

Aus dem Gebiete der Regeneration.

III. Über Regenerationerscheinungen bei *Phoronis Mülleri* Sel. Long.

Von

Eugen Schultz

(St. Petersburg).

Mit Tafel XXVII und XXVIII.

Das Material für die vorliegende Untersuchung verdanke ich einem Aufenthalte im Sommer 1900 auf der Biologischen Anstalt auf Helgoland und dem lebenswürdigen Entgegenkommen ihres Leiters Herrn Prof. HEINCKE und Herrn Prof. HARTLAUB, denen ich hiermit vielen Dank sage. Nachdem meine Arbeit fast beendet war, konnte ich mit dem mir zur Verfügung stehenden Material eine Hauptfrage, die ich mir während der Arbeit gestellt hatte, nicht lösen: ob nämlich die Regeneration in allen Operationsfällen typisch gleich verläuft. Auf die Fragestellung und das Experiment komme ich weiter unten ausführlich zu sprechen. Das Material für diesen Teil der Arbeit verdanke ich der Liebenswürdigkeit und Gefälligkeit des Barons M. DE SELYS-LONGCHAMPS, der auf der Biologischen Anstalt zu Helgoland 1902 das Experiment für mich ausführte, welchem ich den nach meiner Ansicht interessantesten Teil meiner Arbeit verdanke, und fühle ich mich ihm gegenüber deswegen besonders verpflichtet. Endlich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. SCHIMKEWITSCH, der auf jegliche Weise meine Untersuchungen förderte, meinen innigen Dank.

Ursachen des spontanen Abwerfens der Köpfe bei *Phoronis* und biologische Bedeutung der Reduktionerscheinungen überhaupt.

Regenerationerscheinungen waren bei *Phoronis* noch nicht näher untersucht worden. Wir verdanken VAN BENEDEN die erste Mitteilung darüber, daß seine *Crepina* (= *Phoronis*) spontan den Kopf abzuwerfen im stande ist. CORI beobachtete diese Erscheinung näher und sah,

daß sich in den abgeworfenen Köpfen nach einiger Zeit Vormagen und Dünndarm verbinden; näher untersuchte er diese Erscheinung aber auch nicht.

CORI läßt die Frage offen, ob die Erscheinung des Abwerfens der Köpfe durch kleine Fische, welche nach Angaben der Fischer von Faro »häufig schnappende Bewegungen oberhalb des Sandes ausführen und dabei den 'Tubi di Sabbia' die Köpfe abbeißen« hervorgerufen worden ist, oder durch andre Ursachen. Wäre die Beobachtung der Fischer richtig, so könnten wir im gegebenen Falle die Regeneration der Köpfe als eine Anpassungserscheinung betrachten, wie es WEIS-MANN für alle Regenerationserscheinungen tut. Mir scheint, daß die Annahme eines solchen Ursprungs der Regenerationsfähigkeit bei *Phoronis* wenig Wahrscheinlichkeit hat. Vor allem kann man sich gerade, wenn man mit Regenerationsstudien beschäftigt ist, leicht überzeugen, wie ungeheuer schwer es ist, dem Tiere den aus der Röhre hervorstehenden Kopf abzuschneiden. Sobald ich mit der Schere nur die Oberfläche des Wassers berührte, zog sich das Tier schon blitzschnell zurück. Für meine Operationszwecke mußte ich, sollte der Schnitt nahe am Vorderende ausgeführt werden, die Tiere mit Kokain anästhesieren. Es scheint mir sehr wenig wahrscheinlich, daß je ein Feind im stande wäre, einer normalen *Phoronis* den aus der Röhre hervorstehenden Kopf abzutrennen, den Experimentator mit eingerechnet. Diese Fähigkeit, den Kopf bei drohender Gefahr schnell zurückzuziehen, ist es, welche *Phoronis* als Anpassung gegen Feinde erworben hat und diese Fähigkeit macht die Regenerationsfähigkeit als Anpassungserscheinung gegen Feinde nutzlos.

Das spontane Abwerfen der Köpfe tritt immer ein, sobald das Tier in ungünstige Bedingungen kommt. Sobald die Bedingungen sich bessern, beginnt die Regeneration der verlorenen Teile. Diese Erscheinung ist fast eine allgemeine. Wir finden sie bei *Pedicellina*, *Urnatella*, welche gleichfalls ihre Kelehe abwerfen, Diplosomiden und andern zusammengesetzten Ascidien (CAULLERY), mit dem Eintreten des Winters bei *Tubularia* und vielleicht vielen andern Hydroiden. Bei *Dendrocoelum lacteum* habe ich die Beobachtung gemacht, daß sie in ungünstigen Bedingungen (Hunger) gelegentlich ihre Schwänze abwerfen, um sie in günstigeren Bedingungen zu regenerieren. Nach HESCHELER wirft *Lumbricus* in Fällen von Infektion sein Schwanzende ab. Diese Reduktionen, welche bald durch Kälte, bald durch Hunger oder schädliche Veränderungen des Wassers hervorgerufen werden können, sind demnach eine sehr verbreitete Erscheinung.

Man kann auf diese Reduktionen als auf eine physiologische Folgeerscheinung ohne Wert für die Erhaltung des Individuums sehen, als auf eine physiologische Notwendigkeit, die als Folge von Hunger usw. eintritt, oder als auf eine Anpassung gegen eben diese verschlechterten Lebensbedingungen. Da aber solche Reduktionen bei verschiedenen Tieren auf ganz verschiedenen Wegen eintreten, ja oft an ganz bestimmten Stellen, die determiniert sind, so liegt wohl da eine Anpassungserscheinung vor. Haben wir doch bei Pflanzen ganz dasselbe jeden Herbst vor Augen, wenn die Laubbäume als Anpassung an die kalte Jahreszeit ihre Blätter abwerfen. Dieser Blätterfall tritt bei der Roßkastanie z. B. ein, wenn die Blätter noch frisch und lebensfähig sind. Wir haben es hier mit einer Reduktion zu tun zum Zwecke, daß, da der ganze Baum nicht mehr ernährt werden kann, er wenigstens im reduzierten Zustande bessere Verhältnisse abzuwarten im stande ist. Oft werden ganze Zweige oder Blütenteile abgeworfen. Verschiedene schädliche Einwirkungen, als Verletzungen, Trockenheit, Kälte, Lichtmangel, bewirken bei Pflanzen immer dieselben Reduktionserscheinungen. Für diese Reduktionserscheinungen existiert bei Pflanzen ein besonderer Apparat: es bildet sich ein Meristem, zwischen Blatt und Zweig, welches zur Trennungsschicht wird und den Blätterfall verursacht.

Ebenso wie bei Pflanzen, haben wir wohl auch bei Tieren die spontane Teilung als Anpassungserscheinung anzusehen, angefangen von dem hier vorliegenden Falle des Abwerfens des Köpfchens von *Phoronis* und endigend mit der geringen Reduktion, die der menschliche Körper in Form von Haarverlust usw. in ungünstigen Nährbedingungen erleidet.

Alle diese Reduktionen scheinen mir auf Grund einer Reihe von Erwägungen, die ich an andrer Stelle ausführlich darlegen will, primär den Zweck gehabt zu haben, das Individuum über ungünstige Perioden hinweg zu erhalten. Ihre Begründung haben natürlich alle diese Reduktionen in der ursprünglichen Regenerationsfähigkeit, die aller lebenden Substanz eigen ist. Erst sekundär wurden wohl diese Reduktionserscheinungen hier und da zu Mitteln ungeschlechtlicher Vermehrung in Form von Teilung und so indirekt von Knospung.

Stellen, an welchen die Teilung vorgenommen wurde. — Regeneration eine Primäreigenschaft.

Die Operation, welche ich an *Phoronis* zum Zwecke der Regeneration vornahm, bestand darin, daß ich das Tier mit der Schere

quer durchschnitt. In den Fällen, wo ich den Kopf allein abtrennen wollte, anästhesierte ich das Tier vorerst, in den andern Fällen schnitt ich das Tier mit der Röhre zusammen durch. Alle Querschnitte regenerieren. Ob wir nur die Tentakelkrone und den Anfangsteil des Ösophagus und das äußerste Ende des Enddarmes abtrennen, ob wir den Schnitt niedriger führen, an der Stelle, wo die spontane Abtrennung des Kopfes vor sich geht oder noch niedriger hinunter — immer wird ein normal gebildetes Tier erzeugt. Umgekehrt regeneriert das Vorderende, wo auch der Schnitt geführt war, ein normales Hinterende. Leider habe ich die minimale Größe des Stückes nicht bestimmen können, das noch ein ganzes Tier bilden kann.

Was die spontan abgeworfenen Köpfe betrifft, die gleichfalls regenerieren, so wurden sie von mir näher untersucht. Oft wirft die *Phoronis*, wie mir SELYS-LONGCHAMPS schreibt, noch einen Teil des Körpers ab, nachdem sie schon ihren Kopf verloren hat.

Der Umstand, daß jeder Teil regeneriert, beweist im Zusammenhang mit den von MORGAN und mir an andrer Stelle dargelegten Gründen, daß die Regeneration nicht durch natürliche Zuchtwahl entstanden ist, sondern eine primäre Eigentümlichkeit des Lebens ist; wohl schwerlich erlitten die Würmer in ihrer Röhre je an jenen geschütztesten Körperstellen Verletzungen, die zur Regeneration führen mußten. Zu den in meinem II. Teile gegen die WEISMANNsche Anschauung von der sekundären Anpassungsnatur der Regeneration gemachten Einwendungen, kann ich noch hinzufügen, daß meine Annahme, es würde gelingen, auch bei Tieren, die als nicht regenerationsfähig gelten, wie bei Hirudineen, in günstigen Bedingungen Regeneration hervorzurufen, und daß demnach ihre Regenerationsunfähigkeit nicht potentiell, sondern nur durch zufällige Hindernisse hervorgerufen wird, sich vollständig bestätigt hat, da es Herrn SUSSLOFF am hiesigen Laboratorium gelungen ist, bei *Nephelis* Regeneration des Hinterendes hervorzurufen.

An allen Stellen, wo wir das Tier durchschneiden (Taf. XXVII, Fig. 1), bleiben die Regenerationsbedingungen prinzipiell dieselben. Nur, wenn der Durchschnitt durch den ektodermalen Ösophagus selbst geführt wird (Fig. 1, 1, 2), so daß ein Teil desselben zurückbleibt und das Septum auch nicht entfernt ist, ändern sich die Bedingungen bedeutend. Wir werden gleich weiter unten sehen, daß die Regeneration in diesem Falle einen andern Weg einschlägt.

Regeneration des Hinterendes.

Bald nach der Durchschneidung ziehen sich die Wundränder zusammen und verschmelzen miteinander. Dieses scheint der gewöhnliche Hergang der Wundheilung zu sein. Bei spontan abgeworfenen Köpfen dagegen sieht man um das hintere, durchrissene Ende des Vorderdarmes herum eine ganz dünne Lage von Ektodermzellen (Taf. XXVII, Fig. 2 *rep*). Das dargestellte Tier ist schon einen Tag alt und ich habe leider keine jüngeren Köpfe zur Verfügung. Deswegen ist es möglich, daß auch hier der Verschuß der Wunde durch Zusammenziehung der Wundränder entstand und jene dünne Haut eine Neubildung ist, um eine Stelle herum, wo der Darm das Entoderm zu durchbrechen drohte. Später erst schließt sich der Darm gleichfalls durch Verwachsen seiner Ränder (Fig. 2). Ins Darmlumen kommen eine Gruppe degenerierter Darmepithelzellen zu liegen (*deg.dz*).

Fast zu gleicher Zeit mit den geschilderten Hergängen verbinden sich auch die Blutgefäße miteinander und zwar das Mediangefäß mit dem Lateralgefäß am hinteren Körperende, so daß der Blutkreislauf bald wieder beginnen kann. Wir haben uns oft mit Baron SELYS-LONGCHAMPS gewundert, wie schnell nach Durchschneidung oder spontaner Teilung das Blutgefäßsystem wieder zu funktionieren beginnt. Auch schreibt er mir mit der Sendung von regenerierenden spontan abgeworfenen Köpfen, die er mir zugehen ließ, daß er bei ihnen den Kreislauf schon in voller Funktion antraf. Der Prozeß der Verschmelzung ist leider an Schnitten nicht so leicht zu verfolgen und ob die Verschmelzungsstelle die bleibende Verbindung zwischen den Gefäßen ist, oder nur eine vorläufige Anastomose, ist schwer zu sagen. Wir haben es hier mit einer Regulation zu tun, ähnlich derjenigen bei Wirbeltieren, wo verstopfte oder durchschnittenen Gefäße sich durch Anastomosen Durchgänge bahnen und so verbinden.

Der Ort des spontanen Abwerfens des Kelches liegt unter der Teilung des Lateralgefäßes in seinen rechten und linken Ast (vgl. Taf. XXVIII, Fig. 10). Somit liegt in dem abgeworfenen Kopf, außer dem Ganglion und dem Tentakelkranze, das Diaphragma, die Nephridien, die beiden Äste des Lateralgefäßes und ein Stück des ungeteilten Lateralgefäßes selbst. Der Darm wird so geteilt, daß der Ösophagus und ein Teil des Vormagens in dem Kopfstück verbleiben, sowie der Enddarm (oder richtiger Dünndarm), der entodermal ist. Der Ösophagus ist ektodermaler Herkunft, der Vormagen entodermaler.

