

Die Regeneration von Rumpf- und Kopfsegmenten bei *Lumbriculus variegatus* Gr.

Von

P. Iwanow.

(Aus dem zootomischen Laboratorium der kaiserl. Universität zu St. Petersburg.)

Mit Tafel XXV und XXVI.

Mitgeteilt auf dem XI. Kongreß russischer Naturforscher und Ärzte,
St. Petersburg, 28. Dezember 1901.

Bei seinen Beobachtungen über die Regeneration von *Lumbriculus variegatus* hatte BONNET unter anderm bemerkt, daß 1) das Auswachsen der Segmente am vorderen Ende der regenerierenden Würmer nach Erreichung einer bestimmten Länge gänzlich aufhört und 2) daß ein Wurmstück, welches aus den vordersten Segmenten besteht, unfähig ist, neue Segmente an seinem hinteren Ende zu bilden. Diese zwei Eigentümlichkeiten haben durch BÜLOWs Untersuchungen die gehörige Beleuchtung erhalten, indem er auch die faktische Seite dieser Frage weiter ausarbeitete. Er stellte fest, daß das begrenzte Wachstum des vorderen Regenerats von der Beschränktheit der Zahl der sich hier neu ausbildenden Segmente abhängt, welche normaler Weise neun beträgt. Diese neun Segmente sind nämlich dieselben vorderen Segmente, welche sich, wie RATZEL gezeigt hatte, im ausgewachsenen Zustande durch den Mangel der kontraktiven seitlichen Blutgefäße auszeichnen. Sie bilden die besondere Gruppe der Kopfsegmente und unterscheiden sich auch nach den Eigentümlichkeiten ihrer Regenerationsfähigkeit von den übrigen Segmenten — den Rumpfsegmenten; so können sie, vom Rumpf abgeschnitten, an ihrem Hinterende keine neuen Segmente ausbilden und gehen bald zu Grunde; wenn man aber nur den vorderen Teil dieser Gruppe abschneidet, so reparieren die bleibenden Kopfsegmente diesen fehlenden Teil nur

in dem Fall, wenn außer ihnen noch einige Rumpsegmente vorhanden sind; dabei regenerieren eben so viele Kopfsegmente, wie abgeschnitten wurden. Bei der Bildung der Kopfsegmente werden dieselben als eine gemeinsame Anlage angelegt, die sich sodann der Zahl der entstehenden Segmente entsprechend gliedert.

Zu ähnlichen Schlüssen über die Anwesenheit einer gesonderten Gruppe von Kopfsegmenten am vorderen Körperende kam etwas früher auch SEMPER auf Grund seiner Beobachtungen über die Knospungserscheinungen bei *Nais*; bei diesen Würmern entstehen die vier vordersten Segmente, welche sich durch den Mangel von Nephridien und klar ausgeprägten Dissepimenten unterscheiden, aus einem besonderen Kopfteil der Knospungszone, die ihre eignen Keimstreifen bildet; als auf ein besonders beweisendes Merkmal ihrer Abgesondertheit wies SEMPER darauf hin, daß das jüngste Kopfsegment sich direkt an das älteste Rumpsegment anlegt, woraus man ersehen kann, daß diese wie jene Segmente zwei abgesonderte Entwicklungsstufenreihen von Segmenten darstellen. Indem er diese Stellung der Kopfsegmente gegenüber den Rumpsegmenten sehr verallgemeinert, führt SEMPER von andern Oligochäten, bei welchen er das Vorhandensein der Kopfsegmente konstatieren konnte, noch *Dero* und *Stylaria* an.

Die anderen Forscher, welche die Regeneration des Vorderendes untersuchten, verwendeten wenig Aufmerksamkeit auf die Eigentümlichkeiten des Baues und des Auswachsens der Kopfsegmente; sogar F. v. WAGNER erkennt in seiner letzten Schrift über Reparationsprozesse bei *Lumbriculus variegatus* die Anwesenheit irgend welcher wesentlichen anatomischen Merkmale, die sie von Rumpsegmenten unterscheiden würden, nicht an. Seiner Ansicht nach gleichen am vorderen Ende regenerierte Segmente in dem Grade den übrigen Körpersegmenten, daß es unmöglich ist, sie von einander zu unterscheiden. Aber abgesehen von den Merkmalen, durch welche BÜLOW die Kopfsegmente charakterisiert hat und welche v. WAGNER für unwichtig hält, nämlich dem Mangel an pulsierenden blinden Seitengefäßen, ist es möglich, bei aufmerksamer Beobachtung zu bemerken, daß die ersten sieben Segmente sich von den übrigen noch durch andre Merkmale und zwar durch das Fehlen der Chloragogenbekleidung auf den Blutgefäßen unterscheiden, welche in den Rumpsegmenten sehr deutlich bemerkbar ist, indem sie als dunkle Achsenschnur durch die Körperwand hindurchscheint. Studiert man die Kopfsegmente auf Schnitten, so kann man außerdem folgende ana-

tomische Eigentümlichkeiten bemerken. Diese sieben Segmente haben, ebenso wie dies nach SEMPER bei *Nais* der Fall ist, keine Nephridien; die Dissepimentmuskulatur ist, insbesondere in den vordersten Segmenten etwas anders verteilt, als im Rumpf; ein perivisceraler Blut sinus oder, was damit gleichbedeutend ist, ein periviscerales Gefäßnetz fehlt und das Rückengefäß verbindet sich mit dem Bauchgefäß durch paarige, stark verästelte Seitengefäße, welche von RATZEL beschrieben wurden. Es scheint mir, daß diese anatomischen Eigentümlichkeiten in dem Grade wesentlich sind, daß es nicht möglich ist, Kopf- und Rumpfsegmente als identisch anzusehen; die Wichtigkeit dieser Unterschiede tritt noch deutlicher hervor, wenn wir die Entwicklung der Kopf- und Rumpfsegmente bei der Regeneration untersuchen.

Indem F. v. WAGNER die Anwesenheit irgend welcher wesentlicher Eigentümlichkeiten des Baues bei den Kopfsegmenten leugnet, erkennt er auch einen andern Unterschied der Rumpf- und Kopfsegmente nicht an, welchen BÜLOW nachgewiesen hat, nämlich die für beide Gruppen von Segmenten verschiedene Fähigkeit, abgeschnittene Segmente zu regenerieren. Er wiederholt einfach den Schluß BONNETS, daß das vorderste 1,5 Linien lange Wurmstück ebenso wie das hinterste Wurmstück verlorene Segmente nicht repariert, und nimmt an, daß das Minimum von vorderen Körpersegmenten, welche der Regeneration fähig sind, zwölf beträgt. Wenn wir vollkommene Identität aller Körpersegmente annehmen, so ist es unverständlich, warum die vorderen Körpersegmente nur in dieser verhältnismäßig großen Zahl neue Segmente zu bilden im Stande sind, während dagegen Segmente aus dem mittleren Teile des Körpers, selbst wenn es deren nur fünf oder sechs sind, leicht regenerieren. Wenn wir uns aber der Eigentümlichkeiten im Bau der ersten sieben Segmente erinnern, durch welche unter anderem ihre Unfähigkeit selbständig von den Rumpfsegmenten zu existieren erklärt wird (z. B. Mangel der Nephridien), so werden wir verstehen, daß dies seinen Grund darin hat, daß die ersten elf bis zwölf Segmente eine nur ungenügende Zahl zur Regeneration fähiger Rumpfsegmente enthalten.

F. v. WAGNER leugnet die Existenz besonderer Kopfsegmente noch aus dem Grunde, weil die Zahl der Segmente, die sich bei der Regeneration am vorderen Ende bilden, wie er bemerkt hat, zwischen fünf und neun schwankt, wobei keine dieser Zahlen vorwiegt, und es unmöglich ist, eine normal auftretende Zahl festzustellen, wie BÜLOW dies

behauptete. Auf Grund meiner eignen Erfahrungen schließe ich mich an BÜLOWs Ansicht an, daß eine von diesen Zahlen vorherrschend hervortritt. Bei einer derartigen Verschiedenheit der Meinungen aber kann dies selbstverständlich nicht als genügender Beweis dafür dienen, daß gerade diese Zahl die normale ist; um irgend eine Norm hierin aufzustellen, wird man demnach zu einem andern Mittel greifen müssen, und zwar, indem man die Lage der Geschlechtsorgane heranzieht; bei *Lumbriculus* beginnt nach HESSE das Zwitterssystem im achten Segmente und man kann deshalb von den beobachteten Kopfsegmentzahlen als normale Zahl 5, 6 oder 7 annehmen, in der Tat aber nur eine einzige von diesen Zahlen, weil, wie wir dies auch bei andern Oligochäten bemerken können, in der Lagebeziehung der Kopfsegmente zu den Geschlechtssegmenten eine gewisse Regelmäßigkeit existiert; so sind z. B. bei *Tubifex* und den *Tubificidae* die fünf Kopfsegmente vom ersten Geschlechtssegment immer durch drei gewöhnliche Rumpfsegmente, von welchen das eine sich durch pulsierende Seitengefäße (Herzen) unterscheidet, abgesondert; bei *Nais* und den *Naidae* (*Dero*, *Stylaria*, *Ophidonais*) legen sich vier Kopfsegmente dem ersten Geschlechtssegment unmittelbar an. Da sich nun bei *Lumbriculus* nach meinen Beobachtungen bei der Regeneration in der Mehrzahl der Fälle sieben Segmente am Vorderende bilden, und die Geschlechtsorgane von dem achten Körpersegment an beginnen, so ziehe ich daraus die Folgerung, daß diese Anzahl der Kopfsegmente eben normal ist, und folglich ihre Lagebeziehung zu den Geschlechtssegmenten dieselbe wie bei *Nais* ist, d. h., daß die Kopfsegmente unmittelbar mit dem ersten Geschlechtssegment verbunden sind und das Zwitterssystem dieses Wurmes in dem ersten Rumpfsegment beginnt. BÜLOWs Schlußfolgerung, daß die normale Kopfsegmentzahl 9 ist, welche er selbst schwer mit der Lage der vorderen Teile der Geschlechtsorgane im neunten Segment nach BÜLOWs Rechnung) in Übereinstimmung bringen konnte, scheint mir auf einem Irrtum begründet zu sein, der dadurch entstehen konnte, daß dieser Autor bei der Bestimmung der Zahl von Kopfsegmenten solch einseitige Merkmale, wie den Mangel an pulsierenden Blutgefäßanhängen in diesen Segmenten, als grundlegend betrachtete, während diese Anhänge in den vorderen Rumpfsegmenten gewöhnlich sehr undeutlich ausgesprochen sind (RATZEL, MICHAELSEN); diese Undeutlichkeit rührt wahrscheinlich daher, daß die Verletzung der Anhänge infolge des Blutausflusses während der Amputation bei der Regeneration nicht geheilt wird.

Bei *Lumbriculus*, ebenso wie bei fast allen mir bekannten Oligochäten, ist also eine bestimmte Zahl von Kopfsegmenten vorhanden (bei *Lumbriculus* sieben, bei *Rhynchelmis* sieben, bei *Tubifex* und *Phreoryetes* [*Haplotaxis* Mehs.] fünf, bei *Nais*, *Stylaria*, *Dero*, *Ophidonais* vier, bei *Enchytraeus* drei Kopfsegmente). Die Beständigkeit dieser Zahlen bestätigt noch einmal die volle Sonderung der Kopfsegmente von den übrigen Körpersegmenten, auf welche auch ihr anatomischer Bau hinweist und welche durch den Unterschied in der Bildungs- und Entwicklungsweise der Anlagen dieser beiden Gruppen von Segmenten bedingt wird; vergleichen wir beide Bildungsweisen, so sehen wir deutlich, daß aus der vorderen Anlage sich nur Kopfsegmente entwickeln können, welche keine Nephridien und keine Chloragogenschichten besitzen. Nach Zerschneiden des Wurmes in einige Stücke ist es möglich, während der Regeneration, wenn diese in den Anlagen an beiden Enden des Wurmstückes gleichzeitig vor sich geht, beide Entwicklungsweisen zu vergleichen.

1. Die Vernarbung der Wunde und die ersten Regenerationsvorgänge.

Das Ausströmen des Blutes und der Cölomflüssigkeit beim Durchschneiden wird sogleich durch lebhaft kontraktive Ringmuskulatur, wodurch die Wundränder zusammengezogen werden, aufgehalten; da aber diese Zusammenziehung die Wundränder nicht vollständig zusammenschieben kann, so bleiben an den Enden des Wurmstückes einige innere Organe aufgedeckt; bald aber vernarben diese unbedeckten Organe, indem sie eine Hülle von spindelförmigen Bindegewebszellen erhalten, die aus der Längsmuskelschicht herauskriechen und die ganze Wunde überkleiden. Darauf beginnen die Epithelialzellen, die den Rand der Wunde bilden, sich abzuflachen und verbreiten sich damit auf der Außenfläche der bindegewebigen Narbenhülle, bis sie dieselbe mit einer zusammenhängenden Schicht in die Länge gezogener Epithelialelemente überkleiden; diese neue Schicht scheidet allmählich eine Cuticularmembran ab, so daß die neue Überkleidung an dem Ende des Wurmstückes ganz undurchdringlich wird. Mit der Bildung der Cuticula über der ganzen neuen vorderen Wand nehmen die Epidermiszellen der letzteren eine freiere Stellung ein und lösen sich demzufolge voneinander. Von diesem Momente an beginnen Veränderungen in den Epidermiszellen selbst; letztere vergrößern sich nämlich und stoßen infolgedessen wiederum miteinander zusammen; ihre Kerne werden verhältnismäßig grobkörniger und heller, sie sind mit einem oder mehreren Kernkörperchen versehen, und ihr Plasma,

welches auf einer Seite dicht an der Cuticula befestigt ist, bekommt unregelmäßige amöboide Konturen (Fig. 1 *ep*). Eben solche Veränderungen treten auch in den der vorderen Wand benachbarten Ektodermzellen auf, und infolgedessen beginnen diese letzteren in die neue Wand überzutreten. Das Resultat aller dieser Veränderungen ist eine Zusammenfügung der großen neuen Epidermiselemente zu einer dichten Schicht. Die neue grobzellige Epidermiswand ragt an dem Ende des regenerierenden Stückes als eine kleine Wölbung hervor, die durch Zunahme und Verwachsung der Epithelialzellen bald bis zur Größe einer wohl bemerkbaren Endkappe oder Endknospe anwächst.

Die Epithelialschicht, welche die Narbenhülle überkleidet, enthält aber auch Zellen, die niemals an der Bildung der jungen Epidermis teilnehmen; indem sie inaktiv bleiben, erscheinen sie auf Schnitten als abgesonderte oder gehäufte stark tingierbare und deutlich degenerative Zellen (Fig. 1 *), welche in den Zwischenräumen der aktiven schwach tingierbaren Epithelialzellen (Fig. 1 *ep*) liegen. In den Kernen der aktiven grobkörnigen Epidermiszellen zeigt sich bald ein Nucleolus, der sich dann in die Länge zieht und etwas später in zwei oder mehrere Nucleolen zerfällt, indem gleichzeitig die Teilung der Zelle vor sich geht; auf solche Art beginnen die jungen Epidermiselemente sich zu vermehren.

Einige Zellen der Ektodermkappe, hauptsächlich diejenigen von ihnen, welche in der Bauchwand liegen, nehmen allmählich, ohne sich zu teilen, stark an Größe zu; dann dehnen sie sich in der Richtung nach der inneren Höhle der Kappe aus, bis sie sich von der Cuticula losreißen, wobei an derselben nur kleine Reste ihres Plasma hängen bleiben (Fig. 13*), und senken sich unter die Epithelialschicht; hier lagern sich diese Zellen anfangs frei, nach der Zunahme der jungen Epidermis durch Vermehrung ihrer Elemente aber schmiegen sie sich dicht an dieselbe an, und lagern sich regelmäßig in der Bauchseite der Knospe (Fig. 2 *nmf*). Sie besitzen einen großen hellen Kern mit grobkörnigen, gewöhnlich unregelmäßig geformten Nucleolen.

Bald nach dem Beginn der Vermehrung der Epithelialzellen durch direkte Kernteilung und nach dem Anfang der Bildung der Subepithelialzellen beginnt auch an verschiedenen Stellen der neuen Epidermis die mitotische Teilung, ihre Entwicklung wird lebhafter und das Wachstum der Endkappe geht merkbar rascher vor sich. Dabei treten die Unterschiede zwischen der jungen Epidermis der Kopfkappe und derjenige der Schwanzkappe allmählich immer klarer hervor,

welche sowohl durch die Lage der Elemente der beiden Endkappen, als auch durch die allgemeine Gestalt dieser letzteren ausgesprochen sind (Figg. 1 und 12). Dies hängt unter anderem davon ab, daß in dem Schwanzende der Darm sich dorsalwärts legt und sehr früh nach außen durchbricht (Fig. 11). Etwas früher als der Unterschied zwischen Schwanz- und Kopfkappe äußerlich bemerkbar wird, zeigt er sich in den Vorgängen, die in den inneren Teilen des Leibes stattfinden. Der neurale Bauchstrang gibt an dem vorderen abgeschnittenen Ende seiner Fasersubstanz zwei gleichlaufende feine Sprossen ab (Fig. 12 *nf*), die sich vorwärts und etwas nach oben richten und entsprechend dem Auswachsen des ganzen vorderen Regenerats in ihrem Wachstum fortfahren; das hintere Ende des alten Bauchstrangs biegt sich dagegen gewöhnlich etwas hinunter und treibt keine Fasersprossen (Fig. 1 *aBs*). Außerdem erscheinen in der Höhle der Schwanzkappe bald nach der Wundvernarbung große amöboide Zellen mit stark tingierbarem Plasma und hellem Kerne mit einem einzigen oder vielen Nukleolen (Figg. 1 und 11 *N*); anfangs bemerkt man ein bis drei solcher Zellen, dann vergrößert sich aber ihre Zahl allmählich durch Hinzutreten von neuen Zellen. Im Kopfende erscheinen diese großen amöboiden Zellen entweder gar nicht, oder nur in beschränkter Anzahl und geraten, wie es scheint, hierher nur zufällig. Diese großkörnigen Zellen kriechen in die Schwanzanlage aus den alten Körpersegmenten und zwar sowohl aus den ihr unmittelbar anliegenden, als auch aus den weiter von ihr entfernten Segmenten; in den erwachsenen, unbeschädigten Körperteilen liegen sie normaler Weise an den Wänden der Körperhöhle, hauptsächlich in dem Bauteile der Längsmuskulatur, ja auch auf den Rumpfdissepimenten (Fig. 7 *N*). Mit RANDOLPH, welche auf ihre Anwesenheit in den erwachsenen Segmenten und auf ihre lebhaftige Teilnahme an den Regenerationsprozessen hingewiesen hatte, nennen wir diese Zellen »Neoblasten«.

So beginnen beide regenerative Endknospen schon ziemlich früh sich durch ihren äußeren und inneren Bau zu unterscheiden und dementsprechend nimmt die Regeneration der Rumpf- und Kopfsegmente einen verschiedenen Lauf.

Was die Phagocytose an den verletzten Geweben anbetrifft, so kann man dieselbe von den frühesten Regenerationsstadien an (Fig. 11 *p*) bis zu ziemlich späten Stadien beobachten; die Phagozyten zerfressen vorzugsweise diejenigen Teile der Längsmuskelfasern, die beim Durchschnit ihre Kerne verloren haben, sowie die Fasern der verletzten

Muskulatur der Borstensäcke. Die Phagocyten unterscheiden sich von den übrigen Wanderzellen der Regenerationshöhle durch ihre geringere Größe und durch ihre Einschlüsse.

2. Regeneration der Gewebe in den Rumpfsegmenten (Schwanzanlage).

Bei der fortschreitenden Entwicklung der Schwanzkappe bemerkt man in deren ektodermalen Wand lange Zeit keine wesentlichen Veränderungen; die Epithelialzellen fahren fort sich amitotisch und mitotisch zu vermehren, während einige von ihnen sich in neue große Subepithelialzellen verwandeln, die sich mit den früher gebildeten in regelmäßige Längsreihen anordnen (Fig. 2 *nmt*). Erst dann, wenn die Knospe eine gewisse Größe erreicht, beginnen die großen Subepithelialzellen an den vorderen Enden dieser Reihen sich zu teilen (Fig. 2 *kxn*). Dasselbe findet auch bald in den unmittelbar hinter ihnen liegenden Zellen statt; die Vermehrung verbreitet sich nach hinten, und als Resultat erscheinen einige Längsreihen von Ektodermelementen, die alle Übergangsstufen von den einzelnen großen Zellen bis zu dem Zellhaufen darstellen; die großen Zellen ihrerseits gehen unmerklich in die hohen Epithelialzellen über, aus denen der hinterste Teil der Bauchwand der Endkappe besteht (Fig. 2 *nmt—kxn*). Diese Reihen werden bei ihrer ersten Abspaltung durch mehr oder minder bedeutende Zwischenräume voneinander geschieden, die durch Epithelialzellen ausgefüllt sind; sie sind nur auf der Bauchseite des Körpers angeordnet, und zwar derart, daß eine jede der parallelen Längsreihen der rechten Seite ihre entsprechende Reihe auf der linken Seite hat; im Ganzen treten vier solcher Reihenpaare auf (Fig. 3 *nmt*, 1, 2, 3, 4), aus denen die wesentlichsten Ektodermderivate, wie das Zentralnervensystem und verschiedene innere Quermuskeln entstehen.

a. Das Nervensystem.

Das innerste Paar der obenerwähnten Längsreihen, d. h. dasjenige Paar, welches der Längslinie zunächst liegt, entsteht etwas näher dem Gipfel der Knospe als die übrigen Paare, dementsprechend sind sie auch während der weitem Entwicklung dicker als die übrigen Reihen (Fig. 3 *nmt* 1). Während ihre hintern Enden ziemlich weit voneinander abstehen, nähern sich die Reihen vorn einander allmählich, indem sie durch die Vermehrung ihrer Elemente nach der Mittellinie zu breiter werden; schließlich stoßen sie median zusammen und bilden einen dichten Längsstamm, welcher jedoch deutliche Anzeichen seines paarigen

Ursprungs aufweist; es ist dies die ursprüngliche Anlage des zukünftigen ventralen Nervenstranges (Fig. 4 *Bs*).

Die übrigen drei Paare von Reihen entwickeln sich auf etwas andre Weise als das erste Paar, aber ganz übereinstimmend miteinander. Eine jede Zelle, welche zu dem Bestande dieser Reihen gehört, zerfällt vorn in eine pyramiden- oder zwiebelförmige Gruppe der Zellen (Fig. 2 *k:n*, Fig. 4 *kg*), welche in einer Zone mit den entsprechenden Gruppen der benachbarten Reihen liegt. Derartige Gürtel von Keimzellen und von Gruppen derselben folgen anfangs sehr dicht aufeinander, aber mit fortschreitender Differenzierung der Elemente und der Wucherung des anliegenden Epithels werden die Abstände zwischen ihnen immer größer und größer. Das umgekehrte Verhalten kann man in den Zonen selbst beobachten: aus den Gruppen von Zellen, welche sich mehr oder weniger entwickelt haben, beginnen einzelne Zellen unter das Epithel zu treten (Fig. 4 *nmz*); infolgedessen nehmen die Gruppen dann an Größe ab. Da nun diese Zellen bei ihrem Austritt aus den Gruppen sich dem medianen Strang zuwenden, und in der Folge alle Zwischenräume ausfüllen, welche die Gruppen, aus denen sie stammen, untereinander und von dem medianen Stamm trennen, so verwandelt sich schließlich die ganze Zone der Zellgruppen in eine kompakte Anhäufung von Elementen, welche unter dem Epithel der ventralen Körperhälfte in Gestalt zweier seitlicher, unmittelbar in den Bauchstrang übergehender Bögen zu liegen kommt (Fig. 4 *kg 4—Bs—nmz*).

