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

Zur Kenntnis der natürlichen Theilung von Chaetogaster diaphanus.

Von

Hermann Wetzel

aus Potsdam.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel VI—VII und 13 Figuren im Text.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit wurde unternommen, um bezüglich der Regenerationserscheinungen einen Vergleich zwischen den bei der natürlichen und künstlichen Theilung sich abspielenden Vorgänge zu ermöglichen. Leider musste aus Gründen, die am Schluss der Arbeit angegeben sind, von diesem Vorhaben abgesehen werden und ich musste mich darauf beschränken, nur die natürlichen Theilungsvorgänge zu studiren.

Die wichtigsten älteren Untersuchungen über die natürliche Theilung des *Chaetogaster* rühren von Semper[1] her. Weitere Angaben finden sich bei Vejdovský[2]. Als Dritter untersuchte diese Vorgänge v. Bock[3]. Die Ergebnisse seiner Arbeit waren denen der beiden erstgenannten Forscher entgegengesetzt.

Waren nun auch die Untersuchungsmethoden dieser beiden Forscher unzulängliche (Semper's Schnitte waren viel zu dick, und Vejdovský unterließ es, solche anzufertigen), so dass man wohl geneigt sein konnte, die Angaben v. Bock's, der ja mit verbesserter Technik arbeitete, entgegen den früheren als gültig zu betrachten, so erschien es aus dem oben angedeuteten Grunde wünschenswerth, die Vorgänge einer genaueren Kontrolle zu unterziehen.

---

[1] Arbeiten aus dem zool. Institut Würzburg. III. u. IV. Bd.

[2] System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884.

[3] Über die Knospung von *Chaetogaster diaphanus*. Jenaische Zeitschr. Bd. XXXI. 1897.

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

Ich entschloss mich daher auf den Rath meines verehrten Lehrers, Herrn Professor Dr. KORSCHELT, dazu. Es ist mir eine angenehme Pflicht, ihm hier meinen herzlichsten Dank für sein freundliches Interesse, mit dem er meine Arbeiten begleitete und förderte, auszusprechen.

Herrn Dr. TÖNNIGES, Assistent am Institut, verdanke ich einen großen Theil vorzüglich konservirten Materials, womit er mich zu großem Danke verpflichtete.

Der Theilungsvorgang im Allgemeinen.

Die Zeit der ungeschlechtlichen Vermehrung (Knospung) ist bei *Chaetogaster* vornehmlich der Herbst und Winter; doch wird man auch zu jeder Zeit sich theilende Thiere finden. Man kann wohl sagen, dass die ungeschlechtliche Vermehrung bei diesem Oligochäten weitaus wichtiger ist, als die geschlechtliche. Weder VEJDOVSKÝ, noch die anderen Autoren, die viel an Thieren dieser Art untersuchten, fanden Geschlechtsthiere in nennenswerther Anzahl; ihr Vorkommen kann ich mit diesen Angaben übereinstimmend nach meinen Erfahrungen ebenfalls als selten bezeichnen.

Die Theilung geht so vor sich, dass sich in der hinteren Hälfte des Thieres, da also, wo der Darm sich einfach und nicht in physiologisch und morphologisch gesonderten Abschnitten durch den Körper erstreckt, Theile desselben abschnüren; bevor sich nun aber das erste und älteste Theilstück völlig abtrennt, und losgelöst hat, haben sich vor und hinter ihm neue Einschnürungen gebildet, so dass ein *Chaetogaster*, der sich in lebhafter Theilung befindet, stets mehrere solcher Einschnürungen aufweist, die verschieden alt und dementsprechend weit vorgeschritten sind. Diese Vorgänge werden begleitet und ermöglicht durch ein kontinuirliches Längenwachsthum des Afterendes.

Ich fand, dass die Zonen stets in der Ordnung sich anlegen, wie dies in Textfig. I dargestellt ist[1]. Ob kleine Abweichungen vorkommen, konnte ich nicht entscheiden, da es völlig unmöglich ist sicher zu sagen, ob Zone *3* oder *4* älter ist, und man in der Zeit der lebhaften Theilung junge Thierketten, die erst drei oder vier Glieder aufweisen, wohl kaum findet.

Der hier skizzirte Wurm (Textfig. I) zeigt sieben Durchschnürungsstellen, von denen die mit *1* bezeichnete die älteste, die siebente die

[1] Die Buchstabenerklärung der Textfiguren befindet sich bei der Tafelerklärung (p. 124).

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

jüngste ist. Mehr wie sieben höchstens acht Durchschnürungszonen fand ich bei keinem Wurme. Ist diese Zahl erreicht, so erfolgt die Durchtrennung in der ältesten.

Die Durchschnürungslinie selbst erscheint an Totalpräparaten

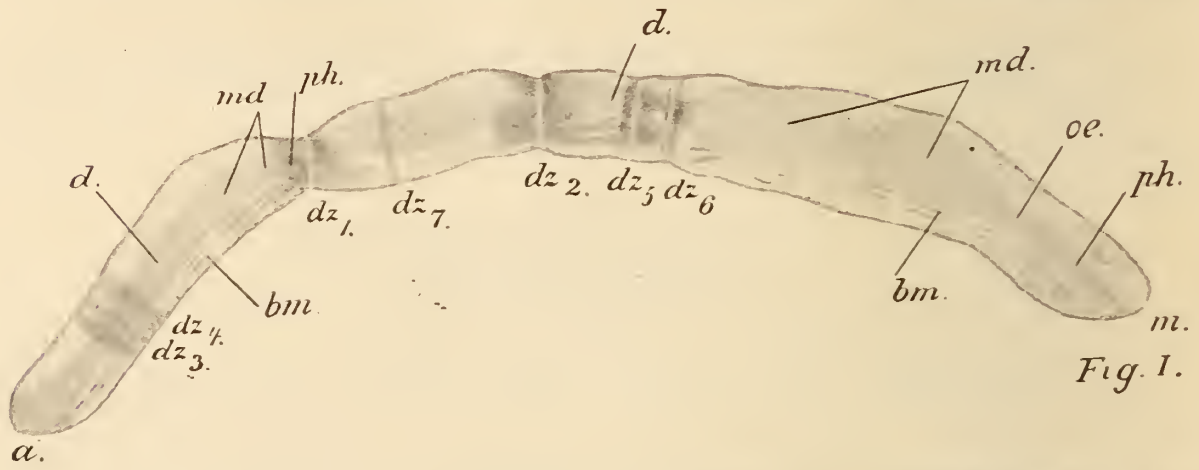


Fig. I.

hell, vor und hinter ihr erscheinen die Gewebe undurchsichtig, da aus der Epidermis, deren Zellen sich lebhaft theilen, Zellmassen ins Innere des Thieres wandern und es erfüllen, um sich an der Neubildung verschiedener Organe zu betheiligen.

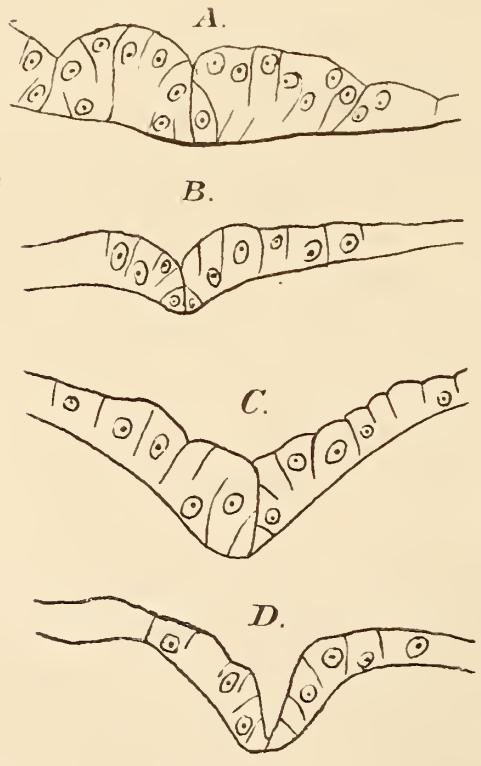


Fig. II.

An den Durchschnürungsstellen senkt sich die Epidermis rings um das Thier ein. Sie erscheint wie durch einen an dieser Stelle umgelegten Faden eingeschnürt (Fig. 4—6), anfänglich nur wenig, mit der Zeit immer tiefer. Sie selbst verdickt sich dabei durch Zellenwachsthum um den Einschnürungsring, so dass dieser desto mehr hervortritt (Textfig. II). Zu Beginn des Vorgangs klafft auch die Epidermis an der Durchschnürungslinie nicht aus einander, was erst auf späteren Stadien eintritt, wenn die Ablösung des Theilstückes nahe bevorsteht (Textfig. II *A—D*).

Die durchlaufenden Organe im Inneren des Thieres, Darm, Bauchmark, ventrales und dorsales Blutgefäß werden in der Ebene der Theilungslinie durchgeschnürt, die immer mit einem Dissepiment zusammenfällt, also zwischen zwei Segmenten liegt.

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

Dies fanden auch Semper und v. Bock bei *Chaetogaster*, sowie Vejdovský für *Aeolosoma*, während v. Kennel[1] bei *Ctenodrilus pardalis* und Graf Zeppelin[2] bei *Ctenodrilus monostylos* beobachteten, dass die Durchschnürungslinie innerhalb eines Segmentes liege. Dies Verhalten erklärt v. Kennel einleuchtend damit, dass bei einer intersegmentalen Lage der Knospungszone das Segmentalorgan dieser Würmer zerstört werden müsste. Nun entstehen und endigen aber nach Vejdovský bei *Chaetogaster* die Nephridien in demselben Segment. Sie würden also bei einer intersegmentalen Lage der Knospungszone erhalten bleiben. Das Dissepiment spaltet sich beim Durchschnürungsprocess in zwei Blätter, und stellt so eine scharfe Trennung zwischen Rumpf- und Kopfzone her. Die Partie vor dem Septum (Rumpfzone) muss sich nun zum neuen Endstück, die hinter der Durchschnürungslinie (Kopfzone) zum neuen Kopf der so entstandenen zwei Tochterthiere umbilden.

Die Neubildung des Nervensystems.

Ich wende mich zunächst zur Beschreibung der Neubildung des Centralnervensystems. Bereits Max v. Bock hat sich in seiner Arbeit »Über die Knospung von *Chaetogaster diaphanus* Gruith« die gleiche Aufgabe gestellt. Seine Untersuchungen über die Regeneration des oberen Schlundganglions und der Kommissuren kann ich in allen wichtigen Punkten bestätigen.

Diese Organe bilden sich hauptsächlich aus dem vom Körperepithel her durch die vier Muskellücken (Textfig. III) des Wurmes eingewanderten Ektodermzellmaterial. Die Einwanderung geschieht, indem sich die Basalmembran der Epidermis an oben genannten vier Stellen löst, und hierdurch die sich theilenden Zellen ins Innere drängen; und zwar geschieht dies sowohl vor wie hinter der Theilungslinie, sowohl in der Rumpf- wie in der Kopfzone in gleichem Maße, im ersteren Falle zur Bildung des Endstückes, im anderen zur Bildung des Kopfes beitragend.

Im neu zu bildenden Kopfe hat das Ektoderm also neben anderen die Aufgabe, sich an der Bildung des Gehirns in hervorragendem Maße zu betheiligen. Zu diesem Zweck beginnen aber auch die Ganglienzellen des ersten Bauchmarkknotens sich gewaltig zu vermehren, so dass das Bauchmark in einer wohl zehnmal so großen Ganglienzellmasse eingebettet liegt, die es aber nur ventral und

[1] Arbeiten aus dem Zool. Institut Würzburg. Bd. V. 1882.

[2] Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883.

