einschließlich des Pharynx aus einer soliden Ektodermwucherung des Vorderendes entstehen, die sich strangartig nach hinten erstreckt und später eine Höhlung erhält, nachdem sie mit dem Vorderende des entodermalen Darmes in Verbindung getreten ist. Da diese Befunde sich weder mit den meinigen, noch mit denen von Rievel und von Wagner vereinigen lassen, ihnen vielmehr ganz unvermittelt gegenüber stehen und da ich sie außerdem für nicht genügend begründet ansehen muss, wobei ich besonders an die als Beweis beigegebenen wenig überzeugenden Abbildungen denke, so gehe ich auf eine Besprechung derselben nicht weiter ein.

Bereits nach der Fertigstellung und Niederschrift meiner Arbeit erschien der zweite Theil von Hescheler's Untersuchungen über die Regenerationsvorgänge bei den Lumbriciden, worin er auch die Neubildung des Vorderdarmes behandelt. Obwohl die Vorgänge der Regeneration des Vorderendes bei den Lumbriciden offenbar weit komplicirter und daher schwieriger zu deuten sind, vermag man aus Hescheler's Darstellung dennoch zu entnehmen, dass sie sich allem Anschein nach mit den von mir beobachteten besser als mit Rievel's Angaben vereinigen lassen. Hescheler fand bei der mit einer Neubildung weniger Segmente einhergehenden Regeneration des Vorderendes eine im Ganzen nicht sehr tiefe Ektodermeinstülpung, an welche sich der aus alten Darmepithelien hervorgehende umfangreiche Pharynx anschließt.

In großem Einklang befinden sich die bei der Regeneration des

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Vorderdarmes von *Tubifex* ablaufenden Vorgänge mit denjenigen, bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Chaetogaster diaphanus*. Hier bildet sich der Pharynx durch eine entodermale Aussackung der ventralen Darmwand und wächst zu einer unpaaren Anlage mit paarigen nach vorn gerichteten Schenkeln heran, welche sich in zwei geringfügige Ektodermeinsenkungen öffnen und später zum unpaaren Mund und Pharynx vereinigen. Der Vorderdarm ist also mit Ausnahme eines kleinen, die Mundöffnung enthaltenden ektodermalen Theiles, dem Entoderm zugehörig.

Man sieht hieraus, sowie aus der übrigen Darstellung von Bock's und aus seinen Abbildungen, dass thatsächlich eine große Übereinstimmung mit den Regenerationsvorgängen am Darmkanal von *Tubifex*, *Nais* und *Lumbriculus* vorhanden ist, abgesehen von der Paarigkeit des entodermalen Vorderendes, welche durch die besonderen hier obwaltenden Verhältnisse erklärlich ist.

Ob im Übrigen die Vorgänge bei der Regeneration und Theilung des Vorderdarmes bei den Anneliden so sehr übereinstimmen, muss nach den Angaben anderer Forscher, z. B. denen von Kennel's über *Ctenodrilus pardalis*, zweifelhaft erscheinen, da bei der Theilung dieses Wurmes ein ektodermales Stomodäum in ziemlichem Umfang auftritt. Entsprechend lauten die neueren Angaben von Malaquin über die Teilung von *Filograna* und *Salmacina*, bei denen ebenfalls eine Ektodermeinstülpung auftritt und nach Malaquin's Aussage auch den Pharynx liefert.

Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, diese Vorgänge bei der Theilung weiter zu verfolgen, doch darf man vielleicht annehmen, dass auch in dieser Beziehung erneute Untersuchungen weitere Übereinstimmungen aufdecken werden.

Ziehe ich jetzt bezüglich des Vorderdarmes aus meinen eigenen Angaben und denjenigen der genannten Autoren das Resultat, so lautet dasselbe so, dass der Vorderdarm mit Ausnahme einer kleinen vordersten Partie entodermaler und nicht wie in der Ontogenie ektodermaler Herkunft ist.

Vergleicht man dieses Ergebnis mit den entwicklungsgeschichtlichen Befunden an verwandten Formen, so ergiebt sich sofort der Unterschied. Wie ich in dem kurzen ontogenetischen Überblicke zeigte, wird der Vorderdarm verwandter Anneliden (Oligochäten) auf das Ektoderm zurückgeführt, wobei ich besonders auf die beigegebene Figur Roule's von Enchytraeoides hinweise (Fig. I, p. 216). Hier gehört der Pharynx nach Roule's ausdrücklicher Angabe dem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stomodäum zu, ähnlich wie bei *Allolobophora* und *Acanthodrilus* nach Wilson und Beddard, und die morphologische Gleichwerthigkeit des ektodermalen, normal entstandenen Pharynx mit dem entodermalen, bei der Regeneration geschilderten, ergiebt sich ohne Weiteres durch Vergleichung jener Figur Roule's mit meinen Abbildungen (Fig. 6—9).

Die Neubildung des Enddarmes.

Ähnliche Vorgänge wie nach dem Abtrennen des Vorderendes vollziehen sich beim Durchschneiden des Hinterendes. Die Körperwand krümmt sich einwärts und legt sich gegen den Darm. Die Ränder des letzteren krümmen sich ebenfalls nach innen und der Darm beginnt sich zu verkürzen. Ist endlich der völlige Verschluss desselben eingetreten, so hat er sich auch so weit kontrahirt, dass er vollständig in das Körperinnere zu liegen kommt. Das Körperepithel seinerseits hat sich unterdessen mehr und mehr zusammengebogen, eine Verwachsung hat bereits stattgefunden und man sieht nunmehr schon ein kontinuirliches Epithel das Hinterende abschließen.

Aus dem Gesagten ergiebt sich, dass bei *Tubifex* ein vollständiger Verschluss des Darmes eintritt, und dass über denselben das Körperepithel ununterbrochen hinwegzieht. Ein ähnliches, nur bereits etwas späteres Stadium ist in Fig. 11 abgebildet.

Derartig einfach verläuft der Vorgang jedoch nur, wenn man die Würmer sofort in Schlamm bringt; setzt man sie dagegen in reines Wasser, so gestalten sich die Dinge etwas anders. Wie schon hervorgehoben, regeneriren die Würmer unter diesen Verhältnissen gar nicht oder nur sehr schwer. Der Wundverschluss geht viel langsamer vor sich, womit ein länger andauernder und sich hieraus ergebender Bluterguss in direktem Zusammenhange steht. Während man bei den im Schlamm aufbewahrten Thieren auf Schnitten nur hin und wieder geronnenes Blut auffindet, so ist dies hier Regel, dasselbe überzieht als feste Kruste das ganze Hinterende, so weit sich die Wunde erstreckt.

Später tritt diese geronnene Blutmasse dem Beobachter als ein mehr pfropfartiges Gebilde entgegen, indem man keine Spur eines zelligen Baues unterscheiden kann, höchstens können Reste zerfallener Zellen dieser Masse beigemischt sein. Unter der im Zerfall begriffenen Masse schließen sich dann, ähnlich wie oben beschrieben, das Körper- und Darmepithel immer mehr zusammen, und allmählich wird der Pfropf abgestoßen. Die letzten Reste eines

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

solchen sind in Fig. 10 abgebildet, der hier nur noch den mit *p* bezeichneten Theil darstellt, unter welchem man die neugebildeten Zellen schon entwickelt sieht. Der Darm hat sich noch nicht ganz kontrahirt; es ist keine scharfe Grenze zwischen dem Epithel desselben und dem Ektoderm zu erkennen. Das Präparat entstammt einer Serie von Schnitten, welche durch einen 18 Stunden nach der Operation abgetödteten Wurm angefertigt wurde. Nach so kurzer Zeit hat sich der Darm in diesem Falle noch nicht von der Oberfläche zurückgezogen, so dass eine Verbindung zwischen ihm und dem Körperepithel zu bestehen scheint, aber ich möchte ausdrücklich hervorheben, dass diese Verbindung keine bleibende ist, denn später zieht sich der Darm, ähnlich wie dies auch beim Vorderende geschieht, vom Epithel zurück. Unter Umständen kann durch den erwähnten Pfropf zerfallenden Gewebes der Verschluss und das Zurückziehen des Darmes, sowie in Verbindung damit sein Abheben vom Körperepithel weit über das normale Maß verzögert werden. Der Pfropf ist in diesem Falle nicht nach außen abgestoßen worden, sondern er wurde beim Einkrümmen der Wundränder eingeklemmt und auf diese Weise bleibt längere Zeit scheinbar eine Verbindung der Darmhöhle mit der Außenwelt bestehen, eine Öffnung, die nur durch diesen Pfropf verschlossen ist. In solchen Fällen wird der normale Verlauf der Regeneration längere Zeit aufgehalten. Diese eigenthümliche Art des Wundverschlusses tritt, wie hervorgehoben, nur bei einer ungeeigneten Behandlungsweise der Würmer auf, und muss daher wohl als eine krankhafte Erscheinung angesehen werden.

