

Die Regeneration der Segmente bei den Polychäten.

Von

P. Iwanow

(St. Petersburg).

Mit Tafel I—III.

Vorläufig mitgeteilt in der Kaiserlichen Gesellschaft der Naturforscher
in St. Petersburg, 22. April 1904.

Aus den Beobachtungen von SEMPER und BÜLOW über den Bau und die Regeneration der Oligochäten und meiner Arbeit über die Regeneration von *Lumbriculus*, sowie aus den Angaben vieler anderer Autoren geht hervor, daß bei diesen Anneliden die allervordersten Körpersegmente, deren Zahl für eine jede Art beständig ist und für die verschiedenen Arten von drei bis acht schwankt, ihrem Äußeren nach zwar den übrigen Segmenten ähnlich sehen, ihrer inneren Organisation nach jedoch wesentlich von denselben unterschieden sind; so besitzen sie z. B. keine chloragogene Auskleidung der Gefäße, keine Nephridien und »Neoblasten«, und die Blutgefäße zeigen eine andre Anordnung als in den gewöhnlichen Segmenten, wobei ihre hauptsächlichste Eigentümlichkeit darin besteht, daß alle Hauptstämme von dem Darm entfernt liegen und kein perigastrales Capillarnetz zur Ausbildung gelangt.

Bei denjenigen Oligochäten, welche die Fähigkeit besitzen, verloren gegangene Segmente zu regenerieren, werden diese »Kopfsegmente« an dem Vorderende denn auch in einer ganz eigenartigen Weise neugebildet, welche von der Art und Weise der Regeneration der übrigen Segmente durchaus verschieden ist und sich stets auf die volle Gliederzahl erstreckt.

In der einschlägigen Literatur treffen wir häufig Hinweise darauf, daß die Polychäten am vorderen Ende ihres Körpers eine besondere Gruppe von Segmenten besitzen, welche sich sogar durch ihren äußeren Bau von den übrigen Segmenten unterscheiden. Indem wir

einstweilen die Angaben unberücksichtigt lassen, welche sich auf Polychäten beziehen, deren Segmente des vorderen Körperabschnittes sich infolge durchaus sitzender Lebensweise in Röhren verändert haben und als thoracale Segmente bezeichnet werden (wie z. B. *Spirographis*, *Protula* u. a. m.), wollen wir uns nur mit solchen Polychäten beschäftigen, deren Körper keine derartigen Veränderungen wohl sekundärer Natur erlitten hat und wo die Eigentümlichkeiten des vorderen Körperendes rein morphologischer Natur sind.

FEWKES beschreibt bei *Prionospio* einen besonderen Abschnitt von vorderen Segmenten, neun an der Zahl, welche sich von den übrigen Segmenten durch den Bau ihrer Parapodien und die Lage des Darmes unterscheiden. JACOBI beschreibt für *Polydora ciliata* und *quadrilobata* ebenfalls Unterschiede zwischen den Parapodien an den sechs ersten Segmenten und den übrigen Parapodien. METSCHNIKOFF macht die gleichen Angaben für die acht vorderen Ringe von *Fabricia quadripunctata* und *Amphicora mediterranea*, sowie für die sechs vorderen Segmente von *Vermilia*.

Es ist mir gelungen, diese fragmentarischen Hinweise auf Eigentümlichkeiten der vorderen Segmente bei den Polychäten für die große, verschiedenartige Formen umfassende Familie der Spionidae zu vervollständigen, zu welcher auch *Prionospio* und *Polydora* gehören; dabei hat es sich herausgestellt, daß sich die vorderen Segmente bei *Polydora*, *Nerine*, *Phyllochaetopterus*, *Spio* u. a. m. von den übrigen Segmenten nicht nur durch ihre Parapodien sondern auch noch durch äußerst wichtige Eigentümlichkeiten der inneren Organisation unterscheiden. Erstens fehlen bei ihnen stets die Segmentalorgane, worauf JACOBI bereits für *Polydora* hingewiesen hat, und es fehlen ebenso die Genitaldrüsen (Angaben von JACOBI für *Polydora*, von BOBRETZKY für *Spio*), welche bei diesen Polychäten in allen übrigen Körpersegmenten vorhanden sind und den Nephridien dicht anliegen; zweitens weisen diese Segmente eine andre Anordnung der Blutgefäße auf.

Wie man sieht, herrscht eine vollständige Analogie zwischen den Unterschieden der vorderen Segmente dieser Polychäten und den Unterschieden zwischen den Kopfsegmenten und den Rumpfsegmenten bei den Oligochäten, weshalb wir dieselben ebenfalls als Kopfsegmente bezeichnen können.

Bei der Regeneration derjenigen angeführten Vertreter der Spionidae, welche auch das vordere Ende regenerieren, werden an dem vorderen Körperende, ebenso wie auch bei den Oligochäten,

stets nur Kopfsegmente, an dem hinteren Körperende dagegen nur Rumpfsegmente neugebildet. Aus diesem Grunde weicht der Gang der Entwicklung des vorderen Regenerates denn auch beträchtlich von der Entwicklung des hinteren Regenerates ab.

Am ausführlichsten konnte ich die Regeneration des vorderen und des hinteren Körperendes bei *Nerine cirratulus* verfolgen. Diesen Wurm fand ich in großen Mengen in der Bucht von Sebastopol; derselbe vertrug das Durchschneiden ausgezeichnet, selbst wenn die Schnittstücke verhältnismäßig klein ausfielen und regenerierte sowohl das vordere wie auch das hintere Körperende sehr gut. Das Tier wurde in sechs bis zehn Stücke zerschnitten; nach 1—2 Wochen zeigte sich an den Enden eines jeden Stückes ein Hügelchen von roter Farbe, welche von dem durch die Wand hindurchschimmernden Blute herrührte; diese Hügelchen zogen sich in die Länge und begannen allmählich sich von der Basis nach dem Gipfel zu segmentieren; die Segmente erlangten allmählich ihre Ausbildung, allein infolge des langsamen Verlaufes der Regeneration hatte deren Entwicklung selbst nach Verlauf von 1½ Monaten noch nicht ihr Ende erreicht und die neuen Segmente unterschieden sich durch das Unfertige ihres Baues scharf von den alten Segmenten.

Bei einer völlig ausgewachsenen unverletzten *Nerine* unterscheiden sich alle Segmente des Körpers, sowohl die Kopfsegmente als auch die Rumpfsegmente, fast gar nicht voneinander. Ein Unterschied im Bau der Parapodien der Kopfsegmente ist zwar vorhanden, aber nur bei äußerst aufmerksamem Vergleich mit den Rumpfparapodien zu bemerken. Ebenso fällt auch bezüglich des inneren Baues der Unterschied zwischen den Kopfsegmenten und den Rumpfsegmenten von *Nerine* nicht ohne weiteres in die Augen, indem dieser Wurm, welcher in ziemlich festem Sande lebt, durch eine starke Entwicklung der schiefen Quermuskeln und der Horizontalmuskeln (deren Funktion in Längsstreckung des Körpers besteht) charakterisiert ist, welche sowohl den Kopf- wie auch den Rumpfsegmenten eigentümlich sind und aus diesem Grunde die übrigen anatomischen Eigentümlichkeiten der Leibeshöhle maskieren. Bei der Untersuchung des Baues der Segmente aus verschiedenen Regionen des Körpers von *Nerine* an Schnitten konnte jedoch festgestellt werden, daß die 30—35 vorderen Segmente alle Merkmale der Kopfsegmente besitzen, d. h. daß ihnen die Nephridien und Genitaldrüsen fehlen und daß sie keine perigastralen Capillargeflechte besitzen, indem das Muskel- und Bindegewebe dem Darne dicht anliegt und dabei die Rücken- und

Bauchgefäße von demselben hinwegdrängen, welche sich in den Rumpsegmenten dicht an den Darm anlegen. Diesen inneren Eigentümlichkeiten der Kopfsegmente von *Nerine* entsprechen auch äußere Merkmale, welche darin bestehen, daß ihren ventralen schaufelförmigen Parapodien der für die Rumpsegmente charakteristische Ausschnitt fehlt; die dorsalen Parapodien der Kopfsegmente dagegen unterscheiden sich von den Rumpsegmenten dadurch, daß ihnen die sägeartig zerschlitzten Haarborsten fehlen (Fig. 1, 2 u. 3).

Bei der Regeneration dieses Wurmes tritt der Unterschied im Bau der jungen Kopf- und Rumpsegmente sehr scharf hervor, indem die obenerwähnten Quermuskeln in denselben noch nicht genügend ausgebildet sind, um die andern anatomischen Eigentümlichkeiten zu maskieren. Letzterer Umstand verleiht dem Studium der Regenerationserscheinungen bei diesem Wurm ein besonderes Interesse, um so mehr als die Regeneration hier sowohl im vorderen als auch im hinteren Ende ziemlich leicht und regelmäßig vor sich geht.

Bereits auf ziemlich frühen Stadien der Regeneration läßt sich die Anlage der Kopfsegmente schon ihrem äußeren Aussehen nach von der Anlage der Rumpsegmente unterscheiden. Das vordere Regenerat spitzt sich nämlich, entsprechend dem zukünftigen spitz auslaufendem Prostomium, an seinem Gipfel zu, während das hintere, indem es eine kegelförmige Gestalt annimmt, an seiner Spitze einen keulenförmigen Fortsatz ausbildet — den zukünftigen »Saugnapf« (CLAPARÈDE) des hinteren Endes dieses Wurmes, welcher unter der Analöffnung liegt und aus großen Schleimzellen der Haut besteht. Bereits auf den ersten Stufen der Regeneration ist auch ein Unterschied in der Anlage der inneren Organe zu bemerken. In ähnlicher Weise verläuft in beiden Regeneraten nur die Entwicklung des Darmes, des ventralen Nervenstammes, der Quermuskelstränge der Körperwand und der Parapodialsäcke mit ihren Kiemen und andern Anhängen.

Die Entwicklung des Bauchmarkes und der Quermuskeln in den Kopf- und Rumpsegmenten von *Nerine*.

Der ventrale Nervenstamm einer erwachsenen *Nerine* ist nur wenig von dem Epithel der ventralen Körperwand differenziert und ragt nur in Gestalt einer schwach angedeuteten Leiste über dasselbe hinaus. Aus diesem Grunde entsteht er bei der Regeneration durch eine sehr einfache Differenzierung der Elemente dieses Epithels. Bei der Neubildung des Bauchstammes der Kopfsegmente ist ein Hereinwachsen der Nervenfasern aus dem Stamm der dahinterliegenden

alten Segmente zu bemerken, wobei diese Fasern bis an die Anlage des neuen Oberschlundganglions heranreichen. Dieses Hereinwachsen hat augenscheinlich den Zweck, den Zusammenhang zwischen dem Nervenstamm der alten Segmente und dem Oberschlundganglion zu bewerkstelligen; in dem ventralen Nervenstamm des hinteren Regenerates, welches sich in allen andern Stücken ganz übereinstimmend mit dem Stamm der Kopfsegmente entwickelt, findet ein solches Hereinwachsen nicht statt. Das Oberschlundganglion in dem Mundsegmente entsteht ebenfalls auf sehr einfache Weise durch Verdickung eines Bezirkes vom dorsalen Epithel, mit welchem das Ganglion auch im ausgewachsenen Zustande noch in enger Verbindung bleibt.

Diejenigen Elemente, aus welchen der neue Bauchstamm gebildet wird, d. h. die Zellen der verdickten Bauchwand des Regenerates, sind sowohl ihrer Größe wie auch ihrem Charakter nach sehr verschieden geartet. Die Medianlinie der Ventralseite besteht, angefangen von den ersten Stadien der Regeneration bis zum völlig reifen Zustande, aus regelmäßig in einer Reihe angeordneten in die Länge gezogenen Epithelzellen, welche in dünne, in die Masse der Anlage des Nervenstammes eindringende Fäserchen auslaufen (Fig. 17); es sind dies die Stützzellen der Neuroglia, welche demnach bei *Nerine* in der gleichen Weise neugebildet werden, wie dies von E. SCHULZ für *Phyllodoce* und *Nephtys* beschrieben wurde. Seitlich von dieser Gruppe von Epithelialzellen, welche sich im Laufe der Regeneration fast gar nicht verändern, bilden sich allmählich an Größe zunehmende Anhäufungen von Zellen verschiedener Gestalt und Größe (welche jedoch im allgemeinen nicht besonders groß werden); diese Zellen vermehren sich lebhaft, was aus der beständigen Anwesenheit von mehreren Kernkörperchen in den Kernen sowie aus den karyokinetischen Figuren hervorgeht, und stellen junge Elemente des zukünftigen Nervenstammes dar. Sie gruppieren sich in bestimmter Weise um den Achsenstreifen der Neuroglia, so daß ein doppelter Längswulst aus Nervenzellen entsteht; da nun eine jede dieser Zellen längsgerichtete Nervenfasern abgibt, so bildet sich im Inneren eines solchen Bauchstranges gleichsam ein doppeltes Mark aus nervösfaseriger Substanz, in welche auch die faserigen Fortsätze der Neurogliazellen hereinwachsen.

Aus demselben bei der Regeneration verdickten Bauchepithel und sogar aus ebensolchen Zellen, aus welchen der neue Bauchstamm gebildet wird, entstehen auch alle Quermuskeln des Wurmkörpers sowie ein ziemlich mächtiges Längsmuskelbündel, welches sich über

dem Nervenstamm dahinzieht. Bei *Nerine* erreichen diese Muskeln eine sehr starke Entwicklung; ihre Bündel verlaufen von dem Nervenstamm in vertikaler Richtung nach der dorsalen Körperwand, in horizontaler Richtung zu den ventralen Parapodien, endlich in schief-vertikaler Richtung zu den dorsalen Parapodien. Während der Regeneration werden die muskulären Elemente dieser Bündel von den Zellen des verdickten Epithels gebildet, welche nach der Absonderung der Bauchstammanlage zu beiden Seiten dieser letzteren in Gestalt unregelmäßiger Anhäufungen übrig bleiben und fortfahren, sich zu vermehren und zu differenzieren.

Auf den darauf folgenden Stadien in der Entwicklung des Regenerates beginnen von diesen Zellen aus einzelne Muskelfasern in die Leibeshöhle hineinzuwachsen, während einige der Zellen längs dieser Fasern selbst allmählich in die Leibeshöhle hereinwandern, was auf Querschnitten durch in der Entwicklung bereits etwas fortgeschrittene Segmente besonders deutlich zu sehen ist (Fig. 4 u. 5).

In der Leibeshöhle nehmen die jungen Muskelfasern, oder wenigstens ein Teil derselben, nicht gleich eine vertikale, horizontale oder schiefe Lage durch die Leibeshöhle ein, sondern eine z. B. rechts von dem Nervenstamm ausgehende Faser biegt zuerst längs dessen Rückenfläche nach der linken Seite herum, während eine links vom Stamm entspringende Faser in gleicher Weise nach rechts herüberbiegt; hierauf erst schlagen die Fasern die ihnen zukommende Richtung nach den Parapodien oder nach der dorsalen Körperwand ein. Infolge dieses eigenartigen Verhaltens kreuzen sich sämtliche Fasern sofort nach ihrem Austritt aus dem Epithel untereinander über dem Bauchstamm; es entsteht ein dichtes Geflecht, welches dem letzteren von oben eng anliegt und in erwachsenen Segmenten noch kompakter wird, so daß in den Kopfsegmenten die faserige Struktur verloren geht und ein fester, längs dem Bauchstamm verlaufender Strang aus einer homogenen, ziemlich stark lichtbrechenden Substanz gebildet wird. Auf der ganzen Ausdehnung des Geflechtes gehen in ununterbrochener Aufeinanderfolge Bündel schiefer, vertikaler und horizontaler Muskeln ab, während in den Zwischenräumen seitlich von dem Strange Bündel entspringen, welche sich sofort in der Längsrichtung dem Hinterende zuwenden und sich zu einem, dorsal von dem oben beschriebenen Achsenstrang und Bauchnervenstamm verlaufenden Strange von Längsmuskeln vereinigen.

Ein auf diese Weise gebildeter Strang einer homogenen Substanz, wie er in den Kopfsegmenten vorhanden ist und an den Endosternit der

Arthropoden erinnert, dient außer zur Befestigung von Muskeln wahrscheinlich auch noch als stützendes Skelet für den Nervenstamm dieser Segmente (Fig. 2 *ens*). Das System der Quermuskelbündel dagegen ersetzt in Beziehung auf seine Funktion die bei *Nerine* fehlende Ringmuskulatur der Körperwand; auf das Fehlen dieser letzteren wurde kürzlich von C. ATREMS mit vollem Rechte hingewiesen.

Die Neubildung des Regenerats des Nervenstammes und der Quermuskeln des Körpers aus dem Epithel der ventralen Körperwandung geht in dem hinteren Regenerat, d. h. in der Anlage der Rumpfsegmente genau auf dieselbe Weise vor sich wie in dem vorderen, d. h. in den neu entstehenden vorderen Kopfsegmenten. Diese ihrer Entstehung nach einander ähnlichen Muskelbündel haben in den Kopf- und Rumpfsegmenten auch ein völlig übereinstimmendes Aussehen, und bei der mächtigen Entwicklung, welche sie späterhin erreichen, verleihen sie auch den Bildern des inneren Baues beider Segmente eine außerordentliche Ähnlichkeit.

Alles, was über die Quermuskeln gesagt worden ist, bezieht sich naturgemäß auch auf die gleichzeitig mit diesen in den Kopf- und Rumpfsegmenten angelegten Muskeln der Dissepimente (Fig. 6).