Mit der fortschreitenden Differenzierung aller dieser Elemente steht auch deren weitere Verschiebung in der angegebenen Richtung im Zusammenhang; mit solcher Verlagerung beginnen die Zellen schließlich in die Masse selbst des ventralen Hauptstammes hineinzukriechen und dessen Mächtigkeit allmählich zu verstärken; dies macht sich in Bälde auch in seiner äußeren Form bemerkbar: da die neuen Elemente von den Seiten und zum Teil auch von unten hinzutreten, so wölben sie dadurch auf der Dorsalseite des Stammes zwei anfangs kleine, seitliche Anschwellungen vor, welche mit der Menge der hinzutretenden Nerven-elemente bedeutend an Größe zunehmen (Fig. 5 *Bs*); in Abhängigkeit von dem Umstande, daß diese Elemente aus den metameren Zonen, und außerdem, wie wir später sehen werden, nur aus einem bestimmten Abschnitt derselben, hierher wandern, ordnen sich auch die seitlichen Anschwellungen in Gestalt von sphärischen metameren Auftreibungen gegenüber den Eintrittsstellen der neu hinzukommenden Nervenzellen an. Diese Bildungen sind daher paariger

Natur, und da die Zwischenwände der Dissepimente zu dieser Zeit schon deutlich genug ausgesprochen sind, so kann man bemerken, daß die Gebilde den ganzen zwischen den Dissepimenten liegenden Teil des Nervenstammes des betreffenden Segmentes einnehmen, indem sie an demselben gegenüber den Zwischenwänden tiefe Einschnürungen übrig lassen (Fig. 9 Bs); es sind dies die sogenannten Spinalganglien.

Entsprechend der Verwendung der zonären Elemente der Seitenwände werden letztere immer dünner, so daß der ventrale Nervenstamm immer mehr und mehr aus dem anliegenden Epithel heraustritt, und mit der Entwicklung der Ringmuskulatur sich ganz von demselben löst. Jedoch bleibt der Zusammenhang des Nervenstammes mit den Seitenwänden, aus welchen ein Theil des ersteren hervorgegangen ist, in jedem Segment, entsprechend einem jeden der Gürtel, in Gestalt einiger (meist vier) Paar von ringförmigen Nervenstämmchen bestehen, welche letztere in den ventralen Stamm von der Ventralseite her einmünden, was auf schiefen Sagittalschnitten durch den Stamm besonders gut zu sehen ist. Die Teilung eines Gürtels in mehrere Stämmchen hängt von der Verlängerung der Spinalganglien ab, welche ihrerseits von dem Wuchs des Segmentes beeinflusst wird, ferner von dem Hereinwachsen der Ringmuskelbündel unter den Nervenstamm. Die Nervenstämmchen der ausgewachsenen Segmente unterscheiden sich dadurch von den ihnen dicht anliegenden Fasern der Ringmuskulatur, daß sie sich wesentlich blasser färben als letztere, und in ihrem Verlauf zerstreut liegende oder angehäufte Kerne enthalten, welche in der Ringmuskulatur fehlen; ein besonderes Interesse bieten kleine Anhäufungen von Nervenzellen in der Masse des Stämmchens, welche gegenüber den dorsalen und ventralen Borstensäcken und gegenüber der Seitenlinie angeordnet sind, indem sie auf die Art und Weise der Anlage der Seitennerven in Gestalt von drei Paaren von Zellgruppen hindeuten. Nachdem nämlich ein bedeutender Teil der Elemente des Gürtels sich nach dem ventralen Stamm begeben hat, bleiben an denjenigen Stellen, wo früher drei Gruppen von Keimzellen lagen, mehr oder weniger beträchtliche Häufchen von Elementen bestehen; von diesen Häufchen liegt das erste gegenüber der Reihe von Anlagen der ventralen Borstensäcke, das zweite gegenüber der Seitenlinie, und das dritte gegenüber der Reihe von Anlagen der dorsalen Borstensäcke. Mit der weiteren Differenzierung der Seitennerven vermindert sich Größe und Zahl dieser Elemente, und ein jedes der Häufchen nimmt sein definitives Aussehen an.

Nach Maßgabe der Differenzierung der Elemente des jungen ventralen Stammes zu typischen Ganglienzellen beginnen sich in demselben Nervenfasern zu bilden, welche, entsprechend seinem paarigen Ursprung, in Gestalt zweier hinten dünner, aber durch Hinzutreten neuer Fasern allmählich nach vorn zu breiter werdender Längsbündel auftreten (Fig. 5 *nf*); gleichzeitig treten im Zwischenraum derselben neue Fasern auf, welche in ihrer Gesamtheit eine dünne Verbindungsbrücke bilden. Diese letztere wird nach vorn zu dicker, indem die Zahl ihrer Fasern sich vermehrt, und kürzer, infolge der Verdickung der beiden hauptsächlichsten Bündel (Fig. 6 *nf*). In dem erwachsenen Nervenstamm nimmt der faserige Abschnitt den größten Teil seiner Masse ein, da die Ganglienzellen, infolge der starken Verlängerung des Stammes, nur spärlich über denselben verbreitet sind und an dessen seitlichen und unteren Oberflächen eine einreihige Schicht bilden.

Der ventrale Nervenstrang wird demnach in den Rumpfsegmenten in Gestalt eines paarigen Hauptstammes angelegt, welcher sich aus dem mittleren Paare der Ektodermzellen epithelialen Ursprungs entwickelt, und mit welchem sich späterhin von rechts und von links ein großer Teil der Elemente der übrigen drei Paare ektodermaler Anlagen vereinigen; letztere bilden auf dem Stamm metamer angeordnete Verdickungen und hinterlassen auf dem Wege ihrer Wanderung einige Seitennerven.

BÜLOW und RANDOLPH, welche sich früher mit der Frage über die Regeneration bei *Lumbriculus* beschäftigten, haben bereits darauf hingewiesen, daß sich im Ektoderm des allerhintersten Körperendes bei einem wachsenden oder regenerierenden *Lumbriculus* einige Paare von Anhäufungen großer Keimzellen vorfinden; an dem Aufbau des ventralen Stammes nimmt, nach Ansicht der genannten Autoren, nur das mittlere Paar teil, während sich aus den übrigen Paaren die dorsalen und ventralen Borstensäcke und die Seitenlinie entwickeln; dabei leitet RANDOLPH, welche fünf Paare von Anhäufungen von Keimzellen annimmt, aus einer dieser Anhäufungen auch noch den ektodermalen Teil der Nephridien her. Es ist mir nicht gelungen, die Frage, ob die Borstensäcke aus den erwähnten Anhäufungen oder aber für sich allein aus dem Ektoderm entstehen, endgültig zu lösen; wenn nun auch die Anhäufungen den Borstensäcken ihren Ursprung geben, so geschieht dies doch nur auf Kosten eines unbedeutenden Abschnitts ihrer Gesamtheit, was durch den Umstand bewiesen wird, daß auf spätern Stadien die Elemente der Anlage

zu einem kompakten, und auf seiner ganzen Ausdehnung fast gleichmäßigen Gürtel zusammentreten und infolgedessen an Stelle der früheren Anhäufungen nur ein Teil ihrer Zellen zurückbleibt; als weiterer Beweis dient die Tatsache, daß nach dem Auftreten der deutlichen Anlagen der Borstentaschen, in den Gürteln noch viele große, nicht differenzierte Elemente zurückbleiben.

Während alle Forscher, welche die Regeneration von *Lumbriculus variegatus* studiert haben, übereinstimmend den Ursprung des ventralen Nervenstammes von einem Paar ektodermaler Gruppen von Keimzellen herleiten, geben Autoren, welche die Regeneration einiger anderer Oligochäten untersucht haben, für diese eine abweichende Bildung des betreffenden Stammes an; so haben SEMPER und HEPKE für *Nais*, MAKAROFF und HAASE für *Tubifex* die Entstehung des Bauchstrangs in Gestalt einer unpaaren Verdickung des ventralen ektodermalen Epithels beschrieben, oder aber (HEPKE) als Resultat der Wanderung einzelner ektodermaler Zellen in die Leibeshöhle, wo sie sich zu einem unpaaren Längsstamm verbinden. Außerdem hat keiner der erwähnten Autoren bei diesen Arten auf jene abgesonderten paarigen Keimzellen oder Zellhaufen hingewiesen, welche bei *Lumbriculus* so überaus deutlich hervortreten. Es scheint mir, daß eine derartige Verschiedenheit in der Anlageweise des Nervenstammes mit der Verschiedenheit in der morphologischen Entwicklungsstufe des Nervensystems dieser Würmer im Zusammenhang steht. Bei *Lumbriculus* ist dieses System ein ziemlich primitives, da der Nervenstamm tief in der Längsmuskelschicht gebettet liegt, und von dem äußeren Epithel nur durch die Ringmuskulatur getrennt ist; dabei besteht der Nervenstamm selbst in seiner ganzen Ausdehnung aus Fasern und Zellen, während die metamer angeordneten Anhäufungen dieser letzteren zu Ganglienknotten nur wenig deutlich hervortreten. Im Zusammenhang hiermit steht auch die primitivere Regenerationsweise desselben, welche in einer Form auftritt, wie man sie bei der Embryonalentwicklung der Oligochäten beobachten kann, wenn die Anlage des ventralen Stammes sich aus dem mittleren Paare von Teloblasten entwickelt, welches im hinteren Ende zusammen mit den seitlichen Teloblasten angelegt wird; ein Analogon dieser letzteren bilden bei *Lumbriculus* die drei Paare von seitlich gelegenen Keimzellen. Auf dieselbe Weise bildet sich der Nervenstamm bei der nächststehenden Gattung *Rhynchelmis*, wo er auch auf der gleichen phylogenetischen Entwicklungsstufe steht. Bei *Tubifex* und *Nais* erscheint der ventrale Nervenstamm viel höher differenziert; er liegt in der Leibeshöhle und ist

von dem äußeren Epithel, abgesehen von der Ringmuskulatur, noch durch eine Längsmuskelschicht getrennt und besitzt außerordentlich deutliche gangliöse Anschwellungen, welche durch Zwischenräume voneinander getrennt sind, in denen sich keinerlei Nervenzellen finden. Dementsprechend wird der Stamm auch bei der Regeneration durch eine unpaare Verdickung angelegt, d. h. auf eine Art und Weise, welche von der primären, embryonalen — auf dem Wege der Vereinigung eines Paares von Teloblasten — weiter entfernt ist. Das Auftreten von Nervenfibrillen in Gestalt eines doppelten Bündels beweist, daß der Nervenstamm auch bei diesen Würmern paarig angelegt wird, doch sind hier die ersten Stadien, welche bei den niedriger organisierten Gattungen *Lumbriculus* und *Rhynchelmis* gut zu sehen sind, abgekürzt und zusammengedrängt.

In den Angaben über die weitere Entwicklung des ventralen Stammes bei *Lumbriculus* einerseits und *Nais* und *Tubifex* andererseits findet sich noch eine Verschiedenheit, und zwar in Betreff der Frage über den Ursprung der Spinalganglien. SEMPER beschreibt für *Nais* und MAKAROFF für *Tubifex* eine Vereinigung dieser Ganglien mit dem Hauptstamm in Gestalt einer besondern Anhäufung von Mesodermelementen; nach BÜLOW entstehen sie bei *Lumbriculus* aus den ektodermalen Zellen (»als seitliche Auswucherungen von Ektodermzellkernen«). Ich vermute, daß die Angaben SEMPERs und MAKAROFFs über den mesodermalen Ursprung der Spinalganglien auf einem Irrtum beruht, welcher dadurch hervorgerufen wurde, daß bei den beiden ersteren Gattungen die Elemente der Leibeshöhle eine verwickeltere Anordnung aufweisen, als dies bei *Lumbriculus* der Fall ist, bei welchem deren ektodermaler Ursprung viel leichter festzustellen ist; auf Grund der bei der Regeneration von *Lumbriculus* auftretenden Bilder kann man verstehen, was die Autoren dazu verleiten konnte, sich die Anlagen der Spinalganglien in Gestalt seitlicher Anwüchse des mesodermalen Stammes vorzustellen; einerseits findet man auf Querschnitten bisweilen eine Anordnung der Elemente, welche vermuten läßt, daß das junge Spinalganglion allmählich in einzelne Mesodermzellen zerfällt, welche in der Leibeshöhle liegen; auf Schnitten von 5—8 μ und bei 300—500facher Vergrößerung kann man aber die Grenze zwischen der kompakten Masse des Spinalganglions und den demselben dicht anliegenden einzelnen Mesodermzellen ganz deutlich erkennen, wobei diese Grenze in jedem Ganglienpaar ganz symmetrisch verläuft; andererseits trifft man auf Fälle, wo das Spinalganglion scharf von dem Hauptstamm abgegrenzt

scheint, während es sich bei genauerer Untersuchung dieses Ganglions erweist, daß eine solche Abgrenzung nur am vorderen und hinteren Abschnitte des Spinalganglions besteht, indem auf Querschnitten durch die Mitte des Ganglions diese Abgrenzung verschwindet; dieselbe wird dadurch hervorgerufen, daß ein besonderer Ringmuskel an dieser Stelle vorbeiläuft, welchen man nur auf frühen Stadien der Regeneration beobachten kann, und welcher die Ringmuskulatur des hintersten Abschnitts des Tieres repräsentiert; von diesem Muskel wird später die Rede sein.

Diese beiden Fälle sind auch bei *Nais* und *Tubifex* möglich und können, z. B. infolge der verhältnismäßig geringen Größe des ganzen Tieres (*Nais*) oder der gedrängten Anordnung der Mesodermelemente zu irrtümlichen Schlußfolgerungen Anlaß geben. HEPKE endlich beschreibt ebenfalls für *Nais* eine Entwicklung der Spinalganglien im engen Zusammenhang mit dem gesamten ventralen Nervenstamm.

Der alte Nervenstamm nimmt durchaus keinen Anteil an der Regeneration seines abgeschnittenen hinteren Abschnitts; darin stimmen die Beobachtungen aller Forscher überein. Nur BOCK beobachtete bei der Entwicklung der Nervenketten in der Knospungszone von *Chaetogaster* ein Hereinwachsen der alten Ganglien in diese Zone, doch erklärt sich diese Anomalie wahrscheinlich durch die verschiedenen Bedingungen der Wiederherstellung bei der Teilung und bei der Regeneration nach Durchschneidung.

Was die Stützzellen — Neuroglia — des Nervenstammes betrifft, auf deren Restitutionsmodus E. SCHULTZ bei der Regeneration der Polychäten hingewiesen hat, so werden dieselben bei der Regeneration von *Lumbriculus* ebenso wie bei diesen Würmern angelegt, während ihr weiteres Schicksal sich einigermaßen anders gestaltet; bei den Polychäten erscheinen sie als stark in die Länge gezogene und bedeutend angewachsene Epithelzellen, welche sich mit ihren freien Enden in den medianen Teil des Nervenstammes hineinschieben oder denselben von den Seiten her zum Teil umfassen. Sie verbleiben selbst in vollständig reifen Segmenten inmitten der Epithelzellen an der Cuticula befestigt. Bei *Lumbriculus* sind sie anfangs durch ebenfalls in die Länge gezogene Epidermiszellen repräsentiert, welche den Zwischenraum zwischen den Zellhaufen des ersten (medianen) Paares einnehmen (Fig. 3 *ngl.*); bei der Annäherung der letzteren werden sie in den mit ihnen gemeinsamen ventralen Stamm gedrängt; gleichzeitig sondern sich die Neurogliazellen durch direkte Teilung jener Epithelzellen von dem Epithel ab und entfernen sich von demselben

zusammen mit dem Nervenstamm (Fig. 4 *nglx*), indem sie durch wiederholte direkte Teilung in kleine Zellen zerfallen. Die Lage der ausgebildeten Gliazellen im erwachsenen Nervenstamm festzustellen ist ziemlich schwer, obgleich sie sich von den Ganglienzellen durch etwas geringere Größe unterscheiden. Augenscheinlich sind sie längs dem medianen, an der unteren Seite des ventralen Stammes verlaufenden Zellstreifen angeordnet; während der durch die Regeneration des Nervensystems in den Kopfsegmenten hervorgerufenen Veränderungen im vorderen Ende des Stammes werden die Gliazellen wiederum deutlich bemerkbar (Fig. 4 *nglx*).

b. Mesodermale Gebilde.

Unter den Elementen, welche in der Höhlung der jungen hinteren Knospe liegen und deren Bluthöhle von der äußeren epithelialen Wandung trennen, kann man Zellen von zweierlei Art unterscheiden: die einen Zellen sind groß, und liegen der ventralen Wand der Höhle an, es sind dies die Neoblasten (Figg. 1 und 11 *N*); die andern Zellen sind viel kleiner und nehmen die dorsale Wand ein, indem sie zum Teil den Endabschnitt des Darmes umschließen, von wo aus sie auch auf das Epithel des Darmes selbst übergehen (Figg. 2, 3, 4, 11 *va*); dies sind frei bewegliche Zellen, Derivate des Peritoneums der alten Segmente, d. h. ihrem Ursprung nach den Neoblasten verwandte Elemente. Bei der Entwicklung der Knospe bildet sich aus diesen letzteren Zellen augenscheinlich nur die innere Bekleidung der Blutgefäße, während die Neoblasten dem größten Teil aller mesodermalen Gebilde der Rumpfsegmente den Ursprung geben. Nach Maßgabe des Verbrauchs dieser Elemente zum Aufbau neuer mesodermaler Gewebe treten an ihre Stelle neue aus den alten Segmenten. Es tritt demnach, für die ganze Wachstumsdauer des Regenerats, ein ununterbrochener Zufluß wandernder Elemente von zweierlei Art aus den erwachsenen Segmenten nach dem allerhintersten Abschnitt des Regenerats ein; dieselben bewegen sich in den ersten Stadien der Restitution zwischen den Fasern der Längsmuskulatur, bei weiterer Entwicklung der Knospe dagegen ausschließlich längs der ventralen Wand der Leibeshöhle, indem sie die Dissepimente durch kleine, in der Nähe des Nervenstammes gelegene Spalten in deren Muskulatur passieren. In den jungen, erst kürzlich wiederhergestellten Segmenten ist der Durchtritt durch die Dissepimente bedeutend vereinfacht, indem deren Muskulatur nur unvollkommen entwickelt ist und in der Nähe des Nervenstammes große Öffnungen frei bleiben, welche es den

Neoblasten und den kleinen Amöbocyten gestatten, sich widerstandslos nach dem Hinterende des Körpers — dem Ausgangspunkt der Bildung neuer Segmente — zu bewegen (Fig. 8 *N*).

Die Neoblasten geben durch ihre Vermehrung den Cölomsäcken ihren Ursprung und repräsentieren daher die Anlagen des sekundären cölomatischen Mesoderms im Sinne E. MEYERS (Fig. 2 *N—ms*, Fig. 8).

Bedeutend später gesellen sich zu diesen Elementen auch noch Muskelemente ektodermalen Ursprungs; diese bilden das primäre Mesoderm oder das Rumpfmesenchym.

Alle inneren, den verschiedenen mesodermalen Gebilden der Rumpfsegmente den Ursprung gebenden Elemente zerfallen demnach in 1) Anlagen der Mesodermstreifen, d. h. des cölomatischen Mesoderms, 2) Zellen und Fasern des primären Mesoderms und 3) Zellen, welche die innere Auskleidung der Blutgefäße bilden.

α. Cölomatisches Mesoderm.

In der anfangs regellosen Anhäufung der bisweilen die ganze ventrale Hälfte der Höhle des hinteren Regenerats anfüllenden Neoblasten beginnt sich nach einer gewissen Zeit eine Anordnung in beständigere und regelmäßigere Gruppen bemerkbar zu machen. Dies hat seinen Grund darin, daß die Neoblasten im rechten und linken Flügel dieser Anhäufung sich zur Teilung anschicken, wobei die Teilungsprodukte untereinander und mit der Leibeswand verbunden bleiben und dabei regelmäßige Gruppen bilden, welche aus in Teilung begriffenen und sich differenzierenden Neoblasten bestehen (Fig. 3 *ms*, Fig. 8). Zwischen diesen lateralen Gruppen sondert sich eine mediane Gruppe ab, welche ausschließlich aus undifferenzierten Neoblasten besteht. Nach Maßgabe des Wachstums des gesamten Regenerats wachsen auch die lateralen, sich differenzierenden Gruppen oder Anlagen der Mesodermstreifen, und zwar auf Kosten der Neoblasten der mittleren Gruppe, welche sich hinter den bereits gebildeten Teilen der Mesodermstreifen anordnen und sich ihrerseits zur Teilung anschicken. Der Verbrauch an Elementen der medianen Neoblastengruppe wird ununterbrochen, mit zunehmendem Wachstum jedoch immer spärlicher, durch die sich aus den alten Geweben hierher bewegenden Neoblasten ersetzt; auf diese Weise wird ein eigenartiger Mechanismus für die Herbeischaffung und Differenzierung der Elemente der Mesodermstreifen geschaffen (Fig. 8).

Diese Streifen, welche schon bei ihrer Entstehung durch ein Häufchen undifferenzierter Neoblasten getrennt sind, verlaufen auch

bei ihrer weiteren Entwicklung in einem gewissen Abstand voneinander, wobei sie hauptsächlich die Seitenwände des Körpers einnehmen; der Zwischenraum der Mesodermstreifen wird von oben durch die ventrale Wand des perivisceralen Blutsinus, von unten von demjenigen Teil der Leibeswand begrenzt, aus welcher späterhin der ventrale Nervenstamm hervorgeht. Hier kann man auf der gesamten Ausdehnung der jungen Segmente zerstreute Neoblasten antreffen, welche sich dem hinteren Körperende zu bewegen (Fig. 3 *N*).

Als unmittelbarstes Resultat der Teilung der Neoblasten erscheinen einige große spindelförmige Zellen, welche sich einzeln, oder zu mehreren vereinigt von der ventro-lateralen Leibeswand zum nächstliegenden Bezirk des Darmblutsinus erstrecken; durch ihre Vermehrung bilden diese Zellen eine kompakte vertikale Zwischenwand, welche aus durch Teilung allmählich kleiner werdenden spindelförmigen Zellen besteht; letztere Zellen sind untereinander mit einer feinen durchgehenden Membran verbunden (Fig. 2 und 8). An der Stelle, wo sie mit der äußeren Wand und mit dem Darmblutsinus verbunden sind, sondern sich mehr abgerundete Zellen ab, welche, indem sie sich immer mehr und mehr anhäufen, das Ektoderm von innen, den Darmblutsinus aber von außen mit einer Schicht sich teilender und in die definitiven Elemente differenzierender Zellen bedecken (Fig. 4 *ms*); zusammen mit den anliegenden vertikalen Zwischenwänden bilden sie einen geschlossenen Sack, dessen Wandungen demnach ausschließlich aus Derivaten der Neoblasten bestehen. Einem jeden von diesen Säcken eines Mesodermstreifens entspricht ein anderer Sack in dem andern Streifen. Diese Mesodermstreifen wuchern allmählich nach der dorsalen Seite des Darmblutsinus hin, wo ihre Elemente miteinander zusammentreffen, worauf ein paarweises Verschmelzen der Säcke erfolgt (Figg. 4 und 5).

Die Wandungen der Cölomsäcke differenzieren sich auf folgende Weise: Die Elemente der vertikalen Scheidewände fahren fort, sich auf direktem und karyokinetischem Wege zu teilen und lassen auf diese Weise die peritonealen Blätter der Dissepimente entstehen. Auf der hinteren Oberfläche eines jeden paarigen Dissepiments bleibt eine Mesodermzelle undifferenziert, welche die Größe der gewöhnlichen Neoblasten hat und diesen letzteren auch im Bau des Protoplasmas und des Kernes gleicht; diese Zelle liegt stets an einer bestimmten Stelle des Dissepiments in der Nähe des ventralen Nervenstammes (Figg. 9, 9*a* und 10*b N*) und verbleibt hier nicht selten sogar im erwachsenen Segment (Fig. 7 *N*); oder aber sie löst sich vom Peri-

toneum ab, nachdem sie zuvor in mehrere Elemente zerfallen ist, welche ihr durchaus gleichen und die neuen Neoblasten des jungen Segments repräsentieren. Unmittelbar neben dieser großen Zelle tritt ein anfangs kurzer Strang kleiner mesodermaler Zellen auf, welcher die Wand des Dissepiments mit einem bestimmten Punkt der ventralen äußeren Leibeswand des dahinterliegenden Segments verbindet (Fig. 10a, r); dieser Strang bildet mit den Wänden des Dissepiments und der Leibeswand ein Dreieck, wobei er diejenige Seite vorstellt, welche dem von den Wänden gebildeten Winkel gegenüberliegt; dabei wird der Strang aus denjenigen Mesodermzellen aufgebaut, welche in jüngeren Segmenten den erwähnten Winkel auskleiden. Dieser Strang zieht sich mit dem Wachstum der Wände in die Länge und bildet den epithelialen Ausführungsgang des Segmentalorgans. In dieser Gestalt kann dies Gebilde bisweilen recht lange verharren, da in einigen Fällen die übrigen Teile der Nephridien sich erst verhältnismäßig spät zu entwickeln beginnen; sie werden in der Nähe der Austrittsstelle des zelligen Stranges aus dem Dissepiment, in Gestalt einer großen, an der vorderen Oberfläche des Dissepiments hervortretenden Peritonealzelle angelegt (Figg. 9a und 10b tx). Es ist mir nicht gelungen, die Entstehung dieser Zelle aus dem Peritoneum zu beobachten, doch kann man fast auf allen späteren Entwicklungsstadien des Segmentalorgans an dieser Stelle eine oder zwei einander durchaus gleiche Zellen beobachten, welche zum Teil in der Wand des Dissepiments selbst liegen, zum Teil an dessen vordere Oberfläche gertickt sind; von ihr aus gehen nach hinten, durch das Dissepiment hindurch, kleinere Elemente ab, welche sich in Gestalt eines dicken und kompakten Zellkomplexes mit flachen und stark tingierbaren Kernen in die Höhlung des dahinterliegenden Segments vordrängen (Figg. 9a *nph* und 10b *dr*); dieser Komplex von Zellen schließt sich an das dissepimentale Ende des Zellstranges an und verwandelt sich bei seiner weiteren Entwicklung in den drüsigen Abschnitt des Nephridialganges. Aus diesen großen, an der vorderen Oberfläche des Dissepiments verbleibenden Teilen entsteht der Wimpertrichter (Fig. 9a *tx*). Die jungen Neoblasten (*N*) verbleiben ziemlich lange in der Nähe der Nephridien, verteilen sich aber später an der ventralen Längsmuskulatur, wo man sie in jedem Rumpfsegment antreffen kann.

