

Aus dem Gebiete der Regeneration.

IV. Über Regenerationserscheinungen bei *Actinotrocha branchiata* Müller.

Von

Eugen Schultz

(St. Petersburg).

Mit Tafel XXXIII.

Auch dieses Material stammt, wie dasjenige meiner II. und III. Untersuchung, von einem Aufenthalt auf der k. biologischen Anstalt auf Helgoland, und ich verdanke dasselbe dem überaus lebenswürdigen Entgegenkommen des Leiters dieser Anstalt, Herrn Prof. HEINCKES, Herrn Prof. HARTLAUBS und aller anderen Angestellten der Anstalt. Das Material wurde im Juli gesammelt.

Die Larven wurden mit einem feinen Skalpell quer durchschnitten, wobei der Durchschnitt bald niedriger, bald höher traf, so daß in einigen Fällen nur der orale Wimperkranz und ein sehr kleiner Teil des Körpers abgetrennt wurde, in andern Fällen ging der Schnitt viel höher. Je nachdem waren die Aufgaben, welche die Regeneration zu erfüllen hatte, verschieden.

Der Zweck der Untersuchung war ein zweifacher. Erstens sollten auch hier, wie in meinen früheren Arbeiten, die Organogenesen untersucht werden, und ich hoffte hier dieselben nicht nur mit embryonalem Geschehen, sondern auch mit regenerativem an der fertigen Form vergleichen zu können. Da mein Aufenthalt aber stark verkürzt war, so gelang es mir leider nicht, alle organogenetischen Geschehnisse abzuwarten, denn — und dieses ist sehr bemerkenswert — die Regeneration der Larve erfordert unvergleichlich viel mehr Zeit, als die Regeneration der erwachsenen *Phoronis*.

Mein anderer Zweck war, zu untersuchen, in welchem Verhältnis die Regeneration zur fortschreitenden Entwicklung steht. Ob letztere

durch erstere aufgehalten werden kann, oder ob die Regeneration schneller, als die normale Entwicklung verlaufend, dieselbe einholt, oder ob gar Larvencharaktere überhaupt nicht regeneriert werden. Auf die hier ziemlich verwickelt liegenden Fragen kommen wir noch weiter unten etwas ausführlicher zu sprechen.

Endlich, da mir eine Reihe metamorphosierender Larven zur Verfügung standen, die zwar einige Teile durch Amputation eingebüßt hatten, deren unverletzte Teile aber normale Metamorphosestadien zeigten, so konnte ich mich nicht enthalten, in einigen Fragen der normalen Anatomie und Entwicklung Stellung zu nehmen, die ich nun selbst kontrollieren konnte. Dies war eigentlich nicht meine Absicht, als ich an die Bearbeitung meines Materials trat, da ich hoffte, zu dieser Zeit volle Klarheit in Fragen der Entwicklung der *Actinotrocha* herrschen zu sehen, mich auf die Arbeit meines Freundes, Herrn Baron SELYS-LONGCHAMPS verlassend, der mit mir gleichzeitig auf Helgoland Material von *Actinotrocha* sammelte. Da seine Untersuchungen aber noch nicht beendet sind, und ich ohne eine Klarheit in Fragen der normalen Entwicklung erlangt zu haben, auch keine in Fragen der Regeneration erhalten konnte, so mußte ich auf eigne Hand auch manche Fragen der normalen Entwicklung mir klar zu legen suchen. Ich hoffe nicht, daß ich Herrn SELYS-LONGCHAMPS damit ins Handwerk pfusche, doch sind in dieser Sache unsre Wege schwer auseinander zu halten.

Wenn ich vorliegende Arbeit der Öffentlichkeit übergebe, obgleich einige organogenetische Fragen, wie die Frage über Regeneration des Kopflappens und der Scheitelplatte ungelöst blieben, so geschieht es, weil einige andre, durch die Untersuchung heraufbeschworene Fragen nach meiner Meinung Interesse erwecken können, und weil ich in nächster Zeit kein weiteres Eingehen auf das vorliegende Thema vorhabe, und mich längere Zeit wohl von der Frage der Regeneration einem andern Gebiet der experimentalen Zoologie zuzuwenden gedenke.

Das Faktum selbst, der Regenerationsfähigkeit von Larven, scheint mir nicht geringes Interesse zu haben. So viel ich weiß, sind außer den Versuchen von DRIESCH an Echinidenlarven keine andern Experimente über Regeneration freischwimmender Larven bei Wirbellosen angestellt worden. Mit DRIESCH stimmen meine Beobachtungen in der Richtung überein, daß auch bei der ausgebildeten *Actinotrocha* kein Entoderm aus Ektoderm mehr gebildet wird, auch kein Mesoderm mehr neu angelegt wird; freilich hat in unsern Fällen die Larve

dieses auch nicht nötig, da in jedem Teilstück alle drei Keimblätter vorhanden sind.

Wie erwähnt, hatte ich nicht die Möglichkeit, die volle Regeneration der vorderen Hälfte abzuwarten, aber da sie doch in vollem Gange war, und da endlich die Regeneration des Stomodäums und anderer Organe bei der fertigen Form aus demselben Material, wie sie bei der Larve gebildet werden sollte, wirklich gebildet wird, so sehe ich keinen Grund anzunehmen, daß irgend ein Organ nicht regeneriert werden sollte. Die hintere Hälfte habe ich oft vollkommen regeneriert gesehen, mit analem Wimperkranz und allen unter dem Tentakelkranz gelegenen Organen.

Was mir sogleich besonders bei der Regeneration der *Actinotrocha* auffiel, war die große Langsamkeit, mit welcher die Regeneration fortschritt, wenn man sie mit der Schnelligkeit vergleicht, mit welcher die Regeneration bei der erwachsenen *Phoronis* vor sich geht. Bei letzterer war schon am zweiten Tage das Stomodäum angelegt, während ich ein entsprechendes Stadium bei der *Actinotrocha* selbst nach einigen Wochen nicht erlangen konnte. Entsprechend langsam ging es mit allen andern Prozessen der Regeneration. Die Ursache dieser langsamen Entwicklung kann ich mir nicht erklären und sie steht im Widerspruch mit der allgemein verbreiteten Ansicht, daß mit der weiteren Differenzierung die Regenerationsfähigkeit abnimmt.

Einen andern charakteristischen Unterschied zwischen der Regeneration der erwachsenen *Phoronis* und derjenigen der *Actinotrocha* will ich noch erwähnen. Die Regeneration der *Phoronis* geht in der Weise vor sich, wie es gewöhnlich bei allen andern Tieren auch beobachtet wurde, so daß sie DRIESCH sogar zu einem Gesetz der Regeneration erhoben wissen wollte; nämlich es legt sich zuerst die Anlage als ein undifferenziertes Zellenmaterial an, welches darauf auswächst, so daß sich gewöhnlich die apikalen Teile früher anlegen als die proximalen. Bei *Actinotrocha* haben wir es aber bei Regeneration mit einem gewöhnlichen Wachstum der Organe zu tun. So wächst zuerst das Hinterende aus, der Darm bricht durch, und erst nachdem die normale Gestalt der *Actinotrocha* erzielt ist, bildet sich der anale Wimperring. Der Vorderteil wächst ebenso: zuerst das Epithel des Körpers, darauf, wenn die normale Gestalt, den Kopfplatten abgerechnet, erlangt ist, bildet sich erst die Tentakelreihe. Die apikalsten Organe, das Stomodäum und der Kopfplatten, entstehen wohl noch später. Es genügt, an die frühe Bildung der Analcirren bei Regeneration der Polychäten usw. zu erinnern, damit der

Unterschied augenfällig wird. Auch diesen rein prinzipiellen Unterschied in dem Regenerationsmodus des erwachsenen Tieres und der Larven verstehe ich mir nicht zu deuten.

Scheitelplatte und invaginiertes Ganglion.

Trotzdem, wie erwähnt, die Regeneration von Kopflappen und Scheitelplatte von mir nicht untersucht werden konnte, so hat die Untersuchung des normalen Ganglions mich zu einer Anschauung geführt, die dem Bisherigen über diesen Punkt widerspricht, sich aber gut mit meiner Erfahrung über Regeneration des Ganglions bei *Phoronis* verträgt.

