

Beiträge zur Kenntnis der Regenerationserscheinungen bei den Ophiuren.

Von

C. Dawydoff.

(Aus dem zootomischen Kabinet der kaiserl. Universität St. Petersburg.)

Mit Tafel XVII—XVIII und 3 Figuren im Text.

Im Februar 1899 stellte die physiko-mathematische Fakultät der kais. Universität St. Petersburg zur Erlangung der Medaille das Thema »die Regenerationserscheinungen bei einem der Vertreter der Bilateralia zu untersuchen«. Herr Professor WL. SCHEWIAKOFF, in dessen Laboratorium ich arbeite, schlug mir vor, mich mit dieser Frage zu beschäftigen, und rieth mir speciell zu dem Studium einer kleinen lebendigegebärenden Ophiure (*Amphiura* spec.?). Das nöthige Untersuchungsmaterial erhielt ich Dank dem liebenswürdigen Entgegenkommen von Herrn Prof. SCHEWIAKOFF selbst im Winter, und auch die von Herrn Akademiker Prof. A. KOWALEVSKY schon im Frühjahr 1898 aus Sebastopol mitgebrachten Ophiuren gediehen ausgezeichnet und regenerirten in den Aquarien unseres Laboratoriums. Im Frühjahr 1899 begab ich mich im Auftrage der St. Petersburger Naturforschergesellschaft an die biologische Station zu Sebastopol, wo ich meine Studien in entsprechender Richtung fortsetzte. Nach meiner Rückkehr nach St. Petersburg erhielt ich von Neapel eine große Anzahl von Exemplaren einer der Schwarzmeerform *Amphiura* spec.? nahestehenden Art, *Amphiura squamata* Delle Chiaje, welche ich der großen Zuvorkommenheit meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. SCHEWIAKOFF, verdanke, in dessen Laboratorium vorliegende Arbeit auch zu Stande kam.

Bei meinen Untersuchungen bediente ich mich einfacher Methoden. Die besten Resultate bei der Fixirung der Objekte erzielte

ich mit folgenden Flüssigkeiten: Mischung von Sublimat und Kupfervitriol, LANG'sche Mischung (Sublimat), Pikrinessigsäure (nach BOVERI), ferner Osmiummischungen, FLEMMING'sche und HERMANN'sche Lösung (mit nachfolgender Safraninfärbung). Die PERENYI'sche Flüssigkeit, welche von verschiedenen Autoren (MICHEL) ganz besonders für die Untersuchung der Regeneration bei Anneliden empfohlen wird, erwies sich als für Ophiuren wenig geeignet wegen zu energischer Wirkung der darin enthaltenen Salpetersäure auf das Kalkskelett der Arme. Die äußerst lebhafteste Zersetzung des Kalks bewirkt eine Deformation der Gewebe.

Das beste Mittel zum Entkalken der Arme ist eine 5—6%ige Lösung von Essigsäure. Schwächere Lösungen wirken überaus langsam, ohne dass dabei ein besonderer Nutzen für die Erhaltung der Gewebe zu bemerken wäre. Ausgezeichnete Resultate erhält man bei der Anwendung von Pikrinsäure. Zur Färbung der Schnitte (5—8 μ) benutzte ich Boraxkarmin, Carmalaun nach P. MAYER, oder Hämatoxylin nach DELAFIELD mit nachfolgender Färbung mit Aurantium oder Pikrin.

Außer den obengenannten, die Hauptmasse meines Untersuchungsmaterials bildenden Formen, standen mir zur Vergleichung einzelne große *Ophiopholis longicauda* (vom Murman) und *Ophioglypha nodosa* (aus dem Weißen Meere) zur Verfügung.

Bevor ich zur Mittheilung der von mir erzielten Resultate übergehe, möchte ich auch an dieser Stelle sowohl Herrn Prof. SCHEWIAKOFF, welcher in erster Linie meine Arbeiten leitete, als auch den Professoren Akademiker A. KOWALEVSKY und WL. SCHIMKEWITSCH, welche mich durch ihren Rath unterstützten — meinen aufrichtigen Dank aussprechen.

Historische Übersicht.

Unter allen Thieren, welche das Vermögen besitzen, verlorene Theile ihres Körpers zu regeneriren, nehmen die Echinodermen in dieser Hinsicht unzweifelhaft den ersten Platz ein. Formen, wie *Asterias tenuispinus*, *Linckia multifora*, *Ophiactis virens* werden in jedem Lehrbuche der Zoologie als klassische Beispiele für die Regenerationsfähigkeit angeführt.

Die Arbeiten von HAECKEL, KOWALEVSKY, SIMROTH, den beiden SARASIN, LÜTKEN u. A. m. lieferten ein reiches, auf Thatsachen begründetes Material zur Erkenntnis der äußerlichen Erscheinungen bei der Regeneration, und zwar sowohl bei dem Ersatz zufällig verloren gegangener Organe als auch in denjenigen Fällen, wenn das Thier zu

Fortpflanzungszwecken eine Amputation ausführt (Schizogonie). Die Arbeit SIMROTH's erregte in dieser Hinsicht großes Aufsehen in wissenschaftlichen Kreisen. Durch eine Reihe von Untersuchungen wurde darin festgestellt, dass bei den *Asteroidea* nicht nur die Scheibe im Stande ist, abgetrennte Arme wieder von Neuem zu ersetzen (*Asteridae* und *Ophiuridae*), sondern dass auch ein jeder abgeworfene Arm im Stande ist ein vollständiges Individuum zu regenerieren (»Kometenformen« HAECKEL's). Endlich wurde von den beiden SARASIN ein Fall beschrieben, wo das Thier (*Linckia*) am Ende eines verletzten Armes ein neues Individuum regenerirte. Ein noch frappanteres Beispiel der Regenerationsfähigkeit bieten die Holothurien (besonders die *Aspidocheirotae*). Abgesehen davon, dass bei einigen *Cucumaria*-Arten eine fehlende Körperhälfte wieder ersetzt werden kann, giebt es bekanntlich Formen, welche, wenn sie gereizt werden, den Darm und die Wasserlungen ausstülpen und abwerfen, um sie hierauf von Neuem zu regenerieren.

In neuester Zeit ist von SLUITER (98) eine ähnliche Erscheinung bei einer Ophiure (*Ophiocnida echinata*) beschrieben worden, doch verlangen alle diese Fälle noch eine eingehendere Untersuchung.

Wir ersehen aus dem oben Angeführten, dass die Regenerationserscheinungen der Echinodermen in faktischer Hinsicht eingehend genug bearbeitet worden sind. Was jedoch die histologischen Vorgänge bei diesen Processen betrifft, so muss man zugeben, dass in dieser Beziehung die Bearbeitung der Frage noch viel zu wünschen übrig lässt.

In gegenwärtiger Zeit spielt die Frage über die Regeneration eine bedeutende Rolle in der Litteratur, da sie in morphologischer Hinsicht unbedingt viel Interesse bietet. Während wir aber über die Anneliden z. B. bereits eine verhältnismäßig große Litteratur besitzen, wurden die Echinodermen bis zur letzten Zeit ganz unberücksichtigt gelassen. Die zuletzt erschienenen Arbeiten (SLUITER und HELEN DEAN KING, 1898) behandeln nur die äußeren Erscheinungen der Regeneration vom experimentellen Standpunkte aus. Nur die Arbeiten von PERRIER (73), und namentlich diejenige von SIMROTH (77) berühren auch die inneren Vorgänge bei der Regenerationserscheinung, und müssen daher an dieser Stelle eingehender besprochen werden. Ein guter Theil der Arbeit E. PERRIER's ist dem Regenerationsprocess der Arme bei *Comatula* gewidmet. Obgleich die ganze Untersuchung ausschließlich auf Beobachtungen *intra vitam* — mit Ausschluss der Schnittmethode — beruht, so sind seine Angaben,

trotz all' ihrer Unvollständigkeit dennoch ziemlich genau. Nach PERRIER's Beobachtungen giebt der Ambulacralkanal nach der Amputation durch Knospung einem neuen Kanal den Ursprung, und eben so entsteht die Cölomhöhlung in der Anlage des neuen Armes durch Wuchern der alten Cölomhöhle. Der Autor spricht die Ansicht aus, das hervorragendste Regenerationsvermögen (*puissance régénératrice*) käme eben dem Ambulacralkanal zu, als einem Organ, welches die Bildung der ersten Knospenanlage bedingt und der Weiterentwicklung der letzteren den ersten Impuls verleiht. Außerdem schreibt PERRIER dem Ambulacralkanal auch in rein physiologischer Hinsicht eine große Bedeutung bei der Regeneration zu. »Le canal tentaculaire«, schreibt PERRIER, »est bien la partie essentiellement nutritive du bras, puisque c'est lui qui repousse en premier lieu, et que c'est autour de lui que se forment les nouveaux tissus« (p. 74).

Ähnliche Ansichten spricht auch CHRISTO APOSTOLIDÉS in seiner die Regeneration der Ophiuren nur im Vorübergehen streifenden Arbeit (1882) aus. Die erste eingehende, das Thema mit einer für die damalige Zeit auffallenden Vollständigkeit behandelnde Arbeit, ist diejenige von SIMROTH. In seinen bekannten Untersuchungen über die Schizogonie bei *Ophiactis virens* beschreibt SIMROTH ausführlich den Regenerationsprocess amputirter Theile der Körperscheibe und der Arme, wobei er sogar die Einzelheiten der Histogenese der Gewebe (Nervensystem, Muskeln etc.) berührt. Die größte Bedeutung bei der Regeneration kommt nach SIMROTH der aus den amputirten Theilen des Thierkörpers fließenden Lymphflüssigkeit zu. »Die gewonnenen Lymphzellen,« sagt er, »enthalten Kerne, vermehren sich und stellen das gesammte Material vor, aus dem die neue Körperhälfte geformt wird« (p. 520). Auch Ambulacralkanal und Cölom entstehen nach SIMROTH durch Wuchern der betreffenden alten Organe. Trotz aller ihrer Verdienste erschöpft die genannte Arbeit das Thema noch lange nicht. Seit dem Erscheinen der SIMROTH'schen Arbeit hat die Embryologie solche Fortschritte gemacht und es haben sich eine solche Menge neuer Fragen in den Vordergrund gedrängt, dass die Anschauungen des Autors dem gegenwärtigen Stand der Frage über die Regenerationserscheinungen nicht mehr entsprechen.

In gegenwärtiger Zeit wird bei der Untersuchung von Regenerationsprocessen die Anforderung gestellt, die Beziehung der embryonalen Keimblätter zu diesen Processen festzustellen, und es müssen zu diesem Zwecke die Regenerationserscheinungen mit der embryonalen Entwicklung der betreffenden Form verglichen werden, was

zu der Zeit, als SIMROTH's und PERRIER's Untersuchungen entstanden, noch nicht möglich war.

Biologische Angaben.

Wie bei der Mehrzahl aller Ophiuren überhaupt, regeneriren auch bei der intra vitam beobachteten *Amphiura* die Arme allein. Ein abgeschnittener Arm regenerirt immer, wo der Schnitt auch geführt sein mag, sei es nun am Ende des Armes oder an dessen Basis. Eine Scheibe, deren fünf Arme an ihrer Basis amputirt wurden, geht in den meisten Fällen zu Grunde, obgleich Ausnahmen nicht ausgeschlossen sind. Bleibt dagegen auch nur ein einziger nicht amputirter Arm an der Scheibe, so ist die Regeneration der übrigen Arme sichergestellt. Dabei spielt zweifelsohne das Vermögen des Thieres, noch Bewegungen auszuführen, eine gewisse Rolle.

Obgleich die Regeneration hier mit so großer Leichtigkeit vor sich geht, so bleibt sie doch an Intensität weit hinter Dem zurück, was bei Würmern (z. B. bei Oligochäten) beobachtet wurde.

Die erste Anlage des neuen Armes zeigt sich vier bis fünf Tage nach der Amputation (bisweilen auch später). Ein vollständiges Verschwinden aller Spuren der Regeneration, ganz abgesehen von der Verschiedenheit in der Färbung, konnte ich nicht einmal bei Individuen beobachten, welche gegen acht Wochen in meinem Aquarium gelebt hatten. Ein verhältnismäßig hoher Procentsatz von Ophiuren mit amputirten Armen geht bei auch durchaus sorgfältiger Pflege bald nach der Amputation zu Grunde, indem die Thiere bei lebendigem Leibe von Massen von Infusorien (*Euplotes* u. A. m.) gefressen werden.

Ich habe bereits erwähnt, dass bei *Amphiura* die Arme allein regeneriren. Wird gleichzeitig mit dem Arme ein wenn auch nur kleines Stück der Scheibe selbst mit herausgeschnitten, so geht das Thier zu Grunde, obgleich es bisweilen noch ziemlich lange am Leben bleibt; dies ist auch der Fall, wenn die Scheibe der Ophiure mittendurch geschnitten wird, wobei dann beide Hälften des Thieres noch während zwei bis drei Tagen fortfahren zu leben und herumzukriechen. In dem abgeschnittenen Armstückchen dauert die Lebenskraft sehr häufig nicht nur mehrere Stunden, sondern selbst mehrere Tage an. Das Armstückchen krümmt sich krampfhaft, streckt die Ambulacralfüßchen aus, um sie darauf wieder einzuziehen, kurzum es legt alle Zeichen des Lebens an den Tag. Selbst dann, wenn der abgeschnittene Arm bewegungslos geworden ist, wohnt ihm noch eine

Zeit lang eine gewisse Empfindlichkeit inne, indem er durch Krümmungen auf Reize reagirt.

Unsere *Amphiura* erscheint als ein zum Studium des Phänomens der Autotomie recht wenig geeignetes Objekt. Diejenigen Beobachtungen, welche ich anstellen konnte, bestätigen eine der von mir früher schon¹ ausgesprochenen Schlussfolgerungen, und zwar, dass bei der Autotomie die geringe Dauerhaftigkeit der Gewebe keine unbedeutende Rolle spielt.