CORI war der Meinung, daß der Ösophagus ektodermal sei. Von diesem Gedanken ging auch ich bei meinen Experimenten aus und fand auch, wie wir unten sehen werden, wirklich, daß der Ösophagus bei Regeneration aus dem Ektoderm neu entsteht. Nun aber schrieb mir Herr Baron SELYS-LONGCHAMPS, daß er zu der Überzeugung gelangt sei, der Vormagen sei gleichfalls ektodermaler Herkunft. Er beruft sich auf die Zeichnung SCHNEIDERS, wo wir nach der Metamorphose die beiden Darmblindsäcke weit hinunter an die Grenze zwischen Vormagen und Magen gerückt sehen. Nun aber scheint es mir, da die Blindsäcke der Larve nicht hart an der Grenze zwischen Ösophagus und Mitteldarm zu liegen scheinen, sondern direkt Hautstülpungen des letzteren sind, nicht unmöglich, daß bei der Metamorphose der entodermale Teil zwischen der Mündung der Blindsäcke und dem zweifellos ektodermalen Ösophagus sich ausdehnt und so zum Vormagen wird. Daß der Vormagen entodermal ist, dafür scheint mir zu sprechen: 1) der Unterschied in der Struktur zwischen Ösophagus und Vormagen, 2) die Regeneration eines neuen ektodermalen Stomodäums da, wo nur der Vormagen zurückgeblieben, 3) das Unterbleiben der Regeneration des Stomodäums, sobald ein Stück des ektodermalen Ösophagus zurückgelassen worden ist, 4) die Regeneration des Magens aus dem Vormagen, was, wenn letzterer ektodermal wäre, höchst abnorm wäre. Die ausführliche Beschreibung dieser Regenerationserscheinungen folgt weiter unten, an gehöriger Stelle.

Nachdem der Blutkreislauf wieder hergestellt ist, kommt es auch zur Verschmelzung der beiden Darmäste, die schon CORI seiner Zeit konstatierte (Taf. XXVII, Fig. 3). Wir haben in dem abgetrennten Kelche, wie erwähnt, ein Stück des entodermalen Dünndarmes, den ektodermalen Ösophagus und ein Stück des entodermalen Vormagens. Der entodermale Vormagen muß mit dem Dünndarm verschmelzen, um die Verbindung des Darmtrakts wiederherzustellen. Dieses geschieht in der Weise, daß das im abgetrennten Kelche befindliche Stück des Vormagens zu wachsen beginnt (Fig. 3), so energisch, daß es Falten bildet, bis seine Verbindung mit dem Dünndarm vor sich geht. Aus diesem Teil des Vormagens scheint der Magen zu entstehen, da der Dünndarm keine bedeutenderen Wachstumsprozesse aufweist. Der Vormagen allein ist der regenerierende Teil, der Dünndarm wächst nur weiter aus. Nachher wächst der etwas höher gelegene Teil des ganzen Tieres aus, um die normale Gestalt der *Phoronis* wieder herzustellen, nach dem DAVENPORTSchen Gesetze des Wachstums, auf welches wir unten zurückkommen werden.

Die Vereinigung der Blutgefäße und der Darmstücke hat viel Analoges mit der von RABES näher untersuchten Transplantation an Lumbriciden. Auch dort verwachsen die Darmenden transplanterter Wurmstücke und die Blutgefäße ungemein leicht, auch wenn sie anfänglich weiter voneinander entfernt sind. Dieses Entgegenwachsen und Verschmelzen wird durch Richtungsreize erklärt, wir müssen

aber nicht vergessen, daß dies nur eine Übersetzung des Faktums in eine mehr wissenschaftlich scheinende Sprache ist, solange wir weder wissen, noch uns im entferntesten vorstellen können, welcher Art dieser auf Entfernungen wirkende Reiz sein kann, ob chemischer, mechanischer oder vielleicht gar uns noch ganz unbekannter nervöser d. h. primär psychologischer Natur.

Allgemeiner Gang der Regeneration des vorderen Körperendes.

Bevor wir ausführlicher die organogenetischen Ergebnisse behandeln, soll hier eine Übersicht der zeitlich geordneten Regenerationsprozesse vorausgehen. Natürlich ist die Teilung in Stadien hier sehr willkürlich und nur aus praktischen Gründen anzuwenden, da keine scharfe Grenze, kein Stehenbleiben zwischen den Stadien zu beobachten ist.

Stadium A. Bald nach Durchschneidung des Vorderendes schnürt sich das Ektoderm über der Wunde zusammen. Der Vormagen, falls dieser allein, ohne Ösophagusteil zurückbleibt, verwächst und bildet ein blindes Ende. Darauf verwächst auch der Enddarm. Das Körperepithel wächst weiter aus und verdickt sich am Ende bedeutend (Taf. XXVII, Fig. 10 *r.ep*). Vormagen sowohl, als auch Dünndarm ziehen sich vom durchschnittenen Körperende ein wenig zurück. Der Dünndarm liegt noch weiter vom Ende entfernt, als der Vormagen. Das Peritoneum schließt sich gleichfalls oben, sich eng ans Ektoderm anlegend. Einige Epithelzellen des Vormagens fallen der Degeneration anheim. Der Dünndarm schließt sich, ohne daß seine Zellen am Ende degenerieren. Einige Blutkörper liegen als Folgen der Verwundung frei in den Körperhöhlen (Fig. 10 *bl.x*). Irgend eine Phagocytose kann man nirgends bemerken, die Zellen des degenerierenden Darmepithels scheinen sich chemisch aufzulösen. Die Mesodermzellen am sich schließenden Peritoneum werden teilweise frei, vermehren sich und erfüllen den ganzen oberen Teil der Körperhöhle (Taf. XXVIII, Figg. 8, 9 *per.x*). Man sieht hier viele Zellen in karyokinetischer Teilung begriffen. In einigen Fällen (siehe unten) liegen zwischen ihnen Zellen des zerfallenden vorderen Teils des Vormagens, aber auch hier sieht man kein Verschlingen der Darmzellen durch die frei gewordenen Peritonealzellen. Äußerlich weist das Stadium A keine Neubildungen auf und auch innerlich beschränken sich die Prozesse auf diesem Stadium auf Heilung, Verwachsung und Anastomosierung der Blutgefäße und Verwischung der schädlichen Einflüsse der Operation. Eine solche primäre Regulation

nach Operationen sehen wir bei allen Tieren eintreten, bevor zu einer Regeneration, die wir sekundäre Regulation nennen könnten, geschritten wird.

Stadium B (Taf. XXVII, Figg. 4, 5). Hier beginnt die eigentliche Regeneration. Wir sehen am Vorderende ventral eine Einstülpung des Körperepithels, welche auf den Vormagen zuwächst und denselben durchbricht: es ist ein Stomodäum (Taf. XXVII, Fig. 14 *stom*). Gleich über diesem Stomodäum bildet sich, in den meisten Fällen fast gleichzeitig mit dem Stomodäum, eine ventrale seichtere Einbuchtung (Fig. 11 *v.f*) und eine dorsale (Fig. 11 *h.f*), welche seitwärts einander entgegenwachsen, bis sie an den Seiten verschmelzen. Die beiden Falten teilen den sich zum Kelche ausbildenden Teil vom übrigen Körper ab. Auf diesem Stadium beginnen durch zweiseitiges Wachstum des Kelches sich die beiden Kopflappen anzulegen. Innen ist dieser ganze Kopfteil vom Peritoneum ausgekleidet. Etwas später gruppieren sich die frei im Kelchraum liegenden Mesodermzellen so, daß sie sich an die Wände des Körperepithels anlegen, das Peritoneum bildend. Das Septum bildet sich gleichfalls aus diesen sich frei gruppierenden Mesodermzellen.

Auf unserm Stadium B durchbricht das mediane, zwischen den beiden Darmästen liegende, Blutgefäß das Septum und wuchert in den Kopf hinein, dorsal über dem Ösophagus eine Erweiterung bildend. Der Enddarm zeigt noch keine Regenerationserscheinungen und endet noch blind in der Leibeshöhle.

Stadium C (Taf. XXVII, Figg. 6, 7, 8). Dieses Stadium umfaßt die Prozesse des Auswachsens der beiden Kopflappen bis zur Bildung der Fühler. Das Cölom wächst in die beiden Kopflappen beiderseits hinein. Danach wachsen die beiden Äste des Lateralgefäßes rechts und links vom Ösophagus in die Kopflappen hinein (Taf. XXVIII, Fig. 10) und wachsen horizontal nach vorn und hinten einander entgegen, das Lophophorgefäß bildend. Dieses verbindet sich erst später zu einem Ring. Diese Blutgefäße liegen in der primären Leibeshöhle und drängen bei ihrem Wachstume das Peritoneum vom Körperepithel hinweg, sich zwischen beide lagernd. Die Tentakeln legen sich, äußerlich noch unbemerkbar, an, von innen in das Körperepithel hineinwachsend, und dort zuerst Einbuchtungen bildend (Taf. XXVII, Fig. 15). Zu dieser Zeit wächst der Teil zwischen Kelch und Körper stärker aus, dem von DAVENPORT von den Pflanzen auch auf die Tiere ausgedehnten Gesetz folgend, nach dem an der Spitze raschere Zellteilung und langsames Wachstum, weiter hinten aber die Zone

stärksten Wachstums liegt. Auf diesem Stadium beginnen auch die Nephridien sich anzulegen als Haufen von Peritonealzellen. Die Nephridialröhre, die auch rein mesodermal ist, wächst in das Körperepithel hinein, ist aber noch nicht nach außen durchgebrochen (Taf. XXVIII, Figg. 12—14).

Stadium D (Taf. XXVII, Fig. 9). Auf den beiden Kopflappen erscheinen jederseits hufeisenförmig die Fühler. Zuerst entstehen sie dorsal, ventral entstehen sie am spätesten. Die Fühler sind gleich in normaler Zahl angelegt, nur vorn sind dieselben noch nicht vereinigt. Das Lophophorgefäß hat sich zum Ring geschlossen. In diesem Stadium bricht auch der Dünndarm durch, ohne ein ektodermales Proktodäum gebildet zu haben. Darauf erst brechen auch die Nephridien nach außen durch. Zuletzt, nach dem Durchbruch des Dünndarmes, bildet sich das Kopfganglion als ektodermale Einstülpung.

Abweichungen in der zeitlichen Aufeinanderfolge der Bildungen.

Den eben geschilderten Gang der Regeneration und die geschilderte zeitliche Aufeinanderfolge der Bildungen halte ich für die gewöhnliche. Doch nicht immer ist die Reihenfolge der Erscheinungen dieselbe. Hier an der Regeneration des *Phoronis*-Kelches sehen wir so recht, wie sehr die zeitliche Aufeinanderfolge der ersten Regenerationsvorgänge von der Art der Verletzung abhängt, und zwar nicht direkt, sondern indirekt, indem nämlich der Organismus auf die durch Verwundung hervorbrachte Störung durch eine Regulation antwortet. Der oben geschilderte Regenerationshergang ist der gewöhnliche bei der von mir angewandten Art der Verletzung; bei einer andern Art von Verletzung und andrer Operationsweise¹ wird vielleicht ein von uns als abweichend bezeichneter Hergang gewöhnlich².

Oft bildet sich ein Organ früher heraus, als oben geschildert, ein andres, welches früher entstehen sollte, bleibt in der Entwicklung zurück. So sehen wir oft das Stomodäum sich mächtig entwickeln und sich mit dem Vormagen verbinden, während der Kelch selbst noch gar nicht angelegt ist (Taf. XXVII, Fig. 14), d. h. von den beiden Falten — der dorsalen und ventralen, die den Kelchteil abheben sollten, noch nichts zu sehen ist. In diesem Fall liegt sogar das

¹ Größere oder geringere Quetschung bei Durchschnit. Größere oder geringere Verunreinigung der Wunde, Richtung des Schnittes usw.

² Siehe den nächsten Abschnitt.

durchschnittene Ende des dorsalen Längsnerven noch über dem Stomodäum. Das Stomodäum selbst, da es durch das Auswachsen der gleich unter dem Kelch gelegenen Zone nicht ausgedehnt wird, bildet oft mächtige Falten, die wahrscheinlich nachher ausgeglichen werden, wenn der Kopf sich angelegt hat.

Für den gegebenen Fall hat diese kleine Beobachtung vielleicht wenig Interesse; doch illustriert sie mir eine Methode, durch welche man einigen Einblick in die Abhängigkeit und Korrelation der Organbildungen bekommen kann. Überall wo wir eine Aufeinanderfolge von Erscheinungen haben, sei es bei Regeneration, sei es bei embryonaler Entwicklung, nennen wir sie

a, b, c, d, e, f

und zwei Prozesse, z. B. *e* und *d* zeitlich verschoben werden können, so daß wir die Reihe

a, b, c, e, d, f

bekommen, beweist dieses, dass die Prozesse *e* und *d* nicht in Korrelation miteinander stehen, daß *e* nicht durch *d* hervorgerufen, bedingt oder ausgelöst wird. Für unsern Fall angewandt, beweist es, daß die Bildung des Stomodäums und des Kelches unabhängig voneinander geschieht, was ja auch zu erwarten war. Ähnliches können wir von der Zeit des Durchbruchs der Nephridien und des Dünndarmes und von der Zeit der Anlage des Kopfganglions sagen, deren oben geschilderte Aufeinanderfolge nicht streng geregelt ist und untereinander verschoben werden kann.

