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

Aus dem Gebiete der Regeneration.

Von

Eugen Schultz.

Mit Tafel XXXVI und XXXVII.

(Aus dem Zoologischen Laboratorium der K. Universität zu St. Petersburg.)

Über Regeneration der hinteren Körperhälfte bei Polychäten.

Das Material für die vorliegende Untersuchung hatte ich auf der zoologischen Station zu Roscoff (1897) und den Sommer darauf auf der biologischen Station auf der Insel Solovetzky im Weißen Meere gesammelt. Für die gastfreundliche Aufnahme im ersteren Laboratorium erlaube ich mir Herrn Akademiker Lacaze-Duthiers sowie allen Angestellten daselbst meinen besten Dank auszusprechen, der Besuch der zweiten Station wurde mir durch die Unterstützung der St. Petersburger Naturforschergesellschaft ermöglicht, wofür ich auch ihr meinen tiefsten Dank sage, sowie auch vor Allem Herrn Prof. Schimkewitsch, auf dessen Anregung und unter dessen Leitung und Überwachung die vorliegende Untersuchung ausgeführt wurde.

Als Objekte für meine Untersuchungen dienten mir die Gattungen Harmothoë, Phillodoce, Nephthys und einige Sabelliden. Die klarsten Resultate ergab Harmothoë, auf ihr sind meine Schlussfolgerungen begründet; die anderen Formen dienten mir nur zu Vergleichungen und zur Kontrollirung. Meine Untersuchungen beschränken sich auf das regenerirende hintere Ende der genannten Polychäten.

Das Regenerat war anfänglich stets dünner und kleiner als normal (Fig. 1, 2) und wuchs immer nach dem Barfurth'schen Gesetze senkrecht zur Durchschneidungsfläche, so dass der regenerirende Theil oft mit dem alten einen Winkel bildete. War der Schnitt aber sehr schräg geführt, so dass nur die eine Seite eines Segmentes übrig blieb, so wurde dieses ganz ausgeschlossen und fiel mit der Zeit ab, so dass auf solche Weise ein schief gewachsenes Regenerat wieder seine normale Richtung einnahm.

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

Irgend welche Abweichungen in äußeren Artmerkmalen, wie ich sie selbst und auch Andere bei Regeneration von Arthropodenextremitäten beobachteten, wie sie auch bei der Regeneration des Eidechsenschwanzes gesehen wurden, konnte ich nicht zu Gesicht bekommen. Augenscheinlich ist hier der ganze Regenerationsmechanismus vollkommener, angepasster und lässt keine großen Schwankungen zu, was ja auch verständlich erscheint, wenn wir in Betracht ziehen, dass die Theilung und Regeneration oft sogar sich zu einem normalen Modus der Vermehrung erheben.

Die ausführliche, histologische Untersuchung ergab folgende Resultate:

Enddarm.

Während die Untersuchungen über die Regeneration des Vorderdarmes zu ziemlich übereinstimmenden Resultaten geführt haben und es sich erwiesen hat, dass sich bei Regeneration ein typisches Stomodäum anlegt und folglich die Regeneration hier mit dem embryonalen Entwicklungsgange übereinstimmt, herrschen über die Regeneration des Enddarmes die widersprechendsten Angaben. Wir haben zwar eine Reihe sehr eingehender und gediegener Arbeiten, aber dennoch kann man die Frage kaum als entschieden ansehen, um so weniger, als in letzter Zeit die Arbeit Hepke's (13), wie wir sehen werden, sich so unverbindend und schroff hineingedrängt hat, dass sie wieder in diese anscheinend so einfache Frage Verwirrung und Zweifel brachte.

Gehen wir zu einer kurzen Übersicht der von Anderen gewonnenen Erkenntnisse über, damit es nachher klar liegt, auf welchen Beobachtungen wir fußen können.

Miss Randolph (22) (Lumbriculus) befasste sich zuerst mit der Frage. Sie schildert kurz und das Ganze nicht beweisend genug mit der Zeichnung illustrirend, wie sich das Ende des durchschnittenen Wurmes schließt, der Darm gleichfalls, sich vom Körperepithel zurückziehend, verwächst und sich dann ein typisches Proctodäum anlegt, welches als Sack dem Mitteldarm entgegenwächst und mit ihm verschmilzt.

Wagner (30) (Lumbriculus), auf die Untersuchungen L. Schmidt's sich beziehend, beschreibt den Verschluss des Ektoderms, das Zurückziehen des Darmes und das Wachsthum des letzteren, bis er das Ektoderm wieder durchbricht. Nach Wagner's Ansicht ist somit der

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

Enddarm entodermaler Herkunft, eine Schlussfolgerung, die wir später noch zu widerlegen haben werden.

Rievel (25) (Ophryotrocha, Nais, Allolobophora, Lumbricus) stimmt in seinen Beobachtungen mit Wagner überein. Ein Proctodäum wird auch nach ihm nicht gebildet. Den Enddarm hält auch er, auf demselben logischen Irrthume fußend, für entodermal.

Durch Wagner und Rievel schien die Frage über die Regeneration des Enddarmes somit entschieden, als unerwarteter Weise die Arbeit Hepke's (13) (Nais) alle früheren Untersuchungen umstürzen wollte. Er beschreibt, nach Verschluss von Körperepithel und Darm, ein Auswandern von Ektodermzellen zu dem Darmende. Diese Zellen bilden einen Strang, welcher ein Lumen erhält, das mit dem Lumen des Mitteldarmes verschmilzt und zum Enddarme wird. Somit wäre der Enddarm, wie es sich gehört, ektodermaler Herkunft.

Auch Wagner (31) (Lumbriculus) veränderte plötzlich seine Ansicht und beschrieb für den Vorderdarm die Bildung eines typischen Stomodäums. Diese Beobachtung bezog sich freilich nur auf den Vorderdarm, aber sie warf zu gleicher Zeit einen Zweifel auf seine eigenen und Rievel's sich auf den Enddarm beziehenden Beobachtungen, um so mehr, da die Arbeit Hepke's vorlag.

v. Bock (2) (Chätogaster) schien indirekt die älteren Beobachtungen rehabilitiren zu wollen. Bei Knospung beschreibt er ein Verlöthen der Ränder des Körperepithels mit denjenigen des Darmes und findet keine ektodermale Einstülpung. Gleichzeitig fast arbeiteten an der Frage Michel (20) (Allolobophora, Lumbriculus, Aricia, Cirratulus, Nerine, Phyllodoce, Nephthys) und Haase (8) (Tubifex), aber auch hier wurde keine Übereinstimmung erzielt. Michel beschrieb, dass die Darmwand gleich nach der Operation mit dem Rande des Körperepithels verschmilzt, dass also die Darmöffnung während der ganzen Regenerationsperiode persistirt; Haase dagegen lässt den Darm sich schließen und vom Körperepithel umwachsen werden. Michel sah keine ektodermale Einstülpung, Haase lässt das Ektoderm in das Darmlumen hineinwachsen.

Und doch stehen sich die Angaben Michel's und Haase's nicht so schroff gegenüber, wie sie es selbst glauben. Nach dem, was ich gesehen habe, muss ich eine vermittelnde Stelle zwischen ihnen einnehmen und sehe es auch für vollständig möglich an, meine Beobachtungen mit denjenigen Wagner's, Rievel's und v. Bock's in Einklang zu bringen. Nur die Hepke'schen Resultate muss ich direkt als falsch bezeichnen, sowie auch die frühere An-

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

gabe von Randolph über Anlage einer typischen Ektodermeinstülpung (Proctodäum).

Betrachten wir zuerst, was gleich nach Durchschneidung der Würmer mit dem Darme geschieht. Nach den meisten Autoren schließt sich Darm und Körperepithel, nach Michel nicht. Nun konnte ich Folgendes beobachten. In einigen Fällen sah ich wirklich den Darm sich zurückziehen, das Körperepithel sich über ihm schließen, die Darmwände mit einander verwachsen. Sehr bald schon, oft am dritten Tage, bricht der Darm wieder durchs Körperepithel durch, und seine Wände verwachsen mit dem Epithel des Körpers. Diese Beobachtungen würden also mit denjenigen Wagner's, Rievel's und Haase's übereinstimmen. In anderen Fällen sah ich aber oft, bei Harmothoë-Arten sogar fast immer, dass der Darm sich nicht zurückzog, das Körperepithel sich nicht schloss und dass die Darmwände direkt mit dem Körperepithel verlötheten. Dies würde mit der Beschreibung Michel's übereinstimmen. Ziehen wir noch die Angaben Rievel's und Hescheler's (14) heran, welche gleichfalls eine bleibende Öffnung des Darmes in einigen Fällen beobachteten, sie aber für einen zufälligen Durchbruch desselben hielten, so müssen wir den Satz aufstellen, dass bei Regeneration des hinteren Endes von Anneliden sich das Körperepithel oft über dem Darme schließt, oft der letztere aber gleich mit der Körperwand verlöthet und die ganze Zeit nach außen geöffnet bleibt. Wenn wir in Betracht ziehen, dass die Art der Verletzung, also auch der Ausgangspunkt der Regeneration unendlich mannigfach sein kann, so ist es eben wunderbar genug, wenn diese atypischen Ausgänge dennoch zu typischem Ende führen, die Wege aber zu diesem Ziele müssen eben so mannigfach sein, wie die Ausgangspunkte. Wir müssen uns hier das Wort Roux's in Erinnerung rufen, »dass die Produkte konstanter sind, als die speciellen Arten ihrer Herstellung«.