Das Nervensystem der *Actinotrocha* ist schon mehrfach beschrieben worden, am ausführlichsten von MASTERMAN. Seine Beschreibung, was die Längsnerven, das Kragenmark usw. betrifft, haben sich nicht bewahrt. Auf alles das will ich nicht weiter eingehen, da meine Untersuchungen der normalen *Actinotrocha* nur nebenbei gemacht sind. Doch kann ich nicht umhin, mich länger bei einer Beobachtung aufzuhalten, die mir die Kontroversen über die Natur des dorsalen Nervenzentrums zu lösen scheint. Wie bekannt, beschrieb MASTERMAN bei *Actinotrocha* dorsal, an der Basis des Kopflappens, ein Nervenzentrum, welches eine deutliche Einstülpung aufwies, die dieser Verfasser als Neuroporus deutete. Später trat A. WILLEY gegen diese Deutung auf und MASTERMAN selbst sagte sich von ihr los. SELYS-LONGCHAMPS und IKEDA sehen die Einstülpung als ein Kunstprodukt an. Im dritten, der Regeneration von *Phoronis* gewidmeten Teil meiner Arbeit, habe ich beschrieben, daß bei Regeneration das Zentralganglion als Einstülpung entsteht und schrieb diesem Umstand ein gewisses phylogenetisches Interesse bei. Als ich nun Gelegenheit hatte, Schnitte durch sich zur Metamorphose anschickende Larven zu sehen, stellte sich mir die Frage der normalen Entwicklung des Ganglions in ein neues Licht.

Auf sagittalen Schnitten durch sich zur Metamorphose anschickende Larven sieht man im Bereich des Kopflappens folgende Nervenzentren. Apikal am Kopflappen sehen wir verlängerte Epithelzellen (Fig. 6 S.Z), die kurz vor der Metamorphose zusammen einen Konus bilden; unter ihnen sieht man eine Verdickung von Nervensubstanz (Fig. 6 S.N), Ganglienzellen sind nicht zu entdecken. Dieses Organ wurde schon von SELYS-LONGCHAMPS und von IKEDA beschrieben und beide deuteten es unabhängig voneinander als Sinnesorgan (Fig. 5 So). Dieser Deutung schließe ich mich vollkommen an,

besonders da keine Ganglienzellen unter dem Epithel zu entdecken sind. Das Epithel selbst bildet wohl die Sinneszellen, und die Verdickung ist wohl aus den von den Sinneszellen ausgehenden Fasern gebildet. Zu diesem Sinnesorgan gehen Nervenfasern von einem Ganglion aus (Fig. 6 *S.N.*), das auch schon von MASTERMAN, SELYS-LONGCHAMPS und IKEDA beschrieben wurde. Dieses Ganglion ist dasjenige, was gewöhnlich unter dem Namen »dorsales Ganglion« in allen Beschreibungen fungiert. Es ist nach dem Typus ähnlicher Ganglien der Wirbellosen gebaut: unter dem Epithel des Kopflappens sehen wir Fasersubstanz, und ventral in derselben Ganglienzellen (Fig. 6 *g_x*) liegen. Dieses Zentrum versorgt augenscheinlich das vor ihm liegende, eben beschriebene Sinnesorgan mit Nerven und ist wohl das perzipierende Sinneszentrum für dasselbe. Dieses Nervenzentrum glaube ich gut mit der Scheitelplatte der *Trochophora* vergleichen zu können, sowohl was seine Lage betrifft, als auch seine Rolle als Sinneszentrum. So ist der Bau des dorsalen Nervensystems bis zur Zeit der Metamorphose. Zu dieser Zeit beginnt sich hart hinter dem Ganglion eine Einstülpung zu bilden (Figg. 5, 6, 7 *g II*), die das Ganglion sogar mit sich zieht. Diese Einstülpung wurde entweder als zu dem eben erwähnten Ganglion gehörig beschrieben (MASTERMAN), oder als zufällig aufgefaßt, hervorgerufen durch das Zurückklappen des Kopflappens (IKEDA, SELYS-LONGCHAMPS). In Wirklichkeit entsteht die Einstülpung gleich hinter dem Ganglion. Im ersten Moment weist sie noch keinerlei Nervensubstanz auf. Nach einiger Zeit sehen wir die einen Epithelzellen der Einstülpung sich tiefer nach innen begeben und sich abrunden, dieses werden Ganglienzellen, die epidermal bleibenden Zellen werden zu Gliazellen. Um die ganze Einstülpung herum sieht man Nervensubstanz sich bilden. Der Bau dieses eingestülpten Ganglions ist der typische Bau des Medullarrohres, die Ganglienzellen liegen in der Mitte und herum ist Punktsubstanz. Die Anlage ist nicht ganz gleichmäßig, die vordere Wand der Einstülpung bildet mehr Nervensubstanz als die hintere. Kurze Zeit vor der Metamorphose liegt das erste Ganglion — also das Ganglion der Scheitelplatte — der vorderen Wand der Einstülpung dicht an, aber schon auf den ersten Blick können wir uns überzeugen, daß dieses Ganglion nichts mit dem invaginierten zu tun hat, und nur zufällig neben demselben liegt. Diese nahe Lage beider Ganglien nebeneinander ließ alle früheren Forscher die eigentliche Natur des ganzen Gebildes übersehen und beide Ganglien in eins vereinigen. Endlich war auch der Umstand der wahren

Erkenntnis hinderlich, daß das invaginierte Ganglion zuerst eben nur eine epitheliale Einstülpung ist, deren Natur sich erst etwas später kund tut. Ich muß gestehen, daß ich die wahre Natur jener Einstülpung nur deswegen erkannte, da ich genau, bis auf die kleinsten Details denselben Prozeß bei der Regeneration von *Phoronis* sah. Nur fehlte bei dem regenerierenden Ganglion jede Spur jenes ersten Ganglions (der Scheitelplatte); auch glaube ich, daß jenes erste Ganglion bei der Metamorphose verloren geht. Das zweite invaginierte Ganglion, über dessen Natur ich mich schon im dritten Teil meiner Untersuchung ausgelassen habe, gehört somit vollkommen der fertigen *Phoronis* und nicht der *Actinotrocha* an; meine Meinung, daß wir wohl die fertige *Phoronis*, nicht aber die *Actinotrocha* mit *Balanoglossus* vergleichen können, findet hierin eine neue Bestätigung. Am gegebenen Beispiel sehen wir recht klar, wie sehr Untersuchungen über regenerative Organogenesen im Stande sind, Klarheit in embryologische Streitfragen zu bringen. Wäre die Invagination eine zufällige, so ist es schwer zu verstehen, warum diese Zufälligkeit sich bei der Regeneration wiederholt, wo die Bedingungen ganz andre sind, und sie nicht auf ein Umklappen des Kopflappens zurückgeführt werden kann. Die Gleichheit beider Gebilde läßt mich nicht zweifeln, daß das invaginierte Ganglion nicht bei der Metamorphose abgestoßen wird, wie es IKEDA behauptet.

Darm.

Wie oben erwähnt, konnte ich die Regeneration des Ösophagus, also die Bildung des Stomodäums, nicht abwarten. Hier bei den die vordere Hälfte regenerierenden Larven tritt hierin ein großer Unterschied mit der Regeneration der erwachsenen *Phoronis* zu Tage. Während bei letzterer oft die Bildung eines Stomodäums die Regeneration fast einleitet, also sich gleich das apikale Organ bildet, ist die Regeneration der vorderen Körperhälfte der Larve ein Aufbauen und Reparieren von unten hinauf, wobei die apikalen Organe die Schlußsteine bilden.

Bald nach der Durchschneidung tritt Verwachsung der Wundränder des Darmes ein. Das weitere Wachstum des Darmes nach vorn geschieht sehr langsam, und während das Körperepithel mächtig weiterwächst, markiert das nunmehr blind geschlossene vordere Darmende noch lange das Niveau, wo der Durchschnitt vorgenommen worden war (Fig. 8 d). In einigen Fällen fängt das Metasoma an, sich umzusstülpen, ehe noch die Bildung des Stomodäums begonnen hat, ja ehe

die Regeneration so weit fortgeschritten war, um die Stelle zu bilden, von wo aus diese Regeneration des Ösophagus vor sich gehen sollte.