Die hier beobachtete zeitliche Aufeinanderfolge der regenerierenden Organe läßt sich auch nicht dem von BARFURTH für die Wirbeltiere festgestellten Gesetz für die zeitliche Aufeinanderfolge der Gewebsregeneration unterordnen. So regeneriert z. B. bei Anneliden das Zentralnervensystem sehr früh, bei *Phoronis* wird es ganz zuletzt angelegt.

Verschiedene Art der Regeneration des Ösophagus.

Wie wir oben sahen, bildet sich der Ösophagus gewöhnlich neu als ektodermale Einstülpung — als Stomodäum (Taf. XXVII, Fig. 14). Dieses geschieht in jenen Fällen, wenn das Tier so durchgeschnitten wurde, daß der Ösophagus und ein Teil des Vormagens entfernt war, so daß der neue Ösophagus, wie zu erwarten, sich neu anlegen mußte. Hier haben wir es also, unsrer Terminologie folgend, mit einer Neogenie zu tun.

Eine andre Art der Regeneration beobachten wir in jenen Fällen,

wenn wir die *Phoronis* so durchschneiden, daß ein Teil des Ösophagus zurückbleibt. In diesen Fällen ist ein ektodermaler Teil des Darmes im Körper der *Phoronis* vorhanden. Danach zu urteilen, wäre eine Neogenie des Ösophagus in diesem Falle unnütz, da er einfach durch Auswachsen — nach unsrer Terminologie durch Anastase seine normale Größe und Gestalt wieder erreichen könnte. Und wirklich sehen wir in diesen Fällen die sehr interessante Erscheinung, daß die Ränder des durchschnittenen Ösophagus entweder direkt mit dem Körperepithel verschmelzen (Fig. 12), oder aber, daß bald nach Schluß des Körperepithels und des Ösophagus, dieser in jenes durchbricht. Es genügt also ein Stück des Ösophagus zurückzulassen, um eine ganz andre Weise der Regeneration hervorzurufen. Dieses Resultat erinnert lebhaft an eine in der Literatur über Regeneration leider fast ganz unbeachtet gebliebene Beobachtung in der an interessanten Resultaten so überaus reichen Arbeit CAULLERYS, wonach bei *Circinnalium conrescens* je nach der Stelle des Durchschnittes die Regeneration verschieden verläuft, und während in dem einen Fall, wo nur Postabdomen oder Postabdomen und ein Teil des Abdomens verbleibt, die Regeneration in einer Neubildung — Neogenie besteht, in dem andern Falle, wo der Schnitt in der Höhe des Kiemenkorbes geführt ist, die Organe sich aus den Resten desselben Gewebes regenerieren.

Endlich kommt bei *Phoronis* manches Mal noch eine dritte Art der Regeneration des Ösophagus vor. Es geschieht nämlich öfters, daß das Körperepithel, sich apical nach der Verwundung schließend, in das Ende des durchschnittenen Vormagens einklemmt (Fig. 13), so daß es sich nicht zurückziehen und normal verwachsen kann. In diesem Falle bildet sich weiter als gewöhnlich vom apicalen Ende entfernt eine ektodermale Einstülpung — ein Stomodäum. Dieses wächst dann nicht, wie bei der gewöhnlichen Regeneration, auf das Ende des Vormagens zu, sondern stößt weiter unten auf denselben und bricht von der Seite in denselben durch. In diesem Falle degenerieren alle Darmzellen, die über der Durchbruchsstelle des Stomodäums liegen und zwar beginnt dieser Prozeß — und dieses ist höchst bemerkenswert — bevor das Stomodäum noch das Epithel des Vormagens erreicht hat (Fig. 13). Die Zellen zerfallen ohne Phagocytose. Dieser Regenerationsgang weicht gleichfalls bedeutend vom gewöhnlichen ab, wo keine Degenerationserscheinungen vor sich gehen und das Stomodäum fast apical entsteht. Interessant ist es, daß im eben geschilderten Falle das Stomodäum nicht aus einer neuen apicalen

Anlage, wie sonst das ganze Regenerat, entsteht, sondern inmitten des alten Epithels, weit vom Durchschnitt entfernt. Hier ist es augenscheinlich, daß der auslösende Reiz für die Regeneration des Ösophagus nicht die Bloßlegung der Ektodermzellen noch ihre Verwundung oder die Aufhebung eines Widerstandes ist, sondern daß diese Ursache anderswo gesucht werden muß. Mehr läßt sich aus diesem Falle und wohl auch aus ähnlichen von MORGAN unter dem Namen Morphallaxis vereinigten — nicht ziehen. In allen Fällen werden Zellen neu gebildet, nur daß in einem Fall diese neu gebildeten Zellen weit vom Verwundungsorte entfernt sind, im andern der Verwundungsstelle hart anliegen.

Die weitere Regeneration scheint normaler zu verlaufen, soweit man natürlich darauf nach dem Fehlen von Abnormitäten auf späteren Stadien bei großer Lebensfähigkeit schließen kann. Die Hauptregulationserscheinungen treten, wie überall, auch hier bald nach der Störung ein; diese Regulationen bringen den Regenerationsgang in gewohnte Gleise, wo ererbte organogenetische Prozesse anknüpfen können. Der dreifache Regenerationsgang des *Phoronis*-Kelches trägt ein Gepräge großer Zweckmäßigkeit. In jedem Falle ist die eintretende Regenerationsweise die zweckmäßigste. Wollten wir den Hergang der Regeneration des Ösophagus in der Weise analysieren, wie wir es im ersten Teil unsrer Arbeit vom Standpunkte WEISMANN'S für Polychäten machten, so müßten wir, wenn wir die Regeneration anderer Organe unberücksichtigt ließen und so unsre Aufgabe bis aufs äußerste vereinfachten, annehmen, daß überall an der Ventralseite bei *Phoronis* Zellen existieren, die unter gewissem Reize ein Stomodäum zu bilden im stande seien. Diese Zellenreihe muß kurz vor dem Hinterende anfangen und sich bis zur Einmündungsstelle des Ösophagus in den Vormagen hinziehen. Hier würde sie plötzlich aufhören, da ja, wenn ein Teil des Ösophagus zurückbleibt, keine ektodermale Einstülpung sich bildet. So wäre diese Erscheinung scheinbar einfach erklärt. Warum aber bildet sich in diesem Falle nicht auch eine ventral niedriger gelegene Einstülpung, wie in jenem, wo der Vormagen im Körperepithel stecken blieb. Hier ist es nach unsrer gewohnten Denkungsart schwer zu verstehen, was in einem Falle die Stomodäumbildung in denselben Zellen auslöst, in dem andern nicht.

Da ja eine Zelle von der andern abstammt, so muß ja natürlich an der Stelle, von wo die Regeneration eines Teils vor sich geht, eine Zelle liegen, die fähig ist, diesen Teil zu bilden. Andererseits

wissen wir, daß nicht jede Zelle alles Beliebige bilden kann¹. Von diesem Standpunkt können wir die Stelle definieren, wo das Material für das Regenerat schlummert. Auf solche Weise erzielen wir aber nur eine Lokalisation, die natürlich bedeutende Wichtigkeit hat, diese erklärt aber den Prozeß nicht, ebensowenig als psychische Lokalisationen die Psychologie ausmachen, oder psychische Prozesse erklären können. Was Erklärung erfordert, ist, warum sich die Regenerationszellen gerade so und nicht anders gruppieren, warum die Erscheinungen gewöhnlich zweckmäßig verlaufen, warum die Prozesse oft auf verschiedenen Wegen dasselbe Ziel erreichen und endlich, was die Bildung auslöst.

Der dreifache Regenerationshergang des Kelches gibt ein Beispiel eines Prozesses, wo der Ausgangspunkt des Regenerats unkonstant ist, der Gang der Regeneration auch, das Endresultat aber konstant (natürlich in biologischem Sinn). Diese Erscheinung steht natürlich nicht allein da, die oben erwähnte Beobachtung CAULLERYs beweist ähnliches, ebenso wie viele Fälle der Experimentalembryologie. Diese Erreichung des Zieles auf verschiedenen Wegen hat dadurch eben fast den Charakter eines Prinzips. Dieses Festhalten des Zieles und Wechseln der Mittel läßt die WEISMANNsche Theorie und jede Lokalisationstheorie beiseite, muß sie beiseite lassen, da sie unmöglich auf diese Erscheinungen eingehen kann, ohne ihren schon ohnehin so grotesken Bau bis zur völligen räumlichen Unmöglichkeit zu überladen.

Darm.

Wie wir oben beschrieben haben, regeneriert der Ösophagus, wenn kein Stück desselben zurückgelassen worden war, indem sich aus dem Körperepithel ein Stomodäum bildet. Dieses Stomodäum wächst direkt auf das apicale Ende des nun geschlossenen Vormagens zu. Sobald sich diese beiden Blindsäcke berühren, treibt das Stomodäum, noch als geschlossene Blase vorwachsend, das Epithel des Vormagens vor sich her (Taf. XXVII, Fig. 14). Dieses degeneriert in der Mitte der Berührungsstelle (*d.ep.vm*). Das Epithel des Stomodäums erweist sich resistenter, es ist noch häufig intakt, wenn das

¹ VON BOCK drückte sich über Regenerationserscheinungen einst folgendermaßen aus: »Es erweckt den Eindruck, als ob der Organismus bei der regenerativen Neubildung in der Wahl des hierzu erforderlichen Materials die größte Freiheit genießt und es eben daher bezieht, wo das aus physiologischen oder rein mechanischen Gründen am geeignetsten erscheint.«

Epithel des Vormagens schon an der Berührungsstelle zerfallen ist. Darauf fängt auch das Epithel des Stomodäums an der Berührungsstelle zu degenerieren an, wobei die Degeneration jeder Zelle einzeln sehr allmählich von der Berührungsstelle angefangen vor sich geht. Die Zellen schmelzen gleichsam an der Berührungsstelle ab. Wir sehen auf einigen Präparaten nur halbe Zellen, mit halbem Kerne. Zuletzt liegt an der Verwachsungsstelle nur ein Trümmerhaufen.

Ähnliche Prozesse kommen oft in der Embryonalentwicklung vor, bei Bildung von Stomodäum, Proktodäum und überhaupt Vereinigung getrennter Hohlanlagen. Es wäre interessant, diese Prozesse histologisch und experimentell näher zu untersuchen, sowohl, wie der Zerfall der Zellen vor sich geht, als auch die Ursachen, weswegen gerade in der Mitte der sich berührenden zwei Höhlungen eine Auflösung der Zellen vor sich geht, während die an den Seitenwänden liegenden Zellen miteinander verwachsen.

Die Zellen des Stomodäums sind viel höher als diejenigen des Vormagens. Die Stelle ihrer Vereinigung mit dem Vormagen hebt sich deutlich hervor. Oft ist aus mir unbekannten Gründen die Vereinigung von Stomodäum und Vormagen erschwert, und geschieht später als gewöhnlich, obgleich sich beide Teile berühren.

Der Dünndarm, der entodermal ist, bricht verhältnismäßig spät durch. Ein Proktodäum wird nicht gebildet. Ein eigentlicher Enddarm, wie ihn CORI beschreibt, existiert nicht und wird nicht aus dem Ektoderm durch Einstülpung gebildet.

Bei der *Actinotrocha* schließt sich der Blastoporus nicht vollständig vom Archenteron ab. Ein sichtbares Stomodäum in oben beschriebenem Sinne wird folglich nicht gebildet; wohl aber stülpt sich nach den Untersuchungen vieler Forscher (IKEDA, SELYS-LONGCHAMPS) nach der primären Invagination des Archenteron, noch nachträglich ein Stück des ektodermalen Blastoporusrandes ein, das zum Ösophagus der Larve und des erwachsenen Tieres wird.

Ein Proktodäum wird bei der Embryonalentwicklung ebenso wenig gebildet, wie bei der Regeneration; so lauten wenigstens die Angaben MASTERMANS und SELYS-LONGCHAMPS, nur ROULE beschreibt ein solches, hat aber wahrscheinlich die Nephridien dafür angesehen, wie SELYS-LONGCHAMPS wohl richtig meint.

So sehen wir, was die Bildung des Ösophagus und die Proktodäumfrage betrifft, eine vollständige Harmonie zwischen regenerativem und embryonalem Geschehen.

Fühler.

Die Fühler entstehen zu Ende des Stadiums C. Sie erscheinen zuerst auf der äußeren Peripherie (Taf. XXVIII, Fig. 1 A), darauf biegt die Anlage dorsal um und läuft der ersten Anlage parallel zum Munde zurück (C). Die beiden Kopflappen verstreichen nachher ein wenig und sind beim erwachsenen Tiere weniger bemerkbar. Die innere Fühlerreihe legt sich später enger an die äußere an und ihr Umschlagsrand am Anus zeigt einen kleinen Ansatz zu einer Einrollung (D). Zuletzt erscheinen die Fühler vor und hinter dem Munde, die beiden Fühleranlagen verbindend.

Der Umschlagsrand rollt sich bei *Phoronis Mülleri* Sel.-Longch. nicht ein, bei andern Arten, wie z. B. bei *Phoronis Kowalewskii* rollt er sich einmal ein, bei *Phoronis australis* mehrere Mal, jederseits eine Spirale bildend.

