

Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den limicolen Oligochäten.

Von

Max Abel

aus Hamburg.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel I—III und 2 Figuren im Text.

Einleitung.

Im Verlauf der letzten Jahre wurden die Regenerationsvorgänge an Oligochäten und anderen Anneliden wiederholt studirt (von v. WAGNER, HESCHELER, MORGAN, RIEVEL, HEPKE, KORSCHULT, HAASE, SCHULTZ u. A.), und zwar sowohl im Hinblick auf die äußeren Neubildungsvorgänge, als auch bezüglich der Entstehungsweise der einzelnen Organsysteme. Wenn hier trotzdem auf diesem Gebiet eine Neubearbeitung geboten wird, so waren die Gründe für dieselbe die folgenden.

Im Vordergrund des Interesses stand bisher zumeist die Erörterung der Frage, wie verhalten sich die bei der Regeneration ablaufenden Bildungsvorgänge zu der Embryonalentwicklung? Verläuft die regenerative Organogenese den embryonalen Processen stets völlig homolog, oder können die Organe bei der Regeneration aus einem anderen Keimblatt als bei der Ontogenese entstehen, bezw. weisen sie eine andere Bildungsart auf, als dies bei der Embryonalentwicklung der Fall ist? Nimmt man die letztere als Richtschnur, so ist die Frage, wie sich die Organe bei der Regeneration anlegen und ausbilden, von den Autoren sehr verschiedenartig nicht nur für verschiedene, sondern auch für die gleichen Objekte beantwortet worden. Für ein Organ zwar, nämlich für den Pharynx, wurde eine ziemliche Übereinstimmung erzielt; derselbe geht ontogenetisch bei den Oligochäten unzweifelhaft aus dem Ektoderm hervor (WILSON, ROULE,

KOWALEVSKY, VEJDOVSKÝ, HOFFMANN), bei der Regeneration hingegen konnte er von einer Reihe von Forschern auf das Entoderm zurückgeführt werden (v. WAGNER, RIEVEL, HAASE, HESCHELER, v. BOCK, GALLOWAY, KROEBER), so dass also in dieser Beziehung thatsächlich eine von der Ontogenie abweichende Entwicklungsweise dieses Organs zu konstatiren ist. Völlige Übereinstimmung besteht freilich auch in dieser Hinsicht nicht, indem HEPKE z. B. den Pharynx vom Ektoderm aus entstehen ließ. In Betreff der Neubildung des übrigen Vorderdarmes und des Enddarmes, sowie des Nervensystems haben die bisher vorliegenden, zahlreichen Untersuchungen durchaus nicht zu gleichen Ergebnissen geführt, sondern stehen vielmehr zum großen Theil zu einander in direktem Gegensatz. Einige Beispiele mögen hier kurz angeführt sein: Nach BÜLOW, v. BOCK und v. WAGNER ist die Anlage des Bauchmarkes bei der Regeneration, wie es allgemein auch für die Entwicklungsgeschichte angenommen wird, paarig, während SEMPER, HEPKE und HAASE den Bauchstrang aus einer unpaaren Ektodermwucherung regeneriren lassen. Ähnliche Differenzen existiren bezüglich der Angaben über die regenerative Neubildung des Enddarmes, indem derselbe nach v. KENNEL, v. ZEPPELIN, RANDOLPH, HEPKE und HAASE aus dem Ektoderm, nach v. WAGNER, RIEVEL und v. BOCK hingegen aus dem Entoderm entsteht. Zum Theil beschreiben die Autoren ferner eine Neuentstehung des Afters durch einfache Verlöthung der Darm- und Körperwand (MICHEL), zum Theil jedoch einen Verschluss derselben und einen erst sekundär stattfindenden Durchbruch des Darmes. Beide an derselben Species neben einander auftretende Regenerationsmodi des Afters hat SCHULTZ an Polychäten (*Harmothoe*, *Nephtys* u. A.) festgestellt, während ähnliche Beobachtungen an Oligochäten bisher nicht gemacht worden sind. In Bezug auf den Vorderdarm verhält sich die Sache ähnlich, indem für die gleichen oder nahe verwandten Objekte dessen vorderste Partien sowohl auf das Ektoderm, wie auf das Entoderm zurückgeführt wurden.

In Anbetracht dieser Meinungsverschiedenheiten schien es nun erwünscht, durch eine nochmalige sorgfältige Untersuchung einiger schon früher studirten Objekte eine Klärung der betreffenden Fragen herbeizuführen, und diese wenn möglich zu geben, war die Veranlassung zu der vorliegenden Arbeit.

Bekanntermaßen ist das Regenerationsvermögen nicht nur der Anneliden im Allgemeinen, sondern auch der terricolen und limicolen Oligochäten ein ziemlich verschiedenartiges, und es

erschien mir auch nach dieser Richtung zweckmäßig, die von BÜLOW, HESCHELER, KORSCHULT, HAASE, v. WAGNER u. A. aufgenommenen Versuche weiter zu führen. Dazu bot sich mir bei Ausführung meiner übrigen Untersuchungen die Gelegenheit von selbst, und ich bin daher auch diesbezüglich in der Lage, als Ergebnisse einer größeren Zahl von Experimenten eine Reihe von Angaben vorzulegen, welche die bisherigen, wie mir scheint, in wünschenswerther Weise ergänzen.

Meine Untersuchungen wurden vom Herbst 1900 bis zum Winter 1901 in dem zoologischen Institut der Universität Marburg ausgeführt. Dem Leiter desselben, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. KORSCHULT, spreche ich an dieser Stelle für das meiner Arbeit stets entgegengebrachte rege Interesse meinen besten Dank aus.

Material und Methode.

Als Objekte meiner Studien benutzte ich zwei Vertreter der limicolen Oligochäten, *Tubifex rivulorum* und *Nais proboscidea*, die gleichen Species, an denen auch RIEVEL und HAASE ihre Regenerationsuntersuchungen vorgenommen haben. Beide Würmer sind nämlich für diese Zwecke höchst geeignete Objekte, da sie einerseits außerordentlich regenerationsfähig sind und sich andererseits wegen der verhältnismäßigen Größe ihrer Zellen auch zur mikroskopischen Untersuchung sehr gut eignen. Die Zahl der gebrauchten Versuchsthiere betrug ca. 1500—1800. Während ich mir in den wärmeren Jahreszeiten gewöhnlich von Zeit zu Zeit frisches Material verschaffen konnte, hielt ich die Tubificiden während des Winters in größeren, mit Schlamm gefüllten Glasgefäßen, in welchen die Thiere, wenn für ziemlich gleich bleibende Temperatur und eine zwei- bis dreimalige wöchentliche Erneuerung des Wassers gesorgt wurde, mehrere Monate lang frisch und lebensfähig blieben.

Zum Zweck der histologischen Untersuchung wurden die Regenerate, nachdem dieselben zugleich mit einer Anzahl normaler Segmente vom Wurmkörper abgeschnitten waren, fast ausschließlich mit HERMANN'Scher Lösung (Platinchlorid-Osmium-Essigsäure) konservirt, in der sie durchschnittlich 1—1½ Stunden verblieben. Durch dieses Verfahren erzielte ich bessere Resultate als mit der Konservirung mittels heißer Sublimatlösung. Nachdem die Objekte nach den gebräuchlichen Methoden ausgewaschen, gehärtet und in Paraffin eingebettet waren, wurden sie in sagittale Längs- und in Querschnitte, gewöhnlich von 5 μ Dicke, zerlegt. Die Orientirung bei der Herstellung der Sagittalschnitte erfuhr dadurch eine wesentliche Erleichterung,

dass sich die Stücke bei der Konservirung meist nach der Ventralseite zu gekrümmt hatten. Die Färbung der Schnitte geschah zum Theil mit Hämatoxylin, in den meisten Fällen mit wässriger Eisen-Hämatoxylin-Lösung nach HEIDENHAIN.

Die Ergebnisse der nachfolgenden Darstellung beruhen nur auf Beobachtungen solcher Regenerationsprocesse, die sämmtlich durch operative Eingriffe veranlasst waren.

I. Theil.

Die äusseren Regenerationsvorgänge.

A. Litterarisches.

Die ersten wissenschaftlichen Regenerationsversuche wurden von RÉAUMUR (1742) und BONNET (1745) angestellt. Während Ersterer jedoch nur mit Regenwürmern experimentirte, zog BONNET neben diesen auch mehrere Limicolen-Species (*Lumbriculus*, *Tubifex*, *Nais* u. a.) in den Kreis seiner Untersuchungen, deren Resultate in seinem 1779 publicirten Hauptwerk »Traité d'Insectologie« zusammengefasst sind. Die Regenerationsfähigkeit der Tubificiden behandelt die »Observation XXXII: Sur une petite Espèce de Vers sans jambes, qui se logent dans des tuyaux faits de boue.« (Diese von BONNET als »Vers à tuyaux, Vermes tubulati, beschriebenen Würmer sind später von CLAPARÈDE [Recherches anatomiques sur les Oligochètes; Genève 1862] mit dem Namen *Tubifex Bonneti* belegt worden, und diese von CLAPARÈDE aufgestellte Art ist nach NASSE und VEJDOVSKÝ mit der Species *Tubifex rivulorum* Lam. vollständig zu identificiren.) An seinen »Vermes tubulati« stellte BONNET bereits ein großes Regenerationsvermögen fest: Kopfstücke regenerirten leicht ein neues Schwanzende, Schwanzstücke ein neues Kopffende, und selbst kleine aus der Mitte des Körpers stammende Theilstücke wurden wieder zu ganzen Thieren. »Mais ce qui doit le plus intéresser notre curiosité présentement, est de savoir si nos Vers à tuyaux sont de ceux qui ayant été mis en pièces, revivent, pour ainsi dire, dans chacune de leurs portions.« Auch eine Neubildung von zwei Köpfen und zwei Schwänzen will BONNET bei *Tubifex* beobachtet haben. — Ferner finden sich in BONNET's Abhandlungen auch Angaben über Regenerationsversuche mit *Nais* den, bei denen ebenfalls aus Theilstücken heraus eine Ergänzung zu ganzen Thieren erfolgte. Auch eine ungeschlechtliche Vermehrung derselben durch Theilung wurde bereits damals constatirt.

Nach BONNET untersuchten die älteren Autoren fast ausschließlich die Regenerationserscheinungen bei Lumbriciden, worüber in Folge dessen eine außerordentlich umfangreiche Litteratur vorliegt. Bezüglich der erlangten Resultate verweise ich auf die sich in den Arbeiten HESCHELER's und RIEVEL's vorfindende ausführliche Wiedergabe derselben.

Unter den älteren Forschern, welche die Regenerationsprocesse bei *Nais* den untersuchten und sämmtlich ein großes Regenerationsvermögen derselben constatirten, wären zu nennen: RÖSEL v. ROSENHOF (1755), O. F. MÜLLER (1771), M. SCHULTZE (1849), LEUCKART (1851) und MAYER (1859).

Die Species *Tubifex* wurde nach BONNET bezüglich ihrer Regenerationsfähigkeit zunächst wieder von D'UDEKEM, jedoch nicht mit den gleichen, günstigen

Erfolgen untersucht; derselbe schreibt in seiner 1855 veröffentlichten »Histoire naturelle du Tubifex des ruisseaux«. »On n'observe pas chez les *Tubifex rivulorum* des reproductions par bourgeons. La reproduction par scission naturelle ou artificielle n'a pas lieu non plus du moins d'une manière complète, c'est à dire que les deux parties d'un animal divisé ne redeviennent plus chacune un animal complet. Il n'y a que la partie qui porte la tête qui continue à vivre; et à la place de la partie divisée, il en reçoit une autre. La partie privée de la tête continue à vivre pendant assez longtemps après la scission, mais sans former de nouveaux segments céphaliques. Sous ce rapport, les Tubifex s'éloignent beaucoup des Lumbriculus. que l'on peut diviser à l'infini et toujours les différentes parties redeviennent des animaux complets.« D'UDEKEM konstatierte also bei *Tubifex* nur die Bildung von Hinterregeneraten, während er dem Vorderende jede Regenerationsfähigkeit absprach.

BÜLOW (1883) beobachtete die Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei *Lumbriculus*. Während die Zahl der regenerirten Schwanzsegmente eine ganz unbestimmte war, erreichte der neugebildete Kopf nur eine beschränkte Größe. Bei einer freiwillig vor sich gehenden Theilung wurden gewöhnlich zehn neue Segmente erzeugt, die deshalb von BÜLOW als Kopfsegmente bezeichnet wurden. Nach Amputation einer bestimmten Anzahl derselben ward stets die gleiche Zahl regenerirt, während die abgeschnittenen Segmente nicht lebensfähig blieben. Sobald sich jedoch an den Kopfsegmenten $1\frac{1}{2}$ oder 2 Rumpfsegmente befanden, konnte ein neues Schwanzende gebildet werden.

Die umfangreichen Experimentaluntersuchungen MORGAN's (1895/97), HESCHELER's (1896) und MICHEL's (1896/97) über das Regenerationsvermögen der Lumbriciden führten zu folgenden im Großen und Ganzen ziemlich übereinstimmenden Resultaten: Nach Entfernung von wenigen (bis zu vier) vorderen Segmenten wurden diese gewöhnlich wieder vollzählig neugebildet, während hingegen bei Verlust von mehr, bis zu neun oder zehn Segmenten das Regenerat stets nur eine geringere Zahl (etwa drei bis vier, wohl auch fünf Segmente) aufwies. Ferner wurde nach Abtragung von mehr als 8 bis zu 12 und 15 Segmenten eine starke Abnahme der Regenerationsfähigkeit festgestellt, indem bei Verlust größerer vorderer Partien nur in seltenen Fällen noch unvollkommene Regeneration, d. h. die Neubildung nicht entwicklungsfähiger, unsegmentirter Knospen stattfand. Das äußerste Segment, von dem aus noch die Neubildung segmentirter Regenerate erfolgte, war nach MICHEL das 13., nach HESCHELER das 15., während MORGAN auch hinter dem 15. Segment, jedoch nur ganz ausnahmsweise, gegliederte Vorderregenerate beobachten konnte. Auch an kurzen Stücken aus der Mitte des Körpers entwickelten sich nach den Angaben MORGAN's Regenerationsknospen zuweilen sowohl vorn als hinten.

Die Regenerationsversuche RIEVEL's (1896) erstreckten sich über mehrere Lumbriciden-Species, *Naïs proboscidea* und *Ophryotrocha puerilis*. Während das Hinterende bei allen Arten gleich gut und schnell regenerirte, fand die Neubildung des Vorderendes nur bei den genannten Oligochäten statt, ohne dass dieselbe jedoch nur auf die Entfernung einiger Segmente beschränkt blieb. Auch an kleinen Theilstücken von Lumbriciden und Naïden hat RIEVEL Regenerationserscheinungen sowohl am Vorder- als auch am Hinterende beobachtet.

Die bisherigen Befunde über das Regenerationsvermögen der Regenwürmer erfuhren durch eingehende Untersuchungen KORSCHOLT's (1897/98) eine bedeutende Erweiterung, indem dieser Autor auf Grund der Ergebnisse zahlreicher Versuche den Nachweis führte, dass auch aus verhältnismäßig wenigen Segmenten be-

stehende Theilstücke aus allen Körperregionen segmentirte Regenerate zu bilden im Stande sind, wobei jedoch die Regenerationsfähigkeit in bestimmten Körperregionen, besonders am Kopf- und Schwanzende, stark herabgemindert ist. Ferner wurden durch KORSCHULT die Angaben MORGAN's, HESCHELER's und MICHEL's bezüglich der Neubildung des Vorderendes im Ganzen zwar bestätigt, obwohl auch gezeigt werden konnte, »dass beim Verlust einer größeren Zahl vorderer Segmente eine Neubildung des Vorderendes zwar im Ganzen selten, aber doch häufiger eintritt, als man bisher anzunehmen geneigt war, und dass jedenfalls die Fähigkeit zu einer solchen vorhanden ist«. Stücke aus der Genitalregion sowie Schwanzstücke waren nur schwer zur Regeneration zu bringen, immerhin konnten jedoch auch hier in einzelnen Fällen Regenerationserscheinungen beobachtet werden. Kopfstücke von weniger als zehn Segmenten waren hingegen niemals regenerationsfähig.

Das Regenerationsvermögen von *Tubifex* wurde nach BONNET genauer zum ersten Male erst wieder durch HAASE (1898) untersucht. Nach den Befunden desselben ging die Neubildung des Kopfes verhältnismäßig bald und regelmäßig vor sich, wenn den Würmern bis zehn Segmente abgeschnitten wurden; es wurden jedoch höchstens drei Segmente vollständig ergänzt. Nach Verlust von mehr als zehn Segmenten hingegen traten nur vereinzelte Regenerate auf, während nach Entfernung der vorderen Körperhälfte oder mehr Segmenten überhaupt niemals eine Regeneration erfolgte. Kurze, sechs bis zehn Segmente umfassende Vorderenden bildeten oft segmentreiche Hinterregenerate. An kleinen Theilstücken konstatarie HAASE eine häufige Neubildung der Hinterenden, während er jedoch niemals irgend welche Regenerationsprocesse an derartigen Vorderenden beobachten konnte.

Die jüngsten Regenerationsuntersuchungen v. WAGNER's (1900), die sich auf *Lumbriculus* var. beziehen, führten zu folgenden Hauptergebnissen: »Nicht alle Theile des Lumbrikelkörpers sind in gleichem Maße reparationsfähig. Das Vorderende reparirt nur, wenn es wenigstens ein Dutzend Segmente umfasst; eben so ist die Region unmittelbar vor dem Schwanzende zur Reparation unermöglich, wenn sie nicht das letztere selbst enthält. In der zwischen beiden Endabschnitten gelegenen Rumpfregeion ist die Reparationsfähigkeit über die vordere Körperhälfte hinaus außerordentlich groß, nimmt aber von da nach hinten, insbesondere im letzten Körperdrittel merklich ab. Am Vorderende werden bald mehr, bald weniger Segmente reparirt als abgeschnitten wurden; die Zahl schwankt zwischen fünf und neun. Für das Hinterende ist das Reparationsvermögen der Lumbrikeln ungefähr doppelt so groß wie für den Kopfabschnitt.«

Nicht unerwähnt lassen möchte ich die von FRAZEUR und SARGENT (1899) an Naïden und *Dero vaga* nach einer anderen Richtung hin ausgeführten Versuche, durch welche verschiedene Einwirkungen gewisser chemischer Agentien (NaCl, MgSO₄, CaCl₂, MgCl₂, KCl) auf das Tempo der regenerativen Wachstumsvorgänge festgestellt werden konnten. Hinsichtlich der näheren Ergebnisse verweise ich auf DAVENPORT's »Experimental Morphologie«, II. Theil, p. 365/66.

B. Eigene Beobachtungen bezüglich des Regenerationsvermögens von *Tubifex rivulorum* und *Naïs proboscidea*.

I. Methode der Versuche und allgemeine Beobachtungen.

Im Gegensatz zu den bereits vorliegenden, eingehenden experimentellen Untersuchungen über die Regenerationsfähigkeit der Lum-

briciden (MORGAN, HESCHELER, MICHEL, KORSCHOLT) und der Lumbriculiden (BÜLOW, v. WAGNER) sind derartige Versuche mit *Tubifex* bisher nur in lückenhafter und wenig umfangreicher Weise ausgeführt. Eine genaue systematische Nachuntersuchung des Regenerationsvermögens der zuletzt genannten Art schien mir schon deshalb wünschenswerth zu sein, weil sich HAASE's Versuche mit *Tubifex* nur über einige sich gerade für derartige Studien weniger eignenden Wintermonate erstreckten. Meine in Bezug auf *Tubifex* gewonnenen Erfahrungen beziehen sich auf Beobachtungen, die ich in den Monaten November bis Juli machte, während Versuche mit *Nais* nur im Sommer vorgenommen wurden. Sämmtliche Experimente gelangten nach den von RIEVEL und HAASE angegebenen Methoden, die sich im Allgemeinen gut bewährten, zur Ausführung. Die zum Versuch bestimmten Würmer wurden mittels Pipette einzeln auf einen sauberen Objektträger übertragen und unter der Präparierlupe mit einem scharfen Skalpell durchschnitten, worauf die Theilstücke sofort in bereitstehende, mit frischem Wasser gefüllte Gläser gebracht wurden. Um einen Verlauf der Regenerationsprocesse unter möglichst natürlichen Existenzbedingungen zu erzielen, setzte ich dem Wasser stets etwas Schlamm zu; bei den Versuchen mit *Nais* wurden außerdem gewöhnlich einige Zweige von Wasserpflanzen, an denen sich die Thiere mit Vorliebe anzusiedeln pflegen, in die Gläser hineingelegt. Da sich ferner gut genährte Thiere zur Regeneration am günstigsten verhalten, hielt ich die Würmer, damit ihr Darm nicht vollständig entleert werden sollte, vor der Operation nie längere Zeit in reinem Wasser. *Nais* mit etwa vorhandenen Knospungszonen wurden für die Experimente möglichst vermieden, da ich nur die durch künstliche Theilung veranlassten Regenerationsprocesse zu untersuchen beabsichtigte. Während der ganzen Zeitdauer der Versuche wurde das Wasser täglich erneuert, die Versuchsthiere wurden ebenfalls täglich kontrollirt und ihre Regeneration beobachtet; die etwa gestorbenen oder im Absterben begriffenen Thiere wurden stets sofort entfernt, um eine Infektion der übrigen, intakten Thiere möglichst zu verhindern. Das Absterben gab sich, besonders bei *Tubifex*, meist darin zu erkennen, dass die Wurmstücke am Hinterende eine Anzahl von Segmenten abschnürten (Selbstamputation) und eine trübe, schmutzgraue Farbe annahmen.

In Bezug auf das zeitliche Auftreten der Regenerationsknospen kann man selbst unter gleichen Bedingungen stets beträchtliche, größtentheils wohl auf individuellen Verschiedenheiten beruhende

Differenzen konstatiren, wie es nach den Angaben der Autoren auch bei den übrigen untersuchten Arten der Fall ist. Ferner ist bekanntlich die Temperatur von unverkennbarem Einfluss sowohl auf das Tempo der Neubildungsprocesse als auch auf die Regenerationsfähigkeit im Allgemeinen; in Folge dessen lieferten die im Frühjahr und Sommer ausgeführten Versuche stets die günstigsten Resultate, während die Regenerationskraft im Winter eine deutliche Abnahme erkennen ließ. Im Großen und Ganzen verlaufen die Regenerationsvorgänge bei *Nais* bedeutend schneller als bei *Tubifex*; bei beiden Species geht indessen die Neubildung des Vorderendes langsamer als die des Hinterendes vor sich. Durchschnittlich treten bei *Tubifex* Vorderregenerate im Sommer nach 7 bis 9, im Winter nach 10 bis 13 Tagen, Hinterregenerate im Sommer nach 3 bis 5, im Winter nach 8 bis 10 Tagen auf, während ich die Neubildung des Vorderendes von *Nais* im Sommer meist schon nach 3 bis 4, die des Hinterendes schon nach 2 Tagen beobachten konnte. Diese angeführten Daten zeigen bereits, wie auch v. WAGNER festgestellt hat, dass sich selbst nahe verwandte Limicolen-Species sehr verschieden hinsichtlich ihres Regenerationsvermögens verhalten können. Was dasselbe anbetrifft, so steht *Nais* auf vollkommen gleicher Höhe wie der sich ebenfalls häufig durch Theilung vermehrende *Lumbriculus*, während das Regenerationsvermögen von *Tubifex* den genannten Arten gegenüber etwas abgeschwächt ist, wie aus einem Vergleich der später anzuführenden Versuche unter einander und der Angaben v. WAGNER's bezüglich *Lumbriculus* hervorgeht. Bei Besprechung der durch meine Versuche gewonnenen Resultate werde ich nochmals auf diese Thatsache zurückzukommen haben.

Anomalien in der Ausbildung der Regenerate, wie Heteromorphosen oder Doppelbildungen, die bei den Regenwürmern sogar häufig vorzukommen scheinen (MICHEL, MORGAN, HESCHELER, KORSCHULT), habe ich bei meinen Versuchen, eben so wenig wie HAASE, in typischer Weise nicht wahrzunehmen vermocht. Mehrmals beobachtete ich allerdings am Hinterende von *Tubifex* jüngere Stadien abnormer Doppelregenerate; doch gingen in diesen Fällen die Versuchsthiere entweder schon nach kurzer Zeit zu Grunde, oder es kam mit der Zeit wieder zu einem allmählichen Ausgleich zum Normalen, indem die eine Knospe der vermeintlichen Doppelbildung im Wachstum zurückblieb. Im Anschluss hieran sei jedoch erwähnt, dass ich mich im Besitze eines Exemplars eines *Tubifex* befinde, der mit zwei deutlich ausgebildeten Schwänzen aufgefunden wurde; an der Bifurka-

tionsstelle spaltet sich der Darmkanal ebenfalls in zwei getrennte Abschnitte.

Eine genaue Feststellung des Regenerationsvermögens der untersuchten Arten erforderte natürlich die Ausführung einer ziemlich umfangreichen Anzahl von Versuchen; denn dieselben mussten stets, um die Ergebnisse richtig beurtheilen zu können, öfters auf gleiche Weise wiederholt werden. Da es jedoch zu weit führen würde und hier auch wenig angebracht wäre, die gesammten Versuche, deren Zahl sich auf annähernd 100 belief, genau zu beschreiben, ordnete ich den größten Theil derselben zu nachstehenden, tabellenartigen Versuchsreihen an, aus denen die erlangten Resultate leicht ersichtlich sind.

II. Das Regenerationsvermögen von *Tubifex rivulorum*.

a. Die Regeneration des Vorderendes bei Erhaltung des natürlichen Schwanzendes.

(Versuchsreihe A p. 10.)

Die Ergebnisse meiner Beobachtungen über die regenerative Neubildung des Vorderendes von *Tubifex rivulorum* und zwar an Würmern, denen das natürliche Hinterende unversehrt erhalten wurde, stimmen im Großen und Ganzen mit den vorliegenden Angaben HAASE'S überein. Im Allgemeinen ist die Regenerationsfähigkeit des Vorderendes bei *Tubifex* eine ziemlich beschränkte, indem sie in der Regel nur nach Verlust von weniger als zehn, höchstens zwölf Segmenten erfolgt, also von der Zahl der entfernten Segmente abhängig ist (Versuchsreihe A). Am günstigsten sind die Aussichten auf eintretende Regeneration, mit um so größerer Wahrscheinlichkeit und um so rascher pflegen die regenerativen Prozesse zu verlaufen, je weniger Segmente den Versuchsthieren am Vorderende entfernt worden sind. Wie z. B. die Versuche A IV—VI zeigen, regenerirten das Vorderende nach Verlust von drei Segmenten sämtliche 25 Versuchsthierchen in 7—10 Tagen, nach Verlust von sechs Segmenten von 25 Würmern 20 in 8—12 Tagen und nach Entfernung von zehn bis zwölf Segmenten von 30 Würmern überhaupt nur 8 nach 11—13 Tagen. Während nach einer Amputation von nur zwei bis drei Segmenten dieselben stets neugebildet werden, findet nach Verlust von mehr als drei Segmenten kein vollständiger Ersatz der abgetragenen Segmente statt; vielmehr konnte ich in allen derartigen von mir beobachteten Fällen, wie aus der Versuchsreihe A hervorgeht, nur eine Gliederung der Regenerationsknospen in höchstens drei Segmente konstatiren. Dieses Resultat ist schon deshalb von Wichtigkeit, da es zeigt, dass die im neunten und zehnten Segment gelegenen

Versuch	K.-No.	Operiert am	Gehalten bis	Zahl der Versuchs-thiere	Amputirt	Anftreten von Regeneraten nach	Ergebnisse
I	(14)	21. I.	11. II.	24	6 Segmente	10—14 Tagen	V-Rg. nach 10 Tagen bei einem Drittel der noch lebenden 18 Thiere, nach 14 Tagen bei der Mehrzahl derselben.
II	(21)	2. II.	24. II.	20	8—10	12—14	Nach 12 Tagen 3, nach 14 Tagen 7 V-Rg.
III	(7)	5. I.	20. I.	25	10—12	—	Keine Regeneration (kalte Temperatur!)
IV	(47)	3. V.	17. VI.	25	3	7—10	Nach 7 Tagen 8, nach 9 Tagen 15, nach 10 Tagen sämmtliche 25 Thiere mit V-Rg.
V	(48)	4. V.	10. VI.	25	6	8—10	Nach 8 Tagen 3, nach 9 Tagen 14, nach 12 Tagen 20 V-Rg.
VI	(49)	4. V.	6. VI.	30	10—12	11—13	Nach 11 Tagen 4, nach 13 Tagen 8 V-Rg. (23 Thiere lebend).
VII	(3)	25. XII.	19. I.	25	12—15	—	Keine Regeneration!
VIII	(15)	27. I.	15. II.	40	10—15	—	»
IX	(56)	9. V.	2. VI.	30	12—15—20	(14)	2 Fälle von unvollkommener Regeneration; im Übrigen keine V-Rg.
X	(4)	27. XII.	20. I.	25	d. vord. Körperdritt.	—	Keine Regeneration!
XI	(42)	27. IV.	26. V.	25	»	(18)	3 Fälle von unvollkommener Regeneration (cf. Versuch IX).
XII	(57)	17. V.	10. VI.	20	»	—	Keine Regeneration.
XIII	(5)	27. XII.	18. I.	25	die vord. Hälfte	—	»
XIV	(9)	13. I.	26. I.	20	»	—	»
XV	(41)	27. IV.	22. V.	30	»	—	»
XVI	(53)	4. V.	24. V.	30	»	13	2 V-Rg.; eines derselben mit Mund und Segmentirung. (Ausnahme! Näheres s. p. 12). — Im Übrigen keine V-Rg.
XVII	(44)	2. V.	16. V.	50	{Das Vorderende bis auf kleines Schwanzstücker ($\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{5}$ der ganzen Thiere).	—	Keine Regeneration.
XVIII	(45)	3. V.	23. V.	30		—	»

Die beobachteten V-Rg gliederten sich gewöhnlich in zwei bis drei Segmente.

¹⁾ In den Tabellen kommen folgende Abkürzungen zur Anwendung: K.-Nr. = Kontrollnummer (zusammenfallend mit der Zahl der chronologischen Aufeinanderfolge meiner Versuche); Rg = Regenerate; V-Rg = Vorderregenerate; H-Rg = Hinterregenerate.

Versuchsreihe B (successive Regeneration des Vorderendes).