Die Ophiuren des Schwarzen Meeres zeigen zweifellos eine geringere Empfindlichkeit gegen Reizungen, als dies für die Seesterne des Golfes von Neapel beschrieben wurde (PREYER, 9).

Degeneration und Zuwachsen der Wunde. Regeneration des Ambulacralkanals. Bildung des Mesoderms.

Sofort nach erfolgter Amputation gehen in dem betreffenden Armstumpfe die complicirten Prozesse des Verheilens der Wunde, der Degeneration der verletzten Organ- und Gewebstheile u. A. m. vor sich, welche die Vorläufer der Regeneration im engeren Sinne sind, d. h. der Bildung jener kleinen Knospe, die später anwächst und, indem sie sich differenzirt, zu einem neuen Arme wird. Diese Vorgänge sind außerordentlich verwickelt, und es sind zu ihrer Aufklärung ganz specielle Untersuchungen erforderlich, da sie unbedingt mehr Aufmerksamkeit verdienen, als ihnen von den Forschern bisher geschenkt wurde. Ich selbst habe mich mit diesen Processen nur ganz allgemein bekannt machen können, aber auch diese Erfahrungen genügen, um sich davon zu überzeugen, dass es unmöglich ist, diese Vorgänge in irgend ein Schema unterzubringen. Der Process des Zuheilens der Wunde z. B. verläuft so verschiedenartig, dass fast ein jedes Thier individuelle Abweichungen von dem Schema aufweist, an welches ich mich bei der Beschreibung der in Rede stehenden Vorgänge bequemilichkeitshalber halten muss. Dieses Verhalten ist jedoch leicht verständlich, wenn man in Betracht zieht, wie verschieden der Charakter der Verwundung bei der Amputation und vieler innig damit zusammenhängender Umstände ist. Bei verschiedenartigen Bedingungen sind auch die Prozesse, welche daraus entstehen, verschiedenartige.

So weit ich beobachten konnte, geht das Zuheilen der Wunde im

¹ C. DAWYDOFF, Zur Frage über die Autotomie der Eidechsen. Trav. Soc. Natur. St. Pétersbourg. Compt. Red. 1898. Vol. XXIX.

Allgemeinen auf folgende Weise vor sich: die bei der Amputation verletzten Gewebe deformiren sich im Gebiete der Wundfläche und die ganze Oberfläche der Wunde bedeckt sich mit in Degeneration befindlichen Partikelchen von Muskeln, Nerven, Bindegewebszellen etc. Die Degeneration dringt weiter in das Innere des Armes vor, während sich gleichzeitig und unabhängig davon die Wundfläche mit einer ziemlich dicken, homogenen, strukturlosen Masse bedeckt, welche die Amputationsfläche in Gestalt eines Häutchens umhüllt. Es gelang mir nicht, trotz Anwendung der verschiedensten Färbemethoden, in diesem Häutchen einen zelligen Bau nachzuweisen, und ich muss daher voraussetzen, dass dasselbe nichts Anderes darstellt als ein Produkt der in dem Arme cirkulirenden Flüssigkeiten (Ambulacral-system, Leibeshöhle), welche nach außen treten, gerinnen und sich verdichten. PERRIER (1) spricht a priori die gleiche Ansicht bezüglich des Wesens des Heilungsprocesses der Wunde bei *Antedon* aus: »Il est probable«, sagt der genannte Autor, »que les liquides de l'économie après avoir coulé quelque temps au dehors, se coagulent sur toute la surface de la plaie, de manière à y former une couche plasmatique homogène, qui cicatrise la blessure« (p. 70). SIMROTH (2, p. 519—520) spricht ebenfalls von dem Austreten von Lymphflüssigkeit aus dem Körper amputirter Ophiuren, doch schreibt er diesen »Lymphmassen« eine größere Bedeutung zu als nur die Bildung einer provisorischen Hülle, — und zwar hält er sie für das hauptsächlichste Stimulans bei dem Regenerationsprocesse. Schwerlich jedoch lässt sich im gegebenen Falle die Lymphmasse SIMROTH's mit der Flüssigkeit in dem Sinne, in welchem sowohl ich als auch PERRIER diesen Begriff auffassen, vereinbaren. In der Folge werde ich einige Betrachtungen hierüber anführen.

Sehr häufig kommt es bei der Verheilung der Wunde nicht zur Bildung der erwähnten homogenen Haut, aber auch dann, wenn sie vorhanden ist, spielt sie nur die Rolle eines provisorischen, in Bälde wieder resorbirten Gebildes.

Betrachten wir die Fig. 3, welche einen frontalen Längsschnitt durch einen Arm, welcher sich im zweiten Stadium der Bildung des Häutchens über der Amputationsfläche befindet (wovon später die Rede sein wird), so sehen wir, dass das von uns beschriebene homogene Häutchen die Oberfläche der Wunde noch bedeckt, unter demselben bemerken wir aber auch starke Anhäufungen von Kernen, welche verhältnismäßig großen Zellen mit grobkörnigem Protoplasma angehören. Diese Zellen besitzen die verschiedenartigste

Gestalt, stets aber unterscheiden wir bei ihnen unfehlbar zwei Typen von Zellen. Den einen Typus repräsentieren Zellen von bindegewebiger Natur mit zahlreichen langen Fortsätzen, einem großen ovalen Kern und feinkörnigem Protoplasma (Fig. 5a). Der andere Zelltypus ist in Fig. 5b dargestellt, besitzt meist keine langen Fortsätze und ist stark körnelig mit großem rundem, seltener ovalem Kern; es sind dies wandernde Elemente aus den Hohlräumen des Armes. Beide Arten von Zellen sammeln sich massenhaft nicht nur unter der homogenen Haut an, sondern auch rings um die Muskeln, den Nerv etc. (vgl. Fig. 3) und spielen die Rolle von Phagozyten, welche sowohl die provisorische Haut als auch die durch die Amputation verletzten Gewebsteile aufzehren. Der phagozytäre Charakter der eben beschriebenen Zellen tritt deutlich zu Tage, wenn man die Amputationsfläche des Armes sofort nach erfolgter Operation in Karminpulver taucht. Die erwähnten Zellen erwiesen sich sodann nach einiger Zeit dicht mit Karminkörnern angefüllt, was auch aus unserer Figur zu ersehen ist. Ein überzeugendes Bild geben auch Schnitte, welche mit Hämatoxylin-Aurantium gefärbt wurden. Hier färben sich die Muskeln in der charakteristischen Orangefarbe, welche ihre Intensität auch in den degenerierenden Bezirken beibehält. Sehr häufig kann man in der Nähe einer im Zerfall begriffenen Muskelfaser Zellen bemerken, in deren Protoplasma orangefarbene Partikelchen eingeschlossen sind, welche deutlich auf die Anwesenheit von Muskelfragmenten innerhalb der obenerwähnten Zellen hinweisen. Ein solches Bild ist in Fig. 16 wiedergegeben.

Es ist schwer zu entscheiden, ob die Degeneration der Gewebe in dem verletzten Bezirk ausschließlich auf dem Wege der Phagozytose vor sich geht. Festgestellt ist nur, dass die Phagozyten nicht allein deformierte Gewebsteilchen fressen (KOROTNEFF), sondern dass auch die Deformation selbst durch die Thätigkeit der Phagozyten bedingt wird (METSCHNIKOFF, KOWALEVSKY). Auf Fig. 3 sehen wir große Ansammlungen von Phagozyten nicht nur um die deformierten Muskeltheilchen, sondern auch in der Nähe ganz normaler, gesunder Zellen, welche nicht einmal im Bereich der durch die Operation verursachten pathologischen Prozesse liegen. Augenscheinlich greifen die zur Resorption verletzter Zellmassen angesammelten Phagozyten gleichzeitig auch völlig gesunde Zellen an.

Die Degeneration der Gewebe des Armes dauert selbst dann noch fort, wenn die Prozesse der Regeneration im engeren Sinne — d. h. der Beginn des Wucherns des alten Nerven und des Integu-

ments — bereits begonnen haben. Das Wachsen des amputirten Nervenstammes beginnt sofort nach erfolgter Amputation. Hauptsächlich wuchern die Nervenfasern, welche büschelförmig in die Regenerationsknospe hinein wachsen, sobald die letztere sich gebildet hat. Als Beginn der Regeneration des Armes muss aber in erster Linie der Moment angesehen werden, wann das Integument über die operirte Oberfläche hereinzuwuchern beginnt; letztere wird von der neuentstandenen Hautschicht, welche ihr fast ganz dicht anliegt, bald bedeckt. Diese Hautschicht bildet, wie aus Fig. 1 zu ersehen ist, eine vollständig geschlossene kompakte Kappe, welche jenes homogene Häutchen, mit welchem die Wundfläche des Armes früher bedeckt war, ersetzt. Zwischen der verwachsenen Hautschicht und der Amputationsfläche persistirt ein unbedeutender schmaler Hohlraum. Es muss bemerkt werden, dass die in der Fig. 1 wiedergegebenen Beziehungen zwischen der häutigen Kappe und den in Degeneration befindlichen, kegelförmig in die Höhlung der Kappe hereinragenden Geweben des Armes, ziemlich beständig sind.

Nach kurzer Zeit bemerkt man auf der Oberfläche der flachen Hautschicht eine kleine centrale Anschwellung. An der Hand von Längsschnitten kann man sich leicht davon überzeugen, dass diese Anschwellung der Lage des Ambulacralkanals im Arme entspricht, und genau diesem letzteren gegenüberliegt. Der Ambulacralkanal des Armstumpfes beginnt nämlich auszuwachsen, erreicht jene, die Amputationsfläche bedeckende Hautschicht, und zieht diese letztere, indem er in seinem Wachsthum fortfährt, mit sich, so dass der von ihm getroffene Bezirk der Haut sich an dieser Stelle vorstülpt, und jene Anschwellung, von welcher eben die Rede war, hervorruft.

Während demnach die Hautschicht der Operationsfläche sonst überall fast ganz dicht anliegt, und zwischen beiden nur ein schmaler Hohlraum übrig bleibt, steht diese Haut gegenüber dem Ambulacralkanal von der Amputationsoberfläche ab. Der erwähnte Hohlraum ist an dieser Stelle naturgemäß erweitert und nimmt mit dem Wachsthum des den ausgestülpten Hautbezirk mit sich ziehenden Ambulacralkanals immer mehr und mehr an Ausdehnung zu. Die erwähnte Hautausstülpung, zum größten Theil aus Epithel mit nur wenigen Mesodermelementen bestehend, bildet eine kleine, kegelförmige Knospe, deren Durchmesser weit hinter demjenigen des alten Armes zurückbleibt.

Die Anlage des regenerirenden Armes repräsentirt demnach in seinen Anfangsstadien zwei in einander geschobene Cylinder oder, besser

gesagt, Kegel; der äußere Kegel wird durch die anwachsende Hautkappe, der innere durch den Ambulacralkanal gebildet. Zwischen den beiden Kegeln befindet sich ein ziemlich ausgedehnter Hohlraum, welchen wir als die »Regenerationshöhle« bezeichnen werden.

Der eben geschilderte Vorgang bei der Bildung der ersten Anlage des neuen Armes bei den Ophiuren ist in kurzen Zügen bereits von ED. PERRIER (1) für die Crinoideen (*Antedon*) beschrieben worden. Bei der Besprechung des Processes der Differenzierung der Knospe während der Regeneration des Armes lenkt der genannte Forscher die Aufmerksamkeit auf die Entstehung der Knospe gegenüber dem Ambulacralkanal (wie dies schon von Seiten CHRISTO APOSTOLIDÉS geschehen war), und schreibt diesem Umstande eine besondere Bedeutung zu. »Le canal tentaculaire,« sagt PERRIER, »est bien la partie essentiellement nutritive du bras, puisque c'est lui qui repousse en premier lieu et que c'est autour de lui que se forment les nouveaux tissus« (p. 74). Auf Grund von Betrachtungen gleicher Natur spricht auch CHRISTO APOSTOLIDÉS (4, p. 217) in Kürze seine Meinung über die dominierende Bedeutung des Ambulacralkanals bei der Regeneration der Ophiuren (welche er übrigens nicht eingehend behandelt) aus.

Es legt demnach der Ambulacralkanal des amputierten Armes durch sein Wachstum den Grund zur Differenzierung des Ambulacralsystems im neu entstehenden Arme. Beim Beginn des Wachstums ist der Kanal nicht hohl, sondern stellt eine kompakte Kappe aus Zellen vor, welche von den Geweben des amputierten Kanals herkommen und sich auf karyokinetischem Wege vermehren. Bei dem weiteren Wachstum bleibt indessen die kompakte Hautkappe nur an der Spitze des Kanals bestehen, während dieser in seinem ganzen übrigen Verlauf bereits hohl erscheint. Sehr oft kann man sich an der Hand von Schnittserien davon überzeugen, dass der Ambulacralkanal in den ersten Stadien mit seinem centralen Theile in dorsoventraler Richtung verbogen erscheint, so dass seine vorspringende Oberfläche nahe zur oralen Fläche der wachsenden Knospe herantreten kann. Fig. 2 zeigt einen Schnitt durch den centralen Theil eines jungen Armes. Auf diesem Schnitt sehen wir die Basis und den distalen Abschnitt des Ambulacralkanals, während der centrale Abschnitt desselben nicht sichtbar ist, da derselbe nach der Oralfläche des Armes zu gebogen ist, und unterhalb der Schnittfläche liegt. Auf derselben Zeichnung sieht man, wie der wachsende Ambulacralkanal mit seiner Spitze dicht an das Epithel der Knospe stößt und an deren Gipfel stark

verdickt erscheint. Es scheint mir, dass die Krümmung des Ambulacralkanal in der Knospe, welche durchaus nicht als allgemeine Erscheinung aufzufassen ist, durch das ungleichmäßige Wachsen des Ambulacralkanal im Vergleich mit der äußeren Schicht der Knospe zur Genüge erklärt werden kann. Letztere Schicht wächst nur langsam und gestattet dem rasch wachsenden Kanal nicht die eingeschlagene Richtung beizubehalten; in Folge des Unterschieds der Intensität im Wachstum der Gewebe beider Kegel, kann der innere Kegel, — der Ambulacralkanal —, gezwungen werden eine Krümmung zu beschreiben.