Ein Proktodäum legt sich nicht an und auch bei den das Hinterende regenerierenden Larven sehen wir denselben Prozeß, wie bei Regeneration der *Phoronis*. Der durchschnittene Mitteldarm schließt sich und wächst darauf weiter, bis er das inzwischen gleichfalls weiter gewachsene hintere Ende erreicht und durchbricht (Fig. 9 d), ehe aber dieses noch seine normale Länge und Gestalt bekommen hat. Somit beweist auch die Regeneration der Larve, daß der Enddarm eigentlich ein Dünndarm ist und rein entodermaler Herkunft. Wir sehen nicht die geringste Spur einer ektodermalen Einsenkung. Vergleichen wir den Regenerationsgang hier bei der Larve mit demjenigen bei der fertigen Form, so sehen wir nur einen Unterschied in der Zeit. Während bei *Phoronis* der Dünndarm erst sehr spät durchbricht, nachdem alle andern Organe sich angelegt haben, und das Stomodäum dagegen sich sehr früh anlegt und mit dem Vormagen verschmilzt, konnte ich bei zu gleicher Zeit operierten Actinotrochen die Regeneration des Stomodäums nicht abwarten, während die Neubildung der Analöffnung sehr früh vor sich ging. Vielleicht liegt der Unterschied auch darin, daß der Dünndarm überhaupt starke Wachstumsprozesse während und nach der Metamorphose aufweist, während Ösophagus, Vormagen und Magen sich relativ wenig vergrößern; nachdem der Dünndarm aber einmal seine endgültige Länge erhalten, geht sein weiteres Wachstum wohl sehr langsam vor sich. — Andererseits ist noch ein anderer Punkt bemerkenswert: Es ist ein allgemeines Gesetz, daß das Vorderende jedes Tieres langsamer regeneriert, als sein Hinterende. Bei *Phoronis* gehören Mund und Anus beide dem Vorderende an, bei *Actinotrocha* nur der Mund; im letzteren Falle ist der Anus, als der am hinteren Ende gelegene Teil der schneller wachsende.

Ist der Schnitt so geführt, daß der Magen durchgeschnitten wird, so bricht oft dieser Magen, nachdem er sich geschlossen hat, wieder nach außen durch, und der Anus ist dann eine Zeit lang vom Magen gebildet. Erst später differenziert dann dieser Teil sich wohl zum Dünndarm.

Nachdem der Darm schon nach außen durchgebrochen ist, legt sich der anale Wimperkranz um denselben an (Fig. 10 *Worg*). Immer geht der Durchbruch des Darmes der Regeneration des analen Wimperkranzes voraus und löst ihn vielleicht aus.

In einigen Fällen tritt die Metamorphose ein, ehe der anale

Wimperkranz Zeit gehabt hat sich anzulegen, der Anus aber schon gebildet war. Oft tritt auch eine Metamorphose ein, ehe der Dünndarm noch nach außen durchgebrochen ist. In diesem Fall geschieht dieser Durchbruch wohl später.

Eine Betrachtung von tiefer theoretischer Wichtigkeit drängt sich uns noch auf, in all diesen Fragen vom Durchbruch nach außen blind abgeschlossener Sackorgane, wie es der Darm ist und das Metasoma. Warum bricht gerade ein bestimmter Fleck und kein anderer durch, warum wird er und kein anderer zum Mund oder Anus? Bei Anneliden sowohl, als auch bei der fertigen *Phoronis*, kamen wir nicht in Versuchung so zu fragen, denn dort war es eben der wachsende Teil des Mitteldarmes, der chemotaktisch — wie das erklärt wird — zum Ektoderm strebt und durchbricht dort, wo er dasselbe erreicht. Hier bei *Actinotrocha* bietet die Regeneration ein interessantes Experiment. Der Darm ist nämlich im Inneren des *Actinotrocha*-Körpers ziemlich beweglich und bei der Operation kam es oft vor, daß ich den Darm bald fast ganz in das Vorderende, bald in das Hinterende trieb, wo er dann auch nach dem Durchschnitt natürlich verblieb. In diesen Fällen bildete der Darm, besonders der Magen, Ausbuchtungen am hinteren Ende, und bei den das Hinterende regenerierenden Larven sieht man dann oft, daß sich solch ein Darmdivertikel direkt und hart an das Ektoderm anlegt, so daß es auf den ersten Blick scheint — hier — an dieser Stelle wird der Durchbruch vor sich gehen, aber es geschieht hier nicht. Nicht die Berührung des entodermalen Darmepithels an das Ektoderm ist also die auslösende Ursache, die beide sich vereinigen lassen. Es ist etwas, was das aus dem durchschnittenen Darmteil weiter wachsende Epithel von dem übrigen unterscheidet und man könnte hier an allerlei, vor allem aber an eine Stimulierung zum Wachstum durch die Wunde glauben. Das äußere Körperepithel scheint keinen besonderen richtenden Einfluß zu üben, wenigstens werden wir das regenerierende Metasoma dort durchbrechen sehen, wo es an das Körperepithel stößt.

In einigen Fällen verwächst der Darm sehr schnell mit dem äußeren Epithel, bricht so zu sagen sogleich durch. Wenn der Schnitt durch den Magen geführt wurde, so verschmilzt derselbe manchmal sogleich mit dem äußeren Körperepithel; doch scheint diese Verschmelzung nicht ohne Störungen und Degenerationsprozesse vor sich zu gehen.

Analer Wimperring.

Das Faktum der Regeneration des analen Wimperkranzes (Fig. 10 *Worg*), eines Organs, welches gleich nach der Metamorphose abgeworfen wird, weist darauf hin, daß also auch provisorische Larvenorgane wiederhergestellt werden, selbst zu einer Zeit, wo schon die Metamorphose erwartet wird, wo sie also gleich darauf wieder abgeworfen werden müssen. Die Regeneration bemüht sich also um die Wiederherstellung der Form jenes Stadiums, auf welchem die Operation vorgenommen war. Doch ist die Metamorphose inzwischen eingetreten, so legt sich kein analer Wimperkranz mehr an.

Daß eine Larve selbst provisorische Organe regeneriert, beweist, daß die Regeneration eine primäre Eigentümlichkeit des Lebens ist.

Wie erwähnt bricht zuerst bei Regeneration des hinteren Körperendes der Anus durch, und darauf erst legt sich auch das anale Wimperorgan an; nie entsteht es vor dem Durchbruch des Darmes; man könnte deswegen glauben, daß die Bildung der Wimperorgane mit dem Prozesse des analen Durchbruchs kausal zusammenhängt.

Metasoma.

Als Metasoma bezeichne ich, nach Beispiel einiger früheren Autoren, die ventrale Einstülpung, welche sich später wieder austülpend den Hauptteil der definitiven Körperwand ausmacht. Die Lage des Metasoma im Inneren des *Actinotrocha*-Körpers ist nicht leicht genau zu bestimmen, da es Biegungen macht und auch bei verschiedenen Kontraktionen des Körpers verschieden zu liegen kommt. Im allgemeinen können wir folgendes Schema aufstellen, daß das Metasoma als ektodermale Einstülpung ventral und nach unten wächst, darauf, ohne das Ende des Körpers erreicht zu haben, umbiegt und dorsal wieder nach oben wächst.

Wenn wir die Larven zwecks Regeneration durchschnitten, so kam fast immer die äußere Mündung des Metasoma und ihr blindes Ende im vorderen Teil zu liegen (Fig. 11), die untere Öse im hinteren Teil (Fig. 12).

Betrachten wir zuerst den letzten Fall, wenn vom Hinterende aus das Vorderende der Larve regeneriert werden soll. In einigen Fällen, wo im Hinterende auch die Einstülpungsstelle des Metasoma verblieb, war das ganze Metasoma im übriggebliebenen Hinterende eingeschlossen und eine Regeneration unnötig. Wenn der Schnitt niedriger geführt war (Fig. 12), so schlossen sich ähnlich, wie beim

Darm, die durchschnittenen Enden (*A* und *B*) und *A* brach darauf beim weiteren Auswachsen des Vorderendes nach außen durch. Die Ränder des Metasoma verwuchsen mit dem Körperepithel (Fig. 14). Irgend eine Einstülpung des Körperepithels war nicht zu bemerken. Das Ende *B* wuchs, nachdem es sich geschlossen hatte, normal weiter.

Nachdem der Durchbruch des Metasoma nach außen geschehen war, fing dasselbe manchmal an sich auszustülpen, es trat somit die Metamorphose ein, bevor der Kopflappen, der Ösophagus und das Kopfganglion regeneriert waren. Ob diese Metamorphose darauf zu einem glücklichen Ende führt, d. h., ob Regulationen nachher auftreten, diese theoretisch höchst wichtige Frage konnte ich nicht entscheiden.