Von einer aus einem umfangreichen Zellmaterial gebildeten Regenerationsknospe, wie sie bei den Lumbriciden gefunden wird, und wie sie z. B. Michel bei den von ihm untersuchten Würmern fand, kann bei *Tubifex* nicht die Rede sein. Die Neubildung von Zellen beim Wundverschluss ist eine nur unbedeutende; von einem Narbengewebe kann eigentlich kaum gesprochen werden, denn schon in sehr kurzer Zeit, zumal bei normalen Lebensverhältnissen, sieht man die Körperschichten in einem von dem gewöhnlichen Verhalten kaum erheblich abweichenden Zustande.

Auf dem in Fig. 11 abgebildeten Stadium fängt nun der Darm an zu wachsen, und sich gegen das Körperepithel hin zu erstrecken, ein Vorgang, der sich verschiedenartig gestalten kann; entweder sehen wir eine Art von Spitzenwachsthum eintreten, wie dies in Fig. 13 abgebildet ist, was indessen als der seltenere Fall bezeichnet

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

werden muss, oder der Darm behält seine keulenförmige Gestalt bei, wie Fig. 12 dies zeigt.

Die von H. Randolph bei *Lumbriculus* beschriebenen Neoblasten treten bei der Regeneration stets auf, haben jedoch zu der Neubildung des Bauchstranges und des Enddarmes keine Beziehung. Ich möchte bei dieser Gelegenheit erwähnen, dass meine auf die mesodermalen Theile bezüglichen Beobachtungen nicht genügen, um einen Beitrag zu der Frage zu liefern, in wie fern hier eine völlige Neubildung, oder nur eine Vermehrung bereits vorhandener Gewebselemente stattfindet.

Im Falle der Darm mit spitzem Ende gegen die Körperwand vorwächst, verbreitert er sich ebenfalls, sobald er an dieser angelangt ist. In beiden Fällen schmiegen sich dann Darm- und Körperepithel eng an einander, worauf die Verlöthung beider Schichten und sodann der Durchbruch nach außen erfolgt. Damit ist also die Verbindung der Darmhöhle mit der Außenwelt hergestellt. Ein Stadium kurz nach dem eben geschilderten Vorgang stellt Fig. 14 dar, bei der einerseits die Zellschichten durch die Färbung sehr deutlich von einander zu unterscheiden sind, und andererseits auch noch ein feiner Kontour das Darmepithel von dem des Körpers trennt. Die dunklere Färbung des Körperepithels und die hellere des Darmepithels, sowie der trennende Kontour war auch außerordentlich deutlich auf anderen Präparaten, so z. B. der Serie zu erkennen, nach welcher die Fig. 15 angefertigt ist. Da diese Stadien für die hier behandelte Frage sehr wichtige sind, schenkte ich denselben meine ganz besondere Aufmerksamkeit und fertigte von ihnen eine große Zahl von Schnittserien an. Sie zeigten alle übereinstimmend dieselben Verhältnisse.

Die von Rievel an *Nais* und *Ophryotrocha* gemachte und durch verschiedene Figuren (Fig. 3, 6, Taf. XII) erläuterte Beobachtung, dass bei dem Durchbruch das Darmepithel durch die Öffnung nach außen tritt, und etwas über das Körperepithel hervorsteht, konnte ich bei *Tubifex* nicht machen.

Nach erfolgtem Durchbruch fängt das Körperepithel an sich langsam nach innen einzusenken, und den neuen After zu bilden. In Fig. 16 ist das Resultat dieses Vorganges dargestellt. Die eingestülpte Partie des Körperepithels lässt sich Dank der stärkeren Färbbarkeit desselben sehr leicht feststellen und die Grenze zwischen ihr und dem Darmepithel ist ohne Weiteres zu erkennen. Übrigens gleichen diese Verhältnisse beim regenerirten Wurm bereits denjenigen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eines normalen unverletzten Thieres, denn auch bei diesen setzt sich ein kurzes, offenbar ektodermales Stück durch sein stärkeres Färbungsvermögen vom übrigen Darm ab, wie die zum Vergleich beigegebene Fig. 17 eines normalen Hinterendes von *Tubifex* zeigt. Ausdrücklich bemerken möchte ich, dass die Verschmelzung des Darmepithels mit dem Körperepithel und der Durchbruch der Öffnung stets dem Auftreten der ektodermalen Einstülpung vorangeht, und dass also nicht ein nach innen geschlossenes Proktodäum vorhanden ist, wie man dies vielleicht nach der Bildung des Stomodäums (Fig. 5—7) erwarten könnte.

Vergleichen wir die Neubildung des Enddarmes mit der des Vorderdarmes, so sehen wir, wie dieselbe ziemlich entsprechend verläuft. In beiden Fällen tritt nach dem Durchschneiden ein Zurückziehen des Darmes ein, worauf dann derselbe wieder bis an das Körperepithel heranwächst. Berühren sich beide, so erfolgt der Durchbruch und nach demselben eine Einstülpung, die dort zur Bildung des Stomodäums, hier zu der des Proktodäums Veranlassung giebt. Bekanntlich spricht man bei den Anneliden den im letzten oder den beiden letzten Segmenten gelegenen Darmabschnitt, welcher sich durch sein engeres Lumen deutlich von dem Mitteldarm abgrenzen lässt, als Enddarm an. Bei *Tubifex* ist dieser Enddarm nach meinen Untersuchungen ektodermalen Ursprungs.

Bezüglich des Enddarmes komme ich also zu dem Ergebnis, dass derselbe bei der Regeneration in gleicher Weise wie bei der Embryonalentwicklung gebildet wird, wobei ich annehme, dass dem kurzen Enddarm dieselbe embryonale Entwicklung zukommt, wie sie für andere Anneliden beobachtet worden ist. Ich verweise in dieser Beziehung auf die vorausgeschickte Übersicht der ontogenetischen Vorgänge.

Vergleiche ich nunmehr meine Beobachtungen mit denjenigen anderer Forscher über die Regeneration des Enddarmes, so bieten sich zunächst die von Rievel dar. Wie schon früher erwähnt, lässt er den Enddarm aus dem Entoderm, d. h. durch bloße Verlöthung des Darmepithels mit dem Körperepithel und nachherigem Durchbruch entstehen. Nach seiner Auffassung ist also eine Verschiedenheit des regenerativen mit dem embryonalen Vorgang vorhanden. Dies war auch früher durch F. von Wagner für *Lumbriculus* ausgesprochen worden.

Rievel's hier in Frage kommende Beobachtungen beziehen sich außer auf *Ophryotrocha* auf *Nais*, d. h. einer dem *Tubifex* recht nahe

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stehenden Form. Ohne mir in Bezug auf *Nais* ein maßgebendes Urtheil erlauben zu wollen, da ich diese Gattung nicht in den Kreis meiner Untersuchungen ziehen konnte, möchte ich es doch für möglich halten, dass Rievel in Bezug auf den Enddarm seine Beobachtungen nicht weit genug fortgesetzt und in Folge dessen nur die ektodermale Einsenkung nicht aufgefunden oder als solche erkannt hat. Ich möchte dies aus einer von ihm mitgetheilten Zeichnung (Fig. 7, Taf. XII) und aus einer Schnittserie durch das regenerirte Hinterende von *Nais* schließen. Rievel selbst spricht davon, dass sich »späterhin der After etwas zurückzieht«. Seine Fig. 7 scheint mir ein Stadium zu sein, welches zwischen meine Fig. 15 und 16 zu stellen wäre und die erwähnte Schnittserie bestätigt das Vorhandensein einer allerdings wohl nur sehr kurzen ektodermalen Einsenkung.