Meine Beobachtungen über die Bildung der hauptsächlichsten Abschnitte des Segmentalorgans bestätigen im allgemeinen die diesbezüglichen Resultate MICHELS; nach den Beschreibungen dieses Autors

entsteht das gesamte Nephridium aus einer großen Zelle an der vorderen Oberfläche des Dissepiments; dabei gibt das vordere Ende des aus dieser Zelle entstandenen Zellkomplexes dem Flimmertrichter seinen Ursprung, während sein hinteres, stark nach hinten angewachsenes Ende direkt in das Epithel der Leibeswand hereinwächst. Die unabhängig von der Anlage des übrigen Nephridiums vor sich gehende Entstehung seines ausführenden Endabschnitts wird durch den Umstand festgestellt, daß der erwähnte Zellstrang auch in denjenigen Dissepimenten beobachtet wird, in welchen die übrigen Teile des Nephridiums noch gar nicht zur Entwicklung gelangt sind, und daß dieser Strang in gewissen Fällen eine ziemlich beträchtliche Entwicklung erlangt, bevor die Elemente der übrigen hauptsächlich Anlage sich mit ihm vereinigen.

Ein ähnlicher Fall des Entstehungsmodus eines den hinteren Abschnitt des jungen Segmentalorgans erzeugenden Zellstrangs aus einer Reihe mesodermaler, unmittelbar hinter dem Dissepiment liegender Zellen der Leibeswand, wurde von BERGH bei der embryonalen Entwicklung von *Criodrilus* beschrieben.

Alle übrigen Autoren, welche sich mit der Untersuchung der Regeneration bei verschiedenen Oligochäten beschäftigt haben, halten sich nur kurz bei der Besprechung der Segmentalorgane auf; MAKAROFF weist unter anderm auf das Vorhandensein von großen, den Charakter eines »sekundären Mesoderms« (Neoblasten) zeigenden Zellen in jedem jungen Segmente hin, welche zwischen den ventralen Reihen von Borstentaschen und der ventralen Nervenkette, zusammen mit einer besondern Zellgruppe, angeordnet liegen; diese großen Elemente entsprachen wahrscheinlich sich neubildenden, der Nephridialanlage dicht anliegenden Neoblasten.

Aus den Elementen der Wandungen der Cölomsäcke, welche der inneren Oberfläche der Leibeswand und dem Darmblutsinus anliegen, entstehen verschiedenartig gestaltete Mesodermalgebilde, unter denen die Längsmuskulatur der Leibeswand und diejenige des Darmblutsinus am charakteristischsten erscheint. Die Elemente, aus welchen sie entsteht, liegen diesen Wandungen immer eng an; indem sie sich allmählich differenzieren, geben sie an diese Wandungen längsgerichtete Muskelfibrillen ab, welche daran nach vorn und nach hinten von den Kernen der in Bildung begriffenen Muskelzellen verlaufen. Die Entwicklung der Muskelemente in den verschiedenen Abschnitten der Längsmuskelschicht der Leibeswand (Fig. 5 *lm*) geht in ganz bestimmter Ordnung vor sich, indem sich

vor allem diejenigen Fasern bilden, welche dem ventralen Nervenstamm unmittelbar anliegen; einige Zeit darauf bilden sich diejenigen Fasern, welche an der dorsalen Fläche, etwas höher als die dorsalen Borstensäcke, angeordnet liegen. An diese beiden Gruppen von Fasern schließen sich neue Fasern an, welche mit ihnen einschichtige Muskelplatten bilden; letztere erweitern sich allmählich, wachsen einander infolge der stetigen Differenzierung der cölomatischen Leibeswandelemente entgegen und stoßen endlich, in einer von diesen beiden Ausgangsgruppen etwa gleichen Entfernung, miteinander zusammen. Bei der gegenseitigen Annäherung dieser beiden Muskelplatten im Zwischenraum zwischen den dorsalen und ventralen Reihen von Borstentaschen, stoßen sie auf die Kernabschnitte der Muskelzellen von der Ringmuskulatur der Leibeswand, deren faseriger Teil bereits mehr oder weniger entwickelt ist und unter der Längsmuskelschicht liegt; indem die Platten fortfahren sich diesen Zellen zu nähern, verschieben und verlagern sie dieselben mit ihren Seitenteilen, indem sie sie in einer geraden Linie anordnen, welche unter dem Namen der »Seitenlinie« bekannt ist (Figg. 5 und 6 *sl*).

Die Entwicklung der Längsmuskulatur auf der Rückenfläche des Körpers beginnt viel später als diejenige der gesamten übrigen Muskulatur; sie wird hier nicht aus den ganzen Wänden der Cölomsäcke gebildet, sondern aus deren einzelnen Elementen, welche auf verhältnismäßig späten Entwicklungsstadien hierher vorgeschoben werden.

Die Orte, wo jene ersten Zellen der Längsmuskulatur gebildet werden, entsprechen den dorsalen und ventralen Wänden der Cölomsäcke, von welchen aus die Entwicklung der Elemente längs der äußeren Leibeswand bis zur Seitenlinie vor sich geht. Der Beginn der Differenzierung der Muskelemente an zwei entgegengesetzten Enden der Somiten, welcher nicht nur bei *Lumbriculus*, sondern augenscheinlich auch bei den übrigen Oligochäten dem üblichen Verhalten entspricht, steht wahrscheinlich mit jenem Faktum im Zusammenhang, daß bei einigen, verhältnismäßig niedriger organisierten Chätopoden, wie z. B. *Polygordius*, ein jeder Somit, nach den Beobachtungen von E. MEYER, während seiner Entwicklung durch eine in schräger Richtung quer verlaufende Scheidewand, welche sich vom Nervenstamm bis zur Seitenlinie erstreckt, in zwei Kammern abgeteilt wird; in einer jeden von diesen Kammern geht die Entwicklung der endothelialen Muskulatur unabhängig vor sich und beginnt an der am weitesten entfernten Wand derselben. Obgleich diese Scheide-

wand bei *Lumbriculus* verschwindet, so gruppieren sich die somatischen Elemente doch entsprechend der oberen und unteren abgeordneten Kammer des Cölomsackes.

Gegenüber den Borstensäcken beginnen die Elemente des sekundären Mesoderms sich ziemlich spät zu differenzieren und sie liegen hier, inmitten der sich bereits entwickelnden Myoblasten, in Gestalt von großen Zellen von embryonalem Bau, zu je einer Zelle gegenüber einer jeden Borstentasche; diese Zellen entwickeln sich zu den *Musculi protractores* der Borstentaschen.

Bei der Entwicklung der gesamten Längsmuskelschicht kann man an ihrer inneren Oberfläche zerstreut liegende freie Zellen beobachten, welche sich durch den Bau ihrer Kerne einigermaßen von den Muskelzellen unterscheiden. Sie stellen die ersten Leukocyten der jungen Segmente dar.

Die dem Darmblutsinus anliegenden Wandungen der Cölomsäcke werden aus einer geringeren Anzahl von Elementen zusammengesetzt, als die der Leibeshöhle anliegenden Wandungen dieser Säcke (Figg. 4 und 5); diese Elemente werden bald in größere, in die Länge gezogene Zellen, deren Kerne und Plasma sich fast gleichmäßig hell färben, und in kleinere Zellen mit dunklen Kernen differenziert. Das Protoplasma der ersteren wird immer heller und zuletzt ganz farblos, später treten darin lichtbrechende Körnchen auf, die Zellen selbst nehmen bedeutend an Umfang zu und bilden eine durchgehende Schicht Chloragogenzellen; letztere verteilen sich gleichmäßig über die Oberfläche des Darmblutsinus und verwandeln sich in die Zellen seiner Längsmuskulatur. Alle Teile des Darmblutsinus, welche an die Cölomsäcke stoßen, bedecken sich demgemäß mit einer äußeren Chloragogen- und einer inneren Längsmuskelschicht.

Die Wände der Cölomsäcke, welche über dem ventralen Nervenstamm nach dem Raume zwischen ihnen gerichtet sind, zerfallen schon ziemlich früh in einzelne in diesen Zwischenraum vortretende Elemente; aus diesen Elementen bilden sich wahrscheinlich die Zellen der Längsmuskulatur des ventralen Nervenstranges und des schmalen Längsstranges an der ventralen Oberfläche des Darmblutsinus, ferner die bindegewebige Hülle des Nervenstammes.

Die Umwandlung der Mesodermstreifen in verschiedene Gewebe und Organe der inneren segmentierten Leibeshöhle des Tieres, sowie die Bildung der Streifen selbst aus großen, in der Nähe der Analöffnung liegenden Zellen von embryonalem Bau, wird im allgemeinen von allen Autoren, welche die Regeneration bei den Oligochäten

untersucht haben, übereinstimmend beschrieben. Die größten Abweichungen zeigen die Anschauungen der beiden Autoren, welche diese Untersuchungen zuerst angestellt haben — SEMPER und BÜLOW, welche annahmen, daß das gesamte Mesoderm aus diesen Streifen hervorgeht, während alle übrigen Autoren noch ein Mesenchym oder primäres Mesoderm beschreiben, welches einen andern Ursprung hat und ganz bestimmten Teilen der Muskulatur ihren Ursprung gibt. Der Punkt, in welchem die Meinungen der Autoren vorzüglich auseinander gehen, ist die Frage über den Ursprung der Anlagen des sekundären Mesoderms, d. h. der großen, in der Nähe der Analöffnung in der Leibeshöhle liegenden Zellen.

SEMPER fand, daß bei *Nais* die Ansammlung dieser Zellen, in Gestalt einer kompakten Masse, durch Wucherung des ventralen Ektoderms im Analsegment entsteht; die auf diese Weise entstandene Achsenplatte teilt sich vorn in zwei seitliche embryonale Streifchen und eine mediane Reihe von Zellen, welche sich seiner Ansicht nach in die Zellen der chordalen Hülle des Nervenstammes verwandeln und infolgedessen von ihm Chordazellen genannt werden. Auf einen gleichen Ursprung der Anlagen der Mesodermstreifen weisen auch HEPKE bei *Nais*, MAKAROFF bei *Tubifex* und *Lumbriculus* und MICHEL bei allen von ihm untersuchten Oligochäten (*Allobophora*, *Lumbriculus*, *Tubifex*) hin. HEPKE und MAKAROFF beschreiben einen paarigen Ursprung der Mesodermanlagen. BÜLOW und RANDOLPH, welche speziell die Regeneration bei *Lumbriculus* untersuchten, haben ein Eindringen oder Hereinwachsen der ektodermalen Elemente in die Leibeshöhle zur Bildung des Mesoderms überhaupt nicht beobachtet, und beschrieben andre Entstehungsweisen für dessen Anlagen. Nach BÜLOW bilden sie sich im Gebiet der Analöffnung, da wo das ektodermale Epithel in das entodermale übergeht, sinken in die Leibeshöhle hinein und stoßen zu einer unpaaren Anhäufung an der ventralen Leibeswand zusammen, wobei sie zu einer im Vergleich mit den ursprünglichen Dimensionen, ungeheuren Größe anwachsen. Eine derartige Auslegung kann man schon aus dem Grunde nicht acceptieren, weil zwischen den, der Analöffnung unmittelbar anliegenden Mesodermelementen, und den großen in der ventralen Hälfte liegenden Zellen, welche BÜLOW überhaupt als Chordazellen bezeichnet, gar keine Übergänge in der Größe oder der Struktur ihres Plasmas bestehen, und letztere sich stets scharf unter allen übrigen Elementen hervorheben; außerdem ist es weder mir noch RANDOLPH gelungen, das Hervorgehen der Mesodermzellen aus der von BÜLOW angegebenen

Stelle zu beobachten, und ich vermute, daß dieser Autor in dem betreffenden Fall durch die verwickelte und auf Querschnitten (deren er sich ausschließlich bedient hat) schwer zu enträtselnde Anordnung der Elemente im Endabschnitt irreführt worden ist; die Undeutlichkeit dieser Verhältnisse wird hervorgerufen durch die verschiedenen Windungen und das Sichaneinanderlegen der hier zusammentreffenden Blätter. Nach RANDOLPH bestehen alle diese großen Zellen oder »Neoblasten« bereits in allen erwachsenen Segmenten (mit Ausnahme der vordersten) und beginnen, nach der Durchschneidung des Tieres, schon bald nach der Amputation, sich in den nächstliegenden Segmenten zu vermehren und sich in dem regenerierenden Abschnitt anzusammeln; das Auftreten der den »Chordazellen« entsprechenden Neoblasten auf sehr frühen Stadien der Regeneration, wo die Elemente des Ekto- und Entoderms sich noch kaum zu entwickeln beginnen, beweist vollauf die irrige Deutung BÜLOWs.

MAKAROFF, der das Austreten dieser Zellen aus dem Ektoderm bei *Lumbriculus* beschreibt, gibt an, daß man nur an einigen Stellen sehen kann, wie die Ektodermzellen, welche ihrem Bau nach Keimzellen des Mesoderms gleichen, »zum Teil im Ektoderm, zum Teil im Mesoderm liegen und gleichsam in das letztere hereinkriechen«; meistens ist aber das sekundäre Mesoderm von dem Ektoderm durch eine scharfe Kontur abgegrenzt. Ähnliche Bilder habe auch ich auf meinen Präparaten getroffen, bei näherer Untersuchung erweist es sich aber stets, daß eine derartige Lage der großen ektodermalen Zellen, welche in der Tat außerordentlich an Neoblasten erinnern, nicht auf deren Hindurchkriechen durch die Basalmembran beruht, sondern eine Folge des Druckes ist, welchen die durch Vermehrung an dieser Stelle zahlreich gewordenen ektodermalen Keimzellen auf diese Membran ausüben, wodurch letztere an die mesodermalen Elemente gepreßt wird; man kann nämlich bei aufmerksamer Betrachtung zwischen den derart vorgestülpten Zellen und dem echten Mesoderm die nach dem Mesoderm zu in die Leibeshöhle vorgewölbte Basalmembran unterscheiden. Außerdem wird man einer derartigen Erklärung des Ursprungs der Mesodermzellen auch aus dem Grunde nicht beistimmen können, weil letztere im hinteren Abschnitt schon lange vor der Bildung der großen ektodermalen Elemente auftreten.

Auf das frühzeitige Auftreten der Neoblasten im regenerierenden Schwanz hat auch F. v. WAGNER hingewiesen, welcher jedoch ihre Teilnahme an der Bildung des neuen Mesoderms a priori leugnet, und zwar aus dem Grunde, weil im Kopfabschnitt zwar keine

Neoblasten auftreten, das Mesoderm aber trotzdem auch hier wieder hergestellt wird; ich kann jedoch in diesem Umstand nicht nur keinerlei Widerspruch mit den Ausführungen RANDOLPHS erblicken, sondern betrachte denselben als einen neuen Beweis zu Gunsten der Bildung der Mesodermstreifen aus den Neoblasten, indem, wie wir später sehen werden, in den Kopfsegmenten infolge einer andern Entstehungsweise des Mesoderms überhaupt keine typischen Mesodermstreifen gebildet werden, wodurch die Eigentümlichkeit des Baues dieser Segmente im erwachsenen Zustande bedingt wird.

Das erste Auftreten von Neoblasten im hinteren regenerierenden Körperende von *Lumbriculus* zeigt demnach, daß jene großen, den Mesodermstreifen den Ursprung gebenden Zellen nicht auf Kosten irgend eines Blattes der jungen Knospe, sondern aus alten Bestandteilen des Wurmkörpers gebildet werden.

Man wird jedoch nicht mit der Ansicht RANDOLPHS übereinstimmen können, daß das bei Beginn der Regeneration entstandene Häufchen von Neoblasten dem Mesoderm aller regenerierenden Rumpfsegmente den Ursprung gibt, da die ersten Teilungsprodukte der Neoblasten, d. h. die Elemente der Anlage der vertikalen Scheidewand, derart groß sind, und die Differenzierung selbst so sehr energisch vor sich geht, daß dieses Häufchen sehr bald aufgebraucht, und zum weitem Anwachsen des Mesoderms durch eine neue Gruppe von Neoblasten ersetzt werden muß. Für die mittlere Reihe von Neoblasten, welche die Mesodermstreifen trennt und welche den Modus der Herbeischaffung der Neoblasten nach dem Hinterende begreiflich macht, gibt RANDOLPH eine andre Bestimmung an: diese Reihe dient ihrer Ansicht nach zur Bildung zweier kleiner innerer Cölombezirke, welche späterhin mit dem Hauptbezirk verschmelzen. Gegen diese Annahme, wie auch überhaupt gegen die unmittelbare Teilnahme der Neoblasten der medianen Reihe an der Bildung irgend eines besondern Organs oder Gewebes, spricht der Umstand, daß in dieser Reihe zu selten Fälle einer Teilung der Neoblasten, welche auf eine Differenzierung derselben hindeuten würde, angetroffen werden, und daß Neoblasten, welche ihrer Lage nach dieser Reihe entsprechen, auch auf spätern Entwicklungsstadien des Mesoderms in indifferentem Zustande angetroffen werden, wenn alle von letzterem stammenden Organe und Gewebe schon fast vollständig ausgebildet sind.

Was die übrigen bis jetzt untersuchten Oligochäten betrifft, so kann man auf Grund einiger in der einschlägigen Literatur

vorhandenen Angaben mit ziemlicher Sicherheit darauf schließen, daß die Bildung des Mesoderms bei diesen Formen auf dieselbe Weise wie bei *Lumbriculus* vor sich geht; bei *Nais* weist darauf einerseits das Vorhandensein eines medianen »Chordazellstranges« (SEMPER), welcher einer Zufuhr von Neoblasten entspricht, andererseits das Auftreten von Neoblasten auf sehr frühen Stadien der Regeneration, wie es RIEVEL beschrieben hat, hin. Ein frühes Auftreten von Neoblasten im hinteren Ende erwähnt auch HAASE für *Tubifex*, bei welchem MAKAROFF das Vorhandensein einer medianen Platte des sekundären Mesoderms beschreibt, welche augenscheinlich die gleiche Bedeutung hat, wie der »Chordazellstrang« SEMPERS. RANDOLPH beschrieb eine Anhäufung von Neoblasten im hinteren Ende von *Allobophora*; bei *Rhynchelmis* endlich sind die Prozesse des Ersatzes des Mesoderms, wovon ich mich überzeugen konnte, genau die gleichen wie bei *Lumbriculus*.

Sowohl bezüglich ihrer Lage als auch ihrer Entwicklung nach erweisen sich die hinteren Neoblasten als die Stellvertreter der Polzellen oder des fünften Paares Teloblasten der Embryonalentwicklung, wie sie von VEJDOVSKÝ für *Lumbricus* und *Rhynchelmis* beschrieben worden sind.

Bei der Regeneration bilden sich aus dem alten Mesoderm auch noch jene kleinen, zum Aufbau der Blutgefäßwandungen dienenden Elemente, welche bei der Embryonalentwicklung aus den Elementen der Mesodermstreifen entstehen, so daß den Polzellen in Bezug auf ihre Derivate die Neoblasten plus jene kleinen Amöbocyten entsprechen. Übereinstimmend mit einer derartigen Einteilung der Anlage des sekundären Mesoderms erfolgt die Bildung der Cölomsäcke in etwas anderer Weise, als bei der embryonalen Entwicklung.

Die Entstehung des neuen Mesoderms aus den Elementen des alten Mesoderms wurde auch von KENNEL für *Ctenodrilus* beschrieben, doch verlaufen hier die wiederherstellenden Prozesse nicht ganz übereinstimmend mit denjenigen bei *Lumbriculus*, wohl infolge der niedrigeren Organisation des erwähnten Wurmes.

β. Blutgefäßsystem.

Sobald die epidermale Wandung infolge ihrer Wucherung von dem Darm wegrückt und die Gestalt einer Endkappe oder -Knospe annimmt, erscheint die Höhlung dieser letzteren mit Blut aus den benachbarten verletzten Gefäßen angefüllt (Fig. 11); die epidermale Wand steht selbst auf sehr frühen Stadien der Regeneration nicht

unmittelbar mit der Blutflüssigkeit in Berührung, sondern ist von derselben anfangs durch eine bindegewebige Unterlage, und späterhin durch hierher wandernde Amöboeyten und Neoblasten geschieden. Durch die Vermehrung der letzteren wird dieser allgemeine Blutsack oder -Sinus immer weiter und weiter von der ektodermalen Wand des Regenerats entfernt und zerfällt gleichzeitig in einzelne Stämme und Äste, wobei die kleinen Leukocyten die beständige Wand des Sackes bilden, in den aus diesem letzteren entstehenden Gefäßen dagegen deren innere, basale Auskleidung liefern. Bei anhaltendem Wachstum der Knospe erheben sich diese Leukocyten, welche auf demselben Wege wie die Neoblasten (Fig. 8) das Hinterende derselben erreicht haben, zur dorsalen Seite der Knospe, indem sie zum Teil auch auf die obere Fläche des Darmes wandern, und bilden den Ersatz der auf die Bildung der Blutgefäßwandungen verbrauchten Elemente der hier bereits vorhandenen Schicht ebensolcher Leukocyten, welche den gesamten dorsalen Teil der Leibeswand einnehmen (Fig. 2, 3 u. 11 *va*).

Mit dem Anwachsen dieses gemeinsamen perivisceralen Sackes zerfallen dessen vordere und ältesten Teile allmählich in einzelne Gefäße; an den allmählich vorschreitenden Vorgängen dieses Prozesses kann man sich die Bildung der Gefäße klar machen, indem man die stattfindenden Veränderungen im hinreichend herangewachsenen Regenerat vom hinteren Ende nach vorn zu verfolgt.

Auf einer gewissen Strecke vom Hinterende an verläuft der Sack ohne seine ursprüngliche Form zu verändern; seine äußere Wand steht auf ihrer ganzen Peripherie fast gleich weit vom Darm und den demselben anliegenden Leukocyten ab, mit welchen die Leukocyten jener Wand durch dünne protoplasmatische Fortsätze in Verbindung stehen (Fig. 3). Sodann werden die Seitenwände des Blutsinus durch das cölomatische Mesoderm an die Seitenwände des Darmes gepreßt, während ihre dorsale und ventrale Wand sich von dem Darm entfernen, indem sie sich mit ihrer Krümmung in die dorsalen und ventralen Zwischenräume der Cölomsäcke hineinschieben (Fig. 4); dabei werden die protoplasmatischen Fäden, welche die Elemente des Darmes mit den Wänden der Cölomsäcke verbinden, stark ausgezogen und reißen ab. Da die Mesodermalstreifen nicht genau lateral, sondern etwas von unten an dem Blutsack anliegen, so wird die dorsale Ausbiegung (*dv*) viel breiter als die ventrale (*vv*). Letztere wird etwas nach unten gezogen, und die Ränder der auf diese Weise gebildeten Rinne beginnen sich einander zu

nähern (Fig. 5 *rv*), so daß die Rinne sich endlich zu einem längs-laufenden Rohre schließt, welches auf dem größten Teil seines Verlaufs von dem intestinalen Sinus getrennt ist (Fig. 6). Der Zusammenhang des Lumens dieses Rohres, oder des ventralen Blutgefäßes, mit der Höhlung des Sinus bleibt in jedem Segment in Gestalt einer kleinen Öffnung bestehen, welche in den erwachsenen Segmenten in eine kurze vertikale Röhre übergeht, da hier das Bauchgefäß etwas weiter von dem Sinus entfernt liegt.