In jenen Fällen, wo das Vorderende der Larve das Hinterende zu regenerieren hatte, verblieben im Vorderende die Einstülpungsstelle des Metasoma (Fig. 11*a*) und ein Stück des absteigenden Metasoma, sowie oft ein Stück des aufsteigenden Endes. In diesem Fall schloß sich das Ende *b* und das Ende *c*, worauf *b* und *c* sekundär miteinander verwuchsen.

Metamorphose trat hier sehr oft ein, ehe noch der Anus durchgebrochen war und der anale Wimperkranz regenerierte. Da aber der Anus auch später durchbrechen konnte und die so metamorphosierten Larven ein ganz normales Gepräge hatten, so zweifle ich nicht, daß der Anus später wirklich durchbricht und so diese Frühgeburt wieder gut gemacht wird.

In den Fällen der Regeneration des Hinterendes verläuft die Restitution des Metasoma sehr oft unnormale, indem nämlich das Ende *b* selbständig nach außen durchbricht (Fig. 13) oder sogleich nach dem Durchschneiden mit dem äußeren Epithel verschmilzt. In diesem Fall wächst das Ende *b* dann sehr stark weiter und das äußere Körperepithel folgt ihm. Das Ende *c*—*d* schließt sich zu einem Sack und kann nun nicht mehr das Ende *b* erreichen und bleibt als rings geschlossene Blase im Körper der Larve. Zuletzt wächst ein großer langer Zipfel aus der Larve hinaus, der von außen gesehen, den Eindruck erwecken kann, als habe die Larve ihr ganzes Hinterende regeneriert. Wenn solche Larven auch lange am Leben zu bleiben scheinen, so sind sie doch nicht restitutionstüchtig, wenigstens konnte ich kein Merkmal einer angebahnten Restitution erkennen. Das Ende *b* müßte sich anders sekundär vom Körperepithel trennen und mit *c* verwachsen, doch ist im Gegenteil die Verbindung des Endes *b* mit dem Körperepithel immer eine sehr innige und hat,

man möchte fast sagen, einen »normalen« Charakter. Hier sehen wir, wie sehr das Wachstum des Körperepithels vom Wachstum des Metasoma stimuliert werden kann, obgleich wohl gewöhnlich das hintere Körperende durch ganz andre Bedingungen zum Wachstum angeregt wird. Im ganzen bietet der Bau des Metasoma, seine Entstehung als ektodermale Einstülpung, seine Verwachsungserscheinungen und Verschmelzung mit dem äußeren Körperepithel und überhaupt alle seine Regenerationserscheinungen, endlich sein weiteres Auswachsen in Verbindung mit dem Körperepithel eine volle Analogie mit den Erscheinungen der Regeneration und Verwachsung, die wir beim Darm der Würmer kennen gelernt haben und könnte ein solcher durchgeführter Vergleich, wenn unsre experimentale Biologie weiter fortgeschritten wäre, vielleicht fruchtbar sein.

Nephridien.

Was den Bau der Nephridien bei *Actinotrocha* betrifft, so habe ich ihn nur auf Schnitten studiert. Wir haben es mit einem typischen interzellulären Kanal zu tun (Fig. 15). An diesem Faktum kann ich auf Grund von Querschnitten durch den Nephridialkanal nicht zweifeln. Nachdem der Entdecker der *Actinotrocha*-Nephridien — CALDWELL, dieselben als Kanäle beschrieben hatte, die sich in die Körperhöhle blind mit einer die Öffnung verschließenden Gruppe von Exkretionszellen schließen, haben IKEDA und SELYS-LONGCHAMPS die Beschreibung CALDWELLS bestätigt. MASTERMAN läßt die Kanäle dagegen sich trichterförmig in die Leibeshöhle öffnen. Die Nephridien münden bei unsrer Art in jene paarige Blutzellengruppe über dem Septum, deswegen werden sie von derselben halbwegs verdeckt, besonders aber ihre Mündungen. Dennoch läßt sich auf einigen Präparaten ziemlich gut feststellen, daß die Ansicht MASTERMANS durchaus irrig ist, und daß die Nephridien wirklich mit einem Strauß von länglichen Zellen enden.

Die Entwicklung der Nephridien ist von IKEDA am vollsten untersucht worden. Nach ihm entstehen sie als unpaare ektodermale Einstülpungen ventral, schon sehr frühe. Diese Einstülpung teilt sich in einen rechten und linken Ast und endlich teilt sich auch die unpaare Mündung, so daß beide Kanäle getrennt nach außen münden.

An den das Vorderende regenerierenden Larven konnte ich die Regeneration der Nephridien gut verfolgen. Auch hier entsteht eine ektodermale Einstülpung (Figg. 21, 16), aber sie ist gleich anfangs paarig, durch die Metasomaeinstülpung getrennt. Letztere tritt in

der embryonalen Entwicklung ja erst viel später auf; hier bei der Regeneration, wo sie nur nach außen durchzubrechen hat und also schon früher vorhanden ist, teilt sie gleich anfangs die Nephridienanlage in eine rechte und linke getrennte Hälfte. So regenerieren die Nephridien also gleich anfangs als paarige Gebilde — und zwar als ektodermale Einstülpungen, die apikal auf das Septum loswachsen, es durchbrechen und so in die primäre Kragenhöhle der *Actinotrocha*, mitten in die Blutzellenmasse, die früher regeneriert, gelangen. Bis zu diesem Stadium sind die Nephridialröhren noch blind geschlossen und überall vom selben Epithel ausgekleidet (Fig. 16). Erst darauf scheinen am Ende einige Zellen ihre Gestalt zu verändern und zu Exkretionszellen zu werden. Diese letztere Beobachtung, die ich durch einige Präparate illustrieren zu können glaube, wage ich der Abnormität des geschilderten Vorgangs wegen nicht energisch zu verteidigen. Es wäre auch die Erklärung möglich, daß die proximalen Zellen der Nephridialröhren zerfallen und von mesodermalen Zellen ersetzt werden. Wie dem auch sei, jedenfalls sind die Nephridien von der Ausmündungsstelle bis zu den Exkretionszellen ektodermaler Herkunft, wie es auch IKEDA bei der Embryonalentwicklung beschrieb. Der Hergang stimmt also mit Ausnahme der gleich anfangs paarigen Entstehung der Nephridien bei Regeneration vollkommen mit dem embryonalen Geschehen überein. Der anfangs ganz kurze Nephridialkanal wächst nachher weiter aus, indem die Mündung nach außen, die anfangs gleich unterm Septum lag, durchs Wachstum des höher gelegenen Körperepithels weiter nach unten rückt (Fig. 17).

Leider ist uns gar nicht bekannt, was während der Metamorphose mit den Nephridien geschieht. Nach CALDWELL gehen sie in die definitiven Nieren über, und dieser Ansicht scheinen sich auch SELYS-LONGCHAMPS und IKEDA anzuschließen. Nach SELYS-LONGCHAMPS bekommt jeder Kanal eine trichterförmige Öffnung, die sich nun in die hintere Leibeshöhle öffnet. Aber detailliert hat weder er, noch irgend ein anderer die Frage untersucht. Als wir den Regenerationsmodus der Nephridien bei der erwachsenen *Phoronis* beschrieben, sahen wir, daß sie gänzlich aus dem Mesoderm entstehen — im Peritoneum selbst und zuletzt erst nach außen durchbrechen. Der Regenerationsmodus bei der Larve ist, man möchte sagen, ein entgegengesetzter: die Nephridien entstehen aus dem Ektoderm und wuchern parietal. Nach der Art der Regeneration zu schließen, haben beide Gebilde nichts miteinander zu tun, auch ihr Bau ist ja ein ganz verschiedener. Bei der Larve haben wir es immerhin mit

echten Protonephridien zu tun, bei den erwachsenen Formen mit trichterförmigen Metanephridien. Ob sie genau auf der Stelle der alten Nephridien entstehen und überhaupt ihr Verhältnis bei normaler Entwicklung aufdecken, hat gewiß nach den eben geschilderten Verhältnissen viel Anziehendes. Ob wir es bei der Metamorphose bloß mit einem Abwerfen der Exkretionszellen und Obliteration der in der Kragenhöhle gelegenen Teile zu tun haben, wie es CALDWELL annimmt, ist, nach dem verschiedenen Regenerationsmodus zu schließen, sehr fraglich. IKEDA nimmt ein weiteres Umwachsen der Nephridien an — und das scheint sehr wahrscheinlich. Der durchaus verschiedene Regenerationsmodus weist darauf hin, daß die Nieren der *Actinotrocha* mit den Nieren des erwachsenen Tieres nur den Platz gemeinsam haben, sonst nichts.