Die Anlage und die Entwicklung der äußeren Segmentanhänge, d. h. der dorsalen Kiemen und der Borstentaschen geht ebenfalls in den Kopfsegmenten wie in den Rumpfsegmenten in übereinstimmender Weise vor sich. Die Kiemen treten auf dem Rücken in Gestalt kleiner sackförmiger Vorsprünge des Epithels auf, in deren Inneres sowohl das Peritoneum wie auch die Äste des dorsalen Blutgefäßes hereintreten. Die Parapodien entstehen in Gestalt von beulenförmigen Verdickungen des ectodermalen Epithels, zu je zwei Paaren — einem dorsalen und einem ventralen — in jedem Segmente.

In übereinstimmender Weise wird in dem vorderen wie in dem hinteren Regenerate auch der Darm gebildet, und zwar durch Vermehrung der Zellen und Wucherung des alten Darmes nach vorn oder nach hinten. Nach außen öffnet sich der Darm durch eine stomadäale und eine proctodäale Einstülpung; letztere kommt indessen bisweilen nicht zur Ausbildung.

Alle übrigen inneren Gewebe und Organe des Wurmes, d. h. das Peritoneum und die Längsmuskulatur werden in den zukünftigen Kopfsegmenten in ganz anderer Weise angelegt, als in den Rumpfsegmenten. Ein Unterschied macht sich schon in der Art und Weise des Auftretens der Segmente bemerkbar. Das hintere Regenerat nimmt sehr bald nach seiner Entstehung den Charakter einer Anlage

an, welche ununterbrochen ein neues Rumpfsegment nach dem andern proliferiert. Dieses Proliferieren geht von dem äußersten Ende des Regenerates aus vor sich, welches sogar nach der Bildung einer beträchtlichen Anzahl von neuen Segmenten immer noch Elemente embryonalen Charakters enthält, welche dazu befähigt sind neue Gewebe zu bilden und daher als Quelle für das Heranwachsen neuer Rumpfsegmente am hinteren Ende zu dienen; diese letzteren treten hier wenn auch nicht in unbegrenzter, so doch in sehr beträchtlicher Anzahl auf. Anders verhält es sich in dem vorderen Regenerate: hier entstehen die neuen Segmente durch allmähliche Einteilung der Höhlung des Regenerates in metamere Bezirke durch die in dasselbe hereintretenden Elemente verschiedenen Ursprungs; die Neubildung der Segmente erfolgt nicht so regelmäßig wie in dem hinteren Regenerate, weil hier ein bestimmter Ausgangspunkt oder Bildungsherd für die Neuentstehung der Segmente fehlt und keine bestimmte Gruppe von Keimzellen für das Proliferieren neuer Segmente vorhanden ist, wie an dem Ende des hinteren Regenerates. Bei *Nerine* verlangsamte sich nach der Bildung von 12—15 Segmenten am vorderen Ende das weitere Wachstum des Regenerates sehr beträchtlich, obgleich man an seinem inneren Bau bemerken konnte, daß es noch lange nicht seine volle Ausbildung erlangt hatte; es ist mir infolgedessen kein einziges Mal gelungen die Neubildung der vollen Anzahl von Kopfsegmenten (30—35) zu beobachten; eine Neubildung der vollen Zahl dieser letzteren habe ich nur bei Polychäten mit geringerer Zahl von Kopfgliedern (sieben bis neun) gesehen, wie z. B. bei *Phyllochaetopterus* und *Polydora*, worauf die Entwicklung des vorderen Regenerates bei diesen Formen gänzlich aufhörte.

Die Entwicklung des vorderen Regenerates beschränkt sich demnach zum Unterschiede von dem hinteren Regenerate auf eine bestimmte Anzahl von Segmenten, welche stets der Zahl der Kopfsegmente des betreffenden Wurmes gleichkommt. Die für die Regeneration des Vorderendes bei den Oligochäten aufgestellte Regel bewahrt ihre Gültigkeit demnach auch bei den Polychäten: an dem Vorderende regenerieren nur Kopfsegmente und dabei stets in ihrer vollen Anzahl. Schneidet man z. B. bei *Polydora* nur einen Teil der Kopfsegmente (drei bis vier) ab, so werden ebenso wie bei *Lumbri-culus* ebensoviele Segmente neugebildet wie viele abgeschnitten wurden. Bei *Nerine* schnitt ich fünf und zehn der vordersten Segmente ab, und hier gelangte die Regeneration zu vollem Abschluß, nachdem im ersteren Falle fünf, im letzteren zehn Segmente neu-

gebildet worden waren. Bei diesem Wurme gelang es mir nicht bei der Regeneration die volle Anzahl von Kopfsegmenten zu erhalten. Die Tatsache jedoch, daß unter natürlichen Bedingungen bei allen Exemplaren von *Nerine*, bei welchen die vorderen Segmente ihrem Aussehen und Bau nach sich vollständig ausgebildet erwiesen, stets nicht weniger als 30 Segmente vorhanden waren, obgleich auch unter solchen normalen Bedingungen sehr viele zerrissene oder regenerierende Individuen angetroffen wurden — was darauf hindeutete, daß wenigstens ein Teil solcher völlig ausgebildeter Vorderenden gewiß eine Regeneration erlitten hatte —, diese Tatsache, sage ich, beweist, daß nach Verlauf eines genügend langen Zeitraumes auch bei *Nerine* alle ihre 30 Kopfsegmente neugebildet werden.

Gehen wir nun zu einer Betrachtung und Vergleichung der Regenerationsprozesse der verschiedenen Gewebe am Hinterende und am Vorderende über.

Hinterende.

1. Neubildung der Längsmuskeln und des Peritoneums.

Das junge ectodermale Epithel des hinteren Regenerates, welches sich durch Vermehrung einiger der Wunde des alten Epithels zunächstliegenden Zellen gebildet hat, beginnt bald infolge verstärkter Teilung seiner Zellen den Darm in Gestalt einer Kappe zu umwachsen, womit der Grund für die Bildung der sichtbaren Anlage der Rumpfsegmente gelegt wird. Sodann bricht der Darm etwas dorsalwärts vermittlems einer unbedeutenden proctodäalen Einstülpung des Ectoderms nach außen durch, worauf sich alle Epithelzellen des terminalen Ectodermbezirkes in große spindelförmige Zellen verwandeln, welche den Charakter von einzelligen Schleimdrüsen aufweisen; auf diese Weise tritt am hinteren Ende sehr früh der oben erwähnte »Saugnapf« auf, wobei gleichzeitig verschiedene innere Organe ectodermalen Ursprungs angelegt werden. Unter demselben, d. h. in dem ventralen Teil des Regenerates, wird das centrale Nervensystem und die Quermuskulatur auf dem oben angegebenen Wege angelegt. Neben dem Saugnapf dagegen, und zwar im Epithel der Seitenwandungen des Regenerates, entstehen die Keimzellen der Anlage des Peritoneums, sowie der Längsmuskulatur der Körperwand.

Diese Entstehung geht auf folgende Weise vor sich. Das dem Saugnapf unmittelbar anliegende seitliche Epithel nimmt bedeutend an Dicke zu, und zwar nicht sowohl infolge einer Vermehrung

seiner Zellen, als vielmehr durch die Größenzunahme einer jeden derselben, wobei ihre Dimensionen fast auf das Doppelte anwachsen. Die Kerne dieser Zellen nehmen ebenfalls an Größe zu und teilen sich direkt sowie auf caryokinetischem Wege, allein diese neuen großen Zellen verbleiben nicht in dem Epithel, sondern beginnen eine nach der andern in den terminalen Abschnitt der Höhlung des Regenerates überzugehen, d. h. in die Höhlung des »Saugnapfes«, was sowohl auf Querschnitten wie auch auf Längsschnitten sehr deutlich zu sehen ist. Nachdem diese Zellen in der angegebenen Weise aus dem Bestande des Epithels der Seitenwand ausgeschieden sind, treten sie zum Teil etwas mehr nach hinten dicht an den terminalen »Saugnapf« heran, wobei sie bis zu der Analöffnung, d. h. bis zu der Rückenwand gelangen, zum Teil jedoch verbleiben sie am Orte ihres Austrittes aus dem Ectoderm, so daß auf der ganzen Ausdehnung zwischen allen diesen Punkten eine beträchtliche Anhäufung solcher Zellen entsteht (Fig. 7 u. 8 *Kz*).

Hierauf beginnen die Zellen dieser Anhäufung sich intensiver zu vermehren und sich in verschiedene Gewebe zu differenzieren. Die ersten Produkte der Differenzierung dieser Zellen sind die paarigen vertikalen Zwischenwände aus Zellen mit spindelförmigen Kernen, welche den peritonealen Teil der neuen Dissepimente darstellen. Die in Frage stehenden Zellen der Anlage werden sofort nach ihrem Austritt aus dem Epithel wie auch während ihrer Wanderung nach der Analöffnung neben ihrer beträchtlichen Größe auch noch durch ihren runden oder etwas ovalen, hellen und scharfkonturierten Kern mit großem Kernkörperchen charakterisiert. Mit fortschreitender Differenzierung werden diese Zellen kleiner, nehmen eine längliche Gestalt an, ihr Kern wird dunkler und das Kernkörperchen ist nicht mehr zu sehen. Derartige Zellen liegen in ziemlich beträchtlicher Anzahl den ventro-lateralen Wänden des Regenerates an und differenzieren sich darauf hier in zwei Schichten: eine innere, welche aus flachen, den Zellen junger Dissepimente sehr ähnlichen Zellen besteht, aus denen später der peritoneale Belag der ventralen und lateralen Körperwand gebildet wird, und eine äußere Schicht, welche dem Körperepithel unmittelbar anliegt und aus mehr runden Zellen besteht; sehr bald geben diese Zellen anfangs nur sehr dünne Fortsätze von contractiler Substanz ab, welche in einer Reihe paralleler Linien längs der Körperwand verlaufen (Fig. 9 u. 10). Diese contractilen Fäserchen entwickeln sich nach und nach zu breiten, aufrechtstehenden Längsbändern, wobei ihr protoplasmatischer Teil

mit den Kernen am freien, der Leibeshöhle zugewandten Rande zu liegen kommt und daher unmittelbar von dem Peritoneum bedeckt wird. Auf diese Weise werden zwei ventrale Längsstränge der Muskulatur der Körperwand gebildet, welche ihrer Breite nach den Zwischenraum zwischen dem Bauchnervenstamm und den ventralen Parapodien der entsprechenden Seite einnehmen. Die gesamte Masse von Längsmuskeln wird mit der Zeit so umfangreich, daß sie in dem erwähnten Zwischenraum nicht mehr Platz findet, so daß die Ränder der beiden erwähnten Stränge sich auch an den Parapodien von dem Epithel der Körperwand abspalten und etwas nach hinten umbiegen, wodurch die Gesamtbreite eines jeden der Stränge fast doppelt so groß wird.

Das Umbiegen der Längsmuskelschicht wird durch Umbiegen der Basalmembran bedingt, an welcher alle contractilen Fasern befestigt sind; das Umbiegen der Membran dagegen hängt wahrscheinlich davon ab, daß gerade an dieser Stelle der Seitenwand des Regenerates auf frühen Stadien ectodermale Zellen in die Leibeshöhle eintreten um mesodermale Elemente zu bilden, wodurch ein Zerreißen und Abspalten dieser Membran von dem Epithel stattfindet.

Gleichzeitig hiermit umgehen jene großen Keimzellen ectodermalen Ursprungs, welche nach ihrem Eintritt in die Leibeshöhle, wie oben beschrieben worden ist, sich nach der Analöffnung herauf begeben haben, diese letztere auf beiden Seiten und beginnen sich vor derselben zu vermehren und in ebensolche Gewebe zu differenzieren, wie sie aus den gleichen Zellen an der ventralen Körperwand gebildet werden. Auf ganz analoge Weise entwickelt sich später aus ihnen die dorsale Längsmuskulatur und das dieselbe bedeckende Peritoneum. Die Dorsalmuskelschicht nimmt den gesamten Raum zwischen den dorsalen Parapodien ein, wobei sie in der Mitte, in der Nähe des Rückengefäßes, viel schwächer entwickelt ist als an den Seiten, was darauf hinweist, daß auch die Rückenmuskeln paarig angelegt werden. Zu beiden Seiten, zwischen der dorsalen und der ventralen Reihe von Parapodien einer jeden Körperseite ist überhaupt keine Längsmuskulatur vorhanden.

Aus diesen selben Keimzellen bilden sich durch Differenzierung auch jene mesodermalen Zellen, welche in der Richtung nach dem Darne wandern und hier eine kompakte Schicht, demnach das splanchnische Mesoderm bilden. Allein diese Schicht liegt dem Darm nicht unmittelbar auf, sondern ist durch die den Darm umspülende Blutflüssigkeit von ihm getrennt; diese letztere erfüllt hinter der

Analöffnung, wo sich keine differenzierten mesodermalen Elemente befinden, die gesamte Höhlung des analen Saugnapfes, während sie sich weiter nach vorn zu in einen Sinus mit mesodermalen Wandungen ergießt, welcher das Darmrohr umfaßt (Fig. 8). Unmittelbar vor der Analöffnung ist der Zwischenraum zwischen den Wandungen des Cölomsackes und des Darmes recht beträchtlich und dem ganzen Umfange nach fast gleich breit. Sehr bald jedoch nähern sich die Seitenteile des Blutsinus infolge Wucherung des Mesoderms dem Darne, welchen sie schließlich berühren, was von einem Hinwegdrängen des Blutes nach der Rücken- und Bauchwand des Cölomsackes hin begleitet ist; infolgedessen zieht sich letzterer selbst einigermaßen von dem Darm zurück, indem er auf diese Weise den mit Blutflüssigkeit gefüllten Zwischenraum hier vergrößert.

Dies ist die Art und Weise, wie die Bildung des dorsalen und des ventralen Blutgefäßstammes ihren Anfang nimmt; die weitere Entwicklung derselben besteht darin, daß die Stämme sich etwas mehr von der Darmwand absondern, indem sie die Gestalt selbständiger Rohre annehmen und die Splanchnopleura gleichzeitig mit dem Darmrohre nicht nur an den Seiten sondern auch auf dessen ganzer Peripherie in Berührung tritt. Allein selbst bei völlig ausgebildeten Segmenten verwächst die Splanchnopleura nicht mit dem Darne, sondern sie bleibt stets durch einen sehr schmalen, mit Blut gefüllten Zwischenraum von ihm getrennt, welcher bei erwachsenen Segmenten das Aussehen eines Geflechtes feinsten Blutgefäße annimmt. Der dorsale, wie auch der ventrale Stamm bleiben auch in erwachsenen Segmenten durch ein dünnes Mesenterium mit dem Darne verbunden.

Die Wandungen der Blutgefäße sowie auch die mesodermale Schicht der Darmwand werden demnach aus splanchnopleuralen Elementen gebildet, und ich habe niemals andre Zellen in den Wandungen dieser Gefäße gefunden. Aus der Splanchnopleura entsteht wahrscheinlich auch die Ringmuskulatur des Rückengefäßes und des Darmes.

Die Längsmuskulatur und das Peritoneum der Rumpfsegmente entstehen demnach bei *Nerine* aus großen Keimzellen, welche sich keilförmig aus dem allerjüngsten Bezirke des ectodermalen Epithels des hinteren Regenerates vordrängen. Die Entstehung dieser Gewebe aus dem ectodermalen Epithel wurde bereits von MICHEL und E. A. SCHULZ für einige andre Polychäten beschrieben (*Harmothoë*, *Phyllodoce*, *Nephtys* usw.) und dürfte meiner Ansicht nach als die allgemeine Entstehungsweise bei allen Polychäten angesehen werden

zum Unterschied von den Oligochäten, bei welchen diese Gewebe aus speziellen, großen, mesodermalen Zellen, den Neoblasten, neugebildet werden, die immer in ihrer Leibeshöhle angetroffen werden. Es ist jedoch bemerkenswert, daß während bei den Oligochäten aus dem von diesen Neoblasten gebildeten Peritoneum auch neue Nephridien und neue Neoblasten hervorgehen, welche in vielen Beziehungen den primären Genitalzellen der Polychäten entsprechen, bei diesen letzteren aus dem von dem Ectoderm neugebildeten Peritoneum weder Nephridien noch Genitalzellen entstehen. Diese wie jene werden bei *Nerine*, und zwar sehr rasch, neugebildet, entstehen aber auf eine ganz andre Weise, welche ich nunmehr beschreiben will.

Neubildung der Genitaldrüsen und der Nephridien.

Die Nephridien liegen bei *Nerine* paarweise in allen Rumpsegmenten und bestehen (Fig. 11) in einem weit geöffneten Trichter vor dem Dissepiment und einem kurzen aber weiten und dickwandigen Flimmerkanal hinter demselben; in beiden Abschnitten bestehen die Wandungen des Nephridiums aus einer Schicht von Zellen, in dem Trichter sind diese letzteren jedoch klein, so daß dessen Wandung dünn erscheint (*tz*), während die Zellen des gewundenen Teiles sehr protoplasmareich sind, so daß die Wandungen dieses Teiles dick erscheinen (*dg*). An einem jeden Nephridium eines jeden Rumpsegmentes liegt eine Genitaldrüse, welche eine birnenförmige Gestalt besitzt und mit ihrem schmalen Ende dem Nephridialrohr von hinten anliegt (*gdr*); die Nephridien und die Genitaldrüse stehen in so inniger Berührung miteinander, daß sie sogar von außen von einer gemeinsamen Falte des Dissepiment-Peritoneums umhüllt werden (*pt*). Die Genitaldrüse besteht außerhalb der Geschlechtsreife aus dicht aneinandergedrängten Zellen von verschiedener Größe, welche jedoch im allgemeinen ziemlich groß sind und durch die sehr grobkörnige Struktur ihres Protoplasmas charakterisiert werden. Bei den geschlechtsreifen Individuen kann man in der Genitaldrüse alle Übergänge von solchen großen Urgeschlechtszellen bis zu den verhältnismäßig ungeheuren Eizellen antreffen, oder aber alle Stadien der Spermatogenese verfolgen, d. h. das allmähliche Zerfallen dieser Zellen in Spermatozoen. Gleichzeitig nimmt die Genitaldrüse beträchtlich an Umfang zu, das sie umhüllende Peritoneum zerreißt an dem distalen Ende der Drüse und die Geschlechtsprodukte fallen in die Leibeshöhle. Allein sogar in völlig reifen Genitaldrüsen, mögen es nun Hoden oder Eierstöcke sein, bleibt ein Teil der primären Genitalzellen, und zwar

der dem Dissepiment und dem Nephridium zunächst liegende, unverändert und behält nach dem Herausfallen der Geschlechtsprodukte seine Lage innerhalb der Drüse bei; die nachfolgende Neubildung von Elementen der Genitaldrüse, d. h. von neuen Urgeschlechtszellen, erfolgte durch Vermehrung dieser zurückgebliebenen Zellen und nicht auf Kosten des Peritoneums, in dessen Zellen ich überhaupt niemals irgend welche Veränderungen bemerken konnte; sie bleiben auch in diesem Falle unveränderlich flach und klein mit Kernen, welche sich homogen und dunkel färben, während man in den zurückgebliebenen Urgeschlechtszellen eine proliferierende Tätigkeit beobachten kann, wobei sogar Caryokinesen vorkommen (Fig. 13).