Sehen wir schon in der embryonalen Entwicklung, wo doch der Ausgangspunkt ein typischer ist, Schwankungen im Gang der Entwicklung, wie viel größer müssen diese Schwankungen bei der Regeneration sein. Im vollständigen Ignoriren dieser Schwankungen scheint mir die Ursache der großen Uneinigkeiten zu liegen, die immer in Fragen der Regenerationsprocesse auftreten. Hier ist ein strenges Dogmatisiren schwer und gefährlich. Nur die konstantesten Processe können hier ein theoretisch morphologisches Interesse beanspruchen.

Nach Durchbruch oder Verlöthung des entodermalen Darmepithels

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

mit dem Körperepithel treten die anderen regenerativen Processe ein, die mit dem Wachsthum des hinteren Endes verbunden sind. Da das Wachsthum der Bauchseite schneller vor sich geht, wie dasjenige der Rückenseite, so liegt der neu gebildete Anus weit an der Rückenseite, über den Aftercirren. Korschelt (17) sieht in diesem stärkeren Wachsthum der Bauchseite einen Anklang an den embryonalen Process bei Lumbricus, wo ja auch die Bauchseite so viel schneller sich entwickelt, als die Rückenseite. Da meine Untersuchungen (und auch diejenigen Michel's) dasselbe Verhalten bei Regeneration von Polychäten aufweisen, bei denen wir in der embryonalen Entwicklung keinen Unterschied im Wachsthum der Bauch- und Rückenseite bemerken, so können wir in deren anfänglichen Rückenlage des Afters wohl kaum einen Anklang an ontogenetische Vorgänge erblicken.

Wenn der regenerirende Wurm schon mehrere neue Segmente gebildet hat, so sehen wir auch den Mitteldarm weiter wachsen, wir sehen in ihm viele Mitosen auftreten. Überhaupt geht sein Wachsthum wohl im Ganzen sehr schnell vor sich, denn anfänglich ragt der Enddarm oft noch ein Stück aus dem After hinaus (Fig. 3), nachher bildet er Aussackungen und Erweiterungen im analen Theile (Fig. 4). Später scheint sein weiteres Wachsthum dann aufzuhören und die Aussackungen gleichen sich aus: der Darm bekommt seine natürliche Gestalt. Was aber höchst merkwürdig ist, und worin meine Beobachtungen mit denjenigen Haase's aus einander gehen, ist, dass ich selbst bei vollkommen regenerirten Würmern, wie z. B. bei einer Nephthys, deren regenerirtes Hinterende als ein solches nur noch durch seine hellere Färbung zu erkennen war, dass ich selbst bei ganz ausgewachsenen Regeneraten keine Spur eines ektodermalen Enddarmes entdeckte (Fig. 5). Der Mitteldarm endet direkt am Analrande und seine Grenze mit dem Ektoderm ist scharf und deutlich. Ein Enddarm wird folglich überhaupt nicht gebildet. Dieses ist nicht so wunderbar, schon Spallanzani wusste, dass lange nicht Alles regenerirt, was wir abschneiden. Wenn wir in Betracht ziehen, dass der Enddarm bei Polychäten überhaupt sehr kurz ist und allem Anscheine nach wohl kaum eine große physiologische Bedeutung hat, so scheint uns ein solches Nichtregeneriren des Enddarmes ziemlich zweckentsprechend. Hier findet wohl auch in gewissem Sinne eine funktionelle Anpassung des Mitteldarmes an die Funktionen des Enddarmes statt, die um so vollständiger sein kann, da die das Afterende in allen Richtungen durchziehenden Muskelfasern gemein-

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

sam mit der gewöhnlichen Ringmuskulatur des Mitteldarmes sehr wohl den Sphinkter vertreten können.

Schon öfters haben wir gesehen, dass unwichtige Organe nicht regenerirt werden. Wagner, Rievel, v. Bock sahen gleichfalls keinen ektodermalen Enddarm sich bilden, folgerten aber daraus unbegreiflicher Weise, dass der Enddarm aus dem Entoderm gebildet werde. Und diese unlogische Schlussfolgerung wurde überall wiederholt und sehr ernst genommen als ein schwerer Beweis gegen die Keimblätterlehre. Es beweist aber nur, wozu das Unkritische unserer zoologischen Litteratur führen kann. Beobachtung kann freilich nur durch Beobachtung kritisirt werden. Aber der Übergang von der Beobachtung zur Schlussfolgerung, die Geistesarbeit des Forschers könnte von jedem denkenden Zoologen überwacht werden. Da also eine Regeneration des Enddarmes nicht stattfindet und sich kein Proctodäum bildet, so müssen wir auch der Schlussfolgerung Bülow's, dass »bei den Oligochäten caudale und embryonale Keimschichten dynamisch gleichwerthige Primitivorgane sind«, ihre Bedeutung für die Polychäten wenigstens absprechen.

Während, wie wir eben sahen, der Enddarm nicht regenerirt oder seine Stelle durch den auswachsenden Mitteldarm ausgefüllt wird, entstehen alle anderen Organe aus neuen Anlagen und nicht aus dem alten Gewebe vom selben Typus. Dank einer großen Reihe von Untersuchungen, welche sich eigentlich ausschließlich auf die Wirbelthiere bezogen, hatte sich das Gesetz formulirt, dass jedes regenerirende Gewebe aus dem alten Gewebe vom selben Typus entsteht: Nerv von alten Ganglien, Muskeln aus alten Muskelkernen etc. Dieses »Gesetz« konnte ich auch an regenerirenden Spinnenfüßen bestätigen. Hier aber, bei Regeneration von Anneliden, findet es keine Anwendung. Bauchmark, Cölom und alle Muskeln entstehen neu, aus indifferenten Anlagen, und die alten Gewebe nehmen nur in so weit am Regenerate Theil, als sie ein geringes, normales Wachsthum zeigen, Dank welchem die Verlöthung mit den neugebildeten Organen hergestellt wird.

Bauchmark.

Dass das regenerirende Bauchmark ektodermaler Herkunft ist, darin stimmen alle Angaben überein. Semper (28) behauptete zwar den Hinzutritt mesodermaler Elemente, doch wurde diese Ansicht einstimmig von Kennel (15), Bülow (3), Emery (4), Randolph (22), Makarow (18), Hepke (13), v. Bock (2), Hescheler (14), Michel (20) und Haase

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

(8) widerlegt, so dass wir an der rein ektodermalen Herkunft des neuen Bauchmarkes wohl nicht mehr zweifeln können. Nur Friedländer (6) schreibt bei verletztem Bauchmarke den Leukocyten eine regeneratorische Thätigkeit zu, doch er selbst besteht nicht sehr auf dieser Ansicht; aus seinen Photogrammen lässt sich überhaupt nichts ersehen. Vielleicht sind diese sogenannten Leukocyten doch eingewanderte Ektodermzellen. Ob die regenerirende Bauchganglienanlage paarig ist, darüber gehen die Ansichten auch aus einander. Nach Semper, Hepke, Haase ist sie unpaar, nach Bülow und v. Bock paarig. Fast von allen Autoren, welche näher auf den Process eingegangen sind, wird das neue Bauchmark aus einwandernden Ektodermzellen (Hepke, v. Bock, Michel und Haase) gebildet, wobei nach den einen (v. Bock, Hescheler) das alte Bauchmark sich an der Regeneration betheiligt, nach den anderen (Hepke, Michel) nicht.

Das neue Bauchmark ist ektodermaler Herkunft. Bald nach Schluss der Wunde legt das Neurogliagewebe sich um den durchschnittenen Stumpf an (Fig. 6 *nvr*), denselben schützend. Doch bevor noch dieses Gewebe eine größere Dicke erreichen kann, bricht das alte Bauchmark von Neuem durch und wächst auf die alte Wunde los (Fig. 6 rechts). So sah es auch Hescheler. Dieses fortwachsende alte Bauchmark besteht wohl nur aus Neurogliafasern, vielleicht auch aus einigen Ausläufern weiter nach vorn gelegener Ganglienzellen. Man sieht in diesem Gewebe wohl unter den Fasern einige Kerne, die aber unzweifelhaft Neurogliakerne sind. Die Ganglienzellen des alten Bauchmarkes theilen sich nicht und nehmen an der Regeneration keinen Antheil. Nie habe ich eine karyokinetische Figur im alten Bauchmarke zu Gesicht bekommen; nie drangen die alten Ganglienzellen nach hinten vor. Auf dieses Auswachsen der Neuroglia beschränkt sich die regeneratorische Thätigkeit des alten Bauchmarkes; alles Andere wird neu aus dem Ektoderm angelegt. Hier entsteht somit neues Nervengewebe nicht aus altem, wie es für Wirbelthiere als allgemeine Regel angenommen wurde.