Nach der von Hepke gegebenen Schilderung kommt der Enddarm zwar vom Ektoderm her, aber trotzdem kann ich mich für *Tubifex* mit seiner Darstellung nicht einverstanden erklären und möchte außerdem die Gültigkeit derselben für *Nais* anzweifeln, da aus Rievel's Untersuchung hervorgeht, dass die Vorgänge bei *Nais* und *Tubifex* in sehr übereinstimmender Weise verlaufen, während sie nach Hepke sich wesentlich anders abspielen müssten.

Wie bei der Regeneration des Vorderdarmes lässt Hepke auch bei der des Enddarmes eine solide Wucherung auftreten, die gegen das Entoderm hinwächst, sich mit ihm vereinigt und durch ihre Aushöhlung den Enddarm aus sich hervorgehen lässt. Derartiges habe ich nie zu Gesicht bekommen und auch Rievel's Beschreibung der betreffenden Vorgänge stimmt damit in keiner Weise überein.

Übrigens scheint Hepke von der Bildung des Enddarmes etwas Ähnliches, wie ich bei *Tubifex*, gesehen zu haben, indem er zu obiger Darstellung noch den folgenden Zusatz macht: »Nach sehr kurzer Zeit bekommt nun diese hintere Intestinalanlage in derselben Weise wie die des Kopfes ein Lumen, welches mit dem des alten Darmes in Verbindung tritt. Gleichzeitig bildet sich auch an der äußeren Fläche der Ektodermkappe dort, wo nach innen zu die Basis des Intestinalstranges liegt, eine kleine Einbuchtung, welche immer tiefer wird, bis sie schließlich nach Perforation der betreffenden letzten Zellschicht als fertige Analöffnung die Kommunikation zwischen Darmhöhle und Außenwelt vermittelt.«

Die Untersuchungen von Randolph und Michel über die Regenerationsvorgänge am Hinterende der Oligochäten beziehen sich mehr auf andere Punkte (Randolph) oder weichen von den bisher

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gegebenen Darstellungen sehr stark ab (Michel), wesshalb ich auf dieselben hier nicht näher eingehen möchte.

Dagegen muss ich die in neuester Zeit erschienenen Untersuchungen von M. von Bock hervorheben, da sie mir besonders wichtig erscheinen. Er sagt über die Bildung des Enddarmes: »Die Bildung des neuen Afters erfolgt auf die denkbar einfachste Weise: nachdem die dorsale Brücke zwischen beiden Zooiden durchgerissen ist, schließt sich die Wunde sofort durch den Hautmuskelschlauch, welcher sich um das abgerissene Darmende des Vorderthieres fest zusammenpresst und so ein stumpf abgerundetes Schwanzende bildet. In dieser Stellung verwächst der Hautmuskelschlauch einfach mit den Rändern des abgerissenen Darmes. Ich habe wiederholt soeben abgetrennte Vorderthiere darauf hin untersucht, ob irgend eine ektodermale Einstülpung erkennbar sei, jedoch nichts Derartiges gefunden.« Man sieht, dass diese Darstellung mit derjenigen Rievel's eine völlige Übereinstimmung zeigt. von Bock versichert ausdrücklich, dass er von einer ektodermalen Einsenkung nichts bemerken konnte. Auch zeigen seine Abbildungen mit denen Rievel's eine große Ähnlichkeit. Will man nicht annehmen, dass nicht etwa später doch noch eine Einsenkung des Körperepithels auftreten könnte, so wird man die Gleichheit der Rievel'schen und von Bock'schen Resultate anerkennen müssen.

Ähnliche Verschiedenheiten wie in Bezug auf die Neubildung des Vorderdarmes bei den sich theilenden Anneliden scheinen auch bezüglich des Enddarmes vorhanden zu sein, indem nach den älteren Autoren von Kennel's und Zeppelin's bei der Theilung des *Ctenodrilus pardalis* und *monostylos* der Enddarm durch eine recht ansehnliche ektodermale Einstülpung geliefert werden soll.

Die Neubildung des oberen Schlundganglions und des Bauchmarks.

Weit schneller als die oben geschilderte Neubildung des Vorderdarmes geht die Regeneration des oberen Schlundganglions vor sich. Wenn der Darm bei seinem Wachsthum das Körperepithel noch nicht erreicht hat, sieht man in dem neugebildeten Gehirn bereits die Punktsubstanz auftreten. Wir sahen, wie nach dem Durchschneiden der Würmer der Darm erst ein Stück über das Körperepithel hinausragte, um sich später wieder langsam zurückzuziehen, worauf dann eine rege Zellwucherung an dem Vorderende auftrat und im Zusammenhang damit ein stetes Wachsen nach dem Körperepithel hin erfolgte. Derartige Vorgänge finden bei der Bauchkette

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nicht statt, dieselbe bleibt unverändert in ihrer früheren Lage und wird von dem über sie hinwegziehenden Körperepithel in das Innere eingeschlossen, ohne dass ein Zurückziehen nach hinten hin erfolgte; auch findet hier nach meinen Beobachtungen keine Neubildung von Zellen statt. Meine Untersuchungen wurden an Längs- und Querschnitten angestellt, die mir beide gleich gute und oft sich gegenseitig ergänzende Resultate lieferten.

Den ersten Anstoß zur Bildung des Gehirns sehen wir auffallender Weise in einer ganz ventral gelegenen Wucherung des Körperepithels auftreten und nicht, wie man eigentlich der Lagerung des ausgewachsenen Gehirns entsprechend vermuthen sollte, an der dorsalen Seite. In einem derartig jungen Stadium kann man deutlich wahrnehmen, wie das ventral gelegene Körperepithel in Folge reger Zelltheilung stark zu wuchern beginnt und bald sieht man hier, wie Zellen in das Körperinnere hinein gedrängt werden. Diese Stelle des Körperepithels ist sofort an der stärkeren Färbbarkeit der hier gelegenen Zellen erkennbar; auch unterscheiden sich die Kerne dieser Zellen durch ihre bedeutendere Größe. Mitosen sind hier zahlreich vertreten.

In etwas späterem Stadium beginnt auch zu beiden Seiten der ventralen Wucherung eine lebhafte Vermehrung der Epithelzellen, d. h. die ektodermale Verdickung breitet sich mehr nach beiden Seiten aus, wodurch sich von selbst ergiebt, dass die Verdickung auch dorsalwärts vorrückt, ohne indessen schon die dorsalen Partien einzunehmen. Diese seitlichen Wucherungen sind übrigens bei *Tubifex* nicht durch eine Muskellücke von der ventralen zuerst vorhandenen Verdickung getrennt, wie dies von Bock für *Chaetogaster* beschreibt, so dass man hier nur von einer einzigen zusammenhängenden Wucherung sprechen darf. In meiner Beschreibung trennte ich die seitlichen Wucherungen von der ventralen einmal desshalb, weil diese früher vorhanden ist, und sodann, weil auf den vorderen Querschnitten älterer Stadien die seitlichen Verdickungen auftreten, die ventrale Wucherung jedoch fehlt und erst auf den folgenden Schnitten sich wieder findet.

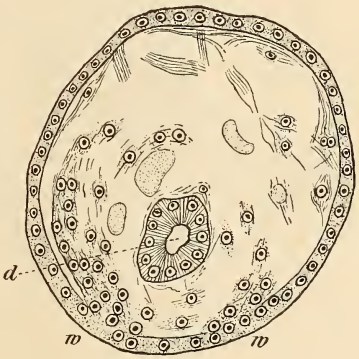
An der Hand einiger Figuren möchte ich den Vorgang schildern. In Fig. 18 sieht man das ventrale Körperepithel in Wucherung begriffen und die seitlichen Partien betheiligen sich ebenfalls daran. Es ist bereits eine größere Masse von Zellen nach innen gedrängt worden und diese haben sich hier zu umfangreichen Komplexen angehäuft. Das Ganze strebt bereits nach der Dorsalseite hin. Allent-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

halben ist der Zusammenhang mit dem ventralen Körperepithel noch vorhanden. Dagegen hebt sich die Zellwucherung scharf von den dorsalen und dorso-lateralen Partien des Epithels ab. In meinen Fig. 18 und 19 tritt dies vielleicht weniger deutlich hervor. Es kommt dies davon her, dass auf diesen Querschnitten in Folge der starken Abrundung des Vorderendes das Epithel auf dem Schnitt mehrschichtig erscheint. Von irgend einer Wucherung dieser dorsalen und dorso-lateralen Partien ist jedoch in keiner Weise die Rede.