Wenden wir uns nunmehr zu der weiteren Entwicklung der Knospe. Wir sahen bereits, dass ihre äußere Schicht aus einer Epithelschicht und einer geringen Anzahl von Bindegewebelementen besteht. Wie man sich an der Hand von Quer- und Längsschnitten überzeugen kann, enthält das Epithel eine nur sehr geringe Menge von Kernen, welche sich sowohl auf mitotischem wie auch auf amitotischem Wege vermehren. Oft sieht man im Epithel längliche biskuitförmige Kerne mit deutlichen Anzeichen einer Einschnürung (Figg. 6 und 15). Die äußerste Lage des Epithels ist zu einem dünnen, kernlosen, stark lichtbrechenden Häutchen differenzirt, — der Epidermalschicht, welche wahrscheinlich von den Epithelzellen selbst ausgeschieden wird. Zwischen den letzteren beobachtet man oft Fasern, welche auch dem Bindegewebeepithel beigemischt sind.

Man kann demnach das Integument des sich neu bildenden Armes als aus Ektoderm bestehend ansehen, dem eine gewisse Menge von Mesodermzellen beigemengt sind. Nach kurzer Zeit lösen sich letztere von dem Epithel ab und lagern sich, indem sie die Regenerationshöhhlung auskleiden, in Gestalt einer Schicht an seiner inneren Oberfläche wie dies aus Figg. 2 und 15 zu ersehen ist. Auf diese Weise wird das Epithel in dieser Periode, indem es von den Mesodermzellen, welche sich von ihm abspalteten, befreit ist, durchaus dem Ektoderm entsprechen. Zu gleicher Zeit, wie die Mesodermalschicht sich von dem Epithel abspaltet, bemerkt man in der Regenerationshöhhlung frei herumschwimmende Zellen amöboiden Charakters (Fig. 8). Die Fig. 6 giebt ein sehr anschauliches Bild von dem Ursprung dieser Zellen. Wir sehen Zellen von unregelmäßiger Gestalt und großen Kernen aus dem alten Arme auswandern. Diese Zellen entsprechen vollständig den bei der Entwicklung der Echinodermen so charakteristischen Mesenchymzellen und bilden auch im neuen Arme das Mesenchym. Ich bin geneigt anzunehmen, dass die beschriebenen amöboiden

Zellen (zweifelloos mesodermalen Ursprungs) eben jene bindegewebigen wandernden Elemente sind, welche, wie bereits oben bemerkt wurde, die Rolle der am entzündeten Bezirk des Armes angesammelten Phagoocyten spielten, und von hier in die Regenerationshöhlung wandern, wo sie sich aus beweglichen Elementen in unbewegliche verwandeln und ihren phagoocytären Charakter verlieren. Auf einen solchen Übergang wandernder Zellen in unbewegliche Elemente hat bereits METSCHNIKOFF hingewiesen.

In kurzer Zeit füllen die aus den Geweben des Armes auswandernden Zellen die ganze Regenerationshöhle an und bilden, in Gemeinschaft mit der schon früher von dem Epithel abgesonderten Zellschicht bindegewebigen Ursprungs eine kompakte Mesodermschicht zwischen dem Epithelektoderm und dem Ambulacralkanal, wie dies Querschnitte (Fig. 9) und Längsschnitte (Fig. 4) anschaulich machen. Diese Mesodermschicht hat einen rein embryonalen Charakter und ist, wie dies die Fig. 4 zeigt, von den Bindegewebsbezirken des Armes scharf abgegrenzt, von welchen sie sich durch ihren Charakter als embryonale Schicht deutlich unterscheidet.

Aller Wahrscheinlichkeit nach beobachtete auch SIMROTH (2) den von mir so eben beschriebenen Vorgang der Auswanderung von amöboiden Zellen aus den Geweben des amputirten Armes, doch hat dieser Autor den Vorgang nicht richtig gedeutet. Er giebt an, dass aus der amputirten Ophiurenhälfte (es handelt sich um *Ophiactis virens*) eine »Lymphmasse« auszuströmen beginnt, deren Zellen das nöthige Material zum Aufbau der fehlenden Körperhälfte hergeben. Identifizirt man jedoch die »Lymphmasse« SIMROTH's mit dem von mir beschriebenen Mesoderm, so kann man derselben, wie mir scheint, keine so große Bedeutung beilegen, wie dies SIMROTH betreffs seiner Lymphmasse gethan hat, indem er sagt: »die geronnenen Lymphzellen erhalten Kerne, vermehren sich und stellen das gesammte Material vor, aus dem die neue Körperhälfte geformt wird« (p. 520).

Nach meinen Beobachtungen bildet sich bei den Ophiuren aus dem Mesoderm im neuen Arme nur das Bindegewebe mit allen seinen Derivaten. Die gesammte Muskulatur (mit Ausnahme der Hautmuskeln, welche aus den Mesenchymzellen gebildet werden) entsteht aus dem Cölothel, und selbst das kalkige Hautskelett entwickelt sich nicht aus dem Mesoderm, sondern wird in der Ektodermschicht abgelagert, was der normalen Entwicklung des peripheren Skeletts vollständig entspricht (Russo, 14).

Wir gehen nunmehr zur Darlegung der Resultate betreffs der

Differenzirung der inneren Organe und Gewebe des Armes während der Regeneration über, und zwar beginnen wir mit den Derivaten des Ektoderms — dem Nervensystem.

Das Nervensystem.

Wie bereits erwähnt wurde, beginnt der bei der Amputation durchschnittene Nervenstamm schon in den frühesten Stadien, noch vor der Bildung der Regenerationsknospe, auszuwachsen. Es beginnen lange Fäserchen von ihm auszugehen, welche dann in die, zu jener Zeit gebildete Hautkappe hereinwachsen, wo man sowohl auf Längs- wie auf Querschnitten durch solche Stadien verfolgen kann, wie diese Fäserchen in Gestalt eines Büschels sich unterhalb des Ambulacralkanal durch die Mesodermzellen hindurchdrängen.

Im alten Nerv wuchern hauptsächlich die Nervenfasern, während die Ganglienzellen nur in verhältnismäßig geringer Anzahl wachsen; für ihre Vermehrung sprechen jedenfalls sehr deutlich die Bilder von karyokinetischen Figuren in den Kernen der Zellen an der Peripherie des amputirten Nervenstammes. Vielleicht geht auch hier der Process der Wucherung der Neuroglia vor sich, analog den für Polychäten (SCHULTZ) beschriebenen Vorgängen. Die Fig. 32 giebt ein Bild des typischsten Wucherns der Nervelemente im alten Arme wieder. In Fig. 17 ist dagegen einer jener Fälle von Anomalien im Wachsthum des Armnerven dargestellt. Wir sehen hier wie die Ganglienzellen sich in ungewöhnlicher Anzahl am Ende des Nervenstammes angesammelt haben und eine kompakte Kappe um dasselbe bilden, durch welche allmählich eine Nervenfasernach der anderen, und, wie dies aus der betreffenden Figur hervorgeht, auch ganze Ganglienzellen hindurchdringen. Eine derartige Anomalie ist aber nur in Ausnahmefällen zu beobachten, während für gewöhnlich nur eine ganz unbedeutende Menge von Nervelementen aus dem alten Nerv in die Knospe hineinwächst, und der neue Nerv bei der Regeneration des Armes sich auf embryologischem Wege bildet, indem er aus der Ektodermschicht (d. h. dem Epithel) angelegt und differenziert wird. Die Anlage des Nervs geht schon sehr früh vor sich. Sowie sich die Regenerationshöhle mit Mesodermelementen angefüllt hat, differenziert sich der ventral liegende Theil des Ektoderms, oder, besser gesagt, der unter dem Ambulacralkanal liegende Theil des Ektoderms, in zwei Schichten von Zellen: eine äußere, epitheliale — und eine innere, welche später den Ganglienzellen und der Neuroglia den Ursprung giebt. Die Zellen der inneren Schicht lösen sich von

denjenigen der Epithelschicht ab, so dass sich zwischen beiden Blättern — der zukünftigen Nervenplatte und dem Epithel — ein deutlich sichtbarer Spalt bildet (Fig. 19).

Bald verdickt sich die mit ihrem Rande am Ektoderm haftende Nervenplatte in Folge der starken Vermehrung der Zellen an ihrer freien centralen Partie, wölbt sich in der Richtung nach dem Ambulacralkanal vor und spaltet sich endlich gänzlich von der Ektodermsschicht ab.

Auf diese Weise bildet sich eine nach dem Ektoderm zu offene Nervenrinne. Die den Boden dieser Rinne bildende Platte, welche wir das primäre Plättchen nennen wollen, stülpt sich nach innen ein, indem sie eine ziemlich beträchtliche Vertiefung bildet, welche dem Ambulacralkanal zu gewendet ist. In diese selbe Vertiefung wachsen nun die Fasern des amputirten Nervs, wie dies deutlich aus der Fig. 11 hervorgeht. Das den Boden der Rinne bildende gekrümmte Plättchen erscheint sehr stark verdickt, und besteht aus mehreren Schichten länglicher spindelförmiger Zellen mit runden, öfters ovalen Kernen, in denen oft karyokinetische Figuren beobachtet werden. Es sind dies Ganglienzellen, und aller Wahrscheinlichkeit nach differenzieren sich aus ihnen auch die Zellen der Neuroglia (Stützzellen HAMANN's). Die Ränder der Nervenrinne sind mit ihren Enden gegen einander gerichtet und liegen mit ihrer äußeren Oberfläche dem Ektoderm dicht an. Sie bestehen aus einer Schicht von Zellen mit runden Zellkernen. Die Figg. 12 und 14 geben ein anschauliches Bild von der Gestalt der Rinne und ihren Beziehungen zu den umliegenden Organen. Wir sehen, dass die vertiefte Partie der Rinne den Ambulacralkanal beinahe berührt und dass andererseits die Rinne mit ihren Rändern an das Ektoderm stößt.

Bald darauf beginnen aber die an das Ektoderm stoßenden Ränder des Nervenplättchens sich einander zu nähern; sie schließen sich zuletzt dicht an einander. Auf diese Weise entsteht aus der Nervenrinne ein Nervenrohr mit stark reducirtem, aber dennoch deutlich ausgesprochenem Lumen (Fig. 13). Ein derartiger, allseitig umschlossener Hohlraum im Nerv ist nicht leicht zu beobachten. Gewöhnlich löst sich die dem Ektoderm anliegende Schicht bald von demselben ab, ihre Zellen nähern sich dem verdickten primären Nervenplättchen, der Hohlraum wird enger, und später auch ganz resorbirt, so dass die Zellen der an das obere Plättchen herantretenden unteren Nervenschicht nach oben hin zu wachsen beginnen, und beide Zellstränge, allmählich zu beiden Seiten des basalen Theils der

rinnenförmigen Schicht auswachsend, diese ganz umschließen, und, indem sie oben, unter dem Ambulacralkanal, mit ihren Rändern zusammenstoßen, die zu jener Zeit entstandene nervöse faserige Masse von oben und von den Seiten vollständig umgeben (Bildung des sog. LANGE'schen Nerven?) (Figg. 21—24). Es unterliegt keinem Zweifel, dass die Differenzirung des Nervenstammes auch bei normal verlaufender Entwicklung auf diesem Wege erfolgt. Ein Blick auf den Querschnitt durch den Nerv eines ausgewachsenen normalen Armes genügt um sich davon zu überzeugen, dass eine derartige Annahme der Wahrheit entspricht. Auf einem solchen Querschnitt sieht man, dass der Nerv bei den Ophiuren aus einer Menge von Fasern besteht, welche von einer sie allseitig umhüllenden, nach unten zu am meisten verdickten Nervenmasse umschlossen werden. Im Mittelpunkt dieses unteren Nervenplättchens kann man bei genauerer Untersuchung stets eine kleine Rinne entdecken. Auf dieses Gebilde wandte ich bereits bei dem Studium erwachsener normaler Ophiuren meine Aufmerksamkeit. Es existirt stets in der gangliösen unteren Masse auf meinen Präparaten sowohl, wie auch auf denen von HAMANN (7, Taf. IV, Figg. 6 und 9) und APOSTOLIDÉS (Pl. IX, Fig. 5; Pl. X, Fig. 5), was mich zu der Überzeugung führte, dass man es hier nicht mit einer nur zufälligen Erscheinung zu thun hat. Setzt man voraus, die seitlichen Zellmassen des Nervs wären durch Wucherung der Zellen an den unteren Enden des Nervenplättchens über deren centralen, rinnenförmig gebogenen Abschnitt hinaus entstanden, so erklärt sich die Bedeutung der verdickten Rinne von selbst. Die gesammte untere Zellmasse des Nervs wird dann meinem »primären« Plättchen entsprechen, die seitlichen Massen dagegen den von unten nach oben ausgewachsenen und nach innen umgebogenen Rändern desselben, welche sich mit einander verbinden und, nachdem sie an einander gestoßen sind, über der faserigen Masse eine kompakte Schicht von Nervenzellen bilden. Dann wird die Rinne in der unteren gangliösen Masse auch jener Vertiefung in dem primären Nervenplättchen entsprechen, welche bei jüngeren Stadien mit dem Buchstaben *a* bezeichnet ist, und während der ganzen Dauer der Differenzirung des oralen Nervenstammes so überaus charakteristisch erscheint. Dabei werden auch die mit *b* und *c* bezeichneten Vertiefungen ihre Erklärung finden, wie dies aus der Vergleichung der Zeichnungen unseres Schemas deutlich hervorgeht.

Es muss noch auf die Ähnlichkeit hingewiesen werden, welche zwischen dem Nervenrohr der Ophiuren und dem »Kragensmark« bei

den Larven der Enteropneusten (SPENGL 21, Taf. XXV, Fig. 146) und selbst bei erwachsenen Enteropneusten besteht (vgl. meine Zeichnung 13 und die Fig. 26, Taf. XV der SPENGL'schen Monographie). Dessgleichen hat der Bildungsprocess des Nerven bei *Amphiura* viel Ähnlichkeit mit dem gleichen Vorgang bei *Balanoglossus*.