Sehr früh, früher als irgend ein anderes Gewebe, beginnt das Bauchmark sich neu zu bilden. Bei anderen Thieren (Wirbelthiere, Spinnen) entsteht es als komplicirteres Gewebe am spätesten. Hier bildet es sich wohl so früh, weil es ein direktes Derivat des Ektoderms ist und weil auch im wachsenden Schwanzende der Anneliden sich Ektoderm fortgesetzt in Nervengewebe umwandelt. Wir sehen jedenfalls daraus, dass eine allgemeine Stufenleiter für die Reihen-

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

folge der Regeneration von Geweben aufzustellen wohl für einzelne Thiergruppen, nicht aber für das ganze Thierreich möglich ist.

Sehr bald treten karyokinetische Figuren im Ektoderm auf. Die Zellen vermehren sich und durchbrechen die Basalmembran, welche das Ektoderm nach innen abscheidet (Fig. 6). Zuerst sehen wir nur einzelne Zellen immigriren. Sie legen sich ans Bauchmark an und haben den Habitus gewöhnlicher Ganglienzellen (Fig. 7). Andere Ektodermzellen wiederum theilen sich nicht, sondern ziehen sich in die Länge und geben Fortsätze, welche sich in das auswachsende und sich neu bildende Bauchmark versenken, es durchsetzend (Fig. 8), und somit das typische Neurogliagewebe bilden. Es ist interessant, dass man solche den Neurogliazellen sehr ähnliche Zellen, aber mit unverzweigtem Fortsatze, immer im Ektoderm findet, besonders an Stellen, wo dieses dicker wird und doch einschichtig bleibt. Für die Neurogliazellen ist somit die Umdifferenzirung der Ektodermzellen nicht groß. Dagegen muss sie für die Ganglienzellen recht bedeutend sein. Es ist interessant, dass wir hier eine solche Umdifferenzirung genau beobachten können. Wir sehen, wie die Ektodermzelle sich von ihrer Hülle löst, sich theilt, dieselbe verlässt und zur Ganglienzelle wird. Ich habe an normalem Ektoderm mit nicht geringem Fleiße nach Zellen gesucht, die man äußerlich als undifferenzirte ansehen könnte, nach Zellen, wie wir sie bei knospungsfähigen Thieren (z. B. Loxosoma, Botryllus) dort auffinden, wo die Knospe sich entwickeln soll, aber stets vergebens.

Auf Querschnitten durch regenerirendes Bauchmark unterscheiden wir deutlich diese zwei Zellenarten: Neuroglia und Ganglien. Die Neurogliazellen nehmen immer die Mitte ein, legen sich aber, wenn auch in geringerem Maße, seitwärts ans Bauchmark an. Alle Zellen zwischen den Seitenneurogliazellen und der mittleren Lamelle werden zu Ganglienzellen (Fig. 8). Beide Zellenarten lassen sich schon nach ihren Kernen gut unterscheiden. Die Ganglienzellen haben runde, kleinere Kerne, die sich stark färben; die Neurogliakerne sind groß, klar und enthalten immer ein oder zwei Kernkörper.

Das von mir gegebene Bild der Neuroglia könnte mit dem Schema Wawrzik's (32) und den Ansichten Rohde's (24) übereinstimmen, widerspricht aber der Ansicht Haller's (9), welcher die subcuticulare Natur des Stützgewebes leugnet. Jedenfalls halte ich die ektodermale Natur der Neuroglia für über jeden Zweifel erhaben.

Dort, wo ein Seitennerv gebildet werden muss, sehen wir außer der mittleren Lamelle keine Neurogliazellen (Fig. 9), da ja der Seiten-

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

nerv selbst, rings von Muskulatur und Epithel eingeschlossen, keiner weiteren Stütze bedarf. Der ganze Raum wird von Ganglienzellen eingenommen, welche direkt aus dem Ektoderm stammen. Somit haben die Seitennerven dieselbe Entstehungsweise wie der mittlere Theil des Bauchstranges und sind, entgegen der Meinung Semper's, gleichfalls ektodermaler, nicht mesodermaler Natur. Wenn wir Fig. 9 mit Fig. 10 vergleichen, so sehen wir deutlich, dass schon im regenerirenden Bauchmarke die Segmentirung eintritt. Fig. 9 geht durch das Ganglion, Fig. 10 durch die hier so kurzen Längskommissuren. In einem Falle geht die mittlere Lamelle bis zum unteren Theile des Bauchmarkes, im zweiten Falle durchbricht sie dasselbe. Ob es diese Neurogliafasern sind, welche die Kommissuren verursachen?

Noch eine kleine Bemerkung muss ich einschalten. Nach Haase bildet sich das neue Bauchmark von einem Punkte aus und diese Stelle bleibt bei weiterer Regeneration des hinteren Endes weit vor dem After liegen. Ich habe Bilder (Fig. 11) erhalten, welche bei flüchtiger Betrachtung die Ansicht Haase's stützen könnten. Aber sowohl auf Querschnitten, als auch an der vorliegenden Zeichnung sieht man sehr wohl, dass das neue Bauchmark fast bis zum After neu gebildet ist (*n*), aber da die Faser und Punktsubstanz noch sehr dünn ist, so fällt dieses neu regenerirende Bauchmark nicht in die Augen. Wenn dieses neue Bauchmark dicker wird und bei weiterem Wachsthum des hinteren Endes horizontaler zu liegen kommt, so verbindet es sich mit dem alten und die Grenze zwischen alt und neu wird endgültig verwischt. Die Regeneration des Bauchmarkes geht somit an der ganzen Bauchseite des Wurmes vor sich und nicht an nur einer Stelle desselben.

Cölom.

Semper (28) war der Erste, der seine Aufmerksamkeit auf die regenerative Bildung des Cöloms lenkte. Er gab es als wahrscheinlich an, dass das »Mesoderm« sich aus dem Ektoderm bilde, und beschrieb eine unpaare Mesodermplatte auf der Neuralseite, die, zwischen sich die Chorda lassend, paariges Cölom wird. Diese Angabe stand der Wahrheit sehr nahe, entsprach aber den nachher auftauchenden und sich breit machenden Theorien nicht. Kennel (15) suchte daher das neue Mesoderm auf das alte zurückzuführen und Bülow (3) ließ zwei Keimstreifen aus der Stelle, wo Ekto- und Entoderm in einander übergehen, hervorwachsen. Emery (4) untersuchte nicht die Herkunft des Cöloms, er sah es fertig und sah die

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

Längsmuskeln aus ihm hervorgehen. Pruvot (21) führte wieder das neue Mesoderm auf alte Peritonealzellen zurück. Miss Randolph (22) beschrieb darauf einen Vorgang, in welchem es schwer ist, sich zurechtzufinden. Nach ihr bildet sich das Mesoderm aus Neoblasten = Chordazellen Semper), welche sich in eine mediane und zwei seitliche Massen anordnen. Aus der medianen Masse bildet sich das ventrale Mesenterium und die ventralen Blutgefäße. Die seitlichen Massen ergeben die seitlichen Mesodermorgane. Außerdem sah sie kleine Zellen, welche wahrscheinlich die Ringmuskulatur, die dorsale Längsmuskulatur und dorsale Blutgefäße geben sollten. Das dorsale Mesoderm entsteht demnach getrennt vom ventralen; eine Ansicht, deren Entstehen uns in der weiteren Auseinandersetzung begreiflich werden wird. Makarow (18) beschreibt in einer ganz kurzen Mittheilung ein zweifaches Mesoderm. Das eine soll aus zwei am Anus gelegenen Entodermdivertikeln entstehen (wir haben es wohl hier nur mit jenen durch schnelles Wachsthum des Mitteldarmes entstandenen Aussackungen zu thun), das andere entsteht aus zwei seitlichen ventralen Ektodermverdickungen, welche zum Cölom werden. Während alle genannten Autoren die Herkunft des Mesoderms entweder unentschieden lassen, oder ganz irrthümliche Angaben machen, beschreibt erst Hepke (13) ganz richtig, dass sich das »Mesoderm« aus eingewanderten Ektodermzellen bilde. Diese Einwanderung geschieht an der Stelle, wo Ektoderm in Entoderm übergeht. Dieser ungeordnete, zwei Platten bildende Haufen sondert sich in Cölom, zwischen je zwei Cölomsäcken eine Zellenreihe zurücklassend, welche zum Dissepiment wird. Aus diesen Cölomanlagen gehen die Längsmuskulatur, Nephridien, Seitenlinie, die Dissepimente, Leberzellen und Blutgefäße hervor. Nur die Ringmuskulatur bildet sich direkt aus dem Ektoderm. Demnach beschrieb Hepke richtig die ektodermale Herkunft des Cöloms und die doppelte Herkunft des Mesoderms (Cölom und Ringmuskulatur), trotzdem er Alles nicht genau genug verfolgte und sich auch nicht der Tragweite seiner Beobachtungen recht klar war. Erst die Arbeit Michel's (20) brachte mehr Klarheit in die Frage — und er hätte sie gewiss zu vollständiger Klarheit gebracht, wenn er ein dankbareres Material, als es gerade Nephthys und Phyllodoce unter den Polychäten ist, gehabt hätte. Er unterscheidet zweierlei Mesoderm: Cölom und Mesenchym. Das letztere hat vielerlei Ursprung: Es entsteht aus immigrirenden Ektodermzellen, aus Cölom und vielleicht auch aus dem Entoderm. Das Cölom (bande germinalle) entsteht aus immigrirenden Ektoderm-

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

zellen und wird durch die ventrale Längsmuskulatur in zwei Blätter getheilt: in ein neurales-epidermales und ein eigentlich mesodermales. Die Theilung in Cölomsäcke geschieht durch ektodermale Dissepimente.