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

seitlich, nicht auch dorsal umschließt (Fig. 12). Von dieser Zellmasse, die bald mit dem eingewanderten Ektoderm verschmilzt, wachsen

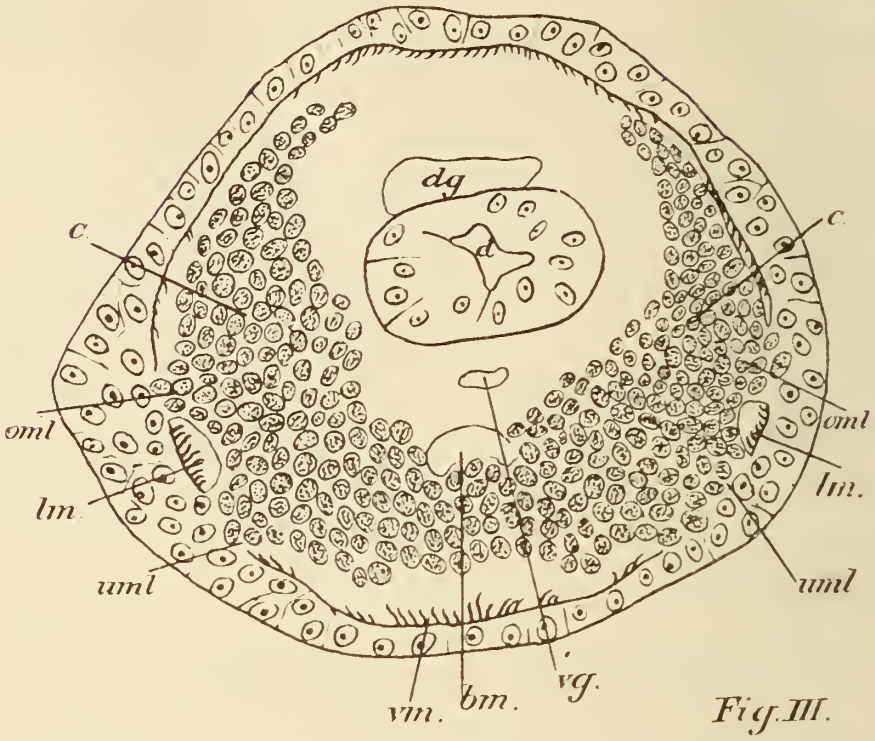


Fig. III.

nun, vom Ektoderm her stets durch Material unterstützt, zwei Stränge dorsalwärts und vereinigen sich über dem Darm zum oberen Schlund-

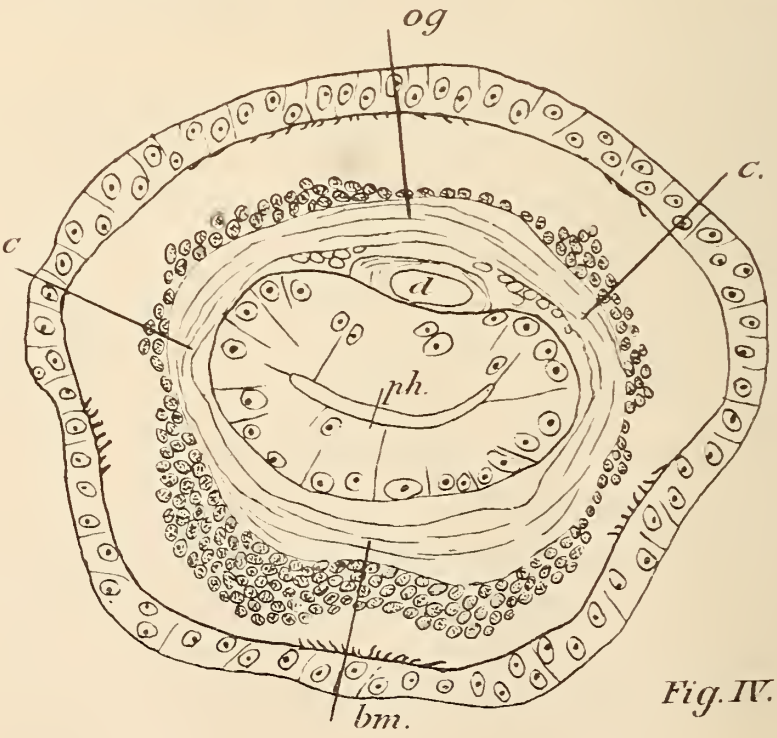


Fig. IV.

ganglion. Die Anfangs rein zelligen Gebilde bekommen bald die typische Nervenfaserstruktur (Textfig. III und IV).

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

In Folgendem kann ich jedoch der Ansicht v. Bock's nicht beipflichten. Die Bilder, die der Autor von den Vorgängen giebt, sind geeignet, unrichtige Vorstellungen aufkommen zu lassen. Man vergleiche seine Fig. 1—9 auf Taf. VI mit meinen Abbildungen in Fig. 11, 12, 13 und Textfig. III. Ganglienknoten und Kommissuren bilden gewaltige Zellmassen, die das Innere des Thieres fast erfüllen. Auf den Abbildungen v. Bock's erscheinen sie als zarte dünne Zellstränge von etwa drei Zellen Dicke. Es bleibt hier kaum eine andere Annahme, als dass v. Bock's Präparate in Folge von Sublimatkonservirung geschrumpft waren.

In Folge dessen, und der hierdurch bedingten Verschiedenheit unserer Präparate stellt sich der Vorgang bei mir in manchen Einzelheiten einfacher dar, als bei v. Bock. Die »Stützstränge«, die nach seiner Angabe »von dem der Peripherie anliegenden Gewebestrang« (Kommissur) »in radiärer Richtung zum Darme wachsen«, schwinden bei der weiteren Entwicklung zwar wieder, aber nicht in dem Sinne, dass sie sich rückbilden, wie doch wohl v. Bock meint, sondern sie gehen in die immer dicker werdenden Kommissuren über und werden von ihnen aufgenommen, die schließlich selbst fast bis zum Darme reichen. Der schmale Zwischenraum zwischen ihnen und dem Darm wird von Mesoderm erfüllt, das auf der Zeichnung der Übersichtlichkeit wegen fortgelassen wurde.

Ferner sagt v. Bock: Die Anlage des oberen Schlundganglions besteht in einer »spindelförmigen« Verdickung der Kommissuren. »Die Entstehung dieser Anlagen scheint in keinem festen Verhältnis zur Längenentwicklung der jungen Schlundkommissuren zu stehen. Bald bilden letztere, schon während sie ganz jung sind, am freien Ende die erwähnten Verdickungen, bald erst wenn sie schon hoch hinauf gewachsen sind.« Eine solche Unregelmäßigkeit der Anlage ist vielleicht möglich, doch wurde sie von mir niemals bemerkt. Ich fand, dass sich die zelligen Kommissuren ohne Verdickung über dem Darm und dorsalen Blutgefäß vereinigen. Sie weisen dabei schon eine schwache Faserstruktur auf (Fig. 11). Nun erst beginnt sich das Organ zu verdicken. Fig. 2 und 3 (cf. auch die Figurenerklärung) zeigen solche Stadien, auf denen die dorsale Verbindung der Kommissuren zwar hergestellt, aber noch recht schwach ist, während wir auf Fig. 4, 5 und 6 das obere Schlundganglion bereits zu ansehnlicher Größe angewachsen und von vielen Ganglienzellen umlagert sehen.

Überraschend wirkt die Bemerkung v. Bock's: »indem die Kommissuren offenbar die Tendenz zeigen, aus dem geknickten Verlauf,

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

zu dem sie dadurch genöthigt waren, dass sie den Seitenmuskel außerhalb umgriffen, in eine rundere Form überzugehen, also sich zu verkürzen, drängen sie den Seitenmuskel nach innen, welcher nun an dieser Stelle ganz degenerirt und zerfällt, und die beiden Muskellücken jeder Seite vereinigen sich (Taf. VI, Fig. 8 und 9)«.

Obwohl meine Untersuchungen dieser Verhältnisse nicht so eingehende waren, wie die bezüglich der Neubildung des Darmkanals, auf die ich mein Hauptaugenmerk richtete, glaube ich doch aussprechen zu dürfen, dass ein solcher Vorgang, wie ihn v. Bock hier schildert, dem thatsächlichen Verhalten nicht entspricht. Ich habe von all diesem nichts so zu deuten vermocht, wie v. Bock. Es schien mir undenkbar, dass die Kommissur um den Lateralmuskel herumgehen sollte.

So legte ich der Frage zunächst keine Wichtigkeit bei. Gegen den Abschluss meiner Untersuchungen veranlasste mich jedoch die Sicherheit, mit der v. Bock seine Angaben macht, dazu, von Neuem meine Präparate daraufhin durchzusuchen, ob nicht doch ein Umgreifen des Lateralmuskels von Seiten der Kommissur stattfände. Zu meiner Überraschung fand ich jetzt, dass eine Anzahl von Querschnittserien an den betreffenden Schnitten thatsächlich dieses Verhalten zeigen. Der Lateralmuskel lag innerhalb der Kommissur!

Nach langem vergeblichen Bemühen, diese Lage zu verstehen, begann ich ganz genau zu prüfen, ob dieses Verhalten nicht nur ein scheinbares sein könne. Ich glaube die Erklärung dafür auch thatsächlich gefunden zu haben:

Es wurde bereits gesagt, dass sich an der Durchschnürungsstelle die Epidermis einsenkt (s. Textfig. II). Mit ihr thut es auch die subepitheliale Längsmuskulatur, also auch der Lateralmuskel. In späteren Stadien, wenn die Einsenkung bereits tief und weit vorgeschritten ist, findet man, dass die Epidermis fast im rechten Winkel eingeknickt ist, eben so der Lateralmuskel. Auf Querschnitten muss also diese eingesenkte Epidermis mit dem darunter liegenden Muskel, annähernd längs getroffen werden; letzterer kontrahirt sich beim Konserviren besonders stark, nnd hebt sich so noch etwas von der Epidermis ab (s. Fig. 5 und 6, Taf. VI).

Schon jetzt wird man zugeben müssen, dass es leicht möglich ist auf Querschnitten den Lateralmuskel innerhalb der Kommissur anzutreffen, aus obigen Gründen.

Dass dies Phänomen aber seine Ursache nur in einer falschen Deutung des Schnittes (man beurtheilt ihn als Querschnitt, während

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

man ihn z. Th. als Längsschnitt aufzufassen hat) haben kann, wird uns durch folgende Beobachtung zur Gewissheit.

Ich fand nämlich, dass Lateralmuskel und Kommissur nie auf gleicher Höhe in dem Schnitte lagen. Ich musste den Tubus stets etwas senken resp. heben, um z. B. den Muskel klar und scharf im Gesichtsfeld zu haben, nachdem ich vorher die Kommissur scharf eingestellt hatte. Schon das machte mich aufmerksam. Dann fand ich, dass die Kommissur in der Höhe, wo der Lateralmuskel lag, abbrach, d. h. also, aus der Schnittebene fiel. Also immer nur an Schnitten, auf denen die Kommissur nicht ganz längs getroffen war (nur äußerst selten wird das gelingen), war zu beobachten, dass der Lateralmuskel innerhalb der Kommissur lag. Unter meinen Querschnitten fand ich einen, der die ganze Kommissur zeigte (nur dorsal fiel ein Stückchen aus der Ebene). Hier sah man nun deutlich, dass der Lateralmuskel nicht innerhalb der Kommissur lag, somit auch nicht von dieser umwachsen war.

Alle anderen Querschnitte waren entweder nicht ganz genau quer gerichtet, oder es hatten sich die Organe, besonders der mit der Epidermiseinsenkung eingewachsene Lateralmuskel, bei der Konservirung verschoben. So konnte er auf Querschnitten ungefähr in gleicher Ebene mit der Kommissur zu finden sein. Dass er natürlich dem Centrum des Schnittes näher liegt, als die Kommissur, wird jetzt, wenn wir stets an die Einschnürung denken, nicht mehr Wunder nehmen.

Erwähnen muss ich noch einen Widerspruch, der sich in den Fig. 5 und 7, Taf. VI, bei v. Bock zeigt. Auf diesen Querschnittsbildern sieht man auf jeder Seite einen Zellstrang, der von der unteren Muskellücke radiär zum Darme läuft. v. Bock thut ihrer im Text nicht Erwähnung, als wären sie die bekannten Stützstränge. Die können sie aber nicht sein, denn sie stehen mit den Zellen des Darmes völlig in Verbindung. Eine Abgrenzung gegen den Darm besteht nicht. Wir haben es hier sicher mit einem Querschnitt zu thun, der etwa meiner Fig. 14 entspricht. Durch etwas schräge Schnittrichtung sind die zwei Pharynxdivertikel, denn um solche handelt es sich, unzweifelhaft längs getroffen, und wir sehen sie bereits in Verbindung mit dem Ektoderm. v. Bock muss dies nicht erkannt haben, da man solche Bilder nicht allzu oft und nur bei schräger Schnittrichtung antrifft, sonst hätte er es nicht versucht, an diesem alten Stadium, an dem die Regeneration des oberen Schlundganglions bereits abgeschlossen ist, nachzuweisen, dass es sich eben anlegt. Durch die schräge Schnittrichtung (von ventral vorn nach dorsal hinten) traf er jedoch das obere

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

Schlundganglion selbst nicht mehr, und musste wohl so zu der Annahme gekommen sein, es handle sich um eine noch junge Anlage. Kurz: Fig. 5 und 7 sind überhaupt zu alt, um über die Regeneration des Nervensystems noch etwas zeigen zu können, denn nach v. Bock's und meinen übereinstimmenden Befunden ist letztere bereits fast abgeschlossen, d. h. es haben sich die Kommissuren bereits dorsal vereinigt, ehe in der ventralen Darmwand eine erhebliche Verdickung als Beginn der Pharynxbildung aufgetreten ist; auf den zwei genannten Figuren v. Bock's ist er aber bereits fast fertig gebildet.

Auch die Regeneration des Bauchmarks in der Rumpfzone, sowie sein Längenwachsthum, wozu es durch das beständige Wachsen des Zooids gezwungen ist, wird ermöglicht durch Einwanderung von Ektodermzellen, oberhalb und unterhalb der Lateralmuskeln, wie in der Kopfzone. Zugleich betheiligen sich auch die Ganglienknoten, indem sich ihre Zellen stark theilen, an diesen Neubildungen.