Die getrennte Entstehung der Fühlerkränze und die anfängliche Selbständigkeit der beiden Kopflappen (Taf. XXVII, Figg. 6—8), sowie ihre nachherige mehr oder minder starke Verschmelzung wiederholt, glaube ich, den phylogenetischen Vorgang. Die große Selbständigkeit der beiden Kopflappen und ihrer Fühlerreihen erinnert an Rhabdopleura, ihre nachherige Verwachsung an Phylaktolämen. Vielleicht durchläuft auch hier die Regeneration phylogenetische Stadien, ohne daß ich dabei natürlich direkt an die ausgesprochenen Formen der Rhabdopleura und der Phylaktolämen anknüpfen will, da ich letztere im Gegenteil von *Phoronis*-artigen Formen, die vielleicht noch ihren ursprünglicheren Tentakelapparat bewahrt haben, ableite, während die Rhabdopleura einen Seitenzweig bildet. Das Faktum einer getrennten Entstehung des nachher verbundenen Tentakelkranzes ist hier deswegen von besonderem Interesse, weil eine solche getrennte, zweiseitige Entstehung in der embryonalen Entwicklung nicht zum Vorschein zu kommen scheint, wenigstens ist sie nicht beobachtet worden. So könnte vielleicht dieser Vorgang in eine Reihe mit vielen andern von mir früher zusammengestellten Fällen atavistischer Regenerationsweise gestellt werden.

Gehirn und Nervensystem.

Das »Gehirn« von *Phoronis* regeneriert erst sehr spät, nachdem der Tentakelkranz eben etwas ausgewachsen ist, also auf dem Stadium D, und zur Zeit des Durchbruchs des Dünndarmes nach außen. Es liegt gleich dorsal vom Anus. Hier finden wir zuerst eine ganz

schmale Einstülpung, die ziemlich tief geht und vom Epithel ausgekleidet ist (Taf. XXVIII, Figg. 5—7). Dieser Spalt ist quer zu der Mund und Anus verbindenden Dorsallinie gestellt, aber da er nicht sehr lang ist so gleicht die ganze Einstülpung mehr einer im Durchschnitte ovalen Röhre. Die Zellen liegen dem Lumen der Einstülpung überall hart an. Das ganze Gebilde ist durch eine Basalmembran scharf vom umgebenden Gewebe abgesetzt und liegt noch ganz im Epithel. Das Ganglion bildet sich hauptsächlich aus der dem Munde zugewandten Seite, zum Anus geht das Epithel der Einstülpung allmählich in die gewöhnlichen ektodermalen Körperepithelzellen über.

In dieser Einstülpung, die ich allen Grund sehe mit der Medullarplatte der Wirbeltiere und dem dorsalen Kragennerven des *Balanoglossus* zu vergleichen (sowie mit dem »Ganglion« der Bryozoen), finden wir, wie in der Medullarplatte der Wirbeltiere, zweierlei Zellarten. Die einen bleiben an ihrer ursprünglichen Stelle liegen, sind lang gestreckt und bilden das Epithel der Einstülpung, die Neuroglia (*gl.x*). Weiter vom Lumen der Einstülpung entfernt liegen runde Zellen, die augenscheinlich von den der Medullarhöhle anliegenden Zellen stammen und sich in Ganglienzellen umwandeln (*g.x*), die Neuroblasten Hıs. Hier haben wir denselben Prozeß, wie ihn RAMÓN Y CAJAL für die Entwicklung des Rückenmarks beschrieb, wo auch die Zellen zuerst epithelartig liegen, darauf, nach innen dringend, sich abrunden, zu Neuroblasten Hıs werden und darauf erst ihre Verzweigungen abgeben.

Mir scheint das Faktum, daß das dorsale Ganglion sich durch Invagination bildet, ja bei *Phoronis Mülleri* das ganze Leben hindurch invaginiert bleibt und daß auf solche Weise im Gegensatz zu andern Wirbellosen, mit Ausschluß von *Balanoglossus*, die Ganglienzellen zentral liegen und die Punkt- oder Fasersubstanz rings herum, von großer Bedeutung für die Auffassung der Stellung von *Phoronis* im Systeme. Auch darin erinnert *Phoronis* an die Enteropneusten, wo auch das dorsale Kragenmark invaginiert ist. MASTERMAN (1) vergleicht den Rückennerv (Lateralnerv) der *Phoronis* mit demjenigen von *Balanoglossus*; dieses ist nicht ganz richtig, denn der Lateralnerv von *Phoronis* ist nur ein Bündel Nervenfasern, das gar keine Ganglienzellen enthält. Das Kragenmark des *Balanoglossus* ist nur dem »Gehirn« der *Phoronis* homolog.

Das Ganglion der phylaktolämen Bryozoen bildet sich gleichfalls nach NITSCHKE und SÄFFTIGEN als ektodermale Einstülpung. Auch darin haben wir eine Anknüpfung sowohl an die Enteropneusten

einerseits, als andererseits an die Bryozoen. NITSCHKE hielt diesen Prozeß bei den Bryozoen für äußerlich ähnlich der Einstülpung der Medullarrinne bei den Wirbeltieren. Eine Homologie sensu stricto ist aber nach der Meinung SÄFFTIGENS »natürlich nicht durchführbar«. Jetzt, da wir einen ähnlichen Prozeß auch bei *Phoronis* entdecken, wo er viel klarer ausgedrückt ist und die Ähnlichkeit sich auch auf die innere Struktur erstreckt, indem auch hier die Gliazellen und die Ganglienzellen nicht an der Peripherie des Zentralnervensystems, sondern wie bei *Balanoglossus*, *Amphioxus* und den Wirbeltieren am Lumen der Einstülpung liegen, läßt sich eine Homologie gut durchführen und leitet uns auch hier von *Balanoglossus* über *Phoronis* zu den Phylaktolämen hinüber.

Dem Faktum, daß die Einstülpung quer zur Dorsallinie orientiert ist, lege ich keine große morphologische Wichtigkeit bei. Diese Erscheinung ist wohl dadurch hervorgerufen, daß der Anus sich als Anpassung an die festsitzende Lebensweise allmählich dem Munde nähert und so die ganze Dorsalseite zwischen Mund und Anus so einengt, daß sich die Einstülpung nur noch in der Querrichtung bilden konnte.

Von dem »Gehirn« wächst nachher der Ringnerv aus von beiden Seiten zum Ösophagus vorrückend und endlich sich vor dem Mund schließend. Wir haben es hier mit einem Auswachsen der Nerven aus dem Zentralganglion und mit keiner Differenzierung desselben aus dem Ektoderm in loco zu tun.

Wie IKEDA neuerdings beschreibt, entsteht sowohl das dorsale Ganglion, als auch der Ringnerv nach der Metamorphose neu und hat keine Anlage in der Larve. Ein Einstülpungsprozeß ist aber nicht beobachtet worden; ob er übersehen worden ist, ob *Phoronis Mülleri* ihn allein noch aufweist, oder ob wir es auch hier mit einem in der Regeneration hervortretenden Atavismus zu tun haben, der in der Embryonalentwicklung verloren gegangen ist, können nur nähere Untersuchungen über die Embryonalentwicklung lösen.

Der laterale Achsenzylinder degeneriert, von seinem Zentrum getrennt, bald nach der Operation, und wir sehen ihn schon im Stadium A in voller Degeneration begriffen. Auf Querschnitten durch den degenerierenden Achsenzylinder sieht man, wie die Nervenfasern zerfallen und an ihrer Stelle ein syncytiumförmiges Gebilde auftritt (Taf. XXVIII, Fig. 2), welches Kerne enthält und augenscheinlich aus den Zellen des Neurilemmas gebildet ist. Nach einiger Zeit ist an ihrer Stelle nur noch ein Hohlraum übrig geblieben (Fig. 3) und

der ganze Achsencylinder zu einer Röhre geworden, deren Wände aus den Zellen des Neurilemmas gebildet werden (Fig. 4). Die Zellen des Neurilemmas sind noch stark angeschwollen. Die Grenzen zwischen den Zellen sind nur undeutlich zu erkennen und man möchte fast sagen, sie schwänden vollständig. Die Zellen sind von einem ganz klaren Inhalt erfüllt, welcher die Lichtstrahlen vollständig durchläßt und deswegen kaum von dem Hohlraum in der Mitte des Zylinders zu unterscheiden ist. Wir scheinen es hier mit einer chemischen Auflösung der Nervenfasern und nachheriger Aufsaugung durch die Zellen des Neurilemmas zu tun zu haben. Auf dem Stadium D wächst von dem regenerierten Ganglion aus ein neuer Achsenzylinder in den hohlen Zylinder hinein. Ob die die Nervenfasern resorbierenden Neurilemmazellen nachher zerfallen und durch neue ersetzt werden, konnte ich nicht bestimmen.

Der Zerfall der Nerven geht hier in ähnlicher Weise vor sich, wie ihn z. B. MÖNCKEBERG und BETHE für die Wirbeltiernerven beschrieben, wo auch die Primitivfibrillen in Körner zerfallen und nachher resorbiert werden. KOLSTER wies nach, daß die Zellen der SCHWANNschen Scheide, die man mit unsern Neurilemmazellen vergleichen könnte, als Phagocyten die zerfallenden alten Nervenfasern resorbieren, das Gleiche sahen DE BUCK und DE MOOR. In dem Prozess des Zerfalls der Nerven sehen wir hier eine vollständige Übereinstimmung zwischen *Phoronis* und Wirbeltieren. Leider ist die Frage über die Regeneration der Nervenfasern nicht so klargelegt, denn WIETING und NEUMANN z. B. behaupten eine Regeneration der Nervenfasern von den SCHWANNschen Zellen aus, die sie als Neuroblasten ansehen. Meine Resultate an *Phoronis* müßten sich, wenn wir einen Anschluß an die Regenerationsweise der Gewebe bei Wirbeltieren suchen wollten, an die gewöhnlich angenommene Regenerationsweise der Nerven von Ganglien aus halten. Einigermmaßen beweisend für letztere Ansicht und für unsre Beobachtung ist auch der Umstand, daß wir vor dem Ende des Stadiums D, also vor der Regeneration des Gehirns, noch keine Spur eines Achsenzylinders in der Neurilemmaröhre finden.

Ogleich ich vielleicht noch lange nicht das Recht habe, aus meinen geringen Beobachtungen über Geweberegeneration bei Wirbellosen, die sich genauer nur mit der Regeneration der Muskeln bei Spinnen und der Nervenfasern bei *Phoronis* befaßten, allgemeine Schlüsse zu ziehen, so will ich doch die Meinung aussprechen, besonders da andre Experimente über Geweberegeneration bei Wirbellosen

fast gänzlich fehlen, daß sich bei Wirbellosen, wenn die Gewebe nicht neu angelegt werden, sondern aus dem alten Gewebe entstehen, dieselben Prozesse wiederholen, wie wir sie durch große Reihen von Untersuchungen bei Wirbeltieren kennen gelernt haben.

Körperhöhlen.

Die Cölomhöhle des Kelches regeneriert aus dem Cöllothel der Körperhöhle. Schon mit Beginn des Stadiums *C* sehen wir am apicalen Ende eine Anhäufung von losen Peritonealzellen, die durch Teilung der alten durch die Operation beeinflussten Peritonealzellen hervorgegangen sind. Mit dem späteren Auswachsen der beiden Kopflappen kleidet das neu gebildete Cöllothel die inneren Flächen der Körperwand aus. Es entstehen somit nicht zwei oder sogar vier nachher verschmelzende Höhlen, den zwei oder vier Längshöhlen des Körpers entsprechend, was geschehen würde, wenn wir es mit einem direkten Auswachsen der Körperhöhlen in den Kelch zu tun hätten. Eine Zeit lang steht die Kelchhöhle mit den Körperhöhlen noch in offener Verbindung. Das Septum tritt erst etwas später auf und entsteht gleichfalls durch frei sich anordnende Zellen und nicht durch Faltenbildung.

Das Verhältnis des Cölothels zu den Blutgefäßen soll im nächsten Abschnitt behandelt werden. Die Bildung des Kelchcöloms entspricht bei Regeneration dem embryonalen Hergang, wie ihn METSCHNIKOFF, ROULE, ich selbst und SELYS-LONGCHAMPS für die Embryonalentwicklung von *Phoronis* beschrieben haben, d. h. die Mesodermzellen gruppieren sich frei, die Cölomhöhlen bildend. Nach MENON werden bei der Metamorphose von *Phoronis* die Kragenhöhlen der *Actinotrocha* (MASTERMAN) zu der Kelchhöhle, während die Epistomhöhle neu entsteht, da der Kopflappen der *Actinotrocha* bei der Metamorphose verloren geht. Gegen eine Homologisierung des Kopflappens der *Actinotrocha* mit der Epistomhöhle der *Phoronis* spricht sich auch SELYS-LONGCHAMPS aus; sowohl nach ihm, als nach IKEDA wird Kelchhöhle und Epistomhöhle bei *Phoronis* während der Metamorphose neu gebildet. Wie wir sahen, bildet sich bei Regeneration die Kelchhöhle neu aus dem Cöllothel der Körperhöhlen, dasselbe können wir von der Epistomhöhle behaupten; beide Höhlen sind vom Cöllothel ausgekleidet, wie die Körperhöhle selbst und dieses Cöllothel stammt von der Körperhöhle ab.