Nach dieser kurzen Litteraturübersicht gehe ich direkt zur Beschreibung meiner Befunde über, mich weiterhin an keine der citirten Arbeiten haltend. Sie sind alle zu widerspruchsvoll und die meisten Ansichten werden nicht einmal durch Zeichnungen genügend illustrirt, so dass man ihre Entstehung nicht verfolgen kann. Selbst die fleißige und achtbare Arbeit Michel's lässt sich nicht klarlegen.

Das Cölothelium entsteht in der nächsten Umgebung des Bauchmarkes durch Immigration von Ektodermzellen (Fig. 12). Eine feste Grenze zwischen der Anlage des Bauchmarkes und der Cölomanlage lässt sich nicht feststellen. Das Ganze erinnert sehr an die Bilder, welche Kleinenberg (16) uns über die Bildung der ventralen Muskelplatten aus Neuromuskelanlagen gegeben hat. Ziehen wir noch in Betracht, dass die Immigration der Zellen der ganzen wachsenden Bauchseite entlang vor sich geht, also in gewissem Sinne segmental ist (Fig. 13), so wird die Ähnlichkeit mit den Kleinenberg'schen Befunden noch größer. Auch Meyer (19) sah an demselben Objekte ein enges Nebeneinander der Bauchmark- und Cölomanlage, glaubt, dass beide Anlagen aber dennoch selbständig sind und nur nahe an einander gerückt erscheinen. Das wäre ja dann nur ein Wortstreit, wenn nicht gegen die Kleinenberg'sche Anschauung entschieden der Umstand spräche, dass wir es in unserem Falle durchaus nicht mit einer Muskelplatte, sondern mit echtem Cölom zu thun haben, aus welchem sich nicht nur Muskeln, sondern auch ein Theil der Nephridien, Chloragogenzellen und vielleicht auch gar Geschlechtszellen entwickeln. Ein solches Organ aber hätte ja auch nach der Neuromuskeltheorie nichts Besonderes mit der Nervenanlage zu thun.

Gehen wir zu einer ausführlicheren Beschreibung des ganzen Herganges über. Das Cölom bildet sich durch Immigration von Ektodermzellen, und zwar beginnt diese Immigration immer am hintersten auswachsenden Körperende, ventral, gleich vor den Aftercirren und zu beiden Seiten vom Bauchmarke. Karyokinetische Figuren sind häufig. Diese Zellen erfüllen den ganzen Raum zwischen der hinteren Körperwand, den Seitenwänden des Körpers und stoßen nach vorn an die Wände des vor ihnen liegenden Cöloms. Beim weiteren Wachsthum des Körpers wachsen einige Ektodermzellen hinter dem

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

neugebildeten Cölom aus und bilden den mesenchymalen Theil des Dissepimentes, hinter welchem eine neue Immigration vor sich geht — eine neue Cölomanlage etc. (Fig. 13). Dass die Mesenchymelemente der Dissepimente, wie es schon Michel angab, vom Ektoderm abstammen, lässt sich leicht ersehen (Fig. 14 *md*). Das Wachsthum geschieht so schnell, dass sich die Zellen der mehr nach vorn liegenden Cölomsäcke noch nicht vollständig geordnet haben, wenn das neue Cölom sich hinten anlegt; auch hat die Immigration noch nicht aufgehört und das Ektoderm sich noch nicht vom Cölomepithel gesondert (Fig. 13 *cöl. I—cöl. IV*). So sehen wir oft vier bis fünf Paar Cölomsäcke hinter einander noch in der Bildung begriffen. Dieser Vorgang weist darauf hin, dass die Cölomanlagen, ob wir in ihnen frühere Gonaden oder Exkretionsorgane erblicken, jedenfalls in verschiedenen Körpergegenden eine unabhängig von der andern auftreten. So fasst es auch Ed. Meyer vom Standpunkte seiner Theorie auf (p. 319). Die Entwicklung des Cöloms aus zwei Mesoblasten — der embryonale Hergang — ist gewiss eine cänogenetische Erscheinung, eben so wie jede teloblastische Entwicklung. Ursprünglich entstanden natürlich Nerven, Muskeln und wahrscheinlich auch Cölom an der ganzen Körperoberfläche. Nehmen wir diese, von Meyer letzthin ausgesprochene Ansicht an, so kommen wir zu dem Schlusse, dass die Entwicklung durch Regeneration in diesem Falle einen ursprünglicheren Charakter sich aufbewahrt hat. Vielleicht sind regenerative Processe noch reich an solchen angenehmen Überraschungen, an solchen alterthümlichen Hergängen, und bewahren uns Manches, was im embryonalen Geschehen längst verwischt ist.

Das Faktum, dass das Cölom bei Regeneration aus dem Ektoderm seinen Ursprung nimmt und weder aus dem alten Mesoderm, noch aus dem Entoderm, ist zwar nicht überraschend, immerhin aber in der Hinsicht wichtig, als man oft und andauernd eine überlebte Theorie widerlegen muss, um sie endgültig todt zu machen.

Dass das Cölom sich nicht aus dem schon vorhandenen Mesoderm anlegt, ist in Verbindung mit dem von Ed. Meyer und gleich unten von mir beobachteten Faktum der vielfachen Herkunft des Mesoderms ein Beweis mehr, dass das Mesoderm überhaupt kein Keimblatt ist. Mit Recht ging Emery (4) a priori von der Ansicht aus, dass die neuen Keimblätter aus den alten stammen müssen; ist dieses nicht der Fall, wie oben beschrieben, so haben wir es eben mit keinem Keimblatte zu thun.

Die Beobachtung, dass das Cölom bei Regeneration auf das Ek-

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

toderm zurückzuführen ist, stimmt mit den von KLEINENBERG (16), SALENSKY (27), BERGH (1), VEJDOVSKÝ (29) in der embryonalen Entwicklung angegebenen Herkunft überein. Entsteht ja auch das Cölom der Mollusken nicht aus Darmdivertikeln, sondern in Form von Urmesodermzellen oder sogar, wie nach MEISENHEIMER bei Limax, aus dem Ektoderm. Die hauptsächlich aus theoretischen Gründen behauptete entodermale Herkunft des Cöloms, welche von REPIACHOFF (23), GOETTE (7), ROULE (26), HATSCHEK (11) u. A. verfochten wurde, hat auch unabhängig von den eben geschilderten Befunden, schon Dank der Kritik ED. MEYER's, alle Wahrscheinlichkeit eingebüßt. Andererseits aber ist der regenerative Vorgang schwer mit der Ansicht MEYER's in Einklang zu bringen, dass die Mesoblasten — Blastomeren sind und auf keines der Keimblätter zurückgeführt werden können.

Wenn die Cölome auswachsen und sich ausweiten, treffen sie ventral zusammen und bilden das ventrale Mesenterium. Dorsal reichen die Cölomsäcke meist nicht über das Niveau des Darmes hinaus. Die ganze Rückenseite ist dann von primärem Muskelgewebe eingenommen, von welchem wir weiter unten sprechen werden. Hinter einander sind die Cölomsäcke durch die mesenchymatösen Theile der Dissepimente geschieden, die, wie erwähnt, durch hineinwachsende Ektodermzellen, also primäres Mesoderm im Sinne MEYER's, entstanden sind (Fig. 14).