Die Bildung der Endpartie des Bauchmarks am Hinterende des vorderen Theilthieres geschieht erst nach der Trennung der Zooide. Zu diesem Zweck verschmilzt der letzte Ganglienknoten mit dem Körperepithel, dessen Basalmembran eine Strecke weit gelöst wird, an zwei Stellen, nämlich den beiden unteren Muskellücken. Dann kann man eine reihenweise Anordnung der Ganglienzellen beobachten, in deren Richtung die Fasersubstanz des Bauchmarks zu Nervenästen auswächst, offenbar, indem sich das Protoplasma der Ganglienzellen in diesem Sinne umwandelt.

So sehen wir, wie auch hier das Ektoderm sich in gleicher Weise an der Bildung der nervösen Organe betheiligt, wie in der Kopfzone an der Bildung der Kommissuren und des oberen Schlundganglions, indem es Zellen einwandern lässt, und so das Material zu den Neubildungen liefert. Unterstützt wird es hier wie dort von der Ganglienkette des Bauchmarks, deren Zellen sich lebhaft theilen.

Die Neubildung des Darmkanals.

Betreffs der Neubildungen des Darmes stimmen meine Untersuchungen mit denen v. Bock's im Princip überein. v. Bock hat es zum ersten Male ausgesprochen, dass bei der natürlichen Theilung von *Chaetogaster* der neue Pharynx des Thieres sich vom Entoderm, also vom Darm aus bildet. Er trat damit den Befunden Semper's und Vejdovský's entgegen, welche Beide behaupteten, dass der neugebildete Pharynx ektodermaler Natur sei. Der Autor widerlegt die

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

Angaben der beiden letztgenannten Forscher ausführlich. Ich verweise diesbezüglich auf die Seiten 128—131 seiner Arbeit.

Wie bereits erwähnt, fand auch ich, wie v. Bock, dass der neue Pharynx vom Darm aus gebildet wird. Es war so eine erfreuliche Übereinstimmung in der grundlegenden Frage festzustellen. In den Einzelheiten jedoch, und theilweise doch sehr wichtigen, wird das Ergebnis meiner Untersuchungen beträchtlich abweichen.

v. Bock's Technik war wohl für die genaue Feststellung dieses so komplicirten Vorganges nicht ausreichend. Er schnitt 10 μ dick, zu dick um bei der Kleinheit des Objekts und den dichtgedrängten »unentwirrbaren« Zellmassen klare Bilder zu erlangen. Auch konnte hierzu die Färbung mit Boraxkarmin und Hämatoxylin, die ja reine Kernfarbstoffe sind, wenig beitragen.

Die Heidenhain'sche Eisen-Hämatoxylinmethode, die ich anwandte, ist dagegen wohl geeignet, an genügend dünnen Schnitten (etwa 5 μ) die Zellgrenzen mustergültig hervorzuheben. Es gelang mir so, stets unzweifelhafte, scharf abgegrenzte Bilder zu erlangen.

Eine Hauptquelle mancher Irrthümer v. Bock's liegt ferner, wie ich glaube, darin, dass er mit Sublimat konservirte. Ich erzielte damit durchweg ungünstige Resultate, im Vergleich zu denen, die die Konservirung mit Hermann'scher Lösung ergab. Die außerordentlich zarten Gewebe des *Chaetogaster* vertragen nach meinen Erfahrungen die zu starken Quellungen führende Sublimatlösung nicht, und es treten mannigfache Veränderungen des Objekts auf. Die Bilder v. Bock's erwecken jedenfalls den Eindruck, als ob sie nach geschrumpften Präparaten gezeichnet sind, da er sie, wie er besonders hervorhebt, nicht schematisirte. Dass aber normale Schnitte durch eine Knospungszone von *Chaetogaster* nicht so übersichtlich und schön geordnet aussehen, das wird mir Jeder bestätigen, der dieses Objekt studirte[1].

Ferner fällt sogleich der Mangel an sagittalen Schnitten in seinen Tafeln auf. Nur an ihnen kann man zu einer richtigen Vorstellung von den Verhältnissen bei der Neubildung des Darmes gelangen. Querschnitte, die allerdings für das Studium der Regeneration des Nervensystems maßgebend sind, können nur im Anschluss an sagittale Schnitte zur Beleuchtung einzelner Verhältnisse dienen.

[1] v. Bock sagt p. 107: »Semper klagt mit Recht darüber, dass die Vorgänge bei der Regeneration von *Chaetogaster* sich in so stürmischer Weise abspielen«, dass im Innern der Knospungszone die Elemente sich so drängen, so unabgegrenzte, unentwirrbare Massen bilden .... etc.

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

Von den vier sagittalen Schnitten, die v. Bock abbildet, sind meines Erachtens noch drei missverständlich aufgefasst, wie ich später durch Vergleich mit entsprechend alten Schnitten meiner Tafeln darzuthun gedenke.

Ich hoffe also nun auch einen Beweis zu bringen, dass der neue Vorderdarm entodermaler Natur ist, den v. Bock meiner Ansicht nach in seiner Darstellung nicht erbracht hat.

Man muss auf ganzen Quer- und Sagittalschnitten zeigen, wie der Pharynx aus der ventralen Darmwand allmählich hervorwächst, bis er die Epidermis erreicht. Darmquerschnitte für sich sind immer anfechtbar, denn oft lassen sich an alten Stadien Stellen zeigen, die für sich ganz den Eindruck erwecken, als handle es sich um eine noch junge Neubildung, und nur die ganze Serie belehrt über das Alter des Regenerats. Wer also zweifeln will, kann hier leicht Anlass finden.

Die Neubildung des Pharynx beginnt damit, dass die basalen Zellen der ventralen Darmwand — nicht das Epithel — sich zu theilen beginnen (Fig. 1). Die ventrale Darmwand verdickt sich auf diese Weise eine Strecke weit, nicht nur »an einer kleinen Stelle«, wie v. Bock angiebt. Am vorderen Ende der verdickten Partie löst sich aber die Basalmembran des Darmes, und die Zellen wuchern in die Leibeshöhle hinein, einen schräg nach vorn und unten gerichteten Zellstrang bildend, der zunächst noch ohne Lumen ist (Fig. 1, 2, 11, 12). Die Zellwucherung bleibt auch nicht nur auf die ventrale Partie der Darmwand beschränkt, sondern erstreckt sich auch seitlich, umgreift also den Darm halbmondförmig (Fig. 11). Es scheint mir sogar, dass die ersten Zelltheilungen etwas lateral auftreten. Jedenfalls können Fig. 11 und eine Anzahl anderer von mir beobachteter Querschnittbilder dafür sprechen. Die Verdickung träte demnach seitlich in der Darmwand auf, und schlösse sich erst ventral in Folge zunehmenden Wachsthums.

Der Ausdruck »die Darmwand verdickt sich« lässt leicht die Vorstellung aufkommen, als nehme dadurch der Umfang des ganzen Darmes zu. Keineswegs. Er bleibt der gleiche, denn die Verdickung geht nach innen, indem die neu entstehenden Zellen das über ihnen liegende Darmepithel vor sich her schieben, und in das Lumen hineindrängen. So aus dem Zusammenhange gelöst, stirbt es bald ab (Fig. 3, 5, 11). In den mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten differenzirt es sich vorzüglich von den jungen neuen Zellen.

Später, wenn der neue Pharynx immer mehr an Umfang und

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

Ausdehnung zunimmt, zerfällt der alte Darm gänzlich (Fig. 14), und zwar auf der ganzen Strecke, die der neue Vorderdarm einnimmt. v. Bock erwähnt diese Thatsache nicht, auch auf seinen Figuren tritt sie nicht zu Tage. Schon hier möchte ich daher im Voraus auf Folgendes hinweisen. Entgegen der irrigen Annahme v. Bock's, die dorsale Wand des alten Darmes bilde — zum Theil — die dorsale Wand des Pharynx, während diese selbst aus einander weichen und so verschwinden soll. Die Anlage des neuen Vorderdarmes leitet den Zerfall der Elemente des alten Darmes ein, je mehr der neue Pharynx wächst, um so mehr zerfallen die Darmzellen. Hat der neue Vorderdarm die Epidermis erreicht, so ist der alte Darm völlig funktionsunfähig (Fig. 4—6 und Fig. 14). Also der ganze Pharynx des Tochterthieres muss aus der Verdickung der ventralen Darmwand (eben der ersten Anlage des neuen Pharynx) hervorgehen. Eine Betheiligung des alten Darmes ist völlig ausgeschlossen. Von den hierher gehörigen Abbildungen v. Bock's (Taf. VIII, Fig. 47, 48, 49) ist Fig. 48, die das Auseinanderweichen der dorsalen Pharynxwand zeigt, mir nicht verständlich. Hier hat unzweifelhaft die Schrumpfung erst das Auseinanderweichen bewirkt. Die hier abgebildeten fünf Querschnitte (Textfig. V—IX) bilden eine Serie. Ihr Alter entspricht ungefähr dem der Serie, aus der ich drei Sagittalschnitte in Fig. 4—6 abbildete. Die Reihenfolge der Schnitte geht von hinten nach vorn. Textfig. V und VI würden den Fig. 47 und 48 v. Bock's ziemlich genau entsprechen. Es geht aus ihnen wohl unzweideutig hervor, dass hier ein Auseinanderweichen der dorsalen Pharynxwand nicht angenommen werden kann. Der darüber liegende alte Darm (*d*) ist ja auch völlig funktionsunfähig; auf manchen Schnitten ist nicht einmal mehr ein Zellkern in ihm zu erkennen; wie kann er also in ein neugebildetes Gewebe eingeschaltet werden!

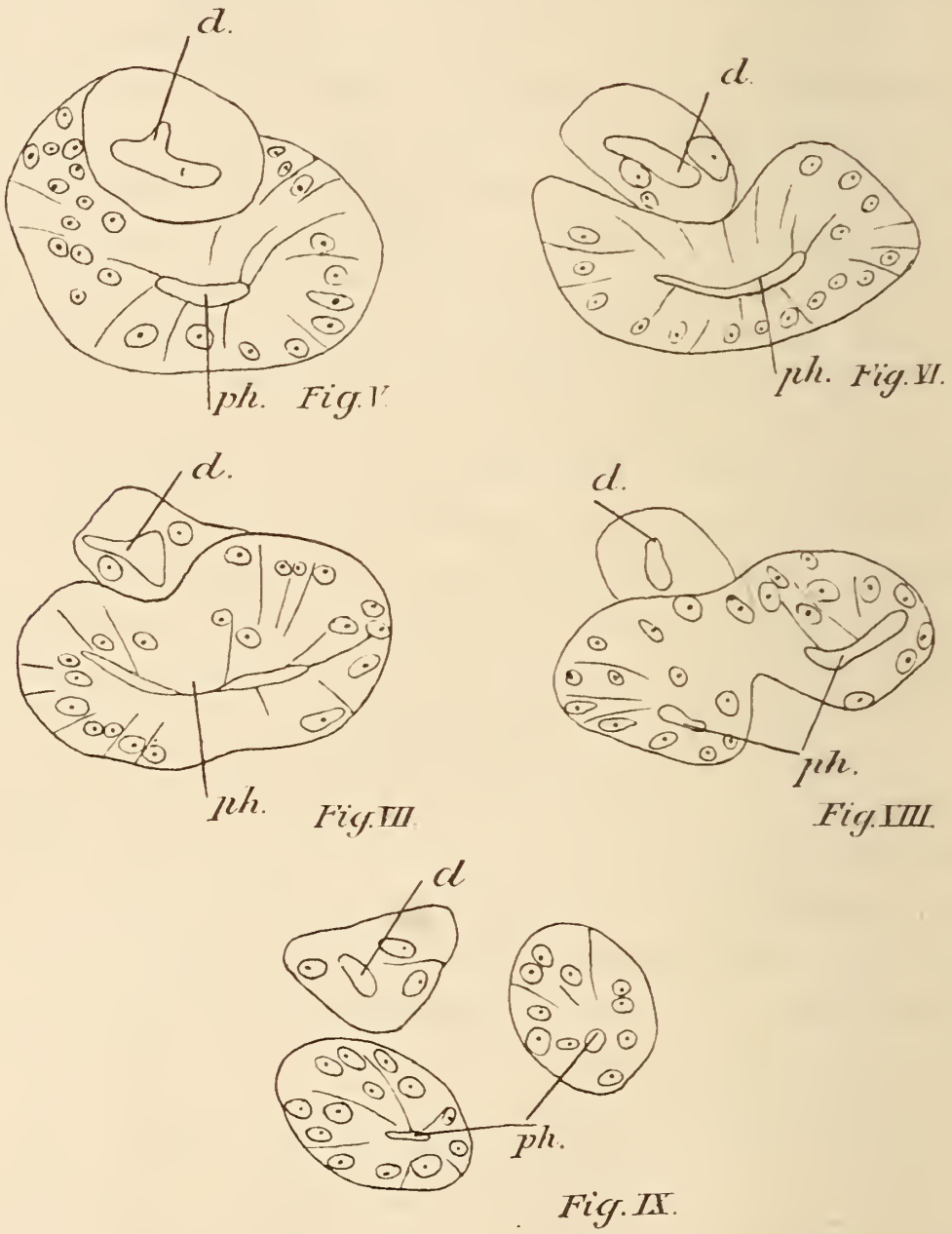
In die Leibeshöhle hinein wächst nun der Pharynx, der gegen seine Umgebung stets gut abgegrenzt ist, indem er das ventrale Blutgefäß zur Seite drängt (Fig. 12 und 13), bis er auf das Bauchmark stößt, das ihn zwingt, sich zu gabeln (Fig. 13). So erreicht der neue Vorderdarm Anfangs nur in zwei Ästen (Divertikeln) das Körperepithel; die Mundöffnung wird also paarig angelegt (Fig. 4—6). Bedingt wird dieses Verhalten einzig durch das Bauchmark.

