

Untersuchungen über die Samenträger und den Kloakenwulst der Tritonen.

Nachgelassene Arbeit des † Obermedizinalrats

Dr. E. v. Zeller

in Stuttgart, früher in Winnenthal,

herausgegeben von

Dr. C. B. Klunzinger, Prof. emerit. in Stuttgart, in Verbindung mit
Dr. med. E. Jacob in Bendorf a. Rh.

Mit Tafel XI und XII.

Vorwort des Herausgebers.

Am 18. September 1902 in seinem 72. Lebensjahr starb rasch an Herzschlag Obermedizinalrat Dr. E. v. ZELLER in Stuttgart, der sich um die Förderung der zoologischen Wissenschaft sehr große Verdienste erworben hatte, wie ich in dem von mir geschriebenen Nekrolog¹ ausgeführt habe. Bald darauf übergab mir die Witwe eine umfangreiche Arbeit des Verewigten über die Samenträger der Tritonen und deren Beziehungen zur Kloakendrüse: eine eingehende Ausführung seiner 1889 und 1890 in dieser Zeitschrift veröffentlichten epochemachenden Arbeit über die »Befruchtung bei den Urodelen«. Das umfangreiche Manuskript war laut handschriftlichem Vermerk schon am 7. Februar 1901 abgeschlossen, und es kann ohne Bedenken unverändert dem Druck übergeben werden.

Die Schwierigkeit bei der Herausgabe liegt aber in den zahlreichen, von ZELLER selbst auf 81 Tafeln angefertigten Zeichnungen zu jener Arbeit, denen fast jede nähere Angabe fehlt. Und doch ist der Text nur verständlich mit Hilfe der Abbildungen. Die

¹ Zum Gedächtnis an Obermedizinalrat Dr. ERNST v. ZELLER, mit Angabe seiner zoologischen Forschungen, von Prof. Dr. C. B. KLUNZINGER in Stuttgart, in den Jahreshften des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg 1903.

nicht leichte Aufgabe des Herausgebers bestand daher in der Erklärung und genauen Bezeichnung der Figuren und deren einzelner Teile.

Da mir, als dem zunächst Beauftragten, diese Aufgabe erst zu zeitraubend erschien, übergab ich das Ganze dem Herrn Dr. WOLTERSTORFF in Magdeburg, welcher sich schon vorher um Erhaltung des Manuskripts bemüht hatte. Derselbe überwies seinerseits die Arbeit an Herrn Dr. med. E. JACOB in Bendorf a. Rh., der auf diesem Gebiete bewandert ist und mit E. ZELLER in Schriftverkehr gestanden hatte. Dieser ordnete die vielen Zeichnungen, welche ZELLER meist in vielfacher Zahl von demselben Gegenstand angefertigt hatte, und die diesem immer noch nicht vollkommen genug erschienen waren. Er traf eine Auswahl von den besten und ordnete sie dem Manuskript zu. ZELLER selbst hatte nur drei derselben als »brauchbar« angemerkt, und zur Verdeutlichung auch einige Schnitzel und Ausschnitte angefertigt.

Im Spätjahr 1903 kamen die Zeichnungen so wieder zurück an mich, mit Erklärung der Tafeln im allgemeinen, aber ohne Bezeichnung der Einzelheiten. Die darunter stehende Bemerkung von Dr. JACOB, »genauere Tafelerklärung kann, wenn erforderlich oder erwünscht, gegeben werden«, hatte ich leider nicht beachtet, und so machte ich mich selbst an diese Arbeit, in welche ich mich bald vertiefte, und woran ich mehr und mehr Interesse bekam, zumal ich nun auch eine große Anzahl von Präparaten, etwa 50, von ZELLER meist in Pikrinsäure konserviert, die dem Kgl. Naturalienkabinett in Stuttgart von der Witwe übergeben worden waren, zur Vergleichung benutzen konnte, die aber auch ohne alle Bezeichnung, außer dem Speciesnamen, waren. Auch sie mußten erst geordnet und gesondert werden: Längs- und Querschnitte usw. mit Schere oder Rasiermesser angefertigt. Auch Serienschnitte fanden sich in größerer Zahl, aber, wie mir scheint, etwas unvollkommen, und wie ZELLER selbst sagt, unnötig. So kam ich allmählich und mit vieler Mühe auch über die Einzelheiten der Zeichnungen ins klare; das Ergebnis ist die von mir gefertigte Tafelerklärung und die Einsetzung der jeweils zugehörigen Bezeichnung der Abbildungen in den sonst unveränderten Text¹.

¹ Eine vorläufige Frucht meiner Studien über ZELLERS Arbeit war ein von mir am 24. Mai 1904 in Tübingen bei der 14. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft gehaltenes und in den »Verhandlungen« derselben 1904 gedruckter Vortrag mit 8 Textabbildungen.

Da ZELLERS Zeichnungen immerhin mir vielfach unvollkommen erschienen, besonders in Beziehung auf Schattierung und plastisches Aussehen, ließ ich sie durch einen Künstler von Fach, Herrn Zeichner L. KULL, unter meiner Aufsicht umzeichnen, auch einige neue, zum Verständnis des Textes notwendige, nach den vorliegenden anatomischen Präparaten, hinzufügen.

Eine wesentliche Mithilfe hatte ich an Herrn Dr. E. JACOB, der meine Tafelerklärungen wiederholt berichtigte, und von Anfang an wohl der geeignetste Herausgeber der ZELLERSchen Arbeit gewesen wäre, aber leider hierin sich ablehnend verhielt.

So hoffe ich denn, die schöne Arbeit meines Freundes E. ZELLER für die Wissenschaft nutzbar gemacht zu haben.

Stuttgart, im Juli 1904.

C. B. KLUNZINGER.

I. Über die Samenträger der Tritonen.

Einleitung.

In meinen in dieser Zeitschrift¹ veröffentlichten Mitteilungen aus den Jahren 1889 und 1890 über die Befruchtung bei den Urodelen habe ich einige kurze Angaben in betreff der so ganz eigenartigen Samenträger unsrer Tritonen gemacht und eine Zeichenskizze von dem Samenträger des *Triton alpestris*² beigefügt. Ich hatte aber auch damals schon in Aussicht genommen, für später eine eingehendere Beschreibung von ihnen zu liefern, und habe jetzt um so mehr Veranlassung auf den Gegenstand zurückzukommen, da ich auf Grund meiner während der ganzen Zeit weitergeführten Untersuchungen nicht nur einige Ungenauigkeiten und Irrtümer zu berichtigen habe, sondern auch wesentliche Ergänzungen zu geben vermag.

Weiterhin habe ich einige Bemerkungen anzuschließen in betreff der Samenträger der übrigen europäischen Arten, welche ich inzwischen Gelegenheit gefunden habe gleichfalls zu untersuchen, und eine kurze Beschreibung der Samenträger der beiden nordamerikanischen Arten, des *Triton viridescens* und des *Triton torosus*, deren Formen von denen unserer Tritonen und auch unter sich wieder

¹ Bd. XLIX, 1890, S. 583 ff., Über die Befruchtung bei den Urodelen, und 1891, S. 737 ff., Berichtigung betreffs der Samenaufnahme der weiblichen Tritonen.

² S. 592.

völlig abweichende sind, sowie des japanischen *Triton pyrrogaster* zu geben¹.

A. Die Samenträger unsrer einheimischen Tritonenarten.

1. Allgemeines.

Die gallertigen Samenträger unsrer Tritonen sind hohl und ihre Gestalt war von mir in meinen früheren Mitteilungen als glocken- oder becherförmig bezeichnet worden. Die Bezeichnung »becherförmig« ist die zutreffendere, denn der Samenträger besteht aus einem kelchartigen Aufsatz und einem diesen tragenden fußartigen Stück (*F* der Figuren), von welchen beiden der Kelch in seiner Mündung die Samenmasse zu tragen hat, der Fuß aber mit seinem etwas verbreiterten Rand am Boden festgeklebt wird.

Der Kelch ist dem Fuß unter einem stumpfen Winkel aufgesetzt und die Stellung, welche der am Boden festgeklebte Samenträger einnimmt, eine ganz konstante, so nämlich, daß der Kelch nach rückwärts — also entgegengesetzt der Richtung, in welcher das Männchen, von dem Weibchen gefolgt, sich vorwärts bewegt hatte, um den Samenträger abzusetzen — überhängt, wie aus den Figuren (Fig. 3 und 7) deutlich zu ersehen ist. Wir können demnach an dem am Boden festgeklebten Samenträger auch mit Bestimmtheit einen geraden und einen queren Durchmesser, eine vordere und eine hintere, eine rechte und eine linke Hälfte unterscheiden. Die Wandungen der vorderen und der hinteren Hälfte sind einander beträchtlich genähert und es ist somit der gerade Durchmesser kürzer als der quere.

¹ Die hier und überhaupt in dieser Arbeit ZELLERS vorkommenden *Triton*-Arten sind nach neuerer Nomenklatur (BOULENGER, BR. DÜRIGEN, BEDRIAGA, WOLTERSTORFF) folgende:

Gattung: *Triton* Laur. (*Molge* Merr., Bouleng.)

a. Deutsche Arten:

- 1) *Triton (Molge) vulgaris* L. = *Triton taeniatus* Schneid.
- 2) » *palmatus* Dug., Schneid. = *helveticus* Raz., Leydig.
- 3) » *alpestris* Laur.
- 4) » *cristatus* Laur.

b. Nicht deutsche, süd- und westeuropäische Arten:

- 5) *Triton marmoratus* Latr., Frankreich, Spanien.
- 6) » *Blasii* del' Isle, N.W.-Frankreich.
- 7) » *Boscai* Lataste, Spanien.
- 8) » *Montandoni* Bouleng., Moldau.

c. Außeureopäische Arten:

- 9) *Triton (Diemyctylus) viridescens* Rafin., N.-Amerika.
- 10) » » *torosus* Eschsch., N.W.-Amerika.
- 11) » (*Molge*) *pyrrogaster* Boie, Japan. KLUNZINGER.

Die hintere Hälfte des Kelches ist etwas höher als die vordere, doch kommen, weil der Kelch schief auf dem Fuße aufsitzend nach rückwärts überhängt, bei dem angeklebten Samenbecher die oberen Ränder der beiden Hälften ungefähr in die gleiche Ebene zu liegen. — Die Wandung des Kelches ist keine geschlossene, sondern unterbrochen durch eine bestimmte Anzahl von Ausschnitten, deren Ränder nach der Höhlung des Kelches leicht eingerollt sind. Die Außenfläche aber ist ausgezeichnet durch eine größere Anzahl von hervorspringenden und in einer ganz bestimmten Ordnung angelegten lineären Leisten, die Innenfläche ist glatt. Fuß und Kelch stehen in gekreuzter Stellung zueinander.

Was hier gesagt ist, gilt übereinstimmend für die Samenträger aller unserer Tritonenarten. Weiterhin aber finden wir sehr charakteristische Verschiedenheiten der Formen für den Samenträger von *Triton alpestris* einerseits und von *Triton taeniatus* andererseits, wie ich schon in meinen früheren Mitteilungen hervorgehoben habe, und die beiden übrigen Arten verteilen sich in der Weise, daß der Samenträger von *Triton cristatus* der typischen Form des Samenträgers von *Triton alpestris* sich anschließt, der des *Triton palmatus* aber der Form des Samenträgers von *Triton taeniatus*.

2. Samenträger von *Triton alpestris* (Fig. 1—4).

Zunächst mag der erstere, der Samenträger des *Triton alpestris*, näher beschrieben werden. Die Höhe des Kelches mitsamt dem Fuße beträgt durchschnittlich 8—8,5, in einzelnen Fällen bis zu 9 und selbst 10 mm, bei einer durchschnittlichen größten Breite am oberen Umfang des Kelches von 6 mm und einem geraden Durchmesser von 3,5—4 mm. Die Wandung des Kelches besitzt vier Ausschnitte, von welchen einer der vorderen und drei der hinteren Hälfte angehören. Der rundliche, oder vielmehr gerundet fünfseitige, mehr breite als hohe Ausschnitt der vorderen Hälfte (Fig. 1 und 2 v.A) liegt über der Mitte und reicht nach oben bis nahe an den Rand, so daß also hier nur ein verhältnismäßig schmaler Saum übrig bleibt, welcher letztere aber nicht in der Fläche der Kelchwand selbst liegt, sondern nach der Höhlung des Kelches hin zurückgebogen steg- oder spangenartig die Seitenteile jener verbindet. Diese Partie der vorderen Kelchwand ist eine sehr eigentümliche und wichtige, und soll da, wo ich weiterhin von ihr zu sprechen habe, kurzweg als die »Spange« aufgeführt werden (Fig. 1—4 Sp). Sie verschmächtigt sich zuerst von den Seiten her und verbreitert sich dann wieder zu einer mittleren

annähernd viereckigen kleinen Platte mit zwei nach oben gerichteten spitzigen Ausläufern an den Seiten.

Von den drei Ausschnitten der hinteren Kelchwand sind zwei, welche von unten nach oben etwas auseinanderweichende Längsschlitz darstellen, symmetrisch und seitlich gelegen (Fig. 2—4 *h.s.A*), während ein unpaarer mittlerer Ausschnitt (Fig. 2 *h.m.A*) nach dem oberen Rande zu sich findet und diesen von unten nach oben breiter werdend durchtrennt. Es erhält so das zwischen den beiden seitlichen Ausschnitten gelegene Mittelstück (Fig. 1—3 *h.M*) der hinteren Kelchwand eine sehr auffällige Form, indem es nach unten schmal und wie gestielt, nach oben aber verbreitert und wie in zwei Lappen (Fig. 1—4 *Lp*) auseinandergelegt sich darstellt.

Oben (Fig. 4) ist der Kelch offen, die Mündung selbst aber verhältnismäßig schmal, indem sie von den Seiten her eingeeengt wird dadurch, daß die nach einwärts sich umrollenden oberen Ränder der Seitenwandungen sich nach der Mitte hin in eine Art von Falten fortsetzen, welche nach vorn an die Seitenpartien der Spange und die zwei nach oben gerichteten spitzigen Ausläufer ihres Mittelstückes, nach hinten aber an die sich umrollenden Ränder der beiden Lappen der hinteren Kelchwand anschließen. Die Falten überdecken mit den letzteren zusammen seitlich den Hohlraum des Kelches und in dem Grund der so entstandenen muldenförmigen Einsenkung (Fig. 4 *M*) liegt die Mündung (Fig. 4 *K.i*), seitlich begrenzt durch die inneren freien Ränder jener Falten und vorn durch das Mittelstück der Spange, während sie nach hinten in den oberen unpaaren Randausschnitt der hinteren Kelchwand übergeht.

Die Ausschnitte geben entsprechend der Verschiedenartigkeit ihrer Form und ihrer Lage den beiden Kelchhälften, der vorderen und der hinteren, ein ganz verschiedenartiges Aussehen. Noch viel auffälliger aber wird der Unterschied, wenn man dabei die zierlichen leistenförmigen Erhabenheiten (Fig. 1—4 *L*), welche über die Außenfläche des Kelches hinziehen, näher in das Auge faßt und sieht, wie völlig abweichend unter sich die Anordnung derselben auf der einen und auf der andern Kelchwand ist. Auf der vorderen Kelchwand zählen wir 26 Leisten, welche sich symmetrisch über die beiden Seitenhälften der Fläche verteilen — fünf obere Paare, welche quer gestellt sind und acht untere, welche abwärts nach dem Fuße zu ihren Verlauf nehmen. Die fünf quergestellten oberen Paare der Leisten (Fig. 1—3 *o.L*) stellen offene Reifen dar. Die beiden obersten sind nur kurz und gehören ganz den sich nach der Mündung zu

umrollenden Rändern an. Die drei unteren aber sind um vieles länger und kommen von der hinteren Wand her, auf welcher sie nahe dem äußeren Rand der seitlichen Ausschnitte ihren Anfang genommen haben (Fig. 2 *o.L'*). Sie steigen von hier schräg empor und biegen auf der Seitenwandung angekommen in kurzem Bogen ab, um eine nahezu horizontale Richtung einzuschlagen und so über die vordere Wandfläche weiterzuziehen. Auf dieser am Rande der sich einbiegenden Spange angekommen, scheinen sie kantig zu enden. In Wirklichkeit aber setzen sie sich in äußerst feine Linien fort, welche über die Seitenpartien der Spange hinweg bis zu deren plattenförmigen Mittelstück hinziehen, um erst an diesem ihr Ende zu finden. Die Linien nähern sich in ihrem Verlauf strahlenförmig, verschmelzen jedoch nicht untereinander.

Die acht unteren Paare (Fig. 1 und 2 *u.L*) nehmen ihren Ursprung von dem mittleren Ausschnitt der Vorderwand oder nahe derselben und ziehen in leicht geschwungenem Verlauf nach abwärts, um, auf den Fuß sich fortsetzend, in die Falten des letzteren überzugehen. Dabei bildet das innerste der Mittellinie zunächst gelegene Paar die vordere Kante des Fußes, welche, sich wieder spaltend, in die drei vordersten Falten des Fußes zerfällt.

Die Leisten der vorderen Wandung sind im ganzen sehr regelmäßig gebildet. Doch finden sich auch mancherlei Abweichungen, bald sind einzelne überzählige Leisten vorhanden, bald fehlen einzelne oder sind mangelhaft entwickelt. Das letztere ist besonders häufig zu finden bei dem innersten der Mittellinie zunächst gelegenen Paar. In diesem Fall bildet dann das zunächst folgende zweite Leistenpaar die vordere Kante des Fußes. Nicht selten sieht man auch die eine oder andre der Leisten abbiegen und im Winkel an die ihr benachbarte Leiste herantretend, mit dieser verschmelzen.

Betrachten wir den Samenbecher von hinten her, so finden wir zunächst wieder zu beiden Seiten des Kelches jene oben genannten Leisten (Fig. 2 *o.L'* und *u.L'*), welche nahe den äußeren Rändern der seitlichen Ausschnitte ihren Ursprung nehmen, um von hier über die Seitenflächen hinweg auf die vordere Kelchwand überzutreten, die Anordnung der Leisten auf dem zwischen den beiden seitlichen Ausschnitten gelegenen Mittelstück (Fig. 2 *h.M* und Fig. 2 *a*) aber als eine ganz besondere. Eine mittlere Längsleiste (Fig. 2 *a, r*) teilt das Mittelstück in zwei seitliche Hälften. Sie steigt rapheartig und meistens mehr oder weniger stark verbogen gegen den Winkel des oberen unpaaren Randausschnittes empor, während zwei andre Längsleisten (Fig. 2 *a, t*) — eine jederseits — den äußeren Rändern des

Mittelstücks entlang verlaufen. Von der mittleren Längsleiste gehen dann nach den Seiten, gewöhnlich leicht gegeneinander verschoben, je fünf Nebenleisten (Fig. 2 a, 1—5) aus, von denen die beiden untersten gerade über dem Fuß gelegenen Paare schwach gebogen mit den Randleisten in Verbindung treten, die drei oberen aber zusammen mit den Randleisten und parallel mit ihnen in die lappenförmigen Seitenteile eintreten, um über diese und auch über ihren umgerollten oberen Rand hinwegzuziehen und an den seitlichen Falten der Mündung angekommen zu enden. Ein weiteres Paar von gleichfalls hier endenden und mit den genannten parallel verlaufenden nur ganz kurzen Leisten (Fig. 2 a, 6) geht von den Rändern des unpaaren (Rand)ausschnittes der Hinterwand aus.

Der Fuß (Fig. 1—3 F) ist kräftig entwickelt, sein querer Durchmesser kürzer als der gerade im Gegensatz zu dem Kelch, dessen querer Durchmesser der längere ist, so daß also die längeren Durchmesser des Kelches und des Fußes und ebenso die kürzeren Durchmesser der beiden gekreuzt zueinander stehen. Der Fuß ist hohl und seine nach oben nur mäßig sich verengernde Höhlung steht mit dem Innenraum des Kelches in offener Kommunikation, die Stelle aber, an welcher beide zusammentreffen, zeigt deutlich die Form eines Dreiecks mit abgerundeten Ecken (Fig. 4 Dr). Der Fuß ist nach außen gefältelt und an seinem Rande gelappt. Die Falten werden in ihrem Verlauf nach dem Grund des Kelches allmählich schmaler und niedriger und gehen an jenem angelangt in die Leisten des Kelches über.

3. Samenträger von *Triton cristatus*.

Die im vorstehenden gegebene Beschreibung paßt im wesentlichen, wie schon oben bemerkt worden ist, wie für den Samenträger von *Triton alpestris*, so auch für den Samenträger von *Triton cristatus*. Doch ist der Samenbecher des letzteren¹ beträchtlich größer als der des *Triton alpestris*. Er mißt in der Höhe 12 mm bei einer größten Breite des oberen Umfanges von 10 mm. Er ist aber auch abgesehen von der verschiedenen Größe leicht von jenem zu unterscheiden durch den abgeflachten und beträchtlich weiteren Grund des Kelches, wie die mehr gerade ansteigenden Seitenwandungen. Auch finden sich auf dem zwischen den beiden seitlichen Ausschnitten gelegenen Mittelstück der hinteren Kelchwand außer der medianen und den beiden Randleisten mit den sie verbindenden queren Nebenleisten vier — bei dem Samenbecher des *Triton alpestris* waren es nur drei — und

¹ Hierzu liegt keine ausgeführte Zeichnung von v. ZELLER vor. KL.

zwar viel regelmäßiger und schöner, als bei dem letzteren, ausgebildete in die Lappenhälften eintretende Längsleisten. Einen weiteren bemerkenswerten Unterschied bildet die fast gabelförmige Verlängerung der nach aufwärts gerichteten spitzigen Ausläufer der Spange.

4. Samenträger von *Triton taeniatus* - *palmatus* (Fig. 5—7).

Dagegen finden wir für die Samenbecher von *Triton taeniatus* und ebenso von *Triton palmatus* eine sehr charakteristische und sofort in die Augen fallende Abweichung in zwei ungefähr auf einem Drittel der Höhe des Kelches von dessen seitlichem Umfang ausgehenden und handgriffartig abstehenden Zapfen (*Z*), sowie in einem im Grunde der hinteren Wandung des Bechers gelegenen weiten Ausschnitt (Fig. 6 *f.A.*), welcher über dem Rand des Fußes beginnt und nach oben bis auf die Höhe jener Zapfen sich erstreckt. Auch ist der Ausschnitt der vorderen Kelchwand (Fig. 5 *v.A.*) nicht in die Quere, sondern in die Länge gezogen und die oberhalb des Ausschnittes befindliche Spange (*Sp*) ganz wesentlich anders gestaltet, als an dem Samenträger des *Triton alpestris*. Es fehlt das verbreiterte viereckige Mittelstück mit den beiden seitlichen Spitzchen und es ist anstatt desselben nur eine mittlere schmale Kante vorhanden, in welcher von den Seiten her die von den Querleisten kommenden feinen Linien zusammentreffen. Die Kante aber ist in eine rückwärts, nach dem Innenraum des Kelches gerichtete, spornartige Verlängerung (Fig. 5—7 *y*), an deren Seiten die eingesenkten Falten der Mündung sich ansetzen, ausgezogen. — Das zwischen den schlitzförmigen seitlichen Ausschnitten (Fig. 6—7 *h.s.A.*) gelegene Mittelstück (Fig. 6 *u.* 7 *h.M.*) der hinteren Kelchwand ist kürzer als bei dem Samenbecher von *Triton alpestris* und von einer mehr gleichmäßigen Breite.

An Größe bleibt der Samenbecher von *Triton taeniatus* und von *Triton palmatus* hinter dem von *Triton alpestris* zurück. Doch kann er immerhin eine Höhe von 8 mm erreichen bei einer größten Breite von 5,5 mm zwischen den Enden der beiden seitlichen Zapfen, wie an seinem oberen Umfang, und einen geraden Durchmesser von 3,5 mm. Die Anordnung der lineären Leisten auf der äußeren Fläche der Kelchwandung wie der Falten des Fußes stimmt in der Hauptsache mit der, wie wir sie bei dem Samenbecher von *Triton alpestris* gefunden haben. Die ganze Gestalt aber der Samenträger von *Triton taeniatus* und von *Triton palmatus* erscheint fast noch seltsamer und kunstvoller, als die der Samenträger der beiden andern Arten, des *Triton alpestris* und des *Triton cristatus*.

Meine Beschreibung der Samenbecher ist etwas umständlich und langweilig ausgefallen. Es war mir nicht möglich sie zu kürzen. Besser aber als aus ihr wird die ganze Eigenartigkeit der Verhältnisse aus den Abbildungen sich erkennen lassen, aus ihnen auch einiges weitere Detail, auf das ich in der Beschreibung nicht eingegangen bin, — wenn es mir auch nicht gelingen konnte, die außerordentliche Weichheit und Zartheit von Form und Masse in einer vollkommen befriedigenden Weise durch die Zeichnung wiederzugeben.

5. Die Leisten und Gallertkugeln der Samenträger.

Daß die Leisten der Kelchwandung, wie die Falten des Fußes zur Versteifung und zur Stützung der Form zu dienen haben, ist wohl zweifellos. Weiterhin ist aber über die gallertigen Samenträger im allgemeinen noch nachzutragen, daß sie sehr weich, kristallhell und farblos, und leicht irisierend sind¹, und daß die ganze Masse des Bechers sich durchaus zusammensetzt aus einer einfachen Lage von mosaikartig dicht aneinander gefügten großen Gallertkugeln, welche nach außen mit einem mehr oder weniger großen Segment hervorspringen². Es entsteht so das wie gekörnte Aussehen der ganzen Oberfläche und die zierliche Zeichnung der wellenförmigen Grenzlinien, welche im Profil gesehen die Ränder der verschiedenen Ausschnitte in der Kelchwandung, wie auch die Umschlagstellen der Leisten da, wo diese von einer Wandfläche auf die andre herübertreten, zeigen. In den Leisten findet man die in einfacher Reihe hintereinander liegenden Gallertkugeln von den Seiten her zusammengepreßt und so ganz beträchtlich verschmälert und gestreckt.

Die einzelne Gallertkugel erreicht einen Durchmesser von 0,12 bis 0,3 mm. — Die größten Kugeln treffen wir im Rand des Fußes. Die Gallertkugel besitzt eine leicht gekörnte Oberfläche und setzt sich zusammen aus einer homogenen hellen Grundsubstanz, in welche eingestreut nur eine mäßige Menge von kleinen glänzenden Kügelchen zu finden ist, aus einem wabenförmig aufgebauten Gerüst, welches die Grundmasse durchsetzt und einem zentral gelegenen ovalen hellen Bläschen, welches in der Länge ungefähr 0,045 mm mißt und ein zweites gleichfalls ganz helles und ovales Bläschen von

¹ Meine frühere Angabe (a. a. O. S. 591), daß die Gallertmasse im Wasser aufquellte, ist eine irrige gewesen. Es geschieht dies nicht oder doch nur in einer ganz untergeordneten Weise.

² Es liegt keine genauere Abbildung davon vor. Man sieht sie aber deutlich am »Fuß«. KLZ.

0,03 mm im Durchmesser einschließt. Durch Methylenblau wird die Kugel, wenn man eine nur schwache Lösung anwendet, als Ganzes gleichmäßig bläulich gefärbt. Verwendet man aber eine stärkere Lösung, so sieht man innerhalb der Kugel intensiv blau gefärbt und in großer Menge eigentümlich gewundene Stäbchen und zackige Körperchen zutage treten, während die ganze übrige Masse der Kugel auch dann sich nicht merklich tiefer zu färben pflegt. — Es ist wohl sicher, daß wir in der einzelnen Gallertkugel eine gallertig umgewandelte Zelle mit Kern und Kernkörperchen vor uns haben.

6. Samenmasse.

Noch ist einiges über die Samenmasse zu sagen, und im besonderen darüber, wo und wie sie innerhalb des weiten Gallertbechers zu liegen kommt. Es geschieht dies in einer ganz bestimmten und recht merkwürdigen Weise immer so, daß die durch die Kloakenröhre hindurchgepreßte und stift-, oder wenn man lieber will, wurmförmig zutage tretende Samenmasse (Fig. 4 und 7 *S*) mit ihrem einen, dem vorderen, Ende an den oberen Rand der Spange angeklebt wird und so rechtwinklig oder auch etwas schief von der letzteren abstehend, durch die Mündung des Bechers hindurch mit ihrem hinteren frei bleibenden Ende bis zu dem unpaaren Randausschnitt der hinteren Kelchwand hinüberreicht. Immer aber haftet die frisch abgegebene Samenmasse nur ganz lose an der Spange. Sie kann mittels einer Pinzette oder auch schon durch die bloße Berührung mit einem zugespitzten Holzstäbchen, an welchem sie sofort hängen bleibt, als Ganzes weggenommen werden und sie wird in gleicher Weise, wenn das brünstige Weibchen über den Samenträger hinwegkriecht, an dessen geschlossener Kloakenspalte oder neben dieser am Kloakenwulst sich anhängend als Ganzes aus dem Becher herausgehoben¹. Wenn aber nur eine kurze Zeit verflossen ist, so hält der Samenstift schon fester an der Spange und man kann dann beobachten, wie er mit seinem hinteren freien Ende an den Kloakenspalt des langsam vorwärts kriechenden Weibchens sich anheftend vielleicht bis zum Doppelten seiner Länge gedehnt wird, ehe das vordere Ende von der Spange sich losreißt. Daß im weiteren der abgelöste Samenstift für sich bald die Gestalt zu verändern beginnt und kugelförmig wird, habe ich in meiner früheren Mitteilung schon angegeben

¹ Daß das Sichanhängen der Samenmasse gelegentlich auch an andern Stellen des Körpers geschehen kann, habe ich schon in meiner ersten Mitteilung (a. a. O. S. 589) angegeben.

und ich habe hier nur noch beizufügen, daß, wenn der Samenstift aus dem Gallertbecher nicht entfernt wird, seine ganze Masse sich nach der Spange hinzieht und auch dann, indem sie um die Spange sich herumlegt und diese vollständig umhüllt, ein Kügelchen bildet, in welchem Fall das letztere nun nicht mehr weggenommen werden kann. — Nur in seltenen Fällen habe ich die Samenmasse auf dem Grunde des Kelches liegend angetroffen und ich muß annehmen, daß hier der Samenstift eben gleich nachdem der Samenträger abgesetzt worden war, von der Spange abgefallen sei — eine Annahme, die mir viel mehr für sich zu haben scheint, als etwa die, daß der Samenstift gar nicht an die Spange gelangt und unmittelbar in die Tiefe des Kelchraumes hineingeraten sein könne.

B. Die Samenträger einiger anderen europäischen Tritonen.

Nachdem ich schon bei meinen frühesten Untersuchungen hatte feststellen können, wie sehr verschieden die Formen der Samenträger von *Triton alpestris* und *Triton taeniatus* voneinander sind, hatte ich zunächst an die Möglichkeit gedacht, daß für die übrigen Arten auch noch weitere wesentliche Verschiedenheiten vorhanden sein könnten. Dem ist aber nicht so.

Die beiden gefundenen Formen sind vielmehr typisch für die zwei natürlichen Gruppen von Tritonen, in welche die sämtlichen bekannten europäischen Arten sich verteilen, von welchen die eine, die *Triton alpestris*-Gruppe, neben dem *Triton alpestris* den *Triton cristatus*, *Triton marmoratus* und *Triton Blasii*, die andre neben dem *Triton taeniatus* den *Triton palmatus*, *Triton Montandoni*, *Triton Boscai* und *Triton italicus* in sich schließt.

Der Samenträger von *Triton marmoratus* übertrifft an Größe die Samenträger von *Triton alpestris* und selbst von *Triton cristatus*. Er kann eine Höhe von 13—14 mm erreichen, bei 10,5 mm Breitendurchmesser und 5 mm im geraden.

Von *Triton Blasii* kenne ich die Samenträger nicht. Er gilt als Bastardform von *Triton cristatus* und *marmoratus* und es ist mit Sicherheit anzunehmen, daß sie den *alpestris*-Typus zeigen werden.

Der Samenträger von *Triton Montandoni* ist etwas größer als jener von *Triton taeniatus* und *palmatus*, sonst aber ganz mit demselben übereinstimmend.

Von *Triton italicus* habe ich keine Samenträger erhalten, doch konnte ich mich aus den Überresten einiger Stücke, welche mir Herr ETEL in Magdeburg zu übersenden die Freundlichkeit hatte, mit Bestimmtheit überzeugen, daß sie dem *Triton taeniatus*-Typus angehören.

Auch von *Triton Boscai*¹ habe ich keine Samenträger bekommen können. Es ist aber nicht zu bezweifeln, daß auch sie den *Triton taeniatus*-Typus zeigen werden².

¹ Den Besitz von *Triton Montandoni* und *Triton Boscai* und damit die Möglichkeit der Untersuchung habe ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. W. WOLTERSTORFF in Magdeburg zu verdanken.

² Es ist bedauerlich, zeugt aber auch von der Schwierigkeit der Aufgabe, daß es ZELLER nicht möglich war, die Spermatothoren aller europäischen

C. Die Samenträger von *Triton viridescens*, von *Triton torosus* und von *Triton pyrrhogaster*.

Im allgemeinen ist zu bemerken, daß die Samenträger der beiden nordamerikanischen Tritonenarten, des *Triton viridescens* und des *Triton torosus*, wie des japanischen *Triton pyrrhogaster* von derselben gallertigen Beschaffenheit sind, wie die Samenträger unsrer Tritonen, und daß sie in der gleichen Weise abgesetzt und am Boden festgeklebt werden.

Nach ihrer Gestalt aber sind sie sehr verschieden untereinander.

1) Der Samenträger des *Triton viridescens*¹ (Fig. 8) ist völlig abweichend gestaltet von den Samenträgern unsrer und auch aller übrigen Tritonen, welche ich zu untersuchen Gelegenheit gehabt habe, er erinnert dagegen an die Formen der Samenträger von *Pleurodeles Walthii* und der allerdings um sehr viel größeren Samenträger von *Amblystoma mexicanum* und *Amblystoma mavortium*. Die Form ist die einfachste. Der Samenträger besteht aus einem scheibenförmigen etwas gehöhlten Fuß mit stark gewulstetem und gelapptem Rand, mit welchem der Samenträger am Boden festgeklebt wird, und aus einem aus der Mitte des Fußes sich erhebenden kegelförmigen Fortsatz, welcher sich nach oben verjüngend in eine sehr dünne, am Ende wie geknöpfte Spitze ausläuft. — Auf der Spitze sitzt die Samenmasse nur lose auf. Sie wird, wie bei unsern Tritonen, stiftförmig abgegeben und gestaltet sich, wenn sie nicht von

Tritonen — *Triton* s. str., sowie der Untergattungen *Euproctus* und *Pleurodeles* zu untersuchen und in Wort und Bild genauer zu beschreiben. Hier harret noch eine ebenso mühsame als dankbare Aufgabe der Forscher! — ZELLER selbst hatte noch im Frühjahr 1902 die Absicht, seine Arbeit in dieser Hinsicht zu ergänzen, da er mich um Übersendung neuer Exemplare von *Triton marmoratus*, *Boscai* und *Montandoni* zwecks Untersuchung der Spermatophoren ersuchte. Der vorliegende Abschnitt ist nachträglich eingeschaltet und im Februar oder März 1902 geschrieben worden, wie ich aus unsrem Briefwechsel ersehe. Ohne Zweifel betrachtete ihn ZELLER selbst nur als vorläufiges Resümee.

DR. WOLTERSTORFF.

¹ Einiges hierüber s. in EDWIN O. JORDAN, The habits and development of the Newt: *Diemyctilus viridescens* in Journal of Morphology, Boston 1893, vol. VIII, p. 269—356, mit Literaturangaben und Tafel XIV—XVIII, hauptsächlich über Embryonalentwicklung. Fig. 2 zeigt einen Samenträger von *Triton viridescens*, zweifach vergrößert. Ferner: E. ZELLER, Über *Triton viridescens* in Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. in Württemberg, Stuttgart 1891, S. 170—174, mit Taf. VII. KLUNZINGER.

dem Weibchen geholt wird, zu einem Kügelchen um, durch dessen Gewicht dann die dünne Spitze des Samenträgers nach der Seite herabgebogen zu werden pflegt.

2) Der Samenträger von *Triton torosus*¹ (Fig. 9—10) ist völlig verschieden von dem des *Triton viridescens*, ebenso verschieden auch von den Samenträgern unsrer Tritonenarten, und für sich höchst eigentümlich. Der Samenträger, welcher eine Höhe bis zu 10 mm erreichen kann, stellt eine Röhre dar, welche in ihrem unteren Umfang am weitesten ist und mit dem leicht umgelegten und gelappten Rand des letzteren so am Boden angeklebt wird, daß sie eine schief nach vorwärts gerichtete Stellung einnimmt, aufwärts aber sich verjüngt. In der vorderen Wandung und ebenso in der hinteren findet sich nach oben ein tiefer Ausschnitt. Der erstere (Fig. 9 v.A) ist beträchtlich weiter als der letztere (Fig. 9 und 10 h.A). Beide Ausschnitte liegen sich gerade gegenüber und so bleibt zwischen ihnen jederseits ein nach oben rasch sich verschmälernendes Stück von Seitenwandung (Fig. 9 und 10 s.W) stehen. Die beiden Seitenwandungen aber bilden je einen zweizinkigen, etwas schräg nach rückwärts gerichteten Fortsatz (Fig. 9 und 10 u) und wenden sich alsdann mit einer leichten Senkung abbiegend und so nach oben den Hohlraum der Röhre zum Teil überdeckend gegeneinander, um schließlich von neuem emporsteigend unter sich zu verschmelzen und in einer gleichfalls nach rückwärts gekehrten und krallenartig sich krümmenden Spitze (Fig. 9 und 10 S) auszulaufen. Am Ende dieser Spitze hängt

¹ Die Möglichkeit auch die Samenträger von *Triton torosus* kennen zu lernen, hatte ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Professor BOVERI zu verdanken, welcher mir unter dem 18. Januar 1896, um welche Zeit ich wohl einige erwachsene Männchen des *Triton* besaß, aber keine Weibchen hatte aufreiben können, zwei Weibchen für meine Versuche überließ, und welchem ich für sein freundliches Entgegenkommen meinen großen Dank hier zu wiederholen gern die Gelegenheit benutze. Das Männchen setzte die ersten Spermatophoren am 4. Februar desselben Jahres ab, und von da an zum Öftern während der folgenden 6 Wochen.

Nicht unangemessen und nicht ohne einiges allgemeinere Interesse dürfte es sein, wenn ich hier noch die Bemerkung beifüge, daß das eine der genannten Weibchen noch dem kleinen Stamm von Tieren angehörte, welche Professor SEMPER im Jahre 1877 aus San Francisco mitgebracht hatte, und daß dieses Weibchen, welches, als ich es im Jahre 1896 in die Hände bekam, also doch mindestens 20 Jahre alt sein mußte, vom 10. Februar bis zum 16. Juni 898 Eier abgelegt hat, von welchen Eiern dann 160 zur Entwicklung gekommen; die übrigen 738 aber — eine allerdings ungewöhnlich große Anzahl — unbefruchtet gewesen sind.

sich die Samenmasse (*S*) an. — Die vordere Wand ist unterhalb ihres Ausschnittes flügel förmig ausgezogen (Fig. 9 und 10 *flg*), über die Außenfläche des ganzen Umfanges der Röhre aber verlaufen von unten nach oben gerichtet 15 kräftige Längsleisten (*L*), von welchen fünf, — eine mittlere unpaare und vier seitliche symmetrisch verteilte — dem flügel förmig hervorstehenden Anteil der vorderen Wand angehören.

3) Während die Samenträger der beiden nordamerikanischen Tritonen, wie in vorstehendem gezeigt worden ist, nach ihrer Gestalt unter sich selbst durchaus verschieden sind und auch mit den Samenträgern unsrer Tritonen nicht die allergeringste Ähnlichkeit aufzuweisen haben, muß der Samenträger des japanischen *Triton pyrrogaster*¹ (Fig. 11—12) notwendig an die Samenträger der letzteren erinnern und zwar an die Form, welche wir als die typische für den *Triton taeniatus* und den *Triton palmatus* kennen gelernt haben. Wir finden bei ihm zunächst wieder die Becherform, dann die Abplattung der vorderen und der hinteren Kelchwand und die gekreuzte Stellung von Kelch und Fuß, wie sie jenen zukommt, wir finden den in die Länge gezogenen mittleren Ausschnitt in der vorderen Wand des Kelches (Fig. 11 *v.A*), ebenso den auf den Fuß übergreifenden und bis zu dessen Rande herunterreichenden Ausschnitt (Fig. 12 *F.A*) im Grunde der hinteren Wandung, und den spornartigen Fortsatz (Fig. 11 *y*) der Spange. Die seitlichen zapfenartigen Vorsprünge, welche über der unteren Wölbung des Samenbeckers von *Triton taeniatus* und *Triton palmatus* angebracht, für diese noch so besonders charakteristisch sind, fehlen bei dem Samenträger von *Triton pyrrogaster*, aber eine zweifellose Andeutung derselben müssen wir in den seitlichen Hervortreibungen (Fig. 11 und 12 *z*) der entsprechenden Wandpartien erkennen. Auch findet sich an der Stelle der gleichfalls fehlenden schlitz förmigen seitlichen Ausschnitte in der hinteren Wandung des Kelches eine deutlich ausgesprochene in der Längsrichtung verlaufende Einsenkung (Fig. 12 *is*) der Wandflächen. — Die Anordnung der über die Wandung des Kelches verlaufenden Leisten (*L*), wie der Falten des Fußes endlich zeigt wiederum zwar nicht vollkommene Übereinstimmung, doch eine unverkennbar große Ähnlichkeit mit den Verhältnissen, wie wir sie für die Samenbecher von *Triton taeniatus* und *Triton palmatus* gefunden haben.

¹ In den Besitz des *Triton pyrrogaster* bin ich durch die Freundlichkeit von Herrn Dr. W. WOLTERSTORFF in Magdeburg gekommen, welchem hierfür bei dieser Gelegenheit wiederholter herzlicher Dank gesagt sei.

II. Der Kloakenwulst.

Die Kloakendrüse und ihre Höhle mit der pilzförmigen Papille.

Die Frage, wo und wie der gallertige Samenträger gebildet werde, habe ich schon in meiner ersten Mitteilung¹ berührt und dabei gesagt, »daß die Gallertmasse zweifellos von der Kloakendrüse geliefert und daß die Form durch die Gestalt ihrer Höhle bedingt werde, so zwar, daß durch ihre Wandfläche das Modell für die Außenseite des Gallertbeckers gegeben sei und daß im besondern die schmalen leistenförmigen Hervorragungen des Beckers den feinen linienförmigen Furchen, welche in ganz bestimmter Anordnung über die Wandung der Höhle hinziehen und diese wie gefältelt erscheinen lassen können, auf das genaueste entsprechen, während durch die pilzförmige Papille, welche bis dahin als Begattungsorgan gegolten hatte, der Kern der Gußform gebildet und die glattwandige Höhlung des Beckers hergestellt werde«.

Dies in der knappsten Fassung auszusprechen hatte bei jener Gelegenheit genügen können. Hier erscheint mir notwendig, näher auf die Sache einzugehen und dem Leser die Möglichkeit einer unmittelbaren Vergleichung zu bieten dadurch, daß ich, wie zuerst von den Samenbechern, so nun von dem Raum der Kloakendrüsenhöhle, von der Gestalt ihrer Wandflächen und ebenso der pilzförmigen Papille eine möglichst genaue Beschreibung und Abbildung gebe.

Für die nähere Darstellung der in Frage kommenden Verhältnisse und Formen habe ich wieder den *Triton alpestris* gewählt, doch mag es angemessen sein, ehe ich daran gehe, einige Angaben über den Kloakenwulst, wie über die Kloakendrüse selbst vorauszuschicken.

Der Kloakenwulst (Fig. 13) ist bekanntlich eine den Urodelen eigentümliche Bildung und gerade bei den männlichen Tritonen besonders kräftig entwickelt. Er stellt eine der ventralen Seite der Schwanzwurzel aufliegende Hervorwölbung von stumpfovaler Form dar, welche nach vorn² sich verflacht, aber doch deutlich und meist auch noch durch einige Hautfalten von der Nachbarschaft abgrenzt,

¹ a. a. O. S. 591.

² Unter vorn ist hier bei der Besprechung der anatomischen Verhältnisse immer die Richtung nach dem Kopfende, unter hinten die Richtung nach dem Schwanzende zu verstehen.

welche seitlich über die Schwanzwurzel hervorspringt und nach hinten kugelig hervorgewölbt scharf von der ventralen Kante des Schwanzes sich abhebt. Der Wulst wird durch eine mediane Spalte halbiert, welche sich über die hinteren drei Viertel der Wölbung erstreckt, die Schwanzwurzel jedoch nicht völlig erreicht.

In seiner Hauptmasse wird der Kloakenwulst durch die unmittelbar unter der Cutis liegende Kloakendrüse¹ (Fig. 13 u. 22 *Kl.dr.*) gebildet, die mit ihrem vorderen Ende noch etwas über den hinteren Rand der Symphyse hinaufreicht und sich nach hinten bis zu dem dritten Schwanzwirbel erstreckt. Der Kloakenwulst birgt aber in sich zwei weitere kleine Wülstchen (Fig. 13 und 14 und 23 *E.W.*), welche der dorsalen Fläche der Kloakendrüse anliegend noch um etwas über den hinteren Umfang der letzteren hinausragen. Sie gehören der Bauchdrüse (Fig. 23 *Ba.dr.*) an² und kommen durch die dichte Verknäuelung ihrer in den terminalen Abschnitten ganz außergewöhnlich stark gewundenen Ausführungsgänge zustande. Mit ihren letzten Enden treten diese übrigens, wie gleich hier bemerkt werden mag, sich wieder streckend, aus den seitlichen Rändern der Wülstchen heraus, so kurze frei hervorstehende Röhrechen bildend, »die fadenförmigen Papillen (Fig. 13—15 und 22—24 *fd.P.*) LEYDIGS, welche dieser selbst jedoch irrthümlicherweise, wie schon durch M. HEIDENHAIN³ nachgewiesen worden ist, als der Kloakendrüse zugehörig angesehen hat.

Dem dorsalen Umfang der Kloakendrüse anliegend, finden wir außer dem Kloakenrohr (Fig. 22 *Kl.D.* und 17 und 23 *D.*) mit dem hinteren Abschnitt der Harnblase (Fig. 22 und 23 *H.bl.*) die je in zwei seitliche Bündel zusammengeordneten Ausführungsgänge der Beckendrüse (Fig. 22 u. 23 *Be.dr.*) und der Bauchdrüse (Fig. 22 u. 23 *Ba.dr.*), sowie die den Urodelen eigentümlichen Muskelpaare (Fig. 26 und 17), welche von den oberen Schwanzwirbeln zu dem Beckenring und zu den Oberschenkeln verlaufen.

¹ Die hergebrachte Bezeichnung der »Kloakendrüse« wird am besten beibehalten werden, obschon, wie aus der weiteren Darstellung hervorgehen wird, Drüse und Kloake kaum mehr als in einem topographischen Verhältnis nächster Nachbarschaft zueinander stehen. Aufzugeben aber ist die Bezeichnung der Drüsenhöhle als »Kloakenhöhle« oder auch als »Kloakenkammer«, wie M. HEIDENHAIN (Beiträge zur Kenntnis der Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen im Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXV, Heft 2, 1890, S. 184) will.

² Siehe auch HEIDENHAIN, a. a. O., Taf. X, Fig. 1—3 *ba.* (KLZ.)

³ a. a. O. S. 183.

Die Cutis des Kloakenwulstes ist sehr drüsenreich und zeigt während der Involutionszeit; in welcher jener ganz beträchtlich und wohl auf ein Viertel seiner Masse oder mehr reduziert sein mag, ein in eigentümlicher Weise warzig rauhes Ansehen, eine Menge von kleinen, rundlichen, dicht aneinander gedrängten und zum Teil unter sich verschmelzenden Höckern (Fig. 13 und 22 in *H.W.*), welche in mehrfachen Reihen den Spalt umgeben und nicht ohne eine gewisse Regelmäßigkeit angeordnet erscheinen. Diese Höcker verbreitern sich mit der Schwellung des Kloakenwulstes, welche während der Brunstzeit eintritt, ganz beträchtlich und verflachen dabei so, daß schließlich der ganze Wulst ein fast gleichmäßig glattes Aussehen bekommen kann.

Die Cutis ist in der Ausdehnung der ventralen Wölbung des Kloakenwulstes nur durch ein sehr spärliches, lockeres und dehnbares Bindegewebe mit der Kloakendrüse und ebenso nach hinten von dieser mit den zwei kleinen der Bauchdrüse angehörenden Wülstchen verbunden, liegt ihnen also nur äußerst lose und verschiebbar auf. Sie bildet aber auch noch eine von der medianen Spalte ausgehende, einem Präputium vergleichbare Duplikatur (Fig. 13 bei *H.Sp* und Fig. 22 *H.F.*), welche gleichfalls nur eine Spur von Bindegewebe in sich schließend, mit größter Leichtigkeit auszugleichen ist, und deren innere von der Umschlagstelle her ganz bedeutend verdünnte und völlig drüsenlose Platte erst in einer gewissen Entfernung von dem durch die Kloakendrüse hindurchgeführten Schlitz auf der ventralen Wölbung der letzteren sich ansetzt, und in gleicher Weise hinter dieser an den beiden Endwülstchen der Bauchdrüse. Längs ihrer Insertionslinie aber ist die Duplikatur fest mit jenen verwachsen und ebenso nach vorn und nach hinten von dem Kloakenwulst, wie zu beiden Seiten desselben mit der hier befindlichen Muskulatur.

Was nun die Kloakendrüse selbst betrifft, so ist diese (Fig. 16, 17, 22 *Kl.dr.*) von ovaler, von der Bauch- und der Rückenseite her zusammengedrückter Form, dabei nach dem vorderen Umfang hin sich verflachend in der Weise, daß hier die ventralen und die dorsalen Flächen in einer scharfen Kante aufeinander treffen, in ihrem hinteren Umfang aber kugelig gewölbt mit einer medianen Einziehung (Fig. 13 *h.m.E.*).

Die Drüse birgt in ihrem Innern von dicker Wandung umschlossen eine Höhle, und aus deren Rückenwand sich erhebend¹ die pilzförmige Papille.

¹ Besser »sich herabsenkend«. (KLZ.)

Die Höhle (Fig. 17 und 22 *kl.dr.H*) ist nach vorn, nach beiden Seiten, und für die vorderen zwei Drittel des dorsalen Umfangs geschlossen, in der ganzen Länge ihrer ventralen Wandung aber, wie im hinteren Drittel der dorsalen geöffnet durch einen medianen die Richtung der Cutisspalte einhaltenden Schlitz (Fig. 13, 15 und 17 *u.Sp* = untere Spalte), welcher so die Drüse mit ihrer Höhle, einer dickschaligen Muschel vergleichbar, in zwei seitliche Klappen auseinander legt. Der durch die ventrale Wandung gehende Anteil des Schlitzes ist beträchtlich länger, der kürzere dorsale Anteil (Fig. 13, 14 und 16 *o.Sp* = obere Spalte) öffnet das Kloakenrohr zu einer Rinne (M. HEIDENHAINS »Flimmerrinne«).

Der Schlitz der ventralen Wandung stellt jedoch keineswegs eine einfache lineäre Durchtrennung der Drüsenmasse dar, wie wir sofort erkennen, wenn wir die Cutisspalte vorsichtig auseinanderziehen, viel besser, wenn wir beobachten können, wie das Tierchen selbst im Zustand der geschlechtlichen Erregung die Cutisspalte öffnet und geöffnet hält während der ganzen Dauer des Vorspiels bis zu dem Moment, in welchem die plötzliche äußerste Erweiterung der Spalte erfolgt und der Samenträger abgesetzt wird. Indem mit dem jedesmaligen Eintritt der geschlechtlichen Erregung die Cutisspalte nach den Seiten auseinandergezogen und die präputiumartige Duplikatur bis zu ihrer Insertionslinie ausgeglichen wird, kommt in der ganzen äußeren Erscheinung des Kloakenwulstes eine sehr auffällige Veränderung zustande (Fig. 13). Die Grenze der Cutis bildet ein längliches nach vorn sich zuspitzendes, nach hinten breiter werdendes Oval, und innerhalb dieses Ovals tritt eine entsprechende Partie der ventralen Wölbung der Kloakendrüse und ihres kugeligen hinteren Umfangs, und treten nach hinten von letzterem und unmittelbar an ihn sich anschließend die Endwülstchen der Bauchdrüse mit den jetzt steif von ihnen abstehenden röhrenförmigen Enden ihrer Ausführungsgänge frei zutage. Die Mitte des Ovals aber einnehmend sehen wir auf das schönste die eigenartige Bildung der die ventrale Drüsenmasse durchsetzenden Spaltöffnung vor uns. Ihr vorderes Drittel (Fig. 13 und 22 *V.r* = Vorraum) zeigt sich nicht unbeträchtlich erweitert, von gerundet dreieckiger Form und von einer bestimmten Anzahl von zierlichen zottigen Läppchen (Fig. 13 *L*) umgeben. Im mittleren Drittel bleiben die medialen Flächen der gespaltenen Drüsenwandung sich genähert und stellen einen schmalen Schlitz dar, auf dessen Grund aber jederseits noch eine Gruppe von sechs kleinen in den Schlitz hereinragenden warzenförmigen Erhabenheiten (Fig. 13 *g*)

unschwer zu erkennen ist. Im hinteren Drittel weichen die Flächen leicht gebogen auseinander. — Durch die Spalte hindurch sieht man auf die Platte der pilzförmigen Papille (Fig. 13 *p.P* und *p.P'*) und nach hinten von dieser auf den durch die Masse der dorsalen Drüsenwandung in die Tiefe dringenden Schlitz (Fig. 13 *o.Sp* = obere Spalte) und auf den Grund des durch ihn zu einer Rinne geöffneten Kloakenrohrs. Man kann auch nach hinten von der pilzförmigen Papille rechts und links den hinteren Rand des weiten Zugangs erkennen, welcher von dem medianen Schlitz aus in die beiden Seitenhälften der Drüsenhöhle hineinführt¹.