Es drängt sich nun die Frage auf, welches der Ursprung der in der Zellmasse eingeschlossenen faserigen Schicht ist? Wird diese Schicht ausschließlich von den hereinwachsenden Fasern des in Wucherung begriffenen alten Nerven gebildet, oder geben die sich neubildenden Ganglienzellen Fasern dazu ab? Eine kategorische Antwort auf diese Fragen lässt sich nicht leicht geben.

Wir kommen der Wahrheit wohl am nächsten, wenn wir annehmen, am Aufbau der gesammten faserigen Schicht nähmen Antheil: einerseits die wuchernden Fasern des alten Nerven, was auf frühen Stadien, wo die Ganglienzellen sich noch nicht differenzirten, deutlich zu sehen ist, — andererseits die sich neubildenden Ganglienzellen, indem sie Fasern abgeben, welche in den Bestand der Faserschicht übergehen. In Fig. 13 (und 14) ist unter Anderem eine Ganglienzelle abgebildet, von welcher ein Fortsatz in die Tiefe der Fasermasse abgeht, was entschieden auf die Richtigkeit unserer Voraussetzung bezüglich der Abstammung der Fasern von der sich neu bildenden zelligen Nervenmasse hinweist. Was nun die Theilnahme der Fasern des alten Stammes am Aufbau der faserigen Nervenschicht betrifft, so drängt sich hier die Frage auf, ob nicht die Nervelemente des alten amputirten Nerven zur Bildung des paarigen oberen Nerven (»dorsal-radiales System« JICKEL) verwendet werden. Ich muss diese Frage unbeantwortet lassen, da ich über keine direkten diesbezüglichen Beobachtungen verfügen kann. Was den LANGE'schen Nerv betrifft, neige ich zu der Voraussetzung, dass diese paarigen Nervenstämme ihren Ursprung dem Wuchern der oberen Seitenabschnitte der neugebildeten Nervenmasse verdanken. Gewisse Beobachtungen sprechen für diese Annahme (Fig. 28). Andererseits finden wir in der Mitte der faserigen Masse bei bereits erwachsenen Stadien isolirt zwischen den Fasern liegende Ganglienzellen. Es lässt sich schwerlich annehmen, dass Zellen der Ganglienschicht in eine so große Entfernung anschwärmen können. Man muss sie vielmehr für Ganglienzellen des alten Nerven ansehen, welche zusammen mit den Fasern in den neuen Arm hineingewachsen sind. Nicht ohne Interesse ist die Thatsache, dass der Nerv bei der Regeneration sehr früh angelegt wird, und bald so sehr

anwächst, dass er fast ein Drittel der Ausdehnung des ganzen Armes einnimmt; man kann hieraus ersehen, in welchem Grade die Funktion des Nervensystems für den Organismus von Wichtigkeit ist.

Die von mir beschriebenen Vorgänge bei der Bildung des Nervenstammes während der Regeneration bei *Amphiura* stimmen nicht mit den Angaben CUÉNOT's (10) über die Embryonalentwicklung des Nervs bei der gleichen Form überein. Nach CUÉNOT entsteht der Nerv durch Epibolie aus dem Epithel, und wir haben es mit einem Process »qui ressemble plus à une épibolie qu'à une invagination« (p. 459) zu thun. Bilder, wie sie CUÉNOT's Fig. 26, Pl. XXV zeigt, und welche für seine Beobachtungen sprechen würden, habe ich nie zu Gesicht bekommen.

In späteren Stadien gehen in dem Nervenstamm wesentliche, die Innervation des Ambulacralsystems betreffende Veränderungen vor sich, über welche ich später, gelegentlich der Besprechung der Regeneration der Ambulacralfüßchen, sprechen werde. Hier soll noch mitgetheilt werden, dass sich das Nervensystem im regenerierten Arm Schritt für Schritt seinem normalen, typischen Zustande zu nähern beginnt. Von der zelligen Masse gehen Büschel von Fasern aus, welche sich zu Nervenstämmen vereinigen, und sich, behufs Innervation eines oder des anderen Organs, nach dem betreffenden Theil des Armes wenden. Besonders deutlich tritt dies auf Querschnitten durch *Ophiopholis* und *Ophioglypha* zu Tage. Hier kann man im Integument an den Seiten des Armes ganz deutlich die Bildung mehrerer Nervenknötchen beobachten, wie sie von CUÉNOT (p. 45, Pl. III, Figg. 7, 8, 10 [6], und p. 467, Pl. XXVI, Fig. 36 [10]) beschrieben wurden; diese Knötchen stellen Komplexe von Ganglienzellen dar, welche unter einander durch eine Menge von Nervenfasern verbunden sind, welche ihrerseits von den Knötchen nach den auf den Seiten des Armes befindlichen Kalkstacheln verlaufen. Alle Knötchen sind unter einander durch eine faserige Masse verbunden, welche von dem oralen ursprünglichen Nervenstamme ausgehen. An kleinen Objekten ist es sehr schwer diese Einzelheiten zu verfolgen, und es sind daher die kleinen *Amphiura* zu diesem Zweck wenig geeignet.

Ambulacralfüßchen. Epineuraler Ringkanal.

Der Regenerationsprocess des Ambulacralkanal wurde bereits oben ausführlich beschrieben; letzterer wird dem zufolge nicht neu angelegt, sondern wächst aus dem alten Kanal hervor. Wir werden

nunmehr den weiteren Verlauf der Entwicklung des Ambulacralsystems im regenerirenden Arme verfolgen.

Die Bildung der Ambulacralfüßchen im regenerirenden Arme erfolgt verhältnismäßig erst in später Zeit. Sie entstehen zunächst an der Basis des neuen Armes, d. h. in dem im Vergleich mit der Spitze älteren Theil desselben. Nach einiger Zeit erscheint in einer gewissen Entfernung vom ersten Paar ein zweites, darauf ein drittes. Während der Gipfel der Knospe zu wachsen fortfährt, beginnt ihr basaler, der gewesenen Schnittfläche zunächst liegender Theil sich zu segmentiren. Die Segmentation schreitet allmählich nach dem Gipfel zu fort, wobei ein jeder Abschnitt, abgesehen von der äußeren Gliederung, noch durch das Auftreten eines Paares von intervertebral angelegten Ambulacralfüßchen (in jedem Segment) charakterisirt ist.

Das erste Auftreten der Ambulacralfüßchen dokumentirt sich durch eine Evagination der Seitenwände des Ambulacralkanal, was den Vorgängen bei der Embryologie durchaus entspricht: »l'ambulacre n'est qu'une évagination latérale du canal ambulacraire radial«, CUÉNOT (6) p. 44. Von dem Ambulacralkanal werden zwei kleine Säckchen ausgestülpt, welche einander gegenüberliegen. Diese Säckchen wachsen nun an und erhalten bald das Aussehen am äußeren Ende verschlossener Röhren, welche vom Ambulacralkanal in der Richtung nach dem häutigen Integument zu wachsen, wobei beide Röhren einen Winkel von etwa 90° mit einander bilden. Vom Beginne der Entstehung der Füßchen an gehen in dem unter dem Ambulacralkanal liegenden Abschnitt des oralen Nervenstammes interessante Veränderungen vor sich. Von beiden Seiten des Nervenstammes gehen Komplexe von Zellen ab, welche sich zu Nervenplättchen umbilden; diese Nervenplättchen stehen in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Nervenstamme selbst und bilden eine direkte Fortsetzung desselben. Diese Plättchen unwachsen die am Kanal entstandenen Säckchen von allen Seiten, indem sie eine Art von dichten zelligen Überzügen bilden. Mit dem Wachsthum der Füßchen wachsen auch ihre Nervenfutterale, wie dies aus den beigegebenen Zeichnungen zu ersehen ist.

Auf Fig. 25 ist eines der frühen Entwicklungsstadien eines Paares von Ambulacralfüßchen dargestellt; beide Füßchen stellen noch ein Paar einander gegenüberliegender kleiner Säckchen vor, von dem Nerv aus haben sich aber schon nach ihnen zu die Zellkomplexe abgetheilt, welche die Säckchen in Gestalt eines Futterals umschließen. Die Fig. 18 zeigt ein älteres Stadium: die Ambulacralfüßchen treten schon fast nach außen, während die Nervenplättchen,

indem sie die Säckchen von allen Seiten dicht umschließen, dem entsprechend in die Länge gezogen sind. Die beträchtlichste Schicht von Ganglienzellen sammelt sich am Gipfel der Ambulacralfüßchen (wo sie eine Art gangliöser Kappe bildet), sowie an der Stelle an, wo die Füßchen in der nächsten Nähe des Nervenstammes vorbeigehen; hier bildet sich später das bereits für ausgewachsene Ophiuren beschriebene Ganglion pedale (HAMANN [7], p. 13, Taf. IV, Fig. 1); Ganglion ambulacraire (CUÉNOT [10], Fig. 36); dasselbe umgibt die Ambulacraltaster an deren Basis in Gestalt eines Nervenringes, dessen peripherer Theil aus Zellen, der innere dagegen, welcher dem Ambulacrum anliegt — aus ringförmigen Nervenfasern besteht.

Dieses Ganglion pedale ist mit der apicalen Nervenkappe durch eine ganze Schicht von Nervenfasern verbunden, welche das Ambulacralfüßchen in dichter Masse umspinnen, wie dies aus der Fig. 26 ersichtlich ist. Diese Zeichnung stellt einen Querschnitt durch das Füßchen dar, in der Gegend, wo dasselbe über den Nervenstamm hinweggeht; letzterer erscheint im Längsschnitt.

Indem wir alle diese Beobachtungen bezüglich der Theilnahme des Nervenplättchens an der Entwicklung des Ambulacralfüßchens, wobei ersteres so zu sagen eine Hauptrolle spielt, in Erwägung ziehen, können wir mit vollem Rechte die Funktion der Ambulacralfüßchen nicht als eine lokomotorische, sondern als die eines Sinnesorgans auffassen; diese Annahme wird durch die von HAMANN ([7] p. 21—22, Taf. IV, Fig. 4) in den Ambulacren von *Ophiothrix fragilis* entdeckten und beschriebenen complicirt gebauten Nervenendigungen, »Sinnesknospen«, bestätigt, welche zweifelsohne durch Komplikationen in der Differenzirung der Nerven-elemente entstehen, aus welchen die Anfangs gleichartig aufgebaute Nervenkappe des Ambulacrums besteht.

Wenden wir uns nun der weiteren Entwicklung des Ambulacralfüßchens zu. Wir haben bereits gesagt, dass die beiden in einander steckenden Röhren — die innere aus vom Ambulacralkanal vorgestülpten Geweben bestehend, die äußere nervöser Natur — in der Richtung nach dem häutigen Integument zu wachsen, und zuletzt dicht an dasselbe herantreten. Auf den hierhergehörigen Zeichnungen Figg. 18 und 25 sehen wir unter dem Ambulacralfüßchen einen Hohlraum, welcher mit dem Epineuralkanal in Berührung steht, und durch Wucherung des letzteren in der Richtung nach dem im Wachsthum begriffenen Ambulacralfüßchen zu entstanden ist. Demnach entsteht der von LANG in seinem Schema angegebene »epineurale Ringkanal«

([22] Fig. 736 und eben so CUÉNOT [10], Pl. XXVI, Fig. 36) durch Wucherung der Epineuralhöhle längs dem Ambulacralfüßchen. Schnitte durch darauf folgende Stadien zeigen, wie das Ambulacralfüßchen den ihm zunächst liegenden, bedeutend verdickten Hautabschnitt vorzustülpen beginnt, denselben dann durchbricht und nach außen tritt. Die innere Schicht des Integuments hat an der Bildung des Ambulacralfüßchens keinen Antheil; was aber das Epithel betrifft, welches mit der Mesodermschicht durchbrochen wird, so wächst dasselbe über dem vorgestülpten Köpfchen sofort wieder zusammen, indem es letzteres im Wachsthum überholt. Auf solche Weise nimmt das Epithel des Armes immer an der Bildung der Ambulacralfühler Theil, indem es ihnen als Integument dient (Fig. 30). Auf das Epithel folgt die nervöse Schicht (Nerf ambulacraire — CUÉNOT), sodann die Bindegewebsschicht, die stark entwickelte muskuläre Schicht, und endlich das Endothel, welches die innere Wandung des Füßchens auskleidet. Am Ende des Fühlers des erwachsenen Thieres befindet sich eine Verdickung in Gestalt eines Köpfchens; diese Anschwellung entsteht, wie mir scheint, nicht durch eine Verdickung des das Ambulacrum bekleidenden Epithels, wie dies auf der Zeichnung von HAMANN (7, Taf. IV, Fig. 1), angegeben ist, sondern dadurch, dass die aus massenhaft angesammelten Ganglienzellen mit großen Kernen bestehende Nervenschicht sich hier stark entwickelt hat (Fig. 30). Diese Schicht steht durch Vermittelung des Ganglion pedale in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Nervenstamm, — ein direktes Resultat des embryologischen Processes.

Sehr häufig kann man sowohl im Ambulacralkanal wie auch in den Fühlern freie Zellen beobachten, welche augenscheinlich in der die Ambulacralhöhle erfüllenden Flüssigkeit herumswimmen. Diese Zellen besitzen zweifelsohne eine phagocytäre Natur. Taucht man z. B. einen Arm sofort nach der Amputation in Tusch- oder Karminpulver, so kann man oft auf Schnitten beobachten, dass die in der Flüssigkeit des Ambulacralkanals schwimmenden Zellen mit Körnchen der eingeführten Substanz erfüllt sind.

Cölom, Muskulatur, Pseudohämal- und Epineuralkanal.