In eine jede Genitaldrüse dringt ein besonderer quergerechter Ast des ventralen Blutgefäßes ein, welcher von diesem letzteren aus längs der hinteren Oberfläche des Dissepimentes verläuft und sich an seinem Ende etwas verzweigt (Fig. 3 *sbg, gdr*).

Bei der Regeneration der Rumpfsegmente bemerkt man zu der Zeit, wo an Stelle des abgeschnittenen Hinterendes bereits das hintere Regenerat mit dem Saugnapfe sichtbar wird, gewisse Veränderungen in den Genitaldrüsen der zwei bis drei dem Regenerate zunächst liegenden alten Rumpfsegmente; die Urgeschlechtszellen dieser Drüsen beginnen aus denselben herauszutreten, so daß die Anhäufung der Genitalzellen sich bedeutend lichtet, daß immer größer werdende Hohlräume auftreten und stellenweise an der Drüse ganz leere Vorsprünge des Peritonealsackes übrigbleiben, in welchen nur noch an der Wand selbst einzelne Urgeschlechtszellen haften (Fig. 12 u. 13). Allein auch in diesem Falle bleibt in der Genitaldrüse, soweit ihre Entleerung auch gehen mag, doch stets eine gewisse Anzahl von primären Genitalzellen zurück, durch deren Vermehrung in der Folge der Abgang wieder ersetzt wird.

Die herauswandernden Zellen halten sich bei ihrer weiteren Fortbewegung die ganze Zeit über an den Wandungen der Blutgefäße. Längs dem Genitalast steigen sie eine nach der andern nach dem ventralen Bauchgefäße herab (Fig. 12), und zwar auf dessen untere Seite und beginnen sich dann auf dieser nach dem Hinterende zu d. h. in der Richtung nach dem Regenerat, fort zu bewegen (Fig. 14 und 15). Eine solche Fortbewegung der Urgeschlechtszellen findet während der ganzen Zeit der Entwicklung des hinteren Regenerates statt; sobald sich in diesem letzteren sein eignes ventrales Blutgefäß abdifferenziert hat (was bereits auf sehr frühen Stadien der Regeneration eintritt), welches mit dem Anwachsen neuer Segmente immer

mehr an Länge zunimmt, wandern die in der Bewegung begriffenen Zellen nunmehr längs der unteren Seite des jungen Gefäßes (Fig. 16). Die Zellen wandern entweder einzeln oder in kleinen Häufchen zu beiden Seiten von dem das Bauchgefäß mit der ventralen Körperwand (richtiger gesagt mit dem ventralen Nervenstamm) verbindenden Mesenterium (Fig. 4 u. 5). Bei dem Hindurchtritt durch das Dissement schmiegen sich die Genitalzellen dicht an das Bauchgefäß an, geraten sogar, da an dieser Stelle kein Mesenterium vorhanden ist, unter das Gefäß und drängen sich zwischen diesem und dem Nervenstamm hindurch in die Höhle des benachbarten Segments (Fig. 17), wo sie sich wiederum etwas von dem Gefäß entfernen; dies wiederholt sich während des ganzen Weges ihrer Wanderung (Fig. 21 u. 22).

Die Wanderung der Urgeschlechtszellen in das hintere Regenerat findet auch bei völlig geschlechtsreifen Würmern statt, deren Leibeshöhle dicht mit Geschlechtsprodukten angefüllt ist; allein die Anzahl der Zellen ist hier viel geringer und dieselben wandern schon nicht mehr reihenweise oder gruppenweise, sondern einzeln. Es läßt sich dieses dadurch erklären, daß bei den geschlechtsreifen Individuen nur ein Teil des Inhaltes der Genitaldrüse sich in Geschlechtsprodukte verwandelt, während der andre Teil unverändert bleibt und aus der Drüse in das hintere Regenerat übertreten kann.

Es wäre jedoch eine Ungenauigkeit, wenn man sagen wollte, die auf der Wanderung begriffenen Geschlechtszellen bewegten sich längs den Wandungen der Höhle der Segmente, indem die Sache etwas anders verläuft. Verfolgt man aufmerksam den ganzen Weg ihrer Fortbewegung, so sieht man erstens, daß dieselben sogar in der Höhle eines Segments sich nicht zerstreuen, sondern in einer langen Reihe dahinziehen, oder wenn sie sich in Häufchen bewegen, diese Häufchen doch in der Richtung der Bewegung in die Länge gezogen und gleichsam von den Seiten her zusammengedrückt sind; zweitens bemerkt man, daß alle dahinziehenden Zellen durch einen ununterbrochenen Strang eines außerordentlich zarten Gewebes miteinander verbunden sind, in welchem nur hier und da kleine, längliche Kerne angetroffen werden, welche den Kernen des Peritoneums ähnlich sehen (Fig. 14 u. 15). Nach dem Aussehen dieses Stranges, welcher an denjenigen Stellen, wo keine Urgeschlechtszellen vorhanden sind, enger wird und gleichsam zusammenfällt, in der Umgebung der Geschlechtszellen dagegen sich allmählich erweitert, indem er dieselben gleichsam umfaßt, kann man darauf schließen, daß

dieses Gewebe eine Art außerordentlich zarten Schlauches bildet (Fig. 15 *pt*), innerhalb dessen sich die Genitalzellen fortbewegen, ohne auf diese Weise in die wahre sekundäre Höhle der Segmente zu gelangen. Einen derartigen Schlauch kann man bis zu dem Ursprunge selbst der wandernden Zellen verfolgen, d. h. bis zu der Genitaldrüse des nächsten alten Segmentes; das die Genitaldrüse mit dem Nephridium umhüllende Peritoneum setzt sich unmittelbar in das Peritoneum des Dissepimentes fort, und die aus der Genitaldrüse herauswandernden Urgeschlechtszellen spalten hier das Peritoneum, indem sie sich in einer dem genitalen Blutgefäß parallelen Linie bewegen, von der Muskelschicht des Dissepimentes ab, so daß sie hier in demselben die Bildung einer Falte hervorrufen, welche sich zu einem vollständigen Rohre oder Schlauche schließen kann. Dies ist nun auch die Entstehungsweise des Schlauches für den Durchgang der Genitalzellen auf der gesamten Ausdehnung ihres Weges nach dem hinteren Ende des Regenerates.

Nachdem sie von dem Dissepimente herabgestiegen sind, gehen die Genitalzellen auf die ventrale Körperwand über, bewegen sich jedoch auch hier unterhalb des Peritoneums weiter; die Somatopleura wird von dem ectodermalen Epithel gerade an derjenigen Stelle parallel dem ventralen Bauchgefäße abgespalten, wo dies die Abwesenheit von Längsmuskeln zuläßt, d. h. an der Stelle, wo die Somatopleura in das Bauchmesenterium übergeht. Die vorbeiwandernden Genitalzellen wölben auch hier das Peritoneum in Gestalt einer Längsfalte vor, welche sie von den Seiten her umfaßt und sich zu einem Rohre schließt. Der ganze Schlauch kann in der Leibeshöhle ziemlich beträchtliche Windungen ausführen und sich von dem Bauchgefäße und dem Mesenterium entfernen, allein so groß die Entfernung zwischen diesem letzteren und dem Schlauche auch sein mag, bleibt doch stets zwischen ihnen eine sie verbindende doppelte Membran, eine Art von Mesenterium, an welchem die wandernden Genitalzellen suspendiert sind (Fig. 21 u. 22). Da die Ausgangspunkte dieser letzteren, d. h. die alten Genitaldrüsen, paarig sind, so bestehen zwei solcher Wege für die Fortbewegung der Zellen zu beiden Seiten des Bauchgefäßes.

Die Genitalzellen gelangen niemals bis zu dem allerhintersten Ende des Regenerates, wo die allererste Anlage der Gewebe erfolgt, und nehmen keinerlei Anteil an der Bildung der dort entstehenden Organe. Selbst dann, wenn einzelne Geschlechtszellen nahe an jene großen Keimzellen ectodermalen Ursprungs herantreten, welche in

der Höhle des analen Saugnapfes liegen und das Peritoneum sowie die Längsmuskeln entstehen lassen, so sind dieselben doch leicht an ihrem körnigen Protoplasma zu erkennen, während die Keimzellen, gleich den Zellen des ectodermalen Epithels, aus welchem sie hervorgehen, durch eine abweichende Struktur des Protoplasmas sowie durch den blasenförmigen, scharf umgrenzten Kern mit großem Kernkörperchen charakterisiert sind. Außerdem befinden sich diese Zellen in intensiver Teilung, wobei sie kleinere, etwas abweichend gestaltete Elemente bilden, während man in den Urgeschlechtszellen an dieser Stelle nur selten caryokinetische Figuren antreffen kann, welche überdies keinerlei Differenzierung zur Folge haben.

Ogleich die Urgeschlechtszellen an der Bildung der Gewebe für die neuen Segmente keinen Anteil nehmen, treten sie nichtsdestoweniger in sehr großer Zahl in das hintere Regenerat ein und zwar ununterbrochen während der ganzen Dauer seines Wachstums. Ihr ferneres Schicksal in dem Regenerate wird uns klar, wenn wir unsre Aufmerksamkeit auf die neuen Dissepimente lenken. Es erweist sich, daß diese großen wandernden Zellen, wenn sie bis zu einem solchen Dissepimente des Regenerates gelangen, welches sich schon deutlich differenziert hat und in welchem das genitale Blutgefäß schon mehr oder weniger ausgebildet ist, anfangen, längs diesem letzteren, etwas schräg zu der Seitenlinie des Körpers, auf das Dissepiment heraufzuwandern (Fig. 17 und 21). Da sie unter der Somatopleura hierher gelangt sind, so bewegen sich diese Zellen auch im Dissepimente nicht längs dessen Oberfläche, sondern zwischen den Blättern des Dissepimentperitoneums, wobei sie das hintere derselben etwas vorstülpen (und zwar wahrscheinlich aus dem Grunde nur das hintere Blatt, weil sie von dem vorderen durch die Stränge der hierher hereingewachsenen Dissepimentmuskeln geschieden sind); es bildet sich demnach auch hier eine Art Schlauch, welcher jedoch kein vollständig geschlossenes Rohr darstellt. An einer bestimmten Stelle des Dissepimentes machen die Genitalzellen Halt, und es entsteht hier, da in den späteren Entwicklungsstadien des Dissepimentes auf demselben Wege immer mehr und mehr neue Zellen an diese Stelle gelangen, ein allmählich an Größe zunehmender und von dem hinteren Blatte des Peritoneums umkleideter Komplex von Urgeschlechtszellen, welcher das hintere peritoneale Blatt vorstülpt und die Genitaldrüse des neu gebildeten Segments darstellt (Fig. 21). In den Zellen einer solchen Drüse kann man bisweilen caryokinetische Teilungsfiguren antreffen, welche darauf hinweisen, daß die Zahl dieser

Zellen nicht allein durch die neu hinzukommenden vergrößert wird, sondern auch noch durch die Teilung der bereits eingetroffenen.

An derjenigen Stelle des Dissepimentes, wo demselben von der hinteren Seite her die Anlage der Genitaldrüse anliegt, beginnt die Entwicklung des Nephridiums. Sehr früh, häufig sogar noch bevor hier die ersten Genitalzellen auftreten, erleidet das vordere Blatt des dissepimentalen Peritoneums auf einem kleinen Bezirk eine gewisse Veränderung seines Aussehens: seine Zellen nehmen an Dicke zu und ordnen sich in Gestalt eines kompakten einschichtigen Plättchens an, wobei sie selbst eine kubische Gestalt annehmen. So wird die obere, größere Lippe des nephridialen Wimpertrichters angelegt, wobei dieselbe bei *Nerine* auch im erwachsenen Zustande die Gestalt einer einfachen flimmernden Verdickung des Peritoneums beibehält, ohne sich von diesem letzteren im geringsten abzuspalten. Von dem unteren Rande eines solchen Plättchens wächst unter einem spitzen Winkel eine kleine abstehende Unterlippe hervor, welche ihrem histologischen Baue nach durchaus mit der oberen Lippe übereinstimmt (Fig. 19 *tr*). Am Grunde des auf diese Weise gebildeten Trichters beginnt hierauf eine verstärkte Teilung der kleinen Zellen, welche die Bildung eines kleinen, dickwandigen und etwas nach der Seite hin gelegenen Rohres besitzt, dessen Lumen eine direkte Fortsetzung dieses Schlundes bildet; dieses Rohr ist somit nach der dem klaffenden Teile der Nephridialanlage entgegengesetzten Seite gerichtet und ragt in den Zwischenraum zwischen dem vorderen und hinteren Peritonealblatte des betreffenden Dissepimentes herein. Zu der Zeit, wo die Röhre, welche dergestalt das vordere peritoneale Blatt durchbohrt, sich bildet, sammelt sich in ihrer Nähe bereits eine recht beträchtliche Anzahl von primären Genitalzellen, wobei die zunächstliegenden unter ihnen sich eng an das distale Ende des Rohres anschmiegen. (Auf diesem Stadium der Entwicklung sind die Anlagen des Nephridiums und der Genitaldrüse von einer gemeinsamen kleinen Falte des hinteren peritonealen Blattes des Dissepimentes umhüllt.)

Wenn das weitere Auswachsen des Nephridialkanals nach hinten auch durch Vermehrung der Zellen des erwähnten Rohres vor sich geht, so ist dies doch nur zum Teil der Fall, und zwar in dem dem Dissepimente zunächst liegenden Bezirke, während die Wandungen des übrigen Teiles des Nephridiums unzweifelhaft einen andern Ursprung haben; dieses letztere geht einesteils aus dem frühen Wachstumsstillstande des aus dem Peritoneum entstandenen Rohres

hervor, was unter anderm auch aus dem Verschwinden aller Anzeichen einer Teilung in den Kernen der Zellen des Rohres (wie sie zu Beginn seiner Bildung beobachtet werden) zu ersehen ist; anderseits weist darauf der völlig andre histologische Bau des übrigen, größeren Teiles des Nephridialrohres hin, was sowohl an ausgewachsenen wie auch an in der Entwicklung begriffenen Nephridien scharf hervortritt; an diesem Abschnitte sind die Zellen nämlich viel größer, nicht so scharf und regelmäßig umgrenzt und enthalten ziemlich große, schwach färbbare Kerne, während ihr Protoplasma mehr oder weniger dicht mit großen Körnern besonderer Einschlüsse angefüllt ist. Die Entwicklung selbst geht in diesem Abschnitte nicht so allmählich und gleichmäßig vor sich, wie die Entwicklung des Halses und Trichters des Nephridiums und während diese beiden letzteren an zwei benachbarten Dissepimenten des heranwachsenden Regenerates durchaus aufeinanderfolgende Stadien ihrer Entwicklung aufweisen, unterscheiden sich die übrigen Abschnitte der Rohre zweier solcher benachbarter Nephridialanlagen sehr häufig sowohl durch ihre Gestalt wie auch durch den Grad ihrer Entwicklung außerordentlich scharf voneinander.

Es ist mir nicht gelungen die Entstehungsweise dieses Abschnittes mit Sicherheit festzustellen. Auf Grund der Tatsache jedoch, daß in diesem Abschnitte der Nephridialanlage in der Masse der Wandung des in der Bildung begriffenen Rohres häufig typische, bisweilen auf dem Stadium der Kernteilung befindliche Urgeschlechtszellen angetroffen werden, wird man voraussetzen können, daß als Material für den Aufbau dieses größeren (des sogenannten drüsigen) Abschnittes des Nephridiums die hier lagernden Urgeschlechtszellen verwendet werden. Indem diese Urgeschlechtszellen sich teilen, nehmen sie an Größe ab, wobei sie in ihren Dimensionen den Zellen des drüsigen Teiles des Nephridiums ähnlich werden (Fig. 19 und 20 *npha*); zugunsten dieser Annahme spricht auch der Umstand, daß in denjenigen unter ihnen, welche in die Nephridialwandung eingeschlossen sind oder derselben wenigstens dicht anliegen, stets dieselben Körnchen angetroffen werden, deren Vorhandensein die Zellen der Nephridialwandungen auf den nachfolgenden Stadien kennzeichnet. Endlich findet diese Annahme auch noch eine gewisse Begründung darin, daß Nephridien nur an denjenigen Dissepimenten vorhanden sind, wo sich Urgeschlechtszellen befinden; so fehlen sie z. B. in den Kopfsegmenten, wo keine Genitaldrüsen zur Entwicklung gelangen. Theoretisch ist die Bildung der Nephridien aus primären

Genitalzellen schwer zulässig; vielleicht sind jedoch die an ihrer Bildung teilnehmenden Zellen gar keine eigentlichen Genitalzellen, sondern besondere, ihnen nur außerordentlich ähnlich sehende Zellen, welche stets mit denselben in den Genitaldrüsen anzutreffen sind. Wie dem nun auch sein möge, so erinnert doch, wenn diese großen Zellen an der Anlage des Nephridiums teilnehmen, eine derartige Entstehungsweise an die Bildung der Segmentalorgane bei den Serpuliden, wie sie von E. MEYER beschrieben wurde; auch dort entstehen nur der Flimmertrichter und der Halsteil des Nephridiums aus dem dissepimentalen Peritoneum, während sein übriger Teil aus einer besonderen, dieser Anlage von hinten anliegenden, großen Zelle hervorgeht, durch deren Teilung und Differenzierung die Wandung des Nephridialkanals gebildet wird. Es ist wohl möglich, daß die Rolle dieser primären embryonalen Zelle früher Stadien der Embryonalentwicklung, bei der Regeneration von den Urgeschlechtszellen oder von besonderen, diesen letzteren sehr ähnlichen Zellen übernommen wird.