Versuch	K.-Nr.	Operirt am	Zahl der Versuchsthiere	Amputirt	Ergebnisse
I	(55)	9. V. z. 1. Male	25	3—5 Segmente	n. 8 Tag. 4, n. 11 Tag. 16 Rg.
		20. V. > 2. >	16	2—3 >	> 8 > 1, > 11 > 7 Rg.
		31. V. > 3. >	7	2—3 >	> 13 > 1, > 14 > 3 Rg.
		14. VI. > 4. >	3	2 >	> 2 > todt.
II	(62)	12. VI. z. 1. Male	32	3—4 Segmente	n. 8 Tag. 9, n. 12 Tag. 24 Rg.
		24. VI. > 2. >	24	2 >	> 8 > 8, > 12 > 17 Rg.
		7. VII. > 3. >	17	2 >	> 15 > 6 Rg.
		22. VII. > 4. >	6	2 >	> 14 > 2 Rg.
		5. VIII. > 5. >	2	2 >	> 5 > todt.

Geschlechtsorgane nicht neugebildet werden. Immerhin wäre eine etwaige später eintretende weitere Vermehrung der Segmentzahl nicht ganz unmöglich, die ich nur während der verhältnismäßig kurzen Dauer meiner Beobachtungszeit nicht festzustellen vermochte; denn trotz großer Sorgfalt, die ich auf die Behandlung der Versuchsthiere verwandte, gelang es mir niemals, dieselben nach dem operativen Eingriff länger als 4—6 Wochen am Leben zu erhalten. Bezüglich der Segmentirung der regenerirten Vorderenden von *Tubifex* gelangte auch HAASE zu dem völlig gleichen Ergebnis, indem er ebenfalls stets nur eine Gliederung der Regenerate in zwei bis drei Segmente und selbst nach Ablauf von 2 bis 3 Monaten keine Zunahme derselben beobachten konnte. Diese Eigenschaft, nur ein sehr begrenztes Regenerat des Vorderendes entwickeln zu können, hat *Tubifex* offenbar mit den Lumbriciden gemein (siehe Litteratur-Übersicht), während die Lumbriculiden und Naïden eine größere Segmentzahl (sieben bis zehn) neuzubilden im Stande sind.

In allen denjenigen Fällen, wo den Tubificiden am Kopfende mehr als zwölf Segmente entfernt werden, etwa das vordere Drittel oder die vordere Körperhälfte oder eine noch größere Anzahl von Segmenten, kommt es in den weitaus meisten Fällen, selbst während der wärmeren Jahreszeit, nicht zu einer Regeneration (Versuchsreihe A VII—XVIII). Nachdem nach derartigen Operationen ein ganz normaler Wundverschluss und eine vollständige Verheilung erfolgt ist, sind die Thiere gewöhnlich mit Leichtigkeit zwar noch 2 bis 3 Wochen am Leben zu erhalten, sodann erfolgen jedoch regelmäßig (wahrscheinlich, wie auch HAASE annimmt, in Folge der Unfähigkeit der Nahrungsaufnahme) Segmentabschnürungen am Hinterende, worauf die Versuchsthiere bald, ohne die verlorenen Körpertheile neugebildet zu haben, zu Grunde gehen. Allerdings beobachtete ich hin und wieder,

wenn auch im Ganzen nur in vereinzelt Fällen (A IX und XI), nach Entfernung des vorderen Körperdrittels an der Wundstelle ein gelegentliches, gewöhnlich verspätetes Auftreten von zarten, durchsichtigen Aufsätzen, welche zunächst ganz den Eindruck einer beginnenden Regeneration des Vorderendes erweckten, dennoch aber nicht als typische Regenerationsknospen angesprochen werden dürfen, da sie auch in der Folgezeit stets klein blieben und weder eine Mundbildung noch eine Segmentirung aufwiesen. Es liegen hier wohl ähnliche, wie die von MORGAN und HESCHELER bei den von ihnen untersuchten Lumbriciden als »unvollkommene Regeneration« beschriebenen Fälle vor, d. h. es treten wohl noch Regenerationsknospen auf, die jedoch auf einem primitiven Stadium verbleiben und nicht weiter entwicklungsfähig sind.

Abweichungen von dem bisher geschilderten normalen Verhalten bezüglich der Regeneration des Vorderendes sind außerordentlich selten, können jedoch mitunter vorkommen, wie aus dem Ergebnis des Versuchs A XVI ersichtlich ist: »Am 4. Mai wurde 30 Würmern etwa die vordere Körperhälfte amputirt. Bei einer nach 10 Tagen stattfindenden Kontrollirung waren alle 30 Würmer noch am Leben, jedoch sämmtlich ohne Regenerate befunden; nach 13 Tagen waren noch 22 Thiere lebensfähig, unerwarteter Weise konnte ich jedoch an zwei derselben kleine, zarte, ganz normal erscheinende Regenerationsknospen am Vorderende konstatiren. Während der eine dieser Würmer jedoch schon am 15. Tag nach der Operation zu Grunde ging, ohne dass die Knospe bereits eine Gliederung aufwies, erreichte der zweite ein Alter von 22 Tagen und hatte inzwischen ein sich in zwei Segmente gliederndes Kopfregerat, an dem zugleich auch eine Neubildung des Mundes nachweisbar war, ausgebildet.« Wenn nun auch diese Beobachtung zeigt, dass bei *Tubifex* auch nach Verlust von zahlreichen Segmenten eine gelegentliche Regeneration des Kopfes vorkommen kann, so muss doch betont werden, dass einerseits eine derartige Neubildung von zwei Segmenten nach Verlust einer größeren Segmentzahl nicht als eigentliche Regeneration des Vorderendes angesprochen werden kann, sondern immerhin nur einen Nothbehelf darstellt, und dass andererseits derartige Fälle nicht die Regel, sondern eben nur seltene Ausnahmen bilden. Gewöhnlich erfolgt vielmehr die Regeneration des Vorderendes, wie sowohl aus den von HAASE als auch von mir ausgeführten Versuchen mit Sicherheit hervorgeht, nur nach einer Amputation von weniger als zehn, höchstens zwölf Segmenten. Ähnlich liegen die Verhältnisse nach den Befunden HESCHELER's, MORGAN's

und MICHEL's wiederum bei den Lumbriciden, bei denen ebenfalls, wie auch KORSCHOLT bestätigt hat, nach Wegnahme zahlreicher Segmente nur verhältnismäßig selten Kopfregenerate gebildet werden. Wir kommen also zu dem Schluss, dass in Bezug auf das Regenerationsvermögen des Vorderendes eine weitgehende Übereinstimmung zwischen *Tubifex* und den Lumbriciden zu konstatieren ist.

Da bisher meines Wissens nicht festgestellt ist, ob bei *Tubifex* auch eine mehrmalige Regeneration des Kopfes seitens desselben Individuums vor sich gehen kann, unternahm ich auch einige diesbezügliche Versuche (Versuchsreihe B). Während jedoch das Vorderende bei *Lumbriculus* nach v. WAGNER 5—7 mal, nach BONNET sogar 8—9 mal und bei *Allolobophora foetida* nach HESCHELER 5 mal regenerieren kann, gelang es mir bei dem sich bei diesen Versuchen weniger widerstandsfähig zeigenden *Tubifex* nur eine 3 bis 4 malige successive Neubildung des Kopfendes zu beobachten.

b. Die Regeneration des Hinterendes bei Erhaltung des natürlichen Kopfendes.

(Versuchsreihe C p. 14.)

Versuchsreihe D (successive Regeneration des Hinterendes).

Bei den folgenden Versuchen wurde den Versuchsthieren bei der jemaligen ersten Operation das Hinterende in verschiedener Ausdehnung, durchschnittlich etwa die hintere Körperhälfte entfernt, bei den folgenden Operationen außer der jungen Knospe nur wenige normale Segmente.

Versuch I (K.-Nr. 36). [Eine sechsmalige Regeneration in 5½ Wochen.]

Operirt am	Zahl der Versuchsthiere	Ergebnisse
22. IV. zum 1. Mal	30	nach 5 Tagen 21 H-Rg
27. IV. » 2. »	21	» 5 » 15 »
2. V. » 3. »	15	» 3 » 2 »
		» 4 » 4 »
		» 5 » 10 »
7. V. » 4. »	10	» 4 » 2 »
		» 5 » 5 »
		» 6 » 10 »
13. V. » 5. »	10	» 8 » 1 »
		» 9 » 3 »
21. V. » 6. »	3	» 10 » 6 »
31. V. » 7. »	2	» 6 » todt

Versuchsreihe C.

Versuch	K.-Nr.	Operirt am	gehalten bis	Zahl der Versuchs- thiere	Amputation des Hinterendes bis auf	Auftreten von Regeneraten nach	Ergebnisse
I	(9)	13. I.	26. I.	20	Kopfstücke v. 6—10 Segm.	—	Keine Regeneration
II	(16)	29. I.	12. II.	25	» 6—10 »	—	»
III	(22)	2. II.	18. II.	20	» 8—10 »	—	»
IV	(51)	4. V.	26. V.	25	» 6—8 »	—	»
V	(58)	17. V.	5. VI.	18	» 8—10 »	—	»
VI	(11)	19. I.	4. II.	30	» 10—12 »	10 Tagen	»
VII	(44)	2. V.	10. VI.	50	» v. 10—12(—15) »	6—9 »	Im Ganzen nur 7 H-Rg.
VIII	(1)	29. XI.	30. XII.	20	» v. 12—15 »	10 »	Nach 6 Tagen 3 H-Rg (33 Thiere lebend)
IX	(2)	10. XII.	22. I.	20	» 12—15 »	9—10 »	» 9 » 15 H-Rg (24 Thiere lebend)
X	(3)	25. XII.	19. I.	25	» 12—15 »	—	» 14 » 18 H-Rg (20 Thiere lebend)
XI	(50)	4. V.	4. VI.	30	» 12—15 »	4—6 »	Nach 14 Tagen 10 H-Rg (18 Thiere lebend)
XII	(45)	3. V.	15. VI.	30	das vordere Körpert Drittel	4—6 »	Nach 10 Tagen 10 H-Rg (18 Thiere lebend)
XIII	(5)	27. XII.	?	25	die vordere Körperhälfte	8—10 »	Nach 4 Tagen 8, nach 5 Tagen 14, nach 6 Tagen 24 H-Rg (24 lebend).
XIV	(37)	24. IV.	20. V.	20	» » »	4—5 »	Nach 13 Tagen 18 H-Rg.
XV	(41)	27. IV.	?	30	» » »	4—5 »	Nach 9 Tagen sämtliche 20 Thiere mit H-Rg.
XVI	(52)	4. V.	2. VI.	30	» » »	3—5 »	Nach 9 Tagen 26 H-Rg.
XVII	(25)	24. II.	12. III.	20	} Amputation von 8—15 Seg- menten am Hinterende	—	Nach 3 Tagen 6, nach 5 Tagen 16, nach 7 Tagen 30 H-Rg (30 lebend).
XVIII	(34)	15. III.	31. III.	35			
XIX	(54)	6. V.	29. V.	20			

Die Zahl der Segmente der Hinterregenerate gebe ich nicht besonders an, da in allen Fällen, in welchen Regenerate gebildet wurden, diese sich stets in zahlreiche Segmente gliederten.

Es konnte zwar eine Regeneration des Afters, jedoch keine Neubildung von Segmenten mit Steiheit konstatiert werden.

Versuch II (K.-Nr. 63). [Eine siebenmalige Regeneration in
7½ Wochen.]

Operirt am	Zahl der Versuchsthiere	Ergebnisse
17. VI. zum 1. Mal	13	nach 4 Tagen 13 H-Rg
21. VI. » 2. »	13	» 5 » 12 »
26. VI. » 3. »	12	» 5 » 5 »
		» 7 » 12 »
3. VII. » 4. »	12	» 5 » 3 »
		» 8 » 10 »
11. VII. » 5. »	10	» 7 » 1 »
		» 9 » 6 »
20. VII. » 6. »	6	» 9 » 2 »
		» 12 » 5 »
1. VIII. » 7. »	5	» 9 » 2 »
		» 11 » 3 »
		» 14 » 3 »
15. VIII. » 8. »	3	» 8 » — »
		» 9 » todt »

Die Versuchsreihe C lehrt zunächst, dass Kopfstücke von *Tubifex*, die mindestens 10 bis 15 Segmente umfassen, also die im neunten und zehnten Segment gelegene Genitalregion vollständig unverletzt enthalten und des natürlichen hinteren Körpertheils beraubt sind, den letzteren zu regeneriren im Stande sind (Versuche VI bis IX). Mit noch größerer Wahrscheinlichkeit und meist auch etwas schneller erfolgt eine Neubildung des Schwanzes, wenn das Vorderende in noch umfangreicherem Maße erhalten bleibt und etwa ein Drittel oder die Hälfte des Thieres umfasst. Derartige, sich aus zahlreichen Segmenten zusammensetzende Vorderenden haben sich stets sehr widerstandsfähig erwiesen und mit großer Regelmäßigkeit lange, segmentreiche Hinterregenerate erzeugt (Versuche XII bis XVI). Der Umstand, dass das erste Auftreten der Regenerationsknospen bei den verschiedenen Versuchen zu verschiedenen Zeiten (von der Operation an gerechnet) erfolgte, ist sowohl auf die Größe der regenerirenden Kopfstücke als auch besonders auf die durch die Jahreszeit veranlassten Temperaturdifferenzen zurückzuführen.

Umfassen die amputirten Kopfstücke hingegen weniger als zehn bis zwölf Segmente, sind sie also der Genitalregion vollständig oder zum Theil beraubt, so kommt es nach meinen Beobachtungen (Versuche I bis V), die zwar die Ergebnisse BÜLOW's und v. WAGNER's an *Lumbriculus* bestätigen, jedoch nicht mit den diesbezüglichen Befunden HAASE's in Einklang zu bringen sind, niemals zu einer Regeneration des Hinterendes. HAASE stellte nämlich auch für derartige kurze Vorderenden von *Tubifex* eine hohe Regenerationsfähigkeit

fest: »Stücke aus sechs bis zehn Segmenten lebten monatelang weiter und regenerirten schnell das aus einer großen Zahl von Segmenten bestehende Hinterende, so dass man zu der Annahme berechtigt ist, dass sie bei genügend langer Beobachtung sich zu normalen Thieren ausgebildet haben würden.« So äußert sich HAASE. Das erwähnte günstige Resultat desselben dürfte jedoch meines Erachtens auf einem Irrthum beruhen, wie ich wohl auf Grund zahlreicher Versuche, die ich gerade, um die Behauptung HAASE's auf ihre Richtigkeit zu prüfen, öfters wiederholte, anzunehmen berechtigt bin; in Betreff der Zählung der Segmente verfuhr ich mit größter Gewissenhaftigkeit, was oft am lebenden Thier mit großen Schwierigkeiten verbunden war, niemals aber gelang es mir, solche winzige Kopfstücke »monatelang« am Leben zu erhalten und zur Regeneration zu bringen, sie gingen vielmehr stets schon nach Verlauf von 2—3 Wochen ohne jedes Anzeichen einer Regeneration zu Grunde. In völliger Übereinstimmung befinden sich diese meine Ergebnisse indessen mit denjenigen v. WAGNER's an *Lumbriculus*, der sonst sogar *Tubifex* hinsichtlich des Regenerationsvermögens weit überlegen ist. »Die reparative Neubildung des Schwanzes«, schreibt v. WAGNER, »vollzieht sich an Stücken, denen das natürliche Kopfende in einer Ausdehnung von mindestens zwölf Segmenten erhalten wurde, mit fast unfehlbarer Sicherheit; geht man auch nur wenig unter jenes Mindestmaß, so ist der Erfolg schon mehr als zweifelhaft, und meine Versuche, Vorderenden von sechs bis acht Segmenten zur Reparation des Schwanzes zu bringen, schlugen durchweg fehl.«

Besonders hervorheben möchte ich noch die Resultate der Versuche C XVII bis XIX. Merkwürdigerweise beobachtete ich in solchen Fällen, nämlich nach Entfernung von nur wenigen, etwa zehn Segmenten am Hinterende, niemals die Bildung typischer, durchsichtiger, segmentirter Regenerationsknospen, sondern mit der Regeneration des Afters, die, wie schon am lebenden Thier unter dem Mikroskop zu erkennen ist, bereits in den ersten Tagen nach der Operation erfolgt, scheinen zunächst die Regenerationsprocesse vollendet zu sein. Die Würmer haben dann ihr vollständig normales Aussehen wieder erlangt, bleiben noch wochenlang am Leben, und die normalen Existenzbedingungen scheinen wieder hergestellt zu sein. Wenn ich nun auch in solchen Fällen niemals eine Neubildung der amputirten Segmente feststellen konnte (zahlreiche außer den angeführten in gleicher Weise vorgenommenen Versuche hatten stets dasselbe Resultat), so liegt dennoch die Vermuthung nahe, dass hier eine langsame Regeneration, eine

allmähliche Hinzufügung neuer Segmente, wie in jedem normalen, wachsenden Schwanzende stattfindet. Eben so nimmt auch HESCHELER an, indem er bei seinen Versuchen an Lumbriciden stets nur relativ wenige segmentirte Hinterregenerate beobachtet hat, »dass die Hinterenden durch langsames Hinzufügen neuer Segmente, sozusagen unmerklich, wieder ergänzt werden«. Ähnliche Beobachtungen sind ferner auch von KORSCHULT an Theilstücken von Lumbriciden gemacht.

Successive Neubildungen des Hinterendes an ein und demselben Individuum konnte ich, wie Versuchsreihe D zeigt, leicht feststellen und zwar im Maximum eine siebenmalige Regeneration im Verlauf von $7\frac{1}{2}$ Wochen. Auch hieraus ist wiederum das geringere Regenerationsvermögen von *Tubifex* den Lumbriculiden gegenüber ersichtlich, bei welchen nach v. WAGNER'S Untersuchungen die Erneuerung des Schwanzes bis zu 14mal von statten gehen kann. Die Wahrnehmung des genannten Autors, »dass die Erschöpfung des reparativen Vermögens nicht etwa plötzlich, sondern sehr allmählich zu Tage tritt und darin sich ankündigt, dass nicht nur der Eintritt der Reparation sich mehr und mehr verzögert, sondern diese selbst auch langsamer, gewissermaßen schwerfälliger verläuft«, kann ich auch als für *Tubifex* geltend, völlig bestätigen. Derartige successive Regenerationen des Hinterendes haben auch RIEVEL bei Lumbriciden und MICHEL bei Polychäten (*Phyllodoce maculata*) beschrieben.

c. Die Regenerationsfähigkeit von Theilstücken nach Verlust des natürlichen Vorder- und Hinterendes.

Versuchsreihe E.

Versuche I und II (K.-Nr. 17 u. 46): Amputation von drei bis sechs Kopfsegmenten und zugleich ungefähr der hinteren Körperhälfte.

Versuch	Operirt an	Gehalten bis	Zahl d. Versuchsthiere	Ergebnisse			
I.	29. I.	18. II.	15	Nach 8 Tagen	1 V-Rg. + H-Rg.	6 H-Rg.	2 V-Rg.
				» 10 »	2 V-Rg. + H-Rg.	6 H-Rg.	
				» 14 »	5 V-Rg. + H-Rg.	5 H-Rg.	
II.	3. V.	30. V.	25	Nach 4 Tagen		6 H-Rg.	
				» 5 »		13 H-Rg.	
				» 8 »	7 V-Rg. + H-Rg.	15 H-Rg.	
				» 12 »	20 V-Rg. + H-Rg.	—	

Gesamtergebnis: Bildung zahlreicher Vorder- und Hinter-

regenerate; erstere gliederten sich gewöhnlich in zwei bis drei, letztere in eine große Anzahl von Segmenten¹.

Versuche III bis VI. Herstellung von circa 15 Segmente umfassenden Theilstücken aus der vordersten Körperregion (also die Genitalorgane enthaltend!). Vom natürlichen Vorderende wurden nur drei bis vier Segmente entfernt.

Versuch	K.-No.	Operirt am	Gehalten bis	Zahl der Theilstücke	Ge- schlechts- verhältnisse	Ergebnisse																																														
III.	(59)	22. V.	28. V.	20	Ge- schlechts- reif	Keine Regeneration																																														
IV.	(60)	3. VI.	8. VI.	15																																																
V.	(61)	12. VI.	3. VII.	20	nicht ge- schlechts- reif	<table border="1"> <thead> <tr> <th></th> <th>lebend</th> <th>ohne Rg.</th> <th>nur H.-Rg.</th> <th>nur V.-Rg.</th> <th>V.-Rg. + H.-Rg.</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>nach 4 Tagen</td> <td>20</td> <td>13</td> <td>7</td> <td>—</td> <td>—</td> </tr> <tr> <td>» 6 »</td> <td>20</td> <td>8</td> <td>12</td> <td>—</td> <td>—</td> </tr> <tr> <td>» 7 »</td> <td>20</td> <td>6</td> <td>8</td> <td>1</td> <td>5</td> </tr> <tr> <td>» 9 »</td> <td>19</td> <td>4</td> <td>3</td> <td>3</td> <td>9</td> </tr> <tr> <td>» 12 »</td> <td>14</td> <td>—</td> <td>3</td> <td>2</td> <td>9</td> </tr> <tr> <td>» 21 »</td> <td>10</td> <td>—</td> <td>1</td> <td>—</td> <td>9</td> </tr> </tbody> </table>						lebend	ohne Rg.	nur H.-Rg.	nur V.-Rg.	V.-Rg. + H.-Rg.	nach 4 Tagen	20	13	7	—	—	» 6 »	20	8	12	—	—	» 7 »	20	6	8	1	5	» 9 »	19	4	3	3	9	» 12 »	14	—	3	2	9	» 21 »	10	—	1	—	9
	lebend	ohne Rg.	nur H.-Rg.	nur V.-Rg.	V.-Rg. + H.-Rg.																																															
nach 4 Tagen	20	13	7	—	—																																															
» 6 »	20	8	12	—	—																																															
» 7 »	20	6	8	1	5																																															
» 9 »	19	4	3	3	9																																															
» 12 »	14	—	3	2	9																																															
» 21 »	10	—	1	—	9																																															
VI.	(64)	17. VI.	15. VII.	28	nicht ge- schlechts- reif	Nach 14 Tagen 13 V-Rg. + H-Rg. (Näheres siehe nächster Versuch Nr. 1).																																														

Gesamtresultat: Theilstücke aus der Genitalregion geschlechtsreifer Thiere sind nicht regenerationsfähig, während solche nicht geschlechtsreifer Würmer sowohl am Vorder- als auch am Hinterende Regenerate hervorzubringen im Stande sind.

Versuche VII (K.-Nr. 64). Am 7./VI. wurden 28 Würmern die ersten drei bis vier Kopfsegmente entfernt, worauf diese kopflosen Würmer in je fünf Theile (etwa 12—15—20 Segmente durchschnittlich umfassend) zerlegt wurden (Nr. 1 bis Nr. 5).

Befund nach	Genitalregion		Körpermitte		Schwanz- stücke
	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3	Nr. 4	Nr. 5
7 Tagen	16 H-Rg	20 H-Rg	19 H-Rg	ohne Rg	ohne Rg
10 »	5 V-Rg + H-Rg 10 H-Rg	2 V-Rg + H-Rg 16 H-Rg	— 15 H-Rg	» »	» »
2 Wochen	13 V-Rg + H-Rg —	2 V-Rg + H-Rg 12 H-Rg	— 10 H-Rg	totd	» »
3½ »	7 V-Rg + H-Rg —	2 V-Rg + H-Rg 3 H-Rg	— 6 H-Rg	»	totd

¹ Ein Gleiches gilt auch in Betreff der Segmentation der Regenerate für sämtliche folgende Versuche dieser Reihe, falls nichts Besonderes bemerkt ist.

Gesamtergebnis:

- Nr. 1: Zahlreiche Vorder- und Hinterregenerate.
 Nr. 2: Nur zwei Vorder- neben zahlreichen Hinterregeneraten.
 Nr. 3: Etwa die Hälfte der Theilstücke mit Hinterregeneraten.
 Nr. 4: } nicht regenerationsfähig.
 Nr. 5: }

Versuch VIII (K.-Nr. 31). Am 6./III. wurden 25 Würmern etwa zehn Segmente sowohl am Vorder- als auch am Hinterende amputirt, worauf der Rest der Thiere in je drei, ziemlich gleich große Theilstücke zerlegt wurde (Nr. 1 vordere, Nr. 2 mittlere, Nr. 3 hintere Theilstücke).

Befund nach	Nr. 1		Nr. 2		Nr. 3	
	lebend	Regenerate	lebend	Regenerate	lebend	Regenerate
5 Tagen	25	5 H-Rg	22	4 H-Rg	9	—
9 >	19	9 H-Rg	22	10 H-Rg	—	—
2 Wochen	16	2 V-Rg + H-Rg 8 H-Rg	19	13 H-Rg	—	—
3 >	12	2 V-Rg + H-Rg 8 H-Rg	11	10 H-Rg	—	—

Gesamtergebnis:

- Nr. 1: Zehn Hinterregenerate, zwei Vorderregenerate (letztere jedoch ohne Segmentirung).
 Nr. 2: 13 Hinterregenerate.
 Nr. 3: Nicht regenerationsfähig.

Versuch IX (K.-Nr. 44). Am 2./V. wurden 50 etwa 3 cm große Würmer in je fünf, etwa gleich große Theilstücke zerlegt. Nr. 1-Kopfstücke (Resultat s. Versuch C. VII). Darauf nach hinten folgend Nr. 2, Nr. 3, Nr. 4, Nr. 5 (letztere Schwanzstücke; Resultat s. Versuch A. XVII).

Befund nach	Nr. 2		Nr. 3		Nr. 4	
	lebend	Regenerate	lebend	Regenerate	lebend	Regenerate
4 Tagen	47	5 H-Rg	44	11 H-Rg	27	—
6 >	43	13 H-Rg	38	16 H-Rg	16	2 H-Rg ?
9 >	37	16 H-Rg	36	19 H-Rg	5	—
2 Wochen	15	3 V-Rg + H-Rg 9 H-Rg	22	2 V-Rg + H-Rg 13 H-Rg	—	—
3 >	7	3 V-Rg + H-Rg 6 H-Rg	18	2 V-Rg + H-Rg 10 H-Rg	—	—

Gesamtergebnis:

- Nr. 2: } Zahlreiche segmentirte H-Rg. Von den 100 Theilstücken
 Nr. 3: } bildeten jedoch im Ganzen nur fünf V-Rg., von denen sich
 drei in zwei Segmente gliederten.
 Nr. 4: Nicht regenerationsfähig.

Versuche X bis XVII. Theilstücke aus der vorderen und mittleren Körperregion.

Versuch	K.-Nr.	Operirt am	Gehal- ten bis	Anzahl der Stücke	Segment- zahl der Stücke	Ergebnisse	
						Hinter-	Vorderregenerate
X	(6)	31. XII.	20. I.	39	10—20	5 H-Rg	—
XI	(9)	13. I.	31. I.	40	12—15	18 H-Rg	2 V-Rg (ohne Segmentirung)
XII	(10)	14. I.	28. I.	15	20—30	9 H-Rg	—
XIII	(13)	21. I.	2. III.	60	10—20	22 H-Rg	1 V-Rg (ohne Segmentirung)
XIV	(40)	26. IV.	29. V.	30	12—15	12 H-Rg	1 V-Rg (2 Segmente)
XV	(45)	3. V.	24. V.	30	20—30	8 H-Rg	—
XVI	(39)	25. IV.	3. V.	30	weniger als 10 Seg- mente	—	—
XVII	(43)	30. IV.	10. V.	40	—	—	—

Gesamtergebnis:

Bildung zahlreicher H-Rg., hingegen nur vereinzelter V-Rg., die meistens unsegmentirt blieben. Weniger als zehn Segmente umfassende Theilstücke sind nicht regenerationsfähig.

Versuche zur Feststellung des Regenerationsvermögens solcher Theilstücke von *Tubifex*, die des natürlichen Vorder- und Hinterendes beraubt waren, sind bisher nur von BONNET und HAASE ausgeführt worden. Während Ersterer kurzweg konstatarie, dass derartige Theilstücke mit großer Regelmäßigkeit stets wieder zu ganzen Thieren auswachsen (p. 4), gelangte HAASE zu folgenden, erheblich ungünstigeren Ergebnissen: »Im Ganzen erwies sich *Tubifex* nicht so widerstandsfähig, wie dies speciell für die Lumbriciden durch KORSCHULT gezeigt wurde, denn die Versuche mit kleinen Theilstücken verliefen nicht so günstig, wie dies für *Lumbriculus* und die Lumbriciden angegeben ist. Regenerate habe ich bei ihnen immer nur am Hinterende auftreten sehen, wo sie allerdings eine ziemlich große Zahl von Segmenten betragen konnten; am Vorderende habe ich dagegen keine Gelegenheit gehabt, Neubildungen zu beobachten, sei es nun, dass überhaupt keine solchen von *Tubifex* gebildet werden, oder dass eine längere Beobachtungszeit hierzu erforderlich ist.« Wenn ich nun auch die Schlussfolgerung HAASE's, dass *Tubifex* hinsichtlich des Regene-

rationsvermögens von Theilstücken den genannten Oligochäten im Allgemeinen nachsteht, bestätigen muss, so gelang es mir dennoch, wie aus der angeführten Versuchsreihe E ersichtlich ist, neben der Neubildung von Hinterenden auch Regenerationen am Vorderende zu beobachten. Offenbar hat HAASE nicht genügend berücksichtigt, dass die Regenerationsfähigkeit einerseits von der Größe der Wurmstücke, ihrer Segmentzahl, und andererseits vor Allem davon abhängig ist, aus welcher Region des Körpers die Stücke stammen.

Entfernte ich den Versuchsthieren nur einige wenige Kopfsegmente, etwa drei bis sechs, und zugleich das hintere Körperdrittel oder die ganze Hinterhälfte (Versuche E. I und II), so regenerirten die auf diese Weise erhaltenen segmentreichen Theilstücke ziemlich regelmäßig sowohl das Vorder- als auch das Hinterende; so waren z. B. von den beim Versuch E II operirten 25 Würmern nach Verlauf von 12 Tagen noch 20 am Leben und zwar sämmtlich im Besitze von Vorder- und Hinterregeneraten, von denen sich erstere in der nächsten Zeit in zwei bis drei, letztere in zahlreiche Segmente gliederten. Die Neubildung von Vorder- und Hinterende verläuft unabhängig von einander, indem die des letzteren gewöhnlich einige Tage früher beginnt; gewöhnlich werden Vorder- und Hinterenden regenerirt, mitunter jedoch auch nur die Hinterenden oder nur die Vorderenden.