Die ersten Bildungen, die wir an dem auswachsenden Cölom erkennen, sind die Längsmuskeln — die einzigen Muskeln, welche aus dem Cölom selbst entstehen. Auch darin sehen wir eine schöne Übereinstimmung mit den Angaben MEYER's über Lopadorhynchus. Auch dort, in der embryonalen Entwicklung, wird die Längsmuskulatur aus dem Cölom gebildet. Wir sehen einzelne Cölomzellen der Somatopleura sich aus dem Verbande lösen und nach außen vorrücken. Diese Zellen sondern von einer Seite die kontraktile Substanz aus (Figg. 15 u. 16). Ob jede Zelle eine Muskelfaser ergiebt, wie HÄCKER (12) und MEYER angeben und es auch wahrscheinlicher ist, oder ob eine ganze Reihe Myoblasten sich zusammenthun, um eine Faser zu bilden [HATSCHEK (10), FRAIPONT (5)], konnte ich nicht bestimmen. Nach HÄCKER und MEYER aber scheiden die Muskelzellen nicht aus dem Epithelverbande aus, was übrigens auch nur zum Theil vor sich zu gehen scheint, da auch die Cölomzellen direkt Muskelsubstanz bilden, wie auf Fig. 16 zu sehen ist.

Später erst treten in der Cölomhöhle auch die Nephridien und

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

die Chloragogenzellen auf, deren Bildung ich nicht ausführlich verfolgt habe.

Geschlechtszellen bilden sich, so weit ich es bei vielen vollständig ausgewachsenen Thieren untersuchen konnte, deren übrig gebliebener Theil Geschlechtszellen in Masse aufwies, in den regenerirten Theilen nicht. Dasselbe beobachtete auch Hepke. Dieses scheint mir auch in vieler Hinsicht sehr wahrscheinlich. Alles Mesoderm können wir zwar auf Ekto- oder Entoderm zurückführen, nicht aber die Geschlechtszellen, diese sind Primitivzellen und von keinem Keimblatte abhängig, an dasselbe nur äußerlich gebunden. Sie können desswegen auch nie aus einem der beiden Keimblätter regenerirt werden.

Primäres Mesoderm.

Noch 1894 behauptet Hatschek, dass »das Mesenchym genetisch mit den Cölomsäcken verknüpft sei und dass das Mesoderm (im Sinne der älteren Terminologie) eine genetisch einheitliche Anlage sei, welche sich in mesepitheliale und mesenchymatöse Bildungen gliedere«. Das Mesenchym entsteht nach ihm durch Auswanderung von Mesodermzellen aus dem ersten Cölompaare. Ohne weiter auf die vielen embryologischen Arbeiten einzugehen, welche bald seine Ansicht unterstützten, bald andere Quellen für das Mesenchym auffanden, verweise ich nur auf die gewissenhafte und zielbewusste Arbeit Meyer's, welcher überzeugend genug nachwies, dass wir bei den Anneliden zweierlei Mesoderm haben: das primäre Mesoderm (primäres Mesenchym), welches aus ektodermalen Neuromuskelanlagen entsteht, und das Cölothel oder sekundäre Mesoderm.

Diese doppelte Herkunft des Mesoderms, welche in der embryonalen Entwicklung zu beweisen so viel Mühe kostete, tritt klar und unzweifelhaft bei der Regeneration zu Tage. Auch hier sehen wir die vollständige Tauglichkeit von Untersuchungen über Regeneration für phylogenetische Zwecke.

Das primäre Mesoderm, welches in der Larve aus dem Ektoderm entsteht, hat auch bei der Regeneration denselben Ursprung. Es bildet alle Muskeln, außer der beschriebenen Längsmuskulatur, und das wenige Bindegewebe, welches wir bei Anneliden vorfinden.

Zum Theil entsteht dieses Mesoderm direkt ohne Neuromuskelanlage durch Einwandern oder Eindringen von Ektodermzellen. So die Muskeln der schon oben beschriebenen Dissepimente. Sie drängen sich ventral seitwärts zwischen die Cölomsäcke (Fig. 14), wie es

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

schon Michel sah, und bedingen, wie oben bei Beschreibung des Cöloms erwähnt wurde, die Segmentirung desselben.

Alles übrige primäre Mesoderm entsteht aus Neuromuskelanlagen, in so weit wenigstens, als wir die Ringmuskulatur des Darmes ignoriren wollen. Die Herkunft derselben ist ganz dunkel. Wenn Michel behauptet, sie entstehe aus dem Entoderm, so weiß er diese Behauptung durch nichts zu stützen. Mit der Splanchnopleura der Cölomsäcke scheint diese Muskulatur auch nirgends in Verbindung zu stehen; aber sie direkt mit dem übrigen primären Mesoderm aus theoretischen Gründen in einen Haufen zu werfen, haben wir noch kein Recht.

Als Neuromuskelanlagen haben wir vor Allem die Seitencirren anzusehen, welche dorsal und ventral vom Borstensacke auftreten (Fig. 17), ehe noch die Anlage der Parapodien zu sehen ist. Die dorsalen Seitencirren scheinen keine so wichtige Nebenrolle zu spielen, wie die ventralen. Die letzteren bilden aus ihren mittleren Theilen die Nervensubstanz, welche direkt in die Seitennerven des Bauchmarkes übergehen (Fig. 17 *vc*). Die weiter nach innen liegenden Zellen dieser Neuromuskelanlage wandern weiter ein und bilden die Quermuskeln, welche sich vom Bauchmark bis zu den Parapodien hinziehen (Fig. 18). Jede Zelle ergiebt hier eine besondere Muskelfaser. Vergleichen wir unsere eben citirten Zeichnungen und Befunde mit den Befunden Meyer's und seiner Fig. 116, so sehen wir, dass auch hier der regenerative Vorgang mit dem embryonalen übereinstimmt.

Eine den Seitencirren homologe Neuromuskelanlage bilden die Analcirren. Ihr Charakter und ihr Bau ist bei erwachsenen Formen den Seitencirren ganz ähnlich; ihre Bildung aber, wenigstens bei der Regeneration, und ihre Rolle als Neuromuskelanlagen ist von den letzteren verschieden. Die Analcirren bilden sich sehr früh, ihre Bildung beginnt sogar früher als die Bildung irgend eines anderen Organs. Auch in der embryonalen Entwicklung treten sie ja sehr frühzeitig auf. Das Erste, was wir an der Stelle der zukünftigen Analcirren beobachten, ist häufige Theilung des am Körperende gelegenen Ektoderms und theilweise Einwanderung desselben (Fig. 19). Die nach innen einwandernden Zellen strecken sich und werden zu Muskelzellen (Fig. 19). Die Bildung geht hier noch der Bildung des Nerven voraus. Erst später bilden sich zwei Kegel aus jungen, ganz gleichen Ektodermzellen, welche sich darauf zum Theil in Stützzellen, zum Theil in Nervenzellen umwandeln, die sich direkt, wie auch bei den ventralen Seitencirren, in das Bauchmark fortsetzen.

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

Die Bildung von Muskelzellen hört auf diesem Stadium schon auf. Die aus diesen Neuromuskelanlagen hervorgegangenen Muskelzellen bilden die dorsale Muskulatur (außer den dorsalen Längsmuskeln), welche, ehe noch das Cölom dorsal zusammenstößt, die ganze Rückenseite erfüllt. In wie weit es sonst an der Bildung der Blutgefäße oder vielleicht auch an der Bildung der Ringmuskulatur des Darmes Theil nimmt, ist zweifelhaft. — Die Analcirren selbst entstehen sehr früh und wachsen zu beträchtlicher Länge aus, ehe noch die homologen Seitenorgane sich entwickelt haben (Fig. 1, 2).

Borstensäcke, Parapodien.

Es entsteht jedem Cölomsacke entsprechend ein Borstensack als ektodermale Einstülpung oder Einwucherung (Fig. 17, 18). Wie aus ihm oder unabhängig von ihm der zweite Borstensack sich entwickelt, konnte ich nicht zu Gesicht bekommen. Eine Invaginationsrinne, wie sie Kleinenberg bei der Bildung des Borstensackes beschreibt, konnte ich nicht sehen. Ventral und dorsal vom Borstensacke liegen die Cirren (Neuromuskelanlagen). Der Borstensack treibt, in den Körper hineinwachsend, das Cölomepithel vor sich hin, scheint es aber nirgends zu durchbrechen, wie es Kleinenberg beschreibt. Wenn ein Durchbruch der Somatopleura vor sich geht, so geschieht es durch die ventralen Neuromuskelanlagen, welche die Quermuskulatur liefern (Fig. 18).

Borstensäcke und Seitencirren entstehen, wie ich und viele Andere vor mir sahen, getrennt. Erst nachdem sie angelegt sind und sich bedeutend entwickelt haben, erhebt sich das Ektoderm in ihrer Nähe zur Bildung der Parapodien (Fig. 20). Mit Recht sieht Kleinenberg in ihnen sekundäre Gebilde zusammengesetzter Natur; die Elemente der Parapodien (Borstensäcke und Seitencirren) sind von ihnen unabhängig entstehende Gebilde. Die dorsalen und ventralen Parapodien entstehen aus gemeinsamer Anlage, wie bei allen Errantia im Gegensatz zu den getrennt von einander sich anlegenden dorsalen und ventralen Parapodien der Sedentaria.