Blutzellen.

Normal hat die *Actinotrocha branchiata* ein Paar Blutzellenhaufen, welche um die parietale Mündung der Nephridien in der primären Kragenhöhle sich gruppieren und also rechts und links am Grund der Kragenhöhle liegen (Figg. 15, 16, 17, 21).

Bei allen Larven, welche jene Teile, in welchen die paarigen Blutzellenhaufen liegen, regeneriert haben, finden wir jene Blutzellen wieder auf, wenn auch noch anfänglich in sehr geringer Zahl. Sie liegen zwischen der parietalen Wand der definitiven Kragenhöhle und den Nephridien (Fig. 21) und haben das Aussehen, welches den noch jungen Blutzellen eigen, d. h. sie sind kleiner und haben noch nicht jenen charakteristischen Habitus von »pinkish spheres«. Wenn ich auch, trotz großer Aufmerksamkeit, die ich der Frage zuwandte, nicht entscheiden kann, ob die Blutzellen von den Zellen des Endothels der sekundären Kragenhöhle oder aus Mesenchymzellen, wie man die Zellen der primären Kragenhöhle nennen könnte, stammen (letzteres ist natürlich das Wahrscheinliche), so muß ich doch behaupten, daß bei Regeneration die Blutkörper eben an der Stelle entstehen, wo sich jene charakteristischen Haufen bilden. Sie werden hier aus irgend welchen Zellen gebildet und nicht — wenigstens nicht die Blutzellen der beiden Zellenhaufen — von früher gebildeten freien primären Blutzellen, die schon nach IKEDA bei den Larven mit vier Tentakeln auftreten und nach der Meinung dieses Forschers die Mutterzellen aller Blutkörper sind. CORI beschrieb die Bildung von Blutkörpern bei der erwachsenen *Phoronis* in den Gefäßen selbst aus Zellen der Gefäßwand. Es ist möglich, daß die beiden

letzten Bildungsmodi wirklich vorkommen, auch bei den Wirbeltieren entstehen ja die roten Blutkörperchen an verschiedensten Stellen; dennoch muß ich behaupten, daß die erwähnten Blutzellenhaufen nicht auf diesem Weg entstehen, sondern in loco aus andern Zellen, als die erwähnten.

Tentakel.

Die larvalen Tentakel bilden sich nach ROULE bei der Embryonalentwicklung in der Weise, daß die ventralen, medianen sich zuerst anlegen, darauf die neben ihnen weiter nach hinten liegenden usw. Ganz in derselben Reihenfolge treten die Tentakel bei Regeneration der vorderen Körperhälfte der *Actinotrocha* auf, wie es Fig. 3 u. 4 beweist, wo die vorderen Tentakel schon ziemlich ausgewachsen sind, während die weiter nach hinten liegenden noch kaum angelegt erscheinen.

Im regenerierten vorderen Körperabschnitt regenerieren auch die definitiven Tentakel und zwar gewöhnlich, da die Larven, bei denen ich die Operation vornahm, fast immer in der Entwicklung ziemlich vorgeschritten, bevor noch die larvalen Tentakel ihre normale Länge erreicht hatten. Sie erschienen unter den larvalen Tentakeln (Fig. 17), eben so, wie es für die Embryonalentwicklung von IKEDA, SELYS-LONGCHAMPS u. a. nachgewiesen worden ist. Die endgültigen Tentakel entstehen bei Regeneration unter dem Diaphragma, und in die Höhlung der endgültigen Tentakel erstreckt sich je eine Ausstülpung der definitiven Kragenhöhle (Fig. 17 *krGII*). Auch hier geht die Regeneration der embryonalen Entwicklung parallel.

Körperhöhlen.

Bei Larven, die ihren vorderen Teil weiter regeneriert haben, sehen wir im Vorderteil auch schon die primäre Kragenhöhle gebildet, ja stellenweise ist diese oben abgeschlossen und bildet über sich schon den Beginn der Kopfplappenhöhle.

Die Untersuchungen über die Entwicklung der *Actinotrocha* haben unabhängig voneinander SELYS-LONGCHAMPS und IKEDA zu der Ansicht geführt, daß die Körperhöhlen über dem Septum nicht Cölohmöhlen genannt werden können und daß bei *Actinotrocha* nur die Höhle unter dem Septum eine Cölohmöhle ist. Die Schwierigkeit besteht darin, daß wir der Entstehung nach bisher nicht zwischen Mesenchymzellen und Cölothel unterscheiden können, und daß auch

jene Höhlen, die wir Cölomhöhlen nennen und die unter dem Septum die ganze hintere Hälfte der Larven bildeten, aus frei sich gruppierenden Zellen gebildet werden. Jedenfalls aber sehe ich die Ansichten SELYS-LONGCHAMPS und IKEDAS vollständig bestätigt und schließe mich diesen Anschauungen an. Die Höhle über dem Septum nenne ich deswegen primäre Kragenhöhle (*KrHI*), gegenüber der Ansicht MASTERMANS, der sie bei *Actinotrocha* als Cölomhöhle ansah, ebenso, wie die Kopflappenhöhle. IKEDA beobachtete nun bei sich der Metamorphose nähernden Larven, daß vorn und median über dem Septum sich zwei Höhlungen bilden, die sich allmählich erweiternd und die primäre Kragenhöhle umwachsend, diese verdrängen und sie zu dem Ringgefäß der Kragen- oder Tentakelhöhle des erwachsenen Tieres umwandeln.

Mir gelang es nun bei den das Vorderende regenerierenden Larven die Regeneration in der definitiven Kragenhöhle zu verfolgen. Ebenso konnte ich bei normal sich entwickelnden Larven die normale Bildung desselben Organs verfolgen. Die Regeneration folgt hier genau der normalen Entwicklung. In allem konnte ich die Beobachtung IKEDAS bestätigen. Nur sagt genannter Verfasser nichts von der Herkunft dieser zwei kleinen Höhlen, die das definitive Kragencölom bilden. Ich konnte an einigen Präparaten gut sehen, daß sich rechts und links von der ventralen Medianebene ein ganz flaches Cölomdivertikel des Körpercöloms in die primäre Kragenhöhle erstreckt (Figg. 18, 19). Die Divertikel weiten sich darauf parietal aus (Fig. 17) und wachsen dann an der Peripherie weiter, die primäre Kragenhöhle, wie ein Muff umgebend und sie verdrängend. Somit regeneriert das Kragencölom vom Körpercölom, ebenso, wie es auch in der Embryonalentwicklung von ihm gebildet wird.

Die Regeneration der Cölomhöhle aus dem Vorderende, wenn nichts vom Cölom zurückgelassen war, konnte ich nicht beobachten, da so hoch durchschnittene Vorderenden stets absterben. In andern Fällen, wo die Hinterenden regenerierten und der vordere Teil der Cölomhöhlen erhalten blieb, wuchsen dieselben nur normal mit dem Körperepithel, Darm usw. weiter.

Auch der Regenerationsmodus der Körperhöhle unterstützt hiermit die Ansicht, daß von den drei Cölomsegmenten, der von MASTERMAN konstruierten *Actinotrocha*, nur der hinterste Abschnitt wirklich sekundäre Leibeshöhle ist. Das weiter vorn liegende Kragencölom entsteht erst als Ausstülpung des Körpercöloms und die Höhle des Epistoms wiederum als Ausstülpung des Kragencöloms. Also erst

bei der fertigen *Phoronis* ist jener triartikulate Typus erreicht, den MASTERMAN in der *Actinotrocha* zu finden glaubte.

Blutgefäßsystem.