Die dorsale Ausbiegung des gemeinsamen Blutsinus ist lange Zeit eine direkte Fortsetzung seiner Seitenwände, und sein Lumen rundet sich nur in bedeutend weiter entwickelten Segmenten zu einer besonderen Höhlung des dorsalen Blutgefäßstammes ab; die Abgrenzung der Höhlung dieser dorsalen Längsanschwellung erfolgt jedoch ziemlich früh, und zwar dadurch, daß die Fasern der Ringmuskulatur von der Basis dieser Anschwellung nach der dorsalen Wand des Darmes hin wachsen; die Ringmuskulatur erscheint zu dieser Zeit auch auf den übrigen Wandungen des intestinalen Sinus, wobei sie unter anderm auch zur Abtrennung des ventralen Blutgefäßstammes beiträgt. Bei der weiteren Entwicklung des Rückengefäßes verengert sich dessen Lumen sichtbar, indem seine Seitenwände, im vorderen Abschnitt eines jeden Segments, sich in Gestalt von Blindsäcken vorwölben; diese Säcke liegen zu einem Paar in jedem Segment und bilden ihrerseits eine Menge ebenfalls blinder, frei in die Höhlung des Segments herabhängender Verästelungen.

Die Seitenwände des allgemeinen Sinus, welche an den Darm gepreßt sind, treten mit der Differenzierung des dorsalen und ventralen Blutgefäßes an seiner dorsalen und ventralen Fläche zusammen, so daß sie ihn mit einem muskulösen Überzug umgeben; der enge, spaltförmige, mit Blutflüssigkeit angefüllte Zwischenraum, welcher zwischen dem Darm und dem Muskelbelag übrig bleibt, wird durch protoplasmatische Fortsätze der seine Wand bildenden entodermalen und mesodermalen Zellen in ein wahres Labyrinth von Kapillaren zerlegt.

Es ist mir nicht gelungen die Entstehung der Ringmuskulatur dieses Abschnitts des Blutgefäßsystems, d. h. der Ringmuskulatur des Darmes und der Ringmuskeln des Rückengefäßes aufzuklären, doch wird man annehmen dürfen, daß der Ursprung der Muskeln beider Abschnitte ein gemeinsamer ist, da sie bereits zu einer Zeit auftreten, wo das Rückengefäß noch durch eine Ausbiegung der Sinuswand repräsentiert wird. Diese Fasern umwachsen den ventralen

Vorsprung des Blutsackes nicht, und wachsen erst dann, wenn derselbe sich als ventraler Stamm abtrennt, zwischen diesen und die Kapillaren des Darmes hinein.

Die Gefäße, welche aus denjenigen Teilen des perivisceralen Sackes gebildet werden, an welche sich die Wände der Cölomsäcke anlegen, werden von den Produkten dieser Wände — der Längsmuskulatur und den Chloragogenzellen — ausgekleidet; die Schicht der ersteren reicht nur bis zur Basis der dorsalen Ausbiegung, und es werden daher weder auf dem Rückengefäß noch auf dessen blinden Anhängen Längsmuskelfasern angelegt; die Schicht der Chloragogenzellen dagegen bildet sich längs der ganzen Ausdehnung der an die Blutgefäße grenzenden Cölomwand, d. h. an der Wandung des visceralen Kapillarsystems und an den Seitenwänden des Rückengefäßes und seinen Anhängen nebst allen ihren Verästelungen. Auf der oberen Wand des Rückengefäßes, wohin nur die Elemente der somatischen Wand der Somiten gelangen, sowie auf dem Bauchgefäß, welches in die Zwischenräume der Somiten hineinragt, werden keine Chloragogenzellen angelegt.

Was den Ursprung aller Blutgefäße aus dem gemeinschaftlichen periintestinalen Sinus betrifft, dessen Wände ganz oder teilweise von den die dorsale Hälfte der Höhle des Wurmes einnehmenden Mesodermelementen gebildet werden, so stimmen die Ansichten der wenigen Forscher, welche sich mit dieser Frage beschäftigt haben — BÜLOW, RANDOLPH, MICHEL und MAKAROFF — in diesem Punkte völlig überein. Die Abstammung dieser mesodermalen Elemente hingegen wird in abweichender Weise beschrieben: nach BÜLOW bilden sie sich gemeinschaftlich mit dem übrigen Mesoderm an der Übergangsstelle der Epidermis in das Darmepithel; nach MICHEL entstehen diese Zellen, welche er zu dem Mesenchym rechnet, aus dem ektodermalen Epithel in demselben Gebiet, wie auch die Elemente der Mesodermstreifen (bande germinale), mit welchen sie auch in die Leibeshöhle hineindringen; nach RANDOLPH treten diese Elemente schon sehr früh in der Knospe auf, wenn sich daselbst nur sehr wenige Neoblasten vorfinden, und können weder aus dem Ektoderm noch aus dem Entoderm hervorgehen; nach MAKAROFF werden sie aus den seitlichen Vorsprüngen der Darmwand in der Nähe der Analöffnung gebildet, wobei er derartige hohle Vorsprünge nur bei *Tubifex*, nicht aber bei *Lumbriculus* beobachtet hat.

Gegen die Möglichkeit einer Teilnahme des ektodermalen Mesenchyms an der Bildung dieser Zellen, wie dies von MICHEL angenommen

wurde, spricht der Umstand, daß dieselben im Regenerat schon auf dem Stadium auftreten, wo das Ektoderm sich erst zu differenzieren beginnt. Was ihren Ursprung aus dem Darmepithel betrifft, wie er von MAKAROFF beschrieben wurde, so halte ich einen solchen für wenig wahrscheinlich, indem ich, gleich RANDOLPH, niemals ein Hervortreten der Elemente des Darmes in die umgebende Höhle zur Bildung eines »primären Mesoderms«, dessen größter Teil zum Aufbau der Blutgefäßwandungen verwendet wird, beobachtet habe; außerdem halte ich einen solchen Ursprung, wenigstens bei *Lumbri-culus*, auch aus dem Grunde für wenig wahrscheinlich, weil im Epithel des hinteren Darmabschnitts, wo das primäre Mesoderm nach den Angaben MAKAROFFS seinen Anfang nimmt, höchst selten eine Teilung der Zellen beobachtet wird, und die Schicht des Darmepithels selbst hier so schwach ist, daß durch ein einfaches Austreten ihrer Elemente unmöglich eine so große Menge von Mesodermzellen gebildet werden kann, wie sie stets in der dorsalen Hälfte des in Regeneration befindlichen Hinterendes des Wurmes beobachtet wird; dies wird noch durch den Umstand bestärkt, daß die Elemente, nachdem sie hierher gelangt sind, sich nicht vermehren, sondern samt und sonders zum Aufbau der Wandungen der neuen Gefäße verwendet werden.

MAKAROFF ist der erste Autor, welcher eine konsequente und ausführliche Beschreibung der Differenzierung des gemeinsamen periintestinalen Sinus in die großen Gefäße gibt; im allgemeinen stimmen meine Beobachtungen über diesen Vorgang mit den Ausführungen des genannten Autors überein und unterscheiden sich von denselben nur durch einige Einzelheiten. So werden nach MAKAROFFS Beobachtungen die Wände des Rückengefäßes (bei *Tubifex*) aus einer dichten, zelligen Masse des primären Mesoderms an der dorsalen Fläche des Darmes gebildet, von welchem sie vollständig abgeschnürt wird; ferner weist MAKAROFF auf das Auftreten protoplasmatischer Fäden an bestimmten Stellen des gemeinsamen Sinus hin, als Ursache der Teilung dieses Sinus in verschiedene Abschnitte, welche verschiedenen Gefäßen entsprechen; in Anbetracht der außerordentlichen Dünnhheit dieser Fäden kann deren Verschwinden oder Bestehen eher als eine Folge denn als die Ursache der Bildung der Gefäße betrachtet werden.

γ. Das primäre Mesoderm.

Nicht alle Elemente der von den ektodermalen Teloblasten gebildeten Zonen gehen in die Anlage des ventralen Nervenstammes

über oder verwandeln sich in dessen Seitennerven, wie dies weiter oben beschrieben worden ist; in denjenigen Abschnitten der Zonen, welche den inneren dissepimentalen Scheidewänden gegenüberliegen, werden die Zellen zum Teil ebenfalls nach dem Nervenstamm verlagert, dringen jedoch nicht in dessen Masse ein, sondern bleiben an seinen Seitenwänden stehen (Fig. 6 *pm*); ein anderer Teil dieser Zellen dagegen verbleibt an Stelle der frühern Teloblasten (Fig. 6 *pm*₁), d. h. gegenüber den Borstentaschen und den Seitenlinien in Gestalt mehr oder weniger großer Anhäufungen (Fig. 6 *pm*₁). Da diese Elemente bei ihrer Wanderung nach dem ventralen Nervenstamm im Zusammenhang mit ihren resp. Häufchen bleiben, werden alle diese letzteren durch Faserstränge zu paarigen Bögen verbunden, welche sich mit einem Ende auf den ventralen Stamm stützen. Nach weiterer Wucherung umgehen die Fasern dieser Bögen zum Teil den Bauchstamm von unten her, und bilden auf diese Weise (Fig. 6) einen vollständigen Ring; hauptsächlich aber biegen sie vom Bauchstamm nach oben um und beginnen längs der Oberfläche des Peritoneums der Dissepimente in das Innere der Leibeshöhle hereinzuwachsen, indem sie die ersten Fasern ihrer Muskulatur bilden (Fig. 6 *pm*); sodann rücken sie auf demselben Wege auf die Dissepimente und auf die Kernelemente der ektodermalen Muskeln (Fig. 6). Etwas später liefern seitliche Zellhaufen, welche im Ektoderm gegenüber der Seitenlinie und der Linie der Borstentaschen liegen, direkt von sich aus Büschel von Muskelfasern, welche sich an dem Dissepiment verteilen und eine gewisse Menge von Kernelementen enthalten. Die aus den Borstensäckenspalten hervortretenden Büschel bestehen aus einer nur unbedeutenden Anzahl von Fasern und enthalten gar keine Kernelemente; diese letzteren gehen höchst wahrscheinlich, indem sie durch das Ektoderm heraustreten, wie ich dies sehr häufig an den betreffenden Stellen beobachten konnte, direkt über das Dissepiment auf die mesodermale Wand des Darmes (d. h. auf den Blutsinus) über, und bilden hier die Ringmuskulatur des Darmes und des Rückengefäßes. Eine derartige Bildungsweise der genannten Muskulatur wurde von MICHEL beschrieben und erscheint mir äußerst wahrscheinlich, obgleich es mir nicht gelungen ist, sie durch unmittelbare Beobachtungen zu bestätigen. Aus diesen selben ektodermalen Elementen bildet sich die Dorsoventralmuskulatur der Borstensäcke, indem ein Teil derselben etwas vor dem Dissepiment und neben der Anlage der Borstendrüsen in die Leibeshöhle eintritt. Die Muskulatur der Rumpfdissepimente wird hauptsächlich aus Büscheln zusammengesetzt, welche aus den Spalten der Seitenlinien (Fig. 22 *sm*)

und an den Seiten des ventralen Nervenstammes (*Bsm*) hervortreten. Die ersteren wachsen, indem sie von den Seiten der Leibeswand hervortreten, einander entgegen; nachdem sie an den Darm herangetreten sind, wachsen sie zum Teil an dessen äußere mesodermale Wand an, zum Teil biegen sie von oben und von unten um ihn herum, indem sie sich in eine obere und eine untere Hälfte teilen, welche sich auf der andern Seite des Darmes wiederum begegnen; auf diese Weise beschreiben sie eine Schlinge, welche den Darm fest umfaßt. Dabei bilden die Fasern dieser Büschel, indem sie zwischen den Darm nebst seinem Blutgefäßgeflecht und das Rückengefäß (*dv*) hereinwachsen, an dieser Stelle eine scharf ausgesprochene Grenze dieser Organe; außerdem ziehen die Schlingen infolge ihrer Kontraktion den Darm (*Iv*) stark zusammen, indem sie an dessen Oberfläche tiefe Einschnürungen gegenüber einem jeden Dissepiment hervorrufen; das Rückengefäß hingegen, welches von diesen Schlingen unberührt bleibt, behält auf seinem ganzen Verlauf ein gleichförmiges Lumen. Das ventrale Büschelpaar (*Bms*) zerteilt sich, indem es aus der Leibeswand neben dem Nervenstamm hervortritt, fächerförmig (*pm*) über das Dissepiment in der Richtung nach dem Darm; ein jedes Büschel wächst mit seinem äußeren Teil fast vertikal nach oben, biegt sodann, sowie es den Darm erreicht hat, längs dessen Seitenwand nach seiner Dorsalfläche um, wächst zwischen dieser und dem Rückengefäß hindurch nach der gegenüberliegenden Seite, biegt längs der Seitenwand des Gefäßes nach oben um und verläuft nach der dorsalen Leibeswand, an deren Muskulatur es sich befestigt; der innere Teil des Büschels verläuft unmittelbar unter dem Darm längs dem Rande des dissepimentalen Peritoneums, welcher nach dem Zwischenraum zwischen den Cölomsäcken hin verläuft; nachdem er zwischen Darm und Bauchgefäß (*vv*) hindurchgetreten ist, vereinigt sich dieser Teil mit dem entsprechenden Teil des andern Büschels zu einem breiten Bogen (*pm*).

Aus dem muskulösen Abschnitt der Keimzone bilden sich demnach, abgesehen von den Retraktoren der Borsten, auch noch die queren Muskelbalken der Dissepimente, welche in engster Weise mit unter dem Ektoderm liegenden, ein jedes Dissepiment umgebenden besonderen Ringmuskeln verbunden sind; letztere unterscheiden sich durch ihren Tonus von den übrigen Ringmuskeln, welche einen andern Ursprung haben, wodurch am Körper des Wurmes, gegenüber den Dissepimenten kleine Einschnürungen entstehen, welche die äußerliche Ringelung des Wurmes bedingen. Außerdem unterscheidet

sich der Dissepimentmuskel von den übrigen Ringmuskeln dadurch, daß in seinem ganzen Verlauf längsgestreckte Kerne liegen, welche sich gegenüber der Seitenlinie und der Linie der Borstentaschen zu kleinen Häufchen ansammeln, ebenso wie dies bei den Seitennerven der Fall ist, welche mit ihnen einen gemeinsamen Ursprung aus den großen Keimzellen des Ektoderms haben.

Diese großen Zellen, welche ihrer Lage nach den embryonalen Teloblasten entsprechen, differenzieren sich demnach in nervöse und muskulöse Elemente, von welchen erstere in den Bauchstamm übergehen, indem sie im Ektoderm einige Seitenäste des Stammes bilden, letztere dagegen besonderen Ringmuskeln und der daraus entspringenden dorsoventralen Muskulatur der Dissepimente und einigen andern Organen den Ursprung geben.

Unter den Autoren, welche sich mit der Untersuchung der Regenerationserscheinungen bei den Oligochäten beschäftigt haben, weisen RANDOLPH, MICHEL und MAKAROFF auf die Existenz eines besonderen primären Mesoderms oder Mesenchyms hin. RANDOLPH und MAKAROFF betrachten als Zellen des primären Mesoderms jene kleinen, unter anderm zum Aufbau der Gefäßwandungen dienenden Elemente der dorsalen Leibeshöhlenhälfte des regenerierenden Körperendes; aus diesen selben Zellen entsteht nach Ansicht der genannten Autoren auch die Ringmuskulatur der Körperwand. Da jedoch die jungen Elemente dieser letzteren sich nach Größe, Färbbarkeit und Bau scharf von den dorsalen Elementen unterscheiden, worauf auch MAKAROFF selbst hinweist, so erscheint mir eine derartige Voraussetzung äußerst unwahrscheinlich.

Meine eignen Untersuchungen führten nicht zur Lösung der Frage über den Ursprung der Ringmuskulatur der Leibeswand. Die ersten Ringmuskelelemente erscheinen bereits in der noch sehr jungen Regenerationsknospe, und beginnen in dem normalerweise wachsenden Regenerat, wie dies auch RANDOLPH nachwies, sehr weit hinten, annähernd an der Stelle, wo die erste differenzierende Teilung der Neoblasten vor sich geht (bei *Rhynchelmis* reichen sie bis zur Analöffnung selbst). In dem Hinterende sind die Muskelfasern in einer gleichmäßigen, spärlichen, hauptsächlich die Bauchwand einnehmenden Schicht angeordnet; sobald die unter ihnen liegenden Anlagen des ventralen Nervenstammes sich zu entwickeln beginnen, und letzterer mit seiner ganzen Masse anfängt sich über das Niveau des Ektoderms zu erheben, dehnt derselbe gleichzeitig auch diese Ringfasern aus, welche dabei teilweise in die Masse der Spinalganglien

eindringen, bei der weiteren Entwicklung des Stammes jedoch von dessen Oberfläche verschwinden. Weiter vorn umgehen die Ringmuskeln den Bauchstamm schon von unten her, wobei ihre Kerne nicht mehr wie früher in der Nähe der ventralen Borstentaschen liegen (Fig. 5 *rm*), sondern kleine laterale Anhäufungen bilden, welche durch die Ausbreitung der Längsmuskulatur in die Seitenlinie gedrängt werden (Fig. 6 *sl*); es ist hierbei sehr schwer zu entscheiden, ob diese Anhäufungen aus Kernen der oben beschriebenen Ringmuskeln bestehen, welche sich hierher verlagert haben, und aus deren Vermehrung die zur Bildung der kompakten Muskelschicht des wachsenden Segments notwendige Menge von Ringmuskelfasern resultierte, oder aber ob diese Zellen aus der anliegenden Mesodermis, d. h. aus der Wand des Cölomsackes, neu entstehen; einige meiner Beobachtungen sprechen zu Gunsten der letzteren Meinung.

Von einigen Autoren, welche die Embryonalentwicklung der Polychäten (E. MEYER) und von *Lumbriculus* (BERGH, VEJDOVSKÝ) untersucht haben, wird die Entstehung der Ringmuskulatur aus dem Ektoderm und unabhängig von den Mesodermstreifen beschrieben; dies tritt in keiner Weise der Möglichkeit einer Auffassung entgegen, wonach bei *Lumbriculus* und vielen andern Limicolen, welche Seitenlinien besitzen, die Ringmuskulatur der Seitenwand auf Kosten der Elemente des somatischen Blattes der Cölomsäcke entstehen könnte, indem sich die Ringmuskeln dieser Würmer ihrem Bau nach scharf von den gleichen Muskeln der Polychäten und Lumbriciden (und wahrscheinlich auch aller der Seitenlinien entbehrenden Oligochäten) unterscheiden, und sogar noch mehr an die Muskelzellen der Längsmuskulatur erinnern. Bei *Lumbricus* z. B. besteht die Ringmuskulatur der Leibeswand aus mehreren Schichten von Muskelzellen mit stark in der Richtung der Fasern ausgezogenen Kernen, welche auf der ganzen Ausdehnung einer jeden Schicht zerstreut liegen. Bei *Lumbriculus* dagegen finden wir eine Reihe von Ringmuskelbündeln, deren protoplasmatische und Kernbestandteile als Seitenlinie in die Leibeshöhle hereinragen; in dieser Form haben die Muskelzellen in der Tat viele Ähnlichkeit mit den Muskelzellen der längsgerichteten cölothelialen Muskulatur, welche sich im wesentlichen nur dadurch unterscheiden von ersteren, daß die Anhäufung der faserigen Substanz bei der Entwicklung ihren kontraktile Abschnitt nicht, wie bei den Ringmuskeln, zu einem cylindrischen Bündel verdickt, sondern denselben in vertikaler Richtung erweitert; infolgedessen erhält die Längsmuskelzelle, in Übereinstimmung mit der Beschreibung ROHDES, das

Aussehen eines vertikal gestellten Bandes, welches an seinem oberen Rande das Protoplasma und den Kern enthält.

Auf einen derartigen Bau der Ringmuskeln bei einigen Oligochäten, sowie auf die Bedeutung der zelligen Seitenlinie, wurde von HESSE hingewiesen, welcher dadurch die Hinfälligkeit der mehr verbreiteten Auffassung SEMPER, BÜLOW'S und VEJDOVSKÝ'S nachwies, welche die Seitenlinie als einen besonderen Nervenstrang auffassen, der nach SEMPER der Seitenlinie bei den Fischen entspricht. Die Zugehörigkeit der Elemente der Seitenlinie zu den kernlosen Ringmuskelfasern tritt auf einigen jungen Stadien in der Entwicklung der Muskulatur besonders deutlich zu Tage, wenn sie von den Längsmuskeln noch nicht allzusehr zusammengedrückt sind; hier kann man den Zusammenhang des Protoplasmas dieser Zellanhäufungen mit den Fasern unmittelbar beobachten (Fig. 6 *sl*). Dasselbe kann man auch an Objekten sehen, welche *intra vitam* mit Methylenblau (nach EHR- LICH, stark mit Wasser verdünnt) gefärbt wurden; hier bemerkt man eine Reihe dunkelgefärbter kernloser Ringmuskelfasern, welche in engem Zusammenhang mit den gleichfarbigen, birnförmigen, im Niveau der Seitenlinie in Gestalt einer regelmäßigen Reihe in die Leibeshöhle vorspringenden Kernen stehen.

c. Der Darmkanal und die Analöffnung.

Sehr häufig werden die durchschnittenen Ränder des Darmkanals durch eine zirkuläre Kontraktion der Körperwand zusammengepreßt und verwachsen bei der Wundheilung unmittelbar mit den Rändern der Epidermis, so daß das Flimmerepithel des Darmes mit seinem hinteren Rand die Analöffnung bildet. In den typischen Fällen wird jedoch gewöhnlich sein Ende von der neuen Epidermis umwachsen, wobei in den späteren Stadien der Regeneration ein Durchbruch nach außen erfolgt. Das durchschnittene Darmende legt sich hierbei mehr oder weniger dicht dem Ende der Knospenwand an, und wächst selber, beim Auswachsen der letzteren infolge einer weiteren Entwicklung neuer Epidermis, dank einer lebhafteren Vermehrung seiner Elemente; in einem gewissen Entwicklungsstadium der Epidermis bildet der dorsale Teil derselben gegen das Darmende hin eine kleine Einstülpung, deren Boden nach einiger Zeit in die Darmhöhle durchbricht, infolgedessen am Hinterende des Darmes ein lippenartiger Saum aus ektodermalen Zellen gebildet wird, welcher als Anus fungiert (Fig. 11 *a*).

Die Verlängerung des neuen Darmteils wird im Verlauf des

weiteren Auswachsens des Regenerats ausschließlich durch eine Vermehrung der Zellen des alten entodermalen Epithels bedingt, wovon die zahlreichen Mitosen Zeugnis ablegen, welche nicht nur in dem, den neuen Segmenten angehörenden Teil des Darmes, sondern auch in dem Darm von zwei bis drei alten, dem Regenerat benachbarten Segmenten angetroffen werden. Im Beginn der Regeneration ist in dem Endteil des wachsenden entodermalen Epithels häufig auch eine direkte Zellteilung zu erkennen. Je mehr der Darm auswächst, desto seltener werden die Teilungsfiguren, im hinteren Ende desselben hört die Zellvermehrung augenscheinlich vollkommen auf; die Wandungen des Darmes sind hier recht dünn, besonders unmittelbar an der Analöffnung, woselbst sie nur aus einer Reihe Epithelzellen bestehen.