Eine Querschnittreihe durch ein solches Stadium, wie es Fig. 4—6 zeigen, bilden die Textfig. V—IX, die nach ein und derselben Serie gezeichnet wurden. Textfig. V und VI gehen noch durch den unpaaren Theil des neuen Pharynx, Textfig. VII und VIII liegen an der Grenze,

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

wo sich die Divertikel abzweigen, Textfig. IX trifft nur noch diese. Der darüber liegende alte Darm lässt nur selten Zellen und Zellgrenzen in sich erkennen.

Noch bevor die Körperoberfläche erreicht ist, tritt in dem neuen Pharynx ein spaltförmiges Lumen auf, das Anfangs senkrecht steht



(Fig. 15), doch bald, sowie der neue Pharynx seine zwei Divertikel rechts und links vom Bauchmark ausschickt, sich im unpaaren Theil des Pharynx quer stellt, entsprechend der Halbmondform (Textfig. V bis VII) und sich auch in die Divertikel hinein erstreckt.

Betreffs des Ursprungs des Lumens glaube ich, wie v. Bock, dass es als eine Aussackung des Darmlumens aufzufassen ist. Dafür spricht schon die Anfangs senkrechte Stellung des Lumens.

Das Darmlumen zeigt sich auf Querschnitten gewöhnlich oval, mit

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

dem größten Durchmesser in der Horizontallinie (Fig. 12); an der Stelle jedoch, wo sich die ventrale Darmwand zur Pharynxanlage zu verdicken beginnt, stellt es sich senkrecht (Fig. 11 und 15), und es gelingt auch bisweilen zu zeigen, wie ein Spalt vom alten Darmlumen in den Pharynx hineinzieht (Fig. 16). Sobald die Aussackung aufgetreten ist, schließt sie sich aber auch gleich wieder gegen das Darmlumen ab, damit, wie v. Bock richtig bemerkt, keine Nahrungspartikel in das Lumen des noch unfertigen neuen Pharynx gelangen.

Nun habe ich noch einer Beobachtung v. Bock's zu gedenken, die ich für unrichtig halte. Vom Ektoderm her sollen nämlich den beiden Pharynxästen (Divertikeln) je eine kleine Ektodermeinstülpung entgegenwachsen. Diese habe ich nie gefunden.

Es ist mir aber möglich, zu erklären, wie die Verschiedenheit der Auffassung zwischen uns zu verstehen ist. Man vergleiche meine Fig. 14 mit v. Bock's Fig. 9, Taf. VI und Fig. 46, Taf. VIII. Auf allen findet sich eine Einknickung in der äußeren Linie des Ektoderms, die v. Bock als Einstülpung und künftige Mundöffnung anspricht. Sie hat jedoch mit der Mundöffnung nichts zu thun. Ihre Entstehung lässt sich jedoch unschwer verstehen, wenn man in Betracht zieht, dass eine solche Einknickung in dem äußeren Kontour der Epidermis sich zeigen muss, wenn der Schnitt (— auch ein genau senkrechter giebt hier keine Sicherheit —) über die Durchschnürungslinie hinüber geht, und so die Epidermis jenseits der Einschnürungslinie (also in der Rumpfzone) anschneidet. Da nun aber die Ausmündung der Pharynxschenkel hart an der Grenze zwischen Kopf- und Rumpfzone liegt, so ist es gar nicht zu vermeiden, öfter solche Bilder zu erlangen[1].

Eine Einknickung ist nun aber immer noch keine Einstülpung; dies muss man ferner bedenken, wenn die erste Erklärung auf Zweifel stoßen sollte. Da müsste sich die ganze Epidermis einfalten. Doch wenn sie in der That eine Einstülpung wäre, so muss sie sich auf den folgenden Schnitten zeigen lassen, aber — das ist das Entscheidende — noch ohne Zusammenhang mit den Pharynxschenkeln. v. Bock bildet nun auch eine solche Serie ab (Fig. 43—46, Taf. VIII), doch ist diese nicht beweisend. Die »solide Zellmasse«, die auf Fig. 44 Pharynxlumen von der Ektodermeinstülpung trennen soll, ist nichts Anderes, als ein Abschnitt des Pharynxschenkels,

[1] Ich habe an einem Modell eines sich durchschnürenden Wurmes, das ich mir leicht verfertigte, und durch das ich dann einen Schnitt in der angegebenen, etwas schrägen Richtung legte, mich von der Richtigkeit meiner Überlegung überzeugt.

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

dessen Lumen sich hier schloss, wie man es oft findet, dass das Lumen auf einem Schnitte fehlt, während es auf dem vorhergehenden und dem folgenden deutlich zu beobachten ist. Die Zellmasse ist sonst so gut abgegrenzt und gleicht in Umfang und Form ganz dem Pharynxschenkel einerseits (Fig. 43) und der vermeintlichen Ektodermeinstülpung andererseits (Fig. 45). Es liegt hier unzweifelhaft ein kontinuirlicher Zellstrang zwischen Darm und Epidermis vor, dessen Lumen aber an einer Stelle (Fig. 44) stark komprimirt und desshalb nur schwer sichtbar zu machen ist. Das Lumen schließt sich eben, wie gesagt, öfters an einzelnen Stellen, oft auch in der ganzen Länge des Pharynxschenkels, und zwar so eng, dass es einer vorzüglichen Differenzirung und einer Immersion bedarf, um es zu entdecken; bisweilen ist dies überhaupt unmöglich. v. Bock hat somit meiner Ansicht nach die Existenz einer Ektodermeinstülpung nicht nachgewiesen, d. h. sie ohne Zusammenhang mit den Pharynxschenkeln zur Anschauung gebracht.

Wie wenig sich auch nach v. Bock sagen lässt, wo die Bezeichnung Ektodermeinstülpung, wo Pharynxschenkel anzuwenden ist, zeigen die Figg. VII, 36 und 37. Auf Fig. 36 heißt Pharynxlumen, was auf Fig. 37 Ektodermeinstülpung genannt wird. Einen Unterschied vermag ich hier nicht zu entdecken.

Wir hätten nun noch zu verstehen zu suchen, wie aus der paarig angelegten Mundöffnung die unpaare entsteht. Auch hierüber halte ich v. Bock's Angaben für nicht genau genug. Er sagt: »Die paarigen Schlundöffnungen rücken zusammen, indem ihr Außenrand bedeutend stärker wächst, als ihr Innenrand, und drängen dadurch die zwischen ihnen liegende Partie der Epidermis sammt Ventralmuskel und Bauchmark in die Höhe. Gleichzeitig aber wachsen die beiden Schenkel des Schlundes, da, wo sie vom unpaaren Pharynx abgehen, entsprechend dem schon oben (p. 124) erwähnten Breitenwachsthum des letzteren immer mehr zusammen, umgreifen die in die Höhe geschobene ventrale Gewebepartie (sammt Bauchmark) und vereinigen sich unter ihr mit den zusammenrückenden ektodermalen Mündungen. So entsteht der unpaare Mund.«

Wie können die paarigen Schlundöffnungen zusammenrücken, wenn ihr Außenrand stärker wächst als ihr Innenrand? Die paarigen Schlundöffnungen rücken auch gar nicht zusammen, sondern der unpaare Mund ist ungefähr so breit, als die paarigen Schlundöffnungen von einander entfernt sind. Später freilich verengt sich das Lumen beträchtlich.

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

Ferner ist die Beobachtung irrthümlich, dass das Bauchmark mit dem Ventralmuskel in die Höhe gedrängt und umwachsen würde, und in das Lumen des neuen Pharynx gelange. Der neue Schlund geht nämlich nicht durch die genannten Gewebe, sondern über sie und vor ihnen hinweg zur Epidermis an einer Stelle, wo Bauchmark und Ventralmuskel in Folge der fortgeschrittenen Durchschnürung bereits der Resorption verfallen sind (Fig. 4—6). Da dies jedoch erst eintritt, wenn der Durchschnürungsprocess ziemlich weit vorgeschritten ist, so sieht sich eben der neue, zur Epidermis vordringende Pharynx gezwungen, zunächst seitlich, neben dem Bauchmark seinen Weg zu nehmen, um erst später, wenn eben das Bauchmark dort geschwunden ist, in der Mitte nachzuwachsen. Dies geschieht nun so, dass der unpaare Theil des Pharynx weiter vordringt, und so die beiden Schenkel zur Verschmelzung bringt, indem immer mehr von ihnen in den unpaaren Theil des Pharynx übergeht, dieser also um so viel wächst, als die paarigen Schenkel an Länge abnehmen. Die Schenkel, auch noch im Wachsen begriffen, erleichtern ihrerseits durch Verbreiterung nach der Medianlinie zu den Vorgang. Mit dem hierdurch gegebenen Schwinden der paarigen Divertikel wird auch ihr paariges Lumen zu dem unpaaren spaltförmigen Lumen der neugebildeten Mundbucht.

Das was nun v. Bock im Darmlumen liegen sah, halte ich für das abgestorbene, durch die Pharynxwucherung losgelöste Epithel der ventralen Darmwand (Fig. 3, 4—6 [*de*], 14). Täuschen können hier auch Schnitte, auf denen eine zufällige Wölbung der Wand des Pharynx angeschnitten wurde. Man sieht dann eine Gewebepartie frei im Lumen liegen, wie ich es auch beobachten konnte, die folgenden Schnitte bei lückenlosen Serien belehren jedoch bereits über die Natur dieses Anfangs allerdings überraschenden Gebildes. v. Bock's und meine Auffassung von dem Entstehen des unpaaren Mundes aus der paarigen Anlage sind also in folgendem Punkte grundsätzlich verschieden. v. Bock meint, die nothwendige Durchtrennung des Bauchmarks und Ventralmuskels, sowie der ganzen ventralen Gewebepartien erfolge durch Umwachsung von Seiten des neuen Pharynx. Meine Ansicht geht dahin, dass das immer tiefer schnürende Epithel die Resorption der genannten Organe bewirkt, so dass der neue Pharynx den Weg frei findet, der anfänglich, als das Bauchmark noch intakt war, verlegt war, wesshalb der junge Pharynx seitlich die Epidermis zu erreichen suchen musste. Fig. 52 und 53 auf Taf. VIII v. Bock's vermag ich auf Grund der von mir erhaltenen Befunde nicht zu erklären.

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

v. Bock erwähnt nun noch eine Ektodermfalte, die zur Zeit der Bildung der unpaaren Mundöffnung sich anlegen soll, mit folgenden Worten: »Ferner wächst aus einer Partie des Ektoderms an der Ventralseite des Wurmes eine Falte hervor, welche sich wie eine Unterlippe über die ventrale Epidermiseinschnürung herüberlegt, oder diese doch wenigstens erreicht. Sie bildet später den ventralen Rand der Mundöffnung. - Im Grunde dieser Falte liegen dann die zwei ektodermalen Schlundöffnungen.« Taf. VIII, Fig. 41, die ich in Textfig. XI wiedergegeben habe, zeigt diese Falte im sagittalen Längsschnitt. Auch hier vermag ich Bild und Beschreibung nicht in Einklang zu bringen und möchte gleich die Frage einwerfen: in welchem Verhältnis steht diese Falte zu den paarigen Ektodermeinstülpungen? Wie diese, so existirt auch die »Falte« meiner Ansicht nach nicht. Soll man etwa die letzten vier Kerne zu der von v. Bock doch angenommenen Ektodermeinstülpung rechnen, so verschwindet da eine Falte so gut wie ganz. Thut man dies nicht, um letztere zu retten, wo bleibt dann die Ektodermeinstülpung?