Was die Regeneration der Blutgefäße betrifft, so konnte ich die Regeneration des Ringgefäßes beobachten und konstatieren, daß sie ebenso vor sich geht, wie es IKEDA für die Embryonalentwicklung beschrieb. Das Ringgefäß entsteht als Rest der primären Kragenhöhle. Noch einmal haben wir hier einen Hinweis darauf, daß diese bei der *Actinotrocha* kein Cölom, sondern Blastocöl ist. Sie wird immer mehr von der definitiven Kragenhöhle ringsum eingeengt. Ein detailliertes Bild ist hier nicht ganz leicht zu erhalten, es lag aber auch nicht in meinem Interesse, da hier die regenerativen Prozesse genau mit den embryonalen identisch verlaufen und letztere wohl durch SELYS-LONGCHAMPS bald genau erschlossen sein werden. Auch ein Dorsalgefäß war bei den das Vorderende regenerierenden Larven zu finden, doch konnte ich mir kein richtiges Bild machen, wie dieses Gefäß zu stande kommt, hauptsächlich auch deswegen, weil mir nur wenige Querschnitte zur Verfügung standen. Was also IKEDA von Blutgefäßen sah, konnte auch ich noch bei regenerierenden Larven entdecken. Bei der Metamorphose scheinen die Verhältnisse verwickelter zu werden, doch ließ ich sie ununtersucht.

Was aber mein besonderes Interesse erweckte, war der Umstand, daß die Regeneration der Blutgefäße am vorderen Ende der *Phoronis* durchaus anders verläuft, als bei der Regeneration der Larve. Dort sahen wir (vgl. meine III. Abhandlung), daß das Ringgefäß durch aktives Wachstum der übrig gebliebenen Gefäßstämme regeneriert; hier, bei *Actinotrocha*, entsteht es passiv durch Auswachsen der Cölohmöhle. Die Lateralgefäße haben wir dort als die Gefäße gefunden, von denen das Ringgefäß auswächst, hier bei *Actinotrocha* entstehen die Lateralgefäße erst viel später. Hieraus sehen wir, daß die Regeneration ein und desselben Organs ganz verschieden verlaufen kann, je nachdem, ob wir dasselbe auf einem noch sehr jungen Stadium entfernen, oder im erwachsenen Zustand. Also nicht nur typische morphogenetische Unterschiede können wir oft zwischen Regeneration und Embryonalentwicklung aufdecken, sondern auch zwischen Regeneration desselben Organs bei demselben Tiere, wenn die Entwicklungsstadien selbst, in welchen operiert wurde, verschieden waren. Also dasselbe Organ kann auf verschiedenen Stadien verschieden regenerieren. Wir sehen die Entwicklungsmöglichkeiten

noch mehr vergrößert. Da das erwachsene Tier auch spontan oft das Köpfchen abwirft, so können wir den Regenerationsmodus des Blutgefäßsystems bei der erwachsenen *Phoronis* als sekundär erworben ansehen, während der Regenerationsmodus des Blutgefäßsystems bei *Actinotrocha*, der mit der Embryonalentwicklung übereinstimmt, primär ist, um so mehr, da wohl kaum im freien Leben je *Actinotrocha*-Larven in die Lage kommen zu regenerieren.

Die morphologische Bedeutung der *Actinotrocha*.

Schon im dritten, der Regeneration der *Phoronis* gewidmeten Teil habe ich nachzuweisen gesucht, daß die Enteropneusten-Charaktere, die MASTERMAN bei *Actinotrocha* fand, nicht dieser eigentümlich sind, sondern der fertigen Form — der *Phoronis*. In der Entwicklung der *Phoronis* sehen wir die meisten Organe zweifach auftreten, zuerst als Larvenorgane, darauf als Organe des fertigen Tieres. So treten zuerst provisorisch auf: Ganglion, Kragen- und Kopflappenhöhle, Tentakel und Protonephridien, und werden darauf bei der Metamorphose, oder kurz vor oder nach derselben, durch definitive entsprechende Organe ersetzt. Ich habe schon oben nachgewiesen, daß die definitive Leibeshöhle, Nephridien und Ganglion — Enteropneusten-Charaktere tragen. Als was haben wir nun jene provisorischen Organe anzusehen; als was die *Actinotrocha*? Nachdem wir sie aller definitiven Gebilde entkleiden, bleibt eine Larve mit primärer Leibeshöhle, einem Paare terminaler Cölomhöhlen, Protonephridien und Scheitelplatte mit Sinnesorgan — d. h. eine typische *Trochophora*. Daß die Leibeshöhlen primär sind, ist durch IKEDA, SELYS-LONGCHAMPS und nun durch die vorliegende Untersuchung genugsam dargelegt. Dem Ganglion mit Sinnesorgan wird wohl niemand die Homologie mit der Scheitelplatte der *Trochophora* versagen können. Was die Protonephridien betrifft, so werden sie für die Anneliden-*Trochophora* zwar als aus dem Mesoderm stammend beschrieben, aber bei den Protonephridien der Gastropoden ist der ektodermale Teil schon von verschiedener Länge und bei den Pulmonaten erst ist er ganz ektodermal (vielleicht mit Ausschluß des parietalen Endes). Sehen wir die Pulmonaten als ursprünglicher, wie die übrigen Gastropoden an, wie es SIMROTH jüngst tut, so ist es auch jene ektodermale Entstehung. Ein Hindernis aber stellt sich beim Vergleich mit den *Trochophora*-Nephridien entgegen: diese nämlich sind intrazellulär, während die Protonephridien der *Actinotrocha* zweifellos interzellulär sind. Lehnen wir uns aber an jene

Ansicht an, die wir im zweiten Teil entwickelt haben, wonach die *Trochophora* selbst eine Wiederholung des Plathelminthenstadiums ist, und suchen wir folglich bei letzteren nach Bau und Entwicklung der Protonephridien, so finden wir, daß bei Nemertinen z. B. die Nephridien interzellulär (BÜRGER) sind, bei Planarien wahrscheinlich auch, und sie entstehen wahrscheinlich aus dem Ektoderm, so beschreibt es LANG wenigstens für Polykladen. — So kehren wir also nach der Abirrung, die wir MASTERMAN verdanken, wieder zu der HATSCHEK'schen Auffassung der *Actinotrocha* zurück.

Auf der *Actinotrocha* nun erscheinen sekundär Charaktere, die der fertigen *Phoronis* eigentümlich sind: so das definitive Ganglion, die definitive Kragenhöhle und das Blutgefäßsystem. Um ein richtiges morphologisches Verständnis der *Actinotrocha*-Natur zu erzielen, haben wir nur diese Sekundärgebilde, die ja auch erst später auftreten, von der *Actinotrocha* abzuziehen, und nicht dieselben der Larvenform noch enger aufzuzwängen, wie es MASTERMAN tut.

Zeitliches Verhältnis zwischen Regeneration der Larve und weiterer Entwicklung der ganzen Larve.

Wenn die Entwicklung einer Larve nie stehen bleiben würde und mit derselben Schnelligkeit weiter fortschritte, so könnte durch die Regeneration verlorener Teile der Larve, falls diese nicht schneller, als die Normalentwicklung vor sich ginge, nie mehr der normale Typus erreicht werden, das Regenerat bliebe immer zurück und die versuchte Regulation müßte in allen Fällen mißglücken. In Wirklichkeit aber gehört es zur Charakteristik der Larvenformen und somit auch der *Actinotrocha*, daß sie auf einem Stadium stille stehen und in demselben längere oder kürzere Zeit verbleiben. Infolgedessen kann, wenn die Operation nicht auf alten Larven vollführt wird, eine Durchschneidung derselben zu vollkommener Regeneration aller Teile und somit zu einer normalen Larvenform und auch normaler Endform führen. Dieses ist mir mit Larven, die die Hinterhälfte regenerierten, auch gelungen, nur die vordere Hälfte scheint so langsam zu regenerieren, vor allem der Kopfklappen, daß ich hier nie vollständig regenerierte Larven erzielte, wohl aber, wie es scheint, normale Endformen, da ja der Kopfklappen jedenfalls wieder abgeworfen wird. Es ist ja auch möglich, daß die Regeneration so viel Zeit erfordert, daß eine Larve nie dazu kommen kann, den Kopfklappen zu regenerieren, weil immer die Metamorphose früher eintritt.

Auch hier haben wir dann ein Beispiel einer potentiellen Regeneration, die normal nie vor sich geht.