Schon hier will ich vorläufig darauf hinweisen, daß also die vollkommen regenerierte *Phoronis* mit Epistomhöhle, Kelchhöhle

(Kragenhöhle) und Körperhöhlen dem von MASTERMAN für *Actinotrocha* festgestellten Schema entspricht. *Phoronis* also und nicht *Actinotrocha* weist jene deutliche Trimetamerie auf.

Blutgefäßsystem.

Wir sprachen schon oben von der Verwachsung der Blutgefäße und der Restitution des Blutkreislaufes. Diesen Prozeß haben wir scharf von der Regeneration der Blutgefäße zu trennen. Während die Restitution des Blutkreislaufes schon ungemein früh auftritt, ja eine der ersten Regulationserscheinungen ist, die wir beobachten, tritt die eigentliche Regeneration der Blutgefäße erst viel später auf. Auch hier haben wir also die erste Phase der Regeneration — die Reparation von der Regeneration selbst scharf zu trennen.

Nach der Durchschneidung tritt immer Blut aus dem verwundeten Blutgefäß aus und wir finden sowohl gelbes Blutgerinnsel, als auch einzelne Blutkörperchen in der Leibeshöhle (Taf. XXVIII, Fig. 8 *bl.k.*). Diese Blutzellen bekommen allmählich ein getrübbtes Äußeres, werden undurchsichtig, so daß man weder Kern noch irgend eine Struktur an ihnen unterscheiden kann und zerfallen zuletzt. Auf späteren Stadien sind sie aus der Körperhöhle verschwunden. Sie werden jedenfalls chemisch aufgelöst und es ist keine Anteilnahme von Phagocyten zu bemerken. Was das weitere Hinaustreten von Blut aus den durchschnittenen Blutgefäßen hindert, ist schwer zu sagen. Ob eine Art Fibrinbildung vor sich geht, oder ein sehr schneller Schluß der Gefäßwände, kann ich nicht sagen, zwar sieht man die Blutgefäße nach einiger Zeit mit verwachsenen blinden Enden, aber wie schnell diese Verwachsung vor sich geht und ob sie die Ursache des Stillstandes der Blutung ist, scheint fraglich.

Wenn die beiden Kopflappen schon angelegt sind, also beim Beginn des Stadiums C, wächst das Mediangefäß in dieselben dorsal hinein und endet hier fürs erste noch blind mit einer Erweiterung (Taf. XXVIII, Fig. 10 *med.g.*). Die beiden Lateralgefäße wachsen ihrerseits gleichfalls rechts und links vom Ösophagus apicalwärts, erweitern sich hier bedeutend und geben jedes je einen horizontalen Ast nach vorn und hinten ab (*r.l.R.*, *l.R.l.*).

Später verbindet sich die Erweiterungsstelle des Lateralgefäßes mit dem Mediangefäß. Die hinteren Äste bleiben kurz und bekommen die Aufgabe, die anal gelegenen Tentakel zu versorgen. Die vorderen Äste vereinigen sich vor dem Ösophagus, und damit ist das Lophophorgefäß geschlossen. Senkrecht vom Lophophorgefäß sprossen

Tentakelgefäße, sich zwischen Peritoneum und äußeres Körperepithel legend, auf die Körperwand los (Taf. XXVII, Fig. 15). Diese weist zuerst von innen Einbuchtungen auf, darauf beginnen auch äußerlich bemerkbar die Tentakel zu sprossen. Hier scheinen die Gefäße die Anregung zur Tentakelbildung zu geben. Die Gefäße werden rings vom Peritoneum umschlossen.

Die paarige Anlage des Lophophorgefäßes steht augenscheinlich in engem Zusammenhang mit dem ursprünglich paarigen Charakter der Kopflappen und des Tentakelkranzes.

Die Literatur über die Entwicklung der Blutgefäße bei der *Actinotrocha* während der Metamorphose ist noch ganz unklar und gibt uns leider gar keinen Anhaltspunkt für einen Vergleich mit dem regenerativen Geschehen.

Nephridien.

Sowohl der Trichter, als auch der Ausführungsgang der Nephridien entsteht aus dem Cölothel. Zuerst sehen wir eine Wucherung des Cölothels, des Septums und der Somatopleura, welche den Trichter bildet. Das blinde distale Ende dieser Bildung wuchert direkt in das Körperepithel hinein (Taf. XXVIII, Figg. 12—14) und durchbricht dasselbe erst viel später.

Die Bildungsweise der regenerierenden Nephridien entspricht in allgemeinen Zügen derjenigen der Annelidennephridien. Was die Embryonalentwicklung der Nephridien von *Phoronis* betrifft, so entspricht der Trichter nach IKEDA nicht den Nephridien der Larve, welche als ektodermale Einstülpungen entstehen. Nach CALDWELL und SELYS-LONGCHAMPS persistieren die Larvennephridien. Solange dieser Punkt gleichfalls nicht vollkommen klar gelegt ist, lassen sich keine festen Schlüsse ziehen. Sollten die Larvennephridien persistieren, so hätten wir die Erscheinung, daß sie bei der Embryonalentwicklung aus dem Ektoderm (wenigstens teilweise), bei der Regeneration ganz aus dem Mesoderm entstehen. Hat IKEDA recht, so entspricht vielleicht die regenerative Organogenese vollkommen der embryonalen.

Phylogenetische Betrachtungen.

In dem vorliegenden Teil meiner Untersuchungen, sowie auch im zweiten, den Planarien gewidmeten Teil, habe ich zu beweisen gesucht, daß den Regenerationsprozessen nicht aller phyletischer Wert abgesprochen werden kann und in einem speziell dieser Frage

gewidmeten Artikel habe ich nachgewiesen, daß sie oft sogar solche morphologische Merkmale ferner Vorfahren aufzudecken im stande sind, die in der embryonalen Entwicklung nicht mehr zum Vorschein kommen. In den meisten Punkten sehen wir eine vollkommene typische Übereinstimmung zwischen Embryonalentwicklung und Regeneration, so besonders bei den Turbellarien. Wenn wir diesen Übereinstimmungen mit den Embryonalprozessen nicht den phylogenetischen Wert nehmen können, es sei denn, wir nehmen ihn auch dem embryonalen Geschehen, so haben wir wohl schwerlich das Recht, den Abweichungen in der regenerativen Organogenese, besonders wenn sie augenfällige Anknüpfungen an Eigentümlichkeiten der Vorfahren bieten, alle morphologische Bedeutung abzusprechen.

Hier bei *Phoronis* scheinen sich Regenerationsstudien als Methoden phyletischer Forschung besonders gut zu bewähren, denn durch das Experiment sind wir hier im stande gewesen, morphologische Prozesse klar zu legen, welche in der Embryonalentwicklung durch die Metamorphose der *Actinotrocha* so dunkel und verwischt sind, daß sie hier trotz zahlreicher, gewissenhafter moderner Untersuchungen, wie derjenigen von IKEDA, SELYS-LONGCHAMPS und MENON, doch nicht klar gelegt werden konnten, und noch gar keine Einigung erzielt worden ist. So ist die Frage, wie weit sich der ektodermale Teil des Vorderdarmes erstreckt, da der Blastoporus bei der Larve direkt in den Mund übergeht, schwer zu lösen, und es existieren darüber verschiedene Ansichten (CORI, SELYS-LONGCHAMPS). Nach meinem Experiment scheint es mir nicht zweifelhaft, daß hier CORI im Rechte ist, wie ich oben ausgeführt habe. Ebenso unsicher schien die Frage, ob ein Proktodäum sich bildet: SELYS-LONGCHAMPS fand keines am Embryo, IKEDA drückt sich, trotz eingehender Untersuchungen, zweifelnd aus, ROULE beschreibt ein solches. Die Regeneration gibt hier so klare Bilder, daß kein Zweifel möglich ist. Die definitiven Nephridien treten bei *Phoronis* so nah, oder direkt an der Stelle der larvalen Nephridien auf, daß die Ansichten über ihre Entstehung ganz auseinander gehen (SELYS-LONGCHAMPS, IKEDA), hier bei der Regeneration wird die Bildung der Nephridien durch keine larvalen Organe verdeckt und tritt klar zu Tage. Dasselbe kann man von den Tentakeln sagen, die bei der Metamorphose direkt unter den Larvententakeln sprossen; das von mir oben beobachtete Sprossungsgesetz ist bei der Embryonalentwicklung deswegen nie beobachtet. Dasselbe läßt sich von den Cölomverhältnissen sagen.

Was die Bildung des Cerebralganglions betrifft, so ist dieselbe in der Embryonalentwicklung noch nie geschildert worden.

Aus alle dem ziehe ich den Schluß, daß man mit einiger Wahrscheinlichkeit dort, wo die Embryonalprozesse infolge verschiedener Ursachen unklar und sehr verwischt sind, aus dem regenerativen Geschehen auf das embryonale oder phylogenetische schließen kann. Daß dabei viel Vorsicht und Takt nötig ist, ist selbstverständlich; aber das ist bei allen Schlüssen notwendig und nicht minder vielleicht bei embryonalem Geschehen, wie es uns gerade die über unsre Gattung vorliegende Arbeit von MASTERMAN lehren kann. Regenerativer Organbildungsmodus muß neben der Embryonalentwicklung und dem Bau der fertigen Form in Betracht gezogen werden, wo wir phyletischen Betrachtungen uns hingeben. Auf diese Meinung mich stützend, erlaube auch ich mir einige Schlüsse über die Stellung der *Phoronis* im System.

Während früher *Phoronis* bald näher zu den Bryozoen (CORI), bald — hauptsächlich anfänglich — zu den Gephyreen gestellt wurde, hat in neuerer Zeit MASTERMAN ziemlich viel Aufsehen erregt, indem er die *Actinotrocha* den Chordaten nähert und vor allem viel Ähnlichkeit mit Enteropneusten findet. Nach seiner Beschreibung ist die Ähnlichkeit auffallend — fast alle Organe stimmen überein. Nun aber haben die darauffolgenden embryologischen Untersuchungen von ROULE, IKEDA und SELYS-LONGCHAMPS die Beobachtungen, auf welchen jene Verwandtschaft aufgebaut war, durchaus nicht bestätigt, trotzdem MASTERMAN von IKEDA sonderbarerweise das Gegenteil behauptet. Solange MASTERMAN nicht durch Angabe der Methode, durch welche er so überraschende Resultate erzielte, die Zweifel zerstreut (denn Methylenblaufärbung ergab für IKEDA nichts Ähnliches), haben seine Schemata alle Bedeutung verloren. Ein Kragennervenring, ein dorsaler und ventraler Nerv und ein perianaler Nervenring fehlen, sowohl nach IKEDA als auch nach SELYS-LONGCHAMPS; der Neuroporus ist ein Kunstprodukt (IKEDA, SELYS-LONGCHAMPS) — so fallen alle Vergleichungspunkte zwischen *Balanoglossus* und *Actinotrocha*, was das Nervensystem betrifft. Von den von MASTERMAN geschilderten Verhältnissen des Blutgefäßsystems erweist sich nur das Rückengefäß am Ösophagus (IKEDA): — somit fällt auch hier alle Homologie mit den Enteropneusten. Die Cölombildung geschieht auch nicht nach der von MASTERMAN geschilderten Weise, welche mit der von *Balanoglossus* übereinstimmen sollte, sondern entweder nur durch Zellenimmigration wie METSCHNIKOFF, ich und SELYS-LONGCHAMPS es schilderten, oder

vielleicht auch bei andern Arten so, daß noch die vorderen Divertikel CALDWELLS auftreten, sich aber gleich darauf in freie Zellen auflösen (IKEDA), so daß SELYS-LONGCHAMPS zu dem Schluß kommt, daß die Trimetamerie der *Actinotrocha* mehr eine theoretische, als reale Konzeption ist. Das erste und zweite Nephridienpaar MASTERMANS existiert nach IKEDA gleichfalls nicht. Die Notochorda sind keine Chorden (WILLEY, HARMER, IKEDA, SELYS-LONGCHAMPS); die Chorda des *Balanoglossus* ist freilich auch keine (SCHIMKEWITSCH), deswegen brauchen sie immerhin noch nicht homolog zu sein, um so mehr als die Notochorda gelegentlich auch ventral liegen und ROULE sogar ein unpaares medianes, ventrales entdeckt hat bei *Phoronis sabatieri*. Die »Subneuralglandula« MASTERMANS, die dieser mit der Hypophyse der Vertebraten vergleicht, ist nur eine einfache dorsale Falte des Darmes, die sich histologisch in nichts vom übrigen Darmepithel unterscheidet (SELYS-LONGCHAMPS). Somit fallen wohl alle Vergleichungspunkte der *Actinotrocha* mit den Enteropneusten.

Und doch glaube ich, daß die Ansicht MASTERMANS im Grunde richtig ist. Das Unglück war, daß der Autor seine zweifellos geistreichen Kombinationen zu despotisch der Natur aufdrängen wollte und von ihr einen klaren Schematismus verlangte, wo nur leise, feine Andeutungen vorhanden sein konnten, die erst in ihrer Summe einen Anhaltspunkt für phylogenetische Hypothesen zu bieten vermochten. MASTERMAN bleibt das Verdienst, als erster die Idee einer Verwandtschaft der *Phoronis* mit *Balanoglossus* und den Chordaten ausgesprochen und diesen Vergleich durchgeführt zu haben, und es ist sehr zu befürchten, daß, nachdem seine Beobachtungen sich als falsch erwiesen haben, auch seine Grundidee mit verworfen wird, wie es schon von seiten ROULES und SELYS-LONGCHAMPS geschehen ist.