Die großen, von E. MEYER beschriebenen Nephridialzellen des Serpulidenembryos liegen in der primären Leibeshöhle und treten bedeutend früher auf, als die Bildung der Somitenhöhlen erfolgt. Auch in dieser Beziehung stimmen die Urgeschlechtszellen bei der Regeneration des Nephridiums ganz mit ihnen überein. Wie die ganze Anhäufung dieser Zellen, d. h. die zukünftige neue Genitaldrüse, so liegen demnach auch diejenigen unter ihnen, welche an der Bildung des Nephridiums teilnehmen, innerhalb des Dissepimentes und zwar durch das vordere und das hintere hervorgestülpte Blatt seines Peritoneums vollständig von der sekundären Leibeshöhle gesondert; dieser von den beiden Blättern des dissepimentalen Peritoneums gebildete Zwischenraum stellt ebenso einen Rest der primären Leibeshöhle dar, wie auch die Höhlungen aller Blutgefäße, so daß an denjenigen Stellen, wo das Blut mit den Nephridien in Berührung kommt, dasselbe durch nichts von diesen letzteren getrennt wird. Die Verbindung zwischen der Anlage des Nephridialkanals und der sekundären Leibeshöhle wird erst mit der Bildung des peritonealen Trichters hergestellt, welcher das vordere Dissepimentblatt durchbricht. Das andre Ende des Nephridiums dagegen verläuft ebenfalls in der primären Leibeshöhle nach dem Ectoderm zu, durch welches es als Nephropore nach außen bricht.

An das junge Nephridium legt sich ganz dicht, ohne irgend welche Zwischenelemente, die Anlage der Genitaldrüse an; diese

stellt eine einfache Anhäufung von Urgeschlechtszellen dar, welche wie in einem Sacke in der nach hinten vorgestülpten Falte des hinteren Blattes des dissepimentalen Peritoneums liegen.

Demnach liegen auch die Elemente der Genitaldrüse in der primären Leibeshöhle, was an jungen Drüsen besonders leicht festzustellen ist, obgleich es auch in dem erwachsenen Segmente sehr gut zu sehen ist. Noch überzeugender wird dies durch jene Wanderungen der primären Genitalzellen bewiesen, welche diese bei der Regeneration der Rumpfsegmente in der Richtung nach dem Hinterende unternehmen und welche weiter oben ausführlich beschrieben worden sind; alle Wanderungen der Urgeschlechtszellen, d. h. der unreifen, noch keinem bestimmten Geschlechte angehörenden Zellen der Genitaldrüse, erfolgen ausschließlich in der primären Leibeshöhle, indem diese Zellen sich in dem Regenerate zwischen Somatopleura und Ectoderm fortbewegen, an den neuen Dissepimenten dagegen, zwischen dem vorderen und dem hinteren peritonealen Blatte dieses letzteren heraufwandern. In einem von mir beobachteten Falle, wo ein anormal zahlreicher Eintritt primärer Genitalzellen in das Regenerat stattfand, konnte man diese Zellen in bedeutender Menge in allen Bezirken der primären Höhle antreffen, d. h. nicht nur zwischen Ectoderm und Somatopleura, oder zwischen beiden Blättern des dissepimentalen Peritoneums, sondern auch noch zwischen dem splanchnischen Peritoneum und dem Darne, d. h. in dem perigastralen Abschnitte der primären Leibeshöhle (Fig. 24).

Indem die Urgeschlechtszellen sich in der primären Leibeshöhle fortschieben, gelangen sie dennoch nirgends und niemals in das Blut und kommen in keiner Weise mit demselben in Berührung, obgleich sie sich die ganze Zeit über in der Richtung der Blutgefäße fortbewegen. Dieses Verhalten läßt sich auf die Weise erklären, daß diese Zellen sich in einer besonderen Falte des Peritoneums fortbewegen, welche dem Bauchgefäße nur parallel verläuft, an dem Dissepimente aber längs der Falte seines hinteren Peritoneumblattes emporsteigen, wobei die Höhlungen beider Falten durch eine Schicht früh zur Entwicklung gelangender ectodermaler Dissepimentmuskeln voneinander getrennt sind. Außerdem besitzen die Blutgefäße außer der peritonealen Hülle anscheinend noch eine besondere innere Hülle, welche indessen so zart ist und dem Peritoneum so dicht anliegt, daß man sie nicht direkt sehen kann.

Die Elemente der unreifen Genitaldrüse liegen demnach bei *Nerine* in der primären Leibeshöhle und erst bei der Heranreifung,

wenn diese Anhäufung von Genitalzellen stark an Umfang zunimmt und das sie umkleidende Peritoneum zerreit, erweisen sich die Genitalelemente des distalen Drüsenendes im Cölom, so daß die reifen Eier und Spermatozoen, indem sie sich ablösen, ungehindert in diese Höhle fallen können. Der hierdurch entstehende Abgang an genitalen Elementen wird durch die Vermehrung der zurückbleibenden Urgeschlechtszellen ersetzt, d. h. die Wiederherstellung dieser Elemente erfolgt auf Kosten von Elementen, welche der primären Leibeshöhle angehören, nicht aber auf Kosten des Peritoneums, dessen Funktion nur in dem Umhüllen der Genitalzellen, nicht aber in dem Erzeugen derselben besteht. Eine Folge der sehr häufig indirekten Teilung der primären Genitalzellen besteht darin, daß diese Zellen etwas kleiner werden (natürlich nur zeitweilig); allein selbst die allerkleinsten Genitalzellen unterscheiden sich sowohl durch ihre Größe wie auch durch ihren Bau sehr deutlich von den sehr kleinen, sich dunkel färbenden Zellen des Peritoneums. Auf eine ebenso scharfe Sonderung zwischen den primären Genitalzellen und dem dieselben bedeckenden Peritoneum wurde auch von BERGH für die Hoden und Ovarien von *Lumbricus* hingewiesen.

Allein die Beobachtung von BERGH stand vereinzelt da, während eine andre Auffassung allgemein angenommen ist, daß nämlich die Genitalzellen durch allmähliche Veränderung der Zellen des Peritoneums entstehen und daß aus diesem Grunde keine scharf abgegrenzte Demarkationslinie zwischen beiden gezogen werden kann. Hierfür sprachen die Beobachtungen von BLOOMFIELD und andern Autoren, namentlich aber die bekannten Untersuchungen von H. EISIG und ED. MEYER, welche über den Bau und die embryonale Entwicklung vieler und sehr verschiedenartiger Vertreter der Polychäten angestellt wurden.

Die Ursache einer derartigen Meinungsverschiedenheit bezüglich der Entstehung der Genitaldrüsen in den Rumpffsegmenten könnte darin gesucht werden, daß ED. MEYER und andre die Bildung der Genitalzellen bei der Embryonalentwicklung des Wurmes beschrieben, während meine Beobachtungen ausschließlich deren Neubildung bei der Regeneration betrafen. Wenn wir jedoch die Entstehungsweisen in beiden Fällen genauer miteinander vergleichen, so werden wir uns davon überzeugen, daß man gerade in dem gegebenen Falle die embryonale Entwicklung der Regeneration nicht so schroff gegenüberstellen kann. Es handelt sich nämlich darum, daß einerseits die Bildung der Genitaldrüsen während der embryonalen Entwicklung

gewöhnlich nicht bei dem Embryo, und auch nicht bei der Trochophore beschrieben wurde, sondern erst bei den neuen, am Hinterende des Embryos hervorwachsenden Segmenten, d. h. an den Dissepimenten des heranwachsenden Wurmes, worauf u. a. KLEINENBERG bei *Lopadorhynchus* hingewiesen hat; anderseits ist die Entwicklung neuer Segmente am Hinterende des Wurmes, an Stelle der abgeschnittenen Segmente, zu einer Zeit, wo sich in denselben die Genitaldrüsen bereits ausgebildet haben — schon nicht mehr als eine Regeneration anzusehen, sondern als ein ebensolches Wachstum des Wurmes und eine ebensolche Neubildung seiner Segmente, wie sie sofort nach der eigentlichen embryonalen Periode vor sich gehen. Bei beiden Arten des Wachstums entstehen die peritonealen Zellen in gleicher Weise aus speziellen großen Zellen in der Umgebung der Analöffnung, welche ein Derivat des ectodermalen Epithels darstellen, so daß auch die Natur des Peritoneums in beiden Fällen eine ganz übereinstimmende ist; wenn sich daher in den regenerierten Segmenten, wie dies bei *Nerine* der Fall ist, die Genitalzellen nicht aus den peritonealen Zellen bilden können, sondern sich durch Vermehrung und Herüberwandern der bereits vorhandenen Urgeschlechtszellen ergeben, so können sie auch in den in normaler Weise an dem Hinterende des jungen Wurmes oder der Trochophore heranwachsenden Segmenten nicht aus dem Peritoneum entstehen.

Nach der großen Anzahl der von mir untersuchten Exemplare von *Nerine* zu urteilen, verlief das Wachstum ihres Hinterendes, sowie die Bildung der Genitaldrüsen stets in ganz übereinstimmender Weise, indem es ganz gleichgültig war, ob es sich um das wachsende Hinterende eines großen oder eines kleinen Individuums handelte, ob dieses letztere kürzlich zu regenerieren begonnen hatte oder aber bereits keinerlei Anzeichen der erfolgten Regeneration mehr aufwies, ob es bereits geschlechtsreif oder noch ganz jung war. Auch bei dem sehr jungen Wurm, welcher noch das Aussehen einer Trochophore mit an dem Hinterende heranwachsenden Segmenten hat, muß der Prozeß so verlaufen, daß von der ersten Genitaldrüse des jungen Wurmes einzelne Urgeschlechtszellen sich ablösen, in die neu heranwachsenden Segmente herüberwandern und den Grund zu der Bildung der Genitaldrüsen dieser Segmente legen. Man wird sich nur bezüglich dieser ersten Genitaldrüse, aus welcher alle übrigen entstehen, fragen können, ob dieselbe bei *Nerine* nicht dennoch aus dem Peritoneum entsteht. Einer derartigen Möglichkeit kann ich nicht widersprechen, indem ich keine direkten diesbezüglichen Beobachtungen

angestellt habe, allein ich glaube, daß eine solche Annahme unzulässig wird, wenn man jene vollständige Unabhängigkeit der Genitalzellen von dem Peritoneum in Betracht zieht, welche bei *Nerine* in allen übrigen Fällen ihrer Entstehung beobachtet wird. Außerdem unterscheidet sich der Bau dieser ersten Drüse in keiner Weise von demjenigen der übrigen Drüsen, so daß auch in ihr die Genitalzellen retroperitoneal in der primären Leibeshöhle liegen, was wiederum beweist, daß die Genitalzellen bei *Nerine* vor den Mesodermstreifen und unabhängig von denselben angelegt werden; vielleicht haben sie sich unmittelbar von den Blastomeren abgetrennt.

Die Bildung neuer Elemente der Genitaldrüse zum Ersatze der herangereiften und in Gestalt von Eiern oder Spermatozoen losgelösten, erfolgt bei *Nerine* ebenfalls ausschließlich durch Vermehrung der nachher in der Drüse noch zurückbleibenden primären Genitalzellen, nicht aber aus dem Peritoneum, wie dies von ED. MEYER und H. EISIG für andre Polychäten beschrieben wurde.

Auf Grund der Wachstumserscheinungen bei der Regeneration des hinteren Endes ist es mir ferner gelungen festzustellen, daß die Anlage der Genitaldrüsen auch bei einigen andern Vertretern der Familie der Spionidae, wie z. B. bei *Spio fuliginosus*, *Phyllochaeptopterus* und *Polydore* (Fig. 23) und von Vertretern anderer Familien, — bei *Phyllodoce* — in vollständig übereinstimmender Weise vor sich geht.

Es ist bemerkenswert, daß bei den genannten Würmern (mit Ausnahme von *Phyllodoce*, bezüglich deren ich mich nicht mit Bestimmtheit aussprechen kann) die Genitaldrüsen sogar nach Ablauf der Periode der Geschlechtsreife nicht verschwinden und demnach beständig vorhanden sind, zum Unterschiede von den durch ED. MEYER beschriebenen Anneliden, bei welchen die Genitaldrüsen erst in der Periode der Geschlechtsreife aus den Zellen des Peritoneums entstehen, während vor und nach derselben keine Genitaldrüsen zu finden sind.

Die Eigentümlichkeiten der Genitaldrüsen von *Nerine* und den übrigen Spionidae glaube ich mir durch die bei ihnen früh erfolgende Differenzierung der Genitalzellen erklären zu können; dieselben treten noch vor der Bildung des Peritoneums auf und infolgedessen ergibt sich erstens eine völlige Unabhängigkeit ihrer Entstehung von diesem letzteren auch in späteren Lebensperioden des Tieres, zweitens aber das Verhalten, daß die Genitalzellen stets in der primären Leibeshöhle liegen. Bei den Würmern mit späterer Differen-

zierung der Genitalanlage verdankt diese letztere ihren Ursprung ausschließlich dem Peritoneum und aus diesem Grunde vermag das Peritoneum hier in späteren Lebensstadien des Wurmes, nach dem Verschwinden sämtlicher Genitaldrüsen, während der geschlechtlichen Periode dieselben neu aus sich heraus zu bilden.

Allein auch diesen zweiten Weg wird man sich, nachdem wir eine von dem Peritoneum unabhängige Existenz der Genitalzellen gesehen haben, in der Weise vorstellen können, daß auch hier Urogeneschlechtszellen stets vorhanden sind, durch ihr Aussehen aber sich in keiner Weise von den Zellen des Peritoneums unterscheiden und erst dann zu bemerken sind, wenn sie in der Fortpflanzungsperiode zu wachsen und sich in Genitalzellen eines der beiden Geschlechter zu verwandeln beginnen. Es ist begreiflich, daß die Bilder des Baues einer fertigen reifen Genitaldrüse, welche aus solchen unbemerkbaren Urogeneschlechtszellen hervorgegangen ist, schließlich, wenn die Drüse fertig ausgebildet ist, keinen wesentlichen Unterschied von dem Bau einer Genitaldrüse aufweisen werden, welche wie bei *Nerine* aus den großen Urogeneschlechtszellen entstanden ist. In beiden Fällen wird die Drüse von dem Peritoneum umgeben sein, indem die primären Genitalzellen eine retroperitoneale Lage besitzen, die Anordnung der Genitalzellen in der Drüse ihrer Reife nach wird die gleiche sein und der schematische Bau einer solchen beständig sichtbaren Genitaldrüse von *Nerine* wird absolut identisch sein mit jenem allbekannten Schema, welches E. MEYER für die sich periodisch entwickelnde und seiner Ansicht nach von dem Peritoneum abstammende Drüse mitteilt.

Bei den Capitelliden entstehen die Genitaldrüsen nach den Beobachtungen von H. EISIG in einer speziellen, in der Leibeshöhle suspendierten Platte, welche aus zwei zusammengelegten Schichten des Peritoneums (einer Verlängerung des Peritoneums der Leibeshöhle) besteht und sich längs dem ganzen Körper zwischen dem Darne und der ventralen Körperwand hinzieht; dabei liegen die sich bildenden und entwickelnden Genitalzellen zwischen diesen beiden Schichten des Peritoneums, welche sie mehr oder weniger auseinander drängen.

Es muß hervorgehoben werden, daß die Genitalplatte der Capitelliden ihrer Lage nach einigermaßen an jene peritonealen Längsfalten der Körperwand zu den Seiten des Bauchgefäßes bei *Nerine* erinnert, in welchen die Urogeneschlechtszellen bei der Regeneration des hinteren Endes in ganzen Haufen aus den alten Dissepimenten in

die sich neu bildenden herüberwandern. Wenn es dieser Zellen sehr viele sind, so entsteht ein Bild, welches dem von ERSIG auf seinen Zeichnungen der Genitalplatte gegebenen sehr ähnlich ist; der ganze Unterschied besteht nur darin, daß bei *Nerine* die Genitalzellen sich nur zeitweilig auf dem Wege nach dem Regenerate, an dem Bauchgefäße befinden, und zwar stets im unreifen Zustande, während sie bei den Capitelliden hier ihren ständigen Aufenthalt haben und hier auch ihre volle Reife erlangen. Die Bildung der Genitaldrüsen an dem Bauchgefäße, wie sie nach ED. MEYER und HATSCHKEK *Protodrilus* und einigen andern Polychäten eigentümlich ist, weist darauf hin, daß deren Entstehungscentren bei den verschiedenen Arten von Chätopoden verschiedene sein können, allein dieselben variieren in dieser Hinsicht nur in engen Grenzen und sind stets demselben Etappenwege streng angepaßt, längs welchem bei den Spioniden und *Phyllodoce* die Urgeschlechtszellen ihre Wanderung bei der Regeneration vollführen.