Die wichtigste Partie ist zunächst die dreieckige Erweiterung des vorderen Drittels der Spaltöffnung — in Wirklichkeit ein aus der Masse der ventralen Drüsenwandung herausgeschnittener Vorraum (Fig. 13 und 22 *V.r*) der Drüsenhöhle, welcher etwas schräg nach innen und vorwärts gerichtet zu dem vorderen Ende der Höhle führt. Schon die äußere Mündung des Vorraums zeigt deutlich die dreieckige Gestalt, — ein gleichschenkliges Dreieck mit nach vorn gerichteter Spitze, und einer kürzeren durch den Drüsen Schlitz halbierten Grundlinie. 16 zottige Lämpchen (Fig. 13 *L*) umgeben, in besonderer Weise zu dem zierlichen Aussehen des Ganzen beitragend, die Mündung und verteilen sich symmetrisch in der Weise, daß auf die beiden Schenkel des Dreiecks je fünf Lämpchen kommen und auf jede Hälfte der Grundlinie drei. An die Lämpchen der beiden Schenkel schließen sich dünne Fältchen (Fig. 13 *s*) an, welche als Frenula dienend über die innere Platte der präputiumartigen Duplikatur hinweg nach der Cutisspalte ziehen. Die Lämpchen selbst aber sind nichts andres, als die freien Enden von kräftigen, den Vorraum nach seiner Länge durchziehenden und aus dessen Wandung sich erhebenden kantig zugeschnittenen Leisten (Fig. 22 bei *V.r*), welche auch dasselbe zottige Aussehen zeigen, wie jene. Die Leisten werden in ihrem Verlauf allmählich niedriger und gehen bei der in die Drüsenhöhle führenden inneren Mündung angekommen in die abgeflachten Streifen über, in welche, wie wir finden werden, die Wandfläche der Höhle durch eine entsprechende Anzahl von in sie eingeschnittenen Längsfurchen zerlegt wird.

¹ Die so auffällige und charakteristische Veränderung im ganzen Aussehen des Kloakenwulstes kann mit Leichtigkeit festgehalten werden, wenn man im geeigneten Moment — am besten kurz bevor das Absetzen eines Spermatohors zu erwarten wäre, mittels eines raschen Scherenschnittes den Kopf des Tierchens vom Leibe trennt und dieses sofort in die Konservierungsflüssigkeit bringt.

Um von dem Vorraum und von der Drüsenhöhle selbst, von ihren Raumverhältnissen im ganzen, wie von der eigenartigen Gestaltung der Wandflächen und der pilzförmigen Papille im besonderen ein richtiges und klares Bild zu gewinnen, bedarf es nicht der Herstellung von Schnittserien und mühseliger Rekonstruktion. Sie könnten für solchen Zweck nach meiner Meinung sogar nur weit mehr hinderlich und verwirrend, als förderlich sein. Dagegen können schon zwei einzelne durch die Masse des frischen oder besser des gut gehärteten Kloakenwulstes mit einiger Geschicklichkeit geführte Schnitte genügen, um bei einer angemessenen Lupenvergrößerung einen raschen und sicheren Überblick über die Verhältnisse im allgemeinen zu gewähren und auch eine detaillierte Untersuchung zu ermöglichen — ein Medianschnitt (Fig. 22), der die Richtung der Cutis- und der Drüsenpalte einhaltend die Kloakendrüse und ihren Hohlraum mitsamt der pilzförmigen Papille in zwei seitliche Hälften zerlegt und ein zirkulärer Schnitt (Fig. 14 und 15), der innerhalb der klaffenden Kloakendrüsenspalte einsetzend jederseits von der Mitte des bogenförmigen den weiten Zugang jeder Höhlenhälfte nach hinten begrenzenden Randes ausgeht und über den hinteren und den seitlichen Umfang des Kloakenwulstes hinweg nach dessen vorderem Ende geführt wird. Durch den letzteren Schnitt wird die Drüse in eine ventrale (Fig. 15) und eine dorsale Hälfte (Fig. 14) und auch die Höhle so geteilt, daß sie ungefähr halbiert wird, der Vorraum der Höhle aber der ventralen Hälfte zufällt. Bei der Führung des zirkulären Schnittes ist zunächst die pilzförmige Papille zu schonen (Fig. 16) und erst später auch sie zu entfernen (Fig. 14)¹.

Hierbei finden wir nun vor allem, daß die Form der Höhle (Fig. 17 und 22 und 14—16) nur ungefähr dem äußeren Umfang der Drüse entspricht, da die Stärke der Wandung keine gleichmäßige, sondern in den verschiedenen Partien eine verschiedene ist, wie sich aus den Abbildungen leicht ersehen läßt. Im ganzen aber ist die Höhle von rundlicher Form, zwischen ihrer ventralen und ihrer dorsalen Wandung flachgedrückt, nach vorn oval anlaufend, hinter der Mitte am breitesten und in ihrem hinteren durchschlitzten Umfang nicht unbeträchtlich eingezogen.

Für die übrige Darstellung der eigenartigen Verhältnisse gehen wir am zweckmäßigsten von der dorsalen Wandfläche der Höhle aus (Fig. 14). Auf ihr fallen nach Entfernung der pilzförmigen

¹ Außerdem erleichtert noch ein senkrechter Querschnitt (Fig. 17) das Verständnis. KLZ.

Papille sofort in die Augen zwei seitlich und nach hinten gerichtete Grubenpaare (Fig. 14 *v.Gr* und *h.Gr*) und die Hervorwölbung der zwischen den beiden vorderen Gruben gelegenen Mittelpartie (Fig. 14 *t*), zwei von der letzteren ausgehende und nach hinten auseinander weichende gerundete Wülste (Fig. 14 *S.W*), wie eine beträchtliche Anzahl von Furchen und die Art ihrer Verteilung über die Fläche.

Die Hervorwölbung der zwischen den beiden vorderen, tieferen und weiteren Gruben gelegenen Mittelpartie (Fig. 14 *t*) schließt unmittelbar an den Stiel der pilzförmigen Papille (Fig. 14 *P.st*) an und schiebt nach hinten einen kleinen einem zungenförmigen Läppchen gleichenden Fortsatz (Fig. 14 *z*) aus, welcher noch etwas nach dem hier beginnenden dorsalen Anteil des medianen Drüsenschlitzes (Fig. 14 *o.Sp*) sich vorschiebt. Der zungenförmige Fortsatz aber geht, wie gleich hier bemerkt werden mag, nach rückwärts in ein rundliches in das Lumen des Kloakenrohres hinein vorspringendes Knötchen (Fig. 22 *Kn*) über und gehört mit letzterem der Masse der Kloakendrüse selbst an. Er stellt eine immer vorhandene und sehr charakteristische, keineswegs, wie M. HEIDENHAIN¹ meint, eine »nur zufällige Bildung« dar.

Die beiden von der mittleren Hervorwölbung weiterhin ausgehenden gerundeten Wülste (Fig. 14 *S.W*) weichen schenkelförmig nach hinten auseinander und fallen so in das hintere Grubenpaar ab, während sie nach den Seiten als kantig zugeschnittene leistenförmige Vorsprünge sich fortsetzen. Diese letzteren biegen, zwischen den beiden Grubenpaaren sich hindurchziehend, in flachem Bogen ab, um auf die ventrale Wandung der Drüsenhöhle überzutreten und auf dieser in schräger Richtung nach vorn und einwärts verlaufend und dabei zu platten Streifen (Fig. 15 *S.pl*) verflachend nahe der dreieckigen inneren Mündung, welche von der Drüsenhöhle in den Vorraum führt, zugerundet zu enden. Die niederen und verhältnismäßig breiten Streifen sind auf der ventralen Wandfläche leicht und schon an dem glatteren Aussehen ihrer Oberfläche zu erkennen. Sie mögen weiterhin als die »Seitenplatten« bezeichnet werden.

Die Furchen der Wandung sind schmal, aber scharf eingeschnitten und in einer ganz bestimmten Anzahl und Anordnung über die Fläche verteilt. Nach vorn von dem vorderen Grubenpaar zählen wir 16 Furchen, acht (Fig. 14 *8 v.Fu*) für jede Seitenhälfte. Sie

¹ a. a. O. in der Erklärung zu Abbildung 3 auf Tafel X, S. 267.

entspringen an oder nahe dem Stiel der pilzförmigen Papille und verlaufen leicht gebogen nach vorn und nach den Seiten, um so über die Seitenwandungen hinweg auf die ventrale Wandfläche der Drüsenhöhle und bis zu der inneren Mündung des Vorraumes zu gelangen (Fig. 15 *v.Fu'*). Hier gehen sie in die an Tiefe und Breite rasch zunehmenden Furchen über, welche der Wandung des Vorraumes entlang (Fig. 15 *Vr.Fu*) bis zu dessen äußerem Eingang ziehen und zwischen den Lappchen desselben ihr Ende finden. — Von dem innersten, der Mittellinie zunächst gelegenen Paar der dorsalen Furchen ist sehr häufig die eine nur unvollkommen entwickelt. Auch sonst kommen hin und wieder einzelne, doch bedeutungslose Unregelmäßigkeiten in der Anlage vor.

Sodann finden wir im Grund der vorderen seitlichen Gruben (Fig. 14 *v.Gr*) je fünf weitere Furchen, welche quer oder vielmehr etwas schräg nach den Seiten und nach hinten gerichtet parallel zueinander durch die Gruben hindurchziehen. Die zwei hintersten sind nur kurz und auf den Raum der Gruben beschränkt, die drei vorderen dagegen treten über die Seitenwandungen der Höhle hinweg auf die ventrale Wand über (Fig. 15 *Fu.v.Gr*) und endigen hier etwas nach vorn gezogen nahe den oben erwähnten Seitenplatten. Doch auch nach einwärts setzen sich die zuletzt genannten drei Furchen fort und zwar in der Weise, daß sie aus dem Grunde der Gruben heraus auf die beiden schenkelförmig gestellten gerundeten Wülste, in welche die mediane Hervorwölbung übergeht, sich hinaufschlagen, dann schmaler und flacher werdend jene in etwas schräger Richtung schneiden und seitlich von dem kleinen zungenförmigen Fortsatz ihr Ende finden (Fig. 14 *Fu.W*, Furchen der Wülste).

Schließlich treffen wir auf der dorsalen Wandfläche jederseits noch einmal fünf Furchen, welche aus dem hinteren Grubenpaar (Fig. 14 *h.Gr*), oder richtiger gesagt, aus dem dorsalen Anteil des geschlossenen, aber durch den zirkulären Schnitt halbierten Grundes der beiden Höhlenhälften ihren Anfang nehmen. Sie gelangen durch diesen hindurch sich nach hinten wendend auf die ventrale Wandung und auf letzterer in sehr eigentümlichem Verlauf wieder nach vorwärts (Fig. 15 *Fu.h.Gr*). Die am weitesten nach außen gerückte Furche jeder Seite ist die längste. Sie zieht in geschwungener Linie sich der ventralen Drüsenpalte nähernd einwärts von der Seitenplatte nach vorn und endet neben deren vorderem Ende, nachdem sie zuvor zwei kurze Nebenfurchen abgegeben hat, welche in querer Richtung die Grenze der Drüsenpalte (Fig. 15 *u.Sp*) erreichen. Nach

dieser wenden sich die vier andern Furchen unmittelbar. Die medialen Enden der zwischen den Furchen gelegenen Streifen oder schmalen Felder aber, in welche die Wandfläche eben durch sie zertheilt wird, sind jene kleinen warzenförmigen Vorsprünge (Fig. 13 *g*, und 22 *g*), welche man bei der Eröffnung der Cutisspalte des Kloakenwulstes auf dem Grund der Kloakendrüsenspalte von beiden Seiten her in die letztere hineinragend zu sehen bekommen kann.

Noch ist die pilzförmige Papille¹ (*p.P* der Figuren, besonders Fig. 16 und 18) näher zu beschreiben, welche auf der Rückwand des Höhlenraumes unmittelbar aus der Masse der Kloakendrüse heraus sich erhebt. Sie besteht aus einem niederen aber kräftigen Stiel (*P.st* der Figuren) und aus einer auf diesem ruhenden und ihn nach allen Seiten überragenden dicklichen Platte, welche die Mitte der Höhle einnimmt und von deren Wandflächen nach allen Richtungen ungefähr den gleichen Abstand besitzt. Den Umriß der Platte vergleicht RATHKE² mit einer »in der Breite halbierten Ellipse, deren Bogen nach vorn hinsieht«. Dies kann ganz im allgemeinen für zutreffend gelten, nicht aber wenn RATHKE weiter angibt, daß die Platte »ganz eben« sei. Vielmehr zeigt sich diese, wenn die Papille in ruhendem Zustand sich befindet, nach der Bauchseite leicht gewölbt, in querer Richtung etwas stärker, als in der Längsrichtung. Dabei ist ihr vorderes stumpf zugespitztes Ende (Fig. 16 und 18 *v.E*) etwas nach rückwärts umgelegt, der gerundete hintere Rand aber flach ausgeschnitten und in seiner Mitte zu einer kleinen Spitze (Fig. 16 und 18 *h.Sp.*) hervorgezogen. Sodann finden wir immer zwei seichte, aber deutlich ausgesprochene Furchen (Fig. 16 *b*), welche zu beiden Seiten von dem vorderen Umfang der Platte nach dem hinteren herunterziehen und die ventrale Fläche jener in ihren vorderen drei Vierteln wie von einem schmalen Saume eingefast erscheinen lassen. In Wirklichkeit stellt dieser etwas zurückliegende Saum den überstehenden Seitenrand der in einer eigentümlichen Weise von vorn nach hinten anschwellenden dorsalen Hälfte der Platte dar. Da nun aber die letztere kürzer ist als die ventrale, so entsteht auch

¹ Die Bezeichnung ist auf DUVERNOY zurückzuführen, welcher die Gestalt des vermeintlichen Begattungsorgans mit einem »Champignon« oder auch einem »Clou vivé« verglichen hat. (G. L. DUVERNOY, Fragments sur les organes génito-urinaires des reptiles et leur produits. Paris 1848. p. 44.)

² H. RATHKE, Beiträge zur Geschichte der Thierwelt. Erste Abteilung. Über die Entstehung und Entwicklung der Geschlechtsteile bei den Urodelen. Danzig 1820. S. 82.

eine hintere schräge Fläche, die jedoch nicht einfach abgestutzt ist, sondern leicht gehöhlt und durch einen medianen kräftigen kammartigen Vorsprung (Fig. 18 *K*) in zwei seitliche kleine Gruben (Fig. 18 *gr*) geteilt. Der Kamm nimmt ventralwärts an Höhe ab und endet mit der kleinen medianen Spitze, welche wir an dem hinteren ausgeschweiften Umfange der ventralen Fläche gefunden haben, während sein dorsales Ende eine kleine leicht vertiefte Fläche trägt und mit dieser dem früher erwähnten zungenförmigen Läppchen, das von der medianen Hervorwölbung der dorsalen Wandung der Drüsenhöhle ausgeht, gerade gegenüber zu liegen kommt (Fig. 22 *k* und *t*).

Die dorsale Hälfte der pilzförmigen Papille reicht mit ihrem hinteren Umfang nur bis in die vorderen Gruben des dorsalen Höhlenraumes (Fig. 16), die ventrale aber erstreckt sich bis in die hinteren Gruben, richtiger gesagt den nach hinten geschlossenen Grund der beiden Seitenhälften der Höhle hinein. Sie deckt dabei die vordere Hälfte des dorsalen Drüsen Schlitzes.

Die im vorstehenden gegebene Beschreibung gilt, wie einleitend gesagt wurde, für die ruhende Papille. Diese erfährt aber sehr bemerkenswerte Veränderungen ihrer Gestalt, welche durch wechselnde, jedoch zweifellos in einer ganz bestimmten Weise aufeinander folgende Kontraktionszustände der Papille zustande kommen, wenn das Tierchen sich in geschlechtlicher Erregung befindet, während der langen Dauer des Vorspiels und dann wieder in dem Augenblick, in welchem zum Schluß das Absetzen des Samenträgers erfolgt¹. Während der Dauer des Vorspiels zeigt sich das vordere Ende der Platte in Form einer kleinen dreiseitigen Pyramide nach der Bauchseite hervorgetrieben und in den Vorraum der Drüsenhöhle hineingedrängt (Fig. 13 *pP*), die Platte im übrigen von vorn nach hinten mehr oder weniger stark eingebogen. — Merkwürdiger noch und viel auffallender sind die Formen, welche man zu Gesicht bekommt, wenn das Tierchen in dem Moment getötet wird, in welchem es sich seines am Boden festgeklebten Samenträgers vollends entledigen will. Wir können dann (Fig. 19 u. 20) den Stiel merklich gestreckt finden, die Platte aber ganz bedeutend in der Quere zusammengezogen und ihren Saum oder vielmehr die Ränder ihrer dorsalen Hälfte (Fig. 19 u. 20 *R*) nach der ventralen Fläche herabgeschlagen — durch all das wird die Platte so verschmälert, daß sie seitlich den Umfang

¹ Die Gestaltsveränderungen der Papille können mit Leichtigkeit festgehalten werden, wenn man das Tierchen in dem geeigneten Zeitpunkt tötet und sofort in die Konservierungsflüssigkeit bringt.

des gestreckten Stieles nicht mehr überragt. Weiterhin können dann noch die vordere Hälfte der so verschmälerten Platte und ihre hintere Hälfte fast klappenartig (Fig. 21 u. 21 *a*) aneinander gelegt sein, so daß sich uns nunmehr die ganze Platte auf die denkbar geringste Masse zusammengedrängt darstellt.

Der Durchschnitt des quer abgetrennten Stieles (Fig. 14 u. 18 *P.st*) zeigt nicht eine kreisförmige, sondern eine deutlich fünfeckige Figur mit Abrundung der Ecken.

Stiel und Platte der pilzförmigen Papille sind von weißlicher Farbe, die ventrale Fläche der Platte aber ist ausgezeichnet durch einen mittleren rundlichen schwarzen Flecken, von welchem aus das Pigment mehr oder weniger tief in die Masse der Papille einzudringen pflegt (Fig. 16 *pg*). Stiel und Platte sind von derber Konsistenz, während der Brunstzeit aber stark geschwellt, weicher und sehr blutreich, wie die ganze Kloakendrüse, dabei in sehr auffallender Weise kontraktile. Noch eine ziemliche Zeit lang nach dem Tode des Tierchens kann ein sehr lebhaftes wie undulierendes Zusammenziehen und Wiederausdehnen der Platte beobachtet und durch einen leichten Nadelstich meistens sofort hervorgerufen werden.

Noch ist übrig einiges über den Bau der Kloakendrüse nachzutragen. Die Drüse wird zusammengesetzt aus einer großen Menge von einzelnen dicht aneinander gedrängten Schläuchen (Fig. 16 *Kl.dr*), und zwar ziehen die sämtlichen Schläuche von dem äußeren Umfang der Drüsenmasse her, in welchen ihr blinder Anfang zu liegen kommt, in mehr oder weniger geschwungenem Verlauf nach der Drüsenhöhle und deren Vorraum hin, um auf deren Wandflächen auszumünden. Der die Gallertkugeln liefernde Anteil des einzelnen Drüsen Schlauches, welcher von der Peripherie her zuerst leicht anschwillt und dann sich wieder verschmächtigt, nimmt die Hälfte bis zwei Drittel der ganzen Länge ein, der verengerte Ausführungsgang ein Drittel bis zur Hälfte.

Die Enden der Ausführungsgänge springen auf der Wandung der Drüsenhöhle ein Weniges über die Umgebung hervor und verleihen jener dadurch ein wie feingekörntes, oder doch nur ganz kurzzottiges Ansehen. Sie sind über die gesamte Wandfläche der Höhle ausgebreitet zu finden, nur die Seitenplatten (Fig. 15 *S.pl*) bleiben bis auf einen schmalen Randsaum, der noch damit besetzt ist, frei von ihnen und erscheinen infolgedessen fast glatt. In den Leisten des Vorraums werden die freien Enden der Ausführungsgänge beträchtlich länger als in der Höhle selbst, und sie verlängern sich

noch weit mehr in den die äußere Mündung des Vorraums einschließenden Endlappchen, welche letztere eben dadurch ihr deutlich zottiges, man könnte fast sagen gefiedertes Aussehen erhalten.

Auch in der pilzförmigen Papille finden wir eine nicht unbeträchtliche Menge von Drüsenschläuchen. Sie nehmen von ihrer ventralen Fläche und deren seitlichem Umfang ihren Ursprung (Fig. 16) und kommen, gleichfalls nach mehr oder weniger geschwungenem Verlauf, allesamt im Umkreis des Stieles zur Ausmündung.

Der die Gallertkugeln liefernde Anteil des einzelnen Drüsenschlauches enthält während der Brunstzeit immer eine gewisse Anzahl von Gallertkugeln, welche eine hinter der andern zu liegen kommen und in ihrem Innern meist ganz deutlich den großen bläschenförmigen Kern mit Kernkörperchen, wohl auch das wabenförmige Gefüge der übrigen Masse erkennen lassen¹. Es war mir möglich, in einzelnen Schläuchen bis zu acht Gallertkugeln zu zählen, solche mitunter auch in den Ausführungsgängen beträchtlich in die Länge gestreckt aufzufinden. Der die Gallertkugeln liefernde Anteil des einzelnen Drüsenschlauches zeigt in seiner ganzen Ausdehnung eine einfache Lage kubischer Epithelzellen mit deutlichem Kern, welche aber dem Ausführungsgang sich nähernd allmählich verflachen. Der dünnhäutige Ausführungsgang weist gewöhnlich eine größere Anzahl von ringförmigen Einschnürungen auf und fällt in Serienschnitten, welche mittels BIONDISCHER Flüssigkeit gefärbt wurden, durch seine bräunlichgelbe Färbung sofort scharf in die Augen. Er scheint durchaus aus einer zirkulären Lage glatter Muskulatur zu bestehen und ist an seiner Innenfläche von einer Schicht ganz platter kernhaltiger Epithelzellen überzogen, wie sich am deutlichsten auf Querschnitten erkennen läßt.

Die Drüse ist außerdem noch sehr reich an glatter Muskulatur, welche in Bündeln angeordnet unmittelbar unter dem Epithel der Drüsenhöhle zwei deutliche Lagen bildet, eine innere Lage, deren Bündel in konzentrische Kreise gelegt am Stiel der pilzförmigen Papille beginnen, und von da über die dorsale Wandfläche sich ausbreiten, und eine äußere, deren Bündel radiär nach dem Stiel hin gerichtet sind, und dann zum Teil unterhalb des Stieles nach der entgegengesetzten Seite hinübertreten, zum größeren Teil aber in die Masse der pilzförmigen Papille einbiegen, um in dieser fächerförmig und vielfach sich untereinander kreuzend und durchflechtend sich zu verbreiten.

¹ Von diesen Drüsen und Zellen findet sich keine besondere histologische Zeichnung. KLZ.

Das Epithel der Drüsenhöhle und der pilzförmigen Papille ist ein Flimmerepithel, nur das Epithel der Seitenplatten bleibt flimmerlos.

Wollen wir, nachdem nun auch der Bau der Kloakendrüse besprochen ist, darauf zurückkommen, die Gestalt der Samenbecher und der Höhle der Kloakendrüse miteinander zu vergleichen, so würde es unnütz sein darüber viele Worte zu machen, da ja eine einfache Gegenüberstellung der Abbildungen (z. B. Fig. 1 und 14, oder Fig. 2 und 15) hinreicht, um die vollkommene Übereinstimmung der Formen erkennen zu lassen, — nur daß sich uns dort gewölbt und erhaben darstellt, was hier gehöhlt, gestielt und eingeschnitten ist, und umgekehrt. Doch mögen immerhin einige Bemerkungen am Platze sein.

Bei der Bildung des einzelnen Gallertbechers liefert, was wir als sicher anzunehmen haben, jeder der unzähligen Schläuche der Kloakendrüse je eine Gallertkugel. Die ganze Masse der ausgetriebenen und untereinander verklebenden Gallertkugeln aber erfüllt den Raum zwischen den Wandungen der Drüsenhöhle und ihres Vorraumes einerseits und der pilzförmigen Papille andererseits, wie leicht zu zeigen ist, wenn man das Tierchen tötet kurz bevor das Absetzen eines Spermatophors zu erwarten wäre, und den Inhalt der Höhle sofort untersucht, oder noch besser erst nachdem zuvor das getötete Tierchen in Weingeist oder Pikrinsäurelösung gebracht worden ist. Es ist dann deutlich auch schon in ihren einzelnen Teilen die charakteristische Becherform der innerhalb der Drüsenhöhle erhärteten Gallertmasse zu erkennen. Die Wandung der Drüsenhöhle und des Vorraumes mit ihren Wölbungen und Vertiefungen, mit ihren Falten und Einschnitten gibt, wie ich dies früher schon ausgesprochen habe, das Modell ab für die Außenfläche des Bechers, die pilzförmige Papille aber den Kern der Form für die glatte Höhlung des Kelches und seines Fußes.

Der Fuß wird in dem Vorraum der Drüsenhöhle gebildet zwischen der Wandung desselben und dem zu einer kleinen dreiseitigen Pyramide in den Vorraum hereingetriebenen vorderen Ende der pilzförmigen Papille, der Kelch in der Drüsenhöhle selbst zwischen ihren Wandflächen und der übrigen Masse der Papille, die vordere Hälfte¹ des Kelches im dorsalen Anteil der Höhle, seine hintere im ventralen. Die eingesenkten Falten, welche die Mündung des Kelches von den Seiten her begrenzen, entsprechen den von der

¹ Für die Bezeichnungen »vorn« und »hinten« ist bestimmend die Stellung des am Boden festgeklebten Samenbechers.

medianen Hervorwölbung nach den Seitenwandungen sich wendenden gerundeten Wülsten, welche wir zwischen den beiden Grubenpaaren gefunden haben, und den beiden gehöhlten Flächen am hinteren Umfang der pilzförmigen Papille. Die eingebogene Spange aber, welche nach oben von dem mittleren Ausschnitt der vorderen Kelchwand die Seitenpartien der letzteren verbindet, kommt zustande zwischen der medianen Hervorwölbung der dorsalen Wandfläche der Höhle mit dem zungenförmigen Läppchen einerseits und der kleinen dorsalen Fläche des Kammes, und den seitlich an diese anschließenden, etwas vertieften Partien der Papille anderseits.

Was weiterhin die schmalen erhabenen Leisten betrifft, welche über die Außenwand des Bechers verlaufend, wesentlich zu dessen ganzem so eigentümlichen und zierlichen Aussehen beitragen, so wird es genügen, zur Vergleichung auf die in die Wandflächen der Drüsenhöhle wie des Vorraumes scharf eingeschnittenen Furchen hinzuweisen, welche wir genau in derselben charakteristischen Anordnung vorfinden, wie sie uns jene Leisten gezeigt haben. Das gleiche gilt für die mancherlei kleinen Abweichungen, welche hier vorkommen. — Für die unpaare Leiste aber, welche rapheartig längs der Mittellinie des lappenförmigen Mittelstücks der hinteren Kelchwand sich hinzieht, ist nicht eine einfache Furche vorhanden. Sie wird in dem schmalen Zwischenraum gebildet, den in der Tiefe des ventralen Kloakendrüsenschlitzes die von beiden Seiten her als kleine warzenförmige Erhabenheiten in den Schlitz hereinragenden medialen Enden jener sechs Streifen oder Felder zwischen sich lassen, in welche jede Seitenhälfte der durchschlitzten ventralen Wandfläche der Drüsenhöhle durch die entsprechende Anzahl von Furchen geteilt wird. Diese freien Enden der genannten Streifen können aber unmöglich so völlig übereinstimmend gebildet sein und so genau aneinanderpassen, daß sie zusammen eine ganz gleichmäßige und scharf gezogene Linie darstellen würden, und es erklärt sich damit auf sehr einfache Weise, wie es kommt, daß wir jene mediane Leiste des hinteren Kelchumfangs weniger deutlich ausgeprägt, als alle die übrigen Leisten des Kelches und immer etwas verbogen, ebenso daß wir die Nebenleisten, welche von ihr ausgehen, immer mehr oder weniger gegeneinander verschoben antreffen — eine Eigentümlichkeit, auf welche bei der Beschreibung der Samenbecher (S. 177) aufmerksam gemacht worden ist.

Noch ist übrig in betreff der Ausschnitte in den Wandungen des Kelches einige Worte beizufügen. Dem Ausschnitt in der Mitte

der vorderen Kelchwand entspricht der Stiel der pilzförmigen Papille, dessen Querschnitt die sehr charakteristische Form eines Fünfecks mit Abrundung der Ecken zeigt, eine Form, die auf das deutlichste eben in jenem Ausschnitt der Kelchwand wieder zu erkennen ist. Den beiden seitlichen Ausschnitten der hinteren Kelchwand aber entsprechen die öfter genannten Seitenplatten, die einzigen Stellen auf der ganzen Wandfläche der Drüsenhöhle, in welcher keine Drüsenschläuche zur Ausmündung kommen: — Was schließlich noch die Mündung des Kelches mit ihrer Fortsetzung nach dem mittleren Ausschnitt der hinteren Kelchwand hin betrifft, so kommt diese im hinteren Anteil des Kloakendrüsenschlitzes zustande, in welchem die beiden Seitenhälften der Drüsenhöhle nicht unbeträchtlich auseinanderweichen von der Stelle her, an welcher wir auf der dorsalen Wandfläche das zungenförmige Läppchen ihrer medianen Hervorwölbung gefunden haben. Von seiten der pilzförmigen Papille ist es der kammartige Vorsprung ihrer hinteren Fläche, der sich in den Schlitz hineinlegend hierbei in Betracht kommt.

III. Das Absetzen der Samenträger.

In meinen früheren Mitteilungen hatte ich angegeben¹, daß das erste, was beim Absetzen des einzelnen Samenträgers beobachtet werden könne, das Hervortreten der Samenmasse sei, daß aber unmittelbar darauf und plötzlich das Männchen die Kloakenmündung auf das äußerste erweitere, um sofort auch den Gallertbecher herauszupressen und über die Samenmasse zu decken. Hieran glaubte ich noch festhalten zu dürfen, auch nachdem ich mich überzeugt hatte, daß der abgesetzte Samenbecher immer mit seinem Fuße am Boden festgeklebt angetroffen wird, indem ich annahm, daß der Becher die Samenmasse in der Mündung seines Kelches auffange und dann erst sich umdrehend auf den Fuß zu stehen komme.

Diese Annahme hat sich mir aber in der Folge als durchaus irrig erwiesen. In Wirklichkeit ist immer das erste, daß der Fuß des gallertigen Samenträgers an den Boden angeklebt wird, so wie ich dies bei all den andern Urodelen, die ich Gelegenheit hatte zu untersuchen, zuerst bei *Amblystoma mexicanum* und *Amblystoma mavoritium*, dann bei *Pleurodeles Waltlii* und bei *Triton viridescens*, später auch bei *Triton torosus* und *Triton pyrrhogaster* in gleicher Weise beobachtet habe. Diesen Punkt zu berichtigen ist das Wichtigste.

¹ Berichtigung 1891 S. 740.

Doch habe ich noch einige weitere, wenn auch weniger bedeutende Ungenauigkeiten zu verbessern und Ergänzungen zu geben, und so scheint es mir zum Zweck eines leichteren Verständnisses das Angemessenste zu sein, wenn ich es unternehme hier den ganzen Vorgang des Absetzens der Spermatophoren noch einmal im Zusammenhang darzustellen und dabei unter teilweiser Wiederholung früherer Angaben die notwendigen berichtigenden und ergänzenden Bemerkungen einflechte.

Nachdem das Männchen während der ganzen mehr oder weniger langen Dauer des Vorspieles, auf dessen Schilderung ich nicht zurückkommen will, dem Weibchen gerade oder schräg gegenüber gestanden hat, wirft es sich, sobald das letztere sich anschickt den ersten Schritt gegen das Männchen hin zu machen, nach der entgegengesetzten Richtung herum, läßt sich platt auf den Boden nieder und kriecht von dem Weibchen weg, aber von diesem gefolgt, langsam vorwärts, wobei es in kurzen Zwischenräumen zwei oder drei Luftbläschen durch den Mund auszustoßen pflegt. In kurzer Entfernung hält es an und drückt die geöffnete Mündung des Vorraumes mit den sie einschließenden und jetzt kräftig nach außen hervorgetriebenen Endlappchen fest gegen den Boden, so das Herankommen des Weibchens erwartend. Das Weibchen stößt, bei dem Männchen angelangt, mit seiner Schnauze leicht gegen den über dem Kloakenwulst hakenförmig umgelegten Schwanz des letzteren, und alsbald klebt nun das Männchen den Fuß des Samenbeckers fest, um unmittelbar darauf die milchweiße und wurmförmig sich hervordrängende Samenmasse durch den hinteren Winkel der Cutisspalte des Kloakenwulstes, in dessen nächster Nähe die Kloakenrinne ausläuft, hindurchtreten zu lassen. Aber auch nur einen Augenblick später, und wir sehen, wie das Männchen die bis dahin nur mäßig geöffnete Cutisspalte und eben damit auch den ventralen Anteil der Kloakendrüsenspalte plötzlich so weit als nur möglich auseinander reißt, wie dabei die Mündung nahezu kreisförmig wird und die Höhlenwandung tellerartig sich verflacht, die pilzförmige Papille aber auf die kleinste Masse zusammengezogen sich uns zeigt. Sofort hebt dann das Tierchen die Schwanzwurzel mit dem Kloakenwulst in die Höhe und dreht dabei den jetzt nicht mehr hakenförmig umgelegten, sondern nur noch unter einem rechten Winkel nach der Seite abgobogenen Schwanz in der Art, daß seine Flächen horizontal zu liegen kommen.

Mit dem Erheben des Kloakenwulstes finden wir den Gallertbecher freigegeben und in der charakteristischen Weise aufgerichtet,

die stiftförmige Samenmasse aber, welche dabei wie zurückgezogen zu werden scheint, innerhalb der Mündung des Bechers und an die Spange angeheftet. — Nach dem wird die Spalte des Kloakenwulstes wieder geschlossen und die Sache ist für das eine Mal zu Ende, oder aber — und dies ist das Gewöhnliche — das Männchen kriecht von dem Weibchen gefolgt alsbald weiter und setzt einen zweiten und dritten, mitunter bis zu fünf, ja sechs Spermatophoren nacheinander ab.

Noch mag hierbei bemerkt werden, daß mitunter beobachtet werden kann, wie ein längere Zeit zurückgehaltenes und sehr brünstig gewordenes Weibchen in allzu großer Gier und Hast dem Männchen folgend dieses mit seiner Schnauze vorwärts schiebt und ihm nicht die erforderliche Zeit läßt, um den Fuß des Spermatophors fest genug anzukleben, so daß der Fuß beim Erheben der Schwanzwurzel vom Boden abreißt, wie das Männchen auch dann die Spalte des Kloakenwulstes aufreißt, aber nunmehr nicht imstande ist auch sofort des Samenbeckers sich zu entledigen und die Spalte wieder zu schließen, sondern erst nach einiger Zeit und nicht ohne einige Mühe damit zurecht kommt.

Aus den Beobachtungen geht, um das Ergebnis kurz zusammenzufassen, mit Sicherheit hervor, daß das Erste das Festkleben des Fußes am Boden ist, daß aber auch fast gleichzeitig damit das Herauspressen der stiftförmigen Samenmasse durch die Kloakenrinne und die Spalte des Kloakenwulstes geschieht. Dann wird mit der plötzlichen äußersten Erweiterung des ventralen Kloakendrüsenschlitzes die Außenfläche des Gallertbeckers von der Wandung des Vorraumes und der Drüsenhöhle abgelöst, ohne Zweifel auch die Samenmasse zu der Spange des Bechers hingeleitet, schließlich mit dem Erheben der Schwanzwurzel die dabei auf ihre kleinste Masse sich zusammendrängende pilzförmige Papille aus der Höhlung des Gallertbeckers — und zwar durch den eben dem Stiel der Papille entsprechenden Ausschnitt in der vorderen Wand des Kelches hindurch — herausgezogen und damit der Becher freigegeben. Durch das Erheben der Schwanzwurzel wird aber auch noch bewirkt, daß der Kelch, welcher vorher horizontal in der Drüsenhöhle gelegen war, sich aufrichtet und der ursprünglich spitze Winkel, welchen Kelch und Fuß miteinander gebildet hatten, zu einem stumpfen wird.

Ich habe noch zu zeigen, wie leicht es ist den ganzen Vorgang der Übertragung des Samens von dem Männchen auf das Weibchen, den Eintritt der geschlechtlichen Erregung und das Vorspiel bis zu

der mit dem Absetzen der Spermatophoren endenden Schlußzene bei dem Männchen und das Wegholen der Samenmasse von seiten des Weibchens zur Anschauung zu bringen, wie leicht es auch ist Spermatophoren sich in Menge zu verschaffen. Dazu notwendig ist einzig, daß man eine Anzahl von unbefruchteten brünstigen Weibchen zur Hand hat, — verwendbare Männchen finden sich ohne Schwierigkeit während der ganzen Dauer der Brunstzeit. Man kann Weibchen, welche abgelaicht haben, an einem frostfreien Ort überwintern und dann in dem folgenden Frühjahr, wenn sie von neuem brünstig geworden sind, zur Verwendung bringen. Viel leichter aber tut man, erst im Frühjahr, sobald die Tritonen ihre winterlichen Verstecke verlassen und das Wasser aufsuchen¹, sie frisch einzufangen, dann aber sofort die Geschlechter zu trennen und einige Wochen lang getrennt zu halten. Wenn man dann nach dieser Zeit ein Pärchen zusammenbringt, so wird man ohne weiteres schon in kurzem, mitunter schon nach wenigen Minuten, den ganzen Vorgang, wie er sich bei der Befruchtung abspielt, vor die Augen bekommen. Mit demselben Erfolg wird man während der nächsten 2 bis 3 Monate experimentieren, da die Brünstigkeit auch der isoliert gehaltenen Tiere sich bis zum Juni, auch Juli zu erhalten vermag.

Da nun, wenn man in der oben beschriebenen Weise verfährt, genau zu sehen ist, wie die Samenbecher abgesetzt werden, so ist es ein leichtes bei jedem einzelnen Mal das dem Männchen auf dem Fuße folgende Weibchen sachte beiseite zu schieben, so daß dieses an dem Samenträger vorbeipassieren muß, und nachdem das Männchen seine drei oder vier Spermatophoren abgegeben hat, diese zu sammeln, welche, so lange die milchweiße Samenmasse in der Mündung des Gallertbechers liegt, ohne alle Schwierigkeit aufgefunden werden können. Man löst die Samenbecher mittels eines kleinen Spatels oder eines Löffelchens von dem Boden des Aquariums ab und bringt sie in eine Lösung von doppeltechromsaurem Kali, noch besser in wässrigen Alkohol oder in eine schwache Lösung von Pikrinsäure². Besonders in letzterer erhalten sich die Gallertbecher vortrefflich und für lange Zeit.

Man kann auch, wenn man will, und wenn man die erforderliche

¹ In unserer Gegend findet man ganz gewöhnlich von der Mitte des März an *Triton taeniatus*, *Triton alpestris* und *Triton cristatus* im Wasser. Vereinzelt sind sie auch früher, schon zu Anfang des März, mitunter sogar schon in der zweiten Hälfte des Februar anzutreffen. — Den *Triton palmatus* haben wir nicht.

² Wohl auch in 20%iges Formol oder in Osmiumsäure. KLZ.

Übung in dem Auffinden auch der leeren Gallertbecher erlangt hat, dem Weibchen gestatten, daß es die Samenmassen der einzelnen Spermatophoren sich holt, sie aber nachher dem Tierchen durch einfaches Abwischen von der Oberfläche des Kloakenwulstes wieder abnehmen, um so die Befruchtung zu verhindern, und zuletzt die am Boden noch festklebenden leeren Gallertbecher einsammeln¹.

Schließlich kann auch, besonders wenn man sich von der charakteristischen Stellung der angeklebten Samenbecher noch genauer zu überzeugen wünscht, das angegebene Verfahren in der Art abgeändert werden, daß man das Pärchen in einem Glas, dessen Boden mit kleinen flachen Kieseln belegt worden ist, und welches nicht mehr als etwa 20 cm Durchmesser zu haben braucht, zusammenbringt und hier das Männchen seine Spermatophoren absetzen läßt. Die Steinchen werden alsdann mit den auf ihnen haftenden Samenbechern vorsichtig aus dem Wasser genommen und zusammen mit den letzteren in die Konservierungsflüssigkeit gebracht.

Ob man in der einen oder der andern Weise verfährt, immer ist es möglich das Weibchen, da eine Befruchtung nicht zustande gekommen ist, nach kurzer Zeit von neuem zu verwenden und von einem zweiten und dritten Männchen weitere Spermatophoren zu erhalten. Es gelingt so leicht, schon von einer kleineren Anzahl von Tieren genügende und fast beliebig große Mengen von ihnen für die Untersuchung sich zu verschaffen.

Das einzelne Männchen, das zwei oder drei, in seltenen Fällen auch bis zu fünf, ja sechs Spermatophoren rasch nacheinander abgesetzt hat, braucht aber längere Zeit, bis es von neuem imstande ist weitere zu liefern. Wie viele Zeit dazu nötig ist, habe ich nicht versucht festzustellen. Es dürfte sich aber verlohnen hierauf einige größere Aufmerksamkeit zu verwenden, dabei würde möglicherweise auch noch Näheres über die Herkunft, über die Entstehung und Ausbildung der Gallertkugeln innerhalb der Schläuche der Kloakendrüse zu ermitteln sein, wenn man auch gerade zu diesem Zweck wahrscheinlich besser daran tun wird die Kloakendrüse eben schon früher, vor und im ersten Beginn des Brünstigwerdens der Tiere, zu untersuchen.

Über die Art und Weise, wie das Weibchen sich die Samenmasse holt, habe ich in meinen früheren Mitteilungen² berichtet. Ich will

¹ Sie sind am leichtesten in hellem Sonnenlicht aufzufinden, wie ich früher schon angegeben habe, oder auch wenn man das Glas auf eine dunkle Unterlage stellt oder dagegen hält.

² a. a. O. S. 587 ff. und S. 737 ff.

darauf im weiteren nicht zurückkommen, jedoch kurz noch einmal hervorheben, daß jenes die stiftförmige Samenmasse in oder doch nahe der festgeschlossenen Spalte seines Kloakenwulstes sich anhängen läßt und so aus dem Gallertbecher heraushebt, wobei also der letztere als Ganzes zurück und am Boden haften bleibt. Beifügen möchte ich aber auch noch zu einiger Vervollständigung einer meiner früheren Angaben, daß das Weibchen, wenn es sich die Samenmasse holen will, und wenn es behutsam über den Samenbecher hinwegschreitend mit seinem Kloakenwulst bei diesem angekommen ist, für einen Moment anhält und sich ein wenig erhebend und zurechttastend den Wulst von der Seite her in die muldenförmige Einsenkung, in deren Mitte die Mündung des Bechers mit der an der Spange angehefteten Samenmasse liegt, hineingleiten und sofort die Samenmasse sich anhängen läßt. Ist aber ein längere Zeit zurückgehaltenes Weibchen besonders brünstig geworden, so geschieht es leicht, daß es in zu großer Erregung zu gierig und hastig hinter dem Männchen her ist, und daß es dann mit einer oder der andern seiner vorderen oder hinteren Pfoten in den Samenbecher hineintappt, und daß so die Samenmasse an einer der Zehen hängen bleibt, oder daß dies Anhängen auch an irgend einer andern Stelle des Körpers, am Bauch oder an dem Schwanz, geschehen kann.

Bemerkenswert mag hier aber auch noch sein, daß das Weibchen, wenn es in Erregung gerät, seinen sonst nur flach gewölbten Kloakenwulst in einer ganz auffälligen Weise hervortreibt und eine kürzere oder auch längere Zeit hervorgetrieben hält, wobei der Wulst von der Seite gesehen ein fast kegelförmiges Ansehen bekommt, seine Scheibe aber merklich die Seiten des fest zusammengezogenen Grundes überragt. In dem auffälligen Hervortreiben des Kloakenwulstes haben wir ein sicheres Anzeichen dafür, daß das Weibchen geneigt ist dem Männchen zu folgen und die von diesem zu erwartende Samenmasse zu holen.

Schließlich kann ich mir nicht versagen bei dieser Gelegenheit die Frage wenigstens zu streifen hinsichtlich der Möglichkeit einer künstlichen Befruchtung und durch diese einer Kreuzung zwischen zwei verschiedenen Tritonenarten. Es ist nicht schwierig die ganz frisch von einem Tritonenmännchen abgegebene und mittels einer Pincette aus dem Gallertbecher weggenommene Samenmasse an den Kloakenwulst eines Weibchens zu bringen und sich an diesem anhängen zu lassen. Ich habe dies wiederholt ausgeführt bei *Triton alpestris* und andern Arten, dann auch eben zum Zweck einer Kreuzung

Samenmasse von *Triton alpestris* an den Kloakenwulst eines Weibchens von *Triton taeniatus* oder von *Triton palmatus* gebracht, und umgekehrt. Die ersteren und auch die letzteren Versuche hatten den Erfolg, daß die Weibchen, welche vielleicht seit zwei Monaten isoliert gewesen waren und während dieser Zeit auch nicht ein einziges Ei abgegeben hatten, 12 bis 16 Stunden, nachdem ihnen die Samenmasse angeheftet worden war, mit dem Legen von Eiern begannen und meist eine beträchtliche Anzahl davon absetzten. Die Eier kamen auch zur Entwicklung, aber leider gingen mir gerade die ausgeschlüpften Larven der zweiten Versuchsreihe infolge von zufälligen unglücklichen Nebenumständen frühzeitig verloren, und es ist somit nicht bloß für die letztere, sondern für die Frage im ganzen das Ergebnis vorerst ein zweifelhaftes geblieben. Denn es muß an die Möglichkeit gedacht werden, daß die zu den Versuchen verwendeten Weibchen in ihrem Receptaculum seminis noch einen vom vorhergegangenen Jahr übrig gebliebenen Rest von Samenmasse beherbergt und mit diesem die Befruchtung der Eier zustande gebracht haben könnten, die den Weibchen künstlich zugeführte frische Samenmasse aber vielleicht nur den nächsten Anreiz zum Ablegen der Eier gegeben hätte!

IV. Die Bauchdrüse. Die Beckendrüse mit der Kloakenrinne und die Muskulatur der Schwanzwurzel.

Ich hätte mit dem Vorstehenden meine Mitteilungen schließen können, möchte aber doch nicht unterlassen, bei den engen Beziehungen, in welchen sie zu der ganzen Untersuchung stehen, noch einige Bemerkungen beizufügen über die beiden andern accessorischen Drüsen des Geschlechtsapparats, die Bauchdrüse und die Beckendrüse¹, über ihre anatomischen Verhältnisse und ihre mutmaßliche physiologische Bedeutung, wie über die Kloakenrinne und die den Urodelen eigentümliche Muskulatur der Schwanzwurzel.

¹ Die beiden dicht aneinander gelagerten Drüsen waren von RATHKE (a. a. O. S. 89 ff.) zusammengeworfen und als eine einzige Drüse, welche er »Beckendrüse« nannte, beschrieben worden. Erst DUVERNOY (a. a. O. S. 47 ff.) hat sie als zwei selbständige Drüsen erkannt und ihnen die Bezeichnungen einer »prostate abdominale« und einer »prostate pelvienne« gegeben. Unter Hinweisung hierauf wurde dann von M. HEIDENHAIN, der die Drüsen einer neuen Untersuchung unterwarf, die erstere »Bauchdrüse« und die letztere »Beckendrüse« im engeren Sinne genannt (a. a. O. S. 179). — Bezeichnungen, welche durchaus angemessen erscheinen.

1. Bauchdrüse.

Die Bauchdrüse (Fig. 23, 22 *Ba.dr'*), welche der ventralen Bauchwandung unmittelbar aufliegt, ist nach ihrer Ausdehnung die ansehnlichste von den drei Drüsen. Sie ist, wie die Kloakendrüse, eine tubulöse Drüse und setzt sich zusammen aus kräftigen sehr langen Röhrechen, welche innerhalb des vorderen Anteils der beiden seitlichen Drüsenhälften in einer ganz außerordentlichen Weise durcheinander geschlängelt und verknäuelst sind, und so die plattenförmige Ausdehnung der Drüsenmasse bedingen, während sie sich in ihrem weiteren nach hinten gerichteten Verlauf mehr und mehr gestreckt darstellen.

RATHKE¹ gibt an, daß die Drüsenröhrechen nicht blind zu endigen, sondern ganz vorn im Bogen ineinander überzugehen scheinen. Letzteres ist entschieden nicht der Fall und die blinde meist kolbig erweiterte Endigung des einzelnen Röhrechens gerade im vorderen Rand der Drüse am sichersten zu erkennen. Richtig aber ist, wenn RATHKE angibt, daß die Drüsenkanäle nach hinten anastomosieren, »wengleich nicht häufig«, wie er beifügt. Auch M. HEIDENHAIN² sagt, daß »die Tubuli zum Teil sich verzweigen«. Ich selbst habe wiederholt gesehen, wie kurz vor dem Eintritt in die Beckenhöhle drei Ausführungsgänge der Drüse zu einem gemeinsamen Kanal zusammentraten.

Die Drüsenröhrechen der beiden Seitenhälften weichen in ihrem nach hinten gerichteten Verlauf zunächst seitlich auseinander und ordnen sich in zwei scharf voneinander getrennte Bündel zusammen. Diese wenden sich innerhalb des Beckenringes angekommen nach rückwärts und schlagen sich auf den dorsalen Umfang der Kloakendrüse hinüber, nehmen die Bündel der Ausführungsgänge der Beckendrüse zwischen sich und ziehen dem äußeren Rand der letzteren entlang in schräger Richtung herunter (Fig. 23 *Ba.dr'*), um schließlich hinter ihnen sich unmittelbar nebeneinander zu legen, und bald von neuem wieder stark gewunden und dicht ineinander verknäuelst die zwei früher³ schon erwähnten Endwülstchen (Fig. 23 *E.W.*) zu bilden. Diese Wülstchen sind an ihrer milchweißen Farbe leicht erkennbar und von der Nachbarschaft scharf abgegrenzt. Sie bleiben durch einen mittleren Schlitz deutlich voneinander getrennt und ragen über

¹ a. a. O. S. 90.

² a. a. O. S. 197.

³ S. 187.

den hinteren Umfang der Kloakendrüse noch um ein Merkliches hinaus. Aus den medialen Rändern der Wülstchen austretend gehen sodann die Ausführungsgänge der Drüse, wie gleichfalls¹ schon angegeben worden ist, in frei hervorstehende, verhältnismäßig lange und kräftige, an ihrer Spitze geöffnete Endröhrchen — »die fadenförmigen Papillen« LEYDIGS — über (Fig. 23 *fd.P.*). — Ein kleiner Teil der Ausführungsgänge erreicht übrigens die kleinen Endwülste nicht, sondern verläßt vorher die Bündel, um zur Seite abzubiegen und über den seitlichen Umfang der Kloakendrüse hinwegziehend auf deren ventraler Wölbung gleichfalls mit frei hervorspringenden Röhrchen zu enden (Fig. 13 *fd.P'*).

Die Gesamtzahl der Endröhrchen mag 40 kaum überschreiten. Sie sind bei geschlossener Cutisspalte nach einwärts umgelegt nicht zu sehen, treten aber sich aufrichtend sofort zutage, sowie mit dem jedesmaligen Eintritt der geschlechtlichen Erregung die Spalte sich öffnet.

Über die Beschaffenheit des Sekrets kann ich ganz bestimmte Angaben nicht machen. Doch dürfte sicher sein, daß es sich nicht um eine dickschleimige, etwa dem Sekret der Beckendrüse ähnliche Masse handeln kann, da eine solche der unmittelbaren Beobachtung wohl nicht entgehen könnte. Anzunehmen ist, daß das Sekret ein dünnflüssiges mit sehr feinen Körnchen gemischtes sei, wie ich denn glaube, einigemal das Ausgestoßenwerden sehr kleiner, heller und glänzender Kügelchen gesehen zu haben. In Schnitten gehärteter Präparate findet man meist das Sekret nach der Mitte der Drüsengänge zusammengezogen als eine krümelig körnige, in BIONDIScher Flüssigkeit rötlichbraun sich färbende Masse.