Nach meiner Meinung liegt der Fehler MASTERMANS, neben seinen falschen Beobachtungen, vor allem darin, daß er hauptsächlich die *Actinotrocha* zu Vergleichen heranzog, während man bei der *Phoronis* selbst viel mehr Anklänge an die Enteropneusten finden könnte, die *Actinotrocha* aber, wie jede Larve, so viele rein cenogenetische Merkmale hat, daß es bei ihr schwer fällt, morphologisch wichtige Charakterzüge herauszufinden. Überhaupt wurde ja die morphologische Bedeutung der Larvenformen, vor allem aber der *Trochophora* lange Zeit sehr auf Kosten der fertigen Form überschätzt. Man ging dabei wohl von der falschen Voraussetzung aus, daß die konstantesten Erscheinungen in der Embryologie auch die palingenetischsten seien, während sehr konstante Larvencharaktere

als solche erworben sein könnten und nie einer geschlechtsreifen Form angehört zu haben brauchten; solche cenogenetisch erworbene Eigenschaften konnten nachher auf viele Gruppen hindurch weiterverpflanzt worden sein; so geschah es ja wohl mit der Segmentation des Eies, so auch mit den Charakterzügen der *Trochophora* und ihr ähnlicher Larven.

Wenn wir über verwandtschaftliche Beziehungen der *Phoronis* zu einem richtigen Schlusse kommen wollen, so müssen wir auch hier vor allem sekundär Erworbenes von längst Ererbten scheiden. Die Organisation der *Phoronis* scheint stark durch sedentäre Lebensweise beeinflusst worden zu sein, wenngleich diese Lebensweise noch nicht die meisten Charakterzüge verwischt hat, welche den frei lebenden Vorfahren eigentümlich waren und welche bei den *Bryoxoa ectoprocta* fast alle endgültig verschwunden sind. Als unter dem Einflusse festsitzender Lebensweise erworben, haben wir den Tentakelkranz anzusehen, den wir uns also bei der Stammform der *Phoronis* fortzudenken haben. Mit der Erwerbung des Tentakelkranzes ging wahrscheinlich der allmähliche Schwund des Kopflappens (-Eichel) Hand in Hand, der hier seine Bedeutung einbüßte, oder höchstens noch als Epistom erhalten blieb. So kam es zur Bildung einer Form mit zwei Paaren Cölomsäcke statt dreier. Das Blutgefäßsystem scheint bei der Stammform gut entwickelt gewesen zu sein, noch bei *Phoronis* zeigt es dieselbe Lage, wie bei *Balanoglossus* (Taf. XXVIII, Fig. 11), nur müssen wir uns an der Stelle des Blutraumes in der Eichel von *Balanoglossus* ein Ringgefäß für den neugebildeten Tentakelkranz denken. Die abweichende Lage der andern Organe wird aus dem Umstand erklärt, daß als Folge der sedentären Lebensweise der Anus sich dem vorderen Ende nähert. Bei den in Steinhöhlen sitzenden *Phoronis*-Arten (wie die vom Schwarzen Meer), sowie auch bei den in Sandröhren lebenden war eine solche Verlagerung des Afters natürlich von Nutzen. Schon WILSON erklärt die Näherung des Afters zum Munde bei *Phoronis* als Folge festsitzender Lebensweise, doch erklärte er sich diese Näherung so, als ob eine ursprüngliche Krümmung der ganzen hinteren Körperhälfte stattgefunden hätte mit nachträglicher Verwachsung der Körperwände. Ich halte es für wahrscheinlicher, daß der After allein allmählich längs der Rückenlinie hinaufzog. Wenn wir uns diese Wanderung des Afters längs der Rückenlinie vorstellen, so begreift es sich vielleicht, daß derselbe auch das Mesenterium mit sich zog. Dadurch kam jene sonderbare Beziehung der Mesenterien zu stande, die so schwer erklärlich scheint.

Zu gleicher Zeit mußte der Darm den früher wahrscheinlich median dorsal gelegenen Nerv zur Seite schieben, ihn zum »Seitennerv« machen. Ich erwähnte schon oben, daß durch die Näherung von Mund und After zueinander auch die Medullareinstülpung nun nicht mehr in der Längsrichtung sich bilden konnte, sondern quer zusammengedrückt wurde.

Mich im allgemeinen der Denkungsart MASTERMANS über die verwandtschaftliche Einheit der ganzen Gruppe der *Triarticulata* — wie ich sie, die Priorität SCHIMKEWITSCH anerkennend, nennen will — anschließend, bringe ich die Brachiopoden, *Phoronis*, *Balanoglossus*, *Bryoxoa ectoprocta*, *Cephalodiscus*, *Rhabdopleura*, *Echinodermata*, *Chaetognatha*, mit einigem Zögern auch *Amphioxus* in nähere Verwandtschaft. Bei ihnen allen tritt mehr oder weniger ein Enteroöl und ein invaginiertes dorsales Zentralnervensystem deutlich zu Tage. Die andern Eigentümlichkeiten im anatomischen Bau nähern die einen Gruppen einander und entfernen die andern. Am aberantesten infolge besonderer Lebensbedingungen sind Bryozoen (festsitzende Lebensweise), Echinodermaten (festsitzende Lebensweise und Verlust der ursprünglichen Bisymmetrie), *Chaetognatha* (pelagische Lebensweise). In der von mir untersuchten Gruppe der *Phoronidea* sehe ich ein Bindeglied zwischen einer frei lebenden *Balanoglossus*-ähnlichen Art und den Bryozoen¹, wobei natürlich die *Phylactolaemata* obenan stehen².

Die nebenstehende Tabelle zeigt, wie unter dem Einfluß festsitzender Lebensweise die einen Organe bei *Phoronis* und weiter bei *Phylactolaemata* rückgebildet werden, die andern neu entstehen (wie der Tentakelkranz). Auf weitere Einzelheiten, die das Bild vollständiger gestalten könnten, aber viel Detailerörterungen erforderten, will ich mich hier nicht einlassen, ich bin schon zu weit von meiner ursprünglichen Aufgabe abseits geleitet worden; deswegen gebe ich in der Tabelle nur alles in größten Strichen, als Skizze wieder, die ein morphologisch geschulter Leser leicht vervollständigen und mit Wissen und Zitaten ausschmücken kann. Auf Vergleiche mit andern Gruppen

¹ In den Endoprokten sehe ich geschlechtsreife Molluskenlarven.

² Daß diese Süßwasserformen sind, sollte uns nicht wundern. *Phoronis* selbst erträgt gut Brackwasser, wie ich mich in Sewastopol überzeugen konnte, wo sie gleich am Eingang des Hafens vorkommt, wobei das Schwarze Meer ja an und für sich einen überaus geringen Salzgehalt hat. Ich erinnere mich dabei an die Ausführungen SIMROTHS, der darauf hinweist, daß rotes, hämoglobinhaltiges Blut nur in süßem Wasser erworben werden konnte, und *Phoronis* hat bekanntlich ein solches Blut.

Enteropneusten	Phoronis	Phylactolaemata
Ektodermaler Vorderdarm	ebenfalls	fehlt
Proktodäum fehlt	ebenfalls	fehlt
Kiemenspalten vorhanden	die Diplochorda der Actinotrocha ist nach WILLEY Kiemenrest	fehlen
Blutgefäßsystem mit dorsalem und ventralem Gefäß u. vorderer Kommissur	ebenso, nur ein Gefäßring für den Tentakelkranz hinzugefügt	fehlt
Invaginiertes Kragenmark	invaginiertes dorsales Ganglion	ebenfalls
Ein vorderes unpaares Enterocöl und zwei Paare im Körper	ebenfalls. Invagination der Cölomhöhle geht in Immigration zurück	vorderes Cölom endgültig verschwunden. Cölothel nur durch migrierende Zellen gebildet
Zwei Nephridienpaare	ebenfalls zwei Trichterpaare bei <i>Ph. australis</i> , aber mit gemeinsamem Ausgang	ein Nephridienpaar
Fehlt	Tentakelkranz	ebenfalls, ähnlich Phoronis gebaut
Mund und Anus entgegengesetzt	genähert	ebenfalls

kann ich mich mit Recht nicht näher einlassen, dieses könnte nur ein Lehrbuch vergleichender Morphologie. Im allgemeinen schließe ich mich den Anschauungen SCHIMKEWITSCHS und denjenigen MASTERMANS an, die er in seinen älteren Aufsätzen klargelegt hat, nur kann ich mich nicht, wie MASTERMAN, mit der SEDGWICKSchen Auffassung über die Entstehung der Metamerie einverstanden erklären. Auch stimmen meine Ansichten gut zu dem von SCHIMKEWITSCH gezeichneten Stammbaum, nur daß ich die hypothetische Gruppe der *Tentaculigera* nicht acceptieren möchte, da der Tentakelkranz ein retrogrades Merkmal festsitzender Lebensweise ist und solche Formen daher von frei lebenden, nicht umgekehrt herzuleiten sind.

St. Petersburg, 28. Dezember 1902.

Literatur.

- D. BARFURTH, Zur Regeneration der Gewebe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII. 1891.
P. J. VAN BENEDEN, Note sur un Annélide céphalobranche sans soies désigné sous le nom de Crepina. Annales des Sc. natur. Zool. (IV. série.) Vol. X. 1858.

- M. v. BOCK, Über die Knospung von *Chätogaster diaphanus*. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.* Bd. XXXI. 1897.
- DE BUCK et DE MOOR, La neuronophagie. *Journ. de Neurologie.* Bruxelles et Paris 1900.
- W. H. CALDWELL, Blastopore, mesoderm, and metameric segmentation. *Quart. Journ. of Mic. Sc.* Vol. XXV. N. S. 1885.
- M. CAULLERY, Contributions à l'étude des Ascidies composées. *Bull. Scient. France et Belgique.* T. XXVII. 1895.
- C. J. CORI, Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Gattung *Phoronis*. *Diese Zeitschr.* Bd. LI. 1891.
- C. B. DAVENPORT, The Role of Water in Growth. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.* Vol. XXVIII. 1897.
- S. HARMER, On the Notochord of *Cephalodiscus*. *Zool. Anz.* Bd. XX. 1897.
- K. HESCHELER, Über Regenerationsvorgänge bei *Lumbriciden*. I. *Jenaische Zeitschr.* Bd. XXX. 1896.
- W. HIS, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Marke. *Abhandl. d. k. sächsischen Gesellsch. d. Wiss.* Bd. XXVI. Math.-Physik. Klasse. Bd. XV. 1890.
- I. IKEDA, Observations on the Development, Structure and Metamorphosis of *Actinotrocha*. *Journ. of the College of Science, Imper. Univ. Tokyo.* Vol. XIII. Pt. 4. 1901.
- R. KOLSTER, Beiträge zur Kenntnis der Histogenese der peripheren Nerven nebst Bemerkungen über die Regeneration derselben nach Verletzung. *Beitr. pathol. Anat. u. allg. Pathologie.* Bd. XXVI. 1899.
- A. MASTERMAN, Preliminary Note on the Structure and Affinities of *Phoronis*. *Proc. of Roy. Soc. Edinburgh.* Vol. XXI. 1896.
- On the *Diplochorda*. 1) The Structure of *Actinotrocha*. *Quart. Journ. of Mic. Science.* Vol. XL. N. S. 1897.
- On the archimeria segmentation and its bearing upon the phyletic classification of the *Coelomata*. *Proc. of Roy. Soc. Edinburgh.* Vol. XXII. 1898.
- On the *Diplochorda*. 3) The early stages of *Phoronis Buskii* MacIntosh. *Ibid.* Vol. XLIII. 1900.
- Review of Mr. IWAJI IKEDAS Observations on the Development, Structure and Metamorphosis of *Actinotrocha*. *Quart. Journ. Mic. Sc.* Vol. XLV. 1902.
- R. MENON, Notes on *Actinotrocha*. *Quart. Journ. of Mic. Sc. (N. S.)* Vol. XLV. 1901.
- J. METSCHNIKOFF, Vergleichend-embryologische Studien. 3) Über die Gastrula einiger Metazoen. *Diese Zeitschr.* Bd. XXI. 1871.
- MÖNCKEBERG u. BETHE, Die Regeneration der markhaltigen Nervenfasern der Wirbeltiere, unter hauptsächlichlicher Berücksichtigung des Verhaltens der Primitivfibrillen. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. LIV. 1899.
- TH. MORGAN, Regeneration. 1901.
- E. NEUMANN, Einige Versuche über Nerventransplantation. *Arch. f. Entwicklungsmechanik.* Bd. VI.
- H. NITSCHKE, Beiträge zur Kenntniss der *Bryozoen*. *Diese Zeitschr.* Bd. XXV. Suppl. 1875.
- O. RABES, Über Transplantationsversuche an *Lumbriciden*. *Biol. Centralblatt.* Bd. XXI. 1901.