Sehr häufig ist es, daß das regenerierende Organ in seiner Entwicklung hinter dem Stadium zurückbleibt, welches die Larve unterdessen erreicht hat. Auch tritt die Metamorphose oft ein, ehe noch das regenerierende Organ seine normale Form erreicht hat. Ist die Entwicklung der ganzen fehlenden Hälfte sehr wenig fortgeschritten, so erzielen wir teratologische Formen, die wohl kaum wieder normal werden können und nicht lebensfähig sind. So besonders Formen, die nach der Metamorphose entweder nur den absteigenden oder den aufsteigenden Darm aufweisen. Andern Formen fehlt noch der Anus; das Stomodäum fehlte in meinen Fällen immer, das provisorische Ganglion ebenfalls. Inwieweit solche Larven regenerationsfähig sind, kann nur ein detailliertes Studium an größerem Material nachweisen. Alle diese teratologischen Formen beweisen, daß hier die Regeneration nur auf die Wiederherstellung des fehlenden Organs ausgeht, ohne Rücksicht darauf, ob dieses Organ noch bis zur Zeit der Metamorphose regeneriert werden kann, oder ob dieses Organ überhaupt noch notwendig ist. So beginnen alle provisorischen Organe zu regenerieren: Protonephridien, analer Wimperring u. a. ohne Rücksicht darauf, daß die Larve schon sich zur Metamorphose vorbereitet, d. h., daß das apikale Sinnesorgan sich schon entwickelt hat, das Metasoma sich bald ausstülpfen soll, die Blutgefäße sich angelegt haben, die definitive Kragenhöhle sich erweitert und die definitiven Tentakel sich entwickeln. Somit können wir, auf dieser Beobachtung fußend, sagen, daß im gegebenen Fall bei der Regeneration von *Actinotrocha* die regenerierenden Organe sich durchaus selbständig zum Ganzen verhalten und von der allgemeinen Entwicklung des Ganzen nicht beeinflußt werden.

In einigen Fällen konnte ich folgende Eigentümlichkeit beobachten: der anale Wimperring war eben erst regeneriert, bestand also aus »neuen«, frischen Zellen; die Metamorphose trat ein und der Wimperkranz kam an die definitive Stelle des Afters zu liegen, machte aber keine Anstalten zu zerfallen, sondern wimperte weiter. Ob auch andre eben regenerierte Organe sich eben so verhalten, konnte ich leider nicht genau untersuchen.

Es tritt bei Regeneration der *Actinotrocha* deutlich jenes Gesetz zu Tage, daß die Regeneration jenes Stadium zu erreichen sucht, welches verletzt war. Sie geht in ihren organogenetischen Prozessen weder über dieses Stadium hinaus, noch bleibt sie hinter demselben zurück. Atavistische Regeneration und Abweichungen im Modus der

Regeneration kommen hier, wo es sich um Fragen der Zeit handelt, nicht in Betracht. Deutlich tritt das Gesetz bei der Regeneration der sich eben zur Metamorphose anschickenden Larve zu Tage, die noch alle ihre Primärorgane zu regenerieren sich anschickt, während einen Moment später, gleich nach der Metamorphose, dieselben Stellen nur noch die sekundären oder definitiven Organe liefern. Dieses Faktum beweist auch, daß nicht die Primärorgane (Protonephridien, Scheitelplatte usw.) die Bildung der definitiven Organe auslösen, was man glauben könnte, da letztere örtlich an Stelle der ersteren treten, weil sich diese definitiven Organe bei Regeneration direkt bilden können, ohne daß die Primärorgane vorerst auftreten.

Unterschiede zwischen Regeneration der Larve und der reifen Form.

Vergleichen wir die regenerativen organogenetischen Prozesse bei Regeneration der fertigen *Phoronis* und bei Regeneration der *Actinotrocha*, so sehen wir eine Reihe von Unterschieden. Erstens ist der Gang der Regeneration jedenfalls wenigstens für ein Organ — das Blutgefäßsystem — in beiden Fällen verschieden, wie ich es oben schon schilderte. Ein zweiter Unterschied betrifft die Schnelligkeit der Regeneration, und zwar erforderte die *Actinotrocha* zu ihrer Regeneration wenigstens fünfmal mehr Zeit, als die *Phoronis*, ein Faktum, das sich schwer mit der Regel vereinigen läßt, wonach die Regenerationsfähigkeit in jungen Stadien am stärksten ist und mit zunehmendem Alter abnimmt. Der dritte Unterschied betrifft die Reihenfolge der Prozesse. So sehen wir z. B., daß bei *Phoronis* die Nephridien fast am spätesten gebildet wurden, bei *Actinotrocha* regenerieren sie sehr früh. Doch sind dieses ja verschiedene Organe. Deswegen tritt der Unterschied viel klarer, z. B. beim Durchbruch des Anus zu Tage, der bei der Larve verhältnismäßig früh erfolgt, während beim erwachsenen Tier mit diesem Prozeß überhaupt eigentlich die Regeneration abschließt. Die Regeneration der *Actinotrocha* und *Phoronis* geht folglich so vor sich, als wären Larve und fertige Form zwei ganz verschiedene Tierspezies, die nichts miteinander zu tun haben. Viertens endlich ist die Regeneration der Larve ein allmähliches Aufbauen von der verletzten Stelle aus; bei der *Phoronis* eine Differenzierung, die distal beginnt und parietal fortschreitet.

Eine Betrachtung darf aber vor allem nicht vergessen werden, daß es nämlich nicht unwichtig ist zu konstatieren, daß provisorische Organe überhaupt regenerieren. Die freischwimmende Larve selbst

als Wesen, das wohl nie Verletzungen erleidet, es sei denn eine tödliche, also ihre Regenerationsfähigkeit schwerlich gezüchtet haben könnte, regeneriert gesetzlich und gut. Die Larvenregeneration scheint sehr gegen WEISMANN zu sprechen, denn es ist nicht einzusehen, wie sie gezüchtet werden konnte. Sie scheint hier, wie überall, primär vorhanden zu sein, und nur sekundär Anpassungen zu erleiden.

St. Petersburg, 11. Mai 1903.

Literatur.

- M. ABEL, Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den limicolen Oligochäten. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII. 1902.
- BÜRGER, Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Nemertinen.
- W. CALDWELL, Preliminary Note on the structure, development and Affinities of Phoronis. Proc. of the Roy. Soc. 1882.
- E. CORI, Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Gattung Phoronis. Diese Zeitschr. Bd. LI. 1890.
- H. DRIESCH, Die organischen Regulationen. 1901.
- HATSCHKE, Lehrbuch der Zoologie.
- I. IKEDA, Observations on the Development, Structure and Metamorphosis of Actinotrocha. Journ. of the College of Science, Imper. Univ. Tokyo Japan. Vol. XIII. Pt. 4. 1901.
- A. MASTERMAN, On the Diplochorda. 1. The Structure of Actinotrocha. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XL. N. S. 1897.
- Professor ROULE upon the Phoronidea. Zool. Anz. 1901.
- L. ROULE, Étude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens. Annales des Sciences Nat. (Zool.) VIII^e série. T. XI. 1900.
- E. SCHULTZ, Aus dem Gebiete der Regeneration. II. III. Diese Zeitschr. Bd. LXXII u. LXXV.
- M. SELYS-LONGCHAMPS, Recherches sur le développement des Phoronis. Archives de Biologie. T. XVIII. 1902.
- SIMROTH, Über das natürliche System der Erde. Verhandl. der Deutsch. Zool. Gesellsch. XII. 1902.
- A. WILLEY, Enteropneusta from the South Pacific, with Notes on the West-Indian species. A. WILLEYS Zoological Results. Part III. Cambridge 1899.
-