Wie aus den Literaturangaben über die Regeneration des Darmes geschlossen werden kann, kommt eine derartige typische Bildung des Proktodäums durchaus nicht allen Oligochäten zu; die Bildung der Analöffnung erfolgt bei vielen derselben ausschließlich durch eine direkte Verwachsung der durchschnittenen Darmränder mit der Epidermis. Auf diese Weise wird der Anus nach RIVEL bei *Nais*, *Allobophora* und *Lumbricus*, nach BOCK bei *Chaetogaster* gebildet; dasselbe Verhalten beschreibt F. WAGNER auch bei *Lumbriculus*, doch wiegt, wie bereits erwähnt, bei letzterem das typische Verhalten, d. h. der der embryonalen Bildung entsprechende Darmdurchbruch durch die ektodermale Einstülpung nach außen hin, vor, wie ihn auch RANDOLPH beschreibt. HAASE konstatiert bei *Tubifex* desgleichen eine direkte Verwachsung des Darmes mit den perianalen Epidermisrändern; bei dem weiteren Auswachsen des sich regenerierenden Stückes wird jedoch die perianale Epidermis hinter dem Darm in die Leibeshöhle hineingezogen, so daß die Analöffnung vollkommen derjenigen entspricht, welche sich bei einer Einstülpung des Proktodäums bildet.

MICHEL hat desgleichen die direkte Verwachsung der Epidermisränder mit dem Darm beobachtet, die auf diese Weise gebildete Ausführöffnung hält er jedoch nicht für die endgültige Analöffnung; beim weiteren Auswachsen des Regenerats entsteht der Darm der neuen Segmente aus der hinteren »indifferenten« Wand des ektodermalen Epithels, dessen Elemente teilweise das neue Ektoderm, teilweise das neue Entoderm bilden, eine derartige Differenzierung der Schichten erfolgt im Gebiet der Analöffnung. Die in der Mehrzahl der Fälle auf sämtlichen Stadien deutlich ausgeprägte Scheidung beider Epithelien, andererseits die stark erhöhte Vermehrungsintensität der Elemente des Darmkanals selber, besonders zu Beginn der Regeneration, weisen

jedoch auf die vollkommen selbständige Regeneration des letzteren hin und widersprechen durchaus den Erklärungen des genannten Autors, sowie den Schlüssen von HEРKE, der die Bildung des neuen Darmes aus einer ektodermalen Zellschnur beschreibt; die Zellen sollen dabei in die Leibeshöhle auswandern und sich von der hinteren, dorsalen Epidermiswand zum alten Darm hin begeben.

Ein charakteristisches Zeugnis für die selbständige Regeneration des Darmes gibt ein von mir beobachteter Fall der Regeneration eines Stückes bei einem geschlechtsreifen *Lumbriculus*. Am hinteren Ende dieses Stückes erfolgten im Verlaufe von zehn Tagen in dem die Wunde bei der Heilung umwachsenden Epithel keine der gewöhnlichen Veränderungen, welche sonst zur Bildung eines neuen Epithels führen, ungeachtet dessen, daß am Vorderende sich die Kopfsegmente im Verlaufe dieser Zeit zweimal regenerierten; das Hinterende des Darmes war jedoch in dieser Zeit weiter gewachsen, obgleich eine Regeneration des Ektoderms nicht vor sich ging, infolgedessen das Gewebe des ersteren fast den ganzen Zwischenraum zwischen der Endwand und dem nächstgelegenen Dissepiment ausfüllte; in diesem Gewebe war eine große Zahl von Mitosen, als Beweis für das weitere Wachsen desselben, zu erkennen.

3. Regeneration der Gewebe in den Kopfsegmenten.

a. Nervensystem.

Die Zellen der Epidermis, welche die Wunde am vorderen Ende des sich regenerierenden Stückes bedeckt, verändern sich während ihrer Entwicklung in genau derselben Weise, wie in der Keim-epidermis des Hinterendes und bilden große Bildungselemente des Ektoderms, die frei unter dem neuen Epithel sich anordnen. Die Folge der Bildung dieser subepithelialen Elemente in den verschiedenen Abschnitten der Kopfkappe unterscheidet sich jedoch wesentlich von derjenigen in der Schwanzkappe, wodurch sich die andersartige Anordnung derselben in der Wand der weiter entwickelten Kopfkappe und einige andre Besonderheiten erklären. Die Absonderung der freien Ektodermzellen aus dem Epithel erfolgt hier nicht von den alten Segmenten aus gegen das Ende des Regenerats hin, wie beim Auswachsen neuer Segmente am Hinterende des Stückes, sondern vom Gipfel der Kappe nach den alten Segmenten hin, d. h. parallel der Wachstumsrichtung am Hinterende, jedoch entgegengesetzt in Bezug auf die alten Elemente.

Die freien Ektodermzellen, welche auf dem Gipfel und auf der vorderen Wand der Kopfkappe abgesondert sind, erreichen nie

eine derartige Größe, wie diejenigen, welche sich auf der ventralen Seite derselben bilden. Die Absonderung und Bildung dieser kleineren, freien Elemente der vorderen Wand geht in folgender Weise vor sich.

Zunächst lösen sich die Epithelzellen auf dem höchsten Punkt der Konvexität der vorderen Wand und die ihnen benachbarten seitlich gelagerten ab, sowie die etwas dorsalwärts von ihnen gelegenen Zellen (Fig. 12). Nachdem sich diese Zellen unter das Epithel gesenkt haben, beginnen sie in den Hohlraum der Kappe einzudringen (Fig. 13 *osg*); da dieses Eindringen nicht überall wo sich die freien Elemente bilden erfolgt, sondern nur in zwei bestimmten Gebieten, seitlich von dem höchsten Punkt der Konvexität (Fig. 13 *cg*), so^{*} bleiben die an der Konvexität selber sich absondernden Elemente einige Zeit unmittelbar unter dem Epithel und rücken, wie wohl gefolgert werden kann, an diese Gebiete heran. Nach dem Eintritt in den Hohlraum der Kappe begeben sich sämtliche Zellen schräg zu deren Rückenseite und bilden jederseits von dem Darm eine Anhäufung ektodermaler Elemente, welche die paarige Anlage des oberen Schlundganglions darstellen (Fig. 13 *osg*). Diese Anhäufungen liegen mit ihrem unteren Teil dem dorsalen Bogen des Faserringes an, welcher durch die aus dem Vorderende des durchschnittenen Bauchstranges herauswachsenden Faserbündel gebildet wird. Zwei aus dem Bauchstrang in frühen Regenerationsstadien entstehende Faserbündel wachsen gleichzeitig mit der Entwicklung der Kappe in die Länge, wobei dieselben an der ventralen Seite der letzteren dicht nebeneinander gelagert sind (Figg. 13, 14, 15 und 20 *nf*); sobald sie jedoch die Vorderseite erreicht haben, gehen sie auseinander, umgeben seitlich den Darm, steigen zum oberen Teil der Kappe herauf und wenden sich daselbst plötzlich einander entgegen, worauf sich die Enden ihrer Fasern zu einem geschlossenen vertikalen Ring verflechten; der obere Bogen dieses Ringes liegt der Anlage des oberen Schlundganglions an, wodurch er in beträchtlichem Maße die Gestalt desselben im Verlauf seiner Entwicklung beeinflußt, indem er gleichsam das Skelett für die paarige Anhäufung ektodermaler Zellen darstellt.

Der Absonderungsprozeß der Epithelzellen auf der vorderen Wand der Kappe schreitet allmählich in der Richtung zu der Bauchwand fort, wobei auf dieser Strecke die Absonderung der subepithelialen Elemente nicht in der ganzen Breite der Wand, sondern hauptsächlich in den Seitenteilen derselben erfolgt. Infolgedessen entstehen hier zwei mehr oder weniger scharf abgegrenzte, seitliche, vertikale Reihen oder Schnüre von freien Zellen, deren Abspaltung vom Epithel in

der Richtung von oben nach unten vor sich geht, so daß die unteren Enden derselben mit dem Epithel der ventralen Kappenwand verschmelzen; die oberen, älteren Elemente dagegen treten sehr nahe an die Eintrittsstellen in die Leibeshöhle derjenigen ektodermalen Elemente heran, welche aus dem Gipfel der Kappe entstehen und die erwähnten Anlagen des oberen Schlundganglions bilden (Fig. 13 *ex*). Dieses Verhalten ist die Folge einer Berührung der Abspaltungsgebiete beider Epithelanlagen. Ein derartiger Zusammenhang der Anlage des oberen Schlundganglions mit dem Epithel der ventralen Wand vermittelt der seitlichen Zellstränge, aus denen späterhin der Nervenstamm entsteht, bewog HAASE und F. WAGNER den Schluß zu ziehen, daß das obere Schlundganglion sich aus dem Bauchepithel bildet, indem aus letzterem seitliche Zellstränge hervorstehen, welche sich zur dorsalen Seite begeben und die Elemente, welche sich später an den Enden in Gestalt zweier oberer Schlundganglien ansammeln. Die Unrichtigkeit dieser Meinung beweisen Längsschnitte früher Regenerationsstadien der Kopfkappe, auf denen klar die energische Tätigkeit der Epithelzellen ihrer vorderen Wand und das Verhalten der Gruppen und Reihen von freien Zellen, welche die Anlage des Schlundnervennetzes darstellen, zu der Wand ersichtlich ist; auf Querschnitten jedoch, auf welche sich die beiden genannten Autoren, wenigstens bei ihrer Beschreibung, berufen, ist die Beziehung dieser Gruppen zum Epithel natürlich nicht zu erkennen, sondern es ist nur der Zusammenhang der einzelnen Gruppen untereinander wahrnehmbar.

Die auf diese Weise aus dem Epithel entstandenen seitlichen subepithelialen Schnüre werden allmählich dichter und nehmen bestimmte regelmäßige Umrisse an, wobei sie sich auf den Seitenbogen des erwähnten Faserrings anordnen. Die Zellen der oberen, älteren Teile dieser Schnüre vermehren sich hierbei allmählich, beginnen sich zu verschieben und rücken in die Anlage des oberen Schlundganglions herein, wohin auch weiter unten gelegene Elemente eintreten, so daß schließlich der größere Teil dieser Zellen sich der Anlage des oberen Schlundganglions zugesellt; dieses nimmt in seiner endgültigen Form die Gestalt zweier großer birnförmiger Körper an, welche dem dorsalen Bogen des Faserrings anliegen und denselben teilweise umfassen (Figg. 19 und 20 *osg*); die unteren Zellen der Zellschnüre gesellen sich in Gestalt zweier seitlicher Zellhaufen dem zu dieser Zeit bereits angelegten vorderen Ganglion der Bauchkette zu, mit welchem zusammen sie das untere Schlundganglion des Schlundringes bilden (Fig. 14 *usg*). Die Zellen, welche sich von der vorderen epithelialen

Wand absondern und sich durch ihre verhältnismäßig geringe Größe auszeichnen, werden somit für die Bildung der Ganglien des Schlundringes aufgebraucht. Unter lebhafter Teilung differenzieren sie sich zu gangliösen Nervenzellen, welche Faserfortsätze bilden, die ihrerseits sich den Grundfasern der Bogen hinzugesellen, wodurch die letzteren sich allmählich bis zu dem Durchmesser des endgültigen Nervenringes verdicken. Mit der Entwicklung des Mundlappens rückt die vordere Wand von dem Schlundring nach vorn ab, bleibt jedoch mit den unteren Enden der oberen, birnförmigen Schlundganglien im Zusammenhang, d. h. mit denjenigen Stellen derselben, durch welche der Eintritt der epithelialen Elemente erfolgte, und zwar in Gestalt zweier sich vorn verästelnder Nervenstämmchen — der Tastnerven des Kopflappens.

In der ventralen Wand vermehren sich die losgelösten Epithelzellen viel später und vergrößern sich bis zum Umfang der subepithelialen Elemente in der ventralen Wand der Anlage der Rumpfsegmente (Figg. 13, 14 und 15 *nmz*). Diese subepithelialen Zellen in der ventralen Wand der Kopfkappe lösen sich jedoch nur in einer bestimmten Regenerationsperiode vom Epithel ab, wonach die Bildung derselben vollkommen aufhört, so daß die Menge dieser Zellen eine beschränkte ist, infolgedessen sie nur einer beschränkten metameren Reihe von Abkömmlingen den Ursprung geben; ferner ordnen sich hier die Keimzellen nicht in paarigen teloblastischen Reihen an, sondern bilden eine fast ununterbrochene subepitheliale Schicht, welche die gesamte ventrale Hälfte der ektodermalen Wand der Kopfkappe einnimmt; diese Schicht weist aber doch Spuren einer paarigen Anlage auf, wiewohl dieselben auch nicht immer deutlich erkennbar sind, und zwar ein Auseinanderweichen der Elemente längs der Mittellinie unter dem doppelten, aus dem alten Stamm auswachsenden Faserbündel (Fig. 15 *nmz*). Diese ektodermale Platte von Keimzellen trennt sich infolge des Weiterwachsens des Kopfregenerats in einige (gewöhnlich sieben) metamere Zonen, welche, ihren Abkömmlingen nach den Neuromskelzonen der jungen Rumpfsegmente vollkommen gleich sind, ihrem Aussehen nach sich jedoch, durch Unterschiede in der Bildung, einigermaßen von diesen unterscheiden; indem diese Zellen sich vermehren und differenzieren, bilden sie ebenso wie in den Rumpfsegmenten den Bauchnervenstrang mit sieben Paaren Spinalganglien und deren Seitennerven, sowie die Muskulatur der Dissepimente; in den Seitennerven bleiben gegenüber den Spalten der Borstensäcke und der Seitenlinie kleine Anhäufungen von Nervenzellen nach, genau ebenso wie in den Seitennerven der Rumpfsegmente.

Die Nerven Elemente der Neuromuskelzonen dringen zur Mittellinie der Bauchwand vor und ragen mit ihrer Masse in die Leibeshöhle hinein (Fig. 16 Bs), wobei sie zugleich das doppelte Bündel der Faserfortsätze des alten Bauchstranges seitlich umfassen, sowie bei ihrer allmählichen Entwicklung ihre Fasern demselben hinzugesellen, infolgedessen dieses ursprünglich an der Wurzel breite und sich nach vorn verengende Bündel allmählich überall von gleicher Dicke erscheint, wobei sein Durchmesser etwas an Größe zunimmt.

Das Grundfaserbündel des Kopfbauchstammes besteht aus zwei symmetrischen Nervenfaserbündeln, welche von beiden Hälften der Fasersubstanz des Rumpfbauchstammes abgehen, sowie aus einer Längsreihe runder Neurogliazellen (Figg. 14 und 15 *nglx*), welche aus der (direkten) Teilung alter Zellen oder durch eine Verschiebung dieser hervorgegangen sind; diese Zellreihe ist zwischen den Faserbündeln gelagert, ihre Zellen entsenden vertikale Fortsätze und diese teilen, da die Zellen an der untern Seite der Bündel gelagert sind, dieselben von der untern Seite gegen die Rückenseite hin ab (Fig. 15); die untern unmittelbar dem alten Bauchstamm anliegenden Neurogliazellen beteiligen sich in Anbetracht der Verlaufsrichtung ihrer Fasern an der Bildung der Wandungen der spinalen Längsgänge (von VEJDOVSKÝ beschrieben) in dem Faserteil des Bauchstranges; in den Rumpfsegmenten sind deren je drei, in den Kopfsegmenten jedoch nur je einer vorhanden; in den Kopfsegmenten ist es sichtbar, daß diese Neurogliafasern sich sogar durch ihre Färbung von den kompakten Nervenfaserbündeln unterscheiden und von diesen abgesondert sind; letztere gehen unmittelbar in die Fasersubstanz des alten Bauchstammes über, woraus der Schluß gezogen werden kann, daß die Beteiligung der Nervenketten der Rumpfsegmente an der Bildung der neuen Nervenketten im Kopfe sich nicht nur auf ein Auswachsen von den Neurogliafasern nach vorn und auf ein Vorrücken ihrer Kerne beschränkt, wie E. SCHULTZ es annimmt, sondern daß sie auch von sich aus Nervenfaserbündel in die Kopfsegmente entsendet, wie es HESCHELER beschrieben hat.

Meine Befunde über die Bildung des oberen Schlundganglions stimmen fast vollkommen mit den Beobachtungen HESCHELERS bei der Regeneration dieses Gebildes bei *Lumbricus* überein; dieser Forscher beobachtete eine Wanderung der Epithelzellen der vorderen Wand des Regenerats gegen die Faserfortsätze des alten Bauchstranges hin, wobei sie sich an deren Enden zu der Anlage des oberen Schlundganglions anhäufen; HESCHELER beschreibt in den Bündeln

dieser Fortsätze Ganglienzellen; daß dieselben jedoch keine wahren Nervenzellen, sondern besondere Neurogliastützzellen sind, ist bereits daraus ersichtlich, daß sie sich intensiver als die ersteren färben, kleiner und in der Mehrzahl der Fälle rund sind, während die Nervenzellen gewöhnlich ausgezogen und an einem Ende verjüngt erscheinen; an diesen Merkmalen lassen sie sich auch in den benachbarten Abschnitten des alten Bauchstammes erkennen.

Nach den Beobachtungen HESCHELERS und den meinigen entstehen somit die oberen Schlundganglien selbständig aus Epithelzellen der vorderen Wand; diese lösen sich auch an der Kuppe der Konvexität von letzterer ab, so daß die Anlage des Ganglions in den frühen Stadien nicht als eine streng paarige bezeichnet werden kann; in den späteren Stadien, wenn die Zellen in die Leibeshöhle eindringen, nimmt die Anlage das Aussehen einer paarigen, durchaus abgeordneten Verdickung an; diese Entstehungsweise des oberen Schlundganglions ist in einem gewissen Maße der von KLEINENBERG bei der embryonalen Entwicklung von *Lopadorhynchus* beschriebenen Keimanlage des oberen Schlundganglions aus einem unpaaren provisorischen Sinnesorgan der Scheitelplatte analog.

Andre, die Regeneration des oberen Schlundganglions berücksichtigende Forscher erkennen alle, obgleich sie seine Bildung anders beschreiben, die selbständige Entstehung desselben an, was nur HAASE und F. WAGNER bestreiten. HEPKE beschreibt seine Anlage als zwei Anhäufungen ektodermaler Zellen, welche etwas dorsal aus der Leibeshöhle in die Leibeshöhle hineinwachsen und nach unten ein paar Zellstränge abgeben; aus letzteren entstehen späterhin die Mundkommisuren. Einen besonders charakteristischen und überzeugenden Beweis für die Unabhängigkeit des oberen Schlundganglions von dem Bauchstrang liefert wie seine Regeneration, so auch seine Beschaffenheit bei den niederen Oligochäten, bei *Aeolosoma* und *Ctenodrilus*, bei denen der zellige Bauchstrang sehr schwach ausgeprägt ist, während das obere Schlundganglion gut entwickelt ist und bei der Regeneration in Gestalt einer konvexen, paarigen Verdickung des Rückenepithels entsteht, mit welchem es bei *Aeolosoma* auch im erwachsenen Zustande in Zusammenhang bleibt; dieses Verhalten hat für *Ctenodrilus* KENNEL, für *Aeolosoma* VEJDOVSKÝ festgestellt.

Die Neubildung des oberen Schlundganglions ist bei der Knospung dadurch komplizierter, daß sich bei der Organanlage die vordere tätige Epithelwand nicht bildet; sämtliche sonst aus derselben hervorgehende Keinzellen dringen statt dessen durch die bereits

vorhandenen Spalten in der Muskulatur der Leibeswand in die Leibeshöhle (so durch die Borstensäckespalten, die Seitenlinienspalten und die Spalten des Bauchstranges). Auf diese Weise geht nach BOCK die Reparation des oberen Schlundganglions bei *Chaetogaster* vor sich, bei dem die Keimelemente durch die Spalten der ventralen Borstensäcke eindringen, sich alsdann mit den sich vermehrenden Zellen des alten Bauchstranges vereinigen und sich darauf nach der dorsalen Seite des Tieres in Gestalt zweier an den Enden kolbenförmig verdickter Stränge erstrecken; hierbei gesellen sich ihnen eine gewisse Menge in Teilung begriffener ektodermaler Zellen aus den Spalten der dorsalen Borstensäcke zu. Bei *Nais* und *Chaetogaster* erfolgt nach SEMPER das Eindringen ektodermaler Zellen für die Bildung der oberen Schlundganglienanlage durch die Spalten der dorsalen Borstensäcke; der größte Teil der Anlage entsteht jedoch aus einer Zellanhäufung der mesodermalen Kopfstreifen, deren Zellen, nach der Beschreibung von SEMPER ebenfalls aus den seitlichen Leibesspalten eindringen; der ektodermale Teil der Anlage entspricht nach diesem Autor der Sinnesplatte, welche zum Teil wenigstens aus der Scheitelplatte der Anneliden entsteht, der mesodermale Teil stellt wahrscheinlich das Analogon der Spinalganglien dar.

Die Anlage des Bauchstammes der Kopfsegmente bei der Regeneration oder Knospung derselben wird von den meisten Autoren als eine Verdickung des ventralen Ektoderms beschrieben, so von BOCK bei *Chaetogaster*, von HAASE bei *Tubifex* und von F. WAGNER bei *Lumbriculus*. Nach BOCK beteiligen sich hierbei an der Bildung des neuen Stammes recht energisch auch die Zellen und Fasern des alten Stammes, indem dieselben nach vorn vorrücken; WAGNER und HAASE stellen jedoch seine Beteiligung vollkommen in Abrede und halten das Auftreten alter Fasern hierselbst für eine zufällige Erscheinung; gegen diese Ansicht spricht jedoch das beständige Vorhandensein dieser Fasern in der vorderen Knospe von den frühesten Regenerationsstadien an, die allmähliche Verdickung ihres Bündels mit dem Auswachsen des Regenerats, was nicht auf eine Tätigkeit der neuen Nervenzellen bezogen werden kann, da diese sich verhältnismäßig spät differenzieren, und schließlich der Bau selbst dieser Bündel.

Anders beschreiben die Bildung des Kopfbauchstammes SEMPER und HEPKE bei *Nais*. SEMPER sah bei der Knospung dieses Wurmes (wie auch bei *Chaetogaster*) keine neurale Ektodermverdickung und war der Meinung, daß die Nervenketten im Kopf durch ein Auswachsen

des Achsenteils des alten Bauchstranges entstehe, welchem sich späterhin paarige Spinalganglien aus den Mesodermstreifen hinzugesellen; letzteres hält er jedoch nur für sehr wahrscheinlich, denn »die Ähnlichkeit der verschiedenen Zellen in der jungen Kopfzone ist so groß und sie sind so ganz ohne alle Grenzlinien aneinander gepackt, daß ich es aufgeben muß, hier auch nur eine hypothetische Meinung durch Deutung von Beobachtungen zu gestatten«. HEPKE kommt bei der Untersuchung der Regeneration von *Nais* zu einem entgegengesetzten Schluß; nach seiner Meinung entsteht der Nervenstamm des Kopfes ausschließlich aus dem Ektoderm, sogar ohne jegliche Beteiligung des alten Bauchstammes. Die Beteiligung des letzteren stellt er aus dem Grunde in Abrede, weil, worauf bereits SEMPER hingewiesen hat, seine Nervenzellen lange vor der vollständigen Ausbildung des Segments aufhören sich zu vermehren, so daß beim weiteren Auswachsen die stark vorgewölbten, spinalen Anhäufungen sich beträchtlich in die Länge ausziehen und im Querdurchmesser verdünnen, aus welchem Grunde sie sich bei der Regeneration auch nicht vermehren können; diese Ansicht besteht jedoch nur hinsichtlich des zelligen Anteils des Nervenstammes zu Recht und hat keine Gültigkeit für die Nervenfasern und die Neuroglia, welche in das vordere Regenerat auf dem oben beschriebenen Wege eindringen. Die Bildung des Bauchstammes geht nach HEPKE folgendermaßen vor sich: aus der vorderen Wand des Ektodermepithels etwas unterhalb der neuen Schlundanlage beginnen einzelne Zellen desselben in die Leibeshöhle einzuwandern, wobei sie »das Bestreben haben, eine ganz bestimmte Richtung einzuschlagen«, nämlich zum Vorderende des alten Bauchstranges, und ordnen sich zwischen ihm und der vorderen Wand zu einem kompakten Strang an, welcher den jungen Nervenstamm darstellt; wenn die Bildung desselben dermaßen erfolgt, so müssen diejenigen Zellen des Stranges, welche näher zum alten Bauchstamm gelegen sind, sich somit früher vom Epithel abgelöst haben, sich auch früher differenzieren als die übrigen, während in der Tat das umgekehrte Verhalten beobachtet wird — die Differenzierung erfolgt von der Vorderwand aus zum alten Bauchstamm hin.

b. Mesodermale Gebilde.