Auf Querschnitten durch eine junge Knospe in den frühesten Stadien bemerken wir über dem Ambulacralkanal eine ansehnliche Höhle, welche fast die ganze Dorsalseite des neuentstehenden Armes einnimmt (Fig. 10). Dieser Hohlraum ist in dorsoventraler Richtung

stark zusammengedrückt und fehlt auf Schnitten, welche durch den apicalen Theil der Knospe geführt sind, wo wir außer der ektodermalen und der mesodermalen Schicht nur noch den Ambulacralkanal sehen (Fig. 9). Die Betrachtung einer Schnittserie belehrt uns demnach, dass die erwähnte supra-ambulacrare Höhle sich in frühen Stadien nicht bis zum Gipfel der Knospe erstreckt. Dies stimmt mit den Angaben CUÉNOT'S (10) über die Entwicklung des Armes bei *Amphiura squamata* überein; CUÉNOT sagt, dass anfänglich »les bras sont manifestement pleins . . . on ne voit pas trace d'entérocoele« (p. 396, Pl. XXV, Fig. 26). Die so eben beschriebene Höhle ist das Cölom, und entsteht durch Wucherung des Cölothels des alten dorsalen Cölomkanals. In der That zeigen Längsschnitte durch eine junge Knospe desselben Stadiums, dass diese ziemlich umfangreiche Höhle in unmittelbarem Zusammenhange steht mit der engen Cölohmöhle. Der Cölomkanal in dem im Entstehen begriffenen Arme wird demnach nicht neu im Mesoderm angelegt, sondern er wächst aus dem alten Kanal, was auch schon im Allgemeinen von PERRIER (1) bei der Regeneration der Arme von *Antedon rosacea* (p. 72—73, Pl. IV, Fig. 18) und von SIMROTH (2) bei *Ophiactis virens* p. 520 beobachtet wurde. CUÉNOT (10) giebt an, dass das Cölom bei normaler Entwicklung »se prolonge sous forme d'un boyau cellulaire« (p. 396). Der herangewachsene Cölomkanal nimmt stark an Umfang zu. Während er im ausgewachsenen Arm die Form eines sehr schmalen Hohlraumes besitzt, erweitert er sich in dem regenerirenden Arm zu einem geräumigen Sack, welcher in dorsoventraler Richtung stark zusammengepresst erscheint. Auch bei *Antedon* ist die heranwachsende Cölohmöhle der regenerirenden Knospe komprimirt — »la cavité générale prend la forme d'un tube plus ou moins applati« (PERRIER, p. 72). Ihre obere Wandung stößt an das Ektoderm der Knospe, wobei sie ein gewölbtes Aussehen erhält, während die untere Wandung gleichsam nach innen eingestülpt ist und den Ambulacralkanal des neuen Armes umgiebt (Fig. 10). In histologischer Hinsicht besteht die Cölohwand des regenerirenden Armes aus einer Schicht von Zellen, welche Anfangs augenscheinlich von gleicher Natur sind; es sind dies kubische endotheliale Zellen mit großen runden Kernen, in denen man öfters karyokinetische, auf starke mitotische Vermehrung hinweisende Figuren beobachten kann. Flimmerhaare sind auf meinen Präparaten an diesen Zellen nicht zu sehen; sie werden erst später an der Dorsalseite der Cölohmöhle sichtbar, wo sich schon in frühen Stadien eine Schicht großer Cylinderzellen differenzirt (Figg. 13 u. 14). Nach

CUÉNOT erfolgt die Differenzirung des »*épithélium vibratile*« im Cölom bei *Amphiura* schon sehr früh (p. 404).

Die soeben beschriebene Gestalt der Cölomhöhle im regenerirenden Arm ist nicht für alle Fälle typisch. Überhaupt ist ihre Form ziemlich verschieden, kann aber der allgemeinen Figuration nach stets in das gegebene Schema hineingepasst werden.

Die Knospe besteht demnach im ersten Stadium aus einer äußeren Hautkappe, welche die innere, ambulacrale Kappe umgibt (Fig. 7). Zwischen beiden entsteht eine mesodermale Schicht, zwischen deren Zellen, unter dem Ambulacralkanal, die Fasern des alten, in Wucherung begriffenen Nerven durchzudringen beginnen (Fig. 10 *nf*). Die Knospe fährt fort zu wachsen, und von der dorsalen Seite dringt der gleichzeitig mit dem Ambulacralkanal wachsende Cölomsack in die Knospe hinein. Auf diese Weise finden wir auf dem nächsten Stadium an der Basis der Knospe neben dem Ambulacralkanal noch eine Cölomhöhle. In dem Arm, nach dem Ambulacralkanal entstehend, bleibt das Cölom im Wachsthum hinter diesem zurück; zu der Zeit, wo der Ambulacralkanal mit dem apicalen Ende an den Gipfel des neuen Armes stößt, erstreckt sich die in ihm enthaltene Cölomhöhle nur bis zu dessen Mitte. Auf diesem Stadium sehen wir bereits eine Differenzirung des ventralen Abschnittes des Ektoderms behufs Bildung des Nervensystems. Der gesammte Zwischenraum zwischen den genannten Organen und dem Ektoderm ist mit mesodermalen Zellen angefüllt, welche alle Zwischenräume ausfüllen.

Während die bereits beschriebenen Veränderungen im Nervensystem und Ambulacralsystem vor sich gehen, erleidet auch die Cölomhöhle verwickelte Umwandlungen, ehe der für den normalen Arm typische dorsale Cölomkanal mit den von ihm ausgehenden seitlichen Säcken aus ihr hervorgeht. Auf der Fig. 12 sehen wir unter der Cölomhöhle zwei kleine Hohlräume, welche zu den Seiten des Ambulacralkanals liegen und unter einander durch einen einschichtigen Zellstrang verbunden sind. Querschnitte durch vorhergehende Stadien veranlassen zu der Annahme, dass diese beiden Hohlräume aus einer einzigen, unpaaren Höhlung entstehen. Diese letztere verdankt ihren Ursprung einer Theilung der Cölomhöhle in zwei Höhlungen. Von dem uns bekannten Cölomsack schnürt sich nämlich ein eben so in dorsoventraler Richtung zusammengedrückter Hohlraum ab, welcher von einer Schicht kubischer Epithelzellen ausgekleidet

ist. Die Wandungen dieser Höhle nähern sich einander über dem Ambulacralkanal und verwachsen mit einander.

Auf solche Weise bilden sich aus einer großen Höhle zwei kleine, welche zu Seiten des Ambulacralkanals liegen und oberhalb des letzteren durch eine Schicht Zellen verbunden sind; diese Schicht entspricht der oberen Schicht des die frühere Höhle auskleidenden Endothels, an welche sich die untere Schicht anlegt, wodurch der mittlere Abschnitt der Höhlung verloren geht, und nur die beiden seitlichen Höhlen persistiren. Die sie verbindende Schicht endothelialer Zellen verfällt der Resorption und geht zuletzt ganz zu Grunde; es ergeben sich zwei cylindrische Röhren, welche mit einschichtigem kubischem Cöllothel ausgekleidet sind und vollständig frei zu den Seiten des Ambulacralkanals, und demselben dicht anliegend, suspendirt sind. Nach und nach beginnen diese Röhren sich nach unten zu senken, werden etwas unter den Ambulacralkanal verlagert und stoßen endlich unterhalb desselben mit ihren Rändern zusammen und bilden auf diese Weise eine große Höhle zwischen dem Nerv und dem Ambulacralkanal, welche in ihrer Mitte durch ein aus zwei mit einander verwachsenen Zellschichten gebildetes Mesenterium in zwei Hälften getheilt wird.

Diese beiden Hohlräume repräsentiren ein Gebilde, welches in der Litteratur über Ophiuren unter dem Namen »Pseudohämalkanal« bekannt ist. Meine Beobachtungen stehen sonach in schroffem Widerspruch mit den Angaben CUÉNOT's (10) über die Entstehung des Pseudohämalsystems im Arme während der normalen Entwicklung (p. 601).

Wir ersehen hieraus, dass der Pseudohämalkanal bei *Amphiura* durch eine vertikale Scheidewand getheilt ist, und in Folge dessen dem Pseudohämalkanal der Asteriden vollkommen entspricht. Das erwähnte Septum bleibt bei *Amphiura* auch im erwachsenen Arme erhalten, wie bei *Ophiactis virens*, bei welcher Form die Pseudohämalkanäle (»seitliche Armblutgefäße«) gleichfalls durch eine Zwischenwand getrennt sind (SIMROTH, diese Zeitschr. Bd. XXVII).

Auf Grund meiner Beobachtungen kann ich mich demnach mit LUDWIG (3, p. 348) nicht einverstanden erklären, welcher angiebt, dass der Pseudohämalkanal der Ophiuren »einen einfachen Kanal darstellt, der nicht wie bei den Asteriden durch häutige Septen in kleine Räume getheilt ist«. Auf der schematischen Abbildung LANG's [22], Fig. 736), wie in den Zeichnungen CUÉNOT's ([6] Pl. III, Fig. 4—7; Pl. IV, Fig. 12, Sinus vasculaire; [10] Pl. XXVI, Fig. 36 und 35) ist der Pseudohämalkanal ebenfalls als einfache Höhlung abgebildet.

Wir finden demnach eine vollständige Übereinstimmung zwischen dem Pseudohämalsystem von *Amphiura* und demjenigen der Asteriden. Diese Übereinstimmung wird dadurch noch vollständiger, dass wir in der Masse des vertikalen Septum, unweit von dem Nervenstamm, auf guten Schnitten einen sehr engen Kanal entdecken; es ist dies ein Blutgefäß, welches so zwischen den beiden das Mesenterium bildenden Wandungen der an einander gerückten Cölomhöhlen entsteht. Auch bei den Asteriden ist das Blutgefäß bekanntlich in der Tiefe des beide perihämale Höhlungen trennenden vertikalen Septum gelegen.

Es ist mir nicht gelungen die Entwicklung des Blutgefäßes näher zu verfolgen, da so kleine Objekte wie *Amphiura* zu diesem Zwecke wenig geeignet erscheinen. Bei ausgewachsenen Individuen kann man jedoch stets die Anwesenheit dieses Gefäßes konstatieren. Dasselbe liegt zwischen den beiden Pseudohämalkhöhlungen, beinahe auf dem Nervenstamme, und stellt einen so überaus schmalen Kanal dar, dass seine Anwesenheit nur bei der sorgfältigsten Färbung und Anfertigung der Schnitte deutlich konstatirt werden kann.

Ich kann demnach die Genauigkeit der Beobachtungen CUÉNOT's (12, p. 244) bestätigen, und jene Widersprüche beseitigen, welche zwischen den Befunden des genannten Autors und denjenigen MAC BRIDE's bezüglich der Anwesenheit von »Lacunes radiales« bei *Amphiura squamata*, d. h. dem Blutgefäßsystem im Sinne LUDWIG's bestanden, wobei MAC BRIDE (11) das Vorhandensein eines solchen für *Amphiura* eine Zeit lang leugnete.

Die Pseudohämalkanäle der Ophiuren entwickeln sich also ontogenetisch aus dem Enterocöl, als abgeschnürte Bezirke des Cöloms. In dieser Beziehung stehen meine Beobachtungen im Widerspruch mit den Befunden GOTO SEITARO's (17), nach welchem die Perihämalkanäle der Asteriden mesenchymatösen Ursprungs sind (p. 274—275), stimmen aber vollständig mit den Angaben MAC BRIDE's (16 u. 18) überein.

Was jene Höhlung betrifft, welche in dem Arm der Ophiuren zwischen dem Epithel und dem Nervenstamm liegt, und den Namen »Epineuralkanal« (Sinus susnervien CUÉNOT [6], Sinus epineural CUÉNOT [10]) führt, so wird dieselbe bei der Regeneration ganz unabhängig von dem Pseudohämalsystem gebildet. Während letzteres ein Derivat des Enterocöls ist, repräsentirt die Epineuralhöhle ein schizodermales Gebilde, welches durch die Loslösung des Nervenstammes von der anliegenden Epithelschicht entsteht. Daher besitzt

die Epineurallöhle bei frühen Stadien jene zellige Hülle noch nicht, von welcher sie bei älteren Stadien an ihrer ganzen Oberfläche ausgekleidet wird. Nach CUÉNOT (10) »les sinus épineuraux ne sont revêtu d'aucun épithélium — ils sont simplement limités par du tissu conjonctif« (p. 460). Der Epineuralkanal hat demnach, im Widerspruch mit den Angaben LUDWIG's und KÖHLER's, keinerlei morphologische Beziehung zu den perihämalen Kanälen.

Während die beiden vom Cölom abgetrennten Röhren sich allmählich umbilden und längs der Krümmung des Ambulacralkanals, welchen sie die ganze Zeit über dicht umschließen, hinwandern, beginnen in dem übriggebliebenen Theil der Leibeshöhle neue Veränderungen aufzutreten. Ihre Seitenpartien beginnen nach unten auszuwachsen und sich gleichsam von der allgemeinen Höhle vorzustülpen, was zu Bildern führt, wie sie in Fig. 13 wiedergegeben sind. Wir sehen hier, dass zwei Säcke symmetrisch seitlich von der unteren Wand der allgemeinen Cölohmöhle abgehen. Diese Säcke schnüren sich später von der allgemeinen Höhle ab, und es bilden sich zwei längliche, im Querschnitt fast runde, mit einer Schicht cölothelialer Zellen ausgekleidete Röhren, welche sich zu den Seiten des Ambulacralkanals, aber etwas nach oben zu, zwischen diesem und dem übrigen Cölom, lagern. Diese länglichen Hohlräume werden paarweise nicht längs der ganzen Ausdehnung der Oberfläche des regenerirenden Armes, sondern in Abschnitten angelegt; auf sagittalen Längsschnitten kann man sehen, dass einem jeden sich neubildenden Segment des neuen Armes ein Paar der beschriebenen langen Cölomröhren entspricht, welche von dem, alle Lücken zwischen den Organen des neuen Armes ausfüllenden, in Bildung begriffenen embryonalen Gewebe umgeben sind. Diese Röhren bleiben nicht lange hohl. Quer- und Längsschnitte zeigen uns, dass von dem die Röhren auskleidenden einschichtigen Endothel sich Zellen ablösen, welche sich mit außerordentlicher Intensität auf karyokinetischem Wege theilen, und allmählich die ganze Höhlung anfüllen. An Längsschnitten kann man sodann interessante Umwandlungen dieser Zellen beobachten. Ihre Anfangs runden Kerne nehmen eine längliche Gestalt an und werden oval und stark granulirt. Das äußerst spärliche Plasma dieser Zellen, welches an einem Pole des Kernes eine sehr dünne Schicht bildet, zieht sich am entgegengesetzten Pol zu einem dünnen, strangförmigen Fortsatz aus. Dieser Strang zieht sich sehr in die Länge, nimmt an Dicke zu, und nach einer Reihe von Übergangsstufen erhalten wir typische Muskelzellen, welche sich sofort karyokinetisch theilen etc.