Hier, wie dies auch oben der Fall gewesen ist, kann man den Bau der Drüse bei den Capitelliden in der Weise auslegen, daß die Urgeschlechtszellen gleich denjenigen der Spioniden auch außerhalb der Periode der Geschlechtsreife vorhanden sind und zwischen den peritonealen Blättern der Genitalplatte liegen, sich jedoch um diese Zeit ihrer Größe und Gestalt nach wenig von den Zellen des Peritoneums unterscheiden und erst dann bemerkbar werden, wenn die Periode der Reife eintritt. In diesem Falle läßt sich die Frage über den Ort der Entstehung der Genitaldrüse bei der gegebenen Art auf die Frage zurückführen, in welchem Teile des genannten Weges bei der Wanderung der Urgeschlechtszellen der Spionidae — ob auf den Dissepimenten oder an dem Randgefäße — diese Zellen sich festsetzen und entwickeln, indem sie hier aus irgend welchem Grunde günstigere Bedingungen für sich antreffen. Dieser Weg entspricht wahrscheinlich einerseits der Richtung der Blutgefäßstämme, anderseits den Orten, wo die Abspaltung des Peritoneums von den umgebenden Geweben am leichtesten vor sich geht, wodurch eine Lagerung der Urgeschlechtszellen unter dem Peritoneum oder sogar deren Wanderung aus einem Teile des Körpers in einen andern ermöglicht wird, wenn eine solche bei dem betreffenden Wurme überhaupt stattfindet.

Alle hier angeführten Betrachtungen und Auslegungen bezüglich des Baues der Genitaldrüse betreffen indessen nur diejenigen Fälle, wo die Drüse wenn auch nur teilweise von dem Peritoneum bedeckt

ist. Bei vielen Polychäten ist eine solche Hülle gar nicht vorhanden und die Genitalzellen liegen ab origine in der sekundären Leibeshöhle, wobei sie mit dem Peritoneum selbst in enger Verbindung stehen. Einen solchen Charakter weisen die Genitaldrüsen zum Beispiel nach BRAEM bei *Ophryotrocha puerilis* sowie bei einigen von ED. MEYER untersuchten andern Polychäten auf. Offenbar haben wir es hier mit einer späteren embryonalen Absonderung der Genitalzellen zu tun, welche auch bei dem erwachsenen Wurme in engem Zusammenhange mit dem sekundären Mesoderm stehen.

Derartige Variationen in dem Bau der Genitaldrüse werden auch bei den Oligochäten beobachtet. Bei *Lumbricus* sind die Hoden und die Ovarien nach BERGH und HESSE von einem Peritoneum umgeben, welches eine Duplicatur des dissepimentalen Peritoneums darstellt, so daß die genitalen Elemente (ursprünglich) in der primären Leibeshöhle liegen. Bei *Lumbriculus variegatus* ist eine solche Hülle nach HESSE nicht vorhanden, und die Genitalzellen liegen in Gestalt einer kompakten Masse direkt in der sekundären Leibeshöhle.

Indem wir die Gruppe der Oligochaeta erwähnen, müssen wir uns der für *Lumbriculus* und einige andre Limicola charakteristischen Erscheinung erinnern, welche bei der Regeneration ihres hinteren Endes auftritt und eine interessante Analogie mit der Wanderung der Urgeschlechtszellen bei der Regeneration der Polychaeta darbietet; es ist dies die Wanderung der Neoblasten nach dem hinteren Regenerate. Diese großen, ihrem Aussehen nach an Eizellen erinnernden Zellen, worauf schon der Autor (RANDOLPH), welcher sie zuerst beschrieb, hingewiesen hat, werden an einer bestimmten Stelle des Dissepimentes in der Nähe der Segmentalorgane gebildet, d. h. gerade da, wo auch die Genitalzellen entstehen, wodurch ihre Ähnlichkeit mit diesen letzteren noch größer wird; diese Ähnlichkeit wird schließlich noch durch die Wanderung der Neoblasten nach den regenerierenden Rumpfsegmenten vervollständigt, welche sogar ungefähr auf demselben Wege erfolgt, welchen die wandernden Genitalzellen bei der Regeneration der Rumpfsegmente bei den Polychäten einschlagen. Alles dieses bestätigt vollauf die von RANDOLPH ausgesprochene Vermutung, daß die Neoblasten der Oligochäten in denjenigen Segmenten Rudimente von Genitalzellen darstellen, in welchen entwickelte Genitaldrüsen fehlen, indem solche bei den Oligochäten nur in den allervordersten Rumpfsegmenten vorhanden sind.

Der Unterschied zwischen den Neoblasten in den Segmenten von *Lumbriculus* und den Genitalzellen in den Segmenten der Polychäten

(*Nerine*) besteht darin, daß die Genitalzellen bei der Regeneration nur den neuen Genitalzellen und vielleicht noch den Nephridien ihren Ursprung geben, die Neoblasten hingegen an der Regeneration der Gewebe teilnehmen und das gesamte sekundäre Mesoderm der neuen Segmente bilden, d. h. das Peritoneum, die Nephridien und die Längsmuskulatur.

Ich trage Bedenken mich darüber auszusprechen, wodurch eine so wesentliche Verschiedenheit in der Regeneration der mesodermalen Elemente bei *Nerine* und *Lumbriculus* zu erklären ist. Vielleicht ist dieselbe hier abhängig von einer Verschiedenheit in der embryonalen Anlage des Mesoderms. VEJDOVSKÝ beschreibt bei *Rhynchelmis* (einer *Lumbriculus* sehr nahestehenden Form) eine sehr frühe Differenzierung des Mesoblastes in Gestalt großer Blastomeren, welche auch die Eigenschaften einer Genitalanlage besitzen; im Zusammenhange hiermit steht wahrscheinlich auch die vollständige Differenzierung der sekundären mesodermalen Bildungen zusammen mit den Genitalzellen.

Bei den Polychäten beschreibt ED. MEYER eine Bildung der primären Endzellen der Mesodermstreifen aus dem bereits ziemlich gut ausgebildeten ectodermalen Epithel der Trochophore, welches daher auch bei dem erwachsenen Wurme die Fähigkeit bewahrt hat, bei eintretender Notwendigkeit von sich aus eine Mesodermanlage abzugeben, dagegen nicht imstande ist eine Genitalanlage zu bilden, welche sich in diesem Falle selbständig aus den alten Genitalzellen entwickelt. In der symbolischen Sprache WEISMANN'S ausgedrückt, bleiben die Determinanten des Peritoneums und der Längsmuskulatur bei *Nerine* auch noch dann erhalten, wenn das Ectoderm sich in das Epithel des Wurmes verwandelt hat, während sie bei *Lumbriculus* auf sehr frühen Stadien von dem Ectoderm abgeschieden werden und ganz in ein spezielles Blastomer des Mesoderms übergehen.

Ein anderer Unterschied zwischen den Neoblasten von *Lumbriculus* und den Genitalzellen von *Nerine* besteht darin, daß erstere nicht von dem Peritoneum bedeckt sind und vom Beginne ihrer Entstehung an in der sekundären Leibeshöhle liegen, in welcher sie sich dann auch bei der Regeneration nach dem sich neu bildenden Abschnitt fortbewegen; die Genitalzellen von *Nerine* dagegen liegen in der primären Leibeshöhle, durch das Peritoneum von der sekundären Leibeshöhle getrennt, und wandern bei der Regeneration unter diesem Peritoneum, d. h. in der primären Leibeshöhle nach dem Regenerate. Von Interesse ist dabei der Hinweis darauf, daß bei *Lumbriculus*

auch die Genitaldrüsen, gleich ihren Rudimenten, den Neoblasten, in der sekundären Leibeshöhle liegen, indem sie keine peritoneale Hülle besitzen.

Die Genitalzellen liegen demnach bei *Nerine* und einigen andern Vertretern der Polychaeta und Oligochaeta retroperitoneal, d. h. in der primären Leibeshöhle. Diese Tatsache vervollständigt nur die lange Reihe ähnlicher Beobachtungen verschiedener Autoren, betreffend die Vertreter fast aller Typen des Tierreichs; für die Anneliden allein fehlten bis jetzt die diesbezüglichen Beobachtungen. Eine solche Lage der Genitalzellen ist recht verbreitet und findet sich in jenen Fällen, wo sich bei einem mit Cölom und cöломatischem Mesoderm ausgestatteten Tiere die Genitalzellen zeitlich vor diesen letzteren differenzieren und daher natürlich außerhalb der Cölomsäcke, d. h. außerhalb der sekundären Leibeshöhle liegen. Ein solches Verhalten ist z. B. von PEDASCHENKO bei *Lernaea*, von GROBBEN bei *Moina*, von SCHIMKEWITSCH und von FAUSSEK bei den Phalangida, von FAUSSEK bei den Cephalopoden und unter den Würmern von BÜTSCHLI und O. HERTWIG bei *Sagitta* und von SPENGLER bei *Balanoglossus* beobachtet worden.

Vorderende.

Gleich den Neoblasten der Oligochäten, wandern auch die Ur-geschlechtszellen von *Nerine* bei der Regeneration ausschließlich in das Hinterende, in die Anlage der Rumpfsegmente; in dem vorderen Regenerate werden diese Zellen niemals angetroffen, weshalb in den aus demselben entstehenden Kopfsegmenten auch niemals weder Genitaldrüsen noch Nephridien zur Bildung gelangen.

Was die übrigen mesodermalen Bildungen des vorderen Regenerates betrifft, so geht deren Entwicklung auf folgende Weise vor sich, welche sich wesentlich von derjenigen im hinteren Regenerate unterscheidet.

Wir sehen hier keine großen ectodermalen Keimzellen wie sie in dem hinteren Regenerate an bestimmten Stellen in der Nähe der Analöffnung auftreten, sich vermehren und sich in das Peritoneum und die Längsmuskulatur differenzieren, die Elemente, aus welchen diese Gewebe in dem vorderen Regenerate aufgebaut werden, liegen regellos in dessen Leibeshöhle zerstreut und sind von allem Anfange an sehr klein. Dazu kommt, daß alle diese Elemente sich nicht aus einer gemeinsamen Anlage in Gestalt einer Anhäufung von Zellen an einer bestimmten Stelle des Regenerates absondern, wie dies in

dem hinteren Regenerate der Fall ist; mit andern Worten, es werden hier keine regelmäßigen Mesodermstreifen gebildet, mit bestimmtem terminalem Herde für die Bildung der Cölomsäcke, in Gestalt von Anhäufungen großer Keimzellen. Die unregelmäßige Anordnung der mesodermalen Elemente in der Höhle des vorderen Regenerates erschwert die Entscheidung der Frage über deren Entstehung ungemein, allein allem Anscheine nach haben dieselben einen doppelten Ursprung: ein Teil der Zellen stammt aus den alten mesodermalen Geweben und repräsentiert Zellen der Längsmuskulatur und des Peritoneums, welche ihre Gestalt verändert und sich von diesen Geweben losgerissen haben, ein anderer Teil dagegen wird aus dem ectodermalen Epithel der apicalen Regeneratswand herausgekeilt. Die Veränderungen im Bau der Zellen des Peritoneums und der Muskeln bestehen darin, daß deren protoplasmatischer Teil, nachdem er sich von dem Gewebe losgerissen hat, etwas an Umfang zunimmt und daß in dem Kerne statt eines, zwei oder mehrere Kernkörperchen auftreten. Derartige an Größe zunehmende Zellen werden in großer Anzahl sowohl im alten dem Regenerate zunächst liegenden Gewebe, zwischen dessen nicht veränderten Elementen, als auch in dem Regenerate selbst, an dessen äußerer Wand angetroffen; dabei kann man sich an Sagittalschnitten, oder noch besser an sagittalen Frontalschnitten sehr leicht davon überzeugen, daß diese Zellen in engem Zusammenhange miteinander stehen, und daß hier ein Hereinwandern dieser Zellen auf die äußere Wand des Regenerates stattfindet (Fig. 26 und 27). Die hier hereingewanderten Muskelzellen vermehren sich gleichzeitig auf direktem Wege, wozu durch die Teilung ihrer Kernkörperchen bereits der Anfang gemacht wurde, und beginnen sodann von neuem die contractile Substanz in Gestalt länglicher Fasern herauszubilden, welche sich nunmehr an die Wände des Regenerates legen. Außerdem gesellen sich zu diesen neuen Fasern auch noch Fasern, welche unmittelbar aus der alten Muskulatur hereinwachsen.

Was nun die Zellen des Peritoneums betrifft, so ist mir deren Schicksal sowie die Bedeutung ihres Hereintretens in das Regenerat unaufgeklärt geblieben, indem die bindegewebigen und peritonealen Elemente in dem vorderen Regenerate offenbar ausschließlich auf Kosten des ectodermalen Epithels entstehen, was auf folgende Weise vor sich geht. Unter der Mundöffnung keilen sich aus dem jungen Epithel, welches in den andern Teilen des Regenerates mehrschichtig ist, hier aber aus nur einer Zellreihe besteht, eine nach der andern Zelle in die Höhle des Regenerates aus; diese Zellen ziehen sich

dabei in der Richtung ihrer Längsachse etwas in die Länge und sind meistens durch feinste Fäserchen miteinander verbunden (Fig. 28 und 29). In der Höhle angelangt, teilen sie sich caryokinetisch oder auf direktem Wege, allein diese Teilung geht nicht sehr intensiv von statten, und ihre Zahl vermehrt sich hauptsächlich durch das Hereinwandern neuer Epithelzellen. Dieses Hereinwandern geht in so intensiver Weise vor sich, daß der erwähnte Epithelbezirk bisweilen stark erschöpft und außerordentlich dünn wird, wobei sich die zurückgebliebenen Zellen parallel der Oberfläche legen; wird auf den Wurm ein Reiz ausgeübt, oder man fixiert denselben, so erfolgt an dieser Stelle leicht eine Durchreißung der Wandung durch das Blut, wodurch viele meiner Präparate sich als verdorben erwiesen. Durch eine solche Erschöpfung des Ursprungsortes der mesodermalen Elemente lassen sich wahrscheinlich auch die starken Hemmungen in der Regeneration auf einigen Stadien erklären, eine Erscheinung, welche ich bei *Nerine* ziemlich häufig beobachten konnte.

Ein Teil dieser Elemente geht direkt von der Stelle ihres Eintrittes auf den Darm über (Fig. 29), welchen sie in Gestalt einer festen Schicht dicht umhüllen, ein anderer Teil dagegen steigt nach oben herauf und lagert sich oberhalb der Mundöffnung oder verbleibt in der Nähe der Stelle, wo diese Zellen unter den Darm getreten sind. In dem jungen, verengerten Teil des Regenerates liegen die Elemente ziemlich dicht angeordnet; beginnt dasselbe jedoch nach vorn auszuwachsen, wobei die Wände des von derartigen Zellanhäufungen besetzten Regenerationsbezirktes sich auseinanderschieben und von dessen Gipfel entfernen, so treten die Elemente auseinander, bewahren indessen ihren gegenseitigen Zusammenhang in Gestalt von Querverbindungen und Fäserchen, so daß sich ein unregelmäßiges Netzwerk mit großen Maschen ergibt, welches die gesamte Ausdehnung zwischen Darm und Körperwand einnimmt. In diesem Netzwerk treten große Lacunen auf, in welche sich das Blut aus den Blutgefäßen der alten Segmente ergießt, allein keine einzige dieser Lacunen steht in unmittelbarer Berührung mit dem Darne, indem dieser letztere von dem Beginne der Regeneration an ganz mit mesodermalen Elementen umkleidet ist (Fig 28, 30 und 4).

Die fernere Entwicklung der mesodermalen Elemente besteht darin, daß ihre gesamte Masse allmählich vom hinteren Ende des Regenerates nach dem vorderen zu in metamere, sich späterhin zu vertikalen Zwischenwänden abflachende Gruppen zerfällt, welche den bindegewebigen und den peritonealen Teil der neuen Dissepimente

darstellen (Fig. 26). Diese letzteren erfahren ihre endgültige Ausbildung zu der Zeit, wo die vertikalen und schiefen Muskelfasern auf die oben beschriebene Weise in sie hereinzuwachsen beginnen, wobei diese Fasern, wie in den Rumpfsegmenten, in engem Zusammenhange mit dem Bauchnervenstamme entstehen (Fig. 4). Es ist jedoch auch in dieser Hinsicht ein Unterschied vorhanden, indem hier viel mehr dissepimentale und überhaupt ectodermale Quermuskeln vorhanden sind, als in den Rumpfsegmenten und das von ihnen über dem Nervenstamm gebildete Sternit viel stärker ausgebildet ist als in den letzteren, wo es bisweilen sogar ganz fehlt.

Gleichzeitig mit der Entwicklung des Dissepimentes ordnen sich die der Körperwand und dem Darne anliegenden Zellen in einer gleichmäßigen Schicht an, indem sie die peritoneale Auskleidung dieser Teile des Regenerates bilden.

Mit zunehmender Ausbildung der inneren Gewebe des Regenerates verwandeln sich die Blutlacunen allmählich in die Blutgefäße der sich hier neu bildenden Segmente. Dabei bilden sich zwei longitudinale Hauptlacunen oder Systeme von Lacunen aus, welche über und unter dem Darne liegen und sich in das dorsale und das ventrale Blutgefäß verwandeln, ferner die mit ihnen in Verbindung stehenden lateralen Lacunensysteme eines jeden Segmentes, welche sich in die Ringgefäße verwandeln. Alle diese Gefäße bewahren jedoch noch lange hindurch ihren lacunären Charakter, d. h. sie weisen noch Erweiterungen an der Stelle der Lacunen und sogar Anastomosen auf, welche das Lumen der Gefäße in schiefer oder vertikaler Richtung durchschneiden; so kann das Bauchgefäß bis zu sehr späten Stadien fast auf seiner ganzen Ausdehnung durch vertikale Anastomosen in zwei Hälften abgegrenzt erscheinen.