Besonderes Interesse verdienen die Resultate der Versuche E III bis VI, da es sich hier um kleinere, nur aus 12 bis 15 Segmenten bestehende Theilstücke handelt, die der vordersten Körperregion entnommen sind und die Genitalregion umfassen. Bei den nach dieser Richtung ausgeführten Experimenten lieferten nicht geschlechtsreife Thiere außerordentlich günstige Resultate, indem gerade die die Geschlechtsorgane enthaltenden Theilstücke regenerationsfähiger als Stücke aus allen übrigen Körpergegenden waren und häufig segmentirte Vorder- und Hinterregenerate entwickelten. Wurden jedoch die gleichen Versuche mit geschlechtsreifen Würmern, die an dem Hervortreten des Gürtels im elften und zwölften Segment leicht kenntlich sind, vorgenommen, so gelang es mir niemals, auch nur irgend welche Spuren von Regenerationserscheinungen wahrzunehmen, da die betreffenden Stücke stets schon einige Tage nach der Operation zu Grunde gingen. Zu dem gleichen Ergebnis führten im Allgemeinen auch KORSCHOLT's, absichtlich nur mit geschlechtsreifen Würmern angestellten Experimente in Betreff der Regenerationsfähigkeit von Theilstücken aus der Genitalregion der Lumbriciden, bei denen nur in einem einzigen Ausnahmefalle, und zwar bei einem elf Seg-

mente umfassenden Stück einer *Allolobophora subrubicunda* die Bildung normaler Regenerationsknospen beobachtet werden konnte.

Besprechen wir nunmehr das Regenerationsvermögen solcher Theilstücke von *Tubifex*, die der Genitalregion nach hinten folgen und aus der Mitte des Körpers stammen (Versuche E. VII bis XVII). Im Allgemeinen scheinen derartige kleine Theilstücke überhaupt nur regenerationsfähig zu sein, wenn sie mindestens zehn bis zwölf Segmente umfassen; günstiger gestalten sich die Aussichten auf erfolgende Regeneration, wenn die Theilstücke etwas umfangreicher hergestellt werden; aber auch dann treten Regenerationsprocesse durchaus nicht an allen Stücken auf, sondern ein ziemlich beträchtlicher Procentsatz unterliegt stets schon in den ersten Tagen dem schweren operativen Eingriff, ohne die verlorenen Körpertheile wieder ersetzt zu haben. Immerhin findet die Neubildung eines segmentreichen Hinterendes verhältnismäßig häufig statt, hingegen im Ganzen nur selten oder unvollkommen die des Vorderendes. Wie z. B. aus dem Versuch E. IX hervorgeht, haben von 100 Theilstücken aus der vorderen und mittleren Körperregion im Ganzen nur fünf Regenerationsknospen am Vorderende gebildet, von denen wiederum nur an zwei eine Segmentirung konstatirbar war. Denn meist blieben die am Vorderende solcher Theilstücke beobachteten Neubildungen als zarte, conusartige Erhebungen bestehen, entwickelten sich nicht weiter und konnten in Folge dessen höchstens als unvollkommene Regeneration gedeutet werden. Kurz, wir gelangen zu dem Schluss, dass Theilstücke aus der Mitte des Körpers zwar im Stande sind, segmentirte Vorderregenerate zu bilden, doch geschieht dies nur in ziemlich vereinzelt Fällen und keinesfalls so häufig, wie es bei den Lumbriciden (KORSCHULT), *Lumbriculus* (v. WAGNER) und auch bei Naïden, wie später die diesbezüglichen Experimente zeigen werden, der Fall ist.

Während das Regenerationsvermögen von *Tubifex* in der vordersten Körperregion am stärksten ausgebildet ist, nimmt es nach hinten zu merklich ab (Versuche E. VII bis XVII). Schon Theilstücke aus dem hinteren Körperdrittel waren niemals längere Zeit lebensfähig, und nur in seltenen Fällen entstanden an ihren Hinterenden Regenerationsknospen, während ich hier jedoch niemals eine Regeneration am Vorderende beobachten konnte. Waren die Wurmstücke der Gegend unmittelbar vor dem Schwanz entnommen, so erwiesen sie sich, übereinstimmend mit den Befunden KORSCHULT's an Lumbriciden und v. WAGNER's an *Lumbriculus*, als überhaupt nicht regenerationsfähig.

III. Das Regenerationsvermögen von *Naïs proboscidea*.

Während HEPKE nur die bei der Regeneration von *Naïs elinguis* stattfindenden organo- und histogenetischen Vorgänge untersucht hat, macht RIEVEL über das Regenerationsvermögen von *Naïs proboscidea* folgende Angaben: »Die Neubildung des Vorderendes ging gleich gut von statten, ob viele oder wenige Segmente entfernt worden waren. — Die Zahl der an den Theilstücken haften bleibenden Segmente war verschieden groß. Sie war jedoch ohne Bedeutung, indem nämlich die Regeneration bei kleinen Theilstücken eben so gut eintrat wie bei größeren.« Da RIEVEL mit diesen wenigen Worten im Allgemeinen auch ungefähr das Richtige trifft, — denn *Naïs* besitzt in der That ein ganz hervorragendes Regenerationsvermögen, — und ich Wiederholungen mit den soeben bei der Regeneration von *Tubifex* gemachten Angaben vermeiden möchte, brauche ich die folgende Darstellung bezüglich der Regenerationsfähigkeit von *Naïs proboscidea* nur verhältnismäßig kurz zu behandeln.

a. Die Regeneration des Vorderendes bei Erhaltung des natürlichen Schwanzendes.

Versuchsreihe F.

Ver- such	K.-Nr.	Operirt am	Zahl der Ver- suchs- thiere	Amputirt	Erstes Auftreten von Regeneraten nach	Ergebnisse
I.	(70)	6. VI.	23	6—8 Segmente	3 Tagen	Nach 5 Tagen sämtliche 23 Würmer mit V-Rg. Mund funktionsfähig. Nach 9 Tagen bereits Gliederung in 2—3 Segmente. (Sodann konservirt zwecks histolog. Untersuchung.)
II.	(72)	14. VI.	18	die vordere Körperhälfte	3 Tagen	Nach 5 Tagen sämtliche 18 Würmer mit V-Rg. Nach Verlauf von 2½ Wochen Gliederung derselben in 6—8 Segmente.
III.	(75)	25. VI.	30	d. Vorderende bis auf das hintere Körperdrittel, zum Theil sogar bis auf kleine Schwanzstücke von 10—15 Segm.	3—4 Tagen	Nach 4 Tagen zahlreiche V-Rg. Nach 10 Tagen 17 Würmer am Leben; 15 derselben mit V-Rg; unter ihnen auch mehrere, aus nur ca. 15 Segmenten bestehende Schwanzstücke. Gliederung der Rg. in 6—8 Segmente.

Die eben angeführten Versuche haben zunächst zu einem wichtigen, von den bei *Tubifex* gefundenen Verhältnissen abweichenden

Resultat geführt. Während nämlich bei diesem, eben so wie bei den Lumbriciden die Neubildung des Kopfes normalerweise (wenigstens in den weitaus meisten Fällen) auf die Entfernung von zehn bis zwölf, höchstens 15 Segmenten beschränkt ist, erfolgt bei *Naïs* auch nach Amputation von zahlreichen Segmenten, die sich selbst über die ganze vordere Körperhälfte und darüber hinaus erstrecken können, eine Regeneration des Vorderendes; ja selbst kleine Schwanzstücke, die nur etwa 15 Segmente umfassen, sind im Stande, ein segmentirtes Vorderende hervorzubringen. Wenn nun auch nicht immer genau die gleiche Anzahl der entfernten Segmente neugebildet wird, so ist dennoch immerhin die Segmentirung der Regenerate eine bei Weitem ausgedehntere als bei *Tubifex*; denn während bei diesem nur zwei bis drei Segmente regeneriren, konnte ich bei zahlreichen neugebildeten Vorderenden von *Naïs* eine Gliederung der Kopfregenerate in sechs bis acht Segmente mit Leichtigkeit feststellen. Ja es scheint mir durchaus nicht ausgeschlossen, vielmehr recht wahrscheinlich zu sein, dass es späterhin noch zu einer weiteren Segmentation kommt; mit Sicherheit ist jedoch diese Frage nur sehr schwer zu entscheiden, da bei den außerordentlich schnell verlaufenden Wachsthumsvorgängen der Regenerate eine Unterscheidung derselben vom übrigen Körpertheil schon nach kurzer Zeit nicht mehr möglich ist.

b. Die Regeneration des Hinterendes bei Erhaltung des natürlichen Kopfendes.

Versuchsreihe G.

Ver-such	K.-Nr.	Operirt am	Zahl der Ver-suchsthiere	Amputation des Hinterendes bis auf	Auftreten von Regeneraten nach	Ergebnisse
I.	(71)	6. VI.	23	Kopfstücke v. 6—8 Segm.	—	Keine Regeneration
II.	(77)	25. VI.	20	Kopfstücke v. 6-10 Segm.	(3 Tagen)	1 H-Rg. an einem Kopfstück von 10 Segmenten. Im Übrigen keine Rg.
III.	(79)	9. VII.	15	Kopfstücke v. 6-10 Segm.	—	Keine Regeneration
IV.	(80)	9. VII.	24	Kopfstücke von 10—15 Segm.	2—3 Tagen	Nach 4 Tagen noch 15 Kopfstücke, von denen einige aus nur 10—12 Segmenten bestanden, lebend und sämmtlich mit H-Rg.
V.	(73)	14. VI.	18	die vordere Körperhälfte	2 Tagen	Sämmtliche 18 Würmer regenerirten ein segmentirtes Hinterende.

In Betreff der Regeneration des Hinterendes bei Erhaltung des natürlichen Vorderendes verhält sich *Naïs* im Allgemeinen eben so wie *Tubifex* und *Lumbriculus*. Schon nach Verlauf von 2—3 Tagen wird im Sommer gewöhnlich ein neues Hinterende regeneriert, vorausgesetzt, dass die Kopfstücke mindestens zehn bis zwölf Segmente oder eine größere Segmentzahl umfassen. Die Versuche hingegen, aus weniger als zehn bis zwölf Segmenten bestehende Kopfstücke zur Regeneration der entfernten Körpertheile zu bringen, führten, wie es auch bei *Tubifex* der Fall war, stets zu negativen Ergebnissen.

c. Die Regenerationsfähigkeit von Theilstücken nach Verlust des natürlichen Vorder- und Hinterendes.

Versuchsreihe H.

Versuch	K.-Nr.	Operirt am	Zahl der Theilstücke	Segmentzahl der Theilstücke	Körperregion	Ergebnisse
I.	(76)	25. VI.	36	10—20	Aus der mittleren Körperregion.	Auftreten von H-Rg. nach 2 Tagen, von V-Rg. nach 3—4 Tagen. — Befund nach 8 Tagen: Lebend 23 Theilstücke; von denselben 4 ohne Rg., 3 nur mit H-Rg., 16 mit V-Rg. und H-Rg.
II.	(74)	14. VI.	60	10—15	Aus allen Körperregionen, indem 15 Würmer nach Amputation einiger Segmente am Vorder- u. Hinterende in je 4 Theilstücke zerlegt wurden (Nr. 1 bis Nr. 4 von vorn nach hinten).	Befund nach 6 Tagen: Nr. 1: 10 V-Rg. u. H-Rg. Nr. 2: 13 V-Rg. u. H-Rg. Nr. 3: 6 V-Rg. u. H-Rg. Nr. 4: 9 lebend, ohne Rg.
III.	(78)	25. VI.	30	meist weniger als 12 Segm.	Aus der vorderen und mittleren Körperregion.	Nur 4 aus 10—12 Segm. bestehende Theilstücke regenerierten, und zwar 2 nur das Hinterende, die anderen 2 außerdem auch das Vorderende. Bei den übrigen 26 Stücken keine Rg.
IV.	(81)	9. VII.	25	weniger als 10 Segm	Aus der vorderen u. mittleren Region.	Keine Regeneration (z. Th. lebend bis 14. VII.).

Die beobachteten V-Rg. ließen gewöhnlich nach Verlauf von ca. 14 Tagen eine Gliederung in 5—8 Segm. erkennen, während die H-Rg. stets zahlreiche Segm. neubildeten.

Ein Blick auf die Versuchsreihe H. I und II lehrt, dass die mit kleinen Wurmstücken aus verschiedenen Körperregionen ausgeführten

Experimente bei *Naïs* bedeutend günstigere Resultate als bei *Tubifex* zur Folge hatten. Während bei letzterem Vorderregenerate nur die Geschlechtsorgane enthaltende Theilstücke häufig ausbilden, die der übrigen Körperregionen hingegen im Vergleich zu Hinterregeneraten nur verhältnismäßig selten, findet bei *Naïs* mit gleicher Regelmäßigkeit an Theilstücken aller Körperregionen, abgesehen von den überhaupt nicht regenerationsfähigen, der Gegend direkt vor dem Hinterende entlehnten Stücken, sowohl die Neubildung eines segmentirten Vorderendes als auch die des Hinterendes statt. Betrogen die Theilstücke jedoch weniger als zehn Segmente, so gingen sie auch bei *Naïs*, ohne zu regeneriren, nach kurzer Zeit zu Grunde (H. III und IV).

Auch successive Regenerationen von *Naïs* zu beobachten, hatte ich mehrmals Gelegenheit; da jedoch die nach dieser Richtung unternommenen Versuche in Folge zahlreicher während des Verlaufs derselben auftretender Knospungszonen nicht sicher zu Ende geführt werden konnten, bin ich leider nicht im Stande, hier bestimmte Daten anzugeben. Nach FRAISSE regeneriren Naïden mehr als zwölfmal das gleiche Stück ihres Körpers.

Ein Vergleich meiner Befunde an *Naïs proboscidea* mit den Ergebnissen v. WAGNER's an *Lumbriculus* beweist eine völlige Übereinstimmung in Betreff der Regenerationsfähigkeit beider Formen, und mit Recht weist RIEVEL die Angabe BÜLOW's zurück, dass die Naïden das Vermögen der Regeneration von Vorder- und Hinterende in geringerem Maße als *Lumbriculus* besäßen. Dass im Gegensatz zu *Tubifex* auch bei *Lumbriculus* eine Regeneration des Vorderendes selbst nach Amputation beliebig vieler Segmente mit Leichtigkeit eintritt, wie es ebenfalls bei *Naïs* geschieht, geht aus folgenden Worten v. WAGNER's hervor: »Stücke aus der hintersten Region des Wurmleibes scheinen bei geringer Größe überhaupt nicht reparationsfähig zu sein: sie gingen immer rasch zu Grunde. . . . Wesentlich anders ist das Bild, sobald solchen Wurmstücken das natürliche Hinterende (Schwanz) belassen wird, so dass nur ein neuer Kopftheil hervorzubringen bleibt; derartige Stücke repariren fast regelmäßig.« Zugleich ist aus diesen Angaben ersichtlich, dass das Regenerationsvermögen auch bei *Lumbriculus* eben so wie bei *Naïs*, *Tubifex* und den Lumbriciden im Bereich der hintersten Körperregion eine wesentliche Abschwächung erfährt.

Die Thatsache, dass *Naïs* und *Lumbriculus* hinsichtlich ihrer

Regenerationsfähigkeit im Allgemeinen auf einer bedeutend höheren Stufe als *Tubifex* und die Lumbriciden stehen, hängt unzweifelhaft mit dem Umstande zusammen, dass das Regenerationsvermögen in naher Beziehung zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung steht. Da sich Naïden und Lumbriculiden nicht nur geschlechtlich, sondern auch ungeschlechtlich mittels Theilung fortpflanzen, besitzen die betreffenden Regionen des Körpers naturgemäß eine größere Regenerationskraft als die sich auf rein geschlechtlichem Wege vermehrenden Tubificiden und Lumbriciden, bei welchen sich allerdings die Fähigkeit, verlorene Körpertheile neuzubilden, noch bis zu einem gewissen und zwar ziemlich bedeutenden Grade als äußerst wirksame Stütze im Kampfe ums Dasein bewahrt hat.

C. Zusammenfassung der Ergebnisse bezüglich des Regenerationsvermögens von *Tubifex rivulorum* und Naïs proboscidea.

1) Die Regeneration des Vorderendes von *Tubifex* erfolgt in der Regel nur nach Verlust von weniger als zehn bis zwölf Segmenten. Es findet stets nur eine Gliederung des Regenerates in drei Segmente statt. In seltenen Fällen kommt es auch nach Amputation zahlreicher Segmente zur Ausbildung von Regenerationsknospen, die meistens jedoch nicht entwicklungsfähig sind (unvollkommene Regeneration).

2) Die Regeneration des Vorderendes von *Naïs* tritt häufiger und schneller ein als bei *Tubifex*, indem sie nicht auf die Entfernung einiger weniger Segmente beschränkt ist, sondern eben so gut auch nach Verlust beliebig zahlreicher Segmente erfolgt. Eine Gliederung der Regenerate in sechs bis acht Segmente wurde oftmals beobachtet.

3) Kopfstücke von *Tubifex* und *Naïs* regeneriren nur dann ein neues Hinterende, wenn sie mindestens zehn bis zwölf Segmente umfassen.

4) Die Regenerationsfähigkeit des natürlichen Vorder- und Hinterendes beraubter Theilstücke hängt einerseits von ihrer Segmentzahl, andererseits aber besonders von dem Umstande ab, aus welcher Körperregion die Wurmstücke stammen. Sowohl bei *Tubifex* als auch bei *Naïs* ist nach der hinteren Körperregion zu eine deutliche Abnahme des Regenerationsvermögens zu konstatiren.

5) Die aus der vordersten, der die Genitalorgane ent-

haltenden Körperregion stammenden Theilstücke von *Tubifex* bilden häufig sowohl Vorder- als auch Hinterregenerate aus, während Stücke aus den übrigen Körpertheilen in den meisten Fällen nur das Hinterende, weniger häufig ein normales Vorderende regeneriren.

6) Theilstücke von *Naïs* aus allen Körperregionen (ausgenommen der hintersten) regeneriren Vorder- und Hinterenden gleich häufig.

7) Hinsichtlich des Regenerationsvermögens im Allgemeinen verhält sich *Tubifex* ähnlich wie die Lumbriciden, *Naïs* hingegen wie *Lumbriculus*. Die beiden letztgenannten Formen sind bedeutend regenerationsfähiger, da sie sich neben der geschlechtlichen Fortpflanzung in der Natur auch durch Theilung vermehren.

II. Theil.

Die regenerative Organogenese.

1. Die Regeneration des Ernährungsapparates.

A. Litterarisches.

Bezüglich der regenerativen Neubildung des Enddarmes bei *Lumbricus* und *Lumbriculus* gelangte H. RANDOLPH (1892) zu dem Ergebnis, dass der Enddarm stets den ontogenetischen Vorgängen analog durch Bildung einer Ektoderm-einstülpung (Proktodäum) entsteht.

Vollständig abweichend von diesen Befunden waren die Resultate v. WAGNER's (1893), der ebenfalls die Regenerationsprocesse bei *Lumbriculus* untersuchte, jedoch fand, dass »die regenerative Entstehung des Vorder- und Enddarmes der embryonalen Entwicklung nicht entspricht, indem sie hier vom Ektoderm, dort vom Entoderm ausgeht«. — Durch spätere Arbeiten (1897 und 1899) bewies v. WAGNER allerdings die Neubildung des Mundes mit Hilfe eines Stomodäums (siehe weiter unten) und behielt sich gleichzeitig betreffs der Regeneration des Hinterendes vor, dieselbe ebenfalls einer Nachuntersuchung zu unterziehen.

Die ersten Angaben v. WAGNER's wurden durch RIEVEL (1896) an *Ophryotrocha puerilis*, *Naïs proboscidea* und den Lumbriciden völlig bestätigt, indem bei diesen sämtlichen Formen, abgesehen davon, dass bei den genannten Polychäten eine Regeneration des Kopfes überhaupt nicht festgestellt werden konnte, sowohl der Vorder- als auch der Enddarm lediglich aus dem Entoderm, ohne jedwede Beteiligung des Ektoderms, hervorgehen sollten.

Den Ergebnissen der Untersuchungen v. WAGNER's und RIEVEL's stehen die Resultate HEPKE's (1896/97) über die Regeneration von *Naïs elinguis* schroff und unvermittelt gegenüber. Denn nach diesem Autor erfolgt die Neubildung des Darmkanals durchaus ektodermal, nämlich durch eine ektodermale Wucherung in Form eines soliden Zellstranges, der sich mit dem Vorderende des ento-

dermalen Darmes vereinigt. »Dieser Strang bekommt späterhin ein Lumen, welches bald mit einer im Ektoderm entstehenden Einbuchtung konfluiert, so dass nun am Kopfende der Mund mit dem Pharynx und am Schwanzende der Anus mit dem Enddarm regeneriert und dadurch die vollständige Kommunikation der Darmhöhle mit dem umgebenden Medium wiederhergestellt ist.«

Wiederum anders als sämtliche bisher genannten Forscher beschrieb MICHEL (1896/98) die Bildung des Anus bei zahlreichen hinsichtlich der caudalen Regeneration untersuchten Chätopoden (*Allolobophora*, *Lumbricus*, *Tubifex*, *Lumbriculus*, *Capitella*, *Nerine*, *Eulalia*, *Nephtys*, *Nereis*, *Hediste*), indem bei denselben unmittelbar nach der Operation eine einfache Verlöthung der Darmwände mit dem Körperepithel erfolgen sollte. Nach MICHEL wird also die durch die Resektion geschaffene Darmöffnung direkt zum Anus; es kommt also weder zu einem Verschluss des durchschnittenen Darmstumpfes, noch zur Bildung eines Proktodäums.

Demgegenüber konnte HAASE (1898) auf Grund seiner Studien über die Regenerationsvorgänge bei *Tubifex rivulorum* konstatieren, dass hier am Vorderende sowohl als auch am Hinterende nach der Operation regelmäßig ein Verschluss des Darmrohres gegen das Körperepithel hin stattfindet (mit v. WAGNER's, RIEVEL's und HEPKE's Angaben übereinstimmend). Während der Vorderdarm von *Tubifex* nach HAASE bei der Regeneration »mit Ausnahme einer kleinen vordersten Partie entodermaler und nicht wie in der Ontogenie ektodermaler Herkunft ist«, entsteht der Enddarm zwar ebenfalls ektodermal, jedoch tritt kein nach innen geschlossenes Proktodäum auf, sondern die ektodermale Einsenkung geht immer erst nach erfolgter Neubildung des Afters vor sich.

Zu dem gleichen Ergebnis wie HAASE gelangte HESCHELER (1898) bezüglich der Regeneration des Vorderdarmes der Lumbriciden, indem auch für diese der Nachweis geführt wurde, »dass bei der Regeneration ein Stomodäum epidermaler Abkunft gebildet wird, während das regenerierende Pharynxepithel aus den Zellen des alten Darmes hervorgeht«.

SCHULTZ (1899) behandelt die Regeneration der hinteren Körperhälfte bei Polychäten (*Harmothoe*, Sabelliden, *Phyllodoce*, *Nephtys*) und stellte zum ersten Male fest, dass die Neubildung des Afters bei derselben Species auf verschiedene Weise von statten gehen kann. Entweder verlöthen die Darmwände direkt mit dem Körperepithel (MICHEL), oder der durchschnittene Darm zieht sich zunächst in das Körperinnere zurück, seine Wände vereinigen sich mit einander, während sich zugleich auch das Körperepithel schließt, und erst sekundär vollzieht sich der Durchbruch des Darmes nach außen (v. WAGNER, RIEVEL, HEPKE, HAASE). Im Gegensatz zu den beiden letztgenannten Autoren fand SCHULTZ jedoch »selbst bei ganz ausgewachsenen Regeneraten keine Spur eines ektodermalen Enddarmes, sondern stets endete der Mitteldarm direkt am Analrand und seine Grenze mit dem Ektoderm trat scharf und deutlich hervor«.

Die Beobachtungen HAASE's und HESCHELER's betreffs der Regeneration des Vorderdarmes wurden durch v. WAGNER (1900) (wie bereits oben angedeutet wurde), in völlig übereinstimmender Weise auch bei *Lumbriculus* bestätigt, wie aus dem nachfolgenden, diesbezüglichen Endergebnis v. WAGNER's ersichtlich ist: »Der Darmtractus entsteht per reparationem fast in seiner ganzen Ausdehnung vom Entoderm, nur der vorderste, der spaltförmigen Mundöffnung unmittelbar benachbarte, übrigens sehr kurze Abschnitt (Mundhöhle) macht davon eine Ausnahme, da er gleich jener aus einer Einsenkung der Epidermis hervorgeht, mithin ektodermal veranlagt ist. Der Antheil des Ektoderms ist dabei

auffallend gering, so dass nur eine unerhebliche Anzahl Zellen in Betracht kommt.«

Auch die jüngste sich mit der Regeneration des Vorderendes von *Allolobophora* befassende Arbeit von JOHANNA KROEBER (1900, »an Experimental Demonstration of the Regeneration of the Pharynx of *Allolobophora* from Entoderm« bestätigte die Resultate der Untersuchungen HESCHELER's, HAASE's und v. WAGNER's bezüglich der ektodermalen Mundbildung und der entodermalen Regeneration des Schlundes.

Während sämtliche bisher angeführten Untersuchungen nur die in Folge einer künstlichen Theilung eintretenden Regenerationsprocesse des Darmkanals behandelten, möchte ich im Folgenden der Vollständigkeit halber auch die Ergebnisse derjenigen Forscher kurz anführen, welche die Neubildung des Darmes bei der natürlichen Theilung von Anneliden erörterten.

Die älteren Autoren, v. KENNEL (1882) und v. ZEPPELIN (1883) beschrieben bei der Knospung von *Ctenodrilus pardalis* und *monostylus* die Regeneration des Vorderdarmes (einschließlich des Schlundes), sowie diejenige des Enddarmes durch ansehnliche Ektodermeinstülpungen.

Übereinstimmend mit diesen Befunden waren die neueren Angaben MALAQUIN's (1895) über die Theilung von Filogranen und Salmacinen, bei denen ebenfalls der gesammte Vorderdarm aus dem Ektoderm regenerieren soll.

Demgegenüber haben wiederum die Untersuchungen v. BOCK's (1897) »über die Knospung von *Chaetogaster diaphanus*« und GALLOWAY's (1899) »on non-sexual reproduction in *Dero vaga*« zu dem gemeinsamen Resultat geführt, dass der regenerirte Vorderdarm mit Ausnahme des den Mund enthaltenden, ektodermalen Theils entodermalen Ursprungs ist. Bezüglich der Regeneration des Enddarmes wichen jedoch v. BOCK's und GALLOWAY's Befunde wieder wesentlich von einander ab, indem nach v. BOCK der Enddarm bei *Chaetogaster* rein entodermal durch direkte Verwachsung des abgerissenen Darmendes mit dem Hautmuskelschlauch entsteht, während sich nach GALLOWAY's Angaben bei *Dero* das alte Entoderm und die Körperwand nicht direkt im Analsegment vereinigen, sondern der Darm zur Bildung des Afters das Ektoderm erst durch einen wimpernden Auswuchs erreicht.

B. Beobachtungen über die Regeneration des Vorderdarmes.

Wie aus der so eben geschilderten Litteraturübersicht hervorgeht, erfreuen sich die über die Regeneration des Vorderdarmes vorliegenden Angaben der Autoren einer in den wichtigsten Fragen im Allgemeinen ziemlich weitgehenden Übereinstimmung. Abgesehen von den Darstellungen v. KENNEL's, v. ZEPPELIN's und MALAQUIN's bei natürlicher Theilung, sowie derjenigen HEPKE's bei der Regeneration von *Nais elinguis* konstatirten die sämtlichen übrigen Forscher (v. WAGNER, RIEVEL, HAASE, HESCHELER, KROEBER, v. BOCK und GALLOWAY) nicht nur eine von der Embryogenese abweichende regenerative Entstehung des Pharynx aus dem Entoderm, sondern gelangten mit alleiniger Ausnahme RIEVEL's auch in dem Punkte zu gleichem Er-

gebnis, dass der vorderste Theil des Darmrohres, die Mundhöhle, durch eine wenig umfangreiche Einstülpung des ektodermalen Körper-epithels neugebildet wird.

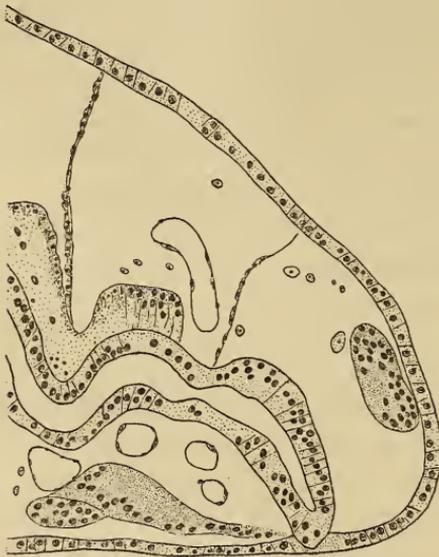
Ich untersuchte die in Frage kommenden Verhältnisse neben *Tubifex* auch bei *Nais proboscidea*, da die sich auf zwei verschiedene *Nais*-Arten beziehenden Angaben RIEVEL's und HEPKE's sowohl den eben erwähnten Befunden der Autoren, als auch besonders einander direkt widersprechen, indem der gesammte Vorderdarm nach RIEVEL lediglich entodermal, nach HEPKE lediglich ektodermal regenerirt.

I. Die Regeneration des Vorderdarmes von *Tubifex rivulorum*.

In Bezug auf die regenerative Neubildung des Vorderdarmes von *Tubifex*, die ich nochmals eingehend untersuchte, befinde ich mich in der angenehmen Lage, die diesbezüglichen Angaben HAASE's vollkommen bestätigen zu können. Ich verweise daher an dieser Stelle auf die ausführliche Darstellung desselben und werde im Folgenden die bei der Regeneration des Vorderdarmes von *Tubifex* verlaufenden Vorgänge nur nochmals in gedrängter Kürze zusammenfassen:

Nach der Entfernung des Vorderendes findet zunächst in Folge des durch die Operation verursachten Reizes eine energische Kontraktion der Körpermuskulatur statt, wodurch eine Verengung der Wunde und eine Vereinigung der durchtrennten Körperwände, sowie eine Zurückziehung des Darmrohres und ein Verschluss desselben bewirkt wird. Sodann wächst der an seinem Vorderende geschlossene Mitteldarm, indem sich seine Zellen langsam, aber stetig vermehren und das Darmlumen erhalten bleibt, nach vorn und ventral gegen das Körperepithel hin, bis er mit demselben in Berührung kommt. An dieser Berührungsstelle kann gewöhnlich schon frühzeitig eine seichte Einbuchtung der Epidermis beobachtet werden, die man zweckmäßig nach dem Vorgange v. WAGNER's als »Mundbuchteinzüehung« bezeichnet. Dieselbe senkt sich in der Folgezeit mehr und mehr in die Tiefe und verlöthet mit den Darmepithelien, wobei zunächst noch die trennenden Kontouren beider Schichten deutlich hervortreten, die jedoch mit den weiteren Regenerationsvorgängen allmählich undeutlicher werden, um schließlich gänzlich zu schwinden. Mit fortschreitendem Wachsthum der Regenerationsknospe erfolgt sodann nach kurzer Zeit der definitive Durchbruch des Darmes und damit eine Wiederherstellung der Kommunikation zwischen Darmlumen und Außenwelt, womit die Neubildung des Vorderdarmes ihren Abschluss erreicht hat.