Fast zweifellos dagegen scheint mir zu sein, daß das Sekret durch die wedelnden und schnellenden Bewegungen des hakenförmig umgelegten Schwanzes, welche das dem Weibchen gerade oder schräg gegenüberstehende Männchen während des langen dem Absetzen der Samenträger vorhergehenden Liebesspieles mit so großer Ausdauer auszuführen pflegt, von Zeit zu Zeit stoßweise der Schnauze des Weibchens zugetrieben wird. Die Masse des Sekrets selbst wird freilich im Wasser immer nur schwierig zu erkennen sein, aber es ist ein leichtes zu sehen, wie durch jene Bewegungen des Schwanzes das umgebende Wasser dem Körper des Männchens entlang gegen das Weibchen hingetrieben wird, besonders dann, wenn es durch feine in ihm schwebende Schmutzteilchen leicht getrübt ist.

¹ Vgl. S. 187.

So muß die Vermutung nahe liegen, daß das Sekret der Bauchdrüse einen zur Anreizung des Weibchens dienenden Riechstoff enthalte und es mag hierbei noch hervorgehoben werden, daß wir die eigentümlichen schnellenden Bewegungen des Schwanzes, welche das Männchen während des Vorspiels ausführt, in solcher Weise nur von den Tritonen kennen, daß aber auch die Bauchdrüse nur diesen zuzukommen, und den andern Urodelen zu fehlen scheint.

2. Beckendrüse.

Die Beckendrüse (Fig. 22 und 23 *Be.dr.*), welche in zwei scharf getrennten seitlichen Hälften angelegt ist, liegt der dorsalen Fläche der Bauchdrüse auf und reicht mit ihren vorderen Enden bis oder auch über die halbe Höhe jener hinauf. Sie ist mit der Masse der Bauchdrüse innig verschmolzen, hebt sich aber mit ihren vorderen gewulsteten und gerundeten Enden doch deutlich von ihr ab.

Auch die Beckendrüse ist eine tubulöse Drüse. Die Drüsen-schläuche sind einfach, unverästelt, und mehr oder weniger stark gewunden, ihre Ausführungsgänge mehr gestreckt. Nachdem sie das Becken (Fig. 23 *Be.*) passiert haben, schlagen sich ihre beiderseitigen Bündel auf den dorsalen Umfang der Kloakendrüse hinüber, um in schräger Richtung über diesen herunterlaufend sich zu nähern und schließlich unmittelbar aneinander zu legen (Fig. 23 *Be.dr.*). Von der Stelle an, wo die Bündel nebeneinander zu liegen kommen, biegen dann die Ausführungsgänge ihre Endabschnitte ventralwärts winklig ab (Fig. 22 *Be.dr.*) und münden zum großen Teil, wie schon von M. HEIDENHAIN¹ gezeigt worden ist, mit eng zusammengezogenen Öffnungen auf dem Boden der Kloakenrinne (Fig. 22 *Kl.r.*) aus, wobei sie von den Seiten her nach der Mittellinie sich zusammendrängend einen leicht erhabenen Streifen (Fig. 24 *Kl.r.m.*) bilden, welcher vom Anfang der Rinne bis zu ihrem Ende reicht. Ein guter Teil der Ausführungsgänge mündet aber auch, wie ich beizufügen habe, in den Seitenwandungen der Rinne (Fig. 24 *Kl.r.*).

Das Sekret der Beckendrüse ist eine zähschleimige etwas grauliche Masse, welche man in beträchtlicher Menge ganz allmählich auf dem Boden der Kloakenrinne hervortreten sehen kann, besonders dann, wenn man das Männchen, kurz bevor das Absetzen eines Spermato-phors zu erwarten gewesen wäre, getötet und die gespaltene Kloakendrüse nach den Seiten auseinandergelegt hat. In der zähen

¹ a. a. O. S. 195 u. 196.

homogenen Grundmasse ist außer zahlreichen winzigen glänzenden Kügelchen nichts von geformten Elementen zu erkennen. In Methylblau nimmt die ausgetretene Masse kaum eine Spur von Färbung an.

Was die physiologische Bedeutung des Sekrets der Beckendrüse betrifft, so wird man wohl kaum fehlgehen mit der Annahme, daß das Sekret sich mit der in die Kloakenrinne eintretenden Samenmasse mischend oder vielleicht diese auch nur umhüllend, wesentlich zum Zusammenhalten der Samenmasse beitragen, wahrscheinlich auch die Fähigkeit des geformten Samenstiftes bedingen mag, an der Spange des Gallertbechers anzukleben, sowie nachher an dem Kloakenwulst des Weibchens, aber auch wie oben und schon in meinen früheren Mitteilungen¹ gezeigt worden ist, an beliebigen andern Körperstellen des Weibchens, auch des Männchens und selbst an einem Holzstäbchen².

Die Beckendrüse ist außer bei den Tritonen auch bei *Salamandra* und bei *Amblystomum*³ nachgewiesen und sie dürfte wohl allen Urodelen zukommen.

3. Kloakenrinne.

Noch ist die »Kloakenrinne«, von welcher in vorstehendem wiederholt die Rede gewesen ist, etwas näher in das Auge zu fassen. Ich verstehe darunter den durch den dorsalen Anteil des Kloakendrüsenschlitzes (Fig. 13, 14, 16 *o.Sp*) zu einer Rinne geöffneten Kanal (Fig. 22 und 24 *Kl.vi*), den wir in seiner hinteren Hälfte schon bei dem einfachen Auseinanderziehen der Cutisspalte, in seiner ganzen Länge aber, nach Abtragung der pilzförmigen Papille, in der Tiefe des Schlitzes (Fig. 14, 16, 13 *o.Sp*) vor uns sehen. Die Rinne liegt durchaus im Bereich der nach hinten ziehenden Ausführungsgänge der Beckendrüse und diese kommen auch allesamt in ihr zur Ausmündung. Aber auch Kot, Harn und Samenmasse müssen die Rinne passieren, und eben mit Rücksicht hierauf habe ich geglaubt, den aufgeschlitzten Kanal als »Kloakenrinne« bezeichnen zu sollen — eine Bezeichnung, welche mir passender zu sein scheint, als die von M. HEIDENHAIN⁴ gewählte, der »Flimmerinne«.

¹ a. a. O. S. 589 u. 739.

² Vgl. oben S. 181.

³ Vgl. A. VON ZUR MÜHLEN, Untersuchungen über den Urogenitalapparat der Urodelen. Dorpat 1893. S. 35 u. 46.

⁴ a. a. O. S. 189. Die Rinne war übrigens schon von RATHKE gekannt und als unmittelbare Fortsetzung des Darmes erkannt worden, wie aus der

Die Kloakenrinne schließt sich unmittelbar an den noch zu einer Röhre geschlossenen Kloakendarm (Fig. 22 und 24 *Kl.D*) an, dieser selbst aber ist nur kurz und findet schon in geringer Entfernung hinter den Einmündungsstellen der Harnblase (Fig. 22, 24, 25 *Hbl*) und der Harnsamengänge (Fig. 24 *S.g.m*) sein Ende. Seine ventrale Wandung (Fig. 25) schließt mit einem nach hinten offenen Bogen (Fig. 25 *E.bo*) ab, welcher eben durch die hier beginnende Durchschlitzung zustande kommt, und dessen Schenkel unter einem sehr spitzen Winkel anlaufend, an die medialen Flächen der gespaltenen Kloakendrüse sich ansetzen. Die dorsale Wandung (Fig. 24) aber wird durch zwei sehr charakteristische, ungefähr auf der gleichen Höhe gelegene, und rinnenförmig eingeschnittene Furchen (Fig. 24 *Gr.fu*) von der Kloakenrinne abgegrenzt. Die Furchen beginnen — eine für jede Seite — zunächst der Mittellinie und ziehen in fast querer Richtung nach den Seiten, um alsdann nach hinten abbiegend, gleichfalls auf die medialen Flächen der gespaltenen Kloakendrüse überzutreten, und auf diesen allmählich verflachend auszulaufen. Da wo die Furchen zunächst der Mittellinie zugerundet ihren Anfang nehmen, finden wir zwischen beiden einen rundlichen kleinen schwarzen Fleck, und an diesen nach beiden Seiten sich anschließend einen silberig glänzenden Pigmentstreif, welcher den hinteren Rand der Furchen umsäumt¹. Die Furchen möchte ich, als bezeichnend für die Grenze zwischen dem Kloakendarm und der Kloakenrinne, die »Grenz-furchen« nennen². Die Kloakenrinne (Fig. 24 *Kl.rv*) beginnt un-

Fig. 5 auf Taf. III seiner Abbildungen und der auf S. 107 gegebenen Erklärung (a. a. O.) hervorgeht. Immerhin bleibt es ein Verdienst HEIDENHAINS, die Rinne von neuem aufgefunden und beschrieben, vor allem aber ihre Beziehung zu der Beckendrüse festgestellt zu haben.

¹ In Fig. 24 nicht erkennbar. KLZ.

² Die Furchen finden sich auch bei *Salamandra* und *Proteus* und bilden hier den »gotischen Bogen«, von dem RATKE (a. a. O. S. 80 u. 81) spricht — ebenso bei *Amblystoma* und bei *Necturus*. Es ist anzunehmen, daß sie allen Urodelen eigen seien und zu vermuten, daß ihnen eine besondere Bedeutung bei dem Absetzen der Samenträger zukommen werde in dem Sinne, daß sie den Weg zu bilden haben, auf welchem die Samenmasse zu dem Samenträger geschafft wird. Dies könnte ich mir für die Tritonen im besonderen so denken, daß, wenn der Fuß am Boden festgeklebt ist und die Samenmasse durch die Kloakenrinne herausgepreßt wird, mit der unmittelbar darauf folgenden äußersten Erweiterung der Kloakendrüsenspalte und der tellerartigen Verflachung der Wandung der Drüsenhöhle jene Furchen von beiden Seiten her zu einem Röhrrchen sich zusammenschließen, und daß dann mit dem Erheben der Schwanzwurzel die am vorderen Ende abgekneipte Samenmasse durch das Röhrrchen hindurchgezogen und zu der Spange des Samenbeckers hingeleitet wird. Dies

mittelbar hinter den letzteren und endet vor den Endwülstchen der Bauchdrüse. Sie ist, wie schon wiederholt gesagt ist, nach ihrer ganzen Ausdehnung im Grunde wie in den Seitenwänden eingeschlossen von den Ausführungsgängen der Beckendrüse, und ausgekleidet einzig durch eine einfache Schicht flimmernden Epithels.

4. Beckenmuskeln.

Es ist mir nunmehr noch übrig, einige Bemerkungen beizufügen in betreff der den Urodelen eigentümlichen Muskeln (Fig. 26), welche — bei den Salamandern und Tritonen je vier zu jeder Seite — von den vorderen Schwanzwirbeln zum Beckenring und zu den Oberschenkeln verlaufen, teils an der dorsalen Fläche der Kloakendrüse, teils mehr seitlich von ihr. Schon RATHKE¹ hat sie eingehend behandelt. Daß aber, wie er anzunehmen geneigt ist, der hier in Betracht kommende kräftige und komplizierte Muskelapparat einfach »die Stelle eines Sphincters für die Kloake zu vertreten habe«, muß bei genauerer Betrachtung recht unwahrscheinlich werden, und es muß meines Erachtens die Annahme viel näher liegen, daß die Muskeln vor allem bei der Austreibung der Drüsensekrete und in besonderer Weise bei dem Absetzen der Spermatothoren in Funktion zu treten haben.

Zunächst mag das von RATHKE als das vierte und oberste jener Muskeln aufgeführte Muskelpaar besprochen werden. Die Muskeln (Fig. 26 Nr. 4) sind deutlich segmentiert und stellen, je aus drei von den drei vordersten Schwanzwirbeln entspringenden und durch schräg gerichtete Sehnenstreifen unter sich verschmelzenden Muskelpartien hervorgehend, die unmittelbare Fortsetzung der ventralen Schwanzmuskulatur dar. Sie scheinen auch meistens einfach mit dieser zusammengeworfen worden zu sein². Während aber die übrigen der

letztere geschieht jedenfalls mit einer großen Sicherheit, wie ich denn unter den Hunderten von Malen, in welchen ich das Absetzen von Spermatothoren beobachten konnte, nicht ein einziges Mal gesehen habe, daß die Samenmasse an einer andern Stelle des Samenbeckers als eben der Spange angeheftet worden wäre. Für die seltenen Fälle, in welchen ich (vgl. oben S. 182) die Samenmasse in dem Grunde des Samenbeckers gefunden habe, möchte ich annehmen, daß diese eben gleich nach dem Absetzen des Samenträgers von der Spange abgefallen sein werde.

¹ a. a. O. S. 93 u. 94.

² Bei C. K. HOFFMANN (BRONNS Klassen und Ordnungen der Amphibien. Leipzig u. Heidelberg 1873—78) findet der Muskel keine Erwähnung. Auch spricht er ausdrücklich (S. 103) nur von drei den Urodelen eigentümlichen Muskeln.

Schwanzmuskulatur angehörenden Muskeln und noch die des vierten Schwanzwirbels¹, von den beiden Seiten herkommend, in der Mittellinie sich aneinanderlegen, ist dies bei jenen nicht mehr der Fall. Die Muskeln weichen vielmehr in ihrem von hinten nach vorn gerichteten Verlauf seitlich immer weiter auseinander und nehmen so von beiden Seiten her den hinteren Umfang der Kloakendrüse zwischen sich, dabei die hinteren Enden der drei übrigen vom Schwanz zum Becken und zu den Oberschenkeln verlaufenden Muskelpaare deckend. Die Muskeln sind, wo sie von den Wirbelkörpern ihren Ursprung nehmen, am stärksten und nehmen ventralwärts an Masse mehr und mehr ab, so daß sie zuletzt in einen fast scharfen Rand, der dabei leicht geschwungen sich darstellt, auslaufen und ihr Querschnitt keilförmig erscheint. Das vordere Ende des Muskels ist unter der Gelenkverbindung, welche sich zwischen der Rippe des Sacralwirbels und dem Os ileum befindet, angeheftet (Fig. 26 *O. il.*). Die nach einwärts gekehrte Fläche des Muskels ist frei, die äußere dagegen in ihrer ganzen Ausdehnung mit dem Integument innig verwachsen².

Wenn wir uns nun erinnern, daß die Cutis gleichfalls längs der Insertionslinie der präputiumartigen Duplikatur fest mit der Kloakendrüse verwächst, im übrigen aber der ventralen Wölbung derselben nur ganz lose und leicht verschiebbar aufliegt, so wird sich aus der ganzen Anlage unschwer erklären lassen, wie durch die Kontraktion der eben genannten Muskeln die Cutis nach den beiden Seiten angespannt und die Duplikatur ihrer Spalte ausgeglichen werden muß, wie infolgedessen die Cutisspalte eben in der Form eines Ovals sich öffnet und innerhalb dieses Ovals die Mittelpartie der Kloakendrüsenswölbung mit dem Eingang in den Vorraum der Drüsenhöhle und nach hinten von ihm der spaltförmige Zugang zu der Höhle, ebenso die kleinen Wülstchen der Bauchdrüse mit ihren freien Endröhrchen offen zutage treten, sowie dies, wie wir gesehen haben, mit dem jedesmaligen Eintritt der geschlechtlichen Erregung geschieht und während der ganzen Dauer des Vorspiels zu beobachten ist, und die Abbildung (Fig. 13) uns zeigt.

¹ RATHKE rechnet übrigens auch noch, wie aus seiner Beschreibung und der in Fig. 9 auf Taf. III gegebenen Abbildung hervorgeht, die ventralen Muskeln des vierten, fünften und sechsten Schwanzwirbels als zugehörig zu seinem »vierten und obersten Muskel«.

² Diese feste Verwachsung ist auch der Grund, warum eine glatte Präparation des Muskels nicht so einfach gelingt und dabei besonders die Segmentierung leicht übersehen werden kann.

Wahrscheinlich ist mir, daß durch dieselben Muskeln auch die schließliche äußerste Ausdehnung der Cutisspalte zustande gebracht wird, welche plötzlich einsetzend die weite Eröffnung und die tellerartige Verflachung der Wandung der Kloakendrüsenshöhle und damit die Ablösung des zuvor am Boden festgeklebten Samenbeckers von der Wandfläche der Höhle und ihres Vorraums zur Folge hat. Nicht wahrscheinlich aber ist, daß dabei auch die beiden andern Muskelpaare beteiligt seien, welche von dem dritten und dem vierten Schwanzwirbel¹ entspringend zu den Oberschenkeln verlaufen, das eine Paar² (Fig. 26 Nr. 3), indem es direkt zu dem Oberschenkelknochen geht, das andre³ (Fig. 26 Nr. 2), indem es in sehr bemerkenswerter Weise fast rechtwinklig an den kräftigen Musculus pubo-ischio-tibialis (Fig. 26 *M.p.i.t*) sich ansetzt und mit diesem verschmilzt. Ich möchte vielmehr annehmen, daß durch die Aktion der eben genannten Muskeln vorzüglich das seitliche hakenförmige Umlegen des Schwanzes und dessen eigenartige wedelnde und schnellende Bewegungen zustande kommen, welche die männlichen Tritonen vom Beginn des Vorspiels bis zu seinem Ende mit so großer Lebhaftigkeit und Ausdauer auszuführen pflegen⁴.

Das vierte Muskelpaar⁵ (Fig. 26 Nr. 1) endlich, welches vom vierten und fünften Schwanzwirbel in gerader Richtung zum hinteren Rand des Os ischii sich erstreckt, dürfte beim Absetzen der Spermatophoren zu funktionieren haben in der Art, daß es den fertig in der Kloakendrüsenshöhle liegenden Spermatophoren so weit vorschiebt, daß der Fuß desselben am Boden festkleben kann.

Welche Funktion bei den weiblichen Tritonen den oben zuerst besprochenen Muskeln zukommen mag, wird nicht so leicht zu sagen sein. Bei *Amblystoma mexicanum* und *Amblystoma mavortium* ist ja freilich ohne alle Schwierigkeit zu beobachten, wie das Weibchen

¹ Nach C. K. HOFFMANN (Klassen und Ordnungen der Amphibien. Leipzig u. Heidelberg 1873—1878. S. 153) vom vierten und fünften Schwanzwirbel.

² Bei RATHKE als das dritte Muskelpaar aufgeführt, bei C. K. HOFFMANN (a. a. O. S. 153) der Musculus caudali-femoralis.

³ Bei RATHKE das zweite Muskelpaar, bei C. K. HOFFMANN (a. a. O. S. 150) der Musculus caudali-pubo-ischio-tibialis und von ihm für eine von dem vorhergenannten Muskel abgetrennte Portion erklärt.

⁴ Wie aus dem ersten Entwurf hervorgeht, nahm ZELLER ursprünglich an, daß die in Frage stehenden Muskeln bei der Fixierung der eigentümlich gespreizten Hinterbeine während der Spermatophorenabgabe funktionieren. JACOB.

⁵ Bei RATHKE als erstes und unterstes Paar genannt, bei C. K. HOFFMANN (a. a. O. S. 151) der Musculus ischio-caudalis.

gleich mit dem Eintritt der geschlechtlichen Erregung die Cutis seines Kloakenwulstes nach den beiden Seiten auseinanderzieht und so die Kloakenspalte öffnet, und wie es sodann, um die Samenmasse sich zu holen, die Spitze des Spermatophors mit der auf ihr fest-sitzenden Samenmasse in die Kloakenhöhle selbst aufnimmt, und bei *Salamandra* wird der Vorgang ein ähnlicher sein. Für die genannten Schwanzlurche könnte also wohl angenommen werden, daß die Eröffnung der Kloakenspalte und der Kloakenhöhle auch beim weiblichen Geschlecht durch die Tätigkeit der genannten Muskeln der Schwanzwurzel geschieht. Bei den weiblichen Tritonen ist es aber eben ein andres und es findet bei ihnen, wie ich in meinen früheren Mitteilungen schon hervorgehoben habe und hier wiederholen muß, wenn sie die ganz lose an den Spermatophoren angehängte Samenmasse sich holen, eine Eröffnung der Kloakenspalte nicht statt. Die Spalte bleibt geschlossen und der Grund des Kloakenwulstes erscheint zusammengezogen und zwar so stark, daß die in ihrem ganzen Umfang nach den Seiten hervorgetriebene ventrale Wölbung einen überstehenden Rand bildet und ein Querschnitt durch den Wulst fast pilzförmig sich darstellt. Es ist aber auch zu bemerken, daß der Kloakenwulst der weiblichen Tritonen eine von dem der weiblichen Amblystomen völlig verschiedene Bildung zeigt, und so dürfte vielleicht eine genauere Untersuchung gerade dieser Verhältnisse Aufklärung bringen können.

Die beiden Paare des Musculus caudali-femoralis und des Musculus caudali-pubo-ischio-tibialis mögen bei den weiblichen Tritonen, sowie bei den männlichen dasselbe hakenförmige seitliche Umlegen und die wedelnden Bewegungen des Schwanzes zustande bringen. Man kann diese, wie hierbei bemerkt sein mag, wenn auch in beschränkterer und etwas schwerfälliger Weise ausgeführt, gelegentlich gut beobachten, so besonders dann, wenn man ein sehr brünstiges und längere Zeit zurückgehaltenes Weibchen plötzlich mit einem Männchen zusammenbringt. Das Weibchen springt auf das Männchen zu, stellt sich vor demselben auf, legt den Schwanz nach der einen oder andern Seite um und fängt an zu wedeln — augenscheinlich, um so das Männchen anzureizen.

Das vierte Paar, der Musculus ischio-caudalis, endlich wird wohl bei dem Ablegen und Festkleben der Eier zu funktionieren haben.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XI und XII.

Fig. 1—4. Samenträger von *Triton alpestris*. Etwa 6fach vergrößert (natürliche Größe des Kelches samt Fuß 8,5 mm).

Fig. 1. Vordere Wand. *v.A.* großer, gerundet fünfseitiger Ausschnitt (vorderer Ausschnitt). Durch ihn hindurch sieht man von der hinteren Wand einen Teil des Mittelstücks *h.M* mit dessen Leisten und zwei Lappen; *Sp*, Spange; *Lp*, die oberen Lappen, der Hinterwand angehörig; *o.L*, die fünf oberen Leistenpaare der Vorderwand, quer verlaufend; *u.L*, die acht unteren Leistenpaare derselben, abwärts laufend; *F*, der Fuß, mit gelapptem und gefaltetem Saum.

Fig. 2. Hintere Wand. *h.m.A.*, unpaarer mittlerer Ausschnitt derselben zwischen den beiden Lappen des Mittelstücks; man sieht durch ihn die Spange und den oberen Teil des vorderen Ausschnitts. *h.s.A.*, langer seitlicher spaltartiger Ausschnitt jederseits, durch denselben hindurch sieht man von der Vorderwand einige Leisten und einen Teil des großen vorderen Ausschnitts *v.A* (im Text nicht angegeben), zu dem auch *h.m.A* führt; *Sp*, Spange; *F*, Fuß; *h.M*, Mittelstück der hinteren Kelchwand; *Lp*, die Lappen, in welche das Mittelstück oben sich teilt und ausläuft.

Fig. 2a. Mittelstück der Hinterwand, wie in Fig. 2, besonders dargestellt zur Bezeichnung der Leisten, oben in zwei Lappen auslaufend; *r*, mittlere rapheartige Längsleiste des Mittelstücks; *t*, äußere Randleisten des Mittelstücks, jederseits eine; Nr. 1 und 2, die zwei unteren etwas gebogenen Paare der Nebenleisten; 3—5, die drei oberen schräg aufsteigenden Paare der Nebenleisten nach oben in die lappenförmigen Seitenteile eintretend; 6, oberstes kurzes weiteres viertes Paar von Nebenleisten.

Fig. 3. Seitenansicht. *V*, vorn; *H*, hinten; *F*, Fuß; *h.M*, Mittelstück der Hinterwand; *Lp*, die Lappen, in welche dasselbe oben ausläuft (s. o.); *h.s.A.*, seitlicher (rechter) Ausschnitt der Hinterwand; *o.L*, obere Leisten der Seitenwand; *u.L*, untere Leisten derselben; *Sp*, Spange, punktiert, in der Durchsicht zu sehen. Die Linie unter Fig. 3 und 7 deutet die horizontale Unterlage an, auf welcher der Fuß aufsitzt.

Fig. 4. Ansicht von oben. *V*, vorn; *H*, hinten; *Sp*, Spange; 1—5, Ansicht der fünf quergestellten Seitenleisten, deren zwei obere innere nur kurz sind; *Lp*, umgelegte Lappen der hinteren Kelchwand; *M*, muldenförmige Einsenkung zwischen den Lappen (*Lp*), den queren Seitenleisten und der Spange; *Ki*, glatte Innenfläche des Kelches, wovon *Ki'* der Hinterwand angehört; *h.s.A.*, Seitenausschnitt der Hinterwand; *Dr*, dreieckige Kommunikation zwischen Hohlraum des Kelches und Fußes; *S*, Samenmasse, vorn an die Spange angeheftet, hinten und oben frei.

Fig. 5—7. Samenträger von *Triton taeniatus-palmatus*. Etwa 6fach vergrößert (natürliche Höhe des Kelches samt Fuß gegen 8 mm).

Fig. 5. Vordere Wand.

Fig. 6. Hintere Wand.

Fig. 7. Seitenansicht. Bezeichnungen wie Fig. 1—4. Durch den großen länglichen Ausschnitt *v.A* der Vorderwand sieht man wieder das Mittelstück der Hinterwand. *Z*, handgriffartiger seitlicher Zapfen; *y*, spornartige Verlängerung der Spange; *f.A* in Fig. 6 weiter Ausschnitt der Hinterwand unten, über dem Fuß (man sieht die Vorderwand daselbst mit ihren unteren Leisten durch). Einen kleinen Teil des Ausschnitts *f.A* der Hinterwand sieht man auch bei der Vorderansicht durch in Fig. 5.

Fig. 8. Samenträger von *Triton viridescens*. *F*, Fuß; *k*, kegelförmiger Aufsatz; *s*, Spitze.

Fig. 9—10. Samenträger von *Triton torosus*. Ebenfalls etwa 6fach vergrößert, natürliche Größe bis 10 mm.

Fig. 9. Vordere Wand (charakterisiert durch die flügel förmig aufgebaute Faltung über dem Fuß).

Fig. 10. Seitenansicht; Becher stark nach vorn geneigt. *h.A*, kleiner (ovaler) Ausschnitt der Hinterwand; *v.A*, großer (sechseckiger) Ausschnitt der Vorderwand, durch den man den Ausschnitt *h.A* der Hinterwand in Fig. 9 hindurch sieht; *s.W*, Seitenwand; *u*, zweizinkiger Fortsatz derselben; *s*, krallenartig gekrümmte Spitze; *S*, Samenmasse; *L*, Längsleisten; *F*, Fuß; *flg*, flügel förmig ausgezogene Vorderwand (nach handschriftlichem Vermerk von E. ZELLER sollte er noch mehr überhängen und bis auf den Boden reichen); *V*, vorn, *H*, hinten.

Fig. 11 u. 12. Samenträger von *Triton pyrrogaster*. Größe und Bezeichnungen wie in Fig. 1—7.

Fig. 11. Vordere Wand.

Fig. 12. Hintere Wand. *F*, Fuß; *z*, seitlicher Vorsprung, entsprechend dem Zapfen von *Triton taeniatus*; *v.A*, großer, hier hoher, Ausschnitt der Vorderwand; *y*, spornartige Verlängerung der Spange, angedeutet; *L.o* u. *L.u*, obere und untere Leisten; *r*, rapheartige Längsleiste der Hinterwand; *n*, Nebenleisten derselben; *f.A*, großer unterer Ausschnitt der Hinterwand, über dem Fuß; man sieht die Vorderwand mit ihren Leisten durch, außer oben, in der Gegend des vorderen Ausschnitts; *i.s*, seitliche Einsenkung, angedeutet, vielleicht entsprechend den seitlichen Ausschnitten der andern Arten; *Lp*, Lappen der Hinterwand; *h.m.A*, oberer mittlerer, unpaarer Ausschnitt zwischen den zwei Lappen des Mittelstücks, in den Ausschnitt der Vorderwand oben übergehend.

Fig. 13. Ansicht des Kloakenwulstes und seiner bei geschlechtlicher Erregung mehr oder weniger offenen Spalte, von unten. Etwa 6fach vergrößert. *H.W*, Haut des Kloakenwulstes, in diesem Zustand mehr oder weniger glatt, mit vorstehenden Drüsenhöckern; *H.Sp*, die in diesem Zustand mehr oder weniger offene, ovale Hautspalte; *Kl.dr*, die hierbei hervortretende ventral gewölbte Fläche der Kloakendrüse; *h.m.E*, mittlere Einziehung am hinteren Ende der Kloakendrüse; *E.W*, Endwülstchen der Bauchdrüse; *fd.P*, die fadenförmigen Papillen an denselben, d. h. die röhrenförmigen Enden der Ausführungsgänge der Bauchdrüse; *fd.P'*, ebensolche, nach vorn und unten an der Kloakendrüse gelegen; *u.Sp*, untere, ventrale Spalte der Kloakendrüse; *V.r*, Vorraum oder vorderer erweiterter Teil dieser Spalte; *p.P*, die in dem Vorraum zutage tretende pilzförmige Papille; *p.P'*, dieselbe, mit ihrem hinteren Ende im hinteren erweiterten Teil der Spalte zutage tretend; *q*, warzenförmige Vorsprünge im engeren mittleren Teil der ventralen Spalte, als innere Endigungen der durch die Furchen der ventralen Wandung der Kloakendrüsensöhle gebildeten Felder (vgl.

Fig. 15); *o.Sp.*, oberer, dorsaler, Spalt oder Schlitz, von unten her sichtbar (vgl. Fig. 14); *L.* die zierlichen Furchen und Läppchen der Seitenwände des Vorraumes; *s.*, Fältchen, als Frenula dienend, welche über die innere Platte der präputiumartigen Duplikatur in dieser Gegend des Vorraums nach der Cutisspalte ziehen; *Schw.*, Schwanzwurzel; *H.F.*, Basis des Hinterfußes; *V.*, vorn; *H.*, hinten.

Fig. 14. Obere (dorsale) Wand der Kloakendrüsenhöhle, eröffnet durch einen horizontalen Kreisschnitt durch den Kloakenwulst. Pilzförmige Papille entfernt. In der Drüsenmasse bildet diese obere Wand eine Wölbung, in dieser Lage (umgedreht) eine Konkavität (wie die Handfläche in der Pronation). *V.*, vorn; *H.*, hinten; *Kl.dr.*, Kloakendrüse, horizontal durchschnitten, am Hinterende mit mittlerer Einbiegung; *H.W.*, Haut des Kloakenwulstes; *E.W.*, Endwülste der Bauchdrüse; *fd.P.*, fadenförmige Papillen; *P.st.*, Durchschnitt der Basis oder des Stieles der pilzförmigen Papille; *t.*, Mittelteil der Oberwand oder mittlere Hervorwölbung; *z.*, zungenförmiges Läppchen dahinter; *o.Sp.*, oberer (dorsaler) Spalt oder Schlitz, vorn etwas erweitert, in dessen Grund die Kloakenrinne; *Sp.w.*, die diesen Schlitz begrenzenden Wände; *S.W.*, Seitenwülste oder Schenkel, von der mittleren Hervorwölbung *t* ausgehend, nach außen und abwärts ziehend und sich hier verflachend; *e.*, kantiger innerer Abschnitt des Seitenwulstes; *F* u. *W.*, die Furchen an der Basis der Schenkel; *v.Gr.*, vordere seitliche (tiefer) Grube einer Seite, mit ihren fünf Furchen; *h.Gr.*, hintere seitliche Grube der dorsalen Wand einer Seite, mit ihren fünf Furchen; sie hängt mit der *h.Gr.* der ventralen Wand zusammen; *sv.F.*, vordere Furchen, acht jederseits, an der dorsalen Wand.

Fig. 15. Untere (ventrale) Wand der Kloakendrüsenhöhle, durch denselben Kreisschnitt eröffnet wie in Fig. 14. *V.*, vorn; *H.*, hinten; *Kl.dr.*, Kloakendrüse, horizontal durchschnitten; *H.W.*, Haut des Kloakenwulstes, nur hinten angedeutet; *fd.P.*, fadenförmige Papillen; *u.Sp.*, untere, ventrale Spalte der Kloakendrüse, der ganzen Länge nach offen; *V.v.Fu.*, Vorraum und vorderer erweiterter Teil derselben, in ihrem Seitenteil mit Furchen, Läppchen und Leisten; *v.Fu'*, die acht Furchen des vorderen Teiles der ventralen Wand, als Fortsetzungen derer der dorsalen Wand, und sich gegen innen in den Vorraum einenkend; *Fu.v.Gr.*, drei Furchen, von den fünf Furchen der vorderen Seitengruben der oberen Wand herkommend; *Fu.h.Gr.*, die fünf Furchen und Leisten der hinteren Seitengruben, in der unteren (ventralen) Hälfte derselben gegen die ventrale Spalte hinziehend, dort warzenförmige Vorsprünge bildend (vgl. Fig. 13 *q*); *S.pl.*, Seitenplatten, mit den »Seitenwülsten« der oberen Wand zusammenhängend, glatt, nur am Rand mit Drüsenöffnungen.

Fig. 16. Die Kloakendrüse und deren Höhle im horizontalen Kreisschnitt bei erhaltener pilzförmiger Papille, mit Andeutung der röhri gen Struktur der Drüse. Man sieht die dorsale Wandung der Höhle wie in Fig. 14, aber zum Teil von der pilzförmigen Papille verdeckt. Deren Ansicht von unten. *Kl.dr.*, Kloakendrüse, dorsaler Teil, mit Drüsenschläuchen; *o.Sp.*, obere Spalte mit der Kloakenrinne, nach hinten oben im Grunde der Drüsenhöhle liegend; *Kl.dr.H.*, Kloakendrüsenhöhle, größtenteils ausgefüllt von der pilzförmigen Papille, diese erscheint hier in der Ansicht von unten her; *u.Pl.*, untere (ventrale) Platte der pilzförmigen Papille; *pg.*, dunkles Pigment in der Mitte der unteren Fläche der Papille. Dasselbst sieht man auch Drüsengänge; *v.E.*, vorderes Ende der unteren Platte der Papille; *h.Sp.*, hintere Spitze derselben; *b.*, Außenrand der ventralen Platte der Papille; *o.Pl.*, von unten sichtbarer seitlicher Teil der oberen Platte der Papille.

Fig. 17. Senkrechter Querschnitt des ganzen Tieres in der Gegend der Mitte des Kloakenwulstes. *O*, oben (dorsal); *U*, unten (ventral); *Kl.dr.*, Kloakendrüse; *Kl.dr.H.*, Kloakendrüsenhöhle; *u.Sp.*, untere (ventrale) Spalte der Drüse; *p.P.*, pilzförmige Papille; *St*, Papillenstiel; *D*, Kloakenrohr (Darm); *Be.dr.*, Beckendrüse; *Ba.dr.*, Bauchdrüse, die Ausführungsgänge derselben der Beckendrüse jederseits anliegend wie ein Saum; *o.S.M.*, obere Seitenmuskeln, im Schnitt keilförmig erscheinend; *u.S.M.*, unteres Seitenmuskelpaar, ebenso; *Wrbb.*, Wirbel; *Wrbb.*, Wirbelbögen, dazwischen das Rückenmark; *Bl.g.*, Blutgefäß (Aorta); *R.K.*, Hautkamm am Rücken; *H.W.*, Haut des Kloakenwulstes.

Fig. 18. Pilzförmige Papille, Ansicht von oben (Ansicht von unten in Fig. 16). *P.st.*, Stiel der Papille, abgeschnitten; *o.Pl.*, die obere (dorsale) Platte; *u.Pl.*, die untere Platte, nur hinten sichtbar; *v.E.*, vorderes Ende; *K*, kammartiger Vorsprung der abgeschrägten Hinterfläche der Papille, mit leichter Vertiefung, über welcher die mittlere Vorwölbung der dorsalen Drüsenwand (s. Fig. 14 und 22 *t*) liegt; *h.Sp.*, hintere Spitze der ventralen Platte, von oben sichtbar; *gr.*, seitliche Gruben der abgeschrägten Hinterfläche, zu beiden Seiten des Kammes.

Fig. 19. Pilzförmige Papille, im Zustand der geschlechtlichen Erregung in die Quere zusammengezogen, verschmälert, von unten gesehen. *V*, vorn; *H*, hinten; *P.st.*, Papillenstiel, verflacht; *u.Pl.*, untere Platte, pigmentiert; *R.*, ventralwärts umgeschlagener Rand der dorsalen Platte.

Fig. 20. Ein ähnliches Stadium. Seitenansicht. *V*, vorn; *H*, hinten; *P.st.*, Papillenstiel; *o.Pl.*, obere Platte; *R*, deren umgeschlagener Rand; *u.Pl.*, untere Platte, in der Mitte gefaltet; *v.Gr.*, Andeutung der vorderen Grube der Kloakendrüsenhöhlenwand.

Fig. 21. Pilzförmige Papille mit einem Teil der Kloakendrüse, klappenartig zusammengeschlagen. Seitenansicht (Sagittalschnitt). *v.H.*, vorderer Teil oder Hälfte der Papille gegen *h.H.* den hinteren Teil klappenartig zusammengeschlagen; *Kl.dr.*, Kloakendrüse, hinterer Teil; *Kn.*, »Knötchen«, zackig nach oben vorspringender Teil der »mittleren Hervorwölbung« *t* (vgl. Fig. 22); *P.st.*, Stiel der pilzförmigen Papille.

Fig. 21a. Ähnliche Ansicht, Zusammenklappung noch etwas stärker.

Fig. 22. Längsschnitt (Sagittalschnitt) durch die Mitte des Kloakenwulstes von *Triton alpestris*, etwa 10fach vergrößert. *V*, vorn; *H*, hinten; *H.W.*, äußere Haut des Kloakenwulstes; *H.f.*, präputiumartige Hautfalte (Duplikatur); *Kl.dr.*, Kloakendrüse; *Kl.dr.H.*, Kloakendrüsenhöhle, auf dem Schnitt wie mit einer Art Vorder- und Hinterhorn erscheinend; *V.r.*, deren Vorraum vorn, mit den zottigen Lappchen und Leisten; *g*, warzenförmige Erhabenheiten am mittleren Teil der ventralen Wand der Kloakendrüsenhöhle (als Endigungen der bogenförmigen Leisten *L'* in Fig. 13 und 15); *p.P.*, pilzförmige Papille mit vorderer und hinterer Spitze; *S.W.*, der eine der beiden Seitenwülste oder Schenkel der oberen Wand, und zwar der linke, hinter der Schnittfläche etwas zurückliegende, wie in Fig. 14 *S.W.* genauer zu erkennen ist; *Kl.r.*, Kloakenrinne (HEIDENHAIN'S »Flimmerrinne«). Bei diesem Schnitt ist nur die linke Wand zu sehen. In sie münden *Be.dr.* die Drüsengänge der Beckendrüse; *Ba.dr.*, Bauchdrüse, Endwülstchen; *Kl.D.*, Kloake oder Kloakenröhre oder Kloakendarm; am hinteren Ende der eine Bogen der bogenförmigen »Grenzfurche« (s. u.), daselbst bemerkbar die Einmündung des einen Samenganges, in der Rückenwand der Kloake, und die der Harnblase an der unteren Wand; *H.bl.*, Harnblase; *D*, Darm (Enddarm); *Be*, Becken (Symphyse) durchschnitten; *t*, mittlere Hervorwölbung der dorsalen

Drüsenwand mit dem zungenförmigen Läppchen, hinter und über der pilzförmigen Papille (vgl. Fig. 14 *t*); gerade darunter ist der Kamm der pilzförmigen Papille (Fig. 18 *K*); der Spalt zwischen *t* und *K* ist die Bildungsstätte der »Spange« des Samenträgers; *Kn*, Knötchen, der obere konvexe zackige Teil dieser »Hervorwölbung«, der gegen den Kloakenraum vorspringt.

Fig. 23. Bauch- und Beckendrüse und anliegende Teile von oben gesehen. *Ba.dr.*, Bauchdrüse, mit den Drüsenschläuchen (angedeutet); *Ba.dr'*, hinterer Teil der Bauchdrüse mit den Ausführungsgängen; *E.W.*, die Endwülstchen; *fd.P.*, die fadenförmigen Papillen; *H.bl.*, Harnblase; *Be.*, Becken (Rückenteil) durchschnitten und auseinander gelegt; *Be.dr.*, Beckendrüse mit ihren Drüsenschläuchen; *Be.dr'*, hinterer Teil derselben mit geraden Drüsenschläuchen, von beiden Seiten zusammenstoßend; *D.*, Darm (Enddarm), vorn abgeschnitten; *Kl.dr.*, Kloakendrüse, seitlich hervortretend, und von den accessorischen Drüsen (Bauch- und Beckendrüse), hier nicht bedeckt.

Fig. 24. Dorsale Wand des Enddarmes und der »Kloakenrinne«, mit den anliegenden Organen. Nach Präparaten von E. ZELLER, gezeichnet von L. KULL (ZELLER hat hierüber keine Zeichnung hinterlassen). Die Teile sind von unten her geöffnet und auseinander gelegt, etwa 4fach vergrößert. *E.D.*, Enddarm, geöffnet; *Kl.D.*, Kloake oder Kloakendarm, geöffnet; *Sa.g.*, die beiden Samengänge, in der Bauchhöhle frei liegend; *S.g'*, dieselben, über der Wand des Enddarmes nach rück- und einwärts ziehend; *S.g.m.*, die Mündungen der beiden Samengänge auf der dorsalen Wand des Enddarmes (Grenze zwischen Enddarm und Kloake); *H.bl.*, ein Stück der Harnblase, nach der Seite geschlagen, in die ventrale Wand des Enddarmes mündend; *Ba.dr.* und *Be.dr.*, Bauch- und Beckendrüse, hier nicht deutlich voneinander zu trennen, nach beiden Seiten geschlagen; *Gr.fu.*, die charakteristische bogenförmige »Grenzfurche« zwischen Kloake und Kloakenrinne; *Kl.rim.*, Mittelstreifen der Decke der Kloakenrinne (HEIDENHAIN'S »Flimmerrinne«); daneben schräge Streifen an der Seitenwandung der Decke der Kloakenrinne (Ausdruck der Mündungen und Endröhrchen der Beckendrüse); *Kl.dr.*, Kloakendrüse, durchschnitten und nach beiden Seiten auseinander gelegt, man sieht außen und vorn deren Wandung und Substanz, innen die eröffnete Kloakendrüsenshöhle mit ihren Furchen; *fd.P.*, die fadenförmigen Papillen an den »Endwülsten«; *p.P.*, die durchschnittene »pilzförmige Papille« der linken Seite, die der rechten Seite ist nicht gezeichnet.

Fig. 25. Ventrale Wand des Enddarmes, die Teile sind von oben her geöffnet und auseinander gelegt. Nach Präparaten von E. ZELLER, gezeichnet von L. KULL. *E.D.*, Enddarm; *H.bl.*, Harnblase, zur Seite geschlagen; *H.bl.m.*, Mündung derselben auf der ventralen Wand des Enddarmes; Grenze zwischen Darm und Kloake; *Be.*, Becken, durchtrennt und auseinander geschlagen; *F.*, Hinterfuß des Tieres; *Ba.dr.* + *Be.dr.*, Bauch- und Beckendrüse, nicht voneinander getrennt, durchschnitten und nach beiden Seiten umgelegt; *E.bo.*, Endbogen des Kloakendarmes; *Kl.dr.*, Kloakendrüse, glatte Seitenflächen; *p.P.*, pilzförmige Papille, dorsale Platte; *Kl.dr.h.*, Kloakendrüsenshöhle; *E.W.* + *fd.P.*, Endwülste mit den fadenförmigen Papillen; *Ha.*, Haut (Cutis) des Kloakenwulstes.

Fig. 26. Muskeln des Kloakenwulstes von *Salamandra maculata*, von der Seite gesehen (nach einer Zeichnung und einem Präparat von E. ZELLER). I—IV, erster bis vierter Schwanzwirbel. 4, Muskel Nr. 4 nach RATHKE, segmentiert; von I—3 Wirbel zum Gelenk zwischen Kreuz- und Darmbein *O.ß*

E. v. Zeller, Untersuchungen üb. die Samenträger usw. der Tritonen. 221

verlaufend. Öffner der unteren Hautspalte des Kloakenwulstes bei Erregung, nach E. ZELLER. 3, Muskel Nr. 3 nach RATHKE, M. caudali-femoralis nach HOFFMANN, vom dritten bis vierten Schwanzwirbel direkt zum Oberschenkel ziehend. 2, Muskel Nr. 2 nach RATHKE, wie Nr. 3 vom dritten bis vierten Schwanzwirbel entspringend, dann fast rechtwinklig an den M. pubo-ischio-tibialis (*p.i.t*) sich ansetzend. Wirkung von 3 und 4 nach ZELLER: Wedelnde Bewegung des Schwanzes beim geschlechtlichen Vorspiel. 1, Muskel Nr. 1. unterstes Paar, nach RATHKE, M. ischio-caudalis Hoffmann, geht vom vierten und fünften Schwanzwirbel zum hinteren Rand des Sitzbeins. Wirkung nach ZELLER: Hervorschieben des Spermatophoren. *O.M*, Muskeln des Oberschenkels; *O.il*, Os ileum; *Be.dr*, Beckendrüse, zwischen den Muskeln zutage tretend; *Kl.dr*, Kloakendrüse, nach Entfernung der Haut; *Spl*, unterer Spalt derselben, im Profil eben noch sichtbar.

Vergleichende Regenerationsstudien¹.

Über die Regeneration der Polychäten *Amphiglene mediterranea* Leydig
und *Nerine cirratulus* Delle Ch.

Von

Dr. Józef Nusbaum,

Professor an der Universität Lemberg.

Mit Tafel XIII—XVI und einer Figur im Text.

I. Einleitung.

In meinen (24, 25) zwei ersten Arbeiten, die ich unter dem allgemeinen Titel »Vergleichende Regenerationsstudien« im »Polnischen Archiv für biologische und medizinische Wissenschaften«, Bd. I und II, in deutscher und polnischer Sprache veröffentlicht habe, habe ich die morphologischen Vorgänge bei der Regeneration der Enchyträiden näher dargestellt, einer Oligochätengruppe, die bisher noch von niemanden in dieser Hinsicht studiert worden ist.

Es ist merkwürdig, daß, während die verschiedenen Oligochäten in der letzten Zeit so vielfach in betreff der Regenerationsprozesse untersucht worden sind, man sich mit der so äußerst reichen und mannigfaltigen Polychätengruppe verhältnismäßig nur sehr wenig beschäftigt hat. Indem wir nämlich über die Regeneration der Oligochäten eine ganze Menge von neueren Untersuchungen besitzen, so z. B. von Miss H. RANDOLPH (30), FR. v. WAGNER (34), N. MAKAROW (18), H. FRIEDLÄNDER (7), H. RIEVEL (31), M. v. BOCK (3), P. HEPKE (10), K. HESCHELER (11), H. HAASE (9), GALLOVAY (8), E. KORSCHULT (16), O. RABES (29), M. ABEL (1), J. KROEHER (17), MORGAN (23), H. WETZEL (36), mir (24, 25), P. IWANOW (15), WINKLER (37), JANDA (14) u. a., kann man dagegen, was die Polychäten anbetrifft, nur sehr wenige histologische Arbeiten über die Regeneration dieser Anneliden, so von C. EMERY (6), C. PRUVOT (28), MALAQUIN (19) von etwas älteren, und von A. MICHEL (21) und E. SCHULTZ (33) von den neueren anführen.

¹ Vorläufige Mitteilung wurde im »Bulletin de l'Acad. d. Sciences de Cracovie« 1904 veröffentlicht.

Und doch bieten die Polychäten, sowohl infolge der großen Mannigfaltigkeit ihrer Organisation, wie auch der sehr ausgesprochenen Regenerationsfähigkeit, ein ungemein großes Interesse in dieser Hinsicht.

Weitere Untersuchungen über die Regeneration der verschiedenen Polychäten, ausgedehnte vergleichende Studien über dieses Thema sind deshalb äußerst wünschenswert und das um so mehr, als in vielen Hinsichten in den betreffenden Fragen große Meinungsverschiedenheiten herrschen, und daß in vielen wichtigen Punkten die Beobachtungen nicht im Einklang sind.

Während meines Aufenthalts im Winter 1904 an der Zoologischen Station in Neapel sammelte ich ein reiches Material, um die Regenerationsprozesse bei den Polychäten näher zu studieren. Ich hatte zur Verfügung verschiedene Arten, in größter Anzahl aber die folgenden Species: *Amphiglene mediterranea* Leydig, *Nerine cirratulus* Delle Ch., *Dasychone Lucullana* Delle Ch., *Nereis cultrifera* Gr., *Capitella capitata* Fabr., *Spio fuliginosus* Clap. und *Staurocephalus Rudolphi*. Von diesen Formen erwiesen sich als am meisten entsprechend zu Regenerationsuntersuchungen: *Amphiglene*, *Nerine* und *Capitella*, und zwar sowohl deshalb, weil sie am besten die Operation, d. h. den Verlust der hinteren oder vorderen Körpersegmente, ertragen, und größtenteils gut am Leben sich erhalten, was besonders auf die *Amphiglene* sich bezieht, bei welcher nur in seltenen Fällen die operierten Individuen zugrunde gingen, wie auch deshalb, weil bei diesen Species der Regenerationsprozeß verhältnismäßig am schnellsten vor sich geht. *Dasychone* regeneriert sich sehr langsam; wenn bei *Amphiglene* und *Nerine*, die ich gleichzeitig mit *Dasychone* operiert habe, schon sehr schön entwickelte Regenerationskegel vorhanden waren, z. B. bei *Amphiglene* am 10. Tage, bei *Nerine* am 20. Tage nach der Operation, waren dieselben bei *Dasychone* erst kaum entwickelt, klein und unansehnlich. *Nereis cultrifera* und *Spio fuliginosus* gehen in sehr großer Anzahl nach der Operation zugrunde; außerdem lösen sich bei diesen Würmern, nachdem sie schon operiert waren, immer noch viele Körpersegmente ab; es kommt das so häufig vor, daß es sehr schwer zu kontrollieren ist, von welcher Zeit an der Wurm selbständig Körpersegmente (hintere) abzuwerfen aufhört und somit, wann der eigentliche Regenerationsprozeß beginnt. — In der vorliegenden Arbeit werde ich deshalb nur die Resultate mitteilen, welche ich bei der Regeneration der *Amphiglene mediterranea* und *Nerine cirratulus* erhalten habe. Die Regenerationsprozesse bei *Capitella capitata* hat mein Schüler Herr S. CZERSKI, mit welchem ich in Neapel

weilte, näher untersucht und er wird später in einer selbständigen Arbeit die betreffenden Resultate mitteilen.

Die operierten Individuen habe ich in flachen Glasgefäßen, mit Glasplatten bedeckt, in Meerwasser gehalten, wo von Zeit zu Zeit kleine Stückchen von ganz frischer *Ulva* hineingelegt wurden; das Wasser wurde einmal täglich gewechselt. So konnte ich mehr als zwei Monate die operierten Individuen am Leben erhalten, wobei die toten Exemplare sorgfältig bald herausgenommen werden mußten, um die massenhafte Entwicklung von schädlichen Mikroorganismen und Schimmel nicht zuzulassen.

II. Der Verschluß der Wunde am Hinterende des Körpers und die Regeneration des Hinterdarmes.

Bei sehr zahlreichen Exemplaren von *Amphiglene* wurde eine Anzahl hinterer Körpersegmente, und zwar 10 bis 15, abgeschnitten und bei allen, mit Ausnahme von sehr wenigen, die zugrunde gingen, regenerierte sich der abgetragene Körperabschnitt. Eine viel größere Zahl von operierten Individuen ging zugrunde bei *Nerine*, und zwar deshalb, weil viele Exemplare, die operiert wurden, kleine Körperabschnitte, die aus zwei bis drei oder noch mehr Segmenten bestanden, noch während mehrerer Tage selbständig abwarfen; die Wunde blieb hier deshalb viel länger offen und es erschienen öfters Fäulnisprozesse, die zum Untergange der operierten Individuen führten. Die operierten Amphiglenen dagegen werfen niemals selbständig Körpersegmente ab, und der Verschluß der Wunde kommt hier schnell zustande. Die Amphiglenen stellen also überhaupt ein ausgezeichnetes Objekt für Regenerationsstudien dar. Die erwähnte große Widerstandsfähigkeit der Amphiglenen schreibe ich in großem Maße dem Umstande zu, daß die operierten Individuen sehr wenig sich bewegen; schon einige Stunden nach der Operation bilden sie sich ihre gewöhnliche Cuticularhülle und bleiben in derselben ganz ruhig liegen, an Ulvastückchen oder an die Wände des Gefäßes angeheftet, während bei den weniger sedentären Arten, wie z. B. bei der *Nerine*, infolge lebhafter Bewegungen und energischer Körperkontraktionen der definitive Wundverschluß erschwert wird.

Der Wundverschluß beginnt damit, daß, nachdem sich die Wundöffnung infolge einer Kontraktion der zirkulären Muskelfasern verengt, der durchschnittene Darm nach außen hinausragt, und der herausgetretene Teil desselben einer Umstülpung unterliegt, so daß die innere Fläche des Darmepithels nach außen gerichtet wird. Die

Ränder der umgestülpten Darmwand verbreiten sich in der Richtung gegen die Ränder der Körperwand, da aber die durch diese letztere begrenzte Öffnung, wie erwähnt, gleichzeitig sich verengt, bleibt nur ein sehr enger, kreisförmiger Schlitz zwischen der Darmwand und der Körperwand übrig.