In den Kopfsegmenten entstehen auf diese Weise fast ebensolche Gefäße, wie in den Rumpfsegmenten, allein ein wesentlicher Unterschied besteht dabei darin, daß die ersteren nicht aus einer allgemeinen Lacune hervorgehen, deren Inhalt den Darm direkt umspült, wie dies in der Anlage der Rumpfsegmente der Fall ist (Fig. 8), sondern in Gestalt mehrerer untereinander in Verbindung stehender Lacunen entstehen, welche von dem Momente ihrer Entstehung an durch die mesodermalen Elemente von dem Darne hinweggedrängt wurden. Späterhin werden das Rücken- und das Bauchgefäß durch diese Elemente noch weiter von dem Darne entfernt und diese ihre Lage bildet eine charakteristische Eigentümlichkeit der Kopfsegmente ebenso wie auch der Umstand, daß der Darm, dank dieser ursprüng-

lichen Anordnung der Lacunen, in den Kopfsegmenten kein pericardiales Geflecht von Blutcapillaren besitzt (Fig. 2 u. 4).

Das Hereinwandern von Elementen des alten Mesoderms in das vordere Regenerat, wie es auf jüngeren Stadien besonders intensiv vor sich geht, allein auch noch auf den älteren Stadien der Regeneration andauert, veranlaßte mich anfangs zu dem Schlusse, welchen ich in meiner vorläufigen Mitteilung dargelegt habe, wobei ich annahm, daß das gesamte Mesoderm der Kopfsegmente bei *Nerine*, wie dies auch bei *Lumbriculus* der Fall ist, ausschließlich auf Kosten dieser Elemente neu gebildet wird. Diese Annahme erwies sich jedoch auf Grund genauerer Untersuchung späterer Stadien der Regeneration als unrichtig und die Wiederherstellungsweise des Peritoneums als verschieden von derjenigen bei *Lumbriculus*; es gelang mir nämlich bei *Nerine* auch das Hereinwandern von ectodermalen Zellen zweifellos festzustellen, was bei dem erwähnten Vertreter der Oligochäten auf keinem einzigen Stadium beobachtet wird. Dieser Unterschied hängt augenscheinlich mit der völligen Absonderung der Mesodermstreifen von dem Ectoderm bei *Lumbriculus* zusammen, wie sie auch bei ihrer Regeneration im hinteren Ende (aus den Neoblasten) zutage tritt, während bei *Nerine* die Mesodermstreifen eng mit dem Ectoderm verbunden sind, was bei ihrer Regeneration aus dem Ectoderm auch an dem hinteren Ende zu sehen ist.

Bei *Lumbriculus* unterscheidet sich die Neubildung des Mesoderms in den Kopfsegmenten äußerst scharf von der Neubildung in den Rumpfsegmenten, indem das Mesoderm bei diesem Wurm in den Rumpfsegmenten in Gestalt neuer Mesodermstreifen angelegt wird, in den Kopfsegmenten dagegen sozusagen ein Heranwachsen der alten Segmente nach vorn darstellt. Obgleich der Prozeß bei *Nerine* etwas anders verläuft und die Mesodermelemente sowohl in den neuen Rumpfsegmenten wie auch in den neuen Kopfsegmenten aus dem ectodermalen Epithel entstehen, so muß hier dennoch auf einen ebenso wesentlichen Unterschied zwischen diesen beiden Abschnitten hingewiesen werden. In dem hinteren Regenerate bilden die stark vergrößerten Zellen des ectodermalen Epithels die großen Keimzellen, d. h. die Endzellen der neuen Mesodermstreifen, und nehmen als solche eine ganz bestimmte Lage ein, wobei sie sich nach und nach zu den verschiedenen Organen in den Cölomsäcken der neuen Rumpfsegmente differenzieren; in dem vorderen Regenerate unterscheiden sich die epithelialen Zellen bei ihrem Eintritt in dessen Höhle ihrer Größe und ihrem Aussehen nach nur wenig von den

übrigen Epithelzellen und verwandeln sich entweder unmittelbar oder nach wenigen, zu keiner Differenzierung in verschiedene Gewebe führenden Teilungen, in die Zellen des Peritoneums der Kopfsegmente; es erfolgt dies in der Weise, daß sowohl die Fasern als auch die andern Querverbindungen, welche in dem fertigen Peritoneum die Zellen untereinander verbinden, bereits bei dem Eintritte der epithelialen Zellen in die Höhle des Regenerates vorhanden sind und diese Zellen schon hier untereinander verbinden. Ebenso wie dies bei *Lumbriculus* der Fall ist, kann auch in den Kopfsegmenten von *Nerine* von irgend welchen regelmäßigen Mesodermstreifen oder Cölomsäcken gar nicht einmal die Rede sein.

Die inneren mesodermalen Bildungen der Kopfsegmente unterscheiden sich demnach von den entsprechenden Bildungen der Rumpfsegmente, abgesehen von dem Fehlen der Genitaldrüsen und Nephridien auch noch durch sehr wesentliche Eigentümlichkeiten ihrer Entstehung, sowie ihrer weiteren Ausbildung; diese Eigentümlichkeiten haben zur Folge, daß das Peritoneum und die übrigen Organe, obgleich dieselben schließlich bei der vollständigen Ausbildung der Segmente den gleichen Bildungen der Rumpfsegmente äußerst ähnlich sehen, dennoch einen ganz andern Charakter aufweisen, als in diesen letzteren.

Bezüglich der andern Anneliden finden wir Hinweise auf den besonderen Charakter dieser vorderen Kopfsegmente. So entspricht bei den Hirudineen der Abschnitt des vorderen Saugnapfes und des Schlundes unzweifelhaft Kopfsegmenten, bei welchen der spezielle Charakter des Mesoderms darin ausgesprochen ist, daß dasselbe seine Metamerie eingebüßt hat und zu einer mächtigen Muskulatur dieses Körperteiles verschmolzen ist; einen Beweis dafür, daß hieran mehrere Segmente teilgenommen haben, finden wir in dem Umstande erhalten, daß das Subösophagealganglion bekanntlich das Ergebnis einer Verschmelzung mehrerer vorderer Ganglien der Bauchnervenkette darstellt. Einen auffallenden Übergang zu diesem Verschmelzen von Kopfganglien bietet die halbparasitische Oligochäte *Chaetogaster*, bei welcher die Ganglien der vier Kopfsegmente, welche sich gesetzmäßig bei der Regeneration an dem Kopfende neu bilden (SEMPER), einander mehr genähert erscheinen, als die Ganglien der übrigen Segmente (VEJDOVSKÝ).

Bei den in Röhren lebenden Polychaeta sedentaria zeigen bekanntlich einige der vorderen Segmente eine stark veränderte Gestalt, indem sie den sogenannten Thoracalabschnitt bilden. Es drängt

sich unwillkürlich die Frage auf, ob nicht derjenige Teil des Körpers, welchen wir bei *Nerine* und andern Chätopoden in topographischer Hinsicht als die Kopfsegmente bezeichnen, dasselbe darstellt, wie jene thoracalen Segmente, wenn auch in weniger differenzierter Gestalt als diese letzteren, um so mehr, als auch in ihnen bisweilen die Genitaldrüsen und Nephridien fehlen. Die bei der Regeneration solcher Röhrenwürmer auftretenden Erscheinungen geben eine deutliche und bestimmte Antwort auf diese Frage. Gegenwärtig bin ich mit einer Untersuchung über die Regeneration des Vorderendes von *Spirographis spallanzanii* beschäftigt, einer großen Form, welche sieben charakteristische Thoracalsegmente besitzt; schon die oberflächliche Untersuchung hat gezeigt, daß an dem Vorderende eines aus Abdominalsegmenten bestehenden Stückes nur drei bis vier in der Richtung der Längsachse stark komprimierte Segmente regeneriert werden, so daß ihre Ganglien zu einer länglichen Masse mit metameren Einschnürungen verschmelzen, der mesodermale Teil dagegen zu einer gemeinsamen Masse mit den Muskeln, welche die Höhlen dieser Segmente erfüllt und mit dem Darne verwächst. Dieses letztere Merkmal, sowie der Umstand, daß diese Segmente an dem Vorderende regenerieren, weist darauf hin, daß wir es hier mit wirklichen Kopfsegmenten zu tun haben. Die Thoracalsegmente regenerieren in anderer und dabei auf eine sehr eigenartige Weise und zwar durch allmähliche Verwandlung der dem Regenerate zunächst liegenden sieben alten Abdominalsegmente in typische Thoracalsegmente. Die sich dabei abspielenden inneren Prozesse sind mir noch unaufgeklärt geblieben und sollen das Thema meiner nächsten Arbeit abgeben. Augenblicklich jedoch ist für uns der Umstand von Wichtigkeit, daß die Kopfsegmente und die thoracalen Segmente zwei durchaus selbständige Gruppen darstellen, indem die thoracalen Segmente nichts anderes sind, als differenzierte Abdominal- oder Rumpfssegmente.

Die Regeneration der sekundär-mesodermalen Bildungen in den Rumpfssegmenten, d. h. ihre Entwicklung in dem hinteren Regenerate, ist völlig identisch mit ihrer Entstehung bei der embryonalen Entwicklung, wie sie von ED. MEYER beschrieben wurde, und bildet in gleicher Weise eine Fortsetzung der normalen Entwicklung, wie dies bei Anwachsen der Segmente des Wurmes der Fall ist. Dasselbe kann auch über die Entstehung der Anlagen des sekundären Mesoderms gesagt werden, welche nach MEYER aus dem Ectoderm des Hinterendes der Trochophore von *Lopadorhynchus* genau in der gleichen Weise hervorgehen, wie sie bei der Regeneration von *Nerine* aus

dem ectodermalen Epithel des Regenerates entstehen; dabei erfolgt diese Entstehung in beiden Fällen völlig übereinstimmend in Gestalt einer endständigen Gruppe verhältnismäßig großer Zellen. Auch die Muskeln des Dissepimentes wachsen in beiden Fällen direkt aus dem Ectoderm zwischen die beiden benachbarten Cölomsäcke hinein. Was jedoch die Deutung einer solchen Entstehung der Anlagen des sekundären Mesoderms betrifft, so bestätigen meine Beobachtungen über die Regeneration von *Nerine* keineswegs die Ansicht, welche von dem erwähnten Autor als eine Regel für alle Polychäten aufgestellt wurde. ED. MEYER ist der Meinung, daß bei diesen Würmern (und ebenso bei allen andern Anneliden) das in enger Verbindung mit den Genitalzellen stehende sekundäre Mesoderm mit diesen zusammen als eine gemeinsame Anlage entsteht, und zwar direkt aus den Blastomeren, unabhängig von den beiden hauptsächlich Keimblättern, gleich wie die Urgeschlechtszellen der Cölenteraten entstehen; der Zusammenhang dieser Anlage mit dem Ectoderm ist ein zufälliger und von rein topographischer Natur. Die Regeneration bei *Nerine* zeigt uns erstens, daß ein so enger Zusammenhang der primären Genitalzellen bei diesem Wurme nicht vorhanden ist, und zweitens, daß wenn auch die Urgeschlechtszellen unabhängig von dem Ecto- oder Entoderm direkt aus den Blastomeren früher Entwicklungsstadien entstehen (wofür ich mich schon oben ausgesprochen habe, indem diese Zellen hier auch später ihre volle Unabhängigkeit bewahren), man doch unter keinen Umständen dasselbe bezüglich der Anlage des sekundären Mesoderms aussagen kann, welche bei der Regeneration auch genetisch in engem Zusammenhange mit dem Ectoderm steht, indem sie unmittelbar aus einzelnen sich differenzierenden Zellen des äußeren Epithels hervorgeht.

Wenn jedoch die Genitalzellen in gewissen Fällen auch nicht genetisch mit dem cölomatischen Mesoderm verbunden sind, so ist ein solcher Zusammenhang bei vielen Anneliden doch zweifellos vorhanden und eine solche, mit der Genitalanlage gemeinsame Anlage des Mesoderms ist mit dieser ersteren völlig gesondert von den beiden wichtigsten Keimblättern. So entstehen die Urgeschlechtszellen (Neoblasten) bei vielen Oligochäten (*Lumbriculus*, *Rhynchelmis*, *Nais*, *Tubifex*) gemeinsam mit dem Peritoneum und liegen daher in der sekundären Leibeshöhle, während bei der Regeneration das gesamte cölomiale Mesoderm wiederum aus diesen Urgeschlechtszellen oder Neoblasten hervorgeht. Die Selbständigkeit des Mesoderms macht sich bei diesen Anneliden auch während der Regeneration der Kopf-

segmente geltend, wo dasselbe ausschließlich auf Kosten der alten mesodermalen Gewebe neugebildet wird, während bei *Nerine*, wo das Mesoderm einen andern Charakter besitzt, an der Regeneration desselben ectodermale Zellen teilnehmen.

Die Regeneration des cölomialen Mesoderms kann demnach bei den Anneliden in Abhängigkeit von dem embryonalen Charakter des Mesoderms auf zweierlei Weise vor sich gehen. Bei den oben aufgezählten Vertretern der Oligochaeta und wahrscheinlich auch bei vielen andern entsteht das cölomiale Mesoderm aus den Neoblasten des alten Mesoderms. Bei den Polychäten, oder wenigstens bei denjenigen Vertretern dieser Gruppe, deren Regeneration bis jetzt untersucht worden ist (*Harmothoë*, *Phyllodoce*, *Nephtys* und einige Sabelidae — durch E. SCHULTZ, *Capitella*, *Cirratulus*, *Aricia*, *Nereis*, *Phyllodoce*, *Eulalia*, *Spiophanes*, *Nerine* und *Typhlopsyllis* — durch A. MICHEL), sowie wahrscheinlich auch bei einigen Oligochäten, wie z. B. *Lumbriculus*, entsteht das cölomatische Mesoderm bei der Regeneration aus ectodermalen, in die Höhle des Regenerates hereinvandernden Zellen, was von allen diese Frage behandelnden Autoren im allgemeinen in übereinstimmender Weise geschildert wird, während die Ansichten dieser Autoren in bezug auf die Einzelheiten bei der Entstehung des cölomialen Mesoderms auseinandergehen.

Die von mir erhaltenen Befunde stimmen am nächsten mit der Beschreibung dieses Prozesses durch E. SCHULTZ überein. Nach den (hauptsächlich an *Harmothoë* angestellten) Beobachtungen dieses Autors wandern diese Keimzellen aus dem unmittelbar vor den Analcirren, in der nächsten Nähe der Anlage des Bauchnervenstammes liegenden Ectoderm, in die Leibeshöhle und es entstehen aus ihnen typische Mesodermstreifen, welche sich in das Peritoneum und die Längsmuskulatur differenzieren. Das primäre Mesoderm entsteht in Gestalt der Dissepimentmuskeln durch das Hereinwachsen und Hereinwandern von Ectodermzellen aus der ventralen Körperwand zwischen den beiden benachbarten Cölomsäcken.

MICHEL beschreibt für das Hinterende des Regenerates eine Bildung, welche der Anlage der Mesodermstreifen analog ist (bande germinale), und aus wandernden Zellen des ectodermalen Epithels entsteht, worauf es dem Peritoneum und dessen Derivaten, sowie den ventralen Strängen der Längsmuskulatur der Körperwand ihren Ursprung gibt; dieses bezieht sich jedoch, wie von dem Autor ganz besonders betont wird, ausschließlich auf diese ventralen Muskelstränge, indem die dorsale Längsmuskulatur der Körperwand selbständig aus

dem dorsalen Epithel des Regenerates entsteht. Als Beweis für die Selbständigkeit dieser Muskulatur in bezug auf die bande germinale, führt MICHEL an, daß deren Fasern bereits auftreten, noch bevor die Cölomsäcke in diesem Teil des Regenerates entstehen, d. h. in dem hinter den Cölomsäcken liegenden Bezirke des Regenerates. Mir erscheint dieser Beweis jedoch nicht überzeugend, da in dem hinter der Anlage der Mesodermstreifen gelegenen Bezirke des Regenerates Muskelfasern auch durch einfache Wucherung der Fasern von den Mesodermstreifen aus nach hinten auftreten oder hier eine selbständige Muskulatur des betreffenden Bezirkes darstellen können, welche an der Bildung der Gewebe für die neuen Segmente keinen Anteil nehmen, sondern etwas Beständiges darstellen, gleich der Analöffnung, den Analcirren oder, wie bei *Nerine*, dem Analsaugnapfe. Bei *Nerine* konnte ich in diesem Bezirke in dessen ventraler Hälfte stets derartige Muskeln beobachten, doch waren dieselben von der definitiven Bauchmuskulatur stets deutlich durch die etwas weiter nach vorn liegende Wachstumszone der Mesodermstreifen getrennt, in welchem überhaupt keine einzige Muskelfaser zu finden ist. In bezug auf die Frage von der Entstehung der Dissepimentmuskeln wie der Querbündel überhaupt, bestätigen meine Beobachtungen durchaus deren Beschreibung durch MICHEL, indem diese Muskeln auch nach den Angaben dieses Autors durch direktes Hereinwachsen und Hereinwandern von Zellen aus dem Ectoderm zwischen den Wandungen der Cölomsäcke gebildet werden.