Der Darstellung HAASE's, welche durch dessen Abbildungen 1—8 in treffender Weise erläutert wird, habe ich nur hinsichtlich eines Punktes eine Ergänzung beizufügen, nämlich in Betreff der Verbindung des Darmes mit dem Epithel der Körperwand. Nach HAASE's Angaben bildet sich nämlich stets, noch bevor der auswachsende Darm die Epidermis erreicht hat, eine kleine Ektodermeinsenkung aus, die dem Darm entgegenwächst, sich an denselben anlegt und mit ihm verschmilzt (HAASE's Fig. 4 und 5). Neben diesem Befunde konnte ich jedoch auch häufig die Beobachtung machen, dass die Spitze des regenerirenden Mitteldarmes sich direkt durch die Epithelzellen der Körperwand durchschiebt, dieselben gewissermaßen keilförmig durchbrechend, ohne dass sich bisher das Ektoderm in die Tiefe eingesenkt



Textfig. 1.

hat. Die Feststellung dieses Verhaltens, das durch nebenstehende Textfig. 1 illustriert werden soll, erschien mir deshalb von Wichtigkeit zu sein, weil ganz ähnliche Vorgänge bei den gleich zu schildern den Regenerationsprocessen bei *Naïs proboscidea* die Regel zu sein scheinen. In gleicher Weise beschreibt auch v. WAGNER bei *Lumbriculus* die beiden erwähnten, neben einander auftretenden Befunde hinsichtlich der Einsenkung des Vorderrandes des Darmrohres in die Epidermis: »Entweder verdrängt

der Darm an der Berührungsstelle die Epithelzellen der Oberhaut in der Weise, dass er sich zwischen diese Zellen einklemt, sie verdrängt und so nahezu unmittelbar nach außen hervortritt, oder es kommt dort nur zu einer mehr oder weniger innigen Aneinanderlagerung von Haut- und Darmepithel, wobei das letztere stets von der Epidermis überkleidet bleibt.«

II. Die Regeneration des Vorderdarmes von *Naïs proboscidea*.

Bei der Prüfung der histologischen Verhältnisse betreffs der Regeneration des Vorderdarmes bei *Naïs proboscidea* konnte ich nachweisen, um das Resultat gleich vorwegzunehmen, dass auch hier die

Neubildungsprozesse den bei *Tubifex* geschilderten Vorgängen im Wesentlichen entsprechen. Meine diesbezüglichen Beobachtungen werden durch meine Abbildungen 1—5 veranschaulicht. Fig. 1 stellt zunächst ein 56 Stunden altes Stadium dar: es ist bereits zu einem Verschluss der Leibeshöhle gekommen, die durchtrennte Körperwand hat sich wieder geschlossen, und ihre Epithelzellen befinden sich in reger Wucherung (*wu*). Die letztere hat jedoch mit der Regeneration des Darmrohres durchaus nichts zu thun, wie es HEPKE für *Nais elinguis* angegeben hat, sondern hängt lediglich mit der Neubildung der nervösen Elemente, besonders des oberen Schlundganglions und der Schlundkommissuren zusammen. Den Darm sehen wir weit in das Körperinnere zurückgezogen, wo er eine ziemlich kompakte Masse darstellt und blind endigt. Wie aus zahlreichen mitotischen Zelltheilungsfiguren, die uns auf diesem, sowie dem in Fig. 2 wiedergegebenen, 70 Stunden alten Stadium entgegentreten, ersichtlich ist, findet jetzt ein rasches, nach vorn und ventral gerichtetes Wachstum des Darmes statt. In Fig. 2 durchbricht der Darm das Körperepithel, indem er fast direkt nach außen hervortritt; auch die Mundbuchtziehung (*mb*) ist bereits, obwohl nur schwach ausgeprägt, jedoch deutlich erkennbar, während im Übrigen das Ektoderm an der Regeneration des Darmes bisher keinen Antheil hatte; denn das ganze umfangreiche Zellmaterial des Vorderdarmes ist ausschließlich aus dem Entoderm hervorgegangen. Bemerkenswerth ist, dass der Darm bisher noch keine Spur eines Lumens aufweist, seine Zellen sind vielmehr dicht an einander gelagert und befinden sich noch immer in reger Vermehrung. Ich hebe noch besonders hervor, dass die in Fig. 2 besonders deutlich und auch in Fig. 1 schon sichtbare kompakte Beschaffenheit des vorderen Darmendes nicht etwa, wie man vermuthen könnte, auf einer flachen Führung der betreffenden Schnitte beruht, sondern vielmehr der wirklichen Beschaffenheit desselben entspricht. Ein etwas älteres Stadium im Alter von 79 Stunden führt uns Fig. 3 vor Augen: Die Mundbucht hat an Tiefe beträchtlich zugenommen, die ektodermale Körperwand hat sich jederseits zur Mundbildung eingesenkt (*epst*), und im Darm sind bereits die ersten Anfänge einer Lumenbildung zu konstatiren. Jetzt erfährt das Regenerat eine weitere Differenzierung, indem die entodermalen Darmzellen an der dorsalen Wand eine wulstförmige Auftreibung bilden, welche die Schlundkopfanlage (*ph*) darstellt, während sich die ventrale Darmwand aus verhältnismäßig dünnen Zellenlagen zusammensetzt (Fig. 4; 3½ Tage alt). (Die Neubildung der Pharynx-Muscularis habe ich im Einzelnen nicht genau

verfolgt, doch halte ich ihre Entstehung aus ektodermalen Elementen, die sich dem entodermalen Darm anlagern, für höchst wahrscheinlich.) Ein vollständig normal aussehendes, regenerirtes Vorderende im Alter von 6 Tagen zeigt uns endlich die Abbildung 5: das ganze Regenerat hat sich mehr in die Länge gestreckt, die charakteristische Kopfform ist wieder hergestellt, und die Darmhöhle hat sich zusehends erweitert. Der definitive Mund ist völlig entwickelt und besteht aus einer geringen Anzahl von Epidermiszellen, während der gesammte übrige Vorderdarm seine Regeneration dem Entoderm verdankt.

Aus der bisherigen Schilderung geht mit Deutlichkeit hervor, dass das Endergebnis bezüglich der Regeneration des Vorderdarmes von *Tubifex* und *Naïs* das völlig gleiche ist, wenn auch im Einzelnen die regenerativen Bildungsvorgänge bei beiden Arten in mancher Hinsicht verschiedenartig verlaufen. Vor Allem muss darauf hingewiesen werden, dass der Vorderdarm von *Tubifex* während der ganzen Regenerationsperiode niemals sein Lumen verliert, wie aus den Abbildungen HAASE'S erkennbar ist und wie auch ich, die Richtigkeit derselben bestätigend, öfters zu beobachten Gelegenheit hatte. Anders liegen die Verhältnisse bei *Naïs*. Hier haben sowohl RIEVEL wie HEPKE übereinstimmend die erste Anlage des Vorderdarmes als eine solide Zellenknospe beschrieben, und zwar mit vollem Recht, denn in der That erfolgt die Lumenbildung bei *Naïs* erst ziemlich spät, gewöhnlich erst nach erfolgtem Durchbruch des Darmes durch das Körperepithel (Fig. 1—4). Suchen wir nach einer Erklärung des bei den untersuchten Formen konstatarnten, von einander abweichenden Verhaltens, so können wir diese Frage wohl dahin beantworten, dass die geschilderten Neubildungsprozesse bei *Naïs*, wie ich schon öfters hervorheben musste, außerordentlich viel rascher als bei *Tubifex* verlaufen. Denn während bei diesem Wurm bis zur Wiederherstellung eines funktionsfähigen Mundes selbst im Sommer ein Zeitraum von mindestens 12—14 Tagen zu verstreichen pflegt und sich indessen die Darmzellen zwar andauernd, aber langsam und allmählich vermehren, wird bei *Naïs* das völlig gleiche Resultat in bedeutend kürzerer Zeit, oft schon in 3—4 Tagen erreicht; die Folge davon ist natürlich eine in Anbetracht der Kürze der Zeit zur Wiederherstellung der normalen Verhältnisse nöthig gewordene regere Vermehrung der Darmzellen, welche in rascher Aufeinanderfolge so zahlreich entstehen, dass sie sich nicht mehr regelmäßig in das Epithel der Darmwände einordnen können; sie füllen in Folge dessen den vorderen Theil des ohnehin nicht leistungsfähigen Darmrohres vollkommen aus, und erst

mit der Regeneration des Mundes kommt es zugleich auch zu einer allmählichen Ausbildung der Darmhöhle. Die hier in Frage kommenden Regenerationsvorgänge scheinen sich bei *Lumbriculus* in tibereinstimmender Weise mit *Tubifex* zu vollziehen. »Das Material zur Reparation des Vorderdarmes,« schreibt v. WAGNER, »wird durch diffuse, aber lang anhaltende Zellenvermehrung des Darmepithels im Umkreise der Wundränder hervorgebracht. Niemals wird eine solide Zellenknospe gebildet, sondern Darmepithel und Darmlumen wachsen gemeinschaftlich in gleichem Tempo aus, so dass die epitheliale Anordnung der Darmzellen als Wandung eines Hohlraums zu keiner Zeit vermisst wird.«

Meine an *Naïs* gewonnenen Ergebnisse betreffs der Neubildung des Vorderdarmes decken sich zwar zum großen Theil mit der Darstellung RIEVEL's, deren Schwerpunkt hauptsächlich in der von den ontogenetischen Vorgängen abweichenden Regeneration des Pharynx lag; jedoch hat RIEVEL, wahrscheinlich in Folge der von ihm angewandten einfachen Färbungsmethoden (Durchfärbung der ganzen Objekte nach Sublimatkonservirung), die geringe ektodermale Einsenkung vollständig übersehen, indem er behauptete, »dass es zu einer Bildung des Vorderdarmes einzig und allein aus dem Mitteldarm kommt, während sich das Körperepithel nur passiv verhält und keine Spur einer Einstülpung erkennen lässt«.

Durchaus nicht stimmen hingegen meine Beobachtungen mit den sich auf *Naïs elinguis* beziehenden Angaben HEPKE's überein, der den gesammten Vorderdarm mit Einschluss des Pharynx aus Ektodermwucherungen hervorgehen lässt (s. Litteraturübersicht), während der alte Darm an seiner Durchschneidungsstelle zwar »eine geringe Anzahl« von Zellen producirt, »die jedoch für die Förderung der Regeneration selbst nahezu bedeutungslos sind«. Mit v. WAGNER halte ich eine derartige fundamentale Differenz in Bezug auf die hier in Rede stehenden Regenerationsprocesse bei zwei Arten derselben Gattung für ausgeschlossen und muss in Folge dessen die Befunde HEPKE's für irrthümlich erklären, zumal sich dieselben auch mit denjenigen der übrigen Autoren in keiner Weise vereinbaren lassen.

Von zahlreichen Seiten ist vielmehr, und zwar in weitgehender Übereinstimmung für die verschiedensten Oligochäten- und Polychäten-Species (*Tubifex*, *Naïs*, *Lumbriculus*, *Chaetogaster*, *Lumbricus*, *Allolobophora*, *Dero*), der Beweis erbracht, dass bei der Regeneration nur die wenig umfangreiche Mundhöhle ektodermalen Ursprungs ist, während der gesammte übrige Vorderdarm

(Pharynx) im Gegensatz zur Ontogenie vom Entoderm gebildet wird. Mithin darf dieses Ergebnis nunmehr wohl als unzweifelhaft feststehende Thatsache betrachtet werden.

C. Beobachtungen über die Regeneration des Enddarmes.

Während die Untersuchungen über die Regeneration des Vorderdarmes zu dem sicheren Resultat geführt haben, dass der Mund aus dem Ektoderm, der Pharynx jedoch aus dem Entoderm hervorgeht, weichen die zahlreichen über die Regeneration des Enddarmes vorliegenden Angaben gerade in den wichtigsten Punkten stark von einander ab. Wie aus der diesem Abschnitt vorausgeschickten Litteratur-Zusammenstellung ersichtlich ist, erfolgt die Neubildung des Enddarmes nach v. KENNEL, v. ZEPPELIN und RANDOLPH analog der Embryonalentwicklung durch Bildung eines Proktodäums, nach MICHEL und v. BOCK hingegen durch einfache Verlöthung des Darmes mit dem Körperepithel. v. WAGNER, RIEVEL, HEPKE und HAASE schildern zwar übereinstimmend ein regelmäßiges Verwachsen der Wände des Körperepithels und einen Verschluss des amputirten Darmendes, kommen jedoch hinsichtlich des Entstehungsmodus des neuen Afters wiederum zu völlig widersprechenden Ergebnissen: Nach v. WAGNER und RIEVEL nämlich geht die Bildung desselben rein entodermal, nach HAASE und HEPKE hingegen ektodermal vor sich; während HAASE jedoch den Enddarm durch Verschmelzung des gegen die Körperwand auswachsenden Darmes mit dem Körperepithel und eine »nach dem Durchbruch« auftretende Ektodermeinstülpung entstehen lässt, beschreibt HEPKE ein Auswandern von Ektodermzellen nach dem Darmende in Form eines Stranges, dessen Lumen mit dem des Darmes konfluir. Eine etwas vermittelnde Stellung nimmt SCHULTZ ein, indem derselbe einerseits die Angaben MICHEL's und v. BOCK's und andererseits auch diejenigen v. WAGNER's und RIEVEL's bestätigt, niemals jedoch einen ektodermalen Enddarm wie RANDOLPH, HEPKE und HAASE beobachtet hat.

Trotz dieser vielfachen erheblichen Differenzen in den von den Autoren gewonnenen Resultaten, die nicht nur auf der Verschiedenheit der untersuchten Arten, sondern zum Theil wohl sicherlich auch auf Beobachtungsfehlern beruhen, stehen sich die einzelnen Befunde dennoch nicht ganz so schroff und unvermittelt gegenüber, wie es wohl auf den ersten Blick den Anschein hat. Ich konnte nämlich auf Grund meiner Studien als Endergebnis feststellen, dass die Bildungsprocesse bei der Regeneration des Hinterendes

durchaus nicht immer in typisch gleichartiger Weise zu verlaufen brauchen, sondern auch bei ein und derselben Species auf verschiedene Art von statten gehen können. Auf welche Weise dieses bei den von mir untersuchten Arten, *Tubifex rivulorum* und *Naïs proboscidea*, geschieht, soll im Folgenden näher erläutert werden.

III. Die Regeneration des Enddarmes von *Tubifex rivulorum*.

a. Mit Verschluss des Darmes, ohne Neubildung von Segmenten.

Der regelmäßigste und häufigste Verlauf der Regeneration des Enddarmes von *Tubifex* geht zunächst in der von HAASE ganz richtig beschriebenen Weise vor sich, dass sich der Darm, eben so wie wir es bei der Amputation des Vorderendes konstatirt haben, nach eingetretenem Wundverschluss kontrahirt und sich in das Körperrinnere zurückzieht, während das Körperepithel ununterbrochen über ihn hinwegzieht (Fig. 6). Sodann findet wiederum den Verhältnissen am Vorderende analog, ein allmähliches Wachsthum des Darmes gegen das Körperepithel hin statt, bis er dasselbe erreicht und mit ihm verlöthet, ein Verhalten, wie es bekanntlich auch v. WAGNER, RIEVEL, HAASE und SCHULTZ bei ihren Untersuchungen beobachtet haben. Nach HAASE'S Angaben konnte sich bei *Tubifex* das Wachsthum des Darmes verschiedenartig gestalten, indem entweder »eine Art von Spitzenwachsthum« eintrat (HAASE'S Fig. 13) oder der Darm seine keulenförmige Gestalt beibehielt. Ich konnte jedoch stets und zwar auf meinen sämtlichen diesbezüglichen Präparaten nur den letzteren Befund wahrnehmen, immer zeigte der Darm an seinem Vorderende ein abgerundetes Aussehen (Fig. 6, 9 und 10).

Der Durchbruch des Darmes und somit die Neubildung des Anus scheint nun bei *Tubifex* auf verschiedene Weise erfolgen zu können, je nachdem die Regeneration des Enddarmes mit oder ohne Neubildung von Segmenten verbunden ist. Wie ich schon im ersten Theile meiner Arbeit erwähnte (s. p. 16), gingen die Regenerationsvorgänge am Hinterende regelmäßig ohne sichtliche Neubildung von Segmenten vor sich, wenn ich den Versuchsthieren nur eine geringe Zahl, etwa zehn Segmente vom normalen Hinterende entfernte (Versuchsreihe C. XVII bis XIX). In derartigen Fällen vollzog sich der Durchbruch des vorher geschlossenen Darmes nach außen, indem das Körperepithel dem Andränge des auswachsenden Darmes nachgab, durchriss und einfach mit den Darmwänden verlöthete, wodurch eine Kommunikation

mit der Außenwelt bewerkstelligt war. Auf diese Weise hat sich die Wiederherstellung der hinteren Darmöffnung in dem 60 Stunden alten Stadium der Fig. 7 vollzogen; vermöge ihrer differenten Färbbarkeit sind die Darm- und Körperepithelzellen noch deutlich von einander zu unterscheiden, und andererseits lässt auch eine feine Kontourlinie die Grenze zwischen diesen beiden Zellschichten noch klarer hervortreten. Während das Körperepithel bisher nur eine durchaus passive Rolle gespielt hat, senkt es sich erst jetzt, also nach dem bereits erfolgten Durchbruch des Darmes etwas in die Tiefe ein und bewirkt so die Bildung eines kurzen »ektodermalen« Enddarmes, wie aus der Fig. 8 deutlich ersichtlich ist.

Die soeben geschilderten Regenerationsvorgänge bestätigen durchaus die Ergebnisse HAASE's, und auch meine Präparate glichen in allen Punkten den HAASE'schen Abbildungen (Tafel I, Fig. 11—14 und Taf. II, Fig. 15 u. 16). Wie genannter Autor selbst angiebt (p. 221), entfernte er den für das Studium der Regeneration des Enddarmes bestimmten Würmern »meist nur etwa zehn Segmente und nie mehr als $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{4}$ der ganzen Länge der Versuchsthiere« und vermochte ebenfalls bei derartig operirten Thieren niemals eigentliche Regenerationsknospen zu beobachten, sondern mit der sich in der oben beschriebenen Weise vollziehenden Neubildung des Afters schien auch die Regeneration ihren Abschluss erreicht zu haben. HAASE äußert sich hierüber wie folgt: »Von einer aus einem umfangreichen Zellmaterial gebildeten Regenerationsknospe kann bei *Tubifex* nicht die Rede sein . . . Denn schon in sehr kurzer Zeit, zumal bei normalen Lebensverhältnissen, sieht man die Körperschichten in einem von dem gewöhnlichen Verhalten kaum erheblich abweichenden Zustande.«

Amputirte ich hingegen den Versuchsthiern am Hinterende nicht nur einige wenige Segmente, sondern eine größere Anzahl, etwa die ganze hintere Körperhälfte oder sogar den ganzen hinteren Körpertheil bis auf Kopfstücke von nur 12 bis 15 Segmenten (Versuchsreihe C, VI bis XVI), so traten gewöhnlich nach einiger Zeit typische Regenerationsknospen auf, die sich schon äußerlich als solche durch ihre hellere Farbe und ihren geringeren Umfang erkennen ließen und sich in Folge dessen scharf vom übrigen Körper absetzten. Die Neubildung des Afters erfolgte nun an derartigen, des Hintertheils beraubten Vorderenden übrigens ebenfalls häufig in der bereits beschriebenen Weise direkt an der Durchschneidungsstelle ohne jede Neubildung von Segmenten, also bereits vor der Ausbildung einer eigentlichen Regenerationsknospe und zwar oft schon 2—3 Tage nach der Operation.

In anderen Fällen hingegen und, wie aus meinen Beobachtungen hervorzugehen scheint, besonders in der kälteren Jahreszeit, geht der Neubildungsprocess des Afters beträchtlich langsamer vor sich, indem er erst nach Bildung einer bereits mehr oder minder entwickelten Knospe beginnt, d. h. mit einer Segmentneubildung verbunden ist.

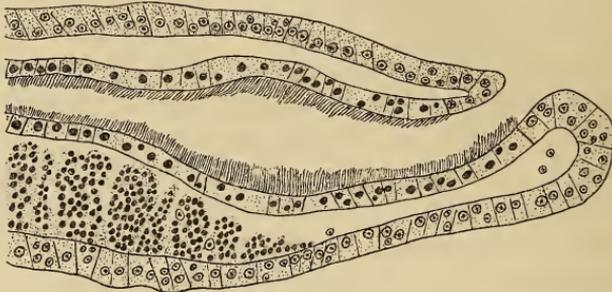
b. Die Regeneration des Enddarmes mit Verschluss des Darmes und Neubildung von Segmenten (Proktodäum).

Da diese Bildungsweise des Afters dadurch von besonderem Interesse ist, dass derselbe nicht durch einfache Verlöthung von Darm- und Körperepithel, sondern durch Vermittelung einer, wenn auch nicht besonders umfangreichen, ektodermalen Einstülpung, eines Proktodäums, entsteht, so möchte ich die betreffenden Vorgänge (an der Hand der Abbildungen 9 bis 13) näher beschreiben.

Fig. 9 stellt zunächst ein ziemlich umfangreiches Hinterregenerat dar, das trotz seines Alters von 9 Tagen noch keinen neugebildeten After aufweist, vielmehr den Darm als noch geschlossen erkennen lässt, indem dieser noch nicht einmal das Körperepithel erreicht hat. Was das letztere anbetrifft, so ist es zwar an der Ventralseite, das neue Bauchmark bildend, in starker Wucherung begriffen, zeigt jedoch, indem es das Hinterende der jungen Knospe kontinuierlich abschließt, noch keinerlei Veränderung an der Stelle des künftigen Afters. Bald macht sich hier jedoch eine deutliche, wenn auch zunächst sehr kleine Einbuchtung des Ektoderms bemerkbar, die als Afterbucht (*ab*) dem geschlossenen Darm entgegenwächst und sobald sie denselben erreicht hat, mit den entodermalen Zellschichten verschmilzt. Die Fig. 10 und 11 veranschaulichen die erwähnten Vorgänge, die jetzt in rascher Aufeinanderfolge verlaufen. Ein etwas älteres Stadium wird durch die Abbildung 12 illustriert; die ekto- und entodermalen Elemente sind noch mit großer Deutlichkeit unterscheidbar, die Ektodermeinstülpung hat jedoch unterdessen an Ausdehnung beträchtlich zugenommen, und die den Boden der Einsenkung bildenden Zellen weichen bereits in Folge des durch den Darm verursachten starken Innendrucks aus einander, so dass also der Darmdurchbruch nach außen nahe bevorsteht. Auf der folgenden Abbildung, Fig. 13, ist derselbe bereits erfolgt, und die Verhältnisse gleichen fast vollkommen denen eines normalen, unversehrten Wurmes, indem das Entoderm glatt in das Ektoderm übergeht, welches also seinerseits die Regeneration eines kurzen Enddarmes übernommen hat. Einerseits verläuft also diese Art der regenerativen Neubildung des Enddarmes den sich am Vorderende bei der Bildung

des Stomodäums vollziehenden Vorgängen analog, entspricht zugleich aber andererseits auch vollkommen der Embryonalentwicklung, bei der bekanntlich ebenfalls ein Proktodäum gebildet wird.

Während meine soeben geschilderten Beobachtungen betreffs des Auftretens eines Proktodäums mit den Ergebnissen RANDOLPH'S, bei der Regeneration des Hinterendes von *Lumbricus* und *Lumbriculus*, sowie auch mit den Resultaten v. KENNEL'S und v. ZEPPELIN'S bei der natürlichen Theilung von *Ctenodrilus* übereinstimmen, hat HAASE eine solches Proktodäum bei seinen Untersuchungen über die Regeneration von *Tubifex* überhaupt nicht zu Gesicht bekommen, hebt vielmehr ausdrücklich hervor, »dass die Verschmelzung des Darmepithels und der Durchbruch der Öffnung stets dem Auftreten der ektodermalen Einstülpung vorangeht, und dass also nicht ein nach



Textfig. 2.

innen geschlossenes Proktodäum vorhanden ist, wie man dies vielleicht nach der Bildung des Stomodäums erwarten könnte«. Diese, wie man sieht, nicht ganz vollständigen Befunde HAASE'S erscheinen uns jetzt nach obigen Auseinandersetzungen leicht erklärlich; denn da bei den Untersuchungen dieses Autors stets nur eine Amputation einiger weniger Segmente am Hinterende stattfand, traten hier auch keine typischen Regenerationsknospen auf, sondern der Regenerationsprocess des Enddarmes musste immer ohne Bildung neuer Segmente und also auch ohne Auftreten eines Proktodäums verlaufen.

Bevor ich in der weiteren Beschreibung der verschiedenen Entstehungsweisen des Enddarmes fortfahre, möchte ich an dieser Stelle einer interessanten Beobachtung, welche die Lage des regenerirten Afters betrifft, Erwähnung thun. Während derselbe nämlich normaler Weise direkt am Ende des Körpers liegt, nimmt er an jungen Regeneraten mitunter eine dorsale Lage ein (Textfig. 2), und erst mit fortschreitendem Wachsthum der Knospe findet in derartigen Fällen

späterhin eine Verlagerung der Öffnung an die terminale Spitze des Regenerats statt, eine Erscheinung, die ja bekanntlich auch in der Embryonalentwicklung der Oligochäten häufig aufzutreten pflegt. Ein gleiches Verhalten des Afters bei der Regeneration haben bereits KORSCHOLT bei den Lumbriciden, sowie MICHEL und SCHULTZ bei Polychäten beobachtet; hingegen sind ähnliche Befunde bei Limicolen, so weit ich feststellen konnte, bisher nicht beschrieben.

Dieses auffallende Verhalten des Afters beruht wohl auf der Thatsache, dass das Wachstum der Bauchseite in Folge der hier stattfindenden Wucherungsprozesse bei der Neubildung des Nervensystems schneller vor sich geht als dasjenige der Rückenseite, die im Wachstum etwas zurückbleibt. Während KORSCHOLT in der anfänglichen Rückenlage des Afters bei *Lumbricus* einen Anklang an ontogenetische Vorgänge, wo sich ebenfalls die Bauchseite schneller als die Rückenseite entwickelt, erblickt, wird von SCHULTZ betont, dass die gleichen Beobachtungen auch bei der Regeneration von Polychäten, obwohl dieselben ontogenetisch durchaus keinen Unterschied im Wachstum der Bauch- und Rückenseite zeigen, nachweisbar seien.

c. Die Regeneration des Enddarmes ohne Verschluss des Darmes, durch direkte Verlöthung desselben mit dem Körperepithel.

Während nach HAASE's Angaben zur Wiederherstellung des Afters im Frühjahr bis Herbst 7—9, im Winter 10—12 Tage erforderlich sind, vermochte ich ziemlich häufig schon bedeutend kürzere Zeit nach der Operation, sogar bereits vor Ablauf eines Tages, eine wieder erfolgte Neubildung eines funktionsfähigen Afters zu beobachten. Anstatt dass sich nämlich die durchschnittenen Darmwände, die unmittelbar nach der Operation gewöhnlich etwas über das Körperepithel hervorragten, bei ihrer Kontraktion einander näherten und verwuchsen, wie es in den bisher beschriebenen Fällen geschah und nach HAASE's Darstellung regelmäßig der Fall sein würde, kam es oft direkt zu einer Verschmelzung von Darm- und Körperepithel, so dass die hintere Darmöffnung während der ganzen Regenerationsperiode erhalten blieb. Die Fig. 14, welche ein Hinterende von *Tubifex* im Alter von 16 Stunden nach der Amputation darstellt, demonstriert uns eine derartige direkte Verlöthung der beiden Epithelien, die sich, wie deutlich ersichtlich ist, zur Bildung des Anus einfach an einander gelegt haben und in diesem Zustand mit einander verwachsen. Die etwaige Annahme, dass vorher bereits ein

Zurückziehen und ein Verschluss des Darmes oder nach so kurzer Zeit (16 Stunden) der Durchbruch wieder stattgefunden hat, dürfte wohl wenig Wahrscheinlichkeit für sich haben, zumal die gleichen Vorgänge bei *Nais* (siehe p. 43) in noch kürzerer Zeit vor sich gehen; noch viel weniger berechtigt wäre der Einwand, dass noch nachträglich ein Verschluss des Darmes eintreten wird. Meine soeben geschilderten Beobachtungen sind im Wesentlichen identisch mit den von MICHEL und SCHULTZ gewonnenen Resultaten. Während Ersterer jedoch diese Art der Regeneration des Afters als die typische und bei den von ihm untersuchten Oligochäten und Polychäten allein vorkommende hinstellte, konnte SCHULTZ eben so wie ich bei ein und derselben Species verschiedene Befunde konstatiren. Ich gebe die betreffende Stelle der Abhandlung dieses Autors hier wieder: »Betrachten wir zunächst, was gleich nach der Durchschneidung der Würmer mit dem Darm geschieht. Nach den meisten Autoren schließt sich Darm und Körperepithel, nach MICHEL nicht. Nun konnte ich Folgendes beobachten. In einigen Fällen sah ich wirklich den Darm sich zurückziehen, das Körperepithel sich über ihm schließen, die Darmwände mit einander verwachsen. Sehr bald schon, oft am dritten Tage, bricht der Darm wieder durchs Körperepithel durch, und seine Wände verwachsen mit dem Epithel des Körpers. Diese Beobachtungen würden also mit denjenigen v. WAGNER's, RIEVEL's und HAASE's übereinstimmen. In anderen Fällen sah ich aber oft, bei *Harmothoë*-Arten sogar fast immer, dass der Darm sich nicht zurückzog, das Körperepithel sich nicht schloss und dass die Darmwände direkt mit dem Körperepithel verlötheten. Dies würde mit der Beschreibung MICHEL's übereinstimmen.« Trotz dieser weitgehenden Übereinstimmung der Darstellung SCHULTZ's mit der meinigen, muss ich dennoch auch auf erhebliche Differenzen hinweisen. Während nämlich ältere Stadien des regenerirten Hinterendes von *Tubifex* stets einen kurzen ektodermalen Enddarm aufweisen (Fig. 8 und 13), indem auch bei dem zuletzt beschriebenen regenerativen Entstehungsmodus des Afters, wie wohl angenommen werden muss, späterhin eine geringe Ektodermeinsenkung in die Tiefe erfolgt, konnte SCHULTZ »selbst bei ganz ausgewachsenen Regeneraten keine Spur eines ektodermalen Enddarmes« konstatiren und schloss aus dieser Beobachtung, »dass ein Enddarm bei der Regeneration überhaupt nicht neugebildet wird, dass vielmehr nur eine funktionelle Anpassung des Mitteldarmes an die Funktionen des Enddarmes stattfindet«. Mag nun auch dieses Resultat SCHULTZ's als für Poly-

chäten geltend zutreffend sein, was sich einer genaueren Beurteilung meinerseits entzieht, jedenfalls erfolgt bei *Tubifex* nach einer Amputation des Hinterendes, wenn auch in verschiedener Weise, die Neubildung eines kurzen ektodermalen Enddarmes, so dass bei der Regeneration ein gleiches Endergebnis wie in der Ontogenie erzielt wird.