Diese Reaktion des Organismus tritt sehr früh und rasch hervor, denn schon 3—6 Stunden nach der Operation ist die Leibeshöhle des durchschnittenen Wurmes auf diese Weise fast geschlossen und steht nur mittels des erwähnten, kreisförmigen Schlitzes mit der Außenwelt in Kommunikation. Der Schlitz selbst wird nun teilweise in den ersten Stunden des Reparationsprozesses dadurch geschlossen, daß ein Teil der durchschnittenen Muskelfasern und viele Leucocyten in demselben sich ansammeln und teilweise auch nach außen heraustreten, um hier eine Art Pfropf zu bilden. Zur Bildung dieses letzteren tragen auch Geschlechtselemente bei und zwar besonders aus den durchgeschnittenen Hoden; diese heraustretenden Elemente sammeln sich hier ohne Zweifel auf einem ganz passiven Weg, denn sie werden infolge des durch die Verengung der durchschnittenen Körperwand erfolgten Druckes nach außen etwas herausgepreßt. Dieses Heraustreten des Leibeshöhleninhalts durch den erwähnten Schlitz kann man sehr gut an ganz frischen und lebenden Objekten, und zwar einige Stunden nach der erfolgten Operation, beobachten.

Wenn man bei schwachen Vergrößerungen die operierten Individuen in Uhrschildchen mit Meerwasser betrachtet, sieht man, daß die durch den Schlitz herausgetretene Masse eine Art kreisförmigen Pfropfes zwischen dem durchschnittenen Darm und der Körperwand bildet.

In Fig. 1—3 sind drei horizontale Schnitte von dem Hinterteil eines *Amphiglene*-Körpers, aus derselben Serie, 6 Stunden nach der Operation dargestellt. Am Schnitt Fig. 1 sieht man die Öffnung des Darmes und die umgestülpte Darmwand (*En*) auf der freien Fläche mit Cilien bedeckt. Zwischen den verdünnten Rändern dieser umgestülpten Darmwandabteilung und denjenigen der Körperwand ist eine Öffnung (*s*) sichtbar, die teilweise durch Leucocyten, Geschlechtselemente und Muskelstückchen verschlossen ist.

In Fig. 2 ist von der Darmwand nur der umgestülpte Abschnitt zu sehen und zwar in Gestalt eines inmitten vertieften Schildchens. In Fig. 3 (Schnitt von einer mehr ventralen Partie desselben Wurmkörpers) hängt der geschlossene Darm mit dem Hautmuskelschlauch zusammen, wobei die Peritonealschicht des Darmes in diejenige der

Körperwand übergeht. Aus der Schnittserie geht hervor, daß der nach außen umgestülpte Darmabschnitt ein kreisrundes, mit Cilien dicht besetztes, in der Mitte mit der Analöffnung versehenes Schildchen bildet. An den Abbildungen Fig. 1—3 sieht man auch, daß die Körperwand an der Wundfläche stark zusammengezogen ist, wie erwähnt, infolge einer Kontraktion der zirkulären Muskelfasern.

Es ist bemerkenswert, daß sich anfangs dieses entodermale Schildchen vergrößert, indem es an den Rändern weiter wächst, so daß 1—3 Tage nach der Operation der weitgrößte Teil der hinteren Körperwand, also der primären Wundfläche, von diesem entodermalen, cilientragenden Epithel bedeckt ist, in welchem gewöhnlich zwei Abschnitte unterschieden werden können: ein zentraler, der aus höheren Zellen besteht, und ein peripherer, welcher durch das Weiterwachsen der Ränder des Schildchens entstanden und aus einem mehr abgeplatteten Epithel gebildet ist. Solche zwei Abschnitte sieht man in Fig. 4, wo der zentrale Abschnitt aus hohen, zylindrischen Epithelzellen, der periphere aus einem viel niedrigeren, zum Teil schon abgeplatteten Epithel besteht. An diesem letzteren werden die Cilien zuerst rückgebildet, während sie sich im zentralen Teile, besonders aber in der Umgebung der Analöffnung länger erhalten (vgl. die Fig. 4).

Die Grenze zwischen dem entodermalen und ectodermalen Abschnitte der auf diese Weise gebildeten, hinteren Körperwand ist dadurch leicht zu unterscheiden, daß der entodermale Teil eine viel intensivere Färbung zeigt, als derjenige, welcher vom Ectoderm stammt, wobei das Zellenplasma in dem ersteren mehr körnig ist, in dem letzteren dagegen heller und homogener erscheint.

Der ringförmige Schlitz zwischen beiden Teilen schließt sich allmählich, erstens dadurch, daß die entodermalen Ränder des erwähnten Schildchens, wie erwähnt, gegen die Peripherie wachsen, und zweitens infolge des Wachstums der Körperepithelränder in zentraler Richtung, wobei sich zuerst eine intermediäre Schicht von etwas abgeplatteten und zum Teil lose nebeneinander liegenden Epithelzellen (Ectoderm) bildet, welche sich an der Grenze zwischen dem neugebildeten entodermalen Abschnitt der Wundfläche und dem intakten Körperepithel einschiebt.

Bei *Nerine cirratulus* erfolgt das Zusammenwachsen des durchschnittenen Darmes mit dem Körperepithel dadurch, daß sich die Epithelzellen des Darmes am Wundrande sozusagen verschieben; sie platten sich ab, stellen sich mit den langen Achsen parallel der

langen Achse des Darmes ein, und schieben sich zum Teil aufeinander, so daß eine provisorische Verdickung am freien Darmrande sich bildet, welche mit den freien Rändern des Körperepithels (Hautepithels) innig zusammenwächst, wobei auch eine Anzahl von Peritonealzellen des Darmes am Wundrande sich ansammelt und zur Schließung des Schlitzes beiträgt. Ob diese Zellen definitiv hier bleiben, oder ob sie später durch die entodermalen Elemente des Darmepithels verdrängt werden, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen; es scheint mir aber die letzte Annahme wahrscheinlicher zu sein.

Was für eine Bedeutung — fragen wir — hat dieses entodermale, mit Cilien bedeckte Schildchen an der freien Oberfläche des hinteren Körperendes? Da eine solche Bildung stets entsteht, möchten wir in demselben eine gewisse physiologische Anpassung erblicken. Ich meine, daß für eine rasche Heilung der Wunde und überhaupt für das Gedeihen des Regenerates von Vorteil ist, daß die Wundfläche mit Cilien sich bedeckt, welche, indem sie sich lebhaft bewegen, einen Wasserstrom bedingen und, da unmittelbar unter die Wunddecke Blutgefäße herankommen, auch einen energischen Gasaustausch veranlassen. Es ist dies außerdem nützlich für die definitive Entfernung der obenerwähnten, aus dem Schlitze nach außen herausgetretenen Elemente, die zur provisorischen Verschließung des Schlitzes beigetragen haben und somit auch zur Vorbeugung allfallsiger Fäulnisprozesse am Wundrand.

Nach einiger Zeit stülpt sich das cilientragende Schildchen ein, so daß sich die Entodermdecke nicht mehr an der Oberfläche findet. Die Einstülpung erfolgt so, daß eine ringförmige Vertiefung an der Grenze zwischen dem entodermalen und ectodermalen Abschnitt der Wundfläche entsteht, wobei nicht nur ein Teil des Entoderms, sondern auch ein Teil des Ectoderms sich vertieft, während die mittlere Partie des entodermalen Schildchens, wo die primäre Analöffnung sich befindet, als ein kleiner Kegel nach außen hervorragt. Man erhält also an Querschnitten zwei Ringe, einen äußeren, der von außen vom Ectoderm, von innen vom Ectoderm (an den ganz hinteren Schnitten) oder vom bewimperten Entoderm (an den mehr vorderen Schnitten) begrenzt ist, und einen inneren, der sowohl von außen, wie auch von innen vom wimpertragenden Entoderm gebildet ist und der den erwähnten, quer durchschnittenen Kegel darstellt.

Es sei noch bemerkt, daß die oben erwähnte Einstülpung an der Dorsalseite tiefer ist, als ventral, so daß hier ein größerer Teil des Ectoderms miteingestülpt wird, während ventral ein viel kleinerer

Teil desselben sich vertieft, und in einigen Fällen sogar keiner Einstülpung unterliegt. Im allgemeinen ist deshalb die ringförmige Furche in der Richtung von oben (dorsal) nach unten (ventral) immer flacher. Infolge der obengenannten Einfaltung liegt jetzt die primäre Analöffnung etwas tiefer als anfangs, während die definitive, vom äußeren Ring, vom Ectoderm also begrenzte Analöffnung mehr oberflächlich liegt und einen größeren Durchmesser besitzt. In dem Maße als der Regenerationsprozeß fortschreitet, verschwindet der obenerwähnte, zentrale, entodermale Kegel samt der primären Analöffnung und es erfolgt eine Ausgleichung der Hinterdarmwand. Der, der definitiven Afteröffnung unmittelbar angeschlossene Hinterdarmabschnitt ist auf diese Weise ectodermaler Herkunft.

In dieser Hinsicht stehen meine Beobachtungen nicht mit denjenigen von E. SCHULTZ im Einklang, nach welchem die primäre, aus dem Zusammenwachsen des durchschnittenen Darmes mit dem Ectoderm hervorgegangene Analöffnung als eine definitive Afteröffnung gelten soll und somit die ganze, bis zum After reichende Rectumwand als entodermaler Herkunft angesehen werden muß. Ich vermute, daß möglicherweise SCHULTZ diese kleine, obengenannte, ectodermale Einstülpung übersehen hat, oder daß vielleicht bei den von diesem Forscher untersuchten Formen die Verhältnisse wirklich etwas anders sind, als bei der *Amphiglène* und *Nerine*.

Die oben beschriebenen Verhältnisse illustriert sehr deutlich die Fig. 7, welche einen Horizontalschnitt durch den Hinterteil einer sich regenerierenden *Amphiglène*, 9 Tage nach der Operation darstellt (der Schnitt ist ein wenig schief). Man sieht hier die Einfaltung des Ectoderms, und da der Schnitt, wie erwähnt, etwas schief ausgefallen ist, namentlich links näher der Dorsalseite, als rechts, ist diese Ectodermeinfaltung an der linken Seite etwas ansehnlicher als an der rechten. In der Mitte sieht man an diesem Präparat die zentrale, kegelförmige Hervorragung des Entoderms, an deren Spitze die primäre Analöffnung (A) sich befindet. Eine ähnliche Ectodermeinfaltung und zwar eine stärkere, dorsale Einfaltung des äußeren Blattes, ist auch in Fig. 8 dargestellt (ein dorsoventraler Schnitt aus dem 13. Regenerationstage, von *Amphiglène*).

Während die primäre Analöffnung ganz hinten und zwar etwas näher der Dorsalseite (vgl. Fig. 4 und 5) liegt, verändert sich ihre Lage in dem Maße, als sie in die definitive Analöffnung übergeht, welche an die Ventralseite zu liegen kommt, und zwar geschieht diese Translokation wenigstens teilweise infolgedessen, daß die

erwähnte ectodermale Einfaltung an der Dorsalseite stärker ist und daß das Ectoderm, indem es sich einfaltet, von hinten und von oben die Analöffnung, sozusagen, umgreift. Die Zellen des Ectoderms in diesem, die Afteröffnung von oben und von hinten umgreifenden Abschnitte der Körperwand wachsen hier sehr stark aus und bilden hohe, zylindrische, blasse, schleimige Elemente, die an den dorsoventralen Schnitten durch das Hinterende des Wurmes eine fächerförmige Anordnung zeigen und alle zusammen eine Art halbkugelförmige Epithelkappe bilden. Es entsteht somit ein sich allmählich stark differenzierender Analabschnitt (Analsegment) des Körpers. Solche Verhältnisse habe ich bei *Amphiglene* konstatiert, und zur Erläuterung derselben mögen die Abbildungen Fig. 8, 9 und 10 dienen.

In Fig. 8 (13. Entwicklungstag) sieht man, daß die Analöffnung gerade nach hinten führt; an der Dorsalseite derselben wird das Epithel höher und fängt eben an, eine buckelförmige Verdickung zu bilden, um in späteren Stadien den After von oben und von hinten zu umgreifen und somit den Übergang desselben an die Bauchfläche, wenigstens teilweise, zu bedingen.

In Fig. 10 (23. Regenerationstag) ist schon die Analöffnung nach unten (nach der Ventralseite) gerichtet und das Aftersegment ist schon ganz gut differenziert, indem es von sehr hohen, zylindrischen, radiär angeordneten Epithelzellen begrenzt ist. Die Schicht dieser sehr hohen Epithelzellen umgreift das Endstück des Darmes und die Afteröffnung, namentlich von oben und hinten. In Fig. 9, welche einen Sagittalschnitt von derselben Serie, aber von etwas lateraler Gegend darstellt, sieht man sehr deutlich die radiäre (fächerartige) Anordnung der sehr hohen, zylindrischen Epithelzellen des halbkugelförmigen Analsegments. Die genannten hohen Epithelzellen besitzen sehr helles Plasma, das oft reichlich vacuolisiert ist, und ihre ovalen Kerne, die meistens in der Mitte der Zellen, oft aber näher dem oberen oder dem unteren Ende derselben gelagert sind, liegen zum größten Teil der Wand der Zelle sehr dicht an.

Es ist sehr interessant, daß die Lage des Afters im Regenerate eine ganz andre bei *Nerine cirratulus* und bei *Amphiglene mediterranea* ist, was wieder mit einer etwas differenten Lage des Regenerationskegels selbst zusammenhängt. Denn während bei *Amphiglene* der Regenerationskegel näher der Dorsalseite des Körpers sich bildet, so daß die Dorsalfläche des Wurmkörpers und des Regenerates in einer Ebene liegt (vgl. die Fig. 9 und 10), entsteht dagegen dieser Kegel bei *Nerine* näher der Bauchfläche des Körpers,

so daß die ventrale Fläche des Wurmkörpers und des Regenerates fast in einer und derselben Ebene liegt, wie es aus der Fig. 11 ersichtlich ist, welche einen sagittalen Längsschnitt darstellt, oder aus der Fig. 13, wo der Regenerationskegel am hinteren Körperende von hinten gesehen dargestellt ist und wo er nahe der Bauchseite liegt, oder endlich aus der Fig. 14, wo er von der Seite zu sehen ist (an diesem Präparat wurde der Regenerationskegel infolge der Einwirkung der Fixierflüssigkeit etwas an die Ventralseite umgebogen; bei lebenden Tieren verläuft er gerade nach hinten). Infolge einer so differenten Lage des Regenerationskegels, ist auch die Lage des Afters bei beiden erwähnten Formen eine andre und zwar öffnet sich der After bei *Nerine* zuerst gerade nach hinten, später aber geht er mehr nach der Rückenseite über, indem eine ectodermale Falte, die aus sehr hohen, zylindrischen, schleimiges helles Plasma enthaltenden Epithelzellen besteht, die Analöffnung von hinten und von der Ventralseite (also anders als bei *Amphiglene*) umgreift, wie es aus der Fig. 11 oder 12 ersichtlich ist; an diesen beiden Sagittalschnitten ist die Afteröffnung nur sehr wenig zu sehen, sie stellt sich nur als eine seichte Grube dar, da die Schnitte aus einer lateralen Körperpartie stammen; an Schnitten derselben Serie, aus der Medianebene des Körpers sieht man ganz klar die dorsale Lage des Afters (13. Regenerationstag). In Fig. 12 sieht man auch, daß das Epithel des fast kugelförmigen Analsegments aus sehr hohen, schleimigen Zylinderzellen besteht, welche blasses Plasma und verhältnismäßig kleine, ovale Kerne enthalten, welche, wie im Epithel des Analsegments bei *Amphiglene*, den Wänden der Zellen dicht anliegen. Es sei noch bemerkt, daß bei *Nerine* an der Peripherie des kugelförmigen Analsegments sehr oft eine Schicht kleiner, meistens ovaler Kerne zu sehen ist, die stellenweise zu Gruppen im hellen Plasma angehäuft sind, wobei die Grenzen zwischen den Zellen unmerkbar sind, so daß hier eine Art Synectium zu sein scheint; erst unterhalb dieser Kernschicht liegt die erwähnte Schicht sehr hoher, zylindrischer, oft reich vacuolisierter, schleimiger, radiär angeordneter Epithelzellen. Die erwähnte Kernschicht ist in Fig. 12 dargestellt.

Die Gestalt und die verhältnismäßig ansehnliche Größe des kegelförmigen Analsegments im Vergleich zum ganzen Regenerationskegel bei *Nerine cirratulus* ist sehr deutlich aus den Fig. 13, 14, 15 zu ersehen. Es geht aus dem Vergleich dieser Abbildungen hervor, daß je jünger und kleiner der ganze Regenerationskegel ist — natürlich von dem Moment an, als das Analsegment schon differenziert

erscheint — desto bedeutendere Größe dieses letztere im Verhältnis zum ganzen Kegel zeigt. In Fig. 15 z. B., wo der Regenerationskegel aus sieben Segmenten besteht, ist das Analsegment sogar absolut größer als in Fig. 14, wo der Kegel schon aus etwa 13 Segmenten sich zusammensetzt. Das einmal gebildete Analsegment behält längere Zeit seine primitive Größe, während der übrig gebliebene Teil des Kegels weiter wächst, weshalb die Größenverhältnisse beider Teile in obenerwähnter, bestimmter Weise sich verändern.

III. Der Verschuß der Wunde am vorderen Körperende und die Bildung des Vorderdarmes.

Während die Afteröffnung von Anfang an offen bleibt, wahrscheinlich um dem allenfallsig im Darm sich befindenden Kot den freien Austritt zu ermöglichen, und nach den obenerwähnten Veränderungen mit Hilfe einer Ectodermeinstülpung dem definitiven After den Ursprung gibt, bleibt dagegen die Mundöffnung eine längere Zeit verschlossen, da, wie ich meine, die Aufnahme der Nahrung, mit welcher auch viele Mikroorganismen in den Mund gelangen, während der Heilung der Wunde nicht nützlich ist, vielmehr der Abschluß des Zutritts von fremden Körpern während der ersten Periode der Wundheilung und der Regeneration zum Gedeihen des Individuums beitragen möchte. Ich erblicke also in diesen Verhältnissen eine gewissermaßen nützliche Regulation für das Individuum.

Schon nach der ersten Stunde nach dem Abtragen des Kopfes samt drei bis fünf Körpersegmenten, bemerkt man eine energische Zusammenziehung der Wunde, welche auch hier durch die zirkulären (oder schiefen) Muskelfasern bedingt wird, und ein Hinausragen des durchschnittenen Darmes, welcher auch hier sich umstülpt, so daß die innere, cilientragende Oberfläche seiner Wand die Wunde von außen begrenzt. Sehr bald aber zieht sich die Wand des Darmes unmittelbar unter der Wunde sehr stark zusammen, verengt sich halsförmig, so daß hier das Lumen gänzlich verschwindet und der, der Außenfläche zugekehrte Teil der Darmwand eine Art stark gewölbten Schildes bildet, welcher in der Mitte mehrschichtig und dicker erscheint, gegen die Peripherie dagegen einschichtig und dünner ist. Die freie Oberfläche des Schildes ist mit Cilien bedeckt.

Auf diese Weise verschwindet hier gänzlich die äußere Öffnung des Darmes und ein Teil seines Lumens, namentlich der vorderste Abschnitt desselben. Der ganze Prozeß erfolgt sehr rasch, so daß

er schon in der fünften oder sechsten Stunde nach der Operation vollendet ist.

Zwischen den Rändern des Schildes und denjenigen der durchschnittenen Körperwand bleibt auch hier, wie wir auch am Hinterende gesehen haben, ein ringförmiger Schlitz frei, welcher verhältnismäßig rasch geschlossen wird, denn im zweiten oder dritten Regenerationstage ist er schon gänzlich verschwunden und die Wunde ist vollkommen geschlossen.

Zur Illustration der mitgeteilten Verhältnisse soll zuerst die Fig. 18 dienen, welche einen dorsoventralen (sagittalen) Längsschnitt durch das Vorderende einer *Amphiglene*, 6 Stunden nach der Operation, darstellt. Ich muß dabei ausdrücklich betonen, daß ich ganz vollständige, ununterbrochene Schnittserien von diesem Stadium besitze, und daß das Studium derselben mich überzeugt hat, daß hier noch nirgends eine Öffnung des Darmes vorhanden ist. Der Schnitt Fig. 18 stammt von der Mittelebene, wo der enge, solide Hals des geschlossenen Darmes hervortritt. Wir sehen hier folgendes: Das Entoderm bildet vorn einen nach außen stark gewölbten Schild (*Ent.S*), welcher in der Mitte aus zwei bis drei Zellschichten besteht, an der Peripherie dagegen aus einer einzigen Schicht zylindrischer Epithelzellen gebildet ist; die Kerne sind hier länglich oval, etwas zusammengedrückt. Während oberflächlich die Grenzen zwischen diesen Zellen ganz sichtbar sind, verschwinden sie teilweise in den tieferen Schichten des Schildes. Die äußere, freie Oberfläche dieses letzteren ist mit Wimpern bedeckt. Nach innen, d. h. gegen die Leibeshöhle des Körpers, ist der Schild konkav, und in der Mitte geht er halsförmig in den Darm über, dessen Lumen also, wie ununterbrochene Schnittserien uns überzeugen, vorn ganz blind verschlossen ist.

Zwischen den freien Rändern des Schildes und dem Epithel der Körperwand existiert ein zirkulärer Schlitz, der teilweise durch hier nach außen hervortretendes Blut und Blutkörperchen, Leucocyten und Teile der durchschnittenen Muskeln provisorisch verschlossen wird. Das Heraustreten dieser Elemente kann man auch hier, wie nach der Operation des Hinterendes, am lebenden Individuum unter dem Mikroskop beobachten, und zwar als eine weißliche, zähe Flüssigkeit, welche aus dem Schlitz hervorquillt, was natürlich das Eindringen von fremden Körpern in die Leibeshöhle teilweise verhindert, und zwar so lange, bis infolge des Zusammenwachsens

des Körperepithels mit dem Entodermschild die Wunde endlich vollkommen geschlossen wird.

Es ist sehr interessant, daß ähnliche Verhältnisse, welche ich bei der Regeneration des Kopfes bei *Amphiglene mediterranea* in allen von mir beobachteten Fällen gefunden habe, auch bei der Kopfgeneration der Enchyträiden auftreten, aber hier erscheinen sie nur ausnahmsweise. Ich habe nämlich bei Individuen von *Henlea leptodora*, die mehrerer vorderer Segmente (zehn bis zwölf) beraubt worden sind (vgl. Taf. VII, Fig. 2 meiner [25] diesbezüglichen Arbeit), in seltenen Fällen beobachtet, daß sich der durchschnittene Darm verschließt, noch ehe die Körperwand vorn geschlossen wird, und daß er vorn gegen die Peripherie in eine Art Epitheldecke (Epithelschild) übergeht, deren Ränder nach hinten sich umbiegen, wobei zwischen denselben und dem Rand der Körperwand längere Zeit ein kreisförmiger Schlitz offen bleibt, von zahlreichen heraustretenden Lymphzellen ausgefüllt. Wir finden also in diesen bei *Henlea* seltenen Verhältnissen eine sehr große Analogie mit denjenigen, welche bei *Amphiglene* konstant sind, oder wenigstens in allen von mir beobachteten Fällen zum Vorschein kamen.

24 Stunden nach der Operation ist schon die Wunde gänzlich verschlossen und der Entodermschild geht direkt in das Körperepithel über. Am dritten Regenerationstage, manchmal schon früher, stülpt sich nun dieser entodermale Schild ein, wobei infolge eines an der Wundfläche etwas ungleichmäßigen Wachstums des Ectoderms der sich einstülpende Teil an die Bauchseite des vorderen Körperendes übergeht.

Sehr lehrreich für die Illustration des Obengesagten ist die Fig. 19, welche ein Präparat aus einer ganzen Schnittserie von dem dritten Regenerationstage darstellt. An diesem sagittalen Schnitt aus dem vorderen Körperende sieht man den entodermalen bewimperten Schild schon tief eingestülpt und einerseits in das hohe Epithel der Bauchseite (*Ek*), andererseits (nach vorn) in das viel niedrigere, neugebildete Epithel des vorderen Körperendes direkt übergehen. Der alte Darm (*D*) ist mit seinem blinden Ende vorn gegen die erwähnte Einstülpung gerichtet und mit demselben durch einen noch soliden Zellenstrang verbunden, welcher aus dem halsförmig verengten Abschnitt des Darmes (vgl. Fig. 18) hervorgegangen ist. Man sieht hier, wie die zylindrischen Zellen am Grunde der Einstülpung ohne Grenze in den Strang übergehen, in welchem letzterem aber die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen nicht sichtbar und

zahlreiche Vacuolen vorhanden sind, was als eine Vorbereitung zur Bildung eines Lumens im genannten Strange und zur Verbindung der Höhle des eingestülpten Teiles mit dem Lumen des übrigen Darmabschnittes zu betrachten ist.

Wenn man nur die Fig. 19 allein betrachtet, kann es scheinen, daß in derselben Schnittserie an irgend welcher Stelle eine offene Verbindung zwischen den beiden erwähnten Darmabschnitten zu finden wäre. Ununterbrochene Serienschritte überzeugten mich aber, daß in diesem Stadium noch nirgends eine Kommunikation des Darmes mit der Außenwelt existiert. An Sagittalschnitten derselben Serie, nicht aus der Gegend der Medianebene (wie die Fig. 19), sondern aus mehr lateralen Partien kann man konstatieren, daß sowohl der eingestülpte Teil, wie auch der übrige Darmabschnitt blind enden und in gar keiner gegenseitigen Verbindung vermittelt irgend welchen soliden Zellenstranges (wie wir es am Präparat Fig. 19 gesehen haben) stehen.

Es ist interessant, daß der allgemeine Habitus des Epithels des eingestülpten Entodermabschnittes (des Schildes) und desjenigen des alten Darmes im betreffenden Stadium ein sehr differenter ist. Indem nämlich das Plasma in dem ersteren eine etwas mehr feinkörnige Beschaffenheit hat und intensiver sich färbt (z. B. mit Hämatoxylin), ist dasjenige in dem alten Darne viel heller, mehr homogen, und die Zellen sind hier höher als in dem eingestülpten Teil. Anfangs existiert eine solche Differenz nicht; sie entwickelt sich erst mit der Zeit, existiert eine längere oder kürzere Zeit und verschwindet dann mit der definitiven Ausbildung des regenerierten Darmes. Sie erscheint, meine ich, deshalb, weil der umgestülpte, der Außenwelt zugekehrte Abschnitt des Darmes und die Wand des alten, nicht umgestülpten Darmabschnittes ganz differenten äußeren Bedingungen unterliegen.

Eine ähnliche Differenz ist auch teilweise am hinteren Körperende zu beobachten, und zwar, wie in den entsprechenden Abbildungen dargestellt ist, zwischen den Zellen des umgestülpten Entodermschildchens und dem Epithel des übrigen (alten) Hinterdarmes, obwohl hier keine so distinkte Färbungsverschiedenheit stattfindet.

Am vierten Regenerationstage, und manchmal schon etwas früher, am Ende des dritten, existiert eine offene Kommunikation zwischen dem Vorderdarme und der Außenwelt, und es ist schon keine Differenz vorhanden in der Struktur der verschiedenen Teile des auf die obige Weise entstandenen Vorderdarmes, d. h. sowohl das Epithel

des aus der Einstülpung des Schildes entstandenen Vorderdarmabschnittes, wie auch dasjenige des aus dem soliden Verbindungsstrange entwickelten Abschnittes besitzt eine ganz ähnliche Struktur.

Aus dem Obengesagten könnte man schließen, daß der ganze degenerierte Vorderdarm samt der Mundbucht dem Entoderm seine Entstehung verdanke, und daß somit eine wichtige Verschiedenheit zwischen dem Regenerationsmodus des Vorderdarmes und des Hinterdarmes vorhanden wäre. Näheres Studium dieser etwas verwickelten Verhältnisse überzeugt uns aber, daß auch hier, bei der Regeneration des Vorderdarmes, eine Teilnahme des Ectoderms (des Hautepithels) an der Bildung der definitiven Mundöffnung und der Mundbucht stattfindet.

Es bildet sich nämlich eine kleine sekundäre Ectodermeinstülpung zwischen den beiden, früh hervortretenden, kiementragenden Kopflappen oder richtiger gesagt, die genannten Kopflappen umwachsen mit ihren basalen Teilen fast ringsum die primäre Mundöffnung und bedingen auf diese Weise die Verlängerung des Vorderdarmes und die Bildung einer definitiven, vom Ectoderm begrenzten Mundöffnung.

Die primäre Mundöffnung befindet sich anfangs ganz frei an der Bauchseite des vorderen Körperendes, welches zuerst abgerundet ist (Fig. 19). Am vierten, manchmal aber schon am dritten Regenerationstage erscheint eine Ausbuchtung der Körperwand um diese Öffnung, und zwar so, daß eine hufeisenförmige Verdickung am vorderen Körperende entsteht, welche die Mundöffnung von rückwärts und von den Seiten umgibt. Es bildet sich somit eine Vertiefung am Vorderende des Körpers, eine Art Nische, die von vorn und von der Ventralseite offen bleibt, an der Rückenseite und lateralwärts von den kiementragenden Kopflappen umgrenzt ist und zum Darm führt, der etwas kegelförmig in diese Vertiefung hineinragt. Es entsteht also eine Art Vorhof, eine Mundbucht, welche lateralwärts und rückwärts durch das Ectoderm der Kopflappen begrenzt ist, in denen die Gehirnganglien sich entwickeln. Diese Mundbucht ist, wie gesagt, ausschließlich vom Ectoderm ausgekleidet.

Die obigen Verhältnisse werden uns klar erscheinen, nachdem wir einige Querschnitte aus dem zehnten Regenerationstage betrachten. In Fig. 20 sind die beiden Kiementräger im Querschnitte ganz getrennt dargestellt. In Fig. 21, welche einen Schnitt derselben Serie, aber mehr nach hinten darstellt, sind sie schon verbunden. Noch weiter nach hinten (Fig. 22) ist der Kopflappen im Querschnitte

viel dicker und besteht aus zwei Hälften, welche vermittels eines engeren Abschnittes verbunden sind. In der Mitte sieht man das Gehirnganglion, welches aus zwei Hälften besteht, und mit dem Ectoderm einer tiefen Grube an der Ventralseite des Präparats noch innig verbunden ist; diese Grube verlängert sich weiter nach hinten in die Mundbucht, welche man an weiter nach hinten folgenden Präparaten schon stark entwickelt findet (Fig. 23). In Fig. 23, wo die Mundbucht eine sehr tiefe, ventral offene Grube darstellt, sieht man Teile der Schlundkommissuren, und in der Mitte der Grube eine kleine epitheliale Röhre (*D*) im Querschnitt; diese letztere ist die durchschnittene kegelförmige Hervorragung des entodermalen Abschnittes des Vorderdarmes in der Mundbuchtöhle, wie es uns noch die horizontalen Längsschnitte zeigen werden. Schon in Fig. 23 sieht man die ventralen Winkel der beiden Hälften des Kopflappens in kleine Spitzen ausgezogen und gegeneinander gerichtet; noch weiter nach hinten (Fig. 24*a*) stoßen sie fast zusammen, und in Fig. 24*b* sind sie schon vereinigt, so daß hier die Mundbucht von allen Seiten begrenzt ist und mit der dorsalen Wand derselben hängt sehr innig der entodermale Abschnitt des Vorderdarmes zusammen. Eine äußerst lehrreiche Ergänzung zur Erläuterung der oben beschriebenen Verhältnisse gibt uns die Fig. 25, welche einen Teil des Horizontalschnittes von einem Kopfregerate der *Amphiglene* darstellt, 9 Tage nach der Operation. Man sieht hier sehr klar, wie die Vorderdarmwand, welche aus einem bewimperten Epithel besteht, in einen Raum führt, welcher von den Kopflappen beiderseits begrenzt ist. Der bewimperte, aus Entoderm gebildete Abschnitt des Vorderdarmes ragt kegelförmig in diesen Raum hinein, wobei die bewimperte (entodermale) Epithelschicht unmittelbar in die ectodermale, epitheliale Auskleidung der Mundbucht übergeht, welche aus einer Lage hoher, zylindrischer Epithelzellen besteht. Diese letzteren unterscheiden sich von denjenigen entodermalen Ursprungs dadurch, daß sie wimperlos und an den basalen Enden sehr oft verdünnt und in Fortsätze ausgezogen sind, wie in andern Teilen des regenerierten Epithels der Körperwand.

In dem betreffenden Präparate sieht man also sehr klar den Übergang des Darmes in die Mundbucht und die Grenze zwischen dem entodermalen und ectodermalen Darmabschnitte.

Im weiteren Laufe der Entwicklung verschwindet infolge eines ungleichmäßigen Wachstums des Darmes der Kegel gänzlich, so daß der entodermale, primär gebildete Darmabschnitt direkt und

ohne jede Faltung in den sekundär gebildeten (ectodermalen), die Mundbucht bildenden, übergeht, ohne daß man irgendwelche Grenze zwischen beiden ziehen kann, ganz so wie bei normalen Individuen, welche gar nicht operiert worden sind. In Fig. 16 und 17 habe ich bei schwacher Vergrößerung zwei Querschnitte durch den Kopf eines normalen Individuum von *Amphiglène* dargestellt, um zu zeigen, daß die Mundbucht, welche vom Ectoderm der beiden kiementragenden Kopflappen ausgekleidet und (in Fig. 16) vorn an der ventralen Seite offen ist, unmittelbar (Fig. 17) in den eigentlichen Darm übergeht, ohne daß hier das vorderste Darmende in Form eines Kegels in das Lumen der Mundbucht hineinragt oder durch irgendwelche Faltungen von demselben abgegrenzt ist. In Fig. 17 sieht man an der Dorsal-seite des Darmes das Gehirnganglion, und oberhalb desselben (auch in Fig. 16) zwei Schichten von großen, kubischen, sehr dickwandigen und hellen Zellen, die bekanntlich auch ventralwärts sich verlängern und gleicherweise in die Kiemen selbst übergehen, wo diese Zellen stützende Achsen der Kiemenröhren bilden.

Bevor ich zur Regeneration anderer Organsysteme bei *Amphiglène* und *Nerine* übergehe, möchte ich noch einige Worte über die Regeneration des Darmkanals bei *Dasychone lucullana* mitteilen, welche ich in dieser Hinsicht etwas näher studiert habe, während ich die Reparation anderer Organe bei dieser Form, infolge des Mangels an mehr fortgeschrittenen Stadien (mit gut ausgesprochenem Regenerationskegel) nicht verfolgen konnte. Bei *Dasychone* stülpt sich, wie bei *Amphiglène* und *Nerine*, der durchschnittene Hinterdarm um und bildet gleicherweise am Hinterende ein entodermales, bewimpertes Schildchen, dessen Ränder mit dem Ectoderm sehr früh verwachsen. Das Schildchen stülpt sich dann ein, und zwar zusammen mit einem kleinen Streifen des Ectoderms, so daß der definitive After von ectodermalen Rändern gänzlich umgeben ist; der ectodermale Abschnitt des regenerierten Hinterdarmes ist hier jedoch in jedem Falle sehr klein; er bildet nur einen engen unbewimperten Ring in der nächsten Nachbarschaft des Afters; bei *Amphiglène* ist dieser Abschnitt verhältnismäßig viel ansehnlicher.

Was die Bildung des Vorderdarmes anbetrifft, so sind bei *Dasychone* die betreffenden Verhältnisse sehr ähnlich denjenigen, welche ich oben bei *Amphiglène* beschrieben habe. Das Wichtigste ist, daß auch hier eine Art Mundbucht entsteht, welche vom Ectoderm ausgekleidet ist, und daß dieselbe im innigen Zusammenhang mit der Ausbildung der kiementragenden Kopflappen sich entwickelt, wäh-

rend der Rest des Vorderdarmes entodermalen Ursprungs ist und zwar aus dem Epithel des alten Darmes sich entwickelt, indem der durchschnittene Darm nach außen hervorragt und sich in bekannter Weise umstülpt. Ich kann aber nicht mit Bestimmtheit sagen, ob bei *Dasychone* der sich regenerierende Vorderdarm längere Zeit geschlossen ist (wie bei *Amphiglene*), oder ob er, ähnlich wie der Hinterdarm, von Anfang an offen steht; das erstere scheint mir aber wahrscheinlicher zu sein. Es ist noch eine Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei *Amphiglene* hervorzuheben. Indem nämlich das entodermale Schildchen sich einstülpt und die ectodermale Mundbucht sich bildet, ragt der zentrale Abschnitt des eingestülpten Schildchens samt der primären Mundöffnung kegelförmig in die Höhle der Mundbucht hinein (vgl. die Fig. 25 bei *Amphiglene*), ähnlich wie bei der *Amphiglene*, aber mit dem Unterschied, daß das Ectoderm, welches die Mundbucht auskleidet, sich als eine Epithelschicht auf die freie Oberfläche dieses Kegels verlängert. Infolge solcher Verhältnisse stellt sich ein Horizontalschnitt durch die *Dasychone*, der der Kopf samt drei bis vier ersten Leibessegmenten abgeschnitten worden ist, am 12. Regenerationstage folgendermaßen dar. In Fig. 46 sieht man vorn eine Vertiefung, die Mundbucht, welche seitlich von den kiementragenden Kopflappen begrenzt ist; in der Mitte, am Grunde derselben, ragt eine kegelförmige Verlängerung des Darmes in das Lumen der Mundbucht hinein, mit einer sehr engen Öffnung am Ende versehen. Der Kegel ist von zwei Zellenschichten gebildet, einer inneren, die aus sehr hohen, zylindrischen Zellen besteht, und eine unmittelbare Verlängerung der entodermalen Darmwand ist und einer äußeren, ectodermalen, welche aus zwei, drei Lagen abgeplatteter Epithelzellen besteht und unmittelbar in das Ectoderm des Kopflappens übergeht. In noch späteren Stadien wird der Kegel flach und es entsteht eine unmittelbare Kommunikation zwischen der Mundbucht und dem eigentlichen Darm, wobei sich die Grenzen zwischen beiden Abschnitten verwischen.

IV. Allgemeines über die Darmregeneration.

Aus allen oben mitgeteilten Beobachtungen ist also folgender allgemeiner Schluß zu ziehen: Sowohl der durchschnittene Hinterdarm, als auch der Vorderdarm treten ein wenig aus der Wunde heraus, und indem sich der ausgetretene Teil der Darmwand umstülpt, so daß die bewimperte innere Fläche nach außen tritt, bildet sich am Hinterende bzw. am Vorderende des operierten Wurmes ein bewimpertes

Schildchen, zwischen welchem und dem freien Rand der Körperwand eine sehr kurze Zeit ein offener, ringförmiger Schlitz existiert, der sich anfangs durch die austretenden Leucocyten, Blutkörperchen, teilweise Geschlechtselemente (am Hinterende), Muskelzellen und deren Produkte provisorisch schließt, dann aber infolge der Verwachsung der Ränder des Schildchens mit denjenigen der Körperwand definitiv geschlossen wird. Der provisorische After, bzw. die provisorische Mundöffnung gehen nicht in die definitiven Öffnungen des Darmes über, denn es erfolgt eine Einstülpung des genannten Schildchens und eines Teiles des benachbarten Ectoderms (was am Vorderende mit der Bildung des kimentragenden Kopflappens zusammenhängt, und zwar bei *Amphiglene* und *Dasychone*), weshalb die definitive Darmöffnung (After bzw. Mundöffnung) und ein kleiner Teil des Hinterdarmes, bzw. des Vorderdarmes (Mundbucht) vom Ectoderm ausgekleidet werden.

Was die Art und Weise der Regeneration des Darmes bei andern Polychäten nach den Beobachtungen anderer Forscher anbetrifft, so sind unsre Kenntnisse in dieser Hinsicht außerordentlich knapp. Die Beschreibung, welche uns MICHEL gegeben hat, ist etwas unklar. Denn einerseits sagt er, daß »l'orifice intestinal, dû à la section reste organiquement ouvert et forme l'anus«, woraus man schließen möchte, daß das Ectoderm keine Rolle an der Bildung des neuen Darmes spiele, andererseits aber sagt er: »la participation de l'épithélium intestinal à la formation de la nouvelle paroi digestive me paraît douteuse et tout au moins très faible; le nouvel épithélium, ectoderme vers l'extérieur, entoderme vers l'intérieur, dérive de l'épiderme ancien«. Dann macht er noch folgende Bemerkung: »Mais il ne résulte pas de là, que cette paroi épithéliale, développée en revêtement du bourrelet annulaire, qui de plus en plus saillant, constitue le bourgeon, doit être considérée comme exclusivement ectodermique . . . car cette nouvelle paroi est à son début indifférente, pour se différencier ensuite en ectoderme d'un côté, en entoderme de l'autre.« MICHEL nimmt keine ectodermale Einstülpung an, es geht jedoch aus seiner höchst unklaren Beschreibung hervor, daß die »indifférente« Wand des sich regenerierenden Hinterdarmes sowohl Elemente entodermalen Ursprungs (d. h. vom Epithel des alten Darmes herrührend), wie auch solche ectodermalen Ursprungs enthält. Die Beobachtung MICHELs, daß sich die Öffnung des durchschnittenen Hinterdarmes nicht schließt, ist richtig, aber falsch scheint mir seine Annahme zu sein, daß diese Öffnung den definitiven After

bildet, denn in unsern Fällen sahen wir immer eine sekundäre, wie-wohl nicht tiefe Ectodermeinstülpung und eine Bildung des definitiven Afters. E. SCHULTZ (33) sah in einigen Fällen den durchschnittenen Darm sich zurückziehen, das Körperepithel sich über ihm schließen, die Darmwände miteinander verwachsen, und nach einigen Tagen den Darm wieder durchs Epithel durchbrechen, um mit dem Epithel des Körpers zu verwachsen. In andern Fällen aber sah er, daß sich der Darm nicht zurückzog, daß sich das Körperepithel nicht schloß, und daß die Darmwände direkt mit dem Körperepithel verlöteten. Der Mitteldarm endet direkt am Analrande, die Grenze zwischen ihm und dem Ectoderm bleibt scharf und deutlich, und es bildet sich dabei keine Spur eines ectodermalen Darmes d. h. eines wirklichen Enddarmes. »Der Enddarm« — sagt SCHULTZ — »wird folglich überhaupt nicht gebildet.«

Es ist merkwürdig, daß weder MICHEL noch SCHULTZ das Hervortreten eines Teiles des durchschnittenen Darmes aus der Wunde und eine Umstülpung desselben, und dann eine sekundäre Einstülpung des ectodermalen Schildchens samt einem kleinen Teile des Ectoderms beobachtet haben, obwohl ich diese Verhältnisse bei den von mir untersuchten Polychätenspecies in allen Fällen konstatiert habe. Es ist jedoch schwer zu sagen, ob hier eine gewisse Unvollkommenheit in den Beobachtungen der erwähnten Forscher vorliegt, oder ob wirklich solche große Differenzen bei verschiedenen Species obwalten; diese letztere Annahme ist aber wahrscheinlich, da, wie es die Untersuchungen von ABEL (1) und von mir (25) gezeigt haben, bei einer und derselben Species manchmal ziemlich große Differenzen in der Art und Weise der Darmregeneration vorhanden sein können, die jedoch definitiv zu einem und demselben Ziele führen. So kann sich z. B. bei *Tubifex rivulorum* und *Nais proboscidea* nach den Untersuchungen von ABEL auf folgende Weise der Enddarm regenerieren: 1) in den einen Fällen schließt sich zunächst der Darm, nähert sich dem Körperepithel, dann durchbricht er dasselbe, verlötet mit der Körperwand, worauf sich das Ectoderm nachträglich zur Bildung des Enddarmes einsenkt; 2) in andern Fällen erfolgt nach dem Verschuß des Darmes die Bildung eines Proktodäums durch Einstülpung; 3) noch in andern Fällen bleibt, ohne daß es zu einem Verschuß des Darmrohres kommt, infolge einer direkten Verlötung des hinteren Darmendes mit dem Körperepithel eine Öffnung bestehen, die ohne weiteres zur Afteröffnung wird; aber es ist für uns wichtig, daß ABEL auch in diesem letzten Falle eine geringe Einsenkung des

Körperepithels für sehr wahrscheinlich hält. Was die Regeneration des Vorderdarmes anbetrifft, so stehen die Beobachtungen ABELS am meisten mit denen von WAGNER bei *Lumbriculus* und mit den meinen bei den Polychäten und teilweise auch bei den Enchyträiden im Einklang. Nach WAGNER entsteht der vordere Teil des Darmtractus bei der Regeneration des *Lumbriculus* zum größten Teil aus Entoderm, aber der vorderste, sehr kurze Abschnitt (Mundhöhle) geht aus einer Einsenkung der Epidermis hervor, ist mithin ectodermal veranlagt. Meine (25) Untersuchungen über die Regeneration des Vorderdarmes bei den Enchyträiden haben nachgewiesen, daß dieser letztere teilweise auf Kosten des alten Darmes, also des Entoderms, teilweise aber auf Kosten des Hautepithels (Ectoderms) entsteht, wobei jedoch die verhältnismäßige Teilnahme dieser beiden Elemente sogar bei derselben Species verschiedenartig sein kann, was auf eine hohe individuelle Variabilität der Regenerationsprozesse hinweist. Was die Entstehung des Hinterdarmes bei den Enchyträiden anbetrifft, so habe ich gezeigt, daß auch hier das Ectoderm eine wichtige Rolle spielt, da der Darm mit dem Ectoderm durch eine solide Zellenanhäufung ectodermalen Ursprungs sich verbindet, welche dann hohl wird, worauf noch eine sekundäre, starke, ectodermale Einstülpung als Anlage des definitiven Afters und eines definitiven Hinterdarmes entsteht. Die Teilnahme des Ectoderms bei der Bildung des Afters und des Mundes, der vordersten Abteilung des Vorderdarmes (Mundbucht) und der hintersten Abteilung des Enddarmes ist auch bei der Regeneration verschiedener anderer Anneliden nachgewiesen worden, bei welchen jedoch immer die Hauptrolle in den Reparationsprozessen das Epithel des alten Darmes spielt. So zeigte z. B. Miß RANDOLPH, daß beim *Lumbriculus* das alte Entoderm des Hinterdarmes mit dem Ectoderm verschmilzt und so der Darm verschlossen wird; etwas später entsteht eine ectodermale Einstülpung (Proktodäum); nach P. HEPKE entsteht bei den Naiden der neue Darm als eine solide Entodermknospe, welche später ein Lumen bekommt und mit einer ectodermalen Einbuchtung konfluiert; nach K. HESCHELER schließt sich beim *Lumbricus* der durchschnittene Darm und nähert sich dem Ectoderm, wobei die Mundhöhle als Stomodäum entsteht; nach HAASE zieht sich bei *Tubifex* der durchschnittene Vorderdarm zurück, dann wächst er bis an das Körperepithel heran, es erfolgt die Berührung beider Schichten, ein Durchbruch und endlich eine ectodermale Stomodäumeinstülpung usw. Andre, wie z. B. M. v. BOCK (beim *Chaetogaster*), nehmen eine direkte Verwachsung

des durchschnittenen alten Darmes mit dem Ectoderm an, was mit den von SCHULTZ beschriebenen Verhältnissen übereinstimmt.

V. Die Regeneration des Gehirnganglions und der Schlundkommissuren.

Die Regeneration des Nervensystems ist bei den Anneliden im allgemeinen in vielen Hinsichten innig mit derjenigen des Muskelsystems verbunden. Ich habe schon früher in meiner Enchyträidenarbeit von 1901 das Zusammenhängen dieser beiden Prozesse konstatiert und einen Vergleich der Reparationsprozesse mit manchen embryonalen Erscheinungen und zwar mit der Neuromuskelanlage (im Sinne KLEINENBERGS) durchgeführt. Wir werden weiter unten bei der Besprechung der Regeneration des Bauchmarkes und der longitudinalen Muskulatur zu dieser Frage zurückkehren. Zuerst müssen wir aber die Reparation des Gehirns und der Schlundkommissur kennen lernen.

Am dritten Regenerationstage kann man bei den Exemplaren von *Amphiglene*, bei welchen die drei bis fünf vordersten Körpersegmente samt dem Kopf abgeschnitten worden sind, nach dem definitiven Verschuß der Wunde, ein Heraustreten von zahlreichen Zellen aus dem neugebildeten Ectoderm beobachten, welche oberhalb des Vorderdarmes eine lose Anhäufung bilden.

Ein Teil dieser Zellen bekommt bald ein mesenchymatisches Aussehen; die Elemente, welche teils spindelförmig, teils sternförmig und mit Ausläufern versehen sind, bilden eine Art reticulären Gewebes, indem sich die einzelnen Zellen hier und da mittels ihrer Ausläufer verbinden; andre Zellen bleiben ganz lose nebeneinander in der Leibeshöhle liegen. Alle diese Zellen, welche also ectodermalen Ursprungs sind und welchen etwas später auch mesodermale Elemente aus den alten Partien des Körpers sich gesellen (s. unten), bilden die Anlagen verschiedener neuer, mesodermaler Organe des Vorderkörpers, was unten näher nachgewiesen sein wird. Aber ein anderer Teil dieser, aus dem Ectoderm hervorgetretenen Zellen, die eine längere Zeit mit diesem letzteren innig zusammenhängen, bilden mehr kompakte paarige Anhäufungen, welche die Anlagen der Gehirnganglien und der Schlundkommissuren darstellen.

In Fig. 19, welche einen Sagittalschnitt aus dem dritten Regenerationstage (*Amphiglene*) darstellt, sieht man oberhalb der primitiven Mundöffnung das Ectoderm aus einer Schicht hoher, zylindrischer Zellen bestehen, welche sowohl hier, wie auch an andern Stellen

der Wundfläche ein charakteristisches Aussehen zeigen, und zwar sind sie gegen die Basis verschmälert und verlängern sich hier in dünne Fortsätze. Viele dieser Zellen sind tiefer, unter den übrigen gelagert und nur mittels dünner Ausläufer stecken sie zwischen mehr oberflächlich liegenden Zellen; andre liegen schon ganz frei unter dem Epithel, wobei verschiedenartige Übergänge von den noch mit dem Epithel zusammenhängenden zu denjenigen beobachtet werden können, welche in der Leibeshöhle als typische, spindelförmige oder verästelte Elemente, von mesenchymatischem Charakter, frei zerstreut sind.

Wir haben es hier also mit dem bekannten, keilförmigen Austritt von mesenchymatischen Zellen aus der Epithelschicht zu tun, wobei eine rege mitotische Teilung sowohl in den Zellen der Epithelschicht, wie auch in den schon ausgetretenen, unter dem Epithel liegenden Elementen hervortritt (vgl. die Fig. 26*a* aus einem mehr fortgeschrittenen Regenerationsstadium).

In einem etwas späteren Regenerationsstadium, namentlich am 4. oder manchmal schon Ende des 3. Tages, wenn die ersten Anlagen der Kopflappen (kiementragenden Lappen) zum Vorschein kommen, finden wir in der Höhle derselben ein stark entwickeltes, mesenchymatisches Gewebe (*Cg*), wie es in Fig. 26 (Horizontalschnitt) zu sehen ist. Dieses Gewebe besteht aus verästelten, größtenteils miteinander zusammenhängenden Zellen und bleibt im innigen Zusammenhange mit der Epidermis der Kopflappen, indem die Ausläufer der mehr peripherisch liegenden Zellen mit denjenigen der Ectodermzellen sich verbinden.

Während ein Teil der Zellen vom Ectoderm sich abtrennt und tiefer in die Leibeshöhle als Cölogewebe eindringt, bleibt ein anderer Teil inniger mit dem Ectoderm verbunden, welches seine Proliferationstätigkeit weiter behält und hauptsächlich an zwei paarigen Stellen seitlich von der, die beiden Kopflappen abgrenzenden Furche viele Zellen produziert, welche die Anlagen der Gehirnganglien bilden. In Fig. 26 sieht man diese Zellen in zwei bis drei Schichten liegen, wobei sehr viele Mitosen auf eine rege Zellteilung hinweisen. In Fig. 26*a* ist bei stärkerer Vergrößerung ein Teil des Ectoderms aus dieser Stelle dargestellt. Wir erblicken hier einige hohe Zylinderzellen, an der freien Fläche mit einer Cuticula bedeckt und mit großen ovalen Kernen versehen, welche viele Chromatinkörnchen enthalten, die eine peripherische Schicht des Kerns bilden, während in der Mitte des Kerns ein heller, chromatinfreier

Raum existiert, wo das Kernkörperchen liegt; an der Basis gehen diese Zellen in dünne Fortsätze über; eine dieser Zellen, von einem ganz ähnlichen Habitus, liegt schon tiefer unter den übrigen und erreicht nicht die Oberfläche. Die einfachen oder verästelten basalen Fortsätze dieser Zellen verbinden sich mit noch tiefer liegenden Zellen, und eine dieser letzteren ist in einer mitotischen Teilung begriffen.