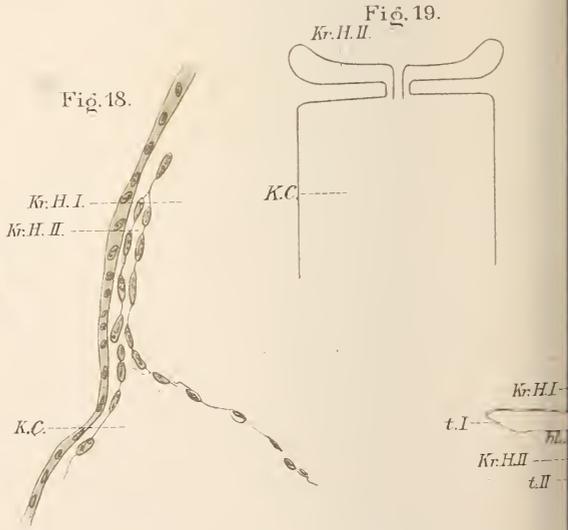
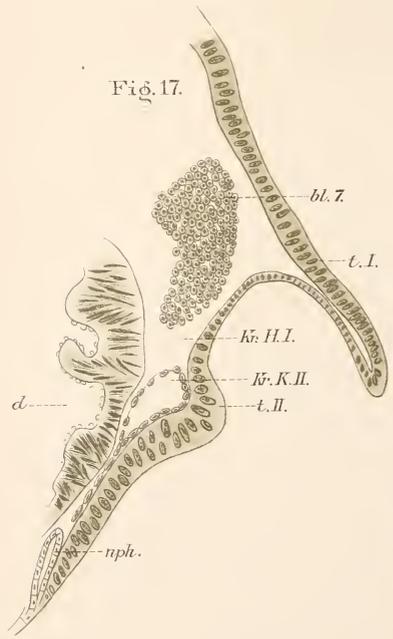
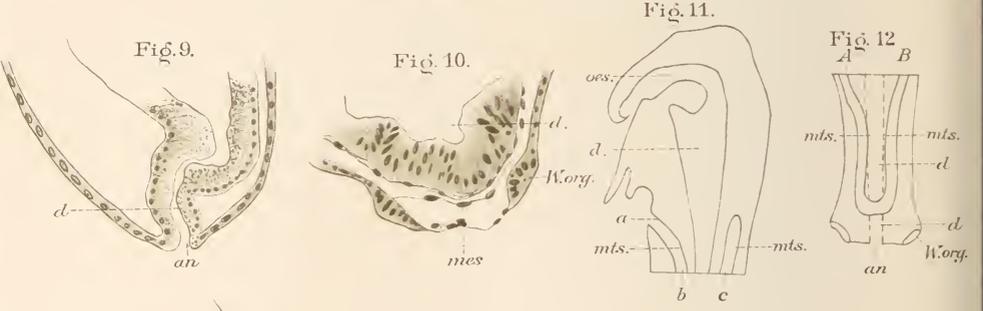
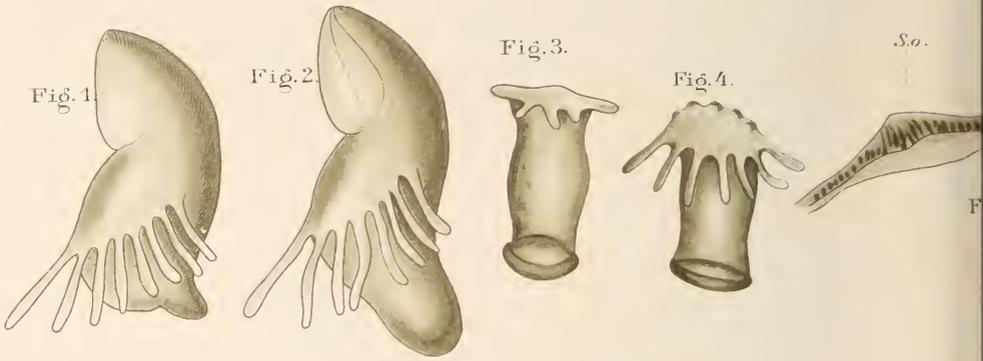
Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

<i>A, B, a, b, c</i> , verschiedene Durchschnitten des Metasoma;	<i>mes</i> , Mesenterium;
<i>an</i> , Anus;	<i>mts</i> , Metasoma;
<i>bl</i> , Blutzellen;	<i>nph</i> , Nephridium;
<i>d</i> , Darm;	<i>Reg.v.t.</i> , regenerierender Vorderteil;
<i>GI</i> , primäres Ganglion;	<i>SeptI</i> , Septum des Kopflappens;
<i>GII</i> , sekundäres Ganglion;	<i>SeptII</i> , Septum der Kragenhöhle;
<i>gl</i> , Gliazellen;	<i>S.N.</i> , Sinnesnerven;
<i>g.z.</i> , Ganglienzellen;	<i>S.O.</i> , Sinnesorgan;
<i>K.c.</i> , Körpercölom;	<i>S.Z.</i> , Sinneszellen;
<i>Kr.HI</i> , primäre Kragenhöhle;	<i>tI</i> , primärer Tentakel;
<i>Kr.H.II</i> , sekundäre Kragenhöhle;	<i>tII</i> , sekundärer Tentakel;
	<i>W.org</i> , Wimperorgan.

Tafel XXXIII.

- Fig. 1. *Actinotrocha*, ihr Hinterende regenerierend.
 Fig. 2. Dasselbe; späteres Stadium.
 Fig. 3. *Actinotrocha*, Vorderende mit Tentakeln regenerierend.
 Fig. 4. Dasselbe; späteres Stadium.
 Fig. 5. Teil des normalen Kopflappens im Sagittalschnitt, mit Scheitelplatte und beginnender Bildung des sekundären Ganglions.
 Fig. 6. Dasselbe; späteres Stadium.
 Fig. 7. Sekundäres Ganglion mit primärem Sagittalschnitt, noch vor der Metamorphose.
 Fig. 8. Durchschnitt durch ein regenerierendes Vorderende. Sagittalschnitt.
 Fig. 9. Durchbruch des Anus.
 Fig. 10. Bildung des Wimperorgans.
 Fig. 11. Schema. Die Verhältnisse des Metasoma nach dem Durchschnitt im Vorderende zeigend.
 Fig. 12. Schema. Die Verhältnisse des Metasoma nach dem Durchschnitt in die hintere Hälfte zeigend.
 Fig. 13. Unnormal wieder terminal durchgebrochenes Metasoma.
 Fig. 14. Regeneration der Metasomamündung.
 Fig. 15. Nephridium im Durchschnitt.
 Fig. 16. Regeneration des Nephridiums.
 Fig. 17. Regeneration der sekundären Tentakel.
 Fig. 18. Bildung der sekundären Kragenhöhle.
 Fig. 19. Schematische Projektion zur Erklärung der Bildung der sekundären Kragenhöhle vom Körpercölom aus.
 Fig. 20. Gebiet der Kragenhöhle im Sagittalschnitt.
 Fig. 21. Regeneration des Nephridiums.



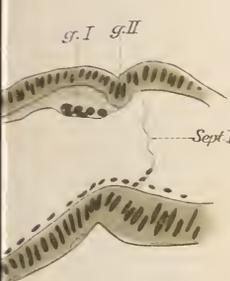


Fig. 6.

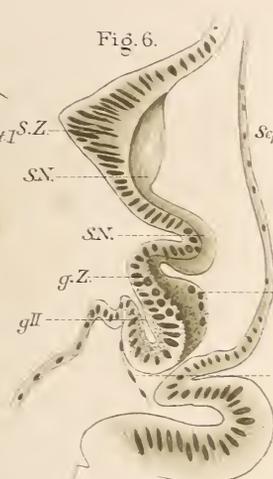


Fig. 7.

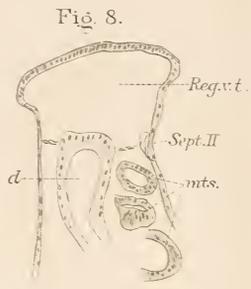


Fig. 8.



Fig. 13.

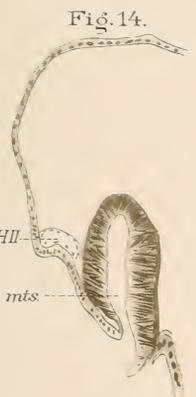


Fig. 14.

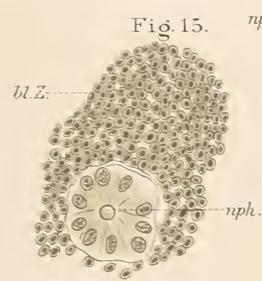


Fig. 15.



Fig. 16.

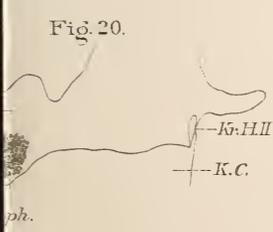


Fig. 20.

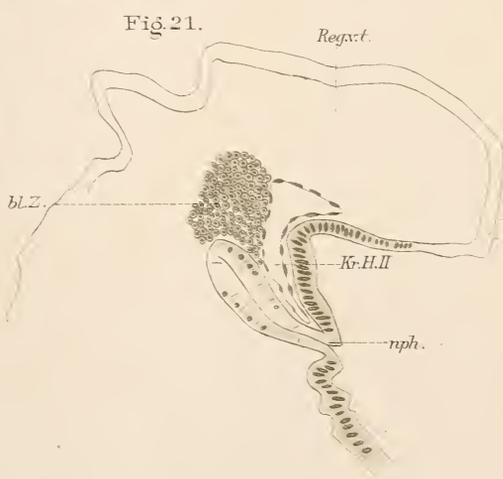


Fig. 21.

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 473-494](#)