Ich meine, v. Bock hat die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm nicht richtig erkannt. Es ist dies durchaus nicht so einfach, wie er meint. Es gelang mir jedoch an einer genügenden Anzahl von Schnitten die Grenze unzweifelhaft festzustellen. Sie liegt, da der gesammte Pharynx entodermal sich bildet, viel weiter nach außen, als sie v. Bock abbildet (Textfig. XII). Ich verweise hier auf meine Fig. 6 und 9. In der Struktur und Form der Zellkerne zeigt sich, so deutlich sonst die Grenze ist, kein nennenswerther Unterschied. Besonders Fig. 9 lässt wohl keinen Zweifel, wo die Grenze zwischen eingefaltetem Ektoderm, und entodermalem Pharynx liegt. Auch dorsal, wo die Vereinigung beider Gewebe noch fehlt, sieht man bereits, dass es nicht zu einer Ektodermeinstülpung kommen kann. Auf dem Endstadium (Fig. 10) bildet allerdings das Ektoderm, das stark gewachsen ist, und sich verdickt hat, den Rand der Mundöffnung. Liegt hier also keine Einstülpung vor? Ich nehme keine an. Hat sich das Ektoderm vor die Mundöffnung gezogen, so ist das hinreichend durch die starken Kontraktionen des Wurmes bei der Konservirung erklärt. Für ausgeschlossen kann es natürlich nicht gehalten werden und möchte ich dies noch ausdrücklich hinzufügen, dass nämlich noch nachträglich, wenn die Verbindung zwischen Entoderm und Ektoderm eingetreten war, im Lauf der Zeit ein allmähliches Hineinwachsen des Ektoderms an der betr. Stelle doch noch stattfindet. Derartiges kann wenigstens aus dem Verhalten des Vorderdarmes bei den von verschiedenen

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

Autoren ausgeführten künstlichen Theilungsversuchen geschlossen werden.

v. Bock sah sich wohl zu der Annahme einer Ektodermfalte genöthigt, da er doch nicht die Mundöffnung nur an ihren beiden lateralen Eckpunkten — wo sich die kleinen Ektodermeinstülpungen befinden — ektodermaler Natur sein lassen konnte. So hat sie auch einen ektodermalen Boden bekommen. Wo ist aber die Decke? Die bleibt entodermal, da sie nach v. Bock von der dorsalen Wand des alten Darmes gebildet werden soll, falls ich ihn recht verstehe!

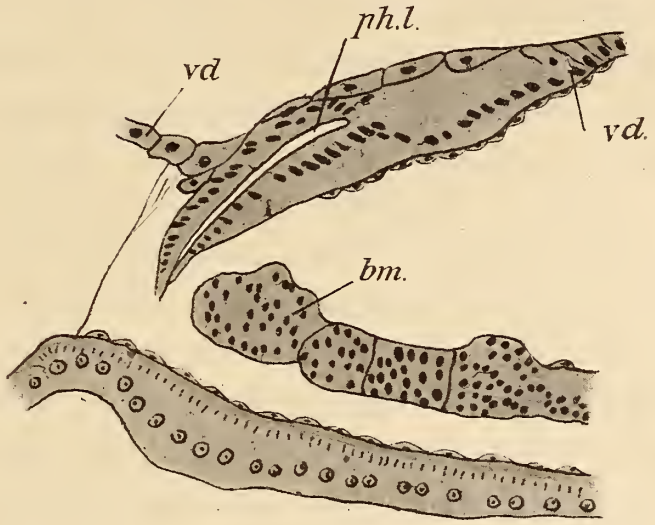


Fig. X.

Überhaupt muss ich noch einmal auf die Frage nach den zwei Ektodermeinstülpungen zurückkommen, da es von grundlegender Bedeutung für den ganzen Regenerationsvorgang ist, ob sie existiren oder fehlen. Man hätte erwarten sollen, dass v. Bock die Ektodermeinstülpungen auch auf sagittalen Schnitten darstellte, auf denen sie recht gut bei etwas schräger Schnittrichtung hätten zu sehen sein müssen; z. B. auf Schnitten, wie sie meine Fig. 4 und 6 wiedergeben. Ich habe meine gesammten besten Schnittserien der entsprechend alten Stadien (etwa 20) sorgfältig und mehrmals nach jener Ektodermeinstülpung durchsucht, jedoch ohne ein positives Resultat. Schließlich führte mich auch noch folgende Überlegung zur klaren Einsicht von der gänzlichen Unmöglichkeit des Vorhandenseins einer Ektodermeinstülpung. Jeder der zwei Pharynx-

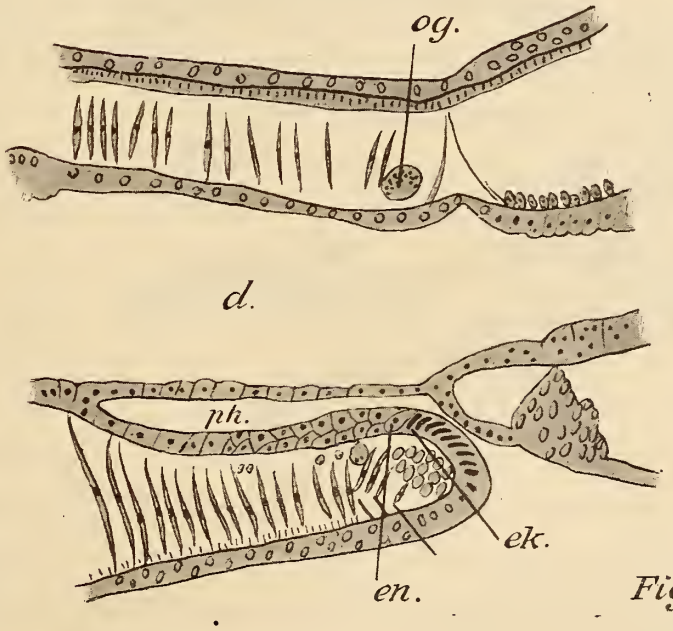


Fig. XI.

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

schenkel erscheint (auf dem Längsschnitt) durch ein spaltförmiges Lumen in eine ventrale und dorsale Hälfte geschieden und eben so die Ektodermeinstülpung, mit der sich ein jeder Pharynxschenkel vereinigt. Der jetzt noch paarige Mund stellt sich also dar als aus zwei Röhren bestehend, die etwas divergirend vom alten Darm nach schräg unten gerichtet zur Epidermis ziehen. Ihre Wandung ist zweierlei Ursprungs. Zwei Drittel etwa entstammen der Verdickungspartie des alten Darmes (Fig. 1 und 2), sind also entodermaler Natur, das dritte Drittel, nahe der Epidermis, war früher die Ektodermeinstülpung. Dieselben Verhältnisse müssen gelten, wenn der Pharynx unpaar geworden ist. Er muss dann ein Rohr darstellen, dessen eines Drittel (eben die jetzt gleichfalls verschmolzenen Ektodermeinstülpungen) ektodermaler Natur ist. Leider zeigt keine Figur der v. Bock'schen Arbeit, eben so wenig auch seine Darstellung, dass, nachdem der entodermale Ursprung des neuen Pharynx von ihm richtig erkannt war, und er dann noch zwei (später zu einer verschmelzenden) Ektodermeinstülpungen annehmen zu müssen glaubte, dass ihn seine Untersuchungen zu diesem eben von mir geschilderten einzig möglichen Resultat geführt haben (cf. Textfig. XII), sonst hätte er sich auch zu folgenden Konsequenzen geführt sehen müssen: Der Wurm reißt nun durch (Fig. 9). Nach v. Bock hat man sich, wie gesagt, das letzte Drittel der (bei mir nur entodermalen) Pharynxschenkel vom Ektoderm gebildet zu denken. Für die ventrale Wand ist das wohl möglich, wiewohl auch hier (in Fig. 9) bei meinem Präparat Ekto- und Entoderm deutlich getrennt waren. Der dorsalen Wand wäre aber dann gleichfalls ein ektodermales Drittel angefügt zu denken (Fig. 9), das nun mit der Pharynxwand dorsal wandert und schließlich mit der Epidermis verwächst; der dorsale Mundrand enthielte also zwischen Entoderm und Ektoderm ein Stückchen ventraler Epidermis eingeschoben. Diese Betrachtung mag zwar widersinnig erscheinen, doch lässt sich ihr wohl nicht Mangel an Folgerichtigkeit nachweisen. Führte sie also zu solchen Ergebnissen, so müsste nothwendig eine ihrer Voraus-

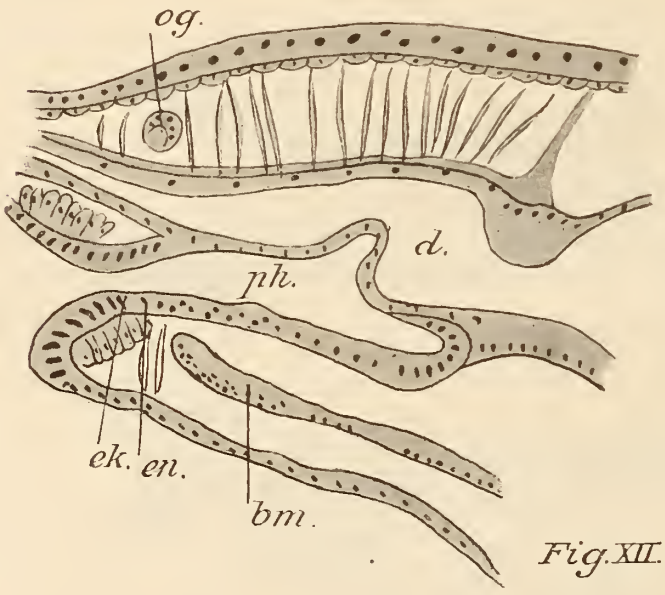


Fig. XII.

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

setzungen — ich meine die Ektodermeinstülpung v. Bock's — unberechtigt sein.

Betrachten wir einige seiner Figuren. Fig. 30 (Textfig. X) ist im Allgemeinen richtig. Sie entspricht etwa meiner Fig. 5. Wir sehen den neuen Pharynx durch ein Lumen der Länge nach gespalten, und können demnach eine dorsale und eine ventrale Wand an ihm unterscheiden, die beide ziemlich dick sind. Sehen wir, wie sie auf den späteren Schnitten v. Bock's erscheinen. In Fig. 41 seiner Arbeit (Textfig. XI) sehen wir die ventrale Pharynxwand bereits mit der Epidermis verschmolzen. Dieser Schnitt entspricht also recht genau meiner Fig. 4 oder 6. Völlig unbegreiflich erscheint es da nun, wie die dorsale Pharynxwand kontinuirlich in die ventrale Darmwand der Rumpfzone übergeht. Hier ist auch überhaupt keine Trennung von Pharynx- und Darmwand zu bemerken, auf die v. Bock sonst mit Recht so großes Gewicht legt (cf. Taf. VIII, Fig. 47 v. Bock's). Wir wissen nicht, ob wir den dünnen Zellstrang, der nur aus einer Lage von Zellen besteht, als dorsale Pharynxwand oder ventrale Wand des alten Darmes anzusprechen haben. Auf Fig. 42 (Textfig. XII) existirt keine dorsale Pharynxwand mehr. Welches nun von den drei Epithelien, die zur Verfügung stehen, die dorsale Pharynxwand zu ersetzen hat, und wie dies geschehen soll, vermag ich nicht anzugeben.

Ich möchte auch hier noch einmal darauf aufmerksam machen, dass nach den Verhältnissen, wie sie Fig. 41 und 42 v. Bock's (Textfig XI. und XII) zeigen, eine Durchwachsung des Bauchmarks und Ventralmuskels durch die Pharynxwand nicht stattfindet.

Wir kehren zur Schilderung des Regenerationsprocesses zurück. Die ventrale Wand des Pharynx ist vollständig mit der Epidermis in Verbindung. Ist dies erreicht, so reißt unter normalen Umständen die dorsale Brücke, die die zwei Zooide noch verband, durch[1], und das selbständige Tochterthier hat nun auch dorsalwärts die Verbindung zwischen der dorsalen Wand des Pharynx und der des Körperepithels zu bewerkstelligen. Dieser Vorgang verläuft ziemlich rasch, indem sowohl die Epidermis weiter einwächst, als auch die dorsale Pharynxwand ihr entgegenstrebt (Fig. 9).

Endlich bricht auch das Pharynxlumen nach dem Darm zu durch, und die dorsale Pharynxwand vereinigt sich rasch mit der dorsalen des alten Darmes (Fig. 10). Das Bild, das der Pharynx in Fig. 10

[1] Bei der Konservirung reißen die Zooide sich schon fast immer früher los in Folge der gewaltsamen Kontraktion.

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

bietet, entspricht nicht dem Aussehen, das derselbe beim ausgewachsenen Thiere zeigt; trotzdem kann kein Zweifel darüber sein, dass wir es hier mit dem Pharynx zu thun haben, nur in noch unfertigem Zustande. Im Übrigen lassen seine Lagebeziehungen zum oberen Schlundganglion und zur radiären Kopfmuskulatur keinen Zweifel über die Identität des hier noch unfertigen Vorderdarmes mit dem späteren Pharynx. Interessant ist, dass die Reste des resorbirten alten Darmes nicht den Körper des Theilthieres, sobald es sich losgelöst hat verlassen (Fig. 9), sondern in ihm bleiben und dort allmählich verschwinden. Auf Fig. 10 sieht man noch letzte Reste des ehemaligen Darmes.

Noch bevor die Regeneration des Kopfes so weit vollendet ist, dass das Theilthier sich ablöst, hat auch die Neubildung der mittleren Darmabschnitte große Fortschritte gemacht. Sie erfolgt lediglich durch Vermehrung und Umbildung der Darmzellen. Auf diese Weise entstehen die zwei Abschnitte des Magendarmes und später der Ösophagus. In seinen Einzelheiten habe ich jedoch den Vorgang nicht verfolgt.