Die Zellen der Gehirnganglienanlage sind zuerst verästelt, polygonal oder abgerundet, und indem sie diese Gestalt in den mehr peripheren, mit dem Ectoderm zusammenhängenden Abschnitten längere Zeit behalten, werden sehr viele von ihnen in den tieferen Partien der Anlage verlängert, spindelförmig und an beiden Polen in feine Fasern (Nervenfasern) ausgezogen.

In Fig. 25 (Horizontalschnitt durch das Kopfregenerat der *Amphiglene*, aus dem 9. Regenerationstage) sieht man von vorn der Mundbucht, an den inneren, medianen Seiten der Kopflappen die Anlagen der beiden Gehirnganglien (*G*), die noch mit dem Ectoderm zusammenhängen, und in der Richtung nach hinten und unten (wie der Vergleich der betreffenden Schnittserien uns lehrt) in Faserstränge übergehen, die die Anlagen der Schlundkommissuren (*S.r*) darstellen. In diesen letzteren sieht man nun eine große Anzahl von spindelförmigen, bipolaren Zellen, deren faserige Fortsätze zwischen den andern Nervenfasern verlaufen. Man findet dabei die verschiedenartigen Übergänge von den noch wenig veränderten, mit dem Ectoderm zusammenhängenden Zellen zu diesen spindelförmigen Nervenzellen. An den mehr dorsalen Schnitten derselben Serie, oberhalb der Mundbucht, wo die Kopflappen ein zusammenhängendes Ganze bilden, sind auch die beiden Anlagen der Oberschlundganglien miteinander verbunden (Fig. 27), obwohl sie ihren paarigen Bau deutlich behalten.

Es ist für unsre Frage sehr interessant, die Fig. 22, 23 und 24 näher zu betrachten. Sie stellen Querschnitte durch das Kopfregenerat der *Amphiglene* aus dem 10. Regenerationstage dar. In Fig. 22 sieht man schon in der Anlage der Oberschlundganglien eine sehr distinkte Differenzierung in eine Cortical- und Medullarsubstanz; dorsal und von beiden Seiten der ventralen Bucht hängen die Anlagen des Gehirns mit dem Ectoderm sehr innig zusammen. In den Fig. 23 und 24, welche Querschnitte derselben Serie immer mehr nach hinten darstellen, sieht man die beiderseitigen Oberschlundganglien in der Richtung nach der Ventralseite sich verlängern — Anlagen der Schlundkommissuren. Es läßt sich an diesen Präparaten

sehen, daß beim Fortwachsen der Kommissurenanlagen das Ectoderm immer weiter sich beteiligt. In Fig. 24 hängen die Kommissurenanlagen mit dem Ectoderm der Bauchseite zusammen, wo eine weitere Zellproliferation an betreffenden Stellen stattfindet, und wo die beiden Anlagen noch weit voneinander entfernt sind. An weiteren Querschnitten (noch mehr hinteren) sieht man sie allmählich in ein einheitliches Bauchmark zusammenfließen, und zwar immer unter der weiteren aktiven Teilnahme des Ectoderms, was auch an dorso-ventralen, longitudinalen (sagittalen) Schnitten beobachtet werden kann. Die Schlundkommissuren regenerieren sich also einerseits infolge des Wachstums der Gehirnganglienanlagen selbst, andererseits infolge des Hinzutretens von neuen ectodermalen Elementen an zwei paarigen Stellen der ventralen Kopfwand. Diese Teilnahme des Ectoderms an der Bildung der Schlundkommissuren erinnert uns sehr an die Verhältnisse, welche ich bei der Kopfregeneration der Enchyträiden (25) beschrieben habe.

VI. Die Regeneration des Bauchmarkes und der longitudinalen Muskulatur des Körpers (bei der Regeneration des hinteren Körperabschnittes).

Diese Prozesse, welche im allgemeinen in ähnlicher Weise bei *Amphiglene* und *Nerine* verlaufen, und nur in Einzelheiten sich bei beiden Formen unterscheiden, sind sehr interessant. Manche histologische Details in den betreffenden Fragen habe ich hauptsächlich bei *Nerine cirratulus* studiert, da bei dieser Form die histologischen Elemente überhaupt größer sind und die betreffenden Prozesse aus diesem Grunde viel klarer sich darstellen als bei der viel kleineren *Amphiglene*.

In Fig. 5 und 6 (sagittale Schnitte durch das Hinterende der operierten Amphiglenen, in der 24. Regenerationsstunde) sieht man noch keine Veränderungen in dem durchschnittenen Bauchmarke; das hintere Ende dieses letzteren liegt unmittelbar dem neugebildeten Ectoderm an, aber seitens dieses letzteren ist noch keine Spur irgend welcher Reaktion zu sehen. Dieselbe tritt sehr allmählich hervor. Gewöhnlich am 5. oder 6. Tage, manchmal aber etwas früher, kann man einen sehr innigen Zusammenhang zwischen dem Ectoderm und dem hinteren Bauchmarkende beobachten, was während des ganzen Regenerationsprozesses des Bauchmarkes stattfindet.

In Fig. 8 sieht man an einem dorsoventralen Längsschnitte durch das operierte Individuum von *Amphiglene*, am 13. Regenerationstage,

sehr klar diesen innigen Zusammenhang des Bauchmarkes mit dem neugebildeten Ectoderm. Und zwar unmittelbar unter der Stelle, wo die bewimperte ventrale Darmwand in das Ectoderm übergeht, erfolgt in diesem letzteren eine sehr rege Zellvermehrung, wobei die heraustretenden, oft in longitudinalen Reihen zusammenliegenden Zellen, oder richtiger Kerne (da die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen gewöhnlich schwer an dieser Stelle zu unterscheiden sind), in das Bauchmark eindringen. Ähnlich wie bei der Bildung des Gehirnganglions haben wir auch hier beobachtet, daß viele dieser Zellen sich spindelförmig bipolar verlängern, und daß die beiden Fortsätze derselben, als dünne Fasern, in die Fasersubstanz des Bauchmarkes hineindringen. Seitens des alten Bauchmarkes habe ich keine proliferatorische Tätigkeit beobachtet. Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, daß die alten Nervenfasern in den sich neubildenden Bauchmarkabschnitt hineinwachsen, wie ich es bei den Enchyträiden mittels der GOLGISchen Methode beweisen konnte; das alte Mark produziert jedenfalls keine neuen Zellen; alle stammen vom Ectoderm des Regenerates ab.

Wenn sich das früher erwähnte, halbkugelförmige Analsegment entwickelt, an dessen ventraler Seite (bei *Amphiglène*) der After sich öffnet, liegt die Hauptbildungsstelle des Bauchmarkes unmittelbar vor diesem letzteren, und zwar treten in dem Maße als der Regenerationskegel sich verlängert, in dieser Stelle immer neue Zellen aus dem Ectoderm heraus und verschieben sich nach vorn, indem sie das Längswachstum des Bauchmarks bedingen. Dem auf diese Weise in der Längsrichtung wachsenden Bauchmarke gesellen sich aber noch neue Zellengruppen, die an der Bauchseite des Regenerationskegels, und zwar in segmentaler Anordnung an der Grenze der benachbarten Segmente, den einzelnen Scheidewändeanlagen (Septa) entsprechend, aus dem Ectoderm heraustreten. Zuerst trennen sich die vordersten, intersegmentalen Zellenanhäufungen vom Ectoderm ab und unterliegen weiteren Differenzierungen, dann erfolgt in der Richtung nach hinten die Differenzierung der weiteren Anlagen, entsprechend der allgemeinen Differenzierungsrichtung des Regenerationskegels, der vorn am frühesten die definitive Größe erreicht, nach hinten hin aber, bis zum Analsegment, wo die jüngeren Abschnitte desselben sich befinden, eine längere Zeit verschmälert und undifferenziert bleibt.

Zur Erläuterung dieser Verhältnisse möge die Fig. 10 dienen, welche einen medianen, longitudinalen, dorsoventralen Schnitt durch

den Regenerationskegel einer *Amphiglene* 23 Tage nach der Operation darstellt. Der Kegel besteht aus fünf Segmenten, das anale mitgerechnet. Wir sehen nun, daß an der Grenze des letzten alten Körpersegments und des vordersten (ersten) regenerierten eine Zellanhäufung im Bauchmark selbst liegt; zwischen dem ersten und zweiten liegt eine solche zwar auch im Bauchmarke, aber schon tiefer und hängt mit dem Ectoderm zusammen; zwischen dem zweiten und dritten liegt sie noch mehr im Ectoderm, zwischen dem dritten und vierten ist sie noch weniger vom Ectoderm abgetrennt als vorn, und zwischen dem vierten und fünften oder Analsegment ist die ganze Ectodermis als Proliferationsstätte der Nerven-elemente zu betrachten, da sie aus abgerundeten Zellen besteht, welche in großer Anzahl in die Tiefe eindringen und das Wachstum des hinteren Bauchmarkendes bedingen, und zwar so lange, als der Regenerationskegel wächst. Lateral gehen die erwähnten segmentalen Zellanhäufungen in diejenigen über, welche zur Bildung der Muskulatur und in erster Linie derjenigen der Scheidewände bestimmt sind (vgl. die Fig. 9), worüber unten die Rede sein wird.

Sehr interessante Bilder finden wir an Querschnitten durch das sich regenerierende Bauchmark, da aber an solchen Präparaten der innige genetische Zusammenhang zwischen der Anlage dieses letzteren und eines Teiles der Muskulatur sehr deutlich zu sehen ist (Neuromuskelanlage), so werden wir die Bildung dieser beiden Organe gleichzeitig besprechen.

In Fig. 28 ist ein Querschnitt durch das Hinterende einer *Amphiglene* am 28. Regenerationstage dargestellt; der Schnitt war etwas schief, und zwar verlief er ein wenig von hinten und oben nach vorn und unten, so daß während dorsal die Wand des Analsegments mit ihren großen, charakteristischen, vacuolenreichen Ectodermzellen getroffen wurde, ventral die hinterste Partie des Bauchmarkes (*Bm*) durchschnitten ist; in der Mitte liegt der Hinterdarm (*D*). Dieser Querschnitt ist sehr interessant. Im Ectoderm der Bauchseite sieht man hier eine rege Zellproliferation, wobei in der Mitte die Anlage des Bauchmarkes, lateral dagegen diejenige der Muskulatur, und zwar der longitudinalen Muskulatur zu sehen ist (*L.M*). In der Bauchmarkanlage sehen wir zwei paarige, hellere Stellen, an der inneren, gegen die Leibeshöhle zugekehrten Fläche derselben — die Anlagen der Fasersubstanz. Sowohl an Präparaten dieser Schnittserie, aber weiter nach vorn, wo die Entwicklungsprozesse mehr fortgeschritten sind, wie auch an Präparaten von späteren Regene-

rationstagen, aber näher dem Hinterende des Regenerationskegels, verändert sich das Bild folgendermaßen (Fig. 29, 30).

In der Mittellinie treten in der Bauchmarkanlage (Fig. 29 und 30) sehr hohe zylinderförmige Zellen auf, welche einen mittleren Nervenzellenstrang bilden. Solche Zellen hat auch EUGEN SCHULTZ (33) beobachtet und abgebildet, indem er dieselben für Neurogliazellen hielt, aber keine Beweise anführte, daß diese Elemente wirklich keine Nervenzellen sind. Meiner Meinung nach sind es Nerven-elemente, die aber im Gegensatz zu andern eine längere Zeit hindurch bis zur Oberfläche reichen und erst in späteren Stadien sich mehr vertiefen. Diese Zellen, welche ich in der Zahl von acht bis zehn auf Querschnitten angetroffen habe, reichen mit ihren verbreiteten, basalen Enden bis zur Oberfläche; an entgegengesetzten, inneren Enden werden sie dünn und gehen hier meistens in faserförmige Fortsätze über, die sich zentralwärts verästeln, wobei gewöhnlich die feinen Verästelungen nach rechts oder nach links in die Faser-substanz des Bauchmarkes hineindringen und zur Bildung des Fasergeflechtes beitragen. Die Kerne dieser Zellen, die ziemlich groß, oval und körnig sind, liegen entweder nahe dem verbreiteten, peripheren Ende der Zelle, oder tiefer, an der Übergangsstelle des Zellenleibes in den faserförmigen Fortsatz. Obwohl ich die erwähnten Elemente für nervöse halte und die Entwicklung der echten, in späteren Stadien klar hervortretenden Neurogliazellen nicht näher untersuchen konnte, kann ich jedoch mit Sicherheit annehmen, daß diese letzteren samt den Nerven-elementen aus derselben Quelle, d. h. aus dem Ectoderm der Regenerationsknospe, hervorgehen, da sie allmählich in der schon differenzierten, aber teilweise noch mit Ectoderm zusammenhängenden Bauchmarkanlage hervortreten.

Es geht aus dem Obengesagten hervor, daß die Bauchmarkanlage zuerst, wenn der Regenerationskegel noch sehr klein ist, an einer Stelle, unmittelbar vor dem After, aus dem Ectoderm sich zu bilden beginnt, indem aber der genannte Kegel weiter wächst, bleibt die Anlage des Bauchmarkes noch eine längere Zeit mit dem Ectoderm der ventromedialen Seite des Kegels im genetischen Zusammenhange. Die Regeneration des Bauchmarkes geht also aus der medialen Region der ventralen Seite des ganzen Regenerationskegels vor sich, und nicht nur aus einer einzigen Stelle desselben, wie es z. B. HAASE (9) für *Tubifex rivulorum* angenommen hat. Meine diesbezüglichen Beobachtungen stehen in dieser Hinsicht mit denjenigen von E. SCHULTZ im Einklange.

Sehr interessant ist der innige Zusammenhang der Bauchmarkanlage mit derjenigen der longitudinalen Muskelmassen. Und zwar stellen sich die betreffenden Verhältnisse an Querschnittspräparaten folgendermaßen dar.

Beiderseits der obenerwähnten, mittleren, sehr hohen Zellengruppen sieht man in der Bauchmarkanlage Reihen von Kernen, die in Säulen mehr oder weniger senkrecht zur Oberfläche gelagert sind, wobei die Grenzen zwischen den Zellen schwer zu unterscheiden sind; an einigen Präparaten treten sie etwas klarer hervor, an andern sind sie fast gänzlich verwischt. Neben diesen mehr oder weniger regulär angeordneten mehr mittleren Kernreihen kann man jederseits je eine andre laterale Gruppe von Kernen unterscheiden, die jedoch mit den mittleren ganz innig zusammenhängen, und nur infolge einer etwas differenten Verlaufsrichtung der Reihen von den ersteren unterschieden werden können. Und zwar verlaufen die mehr medialen Kernreihen fast senkrecht zur ventralen Fläche des Regenerationskegels; sie sind nur ein wenig schief lateralwärts gerichtet. Die mehr peripheren (lateralen) dagegen stehen viel schief und sind mehr medianwärts gerichtet, so daß die mittleren und lateralen Gruppen von Kernreihen (Säulen) unter einem spitzen Winkel, der dorsalwärts offen ist, gegeneinander gerichtet sind. Die beschriebenen Verhältnisse sind aus der Fig. 30 (Querschnitte durch den Regenerationskegel der *Amphiglene* vom 30. Tage nach der Operation), besonders aber aus der rechten Hälfte der betreffenden Abbildung ganz klar ersichtlich.

Beide Gruppen von erwähnten Kernreihen umgrenzen — an den Querschnitten (Fig. 29 und 30) — je zwei hellere Felder, welche gegen die Leibeshöhle gerichtet sind; die mittleren, etwas helleren, beiderseits der medianen hohen Zellen gelegenen, sind die Anlagen der Fasersubstanz der Bauchmarkganglien, während die lateralen, etwas dunkleren und einige Kerne enthaltenden, den Muskelmassenangehörigen.

Die reguläre, in dorsoventrale (wiewohl etwas schiefe) Reihen angeordnete Lage der Kerne läßt uns annehmen, daß die oberflächlich liegenden Zellen wahrscheinlich als Mutterelemente funktionieren, und daß eine jede derselben die ganze entsprechende Reihe gebildet hat, so wie es auch z. B. bei der Entwicklung des Bauchmarkes bei vielen Arthropoden bekannt ist, wo die oberflächlich liegenden, ektodermalen, größeren Urnervenzellen ganze Reihen oder Säulchen von kleineren Zellen hervorbringen. Ich habe jedoch Mitosen sowohl in

der oberflächlichen Schicht, wie auch in tiefer liegenden Kernen der einzelnen Säulchen (vgl. z. B. Fig. 30) beobachtet, woraus ein Schluß sich ziehen läßt, daß, wenn auch die oberflächlichen Elemente als Mutterzellen funktionieren, die tiefer eindringenden Tochterzellen ihrerseits neue Elemente produzieren können.

Die oben erwähnte reguläre Anordnung der gesamten Elemente läßt sich nur eine verhältnismäßig kurze Zeit beobachten. In Fig. 29, welche einen Querschnitt durch eine *Amphiglène* aus dem 31. Regenerationstage darstellt, ist schon eine solche reguläre Anordnung der erwähnten Elemente weniger klar ausgedrückt.

Der wichtige Schluß, welchen wir aus den obigen Beobachtungen ziehen, ist nun derjenige, daß die Anlage des Bauchmarkes und eines Teiles der Muskulatur, und zwar, wie später näher bewiesen sein wird, der longitudinalen Körpermuskulatur, eine gemeinschaftliche ist, und daß beide Bildungen in einem engen Zusammenhange aus dem Ectoderm der ventralen Seite des Regenerationskegels entstehen.

In späteren Regenerationsstadien, z. B. am 35. Tage, trennen sich die erwähnten Muskelanlagen von der des Bauchmarkes und liegen frei rechts und links von diesem letzteren unter dem Ectoderm, wie bei einem ganz normalen, nicht operierten Individuum.

Bei *Amphiglène mediterranea*, bei welcher auch im definitiven Zustand die ventralen, longitudinalen Muskelmassen auf demselben Niveau wie das Bauchmark liegen, ist die gemeinschaftliche Anlage beider Bildungen leichter zu konstatieren, da sowohl das Bauchmark wie auch die lateral von ihm liegenden Muskelmassen eine längere Zeit miteinander innig zusammenhängen. Dagegen ist bei *Nerine cirratulus*, wo die erwähnten Muskelmassen viel tiefer liegen als das Bauchmark, welches hier überhaupt eine mehr peripherische, ectodermale Lage behält, und wo die Trennung beider Bildungen viel früher und verhältnismäßig schneller zustande kommt, ist dieser genetische Zusammenhang etwas schwieriger zu konstatieren. Denn hier sieht man, daß selbst die noch nicht gänzlich in Muskelfasern differenzierten, oben genannten Muskelanlagen viel tiefer als das Bauchmark in dem Regenerationskegel liegen, weshalb es leicht ist, einen Irrtum zu begehen und diese Muskelanlagen von einem Bildungsgewebe hervorbringen, welches von Anfang an tiefer unter der Bauchmarkanlage und überhaupt unter der Ectodermis liegt, so wie es z. B. SCHULTZ (33) darstellt, indem er diese Muskelanlagen vom Peritonäum ableitet, oder wie es z. B. IWANOW (15) in seiner Fig. 5 darstellt, und diese Anlagen auch vom »Cölomepithel« und in erster

Instanz von »Neoblasten« ableitet, d. h. von Zellen, welche von altem Mesoderm abstammen und sich nicht aus dem Ectoderm der Regenerationsknospe, und also in keiner Weise aus der mit dem Bauchmark gemeinschaftlichen Anlage entwickeln.

Wenn wir eine Querschnittserie von einem Regenerationskegel der *Nerine cirratulus* 28 Tage nach der Operation untersuchen, so erhalten wir in den vorderen Partien des Kegels, wo die gewebliche Differenzierung weiter fortgeschritten ist, solche Bilder wie in Fig. 41, wo unter dem Ectoderm, lateralwärts vom Bauchmark eine Muskelanlage (natürlich eine paarige) liegt, welche aus longitudinalen Fasern besteht und durch ihre tiefe Lage zur Annahme führen möchte, daß sie sich von einem unter dem Ectoderm liegenden Gewebe entwickelt. Wenn wir aber weiter nach hinten schreiten, und die Querschnitte derselben Serie näher dem Hinterende ansehen, so kommen wir durch ganz allmähliche Übergänge zu Bildern, wie in Fig. 42, wo die betreffenden Anlagen der Muskulatur noch in statu nascendi sind.

Die erwähnte Fig. 42 ist für unsre Frage außerordentlich wichtig und interessant. So wie wir es bei der *Amphiglene* (vgl. die Fig. 30) gefunden haben, sehen wir auch hier, bei *Nerine cirratulus*, eine ähnliche reguläre Zellenanordnung in der Neuromuskelanlage, und zwar eine reihenförmige, indem die Zellenreihen für das Bauchmark und für die Muskelanlage unter einem stumpfen Winkel gegeneinander gerichtet sind. Wir finden hier, daß in der Mittellinie die Bauchmarkanlage aus vier bis fünf hohen, am basalen Ende etwas verbreiterten Zellen besteht, welche wir auch an Querschnitten durch die Bauchmarkanlage der *Amphiglene* (Fig. 29 und 30) oben beschrieben und abgebildet haben; seitlich von diesen hohen Mittelzellen folgen reguläre Zellenreihen (wobei die Grenzen zwischen benachbarten Zellen größtenteils verwischt sind), und zwar unter einem spitzen Winkel zur Körperoberfläche. In den basalen Zellen dieser Reihen sieht man sehr oft Mitosen; diese basalen Zellen funktionieren wahrscheinlich als Mutterzellen für die Zellenreihen. In der tiefsten Partie des Bauchmarkes finden wir zwei paarige, hellere Felderanlagen der Fasersubstanz des Bauchmarkes. Nun sehen wir an der linken Seite der Abbildung (ganz dieselben Verhältnisse waren auch an der rechten Seite des Präparats sichtbar), seitlich von der äußersten Zellenreihe des Bauchmarkes andre ectodermale Zellenreihen, welche in entgegengesetzter Richtung verlaufen, aber nicht so regulär, wie diejenigen des Bauchmarkes. In diesen Reihen trifft man oft in basalen Zellen, d. h. am meisten peripherisch gelegenen, mitotische Teilungs-

figuren, während mehr in der Tiefe die Kerne größtenteils amitotisch sich vermehren. Man findet hier nämlich viele, länglich-ovale oder biskuitförmige Kerne mit je zwei Kernkörperchen oder mit je einem hantelförmigen, also im Teilungszustand sich befindenden Nucleolus. Diese Zellenreihen, welche, wie gesagt, Anlagen der longitudinalen Muskulatur sind, wachsen anfangs etwas schief in die Tiefe, gegen die Leibeshöhle, nachher aber verändern sie ihre Richtung und wachsen mehr nach innen gegen die Mittellinie des Körpers, wobei sehr oft an den Umbiegungsecken der Reihen die Kerne bogenförmig oder knieförmig gebogen erscheinen, wie es in der Fig. 42 links an einigen Stellen zu sehen ist.

Schon jetzt beginnt in der betreffenden Muskelanlage die Differenzierung der longitudinalen Muskelfasern und zwar in der Tiefe derselben, wie es aus der Fig. 42 ersichtlich ist. So entsteht die ventrolaterale longitudinale Körpermuskulatur. Ob die viel schwächer entwickelten mittleren, beiderseits des ventralen Septums unter dem Bauchmark verlaufenden, longitudinalen Muskelmassen aus derselben Quelle hervorgehen, wie die erwähnten ventrolateralen, das kann ich nicht mit aller Bestimmtheit sagen. Es scheint mir aber sehr wahrscheinlich, daß dieselben sich sehr früh aus der Anlage dieser letzteren differenzieren, obwohl sie bald ganz unabhängig werden. Man sieht die Anlage dieser medioventralen Muskeln beiderseits des ventralen Mesenteriums in Fig. 41, wo sie ganz unabhängig von den ventrolateralen Muskelanlagen sind und medial von denselben unter dem Bauchmark liegen.

Die longitudinale Körpermuskulatur bildet aber bekanntlich nicht bloß die ventrolateralen und ventromedialen Bände, sondern sie besteht noch aus den dorsolateralen bandförmigen Muskelmassen, welche als paarige stark entwickelte Muskelbündel dorsolateral verlaufen. Aus welcher Quelle entstehen nun bei der Regeneration der Polychäten die dorsolateralen longitudinalen Muskeln? Es kostete mir viel Mühe, diese Frage zu lösen, denn in verhältnismäßig frühen Stadien sah ich schon sowohl bei *Amphiglène* wie auch bei *Nerine* diese Muskelanlage ganz differenziert und in keinem Zusammenhang mit dem Ectoderm der Dorsalseite oder mit dem Peritonäum (Cölo-epithel) sich befindend. Näheres Studium überzeugte mich aber, daß die erste Quelle dieser Muskelanlagen in den hintersten Partien des Regenerationskegels unmittelbar vor dem Analsegment oder, richtiger gesagt, an der vorderen Grenze derselben hervortritt, wo die histologische Differenzierung der Organe am längsten ihren primitiven

Zustand behält. Hier sieht man den innigen genetischen Zusammenhang dieser Anlage mit derjenigen der ventrolateralen longitudinalen Muskeln.

In Fig. 28 (Querschnitt durch die hinterste Partie des Regenerationskegels einer *Amphiglene* im 23. Regenerationstage) sehen wir an der Ventralseite der Bauchmarkanlage (*Bm*), in innigem Zusammenhang mit derselben die erwähnte Anlage der ventrolateralen (*L.M*) Muskulatur und auf der linken Seite (der Schnitt war etwas schief) die Anlage (*D.L.M*) teils der dorso-longitudinalen Muskeln, teils auch einiger anderer Mesodermgebilde, die voneinander noch nicht abgetrennt sind und mit der ventrolateralen Muskelanlage zusammenhängen. Es ist interessant, daß schon in diesem so frühen Stadium, in welchem alle diese Anlagen im Ectoderm liegen, die dorsolaterale longitudinale Muskelanlage auf die dorsale Seite überzugehen beginnt, indem ein Teil derselben den Darm von der Seite und von oben umwächst. Noch interessanter sind die Querschnitte durch die hintere Partie des Regenerationskegels einer *Amphiglene* im 31. Regenerationstage, welche in Fig. 37 und 38 dargestellt sind. Besonders in Fig. 38 sieht man sehr schön, wie die neben dem Bauchmark (*Bm*) sich befindende und mit ihm zusammenhängende ventrolaterale Muskelanlage in eine ansehnliche Zellenanhäufung (*LM*) übergeht (die in Fig. 37, d. h. etwas weiter nach hinten noch inniger mit dem Ectoderm zusammenhängt), welche zwischen die Dorsalwand des Regenerationskegels und die Darmwand nach oben hineinwächst, um sich hier etwas später als eine freiliegende Zellenanhäufung abzutrennen.

Sehr lehrreich und überzeugend ist auch die Fig. 31, nämlich ein Querschnitt durch den Regenerationskegel einer *Nerine cirratulus*, 30 Tage nach der Operation (der Schnitt stammt aus der hinteren Partie des Kegels). Wir sehen hier lateralwärts von dem Bauchmarke die ectodermalen Anlagen der ventrolateralen Longitudinalmuskulatur so innig mit dem ersteren verbunden, daß sich im Ectoderm keine Grenze zwischen beiden ziehen läßt. Die Muskelanlagen ragen stark nach innen in die Leibeshöhle hinein, wobei von den lateralen Teilen derselben ansehnliche Zellenstreifen gegen die dorsale Seite des Körpers abgehen und den Darm seitwärts umgeben. In etwas späterem Entwicklungsstadium schnüren sich nun diese Zellenstreifen von ihren Bildungsstätten ab und stellen frei liegende, paarige, dorsale Zellenanhäufungen dar, welche die Anlagen der erwähnten dorsolateralen Longitudinalmuskulatur bilden, indem sie durch die inzwischen sich entwickelnden Borstenanlagen von den

Anlagen der ventralen Longitudinalmuskulatur abgegrenzt werden, wie es in Fig. 29 zu sehen ist, wo die dorsale Muskulaturanlage schon ganz frei liegt, während die ventrolaterale noch im Zusammenhang mit dem Ectoderm und mit dem Bauchmark ist.

Wir können also sagen, daß zuerst eine gemeinschaftliche Anlage der longitudinalen Körpermuskulatur bei der Regeneration entsteht, und indem die künftigen dorsalen Abschnitte sich früher abschnüren und an die Dorsalseite übergehen, bleiben die zukünftigen ventralen Abschnitte noch eine längere Zeit mit dem Ectoderm und mit der Bauchmarkanlage innig verbunden; ihre definitive Abtrennung und Differenzierung erfolgt etwas später.

VII. Die Regeneration der longitudinalen Muskulatur im Kopfregerate.

Indem ich weiter unten manche interessante histologische Differenzierungen in der longitudinalen Muskelanlage überhaupt beschreiben werde, wende ich mich jetzt zur Bildung der longitudinalen Körpermuskeln im Kopfregerate, da alles oben Beschriebene die Regeneration des hinteren Körperteils anbelangt. Ich fasse diese Tatschengruppe deshalb in einen besonderen Abschnitt, weil einige Autoren eine große Differenz in der Art und Weise der Regeneration der Mesodermgebilde im Kopf- und Schwanzregerate angenommen haben, z. B. IWANOW (15), was aber in unserm Falle gar nicht stattfindet. Nach IWANOW entsteht das Cölomepithel des Schwanzregerates bei *Lumbriculus variegatus* aus den, von den alten Körperteilen des Wurmes in das Regenerat einwandernden speziellen Zellen, sog. »Neoblasten«, wobei aus dem Epithel der Cölomsäcke verschiedenartig gestaltete Mesodermgebilde entstehen, unter denen die Längsmuskulatur der Leibeswand (und diejenige des Darmblutsinus) am charakteristischsten sind. In dem Kopfregerate dagegen dringen die mesodermalen Bildungselemente, nach diesem Autor, aus der alten Längsmuskulatur der Körperwand und aus dieser gemeinsamen Mesodermanlage entstehen in den Kopfsegmenten: die neue Längsmuskulatur und »augenscheinlich die Ringmuskulatur der Leibeswand, die Längsmuskulatur des Darmes und verschiedene bindegewebige Auskleidungen der Organe«, wobei im Kopfregerate, wie es auch RANDOLPH angibt, keine Neoblasten vorhanden sind (zufällig in das Kopfregerat gelangte Neoblasten — sagt IWANOW — nehmen an der Regeneration des Mesoderms keinen Anteil).

Einen solchen gewaltigen Unterschied in der Bildung der Längsmuskulatur der Körperwand im vorderen und hinteren Regenerate habe ich bei den Polychäten nicht beobachtet, und es scheint mir überhaupt die Annahme IWANOWS nicht genug bewiesen und theoretisch etwas unwahrscheinlich zu sein. SCHULTZ (33), der nur die Regeneration der hinteren Körperhälfte bei Polychäten studiert hat, nimmt an, daß das Cölomepithel (SCHULTZ nennt irrtümlicherweise das Cölomepithel einfach »Cölo«; das »Cölo« ist ja nur die Leibeshöhle, welche vom Cölomepithel begrenzt ist) aus immigrierenden Ectodermzellen sich bildet, und zwar beginnt diese Immigration immer ventral am hintersten, auswachsenden Körperende; die ersten Bildungen, die aus dem auswachsenden Cölomepithel entstehen, sind nun nach diesem Verfasser die Längsmuskeln. Er leitet also dieselben indirekt auch von dem Ectoderm der ventralen Wand der Regenerationsknospe, und direkt aus dem vorher aus dieser Quelle entstandenen Cölomepithel ab. Meine Beobachtungen, und zwar sowohl was das hintere Regenerat, wie auch das vordere anbelangt, stehen dagegen denjenigen MICHELS (21) am nächsten, da er die longitudinale sowohl wie die cirkuläre Muskulatur direkt aus den »Epidermiszellen« ableitet, indem er sagt: »Je dois rejeter toute conclusion qui exclurait la participation de l'ectoderme à la formation des muscles somatiques, notamment admettrait une origine uniquement somatopleurale même pour un système particulier de muscles, car les fibres musculaires, surtout transverses, sont en connexion avec les cellules épidermiques, et d'autre part les faisceaux musculaires dorsaux, même longitudinaux, bien distincts à l'origine des faisceaux ventraux, sont formés avant que cette paroi ne soit atteinte par les sacs coelomiques.« Diese letzten Worte von MICHEL sind für uns besonders wichtig, und ich kann die diesbezügliche Beobachtung dieses Autors, daß die longitudinalen Muskelanlagen dorsal erscheinen, noch bevor hier das Cölomepithel zum Vorschein kommt, vollkommen bestätigen, was sich natürlich mit den Beobachtungen von SCHULTZ nicht in Einklang bringen läßt. In meinen (24) Enchyträidenstudien habe ich auch den innigsten Zusammenhang in der Entwicklung der longitudinalen Muskeln der Körperwand und des Bauchmarkes und überhaupt den ectodermalen Ursprung dieser (wie auch aller andern) Muskeln nachgewiesen. Die Angaben anderer Autoren in der betreffenden Frage, z. B. von MALAQUIN (19), welcher alle somatischen Muskeln von der Somatopleura ableitet (bei der Regeneration von *Eusyllis*, *Syllis* und Stolonisation

von *Autolytus*), von RANDOLPH (30), welche sie von »Neoblasten« ableitet, und endlich von HEPKE (10) und andern Autoren werde ich hier nicht näher erörtern.

Im allgemeinen geht die Regeneration der longitudinalen Muskulatur des Leibes bei den von mir untersuchten Polychäten im Kopfregenerate auf eine ähnliche Weise vor sich, wie im Schwanzregenerate; die Unterschiede sind von einer mehr untergeordneten Natur.

Und zwar ist zuerst hervorzuheben, daß die Regeneration derselben in ganz analoger Richtung vor sich geht; im Hinterregenerate schreitet sie in der Richtung von hinten nach vorn, sie beginnt vor dem hintersten Segmente, d. h. vor dem Analsegmente und schreitet von hier nach vorn; im Kopfregenerate beginnt sie hinter dem zuerst sich anlegenden kiementragenden Segmente und schreitet in der Richtung nach hinten. Da aber die Anlage des Bauchmarkes, und zwar infolge der gegenseitigen Entfernung der Schlundkommisuren, aus zwei zuerst ziemlich weit entfernten, seitlich vom Darmsich befindenden Ectodermverdickungen den Anfang nimmt, sind auch die Anlagen der ventrolateralen Longitudinalmuskeln, welche sich jederseits in einem sehr innigen Zusammenhange mit den Bauchmarkanlagen entwickeln, verhältnismäßig weit voneinander entfernt. Jederseits finden wir also seitlich von der ectodermalen Epithelverdickung der ventralen Körperwand, die das Bauchmark liefert, eine Zellwucherung im Ectoderm, die zur Bildung der erwähnten Muskulaturanlage führt.

In Fig. 23 und 24 sehen wir im Querschnitte die weit voneinander entstehenden Schlundkommisuranlagen, die mit dem Ectoderm der Ventralwand des Körpers innig zusammenhängen. Wenn wir nun die Schnitte derselben Serie etwas weiter nach hinten verfolgen, finden wir, wie die Fig. 40 zeigt, die ventralen Bauchmarkanlagen noch mit dem Ectoderm verbunden, und zwar besteht hier das Ectoderm in der Mittellinie aus einer einzigen Zellschicht, während lateral dasselbe mehrschichtig erscheint und eine mehr oder weniger reguläre reihenförmige Zellenanordnung aufweist (analog den Verhältnissen im Hinterregenerate).

In der Tiefe dieser paarigen Anlagen sieht man schon jederseits ein helles Feld — die Anlage der Fasersubstanz des Bauchmarkes. Weiter nach hinten nähern sich die beiden Anlagen gegeneinander und bilden einheitliche, paarige Bauchmarkanlagen, wie wir es im Hinterregenerate gesehen haben. Nun sehen wir in Fig. 40, seitlich von jeder paarigen Bauchmarkanlage eine ansehnliche Ectoderm-

verdickung, die innig mit dem letzteren zusammenhängt und nach rückwärts ganz lateral Züge von Zellen liefert. In etwas späteren Stadien oder in demselben Stadium, aber in etwas weiter nach hinten reichender Gegend des Kopfregenerates findet man an der Stelle dieser lateral vom Bauchmarke sich befindenden, ectodermalen Zellenanhäufungen junge Anlagen von longitudinalen Muskelfasern.

Auf diese Weise entsteht die Anlage der ventrolateralen Longitudinalmuskulatur des Kopfregenerates. Was die Entstehung der dorsalen longitudinalen Muskeln dieses Regenerates anbelangt, so war ich nicht imstande dieselbe so genau zu studieren, wie im Hinterregenerate; es scheint mir aber sehr wahrscheinlich, daß dieselben auf ganz analoge Weise den Ursprung nehmen, zu welcher Annahme mich die Tatsache führt, daß auch hier die ventrale Muskelanlage Züge von Zellen liefert, die in der Richtung nach rückwärts wandern, wie es zum Teil schon in der Fig. 40 zu sehen ist. Ich war dagegen imstande, die Entwicklung der ventromedialen Longitudinalmuskulatur, welche im vorderen Körperabschnitte bei der *Amphiglene* viel stärker als hinten entwickelt ist, ziemlich genau zu studieren, und was am wichtigsten ist, ihren ectodermalen Ursprung zu konstatieren.

Wir haben gesehen, daß sich am vorderen Körperende bei der Regeneration des Kopfabschnittes eine tiefe Einsenkung bildet, welche vom Ectoderm ausgekleidet ist und als Mundbucht von uns bezeichnet worden ist, wobei dorsal vom Grunde dieser Einsenkung eine kegelförmige Verlängerung des Darmes mit einer Öffnung am Gipfel (der primitiven Mundöffnung) sich abhebt (vgl. die Fig. 23 und 24). An weiter nach hinten durch diese Körperpartie angefertigten Querschnitten können wir beobachten, daß der hufeisenförmige Raum der Mundbucht (vgl. die Fig. 24) immer enger wird, und endlich gelangen wir zum Grunde der Einsenkung, welcher vom Ectoderm (vgl. oben über die Entwicklung des Vorderdarmes) ausgekleidet ist. Nun können wir beobachten, daß ventral am Grunde der Einsenkung das Ectoderm sehr energisch Zellen proliferiert, welche sich zwischen dem Vorderdarme und dem Ectoderm der Ventralseite des Körpers anhäufen. Eine solche Anhäufung von Ectodermzellen sehen wir in Fig. 40, welche einen weiter nach hinten folgenden Querschnitt darstellt, als die Fig. 23 und 24. Eine ununterbrochene Schnittserie überzeugt uns ganz sicher, daß diese Zellenanhäufung vom Ectoderm der Ventralseite des Mundbuchtgrundes entsteht.

Wie die Fig. 40 lehrt, liegt diese Zellenanhäufung (*L.M.m*)

zwischen der Ventralseite des Darmes, dem Ectoderm und den seitlich sich befindenden Bauchmarkanlagen. Weiter nach hinten an demselben Präparate und in etwas älteren Regenerationskegeln an derselben entsprechenden Stelle sieht man die erwähnte Ectodermzellenanhäufung in zwei Hälften differenziert (dasselbe sieht man sogar schon in Fig. 40 zum Vorschein kommen) und die Zellen derselben geben der longitudinalen, medialen Muskulatur die beiderseits des Ventralmesenteriums sich hinzieht, den Ursprung. Ich füge nicht die betreffenden Abbildungen bei, da die Art und Weise der Differenzierung der Muskelanlagen in longitudinale Muskelfasern an allen Stellen in ähnlicher Weise vor sich geht, und ich werde dies unten näher beschreiben und durch Abbildungen aus der Entwicklungsgeschichte der ventralen Longitudinalmuskulatur illustrieren.

VIII. Ob die Longitudinalmuskulatur ausschließlich aus den ectodermalen Anlagen sich regeneriert?

Während wir oben eine Anzahl positiver Tatsachen angeführt haben, welche, wie ich meine, uns bewiesen haben, daß die Anlagen der Longitudinalmuskulatur des Leibes im innigen Zusammenhange mit der Bauchmarkanlage aus dem Ectoderm des Regenerationskegels sich entwickeln, müssen wir jetzt noch die Frage erörtern, ob dies die einzige Quelle der longitudinalen Körpermuskeln ist, oder ob dabei auch die alten, durchschnittenen Muskelfasern irgendwelche Rolle spielen?

Es ist außerordentlich schwer, diese Frage zu entscheiden, da an der Kontaktstelle der alten Muskelfasern mit den jungen Bildungselementen ein solches Gewirr von zelligen Elementen vorhanden ist, daß es sehr schwer ist, hinsichtlich der Frage, ob seitens der alten Muskulatur irgendwelche neue Bildungszellen den neuen Muskelanlagen sich zugesellen, ins klare zu kommen. Ich habe jedoch Gründe anzunehmen, daß spärliche Zellen wirklich von den alten Muskeln sich abtrennen und sich der ectodermalen Anlage zugesellen, was ich besonders im Kopfregerate zu beobachten imstande war. Diese Zellen nehmen, sozusagen, eine vermittelnde Rolle in der Verbindung beider Bildungen auf sich. Ich habe nämlich beobachtet, daß sich von den alten Muskelfasern einzelne Zellen, jedenfalls aber in spärlicher Anzahl abtrennen, und zwar so, daß sich der Kern mit einem Teile des Sarkoplasmas von der kontraktilen Substanz abschnürt. Solche Zellen rücken gegen die ectodermale Anlage, um sich den Elementen dieser letzteren zuzugesellen.

Sehr lehrreich für unsre Frage ist die Fig. 47, welche bei einer stärkeren Vergrößerung einen kleinen Teil der ventralen Körperwand im Sagittalschnitte an der Grenze zwischen dem sich regenerierenden Kopfe und dem Rumpfe von einer *Amphiglene*, 10 Tage nach der Operation darstellt, wobei der Schnitt lateral von der Medianebene, in der Gegend der rechten ventrolateralen Gruppe der Longitudinalmuskeln geführt worden ist. Es ist eine kritische, sehr wichtige Stelle, da wir hier den Kontakt der alten Muskulatur mit den aus dem Ectoderm massenhaft hervortretenden muskelbildenden Zellen vor uns haben. Unter den alten Muskelfasern, wo keine Proliferation der Ectodermzellen stattfindet, ist das Ectoderm einschichtig, indem es aus sehr hohen zylindrischen Zellen besteht, mehr nach vorn dagegen ist es mehrschichtig, wobei viele Mitosen auf eine sehr energische Zellvermehrung hinweisen. Die massenhaft aus dem Ectoderm auswandernden Zellen rücken gegen die alten Muskeln, indem hier und da zapfenartige protoplasmatische Gebilde mit mehreren darin eingelagerten Kernen zu sehen sind, mit den spitzen Enden gegen die Muskeln gerichtet; es sind dies Anlagen für neue Muskelfasern, deren histologische Differenzierung unten näher besprochen werden wird. Der innige genetische Zusammenhang dieser Gebilde mit der Ectodermzellenanhäufung ist aus dem Präparate ganz ersichtlich. Nun aber sieht man auch, daß seitens der alten Muskelfasern hier und da charakteristische, birnenförmige, in einen langen, dünnen Fortsatz übergehende Zellen frei werden (über die Entstehung solcher birnenförmiger Zellen bei der Bildung der Muskelfasern wird unten die Rede sein) und in spindelförmige Elemente sich verwandeln, welche sehr ähnlich den jungen Muskelfasern sind. In der betreffenden Abbildung sieht man z. B. im Zusammenhange mit einer, am meisten oben liegenden Muskelfaser, eine solche schon fast ganz freie birnförmige Zelle, und neben ihr, mehr nach vorn, zwei spindelförmige Zellen, die sehr wahrscheinlich durch Längswachstum der birnförmigen Zellen entstanden sind, denn sie besitzen sonst einen ganz ähnlichen Habitus, und die Kerne der einen und der andern Zellenart sind sich sowohl der Größe wie auch dem Bau nach vollkommen ähnlich. Es geht also aus den obigen Beobachtungen hervor, daß bei der Bildung der neuen Muskelfasern in sehr großem Maße Zellen von den ectodermalen Bildungsstätten sich abtrennen und gegen die alten Muskeln rücken, daß von diesen letzteren aber gleichzeitig eine kleine Anzahl von Zellen an der Kontaktstelle frei wird und diese, indem sie sich spindelförmig verlängern, zwischen

die ectodermalen Bildungszellen hineindringen, und somit zur Regeneration der Muskulatur samt diesen letzteren beitragen. Ich habe diesen Prozeß nur im Kopfregerate genauer studiert; im Schwanzregerate habe ich dagegen in dieser Hinsicht so zweideutige Präparate bekommen, daß hier die Teilnahme der alten Muskulatur an den betreffenden Regenerationsprozessen mir unsicher geblieben ist, obwohl ich vermute, daß auch hier das alte Muskelgewebe eine gewisse aktive regeneratorsche Rolle sehr wahrscheinlich spielt.

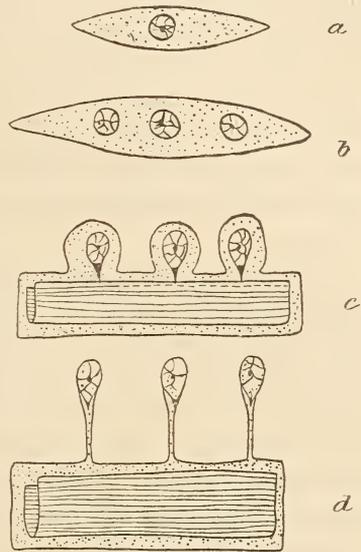
IX. Die histologische Differenzierung der Muskelfasern bei ihrer Regeneration.

Nachdem eine größere Anzahl von Zellen in der ventrolateralen Anlage für die longitudinale Muskulatur sich angehäuft hat, beginnen dieselben in folgender Weise sich zu verändern. Die Zellen nehmen eine anfangs nur schwach spindelförmige Gestalt an und dann verlängern sie sich ansehnlich in longitudinaler Richtung, indem sie gleichzeitig seitlich komprimiert werden, so daß sie bandförmige Elemente bilden. In diesen Elementen treffen wir nun mehrere, reihenförmig angeordnete Kerne im Plasma, die durch die Vermehrung des primitiven Kerns entstanden sind, wobei mitotische und amitotische Kernteilungen stattfinden (diese letzteren habe ich besonders bei der Bildung anderer Muskeln z. B. der der Scheidewände sehr oft angetroffen, worüber noch unten näher die Rede sein wird). Solche, mehrere Kerne einschließende bandförmige Elemente können aber auch, meine ich, auf anderm Wege zur Entwicklung gelangen und zwar infolge der Verschmelzung einer Anzahl von spindelförmig verlängerten Zellen, die in einer Reihe hintereinander sich einstellen; solche reihenförmige Anordnung von Spindelzellen habe ich öfters beobachtet, woraus ich schließen möchte, daß dieselben zusammenfließen können. Sei es wie es sei, es entstehen nun endlich bandförmige, seitlich komprimierte Elemente, in deren Plasma mehrere Kerne in größerer oder geringerer Entfernung voneinander eingeschlossen sind; neben solchen mehrkernigen, bandförmigen Elementen findet man auch andre, in welchen nur ein Kern vorhanden ist.

In allen solchen bandförmigen Zellen, sowohl in den mehrkernigen, wie auch in den einkernigen, können wir nun folgende Veränderungen beobachten. Die Zelle plattet sich noch ansehnlicher in lateraler Richtung ab, ihr Plasma wird hell und durchsichtig, und die ovalen Kerne, anstatt wie vorher in der Mitte zu liegen, nähern

sich dem dorsalen Rand der Zelle. Wenn wir die betreffenden Zellen an einem Querschnitt durch die Muskellage untersuchen, und zwar wenn der Schnitt den Kern getroffen hat, haben wir solche Bilder vor uns wie in Fig. 32 B, wo die obere Zelle seitlich abgeplattet, unten (ventral) etwas schmaler, oben (dorsal) etwas verbreitert ist und hier fast ganz peripherisch den ovalen Kern enthält. Der Kern hat in der Mitte ein kleines Kernkörperchen und viele Chromatinkörnchen.

Der ovale Kern unterliegt nun bald einer sehr interessanten Veränderung; er nimmt eine mehr birnförmige Gestalt an, indem der breitere Pol nach oben (dorsal), der verengte nach unten gegen das Plasma gerichtet wird, wobei sich eine Anzahl von Chromatinkörnchen an dem verengten Pol ansammelt und verdichtet, einen keilförmigen, intensiv sich färbenden Fortsatz an diesem Pol bildend. An Präparaten, welche mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, und an welchen die Chromatin-substanz eine sehr intensive Tinktion zeigt, treten die genannten, tiefschwarzen, keilförmigen Kernfortsätze sehr schön hervor. Während dieser Veränderungen im Kern plattet sich der Zellenleib noch weiter ab und wird höher, so daß auf Querschnitten die ganze Zelle stark in dorsoventraler Richtung sich verlängert, aber das Längswachstum der Zelle betrifft nur den unteren, rein plasmatischen Abschnitt der bandförmigen Zelle, während der obere (dorsale) oder, richtiger gesagt, der gegen die Leibeshöhle gerichtete, die Kerne enthaltende Abschnitt nicht in die Länge wächst. Auf diese Weise sieht die von der Seite beobachtete, bandförmige Zelle, wenn sie nur einen Kern enthält, so aus, wie es das Schema Fig. 1 a zeigt, während in den mehrkernigen, bandförmigen Zellen das Bild sich folgendermaßen darstellt: unten (in der Richtung der Körperwand) verläuft eine bandförmige (seitlich abgeplattete) protoplasmatische Abteilung, und dorsal (in der Richtung gegen die Leibeshöhle) sind



Textfig. 1 a—d.

Schema, welches die Bildung der longitudinalen (ventralen) Muskelfasern illustriert, wobei die muskelbildenden Zellen von der Seite gesehen sind.

mit derselben birnförmige, mit den erwähnten chromatischen Fortsätzen versehene und von einer spärlichen Plasmaschicht umgebene Kerne verbunden, wie es die Fig. 1 *c*, *d* darstellt. In der unteren, bandförmigen Abteilung erscheint nun sehr bald die kontraktile Substanz in Gestalt von zwei Platten, die unten ineinander übergehen, oben aber offen sind und welche aus parallel verlaufenden Fibrillen bestehen, wobei die keilförmigen Fortsätze der Kerne, bevor sich diese letzteren weiter entfernen (*d*), zwischen diese kontraktile Platten hineindringen, wie es das Schema Fig. 1 *c* zeigt.

In Fig. 33, welche einen Teil eines longitudinalen, dorsoventralen Schnittes durch den Regenerationskegel einer *Nerine cirratulus*, 23 Tage nach der Operation darstellt, sieht man unter dem Ectoderm und der Schicht der zirkulären Muskelfasern eine Reihe von Kernen, die birnförmig sind und in die erwähnten Chromatinfortsätze sich verlängern; dieselben sind von Plasma umgeben, welches in der Richtung gegen die Leibeswand in eine zusammenhängende, bandförmige Schicht übergeht, in der schon kontraktile Muskelsubstanz differenziert ist. Diese Bildung entspricht unserm Schema *c*.

Viel instruktiver sind die in Fig. 32 dargestellten, querdurchschnittenen Elemente, da an denselben sehr gut die Art und Weise der Differenzierung der kontraktilen Substanz in den bandförmigen Zellen zum Vorschein kommt. Wir sehen hier nämlich an manchen Zellen, daß der keilförmige Chromatinfortsatz des polständigen Kernes sehr tief in das Plasma hineindringt, und daß in diesem letzteren peripherisch die kontraktile Substanz hervortritt, welche aus zwei Lamellen besteht, die den Fortsatz hufeisenförmig umgeben. Die Lamellen sind am Kernpol offen, an dem entgegengesetzten Pol dagegen gehen sie ineinander über; zwischen den beiden Lamellen dringt vom Kernpol helles Sarkoplasma hinein, in welchem der genannte Fortsatz steckt.

Diese Verhältnisse sind interessant vom allgemein-biologischen Standpunkt, da sie einen Beweis liefern für den Einfluß des Kernes auf die chemischen Veränderungen des Plasmas. Denn das Vorhandensein eines speziellen, keilförmigen Kernfortsatzes, der tief in denjenigen Abschnitt des Plasmas eindringt, welcher an der Peripherie die kontraktile Substanz liefert, läßt uns annehmen, daß der Kern einen gewissen Reiz auf das umgebende Plasma ausübt und die Umbildung desselben in die kontraktile Substanz zum Teil wenigstens bedingt.

Die Muskelsubstanz erscheint also in Gestalt eines Bandes, das aus zwei parallel verlaufenden Lamellen besteht, welche distal mit ihren Rändern zusammenhängen, zentral dagegen frei sind. Wir haben es also, mit einem Worte, mit einer nicht ganz geschlossenen Röhrenmuskelfaser zu tun; dieselbe ist seitlich abgeplattet und längs einer Seite (zentral) mit einem Schlitz versehen, vermittels welchen das zentrale Plasma mit dem außerhalb der kontraktilen Substanz sich befindenden und die Kerne enthaltenden Plasma kommuniziert. Wir können solche Muskelfasern anstatt »röhrenförmige« — »rinnenförmige« nennen. Wenn man in Querschnitten die Kerne trifft, so sieht man, wie zwischen die beiden Lamellen der rinnenförmigen Faser die keilförmigen Kernfortsätze eindringen, wenn aber der Querschnitt zwischen den benachbarten Kernen ausgefallen ist, so sieht man die Rinnenfaser in Gestalt einer seitlich stark zusammengedrückten, hufeisenförmigen Figur mit einem engen Streifen von Sarkoplasma im Zentrum, aber ohne Verbindung mit einem kernhaltigen Abschnitt des Muskelements. In Fig. 32 sieht man nämlich verschiedenartig getroffene Muskelemente in Querschnitten, welche das oben Gesagte illustrieren.