Mit dem fortschreitenden Wachsthum des Regenerates, wie sie die Ausbildung der Kopfform mit sich bringt, tritt auch eine allmähliche Verlagerung der Wucherungsstelle ein und zwar derart, dass die seitlichen Partien mehr nach vorn, die ventralen mehr nach hinten gelagert erscheinen. Auf Querschnitten trifft man dementsprechend zuerst die seitlichen und auf den folgenden Schnitten die ventrale Wucherung an. Eine Verbindung der ventralen Verdickung mit den lateralen Partien bleibt indessen immer bestehen, was sich auf Querschnitten mit Sicherheit nachweisen lässt. Aus diesen Theilen der Zellwucherung gehen dann später die das Gehirn mit dem Bauchmark verbindenden Kommissuren hervor.

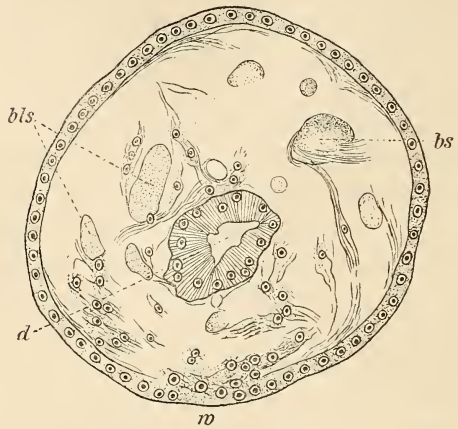
Die eben geschilderten Verhältnisse veranschaulichen die nebenstehenden Textfiguren III—VI, welche aus einer einzigen Schnittserie ausgewählt wurden. Fig. III stellt einen Schnitt dar, der mehr durch die vordere Körpergegend geführt worden ist; man sieht auf demselben den Darm angeschnitten und zu beiden Seiten den Rest der lateralen Wucherungen, die auf den vorhergehenden Schnitten umfangreicher sind. Von hier aus streben Zellen nach der Dorsalseite dem Gehirn zu, das auf diesem Schnitt nicht getroffen ist. Auf den nicht abgebildeten folgenden Schnitten verschwinden die seitlichen Wucherungen, dagegen zeigen sich zu beiden Seiten ventral gelagert einige große Zellen, die als Verbindungszellen zwischen Gehirn und Bauchmark anzusprechen sind. Auf dem vierten von dem in Fig. III dargestellten Schnitt aus gerechnet, tritt dann die ventrale Wucherung auf, die in Fig. IV (*w*) wiedergegeben ist. Den nächsten Schnitt



Textfig. III.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

veranschaulicht Fig. V. Die aus dem Körperepithel ausgewanderten und dem Bauchmark zustrebenden Zellen sind hier noch deutlich zu erkennen, und unterscheiden sich von denjenigen der alten Bauchkette durch die bedeutendere Größe und längliche Form ihrer Kerne. Auf den nächsten Schnitten verschwindet dann allmählich die ventrale Wucherung und auf den noch weiter nach hinten zu gelegenen Schnitten ist schließlich das alte Bauchmark allein vorhanden (Fig. VI).



Textfig. IV.

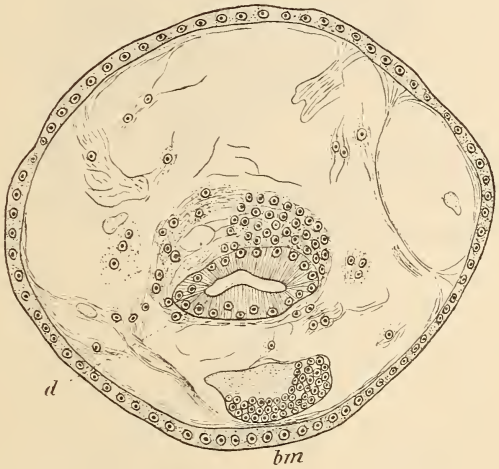
Textfig. V.

Die Gegend der ventralen Wucherung entspricht ungefähr dem vorderen Ende des Bauchmarks und die Vermuthung liegt nahe, dass letztere mit der Wucherung in direkter Verbindung stände und sogar sie erst veranlasste. Verschiedentlich hatte ich Gelegenheit zu beobachten, wie sich von dem alten Bauchmark aus Bündel von Nervenfasern noch eine Strecke weit gegen das vordere Körperepithel hin erstreckten, doch war es mir nicht möglich, eine Verbindung mit dem Epithel selbst mit Sicherheit festzustellen. Es erscheint mir nicht ausgeschlossen, dass trotzdem vielleicht eine solche Verbindung besteht, und dass sie mir nur in Folge der von mir zur Anwendung gebrachten und möglicherweise für die Darstellung dieser feineren histologischen Verhältnisse nicht ausreichenden Konservirungs- und Färbmethode entgangen wäre. Ich möchte dies ausdrücklich hervorheben, weil es mir sehr wohl möglich erscheint, dass erst durch die bald nach dem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verschluss der Wunde eintretende Verbindung des Bauchmarks mit dem Körperepithel überhaupt der Anstoß zur Neubildung der Nervenelemente gegeben wird. Ob diese meine Vermuthung indessen auf Wahrheit beruht, vermag ich freilich nicht sicher zu sagen. Eine Neubildung von Zellen am alten Bauchmark und damit ein Wachsthum desselben gegen das Körperepithel hin habe ich nicht beobachtet; die Regeneration der Bauchkette erfolgt durch die Zellen der ventralen Wucherung.

Die Beziehungen des Bauchmarks zu der ventralen Wucherung gehen ähnlich wie aus den Querschnitten (Fig. III—VI) auch aus den Längsschnitten hervor (Fig. 23 u. 24, Taf. X). Fig. 23 lässt die ventrale Wucherung deutlich erkennen, von der aus einige Zellen, die auch hier durch ihre bedeutendere Größe von denen des alten Bauchmarks sich scharf trennen lassen, mit diesem sich zu vereinigen im Begriff stehen. In Fig. 24 ist bereits eine vollständige Verschmelzung der beiderseitigen Zellen eingetreten, so dass sich hier keine Grenze zwischen den neugebildeten und denen der alten Bauchkette mehr erkennen lässt. Man hat den Eindruck, dass die dem alten Bauchmark sich zufügenden Zellen diesem ursprünglich ziemlich locker anliegen, um sich allmählich fester mit ihm zu verbinden. Sie ordnen sich schließlich an der Ventralseite an, worauf über ihnen die Ausbildung der Punktsubstanz vor sich geht. Hiermit ist dann die Neubildung des unteren Schlundganglions im Wesentlichen beendigt.

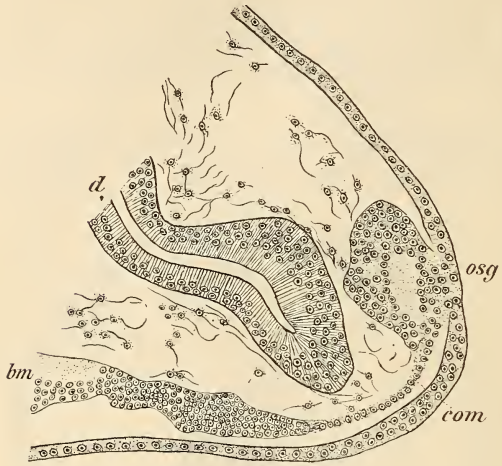


Textfig. VI.