(Fig. 29); als Schlussergebnis dieser Vorgänge erhalten wir statt hohler Cölomsäcke kompakte Komplexe von Muskelzellen. Diese letzteren differenzieren sich und bilden zwei zu den Seiten des Ambulacralkanals liegende Muskelstränge, was durchaus dem Bilde entspricht, welches wir im Arme des erwachsenen Thieres finden. Selbstverständlich erfolgt die Bildung dieser Muskelfragmente nicht in allen Segmenten gleichzeitig. Zu der Zeit, wo die Cölomhöhlen in den dem alten Arm zunächst liegenden Segmenten bereits dicht mit Muskelzellen gefüllt sind, geht in den apicalen Segmenten erst die Anlage der oben beschriebenen paarigen Säcke aus dem Cölom vor sich; die mittleren, dazwischen liegenden Segmente bieten je nach ihrem Alter eine ganze Reihe allmählicher Übergänge zwischen den beiden Grenzstadien. Diese metamere Bildung cölothelial-muskulärer Hohlräume bedingt die primäre Segmentation des neuen Armes.

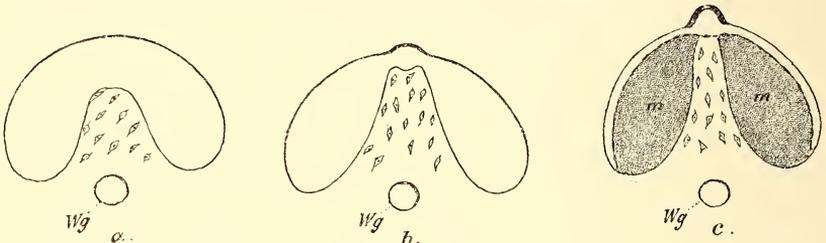
Die beiden unteren Muskelfragmente entstehen demnach aus dem Cölothel der beiden abgeschnürten Cölomhöhlen. Eine cölotheliale Abstammung der Muskeln ist auch für die Regeneration einiger Anneliden charakteristisch (SCHULTZ, 20).

Nach dem Verlauf der eben beschriebenen Veränderungen in der Leibeshöhle muss diese letztere, ehe sie sich zu jener engen Cölomhöhle ausbildet, welche wir im normalen Arm der erwachsenen *Amphiura* finden, noch eine ganze Reihe von Umwandlungen durchmachen. Wir haben bereits auf die Gestaltung der Leibeshöhle im regenerierenden Arm noch vor der Abschnürung der zukünftigen Pseudohämalkanäle hingewiesen; auf diesem frühen Stadium hat die Cölomhöhle die Gestalt eines komprimierten Sackes, welcher mit seiner oberen Wandung der äußeren Körperschicht — dem Ektoderm — anliegt, mit der unteren, inneren dagegen, den Ambulacralkanal umfasst. Dies ist die typische Form der Leibeshöhle. Auf diesem Stadium ist die gesammte Höhle in ihrer ganzen Ausdehnung mit einer gleichmäßigen Schicht kubischer Endothelzellen ausgekleidet. Betrachten wir nunmehr die Fig. 12, welche einen Querschnitt durch den Arm im Stadium des Anfangs der Bildung der Pseudohämalkanäle darstellt, so sehen wir, dass die Cölomhöhle hier bedeutend angewachsen ist, fast den ganzen oberen Abschnitt des Armes einnimmt und ebenfalls mit ihrer oberen Wandung dem Ektoderm dicht anliegt; dabei ist bereits eine Differenzierung der gesammten Cölothelschicht — einerseits in ein kubisches Cölothel, welches im centralen Theil in ein cylindrisches, die ganze obere Fläche auskleidendes Cölothel übergeht

und andererseits in ein flaches, die untere an den Ambulacralkanal grenzende Wandung des Cöloms auskleidendes Cöllothel — zu bemerken.

Dasselbe Bild stellt auch ein Schnitt durch die Knospe im Stadium der beginnenden Bildung der zukünftigen Muskelsäcke (Fig. 13) dar.

Wir sehen hier dieselbe geräumige, fast halbcylinderförmige Höhlung mit nach innen vorgewölbter unterer Wandung. Betrachten wir unsere schematische Zeichnung, so können wir uns den Verlauf des Bildungsprocesses sowohl des dorsalen Cölomkanals mit den seitlichen spaltförmigen Säcken, wie auch der darunterliegenden großen, für den normalen Arm charakteristischen Muskelfragmente, deutlich vorstellen (Textfiguren *a*, *b*, *c*). Wir bemerken (Textfig. *a*), dass sich die



Textfiguren *a—c*.

innere, untere Oberfläche der Cölomhöhle — wahrscheinlich in Folge des Wucherns des Bindegewebes über dem Ambulacralkanal — nach innen (oben) zu vorwölbt. Eine derartige Einstülpung des centralen Theils der unteren Cölomwand hat zur Folge, dass die ganze Cölomhöhle in der Mitte eingeengt wird, und sich in drei Abschnitte theilt — zwei geräumige laterale, einander an den Seiten des Armes gegenüberliegende Höhlen, und einen centralen engen, beide Seitenhöhlen mit einander verbindenden, in seinem oberen Abschnitt mit flimmerndem cylindrischen Cöllothel ausgekleideten spaltförmigen Abschnitt (Textfig. *b*). Diese Spalte bildet einen im Querschnitt fast dreieckigen, durch den ganzen Arm verlaufenden engen Kanal, welcher dem typischen dorsalen Cölomkanal der Ophiuren entspricht. Was die lateralen Säcke betrifft, so bleibt von jedem derselben nur eine enge, längs der oberen Wandung desselben verlaufende Spalte übrig. Der ganze übrige Hohlraum wird durch Umbildung der Cölothelzellen der unteren Sackwandungen in Muskelfasern zu einem Muskelfragment umgewandelt (Textfig. *c*). Der muskulöse Abschnitt jeder Höhle wird von einem Epithel flacher Zellen ausgekleidet, welches durch

Wucherung des unverändert gebliebenen Cöloliths entsteht, durch welches der muskulöse Abschnitt von den nicht ausgefüllten oberen, den für die Ophiuren typischen lateralen Cölomsäcken entsprechenden Spalten abgetheilt wird (Fig. 27).

Diese Säcke stehen im Zusammenhang mit den Pseudohämalkanälen, wie dies für große Ophiuren schon durch CUÉNOT, LUDWIG, TEUSCHER u. A. nachgewiesen wurde.

Bei der Untersuchung des Pseudohämalsystems an erwachsenen Stadien drängt sich uns folgende Betrachtung auf. Auf Fig. 31 sehen wir unter dem Ambulacralkanal auf den oberen Wandungen beider Pseudohämalhöhlen Komplexe von Zellen, welche in zwei neben einander liegenden zelligen Gebilden angeordnet sind; in Fig. 31 sind diese letzteren mit *nr* bezeichnet. Die erwähnten Gebilde sind unbedingt nervöser Natur und entsprechen den bereits von JICKELI für Ophiuren beschriebenen paarigen Nervenstämmen (dorsales radiales System). Ihre Lage veranlasst zu der Vermuthung, sie verdankten mesodermalen Elementen ihren Ursprung. Die Vermuthung des mesodermalen Ursprungs der tief liegenden Nervenstämmen (LANGE'sche Nerven) wurde bereits von CUÉNOT (10, p. 459), wenn auch mit großer Vorsicht, ausgesprochen. Er sagt: »sur la face inférieure du système épidermique se trouvent des amas de noyaux qui représentent le rudiment du système nerveux profond; je suis porté à croire qu'ils sont de nature mésodermique, mais il serait bien possible qu'ils résultent d'un bourgeonnement latéral des cellules ectodermiques des centres nerveux«. Was das »Systeme nerveux profond« CUÉNOT's, d. h. die LANGE'schen Nerven (tiefgelegenes Nervensystem) betrifft, so schließe ich mich der letzteren Annahme des französischen Forschers an; bezüglich der von mir beschriebenen nervösen Gebilde (JICKELI, dorsales radiales System) jedoch ist es mir für den Augenblick nicht möglich, mich in bestimmter Weise auszusprechen.

Übersicht der Ergebnisse.

Die Degeneration der durch die Amputation verletzten Gewebe des Armes erfolgt auf dem Wege der Phagocytose. Die Rolle von Phagocyten übernehmen sowohl frei umherirrende Zellen wie auch Elemente bindegewebiger Natur. In einigen Fällen erfolgt das Zuheilen der Wunde durch Bildung einer homogenen Masse über der Amputationsfläche, welche aller Wahrscheinlichkeit nach als Gerinnungsprodukt von aus dem Arm nach der Wunde hin strömenden Flüssigkeiten aufzufassen ist. In der Folge wird diese provisorische Hülle,

und zwar ebenfalls auf dem Wege der Phagoeytose, wieder resorbirt. Die ersten Anzeichen der Regeneration bestehen in dem Wuchern der Haut, welche, indem sie zusammenwächst, eine feste, kompakte Schicht über der Amputationsfläche bildet. Der Ambulacralkanal wächst aus dem alten Kanal und krümmt sich in der in Bildung begriffenen Knospe bisweilen nach der ventralen Seite hin. Durch die Wucherung des Ambulacralkanals wird eine Hervorstülpung der ihm anliegenden Hautschicht bedingt, welche über der Amputationsfläche eine kleine Anschwellung — die Anlage des neuen Armes — bildet. Das Mesoderm des neuen Armes wird auf zweierlei Weise angelegt: der größere Theil, das Mesenchym, entsteht durch das Eindringen der bindegewebigen, wandernden, amöboiden, bei der Degeneration die Rolle von Phagoeyten spielenden Zellen aus den Geweben des Armstumpfes in die sich bildende Knospe. Der andere Theil des Mesoderms bildet sich aus der Hautschicht der Knospe durch Abtrennung von bindegewebigen mesodermalen Zellen von der inneren Oberfläche dieser Schicht.

Das Cölom geht aus der alten Leibeshöhle hervor. Durch Lostrennung zweier seitlicher Abschnitte von der Leibeshöhle werden zwei Paare von Höhlen gebildet. Das erste Paar, welches unter den Ambulacralkanal verlagert wird, und hier mit seinen Wandungen zusammenstößt, bildet den paarigen Pseudohämalkanal, welcher hier wie bei den Asteriden durch ein vertikales Septum — das Verwachsungsprodukt der Wände beider Cölohmöhlen — in zwei Hälften getrennt wird. Das zweite Paar abgescnürter Cölobezirke bildet durch Umwandlung der Cölothelzellen in Muskelzellen die unteren Muskelfragmente. In der Masse des beide Pseudohämalkanäle trennenden Mesenteriums, welches bei *Amphiura* auch im normalen Arme bestehen bleibt, wird das Blutgefäß angelegt.

Der Epineuralkanal ist eine Bildung des Schizocöls, welche durch Hinwegrücken des Nervenstammes vom Epithel entsteht, und hat demnach ontogenetisch keinerlei Beziehungen zu dem Pseudohämalkanal, welcher, wie wir sahen, ein Derivat des Enterocöls ist. Die oberen Muskelfragmente sind gleich den unteren ebenfalls cölothelialen Ursprungs. Sie entstehen aus den lateralen Cölomsäcken, welche durch Theilung der Cölohmöhle in einen centralen (den späteren Dorsalkanal) und seitliche Abschnitte entstehen; diese Theilung der Leibeshöhle erfolgt dadurch, dass das Bindegewebe von der unteren Seite in dieselbe hineinwächst, und die untere Cölohwand zwingt sich nach dem Inneren der Höhle vorzustülpen.

Der Nervenstamm wird bei der Regeneration aus dem Ektoderm neu angelegt, und bildet in den frühesten Stadien eine auf der ventralen Seite nach dem Ektoderm zu offene Rinne, und zuletzt ein Rohr mit deutlich ausgesprochenem Lumen; diese Bildungsweise des Nervenstammes berechtigt dazu auf die Verwandtschaft der Ophiuren mit den Enteropneusten hinzuweisen, deren »Kragenmark« bei den Larvenstadien außerordentlich an das orale Nervenrohr der Ophiuren erinnert.

Das periphere Nervensystem entsteht durch Wucherung des centralen Stammes. Die tiefliegenden paarigen Nervenstämmen entstehen augenscheinlich aus dem unpaaren oralen Stamm. Bei *Amphiura* und *Ophiopholis* bemerkt man über den Pseudohämalkanälen, an deren Wandung liegende Komplexe von Nervenzellen, welche zwei direkt unter dem Ambulacralkanal, d. h. in den Mesodermbezirken des Armes liegende Nervenstämmen (dorsales radiales System — JICKELI) bilden.

Die Ambulacralfüßchen entstehen durch Evagination der Seitentheile des Ambulacralkanal. An ihrer Entwicklung nimmt der Nervenstamm bedeutenden Antheil.