Im weiteren Verlaufe des Differenzierungsprozesses der rinnenförmigen Muskelfasern kann man folgende, sehr interessante Momente unterscheiden. Erstens verdickt sich die Schicht der kontraktilen Substanz, weshalb das zentrale Sarkoplasma einen immer dünneren Streifen bildet, wobei an manchen Fasern die beiden Lamellen fast gänzlich zusammenstoßen, so daß an Querschnitten nur bei starken Vergrößerungen die Grenze zwischen denselben in Gestalt eines hellen, äußerst dünnen Streifchens zu sehen ist. Zweitens wachsen die beiden Lamellen nicht nur in der Länge, sondern auch in proximo-distaler Richtung (dorsoventral), so daß sie eine immer größere Breite erreichen. Man vergleiche z. B. die Breite der beiden Lamellen (im Querschnitt) in Fig. 32 bei *B* und bei *A*, wo dieselbe dreimal so groß ist, als in manchen Zellen in *B*.

Drittens in dem Maße, als die Lamellen in die Länge und in die Breite wachsen, wachsen auch in proximodistaler (dorsoventraler) Richtung diejenigen plasmatischen Teile der jungen Muskelbandfasern, die die Kerne enthalten und am zentralen (proximalen) Rande dieser letzteren sich befinden, so daß endlich mit dem zentralen Sarkoplasma der rinnenförmigen Faser, an derjenigen (zentral gerichteten) Seite, wo die Rinne offen ist, nur äußerst dünne, fadenförmige Plasma-streifchen zusammenhängen, welche in die die birnförmigen Kerne

enthaltenden Abschnitte des Zellenleibes direkt übergehen. Die die Kerne umgebende Plasmaschicht ist so dünn, daß an vielen Präparaten, an Querschnitten durch die Muskelbandfaser, welche den Kern getroffen haben, folgendes Bild sich darstellt: hufeisenförmige, stark abgeplattete, aus zwei Hälften bestehende, oben offene, kontraktile Faser; in der Mitte, zwischen beiden Hälften ein enges Streifchen von hellem Sarkoplasma, welches nach oben (zentral) in einen dünnen, langen plasmatischen Faden übergeht, mit welchem am Ende ein birnförmiger Kern zusammenhängt (vgl. die Fig. 32 A). Da diese plasmatischen Fäden in etwas ungleichen Richtungen (obwohl sie im allgemeinen dorsoventral gerichtet sind) verlaufen und oft einen etwas geschlängelten Verlauf aufweisen, so bekommt man deshalb an Schnitten nur selten solche schöne und lehrreiche Bilder, wie diejenigen in Fig. 32 A; sehr oft bekommt man dagegen Bilder, aus welchen der Zusammenhang der kernhaltigen Zellenabschnitte mit der Bandfaser nicht ersichtlich ist und es scheint, als ob die fadenförmigen Verlängerungen der Zellen mit birnförmigem Kern frei zwischen den eigentlichen Muskelbandfasern endigen, wie in Fig. 32 C.

In dem Maße, als diese fadenförmigen Protoplasmafortsätze sich verlängern, unterliegen die keilförmigen Chromatinfortsätze der Kerne, welche so stark entwickelt waren, einer allmählichen Reduktion, so daß sie endlich wieder so klein und unansehnlich werden, wie im ersten Stadium der Entwicklung der Muskelzellen, wobei sie aber ihre birnförmige Gestalt und am unteren, verengten (distalen) Ende gewöhnlich eine kleine chromatische Verdickung behalten.

Endlich erfolgt in den beiden Lamellen der Muskelfaser eine Differenzierung der bis jetzt homogenen Substanz in Fibrillen und in eine interfibrilläre Substanz, und zwar gleichzeitig in der ganzen Länge der Muskelfaser. An Querschnitten beobachtet man, daß die bisher homogene Rindensubstanz des distalen Zellenabschnittes, d. h. die Substanz der beiden Lamellen in hellere und dunklere, sehr feine Streifchen zerfällt, was bei sehr starken Vergrößerungen an Präparaten, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt worden sind, sehr klar hervortritt (was in Fig. 32 A zu sehen ist). Diese Streifchen sind nun der Ausdruck des Vorhandenseins einer Schicht von Fibrillen in jeder Lamelle, die durch interfibrilläres Plasma abgegrenzt sind; die Fibrillen erscheinen hier also in Gestalt von feinen, abgeplatteten Bildungen, die in Querschnitten eben als Streifchen hervortreten. Die Querschnitte zeigen uns nun weiter, daß die Fibrillen wenigstens teilweise radiär angeordnet sind, aber die radiäre Anordnung

derselben im Verhältnis zum zentralen Sarkoplasma ist hier, infolge einer größeren Breite (in dorsoventraler Richtung) der Lamellen, einer größeren Dünne derselben und einer viel spärlicheren Entwicklung des zentralen Sarkoplasmas im Vergleiche zu denselben Bildungen in den longitudinalen Muskeln vieler anderer Anneliden, z. B. der Enchyträiden, unvergleichlich schwieriger zu konstatieren, als in den Muskeln dieser letzteren, welche ich z. B. in Fig. 25 meiner Enchyträidenarbeit (I. Teil) dargestellt habe.

Meine Beobachtungen über die Entwicklung der sich regenerierenden, longitudinalen Bandmuskelfasern bei *Nerine* und *Amphiglene* stellen also eine fast vollkommene Bestätigung meiner früheren Untersuchungen über die Regeneration der longitudinalen Muskelfasern bei den Enchyträiden dar und zeigen gleichzeitig, daß hier und dort derselbe allgemeine Plan in ihrer histologischen Differenzierung vorhanden ist, in welcher Hinsicht meine Beobachtungen auch mit den schönen Untersuchungen von HESSE (12) im Einklang stehen. Und zwar war ich in der Lage, die Beobachtungen von HESSE zu bestätigen, daß bei *Friedericia* sowohl in der inneren, wie auch in der äußeren Lage der longitudinalen Muskelfasern der Leibeshöhle die Rindensubstanz an den zentralen Rändern der Muskelbänder offen ist, und daß hier das Sarkoplasma der Fasern mit dem Plasma großer, kernhaltiger Zellen zusammenhängt. Sowohl bei den Enchyträiden wie auch bei den von mir untersuchten Polychäten sind also die Muskelfasern nicht röhrenförmige, sondern halbröhrenförmige oder rinnenförmige Bildungen. Bei den Enchyträiden habe ich zwar niemals gesehen, daß die zentralen kernhaltigen Zellenabschnitte der Muskelfasern mittels äußerst dünner plasmatischer Fäden mit den distalen, die kontraktile Substanz enthaltenden Abschnitten zusammenhängen, aber in beiden Fällen findet eine Differenzierung in die beiden Abschnitte (die zentralen mit den Kernen und die distalen mit Muskelsubstanz) statt. Bei den Enchyträiden habe ich keine keilförmigen Chromatinfortsätze der Kerne beobachtet, die bei den von mir beschriebenen Polychäten so schön hervortreten. Aber es ist interessant, daß auch bei der Regeneration der Muskeln bei den Enchyträiden die erste Differenzierung der kontraktilen Substanz in der unmittelbaren Nähe der Kerne beginnt und von da an gegen den distalen Abschnitt der muskelbildenden Zellen fortschreitet. Wir sehen also, daß auch hier, obwohl die genannten keilförmigen Kernfortsätze fehlen, ein gewisser Reiz seitens des Kernes angenommen werden muß, der vielleicht die Differenzierung der kontraktilen Substanz

wenigstens teilweise bedingt. Auch darin stehen meine früheren Untersuchungen bei den Enchyträiden und diejenigen von HESSE mit den hier angeführten Tatsachen im Einklang, daß die Fibrillen in der corticalen Substanz der Muskelfasern radiär angeordnet sind, und an Querschnitten eine radiäre Streifung dieser Rindensubstanz bedingen (vgl. die Fig. 18, 23, 25 meiner Enchyträiden-Arbeit, I. Teil, 1901). In die histologischen Details im Baue der longitudinalen Muskelfasern bei den Anneliden im allgemeinen können wir an dieser Stelle nicht eingehen, da dies nicht unmittelbar mit unserm Thema zusammenhängt (vgl. die betreffenden Arbeiten von CERFONTAINE [5], ROHDE [32], BOCK [3] usw.).

Wir müssen hier noch hinzufügen, daß wir die obigen Tatsachen, welche die Regeneration der Longitudinalmuskulatur der Leibeswand betreffen, sowohl bei *Nerine*, wie auch bei *Amphiglene* beobachtet haben, aber dieselben treten unvergleichlich klarer bei *Nerine cirratulus*, als bei der andern von uns untersuchten Art hervor, und zwar infolgedessen, daß bei der ersteren Art die histologischen Elemente überhaupt viel größer sind. Wir haben oben speziell die Verhältnisse beschrieben, welche in der ventrolateralen longitudinalen Leibesmuskulatur hervortreten, wir müssen aber hinzufügen, daß wir ganz dieselben Verhältnisse auch in der dorsalen Longitudinalmuskulatur der Leibeswand beobachtet haben.

X. Die Regeneration der zirkulären Muskulatur der Leibeswand.

Was die Neubildung von zirkulären oder speziell bei *Nerine* mehr schief verlaufenden Muskelfasern der Leibeswand und der Muskulatur der Scheidewände (Septa) anbelangt, so kann ich zunächst im allgemeinen mitteilen, daß auch dieselben ectodermalen Ursprungs sind, obwohl sie nicht in solchem innigen Zusammenhange mit der Bauchmarkanlage stehen, wie die longitudinale Muskulatur der Körperwand.

Was nun zuerst die Regeneration der zirkulären Muskelfasern anbelangt, so kann ich auch in dieser Hinsicht meine früheren diesbezüglichen Beobachtungen bei den Enchyträiden im allgemeinen bestätigen, und zwar: diese Muskeln entstehen in situ aus Ectoderm, aber im Gegensatze zu den longitudinalen und dorsoventralen Muskeln (Septalmuskeln) entstehen sie nicht aus Zellen, die aus dem Ectoderm heraustreten und in die Leibeshöhle einwandern, sondern im Ectoderm selbst, in der tiefen Schicht desselben.

Auf einen gewissen Unterschied zwischen der Art und Weise

der Regeneration der longitudinalen und zirkulären Muskulatur der Anneliden hat schon HEPKE (l. c.) hingewiesen. Während er nämlich (bei den Naiden) die longitudinalen Muskeln der Körperwand samt denjenigen der Dissepimente und Borstensäcke von einer ursprünglich gemeinschaftlichen Anlage ableitet, und zwar von paarigen Mesodermplatten, welche ihrerseits ectodermalen Ursprungs sind, so stellt er diesen Bildungen die zirkuläre Muskulatur gegenüber, als eine solche, die direkt aus dem Ectoderm sich entwickelt, und zwar aus speziellen, aus dem Ectoderm heraustretenden und der inneren Oberfläche desselben sehr dicht sich anlegenden Zellen. Wir werden nun unten sehen, daß bei den von uns untersuchten Polychäten die zirkuläre Muskulatur gleicherweise einen speziellen, nur ihr eigentümlichen Entwicklungsgang bei der Regeneration aufweist, und daß derselbe der Entwicklungsweise der longitudinalen Leibesmuskulatur gewissermaßen gegenübergestellt werden kann. Bei den Polychäten nimmt die zirkuläre Muskulatur ihren Anfang nicht aus einzelnen, aus dem Ectoderm heraustretenden Zellen, sondern sie entsteht in situ aus dem Ectoderm selbst, und zwar aus der tiefen Schicht desselben. Interessant ist die Äußerung MICHELS (21), der schon einen sehr innigen Zusammenhang der zirkulären Muskulatur mit der Epidermis der Regenerationsknospe anerkannt hat. Er sagt nämlich: »Les fibres musculaires, surtout transverses, sont en connexion avec les cellules épidermiques. . . Les muscles circulaires étant voisins de l'épiderme, leur dérivation ectodermique est plus manifeste.« Obwohl er diesen innigen Zusammenhang anerkannte und die Abstammung der betreffenden Muskeln vom Ectoderm vermutete, hat er jedoch keine entsprechenden tatsächlichen Beweise angeführt. IWANOW (15), der in seiner Arbeit so viel Platz der Regenerationsfrage der Muskulatur beim *Lumbriculus* geopfert hat, hat die Frage über den Ursprung der Ringmuskulatur der Leibeswand nicht gelöst. Er sagt nur, daß die ersten Ringmuskelemente bereits in noch sehr jungen Regenerationsknospen erscheinen, und daß sie wahrscheinlich aus der Wand des Cölomsackes entstehen; zu dieser letzteren Meinung führten ihn aber keine direkten Beobachtungen, sondern Erwägungen von mehr theoretischer Natur. Er meint nämlich, daß, obwohl nach einigen Autoren, die die Embryonalentwicklung der Polychäten (z. B. E. MEYER) und des *Lumbriculus* (BERGH, VEJDOVSKÝ) untersucht haben, die Ringmuskulatur aus dem Ectoderm entsteht und genetisch unabhängig von Mesodermstreifen ist, dies in keiner Weise der Möglichkeit einer Auffassung entgegentrete,

wonach bei *Lumbriculus* und vielen andern Limicolen, welche Seitenlinien besitzen, die Ringmuskulatur auf Kosten des somatischen Blattes der Cölomsäcke entstehen könnte, indem sich die Ringmuskeln dieser Würmer ihrem Bau nach scharf von den gleichen Muskeln der Polychäten und Lumbriciden (welche der Seitenlinien entbehren) unterscheiden, und sogar mehr an die Muskelzellen der Längsmuskulatur erinnern. Bei den Enchyträiden, die jedoch auch Seitenlinien besitzen, und bei denen in der normalen Embryonalentwicklung die zirkulären Muskelfasern wahrscheinlich als Produkte der Seitenlinienzellen sich entwickeln, werden dieselben bei der Regeneration, nach meinen Untersuchungen, zum größten Teil von Ectodermzellen gebildet, und zwar besitzen die allerersten zirkulären Muskelfasern einen solchen Ursprung, und nur in ganz späten Stadien verdankt eine Anzahl von solchen Muskelfasern den Seitenlinienzellen ihre Entstehung.

Sei es wie es sei, es entsprechen also die Regenerationsverhältnisse der zirkulären Muskelfasern bei den Polychäten den embryonalen Verhältnissen (E. MEYER).

Was die Art und Weise der Regeneration der zirkulären Muskulatur bei den von mir untersuchten Polychäten anbelangt, so muß ich zuerst die Aufmerksamkeit des Lesers darauf lenken, daß das neugebildete Hautepithel des Regenerationskegels in eine oberflächliche und tiefere Schicht differenziert ist, was ich besonders bei *Nerine cirratulus* klar beobachten konnte.

In den hohen zylindrischen Epithelzellen des Regenerationskegels der *Nerine* liegen die Kerne überhaupt in verschiedenen Höhen, weshalb die Epidermis auf Schnitten mehrschichtig zu sein scheint. Man kann sich aber leicht überzeugen, daß die hohen Zylinderzellen eine einzige Schicht bilden, und daß alle Zellen derselben die Cuticula erreichen, obwohl ihre Kerne auf verschiedenem Niveau liegen und die Zellen selbst verschiedene Höhe erreichen. Aber unterhalb dieser Schicht sieht man kubische Zellen mit Kernen, deren lange Achsen größtenteils parallel der Körperwand sich einstellen, während diejenigen der äußeren Schicht senkrecht zur Oberfläche der Körperwand gerichtet sind. Diesen Gegensatz in der Lage der Kerne sehen wir z. B. in Fig. 32. Sonst unterscheiden sich die Kerne dieser tieferen Schicht durchaus nicht von denjenigen der äußeren Schicht; sie sind oval, enthalten ein oder zwei Kernkörperchen und viele Chromatinkörnchen, welche hauptsächlich an der Peripherie in größerer Anzahl dicht angehäuft sind. Die Grenzen zwischen den

einzelnen Zellen dieser tieferen Schicht sind nur eine sehr kurze Zeit unterscheidbar, bald werden sie mehr oder weniger verwischt, und jedenfalls treten sie niemals so klar hervor, als zwischen den Zellen der äußeren, aus hohen Elementen bestehenden Epidermisschicht.

Aus der Tatsache aber, daß die Grenzen zwischen den tieferen Ectodermzellen des Regenerationskegels in einem gewissen Stadium nicht bemerkbar sind, und daß an Oberflächenpräparaten eine ziemlich reguläre, reihenartige (quer zur Längsachse des Kegels) Anordnung dieser Zellen zu beobachten ist, schließe ich, daß diese Zellen in der queren Richtung reihenartig zusammenfließen. In solchen aus einer Anzahl von Zellen entstandenen Elementen differenziert sich nun im Plasma die kontraktile Substanz, wie es z. B. in Fig. 32 dargestellt ist, wo in der tiefen Schicht des Ectoderms zirkuläre Muskelfibrillen (die genannte Figur stellt einen Teil eines Querschnittes durch den Regenerationskegel der *Nerine* dar) klar hervortreten.

An Längsschnitten erscheinen diese Fibrillen als Pünktchen, welche in der tiefen Plasmaschicht unter der Schicht der hohen Epidermiszellen hervortreten und bei der Anwendung von Hämatoxylin-Eosin sich kupferrötlich, bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin violett oder schwärzlich tingieren (vgl. die Fig. 33 und 34).

Ich muß noch eine interessante Tatsache mitteilen. Und zwar, außer dieser, auf die obige Weise entstehenden, allgemeinen, zirkulären Muskelfaserschicht, tritt noch in einem jeden Segmente des Regenerationskegels der *Nerine* ein mehr oberflächlicher Streifen von zirkulären Muskelfasern hervor, wie mir scheint aber nur ausschließlich an der Dorsalseite des Kegels. An der ventralen Seite dieses letzteren habe ich vergebens diese zweite Schicht von zirkulärer Muskulatur gesucht.

In Fig. 12 (sagittaler Schnitt durch den Regenerationskegel von *Nerine cirratulus*, 23 Tage nach der Operation) sehen wir in den zwei vordersten, d. i. am meisten differenzierten Segmenten des Regenerationskegels, und zwar an der dorsalen Seite desselben je eine Gruppe von zirkulären Muskelfasern, welche unabhängig von der allgemeinen, zirkulären Muskelfaserschicht unter der Epidermis liegt (*C.Mb*). Später differenzieren sich solche Bildungen an der Dorsalseite eines jeden, bis zu dem jüngsten, d. h. am nächsten dem Aftersegmente liegenden Segments des Regenerationskegels.

In Fig. 33 ist bei stärkerer Vergrößerung ein Teil der Dorsalwand des Regenerationskegels von *Nerine* an einem Sagittalschnitte

dargestellt, wo zwischen dem Epithel und der allgemeinen zirkulären Muskelfaserschicht eine spezielle Gruppe von den erwähnten zirkulären Muskelfasern liegt. Wir sehen in dieser Gruppe außer den durchschnittenen Muskelfasern drei Kerne vorhanden, von charakteristischer, birnförmiger Gestalt. Sie erinnern lebhaft an die Kerne, welche wir bei der Bildung der longitudinalen Muskelfasern der Leibeswand gesehen haben, und zwar findet man am verengten, distal gerichteten Pole derselben einen kleinen, keilförmigen, aus Chromatin bestehenden Fortsatz, weshalb man annehmen kann, daß vielleicht auch diese Muskelfasern auf eine ähnliche Weise entstehen wie diejenigen der longitudinalen Muskulatur, was ich jedoch näher zu ergründen nicht imstande war. Jedenfalls erreichen diese Fasern niemals eine solche Breite wie die longitudinalen, und niemals sind hier die keilförmigen Kernfortsätze so ansehnlich; auch niemals treten hier die charakteristischen fadenförmigen Plasmabildungen, die in den sich regenerierenden longitudinalen Muskelfasern die kontraktilen Abschnitte der Fasern mit den Kernen verbinden (s. oben), auf.

Sehr wichtig aber ist für uns die Tatsache, daß diese zirkulären Faserbündel tief im Ectoderm selbst liegen, daß sie seitlich von den Basalteilen der benachbarten Epithelzellen begrenzt sind, und daß ihre ectodermale Herkunft keinem Zweifel unterliegen kann.

Wir sehen also, daß auch die zirkuläre Muskulatur der Leibeswand dem Ectoderm ihre Entstehung verdankt, daß sie sich, so zu sagen, in situ aus den tiefen Zellen der Ectodermis entwickelt, und daß in dieser Hinsicht ein nicht unwichtiger Unterschied in der Regeneration beider Arten von Muskulatur der Leibeswand vorhanden ist.

XI. Die Regeneration der Leibeshöhle, des Cölomepithels und der Muskulatur der Scheidewände.

In frühen Stadien, nach dem vollständigen Verschuß der Wunde, treten viele einzelne Zellen von mesenchymatischem Charakter aus dem regenerierten Ectoderm heraus und sammeln sich in größerer Anzahl in der Leibeshöhle. Sie liefern den größten Teil der Peritonäalschicht, und zwar sowohl der parietalen, wie auch der visceralen, und der peritonäalen Bekleidung der Scheidewände. Daß aber diesen Elementen ectodermalen Ursprungs sich teilweise auch alte mesodermale Elemente aus dem intakten Leibesabschnitte des Wurmes, und zwar in erster Linie aus dem alten Peritonäum gesellen — das

unterliegt keinem Zweifel, und ich werde unten Tatsachen anführen, welche das oben Gesagte beweisen.

Die allerersten ectodermalen Elemente, von welchen oben die Rede war, treten aus dem regenerierten Ectoderm der Wunde rings um die primäre Mund- resp. Afteröffnung heraus, wobei die immer hinzutretenden Elemente nach hinten, resp. nach vorn in die Leibeshöhle verdrängt werden und ein mehr oder weniger zusammenhängendes, mesenchymatisches Gewebe bilden.

In Fig. 7 sehen wir z. B. in der Nähe der primären Analöffnung Gruppen von lose liegenden Zellen in unmittelbarer Nähe des Ectoderms, und zum Teil noch in einem innigen Zusammenhang mit diesem letzteren. Das Heraustreten dieser Elemente findet am meisten in der Gegend der Ventralseite des Regenerationskegels statt; dorsal vollzieht sich dieser Prozeß unvergleichlich schwächer, und an den meisten Präparaten konnte ich denselben hier gar nicht konstatieren.

Noch interessantere Bilder finden wir am Vorderende des Körpers, in den sich regenerierenden Kopfsegmenten. So sieht man z. B. in Fig. 19 (Sagittalschnitt durch das Kopfregenerat einer *Amphiglene*, 3 Tage nach der Operation), daß in der Nähe der primären Mundöffnung viele einzelne Zellen aus dem Ectoderm heraustreten, und zwar größtenteils auf die Weise, daß sie sich verlängern, spindelförmig werden, und indem der verdickte, kernhaltige, mittlere Abschnitt der Zelle aus dem Verbande der Epidermiszellen austritt, bleibt noch das periphere Ende der Zelle zwischen den andern benachbarten Zellen eine Zeitlang keilförmig sitzen, um sich allmählich gänzlich loszulösen.

Die so heraustretenden Zellen nehmen bald mehr oder weniger verästelte Gestalt an und bilden in der Leibeshöhle ein sehr charakteristisches, lockeres, mesenchymatöses Gewebe, wobei sie sich sehr oft mit ihren Ausläufern verbinden und so eine Art adenoiden Gewebes darstellen. Solches Gewebe sehen wir z. B. in Fig. 26, wo in der Leibeshöhle der beiden Kopflappen (horizontal durchschnittenen) teilweise netzartig verbundene, teilweise aber auch ganz frei liegende Zellen zu sehen sind, welche nahe der Peripherie des Regenerats mit den basalen Ausläufern der Ectodermzellen hier und da verbunden sind. In vielen Zellen dieses Gewebes findet man karyokinetische Kernteilungsfiguren, was darauf hinweist, daß die Zellen, nachdem sie sich schon vom Ectoderm abgetrennt haben, ihrerseits weiter sich vermehren und somit zur Vergrößerung der Zahl der Elemente beitragen.

In Fig. 35 sieht man gleichfalls in der unmittelbaren Nähe eines horizontal durchschnittenen, großen Blutgefäßes mesenchymatisches Gewebe, welches aus verästelten oder spindelförmigen Zellen besteht, die ganz allmähliche Übergänge zu den Elementen derjenigen (an der einen Seite der Abbildung dargestellten) Anhäufung aufweisen, welche mit dem Ectoderm noch zusammenhängt und aus der energischen Wucherung desselben entstanden ist; diese Wucherung sieht man noch am betreffenden Präparate, und zwar in der Nähe der hinteren Grenze der beiden Kopflappen.

Wir sehen also, daß das charakteristische Gewebe der Leibeshöhle des Regenerationskegels in großem Maße dem Ectoderm ihre Entstehung verdankt. Es unterliegt jedoch keinem Zweifel, daß diesem Gewebe auch eine Anzahl von Zellen sich gesellt, die aus den alten Partien des Wurmkörpers stammen. Ich stütze mich dabei auf die folgenden Tatsachen. Schon 24 Stunden nach der Operation, wenn der durchschnittenene Darm das oben erwähnte entodermale, bewimperte Schildchen gebildet hat und die Ränder desselben mit den Rändern der durchschnittenen Leibeshöhle zusammengewachsen sind, kann man folgende sehr interessante Verhältnisse beobachten, welche in Fig. 48 dargestellt sind (sagittaler Schnitt durch das Hinterende der *Amphiglene mediterranea*, 24 Stunden nach der Operation; der Schnitt stammt von einer lateralen Partie des Wurmkörpers, weshalb hier keine Analöffnung sichtbar ist, und da er die laterale Wand des Hinterdarmes getroffen hat, ist auch kein Darmlumen bemerkbar; an benachbarten Schnitten sieht man das eine und das andre). Wir bemerken also zuerst, daß an den Durchchnittsstellen der Leibeshöhle sich sehr viele Zellen in der parietalen Schicht des Peritonäums ansammeln; indem dann die einen rundlich-oval bleiben, nehmen die andern eine mehr verlängerte, spindelförmige Gestalt an und wandern nach hinten, um eine Lage unter dem Epithel der Wundfläche zu bilden; die Zellen dieser Lage (sie bilden zwei oder drei Schichten) sind teilweise spindelförmig, teilweise verästelt; je weiter nach hinten, desto lockerer liegen sie.

Zweitens (Fig. 48) kann man auch bemerken, daß viele Zellen der visceralen Schicht des Peritonäums nach hinten rücken und samt den Blutgefäßen des Darmes, die knapp unter der neugebildeten Wand der Wundfläche sich hinziehen, nach hinten übergehen und teilweise mit den Zellen, die aus der parietalen Schicht stammen, ein lockeres zusammenhängendes Gewebe bilden, das den hintersten Abschnitt der Leibeshöhle ausfüllt. Endlich unterliegen auch viele

peritonäale Zellen der Scheidewände (Septa), und zwar vor allem der letzten Scheidewand des alten Körperabschnitts einer ähnlichen Translokation; sie trennen sich von andern benachbarten Zellen ab, werden rundlich oder schwach verästelt und wandern in die Leibeshöhle des hintersten Körperabschnittes, indem sie sich den andern, oben erwähnten Zellen beimischen. In Fig. 48 sieht man einige solche ablösende Zellen an der ventralen Abteilung eines Dissepiments.

Eine solche allmähliche Anhäufung von mesodermalen Elementen in der Leibeshöhle des Regenerats tritt also sehr früh auf, bevor noch die erwähnte Proliferation des Ectoderms beginnt. Solche Zellen, mesodermalen (peritonäalen) Ursprungs sehen wir auch in Fig. 4, d. h. am 3. bis 4. Tage nach der Operation und zwar in der nächsten Nachbarschaft des Epithels der Wunde und der primitiven Analöffnung.

Wenn etwas später die Proliferation des Ectoderms beginnt, wie wir es oben beschrieben haben, häuft sich in größerem Maße das erwähnte Gewebe, von mesenchymatischem Charakter, in der Leibeshöhle des Regenerats an und dann ist es schon unmöglich, die Elemente des einen oder des andern Ursprungs voneinander zu unterscheiden. Da jedoch die Proliferation der Zellen auf Kosten des alten Peritonäums verhältnismäßig früh aufhört und die Bildung der betreffenden Elemente infolge der Proliferation des Ectoderms noch ziemlich lang in großem Maße vor sich geht, so resultiert aus diesen Verhältnissen, daß die größte Mehrzahl der Elemente, welche neue peritonäale Organe in dem Regenerationskegel bilden, dem Ectoderm ihre Abstammung verdankt. Wir werden alle diese Gewebe sowohl des ectodermalen, wie auch des mesodermalen Ursprungs kurzweg als »Cölogewebe« bezeichnen.

Dasselbe stellt anfangs eine lockere Zellenanhäufung dar, welche die Leibeshöhle ausfüllt, während es aber im Schwanzregenerate bald etwas mehr zusammengedrängt wird, zeigt es im Kopfregerate länger ein lockereres Gefüge, da hier in ihm sehr bald zahlreiche Höhlungen und Spalten erscheinen.

Im Hinterregenerate füllt dieses Gewebe zuerst die Höhle des halbkugelförmigen Analsegments aus, indem es sehr bald eine innere, peritonäale Auskleidung derselben bildet. In Fig. 12 sieht man nämlich das Cölogewebe im genannten Segment.

Bei der Regeneration des hinteren Körperabschnitts bleibt das Cölogewebe an der vorderen Grenze des Analsegments eine längere Zeit viel mehr kompakt als an andern Stellen und es bildet hier beiderseits des Darmes näher der Bauchseite des Regenerationskegels

paarige Zellanhäufungen. An dieser Stelle, also unmittelbar vor dem Analsegment hat das Ectoderm die größte Proliferationsfähigkeit und zwar hauptsächlich an der Ventralseite des Kegels, beiderseits der Bauchmarkanlage und der innig mit ihr verbundenen Muskelanlage. In dem Maße, als der Regenerationskegel wächst, sammelt sich hier deshalb immer mehr das Cölogewebe, wobei das gebildete Gewebe immer mehr nach vorn rückt, indem es von den neu hinzutretenden Zellen verdrängt wird.

Die vor dem Analsegment angehäuften Zellen des Cölogewebes, die hier am längsten mit dem Ectoderm zusammenhängen, nehmen ovale oder spindelförmige Gestalten an und ordnen sich sehr früh in Reihen, welche in dorsoventraler Richtung parallel untereinander in den transversalen Flächen des Körpers verlaufen und so die Anlagen der sehr dicht zusammengedrängten, künftigen Septa darstellen. Indem nun hinten die Anlage eine längere Zeit undifferenziert bleibt und nur diese parallele Queranordnung der Zellen aufweist, unterliegt sie vorn einer weiteren Differenzierung, und zwar am frühesten ganz vorn an der Grenze mit den hinteren intakten Segmenten des Leibes. Die allmähliche Differenzierung des Gewebes, d. h. die Ausbildung der Leibeshöhle mit ihrer definitiven Auskleidung und mit den Scheidewänden, schreitet also in der Richtung von vorn nach hinten, wo an der Grenze mit dem Analsegment, unmittelbar vor demselben, die ectodermalen Bildungsstätten des noch undifferenzierten Cölogewebes am längsten sich bewahren. Die Differenzierung besteht darin, daß sich ein Teil der Zellen des Cölogewebes der Leibeshöhle, ein anderer der Darmwand innig anlegt und so die Splanchnopleura und Somatopleura bildet, während noch andre Zellen die Scheidewände bilden, wobei dies alles gleichzeitig vor sich geht.

Zur Illustration des Obengesagten möge die Fig. 12 dienen, welche einen Sagittalschnitt durch den Regenerationskegel von *Nerine cirratulus* 23 Tage nach der Operation darstellt. Wir sehen hier vor dem halbkugelförmigen Analsegment im Zusammenhang mit dem Ectoderm der Bauchwand eine Menge Zellen des Cölogewebes, die in die erwähnten, parallelen, dicht zusammengedrängten Reihen angeordnet sind (da dieser sagittale Schnitt aus einer lateralen Körperpartie stammt, sieht man deshalb nicht den Darm). Während hinten, vor dem Analsegment, die Septalanlagen dicht zusammengedrängt sind, sieht man dagegen in mehr vorderen Abschnitten des Regenerationskegels, daß sich die einzelnen Segmente schon differenziert haben, die Scheidewände stehen weit voneinander entfernt, eine jede

besteht aus zwei Zellenlagen (die vordere und hintere epitheliale Wand eines jeden Somiten) und geht oben und unten in das parietale Blatt des Peritonäums über (an Präparaten derselben Serie, in welchen der Darm sichtbar ist, sieht man auch eine sehr gut ausgesprochene viscerele Schicht des Peritonäums).

Einige interessante Details des oben beschriebenen Sagittalschnittes sind in Fig. 34 dargestellt (ein Teil des Präparates Fig. 12 bei starker Vergrößerung). Wir sehen hier Teile der drei Dissepimente, in welchen Muskelzellen in der Mitte und zwei Lagen des cölomatischen Epithels von außen entwickelt sind; das Epithel geht in das parietale Blatt des Peritonäums über, unter welchem longitudinale Muskeln der Körperwand verlaufen. Hinter diesen Dissepimenten sehen wir ein viertes, welches noch wenig differenziert ist und mit dem Ectoderm innig zusammenhängt. Man sieht nämlich, wie die einzelnen, stark verlängerten Zellen der Epidermis in dieses Septum übergehen, und in diesem letzteren ist es noch schwer die Muskelelemente von dem Cölomepithel zu unterscheiden. Noch weiter nach hinten sieht man eine Anzahl von parallel verlaufenden Zellenreihen, die auch mit dem Ectoderm innig zusammenhängen und junge, noch undifferenzierte Anlagen der hinteren Scheidewände oder richtiger der hinteren Somite darstellen. Wir haben somit in Fig. 12 und 34 den Zusammenhang der jungen Scheidewandanlagen mit dem Ectoderm gesehen, und zwar in den jüngsten Partien des Regenerationskegels, d. h. unmittelbar vor dem Analsegment, wo eine Art Wucherungszone existiert; die entsprechenden Präparate sind Sagittalschnitte. Um jedoch diesen Zusammenhang besser kennen zu lernen, ist es sehr nützlich, auch Querschnitte durch diese Gegend des Regenerationskegels bei stärkeren Vergrößerungen zu untersuchen.

In Fig. 36¹ ist nun ein Querschnitt durch den hinteren Abschnitt des Regenerationskegels einer *Nerine*, 28 Tage nach der Operation, abgebildet. Die Abbildung stellt einen ventrolateralen Teil der Leibeshaut dar, wobei die äußere Fläche der Darmwand nur mit einfacher Linie (oben) bezeichnet ist. Der Schnitt hat augenscheinlich die Anlage einer Scheidewand (Septum) getroffen. Wir sehen hier, daß vom Ectoderm der ventrolateralen Wand des Körpers ganze Reihen, sozusagen ganze Züge von Zellen heraustreten, wobei mitotische Kernteilungsfiguren im Ectoderm auf eine energische indirekte Vermehrungsweise der Elemente dieses letzteren hinweisen. Es ist nun

¹ Die Abbildung wurde so auf der Tafel reproduziert, daß die Bauchseite des Präparates nach links, die laterale, äußere Seite nach unten gerichtet ist.

sehr interessant, daß die Kerne der aus dem Ectoderm heraustretenden und gegen die Leibeshöhle einwandernden Zellen nicht bloß mitotisch, sondern auch in großem Maße auf direktem Wege sich vermehren. Man kann leicht die verschiedenen Stadien ihrer Teilung an einem und demselben Präparat beobachten, sie verlängern sich stark, enthalten je zwei Kernkörperchen, bekommen eine mittlere Verengung, werden also biskuitförmig, andre nehmen nierenförmige Gestalten an und sind nur auf der einen Seite mit einer tiefen Furche versehen. Alle diese Bilder beweisen einen energischen direkten Teilungsprozeß dieser Elemente, welcher, wie erwähnt, neben dem indirekten stattfindet. An dem hier abgebildeten Präparat (Fig. 36) waren vielfach die Grenzen zwischen den eingewanderten Zellen nicht unterscheidbar, und ich meine deshalb, weil es sich hier um langgestreckte, mehrkernige Zellen, oder richtiger ganze Kernreihen enthaltende Zellen handelt, die sehr wahrscheinlich Anlagen der Muskulatur der Scheidewände darstellen. Am betreffenden Präparat sieht man an einer Stelle im Zusammenhang mit den Kernreihen eine Anhäufung von verhältnismäßig kolossalen Zellen, mit sehr großen Kernen und stark entwickelten Kernkörperchen. Was diese Zellenanhäufung, die mit der Septumanlage innig zusammenhängt, bedeuten soll, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen; ich halte aber für sehr wahrscheinlich, daß es eine Nierenanlage ist. Ich habe hier aber die Entwicklung der Nephridien, deren Regeneration ich in meiner Enchyträidenarbeit näher untersuchte, nicht studiert und halte diese Bildung für eine Nephridiumanlage nur deshalb, weil ich mich auf ähnliche Bilder stütze, die ich bei der Untersuchung der Enchyträidenregeneration erhalten habe.

Wir haben gesehen, daß die allmähliche weitere Differenzierung des schon vorhandenen Cölomgewebes in der Richtung von vorn nach hinten fortschreitet, also in ähnlicher Weise wie die Differenzierung der Mesodermstreifen bei der ontogenetischen Entwicklung der Anneliden (z. B. beim *Polygordius* nach HATSCHKE) vor sich geht. Diese Differenzierung besteht, wie bei der ontogenetischen Entwicklung, darin, daß sich in dem Gewebe paarige Höhlungen ausbilden, die cölomatischen Somite, welche mit ihren vorderen bzw. hinteren Wänden zusammenstoßen, die parietale und viscerale Auskleidung des Cöloms bilden und endlich dem Mesenterium den Anfang geben. Diese Ausbildung von mesodermalen Somiten in dem Regenerationskegel von *Nerine* tritt an horizontalen Längsschnitten sehr schön hervor, wie es die Fig. 39 darstellt (6 Wochen nach der

Operation). Wir sehen hier, daß hinter der letzten, alten Scheidewand fünf neugebildete, im Regenerationskegel jederseits des Darmes liegende junge Septa sich befinden, die je mehr nach hinten desto schwächer entwickelt sind, und endlich in eine noch undifferenzierte Anlage von neuen, vor dem Analsegment sich entwickelnde Scheidewände übergehen. In dieser undifferenzierten Anlage sieht man noch den Zusammenhang des Cölongewebes mit dem Ektoderm; viele, stark verlängerte, spindelförmige Zellen dringen von demselben zwischen die Elemente der Anlage hinein, wie es bei stärkeren Vergrößerungen gut zu sehen ist (vgl. übrigens die Fig. 12 und 34). In den mehr vorn liegenden, also mehr differenzierten Scheidewänden unterscheidet man die zentrale Lage von Muskeln, Bindegewebe, Blutgefäßen und die äußere epitheliale (peritonäale) Bekleidung; die mehr hinteren dagegen, weniger differenzierten Scheidewände bestehen aus je einigen Zellschichten, in denen die erwähnten Bildungen nicht zu unterscheiden sind.

Was nun den Ursprung der Muskulatur der Scheidewände anbetrifft, so scheint dieselbe, im Grunde genommen, aus derselben Quelle sich zu entwickeln, wie die peritonäalen Bildungen; die erstere und die letzteren entstehen aus Cölongewebe, welches, wie wir wissen, zum größten Teil dem Ectoderm seine Entwicklung verdankt und nur teilweise, und zwar in den allerersten Regenerationsstadien, aus dem alten Mesoderm Bildungsmaterial erhält. Der Unterschied ist nur, sozusagen, ein chronologischer, denn zuerst differenzieren sich die peritonäalen Bildungen, und nur ein wenig später werden in den Scheidewänden die Muskeln sichtbar. MICHEL und EUGEN SCHULTZ behaupten, daß die Muskeln der Dissepimente von ectodermalen Zellen sich entwickeln, welche »ventral seitwärts zwischen die Cölomsäcke eindringen« und die »Segmentierung des Cöloms« damit bedingen. Wenn wir die Fig. 14 in der Arbeit von SCHULTZ betrachten, so finden wir hier, daß die cöломatische Bekleidung der Somite schon fertig ist und daß zwischen je zwei zusammenstoßenden Wänden der benachbarten Somite Ectodermelemente von der Ventralseite eindringen, um die Muskulatur der Scheidewände zu bilden. Aber diese Abbildung, wie überhaupt alle Figuren in der Arbeit von SCHULTZ, ist sehr stark schematisiert. Im Grunde genommen sind aber die histologischen Unterschiede zwischen den peritonäalen Elementen und Muskelementen der sehr jungen Scheidewände nicht so scharf ausgedrückt, wie es SCHULTZ zeichnet (die Kerne der Peritonäalelemente tief dunkel, diejenigen der Muskeln hell!), und deshalb

ist es sehr schwer, in den ersten Entwicklungsstadien der neuen Dissepimente die beiden Arten von Elementen in ihnen zu unterscheiden. Erst etwas später, wie oben erwähnt, treten die Unterschiede ganz klar hervor (vgl. die Fig. 12, 34). Wir sind deshalb der Ansicht, daß aus dem Cölogewebe sich die Scheidewandanlagen differenzieren, noch bevor in denselben eine Differenzierung in peritonäale Bildungen und Muskulatur zustande gekommen ist, daß die Segmentierung des Cöloms nicht durch eine segmentale Auswanderung der Ectodermzellen zum Zwecke der Muskelbildung bedingt wird, wie es SCHULTZ annimmt, sondern daß in den zuerst aus mehreren Zellschichten bestehenden Scheidewandanlagen, sozusagen, in situ eine Differenzierung in peripherische Zellenlagen (d. i. peritonäale Septembekleidung), und in zentral gelegene Anlagen für Bindegewebe und Muskeln stattfindet. Andererseits bin ich mit MICHEL und SCHULTZ darin im Einklang, daß die mit dem Ectoderm zusammenhängenden Anlagen der Scheidewände von Anfang an eine segmentale Anordnung aufweisen (vgl. meine Fig. 12, und die Fig. 13 von SCHULTZ).

Wir haben gesehen, daß bei der Regeneration des hinteren Körperabschnittes unmittelbar vor dem Analsegment eine energische Wucherung des Regenerationsgewebes stattfindet, daß hier im Ectoderm eine Art Wucherungszone erscheint, wo in der Mittellinie die Neuro-muskelanlage immer neue Zellen proliferiert und lateralwärts neue Cölomelemente aus dem Ectoderm auswandern, und daß alle diese hier gebildeten Elemente nach vorn rücken, in dem Maße, als hinten immer neue hinzutreten und das Längenwachstum des ganzen Regenerationskegels auf diese Weise bedingen. Es existiert also in dieser Hinsicht eine Übereinstimmung mit den embryonalen Prozessen: hier wie dort wird das Analsegment immer weiter nach hinten gerückt, indem vor ihm (in der Embryonalentwicklung seitens der Urmesoblasten) neue Mesodermelemente sich bilden, und indem das Cölogewebe in der Richtung von vorn nach hinten einer weiteren Differenzierung unterliegt, so daß, während vorn schon ganz ausgebildete Somite vorhanden sind, hinten noch undifferenziertes Cölogewebe sich befindet.

Es ist nun eine interessante Frage, wie der Differenzierungsprozeß am vorderen Körperende geschieht, in welcher Richtung die allmähliche Differenzierung der Somite im Kopffregenerate fortschreitet? Selbstverständlich war es beim Kopffregenerate viel schwieriger, diese Differenzierungsregeln zu konstatieren, und zwar deshalb, weil hier nur einige wenige Körpersegmente überhaupt (in

unsern Experimenten) abgetragen waren, und weil es hier niemals zur Ausbildung eines typischen Regenerationskegels kommt, bei welchem die Grenze zwischen der neu regenerierten und der alten intakten Körperabteilung sehr lange sich erhält (der Durchmesser des Kegels ist ja viel geringer als derjenige des intakten Körperabschnittes, vgl. die Fig. 13, 14), während bei der Regeneration der vorderen Körpersegmente diese Grenze verhältnismäßig früh unmerkbar wird. In beiden Fällen existiert aber im allgemeinen eine Übereinstimmung in der oben erwähnten Hinsicht.

Wie bei der Regeneration des Hinterendes viele zellige Elemente aus dem Ectoderm der Wundfläche heraustreten und (samt einer Anzahl von den aus dem alten Mesoderm herstammenden Elementen) die erste Anlage des Cölogewebes bilden, dann aber eine weitere Wucherung dieses Gewebes unmittelbar vor dem Analsegment (aus dem Ectoderm) stattfindet und nach vorn rückt, so daß dieses Segment immer weiter vom alten Abschnitt des Körpers sich entfernt — so bildet sich auch in dem Kopfregerat aus dem Ectoderm der Wunde (ebenso samt einer Anzahl von den aus dem alten Mesoderm herstammenden Elementen) die erste Anlage des Cölogewebes, dann aber findet eine weitere Wucherung dieses Gewebes hauptsächlich an der Grenze des ersten Kopfsegments und den weiter nach hinten folgenden Segmenten statt, und zwar ebenso vom Ectoderm aus (an der ventrolateralen Seite des Körpers), und es erscheinen hier die ersten Anlagen der Scheidewände, deren weitere Differenzierung in der Richtung von hinten nach vorn fortschreitet, so daß in der Nähe des Kopfsegments die Septalanlagen eine längere Zeit dicht nebeneinander gedrängt und noch undifferenziert sind, mehr nach hinten aber immer weiter voneinander entfernt und mehr differenziert erscheinen. Es existiert also eine vollkommene Analogie in dem Differenzierungsprozesse der Somite im Kopf- und Schwanzregerat und eine vollständige Analogie in der betreffenden Rolle des ersten Kopf- und des Analsegments.

In Fig. 26 sehen wir ein mesenchymatisches Cölogewebe in dem ersten Kopfsegment, d. h. in dem kiementragenden Segment, reichlich entwickelt; aber daneben sieht man hier, besonders in dem rechten Kopflappen, eine größere Anhäufung dieses Gewebes, eine Art Wucherungszone desselben, und zwar an der hinteren Grenze des kiementragenden Segments. Hier erscheinen nun die ersten Anlagen der künftigen Scheidewände (Septa) der sich regenerierenden Körpersegmente. Diese Anlagen sind hier dicht nebeneinander

gedrängt, ähnlich wie die analogen Anlagen unmittelbar vor dem Analsegment (in dem Schwanzregenerat), und sie bestehen hier wie dort aus den quer zum Körper und parallel nebeneinander verlaufenden Schichten von langen, meist spindelförmigen Zellen. Da das hier wuchernde Gewebe nach hinten verschoben wird, und infolgedessen an der hinteren Grenze des Kopfregenerats in unmittelbarer Nachbarschaft des alten, intakten Körperabschnittes am ältesten ist, so beginnt in dieser Gegend die weitere Differenzierung dieses Gewebes, die Ausbildung von Somiten und gut ausgesprochenen Dissementen, während vorn, an der Grenze mit dem ersten Kopfsegment, diese Differenzierung am spätesten zustande kommt. Einige noch undifferenzierte Septalanlagen und eine schon besser entwickelte und weiter von den ersteren (in der Richtung nach hinten) entfernte, sehen wir auch am Horizontalschnitt Fig. 25 (S.A.).

XII. Einige Erwägungen in betreff der Teilnahme des Ectoderms an der Regeneration der mesodermalen Organe.

Wir haben oben gesehen, daß das Material für die Cölobildungen und für die Muskulatur der Scheidewände größtenteils von dem Ectoderm des Regenerationskegels stammt, zum Teil aber den alten mesodermalen Bildungen, und zwar der Cöloauskleidung des intakten Wurmkörperteils seine Entwicklung verdankt.

Den aus dem alten Körperabschnitt stammenden, mesodermalen Elementen schreiben manche Autoren eine hauptsächliche oder sogar eine ausschließliche Rolle bei der Regeneration der mesodermalen Bildungen zu. So hat z. B. Miß RANDOLPH (30) den »Neoblasten«, wie bekannt, eine so dominierende Rolle zugeschrieben. Auch der neueste Forscher der Regeneration des *Lumbriculus*, IWANOW (15), schreibt den einwandernden mesodermalen Elementen eine höchst wichtige regenerative Bedeutung zu, und leitet dieselben nicht nur von der peritonäalen Schicht der Leibeshöhle, sondern auch von den longitudinalen Muskeln des intakten Körperabschnittes her. Er sagt darüber: »Die großkernigen Zellen kriechen in die Schwanzanlage aus den alten Körpersegmenten, und zwar sowohl aus den ihr unmittelbar anliegenden, als auch aus den weiter von ihr entfernten Segmenten; in den erwachsenen, unbeschädigten Körperteilen liegen sie normalerweise an den Wänden der Körperhöhle, hauptsächlich in dem Bauchteil der Längsmuskulatur, ja auch auf den Rumpfdissementen.«

Wir haben schon oben gesehen, daß auch in unserm Fall die

einwandernden mesodermalen Elemente eine regenerative Rolle spielen, dieselbe ist aber sehr unbedeutend im Vergleich zu derjenigen, welche den Elementen, die aus dem neugebildeten Ectoderm in die Leibeshöhle einwandern, zukommt.

Da nach unsern Beobachtungen nicht nur über die Polychäten, sondern auch über die Enchyträidenregeneration das hauptsächliche Material für die mesodermalen Organe sowohl im vorderen, wie auch im hinteren Körperteil vom Ectoderm stammt, und nur ein verhältnismäßig geringer Teil derselben aus den alten mesodermalen Geweben hervorgeht, und da die große regenerative Bedeutung der Proliferationsfähigkeit des neugebildeten Ectoderms von der größten Mehrzahl der Autoren, die die Annelidenregeneration studiert haben, angenommen und tatsächlich bewiesen wurde, wie z. B. von HEPKE, v. WAGNER, mir, ABEL, MICHEL, E. SCHULTZ usw., so ist es höchst merkwürdig, daß der neueste Autor, IWANOW, diese Proliferationsfähigkeit des Ectoderms vollkommen in Abrede stellt. Sowohl die betreffenden Beobachtungen von HEPKE, wie auch diejenigen von WAGNER (über *Lumbriculus*) hält IWANOW für irrig. Er sagt z. B., daß die von HEPKE beschriebenen Zellenanhäufungen in der vorderen ectodermalen Wand des Regenerats, oberhalb der Anlage des Bauchnervenstranges, »können nicht die Bildungsanlagen des Mesoderms darstellen, da die jüngsten, nicht differenziierten Elemente desselben nicht neben diesen Anlagen liegen, sondern an dem entgegengesetzten Ende der Anlage der Kopfsegmente, d. h. neben den alten Geweben«, was unter andern auch den Beweis liefern soll, daß die mesodermalen Elemente der neuen Kopfsegmente aus den alten Geweben hervorgehen. Dieser Gedanke ist, wenigstens in Anwendung auf die Polychäten, nach meinen Untersuchungen, nicht zutreffend. Denn wir haben gesehen, daß das Ectoderm des zuerst erscheinenden, kiementragenden Kopfsegmentes (analog dem Analsegment) einen großen Teil des Cölomgewebes liefert, welches natürlich vor allem die Cölomelemente dieses Segments darstellt, dann aber, etwas später, an der hinteren Grenze dieses Segments (analog der vorderen Grenze des Analsegments) eine energische Wucherung dieses Gewebes stattfindet, um hier die zuerst dicht nebeneinander liegenden und noch undifferenzierten Anlagen der künftigen Dissepimente zu bilden, weshalb an dieser Stelle, also an der hinteren Grenze des kiementragenden Segments, das Cölomgewebe etwas später einer entsprechenden, weiteren Differentiation unterliegt, als das Cölomgewebe des kiementragenden Segments

selbst, wo sie schon etwas länger fertig war. Diese Verhältnisse könnten also den Anschein geben, als ob im hinteren Teil des Kopfregenerats in einem gewissen Entwicklungsstadium jüngerer Gewebe vorhanden wäre, als in den vordersten Partien desselben. Es ist vielleicht möglich, daß auch bei dem *Lumbriculus* ähnliche Verhältnisse obwalten, weshalb IWANOW zum Schluß gelangt ist, daß das Regenerationsgewebe (Cölogewebe) des Kopfregenerats von hinten her, also ausschließlich vom alten Gewebe stammt und nach vorn übergeht.

Sei es wie es sei, es scheint mir sehr nützlich die betreffenden Beobachtungen IWANOWS nochmals zu kontrollieren und besonders noch an andern Oligochäten dieselben zu prüfen, da es wenig wahrscheinlich ist, daß zwischen verschiedenen Repräsentanten der Anneliden in so äußerst wichtigen Punkten so große Unterschiede in den Regenerationsprozessen vorhanden wären.