Die Neubildung des Afters erfolgt auf die denkbar einfachste Weise. Es verwächst die Darmwand mit dem Körperepithel, ohne dass dieses sich einsenkte (Fig. 7 und 8). Bereits v. Bock erkannte die rein entodermale Natur des Enddarmes. Jedoch unterließ er es in der Darstellung des Vorgangs darauf hinzuweisen, dass der Enddarm sich anfänglich völlig abschließt (Fig. 5). In diesem Zustand verwächst er mit dem Ektoderm. Erst wenn der in der Kette dahinter folgende Wurm sich losgelöst hat, das Afterende also frei geworden ist, öffnet sich der Enddarm, indem seine Zellen am After aus einander weichen.

Ich glaube, dass sich später weder hier noch am Munde eine irgendwie wesentliche Einsenkung des Ektoderms bildet, doch kann eine solche, d. h. ein späteres allmähliches Hineinwachsen des Ektoderms, aus denselben Gründen wie bei der Neubildung des Vorderdarmes (p. 117), nicht von vorn herein für ausgeschlossen gehalten werden.

Anhangsweise möchte ich eine andere, ebenfalls auf die Vorgänge bei der natürlichen Theilung der Limicolen bezügliche Arbeit besprechen. 1899 erschien eine Untersuchung von Galloway[1] über die ungeschlechtliche Vermehrung bei *Dero vaga*, in der dieser Autor

[1] Observations on non-sexual reproduction in *Dero vaga*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. XXXV. 1899.

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

betreffs der Neubildung des Vorderdarmes zu wesentlich anderen Ergebnissen gelangt, als ich bei *Chaetogaster*, wiewohl *Dero* verwandtschaftlich *Chaetogaster* doch sehr nahe steht, und man daher eine mehr oder minder weitgehende Übereinstimmung hätte vermuthen sollen. Um durch Einfügung der in der That oft recht abweichenden Vorgänge meine durch den Vortrag zweier verschiedener Ansichten schon erschwerte Darstellung nicht noch mehr zu verwirren, bringe ich die Befunde Galloway's und den Vergleich derselben mit meinen, so weit ein solcher sich überhaupt stellen lässt, erst als Anhang.

Übereinstimmend bei unsern Untersuchungen ist der Befund, dass der Vorderdarm vom Darme aus, also vom Entoderm, sich neu bildet. Auch die paarige Anlage, die ja durch das Bauchmark stets bedingt ist, findet sich bei *Dero* (Textfig. XIII). Während jedoch bei *Chaetogaster*

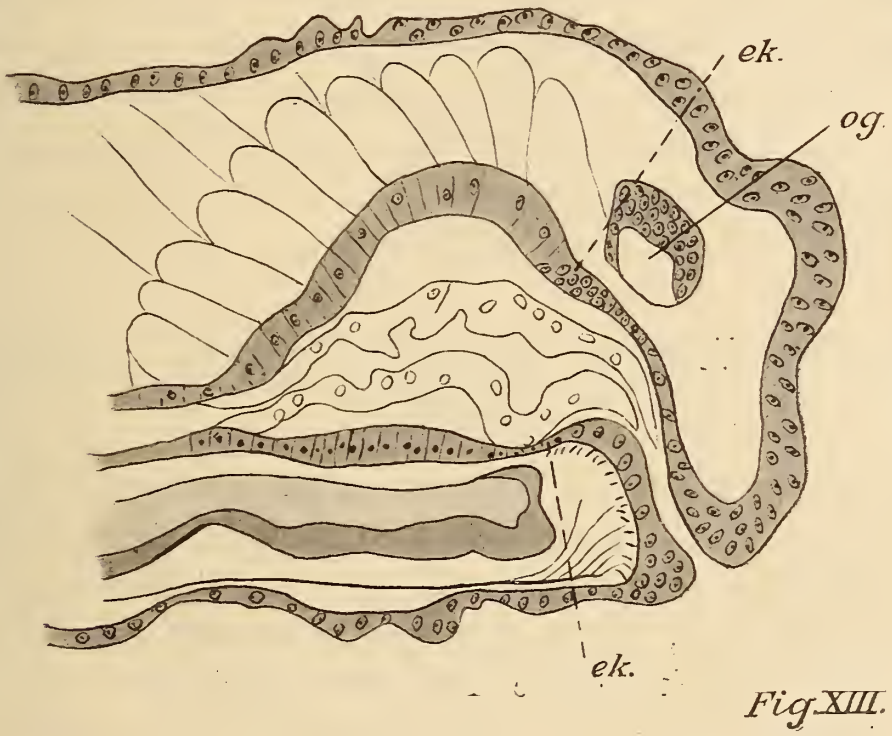


Fig. XIII.

der ganze Pharynx entodermaler Natur ist (die Annahme zweier geringer Ektodermeinstülpungen seitens v. Bock hat sich als irrthümlich erwiesen), finden sich bei *Dero* zwei tiefe Ektodermeinstülpungen. Die paarigen Pharyxnschenkel legen sich, während sie bei *Chaetogaster* bis zur Epidermis gehen, bei *Dero* nur als zwei Vorwölbungen des Darmes an, denen die tiefen Ektodermeinstülpungen entgegenwachsen (auf der Textfig. bis *ek*). Bei *Chaetogaster* liegt ferner der alte, der Resorption verfallene Darm über dem neuen Pharynx, bei *Dero* wird er völlig von ihm umwachsen, liegt also in ihm. Zu bemerken ist, dass die Vereinigung von Entoderm und dem sich einfaltenden Ektoderm erst nach der Trennung der Theilthiere stattfindet.

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

Im Analsegment erreicht der Darm zur Bildung des Afters das Ektoderm erst durch einen wimpernden Auswuchs, eine so einfache Verlöthung zwischen Darm und Körperepitel wie bei *Chaetogaster* scheint hier nicht stattzufinden. Ich erlaube mir nicht, über diese auffallenden Differenzen in der Neubildung des vorderen und hinteren Darmabschnitts ein Urtheil abzugeben, da die Unterschiede hierfür thatsächlich zu weitgehende sind.

Zur Bildung des Gehirns wandern Zellen vom Ektoderm durch den dorsalen Längsmuskel. Die Kommissuren bilden sich von je einer Stelle aus, die zwischen Dorsal- und Seitenmuskel liegt. Von hier wachsen sie nun nach oben zum oberen Schlundganglion, und unten zum Bauchmark. Da die Einwanderung des Ektoderms durch den dorsalen Längsmuskel, nicht wie bei *Chaetogaster* durch die Muskellücke erfolgt, so ist es begreiflich, dass die Kommissuren außerhalb einer Anzahl von Muskelfasern liegen. Dasselbe findet sich am Ventralmuskel, durch den ebenfalls Ektoderm einwandert.

Die beigegebene Textfig. XIII ist eine Kopie aus Galloway's Arbeit.

Marburg, im Juli 1901.

Nachschrift über Versuche, die künstliche Theilung von Chaetogaster betreffend.

Es sei mir gestattet, im Anschluss an die vorstehend mitgetheilten Untersuchungen ein Wort über die Veranlassung hinzuzufügen, aus welchem dieselben unternommen wurden. In Verfolgung der durch v. Wagner, Rievel, Haase und andere Autoren vorgenommenen Versuche über die künstliche Theilung verschiedener Oligochäten sollten bei ein und derselben Art die Vorgänge der natürlichen und künstlichen Theilung, speciell die Neubildung des Darmkanals und Nervensystems verglichen werden. Leider stellten sich dem aber Schwierigkeiten entgegen, die nicht nur dadurch bedingt waren, dass Herr H. Wetzel sich einem anderen Beruf zuwandte und dadurch zu einem rascheren Abschluss seiner Arbeiten genöthigt war, sondern die auch im Objekt selbst lagen.

Die im November und December von Herrn Wetzel an *Chaetogaster* angestellten künstlichen Theilungsversuche litten darunter, dass der Wurm sich zu dieser Zeit in einer Periode der natürlichen Theilung befindet und auch bei solchen Würmern, die anscheinend eine Regenerationszone nicht enthielten, doch an den künstlich getheilten

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

Stücken bald ein weiterer Zerfall eintritt, der eine Kontrolle der Stücke so gut wie unmöglich macht. Die betreffenden Versuche sind im letztvergangenen Spätjahre von Herrn cand. Max Abel wieder aufgenommen worden, doch gelangte er trotz aller darauf verwandten Sorgfalt zu dem gleichen Ergebnis, obwohl er vorher durch Versuche an ähnlichen Objekten, über die er selbst berichten wird, eine große Fertigkeit in der betreffenden Methodik erlangt hatte.

Die um diese Zeit zu erlangenden *Chaetogaster* sind an und für sich recht klein und die größten von ihnen (etwa 4—5 mm) wiesen stets mehrere Knospungszonen auf, sind also für die Zwecke der künstlichen Theilung ungeeignet. Aber auch die kleineren 2 und 3 mm langen Würmer zeigen entweder schon Knospungszonen, oder zerfallen doch nach der vorgenommenen künstlichen Theilung von selbst. Jedenfalls aber lebten die operirten Thiere sowohl nach Wetzel's wie Abel's Erfahrungen nur wenige Tage. Gelang es ausnahmsweise, sie länger am Leben zu erhalten, so trat doch bald eine natürliche Theilung der operirten Stücke ein, womit wieder der Zweck des Versuchs illusorisch wurde, da es unmöglich war, festzustellen, ob es sich um ein durch die künstliche oder natürliche Theilung zu Stande gekommenes Regenerat handelte.

Die Stücke, welche Herr Wetzel trotz aller dieser Schwierigkeiten ziehen konnte und die vor Allem auf das Verhalten des Darmkanals untersucht werden sollten, zeigten offenbar keine normalen Verhältnisse und ließen keine sicheren Schlüsse zu.

Leider ergaben auch die im Frühjahr an größeren *Chaetogaster* wieder aufgenommenen und durch einige Monate von Herrn Wetzel fortgeführten Versuche keine besseren Resultate, obwohl jetzt mit Würmern ohne Knospungszonen experimentirt werden konnte. Die operirten Thiere gingen aus mir nicht ersichtlichen Gründen immer nach wenigen Tagen zu Grunde. Ich halte es trotz dieser vorläufigen Misserfolge für nicht unwahrscheinlich, dass sich die Versuche auch an *Chaetogaster* ausführen lassen. Zunächst war jedenfalls der beabsichtigte Vergleich zwischen der Organbildung bei der künstlichen und natürlichen Theilung nicht möglich, doch wird er sich an diesem oder einem anderen Objekt gewiss noch durchführen lassen. Die vorstehende Arbeit musste sich also mit einer Darstellung der Vorgänge bei der natürlichen Theilung begnügen und da sie für diese das bisher Bekannte ergänzt bezw. besser begründet, dürfte sie nicht ganz unwillkommen sein.

Marburg, im Januar 1902. E. Korschelt.

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

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

a, After;
bm, Bauchmark;
c, Kommissur;
d, Darm;
de, (abgestoßenes) Darmepithel;
dg, dorsales Blutgefäß;
dp, Dissepiment;
dz (dz_1—dz_7), Durchschnürungszone;
ek, Ektoderm;
en, Entoderm;
gk, Ganglienknoten;
lm, Lateralmuskel;
md, Mitteldarm;
oe, Ösophagus;
og, oberes Schlundganglion;
oml, obere Muskellücke;
ph, Pharynx;
phl, Pharynxlumen;
rm, radiäre Kopfmuskeln;
uml, untere Muskellücke;
vd, ventrale Darmwand;
vg, ventrales Blutgefäß;
vm, Ventralmuskel.

Tafel VI und VII.

Alle Tafelfiguren sind mit Zeiss, Immers. 1/12. Oc. 2 gezeichnet.

Figg. 1—6 u. 9—10 sagittale Längsschnitte durch Knospungszonen in Stadien von der ersten Anlage des Pharynx an bis zur völligen Neubildung des Mundes.

Fig. 1. In der ventralen Darmwand erkennt man einen Zellkomplex, der sich gegen die übrigen Zellen, besonders gegen das ganz blasse Epithel durch intensive Färbung auszeichnet; es ist die erste Anlage des neuen Pharynx. Das Epithel hat sich erst ganz wenig eingeschnürt, eben so der Darm; dieser durch die Wirkung des Dissepiments; Rumpf- und Kopfzone sind schwach, aber doch schon deutlich geschieden.

Fig. 2. Der Zellkomplex (neue Pharynxanlage) ist aus der ventralen Darmwand hervorgewachsen, und hat fast das Bauchmark erreicht. Auf diesem Stadium der Mundneubildung sehen wir die Regeneration des Centralnervensystems im Princip beendet, indem sich das obere Schlundganglion bereits angelegt hat. Da Fig. 1 einen nicht völlig lothrechten Schnitt zeigt, so ist ventral nur der Ganglionknoten des Bauchmarks seitlich von diesem, dorsal die Kommissur angeschnitten. Ein oberes Schlundganglion war, wie mich die folgenden Schnitte belehrten, auf diesem Stadium noch nicht angelegt.

Fig. 3. Der Zellkomplex (Pharynxanlage) ist aufs Bauchmark gestoßen, auch ins Darmlumen hinein drängt er, indem er das Darmepithel (*de*) vor sich herschob, das nun abstarb.