Mit Ausnahme der Muskeln, welche zusammen mit dem Bauchstrang aus dem Ektoderm entstehen und somit das primäre, demjenigen der Rumpfsegmente analoge, Mesoderm der Kopfsegmente darstellen, gehen sämtliche übrige Mesodermgebilde aus Elementen

hervor, welche hierher aus dem Mesoderm der benachbarten Rumpfsegmente eindringen und ihrer Entstehung sowie ihren Abkömmlingen nach den Elementen des sekundären Cölomesoderms entsprechen; zwischen denselben werden ebensolche Amöbocyten angetroffen, wie diejenigen, welche in den Rumpfsegmenten die Auskleidung der Blutgefäße bilden; die letzteren bilden sie auch in den Kopfsegmenten.

α. Elemente des sekundären Mesoderms.

Das Eindringen der mesodermalen Elemente aus der Längsmuskulatur der Körperwand in das Kopfregerat beginnt in sehr frühen Stadien der Regeneration der vorderen Segmente und erfolgt vollkommen selbständig und ungleichmäßig, so daß auf einem und demselben Stadium der Regeneration die Zahl der Mesodermzellen in der Knospe bald kleiner, bald größer sein kann. Die Anhäufung der Mesodermelemente im Hohlraum der Regenerationsknospe erfolgt folgendermaßen:

Vor allem wachsen längs der ganzen Peripherie der durchschnittenen Längsmuskelschicht von den Muskelzellen einzelne Muskelfasern in die vordere Kappe hinein; mit dem Auswachsen dieser letzteren verlängern sie sich und stellen die ersten Fasern der Längsmuskulatur der neuen Kopfsegmente dar (Figg. 16, 18, 19 *mf*). Bald nach der Amputation machen sich auch in den Zellen der Längsmuskulatur des Wurmstückes, sogar in den von dem Vorderende entfernten Zellen, Veränderungen bemerklich; der Plasmateil und der Kernteil von einigen Muskelzellen beginnen sich von ihrer kontraktilen Substanz abzulösen und sich in der Leibeshöhle frei zu bewegen. Diese Fähigkeit der Myoblasten der Längsmuskulatur, sich von ihrer kontraktilen Substanz loszulösen, ist diesen Muskelzellen in sehr hohem Maße eigen und es genügt eine geringe Verletzung der Längsmuskulatur, daß neben dieser Stelle einige Zeit darauf in den Muskelzellen der Plasmateil, welcher nach dem Faserteil ausgestreckt ist, sich um den Kern zusammenzieht und vom verletzten Faserteile sich loszureißen beginnt; bei vollkommener Zerschneidung des Wurmes jedoch wird eine sehr große Anzahl solcher Muskelzellen frei und wandert in das vordere Regenerat hinüber; dabei nehmen Plasma und Kern etwas an Umfang zu und im Kern wird der Nucleolus abgestoßen; eine derartige freigewordene Muskelzelle beginnt alsbald sich durch direkte Teilung zu vermehren (Figg. 17 und 19 *mx*).

Nachdem die Muskelzellen in das Kopfregerat eingetreten sind, ordnen sie sich längs der Körperwand an und bilden, ebenso wie einige

von den Zellen, welche den Darm umgeben, späterhin von neuem ihre kontraktile Substanz; sie bilden zusammen mit den Muskelfasern, welche von der anliegenden Längsmuskulatur unmittelbar in das Kopfregerat eingewachsen sind, die gesamte Längsmuskulatur des Darmes und der Leibeswand der Kopfsegmente, möglicherweise jedoch auch die Ringmuskulatur der letzteren. Da das Einwachsen und Vorrücken dieser Muskelemente unmittelbar von der alten Muskulatur ausgeht, so erscheinen die neuen Längsfasern in einer bestimmten Entfernung von dem alten Gewebe fast gleichzeitig an dem gesamten Umfang des Kopfsegments, nicht aber in bestimmten Gruppen (»Muskelplatte« SEMPERs), wie bei der Bildung der Längsfasern in den Rumpfsegmenten, wenn sich dieselben allmählich in den Wandungen der Cölomsäcke differenzieren; aus demselben Grunde bleiben in der Richtung der Spalten der alten Rumpflängsmuskulatur, welche den Reihen der Borstensäcke und den Seitenlinien entsprechen, auch in den Kopfsegmenten kleine Lücken nach, in denen Haufen junger Elemente der zukünftigen Seitenlinie liegen (Fig. 16 *sl*) und in welche später die Borstensäcke aus dem Ektoderm sich hineinwölben.

Die Zahl der freien Zellen, welche aus der anliegenden Schicht der cölomatischen Längsmuskulatur in das vordere Regenerat hinaus-kriechen, ist ziemlich beträchtlich, doch haben sie alle vollkommen denselben Bau des Plasmas und des Kerns, wie er oben beschrieben wurde und sich durch das Vorhandensein mehrerer Kernkörperchen im Kerne auszeichnete, sowie fast die gleiche Größe; deswegen ist es sehr schwer festzustellen, ob in den Bestand dieser Zellen ausschließlich freigewordene Muskelzellen treten oder ob sich zu ihnen Leukocyten der Körperhöhle oder abgelöste Zellen des Peritoneums gesellen, die sich bei der Fortbewegung zum Zwecke der Regeneration in ähnlicher Weise verändern und den Muskelzellen ganz ähnlich werden; wenn sie ins Regenerat gelangen, können sie als Material für die Wiederherstellung mesodermaler bindegeweblicher Elemente der Kopfsegmente dienen; dieses aber macht die Annahme einer Anteilnahme der Leukocyten oder Peritonealzellen um so wahrscheinlicher, als es schwer ist, anzunehmen, daß die Zellen eines so differenzierten Gewebes, wie es das Muskelgewebe ist, alle neuen Mesodermbildungen der Kopfsegmente bilden können. Zu Gunsten der Anteilnahme der Peritonealzellen und der Leukocyten an der Bildung des Mesoderms sprechen auch einige meiner Präparate; leider sind aber diese Bilder nicht überzeugend genug und geben

keine deutliche Vorstellung über den Gang der Verwandlung an diesen Zellen.

Die frei aus der anliegenden Längsmuskelschicht heraustretenden Zellen vergrößern allmählich die Masse des Mesoderms im wachsenden Kopfgenerat; gleichzeitig wird das Mesoderm jedoch um einiges ausgedehnt, so daß sich in ihm Hohlräume oder Lakunen bilden, die sich mit Blut füllen (Figg. 14, 15, 19 *vl*); die unregelmäßig zerstreuten Lakunen teilen die Mesodermmasse in zwei Teile: einen, welcher der Leibeswand, und einen zweiten, welcher dem Darm anliegt; beide sind miteinander durch Balken und Brücken verschiedener Dicke und Breite verbunden (Figg. 14, 15, 18, 19). Indem zu der Mesodermmasse des Darmes und derjenigen der Leibeswand neue mesodermale Elemente hinzukommen und die bereits vorhandenen sich vermehren, verbreitern sich beide in der Richtung zueinander, die sie verbindenden Balken verdicken sich und ordnen sich in mehr bestimmter und regelmäßiger Weise an; diese Veränderungen bewirken eine Einengung der Blutlakunen zwischen den beiden Mesodermmassen, dieselben werden in geordnete Systeme verwandelt, welche späterhin zu Blutgefäßen werden; auf diese Weise bilden sich in der Anlage der Kopfsegmente zwei Systeme von Längslakunen, ein dorsales und ein ventrales und sechs Paar quere oder Ringlakunen. Die letzteren bilden das erste Anzeichen, möglicherweise auch den Grund der inneren Segmentation in der Anlage der Kopfsegmente (Fig. 20 *evl*).

Nach Anhäufung einer gewissen Menge von mesodermalen Elementen hört die Zufuhr neuer mesodermaler Elemente in das Kopfgenerat vollkommen auf; die weiteren Veränderungen dieses inneren Aufbaues erfolgen ausschließlich durch eine Vermehrung und Differenzierung der in demselben bereits vorhandenen Mesodermmasse.

Teilweise infolge einer Vermehrung der mesodermalen Zellen, wobei dieselben an Umfang abnehmen und sich ausdehnen, teilweise infolge des Auswachsens der gesamten Kopfanlage, und einer dadurch bestimmten Verengung der Blutlakunen, beginnen die Elemente in dem Darm- und dem somatischen Anteil des jungen Mesoderms auseinanderzuweichen, woher zwischen den seitlichen Blutröhren und dem Mesoderm des Darmes und der Leibeswand Lücken auftreten, die sich zu großen Hohlräumen — den sekundären Leibeshöhlen der Kopfsegmente — ausdehnen, welche voneinander durch feine bindegewebige Dissepimente getrennt werden; letztere entstehen auf die Weise, daß die Mesodermabschnitte, welche die benachbarten queren Systeme der Blutlakunen trennen, nachdem sie sich

von den Blutröhren abgespaltet haben, immer weiter von demselben weg vorrücken, so daß die dicken Scheidewände sich allmählich zu dünnen vertikalen Membranen abplatteten, wobei dieselben das Mesoderm des Darmes mit dem der Leibeswand verbinden. Die Zahl und das Auftreten der Hohlräume der Kopfsegmente ist somit von dem Auftreten und der Anordnung der Ringgefäße bedingt (Fig. 20 *Dp*).

Aus den Mesodermelementen der gemeinsamen Anlage in den Kopfsegmenten entstehen: die Längsmuskulatur und augenscheinlich auch die Ringmuskulatur der Leibeswand, die Längsmuskulatur des Darmes, verschiedene bindegewebige Auskleidungen der Organe, wie das Neurilemm, die innere Auskleidung des Mundlappens u. a. Sie können weder die Nephridien auf den Dissepimentscheidewänden, noch die Chloragogenbekleidung auf den Blutgefäßen bilden. Wie bereits RANDOLPH angibt, sind in den vorderen Segmenten keine Neoblasten vorhanden; zufällig in die Höhle des Kopfregenerats gelangte Neoblasten nehmen an der Regeneration des Mesoderms keinen Anteil; sie sind bis in die spätesten Stadien hinein in vollkommen unverändertem Zustand auf dem Darm an der Mundöffnung zu erkennen (Fig. 18 *N*).

β. Das Blutgefäßsystem.

Die kleinen Leukozyten — Bindegewebszellen — ordnen sich bei der Anhäufung der Mesodermelemente in der Anlage der Kopfsegmente vorwiegend an den Wänden der Blutlakunen an, woselbst sie bei der noch nicht vollständigen Differenzierung des übrigen Mesoderms leicht durch die dunkle Färbung ihrer Kerne unterschieden werden können; später bilden sie die Wand der aus den Lakunen hervorgehenden Blutgefäße.

Die Bildung der verschiedenen Blutgefäßstämme der Kopfsegmente geht folgendermaßen vor sich: In der oben angegebenen Weise entstehen in der allgemeinen Mesodermmasse Lakunen, welche sich von dem perivisceralen Sinus und den Gefäßen des benachbarten Rumpfsegments aus mit Blut füllen. Durch Vernichtung einiger Scheidewände und Verschmelzung sowie Verdickung anderer, werden die Lakunen in mehrere bestimmte, miteinander kommunizierende Systeme geordnet, in denen das Blut ununterbrochen zirkuliert; als Folge dieser Zirkulation, welche durch starke Stöße des kontraktiven Rückengefäßes der alten Segmente hervorgerufen wird, findet wahrscheinlich eine Zerreißen der die einzelnen Lakunen eines Systems voneinander

trennenden Balken und Scheidewände statt, wodurch die einzelnen Lakunensysteme die Gestalt eines ununterbrochenen, mit andern kommunizierenden Blutgefäßes erhalten. Auf diese Weise entsteht das Rückengefäß als Fortsetzung des Rückengefäßes der alten Segmente; ferner das Bauchgefäß, welches mit seinem Hinterende in das Bauchgefäß der alten Segmente übergeht, mit dem Vorderende jedoch, nach einer Auffaserung in kleinere, das obere Schlundganglion umfassende Blutröhrchen, sich mit dem Rückengefäß verbindet; endlich meist sechs Paar seitlicher Gefäße, welche in jedem Segment, mit Ausnahme des ersten, wo eine Achsenverbindung der Gefäße erfolgt, das Bauchgefäß mit dem Rückengefäß vereinigen; ein jedes dieser Seitengefäße zerfällt in der ventralen Körperhälfte in mehrere kleinere Gefäße, welche sich bald nicht weit vom Bauchgefäß von neuem zu einem Stamm vereinigen; dieses Verhalten ist augenscheinlich die Folge einer an dieser Stelle unvollständigen Verschmelzung der Lakunen eines jeden Quersystems.

Da die Bluthöhle von dem Darm durch mesodermale, dem letzteren dicht anliegende Massen geschieden ist, so bildet sich in den Kopfsegmenten kein perivisceraler Sinus.

Die Literaturangaben über die Frage der Blutgefäßbildung in den regenerierten Kopfsegmenten beschränken sich auf die Beobachtungen von RIEVEL, daß bei der Regeneration des Vorderendes von *Lumbricus* das Blutgefäßsystem in Gestalt zahlreicher Blutsinusse von verschiedener Form und Größe entsteht.

γ. Primäres Mesoderm.

Die Muskelelemente der Neuromuskelzonen des Kopfes kriechen in derselben Weise wie in den Rumpfsegmenten auf die bindegewebigen Dissepimente und bilden deren Muskulatur, sowie die Ringmuskeln auf dem Niveau der Dissepimente, wodurch eine äußere Gliederung der Kopfanlage in eine bestimmte Anzahl von Segmenten hervorgerufen wird; die Lagerung der Dissepimentmuskeln unterscheidet sich jedoch merklich von derjenigen der Muskelscheidewände des Rumpfes. In den hinteren Dissepimenten beschreiben die Muskelbündel, welche seitlich vom Bauchstrang von der Leibeswand abgehen, ähnlich wie in den Rumpfsegmenten (Fig. 22 *Bsm*), eine Schlinge um den Darm und umgeben denselben mit einem Muskelring, wodurch eine Einschnürung des Darmes entsteht. Die Muskulatur dieser Dissepimente unterscheidet sich von der des Rumpfes durch die fast vollkommene Abwesenheit von Bündeln, welche aus den Spalten der Seitenlinie und der

Borstensäcke austreten, durch die Mächtigkeit der beschriebenen ventralen Bündelpaare, sowie durch einige Abweichungen in der Anordnung desjenigen Anteils dieser Bündel, welcher unterhalb des Darmes gelegen ist. Zu derartigen Dissepimenten, welche sich einigermaßen durch den Bau ihrer Muskulatur unterscheiden und, ähnlich den Muskelscheidewänden des Rumpfes, Darmsphinkteren bilden, gehören die zwei oder drei hintersten; weiter nach vorn zu verteilen sich die Bündel anders, wobei der Darm sich frei ausdehnt und den »Schlundkopf« (SEMPER) bildet. Die Anordnung dieser Bündel läßt sich infolge ihrer Kompliziertheit und Mannigfaltigkeit schwer in das allgemeine Schema einreihen; charakteristisch ist hierbei die starke Entwicklung der aus den Spalten der Seitenlinien und der Borstensäcke austretenden Muskeln; außer den dorsoventralen Muskeln dieser letzteren, welche die Borstensäckchen jeder Seite verbinden, bilden sich hier noch Bündel, welche paarweise die ventralen Borstensäckchen, beide Seitenlinien miteinander, die Seitenlinie mit dem Bauchstrang und schließlich sämtliche Spalten mit der Darmwand verbinden. In den mesodermalen Teil dieser letzteren dringen diese Muskeln mit ihren Endfasern ein und liefern hier augenscheinlich die Dilatatorenmuskeln des Schlundes; in den vorderen Segmenten ziehen diese Bündel von den Dissepimenten sogar schräg zum Darm und fungieren als Retraktorenmuskeln des Schlundes; im ersten Segment bilden sich aus den Bündeln, welche etwas über der Seitenlinienspalte heraustreten, die Muskeln des oberen Schlundganglions.

Die Frage nach der Herkunft der mesodermalen Gebilde in den sich regenerierenden vorderen Segmenten lenkte viel weniger die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich, als die Frage nach der Regeneration des Mesoderms in den hinteren Segmenten, hauptsächlich wohl aus dem Grunde, weil der Regenerationsmodus derselben im vorderen Ende gewöhnlich demjenigen im hinteren Ende für ähnlich oder für vollkommen gleich gehalten wurde. Dieser Ansicht sind auch im wesentlichen diejenigen Autoren, welche die Bildung des Mesoderms in dem Vorderende beobachtet haben. So beschreibt SEMPER bei der Knospung von *Nais* das Auftreten von Mesodermstreifen in der Kopfzone der Knospung, welche den Mesodermstreifen der Kopfzone analog sind und ebenso wie diese aus dem Ektoderm infolge eines Austritts der Zellen desselben in die Zone der Knospung durch die Spalten der Längsmuskulatur entstehen, sich jedoch dadurch unterscheiden, daß sie den Darm rascher umwachsen und bei der Differenzierung weder

Nephridien noch gut entwickelte Dissepimente bilden. HEPKE gibt bei der Beschreibung der Regeneration am Vorder- und Hinterende von *Nais* ein ähnliches Schema sowohl für die Regeneration des Darmes, des Nervensystems und des Mesoderms im Hinter- und Vorderende, als auch für die Regeneration des Mesoderms des Kopfendes im Vergleich zu der Regeneration des Mesoderms im Hinterende; nach diesem Schema entstehen sämtliche angeführte Gebilde infolge einer Wanderung ektodermaler Zellen von der Kuppe des betreffenden Regenerats und durch Anordnung derselben zu bestimmten, sich differenzierenden Strängen. F. v. WAGNER läßt schließlich das Mesoderm des vorderen Regenerats von *Lumbriculus* aus einzelnen ektodermalen Zellen, welche hier und da in dessen Hohlraum einwandern, entstehen, und hält die aus demselben hervorgehenden Segmente für gewöhnliche Rumpfsegmente. Bei der selbständigen Anlage des Mesoderms im vorderen Regenerat, wie sie die genannten Autoren beschreiben, wird dieses Mesoderm demjenigen äquivalent, welches im hinteren Regenerat entsteht und das Mesoderm aller derjenigen Segmente darstellt, welche sich aus jenem beim regenerativen oder normalen Wachstum des ganzen Wurmes bilden. Daraus kann ein zweifacher Schluß gezogen werden: entweder ist die Mesodermanlage des vorderen Regenerats von anderer Beschaffenheit als die Mesodermanlage im hinteren Ende, wie dies SEMPER auch annimmt, welcher das in der vorderen Knospungszone entstehende Mesoderm für ein besonderes Mesoderm des segmentierten Kopfes hält, welches der mesodermalen Anlage im Kopf des Blutegelembryos analog ist; das Irrtümliche einer derartigen Verallgemeinerung der besonderen mesodermalen Kopfanlage von den Blutegeln auf die Chätopoden haben die späteren embryologischen Forschungen (KLEINENBERG, HATSCHKE u. a.) dargelegt; oder aber die vordere Mesodermanlage ist der hinteren vollkommen gleich, wobei jedoch die anatomischen Besonderheiten nicht in Rücksicht gezogen werden; dieser Ansicht sind HEPKE und F. v. WAGNER; die vordere Mesodermanlage stellt hierbei die Fortsetzung der Hauptmesodermstreifen dar, deren vorderer Abschnitt bei der Durchschneidung entfernt wurde; eine derartige Deutung der vorderen Segmente scheint mir jedoch wenig begründet zu sein, da bei der embryonalen Entwicklung dieser Würmer keinerlei Anzeichen einer Teilung der Mesodermstreifen in eine vordere und hintere Anlage vorhanden sind, wobei aus der vorderen eine bestimmte Zahl von Segmenten entsteht, aus dem hinteren dagegen sämtliche übrigen; die Mesodermstreifen des Embryos wachsen im Gegenteil stets nur vom Hinterende

aus, wobei sie eine Reihe von Cölomsäcken bilden, von denen der vorderste gleichzeitig auch der älteste ist, während bei einer selbständigen, auf dieselbe Weise wie im Hinterende vor sich gehenden Anlage des Mesoderms im sich regenerierenden Vorderende, einige vordere Rumpfsegmente ein besonderes System junger Somiten vor dem ältesten Somiten der normalen Mesodermstreifen darstellen würden; außerdem bliebe es unverständlich, weswegen für eine bestimmte Anzahl vorderer Rumpfsegmente besondere Mesodermanlagen vorhanden sein müßten, während sämtliche übrigen Segmente sowohl bei der Regeneration als auch beim normalen Wachstum am Hinterende alle in vollkommen gleicher Weise und dabei in derselben Reihenfolge wie beim embryonalen Wachstum entstehen. Auf Grund dieser Überlegungen und eigener Beobachtungen über *Lumbriculus* glaube ich, daß bei den Oligochäten das Cölomesoderm sich im vorderen Regenerat nicht wie in dem hinteren Regenerat neu anlegen kann, wie es SEMPER, HEPKE und WAGNER beschreiben, sondern auf anderm Wege entsteht. Was nun den Entstehungsprozeß selber betrifft, der von diesen Autoren verschieden beschrieben wird, so stimmt derselbe, wenigstens was die Regeneration bei *Nais* und *Lumbriculus* nach HEPKE und WAGNER betrifft, womit meine Befunde sehr gut verglichen werden können, mit den Bildern von dem inneren Aufbau des vorderen Regenerats, welche ich beobachten konnte, durchaus nicht überein.

Die von HEPKE beschriebenen Zellanhäufungen in der vorderen ektodermalen Wand, etwas oberhalb der Anlage des Bauchnervenstranges, können nicht die Bildungsanlage des Mesoderms darstellen, da die jüngsten nicht differenzierten Elemente derselben nicht neben diesen Anlagen liegen, sondern an dem entgegengesetzten Ende der Anlage der Kopfsegmente, d. h. neben den alten Geweben, was unter anderm auch den Beweis abgibt, daß aus diesen letzteren die mesodermalen Elemente der neuen Kopfsegmente hervorgehen; es ist möglich, daß HEPKE die Anlage des untern Schlundganglions, dessen Lage genau seiner Beschreibung entspricht, für die ektodermale Anlage des Mesoderms gehalten hat. Einen Eintritt einzelner ektodermaler Zellen in den Hohlraum des Regenerats, wie ihn v. WAGNER beschreibt, habe ich, mit Ausnahme des Eintritts von Elementen aus der vorderen Wand für die Bildung des Schlundrings, nicht beobachten können; es werden bisweilen einzelne mesodermale Zellen so gelagert angetroffen, als wollten sie durch die Basalmembran durchdringen; ein derartiger Anblick wird jedoch entweder dadurch erhalten, daß eine Zelle die Membran eindrückt, oder aber in frühen Stadien dadurch,

daß dieselbe an einigen Stellen der Leibeswand nicht entwickelt ist; in der Mehrzahl der Fälle unterscheiden sich diese Zellen durch ihren Bau und sogar ihre Größe deutlich von den anliegenden ektodermalen Elementen.

c. Der Darm und die Mundöffnung.

Die Bildung des Darmkanals in den Kopfsegmenten erfolgt vermöge eines Auswachsens des Epithels des alten Darmes nach vorn, was aus den zahlreichen Teilungsfiguren ersichtlich ist, welche sich weit in die alten Segmente hinein verfolgen lassen, am zahlreichsten jedoch in dem Teil des Darmes angetroffen werden, der in den Hohlraum der Regenerationskappe hineinragt (Fig. 21 *Jn*); hier läßt sich auch eine direkte Teilung der Epithelzellen erkennen. Der Darm stößt infolgedessen mit seinem Vorderende stets an die vordere Wand des Regenerats und verlängert sich gleichzeitig mit dem Auswachsen des letzteren. Früher oder später, stets jedoch später als im Hinterende, bildet das Ektoderm dort, wo der Darm an dasselbe herantritt, eine Einstülpung, welche nach einiger Zeit in die Darmhöhle durchbricht, wobei das Ektoderm mit den Darmrändern verwächst und eine Mundöffnung entsteht (Fig. 21 *m*). Das weitere Wachstum der Darmwandungen wird allmählich ungleichmäßig; dasselbe geht hauptsächlich in der dorsalen Darmwand vor sich, während die ventrale Wand verhältnismäßig früh zu wachsen aufhört, worauf aus dem Schwund der Mitosen in ihr geschlossen werden kann; bei der weiteren Verlängerung des Kopfregenerats wird die ventrale Darmwand stark ausgezogen und bildet die, einer flimmernden Auskleidung entbehrende, untere Wand des endgültigen Schlundkopfes, welche ein derartiges Aussehen fast in der gesamten Ausdehnung der Kopfsegmente aufweist. Die dorsale und zum Teil auch die seitlichen Wandungen beschließen ihr Wachstum viel später als die ventrale Darmwand; infolge einer erhöhten Vermehrung ihrer Elemente bilden dieselben die dorsale dickwandige Grube des Schlundkopfes; da das regenerative Auswachsen dieser Wände etwas früher aufhört als die endgültige Ausbildung der Kopfsegmente, so werden ihre Endzellen bei der vollständigen Entwicklung des Mundlappens in die Länge gezogen und bilden ebenso wie die Zellen der ventralen Wand keine Flimmerhaare; infolgedessen steht der breite Schlundkopf mit der ektodermalen Einstülpung durch ein dünnes, aus flimmerlosen ektodermalen Zellen bestehendes Rohr in Verbindung.