Eine Verbindung des Gehirns mit dem Bauchmark durch nervöse Zellen, aus denen später die Kommissuren hervorgehen, führt uns Fig. VII vor Augen. Dieselbe zeigt das obere Schlundganglion in einem Stadium, in dem es noch durch eine Ektodermwucherung mit dem Körperepithel in Verbindung steht, während das Bauchmark von demselben völlig getrennt ist. Fig. VIII giebt den mittleren

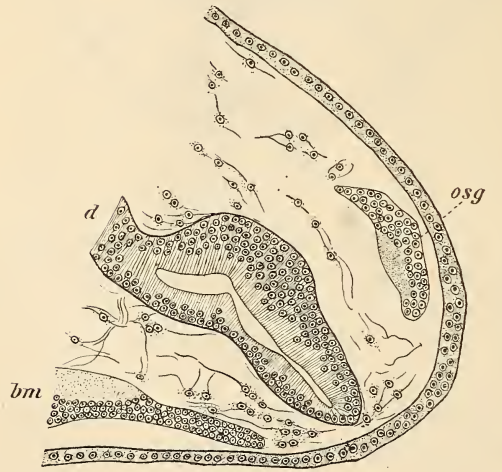
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Schnitt dieser Serie wieder; auf der anderen Seite muss sich natürlich dasselbe Bild wiederholen, wie es in Fig. VII dargestellt ist; wir finden auch dort auf dem betreffenden Schnitt eine ununterbrochene Reihe von Zellen, die sich vom Gehirn an dem Darm vorbei zum Bauchmark ziehen, und hier später ebenfalls die entsprechende Kommissur bilden.



Textfig. VII.

Während der besprochenen Wachsthumsvorgänge der Bauchkette hat auch die Neubildung des Gehirns bedeutende Fortschritte gemacht. Die in Fig. 18 noch vorhandene ventrale Wucherung ist auf dem in Fig. 19 abgebildeten Querschnitt nicht mehr zu sehen. Auf diesem Stadium erhält das Gehirn den Zuwachs an Zellen allein aus den beiden lateralen Wucherungen des Körperepithels. Dieselben sind auf dem Schnitt deutlich zu erkennen, und die aus beiden ausgewanderten Zellmassen haben sich mehr nach der Dorsalseite zu vereinigt, so dass die später für das Gehirn charakteristische auf Querschnitten halbmondförmig erscheinende Gestalt schon deutlich sichtbar wird. Während diese Vorgänge sich vollziehen sieht man die Zellen in fortwährender Theilung begriffen. In Fig. 19 sind zwei karyokinetische Figuren gerade noch an der Wucherungsstelle selbst vorhanden.



Textfig. VIII.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Eine Andeutung von Punktsubstanz ist noch nicht wahrzunehmen, dieselbe tritt erst in dem nächsten Stadium in ihren ersten Anfängen auf (Fig. 20). Die beiden Wucherungen sind jetzt noch deutlich vorhanden, das Gehirn stellt schon eine viel kompaktere Masse dar, deren Ausbildung in Fig. 21 noch weiter fortgeschritten ist. Die Nervenzellen haben sich mehr dorsal angeordnet, während die ventrale Seite von der hier schon sehr deutlich hervortretenden fibrillären Substanz eingenommen wird. Immer noch sieht man die Zellen in reger Theilung, ein Zeichen, dass das Wachsthum noch in stetem Fortschritt begriffen ist.

Die Zufuhr von Zellen aus den beiden lateralen Wucherungen, die in Fig. 21 noch deutlich hervortritt, fängt mit der nunmehr stattfindenden endgültigen Ausbildung des Gehirns allmählich an, sich zu verringern, womit mehr und mehr der Zusammenhang des oberen Schlundganglions mit dem Körperepithel gelöst wird. Die Punktsubstanz ordnet sich regelmäßig an der Ventralseite des Gehirns an und über ihr liegt die Masse der nervösen Zellen (Fig. 22). An Stelle der in Fig. 18—21 abgebildeten, aus den beiden Wucherungen auswandernden Zellmassen sehen wir jetzt die beiden Schlundkommissuren verlaufen. Als letzte Bildung tritt schließlich in dem Gehirn noch eine mediane ziemlich tief einschneidende Furche auf, die dasselbe in zwei symmetrische Hälften theilt, womit dann das obere Schlundganglion seine Ausbildung erlangt hat.

Es ist noch ein Wort über die Verlagerung der Bildungsstelle des oberen Schlundganglions hinzuzufügen; wie schon erwähnt, ist dieselbe ein Ergebnis des Auswachsens der vorderen Körperpartie, verbunden mit der Neubildung einiger Segmente. Dieses Auswachsen nach vorn bringt mit sich, dass die ventrale Wucherungsstelle zunächst ungefähr in ihrer Lage verbleibt, die seitlichen hingegen und mit ihnen die Anlage des Gehirns nach vorn verschoben werden. Es bleibt nunmehr eine ganze vordere Partie des ventralen Epithels von der Verdickung frei; und hier, vor der ventralen Wucherung, kann jetzt der Darm (in der früher beschriebenen Weise) mit dem Epithel zur Bildung des Mundes in Verbindung treten. Ehe diese letztere vor sich geht, haben sich die neuralen Organe zum großen Theil bereits ausgebildet, stehen aber immerhin noch im Zusammenhang mit dem Körperepithel.

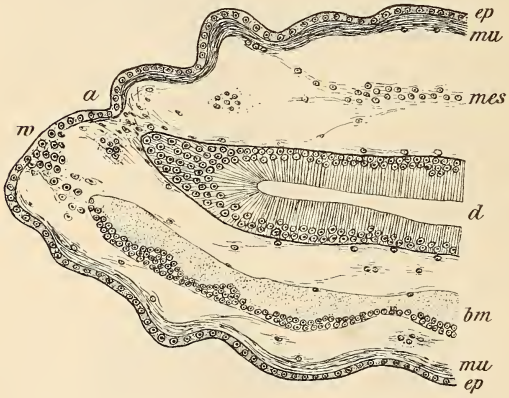
Die weitere und endgültige Ausbildung des Gehirns, sowie die Differenzirung des vorderen Theils der Bauchkette im Hinblick auf die hier neu entstehenden Ganglien zu verfolgen, lag nicht in meiner Absicht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Neubildung der hinteren Partien des Bauchmarkes möchte ich nur kurz berühren, da ich sie nicht sehr eingehend verfolgte, aber immerhin einige interessante Stadien zu Gesicht bekam.

Nachdem die Verheilung des durchschnittenen Hinterendes in der oben beschriebenen Weise erfolgt ist, sah ich das Bauchmark ganz in der Nähe des das Hinterende abschließenden Epithels endigen. Neoblasten findet man in etwas späteren Stadien zuweilen dem stumpfen Ende der Bauchkette dicht angelagert. Ich will damit nicht sagen, dass sie zur Neubildung der nervösen Elemente beitragen, denn ich vermöchte dafür keinen Beweis zu liefern; auch scheint mir die Regeneration des Bauchmarks auf andere Weise zu erfolgen und zwar geht dieselbe, so viel ich sah, ziemlich spät vor sich.

Nachdem der After bereits gebildet war, bemerkte ich ventral von diesem eine nicht sehr umfangreiche Wucherung des Epithels (Fig. IX *w*). Mit dieser schien mir die Ganglienkette in Verbindung zu stehen, jedenfalls setzte sie sich bis ziemlich nahe an diese Wucherung fort. In der Fig. IX sieht man das Bauchmark auf diese Wucherung zu gerichtet und einzelne Zellen, die ihr entstammen könnten, schienen das Bauchmark mit der Wucherung zu verbinden. Der Enddarm ist auf diesem Schnitt nicht getroffen, dagegen sieht man die Stelle des Afters (*a*) angedeutet. Man kann nicht anders annehmen, zumal wenn man diese Verhältnisse mit denen am Vorderende vergleicht, dass hier eine Lieferung von Zellen des Körperepithels an das Bauchmark erfolgt. Eine derartige Verbindung des sich regenerirenden Bauchmarks mit dem Körperepithel des Hinterendes, und hier gelegene mehr oder weniger umfangreiche ektodermale Wucherungen werden auch von Hepke bei *Naïs* und von von Bock bei der Theilung von *Chaetogaster* beschrieben.