- RAMÓN Y CAJAL, Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moelle embryonnaire. *Anat. Anz.* Bd. V. 1890.
- L. ROULE, Étude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens. *Annales des Sciences Natur. (Zool.)* VIII. série. T. XI. 1900.
- SÄFFTIGEN, Das Nervensystem der phylaktolämen Süßwasserbryozoen. *Zool. Anz.* Bd. XI. 1888.
- WL. SCHIMKEWITSCH, Beobachtungen an der Fauna des Weißen Meeres. I. Trav. d. l. Soc. des Natur. de St. Pétersbourg. T. XX. Livr. 2. (Russisch.)
- Sur les relations génétiques de quelques groupes des Métazoaires. Congrès intern. Zool. Moscou 1893.
- A. SCHNEIDER, Über die Metamorphose der Actinotrocha branchiata. *MÜLLERS Archiv f. Anat. u. Physiol.* 1862.
- EUG. SCHULTZ, Über Mesodermbildung bei Phoronis. *Travaux de la Soc. S. des Sciences natur. de St. Pétersbourg.* T. XXVIII. 1897.
- Über das Verhältnis der Regeneration zur Embryonalentwicklung und Knospung. *Biol. Centralbl.* Bd. XXII. 1902.
- M. DE SELYS-LONGCHAMPS, Recherches sur le développement des Phoronis. *Archives de Biologie.* T. XVIII. 1902.
- SIMROTH, Entstehung der Landtiere. 1891.
- WIETING, Zur Frage der Regeneration der peripheren Nerven. *Beitr. pathol. Anat. u. allgem. Pathol.* Bd. XXIII. 1898.
- A. WILLEY, Enteropneusta from the South Pacific, with Notes on the West-Indian species, A. WILLEYS Zoological Results. Part III. Cambridge 1899.
- E. B. WILSON, The origin and the Signification of the Metamorphosis of Actinotrocha. *Quart. Journ. of Mic. Sc.* Vol. XXI. N. S. 1881.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

<i>an</i> , Anus;	<i>K.ep</i> , Körperepithel;
<i>ant</i> , Stelle, an welcher das Köpfchen spontan abgeworfen wird;	<i>K.l</i> , Kopflappen;
<i>bl.g</i> , Blutgefäß;	<i>Kn</i> , Neurilemmkerne;
<i>bl.k</i> , Blutkörperchen;	<i>l.l.l</i> , linkes Lateralgefäß;
<i>coel</i> , Cölom;	<i>med.g</i> , Mediangefäß;
<i>d.d</i> , Dünndarm;	<i>mes</i> , Mesoderm;
<i>dg.d.ep</i> , degenerierendes Darmepithel;	<i>neph</i> , Nephridium;
<i>dg.ep.v.m</i> ; degeneriertes Epithel des Vormagens;	<i>nh</i> , Nervenöhle;
<i>dg.d.z</i> , degenerierende Darmzellen;	<i>n.k</i> , Nephridialkanal;
<i>d.gef</i> , Dorsalgefäß;	<i>np</i> , Neuroporus;
<i>diaph</i> , Diaphragma;	<i>n.tr</i> , Nephridialtrichter;
<i>g</i> , Ganglion;	<i>nvl</i> , Neurilemma;
<i>gl.z</i> , Gliazellen;	<i>oes</i> , Ösophagus;
<i>g.z</i> , Ganglienzellen;	<i>os</i> , Mund;
<i>h.f</i> , hintere Falte;	<i>per</i> , Peritoneum;
	<i>pr.o.f</i> , Präoralfalte;
	<i>p.z</i> , Peritonealzellen;

reg., Regenerat;
r.ep., regeneriertes Epithel;
r.Rl., rechtes Lateralgefäß;
stom., Stomodäum;
t., Tentakel;
t.gef., Tentakelgefäß;

vac., Vakuolen;
v.f., vordere Falte;
v.gef., Ventralgefäß;
v.m., Vormagen;
 1, 2, 3—7, Niveau der Durchschnitte.

Tafel XXVII.

Fig. 1. Schema von *Phoronis* mit Bezeichnung der vorgenommenen Durchschnitte.

Fig. 2. Verheilung der Wunde, Verwachsung des Darmes und Umwachsung durch neues Epithel. ZEISS 3 D.

Fig. 3. Verwachsung des Vormagens mit dem Dünndarm. ZEISS 2 B.

Fig. 4. Regenerationsstadium mit sich anlegenden Kopflappen von der Seite.

Fig. 5. Weitere Entwicklung der Kopflappen von der Seite.

Fig. 6. Ähnliches Stadium von vorn.

Fig. 7. Dasselbe von hinten.

Fig. 8. Dasselbe von der Seite.

Fig. 9. Spätes Stadium mit Tentakeln von hinten.

Fig. 10. Wundschluß und erstes Stadium der Epithelregeneration.

Fig. 11. Bildung des Stomodäums und der drei Kopffalten. ZEISS 4 B.

Fig. 12. Regeneration des Vorderendes, im Falle wo der Oesophagus durchschnitten war. ZEISS 4 B.

Fig. 13. Regeneration des Vorderendes im Falle, daß der Vormagen in das sich schließende Körperepithel eingezwängt war. ZEISS 4 D.

Fig. 14. Regeneration des Stomodäums.

Fig. 15. Auswachsen der Blutgefäße und der Tentakel.

Tafel XXVIII.

Fig. 1. Schema der Regeneration der Tentakel. *A*, erstes Stadium; *B*, Beginn der innern Tentakelanlage; *C*, Auswachsen der innern Tentakelanlage; *D*, Schluß der äußern und innern Tentakelreihe.

Fig. 2. Degeneration des Seitennerven. Querschnitt. ZEISS 3 D.

Fig. 3. Späteres Stadium. ZEISS 3 D.

Fig. 4. Dasselbe im Längsschnitt. ZEISS 2 D.

Fig. 5. Regeneration des »Ganglions«. Längsschnitt. ZEISS 3 D.

Fig. 6. Dasselbe, späteres Stadium. Längsschnitt. ZEISS 3 D.

Fig. 7. Dasselbe.

Fig. 8. Schluß der Wunde und Anhäufung der Peritonealzellen am vordern Körperende. ZEISS 4 B.

Fig. 9. Dasselbe. Querschnitt. ZEISS 2 D.

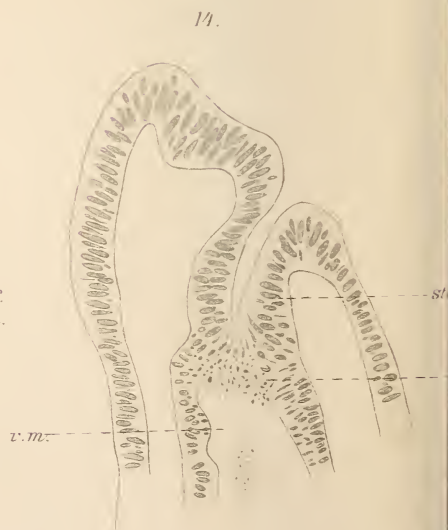
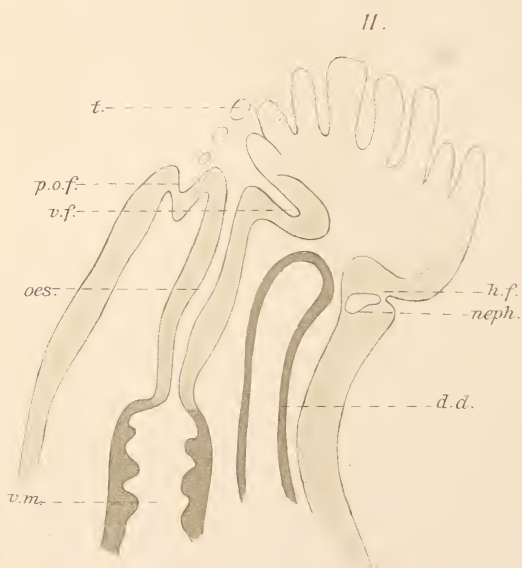
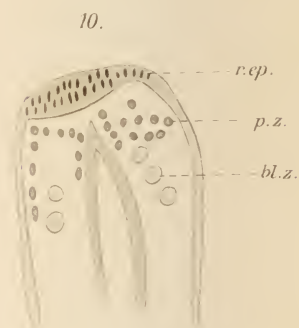
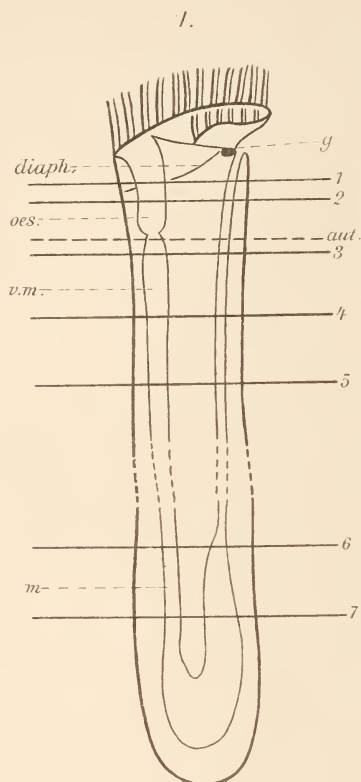
Fig. 10. Schema der Regeneration der Blutgefäße.

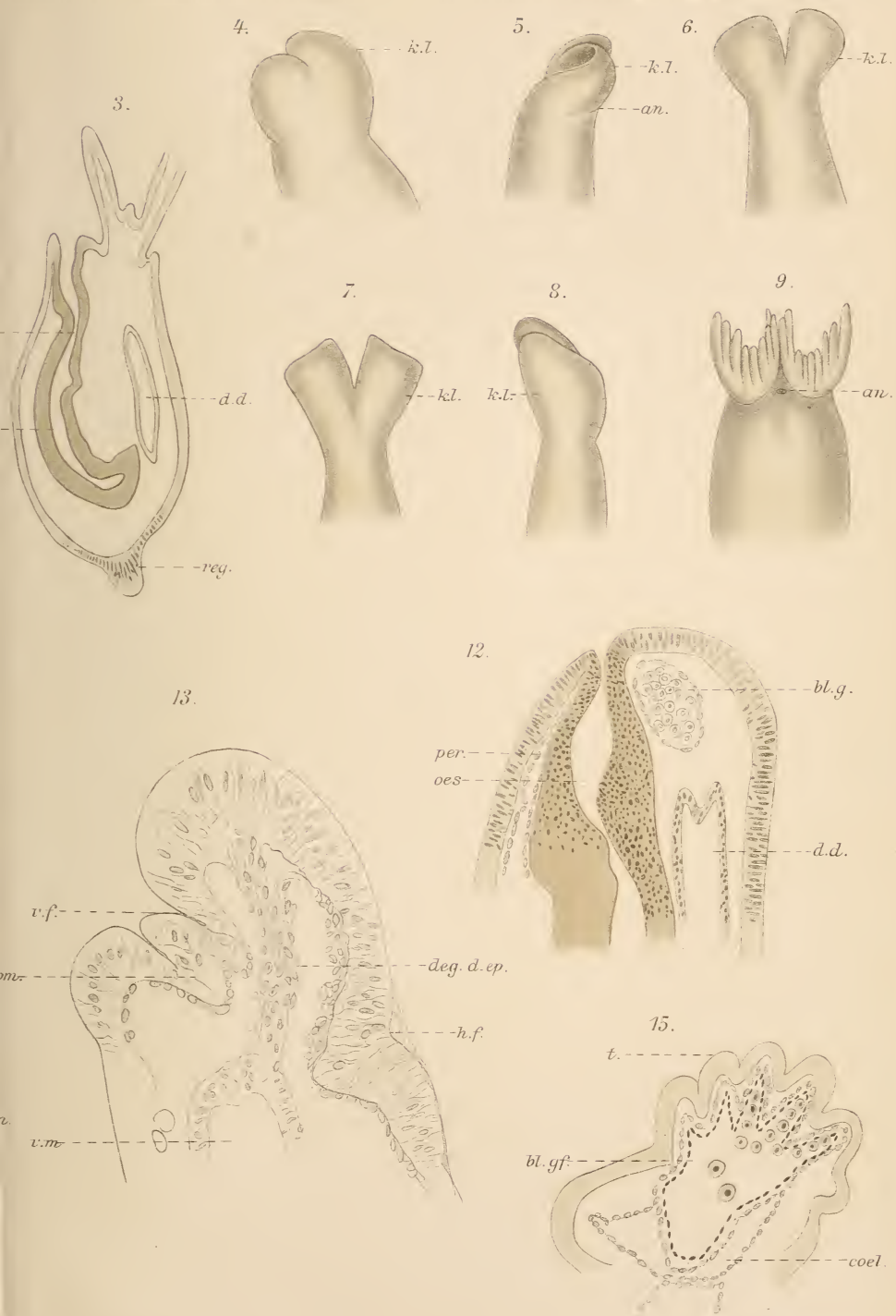
Fig. 11. Schema des Blutgefäßsystems. *A*, bei *Phoronis*; *B*, bei *Balanoglossus*.