Die postembryonale Entwicklung der Ophiuren ist so wenig untersucht worden, dass wir die Vorgänge während der Bildung des Armes bei der Regeneration und bei der normalen Entwicklung nicht in ihren Einzelheiten mit einander vergleichen können; indem wir aber die erhaltenen Facta mit einander vergleichen, müssen wir zu der Überzeugung gelangen, dass der Regenerationsprocess nach dem Princip des embryologischen Processes erfolgt. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die in gegenwärtiger Zeit in den Vordergrund gedrängte Frage über die Beziehungen der Keimblättertheorie zu dem Regenerationsprocess für die Ophiuren im bejahenden Sinne entschieden werden muss. Wir sehen, dass alle Organe in dem sich neubildenden Arme aus den entsprechenden Organen des alten Armes hervorgehen (Ambulacralkanal, Cölom), oder Produkte des entsprechenden Keimblattes sind. So differenzirt sich der Nerv aus dem Epithel (Ektoderm), und die Muskeln differenziren sich aus dem Cölöthel, welches sich bei den Ophiuren nach Russo (14) aus dem Mesoderm entwickelt.

St. Petersburg, im Juni 1900.

Litteraturverzeichnis.

1. ED. PERRIER, Recherches sur l'anatomie et la régénération des bras de la *Comatula rosacea*. Arch. Zool. Expérim. Tome II. 1872.
2. H. SIMROTH, Anatomie und Schizogonie der *Ophiactis virens*. Diese Zeitschrift. Bd. XXVIII. 1877.
3. H. LUDWIG, Neue Beiträge zur Anatomie der Ophiuren. Diese Zeitschr. Bd. XXXIV. 1880.
4. N. CHRISTO APOSTOLIDÉS, Anatomie et développement des Ophiures. Arch. Zool. Expérim. Vol. X. 1882.
5. KOEHLER, Recherches sur l'appareil circulatoire des Ophiures. Ann. Scienc. Nat. Vol. II. 1887.
6. CUÉNOT, Études anatomiques et morphologiques sur les Ophiures. Arch. Zool. Expérim. Vol. VI. 1888.
7. O. HAMANN, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. 4. Theil. Ophiuren und Crinoideen. 1889.
8. O. FRÉDÉRICQ, L'autotomie chez les étoiles de mer. Revue Scient. Tome XXXIX. No. 19.
9. PREYER, Über die Bewegungen der Seesterne. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Tome VII. 1886—1867.
10. CUÉNOT, Études morphologiques sur les Echinodermes. Arch. Biologie. (VAN BENEDEN.) Vol. XI. 1891.
11. E. W. MAC BRIDE, The development of the genital organs, ovoid gland, axial and aboral sinusses in *Amphiura squammata*, together with some remarks on LUDWIG's haemal system in this Ophiurid. Quart. Journ. Micr. Scienc. Vol. XXXVIII.
12. CUÉNOT, Notes sur les Echinodermes. Zool. Anz. Jahrg. XV. 1892.
13. E. W. MAC BRIDE, The organogeny of *Amphiura squammata*. Ibid. Jahrg. XV.
14. RUSSO, Embryologia dell' *Amphiura squammata*. Atti Acad. Napoli. Vol. V. 1893.
15. H. LUDWIG, BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Echinodermata. 1896.
16. E. W. MAC BRIDE, The development of *Asterina gibbosa*. Quart. Journ. Micr. Scienc. Vol. XXXVIII.
17. SEITARO GOTO, The Metamorphosis of *Asterias pallida*, with Special Reference to the Fate of the Body cavities. Journ. College of Sciences Univers. Tokyo Japan. Vol. X. 1898.
18. E. W. MAC BRIDE, Notes on Asterid Development. A criticism of SEITARO GOTO work on *Asterias pallida*. Zool. Anz. Jahrg. XXI. 1898.
19. HELEN DEAN KING, Regeneration in *Asterias vulgaris*. Arch. Entwicklungsmechanik. Bd. VII.
20. E. SCHULTZ, Aus dem Gebiete der Regeneration. Diese Zeitschr. 1899.
21. SPENGLER, Monographie der Enteropneusten. Fauna und Flora des Golfes von Neapel.
22. A. LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Heft 4. Echinodermata
23. CARL F. JICKELI, Vorläufige Mittheilungen über das Nervensystem der Echinodermen. Über das Nervensystem der Ophiuren. Zool. Anz. 12. Jahrg. 1889.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

<i>af</i> , Ambulacralfüßchen;	<i>lr</i> , Blutgefäß;
<i>bg</i> , Bindegewebe der Haut;	<i>m</i> , degenerierende Muskelfasern;
<i>coel</i> , Cölom;	<i>mes</i> , Mesoderm;
<i>ct</i> , Cölothel;	<i>mf</i> , Muskelfasern;
<i>cu</i> , Cuticula;	<i>n</i> , Nervenstamm;
<i>dk</i> , dorsaler Cölomkanal;	<i>na</i> , Ambulacralnerv;
<i>ect</i> , Ektoderm;	<i>nf</i> , Nervenfasern;
<i>ed</i> , Endothel;	<i>psh</i> , Pseudohämalkanäle;
<i>ep</i> , Epithel;	<i>st</i> , Septum zwischen den Pseudohämalkanälen;
<i>epr</i> , Epineuralkanal;	<i>tlm</i> , tief gelegenes Nervensystem;
<i>gz</i> , Ganglienzellen;	<i>wg</i> , Ambulacralkanal;
<i>Jik.nr.</i> , radiales dorsales Nervensystem;	<i>wz</i> , Wanderzellen.

Tafel XVII.

Fig. 1. Frontalschnitt durch einen Arm in einem frühen Stadium des Regenerationsprocesses.

Fig. 2. Frontaler Längsschnitt durch eine Knospe. Die Regenerationshöhle ist noch nicht von Mesodermzellen angefüllt.

Fig. 3. Frontalschnitt durch einen Arm. Bildung der schützenden Hülle (*o*). Degeneration der Muskelfragmente durch Phagoocytose (*wz*, Phagoocyten). Die Haut ist über der Amputationsfläche zusammengewachsen (*ht*).

Fig. 4. Frontalschnitt durch eine Knospe. Die Mesodermsschicht (*mes*) ist bereits vollständig differenziert.

Fig. 5. Zwei Typen von Phagoocyten mit aufgenommenen Karminkörperchen.

Fig. 6. Process der Mesodermbildung. Die Mesenchymzellen wandern in die Regenerationshöhle ein.

Fig. 7. Querschnitt durch eine Knospe im frühesten Stadium der Entwicklung. Das Mesoderm hat sich noch nicht gebildet.

Fig. 8. Querschnitt durch eine Knospe im Stadium der Einwanderung der Mesenchymzellen.

Fig. 9. Querschnitt durch eine Knospe im Stadium der endgültigen Differenzierung des Mesoderms.

Fig. 10. Querschnitt durch eine Knospe, in welcher das Cölom aufzutreten beginnt.

Fig. 11, 12, 13, 14. Querschnitte durch einen regenerierenden Arm in vier auf einander folgenden Entwicklungsstadien.

Fig. 15. Abspaltung der Bindegewebszellen (Mesoderm) von der Hautschicht.

Fig. 16. Degeneration der Muskelzellen durch Phagoocytose.

Fig. 17 u. 32 (Taf. XVIII). Wuchern des amputierten Nerven.

Tafel XVIII.

Fig. 18 u. 25. Zwei Entwicklungsstadien des Ambulacralkanals.

Fig. 19. Erstes Stadium der Differenzirung des Nerven. Abspaltung des epithelialen Nervenplättchens (*epnr*) von dem Ektoderm.

Fig. 20—24. Schematische Darstellung der allmählichen Differenzirung des Nervenstammes.

Fig. 25 siehe Fig. 18.

Fig. 26. Querschnitt durch ein Ambulacralfüßchen an der Stelle, wo dasselbe unter dem Nerv hindurchtritt.

Fig. 27. Differenzirung der oberen Muskelfragmente aus dem Cölothel.

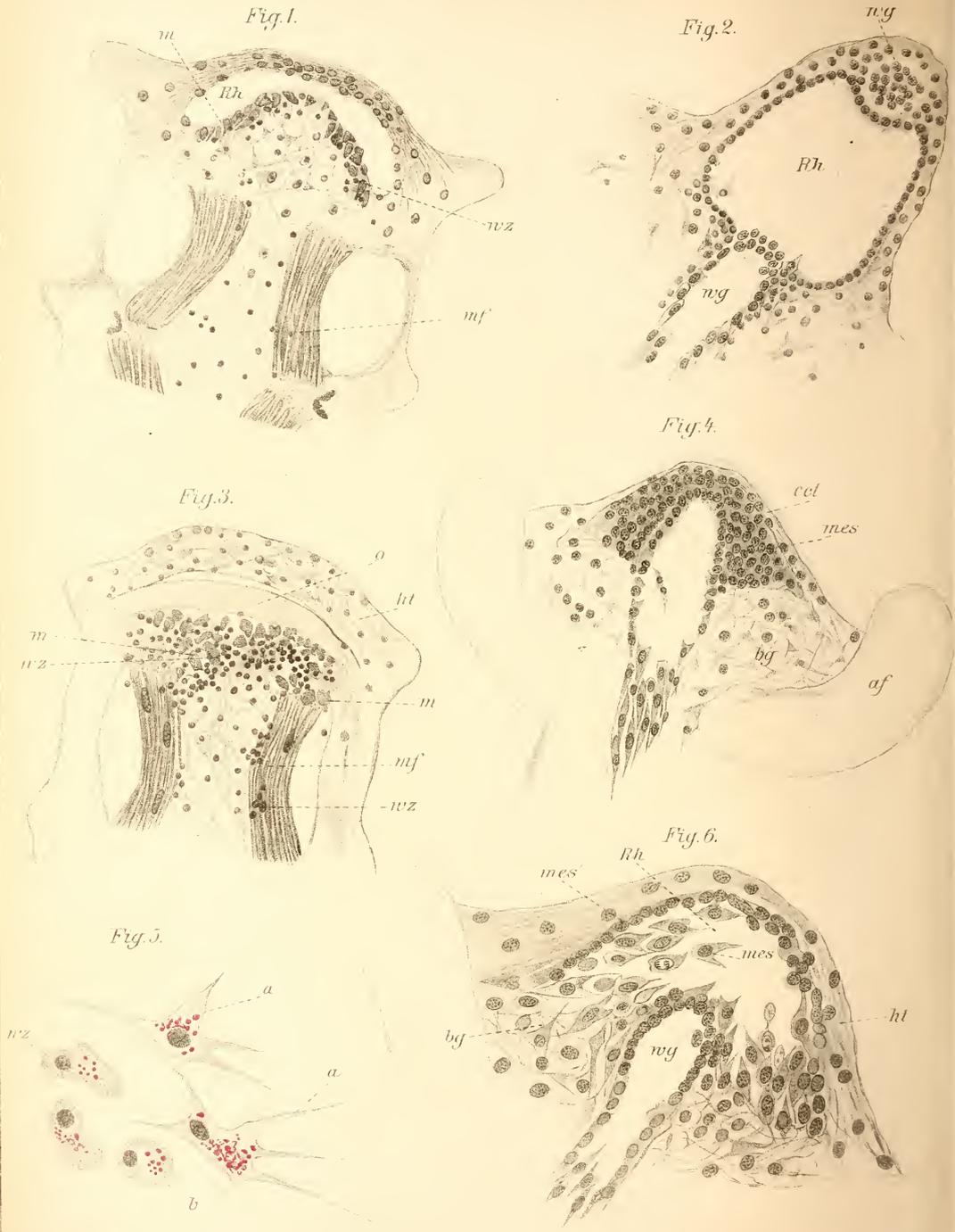
Fig. 28. Bildung der oberen (tief gelegenen) Nervenstämme.

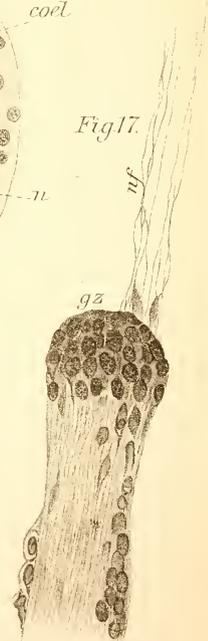
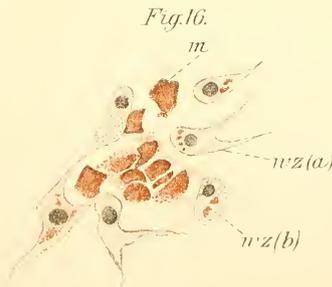
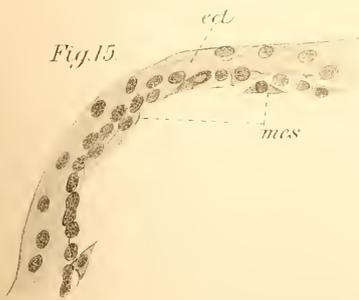
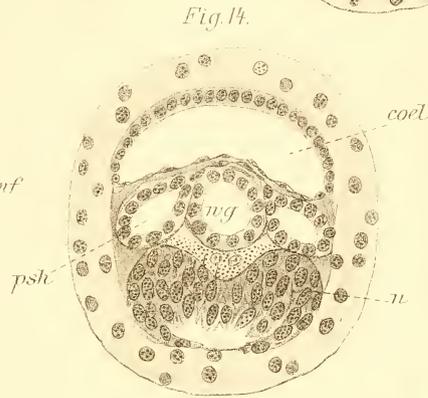
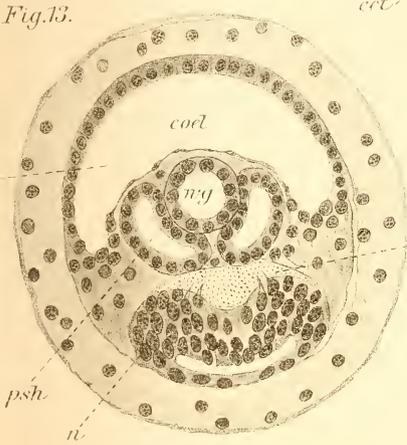
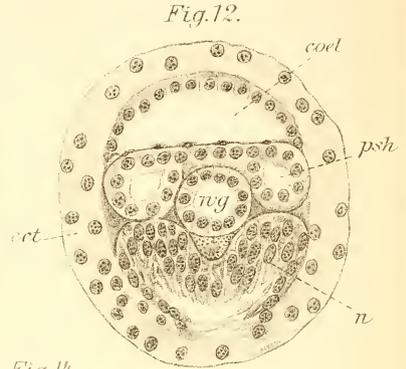
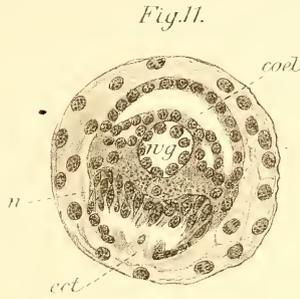
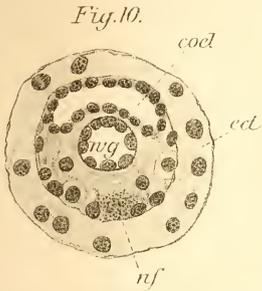
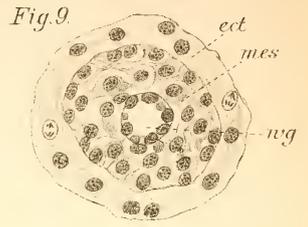
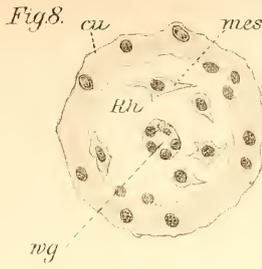
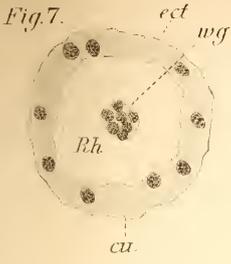
Fig. 29. Histogenese der Muskelzellen.