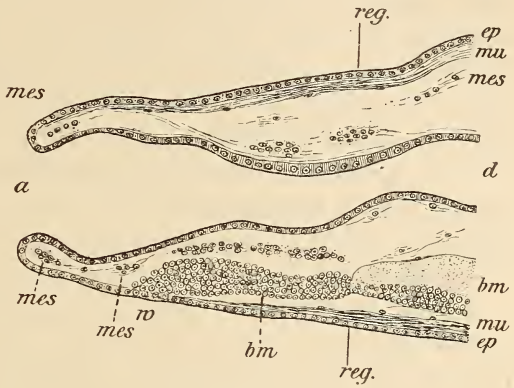


Textfig. IX.

Etwas unerwartet und überraschend waren mir nach diesen

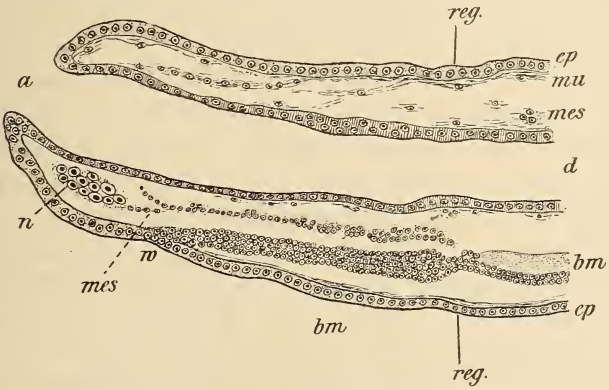
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Beobachtungen die Bilder aus späteren Stadien. Ich vermuthete, hier ebenfalls das Bauchmark bis ans Körperende verfolgen zu können und hier mit dem Körperepithel in Verbindung stehen zu sehen. Dies war jedoch bei den von mir durch spätere Regenerationsstadien angefertigten Schnitten nicht der Fall. Die beistehende Fig. X lässt erkennen, wie das Bauchmark (*bm*) in ziemlicher Entfernung vom After (*a*) endet, und an dieser Stelle mit dem Epithel in Verbindung steht, da sich hier eine Wucherungsstelle (*w*) befindet.



Textfig. X.

Fig. XI zeigt die Endigung des Bauchmarks und dessen Verbindung mit einer Wucherung des Epithels noch weiter nach vorn gelegen. Die hinteren Partien des Bauchmarks geben sich eben so wie im vorhergehenden Falle als neugebildet zu erkennen, da in ihnen die Fasermasse noch völlig fehlt.



Textfig. XI.

In beiden Fällen zeigt sich das Hinterende des Wurmes regenerirt, d. h. es hat sich im ersteren Falle eine geringere, im letzteren Falle eine größere Zahl von Segmenten neugebildet, wie aus der Beschaffenheit der hier gelegenen Gewebe und Organe hervorgeht. In den beiden Figuren (X und XI) ist die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stelle, wo das Regenerat beginnt, durch eine vertikale Linie (*reg*) angedeutet. Das beschriebene Verhalten des Bauchmarks vermag ich mir aber nicht anders zu erklären, als dass es mit dem Wachsthum des Hinterendes nicht gleichen Schritt hält, sondern hinter den auswachsenden hinteren Partien des Körpers zurückbleibt. Es muss dann wohl ein allmähliches Vorrücken der Wucherungsstelle gegen den After hin nachträglich erfolgen, d. h. die Neubildung des Bauchmarks folgt dem Auswachsen des Hinterendes erst allmählich nach, wenn die wenigen Stadien, welche ich zu Gesicht bekam, den Vorgang so zu erklären gestatten, wie ich annehmen muss.

Aus meinen Beobachtungen geht hervor, dass das Gehirn seine Entstehung im Wesentlichen einer paarigen Wucherung des Körperepithels verdankt, während das Bauchmark seinen Ursprung in einer vorderen und hinteren median gelegenen Ektodermverdickung hat.

Vergleicht man mit meinen Ergebnissen die Befunde, welche andere Autoren bei der Regeneration gemacht haben, so erhellt daraus die allen gemeinsame Thatsache, dass die nervösen Elemente ihren Ursprung dem Körperepithel verdanken; die Art und Weise jedoch, in der die Bildung derselben vor sich geht, ist nach der Schilderung der einzelnen Forscher eine verschiedene.

Die ektodermale Bildung des Gehirns konnte Rievel bei seinen Untersuchungen an *Nais proboscidea* feststellen, dagegen lässt er die Neubildung der unteren Schlundganglien durch Vermehrung der Zellen des alten Bauchmarks vor sich gehen. Ob aber die Anlage des Gehirns paarig ist, darüber spricht er sich nicht näher aus, überhaupt hat er der Regeneration des Nervensystems keine besondere Beachtung geschenkt und behandelt dieselbe nur ganz nebensächlich.

Hepke giebt als Endresultat seiner Arbeit an *Nais* Folgendes an: »Auch der gesammte Nervenapparat einschließlich der Spinalganglien entsteht aus dem Ektoderm, und zwar bildet sich am Kopfende das Gehirnganglion aus zwei knospenartigen Verdickungen der neuen Ektodermkappe, welche etwas dorso-lateral von der Längsachse des Thierkörpers liegen und sich später erst vereinigen; an diese Gehirnanlagen schließen sich die der beiden Schlundkommissuren jederseits als wulstartige Ektodermverdickungen an und gehen dicht hinter dem Schlunde in eine stärkere, neurale Ektodermverdickung über, welche die Anlage des Bauchstranges repräsentirt. Die Zellen dieser letztgenannten Ektodermverdickung treten mit dem alten Bauchstrange, der seinerseits, im Gegensatz zu dem alten Darm, keine neuen Zellen producirt hat, an der Amputationsstelle in feste

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verbindung. Von diesen Anlagen entsteht die cerebrale und neurale zuerst, die der Kommissuren dagegen etwas später.«

Beide Autoren lassen also das Gehirn aus dem Körperepithel hervorgehen, dagegen weichen ihre Ansichten über die Bildung der Bauchkette von einander ab, denn während Rievel sie durch Neubildung von Zellen des alten Bauchmarks selbst entstehen lässt, spricht Hepke diesem jede Produktion von Zellen ab, vielmehr rücken nach ihm aus einer Ektodermverdickung Zellen dem alten Bauchstrange entgegen, treten mit diesem in feste Verbindung und führen so zur Neubildung dieses Organs. Diese Angaben von Hepke entsprechen im Ganzen den von mir geschilderten Vorgängen an *Tubifex*. Bezüglich der Entstehung des oberen Schlundganglions ist in so fern ein Unterschied vorhanden, als dasselbe nach Hepke's Darstellung aus »dorsolateralen Wucherungen« hervorgeht, während ich es bei *Tubifex* aus den mehr ventralen Partien sich anlegen sah.

Bei der Theilung des *Ctenodrilus pardalis* bildet sich nach von Kennel das obere Schlundganglion paarig aus. Von Semper wird die Bildung des Bauchmarks für *Nais* als eine unpaare Ektodermverdickung beschrieben, zu der noch mesodermale Elemente hinzukommen, während das Gehirn aus einer paarigen Ektodermwucherung entsteht.

Über die Bildung des Gehirns bei der Theilung hat von Bock Untersuchungen an *Chaetogaster diaphanus* angestellt. Er kommt zu dem Endresultat, dass das Centralnervensystem, bestehend aus oberem Schlundganglion, Schlundkommissuren und Bauchmark, aus einer ektodermalen Zellwucherung hervorgeht unter Betheiligung der Ganglienzellen des alten Bauchmarks. In den Zwischenräumen zwischen dem großen dorsalen Längsmuskel und dem Seitenmuskel, und in noch viel stärkerem Maße zwischen dem letzteren und dem Bauchmuskel wachsen nämlich vom Ektoderm aus Zellenwucherungen in die Leibeshöhle hinein und vereinigen sich mit dem ebenfalls in starker Zellwucherung begriffenen Bauchmarkganglion der Knospungszone. Von dieser einheitlichen Zellmasse wächst nun jederseits ein Strang nach dem Rücken zu und verdickt sich an seinem Ende keulenförmig zur Anlage des oberen Schlundganglions, welches auch sogleich mit dem der anderen Seite über dem Darm durch eine Kommissur in Verbindung tritt. Das Bauchmark wächst sowohl in der Knospungszone als am freien Schwanzende, theils durch die Vermehrung seiner eigenen Zellen, theils durch die sich mit diesen vereinigenden paarigen Ektodermeinwucherungen in die Länge.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Meine oben gegebene Darstellung von der Bildung des oberen Schlundganglions zeigt, dass diese Vorgänge bei der Regeneration von *Tubifex* eine große Übereinstimmung mit denen zeigen, wie sie sich nach von Bock bei der Theilung von *Chaetogaster* abspielen. Besonders auffallend ist hierbei die Herkunft der Wucherungen von ventrolateralen Partien. Etwas abweichend gestaltet sich nur die Verbindung mit dem Bauchmark.