Figg. 4—6. Alle drei Schnitte aus einem Wurm. Figg. 4 und 6 seitlich, Fig. 5 median. Rechts und links vom Bauchmark hat die Pharynxanlage das Epithel erreicht, hat sich also gegabelt. Auch auf dem Medianschnitte ist das Bauchmark offenbar unter der Einwirkung des Dissepiments (*dp*) oblitterirt, so dass auch hier dem Weitervorwachsen und der schließlichen Vereinigung des jungen Pharynx mit dem Epithel in der Medianlinie nichts mehr im Wege steht. Die Epidermiseinschnürung ist besonders ventral weit vorgeschritten. Rumpfzone und Kopfzone völlig geschieden. In ersterer hat sich der Darm (wo später sich der After bilden soll abgeschlossen. Abgestorbenes Darmepithel und todte

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

Zellen erfüllen die Zwischenräume der Gewebe. In der Pharynxanlage ist ein Lumen aufgetreten!

Figg. 7 u. 8. Sagittalschnitte durch das Afterende eines Theilthieres. Der Darm hat sich völlig geschlossen; so verwächst er mit der Epidermis, und öffnet sich erst sekundär wieder.

Fig. 9. Kopfzone. Sie hat sich von der Rumpfzone losgerissen, d. h. die beiden Theilthiere haben sich getrennt. Die Verbindung zwischen der dorsalen Wand der Pharynxanlage, einerseits mit der Epidermis, andererseits mit der dorsalen Darmwand, fehlt noch. Den Verschluss gegen außen bilden abgestorbene Zellen. Auf

Fig. 10 ist die Verbindung nach beiden Richtungen hergestellt. Anlage der radiären Kopfmuskulatur! Letzte Reste abgestorbenen Darmepithels sind noch zu erkennen (*de*).

Figg. 11—16. Querschnitte durch die Kopfzone.

Fig. 11 entspricht Fig. 1 etwa. Der neue Pharynx erscheint als Verdickung der Darmwand, durch dunklere Färbung sogleich auffallend. Schon auf diesem Stadium haben sich die Kommissuren im faserigen Oberschlundganglion dorsal vereinigt.

Fig. 12 entspricht ungefähr Fig. 2. Die Verdickung der Darmwand (Pharynxanlage) ist größer geworden und aufs Bauchmark hin gewachsen. Das ventrale Blutgefäß wurde aus seiner Lage zur Seite gedrängt.

Fig. 13 entspricht ungefähr Fig. 3. Die Pharynxanlage hat das Bauchmark erreicht, und beginnt sich zu gabeln, um seitlich von ihm in paariger Anlage das Ektoderm zu erreichen.

Fig. 14 entspricht etwa dem Stadium auf Figg. 4—6, doch ist die Schnittrichtung schräg von dorsal hinten nach ventral vorn. Nur so erklärt sich die Dreistrahligkeit des Lumens auf diesem Schnitt. Die Pharynxanlage hat in zwei Schenkeln das Ektoderm erreicht. Dieses zeigt keinerlei Einstülpung. Im Pharynx ist ein spaltförmiges (eng zusammengepresstes) Lumen zu bemerken. Der alte Darm ist stark zerfallen. Betreffs der Einknickung des äußeren Kontours der Epidermis (links unten auf dieser Figur) siehe die Erklärung im Text

Figg. 15 u. 16. Querschnitte durch Darm- und Pharynxanlage; auf Fig. 15 steht das Pharynxlumen noch senkrecht, auf Fig. 16 zieht ein Spalt vom Darmlumen in den Pharynx hinein.

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

Fig 1.

Fig. 2.

Fig. 4.

Fig. 5.

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

Fig. 3.

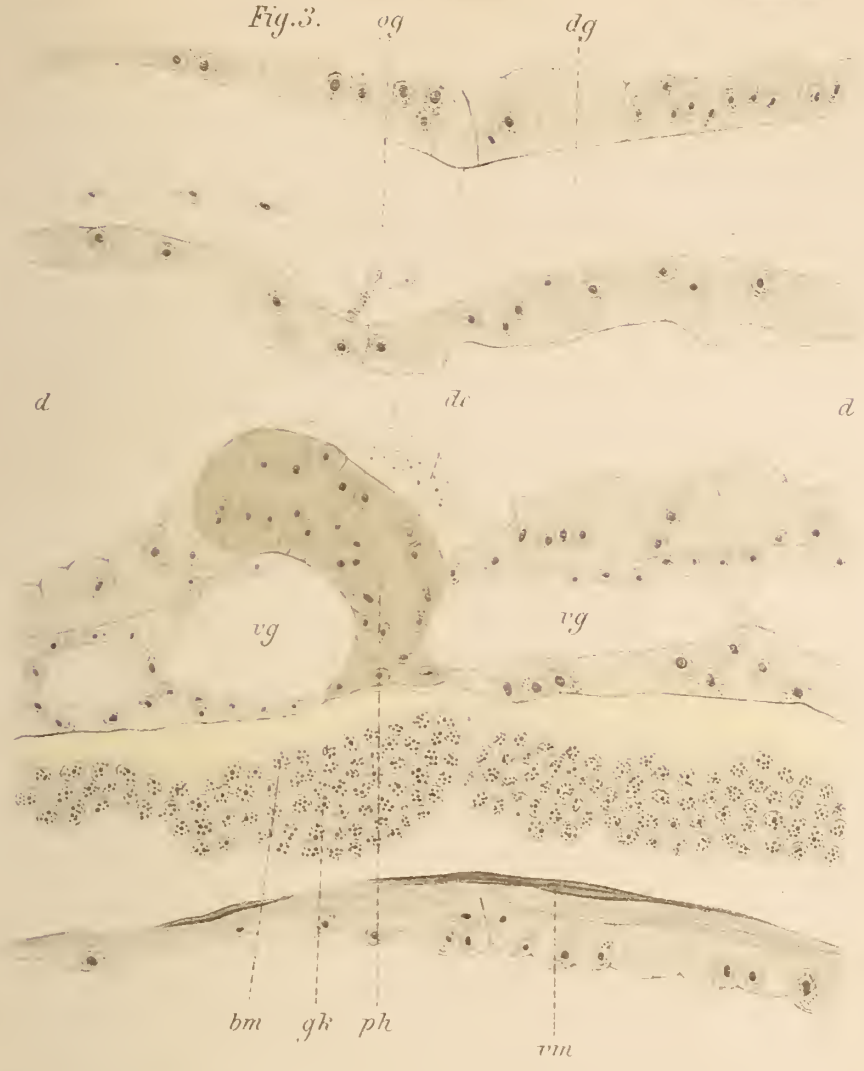


Fig. 7.

Fig. 6.

Fig. 8.

Lith. Anst. v. F. A. Funke Leipzig

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

Fig 1.

Fig. 2.

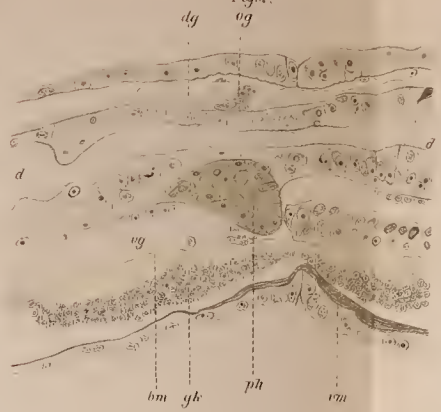


Fig. 3.

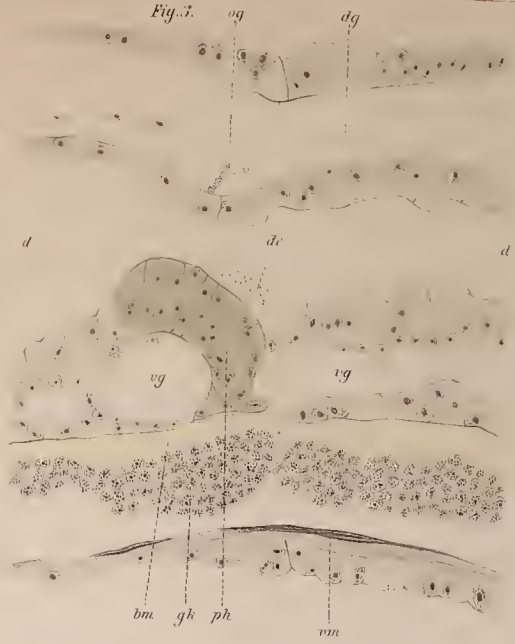


Fig 7.

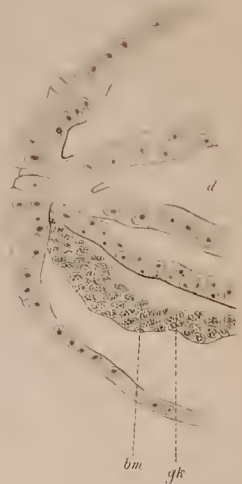


Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 8.

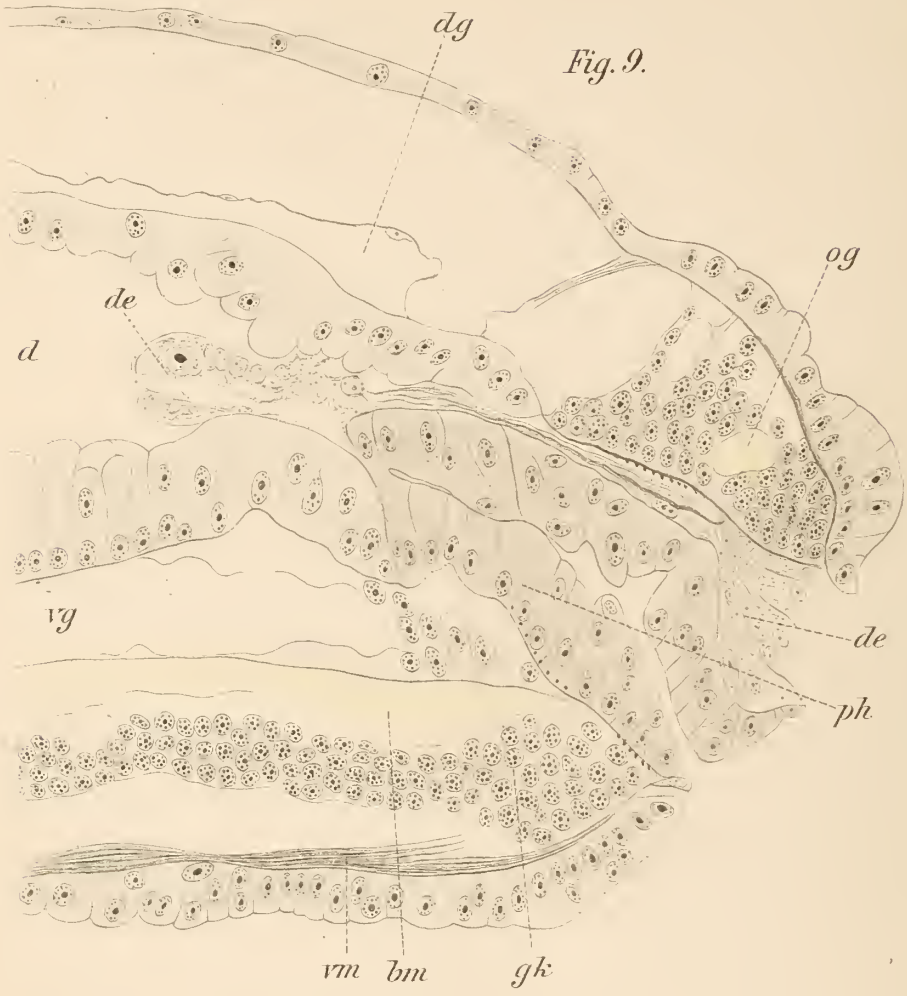
H. Wetzel lith.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

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

Fig. 9.



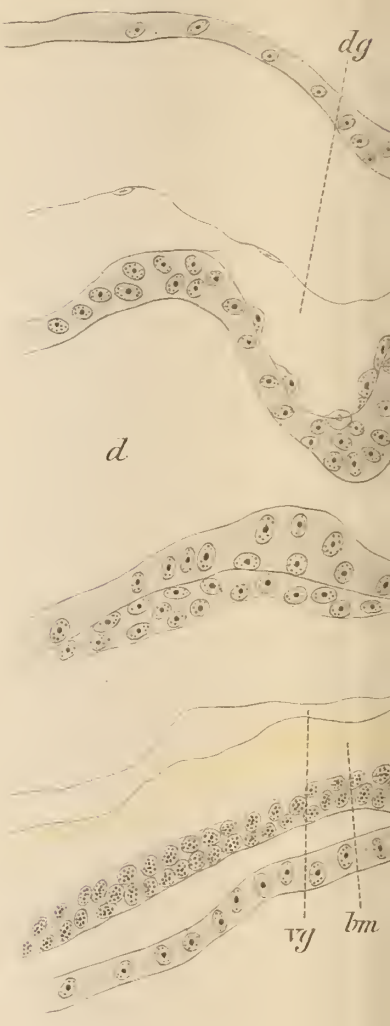


Fig. 11.