IV. Die Regeneration des Enddarmes von *Nais proboscidea*.

Bezüglich der Regeneration des Enddarmes von *Nais proboscidea* kann ich meine Beobachtungen kurz zusammenfassen, da sie die an *Tubifex* erlangten Ergebnisse bestätigen. Denn auch die am regenerierenden Hinterende von *Nais* verlaufenden Vorgänge können sich auf verschiedene Weise vollziehen; und zwar kommt es nach der Operation entweder und, wie mir scheint, sogar häufiger als bei *Tubifex* zu einer direkten Vereinigung von Darm und Körperepithel, so dass also eine Öffnung am Hinterende dauernd persistirt, oder der Darm zieht sich zunächst zurück, schließt sich und erst sekundär wird die Verbindung mit der Körperwand wieder hergestellt. Auf die erste Art hat sich die Neubildung des Afters, der sich schon intra vitam durch Abgabe von Kothballen als funktionsfähig erkennen ließ, an dem in Fig. 15 dargestellten, erst »acht Stunden« alten Hinterende vollzogen. Die Fig. 16 zeigt uns hingegen einen Darm in geschlossenem und retrahirtem Zustand, obwohl dieses Stadium bereits ein Alter von 48 Stunden aufweist. Darauf erfolgt der weitere Verlauf der Regeneration in der von RIEVEL beschriebenen Weise, »indem der Darm bis dicht an den epithelialen Überzug der jungen Knospe heranrückt und die etwas abgeflachten Darmepithelien sich unmittelbar an das äußere Körperepithel anlegen, welches sich zu einer ganz schmalen, dünnen Zellschicht ausgezogen hat. Schließlich wird der Innendruck so groß, dass das Körperepithel den Widerstand nicht mehr überwinden kann, es giebt nach, der Darm tritt durch das Körperepithel nach außen, und seine Wand verlöthet jederseits mit der Körperwand (Taf. XII, Fig. 6 und 7)«. RIEVEL hat jedoch seine Beobachtungen nicht lange genug fortgesetzt, indem er zwar erwähnt, »dass sich späterhin der etwas über das Niveau hervorragende After zurückzieht,« daneben jedoch gleichzeitig betont, »dass von einer der Embryonalentwicklung ähnlichen Einstülpung des Ektoderms nichts zu bemerken war«. Wie ich jedoch auf Grund meiner Präparate versichern kann, findet auch am regenerierenden Hinterende von *Nais* den bei *Tubifex* gefundenen Verhältnissen völlig entsprechend, nach

erfolgtem Durchbruch des Darmes eine geringe Einsenkung des Körper-epithels zur Bildung eines ektodermalen Enddarmes statt; dieses Resultat führt uns Fig. 17 vor Augen.

Ob neben den beschriebenen Regenerationsprocessen des Enddarmes von *Nais* auch eine Neubildung desselben mittels eines Proktodäums vorkommt, wie es bei *Tubifex* und nach RANDOLPH auch bei *Lumbricus* und *Lumbriculus* der Fall sein kann, vermochte ich leider mit Sicherheit nicht zu entscheiden, halte jedoch eine derartige Bildung durchaus nicht für ausgeschlossen.

Die Epithelauskleidung des regenerirten Darmes der Naïden besteht wie im normalen Wurm aus echten Flimmerzellen, deren feinere, histologische Struktur durch die Fig. 26 (Taf. III) erläutert wird. Die Zellen besitzen ein normal granulirtes Cytoplasma, große, dunkel gefärbte Kerne und lange, feine, über die freie Zellenoberfläche hervorragende Flimmerhaare, die je einem deutlichen Basalkörperchen aufsitzen und sich auch jenseits desselben noch ein Stück in das Cytoplasma hinein erstrecken. Die Basalkörperchen scheinen nach den übereinstimmenden Ergebnissen der neueren Untersuchungen (von HEIDENHAIN, PETER, FÜRST, GURWITSCH u. A.) für den Mechanismus der Flimmerzellen wichtige und wohl allen Flimmerzellenarten zukommende Organe darzustellen. Ähnliche Beobachtungen hat auch TÖNNIGES an *Opalina ranarum* gemacht, wo die Cilien ebenfalls Basalkörperchen aufgelagert sind, die Pellicula durchbohren und in das Protoplasma hineinragen.

Was die Befunde HEРКЕ's über die Regeneration des Enddarmes von *Nais elinguis* anbetrifft, so weichen dieselben von den meinigen an *Nais proboscidea* erheblich ab, wenn auch das definitive Ergebnis, die Neubildung des Enddarmes aus dem Ektoderm, mit meinen Resultaten übereinstimmt. Hingegen fand v. WAGNER bei der Regeneration von *Lumbriculus* keinen ektodermalen Enddarm und erblickte hierin ein Abweichen von den embryonalen Vorgängen. Ob thatsächlich ein solches Verhalten bei dieser *Nais* und *Tubifex* immerhin nahe verwandten Form vorliegt oder ob die geringe Einstülpung bisher nur nicht beobachtet wurde, muss vorläufig dahingestellt bleiben, bis dieser Punkt durch die angekündigte Publikation v. WAGNER's entschieden wird.

Im Anschluss an die beschriebenen Regenerationsprocesse möchte ich an dieser Stelle einige kurze Bemerkungen über die Neubildung des Enddarmes der Lumbriciden anfügen, da ich mich im Besitze zweier 45 Stunden alter Schnittserien von *Allolobophora terrestris* befinde, die

bereits eine unzweifelhafte Neubildung des Afters erkennen lassen. Ohne mir ein maßgebendes Urtheil über die Regenerationsvorgänge des Enddarmes bei den Regenwürmern erlauben zu wollen, möchte ich dennoch behaupten, dass der After in den erwähnten Fällen in Folge direkter Verlöthung des Darm- und Körperepithels regenerirte, womit ich die Angaben MICHEL's bestätigen würde. Auch nach den von KORSCHULTZ an Lumbriciden gemachten Beobachtungen tritt der After unter Umständen schon in außerordentlich kurzer Zeit auf, so dass auch nach diesen Befunden seine Neubildung nach dem hier vertretenen Modus angenommen werden darf.

Ich bin natürlich weit davon entfernt, damit die Angaben RIEVEL's in Abrede stellen zu wollen, dass es nämlich bei den Lumbriciden zunächst zu einem Verschluss des Darmes und erst nach einigen Tagen zum Durchbruch desselben und hiermit erst zur Neubildung des Afters kommen kann. Vielmehr halte ich die Möglichkeit von den beiderlei Entstehungsweisen des Afters bei der Regeneration, besonders in Anbetracht der bei *Tubifex* und *Nais* gemachten Beobachtungen, für recht wahrscheinlich. Hingegen wäre noch durch weitere Untersuchungen festzustellen, ob gemäß den Ergebnissen MICHEL's und RIEVEL's das Ektoderm an der Regeneration des Enddarmes wirklich keinen Antheil hat, womit natürlich ein Gegensatz zu den genannten Limnicolen vorliegen würde, oder ob eine etwaige später erfolgende Ektodermeinsenkung durch die genannten Forscher bisher nur nicht zur Beobachtung gelangte, zumal RANDOLPH auch bei *Lumbricus* die Entstehung eines Proktodäums beschrieben hat.

D. Allgemeine Erörterungen über die Regeneration des Darmkanals und Rekapitulation der Hauptergebnisse.

Die vielen einander widersprechenden Befunde der Autoren bezüglich der Regenerationsfragen dürften wohl darauf zurückzuführen sein, dass sich einerseits die untersuchten Oligochäten- und Polychäten-Arten hinsichtlich des Verlaufes der Neubildungsprocesse different verhalten können, andererseits aber, wie mir scheint, ganz besonders auf die auch sonst schon verschiedentlich erkannte Thatsache, dass die regenerativen Vorgänge nicht mit der gleichen konstanten Regelmäßigkeit wie die ontogenetischen Processe zu verlaufen pflegen. Jedenfalls konnte ich im Vorstehenden den Nachweis führen, dass sich die Regeneration des Enddarmes von *Tubifex* und *Nais* auf verschiedene Weise vollziehen kann. Ein gleiches Verhalten stellte, wie erwähnt, SCHULTZ für Polychäten fest, und Ähnliches dürfte

ziemlich wahrscheinlich auch bei den Lumbriciden (MICHEL, KORSCHULT, RIEVEL) und vielleicht auch bei *Lumbriculus* (RANDOLPH und v. WAGNER) der Fall sein. Mit SCHULTZ möchte ich betonen, dass der Ausgangspunkt für den Regenerationsprocess in Folge der verschiedenen Art der Verletzung ein recht differenter ist und dass schon dadurch der verschiedenartige Verlauf dieser Vorgänge recht erklärlich ist. Wenn bei der Embryonalentwicklung unter Umständen verschiedene Wege zur Erreichung eines bestimmten Zieles eingeschlagen werden, wo doch der Ausgangspunkt derselbe ist, so wird dieses um so mehr bei den Regenerationsvorgängen mit differentem Ausgangspunkt der Fall sein können. Diese Auffassung schließt sich an ROUX's Erklärung des verschiedenartigen Verlaufs der Regenerationsprocesse an, wie er sie in seinen »gesammelten Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen« giebt, wo er z. B. (Bd. II, p. 93 ff. und p. 841) sagt: »Wir müssen uns stets gewärtig halten, dass dieselbe Form auf verschiedene Weise und durch entsprechend verschiedene Ursachen hervorgebracht werden kann. . . . Es liegen eben bei der Regeneration Fälle vor, in denen die geformten Endprodukte konstanter sind, als die speciellen Arten ihrer Herstellung. Und zwar gilt dieser Satz nicht bloß für Thiere verschiedener Arten und Gattungen, sondern auch für ein und dasselbe Individuum.« Diese wie auch die folgenden Ausführungen (Bd. II p. 844) dürften durch meine und frühere Untersuchungen über die Regeneration bei den limicolen Oligochäten eine weitere Stütze erhalten: »Der Mechanismus der regenerativen Entwicklung muss in jedem Specialfalle je nach der mehr oder weniger differenzirten Ausgangsbeschaffenheit, sowie nach der verschiedenen relativen Größe und Lagerung des fehlenden Theiles (oder nach Ausdehnung, ev. Art der sonst stattgehabten ‚Störung‘) ein äußerlich und mehr noch innerlich verschiedener sein. Die regulatorische [-regenerative] Entwicklung hat also atypische Ausgänge, von denen aus sie aber gleichwohl zu typischem Ende führt. In Folge dieser verschiedenen Ausgänge kann trotz des typischen Endproduktes der Verlauf kein ganz typischer sein; sondern in jedem besonderen Falle müssen seiner Besonderheit angepasste Regulationsmechanismen sich bethätigen.«

Fasse ich die durch meine Untersuchungen über die Regeneration des Ernährungsapparates von *Tubifex* und *Nais* gewonnenen Ergebnisse nochmals kurz zusammen, so lauten dieselben:

1) Bei der Regeneration des Vorderendes entsteht die Bekleidung der wenig umfangreichen Mundhöhle aus dem

Ektoderm, der Pharynx hingegen, abweichend von den embryonalen Vorgängen, aus dem Entoderm. (Außer bei *Tubifex* und *Naïs* auch bei *Lumbriculus* nach v. WAGNER; bei den Lumbriciden nach HESCHELER und KROEBER; ferner bei der natürlichen Theilung von *Chätogaster* und *Dero* nach v. BOCK und GALLOWAY.)

2) Der Enddarm ist bei der Regeneration von *Tubifex* und *Naïs* in älteren Stadien ektodermaler Natur. (Auch bei der unter c angeführten Entstehung des neuen Afters halte ich eine spätere, geringe Einsenkung des Körperepithels für wahrscheinlich.) Hinsichtlich des Verlaufs der Regeneration braucht jedoch durchaus keine mit den ontogenetischen Processen übereinstimmende Bildungsweise des Enddarmes stattzufinden, vielmehr können folgende verschiedene regenerative Entwicklungsmodi an ein und derselben Species beobachtet werden:

- a) Der Darm schließt sich zunächst, nähert sich dann dem Körperepithel, durchbricht dasselbe und verlöthet jederseits mit der Körperwand, worauf sich das Ektoderm nachträglich zur Bildung des ektodermalen Enddarmes einsenkt (*Tubifex* und *Naïs*).
- b) Nach Verschluss des Darmes erfolgt die Regeneration, analog den embryonalen Vorgängen, durch Bildung eines Proktodäums. (Außer bei *Tubifex* auch bei *Lumbricus* und *Lumbriculus* nach RANDOLPH; bei der natürlichen Theilung von *Ctenodrilus* nach v. KENNEL und v. ZEPPELIN.)
- c) Ohne dass es überhaupt zu einem Verschluss des Darmrohres kommt, bleibt in Folge direkter, kurze Zeit nach der Operation erfolgender Verlöthung des hinteren Darmendes mit dem Körperepithel während der ganzen Regenerationsperiode eine Öffnung bestehen, die ohne Weiteres zur Afteröffnung wird. (Außer bei *Tubifex* und *Naïs* auch bei Lumbriciden nach MICHEL; bei Polychäten nach MICHEL und SCHULTZ; bei der natürlichen Theilung von *Chätogaster* nach v. BOCK.)

2. Die Regeneration des Nervensystems.

A. Litterarisches.

Mit dem Studium der Regeneration des Nervensystems nach künstlicher Theilung von Anneliden haben sich bereits zahlreiche Forscher befasst: RANDOLPH (1892) an *Lumbricus* und *Lumbriculus*, RIEVEL (1896) und HEPKE (1897) an *Naiden*, MICHEL (1897/98) an zahlreichen Oligochäten und Polychäten, HESCHELER (1898) an Lumbriciden, HAASE (1898) an *Tubifex*, SCHULTZ (1899) an mehreren Polychäten und v. WAGNER (1900) an *Lumbriculus*.

Darin sind alle Autoren einig, dass die nervösen Elemente bei der Regeneration als ein Produkt des Ektoderms entstehen. Im Übrigen lässt jedoch ein Vergleich der durch die verschiedenen Untersuchungen gewonnenen Ergebnisse zum großen Theil weitgehende Differenzen erkennen.

Die einzelnen Theile des Nervensystems, das Gehirn, die Schlundkommissuren und das Bauchmark werden nach den übereinstimmenden Angaben HESCHELER's, HAASE's und v. WAGNER's in Zusammenhang mit einander regenerirt, nach denjenigen HEPKE's hingegen als ursprünglich getrennte, sich erst sekundär vereinigende Anlagen.

Während ferner HEPKE, MICHEL, HAASE, SCHULTZ und v. WAGNER niemals eine Neubildung nervöser Elemente in Folge Vermehrung der Ganglienzellen des alten Bauchmarkes beobachtet haben, nimmt nach den Befunden RIEVEL's und HESCHELER's das alte Nervengewebe an der Regeneration des neuen hervorragenden Antheil.

Was sodann die wichtige Frage anbetrifft, ob das Nervensystem bei der Regeneration seine Entstehung paarigen oder unpaarigen Anlagen verdankt, so beschreiben alle Autoren gemeinsam eine von paarigen Wucherungen des Körperepithels ausgehende Neubildung des oberen Schlundganglions und der Commissuren. In gleicher Weise lässt auch nach den Angaben v. WAGNER's »die Bildungsweise des Bauchmarkes von *Lumbriculus* eben so wie die des Gehirns und des Schlundringes von vorn herein eine bilateralsymmetrische Anordnung erkennen«, womit offenbar eine paarige Anlage des gesammten Nervensystems gemeint ist. Andererseits jedoch schildern HEPKE, MICHEL und HAASE eine Regeneration der Bauchnervenkette aus einer medianen, unpaaren Ektodermwucherung und konstatiren somit einen von den embryonalen Entwicklungsvorgängen abweichenden Bildungsmodus. Durch die Untersuchungen HESCHELER's und SCHULTZ's werden die hier interessirenden Fragen nicht sicher entschieden.

Auch die vorliegenden Angaben bezüglich der Regeneration des Nervensystems bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung (Theilung und Knospung) der Anneliden mögen hier kurz erwähnt sein:

Während SEMPER (1877) festgestellt hat, dass bei der Knospung der *Naiden* der centrale Theil des Bauchmarkes durch eine ungegliederte Ektodermverdickung, die beiden seitlichen Partien hingegen aus den medialen Theilen der Mesodermalanlagen entstehen sollen, ist BÜLOW (1883) bei seinen Studien »über die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von *Lumbriculus* var.« zu den folgenden wesentlich anderen Resultaten gelangt: »Der centrale Theil des Bauchnervensystems, dergleichen die Spinalganglien entstehen aus einer paarigen Ektodermanlage; es kommen zu dem nervösen Theil des Bauchnervenstranges keine mesodermalen

Elemente hinzu, wie SEMPER dies für Naïden angiebt.« — In Übereinstimmung mit BÜLOW haben ebenfalls eine Neubildung des Bauchmarkes aus paarigen Ektodermanlagen VEJDOVSKÝ (1884) an *Criodrilus*, sowie v. BOCK (1897) an *Chaetogaster diaphanus* beobachtet. Von Interesse sind auch die weiteren Angaben des zuletzt genannten Autors, dass die Regeneration des Nervensystems unter Bethheiligung des alten Bauchmarkes durch Vermehrung der Ganglienzellen desselben vor sich geht, ein Befund, den später auch GALLOWAY (1899) an *Dero vaga* bestätigen konnte.

Die Neubildung des oberen Schlundganglions und des Nervenschlundringes wird eben so wie bei der nach künstlichen Eingriffen stattfindenden Regeneration auch bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Anneliden von der Mehrzahl der Autoren (SEMPER, v. KENNEL, v. BOCK und GALLOWAY) auf einen paarigen Ursprung zurückgeführt, während allerdings VEJDOVSKÝ das Gehirn bei der Theilung von *Ailosoma tenebrarum* »aus einer unpaaren, dorsalen Epiblastverdickung« hervorgehen lässt.

An dieser Stelle darf ich endlich nicht verfehlen, die folgenden, sich auf das Nervensystem beziehenden Ergebnisse der erst kürzlich erschienenen Arbeit von RABES, der die histologischen Verhältnisse bei Transplantationen von Lumbriciden behandelte, zu erwähnen: »Das Bauchmark endet kurze Zeit nach der Operation etwas zerfasert. Die alten Nervenfasern wachsen sodann aus, durchsetzen von beiden Seiten her das sie trennende Narbengewebe, vereinigen sich hierauf und stellen so die nervöse Verbindung der Theilstücke wieder her. . . . Die neuen Ganglienzellen entstehen durch mitotische Theilung der Ganglienzellen des alten Bauchmarkes; sie kommen also nicht, wie es bei der Regeneration der Fall ist, direkt aus der Hypodermis.«

B. Eigene Beobachtungen über die Regeneration des Nervensystems von Tubifex und Naïs.

Indem ich nunmehr zur Darstellung meiner eigenen Beobachtungen über die Neubildung des Nervensystems übergehe, möchte ich zunächst bemerken, dass die hier in Frage kommenden regenerativen Vorgänge bei beiden von mir untersuchten Limicolen im Großen und Ganzen in völlig gleicher Weise verlaufen, mit dem einzigen Unterschied, dass auch hier, eben so wie beim Wiederaufbau des Verdauungsapparates, die Regenerationsprocesse bei *Naïs* rascher als bei *Tubifex* vor sich gehen. Im Allgemeinen wird sich darum die folgende Darstellung stets auf beide Formen zugleich beziehen, falls nicht etwa vorhandene, geringfügige Differenzen besonders hervorgehoben werden.

Gehen wir zunächst etwas näher auf die bereits viel erörterte Frage ein, wie sich nach der Operation die alte Nervenketten zur Neubildung der nervösen Elemente verhält. Sind etwa die Zellen des alten Bauchmarkes an der Regeneration des neuen Nervensystems theilhaftig, oder vollzieht sich diese ohne jede Mitwirkung des Mutter-

gewebes? Von den zahlreichen Forschern, die sich dem Studium dieser Frage gewidmet haben, nehmen die einen eine Neubildung des nervösen Organsystems durch Proliferation des alten Gewebes an, nämlich HESCHELER und RIEVEL bei der Regeneration der Lumbriciden, sowie SEMPER, v. BOCK und GALLOWAY bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Nais proboscidea*, *Chaetogaster diaphanus* und *Dero vaga*. In gleicher Weise gelangte auch RABES bei Lumbriciden-Transplantationen zu dem Ergebnis, »dass das alte Bauchmark der Mutterboden des neugebildeten Verbindungsstückes ist, indem die neuen Ganglienzellen durch mitotische Theilung der Ganglienzellen des alten Bauchmarkes entstehen«. Andererseits konnte jedoch eine stattliche Reihe von Forschern, die ausschließlich die Regenerationsprocesse künstlich abgetragener Körperabschnitte untersuchten, HEPKE bei *Nais elinguis*, MICHEL bei Lumbriciden und Polychäten, HAASE bei *Tubifex*, SCHULTZ bei *Harmothoe*, *Phyllo-doce* und *Nephtys*, sowie v. WAGNER bei *Lumbriculus*, keine Proliferation der Ganglienzellen des durchschnittenen Bauchmarkes konstatiren, sondern höchstens (und zwar bei einigen Objecten nur gelegentlich, bei anderen häufiger oder regelmäßig) ein meist nur geringes Auswachsen der Nervenfibrillen nach dem Körperepithel, von dem aus lediglich die Neubildung des Nervensystems erfolgte, beobachten. Auch ich muss nach meinen Erfahrungen den Angaben der soeben genannten Autoren durchaus beipflichten; denn die regenerative Thätigkeit des alten Nervenstranges ist bei *Tubifex* und *Nais* immer nur auf ein minimales Ausstrahlen der Fasersubstanz nach der ektodermalen Bildungsstätte der neuen nervösen Elemente beschränkt; niemals vermochte ich indessen im Bereich der alten Ganglienzellen karyokinetische Kerntheilungsfiguren wahrzunehmen. Während sich also meine Beobachtungen in dieser Hinsicht speciell mit denjenigen HEPKE's und HAASE's, nach denen ja ebenfalls bei *Nais* und *Tubifex* die Ganglienzellen der durchschnittenen Nerven-kette an der Regeneration keinen Antheil nehmen, völlig decken, lassen sich jedoch unsere Befunde nicht mit der von RIEVEL vertretenen Ansicht vereinbaren, »dass sich bei *Nais proboscidea* das untere Schlundganglion durch Theilung der Zellen ergänzt, welche noch von dem Ganglion übrig geblieben sind«. Meines Erachtens nach dürften indessen diese Angaben RIEVEL's, zumal derselbe die Regeneration des Nervensystems nur ganz nebensächlich behandelte, indem er bei seinen Untersuchungen das Hauptgewicht auf die Neubildungsvorgänge des Darmkanals legte, wohl auf einem Beobachtungs-

fehler beruhen, indem hier höchst wahrscheinlich die alten Ganglienzellen mit solchen bereits vom Ektoderm neugebildeten Elementen, die thatsächlich stets viele Mitosen aufweisen, verwechselt wurden. Dass vielmehr bei der auf künstliche Weise verursachten Regeneration das Bildungsmaterial für die neuen nervösen Elemente ohne Betheiligung des alten Nervenstranges direkt aus dem Ektoderm hervorgeht, dürfte demnach von den verschiedensten Seiten für die verschiedensten Anneliden, *Naïs*, *Tubifex*, *Lumbriculus*, *Nephtys*, *Harmothoë* und zahlreiche andere Polychäten bewiesen sein, während allein in Betreff der Lumbriciden die Diskussion noch nicht geschlossen ist, indem einerseits MICHEL bei der Regeneration derselben ebenfalls die eben erläuterte Ansicht vertritt, HESCHELER hingegen eine Mitwirkung des alten Bauchmarkstumpfes an der Reproduktion des neuen beschrieben hat. Obwohl nun allerdings mit HESCHELER'S Resultaten auch die sich auf Lumbriciden-Transplantationen beziehenden Befunde von RABES völlig in Einklang stehen, — und ich selbst, hatte s. Z. Gelegenheit, indem Herr Dr. RABES so freundlich war, mir einige seiner diesbezüglichen Präparate zu demonstrieren, mich von dem unzweifelhaften Auftreten zahlreicher Mitosen in dem alten Bauchmark der Lumbriciden zu überzeugen, — so weist doch RABES in seiner Abhandlung mit vollem Rechte darauf hin, dass man die Erscheinungen der Verwachsungsversuche denen der Regeneration nicht ohne Weiteres gleichstellen dürfe. Denn während bei der ersteren nur eine sehr minimale Regeneration verloren gegangener Körperteile erforderlich ist, zu der ein Auswachsen der alten Nervenfasern völlig genügt, »handelt es sich bei den Regenerationsvorgängen um Ersatz von oft großen Theilen des Bauchmarkes, zu dem gewiss die regenerative Kraft des alten Organs nicht ausreicht, wesshalb dann auf die embryonalen Vorgänge zurückgegriffen wird.« Eben so scheint auch nach den vorliegenden Angaben bei der ungeschlechtlichen Vermehrung der Anneliden (*Naïs*, *Chaetogaster*, *Dero*) die Neubildung des Nervensystems im Gegensatz zu den Regenerationsvorgängen nach künstlicher Theilung unter Betheiligung der alten Ganglienzellen vor sich zu gehen.

Durch die vorstehenden Erörterungen sind wir zur Feststellung der Thatsache gelangt, dass der nervöse Apparat bei der Regeneration von *Tubifex* und *Naïs* nicht aus dem Muttergewebe, also dem alten Bauchmark entsteht; wie ich im Folgenden näher zu schildern haben werde, verdankt vielmehr das gesammte neue nervöse Organsystem seinen Ursprung

nur dem Ektoderm der Regenerationsknospe, welches seinerseits wiederum aus dem alten Ektoderm hervorgegangen ist. Es findet somit gewissermaßen eine Rekapitulation der embryonalen Prozesse statt, indem das Körperepithel durch Wucherungsvorgänge zahlreiche neue Zellen hervorzubringen im Stande ist, aus denen dann das neue Organsystem aufgebaut wird. Es muss jedoch betont werden, dass die den Anstoß zur Neubildung der nervösen Elemente gebenden Ektodermwucherungen schon sehr frühzeitig mit dem alten Bauchmarke in Zusammenhang treten, worüber uns Fig. 16, welche ein regenerirendes Hinterende von *Nais* im Alter von 48 Stunden darstellt, näheren Aufschluss giebt. Wir erkennen hier an derjenigen Stelle, an welcher sich die nervöse Fasersubstanz dem Körperepithel genähert hat, eine deutliche Wucherung des letzteren (*wu*), verbunden mit einer Abgabe von Zellen, welche durch ihre stärkere Färbbarkeit und die bedeutende Größe ihrer Kerne ausgezeichnet sind, sich dem alten Bauchmarke dicht anlegen und sich mit diesem zu verbinden im Begriff sind. Eine derartige Lieferung von Ektodermzellen an den Bauchstrang konnte ich in Übereinstimmung mit HEPKE und HAASE sowohl am Vorder- als auch am Hinterende von *Nais* und *Tubifex* beobachten.

Wende ich mich jetzt der näheren Beschreibung der **Regeneration der einzelnen Theile des Nervensystems** zu, so kann ich mich in Betreff der Bildung des Gehirns und der Schlundkommissuren relativ kurz fassen, da meine diesbezüglichen Befunde erfreulicher Weise eine völlige Bestätigung der vorliegenden Angaben, besonders aber derjenigen HAASE's und v. WAGNERS's, bilden. Indem ich deshalb auf die ausführlichen Darstellungen und die gegebenen Abbildungen dieser Autoren verweise, werde ich meine Beobachtungen an dieser Stelle nur nochmals in aller Kürze zusammenfassen.

Die Neubildung des oberen Schlundganglions und der Commissuren nimmt ihren Ausgangspunkt von paarigen, zuerst jederseits ventral oder ventro-lateral gelegenen Wucherungen des Ektoderms, welche sich bald auch auf die lateralen und zuletzt auch auf die dorsalen Epidermispartien ausbreiten; im Gegensatz zu den typischen Wucherungen der ventro-lateralen Regionen erfolgt jedoch von der Dorsalseite aus immer nur eine mehr vereinzelte Zellenlieferung. Durch die Vereinigung der beiderseits entstehenden Zellenmassen, die noch nach ihrem Austritt aus dem Epithel eine außerordentlich rege Vermehrung eingehen, entsteht das neue Centralorgan, indem dieses eben so wie die Commissuren zunächst noch einen rein zelligen Charakter trägt und erst späterhin

durch Umwandlung eines Theils der zelligen Elemente in nervöse Punktsubstanz und damit Hand in Hand gehende weitere histologischen Differenzirungen seine definitive, normale Gestaltung wieder erlangt. Besonders bemerkenswerth erscheint mir die Thatsache, dass das obere Schlundganglion von allen Organen des Wurmkörpers bei Weitem am schnellsten neugebildet wird. »Die Herstellung eines nervösen Mittelpunktes,« sagt treffend v. WAGNER, »scheint demnach die erste und dringendste Aufgabe der Reparation zu sein und lässt so die fundamentale Wichtigkeit des Gehirns als leitenden Faktors im Organismus besonders deutlich erkennen.«

Mit der Regeneration des Gehirns und des Nervenschlundringes steht die **Neubildung der Bauchganglienke** in innigem Zusammenhang. Indem ich mich mit der Darstellung HEPKE's, der von ursprünglich getrennten Cerebral- und Neuralanlagen spricht, nicht einverstanden erklären kann, muss ich vielmehr mit v. BOCK, HESCHELER, HAASE und v. WAGNER betonen, dass die einzelnen Theile des Nervenapparates bei der Regeneration nicht getrennt angelegt werden, sondern einer von Anfang an zusammenhängenden Ektodermwucherung ihre Entstehung verdanken (Fig. 1). In dieser Hinsicht scheint somit der regenerative Bildungsmodus abweichend von der Embryonalentwicklung der Anneliden zu verlaufen. Während nämlich nur HATSCHEK und WILSON für eine einheitliche ontogenetische Entstehung des gesammten Nervensystems eintreten, setzt sich dasselbe nach den Angaben zahlreicher, namhafter Forscher (KLEINENBERG, GOETTE, SALENSKY, FRAIPONT, ROULE, BERGH und EISIG) aus zwei getrennten Anlagen zusammen, die erst sekundär zu einem einheitlichen Organismus verschmelzen.