Nach den Befunden der angeführten Autoren unterliegt es keinem Zweifel, dass bei der Regeneration, sowie auch bei der Theilung die Neubildung der gesammten nervösen Elemente aus dem Körperepithel hervorgeht, abgesehen davon, dass auch das Bauchmark, wie dies von Bock für *Chaetogaster* und Rievel für *Nais* angiebt, neue Zellen gebildet hat. Die Lage der beiden Wucherungen scheint in den einzelnen Fällen eine etwas verschiedene zu sein, in keinem einzigen Falle geht sie von der Dorsalseite aus, wie man dies nach der Lage des ausgebildeten Gehirns wohl vermuthen könnte. Bei allen Forschern finden wir ebenfalls eine paarige Anlage des Gehirns angegeben, während für das Bauchmark die Meinungen getrennt sind. Nach von Bock ist dieselbe für *Chaetogaster* eine paarige, während Hepke und Semper sie als eine unpaare beschreiben, was auch mit meinen eigenen Befunden an *Tubifex* ganz übereinstimmt.

Mit den embryologischen Vorgängen, wie sie oben von mir geschildert wurden, stimmt die Entwicklungsweise des Nervensystems in so fern überein, als bei beiden das Ektoderm durch Wucherung die Veranlassung zur Bildung desselben giebt. Wenn das Bauchmark ontogenetisch einen paarigen Ursprung besitzt, wie dies verschiedentlich nachgewiesen wurde, so stimmt dies mit den Befunden bei der Regeneration nicht überein, da hier nur eine unpaare Wucherung des Körperepithels vorhanden ist, die das Material zum Aufbau der Bauchkette liefert. Das obere Schlundganglion entsteht jedenfalls bei der Regeneration aus paarigen Ektodermwucherungen, eine Bildungsweise, die wohl auch für die Embryonen der Oligochäten als die gewöhnliche anzunehmen ist. Anders verhält es sich mit der ventralen Lage dieser Wucherungen, die eine Abweichung von dem embryonalen Geschehen darstellen dürfte, so weit man dies aus den freilich noch wenig genau bekannten ontogenetischen Vorgängen entnehmen darf. In ziemlich seitlicher Lagerung trifft man die Anlagen des Gehirns bei den *Lumbriciden* (Wilson), während bei *Enchytraeoides* allerdings die Anlage des oberen Schlundganglions dorsal liegen soll (Roule). Ich verweise bezüglich der hier in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Betracht kommenden ontogenetischen Vorgänge auf den weiter oben (p. 218) gegebenen Überblick.

Bezüglich der Verbindung des oberen Schlundganglions mit dem Bauchmark sieht man bei der Regeneration von *Tubifex* von Anfang an einen Zusammenhang beider bestehen. Solches ist bekanntlich auch für die Ontogenie angegeben worden (Wilson); obwohl es andererseits ja auch nicht an Stimmen fehlt, nach denen ein solcher Zusammenhang Anfangs nicht vorhanden ist.

Ich habe versucht auch hier einen Vergleich zwischen den regenerativen und ontogenetischen Vorgängen zu ziehen, aber die wenig übereinstimmenden Angaben der Autoren oder die geringe Kenntnis der betreffenden embryonalen Verhältnisse erschweren derartige Vergleiche außerordentlich, und sie werden erst mit Erfolg durchführbar sein, wenn man möglichst bei ein und derselben Art Ontogenie und Regeneration kennt.

Marburg im März 1898.

Litteraturverzeichnis.

1. F. E. Beddard, a) »Monograph of the Order of Oligochaeta.« Oxford 1895. — b) »Researches into the Embryologie of the Oligochaeta.« Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXIII. 1892.
2. R. S. Bergh, a) »Vorlesungen über allgemeine Embryologie.« Wiesbaden 1895. — b) »Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden.« Diese Zeitschr. Bd. L. 1890. — c) »Die Entwicklungsgeschichte der Anneliden.« Kosmos 1886. Bd. II.
3. M. v. Bock, »Über die Knospung von Chaetogaster diaphanus.« Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXI. 1897.
4. A. Bourne, »Certain points in the Development of the Earthworms.« Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXII. 1895.
5. C. Bülow, a) »Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbriculus variegatus.« Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. — b) »Über Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden.« Archiv f. Naturgesch. 49. Jahrg. 1883.
6. A. Dendy, On the regeneration of the visceral mass in Antedon rosaceus. Stud. Biol. Lab. Owens College. Vol. I. 1856. Die Originalarbeit ist mir nicht zugänglich gewesen, doch entnehme ich aus der Litteratur, dass nach Dendy's Untersuchung und Auffassung Theile des ontogenetisch entodermalen Darmes bei der Regeneration vom Ektoderm her neu gebildet werden.
7. H. Eisig, »Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden.« Mitth. der Zool. Station zu Neapel. Bd. XIII. 1898.
8. F. Hepke, »Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprocessen der Naiden.« Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1897.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

9. K. Hescheler, »Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden.« I. u. II. Theil. Jen. Zeitschr. f. d. ges. Naturwiss. Bd. XXX. 1896 u. . . . . 1898.
10. E. Joest, »Transplantationsversuche an Lumbriciden.« Arch. f. Entw. d. Org. Bd. V. 1897.
11. v. Kennel, »Über Ctenodrilus pardalis.« Arb. a. d. zool. Inst. Würzburg. Bd. V. 1882.
12. E. Korschelt, »Über das Regenerationsvermögen der Regenwürmer.« Sitzungsber. der Ges. zur Beförderung der ges. Naturwiss. Marburg 1897.
13. Korschelt-Heider, »Lehrbuch d. vergleichenden Entwicklungsgeschichte.« Jena 1890—1893.
14. Lemoine, »Recherches sur le développement et l'organisation de l'enchytraeus albidus Henle, et enchytraeus Buchholzii Vejd.« Assoc. franc. p. l'avanc. d. sc. 1883.
15. Makaroff, »Bildung neuer Segmente bei den Oligochäten.« Zool. Anz. 18. Jahrg. 1895.
16. Malaquin, »La formation du schizozoïte dans la scissiparité chez les Filigranes et les Salmacines.« Compt. Rend. Tome CXXI. 1895.
17. A. Michel, a) »Sur le bourgeon de régénération chez les Annélides.« Compt. Rend. Ac. T. CXXIII. Paris 1896. — b) »Recherches sur la régénération chez les Annélides.« Notes préliminaires. Comptes rendus de la Société de Biologie. Paris 1897 et 1898.
18. T. H. Morgan, a) »A study of metamerism.« Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXVII. 1895. — »Regeneration in Allolobophora foetida.« Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. V. 1897.
19. D. Nasse, »Beiträge zur Anatomie der Tubificiden.« Diss. Bonn 1882.
20. Racovitza, »Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides polychaetes.« Arch. Z. Expér. 1896.
21. H. Randolph, »The regeneration of the tail in Lumbriculus.« Journ. of Morph. Vol. VII. 1892.
22. H. Rievel, »Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden.« Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.
23. L. Roule, a) »Études sur le développement des Annélides et en particulier d'un oligochaete limicole marin.« Ann. Sc. Nat. Sér. 7. Zool. Tom. VII. 1889. — b) »L'Embryologie comparée.« Paris 1894.
24. Salensky, »Études sur le développement des Annélides.« Arch. de Biol. Tome III, 1882. IV, 1883. VI, 1887.
25. C. Semper, »Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere und Biologie der Oligochäten.« Arbeiten aus dem Würzburger Institut. Bd. I, II, III. 1876—1878.
26. Vejdovský, a) »Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen.« Prag 1888 bis 1892. — b) »System und Morphologie der Oligochäten.« Prag 1884.
27. F. v. Wagner, a) »Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration.« Biol. Centralbl. Bd. XIII. 1873. — b) »Zwei Worte zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarmes bei Lumbriculus.« Zool. Anz. Bd. XX. 1897.
28. E. B. Wilson, »The Embryologie of the Earthworms.« Journ. Morph. Boston. Vol. III.
29. M. v. Zeppelin, »Über den Bau und die Theilungsvorgänge des Ctenodrilus monostylos.« Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein geltende Bezeichnungen:

a, After;
bls, Blutsinus;
bm, Bauchmark;
bs, Borstensack;
com, Schlundkommissur;
d, Darmkanal;
ep, Körperepithel;
m, Mund;
mes, mesodermales Gewebe;
mu, Muskulatur der Körperwand;
n, Neoblasten;
osg, oberes Schlundganglion;
p, Pfropf nekrotischer Substanz;
ph, Pharynx;
w, Wucherung des Körperepithels.