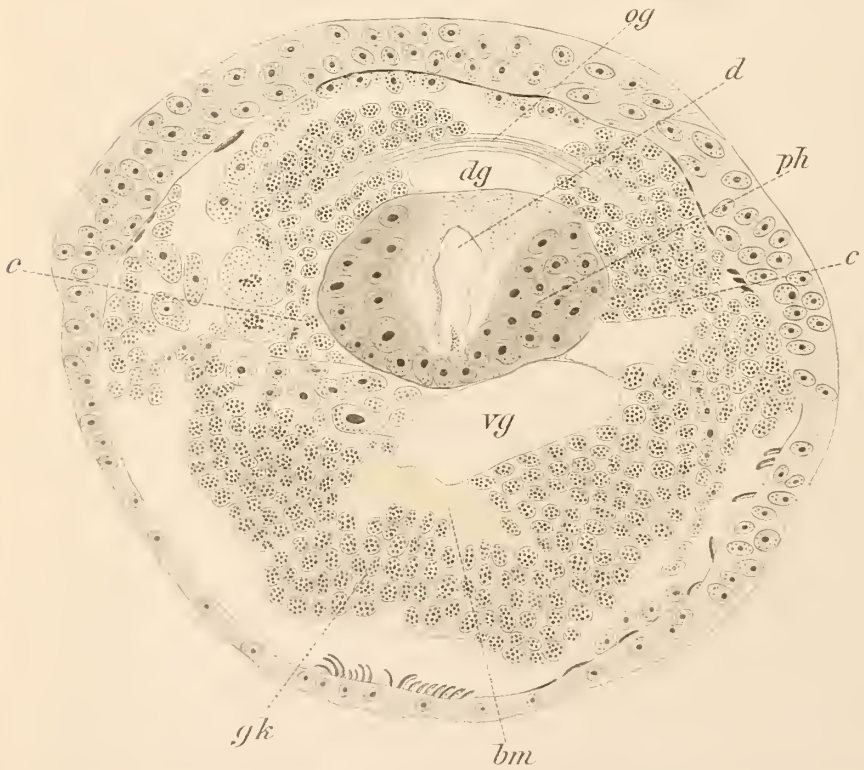


Fig. 12.

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

Fig. 10.

Fig. 14.

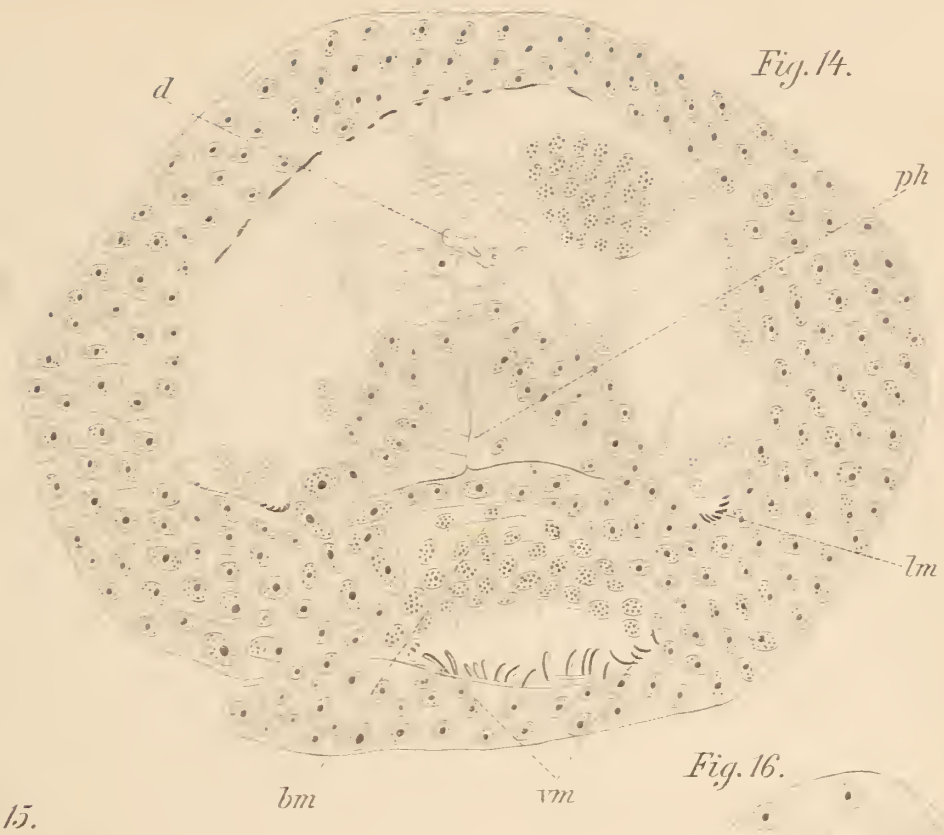


Fig. 15.

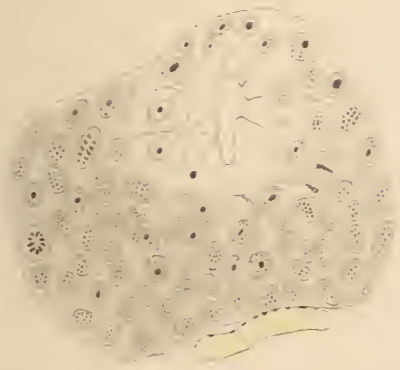
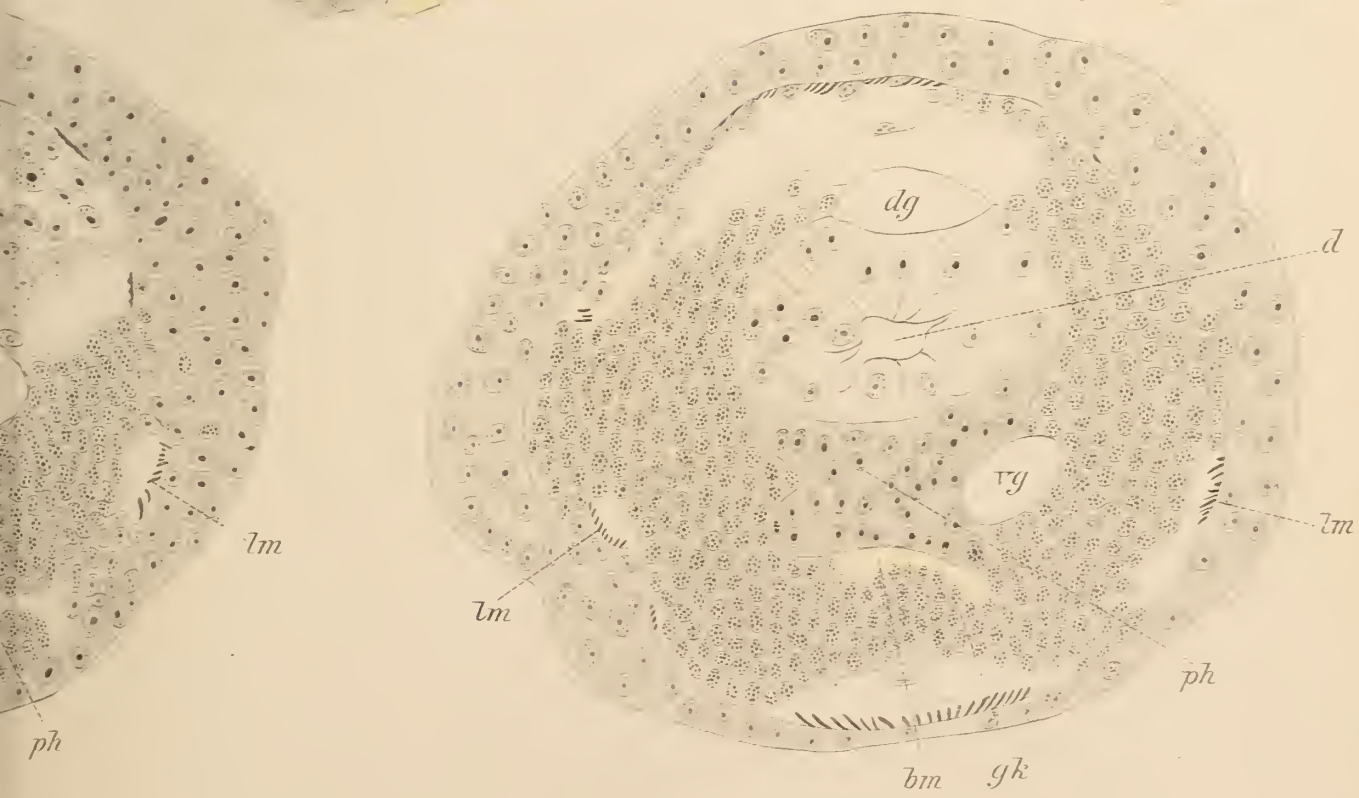


Fig. 16.

Fig. 13.



Lith. Anstr. E. A. Funke Leipzig

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

Fig. 9.

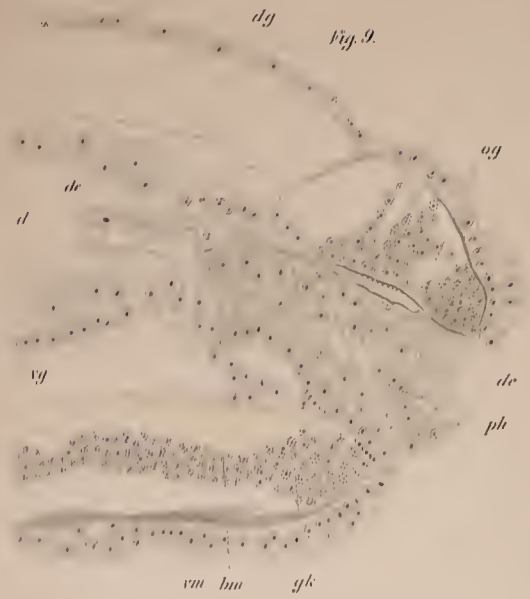


Fig. 10.

Fig. 14.

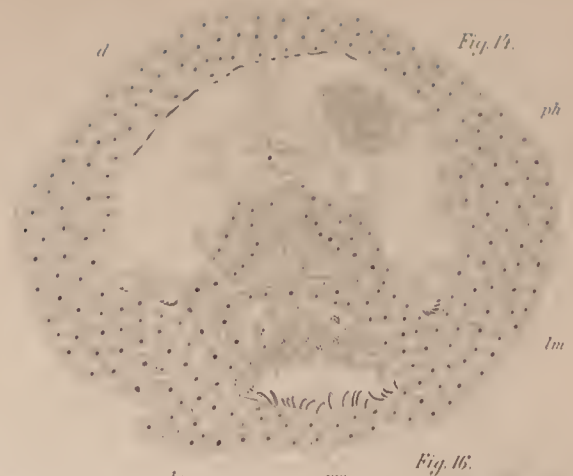


Fig. 15.

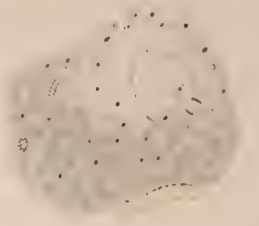


Fig. 16.

Fig. 11.

Fig. 12.

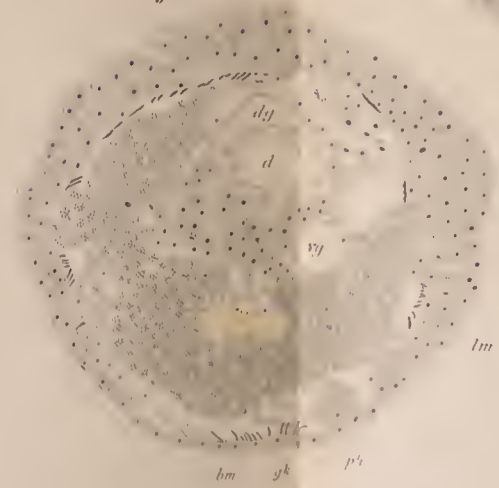
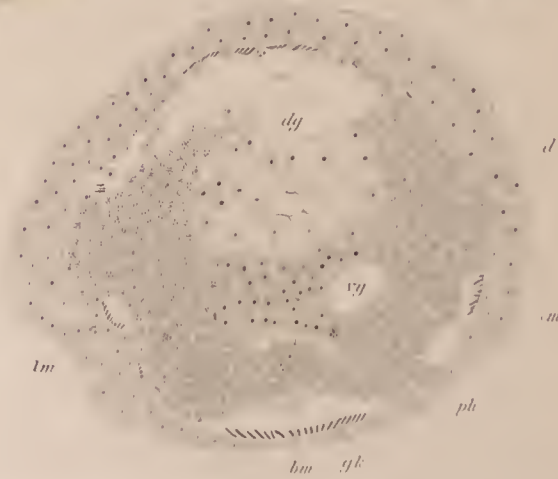


Fig. 13.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: 72

Autor(en)/Author(s): Wetzel Hermann

Artikel/Article: Zur Kenntnis der natürlichen Theilung von Chaetogaster diaphanus 100-125