Aus allen geschilderten Processen ersehen wir, dass fast alle Organe im regenerirenden Theile der Polychäten neu angelegt und gebildet werden. Und zwar wird das Mesoderm vom Ektoderm her neu regenerirt. Entoderm und Ektoderm halten ihren Charakter als typische Keimblätter fest, nur das Mesoderm büßt seine Bedeutung

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

als ein solches ein. Vor Allem ist es das Ektoderm, welches hier als Keimblatt par excellence auftritt. Und zwar sind es die ventralen Ektodermzellen, welche hier als Regenerationszellen fungiren. Wenn wir in Betracht ziehen, dass das Ektoderm der Bauchseite bei den Polychäten überhaupt keine eng specialisirte Aufgabe hat, und keine Schutzorgane, Borsten oder sonstige Gebilde trägt, welche mit einem Absterben der Zellen verbunden sind, so wird es uns sehr begreiflich, dass gerade hier die Zellen liegen, welche für eine etwaige Regeneration ihre Fähigkeit beibehalten. Ohne mich für Weismann oder O. Hertwig auszusprechen, will ich nur konstatiren, dass die Regenerationszellen auf der Bauchseite der Anneliden in Bänder gruppirt erscheinen (Fig. 21). Wirklich regeneriren die mittleren Zellen die Neuroglia, seitwärts von ihnen liegen die Regenerationszellen des Bauchmarkes, des Cöloms, der Seitencirren und der Borstensäcke. Auf Fig. 21 habe ich diese Zellengruppirung dargestellt. So wären doch in jedem Segmente, gesondert von den entsprechenden Organen, Zellen vorhanden, welchen die etwaige Regeneration dieser Organe obliegt.

In der Anordnung dieser Regenerationszellen sowohl, als auch in allen regeneratorischen Processen sehen wir eine ziemlich vollkommene principielle Übereinstimmung mit der embryonalen Entwicklung; freilich nicht wenn wir die Keimblättertheorie als das grundlegende Princip aller Morphologie hinstellen wollen. Wenn es daher für v. Bock »den Eindruck erweckt, als ob der Organismus bei der regenerativen Neubildung in der Wahl des hierzu erforderlichen Materials die größte Freiheit genießt und es eben daher bezieht, wo das aus physiologischen oder rein mechanischen Gründen am geeignetsten erscheint«, so ist dieser Eindruck wohl kaum ein richtiger und enthält in sich eine Entwerthung aller Arbeiten über Regeneration.

Mir scheint es vollkommen möglich und angebracht, aus den, bei ungeschlechtlicher Vermehrung beobachteten, Vorgängen Rückschlüsse auf die Phylogenese zu ziehen. Auch der Grundsatz Semper's, mit welchem er als Erster an die Untersuchung innerer Vorgänge bei der Regeneration von Anneliden herantrat, scheint mir nicht widerlegt, so viel man an ihm auch gerüttelt hat. Er sagt: »Ich ging von der Hypothese aus, welche Grundlage unserer modernen morphologischen Untersuchungen ist: dass kein Glied eines Thierkörpers auf zweierlei typisch verschiedene Weisen innerhalb homologer Gruppen entstehen könne«. Aller Streit natürlich geht um das Wort

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

typisch. Jedenfalls aber scheint mir das Gebiet der Regeneration kein solches zu sein, wo Alles vor sich gehen kann und gelegentlich auch »Wunder« geschehen.

St. Petersburg, 15. Mai 1899.

Litteratur.

1. R. S. Bergh, Über die Deutung der allgemeinen Anlagen am Ei der Clepsinen und der Kieferegel. Zool. Anz. 9. Jahrg. 1886.
2. M. v. Bock, Über die Knospung von Chaetogaster diaphanus. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXI. 1897.
3. C. Bülow, Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes bei Lumbriculus variegatus. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883.
4. C. Emery, La régénération des segments postérieurs du corps chez quelques Annélides Polychètes. Arch. ital. Biol. Tome VII. 1886.
5. J. Fraipont, Le genre Polygordius. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Monographie. XIV. 1888.
6. B. Friedländer, Über die Regeneration herausgeschnittener Theile des Centralnervensystems von Regenwürmern. Diese Zeitschr. Bd. LX. 1895.
7. A. Goette, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. I. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. 1882.
8. H. Haase, Über Regenerationsvorgänge bei Tubifex rivulorum Lam. mit besonderer Berücksichtigung des Darmkanals und Nervensystems. Diese Zeitschr. Bd. LXV. 2. Heft. 1898.
9. B. Haller, Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. Arbeiten aus dem zool. Institut der Univ. Wien. Bd. VIII. 1889.
10. B. Hatschek, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. I. 1878.
11. B. Hatschek, Über den gegenwärtigen Stand der Keimblättertheorie. Verh. der Deutsch. zool. Ges. Bd. III. 1894.
12. V. Häcker, Die spätere Entwicklung der Polynoë-Larve. Zool. Jahrb. Morph. Abth. Bd. VIII. 1895.
13. P. Hepke, Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprocessen der Naiden. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1897.
14. K. Hescheler, Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. II. Histo- u. organogenetische Unters. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXI. 1898.
15. J. v. Kennel, Über Ctenodrilus pardalis. Arbeiten Zool. Inst. Würzburg. Bd. III. 1876/1877.
16. N. Kleinenberg, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
17. E. Korschelt, Über Regenerations- u. Transplantationsversuche an Lumbriciden. Verh. der Deutschen Zool. Gesellsch. Bd. VIII. 1898.

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

18. N. Makarow, Zur Frage über die Bildung neuer Segmente bei Oligochäten. (Russisch.) in: Zool. Anz. 18. Jahrg. p. 195—196.
19. Ed. Meyer, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. (Russisch.) Arbeiten der Naturf. Gesellsch. bei der kais. Kasanschen Universität. Bd. XXXI. 4. Heft. 1897.
20. Aug. Michel, Recherches sur la régénération chez les Annélides. Thèse. Lille 1898.
21. G. Pruvot, Sur la régénération des parties amputées comparée à la stolonisation normale chez les Syllidés. Assoc. franç. Avanc. Sc. 1890.
22. Harriett Randolph, The regeneration of the tail in Lumbriculus. Journ. of Morphol. Vol. VII. 1892.
23. Repiachoff, Zur Entwicklungsgeschichte des Polygordius flavocapitatus und Saccocirrus papillocercus. Zool. Anz. IV. 1881.
24. Rohde, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Polychäten. Schneider, Zool. Beiträge. Bd. II. 1890.
25. H. Rievel, Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.
26. L. Roule, Sur la formation des feuillets blastodermiques chez une annélide polychète (Dasychone lucullana). Compt. Rend. Tome CV.
27. W. Salensky, Études sur le développement des annélides. II. Conclusions et réflexions. Arch. d. Biol. Tome VI. 1887.
28. C. Semper, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Die Knospung der Naiden. Arbeiten Zool. Inst. Würzburg. Bd. III. 1876 bis 1877.
29. F. Vejdovský, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888—1892.
30. Fr. v. Wagner, Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Biol. Centralbl. Bd. XIII. 1893.
31. Fr. v. Wagner, Zwei Worte zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarmes bei Lumbriculus. Zool. Anz. 1897.
32. E. Wawrzik, Über das Stützgewebe des Nervensystems der Chätopoden. Bd. III. 1891.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

a, Anus;
a.c, Analcirren;
b.m, Bauchmark;
b.s, Borstensack;
coel, Cölom;
coel.ep, Cölomepithel;
d.c, Dorsalcirren;
d.l.m, dorsale Längsmuskeln;
ect, Ektoderm;
en, Entoderm;
g, Ganglienzellen;
m.d, Mesenchym der Dissepimente;
n, Bauchmark;
n.v.r, Neuroglia;
par, Parapodien;
qu.m, Quermuskeln;
s.n, Seitennerv;
v.c, Ventralcirren;
v.l.m, ventrale Längsmuskeln.

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

Tafel XXXVI und XXXVII.

Fig. 1. Regenerirter Theil einer Harmothoë.

Fig. 2. Dasselbe.

Fig. 3. Verschmelzung des Mitteldarmes mit dem Körperepithel (Harmothoë).

Fig. 4. Frontalschnitt durch ein regenerirendes Hinterende einer Sabellide.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch ein vollständig regenerirtes Hinterende einer Nephthys.

Fig. 6. Frontalschnitt durch regenerirendes Bauchmark (Harmothoë).

Fig. 7. Dasselbe.

Fig. 8. Regenerirendes Bauchmark (Harmothoë).

Fig. 9. Querschnitt durch regenerirendes Bauchmark. Querkommissur (Harmothoë).

Fig. 10. Dasselbe. Längskommissur.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch regenerirendes Bauchmark (Harmothoë). Der Schnitt ist etwas schräg geführt, so dass man an einer Stelle die neue Neuroglia, an anderen die neuen Ganglienzellen sieht.

Fig. 12. Neu sich bildendes Cölomepithel. Querschnitt durch das regenerirende Hinterende einer Harmothoë.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch regenerirende Cölomsäcke einer Harmothoë (etwas schräg geführt).