Zum Studium der Regeneration des Bauchmarkes eignen sich besonders Querschnitte von regenerirenden Hinterenden. Denn während die Zahl der regenerirenden Segmente am Vorderende nur eine beschränkte ist und in Folge dessen die hier vor sich gehenden Entwicklungsprocesse mehr oder weniger gleichzeitig verlaufen müssen, erreicht die Regeneration am Hinterende in Folge fortwährender Neubildung von Segmenten nicht so bald ihren Abschluss; indem sich dann am hinteren Ende der Regenerationsknospe stets die jüngsten und undifferenzirtesten, weiter nach vorn die älteren und weiter ausgebildeten Segmente befinden, ist man im Stande, die einzelnen Entwicklungsstadien des Bauchmarkes an ein und derselben Schnittserie in der Richtung von hinten nach vorn zu verfolgen.

An der Hand der Figuren 18 bis 25 werde ich zunächst die

Neuentstehung des Bauchmarkes bei *Tubifex* erläutern. In Fig. 18 (5 Tage nach der Operation) erkennen wir an den lateralen Partien der ventralen Epidermis zwei von einander völlig unabhängige und getrennte Wucherungen (*wu*), die sich durch ihre dunklere Färbung und den Besitz großer, hellerer Kerne mit sehr intensiv gefärbtem Nucleolus deutlich von der Umgebung abheben. Die Zellenproduktion ist eine so intensive, dass die neugebildeten Elemente nicht im Verband der ektodermalen Matrix verbleiben, sondern die Basalmembran des Epithels durchbrechen, in die Leibeshöhle einwandern und sich auch hier noch durch weitere Theilung vermehren. Die nothwendige Folge davon ist, dass es mit der fortschreitenden Vermehrung der immigrirenden Elemente bald zu einer Vereinigung der zunächst noch gesondert erscheinenden Zellenkomplexe kommen muss, und in der That sehen wir dieselbe auch schon auf den nächsten Bildern, welche uns die gleiche Schnittserie darbietet, erfolgt. Während in Fig. 19 zunächst nur eine schmale Verbindungsbrücke vorhanden ist, stellt Fig. 20 ein Stadium dar, in welchem die Zellenwucherungen bereits vollständig mit einander verschmolzen sind. Dennoch ist auch hier ihr paariger Ursprung noch mit größter Deutlichkeit kenntlich, da nur die beiden ventrolateralen Partien der Epidermis in fortgesetzter Wucherung begriffen sind, der mediale Theil der ventralen Körperdecke hingegen noch eine ganz regelmäßige Zellenanordnung erkennen lässt und von dem neugebildeten Zellenmaterial durch eine scharfe Basalmembran getrennt ist. Der Wucherungsprocess geht jedoch bald auch auf die mehr medial gelegenen Regionen der ventralen Epidermis über, und indem die von allen Seiten aus dem Ektoderm entstandenen Zellenmassen, wie aus den zahlreichen in Fig. 21 auftretenden Mitosen ersichtlich ist, sich noch immer in steter, reger Vermehrung befinden, füllen sie den ganzen Raum der Leibeshöhle fast vollkommen aus.

Obwohl ich in diesem Abschnitte nur die Regeneration des Nervensystems zu behandeln beabsichtige, bin ich doch genöthigt, auch auf die Neubildung der übrigen Organe, da dieselbe mit der des nervösen Apparats in direktem Zusammenhang steht, schon jetzt kurz hinzuweisen. Denn das umfangreiche Zellenmaterial, dessen Entstehung aus dem Ektoderm wir bisher verfolgt haben, erzeugt nicht allein das neue Nervensystem, sondern auch die Längsmuskulatur, die Borstensäcke, die Dissepimente und wahrscheinlich auch die Gefäße und die Nephridien, so dass alle diese Organsysteme aus einem gemeinschaftlichen Muttergewebe hervorgehen. Zunächst ist

dasselbe noch völlig indifferent, indem seine Elemente gewissermaßen einen embryonalen Charakter tragen. So sind in dem durch die Fig. 21 illustrierten Stadium noch keine gesonderten Organanlagen ausgebildet, und eben so wenig ist es möglich, schon jetzt zu bestimmen, nach welcher Richtung sich die einzelnen Zellen histologisch differenzieren werden. »Bei der Massenhaftigkeit der producirtten Zellen,« lautet die diesbezügliche Bemerkung v. WAGNER's, »sind die Verhältnisse viel zu verwickelt, um die Neubildung der Reparationszellen in die verschiedenen definitiven, histologisch determinirten Gewebelemente verfolgen zu können, zumal man vielfach auf Kombinationen angewiesen ist, und was aus einer Zelle wird, meist erst zu erkennen vermag, wenn sie schon nahezu fertig ist.«

Ich fahre jetzt zunächst mit der Darstellung der Regeneration des Nervensystems bei *Tubifex* fort und werde später nochmals auf meine Beobachtungen in Betreff der Regeneration der übrigen genannten Organsysteme zurückzukommen haben.

Die weitere allmähliche Wiederherstellung des Bauchmarkes veranschaulichen die jetzt zu besprechenden Figg. 22 bis 24, die wiederum einer Schnittserie entnommen sind. Während das Stadium der Fig. 21 noch keine Differenzierung des Regenerationsgewebes aufwies, lässt die Fig. 22 bereits eine gesonderte Bauchmarkanlage (*bm*) erkennen; dieselbe ist jedoch noch nicht vollständig gegen die Umgebung abgegrenzt, sondern scheint noch von beiden Seiten eine Nachlieferung von Zellen, die aus den seitlichen Epidermiswucherungen hervorgegangen sind, zu erhalten¹; auch die Bildung der nervösen Fibrillensubstanz hat bereits begonnen. Während des weiteren Verlaufes der Regenerationsprocesse wird sodann der Zusammenhang der nervösen Elemente mit den umgebenden Zellen mehr und mehr gelöst, die Masse der Fasersubstanz nimmt zugleich an Ausdehnung zu und am dorsalen Rande derselben findet auch die Neubildung der LEYDIG'schen Riesenfäsern statt (Fig. 23). Im Wesentlichen ist hiermit die Regeneration des Bauchstranges beendet, während sich in der Folgezeit seine Elemente nur noch mehr konzentriren und fester

¹ Zur Erklärung dieser und anderer Figuren, auch derjenigen, welche sich auf die Regeneration des Darmkanals beziehen, muss ich die Bemerkung machen, dass meine Figuren mit großer Sorgfalt und möglichster Naturtreue hergestellt wurden und zur Ausführung als lithographische Tafeln bestimmt waren. Durch das mechanische Herstellungsverfahren haben sie leider sehr verloren, doch hoffe ich immerhin, dass sie trotzdem zur Erläuterung meiner Beobachtungen noch geeignet gefunden werden.

an einander schließen, so dass dann das normale Verhalten der Nervenkette, wie es Fig. 24 zum Ausdruck bringt, wieder erreicht wird.

Die durch das Studium von Querschnitten gewonnenen Ergebnisse in Bezug auf die Regeneration des Bauchmarkes werden durch sagittale Längsschnitte ergänzt (Fig. 9, 10 und 25). Sehr lehrreich ist Fig. 25, welche einen Sagittalschnitt durch ein Hinterende am 12. Tage nach der Operation darstellt. In der jungen Bauchmarkanlage ist es hier noch nicht zu einer Ausbildung der Fasersubstanz gekommen, was offenbar mit dem Umstand in Zusammenhang steht, dass die Operation im Winter ausgeführt wurde, zu welcher Zeit die gesammten Regenerationsvorgänge außerordentlich langsam verlaufen. Während die neugebildeten Elemente an der Spitze der Regenerationsknospe noch mit dem proliferirenden Körperepithel zusammenhängen, lösen sie sich weiter nach vorn allmählich von demselben ab, zerfallen hier in auf einander folgende Ganglienpaare und geben somit den ersten Anlass zur Segmentirung des neugebildeten Körperabschnittes. Eben so wie am Hinterende geht auch am regenerirenden Vorderende der Abschnürungs- und Segmentirungsprocess in der Richtung von vorn nach hinten vor sich.

Über die Regeneration der Bauchganglienkette von *Tubifex* hat HAASE folgende Angaben gemacht: »Wenn das Bauchmark ontogenetisch einen paarigen Ursprung besitzt, wie dies verschiedentlich nachgewiesen wurde, so stimmt dies mit den Befunden bei der Regeneration nicht überein, da hier nur eine unpaare Wucherung des Körperepithels vorhanden ist, die das Material zum Aufbau der Bauchkette liefert.« Im Vorstehenden glaube ich jedoch den Beweis erbracht zu haben, dass der Bauchstrang auch bei der Regeneration aus paarigen, ektodermalen Anlagen hervorgeht und somit in gleicher Weise entsteht, wie es eine große Zahl von Forschern (KOWALEVSKY, KLEINENBERG, VEJDOVSKÝ, WILSON, BERGH, BOURNE und EISIG) übereinstimmend auch für die Ontogenie der Anneliden festgestellt haben.

Eine irrthümliche Auffassung HAASE's, deren Berechtigung bereits von SCHULTZ in Frage gestellt wurde, möchte ich bei dieser Gelegenheit richtig stellen. Die Regeneration des Bauchmarks geht nämlich längs der ganzen Ventralfläche des Ektoderms vor sich und nicht, wie es HAASE angegeben hat, von einem Punkte aus, der in ziemlicher Entfernung vom After endet (vgl. HAASE's Textfig. 10 und 11, p. 249). Auch ich habe zwar mitunter ähnliche Bilder erhalten (Textfig. 2); doch zeigt es sich bei der Durchsicht derartiger Schnitt-

serien, dass die Stelle, an der hier das Bauchmark mit dem Epithel in Zusammenhang steht, nicht als derjenige Wucherungsbezirk anzusprechen ist, von dem aus die Regeneration des ganzen Bauchmarkes erfolgt, sondern dass sich vielmehr die eigentliche Ausbildungsstätte der nervösen Elemente hinter diesem Punkte vorfindet und bei ihrer lateralen Lagerung nur in Folge der Schnittrichtung nicht getroffen ist.

Dass auch bei *Naïs proboscidea* die Regeneration der Bauchnervenkette in völlig analoger Weise wie bei *Tubifex* vor sich geht, beweisen die Figg. 27 bis 32, die mit Ausnahme der ersteren (3 Tage alt) wieder nur einer einzigen Schnittserie eines 4 Tage alten Hinterregenerates entlehnt sind. In den jüngsten Stadien sehen wir auch hier wiederum eine von den beiden Seiten des ventralen Körperepithels ausgehende Immigration ektodermaler Elemente in das Cölom, welche sich dort in Folge rascher Vermehrung zu zwei umfangreichen, ventrolateral gelegenen Zellenkomplexen anhäufen (Fig. 27 und 28) und somit jenes indifferente Bildungsmaterial (*rgx*) darstellen. In den nächsten Stadien ist auch die ganze Ventralfläche in Wucherung begriffen und, wie Fig. 29 zeigt, in sehr regem Maße an der Zellenproduktion beteiligt; auch giebt sich hier in Folge der bei *Naïs* sehr früh stattfindenden Differenzirung zelliger Elemente in nervöse Fibrillensubstanz (*fs*) die Bauchmarkanlage bereits als solche zu erkennen, ist aber noch nirgends durch einen Kontour von den zahlreichen sie umgebenden, sich vielfach mitotisch theilenden Zellen getrennt, sondern steht mit denselben ringsum in kontinuierlichem Zusammenhang. Bald jedoch stellt das Bauchmark (*bm*) schon eine kompaktere Masse dar, indem es zuerst von den umgebenden Theilen nur schwach abgehoben erscheint (Fig. 30), sich dann aber von denselben mehr und mehr sondert, während zugleich auch die Entwicklung der Fasersubstanz weiter fortschreitet (Fig. 31). Noch immer liegt das neugebildete Bauchmark jedoch der Epidermis dicht an, bis es sich auch von dieser völlig abschnürt, die LEYDIG'schen Riesenfäsern regenerirt und mit der weiteren Differenzirung des Regenerates sein charakteristisches Aussehen allmählich wiedererlangt (Fig. 32).

In gleicher Weise wie am Hinterende geht auch die Regeneration des Bauchmarkes am Vorderende vor sich (Fig. 1 bis 5), indem auch hier die neugebildeten Elemente zunächst den Zusammenhang mit dem Ektoderm bewahren, sich dann allmählich von demselben isoliren und die nervöse Fibrillensubstanz im Anschluss an die Entstehung derselben in dem oberen Schlundganglion und den Schlundkommisuren ausbilden.

Meine soeben an *Nais proboscidea* dargelegten Resultate betreffs der Regeneration der Bauchganglienkette stimmen mit denjenigen HEPKE's an *Nais elinguis* nur in so fern überein, als das Ektoderm die Matrix der neugebildeten Nervenlemente darstellt; im Übrigen entfernen sich unsere Darstellungen jedoch wesentlich von einander. Während HEPKE das neugebildete Bauchmark nur von einer unpaaren, medianen Wucherung der ventralen Epidermis, »der Neuralanlage«, herleitet, beschreibt er andererseits auch die Bildung »seitlicher Mesodermplatten«, welche unzweifelhaft, wie aus einem Vergleich der betreffenden Abbildungen mit den meinigen hervorgeht, mit den paarigen, in meinen Fig. 27 und 28 gezeichneten Ektodermwucherungen identisch sind. Diese »Mesodermplatten« werden zwar auch von HEPKE »als Abkömmlinge des Ektoderms« aufgefasst und bilden, was auch mit meinen Beobachtungen sehr wohl in Einklang steht, die Längsmuskulatur, die Borstenbeutel, Segmentalorgane, Dissepimente, Leberzellen und Blutgefäße, sind jedoch nach den Angaben HEPKE's — und darin besteht eben die wesentlichste Differenz zwischen unseren beiderseitigen Befunden — »von den Neuralanlagen durch scharfe Kontouren geschieden«, d. h. an der Regeneration des Nervensystems überhaupt nicht betheilig. Dem gegenüber führten meine Untersuchungen zu dem die alten Beobachtungen SEMPER's bestätigenden Ergebnis, dass die seitlichen ektodermalen Wucherungen (= SEMPER's und HEPKE's Mesodermplatten) in jüngeren Regenerationsstadien (Fig. 29) durchaus nicht von der jungen Bauchmarkanlage getrennt werden können; sie wirken vielmehr in beträchtlichem Maße auch an der Ausgestaltung dieses Organs mit, indem sie besonders dessen seitliche Partien bilden, während allerdings der mittlere Theil der Nervenketten aus den medianen Ektodermwucherungen hervorgeht.

Vergleiche ich nunmehr auch die für *Tubifex* und *Nais* erhaltenen Ergebnisse bezüglich der Regeneration des Bauchstranges mit den Angaben, welche über die Neubildung desselben bei anderen Anneliden vorliegen, so kommen hier zunächst die Untersuchungen MICHEL's, SCHULTZ's und v. WAGNER's in Betracht. Auch nach den Befunden dieser Autoren entwickelt sich das Nervensystem aus dem Ektoderm, und zwar in ähnlicher Weise, wie es auch bei *Tubifex* und *Nais* der Fall ist, in naher Beziehung zur Regeneration der übrigen Organsysteme. So leitet MICHEL die nervösen Elemente aus einem längs der medio-ventralen Region aus dem Epithel hervorstechenden, in die Tiefe rückenden Keimstreifen (bande germinale) ab, aus welchem sich gleichzeitig auch die übrigen, neugebildeten

Organe differenzieren. Und eben so kommt auch SCHULTZ zu dem Resultat: »Eine feste Grenze zwischen der Anlage des Bauchmarkes und der Cölomanlage lässt sich nicht feststellen«, wobei SCHULTZ unter »Cölom« das die sekundäre Leibeshöhle auskleidende Gewebe versteht, das sich später zur Längsmuskulatur, den Nephridien- und Chloragogenzellen umwandelt.

Während jedoch die Darstellungen MICHEL's und SCHULTZ's auch manche Differenzen gegenüber der meinigen erkennen lassen, die möglicherweise auf die Verschiedenheit der Studienobjekte zurückzuführen sind, kann ich mich den folgenden Befunden v. WAGNER's an *Lumbriculus* in allen Punkten völlig anschließen: »Die Reparationsprocesse beruhen in erster Linie auf der Bildungsfähigkeit der Epidermis, unter bestimmten Umständen in lebhaftere Wucherung eintreten und dadurch die eben benötigte Menge indifferenten Bildungsmaterials hervorbringen zu können Der Bildungsvorgang neuer Zellen, die wir ferner als Reparationszellen bezeichnen wollen, nimmt zunächst seinen Ausgangspunkt von dem ventralen Theil der Epidermis und zwar von dessen seitlichen Partien, während der Antheil der medianen Theile beträchtlich geringer ist.« Indem also auch v. WAGNER den Wucherungsprocess von den seitlichen Partien des ventralen Körperepithels ausgehen lässt und daneben betont, »dass die Bildungsweise des Bauchmarkes eben so wie die des Gehirns und Schlundrings von Anfang an eine bilateralsymmetrische Anordnung erkennen lässt«, so ist hierin eine sehr weitgehende Übereinstimmung mit meinen Beobachtungen zu konstatieren.

Was endlich die Untersuchungen von BÜLOW, VEJDOVSKÝ und v. BOCK anbetrifft, so konnten auch diese Autoren eine Neubildung des Bauchmarkes bei *Lumbriculus*, *Criodrilus* und *Chaetogaster* aus paarigen Ektodermanlagen nachweisen, so dass also nach dieser Richtung die Entwicklungsvorgänge bei der Regeneration und ungeschlechtlichen Fortpflanzung in gleicher Weise verlaufen.

C. Zusammenfassung der Ergebnisse bezüglich der Regeneration des Nervensystems.

1) Eine Betheiligung des durchschnittlichen, alten Bauchmarkes an der Hervorbringung des neuen Nervensystems durch Vermehrung der alten Ganglienzellen findet nicht statt, während ein häufig erfolgendes geringes Ausstrahlen der Nervenfibrillen nach dem Körperepithel für die Regeneration selbst nur von untergeordneter Bedeutung ist.

2) Die nervösen Elemente entstehen bei der Regeneration ausschließlich aus dem Ektoderm, indem dieses durch Wucherungsprocesse ein indifferentes, gewissermaßen embryonales Bildungsmaterial erzeugt, welches sich später zu verschiedenen Organanlagen differenzirt. Somit steht die Regeneration des Nervensystems in naher Beziehung zu der Neubildung der übrigen Organsysteme.

3) Die einzelnen Theile des Nervensystems (Gehirn, Schlundring und Kommissuren) werden bei der Regeneration nicht von einander getrennt angelegt, sondern gehen aus einheitlichen, paarig auftretenden Ektodermanlagen hervor.

4) Die regenerativen Bildungsvorgänge stimmen mit der Embryonalentwicklung in so fern überein, als auch hier nach den Angaben der meisten Autoren die Anlage des nervösen Organsystems eine paarige ist.

3. Beobachtungen über die Regeneration verschiedener Organsysteme und Schlussbetrachtungen.

In dem vorstehenden, die Neubildung des Nervensystems behandelnden Kapitel, musste ich bereits zu wiederholten Malen darauf hinweisen, dass die einzelnen Organsysteme (mit Ausnahme des Verdauungsapparates) bei den regenerativen Entwicklungsvorgängen nicht aus dem Muttergewebe, sondern aus indifferenten, durch Proliferation des Ektoderms entstandenen Zellenmassen hervorgehen, indem sich diese außer zu nervösen Elementen zu den verschiedenen Organanlagen, der Muskulatur des Hautmuskelschlauches und des Darmkanals, den Dissepimenten, den Borstenbeuteln und wahrscheinlich auch zu den Nephridien und Gefäßen differenziren. Ich muss jedoch hervorheben, dass ich in Betreff der Neubildung der eben genannten Organsysteme, besonders in Bezug auf die feineren histologischen Differenzierungsvorgänge, keine erschöpfende Darstellung zu liefern vermag, mich vielmehr im Folgenden darauf beschränken werde, eine kurze Zusammenfassung einer Anzahl Beobachtungen zu geben.

In Bezug auf die **Regeneration der Muskulatur der Körperwand** decken sich meine Befunde im Großen und Ganzen mit denjenigen HEPKÉ's. Derselbe nimmt einen verschiedenen Bildungsmodus für die longitudinalen und cirkulären Muskelfasern an, indem er die ersteren aus den »Mesodermplatten« (welche bekanntlich Derivate des Ektoderms darstellen) hervorgehen lässt, während »die Ring-

muskelfasern gleichfalls aus dem Ektoderm entstehen, nachdem die Abschnürung der Neuralanlage stattgefunden hat, und zwar auf die Weise, dass einzelne Zellen aus dem Ektoderm in das Innere der Leibeshöhle treten, sich an die Innenfläche derselben anlegen und quer zur Längsachse des Thieres in lange Muskelzellen auswachsen¹. Auch ich sah die Ringmuskulatur stets dem Epithel der Körperwand dicht anliegen und schließe daraus, dass sie direkt vom Ektoderm producirt wird. Anders verhält es sich hingegen mit der Längsmuskulatur; denn diese verdankt zum größten Theil ihren Ursprung jenem indifferenten, ektodermalen Bildungsmaterial, und zwar ist dieses unzweifelhaft in den ventralen und lateralen Regionen der Fall, während die dorsal gelegenen Theile der longitudinalen Muskulatur aus Zellen gebildet zu werden scheinen, welche sich hier vom Ektoderm loslösen und in die Leibeshöhle einwandern. Die verschiedenen Entwicklungsstadien der Regeneration der Muskelfasern der Körperwand lassen sich in den Figurenserien 18 bis 24 und 27 bis 32 deutlich verfolgen¹. So zeigen uns die Figuren 23 und 24, wie sich die vorher dicht an einander gedrängten, das Cölom zum größten Theil dicht ausfüllenden Zellenmassen längs der Leibeswand ringsum regelmäßig anordnen, eine ovale oder birnförmige Gestalt annehmen, sich in die Länge strecken und so allmählich mit fortschreitender Umwandlung des Cytoplasmas in kontraktile Fasersubstanz einen myogenen Charakter annehmen. Dass auch aus den dorsal gelegenen Theilen der Körperwand Zellen in die Leibeshöhle immigriren, um sich an der Neubildung des Hautmuskelschlauches zu betheiligen, ist besonders deutlich aus den Figuren 28 bis 30 ersichtlich.

Die **Muskulatur der Darmwand** regenerirt aus dem gleichen Material wie die longitudinale Muskulatur der Leibeswand, indem sich einzelne Zellengruppen auch der Außenwand des Darmes anlagern und sich hier zu myogenen Elementen umwandeln (Fig. 28 bis 32). In Bezug auf die Differenzirung der Darmmuscularis in Ring- und Längsmuskelschicht konnte ich leider keine bestimmten Beobachtungen machen; es dürfte jedoch im höchsten Grade wahrscheinlich sein, dass sich auch die cirkulären Muskelfasern aus den gleichen ektodermalen Elementen wie die longitudinalen entwickeln und nicht aus dem Entoderm entstehen, wie es MICHEL angegeben hat.

Mit den weiteren Befunden MICHEL's, dass alle übrigen Muskelschichten des Körpers vom Ektoderm abstammen, so wie auch mit

¹ Freilich gilt hierfür wie für Anderes die hinsichtlich der Wiedergabe der Figuren die auf p. 55 gemachte Bemerkung.

den diesbezüglichen Angaben v. WAGNER's und SCHULTZ's, welche ebenfalls eine in naher Beziehung zur Regeneration des Bauchmarkes stehende Regeneration der Längsmuskulatur aus dem Ektoderm annehmen, stehen meine Resultate in vollem Einklang.

Bezüglich der **Regeneration der Dissepimente** kann ich die Ergebnisse v. WAGNER's bestätigen, dass dieselben ebenfalls aus den ektodermalen Regenerationszellen hervorgehen. An dem in Fig. 25 veranschaulichten Sagittalschnitt, an dem bereits eine Segmentirung der vom Ektoderm neugebildeten Elemente erfolgt ist, erkennen wir, wie von diesen segmentweise einzelne Zellen in regelmäßigen Zügen dem Darm zustreben. Dieselben differenzieren sich während des weiteren Verlaufes der Regenerationsprocesse zu den Dissepimenten, deren Ausbildung im Einzelnen ich jedoch nicht näher verfolgt habe.

Was die **regenerative Entwicklung der Borstensäcke und Borsten** anbetrifft, so entstehen auch diese aus den gemeinsamen Zellenmassen wie die soeben besprochenen Organsysteme. In Fig. 31 sehen wir zu beiden Seiten der Bauchmarkanlage zwei Zellenkomplexe (*bs*), in deren Innern jederseits bereits die Ausbildung einer jungen Borste vor sich gegangen ist. Es sind dieses die Anlagen der beiden ventralen Borstensäcke, welche bei der Regeneration also nicht durch direkte Inagination oder Einwucherung des Körperepithels, sondern mitten im Regenerationsgewebe im Innern der Leibeshöhle gebildet werden. Erst später vergrößern sich die Borsten, durchbrechen das Ektoderm und ragen dann frei nach außen hervor (Fig. 32). Auch die Muskulatur der Borstenfollikel scheint aus dem gleichen Bildungsmaterial wie diese selbst hervorzugehen. In Übereinstimmung mit meinen Befunden haben EMERY, MALAQUIN, v. BOCK und MICHEL eine Regeneration der Borstensäcke aus dem Ektoderm beschrieben, dergleichen in letzter Linie auch SEMPER und HEPKE, indem dieselben zwar eine mesodermale Entstehung angeben, das Mesoderm jedoch wieder aus dem Ektoderm herleiten. Auch ontogenetisch entwickeln sich die Borstenapparate nach den übereinstimmenden Angaben KOWALEVSKY's, VEJDOVSKÝ's, KLEINENBERG's, ROULE's und BERGH's aus dem Ektoderm, während sie hingegen von HATSCHEK, GOETTE und SALENSKY als mesodermale Bildungen aufgefasst wurden.

In Bezug auf die **Neubildung des Gefäßsystems** machte ich eine interessante Beobachtung. Ich sah nämlich auf Querschnittsbildern von *Naïs*, dass in den Zellenmassen zwischen dem Darm und der Bauchmarkanlage schon in frühen Stadien eine Lücke entstand (*bg* in Figg. 29—32), die auf allen Schnitten der Serie wiederkehrte und

nach vorn zu direkt in den Sinus des ventralen Gefäßstammes übergang; ich glaube daher annehmen zu dürfen, dass die Regenerationszellen an der Bildung der Wandung des Gefäßrohres beteiligt sind. Ob daneben noch eine Mitwirkung der alten Gefäße an der Regeneration der neuen stattfindet, vermag ich nicht zu entscheiden, zumal ich bei *Tubifex* oft schon in frühen Regenerationsstadien die Anwesenheit von Gefäßen (b/s in Figg. 18, 19 und 21) wahrnehmen konnte, deren Herkunft mir jedoch dunkel blieb.

Eben so wenig gelang es mir, einen genauen Einblick in die Entwicklungsvorgänge der Nephridien zu erhalten, die vermuthlich, wie auch HEPKE annimmt, aus den gleichen ektodermalen Anlagen wie die übrigen Organe hervorgehen dürften. Leider war es mir bei der mir gestellten Aufgabe nicht möglich, meine Untersuchungen so weit auszudehnen, um über die Neubildungsprozesse der in diesem Abschnitt erörterten Organsysteme umfassende Resultate zu liefern; hierzu scheinen mir erneute, eingehende Untersuchungen, die speciell nach dieser Richtung aufgenommen werden müssten, erforderlich zu sein.

Wir haben im Vorstehenden festgestellt, dass bei der Regeneration der Anneliden der größte Theil der Organe aus jener umfangreichen Zellenmasse hervorgeht, die das Innere erfüllt und ihren Ursprung einer Wucherung des Ektoderms verdankt. Zur Bildung eines gesonderten Mesoderms kommt es jedenfalls nicht. Wie SCHULTZ in treffender Weise in Bezug auf die Regenerationsvorgänge sagt, »büßt das Mesoderm seine Bedeutung als typisches Keimblatt ein, während es vor Allem das Ektoderm ist, welches hier als Keimblatt par excellence auftritt«. In gleicher Weise konstatirt auch v. WAGNER: »eine besondere Mesodermanlage wird nicht gebildet« und auch MICHEL schließt sich, indem er fast alle Gewebe und Organe der Regenerationsknospe vom Ektoderm herleitet, denjenigen Autoren an, welche eine Auflösung des Mesodermbegriffes verlangen.

Vergleichen wir die bei der Regeneration der Anneliden stattfindenden Entwicklungsprozesse mit denen der Embryonalentwicklung, so müssen wir uns unwillkürlich der Neuromuskeltheorie KLEINENBERG'S erinnern, nach welcher bekanntlich ontogenetisch eben so wie bei der Regeneration »Bauchstrang und Muskulatur gemeinschaftlichem Boden entspringen«. Den bei der Regeneration auftretenden paarigen Ektodermwucherungen entsprechen entwicklungs-geschichtlich die von KLEINENBERG beschriebenen »Bauchplatten«.

welche auch in der Annelidenlarve in ziemlich bedeutendem Abstände von einander auftreten und nicht nur das Bauchmark, sondern auch den größten Theil aller Annelidenorgane liefern. Indem KLEINENBERG den Nachweis führt, dass diese Bauchplatten, die Bildner der sog. mesodermalen Organe, ihren Ursprung aus dem Ektoderm nehmen, gelangt er zu der Ansicht, dass das Mesoderm gar nicht als selbständiges, dem Ektoderm und Entoderm ebenbürtiges Keimblatt anerkannt werden dürfe, einer Auffassung, der sich auch ED. MEYER auf Grund eingehender entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen über »das Mesoderm der Ringelwürmer« angeschlossen hat. Wie aus den Angaben dieses Autors hervorgeht, »kann es bei der Larve von *Lopadorhynchus* keinem Zweifel unterliegen, dass die Mesodermstreifen ihren Bildungs-herd im Ektoderm haben«, und weiterhin entnehmen wir, »dass der Vergleich der ontogenetischen Entstehung der verschiedenen Bestandtheile des sog. Mesoderms uns lehrt, dass es kein einheitliches mittleres Keimblatt giebt«.