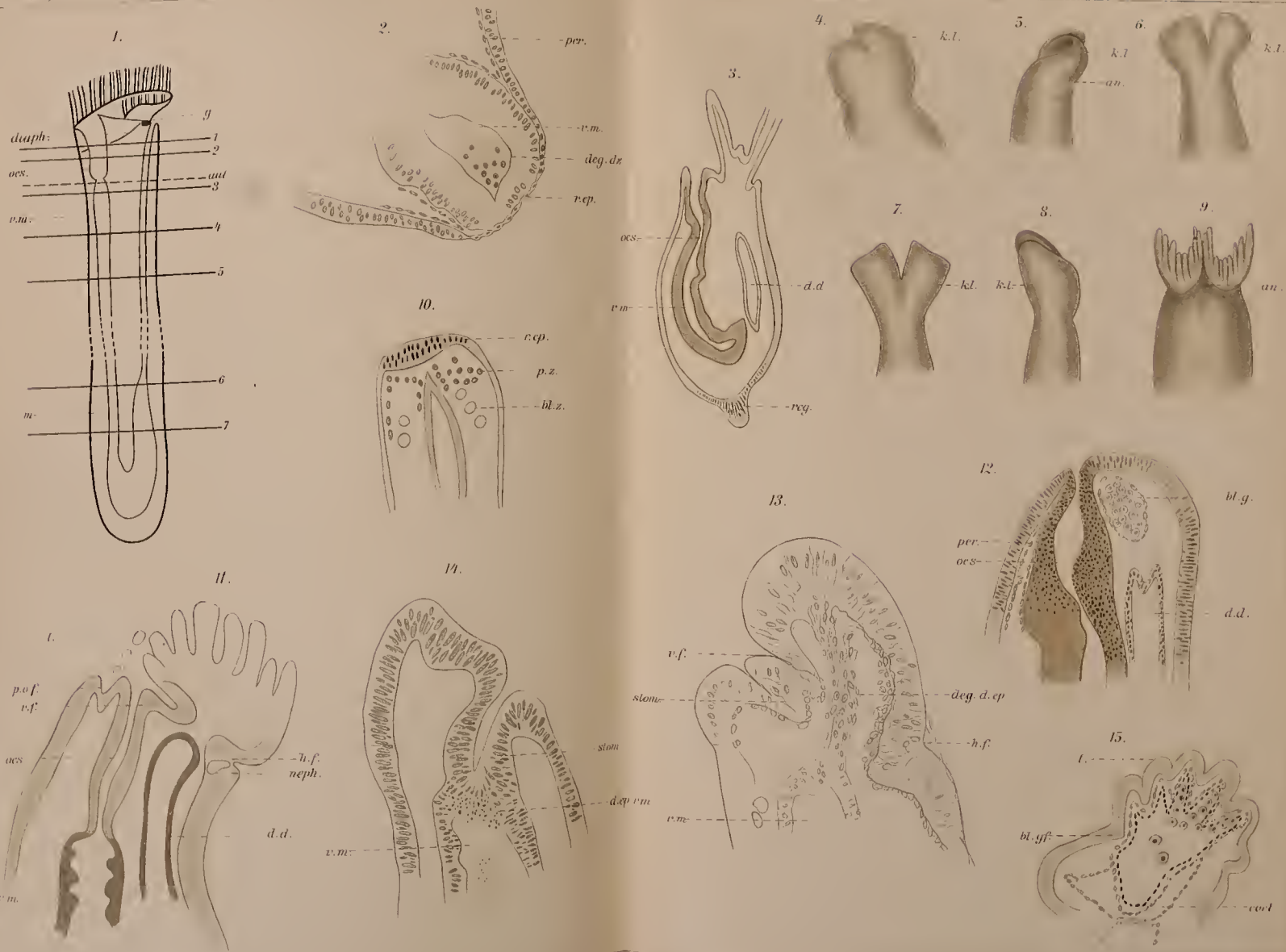
Fig. 12. Regeneration der Nephridien. Trichter. ZEISS 3 D.

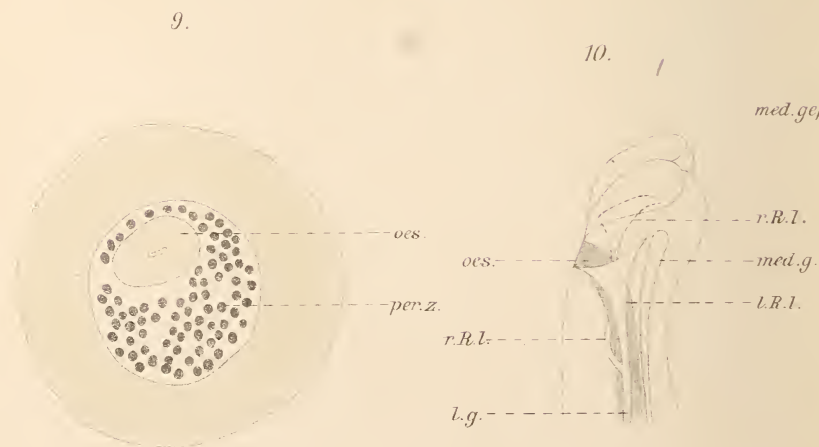
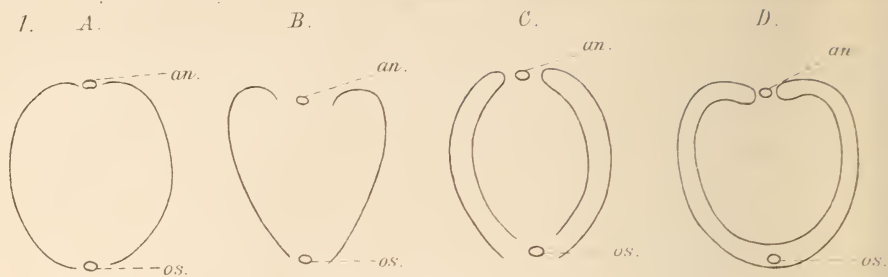
Fig. 13. Dasselbe.

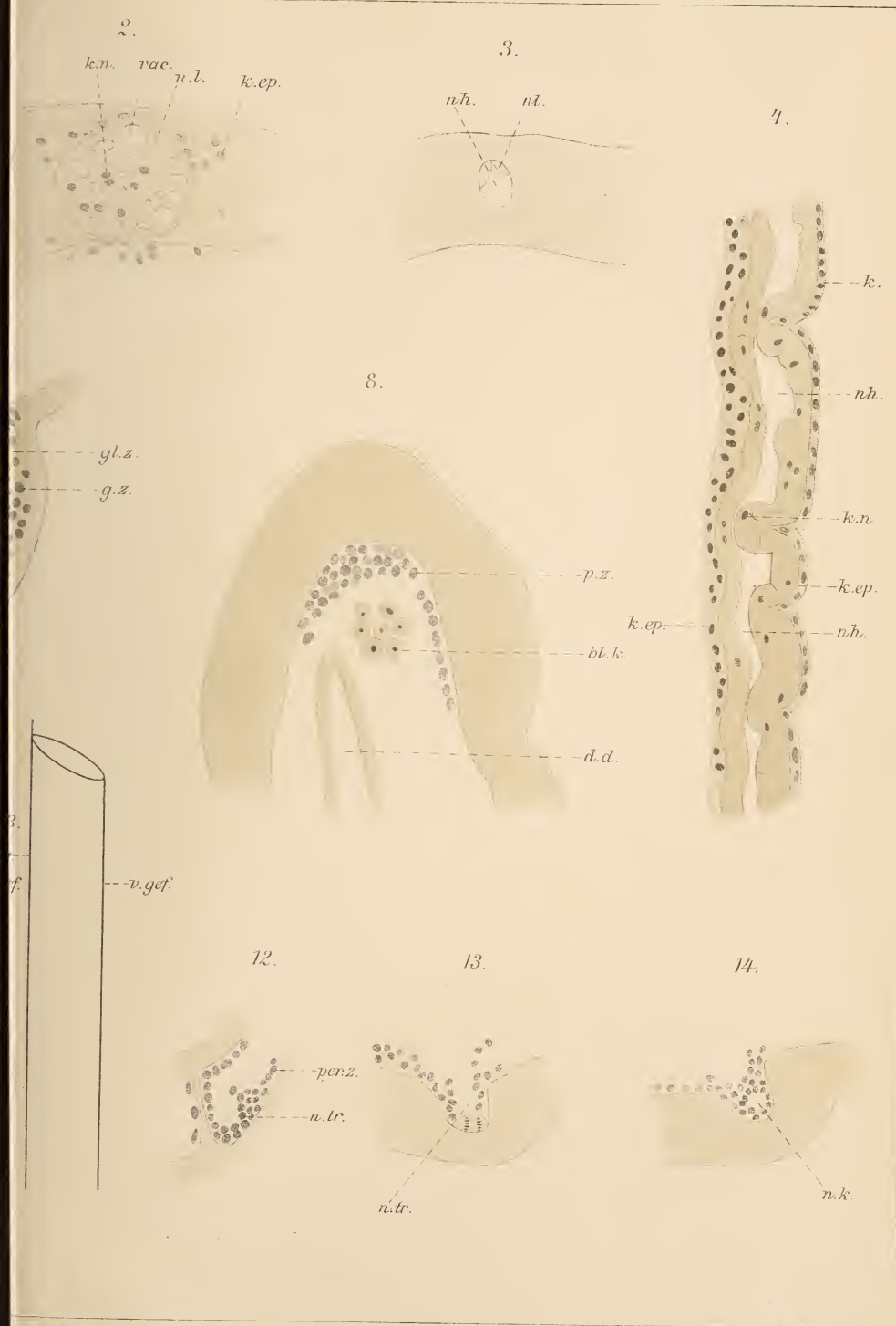
Fig. 14. Dasselbe auf einem höher gelegenen Querschnitt. Man sieht den Ausführungsgang durchschnitten.

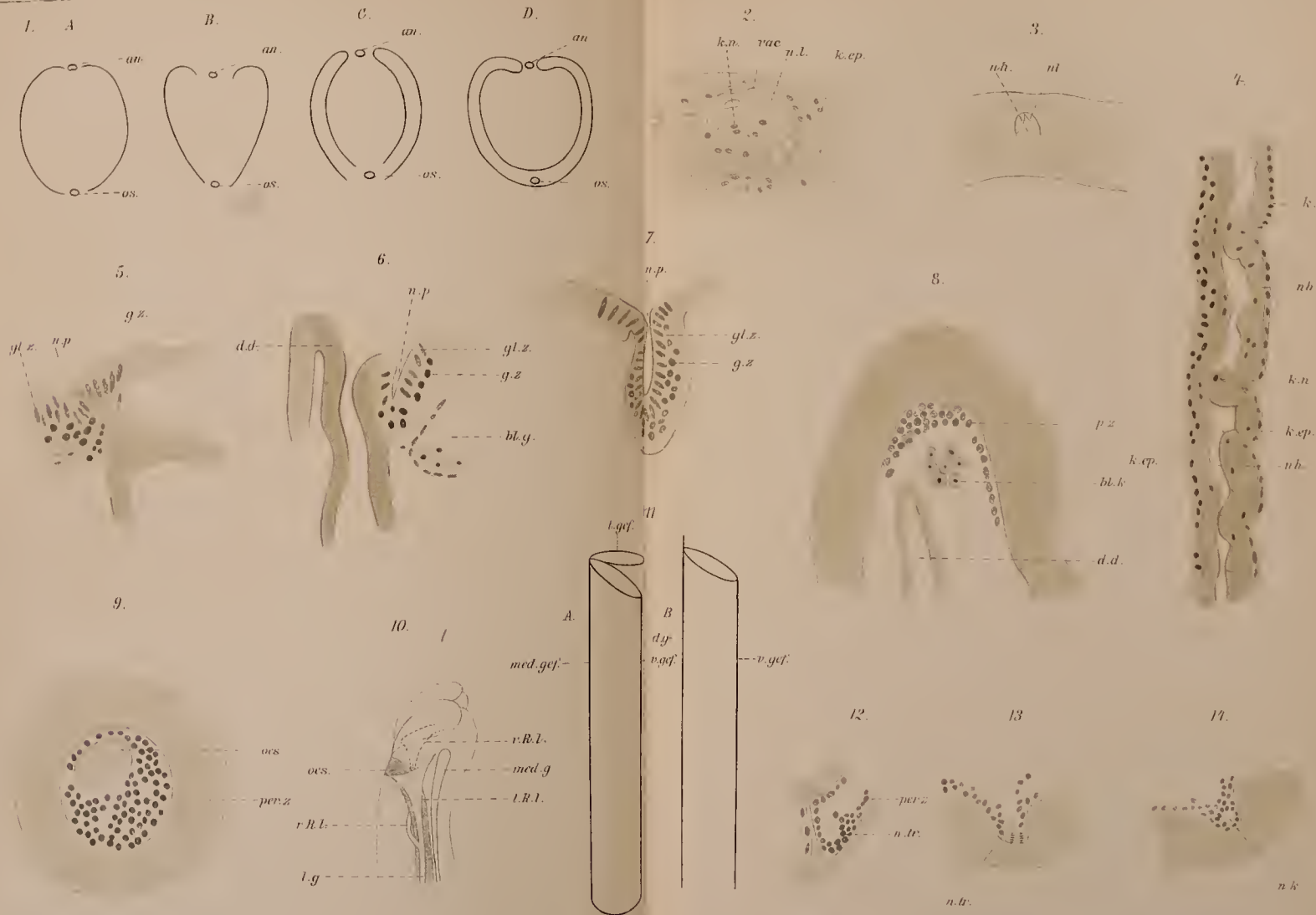












ZOBODAT - www.zobodat.at

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): Schultz Eugen

Artikel/Article: [Aus dem Gebiete der Regeneration 391-420](#)