Fig. 14. Neu sich bildende Cölomsäcke mit zwischen denselben eindringendem primärem Mesoderm (Harmothoë).

Fig. 15. Bildung der dorsalen Längsmuskeln (Querschnitt durch Harmothoë).

Fig. 16. Bildung ventraler Längsmuskeln (Querschnitt durch Harmothoë).

Fig. 17. Anlage der Borstensäcke und Cirren (Querschnitt durch Harmothoë).

Fig. 18. Anlage der Ventralcirren und Bildung der Quermuskeln (Querschnitt durch Harmothoë).

Fig. 19. Anlage der Analcirren (Sagittalschnitt durch Harmothoë).

Fig. 20. Bildung der Parapodien (Querschnitt durch Harmothoë).

Fig. 21. Schema der Lagerung von Regenerationszellen an der Bauchseite eines Polychäten.

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

Fig 1

Fig 2.

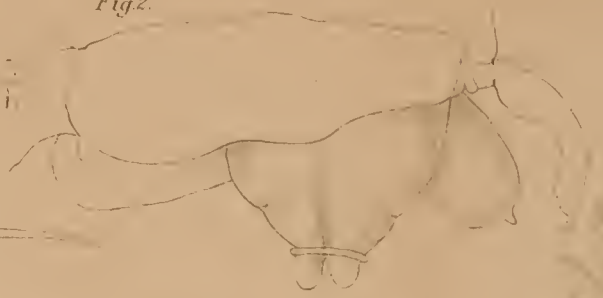


Fig 3.

Fig 4.

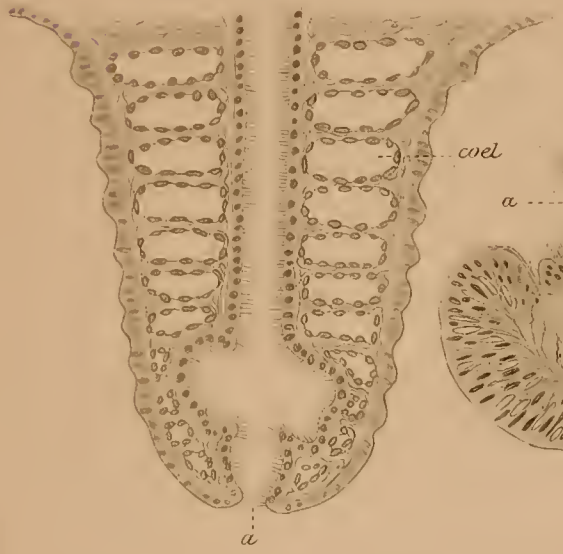


Fig 5

Fig 6.

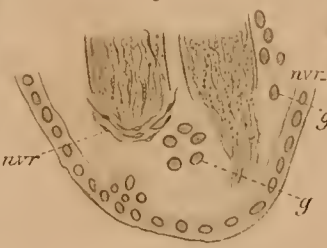


Fig 7.

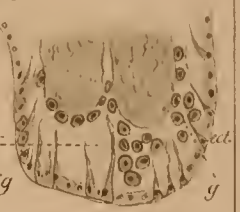


Fig 8.

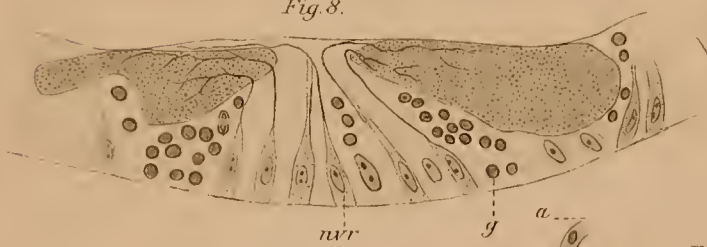


Fig 9

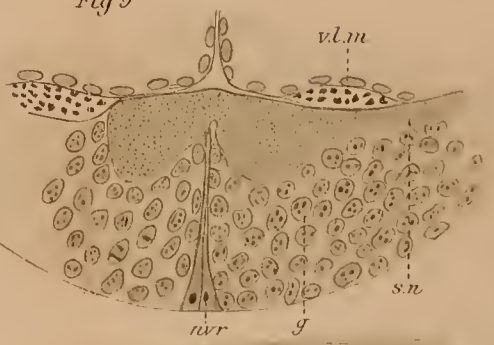


Fig 10.

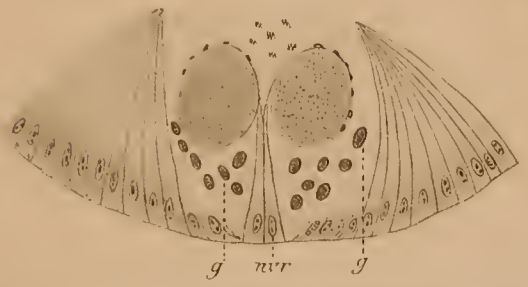
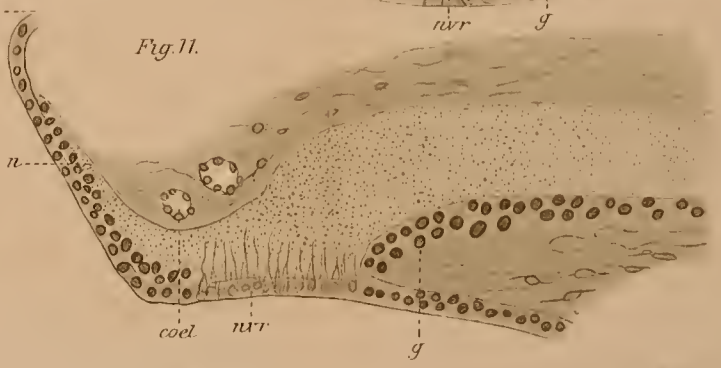
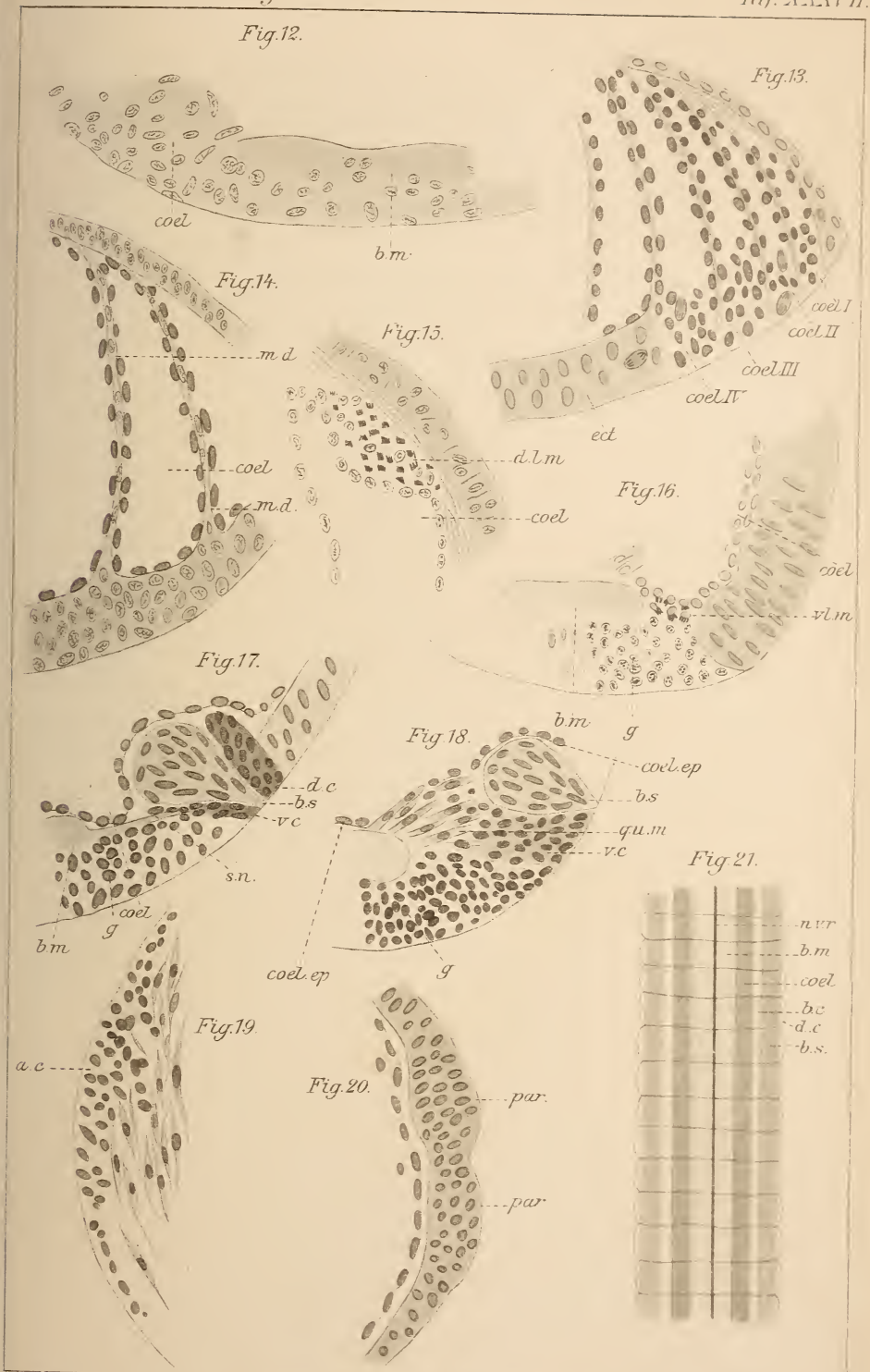


Fig 11.