Man wird ferner durch die Bildungsprocesse, wie ich sie bei der Regeneration der Limicolen fand, unwillkürlich an jene Entwicklungsvorgänge erinnert, welche in neuerer Zeit besonders von MEISENHEIMER an ganz anderen Objekten, nämlich an den Embryonen und Larven verschiedener Mollusken beschrieben wurden. Die Organe, welche man sonst vom Mesoderm ableitete, wie Pericardium, Herz und Niere, entstehen aus einem gemeinsamen Komplex von Organanlagen, welcher durch Wucherung des Ektoderms seinen Ursprung nahm, also in seiner Entstehung jener Zellenmasse nicht unähnlich ist, aus welcher wir auch bei der Regeneration der Oligochäten die »mesodermalen«, aber auch noch andere Organe hervorgehen sahen.

Mit diesen Hinweisen auf die Organbildungsvorgänge bei der Embryonalentwicklung und mit den Betrachtungen allgemeinerer Natur möchte ich die vorliegenden Untersuchungen über die Regenerationsvorgänge bei den limicolen Oligochäten abschließen.

Marburg a/L., im Februar 1902.

Nachtrag.

Nach Abschluss meiner Untersuchungen, als ich bereits Manuskript und Tafeln dieser Arbeit größtentheils zum Druck fertig gestellt hatte, erhielt ich die neueste Arbeit von Prof. J. NUSBAUM, nämlich den ersten Theil seiner »vergleichenden Regenerationsstudien: Über die morphologischen Vorgänge bei der Regeneration des künstlich abgetragenen hinteren Körperabschnittes bei Enchyträiden«. In Folge dessen sah ich mich veranlasst, die durch meine Untersuchungen gewonnenen Resultate, die in vielen wichtigen Punkten mit denjenigen NUSBAUM's übereinstimmen, zum Theil jedoch auch von denselben wesentlich abweichen, in Form einer vorläufigen Mittheilung im »Zoologischen Anzeiger, Bd. 25, 1902« zu publiciren.

Der Verfasser der citirten Arbeit hat zum ersten Male Vertreter der Familie der Enchyträiden (*Fridericia Ratzelii* [Eisen] und *Enchytraeus Buchholzii* [Vejd.]) auf ihre Regenerationsfähigkeit untersucht. Nach den Angaben NUSBAUM's wurden die Operationen von ihm in der Weise ausgeführt, dass er den Versuchsthiere die hintere Körperhälfte abtrennte. Während darauf »bei allen operirten Thieren ohne Ausnahme« eine Regeneration des caudalen Körperabschnittes erfolgte, trat eine Neubildung des Vorderendes nur in sehr seltenen Fällen ein, indem die operirten Exemplare zwar meist noch einige Wochen ohne Nahrungsaufnahme am Leben blieben, größtentheils jedoch keine neue Mundöffnung bildeten und schließlich zu Grunde gingen. Es ist dieses ein ganz ähnliches Ergebnis, wie ich es bei der gleichen Versuchsanordnung fast immer auch bei *Tubifex* erzielt habe; jedoch konnte ich mit Sicherheit feststellen, dass hier die Neubildung des Vorderendes stets von der Zahl der amputirten Segmente abhängig war, indem nach Entfernung von einigen wenigen Segmenten fast regelmäßig eine Regeneration des Vorderendes eintrat. Ob ähnliche Verhältnisse auch bei den Enchyträiden obwalten, wie man vermuthen möchte, muss vorläufig dahingestellt bleiben. Da NUSBAUM in Folge der eben erörterten Gründe die am Vorderende stattfindenden Neubildungsprocesse zunächst nicht studiren konnte, so wurde im vorliegenden Theil der Arbeit nur die Regeneration des Hinterendes behandelt, während Verfasser die des Vorderendes erst nach Abschluss weiterer Untersuchungen zu veröffentlichen gedenkt.

Die Ergebnisse NUSBAUM's in Bezug auf die Regeneration des Darmkanals werden in den folgenden Sätzen resumirt: »Der durch-

schnittene Darm bleibt verhältnismäßig lange Zeit offen, seine hintere Öffnung wird gewöhnlich Anfangs durch eine Anhäufung von visceralen Peritonealzellen, etwa wie durch einen Pfropf, geschlossen; etwas später gehen diese den Darm hinten umschließenden Zellen zu Grunde, worauf der Darm mit dem Ektoderm durch eine neugebildete, solide Zellenanhäufung sich in Verbindung setzt, welche aus dem Ektoderm der Hinterwand der Regenerationsknospe entsteht. Diese Zellenanhäufung wird hohl, und es bildet sich eine nach außen führende Darmöffnung; bald aber entsteht hier eine sekundäre, starke Einstülpung des Ektoderms als Anlage für den definitiven Anus und den definitiven Hinterdarm.« Am nächsten stehen diese Angaben NUSBAUM's denjenigen HEPKE's an *Nais elinguis*, sind jedoch von diesen in so fern different als der alte Darm bei den Enchyträiden gar keinen Antheil an der Bildung des zuerst auftretenden, soliden Verbindungsstranges nimmt, indem dieser eine rein ektodermale Bildung darstellt, während nach den Beobachtungen HEPKE's der primäre Verbindungsstrang nicht nur aus dem Ektoderm, sondern theilweise auch durch Vermehrung der alten Darmepithelzellen entsteht. Hingegen finden die verschiedenen von mir und den übrigen Autoren bei der Regeneration der Anneliden beobachteten Bildungsmodi des Darmkanals nach NUSBAUM's Befunden bei den Enchyträiden überhaupt nicht statt. Ich selbst habe in der vorstehenden Abhandlung den Nachweis geführt, dass die regenerativen Entwicklungsvorgänge des Enddarmes, selbst bei ein und derselben Species, auf differente Weise vor sich gehen können, dass aber trotz der abweichenden Bildungsmodi stets ein gleiches Endresultat erzielt wird, nämlich die Neubildung eines kurzen, ektodermalen Enddarmes. Wenn nun auch unsere beiderseitigen Beobachtungen hinsichtlich dieses Endergebnisses, der ektodermalen Natur des neugebildeten Enddarmes, übereinstimmen, so sind sie doch im Einzelnen von einander recht abweichend, indem sich nach NUSBAUM die Regeneration des Darmkanals »einzig und allein durch Proliferation des Ektoderms« vollzieht, während ich mit v. WAGNER, RIEVEL, HAASE, SCHULTZ und anderen Autoren ein Auswachsen des durchschnittenen Darmes nach der Körperwand zu und damit eine Bethheiligung desselben an der Regeneration des neuen beobachten konnte. Dennoch sehe ich mich nicht veranlasst, an der Richtigkeit der Befunde NUSBAUM's zu zweifeln, da diese Vorgänge wohl bei den verschiedenen Formen auf verschiedene Weise verlaufen dürften und Differenzen sogar bei derselben Species vorhanden sind, wie soeben erwähnt wurde.

Übereinstimmend mit meinen Befunden an *Tubifex* und *Nais* beschreibt auch NUSBAUM eine in frühen Regenerationsstadien stattfindende dorsale Lagerung des Afters, ein Verhalten, das bei den von mir untersuchten Limicolen immerhin nur verhältnismäßig selten, bei den Enchyträiden hingegen regelmäßig aufzutreten scheint.

Von großem Interesse werden die noch zu erwartenden Befunde NUSBAUM's in Betreff der Regeneration des Vorderdarmes sein, indem es sich hier besonders um die Feststellung der wichtigen Frage handeln wird, ob der Pharynx der Enchyträiden (analog den Regenerationsvorgängen des Darmes am Hinterende) ektodermaler Herkunft ist oder wie bei den übrigen Oligochäten (*Tubifex*, *Nais*, *Lumbriculus*, *Chaetogaster*, *Allolobophora* u. A.) abweichend von der Embryonalentwicklung entodermal entsteht.

Auch in Bezug auf die Regeneration des Nervensystems der Enchyträiden macht NUSBAUM eine Reihe wichtiger Angaben, indem auch er auf Grund seiner Beobachtungen zu dem Ergebnis gelangt, »dass zwar das neue Bauchmark vom Ektoderm sich entwickelt und alle Ganglienzellen desselben vom Ektoderm stammen und nicht durch Vermehrung der alten entstehen, dass jedoch von dem alten Bauchmarke viele weiter nach hinten auswachsende, durchschnittene Nervenfasern in das sich neubildende Nervensystem eindringen und dass auf diese Weise ein inniger Zusammenhang beider Theile zu Stande kommt«. Diese Befunde unseres Autors kann ich erfreulicherweise in allen Punkten bestätigen. Was jedoch die Frage anbetrifft, ob das neue Bauchmark bei der Regeneration aus paarigen oder unpaarigen Anlagen hervorgeht, so haben unsere Untersuchungen nicht zu völlig gleichen Resultaten geführt. Während bei *Tubifex* und *Nais* zwei von einander unabhängig entstehende Ektodermwucherungen das Material zu dem späteren Bauchmark liefern, ist nach NUSBAUM die Proliferationsstelle des Bauchmarkes unpaar; andererseits giebt jedoch auch NUSBAUM an, dass die Zellenwucherung in den lateralen Theilen stärker und energischer als in der Mitte vor sich geht, eine Thatsache, die auch hier auf »eine gewisse Paarigkeit der Anlage« hinweist, »so dass man gewissermaßen von paarigen, wiewohl von Anfang an ganz zusammenhängenden Anlagen des neuen Bauchmarkes sprechen kann«.

Am eingehendsten hat sich NUSBAUM mit dem Studium der Muskelfaserregeneration beschäftigt, wofür die Enchyträiden offenbar sehr geeignete Objekte sind. In weitgehender Weise decken sich meine Ergebnisse mit der folgenden sich auf die Regeneration

der longitudinalen Muskulatur der Leibeswand beziehenden Darstellung NUSBAUM's: »Ein Theil der Muskelfasern und zwar derjenige, von welchem die ventro-laterale Längsmuskulatur der Leibeswand und die der Septa entsteht, entwickelt sich in innigem Zusammenhang mit der Bauchmarkanlage, so dass man gewissermaßen von einer gemeinsamen Neuromuskelanlage sprechen möchte in solchem Sinne, wie es KLEINENBERG für *Lopadorhynchus* angenommen hat. Ein anderer Theil und zwar die dorsale Längsmuskulatur verdankt ihre Entstehung einzelnen Zellengruppen, welche vom Ektoderm sich ablösen und gegen die Leibeshöhle migriren.« Auch ich habe in meiner Darstellung darauf hingewiesen, dass die Ringmuskulatur auf andere Weise als die Längsmuskulatur regenerirt und höchst wahrscheinlich direkt von ektodermalen Elementen geliefert wird, während ich jedoch im Einzelnen meine Untersuchungen nach dieser Richtung hin nicht so weit wie NUSBAUM ausgedehnt habe. Ein Gleiches gilt auch bezüglich der Regeneration der Darmmuscularis, worüber unser Autor zu folgenden Resultaten gelangt: »Die longitudinale (äußere) Muskulatur des Darmes entsteht sehr wahrscheinlich, wie die longitudinale Muskulatur der Leibeswand, aus den in die Leibeshöhle eingewanderten myogenen Elementen. — Die cirkuläre (innere) Muskulatur des Darmes entsteht aus Epithelzellen des neugebildeten (ektodermalen) Hinterdarmes auf dieselbe Weise, wie die cirkuläre Muskulatur der Leibeswand aus den Epidermiszellen.«

Die Borstensäcke, die Muskeln derselben, sowie endlich alle diejenigen Gebilde, welche wir als mesodermal betrachten, entwickeln sich nach den Angaben NUSBAUM's aus dem neugebildeten Ektoderm der Regenerationsknospe, was auch mit meinen Beobachtungen in vollem Einklang steht.

Es würde zu weit führen, wenn ich an dieser Stelle noch auf die weiteren Resultate der Arbeit NUSBAUM's eingehen sollte; ich muss desshalb diesbezüglich auf die Originalarbeit selbst verweisen.

Ferner erschien nach Abschluss meiner Untersuchungen eine Abhandlung von O. HÜBNER: »Neue Beiträge aus dem Gebiete der Regeneration und ihre Beziehungen zu Anpassungserscheinungen«. Dieser Autor führte Regenerationsversuche an Vertretern der verschiedensten Klassen des Thierreichs aus, an *Volvox*-Arten, Cladoceren, Copepoden, Libelluliden- und Ephemeriden-Larven und Lumbriciden. Da für uns besonders die sich auf Lumbriciden beziehenden Resultate von Interesse sind, mögen nur diese hier in

Kürze besprochen werden. Die Experimente HÜBNER's bestanden nicht in der vollständigen Amputation des vorderen oder hinteren Körperabschnittes, sondern beschränkten sich darauf, einzelne Theile von Organen, wie des Nervensystems oder des Genitalapparates zu exstirpiren. Während die Versuche mit Samenblasenexstirpationen nur negative Resultate ergaben, indem keine Regeneration erfolgte, fand nach Entfernung des oberen Schlundganglions oder kleinerer Theile des Bauchmarkes schon in verhältnismäßig kurzer Zeit eine Neubildung der excidirten Partien statt. Verfasser stellte fest, dass die alten Nervenstümpfe bei den Neubildungsprocessen weder Zellenanhäufungen noch Zelltheilungen erkennen lassen und sich somit nicht an der Hervorbringung der neuen nervösen Elemente betheiligen, dass vielmehr die Regeneration derselben nur von der Epidermis aus vor sich geht und zwar von der Schnittwunde, die gewissermaßen den Auslösungsreiz für die Regeneration abgiebt. Hinsichtlich dieser Befunde befindet sich HÜBNER in Übereinstimmung mit meinen Beobachtungen an Limicolen, ferner auch mit HEPKE, HAASE, SCHULTZ, v. WAGNER und NUSBAUM, andererseits jedoch im Gegensatz zu den Angaben HESCHELER's und FRIEDLÄNDER's, von denen eine Betheiligung der alten Nervenstümpfe, sowie von letzterem Autor zugleich auch eine Mitwirkung der Leukocyten an der Regeneration des neuen Nervengewebes beschrieben worden ist. — Auf die zahlreichen weiteren Ergebnisse der vorliegenden Arbeit, sowie auf die theoretischen Erörterungen bezüglich der Regeneration als Anpassungserscheinung, kann hier nicht näher eingegangen werden.

Verzeichnis der citirten Litteratur.

1. R. S. BERGH, Die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Kosmos 1886, Bd. II.
2. ——— Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. Diese Zeitschr. Bd. L. 1890.
3. ——— Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden 1895.
4. M. v. BOCK, Über die Knospung von Chaetogaster diaphanus. Jen. Zeitschr. f. Nat. Bd. XXXI. 1897.
5. CH. BONNET, Traité d'Insectologie. Seconde partie: Observations sur quelques espèces de Vers d'eau douce qui, coupés en morceaux deviennent autant d'animaux complets. Oeuvres d'histoire nat. et de Philosophie de CH. BONNET. T. I. Neuchâtel 1779.

6. C. BÜLOW, Über Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern (*Lumbriculus variegatus* Grub.). Arch. f. Naturg. 49. Jahrg. Bd. I. 1883.
7. — Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von *Lumbriculus variegatus*. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883.
8. CH. B. DAVENPORT, Experimental Morphologie. Part second: Effect of Chemical and Physical Agents upon growth. 1899.
9. H. EISIG, Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitth. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. XIII. 1898.
10. J. FRAIPONT, Le genre *Polygordius*. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Berlin 1887.
11. FRAISSE, Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren. Kassel und Berlin 1885.
12. B. FRIEDLÄNDER, Über die Regeneration der herausgeschnittenen Theile des Centralnervensystems von Regenwürmern. Diese Zeitschr. Bd. LV. 1895.
13. C. M. FÜRST, Haarzellen und Flimmerzellen. Zool. Anz. Bd. XVIII. 1900.
14. T. W. GALLOWAY, Observations on non-sexual reproduction in *Dero vaga*, Bull. Museum of Comp. Zool. at Harv. Coll. Vol. XXXV. Cambridge 1899.
15. A. GOETTE, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Leipzig 1882 und 1884.
16. A. GURWITSCH, a. Studien über Flimmerzellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LVII. 1901. — b. Die Haarbüschel der Epithelzellen. Zugleich ein Beitrag zur Centrakörperfrage in den Epithelien. Ebenda. Bd. LIX. 1902.
17. H. HAASE, Über Regenerationsvorgänge bei *Tubifex rivulorum*, mit besonderer Berücksichtigung des Darmkanals und des Nervensystems. Diese Zeitschr. Bd. LXV. 1898.
18. B. HATSCHKE, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeit a. zool. Inst. Wien. I. Bd. 1878 und VI. Bd. 1886.
19. M. HEIDENHAIN, Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzirungen. Anat. Anz. XVI. Bd. 1899.
20. P. HEPKE, Zur Regeneration der Naïden. Zool. Anz. Bd. XIX. 1896. p. 513 bis 516.
21. — Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprocessen der Naïden. Diese Zeitschrift. Bd. LXIII. 1897.
22. K. HESCHELER, Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. I. Theil. Jen. Zeitschr. Nat. Bd. XXX. 1896.
23. — Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. II. Theil. (Histo- und organogenetische Untersuchungen.) *ibid.* Bd. XXXI. 1898.
24. R. W. HOFFMANN, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Oligochäten. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. 1899.
25. O. HÜBNER, Neue Versuche aus dem Gebiete der Regeneration und ihre Beziehungen zu Anpassungserscheinungen. Zool. Jahrb. XV. Abth. f. Syst. 1901.
26. J. v. KENNEL, Über *Ctenodrilus pardalis*. Arb. zool. Inst. Würzburg. Bd. V. 1882.
27. N. KLEINENBERG, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
28. A. KOWALEVSKY, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Petersburg, 1871.

29. E. KORSCHULT, Über das Regenerationsvermögen der Regenwürmer. Sitzungsbericht d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. zu Marburg. 1897.
30. — Über Regenerations- und Transplantationsversuche an Lumbriciden. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. Bd. VIII. 1898.
31. J. KROEBER, An Experimental Demonstration of the Regeneration of the Pharynx of *Allolobophora* from Entoderm. Biol. Bull. Vol. II, No. 3. 1900.
32. LEUCKART, Über die ungeschlechtliche Vermehrung von *Naïs proboscidea*. Arch. f. Naturg. 17. Jahrg. 1851.
33. A. MALAQUIN, La formation du chizoïte dans la scissiparité chez les Filogranes et les Salmacines. Compt. Rend. T. CXXI. 1895.
34. C. MAYER, Reproduktionsvermögen und Anatomie der Naïden. Verh. d. nat. Ver. preuß. Rheinlande. 16. Jahrg. 1859.
35. — Reproduktionsvermögen der Naïden. FROEYER's Notizen. 1859. II. p. 216.
36. J. MEISENHEIMER, Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. I. und II. Theil. Diese Zeitschr. Bd. LXII und LXIII. 1896 und 1898.
37. — Entwicklungsgeschichte von *Dreissensia polymorpha*. Ebenda. Bd. LXVI. 1900.
38. ED. MEYER, Studien über den Körperbau der Anneliden. Das Mesoderm der Ringelwürmer. Mitth. a. d. Zool. Station Neapel. Bd. XIV. 1901.
39. A. MICHEL, Sur le bourgeon de régénération caudale chez les Annélides. Compt. Rend. T. CXXIII. Paris 1896.
40. — Recherches sur la régénération chez les Annélides. Bull. Scient. de la France et de la Belg., publ. par A. GIARD. T. XXXI. Paris 1898.
41. T. H. MORGAN, Regeneration in *Allolobophora foetida*. Arch. f. Entwicklungsmechanik. V. 1897.
42. O. F. MÜLLER, Von Würmern des süßen und salzigen Wassers. Kopenhagen. 1771.
43. D. NASSE, Beiträge zur Anatomie der Tubificiden. Dissertation. Bonn 1882.
44. J. NUSBAUM, Vergleichende Regenerationsstudien. I. Theil: Über die morphologischen Vorgänge bei der Regeneration des künstlich abgetragenen hinteren Körperabschnittes bei Enchyträiden. Poln. Arch. f. biol. und medicin. Wissensch. I. Bd. 1901.
45. K. PETER, Die Centren für die Flimmer- und Geißelbewegung. Anat. Anz. XV. Bd. 1895.
46. O. RABES, Transplantationsversuche an Lumbriciden. Histologie und Physiologie der Transplantationen. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen (Roux). Bd. XIII. 1901.
47. H. RANDOLPH, The regeneration of the tail in *Lumbriculus*. Journ. of Morph. Vol. VII. 1892.
48. H. RIEVEL, Die Regeneration des Vorder- und Enddarmes bei einigen Anneliden. Diese Zeitschr. LXII. 1896.
49. L. ROULE, Études sur le développement des Annélides et en particulier d'un Oligochète limicole marin. Ann. Sc. Nat. Sér. Zool. Tome VII. 1889.
50. — L'Embryologie comparée. Paris 1894.
51. W. ROUX, Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. II. 1895.
52. ROESEL v. ROSENHOF, Die Insektenbelustigungen. III. Theil 1755.
53. W. SALENSKY, Études sur le développement des Annélides. Archive de Biologie T. III, 1882, T. IV, 1883 und T. VI, 1887.

54. E. SCHULTZ, Aus dem Gebiet der Regeneration. Diese Zeitchr. Bd. LXVI. 1899.
55. M. SCHULTZE, Über Fortpflanzung und Theilung bei *Naïs proboscidea*. WIEGMANN's Arch. f. Naturg. 1849. 15. Jahrg. Bd. I.
56. — Noch ein Wort über ungeschlechtliche Vermehrung von *Naïs proboscidea*. Ebenda. 1852. 18. Jahrg.
57. C. SEMPER, Die Knospung der *Naïden*. Arb. a. zool. Inst. zu Würzburg. 1876/77.
58. — Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere und Biologie der Oligochäten. *ibid.* Bd. I—III.
59. J. D'UDEKEM, Histoire naturelle du Tubifex des ruisseaux. Mém. cour. et mém. des sav. étr. publ. p. l'acad. roy. Belg. T. XXVI. 1855.
60. F. VEJDOVSKÝ, System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884.
61. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888—92.
62. F. v. WAGNER, Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Biol. Centralblatt. Bd. XIII. 1893.
63. — Zwei Worte zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarmes bei *Lumbriculus variegatus*. Zool. Anzeiger. Bd. XX. 1897.
64. — Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprocesse bei *Lumbriculus variegatus* Gr. I. Theil. Zool. Jahrb. v. SPENGLER. Heft IV. 1900.
65. E. B. WILSON, The Embryologie of the Earthworms. Journ. Morph. Boston. Vol. III. 1889.
66. M. v. ZEPPELIN, Über den Bau und die Theilungsvorgänge von *Ctenodrilus monostylus*. Diese Zeitschrift. Bd. XXXIX. 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein geltende Bezeichnungen:

<i>a</i> , After;	<i>gl</i> , Ganglien;
<i>ab</i> , Afterbucht;	<i>gw</i> , Blutgefäßwand;
<i>abm</i> , altes Bauchmark;	<i>lm</i> , Längsmuskulatur;
<i>bg</i> , Bauchgefäß;	<i>mb</i> , Mundbucht;
<i>bm</i> , Bauchmark;	<i>mh</i> , Mundhöhle;
<i>bls</i> , Blutsinus;	<i>neph</i> , Nephridien;
<i>bs</i> , Borstensack;	<i>osg</i> , oberes Schlundganglion;
<i>d</i> , Darmkanal;	<i>ph</i> , Pharynx;
<i>dis</i> , Dissepiment;	<i>rm</i> , Ringmuskulatur;
<i>epst</i> , Epidermisteinstülpung;	<i>rgz</i> , Regenerationszellen;
<i>fs</i> , Fibrillensubstanz;	<i>wu</i> , Wucherung des Körperepithels.

Sämmtliche Figuren sind mit Hilfe des Zeichenapparates entworfen.

Tafel I.

Fig. 1—5. Sagittalschnitte durch regenerirende Vorderenden von *Naïs proboscidea*, die Neubildung des Vorderdarmes darstellend.

Fig. 1. 56 Stunden nach der Operation. Der Darm, kontrahirt und geschlossen, stellt eine kompakte Zellenmasse dar. Vergr. Obj. VII, Oc. I, LEITZ.

Fig. 2. 70 Stunden nach der Operation. Der Darm durchbohrt mit seiner Spitze das Körperepithel; die Darmzellen in reger Vermehrung begriffen, ein

Darmlumen nicht vorhanden, die Mundbuchteinziehung bereits schwach angedeutet. Das junge Bauchmark befindet sich noch im Zusammenhang mit dem Ektoderm. Vergr. Obj. VII, Oc. I. LEITZ.

Fig. 3. 79 Stunden nach der Operation. Epidermiseinsenkung zur Mundbildung; beginnende Lumenbildung im entodermalen Darm. Vergr. Obj. VII, Oc. I. LEITZ.

Fig. 4. $3\frac{1}{2}$ Tage nach der Operation. Kopflappen bereits charakteristisch geformt; Bildung des Pharynx; Erweiterung des Darmlumens. Vergr. Obj. VII, Oc. I. LEITZ.

Fig. 5. 6 Tage nach der Operation. Der Mund ist aus dem Ektoderm, der Pharynx aus dem Entoderm regeneriert. Die Grenze zwischen Darm- und Körperepithel noch deutlich sichtbar. Vergr. Obj. V, Oc. III. LEITZ.

Fig. 6—14. Sagittalschnitte durch regenerierende Hinterenden von *Tubifex rivulorum*, die Neubildung des Afters darstellend. Sämtlich vergr. Obj. VII, Oc. I. LEITZ.

Fig. 6. 30 Stunden nach der Operation. Darm und Körperwand geschlossen.

Fig. 7. 60 Stunden nach der Operation. Durchbruch des Darmes und Verschmelzung desselben mit dem Körperepithel. Deutliche Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm.

Fig. 8. 5 Tage nach der Operation. Einsenkung des Körperepithels zur Bildung des ektodermalen Enddarmes.

Fig. 9¹. 9 Tage nach der Operation. Darm ins Körperinnere zurückgezogen und geschlossen; das Körperepithel zieht glatt über ihn hinweg. An der Ventralseite eine umfangreiche, ektodermale Wucherung.

Fig. 10. 10 Tage nach der Operation. Eine seichte Ektodermeinbuchtung wächst dem geschlossenen Darm entgegen.

Fig. 11. 10 Tage nach der Operation, Verschmelzung der Ektodermeinbuchtung mit den entodermalen Darmzellen.

Fig. 12. 11 Tage nach der Operation. Die Ektodermeinstülpung (Prokto-däum) hat an Größe zugenommen. Der Darmdurchbruch steht nahe bevor.

Fig. 13. 13 Tage nach der Operation. Der Darmdurchbruch und die Neubildung des Afters und ektodermalen Enddarmes sind erfolgt.

Fig. 14. 16 Stunden nach der Operation. Der After ist durch direkte Verlöthung von Darm- und Körperepithel, ohne Verschluss des Darmes, neugebildet.

Tafel II.

Fig. 15—17. Sagittalschnitte durch regenerierende Hinterenden von *Nais proboscidea*.

Fig. 15. 8 Stunden nach der Operation. Der After ist durch direkte Verlöthung von Darm- und Körperepithel bereits neugebildet. Vergr. Obj. VII, Oc. I. LEITZ.

Fig. 16. 48 Stunden nach der Operation. Darm kontrahiert und geschlossen. Wucherung des Körperepithels und Verbindung ektodermaler Elemente mit dem Bauchmark. Vergr. Obj. VII, Oc. I. LEITZ.

Fig. 17. 4 Tage nach der Operation. Die Regeneration eines kurzen, ektodermalen Enddarmes ist erfolgt. Vergr. Obj. VII, Oc. I. LEITZ.

Fig. 18—24. Querschnitte durch regenerierende Hinterenden von *Tubifex rivulorum*. Sämtlich vergr. Obj. VII, Oc. III. LEITZ.

¹ Die Neubildung der in Fig. 9—13 dargestellten Hinterenden fand im Winter statt, worauf die lange Zeitdauer der Regeneration zurückzuführen ist.

Fig. 18. 5 Tage nach der Operation. Auftreten von paarigen, von einander getrennten Ektodermwucherungen an den ventro-lateralen Partien der Epidermis.

Fig. 19. (Aus derselben Serie wie Fig. 18.) Vereinigung der Ektodermwucherungen, deren paariger Ursprung noch deutlich erkenntlich ist.

Fig. 20. 5 Tage nach der Operation. Die ursprünglich paarigen Zellmassen sind vollständig mit einander verschmolzen, die Zellenwucherung an den seitlichen Epidermispartien dauert fort.

Fig. 21. 8 Tage nach der Operation. Die ektodermalen Regenerationszellen, in reger Vermehrung befindlich, stellen noch ein indifferentes Bildungsmaterial dar und füllen den Raum der Leibeshöhle zum größten Theil vollkommen aus. Eine gesonderte Bauchmarkanlage ist noch nicht vorhanden.

Fig. 22. 12 Tage nach der Operation. An der Ventralseite Anlage des Bauchmarkes mit nervöser Fasersubstanz; die Theilungen der Regenerationszellen dauern fort.

Fig. 23. (Aus derselben Serie wie Fig. 22.) Weitere Differenzirung des Bauchmarkes und Abgrenzung desselben von der Umgebung; Fasersubstanz und LEYDIG'sche Riesenfasern gebildet. — Regeneration des Hautmuskelschlauches und der Darmmuskularis.

Fig. 24. (Aus derselben Serie wie Fig. 22 und 23.) Bauchmark typisch geformt und von einer bindegewebigen Hüllschicht umgeben. Regeneration des Hautmuskelschlauches.

Fig. 25. 12 Tage nach der Operation. Sagittalschnitt durch ein Hinterregenerat von *Tubifex*. Ektodermaler Enddarm. An der Spitze des Regenerates die mit dem proliferirenden Ektoderm noch zusammenhängende Wucherungszone, weiter nach vorn zu fortschreitende Segmentirung und Zerfall in Ganglienpaare. Bildung der Dissepimente. Vergr. Obj. VII, Oc. I. LEITZ.

Tafel III.

Fig. 26. Flimmerepithel des regenerirten Darmes von *Nais proboscidea*. Die Cilien, mit Basalkörperchen versehen, setzen sich in das Protoplasma der Zellen fort. $\frac{1}{12}$ hom. Immers.; Apert. 1,25. Kompensationsocular VI. ZEISS.

Fig. 27. Querschnitt durch ein Hinterregenerat von *Nais proboscidea*. 3 Tage nach der Operation. Auftreten der paarigen Ektodermwucherungen. Obj. VII, Oc. III. LEITZ.