Was die Regeneration der Nephridien und Genitaldrüsen bei den Polychäten betrifft, so finden wir hierüber in der einschlägigen Literatur weder bei E. SCHULTZ, noch bei MICHEL irgendwelche Angaben. Keiner dieser beiden Autoren hat die Regeneration der Genitaldrüsen beobachtet, wobei MICHEL eine solche jedoch für möglich hält, E. SCHULTZ dagegen sogar die Möglichkeit einer Regeneration bestreitet. Die irrtümliche Ansicht dieses letzteren Autors wird durch die Regenerationserscheinungen bei *Nerine* widerlegt. Dagegen hatte SCHULTZ ganz Recht, als er sich bezüglich dieser Frage in folgender Weise aussprach: »Alles Mesoderm können wir zwar auf Ecto- oder Entoderm zurückführen, nicht aber Geschlechtszellen; diese sind Primitivzellen und von keinem Keimblatt abhängig, an dasselbe nur äußerlich gebunden. Sie können deswegen auch nie aus einem der beiden Keimblätter regeneriert werden.« In der Tat wird die Genitalanlage durchaus selbständig aus den alten Genitalzellen regeneriert.

MICHEL untersuchte die Regeneration sehr vieler Anneliden, — sowohl der Polychaeta als auch der Oligochaeta —, und war bemüht den Regenerationsprozeß aller dieser Würmer auf einen gemeinsamen Typus zurückzuführen. Wenn sich dies auch für gewisse Organe, wie z. B. für die Bauchganglienreihe, das obere Schlundganglion, den Darm, einige Muskeln und die Borstentaschen als möglich erwiesen hat, so führte es in der Frage über den Ursprung des colomialsen Mesoderms meiner Ansicht nach nur zu einer Undeutlichkeit einiger Schlußfolgerungen dieses Autors, indem bei vielen Oligochäten dieser Prozeß wesentlich anders verläuft, als bei den Polychäten.

Die gleiche Auffassung bezüglich des gemeinsamen Typus im Verlaufe sämtlicher Regenerationsprozesse bei allen Chätopoden vertritt auch E. SCHULTZ a priori in seiner Arbeit über die Polychäten, wogegen er in seiner neuesten Arbeit zugibt, daß ein solches Zurückführen auf einen Typus nicht möglich sei.

Auch bezüglich der Regeneration des Mesoderms im vorderen Ende liegen in der Literatur keinerlei Angaben vor, indem die Autoren voraussetzen, dieser Prozeß verlaufe demjenigen im Hinterende vollständig analog.

Schließlich möchte ich auf zwei besonders interessante Formen krüppelhafter Regeneration bei *Nerine* hinweisen. Die erste Form von Mißbildung, welche ich in zwei Fällen beobachtet habe, besteht darin, daß der Darm bei der Regeneration des vorderen Endes mit seinem Ende nicht an dem Gipfel des Regenerates, sondern an dessen Basis nach außen durchgebrochen ist, d. h. an der Grenze der alten und der neuen Segmente, und zwar an der dorsalen Körperseite; infolgedessen war das aus 12—15 Segmenten bestehende und in jeder andern Hinsicht völlig normal gebildete Regenerat in seiner gesamten Ausdehnung eines Darmes beraubt; es ist von Interesse, daß sich nichtsdestoweniger an der üblichen Stelle eine stomodäale Einstülpung des Ectoderms gebildet hatte.

Die zweite Form von Mißbildung, welche ich nur einmal beobachtete, bestand darin, daß an dem aus mehreren Rumpsegmenten bestehenden Stücke eines Wurmes zwei Kopfregenerate hervorzuschossen, von welchen sich das eine normalerweise an dem Vorderende, das andre dagegen am hinteren Ende, an Stelle der hier sonst vorhandenen Anlage der Rumpsegmente befand; beide Regenerate, sowohl das vordere wie auch das hintere, waren mit Mundöffnung, Kopfhirn und Kopfganglien versehen und bestanden schon aus 13—15 Seg-

menten, welche auch an dem Hinterende den Charakter von Kopfsegmenten aufwiesen. Die alten Segmente waren durch die in ihnen abnorm angesammelte Leibeshöhlenflüssigkeit unmäßig (bis zum Durchsichtigwerden) aufgetrieben; den Grund dieser Erscheinung habe ich mir nicht erklären können. Das hintere, mit dem vorderen anfangs vollständig übereinstimmende Regenerat begann sodann in seinem Wachstum hinter diesem letzteren zurückzubleiben, wobei es unregelmäßig und stark nach unten herabgebogen weiter wuchs. Auf Schnitten durch dieses Regenerat zeigte es sich, daß seine Segmente ihrem Bau nach Kopfsegmente waren, d. h. daß sie keine Genitaldrüsen und Nephridien sowie auch keinen pericardialen Blut sinus besaßen, der Darm dagegen denselben Bau aufwies, wie dies im hinteren Regenerate immer der Fall ist, d. h. daß seine Wandungen stark vacuolisiert waren und verhältnismäßig wenige Kerne enthielten, während in den normal entwickelten Kopfsegmenten des vorderen Regenerates der Darm stets dichte kompakte und ziemlich dicke Wandungen mit dicht gedrängten zahlreichen Kernen des Epithels aufweist. In dem ectodermalen Epithel lagen in der Nähe der Mundöffnung sehr zahlreiche einzellige Schleimdrüsen, welche an dieser Stelle zwar auch in normalen Fällen angetroffen werden, aber stets in geringerer Anzahl und dabei viel später zur Bildung gelangen; in diesem hinteren Kopfe dagegen traten sie wahrscheinlich aus dem Grunde in so großer Anzahl auf, weil dieser Stelle in dem normalen hinteren Regenerate seiner Lage nach der anale Schleimsaugnapf entspricht. Obgleich in den aus dem hinteren Regenerate hervorgegangenen Segmenten keine Genitaldrüsen zur Bildung gelangt waren, so fand trotzdem wie gewöhnlich eine Wanderung der Ur-genitalzellen statt; allein sie erfolgte ohne Ordnung und es nahmen nur wenige Zellen daran Teil.

St. Petersburg, 28. Oktober 1905.

Nachtrag.

Nachdem die vorliegende Arbeit bereits beendet, und deren Übersetzung in das Deutsche begonnen war, erschien in dieser Zeitschrift (Bd. LXXIX, Heft 2) die Arbeit von J. NUSBAUM, welche in erster Reihe die Regeneration bei *Nerine* behandelt, und zwar sowohl des Hinterendes wie auch des Vorderendes. Die Ergebnisse der Untersuchungen von NUSBAUM stimmen zwar in vielen Beziehungen mit den meinigen überein, allein sie widersprechen denselben in mancher

Hinsicht ganz beträchtlich, und zwar ist dies namentlich in bezug auf den Ursprung der mesodermalen Gebilde bei diesem Wurme der Fall. Vor allem spricht sich der genannte Autor gegen jeden Unterschied in der Entwicklung der Segmente des vorderen und des hinteren Regenerates — d. h. der Kopf- und der Rumpfsegmente — aus; er stützt sich dabei erstens darauf, daß deren Aufeinanderfolge und ihr Alter in beiden Regeneraten durchaus analog sind, und zweitens auf den Umstand, daß die Entstehungsorte der mesodermalen Gebilde miteinander übereinstimmen, indem letztere in dem einen Regenerate aus dem Ectoderm in der Nähe der Analöffnung, in dem andern — in der Nähe der Mundöffnung hervorgehen. Obgleich eine solche Ähnlichkeit in der Tat vorhanden ist, so besteht dabei doch auch, wie ich dies bei der Beschreibung dieses Prozesses nachgewiesen habe, ein Unterschied, auf welchen auch NUSBAUM hinweist, denselben jedoch für eine unbedeutende Abänderung in ein und demselben Modus der Mesodermanlage ansieht; dieser Unterschied besteht darin, daß die migrierenden Ectodermzellen in dem Hinterende sich zu einer kompakten Masse zusammenschließen, während sie in dem Vorderende ein lockeres »adenoides« Gewebe bilden, welches sich in der Höhle des Regenerates ausbreitet. Dieser Unterschied ist jedoch sehr wesentlich, da in dem Hinterende dieser Komplex von herübergewanderten Zellen, welche sich dazu noch durch ihre recht beträchtliche Größe auszeichnen, an einer bestimmten Stelle am Ende des Regenerates liegt und die Endanlage typischer Mesodermstreifen darstellt, wobei diese Anlage sich regelrecht nach vorn zu metameren Somiten entwickelt, während in dem Kopfregerate diese Zellen nur von geringer Größe sind, dabei keine bestimmten Anlagen bilden und die mesodermalen Gewebe der Segmente direkt aus diesen migrierenden Zellen zusammengesetzt werden. Außerdem läßt NUSBAUM alle jene Eigentümlichkeiten in der ferneren Bildungsweise des vorderen Regenerates sowie die Unterschiede in dem definitiven Bau bei den Kopf- und den Rumpfsegmenten ganz außer acht.

Auch mit der Auffassung NUSBAUMS, daß eine verschiedene Art und Weise der Bildung des Mesoderms in dem vorderen und dem hinteren Ende nicht zulässig und theoretisch unwahrscheinlich ist, kann ich mich nicht einverstanden erklären. Wir wissen im Gegenteil, daß bei der embryonalen Entwicklung die Mesodermstreifen nur einmal angelegt werden, und zwar an dem hinteren Ende des Keimes; theoretisch betrachtet muß demnach bei der Regeneration des vorderen Endes, wo keine Mesodermstreifen angelegt werden können (da man

sonst das Vorhandensein zweier selbständiger Systeme derartiger Streifen zulassen müßte), die Neubildung des Mesoderms auf eine andre Weise vor sich gehen, als bei der Regeneration des hinteren Endes. Dabei ist zu beachten, daß, wenn die Mesodermstreifen unabhängig von dem Ectoderm entstehen, wie z. B. bei *Lumbriculus* (aus den Neoblasten), auch das Mesoderm des vorderen Regenerates unabhängig von demselben neugebildet wird, und zwar ausschließlich auf Kosten von Elementen des alten Vorderendes der Mesodermstreifen; wenn nun die Keimzellen der Streifen wie bei *Nerine* ihrer Herkunft nach mit dem Ectoderm verbunden sind, so wird auch in dem Vorderende das Mesoderm, wenigstens teilweise, aus dem Ectoderm gebildet. Eine verschiedene Art und Weise der Mesodermanlage in dem vorderen und in dem hinteren Regenerate erweist sich demnach auch vom theoretischen Standpunkte aus nicht nur als zulässig, sondern selbst als mehr wahrscheinlich und verständlich.

Ferner beschreibt NUSBAUM eine Entstehung der Längsmuskulatur des Körpers in engem Zusammenhange mit der Anlage des Bauchnervenstammes und durchaus selbständig von dem cölomialen Mesoderm (»Cölomgewebe«), aus welchem sich nur das Peritoneum und die Dissepimentmuskeln entwickeln. Ich muß bemerken, daß ich niemals einen solchen Zusammenhang zwischen den Anlagen der Längsmuskulatur und dem Nervenstamme gesehen habe: im Gegenteil tritt auf allen Präparaten mit großer Deutlichkeit und Konsequenz eine Differenzierung der durch Vermehrung besonderer großer Keimzellen ectodermalen Ursprungs entstehenden gemeinsamen Mesodermanlage in äußere Muskelzellen und innere peritoneale Zellen auf. Es ist auffallend, daß NUSBAUM dieser großen Keimzellen in keiner Weise erwähnt, obgleich dieselben außerordentlich charakteristisch für das hintere Regenerat sind, und durch ihr Aussehen und ihre Dimensionen leicht in die Augen fallen; er beschreibt den Ursprung des »Cölomgewebes« (oder doch wenigstens des größten Teiles desselben) als das Ergebnis einer direkten Ablösung von dem Ectoderm, welches dem Orte der Abspaltung der ersten Dissepimente zunächst liegt, wobei diese letzteren noch lange ihren Zusammenhang mit dem Ectoderm bewahren. Meine Beobachtungen weisen indessen darauf hin, daß ein solcher Zusammenhang nur da stattfindet, wo bereits die Anlage des Bauchnervenstammes begonnen hat, und ausschließlich bedingt wird durch das Hereinwachsen ectodermaler Muskeln in das Dissepiment — der zukünftigen Muskeln dieser

letzteren, welche nach NUSBAUM aus eben diesem »Cölogewebe«, zusammen mit dem dissepimentalen Peritoneum, entstehen (Fig. 6).

Was die Anlage der mesodermalen Bildungen in dem vorderen Regenerate betrifft, so stimmen meine Beobachtungen mit dem überein, was NUSBAUM bezüglich der Entstehung des Peritoneums mitteilt; er beobachtete das Hereinwandern von Ectodermzellen aus dem Epithel in der Nähe der Mundöffnung, ja sogar aus der stomodäalen Einstülpung. Diese Zellen bilden in der Höhle des Regenerates ein loses, mit vielen Lacunen durchsetztes »adenoides Gewebe«, welches seiner Bedeutung nach dem »Cölogewebe« des hinteren Regenerates entspricht. Die Längsmuskulatur entspringt im vorderen Regenerate, in gleicher Weise wie auch in dem hinteren, gesondert aus dem Ectoderm, gemeinschaftlich mit dem Bauchnervenstamm, wobei der Autor eine Anteilnahme der alten Längsmuskulatur auf das allerentschiedenste in Abrede stellt. Die Figur 47 der Arbeit von NUSBAUM, welche er als einen Beweis gegen die Teilnahme der alten Längsmuskulatur anführt, scheint mir nicht genügend überzeugend; es ist sehr wohl möglich, daß die Endfortsätze der Epithelzellen, welche sich stark vorstülpen und nach NUSBAUM in die Schicht alter Längsmuskulatur hereindrängen, auch hier, wie ich dies auf meinen Präparaten solcher Stadien und Schnitte gesehen habe, in Wirklichkeit gar nicht in diese Muskulatur eintreten, sondern in den unter den Längsmuskeln liegenden Quermuskelbündeln endigen. Eine Teilnahme der alten Mesodermzellen überhaupt wird zwar von NUSBAUM zugegeben, allein nur in beschränktem Maße, und zwar nur im Beginne der Regeneration und dabei in gleicher Weise im vorderen wie im hinteren Regenerate. Durch meine Präparate bin ich jedoch ganz deutlich davon überzeugt worden, daß die alten Mesodermzellen und die Muskelfasern in dem vorderen Regenerate auf älteren Stadien einen sehr tätigen Anteil an der Bildung der neuen Längsmuskulatur nehmen, was in dem hinteren Regenerate nicht der Fall ist.

Zum Schlusse noch eine Bemerkung. Indem NUSBAUM in seiner Arbeit mehrfach meine Untersuchungen über die Regeneration von *Lumbriculus* berührt, bestreitet er die Richtigkeit meiner Beobachtungen auf Grund von Bildern, welche er bei *Nerine* gesehen hat. Als Entgegnung hierauf kann ich nur dasjenige wiederholen, was schon weiter oben gesagt wurde, und zwar, daß die Regeneration bei diesen beiden Würmern, wie dies aus meinen Untersuchungen hervorgeht, einen durchaus verschiedenen Verlauf nimmt, und daß z. B. das Mesoderm im Hinterende von *Lumbriculus* ebenso zweifellos aus Neoblasten, d. h. aus

Urgeschlechtszellen neugebildet wird, wie dasselbe bei *Nerine* aus dem Ectoderm hervorgeht, worin meine Beobachtungen mit denjenigen NUSBAUMS durchaus übereinstimmen.

Literaturverzeichnis.

- C. ATTEMS, Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Scolecopsis fuliginosa*. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. XIV. 1902.
- R. BERGH, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Regenwürmer. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
- BOBRETZKY, Zur Lehre über die Geschlechtsorgane bei Anneliden. (Russisch.)
- BRAEM, Zur Entwicklungsgeschichte von *Ophryotrocha puerilis*. Diese Zeitschr. Bd. LVII.
- O. BÜTSCHLI, Zur Entwicklungsgeschichte der Sagitta. Diese Zeitschr. Bd. XXIII. 1873.
- CLAPARÈDE, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere an der Küste der Normandie. Leipzig 1873.
- u. METSCHNIKOFF, Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte der Chätopoden. Diese Zeitschr. Bd. XIX. 1869.
- H. EISIG, Monographie der Capitelliden. Fauna u. Flora Golf Neapel. Bd. XVI.
- W. FEWKES, On the development of certain worm larvae. Bulletin of the Museum of comparative Zoölogy. 1883.
- W. FAUSSEK, Untersuchungen über Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. (Russisch.) Travaux de la Société Imperiale des Naturalistes de St. Pétersbourg. T. XXVIII. 1896.
- GROBEN, Die Entwicklungsgeschichte von *Moina rectirostris*. Arbeiten a. d. Zool. Inst. Univ. Wien. Bd. II. 1872.
- HATSCHKE, *Protodrilus Leuckartii*. Ibid. Bd. III. 1880.
- HESSE, Geschlechtsorgane von *Lumbriculus variegatus*. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1894.
- P. IWANOW, Die Regeneration von Rumpf- und Kopfsegmenten bei *Lumbriculus variegatus*. Diese Zeitschr. Bd. LXXV. 1903.
- R. JACOBY, Anatomisch-histologische Untersuchungen der Polydoren der Kieler Bucht. Weißenfels 1883.
- N. KLEINENBERG, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
- ED. MEYER, Über den Körperbau der Anneliden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. VII u. VIII.
- Die Abstammung der Anneliden. Biol. Centralblatt. Bd. X.
- Die Organisation der Serpulaceen und Hermellen als Folge einer fest-sitzenden Lebensweise. (Russisch.) Travaux de la Société des Naturalistes de Université de Kasan. T. XXIV. 1893.
- Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. (Russisch.) Ibid. T. XXXI. 1897.
- A. MICHEL, Recherches sur la régénération chez les Annélides. Lille 1898.