Fig. 30. Austritt des neugebildeten Ambulacralfüßchens nach außen. Im Epithel sind Anzeichen direkter Kerntheilung zu bemerken.

Fig. 31. Querschnitt durch einen erwachsenen Arm von *Amphiura*. Über den Pseudohämalkanälen sieht man das radiale dorsale Nervensystem JICKELI = *Jik.nr*.

Fig. 32 siehe Fig. 17.





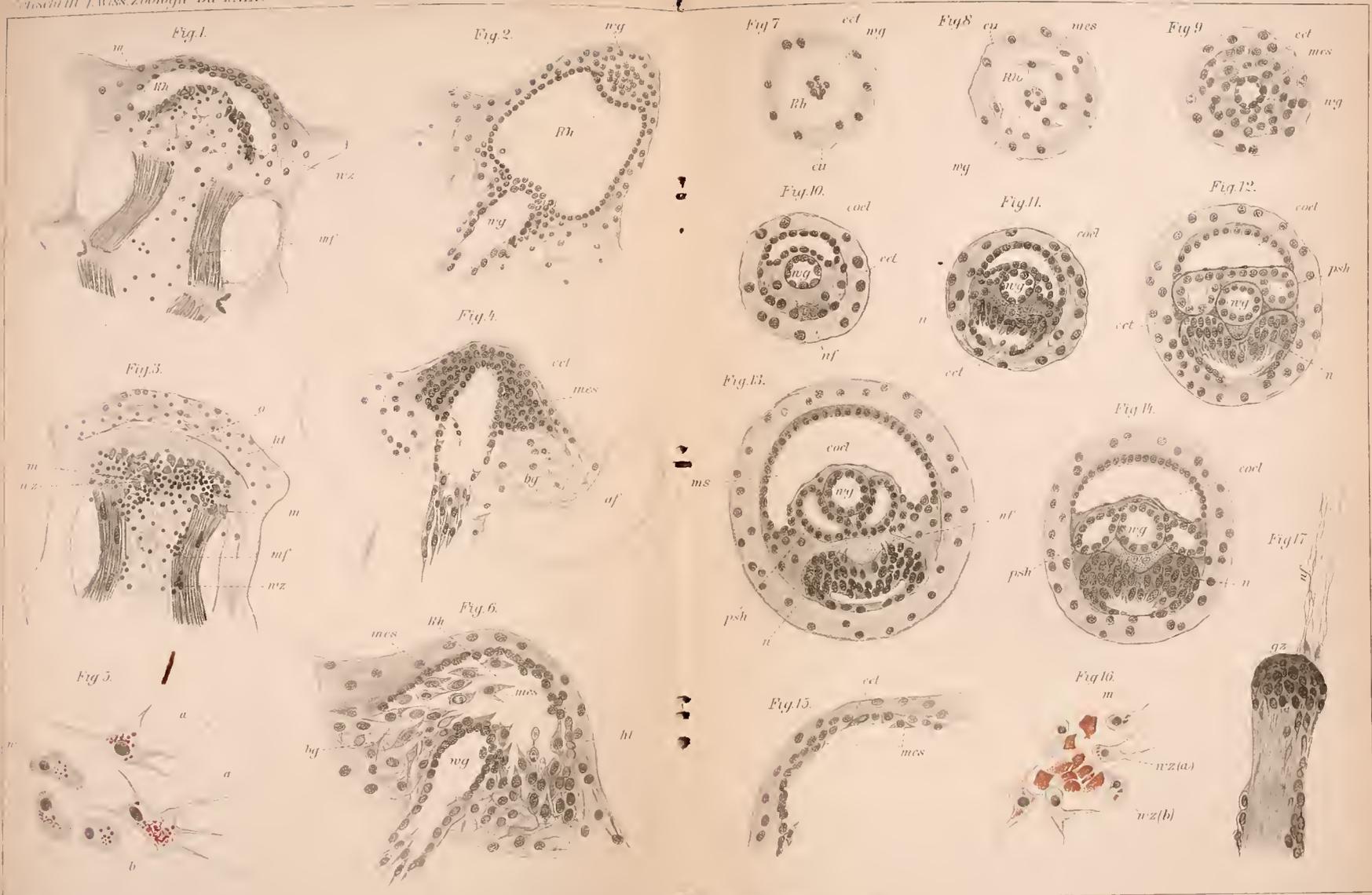


Fig. 31.

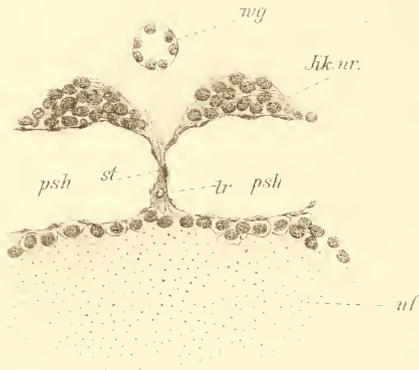


Fig. 18.

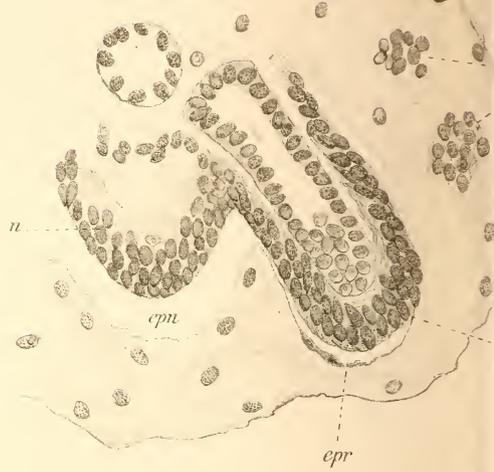


Fig. 30.

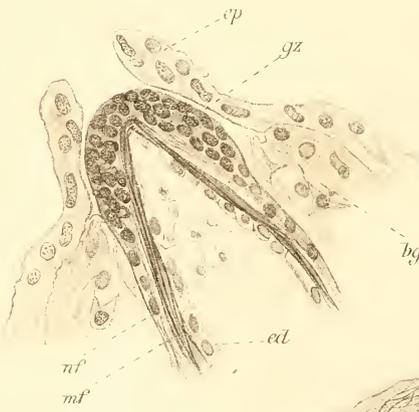


Fig. 19.

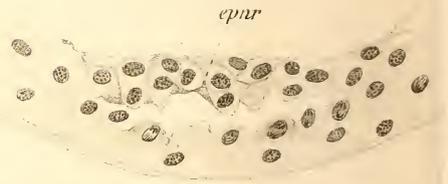


Fig. 32.

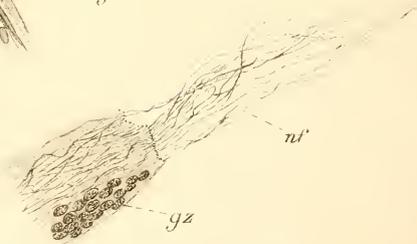


Fig. 24.

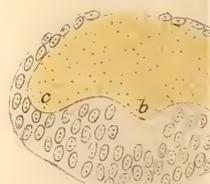


Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 22.



Fig. 23.



Fig. 29.



Fig. 26.

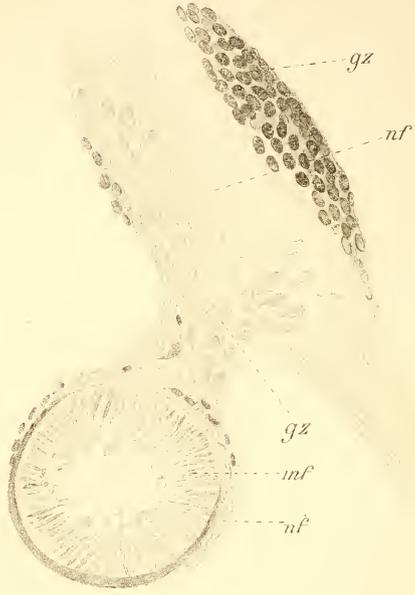


Fig. 25.

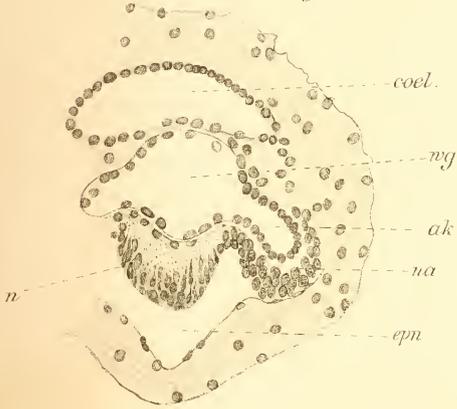


Fig. 27.

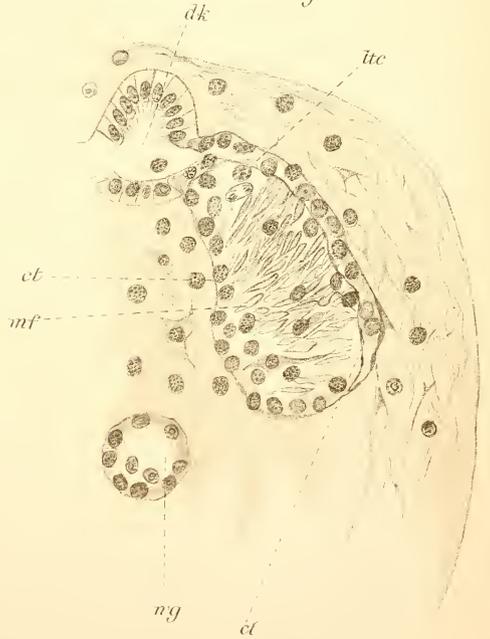


Fig. 28.

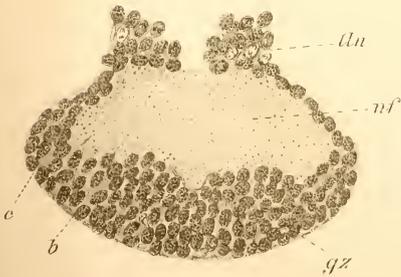


Fig. 31.

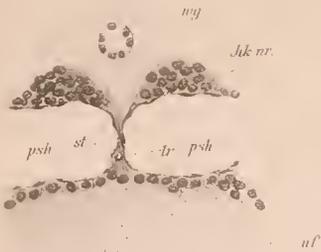


Fig. 18.

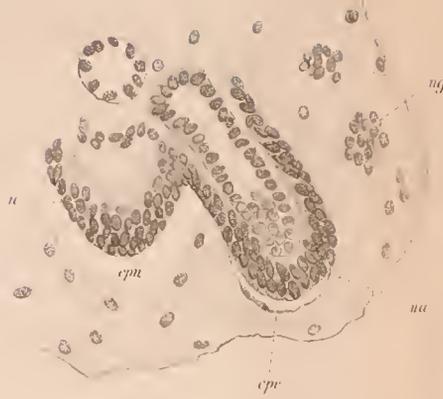


Fig. 29.



Fig. 26.



Fig. 30.



Fig. 19.

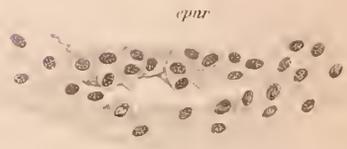


Fig. 25.



Fig. 27.

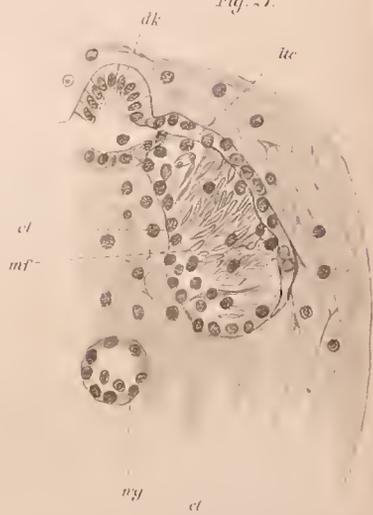


Fig. 32.



Fig. 24.



Fig. 28.

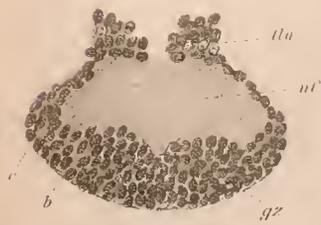


Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 22.



Fig. 23.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: [69](#)

Autor(en)/Author(s): Dawydoff C.

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Regenerationserscheinungen bei den Ophiuren, 202-234](#)