Wilhelm Engelmann

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



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

Fig. 1a

Fig. 1b

Fig. 2.

Fig. 3.

pz

sp

pz

Fig. 4.

Fig. 10a

Fig. 8.

I

II

I

II

Fig. 9.

I

II

II

Fig. 12.

1a

1b

km.z.

Fig. 13.

dt

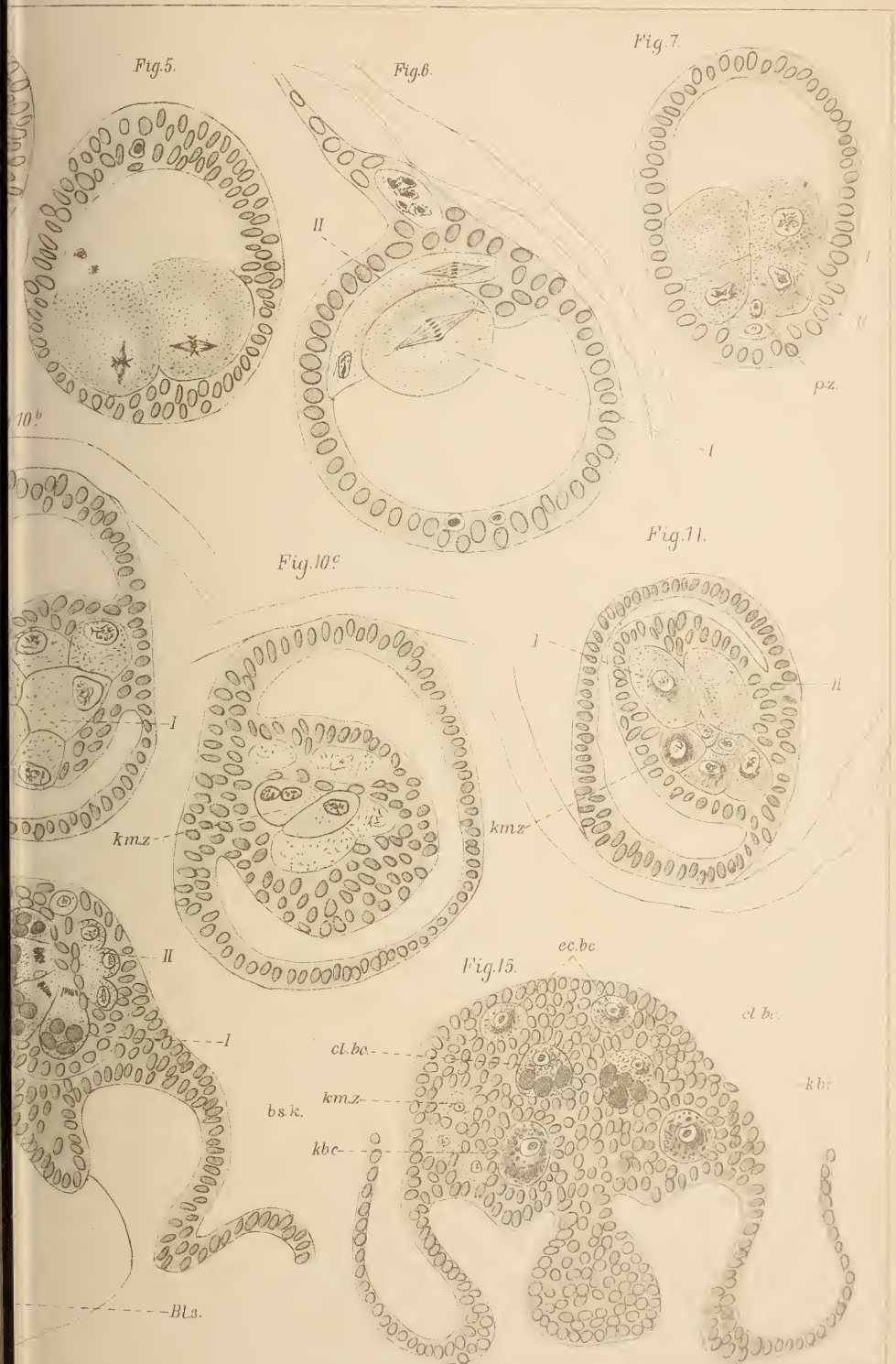
km.z.

dt

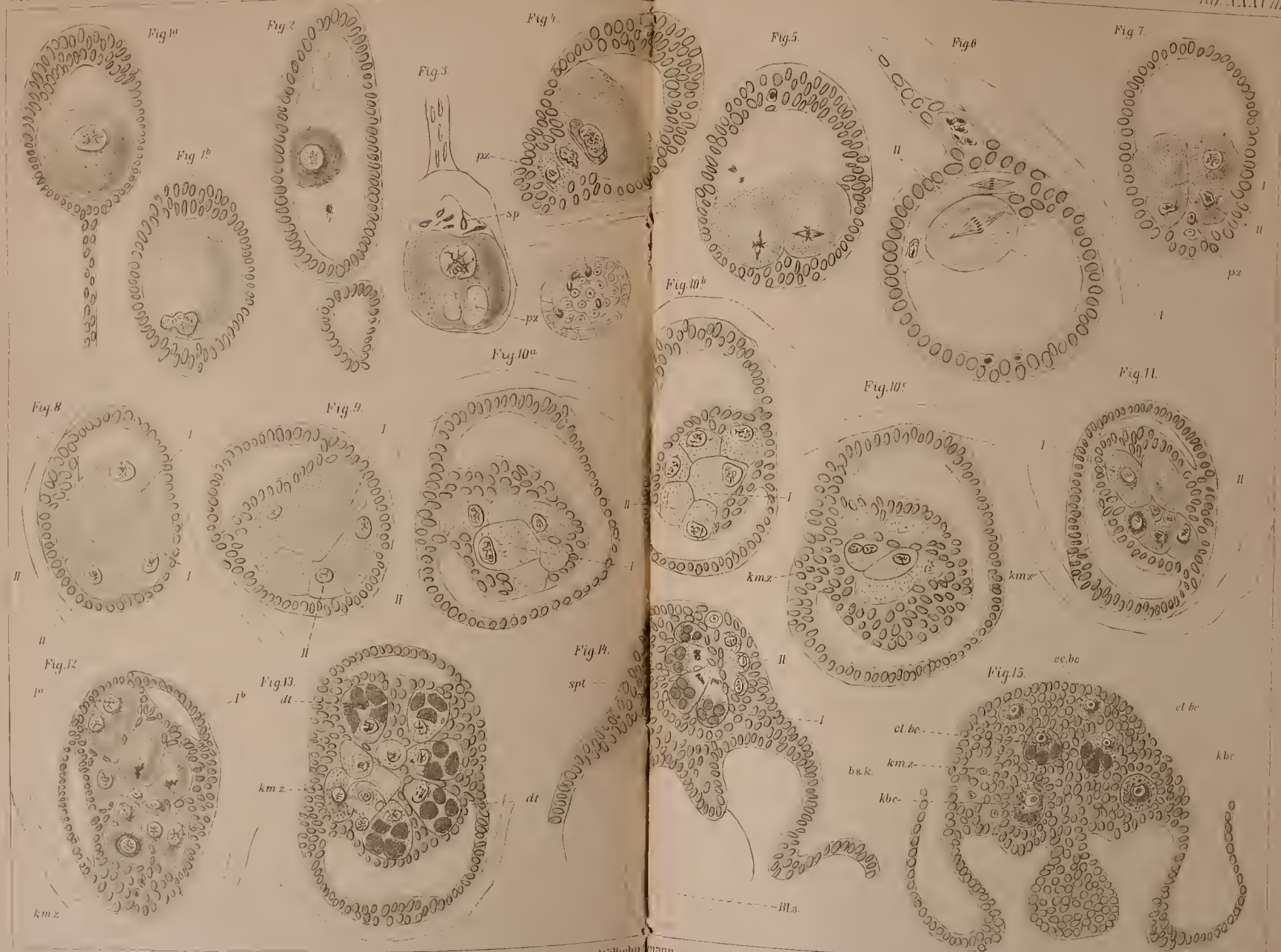
Fig. 14.

spt

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



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



Wilhelm Hamann

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: 66

Autor(en)/Author(s): Schultz Eugen

Artikel/Article: Aus dem Gebiete der Regeneration. 605-624