Bei *Lumbriculus* wird in seltenen Fällen, ich habe deren nur

zwei zu beobachten Gelegenheit gehabt, die Mundöffnung ebenso wie die Afteröffnung nicht durch eine stomodäale Einstülpung des Ektoderms, sondern durch direkte Verwachsung der Epidermisränder mit den durchschnittenen Darmrändern gebildet. Da offenbar auch bei andern Oligochäten die Mundöffnung sich auf zweierlei Weise bildet, so sind dieselben von den Autoren häufig als getrennte, sich gegenseitig ausschließende Entstehungsweisen beschrieben worden, wobei die direkte Verwachsung des Darmes mit der Epidermis als besonderer Fall der Bildung des Vorder- resp. Enddarmes gehalten wurde; letzteres ist von RIEVEL und von F. WAGNER in seiner ersten Arbeit beschrieben worden; auf Grund seiner neuen Untersuchungen ist WAGNER in der letzten Zeit zum entgegengesetzten Schluß gelangt und hält den Durchbruch des Darmes durch die ektodermale Einstülpung für einen Ausnahmefall. Die Bildung der Mundöffnung und des kurzen Vorderdarmes aus einer ektodermalen Einstülpung ist von HAASE für *Tubifex*, von HESCHELER für *Lumbricus* und von BOCK für *Chaetogaster* beschrieben worden. Da jedoch bei *Lumbriculus* sowohl die Mundöffnung als die Analöffnung auf beiderlei Weise entstehen, so können ihre Bildungsweisen nicht so gegenüber gestellt werden, als würden sie sich gegenseitig ausschließen, sondern es kann nur von einem Vorwiegen der einen oder der andern Entstehungsweise die Rede sein.

HEPKE beschreibt für *Nais* die Bildung des gesamten sich regenerierenden Darmes im vorderen Abschnitt aus einem ektodermalen Zellstrang, welcher sich in der Richtung zum alten Darm hin erstreckt und in der Folge einen Hohlraum erhält; HEPKE läßt den Vorderdarm ebenso wie den Enddarm entstehen, so daß dasselbe, was bei der Besprechung des Enddarmes gesagt wurde, hier nur wiederholt werden kann.

Fasse ich nun das über die Regeneration der Gewebe in den Rumpf- und Kopfsegmenten Mitgeteilte zusammen, so ergibt sich folgendes.

Der Darm bildet sich in den neuen Rumpf- und Kopfsegmenten auf gleiche Weise durch das Auswachsen des alten Darmes nach hinten resp. vorn. In den gewöhnlichen und typischen Fällen bricht der hintere resp. vordere auswachsende Darmteil durch eine kleine proktodäale resp. stomodäale Einstülpung nach außen durch.

Die neue Epidermis differenziert sich bereits recht früh in das neue wachsende Epithel und in große subepitheliale Keimzellen, welche

letztere sich zunächst in der ventralen Hälfte der Leibeswand anordnen, später jedoch, infolge eines gleichmäßigen Wachstums dieser Wandungen, längs der Peripherie derselben auch auf die dorsale Seite übergehen. In den Rumpfsegmenten ordnen sich diese Zellen in vier Paar Teloblastreihen an, deren hintere Enden sich allmählich in den hohen tätigen Zellen der Kuppe des Regenerats verlieren, welche Zellen mit dem Auswachsen neuer Elemente stets neue Keimzellen bilden; nach vorn zu zerfallen die Zellen dieser Reihen in Zellhaufen, welche in der Längsrichtung auseinander gehen, in der Querrichtung jedoch zusammenstoßen und verschmelzen, wobei sie regelmäßige metamere Zonen bilden. In den Kopfsegmenten hört die Neubildung der Keimzellen bald auf; dieselben bilden keine regelmäßigen Reihen, sondern gruppieren sich sogleich nach ihrer Entstehung in eine kompakte ventrale Zellplatte, welche in metamere Zonen übergeht. Das innere Reihenpaar in den Rumpfsegmenten resp. der Achsenteil der kompakten Zellplatte in den Kopfsegmenten läßt den Achsenteil des Bauchnervenstranges hervorgehen, die Seitenbögen der Zonen differenzieren sich zu Nerven- und Muskelbögen. Die Elemente der ersteren gehen zum größten Teil in den Bauchstamm über und bilden seine spinalen Verdickungen; an Stelle der Bögen aber bleiben Ringbündel von Nervenfasern — die Seitennerven des Bauchstranges. Die Elemente der Muskelbogen wandeln sich hauptsächlich in die Dissepimentmuskulatur um, welche in den Kopfsegmenten zu den Schlundkopfmuskeln werden, außerdem in die dorsoventralen Retraktoren der Borstensäcke, sowie in den besonderen Ringmuskel, welcher je ein Dissepiment umfaßt und die äußere Einschnürung des Wurmes bewirkt. In den Kopfsegmenten sondern sich außerdem längs der gesamten Oberfläche der Endwand Keimzellen ab, die sich von den übrigen Keimzellen durch ihre geringere Größe auszeichnen; die oberen und früher entstehenden dringen bald nach ihrem Auftreten in die Leibeshöhle ein und legen sich an den oberen Bogen des Faserringes, welcher aus dem nach vorn wachsenden Nervenfaserbündel des alten Stammes entsteht, in einer paarigen Anhäufung an der Stelle des zukünftigen oberen Schlundganglions an; diejenigen Keimzellen, welche etwas unterhalb der Kuppe der Anlage der Kopfsegmente sich abgespalten haben, ordnen sich zunächst an den Seitenbogen des Schlundringes an, vereinigen sich jedoch darauf teilweise mit dem oberen Schlundganglion, teilweise jedoch bilden sie die Verdickung des unteren Schlundganglions. In den Rumpfsegmenten gehen die Neurogliazellen aus dem Epithel, welches dem

Nervenstrang anliegt, hervor, in den Kopfsegmenten entstehen dieselben durch Vermehrung alter Zellen. Die Borstensäcke wachsen in Gestalt keulenförmiger Anhäufungen ektodermaler Zellen in die Leibeshöhle hinein.

Die Bildung des Darmes und der entsprechenden Epidermisteile, sowie ihrer Abkömmlinge, d. h. des Nervensystems und der ektodermalen Muskeln, weist somit in den Rumpf- und Kopfsegmenten keine wesentlichen Unterschiede auf. Weit wichtigere Unterschiede werden in der Bildung der Elemente des sekundären resp. Cölo-mesoderms angetroffen. Sowohl in den Kopf-, als auch den Rumpfsegmenten wird das gesamte sekundäre Mesoderm aus den Elementen der alten Mesodermgebilde, wie Leukocyten verschiedener Art und Muskelzellen mit deren Fasern, regeneriert. Beiden Regeneraten sind jedoch nur die kleinen Leukocyten gemein, welche in den Rumpfsegmenten die Wandungen sämtlicher Blutgefäße, in den Kopfsegmenten nur einen Teil derselben bilden; die übrigen Mesodermelemente in der vorderen und hinteren Anlage der Segmente unterscheiden sich sowohl durch ihr Aussehen als auch durch ihre Leistungen scharf voneinander. Sämtliche sekundäre Mesodermgebilde der Rumpfsegmente, mit Ausschluß der erwähnten Blutgefäßwandungen, welche aus kleinen Leukocyten entstehen, stellen das Differenzierungsprodukt besonderer großer Amöbocyten-Neoblasten dar, welche sich auf bestimmten Bahnen aus den alten Segmenten in das Hinterende begeben; nachdem sie am hinteren Ende der Regenerationskappe angelangt sind, ersetzen sie paarweise das fünfte, innere Paar der embryonalen Teloblasten; beim Auswachsen des Regenerats treten sie an die Stelle der verbrauchten Elemente und geben den allmählich sich nach vorn zu differenzierenden Mesodermstreifen, welche aus typischen Cölo-mäsäckchen bestehen, den Ursprung, wobei augenscheinlich jeder Neoblast mit seinen Abkömmlingen einen Somiten bildet. Die Längswandungen der Somiten differenzieren sich zur Längsmuskulatur des perivisceralen Sinus und der Leibeswand (möglicherweise auch zu den Ringmuskeln der letzteren) zum Peritoneum und zu den verschiedenen freien Elementen der Leibeshöhle auf der somatischen Wand, sowie zur Chloragogenauskleidung des perivisceralen Sinus auf der splanchnischen Wand. Die vertikalen Scheidewände der Mesodermstreifen differenzieren sich zu dem Peritoneum der Dissepimente und den aus diesen hervorstwachsenden Nephridien (und zwar dem Wimpertrichter und dessen drüsigem Teil, während der Ausführungsgang unmittelbar aus Zellen desjenigen Peritoneums entsteht, welches

den Winkel zwischen dem Dissepimen und der ventralen Leibeswand des hinteren Segments einnimmt). Eine Zelle der ersten Teilungsprodukte des Neoblastes bleibt jedoch undifferenziert und behält das Aussehen und die Struktur des Neoblastes; eine derartige Zelle erhält sich an einer bestimmten Stelle der hinteren Dissepimenteroberfläche nicht weit von der Anlage des Nephridiums und stellt einen neuen Neoblasten dar, welcher sich entweder vom Dissepiment ablöst oder an demselben bis zu dessen vollkommener Ausbildung verbleibt, wobei er von sich aus neue Neoblasten entstehen läßt. Durch ihre frühe Abscheidung fast unmittelbar von der Cölomsäckchenanlage unterscheidet sich jede Neoblastengeneration wesentlich von allen andern Leukocyten, welche sich mit ihnen aus demselben Cölomsäckchen bilden, jedoch ein viel späteres Differenzierungsprodukt desselben darstellen. (Auf Grund der Strukturähnlichkeit, der Größe und der großen Produktionsfähigkeit vergleicht RANDOLPH die Neoblasten sogar mit Eizellen und nimmt an, daß sie sich fast in allen Segmenten der Oligochäten vorfinden, entsprechend den Eizellen derjenigen Polychäten, welche solche in allen Segmenten enthalten; eine derartige mutmaßliche Vergleichung hat, meiner Meinung nach, vieles für sich, in Anbetracht der Anlage der Neoblasten in Zusammenhang mit der Nephridienanlage, welche möglicherweise nach demselben Typus entsteht, wie nach der Beschreibung von VEJDOVSKÝ die Geschlechtsorgane der Oligochäten im Zusammenhang mit den Geschlechtsausführungsgängen, welche statt der in solchen Fällen verschwindenden Nephridien entstehen).

In den Kopfsegmenten werden die sekundären mesodermalen Gebilde ebenfalls von Abkömmlingen des alten Rumpfmesoderms regeneriert; doch ist der Prozeß der Regeneration hier ein anderer: ein großer Teil der Längsmuskulatur wird durch direktes Einwachsen von Muskelfasern der anliegenden alten Rumpfmuskulatur gebildet; die übrigen Längsmuskeln der Kopfsegmente nebst sämtlichen andern mesodermalen Geweben entstehen aus den Zellelementen des alten sekundären Mesoderms, welche aus den anliegenden Rumpfsegmenten ins vordere Regenerat eintreten; der größte Teil dieser wandernden Mesodermelemente wird durch Zellen der Längsmuskulatur gebildet, welche sich von ihrer kontraktiven Substanz abgelöst haben; dabei erfolgen einige Veränderungen im Bau und der Größe des Kerns. Es ist sehr möglich, daß sich zu ihnen Leukocyten oder abgelöste Peritonealzellen gesellen, die eine vollkommen ähnliche Veränderung des Kernes erlitten haben. Diese veränderten Mesodermzellen vermehren

sich unterwegs lebhaft unter direkter Teilung und füllen den Hohlraum des Kopfregenerats fast gänzlich aus. Die der äußeren Wand sowie dem Darm anliegenden Zellen wandeln sich zu neuen Zellen der Längsmuskulatur um. Das den Hohlraum des Kopfregenerats ausfüllende Mesoderm erscheint zunächst als eine regellose Masse miteinander verbundener Zellen, die von Blutlakunen durchzogen wird; mit der Anhäufung und Vermehrung der Elemente lagert sich das Mesoderm regelmäßiger. Die Lakunen ordnen sich in Systeme und zwar in ein ventrales, ein dorsales Längs- und sechs metamere Ringsysteme; an diese sechs Ringsysteme gruppieren sich sämtliche mesodermale Elemente, wodurch eine Gliederung der ganzen Mesodermmasse in eine bestimmte Anzahl von Abschnitten erfolgt. Infolge der Wachstumsausdehnung des Regenerats und der Verengung des Lumens der in den einzelnen Mesodermabschnitten gelagerten Blutgefäßringe, sowie infolge ihrer Vermehrung und der damit zusammenhängenden Größenabnahme, weichen die mesodermalen Zellen auseinander, so daß in jedem Abschnitt des gegliederten Mesoderms ein freier Raum entsteht, der die sekundäre Höhle des Kopfsegments darstellt: von den Höhlen der benachbarten Segmente ist dieselbe durch mesodermale Membranscheidewände, resp. Dissepimente der Kopfsegmente getrennt.

Beim Vergleich der Mesodermbildung in den Kopfsegmenten und den Rumpfsegmenten sind folgende Unterschiede zu erkennen. Das Mesoderm der Rumpfsegmente entsteht aus besonderen indifferenten Keimzellen, welche verschiedenartigen Geweben und Organen den Ursprung geben, während in den Kopfsegmenten das Material für die Mesodermregeneration durch Elemente abgegeben wird, welche bereits ein endgültiges Differenzierungsprodukt dieser Keimzellen des Rumpfes, und zwar vorwiegend der somatischen Wand der aus denselben entstehenden Cölomsackes, darstellen; infolgedessen ist die Differenzierung dieser Elemente nicht so mannigfaltig. Die Muskelelemente entstehen direkt aus Muskelzellen des alten Mesoderms, während die Bindegewebszellen (wenigstens der Hauptsache nach) höchst wahrscheinlich aus Leukocyten oder Peritonealzellen hervorgehen; demzufolge kann das sekundäre Mesoderm in den Kopfsegmenten weder chloragogene Zellen auf den Blutgefäßwandungen, noch Nephridien auf den Dissepimentscheidewänden bilden; die anatomischen Unterschiede der Kopfsegmente sind somit in der Natur der Gewebe selber begründet, so daß SEMPER und BÜLOW dieselben mit vollem Recht als eine besondere Gruppe abgeschieden haben. Der Vergleich ergibt ferner, daß während das sekundäre Mesoderm eines jeden

Rumpfsegments aus einer besonderen paarigen, in zwei paarige Somiten auswachsenden Anlage entsteht, in den Kopfsegmenten die ein jedes derselben auskleidenden Elemente des sekundären Mesoderms sich direkt aus einer großen Zahl einzelner muskulöser und bindegewebiger Zellen, welche ursprünglich in dem ganzen Hohlraum der allgemeinen Anlage sämtlicher Kopfsegmente sich ausgebreitet hatten, zusammensetzen. Eine derartige Entstehungsweise, welche auch andre anatomische Eigentümlichkeiten dieser Segmente, wie das Fehlen des perivisceralen Sinus und der blinden, kontraktilen Anhänge des dorsalen Gefäßes verursacht, weist außerdem darauf hin, daß, entgegen der Meinung von SEMPER, hier keine mesodermalen Streifen angelegt werden, sondern daß das gesamte Cölomesoderm dieser Segmente bloß die ausgewachsenen Enden der aus den Neoblasten entstehenden Mesodermstreifen darstellt, und sich hier infolge durchaus anderer Ursachen segmentiert, als die Mesodermstreifen selber.

Durch die Unterschiede in der Mesodermanlage der Kopf- und Rumpfsegmente wird, größtenteils wenigstens, der Unterschied in der Regenerationsfähigkeit der nur aus Geschlechtssegmenten bestehenden Abschnitte in Bezug auf das vordere und das hintere Ende bedingt; das unmittelbar aus den stets in der Leibeswand enthaltenen Mesodermelementen entstehende Mesoderm der Kopfsegmente regeneriert sich stets in ausreichender Weise, während das Mesoderm der Rumpfsegmente, d. h. die Mesodermstreifen, gar nicht angelegt werden (wenigstens ergibt sich dies aus den Versuchen von HAASE bei *Tubifex* und den Fällen, welche ich an *Lumbriculus* zu beobachten Gelegenheit gehabt habe), da in diesen Stücken entweder gar keine, oder nur eine geringe Anzahl von Neoblasten vorhanden ist.

Das Vorrücken der Mesodermelemente von der vorderen Grenze der Mesodermstreifen nach vorn behufs Bildung des sekundären Mesoderms einiger vor denselben gelegener Segmente, ist, wenigstens in gewissem Maße, einigen Vorgängen in der Embryonalentwicklung verschiedener Chätopoden analog; so beschreibt HATSCHKE, daß bei *Polygordius* vom ersten embryonalen Somiten aus in die Kopfhöhle, d. h. in den vor den Mesodermstreifen gelegenen verbreiterten Abschnitt der Trochophorenlarve freie Mesodermzellen eintreten und Muskelfasern einwachsen, welche das sekundäre Mesoderm des Kopfes bilden; auf ein Eindringen freier Zellen von den Mesodermstreifen aus in die Kopfhöhle weist auch KLEINENBERG bei *Lopadorhynchus* hin. E. MEYER und VEJDOVSKÝ berichten von einem andern

Eindringen mesodermaler Elemente in die Kopfhöhle; ersterer hat bei vielen Polychäten, letzterer bei *Lumbricus* das Einwachsen des ganzen vorderen Abschnittes des ersten Somiten über die Mundöffnung hinaus in die Kopfhöhle beobachtet, so daß das sekundäre Mesoderm der letzteren nur die Fortsetzung der Wand des ersten Somiten darstellte. Mag nun das Vorrücken des Mesoderms nach vorn hin auf diese oder jene, von den Autoren beschriebene Weise stattfinden, wichtig ist in jedem Fall der Umstand, daß die vorderen Somiten oder die vorderen Enden der Mesodermstreifen außer auf die gewöhnliche Weise durch Delamination auch noch nach vorn in den Hohlraum des Kopfklappens auswachsen können; dieses Auswachsen wird bei der Regeneration desjenigen Mesoderms, welches vor dem Endglied der Mesodermstreifen gelagert ist, in Anpassung an die vollkommen abgeschlossene Gewebsdifferenzierung dieses Endgliedes augenscheinlich dahin abgeändert, daß Muskelelemente aus der Längsmuskelschicht austreten. Der Vergleich der regenerativen Prozesse mit den embryonalen gestattet im gegebenen Fall den Schluß, daß das sekundäre Mesoderm der Kopfsegmente, wenigstens seiner Lage und seiner Abhängigkeit von den Mesodermstreifen nach, dem Mesoderm des embryonalen Kopfklappens entspricht; hierbei entsteht jedoch die Frage, ob es sich bloß um analoge Prozesse handelt, oder ob das Mesoderm der Kopfsegmente bei denjenigen erwachsenen Würmern, welche solche besitzen, durch das in späteren Entwicklungsstadien erfolgende Auswachsen des Mesoderms des embryonalen Kopfabschnittes entsteht. Obleich in der embryologischen Literatur keine direkten Beobachtungen zu Gunsten der letzten Annahme vorliegen, so halte ich dieselbe dennoch auf Grund einiger Tatsachen für sehr wahrscheinlich. KOWALEWSKY, WILSON und VEJDOVSKÝ lassen in ihrer Beschreibung die Mesodermstreifen von *Lumbricus* und *Rhynchelmiss* bis an die Mundöffnung heranreichen, wobei sämtliche Segmente Metanephridien enthalten, während einige vordere Segmente der erwachsenen Würmer sowohl der Nephridien, als auch der Chloragogenauskleidung entbehren, welches Verhalten nicht das Resultat einer Reduktion sein kann, da die Abwesenheit der genannten Teile, als ein charakteristisches Merkmal für die Kopfsegmente, auch mit vielen andern oben beschriebenen Besonderheiten der Kopfsegmente zusammenhängt. Andererseits führt SEMPER als Beweis für seine Ansicht, daß die Kopfsegmente eine sich selbständig anlegende Reihe seien, die Beobachtungen vieler Forscher (M. EDWARDS, AGASSIZ, KÖLLIKER, CLAPARÈDE, R. LANKESTER u. a.) hauptsächlich an Polychäten an;

diese Beobachtungen zeigen, daß zu einer Zeit, wenn bereits die Reihe der Rumpfssegmente ausgebildet ist, zwischen dem ältesten derselben und dem Stirnsegment sich einige neue, bisweilen durch ihr Aussehen von den übrigen unterschiedene Segmente bilden (nach M. EDWARDS entstehen auf diese Weise die kiementragenden Segmente von *Terebella nebulosa*); das Mesoderm dieser Segmente kann augenscheinlich nur durch Auswachsen des embryonalen Kopfmesoderms entstehen. Weitere Hinweise auf das Auswachsen des embryonalen Kopfmesoderms in das Mesoderm einiger Kopfsegmente sind nicht vorhanden; da ein derartiges Auswachsen des Mesoderms notwendigerweise gewisse Veränderungen in der Lagerung und dem Wachstum der Epidermis, des Nervensystems und des Darmes nach sich ziehen muß, so können die dadurch entstehenden Komplikationen bei der Bildung der Kopfsegmente nur durch unmittelbare Beobachtungen der embryonalen Entwicklung entschieden werden; vorläufig jedoch kann nur auf die Ähnlichkeit der Mesodermbildung in der erweiterten Kopfblase der Polychätenlarve und bei der Regeneration einer Reihe von Kopfsegmenten hingewiesen werden.

Bei der Untersuchung der Regenerationserscheinungen bei *Lumbriculus variegatus* läßt sich somit feststellen, daß die oben angegebenen Unterscheidungsmerkmale im Bau der Kopfsegmente durch die eigenartige Entstehungsweise ihrer Mesodermgebilde veranlaßt sind; dieselben stellen nämlich ebensogut Ausläufer des Rumpfmesoderms dar, wie nach HATSCHKE das sekundäre Mesoderm der Kopfblase der *Polygordius*-Larve ein Ausläufer des demselben anliegenden Teils des Rumpfmesoderms ist.

Zum Schlusse möchte ich Herrn Prof. Dr. W. T. SCHEWIAKOFF, in dessen Laboratorium die vorliegende Arbeit ausgeführt worden ist, und welcher dieselbe in entgegenkommendster Weise förderte, sowie Herrn Prof. Dr. W. M. SCHIMKEWITSCH, dessen Interesse an meiner Arbeit mich stets unterstützte, meinen aufrichtigen Dank aussprechen; zugleich möchte ich Herrn E. A. SCHULZ, Konservator des Zoologischen Kabinetts, meine Erkenntlichkeit ausdrücken für seine beständige freundliche Unterstützung mit Wort und Tat.

St. Petersburg, im Juli 1902.

Literaturverzeichnis.