Der erwähnte Verfasser gelangt zum Schluß, daß beim *Lumbriculus* das Ectoderm des Kopfregenerats überhaupt keine mesodermale Gewebe liefert; einzig und allein soll es nur die Anlagen für das Gehirn und die Schlundkommissuren liefern. Er sagt u. a.: »Es ist möglich, daß HEPKE die Anlage des unteren Schlundganglions, dessen Lage genau seiner Beschreibung entspricht, für die ectodermale Anlage des Mesoderms gehalten hat.« »Einen Eintritt einzelner, ectodermaler Zellen in den Hohlraum des Regenerats,« — sagt er weiter — »wie ihn v. WAGNER beschreibt, habe ich mit Ausnahme des Eintritts von Elementen aus der vorderen Wand für die Bildung des Schlundringes nicht beobachten können; es werden bisweilen einzelne mesodermale Zellen so gelagert angetroffen, als wollten sie durch die Basalmembran durchdringen; ein derartiger Anblick wird jedoch entweder dadurch erhalten, daß eine Zelle die Membran eindrückt, oder aber in frühen Stadien dadurch, daß dieselbe an einigen Stellen der Leibeswand nicht entwickelt ist; in der Mehrzahl der Fälle unterscheiden sich diese Zellen durch ihren Bau und sogar ihre Größe deutlich von den anliegenden ectodermalen Elementen.«

Daß die obigen Auseinandersetzungen IWANOWS in unserm Fall keine Anwendung finden, das folgt aus allem oben Gesagten. Ich möchte jedoch die Aufmerksamkeit des Lesers noch auf einige diesbezügliche Präparate lenken, um jeden Zweifel zu beseitigen. In Fig. 43 ist nur ein kleiner Teil des Ectoderms ungefähr aus derjenigen Stelle der Fig. 22, welche mit einem kleinen Stern bezeichnet ist, bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Es kann keinem Zweifel

unterliegen, daß diese Stelle des Ectoderms weder mit der Gehirn-anlage, noch mit der Schlundringanlage etwas zu tun hat, denn das Gehirn ist am betreffenden Präparat an einer ganz andern Stelle gelagert und mit dem Ectoderm innig verbunden. Man sieht nun, daß unter dem Ectoderm hier (Fig. 43) gar keine Basalmembran entwickelt ist, daß manche Zellen des Ectoderms in einer mitotischen Teilung begriffen sind und daß die Mehrzahl der Zellen an ihren basalen Enden mit Fortsätzen versehen sind. Man sieht hier weiter, daß manche Zellen viel tiefer als die andern liegen, und weit in die Leibeshöhle eingedrungen sind, und noch andre schon gänzlich von der oberflächlichen Schicht des Ectoderms sich abgetrennt haben und unter derselben frei liegen, wobei auch in diesen tieferen Zellen mitotische Teilungsfiguren zu sehen sind.

Es genügt also, auf das betreffende Präparat einen Blick zu werfen, um sich zu überzeugen, daß das Ectoderm im Zustande einer sehr energischen Zellproliferation sich befindet, und daß die sich abtrennenden Zellen in die Leibeshöhle übergehen, um hier das Cölomgewebe zu bilden. In Fig. 35 und 25 sieht man gleichfalls, wie wir es schon oben hervorgehoben haben, eine Menge von einwandernden Ectodermzellen, welche ganz unabhängig von der Nervensystemanlage sind.

Während aber manche Autoren, wie z. B. SCHULTZ, das ganze Cölomgewebe von dem Ectoderm des Regenerats (des Schwanzregenerats) ableiten, habe ich, wie oben dargelegt wurde, gefunden, daß ein kleiner Teil desselben auch dem alten Mesodermgewebe seine Entstehung verdankt, in welcher Hinsicht meine Beobachtungen, sozusagen, zu einem vermittelnden Standpunkt zwischen den beiden extremen Annahmen führen. Ich schreibe aber den alten mesodermalen Geweben nur eine sehr untergeordnete Rolle zu; das meiste leisten die aus dem neugebildeten Ectoderm heraustretenden Elemente.

In den allerersten Phasen des Regenerationsprozesses scheint zwar die Anzahl der aus dem alten, intakten Teil des Wurmleibes heraustretenden Zellen eine verhältnismäßig ansehnliche zu sein, aber wir müssen uns erinnern, daß ein großer Teil dieser Elemente nur zum provisorischen Wundverschluß dient und schnell zugrunde geht. Die in den ersten Stunden nach der Operation in der Leibeshöhle in der nächsten Nachbarschaft der Wunde erscheinenden Mesoderm-elemente stammen von folgenden Quellen ab: von der Peritonäal-auskleidung der Leibeshöhle, von den einwandernden Leucocyten, von den Wänden der durchgeschnittenen Blutgefäße (s. unten) und

von der Muskulatur der Leibeswand. Ein großer Teil dieser Elemente, wie schon oben hervorgehoben wurde, geht durch die noch offene Wunde nach außen heraus, indem er zuerst einen provisorischen Pfropf bildet; bald aber gehen die Bestandteile dieses letzteren zugrunde. Es bleibt also nur in der Leibeshöhle ein verhältnismäßig geringer Teil dieser Elemente übrig, wenn der Proliferationsprozeß des Ectoderms beginnt. Von diesem Moment übersteigt aber die Zahl der hinzutretenden Ectodermzellen vielfach diejenige der vorhandenen Elemente mesodermalen Ursprungs. Wenn wir noch dazu erwägen, daß sich die ganze longitudinale und die zirkuläre Muskulatur der Leibeswand aus dem Ectoderm entwickelt, so müssen wir dem neugebildeten Ectoderm eine höchst wichtige, eine dominierende Bedeutung bei der Regeneration der »mesodermalen« Gewebe und Organe zuschreiben.

XIII. Regeneration des Blutgefäßsystems.

Das Blutgefäßsystem entsteht in der Regenerationsknospe ohne irgendwelchen Anteil des Ectoderms, in welcher Hinsicht ich der Beschreibung MICHELS nicht beistimmen kann, der dieses System von dem »Mesenchym« ectodermalen Ursprungs herleitet. IWANOW hat vollständig Recht, wenn er sagt: »Gegen die Möglichkeit einer Teilnahme des ectodermalen Mesenchyms an der Bildung dieser Zellen, wie dies von MICHEL angenommen wird, spricht der Umstand, daß dieselben im Regenerat schon in dem Stadium auftreten, wo das Ectoderm sich erst zu differenzieren beginnt.«

Alle Forscher, welche die Regeneration des Blutgefäßsystems bei den Anneliden untersucht haben, stimmen darin überein, daß alle Blutgefäße des Regenerats aus einem gemeinschaftlichen periintestinalen Sinus den Ursprung nehmen. Es behaupten das BÜLOW, MIß RANDOLPH, MICHEL, MAKAROFF und IWANOW, und aus der Abbildung (Fig. 4, Taf. 41), welche FR. v. WAGNER gibt, dem übrigens die Regenerationsweise des Blutgefäßsystems völlig unbekannt geblieben ist, kann man den Schluß ziehen, daß auch dieser Autor den gemeinschaftlichen, den Darm umgebenden Blutsinus in dem Regenerate (von *Lumbriculus*) richtig gesehen und abgebildet hat. Was jedoch den Ursprung des Gewebes, welches diesen Sinus begrenzt, anbelangt, so sind die Ansichten verschieden. Die Behauptung MICHELS haben wir oben angeführt; nach RANDOLPH verdankt das Gewebe dem Mesoderm seinen Ursprung, nach MAKAROFF bildet es sich aus seitlichen Vorsprüngen der Darmwand (!) in der Nähe der Analöffnung,

was sehr unwahrscheinlich zu sein scheint, nach IWANOW wird der Blutsinus von wandernden Amöbocyten und Neoblasten umgeben, und indem er in Stämme zerfällt, bilden die kleinen Leukocyten die bleibende Wand des Sinus und die Auskleidung der aus demselben entstehenden Gefäßen.

Bei den von mir untersuchten Polychäten kann man folgende Regenerationsphasen des Gefäßsystems unterscheiden.

Zuerst ist hervorzuheben, daß nach der Operation eine größere oder geringere Blutquantität aus den durchschnittenen Gefäßen nach außen herausfließt und indem es gerinnt, trägt es zum provisorischen Wundverschluß bei. Nachdem die Wunde (sowohl im Kopfregerat, wie auch im Schwanzregerat) durch das entodermale Schildchen verschlossen ist, findet bald eine sehr reiche Blutanhäufung rings um den Darm in nächster Nachbarschaft der Wunde statt, so daß es hier zur Bildung eines ansehnlichen »periintestinalen« Blutsinus kommt, worin meine Beobachtungen vollkommen mit denen meiner Vorgänger übereinstimmen. Das Blut sammelt sich hier, indem es aus allen durchschnittenen Gefäßen, besonders aber aus den Darmgefäßen ausfließt. Gleichzeitig aber häufen sich rings um diesen Blutsinus lose liegende Zellenelemente, die auch teilweise zwischen diese letzteren und das Ectoderm eindringen, und bald eine endotheliale Wand des Sinus bilden. Die genannten Elemente stammen hauptsächlich von den Wandungen der alten Gefäße ab, deren unmittelbare Verlängerung die Wände der regenerierten Gefäße von Anfang an zu bilden scheinen. Außerdem tragen auch die in der Nähe der Wunde sich ansammelnden Cölomelemente, und zwar die von der visceralen Schicht des Peritonäums sich abtrennenden Zellen und vielleicht auch einzelne Leukocyten zur Bildung der Gefäßwandungen bei. Zuerst aber, wie erwähnt, bildet sich nur die Wandung des periintestinalen Blutsinus, und erst nachträglich differenzieren sich aus diesem letzteren die einzelnen Gefäßstämme. Die Einzelheiten dieser Differenzierung blieben mir jedoch unbekannt. Sehr interessant ist noch die folgende Eigenschaft der sich regenerierenden Blutgefäße.

Nachdem die Endothelwand des Sinus, oder der aus demselben sich zu differenzieren beginnenden Stämme entwickelt ist, fängt dieselbe an, in das Innere der Gefäße Zellen zu proliferieren, so daß sehr bald im Inneren dieser letzteren ein sehr charakteristisches, aus blassen, miteinander mittels dünner Fortsätze zusammenhängenden Zellen bestehendes Gewebe hervortritt. Ich sehe darin ein Beispiel

einer bei den Regenerationsprozessen oft hervortretenden Erscheinung, daß sich gewöhnlich viel mehr Zellelemente bilden, als zur Reparatur der betreffenden Organe nötig ist (vgl. meine Arbeit [26] über die Regeneration älterer Forellenembryonen). Infolge der Vermehrung der Wandzellen wird das Blutgefäßlumen, anstatt einheitlich zu bleiben, in zahlreiche Spalten geteilt, und das Ganze bekommt ein Aussehen einer schwammigen, mit Blut gefüllten Bildung. Erst nachträglich unterliegt die größte Mehrzahl der das Lumen erfüllenden Zellen einer Reduktion, die Zellen werden immer blasser, die Kerne zerfallen in Häufchen von blassen und immer schwächer sich tingierenden Körnchen und gehen allmählich zugrunde, indem die Zerfallsprodukte der Zellen im Blute der Gefäße verschwinden. Man muß annehmen, daß sie endlich im Blute zerfließen.

Einige Abbildungen mögen das Obengenannte illustrieren. In Fig. 48 sieht man, 24 Stunden nach dem Abtragen des hinteren Körperabschnittes (bei *Amphiglene*), unter dem Entodermischildchen den Blutgefäßsinus, welcher das Hinterende (der Schnitt hat die seitliche Wand des Darmes getroffen) des Darmes umgibt; man sieht auch, wie die endotheliale Gefäßwand zum Teil schon den Sinus begrenzt, wobei ihre Zellen größtenteils abgeplattet sind; ganz hinten sieht man einige Zellen, welche, dem Habitus nach, für Leucocyten angesehen werden können. An andern Präparaten derselben Serie kann man sich über die Kontinuität der Wand dieses Blutsinus mit den intakten, mehr nach vorn liegenden Gefäßbildungen des Wurmes überzeugen. In Fig. 8, wo es schon zur Bildung des definitiven Afters gekommen ist (13. Regenerationstag, *Amphiglene*), sieht man an der Dorsalseite des Hinterdarmes den Blutsinus sehr gut entwickelt, infolge der erwähnten Proliferation seiner endothelialen Wand ist aber das Lumen in einige Abteilungen zerfallen. Der den Darm umgebende Blutsinus ist auch im Querschnitt in Fig. 31 (die hintere Partie des Regenerationskegels, *Nerine cirratulus*) sehr gut zu sehen (das Lumen des Sinus ist dunkel gezeichnet).

Sehr interessant ist die Fig. 35, wo wir an einem Horizontalschnitt durch das Kopfregerat der *Amphiglene* einen sehr großen regenerierten Gefäßabschnitt vor uns haben. Nach hinten geht die Wand dieses Gefäßes, welches auch mit dem periintestinalen Sinus kommuniziert, in die Wandungen der alten, intakten Blutgefäße direkt über. Nun ist es interessant, daß in dem hinteren Teil des in der Abbildung dargestellten, regenerierten Gefäßstammes eine Menge von großen, sehr blassen, verästelten Zellen im Lumen vorhanden ist,

welche, wie erwähnt, ein schwammiges Aussehen des Gefäßes bedingen. Diese inneren Zellen unterscheiden sich von denjenigen der Gefäßwand dadurch, daß sie plasmareicher, aber blasser und schwächer tingierbar sind, daß sie viel größere, aber blässere und gleicherweise schwächer tingierbare Kerne besitzen und endlich, daß sie mit feinen Fortsätzen versehen sind, und sich vermittels dieser letzteren vielfach miteinander verbinden. Man sieht aber verschiedene Übergänge von den noch nicht umgestalteten Wandzellen des Gefäßes zu den stark modifizierten, das Lumen erfüllenden Gefäßzellen. Daß dieselben von endothelialen Wandzellen stammen, das beweist nicht nur der Umstand, daß die obenerwähnten Übergangsstadien zu finden sind, sondern auch das, daß in manchen, schon etwas modifizierten, plasmareicheren Wandzellen des Gefäßes mitotische Figuren angetroffen werden (s. in der Mitte der betreffenden Abbildung). Außerdem sieht man auch an dem betreffenden Präparate die verschiedenen, oben-erwähnten Degenerationsstadien der immer blasser werdenden und im Blute liegenden Zellen im Innern des Gefäßes. In den nach vorn wachsenden, in die Kopflappen und dann in die einzelnen Kiemenröhrchen eindringenden, immer dünneren Gefäßen sind schon diese inneren, verästelten Zellen nicht vorhanden. Ich muß noch bemerken, daß ähnliche Bilder in manchen Figuren der Arbeit von WAGNER (34) zu sehen sind, z. B. in Fig. 4, Taf. 41, wo im Innern des periintestinalen Sinus eine Anzahl von sehr blassen, augenscheinlich zugrunde gehenden und miteinander noch zusammenhängenden Zellen abgebildet ist, welche jedoch WAGNER weder beschreibt, noch ihre Herkunft und ihr weiteres Schicksal zu verfolgen sich bemüht.

XIV. Borstenfollikel und ihre Muskulatur. Parapodien. Kopfkienem.

Während nach den alten Untersuchungen von SEMPER über die Knospung bei *Nais* die Borstenfollikel aus dem Mesoderm entstehen, haben alle andern Autoren, wie BÜLOW (*Lumbriculus*), EMERY (*Nephthys*, *Lumbriconereis*, *Asterope*), MALAQUIN (*Autolytus*, *Myrianiida*), HEPKE (*Nais*), v. BOCK (*Chaetogaster*), MICHEL (diverse Polychäten und Oligochäten), E. SCHULTZ (*Harmothoe* und einige andre Polychäten) und ich (Enchyträiden), dieselben aus dem Ectoderm hergeleitet. MICHEL ist jedoch der Ansicht, daß die eigentlichen Borstenfollikel, d. h. »les bulbes«, vom Ectoderm stammen, dagegen die sog. von ihm »les sacs«, d. h. »enveloppe constituant notamment les muscles sétigères«, oder mit andern Worten die Muskeln der Borstensäcke zum Teil wenigstens aus dem Mesoderm sich

entwickeln, denn er drückt sich folgendermaßen aus (l. c. S. 361): »Les bulbes sétigères proviennent de l'ectoderme, soit (*Nephtlys*) directement, soit (*Allolobophora*) moins indirectement que les autres ébauches, notamment que les sacs, dont une partie au moins, le revêtement superficiel, est d'origine mésodermique.«

Ich habe in meiner Enchyträidenarbeit die Regeneration der Borstenfollikel und ihrer Muskeln etwas näher beschrieben und bin zum Schlusse gelangt, daß an der Stelle, wo der künftige Borstenfollikel auftreten soll, einige Ectodermzellen sich vertiefen, um den Follikel zu bilden, aus dessen Zellen dann die Borsten sich entwickeln, und daß auch die Muskeln der Borstenfollikel, welche in schräger Richtung von der Basis des Follikels bis zum Hautmuskelschlauch emporsteigen, dem Ectoderm ihre Entstehung verdanken, und zwar so, daß die den Borstenfollikeln direkt anliegenden Ectodermzellen in lange, dünne Elemente sich differenzieren, unter die Epidermisschicht rücken, mit der Basis des Follikels in Zusammenhang treten und sich allmählich in die definitiven Muskelfasern differenzieren.

Nach E. SCHULTZ regenerieren sich, wie erwähnt, die Borstenfollikel der Polychäten gleicherweise aus dem Ectoderm; es ist aber diesem Verfasser unbekannt geblieben, wie neben dem einen Borstenfollikel jederseits der zweite entsteht, ob er im Zusammenhange mit dem ersteren, oder ganz unabhängig sich entwickelt; was die Muskulatur anbetrifft, so leitet er dieselbe vom Ectoderm ab und zwar, soweit ich aus der kurzen Beschreibung verstehen konnte, aus Zellen, die unmittelbar dem Borstenfollikel anliegen.

Was die Regeneration der genannten Organe bei den von mir untersuchten Polychäten anbetrifft, so muß ich vor allem bemerken, daß sowohl hier, wie wahrscheinlich auch bei allen übrigen Polychäten, die Borsten sich früher entwickeln als die Anlagen der Parapodien, daß die ersteren zum Vorschein kommen, bevor noch die Ausstülpungen der Leibeshöhle zur Bildung der Parapodien hervortreten. Die Borstenfollikel der ventralen und der dorsalen Reihe entwickeln sich ganz unabhängig, wobei etwas früher die ersteren, als die letzteren sich ausbilden. Jeder Borstenfollikel entsteht, wie bei den Enchyträiden, auf die Weise, daß sich eine Gruppe (Fig. 42) Ectodermzellen vergrößert, größere Kerne bekommt und mit ihren verbreiterten, etwas kolbenförmig angeschwollenen, basalen Enden in die Tiefe, gegen die Leibeshöhle eindringt, wobei die parietale Peritonealwand infolgedessen etwas eingestülpt wird, Da fast gleich-

zeitig, segmental, mit den Borstenfollikelanlagen die ectodermalen Anlagen der Scheidewände entstehen, so werden die ersteren gleich durch diese letzteren etwa aufgenommen, so daß an Sagittalschnitten die Borstenfollikelanlagen in den basalen Teilen der sich anlegenden Scheidewände teilweise zu liegen scheinen (vgl. Fig. 12).

Aus den zentralen Zellen der Follikelanlage entwickeln sich die Borsten, und zwar eine jede derselben, wie es schon meine Vorgänger gezeigt haben, gibt einer einzigen Borste den Ursprung, indem der Kern gewöhnlich eine mehr oder weniger basale Lage in der Zelle einnimmt und im Zentrum des Plasmas eine anfangs sehr enge und zarte Borstenanlage erscheint, die allmählich sich verdickt und mit der Spitze nach außen heraustritt (vgl. die Fig. 41, 29).

Fast gleichzeitig mit der Bildung der Borstenfollikelanlage treten auch die Anlagen der Borstenmuskeln hervor und zwar, so weit ich mich überzeugen konnte, gleicherweise aus dem Ectoderm. In Fig. 42 sehen wir links die Anlage des Borstenfollikels aus einer Anhäufung von großen, ectodermalen Zellen bestehend, und im innigen Zusammenhange mit dieser Anhäufung Reihen von Zellen, welche aus dem Ectoderm heraustreten. Ich halte es für sehr wahrscheinlich — besonders wenn ich die analogen Bilder bei den Enchyträiden zum Vergleich ziehe — daß diese Zellen eben die Anlagen der Borstenfollikelmuskulatur darstellen. In etwas späteren Stadien sieht man die Borstenfollikel von vielen schon ganz freien Zellen umgeben, die allmählich den Muskelfasern den Anfang geben, wobei diese Zellen sehr ähnlichen Veränderungen unterliegen, wie die muskelbildenden Zellen der longitudinalen Körpermuskulatur, insofern auch hier die Kerne der Zellen birnförmig werden, chromatische Fortsätze an dem distalen Pole erhalten, seitlich sich stark abplatteln und in proximodistaler Richtung wachsen. Solche Zellen sehen wir z. B. am Grunde des Borstenfollikels in Fig. 41, wo sie in naher Nachbarschaft der ventrolateralen Muskeln der Körperwand liegen. In Fig. 32 gehören die zwei rechts (32 C) ganz isoliert dargestellten muskelbildenden Zellen eben der Muskulatur der Borstenfollikel.

Nach dem Hervortreten dieser Anlagen erfolgt die Bildung der eigentlichen Parapodien, d. h. derjenigen Ausstülpungen der Körperwand, welchen die Borstenbündel aufsitzen. SCHULTZ betont, daß »die dorsalen und ventralen Parapodien aus einer gemeinsamen Anlage entstehen, wie bei allen Errantia, im Gegensatz zu den getrennt voneinander sich anlegenden dorsalen und ventralen Parapodien der Sedentaria«. Diese Verallgemeinerung ist ganz zutreffend; sowohl

bei der *Amphiglene* wie auch bei *Nerine cirratulus* haben nach meinen Beobachtungen die dorsalen und ventralen Parapodien eine getrennte Anlage. Wir sehen z. B. in Fig. 14, wo ein Regenerationskegel einer *Nerine* von der Seite abgebildet ist, daß die Reihen der dorsalen und der ventralen Parapodien ganz getrennt voneinander verlaufen; erst später fließen diese beiden Anlagen teilweise zusammen und zwar infolge des Wachstums ihrer basalen Abschnitte. Die Anlagen der kiemenartigen Anhänge der dorsalen Parapodien bei *Nerine* kommen erst dann zum Vorschein, wenn die Anlagen der dorsalen und ventralen Parapodien sich zu vereinigen beginnen.

Was die Regeneration der Kopfküemen anbelangt, so habe ich dieselbe näher bei *Amphiglene* beobachtet. Zuerst, verhältnismäßig sehr früh, erscheinen die beiden kiementragenden Lappen des Kopfsegments als anfangs halbkugelige Ausstülpungen, welche später eine mehr konische Gestalt annehmen (vgl. die Fig. 26, Horizontalschnitt, 3—4 Tage nach der Operation, und Fig. 35, 9 Tage nach der Operation). Jeder Kopflappen zerfällt dann vermittels einer an der Innenfläche desselben erscheinenden Furche in zwei Abteilungen, eine breitere, hintere, in welcher das Gehirnganglion sich bildet, und eine vordere, engere, welche eben konisch vorn endet und den eigentlichen kiementragenden Lappen bildet. Zuerst enthalten diese Lappen nur Blutgefäße und das charakteristische, oben beschriebene Cölogewebe, welches aus verästelten und spindelförmigen, sehr lose liegenden Zellen besteht. Im 8. bis 9. Regenerationstage teilt sich jeder Lappen an seinem vorderen Ende in zwei Stämme, er wird hier zweiästig (Fig. 25). Dann bilden sich so viel Längsfurchen an jedem Stamm, wie Kiemenäste aus ihm auswachsen sollen. In Fig. 21 sehen wir den kiementragenden Lappen im Durchschnitt, aber noch hinter der Stelle, wo derselbe in zwei Stämme zerfallen ist; der Lappen ist dorsal konvex, ventral konkav, und in der Mitte sehr verengt; in der Höhle (Leibeshöhle) sind Gefäße und Cölogewebe zu sehen, aber hier existiert keine Proliferation der Zellen seitens des Ectoderms; das letztere besteht zwar aus hohen, zylindrischen, mit Fortsätzen an der Basis versehenen Zellen, aber es dringen hier keine neuen ectodermalen Elemente in die Leibeshöhle. In Fig. 20 sehen wir im Querschnitt schon die beiden vorderen Stämme und an jedem derselben einige Furchen, welche die Grenzen der zukünftigen einzelnen Kiemenäste bezeichnen. Man sieht auch, daß die Zahl der Blutgefäße sich vergrößert hat, und zwar teilt sich jedes Hauptgefäß in so viele Äste, wie Kiemenäste sich

entwickeln. Einerseits infolgedessen, daß die longitudinalen Furchen immer tiefer werden, andererseits infolgedessen, daß das freie Ende des Stammes fingerförmige Ausstülpungen bildet, entstehen die einzelnen, röhrenartigen Kiemenästchen am vorderen Ende eines jeden Stammes. Diese letzteren sind anfangs zylindrisch und einfach, bald erscheinen aber an denselben die seitlichen Ästchen und zwar entwickeln sie sich zuerst in den mehr basalen und mittleren Teilen eines jeden Röhrehens und dann auch näher dem oberen Ende (Fig. 44, 45).

Für längere Zeit enthalten die Kiemenröhren nur Gefäße und undifferenziertes Cölogewebe von einem mesenchymatischen Charakter. Erst verhältnismäßig spät häuft sich eine Anzahl Zellen des Cölogewebes an der Dorsalseite des Kopfsegments, zwischen dem Gehirn und der dorsalen Körperwand, und indem diese Zellen reich vacuolisiert werden und sehr dicke Membranen erhalten, ordnen sie sich so, daß sie zwei Schichten von sehr regulären, nebeneinander liegenden, kubischen Zellen bilden, die teilweise auch gegen die ventrale Seite sich verschieben und beiderseits das Gehirn umgeben. Diese Zellenschicht wächst dann nach vorn in die einzelnen Kiemenröhren, wo sie die bekannten, reihenartig angeordneten kubischen, dickwandigen, hellen, chordaähnlichen Stützzellen bilden. In Fig. 16 und 17 sieht man im Querschnitt die erwähnte Schicht der kubischen Zellen unterhalb der Dorsalwand des Kopfsegments.

XV. Kurze Zusammenstellung.

1) Im Hinterregenerat beginnt der Wundverschluß damit, daß nachdem sich die Wunde infolge einer Kontraktion der zirkulären Leibesmuskulatur verengt, ein kleiner Abschnitt des durchschnittenen Darmes nach außen hinausragt und sich umstülpt, so daß die innere, bewimperte Fläche des Darmepithels nach außen gerichtet wird. Zwischen dem freien Rande dieser Darmwand und dem Rande der Leibeswand bleibt ein enger kreisförmiger Schlitz übrig, welcher durch Leucocyten, durchschnittene Muskelteile und heraustretende Geschlechtselemente provisorisch geschlossen wird. Später verwachsen beide Ränder und der umgestülpte Darmwandabschnitt bildet ein bewimpertes Schildchen am Hinterende des Wurmkörpers, mit der primären Anusöffnung in der Mitte.

2) Das auf diese Weise entstandene bewimperte entodermale Schildchen stülpt sich dann samt einem Teil des Ectoderms ein, und zwar so, daß eine ringförmige Vertiefung an der Grenze zwischen dem entodermalen und dem ectodermalen Teil der Wundfläche

entsteht, wobei die mittlere Partie des entodermalen Schildchens samt der primären Analöffnung im Zentrum als ein kleiner Kegel hervorragt. Später verschwindet dieser letztere, und es erfolgt eine Ausgleichung der Hinterdarmwand; der der definitiven Afteröffnung unmittelbar angeschlossene Hinterdarmabschnitt stellt auf diese Weise eine ectodermale Bildung dar.

3) Im Kopfregenerat vollzieht sich der Wundverschluß auf eine ähnliche Weise, jedoch mit dem Unterschied, daß die primäre Darmöffnung (Mundöffnung) geschlossen wird. Und zwar verengt sich auch hier die Wunde infolge einer Kontraktion der zirkulären Muskulatur der Körperwand und ein kleiner Darmabschnitt ragt nach außen heraus und stülpt sich gleicherweise um, so daß die innere, bewimperte Oberfläche seiner Wand nach außen gerichtet wird. Auch hier kommt es zuerst zu einem provisorischen und dann zu einem definitiven Verschluß des ringförmigen Schlitzes zwischen dem Rand des entodermalen Schildchens und demjenigen der Körperwand. Sehr bald schließt sich die in der Mitte des Schildchens gelagerte primäre Mundöffnung, wonach eine neue durch Einstülpung des Entodermeschildchens sich bildet. Da die beiden Kopflappen diese letztere Öffnung später umwachsen, bedingen sie die Bildung einer Art Mundbucht, welche vom Ectoderm ausgekleidet ist, analog der ectodermalen Begrenzung der definitiven Analöffnung.

4) Das Gehirnganglion entsteht aus paarigen Verdickungen des Ectoderms der beiden Kopflappen; aus derselben Quelle entstehen auch die Schlundkommissuren. Das Bauchmark regeneriert sich vom Ectoderm des Regenerationskegels aus, wobei eine energische Zellenproliferation des Ectoderms unmittelbar vor dem Analsegment stattfindet, die das Längswachstum des Bauchmarks bedingt und außerdem noch in jedem Segment eine ectodermale Zellenproliferation in der Mittellinie der Ventralwand des Regenerationskegels hervortritt und am Wachstum des Bauchmarkes teilnimmt. Vom alten Bauchmark wachsen höchstens nur einzelne Nervenfasern in das neue hinein. Die ectodermalen, das Bauchmark bildenden Zellen, sind in regulären, senkrechten Reihen angeordnet, so daß sie Zellensäulen bilden. In der Mittellinie treten im Ectoderm hohe zylindrische Zellen hervor, die verästelte Fortsätze in die Fasersubstanz des Bauchmarkes senden.

5) Im innigen Zusammenhang mit dem Bauchmark entwickeln sich aus dem Ectoderm seitliche Muskelanlagen, die samt der Bauchmarkanlage als Neuromuskelanlagen bezeichnet werden können. Sie liefern die longitudinale Muskulatur der Körperwand. Bevor sie sich

vom Bauchmark trennen und differenzieren, bilden sie im hintersten Teil des Regenerationskegels Anlagen, welche auf die dorsale Seite des Körpers übergehen und die dorsolongitudinale Muskulatur liefern, während die ventral übrigbleibenden Teile der ventrolateralen, longitudinalen Muskulatur den Ursprung geben. Die medioventrale, longitudinale Leibeswandmuskulatur verdankt gleicherweise dem Ectoderm ihren Ursprung.

6) In der Anlage der Longitudinalmuskulatur erscheinen längliche, mehrkernige Zellen, die sich in einen proximalen (zentralen), Kerne enthaltenden und distalen (peripherischen), nur aus Plasma bestehenden Abschnitt differenzieren. Dieser letztere Abschnitt plattet sich stark in lateraler Richtung ab, und im corticalen Teil des Plasmas erscheint hier eine kontraktile Substanz in Gestalt einer nicht ganz geschlossenen, und zwar zentral offenen Rinne; durch den Schlitz kommuniziert das von der kontraktilen Substanz umgebene Sarkoplasma mit demjenigen (proximal gelegenen), wo die Kerne liegen, wobei diese letzteren birnförmig werden und je einen, aus Chromatinsubstanz bestehenden Fortsatz am distalen Pol erhalten.

7) Die zirkuläre (oder schiefe) Leibesmuskulatur entwickelt sich aus dem Ectoderm des Regenerationskegels, und zwar aus einer tieferen Schicht desselben.

8) Das Cölogewebe, welches anfangs als lockeres Gewebe von mesenchymatischem Charakter die Leibeshöhle ausfüllt, stammt teilweise vom alten mesodermalen Gewebe und zwar hauptsächlich vom alten Peritonäum, größtenteils aber entwickelt es sich aus dem regenerierten Ectoderm, von welchem viele einzelne Zellen, hauptsächlich an der Bauchseite und an der ventrolateralen Seite des Körpers sich abtrennen, und in die Leibeshöhle treten. Zur Bildung der Scheidewände dienen hauptsächlich ectodermale Elemente, die in Querreihen von ihren Mutterstätten sich ablösen, wobei die am meisten energische Proliferationsstelle dieser Elemente im Hinterregenerat unmittelbar vor dem Analsegment, im Kopfregenerat unmittelbar hinter dem ersten Kopfsegment sich befindet.

9) Die weitere Differenzierung des Cölogewebes in einzelne Somite schreitet in der Richtung von vorn nach hinten im Schwanzregenerat und in der Richtung von hinten nach vorn im Kopfregenerat, wobei das Analsegment bzw. das erste Kopfsegment immer weiter von dem alten, intakten Körperabschnitt des Wurmes sich entfernt.

10) Von dem alten Muskelgewebe nehmen in geringem Maße,

und zwar hauptsächlich im Kopfregenerat, die longitudinalen Muskeln an der Bildung der neuen teil, sie vermitteln sozusagen die Verbindung des alten mit dem neuen, 'aus Ectoderm entstehenden Gewebe der longitudinalen Muskulatur des Körpers.

11) Das Blutgefäßsystem regeneriert sich hauptsächlich von den alten Gefäßen aus, wobei zuerst ein periintestinaler Blutsinus entsteht, von welchem dann einzelne Blutgefäßstämme den Ursprung nehmen, wobei, was besonders deutlich im Kopfregenerat zu sehen ist, in der Lichtung der Gefäße ein charakteristisches Gewebe von verästelten, miteinander zusammenhängenden Zellen entsteht, welches von der endothelialen Wand der Gefäße sich entwickelt, und dann allmählich zugrunde geht.

12) Die Borstenfollikel und deren Muskulatur ist ectodermalen Ursprungs. Die dorsalen und ventralen Parapodien haben eine getrennte Anlage. Die Kopfkienem entwickeln sich durch eine allmähliche Verästelung der kientragenden Kopfplatten.

XVI. Einige theoretische Betrachtungen über Regenerationserscheinungen im allgemeinen.

Ich beabsichtige hier einiges über die allgemeinen Erscheinungen der Regeneration im Tierreich zu erörtern, wobei ich mich ausschließlich auf die eigentliche Regeneration beschränke, d. h. Wiederherstellung eines schon vorhandenen, gleichgültig ob in ganz unverändertem, oder in heteromorphotisch verändertem Zustand. Das Vermögen der Entwicklung eines Organismus aus vermindertem Ei- oder Furchungsmaterial werde ich hier deshalb gar nicht berücksichtigen.

Zuerst also die schon so vielfach erörterte Frage, ob das Regenerationsvermögen eine fundamentale Eigenschaft eines jeden Organismus ist, oder ob es als eine Anpassung an die Verletzbarkeit der Lebewesen, und als ein Vermögen, welches den Organismen in verschiedenem Grade zukommt oder sogar gänzlich fehlt, »je nach dem Grade und der Häufigkeit ihrer Verletzbarkeit« angesehen werden muß, wie es A. WEISMANN (35) annimmt?

Mir scheint die Annahme WEISMANN'S, daß das Vermögen der Regeneration keineswegs ein gleichmäßiges ist, und daß es entsprechend den Bedürfnissen des Tieres zu- und abnimmt, »sowohl in bezug auf das Ganze, wie auf die einzelnen Teile« in einiger Hinsicht ganz zutreffend zu sein. Ich meine, daß dieses Vermögen von zwei fundamentalen Momenten abhängig ist: 1) von den inneren

Eigenschaften der Gewebe eines jeden Lebewesens, von den strukturellen Verhältnissen derselben, welche die größere oder geringere Verletzbarkeit des ganzen Körpers oder der verschiedenen Teile desselben bedingen — also von inneren Ursachen und 2) von den äußeren Bedingungen, welche diese Verletzbarkeit begünstigen oder nicht — also von äußeren Ursachen.

Was die ersteren Bedingungen anbelangt, so handelt es sich hier vor allem um eine größere oder kleinere Plastizität der Gewebe, um die größere oder geringere Vermehrungsfähigkeit der Zellen, um das Vorwiegen von mehr plastischen, wucherungsfähigeren oder von mehr unplastischen, zur Proliferation unfähigeren Geweben im Körper des betreffenden Organismus. Danach ist für uns einleuchtend, warum ein Organismus um so regenerationsfähiger ist, je jünger er überhaupt ist, denn je jünger die Gewebe sind, und von je mehr embryonalem Charakter, desto vermehrungsfähiger und plastischer, desto mehr sind sie zum Wachstum befähigt. Wir wissen z. B., wie es meine (26) Untersuchungen gezeigt haben, daß junge, noch mit dem Dottersack versehene Forellen sehr regenerationsfähig sind, während bei älteren Fischen diese Fähigkeit verhältnismäßig schwach entwickelt ist. Dann ist es wichtig, daß bei verschiedenen Tieren der Plastizitätsgrad der Gewebe ein sehr differenter sein kann, und daß es von der Struktur der Gewebe abhängt, ob dieselben mehr oder weniger stark resistent, oder schwach und brüchig sind. Wovon diese Eigenschaften der Gewebe abhängen, ist schwer zu sagen, wahrscheinlich aber sind sie durch sehr große Strukturverschiedenheiten bedingt. Ich führe einige Beispiele an. Die Anneliden, und zwar sowohl die Polychäten wie die Oligochäten, und unter diesen letzteren sowohl die Terricolen wie die Limicolen, zeichnen sich durch eine, im allgemeinen große Regenerationsfähigkeit aus. Alle besitzen ja aber verhältnismäßig wenig resistente und brüchige Gewebe. Nach WEISMANN regeneriert sich z. B. sehr leicht der Regenwurm oder der *Lumbriculus* deshalb, weil beide sehr viele Feinde haben, sehr vielen Verfolgungen ausgesetzt sind, und sehr oft verletzt werden; die Regenerationsfähigkeit ist deshalb bei diesen Tieren eine höchst wichtige Anpassung, die mit der Häufigkeit der Verletzbarkeit verbunden ist; sie ist eine nützliche Regulation. Aber eine solche Anschauungsweise ist etwas zu einseitig. Wir sind der Meinung, daß es sich hier nicht nur um nützliche, zweckmäßige Regulationen, sondern auch um strukturelle Eigenschaften handelt, welche die Gewebe der betreffenden Tiere zur Regeneration befähigen. Denn bei

den so sehr nahestehenden Tieren, wie den Hirudineen, ist diese physiologische Fähigkeit fast gar nicht entwickelt, es wäre aber zu gewagt, zu behaupten, daß unsre kleinen Hirudineenarten, z. B. *Nepheleis* oder *Clepsine*, weniger den Verfolgungen ausgesetzt sind, als die Limicolen. Daß den Hirudineen, die, soweit es mir bekannt ist, sehr wenig in betreff der Regenerationserscheinungen untersucht worden sind, die Regenerationsfähigkeit fast gar nicht zukommt, darüber konnte ich mich vor 2 Jahren durch eine Reihe von Experimenten überzeugen. Während der Ferienzeit habe ich in einem kleinen Bergbach in den Karpathen sehr viele Exemplare von nicht näher bestimmten Species von *Clepsine*, von *Nepheleis vulgaris* und *Aulostomum gulo* gefunden. Ich habe eine große Anzahl dieser Würmer operiert, und zwar habe ich bei einigen mehrere hintere Segmente abgeschnitten, bei andern einige vordere, noch andre habe ich in zwei Hälften durch die Mitte des Körpers zerlegt. Da die operierten Individuen nicht lange in künstlichen Aquarien leben konnten, habe ich eine große Anzahl operierter Würmer in einem Lehmgefäß in fließendem Wasserstrom in dem Bach, und somit in fast natürlichen Bedingungen gehalten. Bei solchen Bedingungen lebten die Würmer sehr gut, aber nach 7 Wochen war bei der größten Mehrzahl die Wunde nicht verheilt, nur bei einigen Exemplaren von *Aulostomum* hatte sie sich geschlossen, aber es war keine Spur von einer eigentlichen Regeneration zu bemerken, es bildete sich keine Regenerationsknospe, die bei den Limicolen bekanntlich so früh zum Vorschein kommt.

Worin liegt aber die Ursache eines so außerordentlich großen Unterschiedes in der Regenerationsfähigkeit bei den so nahestehenden Tiergruppen wie den Limicolen einerseits und den Süßwasserhirudineen andererseits? Meiner Meinung nach liegt die hauptsächlichste Ursache dieser Erscheinung in den strukturellen Differenzen beider Tiergruppen. Die Haut der Hirudineen zeichnet sich durch einen ungeheuren Reichtum von tiefliegenden einzelligen Drüsen, die als sehr spezialisierte Elemente ohne Zweifel die Proliferationsfähigkeit der Epidermis, welche bei den regenerativen Prozessen bei andern Anneliden eine so wichtige Rolle spielt, in hohem Grade vermindern. Zweitens ist das die Leibeshöhle der Hirudineen ausfüllende und sehr stark differenzierte faserige Parenchym besonders resistent und zäh, was zusammen mit der großen Zähigkeit, Dehnbarkeit und Stärke des Hautmuskelschlauches einerseits eine Verletzung und sogar ein künstliches Durchschneiden des Körpers in hohem Maße

erschwert, anderseits aber die Proliferationsfähigkeit der Gewebe vermindert!

Nehmen wir ein andres Beispiel. Die Fische zeichnen sich durch eine geringe Regenerationsfähigkeit aus (mit der Ausnahme von ganz jungen, noch mit dem Dottersack versehenen Individuen). Man möchte aber glauben, daß vielleicht die am einfachsten organisierten Leptocardier eine größere Regenerationsfähigkeit aufweisen. Während meines Aufenthalts in der Zoologischen Station in Neapel im Winter 1903 und 1904 habe ich mich unter anderm auch mit diesem Thema beschäftigt. Es wurden Hunderte von Exemplaren operiert, sowohl ganz ausgewachsene wie auch kleine (2 bis 3 cm Länge). Mit einem scharfen Messer habe ich bei denselben einen größeren oder geringeren hinteren Körperabschnitt abgetragen und obwohl die größte Mehrzahl der Individuen noch mehr als 6 Wochen lebte, kam es bei keinem einzigen zum Wundverschluß. Es ist interessant, daß auch die kleinen abgeschnittenen Teile (0,5 bis 1,5 cm lang) einige Wochen am Leben sich erhalten haben. Die Lebensfähigkeit ist also beim *Amphioxus* sehr groß; trotzdem aber zeichnet er sich durch keine Regenerationsfähigkeit aus¹. An den operierten Individuen tritt die durchschnittene Chorda dorsalis weit nach außen heraus, und zwar noch viel stärker als bei den jungen Forellen, wie aus meinen Untersuchungen folgt. Die Wundöffnung verengte sich nicht einmal, und die durchschnittene Leibeswand blieb in der größten Zahl der Fälle ganz unverändert, ohne irgendwelche Spur einer sonstigen Reaktion. Der Lanzettfisch ist also noch viel weniger regenerationsfähig als die viel höher entwickelten Knochenfische; denn ich habe auch in Neapel ausgewachsene Exemplare von *Cristiceps argentatus* operiert, welchen ich einen hinteren Körperabschnitt samt einem Teile des Rückgrates abgeschnitten habe, und während derselben Zeit hat sich bei einer großen Zahl der Individuen die Wunde gänzlich geschlossen und sind sogar die ersten Spuren einer neuen Schwanzflosse erschienen.

Was verursacht nun diese Unfähigkeit zur Regeneration beim *Amphioxus*? Einmal kann hier teilweise das WEISMANNSCHE Prinzip gültig sein. Denn die Lanzettfische leben, wie bekannt, im Saude

¹ Ich muß hier bemerken, daß die größte Mehrzahl der operierten Individuen nach einer längeren oder kürzeren Zeit rötlich erschienen, und zwar infolge der Entwicklung von speziellen Mikroorganismen; aber auch diejenigen Exemplare, welche dieser Krankheit nicht unterlagen, zeigten keine Spur von irgendwelchen Regenerationserscheinungen.

des Meeresgrundes und können mit größter Schnelligkeit in diesem letzteren sich verstecken, so daß es äußerst schwer ist sie zu fangen; sie werden deshalb weniger als viele andre Meerestiere von den Feinden verfolgt. Das wäre die äußere Ursache, daß sich die erwähnte Fähigkeit beim *Amphioxus* nicht entwickelt hat. Aber als viel wichtiger betrachte ich den Umstand, daß die Struktur des *Amphioxus* und der Charakter seiner Gewebe äußerst ungünstig für regenerative Prozesse ist. Bei andern Wirbeltieren, z. B. bei den kleinen Forellen oder bei den Amphibien, spielen beim Wundverschluß eine wichtige Rolle einerseits das Bindegewebe und die in großer Anzahl an der Wundfläche sich ansammelnden Leucocyten, andererseits die große Plastizität, Verschiebbarkeit und Proliferationsfähigkeit des Hautepithels; bei den Forellenembryonen sind diese Fähigkeiten des mehrschichtigen Epithels des Wundrandes äußerst groß. Beim *Amphioxus* ist das Epithel einschichtig und seine Zellen zeichnen sich durch eine äußerst geringe Proliferationsfähigkeit aus; das Bindegewebe ist höchst unplastisch und einfach, es enthält zum größten Teil keine Zellen, denn es stellt Blätter dar, welche aus einem Endothel entstehen, das an einer seiner Flächen Bindesubstanz lamellenartig ausscheidet, wobei diese Lamellen gewöhnlich straffe Faserlagen ohne Zellen bilden (z. B. die Außenlage und die Innenlage der Cutis) oder homogene Lagen nur mit Bindefasern aber gleicherweise ohne Zellen (z. B. die mittlere Schicht der Cutis) darstellen. Wie kann nun ein solches Bindegewebe, welches keine Zellen, sondern nur Produkte derselben enthält, plastisch und regenerationsfähig sein? Dazu kommt noch, daß beim *Amphioxus* das lymphatische System fast unentwickelt ist; wandernde Zellen (Leucocyten) in den Geweben, wenn sie überhaupt vorhanden sind, spielen jedenfalls eine äußerst unbedeutende physiologische Rolle. Die sehr einseitig differenzierten und stark veränderten Chordazellen und die zellenlosen elastischen Hüllen der Chorda können auch nicht regenerationsfähig sein. Mit einem Worte, die ganze Struktur des *Amphioxus*-Körpers stellt sich als in höchstem Grade ungünstig für irgendwelche regenerativerische Prozesse dar.

Daß das WEISMANNsche Prinzip der Nützlichkeit und der »Häufigkeit der Verletzbarkeit« in sehr vielen Fällen zur Erklärung der Regenerationsfähigkeit nicht ausreicht, dafür haben wir sehr viele Beweise. Ein sehr eklatantes Beispiel bieten in dieser Hinsicht die Lepidopterenpuppen. Nach den Untersuchungen meines Schülers, des Herrn JAN. HIRSCHLER (13), die im hiesigen Vergleichend-anatomischen

Institut durchgeführt worden sind, zeichnen sich die Lepidopterenpuppen durch eine verhältnismäßig große Regenerationsfähigkeit aus und zwar besonders nach dem Abtragen von einigen hinteren Segmenten. Da in der Natur, einerseits durch die große Dicke und Stärke des Chitinpanzers der Puppen, und andererseits dadurch, daß die betreffenden Puppen in Kokons eingehüllt sind und somit den Verletzungen überhaupt nicht unterliegen können, die Verletzbarkeit derselben fast ausgeschlossen ist, kann man also die Regenerationsfähigkeit der Puppen mit dem Prinzip der Nützlichkeit nicht erklären. Es ist dagegen leicht verständlich, daß die Puppen regenerationsfähig sind, da die Gewebe derselben außerordentlich plastisch und vermehrungsfähig sind. In der Leibeshöhle befindet sich eine enorme Quantität wandernder Zellen (Leucocyten), die Muskeln sind in statu nascendi, ihre Elemente befinden sich also im Zustande einer regen Vermehrung, und gleicherweise ist das Hypoderm im Zustande der Bildung verschiedener Anlagen, mit einem Worte, der Organismus befindet sich sozusagen in der Höhe seiner Bildungskräfte und diese große Vermehrungsfähigkeit und Plastizität der Gewebe bedingt eben die Leichtigkeit der Regenerationsprozesse.

Noch eine andre Frage will ich hier erörtern. Wir wissen, daß bei der Regeneration der höheren Tiere, z. B. der Fische, nach meinen Untersuchungen, oder der Amphibien, nach den Beobachtungen von FRAISSE, BARFURTH (2) u. a. jedes Gewebe fast nur das seinesgleichen produziert, während z. B. bei vielen Oligochäten oder bei den Polychäten das Ectoderm eine bedeutende Rolle in der Bildung derjenigen Anlagen spielt, welche normal, d. h. in der ontogenetischen Entwicklung, aus dem Mesoderm sich entwickeln (v. BOCK, v. WAGNER, MICHEL, SCHULTZ, ich). Solche Tatsachen haben eine sehr große Bedeutung für die wichtigsten Vererbungsprobleme, und zwar vor allem für das Problem einer »erbgleichen« oder »erbungleichen« Teilung der Keimzellen im Sinne O. HERTWIGS oder WEISMANN'S, oder der »prospektiven Potenz« der Keimzellen im Sinne DRIESCH'S. Infolge einer viel schärfer ausgesprochenen, histologischen Differenzierung der Gewebe bei höheren Organismen, die durch eine mehr erbungleiche Teilung der Keimzellen bedingt ist, enthalten die Gewebszellen dieser Tiere nur eine bestimmte Art von Anlagen und deshalb regeneriert sich hier nur Gleiches aus Gleichem. Bei vielen niederer stehenden Tiergruppen dagegen, wo eine mehr erbgleiche Teilung der Keimzellen stattfindet, bleibt die prospektive Potenz der Zellen des jungen und des fertigen Organismus eine viel größere, was

in der Fähigkeit vieler Gewebe, während der Regeneration differente Gewebe zu produzieren, sehr klar sich manifestiert.

In einem vor einigen Jahren veröffentlichten Aufsätze (27) habe ich versucht, zu zeigen, daß weder die erbgleiche Teilung der Keimzellen noch die erbungleiche als eine allgemeine, allen Wesen zukommende Eigenschaft betrachtet werden kann, daß im Gegenteil die erste Art der Keimzellenvermehrung mehr den niederen Tiergruppen, die letztere den höheren eigen ist, und daß in der phylogenetischen Entwicklung des Tierreichs die eine, einfachere Teilungsart sich allmählich in die andre verwandelte, und daß dadurch eine immer schärfere Arbeitsteilung in den Geweben der Organismen und eine immer höhere histologische Differenzierung derselben bedingt worden ist. Die Erscheinungen, welche wir bei der Regeneration finden, bekräftigen in hohem Maße meine Anschauung, die unvergleichlich größere, prospektive regeneratorsche Potenz der Gewebe bei vielen niederen Tiergruppen und die fast absolute Unfähigkeit der Gewebe der fertigen höheren Tiere Ungleichartiges zu regenerieren, bekräftigen die oben dargestellte Meinung.

Daß die Art und Weise des Verlaufs der Regenerationsprozesse von der prospektiven Potenz der Gewebszellen des betreffenden Organismus abhängig ist, das steht wieder im Einklange mit der oben ausgesprochenen Meinung, daß diese Prozesse nicht nur von äußeren Ursachen, sondern auch von den inneren Bedingungen, also sowohl von den ererbten Anlagen, wie auch von der Wechselwirkung zwischen dem Organismus und der Umgebung, abhängig sind. In dieser Hinsicht bin ich vollkommen mit den Anschauungen von MORGAN (22) im Einklange.

Nachtrag.

Nachdem ich schon die vorliegende Arbeit der Redaktion dieser Zeitschrift übersandt hatte, erhielt ich eine kurze Mitteilung ohne Abbildungen von P. IWANOW »Über die Regeneration der Segmente bei den Polychäten«, welche in den »Comptes rendus des séances. Travaux de la Société Impériale des Naturalistes de St. Pétersbourg«, Vol. XXXV, Livr. 1, No. 4, 1904 in russischer und französischer Sprache veröffentlicht worden ist.

Diese Mitteilung ist für uns deshalb besonders interessant, weil der Verfasser hauptsächlich *Nerine cirratulus* untersuchte und nur als Ergänzung dienten ihm noch zwei andre Spioniden: *Phyllo-*

chaetopterus und *Polydora*. Es ist mir sehr angenehm, konstatieren zu können, daß unsre Beobachtungen in prinzipiellen Fragen im Einklange sind und zwar vor allem ist es für uns sehr wichtig, daß IWANOW fast die ganze neue Muskulatur der Körperwand, die der Scheidewände (Septa), wie auch des Peritonäum vom Ectoderm der Regenerationsknospe (im Hinterregenerate) herleitet. In dieser wichtigen Hinsicht sind also unsre Resultate übereinstimmend. In manchen Hinsichten stehen aber meine Beobachtungen zu denjenigen IWANOWS im schroffen Gegensatze, und zwar leitet IWANOW, indem er sehr wahrscheinlich unter dem Einflusse von Beobachtungen SCHULTZS war, die schiefen und horizontalen Muskeln der Körperwand, welche hier die Ringmuskeln ersetzen, wie auch die Muskulatur der Scheidewände vom Ectoderm der Bauchwand »in Gemeinschaft mit den Elementen des neuen Bauchnervenstranges« her, die Längsmuskulatur (des Hinterregenerates) dagegen leitet er zwar (im Gegensatz zu den Beobachtungen von SCHULTZ) nicht vom Peritonäal-epithel, sondern, wie ich, direkt vom Ectoderm der Regenerationsknospe ab, aber er nimmt spezielle Ectodermzellen an, »welche an der hinteren Grenze des Epithels der Körperwand (aus diesem Epithel) entstehen, in den terminalen Abschnitt der Höhlung des Regenerats hineinkriechen« und sich hier in Muskelemente und in das Peritonäum differenzieren. Diese Zellen bleiben, nachdem sie in die Höhle des Analsegments hineinkrochen, hier teilweise an der Ventralseite, teilweise aber wandern sie an die Dorsalseite und bilden auf diese Weise Anlagen der ventralen und der dorsalen Bänder der Longitudinalmuskulatur, wie auch die Anlagen der Scheidewände und des visceralen und parietalen Blattes des Peritonäums.