Fig. 28—32. Querschnitte eines 4 Tage alten Hinterregenerates von *Nais proboscidea* (aus einer Schnittserie). Sämmtl. vergr. Obj. E, Oc. II. ZEISS.

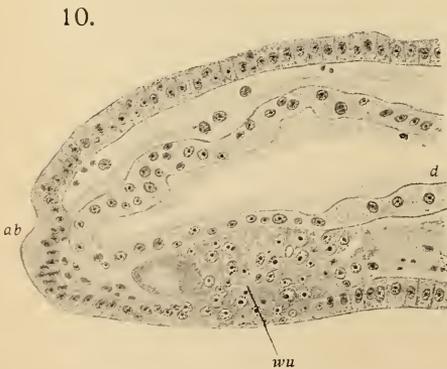
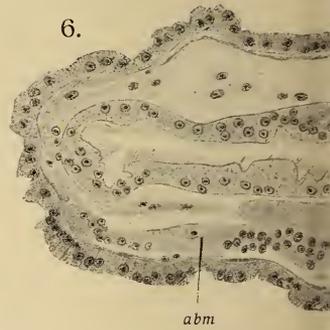
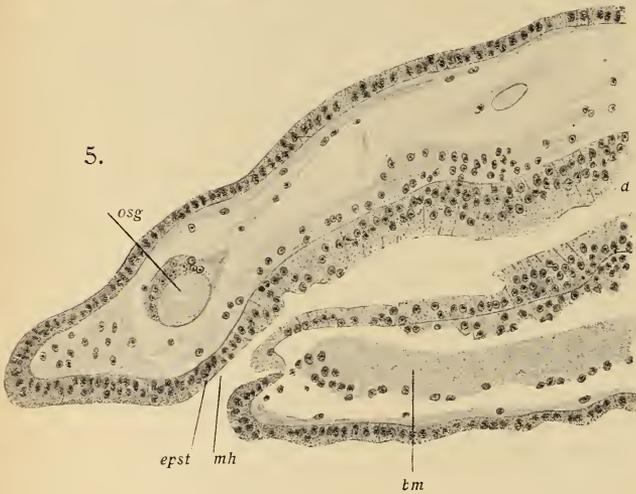
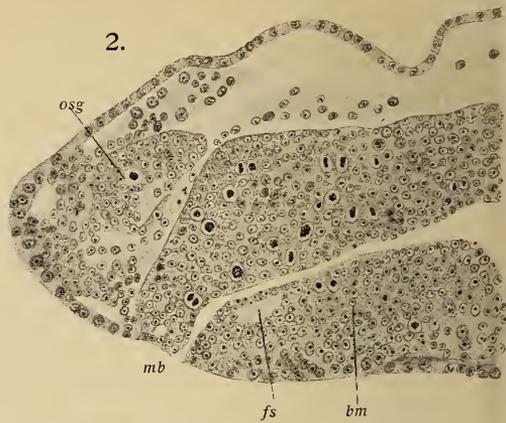
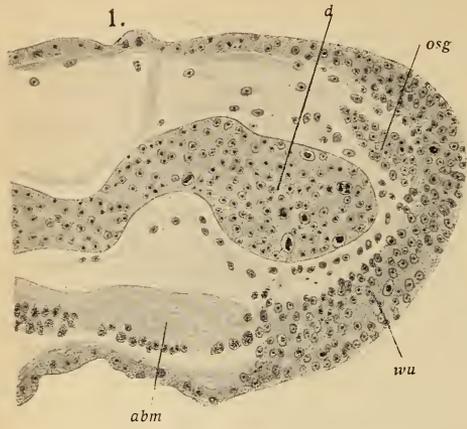
Fig. 28. Die paarigen Ektodermwucherungen erzeugen ein umfangreiches, indifferentes Bildungsmaterial.

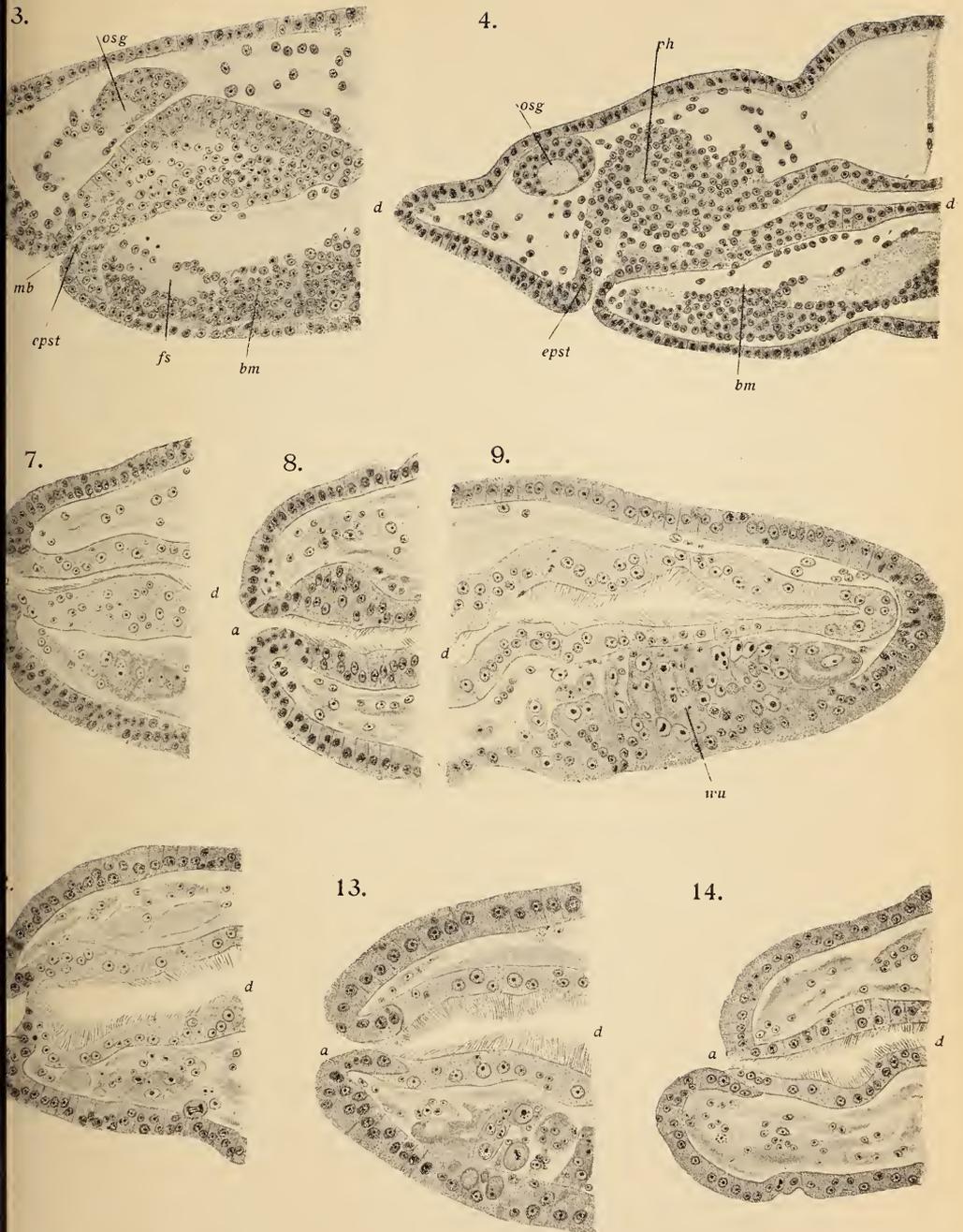
Fig. 29. Die ganze Ventralfläche in Wucherung begriffen. Die Bauchmarkanlage selbst ringsum in Zusammenhang mit den umgebenden Regenerationszellen. Beginnende Bildung der nervösen Fasersubstanz. Bildung des Ventralgefäßes, sowie der Muskulatur.

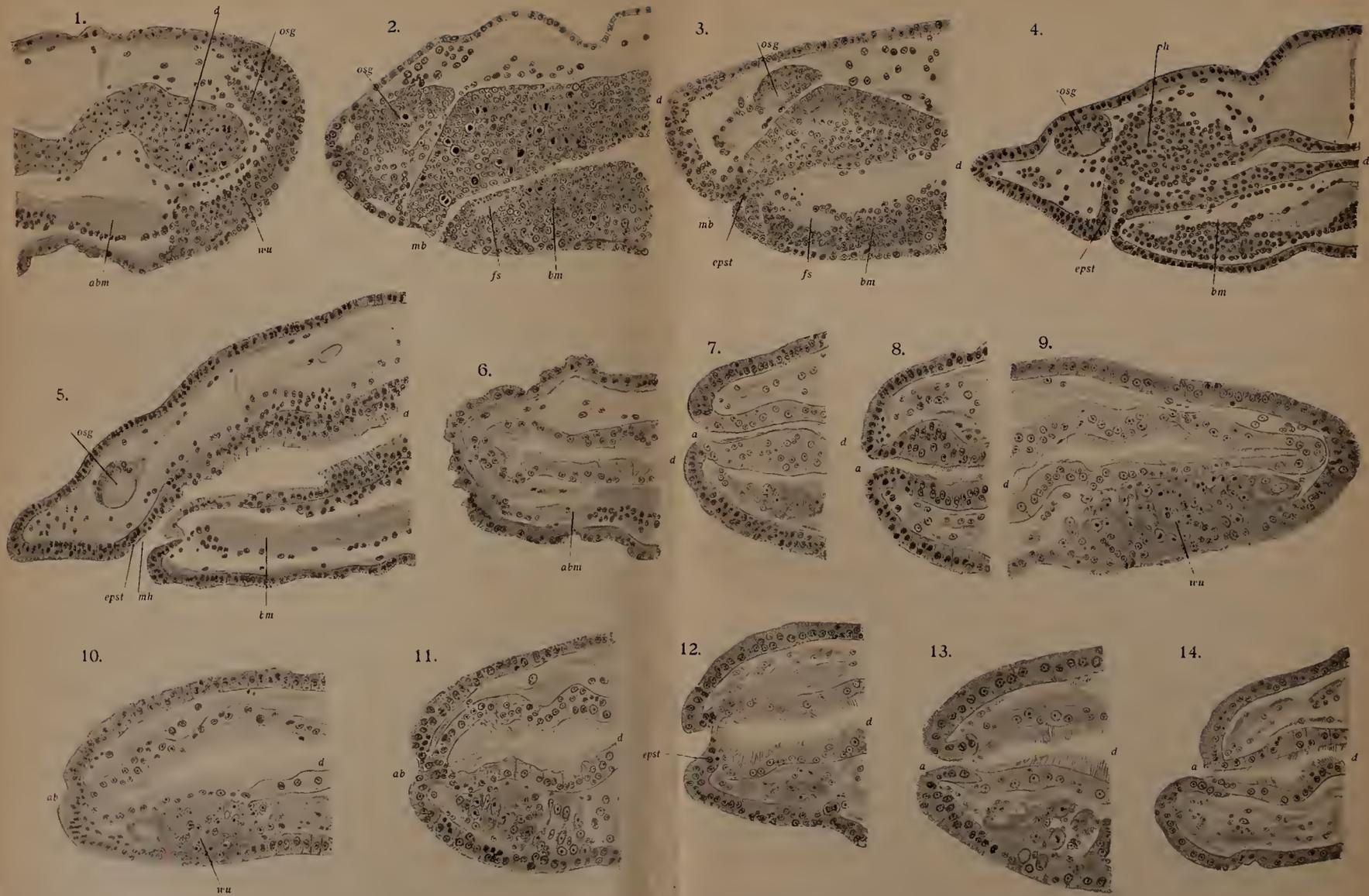
Fig. 30. Die Bauchmarkanlage von der Umgebung schwach abgegrenzt. Bildung des Ventralgefäßes und der Muskulatur.

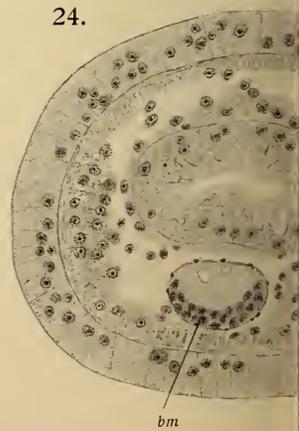
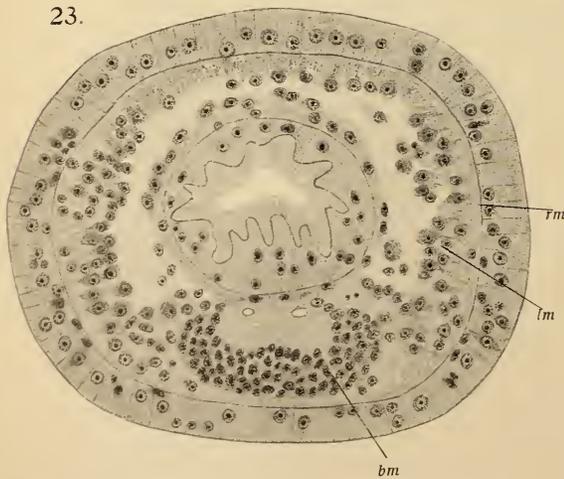
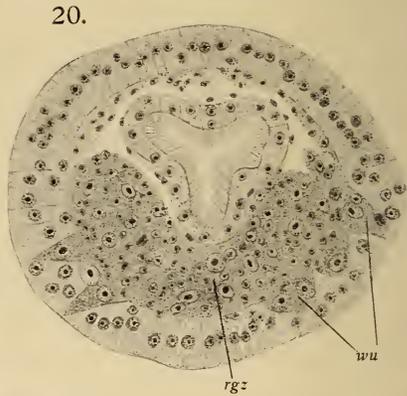
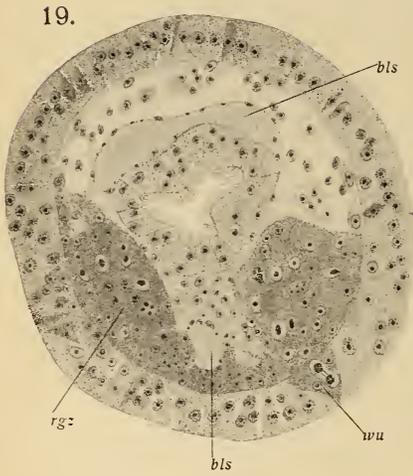
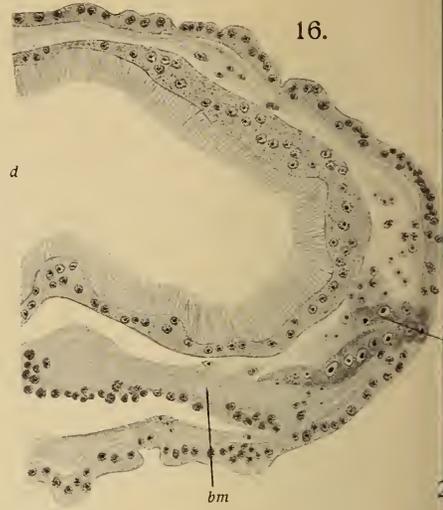
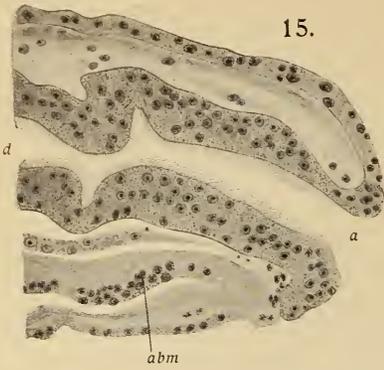
Fig. 31. Fortschreitende Isolation des Bauchmarkes von der Umgebung. Bildung des Ventralgefäßes, der Muskulatur und der Borsten.

Fig. 32. Normal aussehendes Querschnittsbild. Es hat eine weitere Differenzirung der neugebildeten Organe, des Bauchmarkes, des Ventralgefäßes, der Muskulatur, der Borstensäcke und der Nephridien stattgefunden.





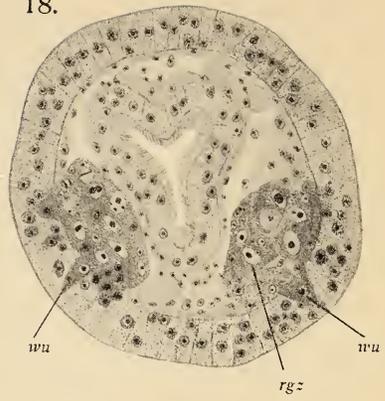




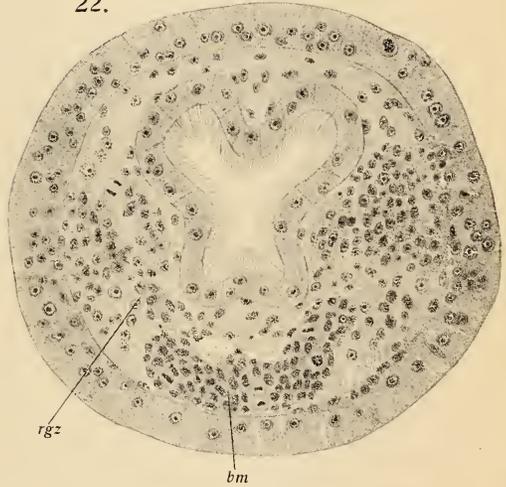
17.



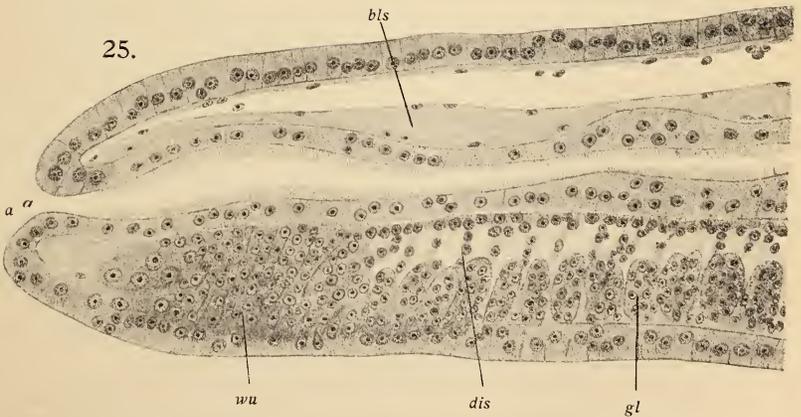
18.

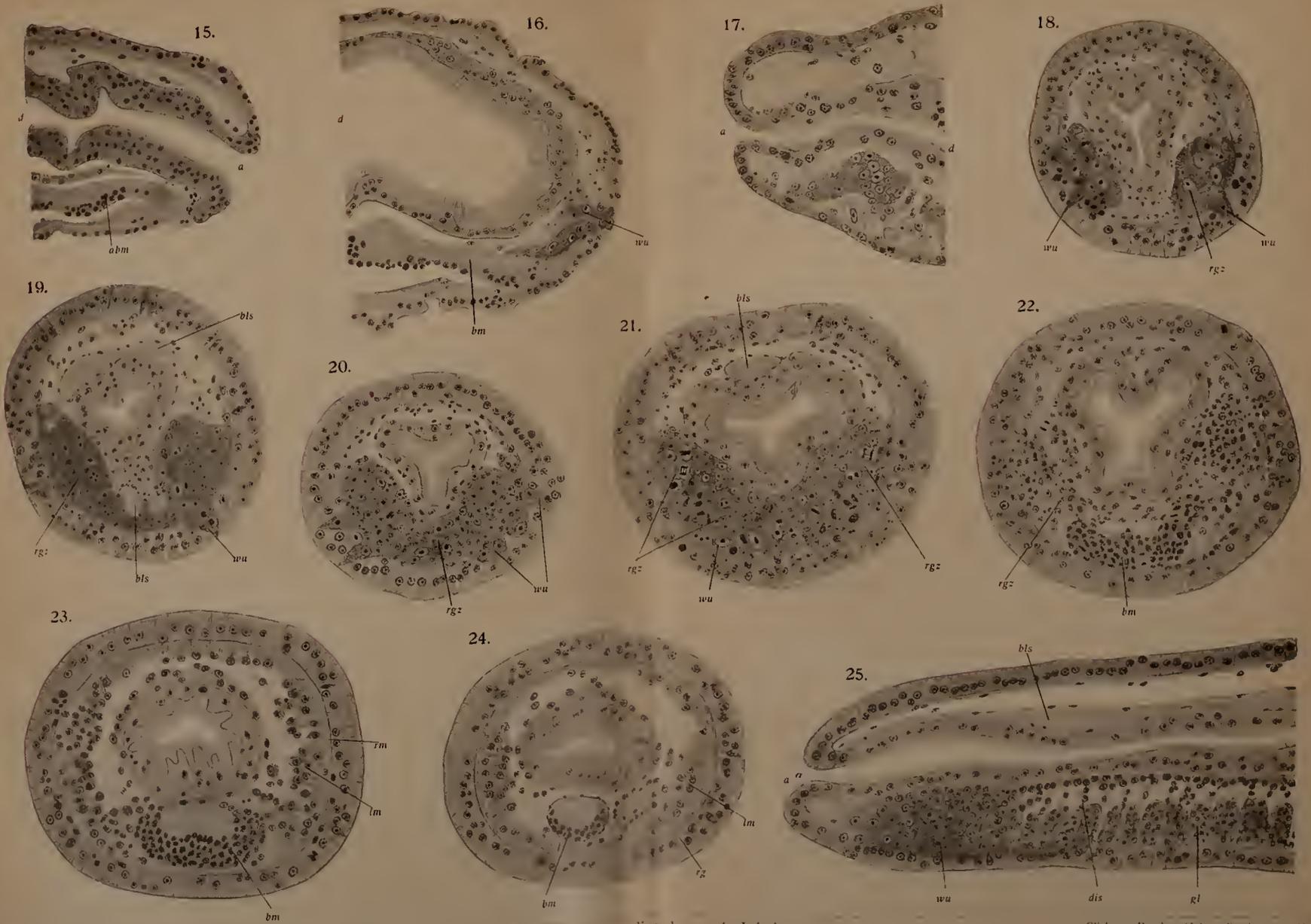


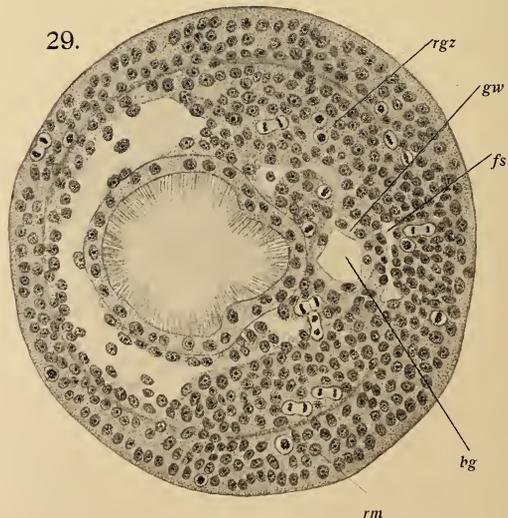
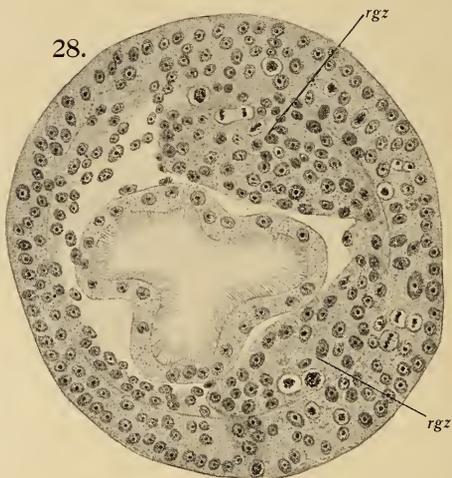
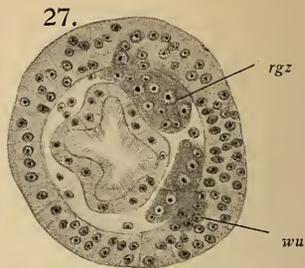
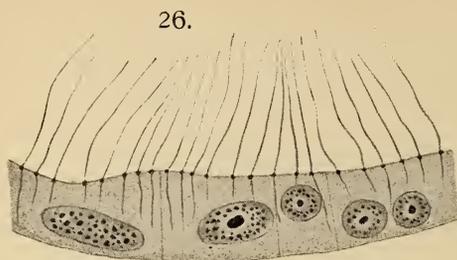
22.



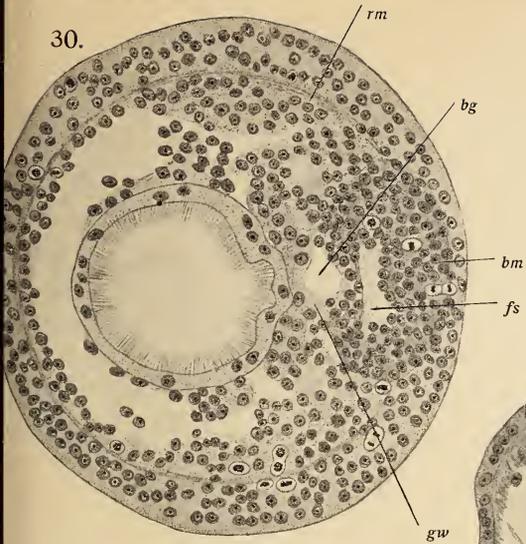
25.



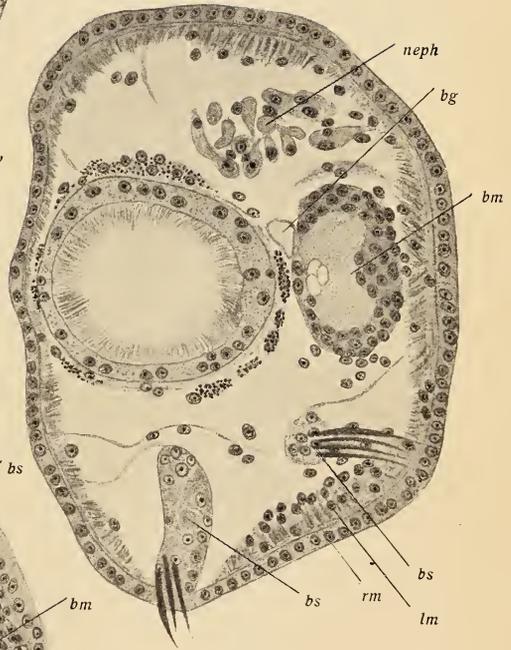




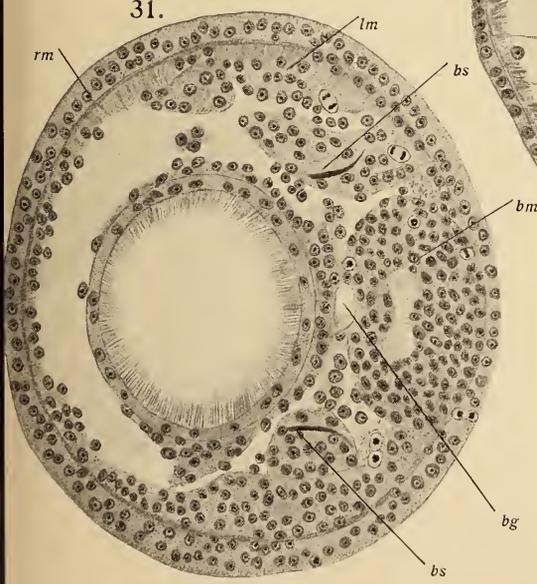
30.

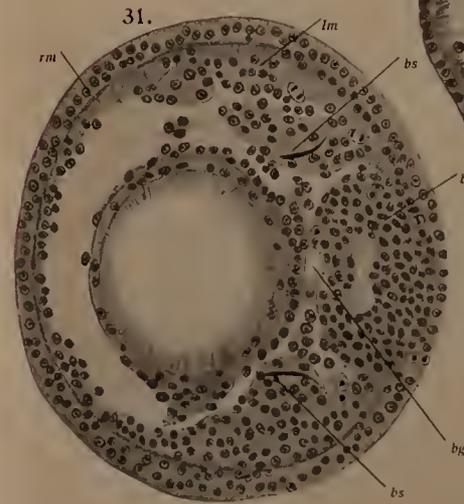
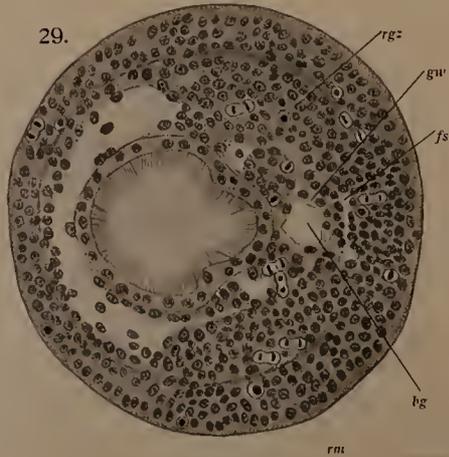
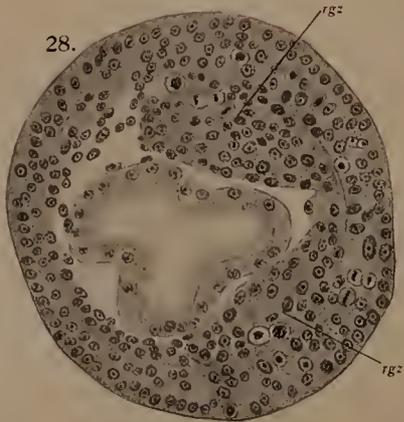
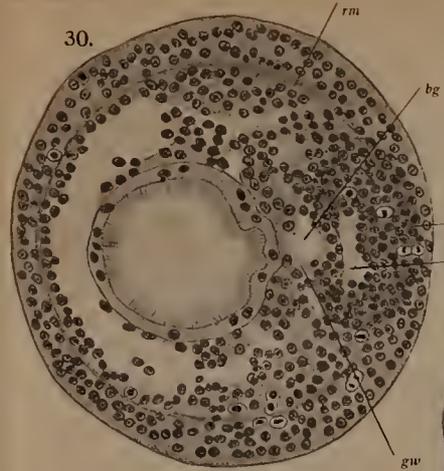
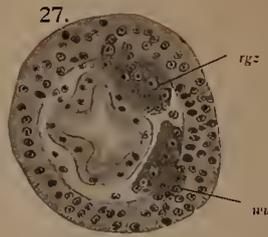
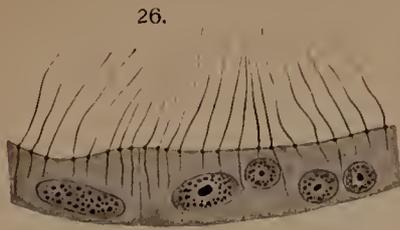


32.



31.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [73](#)

Autor(en)/Author(s): Abel Max

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den limicolen Oligochäten 1-74](#)