- v. BOCK, Die Knospung von *Chaetogaster diaphanus*. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXI. 1897.
- CH. BONNET, *Traité d'insectologie*. II. partie. 1745.
- BÜLOW, Die Keimschichten im wachsenden Schwanzende von *Lumbriculus variegatus*. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883.
- Über Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern. Arch. f. Naturgeschichte. Bd. I. 1883.
- HAASE, Über Regenerationsvorgänge bei *Tubifex rivulorum*. Diese Zeitschr. Bd. LXV. 1898.
- HATSCHKEK, Zur Entwicklung des Kopfes von *Polygordius*. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien. Bd. VI. 1885.
- HEPKE, Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprocessen der Naiden. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1897.
- HESCHELER, Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. Jen. Zeitschr. für Naturwiss. Bd. XXXI. 1898.
- HESSE, Geschlechtsorgane von *Lumbriculus variegatus*. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1894.
- Zur vergleichenden Anatomie der Oligochäten. Ibid.
- KENNEL, Über *Ctenodrilus pardalis*. Arb. Zool. Inst. in Würzburg. Bd. V.
- KLEINENBERG, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
- A. KOWALEVSKY, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg. 7. série. T. XVI. Lief. 12.
- MAKAROFF, Über die Differenzierung der inneren Organe der in Neubildung begriffenen hinteren Körpersegmente von Oligochäten. Bull. Soc. Anat. Sc. Nat. etc. de l'Univers. de Moscou. Section zoologique. T. LXXXVI. II. 9 et 10. 1899. (Russisch.)
- E. MEYER, Untersuchungen über die Entwicklung der Anneliden. Travaux Soc. Natur. de l'Univ. de Kazan. T. XXXI. Lief. 4. 1898. (Russisch.)
- Studien über den Körperbau der Anneliden. Mittheilungen Zool. Stat. Neapel. VIII. Bd. 1888.
- A. MICHEL, *Recherches sur la régénération chez les Annélides*. Lille 1898.
- H. RANDOLPH, The regeneration of the tail in *Lumbriculus*. Journ. of Morphol. VII. 1892.
- RATZEL, Beiträge zur anatomischen und systematischen Kenntniss der Oligochäten. Diese Zeitschrift. Bd. XVIII.
- RIEVEL, Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. Diese Zeitschrift. Bd. LXII.
- E. ROHDE, Die Muskulatur der Chätopoden. Zoologische Beiträge. Bd. I.
- Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Chätopoden. Ibid. Bd. II.
- E. SCHULTZ, Aus dem Gebiete der Regeneration. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. 1899.
- C. SEMPER, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Arb. Zool. Inst. Würzburg 1876. Bd. III.

F. VEJDOVSKÝ, System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884.

F. v. WAGNER, Einige Bemerkungen über das Verhältniss von Ontogenie und Regeneration. Biolog. Centralbl. Bd. XIII. 1873.

— Reparationsprozesse bei *Lumbriculus variegatus*. Zoolog. Jahrb. 1900. I. Abt. Kopfende.

WILSON, The Embryology of the Earthworm. Journ. of Morphology. Vol. III. 1889.

Erklärung der Abbildungen.

Durchgehende Bezeichnungen:

<i>a</i> , proktodäale Ektodermeinstülpung;	<i>mx</i> , abgelöste Muskelzellen;
<i>aBs</i> , alter neuraler Bauchstrang;	<i>N</i> , Neoblasten;
<i>ams</i> , alte Längsmuskelschicht;	<i>nf</i> , aus dem alten Nervenstamm wachsende Nervenfasern;
<i>brsts</i> , Borstensack;	<i>nglx</i> , Neurogliazellen;
<i>cvl</i> , zirkuläres Blutgefäß;	<i>nmt</i> , große subepitheliale Keimzellen;
<i>dn</i> , Anlage des drüsigen Abschnittes des Nephridialganges;	<i>nph</i> , Nephridien;
<i>Dp</i> , Dissepiment;	<i>osg</i> , Oberschlundganglion;
<i>dv</i> , Rückengefäß;	<i>p</i> , Phagoocyten;
<i>eg</i> , Ort des Eindringens der Ektodermzellen in die Höhle des Regenerats;	<i>pm</i> , Zellen der ektodermalen Muskulatur;
<i>ep</i> , tätige Zellen des ektodermalen Epithels;	<i>pm₁</i> , Fasern der ektodermalen Muskulatur;
<i>ex</i> , unlängst losgelöste Zellen des Epithels;	<i>r</i> , Zellschnur, welche den ausführenden Abschnitt des Nephridium bildet;
<i>In</i> , Darm;	<i>sl</i> , Seitenlinie;
<i>kxn</i> , Keimzellenzone;	<i>sv</i> , Seitengefäß;
<i>lm</i> , Längsmuskeln;	<i>tx</i> , Trichterzelle;
<i>lmx</i> , Längsmuskelzellen;	<i>tx₁</i> , Trichter;
<i>m</i> , stomodäale Ektodermeinstülpung;	<i>usg</i> , Unterschlundganglion;
<i>mf</i> , Muskelfasern der Längsmuskulatur, in das Kopfregerat einwachsend;	<i>va</i> , Zellen der Wände des perivisceralen Blutsinus;
<i>ms</i> , Mesodermstreifen;	<i>vl</i> , Blutlunne;
	<i>vv</i> , Bauchgefäß.

Tafel XXV.

Regeneration der Rumpfsegmente.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch das hintere Ende zur Zeit der Bildung einer neuen Epidermis. Veränderungen in den Zellen des Ektodermepithels. *ep*, tätige Zellen des Epithels; *, degenerierte Epithelzellen; *N*, Neoblasten.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch die Anlage der Rumpfsegmente auf dem Stadium der Bildung der teloblastischen Längsreihen im Ektoderm und der ersten subepithelialen Keimzellenzonen. *nmt*, abgesonderte subepitheliale Keimzellen; *kxn*, eine subepitheliale Zone, quer durchgeschnitten; *N*, Neoblasten, die nach vorn in die Mesodermstreifen *ms* übergehen.

Fig. 3. Querschnitt durch einen sehr jungen Teil eines hinteren Regenerats. *nmt*, subepitheliale Keimzellen, die vier Paar teloblastischer Längsreihen

(1, 2, 3 und 4) bilden; *ms*, sekundäres Mesoderm; *N*, noch nicht differenzierte Neoblasten; *va*, perivisceraler Blutsinus.

Fig. 4. Querschnitt durch ein regenerierendes Rumpfsegment auf dem Stadium der kompakten subepithelialen Neuromuskelzone — *nmz*; *bs*, Achsenteil der Anlage des Bauchnervenstranges; *ms*, sekundäres Mesoderm; *kg₂*, Zellgruppe auf Stelle *nmt₂*. Das Stadium steht dem in Fig. 3 abgebildeten nahe.

Fig. 5. Querschnitt eines regenerierenden Rumpfsegments auf einem etwas späteren Stadium, als das auf Fig. 4 abgebildete. Ein Teil der Nervenzelle der Neuromuskelzone *nmz* ist schon in die Anlage des Bauchstranges *bs* übergegangen; *sl*, erste Elemente der Seitenlinie; *lm*, Längsmuskelfasern; *dv*, Rücken-, *vv*, Bauchgefäß; *rm*, Ringmuskelzelle.

Fig. 6. Querschnitt durch ein junges Rumpfsegment auf dem Stadium der Immigration von Muskelementen der ektodermalen Neuromuskelzone *pm* auf das Dissepiment; *pm₁*, ektodermale Muskelfasern und Ringmuskel.

Fig. 7. (Sagittalschnitt) Neoblasten (*N*) in den normalen ausgewachsenen Segmenten; *dp*, Dissepiment; *sv*, Seitengefäß mit Chloragogenzellen; *mx*, Längsmuskulatur der Bauchwand.

Fig. 8. Frontalschnitt durch das hintere Regenerat. Zufluß der Neoblasten (*N*) und kleinen Amöbocyten *va* zum hinteren Ende des Regenerats und Bildung der Mesodermstreifen (*dp*).

Fig. 9. Frontalschnitt durch die jungen Rumpfsegmente. *N*, neugebildete Neoblasten; *nph*, Nephridien.

Fig. 9a. Sagittalschnitt durch die jungen Rumpfsegmente; Verhältnis der jungen Neoblasten (*N*) zu den Nephridien (*nph*). (Photogr. Aufn.)

Fig. 10a und b. Sagittalschnitt durch die jungen Rumpfsegmente.

Fig. 10a. Erste Nephridialanlage, eine Schnur von Mesodermzellen *r*, die sich nachher in den ausführenden Teil der Exkretionsorgane umwandelt.

Fig. 10b. Das auf *a* folgende Stadium, Auftreten der Trichterzelle *tx*, aus der sich auch der gefaltete Strang *du* bildet, welcher sich mit *r* verbindet und nachher in den drüsigen Teil des Nephridiums umwandelt.

Fig. 11. Sagittalschnitt des hinteren Regenerats auf dem Stadium der proktodialen Einstülpung des Ektoderms *a*.

Tafel XXVI.

Regeneration der Kopfsegmente.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch ein sehr junges vorderes Regenerat. Absonderung der ersten Zellen des ektodermalen Epithels an der Spitze des Regenerats für die Bildung der Schlundganglien.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch ein sehr junges vorderes Regenerat. Ein etwas späteres Stadium als auf Fig. 12. Die abgesonderten Epithelzellen haben sich in der Regeneratshöhle in einen Haufen (*osg*) gelagert, die Anlage der Cerebralganglien. *, Überreste des Protoplasmas an der Stelle der loßgerissenen Epidermiszellen *ex*. An der Bauchseite des Regenerats geht eine Umwandlung der Epithelzellen in ektodermale Keimzellen *nmz* vor sich.

Fig. 14. Sagittalschnitt des ein wenig stärker entwickelten vorderen Regenerats; *osgc*, Oberschlundkommissur; *usg*, Anlage des Unterschlundganglions.

Fig. 15. Querschnitt eines jungen vorderen Regenerats auf dem Niveau des Cerebralganglion *osg*; Anlage des Bauchstranges in Gestalt einer kompakten Platte von Keimzellen *nmz*.

Fig. 16. Querschnitt durch die regenerierenden Kopfsegmente mit gut entwickeltem Bauchstrang *Bs*.

Fig. 17. Teil eines Sagittalschnitts durch das erwachsene Rumpfsegment, beinahe an der Verletzungsstelle. Veränderungen der Zellen der Längsmuskulatur (sehr vergrößerte Längsmuskelschicht).

Fig. 18. Sagittalschnitt durch ein junges vorderes Regenerat. Eindringen von abgelösten Muskelzellen *mx* und Einwachsen von Muskelfasern *mf* in die Regeneratshöhle.

Fig. 19. Sagittalschnitt der Anlage der Kopfsegmente zur Zeit des verstärkten Eindringens von Mesodermelementen *mx* aus den alten Rumpfsegmenten *ams*.

Fig. 20. Sagittalschnitt einer gut entwickelten Anlage der Kopfsegmente. Die allgemeine Mesodermmasse der Anlage zerfällt den metameren Ringlakunen *cvl* entsprechend in metamere Teile, Somiten des Kopfabschnitts.

Fig. 21. Dasselbe. Der Schnitt ist durch die ektodermale Mundeinstülpung *m* hindurchgegangen, deren Boden sich schon an das Ende des entodermalen Schlundkopfes anlegt.

Fig. 22. Kombiniertes Querschnitt durch ein erwachsenes Rumpfsegment im Niveau eines Dissepiments, auf welchem die Bündel der ektodermalen Muskeln zu sehen sind. *Bsm*, ventrale Bündel; *bbsm*, von den Bauchborstenspalten abgehende Bündel; *smb*, von der Seitenlinie abgehende Bündel; *rbs*, Rückenborstenspalten; *prm*, ektodermale Ringmuskel.

Die Zeichnungen sind fast ganz mit dem Zeichenapparat kopiert.

Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



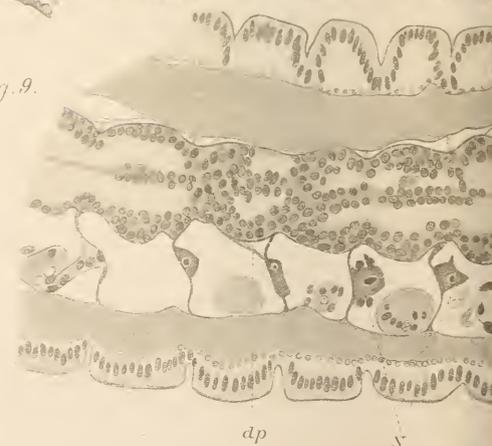
Fig. 7.



Fig. 11.



Fig. 9.



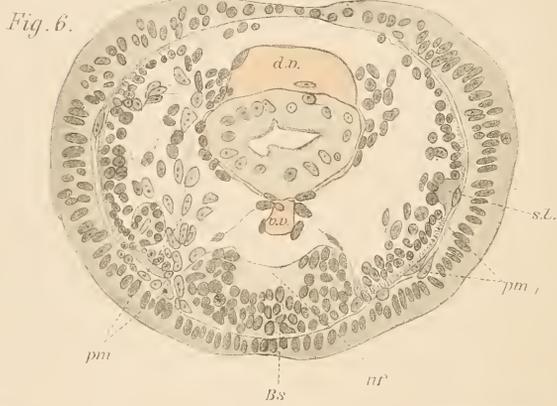
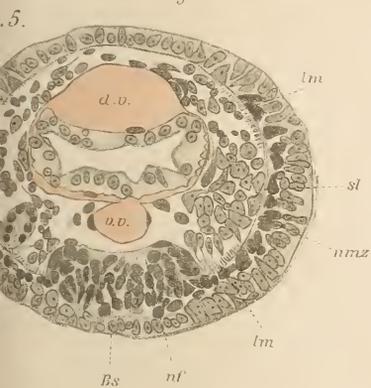
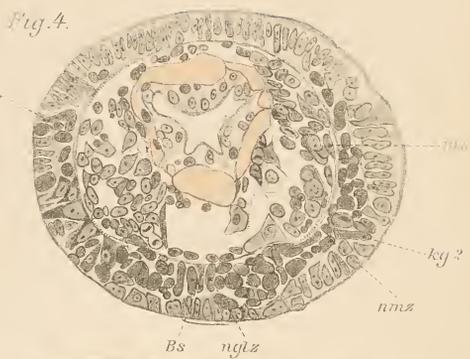
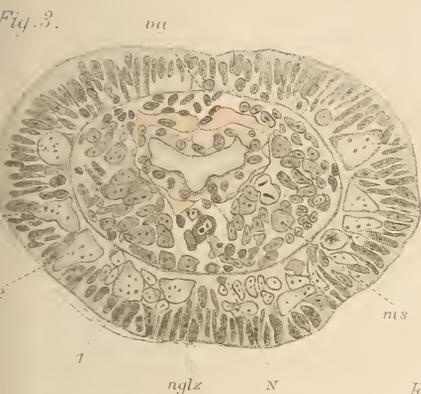


Fig. 9a.

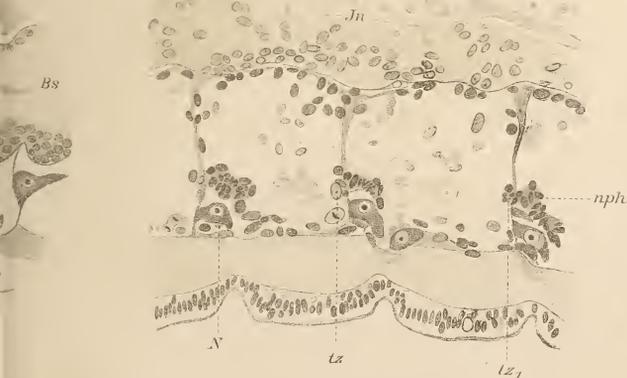


Fig. 10a

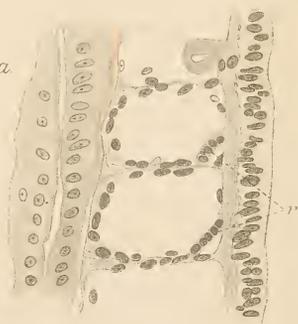
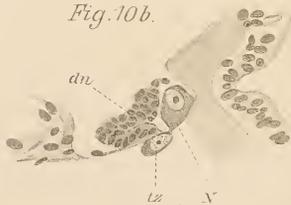


Fig. 10b.



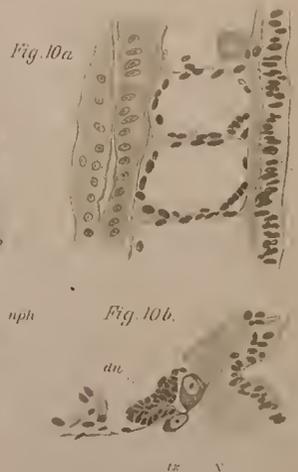
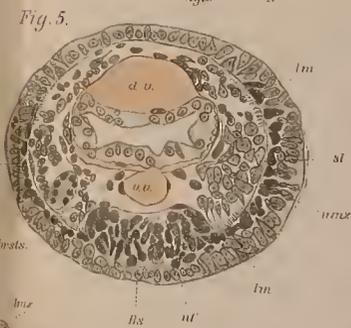
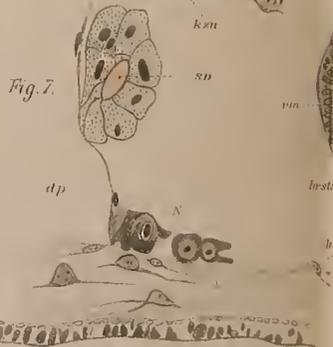
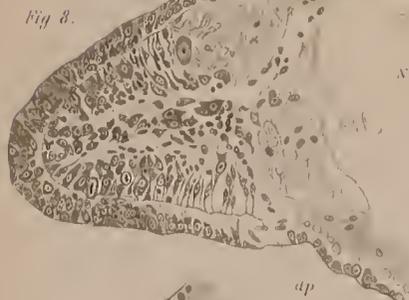
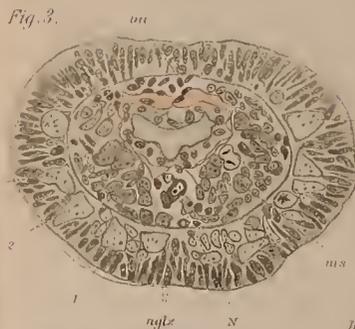


Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.



nz nf
nz nz
usg

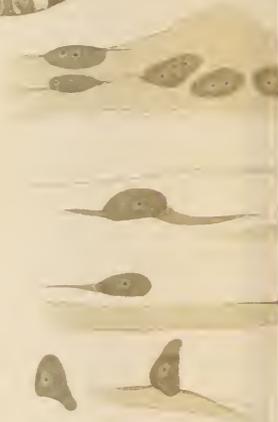


Fig. 16.

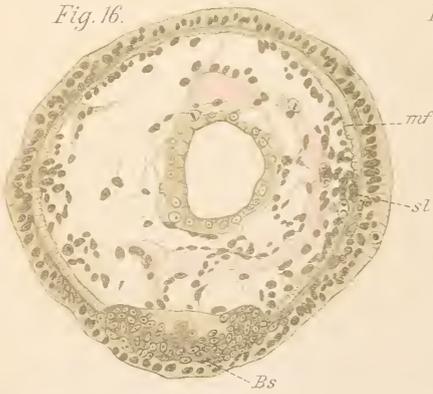


Fig. 20.





Fig. 17.

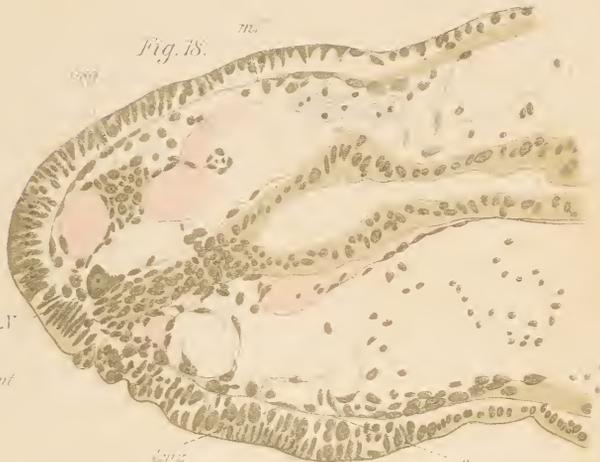


Fig. 18.



Fig. 19.



Fig. 21.

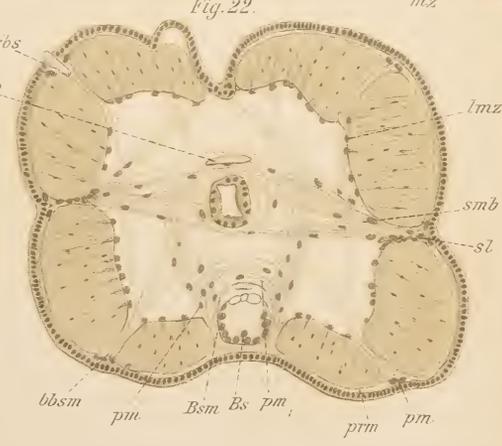
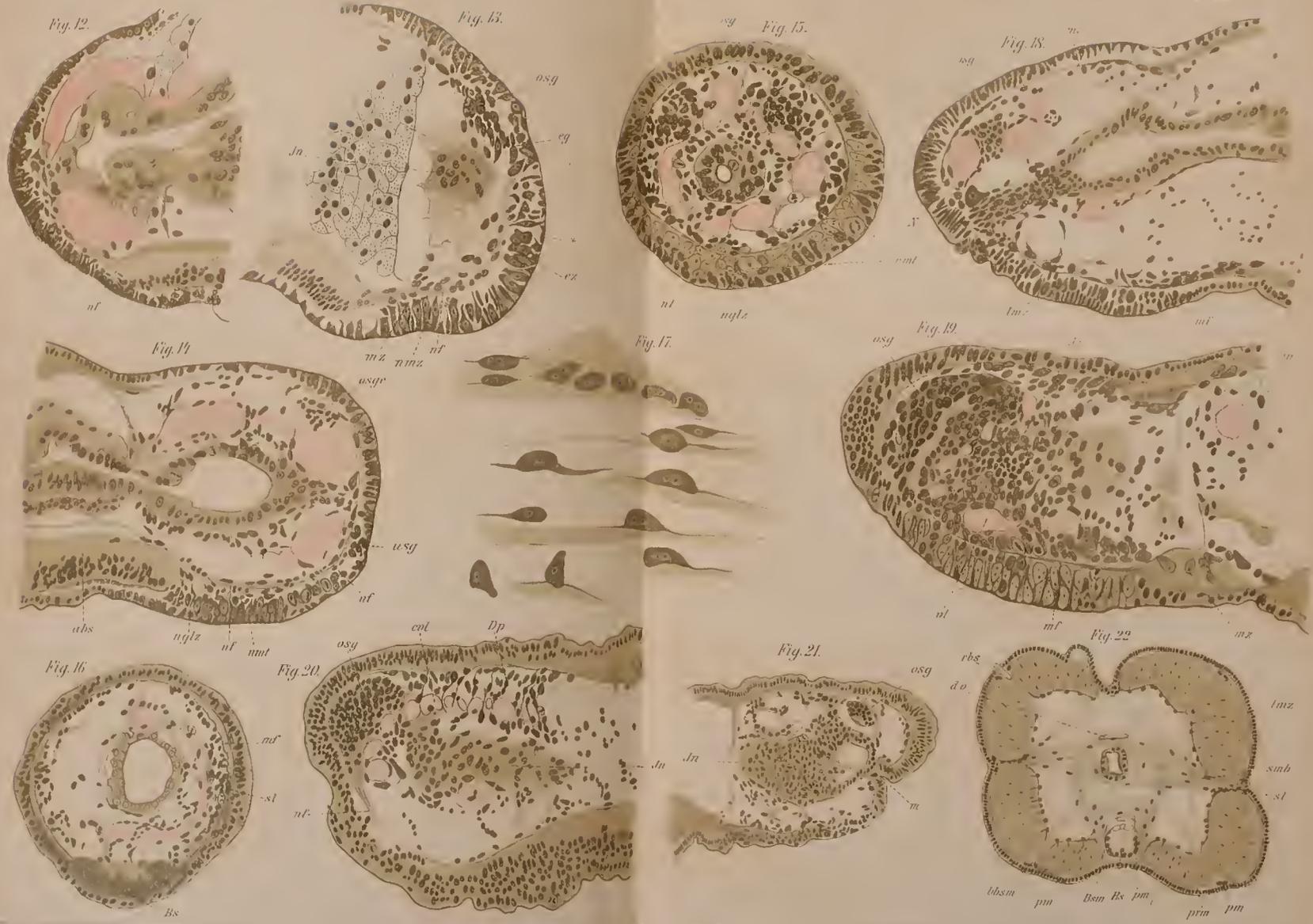


Fig. 22.



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: [75](#)

Autor(en)/Author(s): Iwanow P.

Artikel/Article: [Die Regeneration von Rumpf- und Kopfsegmenten bei Lumbriculus variegatus Gr. 327-390](#)