Sämmtliche Figuren stellen Schnitte von *Tubifex rivulorum* Lam. dar und sind bis in die Einzelheiten mit Hilfe des Zeichenapparates entworfen, so dass alle darauf sichtbaren Verhältnisse mit möglichster Genauigkeit wiedergegeben wurden.

Tafel IX.

Fig. 1—9. Sagittalschnitte vom Vorderende des in Regeneration befindlichen Wurmes, welche die verschiedenen Stadien der Neubildung des Vorderdarmes darstellen.

Fig. 1. Sechs Tage nach dem Abschneiden des Vorderendes. Der Darm ist vorn blind geschlossen. Vergr. Seibert, Oc. I, Obj. III.

Fig. 2. Zehn Tage nach der Operation. Der Darm nähert sich dem Körperepithel. Vergr. Oc. I, Obj. V.

Fig. 3. Alter elf Tage. Der Darm ist ziemlich in Berührung mit dem Epithel. Der Pharynx ist bereits angedeutet. Vergr. Oc. I, Obj. V.

Fig. 4. Alter zehn Tage. Eine leichte Einsenkung des Körperepithels (*m*) ist aufgetreten, mit welcher der Darm sich zu verbinden im Begriff steht. Die Pharynxanlage tritt deutlicher hervor. Vergr. Oc. I, Obj. III.

Fig. 5. Alter 14 Tage. Die Verbindung des Darmes mit dem Körperepithel ist eingetreten, der Pharynx weiter ausgebildet. Vergr. Oc. II, Obj. III.

Fig. 6. Alter 13 Tage. Ektodermeinsenkung und Verbindung mit dem entodermalen Darm. Die Verbindung der Darmhöhle mit außen ist noch nicht hergestellt. Vergr. Oc. III, Obj. III.

Fig. 7. Alter 13 Tage. Stadium wie Fig. 6. Vergr. Oc. III, Obj. III.

Fig. 8. 16 Tage nach der Operation. Die völlige Verlöthung des ektodermalen Körperepithels mit dem Darmepithel, sowie der Durchbruch nach außen, ist eingetreten. Vergr. Oc. II, Obj. III.

Fig. 9. Sagittalschnitt des Vorderendes eines normalen (unverletzten) Wurmes. Vergr. Oc. I, Obj. III.

Fig. 10. Etwas schräg geführter Längsschnitt durch das Hinterende; 18 Stunden nach der Operation. Der Darm hat sich noch nicht vom Körperepithel zurückgezogen. An der Verheilungsstelle der Pfropf nekrotischen Gewebes (*p*). Vergr. Oc. I, Obj. V.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch das Hinterende. Alter drei Tage. Der Darm ist blind geschlossen und vom Körperepithel etwas entfernt. Vergr. Oc. I, Obj. V.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel X.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch das Hinterende; Alter vier Tage. Der Darm hat sich wieder dem Körperepithel genähert und an dasselbe angelegt. Vergr. Oc. III, Obj. III.

Fig. 13. Ein etwas schräg geführter Sagittalschnitt durch das Hinterende; vier Tage nach der Operation. Der Darm hat sich mit spitzem Vorderende (siehe Text) an das Körperepithel angelegt. Vergr. Oc. I, Obj. V.

Fig. 14. Frontalschnitt durch das Hinterende; fünf Tage nach der Operation. Die Verschmelzung des Darmes mit dem Körperepithel und der Durchbruch sind erfolgt. Vergr. Oc. II, Obj. V.

Fig. 15. Etwas schräg geführter Sagittalschnitt durch das Hinterende; fünf Tage nach der Operation. Etwas späteres Stadium als Fig. 14. Vergr. Oc. II, Obj. V.

Fig. 16. Frontalschnitt etwas schräg durch das Hinterende geführt; sechs Tage nach der Operation. Der Verschmelzung des Darmes und Körperepithels ist eine Einsenkung des letzteren gefolgt. Vergr. Oc. II, Obj. V.

Fig. 17. Längsschnitt durch das normale Hinterende.

Fig. 18—22. Querschnitte durch das in Regeneration begriffene Vorderende.

Fig. 18. Vier Tage nach der Operation. Wucherung des Körperepithels an der Ventralseite. Im Inneren die Anlage des oberen Schlundganglions. Vergr. Oc. I, Obj. V.

Fig. 19. Vier Tage alt. Lieferung von Zellen zur Bildung des Gehirns von den seitlichen Wucherungen aus. Vergr. Oc. I, Obj. V.

Fig. 20. Fünf Tage nach der Operation. Das obere Schlundganglion ist in seiner Ausbildung fortgeschritten. Vergr. Oc. I, Obj. V.

Fig. 21. Fünf Tage nach der Operation. Weiteres Ausbildungsstadium des Gehirns. Vergr. Oc. I, Obj. V.

Fig. 22. Zwölf Tage alt. Oberes Schlundganglion ziemlich ausgebildet. Vergr. Oc. I, Obj. V.

Fig. 23. Sagittalschnitt durch das Vorderende, um die Verbindung des in Regeneration begriffenen Bauchmarks mit dem Körperepithel zu zeigen. Sechs Tage nach der Operation. Vergr. Oc. II, Obj. III.

Fig. 24. Sagittalschnitt durch das in Regeneration befindliche Vorderende; fünf Tage nach der Operation. Das Bauchmark steht mit der ventralen Wucherung des Körperepithels im Zusammenhang. Vergr. Seibert, Oc. I, Obj. V.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ann, Leipzig

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Leipzig

Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

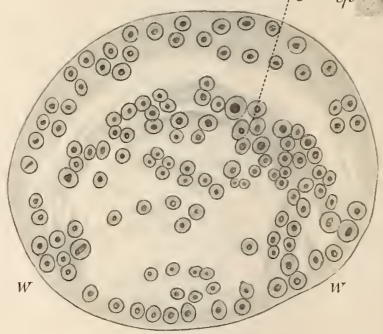
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

12.

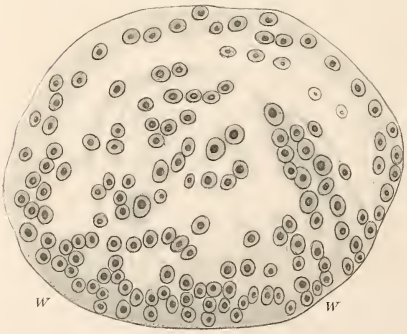
13.

17.

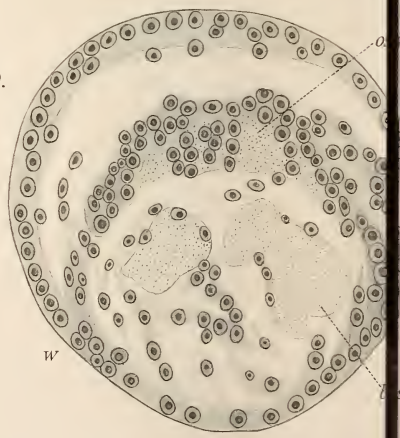
19.



18.



20.



H. Haase gez.

Verlag

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

...ann, Leipzig.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verlag von W. Engelmann Leipzig
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1898-1899

Band/Volume: 65

Autor(en)/Author(s): Haase Henning

Artikel/Article: Über Regenerationsvorgänge bei Tubifex rivulorum Lam. mit besonderer Berücksichtigung des Darmkanals und Nervensystems, 211-256