Die obigen Beobachtungen stimmen insofern mit den meinigen, als auch nach meinen Untersuchungen die Anlage der dorsalen Longitudinalmuskulatur in dem hintersten Teile des Regenerationskegels (an der Grenze mit dem Analsegment) durch den Übergang eines Teils der gemeinschaftlichen Zellenanlage der longitudinalen Muskulatur an die Dorsalseite, zustande kommt. IWANOW hat aber die Tatsache übersehen, daß die Anlage der longitudinalen, ventralen Muskulatur im innigen Zusammenhang mit dem Bauchmark entsteht.

Es ist zwar auch die Anlage der transversalen Septalmuskeln mit der Bauchmarkanlage insofern verbunden, als aus dem Ectoderm der ventralen Wand des Regenerationskegels in der Mitte das Bauchmark samt der longitudinalen Muskulatur, und lateral in unmittelbarer Nähe dieser letzteren die Septalmuskelanlagen entstehen, aber

der Zusammenhang der Longitudinalmuskulatur mit dem Bauchmark ist ein viel innigerer und mehr direkter als derjenige anderer Muskeln.

Ich bin auch nicht imstande die Beobachtungen IWANOWS zu bestätigen; daß zwischen dem Regenerationsprozesse im vorderen und hinteren Körperteil eine so große Differenz existiert, wie der russische Forscher annimmt. Im Gegenteil, wir haben in vieler Hinsicht eine Übereinstimmung im Hinterregenerat und im Kopfregerat gefunden. Erstens ist es nämlich ganz falsch, daß im Vorderregenerat die Longitudinalmuskulatur nicht von einer ectodermalen Zellenanhäufung sich bildet, sondern bloß aus den alten, longitudinalen Muskelfasern, die nach vorn hineinwachsen und aus den modifizierten Muskelzellen, die sich von alten Muskelfasern abtrennen, zustande kommen soll. Die Fig. 47 meiner Arbeit, wo das Hineinwachsen der ectodermalen Anlagen der ventralen Longitudinalmuskulatur in der Richtung gegen die alten longitudinalen Muskeln klar zu sehen ist, beweist, daß die Beobachtungen IWANOWS in dieser Hinsicht nicht genau genug waren. Die Bildung des Peritonealepithels soll, nach IWANOW, im Kopfregerat eine ganz andre, als im Hinterregenerat sein, was ich für absolut falsch halte, denn nach IWANOW bildet sich das Peritonäum des Vorderregenerats ausschließlich aus den Zellen, welche aus den alten Segmenten in das Regenerat hineinkriechen, während wir gesehen haben, daß auch hier das Ectoderm des Regenerats eine wichtige Rolle in der Bildung des neuen Peritonäums spielt.

Da ich die Regeneration der Geschlechtsorgane nicht studiert habe, kann ich nicht sagen, ob die Annahme einer Entstehung neuer Genitalzellen aus denjenigen alter Segmente richtig ist; es scheint mir aber sehr wahrscheinlich, daß die betreffende Angabe IWANOWS ganz zutreffend ist. Ich will aber eine, vielleicht etwas vage Meinung aussprechen und zwar, daß die vermeintlichen »Neoblasten« mancher Oligochäten, welche nach Miß RANDOLPH fast ein Universalbildungsmaterial darstellen sollen, mit den Genitalzellen verwechselt worden sind und keine andre Rolle spielen, als die gewöhnlichen Genitalzellen im Hinterregenerat der Polychäten!

Lemberg, im Juli 1904.

Literaturverzeichnis.

1. M. ABEL, Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den limicolen Oligochäten. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII. 1902.
2. D. BARFURTH, Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien. Anat. Hefte. IX. 1893.
3. M. v. BOCK, Über die Knospung von Chaetogaster diaphanus. Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. XXXI. 1897.
4. C. BÜLOW, Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes bei Lumbriculus variegatus. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883.
5. CERFONTAINE, Recherches sur le système cutané et musculaire du lombric terrestre. Arch. de Biologie. 1890.
6. C. EMERY, La Régénération des segments postérieurs du corps chez quelques Annelides Polychètes. Arch. Ital. Biolog. 1886.
7. B. FRIEDLÄNDER, Über die Regeneration der herausgeschnittenen Theile des Centralnervensystems von Regenwürmern. Diese Zeitschr. Bd. LX. 1895.
8. T. W. GALLOWAY, Observations on non sexual reproduction in Dero Vaga. Bull. of the Mus. of Compar. Zoology. Cambridge Mass. 1899.
9. N. HAASE, Über Regenerationsvorgänge bei Tubifex rivulorum, mit besonderer Berücksichtigung des Darmkanals und Nervensystems. Diese Zeitschr. Bd. LXV. 1899.
10. P. HEPKE, Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprozessen der Naiden. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1897.
11. K. HESCHELER, Über die Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. Jen. Zeitschr. Natur. 1898.
12. R. HESSE, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Enchyträiden. Diese Zeitschr. Bd. LVII. 1894.
13. JAN HIRSCHLER, Studien über Regenerationsvorgänge bei Lepidopteren-Puppen. Anat. Anzeiger. Bd. XXIII. 1903.
14. V. JANDA, Über die Regeneration des centralen Nervensystems und Mesoblasts bei Rhynchelmis. Sitzungsber. Böhm. Gesellsch. Wiss. Nr. 11. 1902.
15. P. IWANOW, Die Regeneration von Rumpf- und Kopfsegmenten bei Lumbriculus variegatus. Diese Zeitschr. Bd. LXXV. 1903.
16. E. KORSCHULT, Über Regenerations- u. Transplantationsversuche an Lumbriciden. Verh. d. Deutsch. Zoolog. Gesellsch. 1898.
17. J. KROEBER, Experim. Demonstr. of the Regeneration of Pharynx of Allobophora. Biol. Bull. V. 2. No. 3. 1900.
18. N. MAKAROW, Zur Frage über die Bildung neuer Segmente bei den Oligochäten. Zool. Anz. 18. Jahrgang.
19. A. MALAQUIN, Recherches sur les Syllidiens. Lille 1893.
20. ED. MEYER, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. (Russisch.) Arb. der naturw. Gesellsch. bei der k. Universität Kasan. Bd. XXXI. 1897.
21. A. MICHEL, Recherches sur la régénération chez les Annelides. Bull. scient. de la France et de la Belgique. Publié par A. GIARD. Paris. T. XXXI. 1898.

22. H. T. MORGAN, Regeneration. New York 1901.
23. — Regeneration in *Allolobophora foetida*. Arch. f. Entw.-Mech. der Organismen. Bd. V. 1897.
24. J. NUSBAUM, Vergleichende Regenerationsstudien. I. Regeneration des hinteren Körperabschnittes bei Enchyträiden. Polnisches Archiv für biolog. und med. Wissenschaften. Lemberg. Bd. I. 1901.
25. — Vergleichende Regenerationsstudien. II. Regeneration des vorderen Körperabschnittes bei den Enchyträiden. Ibidem. Bd. II. 1904.
26. — u. S. SIDORIAK, Beiträge zur Kenntnis der Regeneration nach künstlicher Verletzung bei älteren Bachforellenembryonen. Arch. für Entw.-Mech. der Organismen. Bd. X. 1900.
27. — Kritischer Blick auf die verschiedenen neuen Entwicklungstheorien. (Polnisch.) In: »Kosmos«, Organ der poln. Gesellsch. der Naturforscher Nam. KOPERNIKUS. Lemberg 1895.
28. S. PRUVOT, Sur la Régénération des parties amputées et cet. chez les Syllidés. Assoc. Franç. Avanc. Sciences. Limoges 1890.
29. O. RABES, Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entw.-Mech. der Organismen. Bd. XIII. 1901.
30. H. RANDOLPH, The Regeneration of the tail in *Lumbriculus*. Journ. of Morphology. Vol. VII. 1892.
31. H. RIEVEL, Die Regeneration des Vorder- und Enddarmes bei einigen Anneliden. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.
32. RHODE, Die Muskulatur der Chätopoden. Zool. Beiträge, herausgeg. von SCHNEIDER. 1885.
33. E. SCHULTZ, Aus dem Gebiete der Regeneration. Über Regeneration der hinteren Körperhälfte bei Polychäten. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. 1899.
34. FR. V. WAGNER, Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei *Lumbriculus variegatus*. Zool. Jahrb. Abt. f. Ontog. Bd. XIII. 1900.
35. A. WEISMANN, Vorträge über Descendenztheorie. 1. Aufl.
36. H. WETZEL, Zur Kenntnis der natürl. Teilung von *Chaetogaster diaphanus*. Diese Zeitschr. Bd. LXXII. 1902.
37. G. WINKLER, Regeneration des Verdauungsapparates von *Rhynchelmis limicola*. Sitzungsber. Böhm. Gesellsch. Wiss. Prag. 1902.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

<p><i>A</i>, Afteröffnung; <i>As</i>, Aftersegment; <i>B</i>, Borste; <i>Bf</i>, <i>B.F</i>, Borstenfollikel; <i>Bg</i>, Blutgefäße; <i>Bm</i>, Bauchmarkanlage; <i>C.M</i>, <i>C.Mb</i>, zirkuläre Muskulatur der Leibeswand; <i>Cut</i>, Cuticula;</p>	<p><i>Cg</i>, Cölomgewebe; <i>D</i>, Darm; <i>D.L.M</i>, Anlage der dorso-longitudinalen Leibesmuskulatur; <i>Ek</i>, Ectoderm; <i>Ekt</i>, tiefere Ectodermschicht; <i>En</i>, Entoderm; <i>Ent.S</i>, <i>E.S</i>, Entodermschildchen; <i>G</i>, Gehirnanlage;</p>
---	--

<i>Gs</i> , Geschlechtsorgane;	<i>M.O</i> , Mundöffnung;
<i>K</i> , Kiemenanlage;	<i>M.N</i> , mittlere Zellen der Bauchmark-
<i>KL</i> , kiementrägende Kopflappen;	anlage;
<i>L.M</i> , Anlagen der Longitudinalmuskula-	<i>M.S</i> , Muskulatur der Scheidewände;
tur, Longitudinalmuskulatur der	<i>Mt</i> , Mesenterium;
Leibeswand;	<i>P.Bs</i> , periintestinaler Blutsinus;
<i>L.Md</i> , dorsale Longitudinalmuskulatur	<i>P.S</i> , Peritonäalzellen der Scheidewände;
der Leibeswand;	<i>R.K</i> , Regenerationskegel;
<i>L.Mm</i> , Anlage der medio-ventralen	<i>S</i> , Schlitz zwischen dem Entoderm-
Longitudinalmuskulatur der Leibes-	schildchen und dem Ectoderm;
wand;	<i>S.A, Sp</i> , Anlagen der Scheidewände
<i>Mb</i> , Mundbucht;	(Septa).

Tafel XIII.

Fig. 1—3. Horizontalschnitte; Schwanzregeneration von *Amphiglene*, 6 Stunden nach der Operation. (Oc. 2, S. E., Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 4. Sagittalschnitt; Schwanzregeneration von *Amphiglene*, 24 Stunden nach der Operation. (Oc. 2, S. E., Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 5—6. Sagittalschnitte; Schwanzregeneration von *Amphiglene*, 24 Stunden nach der Operation. (Oc. 2, S. C., Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 7. Horizontalschnitt; Schwanzregeneration von *Amphiglene*, 9 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. E., Zeichnungsprisma von ZEISS.)

Fig. 8. Sagittalschnitt; Schwanzregeneration von *Amphiglene*, 13 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 9—10. Sagittalschnitte; Schwanzregeneration von *Amphiglene*, 23 Tage nach der Operation. (Oc. 4, S. C., Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 11. Sagittalschnitt; Schwanzregeneration von *Nerine*, 23 Tage nach der Operation. (Oc. 4, S. a₂, Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 12. Sagittalschnitt; Schwanzregeneration von *Nerine*, 23 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. C., Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 13. Ein Regenerationskegel samt einem Teile des intakten Körpers; Schwanzregeneration von *Nerine*; das Präparat von hinten gesehen, 42 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. a₂, Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 14. Ein Regenerationskegel samt einem Teile des intakten Körpers; Schwanzregeneration von *Nerine*; das Präparat von der Seite gesehen. (Oc. 2, S. a₂, Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 15. Ein Regenerationskegel samt einem Teile des intakten Körpers; Schwanzregeneration von *Nerine*, das Exemplar wurde etwas schief operiert. Das Präparat von der Bauchseite gesehen. (Oc. 2, S. a₂, Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 16—17. Querschnitte durch den regenerierten Kopf von *Amphiglene*. Schwache Vergrößerung.

Tafel XIV.

Fig. 18. Sagittalschnitt; Kopfgeneration von *Amphiglene*, 6 Stunden nach der Operation. (Oc. 2, S. E., Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 19. Sagittalschnitt; Kopfgeneration von *Amphiglene*, 3 Tage nach der Operation. (Vergr. wie Fig. 18.)

Fig. 20—24. Querschnitte; Kopfgeneration von *Amphiglene*, 10 Tage nach der Operation. (Oc. 1, S. E., Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 25. Horizontalschnitt; Kopfregeneration von *Amphiglene*, 9 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. E., Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 26. Horizontalschnitt; Kopfregeneration von *Amphiglene*, 3—4 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. E., Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 26a. Ein Teil des Ectoderms vom Kopflappen des Präparates Fig. 26, stärker vergrößert. (Oc. 2. S., hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 27. Horizontalschnitt; Kopfregeneration von *Amphiglene*, 9 Tage nach der Operation. (Oc. 1, S. C., Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Tafel XV.

Fig. 28. Querschnitt durch den hintersten Teil des hinteren Regenerationskegels von *Amphiglene*, 23 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 29. Querschnitt; Schwanzregeneration von *Amphiglene*, 31 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 30. Querschnitt durch die Neuromuskelanlage einer *Amphiglene*; Schwanzregeneration, 30 Tage nach der Operation. (Oc. 4, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 31. Querschnitt; Schwanzregeneration von *Nerine*, 30 Tage nach der Operation, hinterste Partie des Regenerationskegels. (Oc. 2, S. C., Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 32A u. B. Querschnitte durch die sich differenzierenden Muskelfasern der longitudinalen, ventrolateralen Muskulatur des Hinterregenerates von *Nerine*, im 28. Regenerationstage, bei B ist auch ein Teil des Ectoderms dargestellt; C, zwei muskelbildende Zellen (im Querschnitt) eines Borstenfollikels von *Nerine* (dasselbe Präparat). (Oc. 4, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 33. Ein Teil des Sagittalschnittes durch die dorsale Seitenwand des hinteren Regenerationskegels von *Nerine*, 23 Tage nach der Operation. (Oc. 4, S. E., Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 34. Ein Teil des Sagittalschnittes durch die hintere Partie der Leibeswand des hinteren Regenerationskegels von *Nerine*, 23 Tage nach der Operation. (Oc. 4, S. E., Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 35. Horizontalschnitt; Kopfregenerat von *Amphiglene*, 9 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 36. Querschnitt durch den ventrolateralen Teil der Leibeswand des hinteren Regenerationskegels von *Nerine*. (Oc. 4, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 37 u. 38. Querschnitte durch den hinteren Regenerationskegel von *Amphiglene* (aus der hinteren Partie desselben), 31 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Tafel XVI.

Fig. 39. Horizontalschnitt; Schwanzregeneration von *Nerine*, 6 Wochen nach der Operation. (Oc. 1, S. C., Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 40. Der ventrale Teil eines Querschnittes durch das Kopfregenerat von *Amphiglene*, 10 Tage nach der Operation. (Oc. 1, S. E., Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 41. Ein Teil des Querschnittes durch die ventrale Wand des hinteren Regenerates von *Nerine*, 28 Tage nach der Operation. (Oc. 4, S. C., Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 42. Ein Teil des Querschnittes durch die ventrale Wand des hinteren Regenerates von *Nerine*, 28 Tage nach der Operation (aus der ganz hinteren Partie des Regenerates Fig. 41). (Oc. 1, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

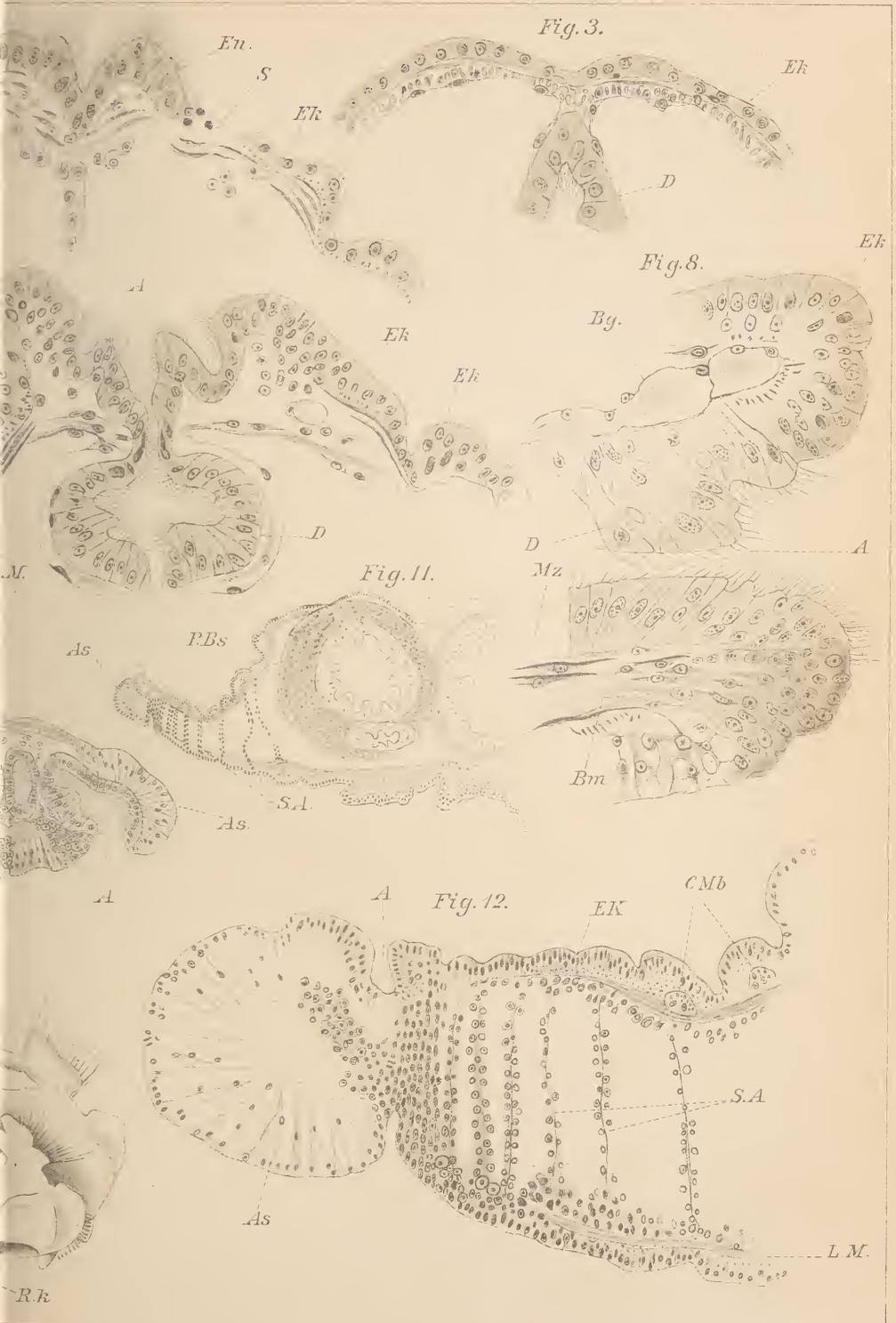
Fig. 43. Ein Teil des Ectoderms aus einer mit * bezeichneten Stelle vom Präparate Fig. 23 bei starker Vergrößerung. (Oc. 4, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

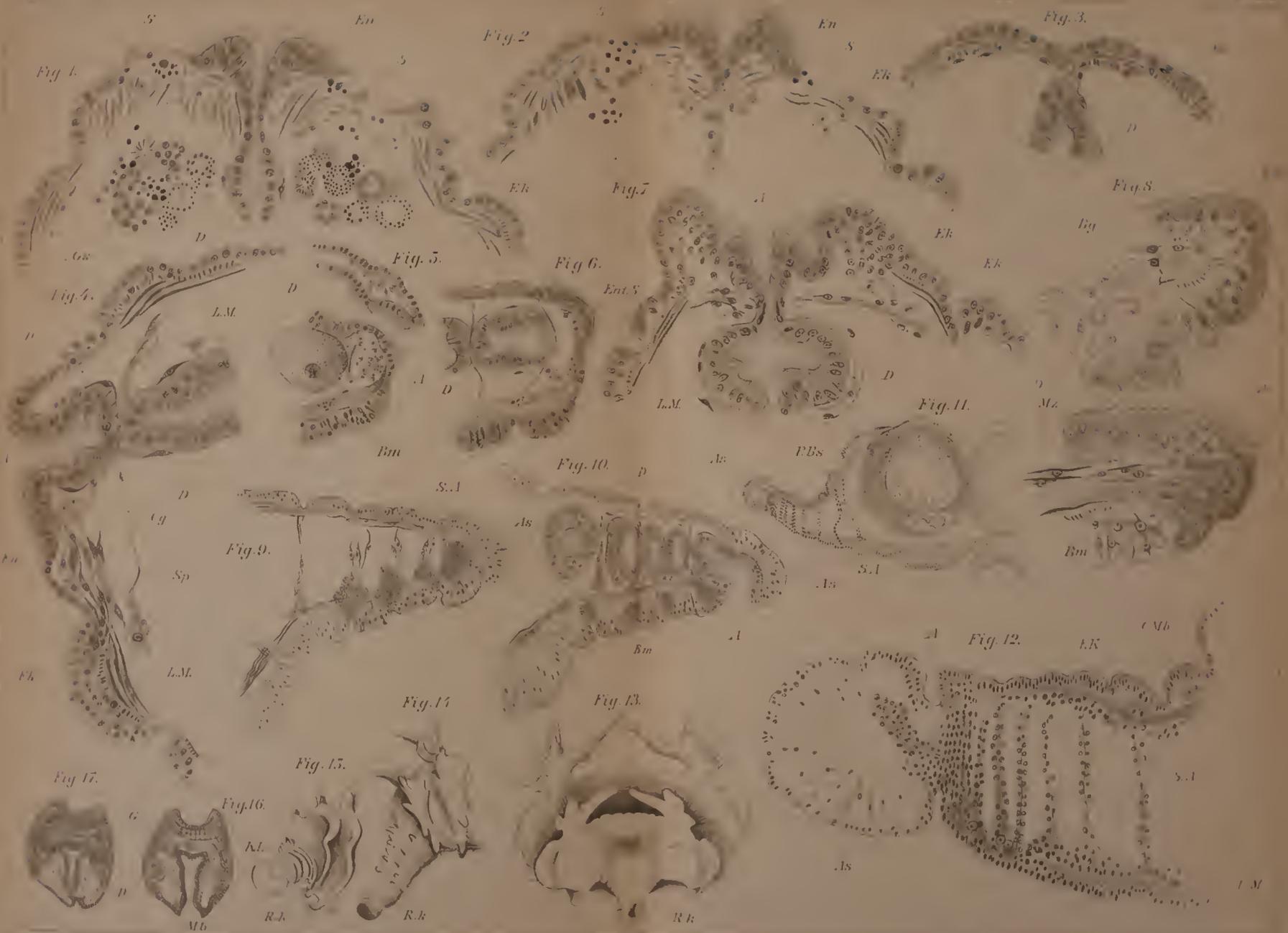
Fig. 44 u. 45. Kopf und Kiemen von einem 17 Tage (Fig. 44) und 19 Tage (Fig. 45) alten Kopfregenerat von *Amphiglene*. (Oc. 2, S. A., Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

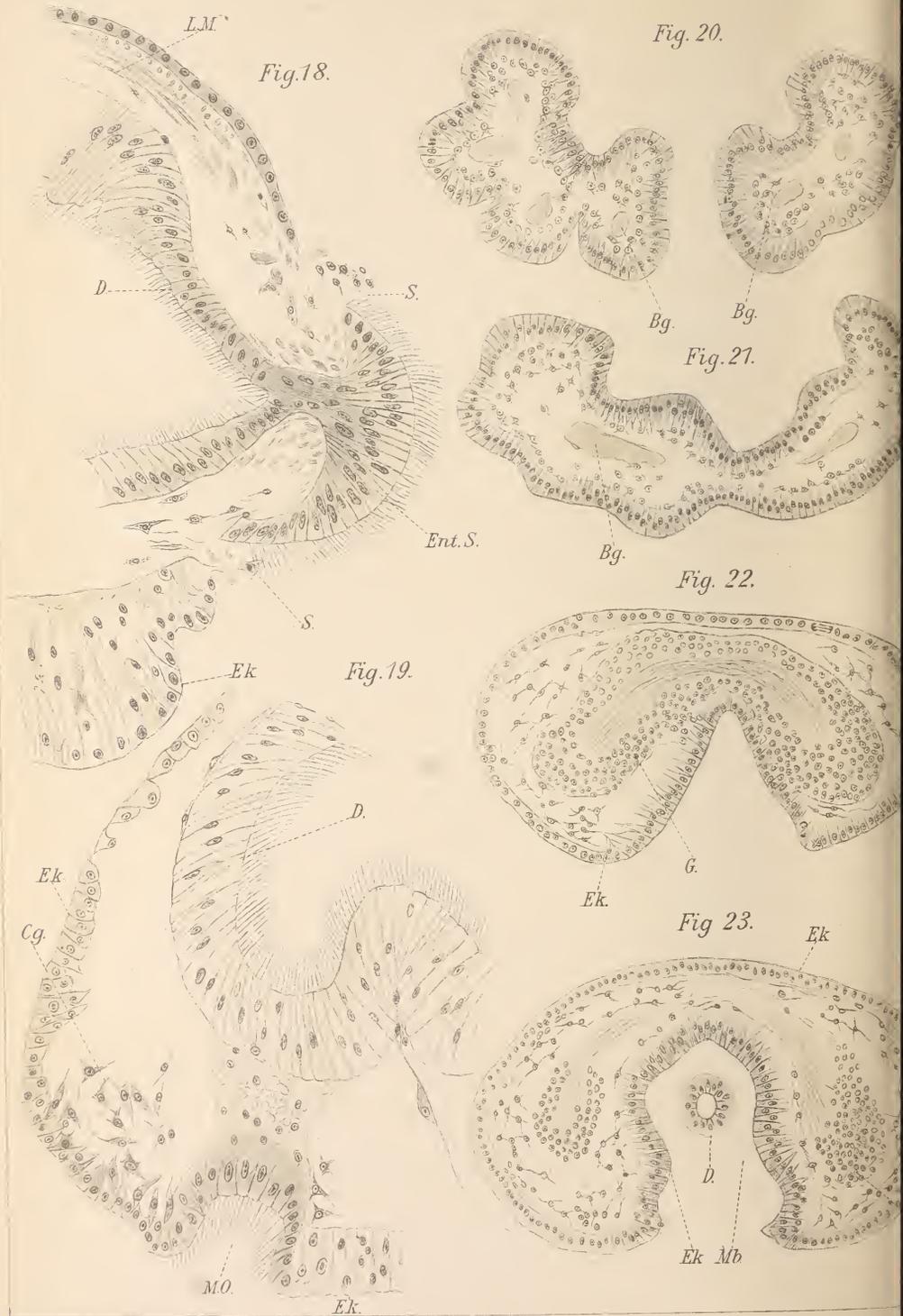
Fig. 46. Horizontalschnitt durch das Kopfregenerat von *Dasychone luculana*, 12 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. C., Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

Fig. 47. Ein Teil eines Sagittalschnittes durch die ventrale Leibeswand eines Kopfregenerates von *Amphiglene*, 10 Tage nach der Operation. (Oc. 1, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von ZEISS.)

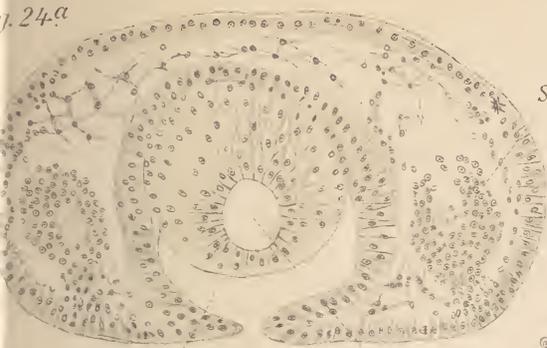
Fig. 48. Sagittalschnitt; Schwanzregenerat von *Amphiglene*, 24 Stunden nach der Operation (aus einer mehr lateralen Partie des Regenerates). (Oc. 2, S. E., Zeichnungsprisma, von ZEISS.)







g. 24^a



g. 24^b

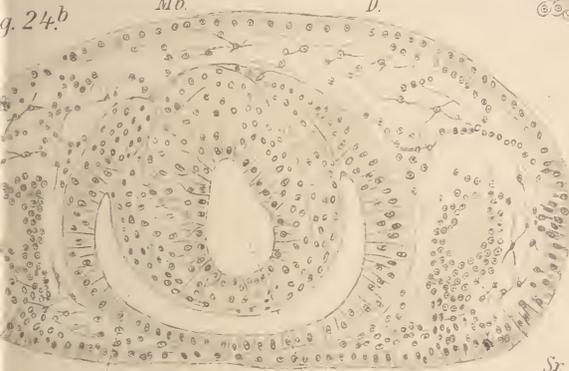


Fig. 26.

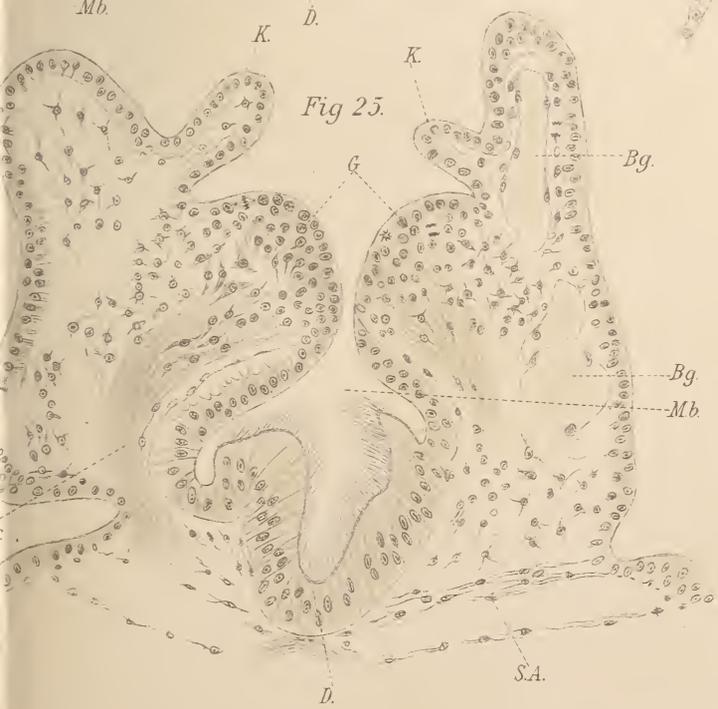
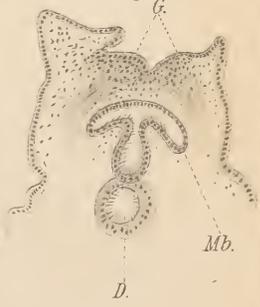


Fig 26^a



Fig. 27



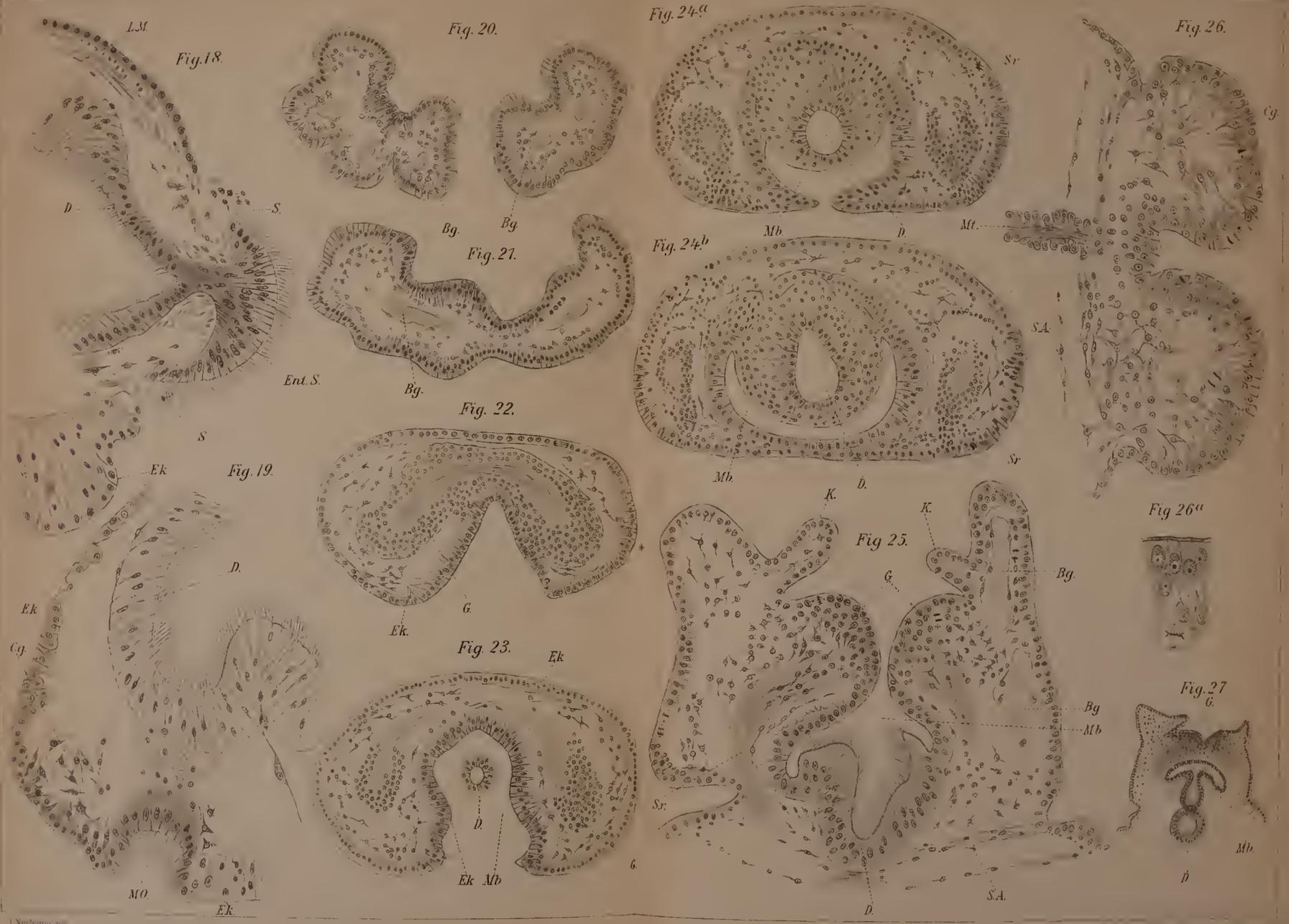


Fig. 18.

Fig. 20.

Fig. 24^a

Fig. 26.

Fig. 21.

Fig. 24^b

Fig. 22.

Fig. 19.

Fig. 23.

Fig. 25.

Fig. 26^a

Fig. 27.

Fig. 28.

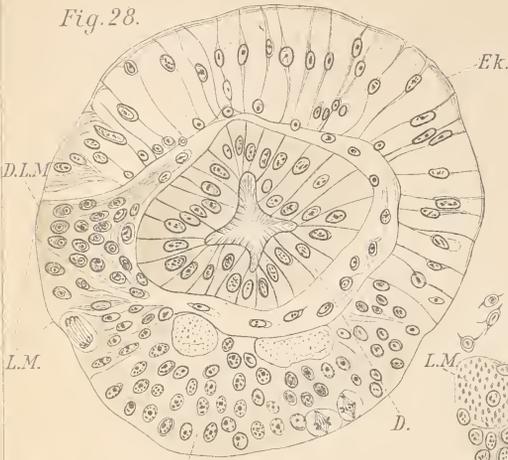


Fig. 29.



Fig. 32.

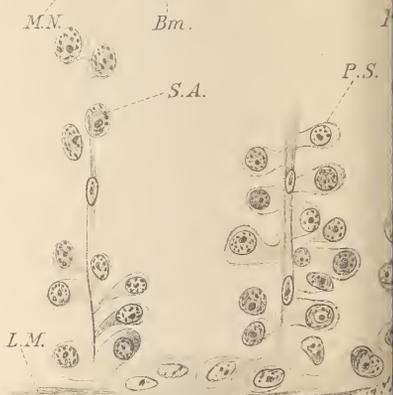
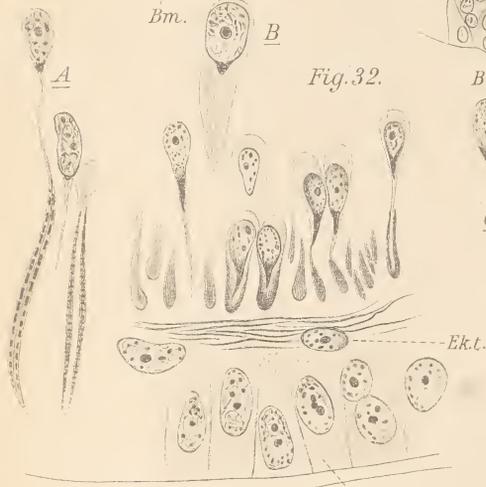


Fig. 33.

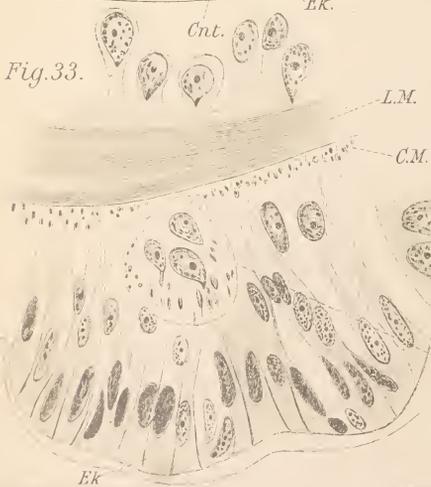
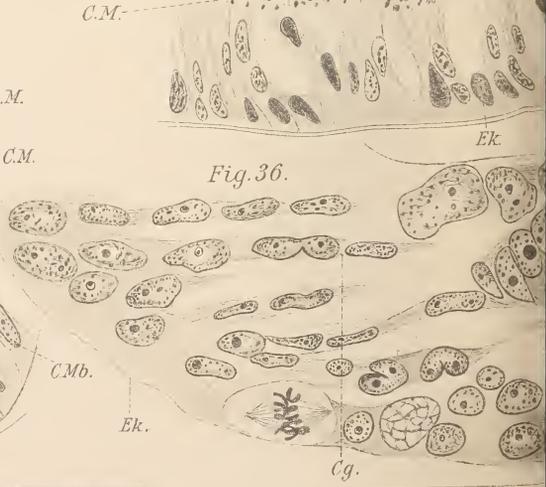


Fig. 36.



L.M.

Fig. 30.

L.M.

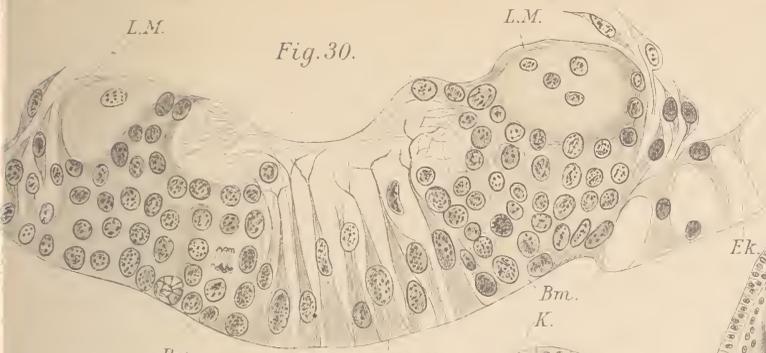


Fig. 31.

Ek.

D.

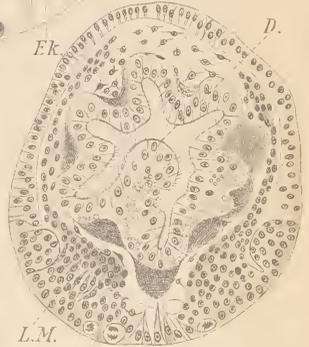


Fig. 35.

M.N. K.



L.M.

Bm.

M.N.

Bm.

Bg.

Cg.

D. Fig. 37

L.M.

L.M.

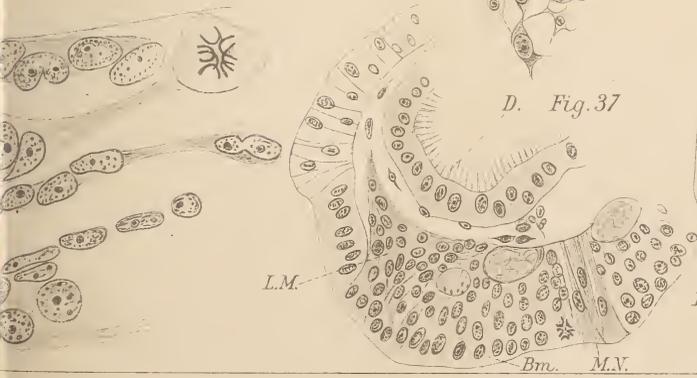
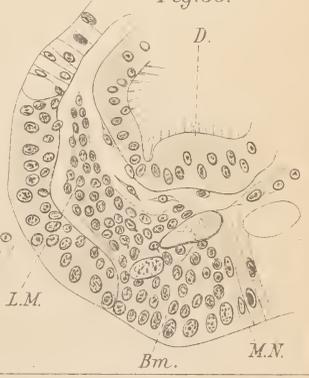
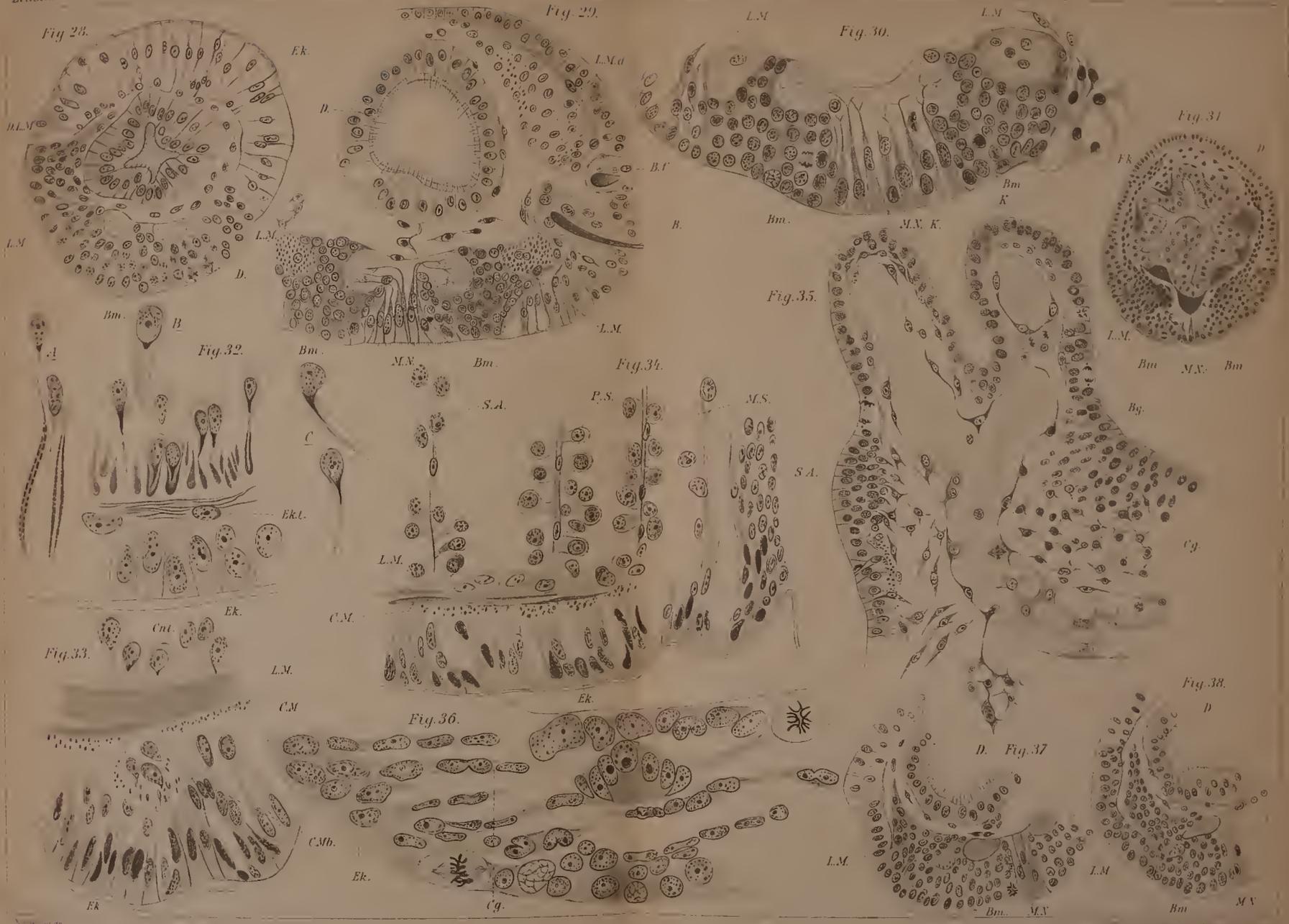


Fig. 38.

D.





Verlag v. G. Fischer

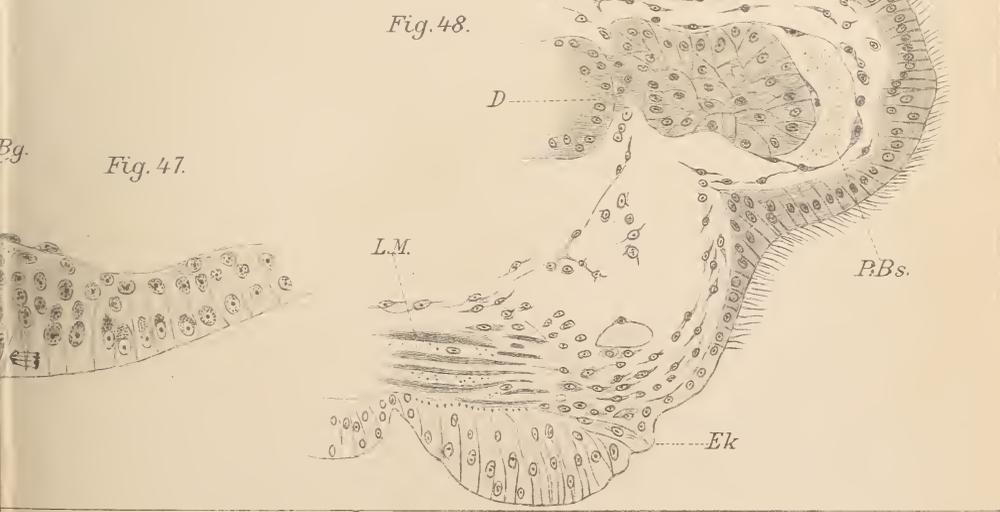
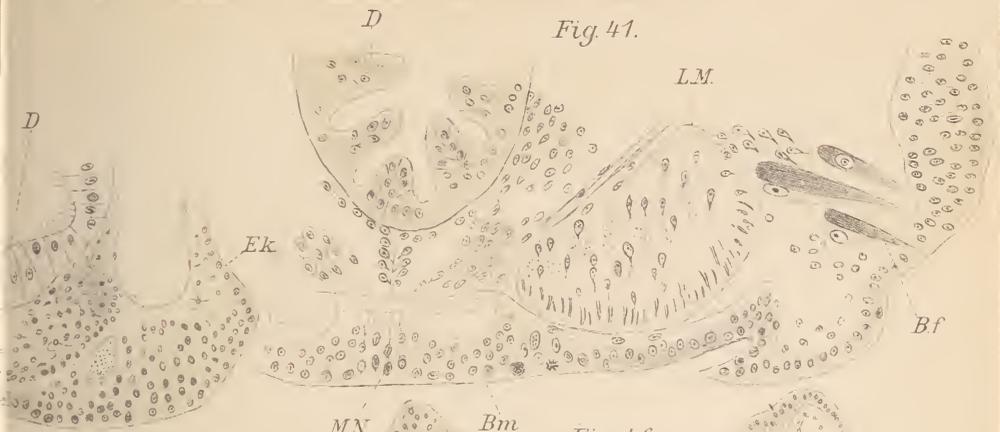


Fig. 39.

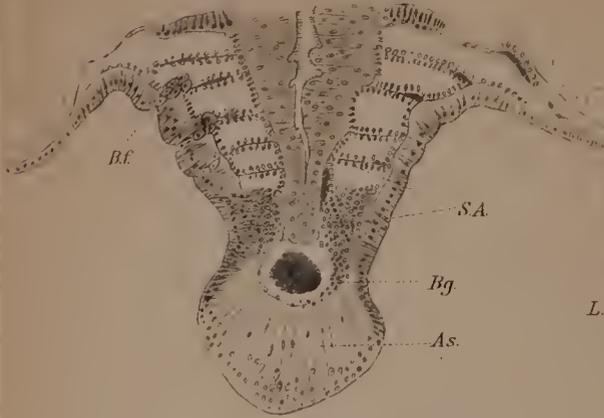


Fig. 40.

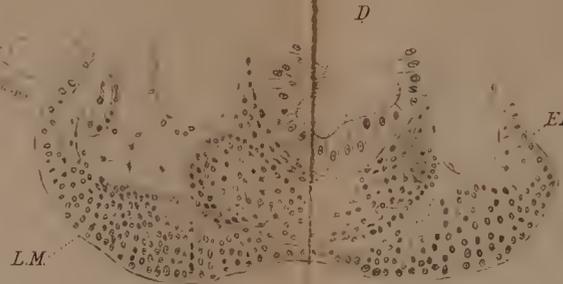


Fig. 41.



Fig. 42.

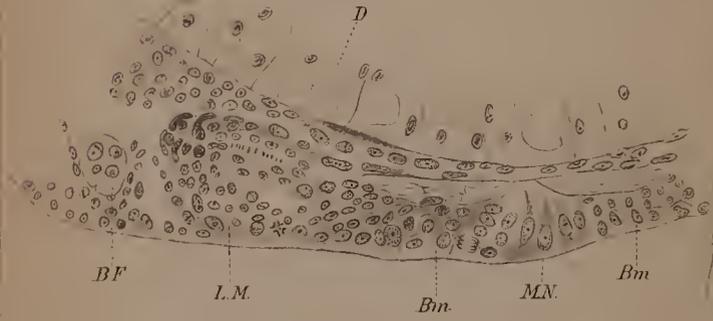


Fig. 44.



Fig. 45.



Fig. 46.

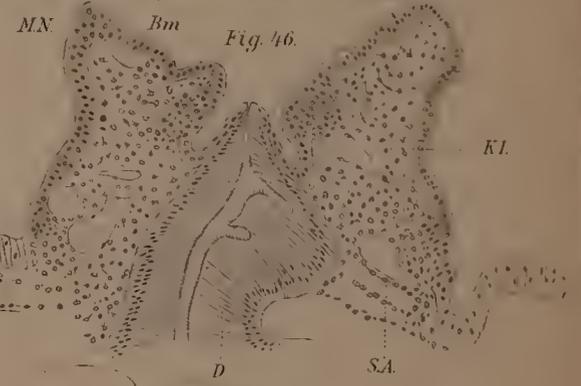


Fig. 48.

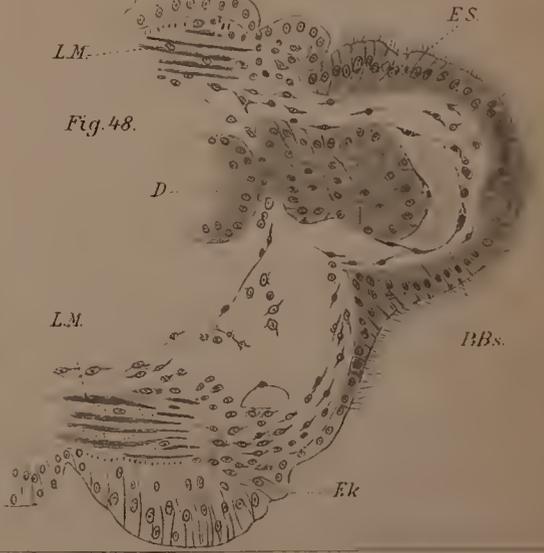


Fig. 43.



Fig. 47.