- D. PEDASCHENKO, Embryonalentwicklung und Metamorphose von *Lernaea branchialis*. (Russisch.) Travaux de la Société Imperial des Naturalistes de St. Pétersbourg. Vol. XXVI.
- H. RANDOLPH, The regeneration of the tail in *Lumbriculus*. Journ. of Morphology. T. VII. 1892.
- E. SCHULTZ, Aus dem Gebiete der Regeneration. Diese Zeitschr. Bd. LXIV. 1899.
- J. SPENGLER, Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Monographie. Fauna u. Flora des Golfes v. Neapel. XVIII.
- C. SEMPER, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Arb. Zool. Inst. Würzburg. 1876. Bd. III.
- F. VEJDOVSKÝ, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888, 1890 u. 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

<i>bbg</i> , ventrales Blutgefäß;	<i>M</i> , Mundöffnung;
<i>blm</i> , Bauchstränge der Längsmuskulatur;	<i>mf</i> , hereinwachsende Muskelfasern;
<i>Bns</i> , Bauchnervenstamm;	<i>mz</i> , wandernde Mesodermzellen;
<i>D</i> , Darm;	<i>nph</i> , Nephridium;
<i>Dp</i> , Dissepiment;	<i>pgz</i> , Urgeschlechtszellen;
<i>em</i> , Quermuskeln;	<i>pt</i> , Peritoneum;
<i>gdr</i> , Genitadrüse;	<i>rlm</i> , dorsale Längsmuskulatur;
<i>Ksm</i> , Kopfsegmente;	<i>Rsm</i> , Rumpfsegmente;
<i>kz</i> , große Zellen der Mesodermanlage, ectodermalen Ursprungs;	<i>sbg</i> , ringförmiges Blutgefäß;
	<i>tr</i> , Nephridialtrichter.

Tafel I.

Fig. 1. Vordere Wurmhälfte von *Nerine cirratulus*. Von dem 35. angefangen nehmen die Segmente ein etwas anderes Aussehen an, indem hier die Kopfsegmente aufhören und die Rumpfsegmente beginnen.

Fig. 2. Totalpräparat eines Kopfsegmentes. Die Blutgefäße weisen einen einigermaßen lacunären Charakter auf. Das Schüfelchen des ventralen Parapodiums besitzt keine Ausbuchtung. Die Borsten sind alle gerade und einfach. Der Muskelendosternit (*ens*) ist gut zu sehen.

Fig. 3. Totalpräparat eines Rumpfsegmentes. Das Schüfelchen des ventralen Parapodiums ist mit einer Ausbuchtung versehen. Unter den Borsten des ventralen Parapodiums sind einige gebogen und gezähnt. Die Genitadrüse (*gdr*) ist vorhanden (das Nephridium ist nicht abgebildet), ebenso die perigastralen Capillaren.

Fig. 4. Querschnitt durch ein vorderes Regenerat. Die Blutlacunen sind von dem Darm hinweggedrängt. Man sieht (*em*) das Hereinwandern der ectodermalen Zellen und das Hereinwachsen von Fasern zur Bildung der Quermuskeln.

Fig. 5. Querschnitt durch ein hinteres Regenerat (unterer Teil). Bei *em* sieht man dasselbe wie auf Fig. 4.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch ein hinteres Regenerat; bei *em* sieht man dasselbe wie auf Fig. 4 und 5.

Fig. 7. Frontalschnitt durch das Ende eines hinteren Regenerates. Man sieht das Hineinwandern von Keimzellen der Mesodermstreifen (*kx*) aus dem ectodermalen Epithel.

Fig. 8. Querschnitt durch ein hinteres Regenerat auf der Höhe der Analöffnung. Hereintreten von Keimzellen (*kx*).

Fig. 9. Sagittalschnitt durch das Ende eines hinteren Regenerates. Man bemerkt die Differenzierung des somatischen Blattes der Mesodermstreifen in das Peritoneum (*pt*) und die Längsmuskulatur (*lm*).

Fig. 10. Dasselbe bei stärkerer Vergrößerung.

Tafel II.

Fig. 11. Nephridien und Genitaldrüsen in reifen Segmenten. *tr*, Trichter der Nephridien und *dg*, deren drüsiger Abschnitt; *pt*, peritoneale Hülle; *gdr*, Urgeschlechtszellen (auf einem Sagittalschnitt).

Fig. 12. Frontalschnitt durch die alten Segmente eines etwas gekrümmten Wurmes, in der Nähe der Basis des hinteren Regenerates. *Bns*, Nervenstamm; *bbg*, Bauchgefäß; *sbg*, Ringgefäß; *gdr*, Genitaldrüse; *pgz*, Urgeschlechtszellen.

Fig. 13. Genitaldrüse auf einem ebensolchen Schnitte, stark vergrößert.

Fig. 14. Frontalschnitt durch das Ende eines hinteren Regenerates, etwas oberhalb der dorsalen Fläche des Bauchstammes. Seitlich vom Bauchgefäß sieht man das Wandern der Urgeschlechtszellen aus den alten Segmenten.

Fig. 15. Teil des gleichen Schnittes bei stärkerer Vergrößerung. Man sieht den peritonealen Schlauch (*pt*), in welchem die Urgeschlechtszellen (*pgz*) liegen.

Fig. 16. Dasselbe im Querschnitt.

Fig. 17. Querschnitt unmittelbar hinter dem Dissepiment. Man sieht das Heraufsteigen der Urgeschlechtszellen von dem Bauchgefäße (*bbg*) auf das Dissepiment, längs dem genitalen Abschnitte des Ringgefäßes (*sbg*).

Fig. 18. Frontalschnitt durch die halberwachsenen Segmente eines hinteren Regenerates. Man sieht die Anlagen der Nephridien (*nph*) und die Lage der Urgeschlechtszellen in bezug auf diese letzteren.

Fig. 19 u. 20. Sagittalschnitte durch Segmente mit soeben gebildeten Nephridialanlagen. Man sieht die Entstehung der unteren Trichterlippe (*tr*) sowie den engen Zusammenhang zwischen der Anlage (*npha*) und den Urgeschlechtszellen.

Tafel III.

Fig. 21. Schematische Darstellung der Wanderung der Urgeschlechtszellen längs der hinteren Regenerate sowie die Bildung der neuen Genitaldrüsen an der hinteren Oberfläche der Dissepimente *Dp*. Der Pfeil gibt die Richtung an, in welcher die Zellen wandern.

Fig. 22. Schematische Darstellung der Anordnung der wandernden Urgeschlechtszellen in bezug auf das Peritoneum und die sekundäre Leibeshöhle (im Querschnitt). *pt*, Peritoneum; *pgz*, Urgeschlechtszellen.

Fig. 23. Sagittalschnitt durch das Ende eines hinteren Regenerates von *Polydora*. *pgz*, wandernde Urgeschlechtszellen.

Fig. 24. Sagittalschnitt durch das Ende eines hinteren Regenerates von

Nerine mit einer anormalen Anhäufung von Urgeschlechtszellen, welche sogar im perigastralen Abschnitte der primären Leibeshöhle liegen.

Fig. 25. Sagittalschnitt durch das Ende eines vorderen Regenerates. Man sieht die stomodäale Einstülpung des Ectoderms (*std*).

Fig. 26. Sagittalschnitt durch das Ende eines vorderen Regenerates von *Nerine*. Man sieht das Hereintreten von Zellen und das Hereinwachsen von Fasern der Längsmuskulatur, ebenso die Entstehungsweise der Dissepimente in den Genitalsegmenten.

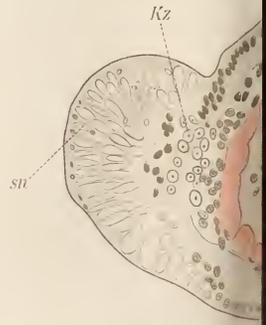
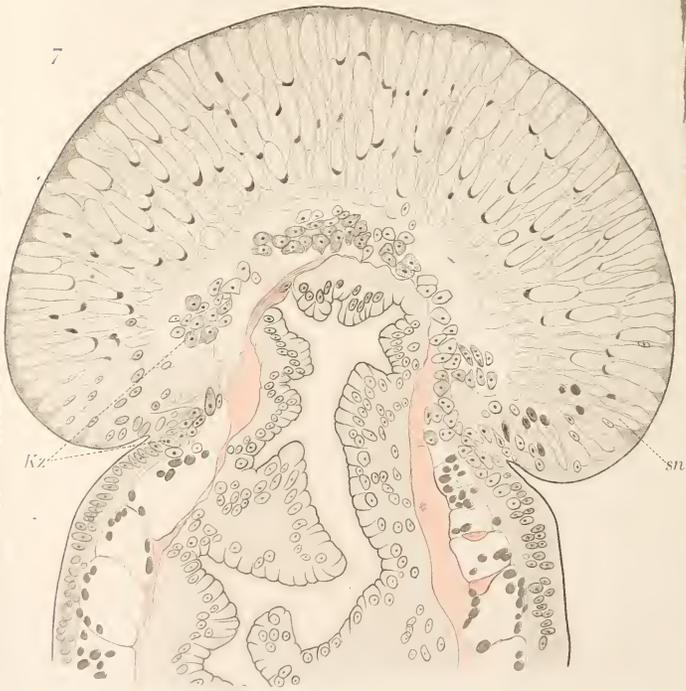
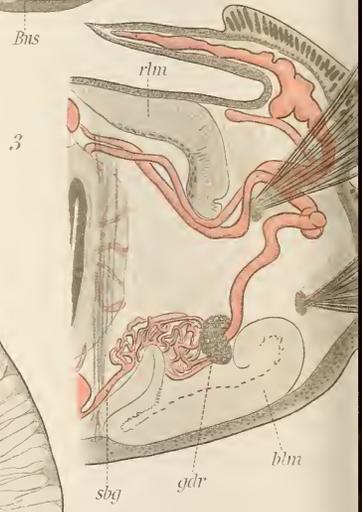
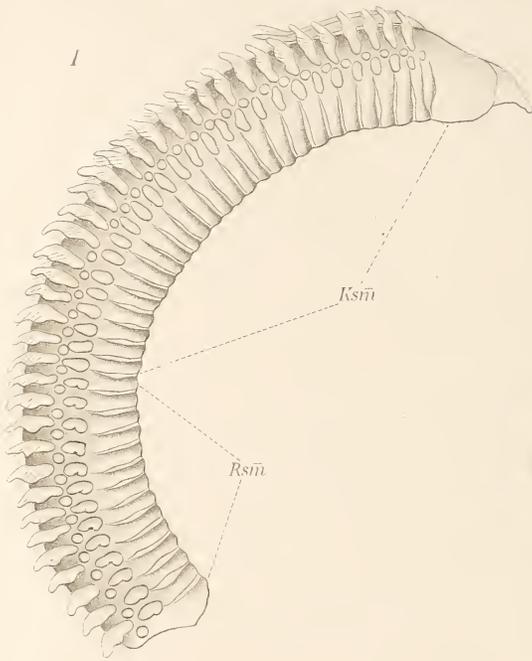
Fig. 27. Ein Teil des Präparates von Fig. 26 bei stärkerer Vergrößerung. *mf*, Muskelfasern.

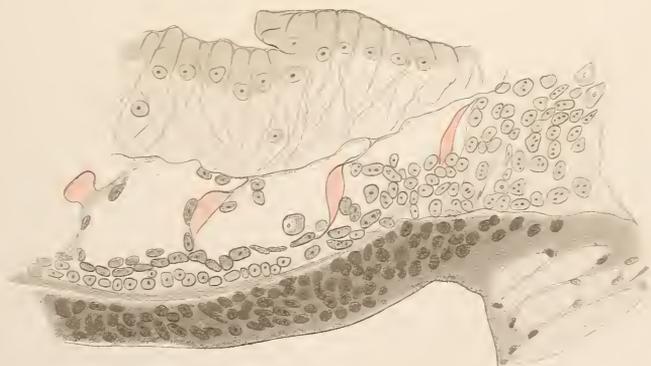
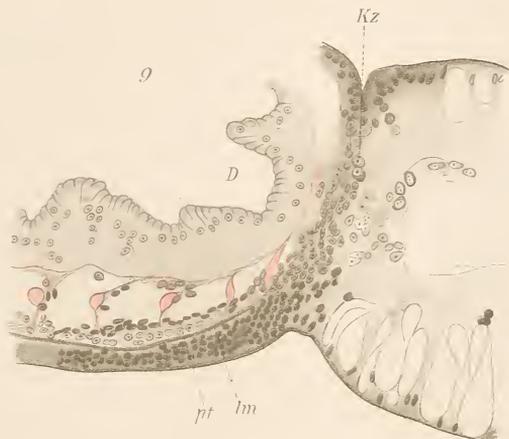
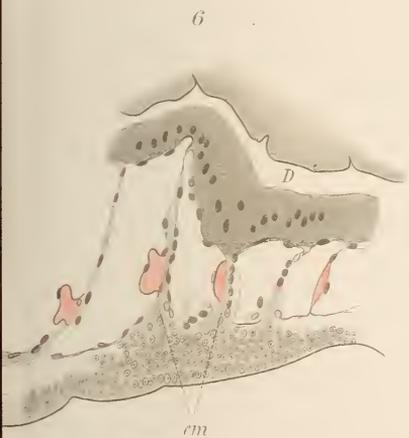
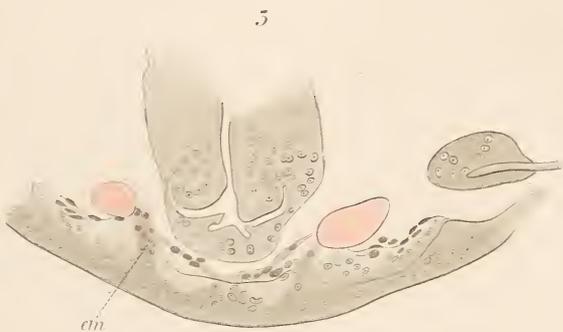
Fig. 28. Sagittalschnitt durch das Ende eines vorderen Regenerates. Man sieht das Hereintreten der zukünftigen Mesodermzellen aus dem Ectoderm (*). *M*, Mundöffnung; *osg*, Supraösophagealganglion.

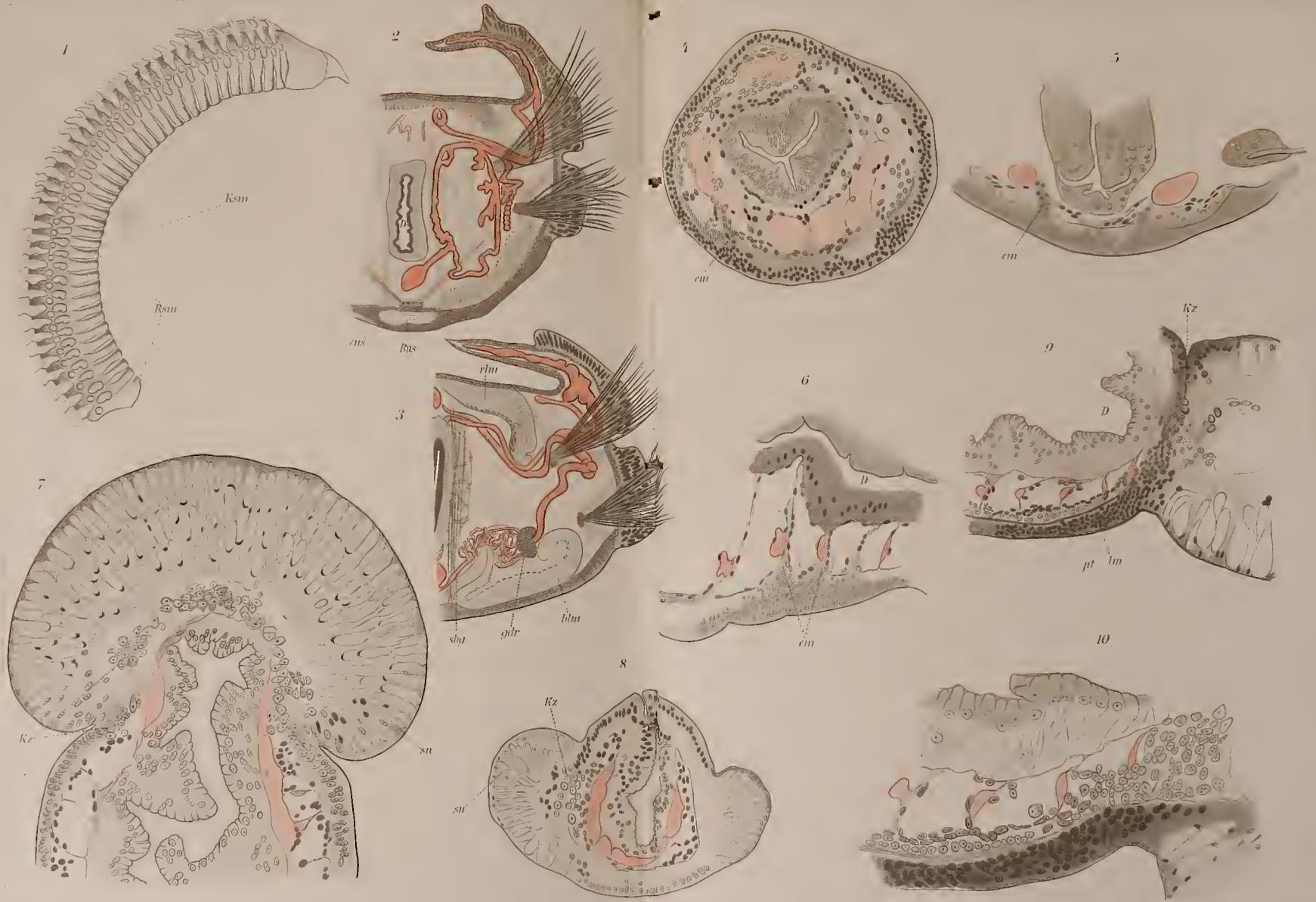
Fig. 29. Teil des vorhergehenden Präparates, stark vergrößert. *mz*, Mesodermzellen.

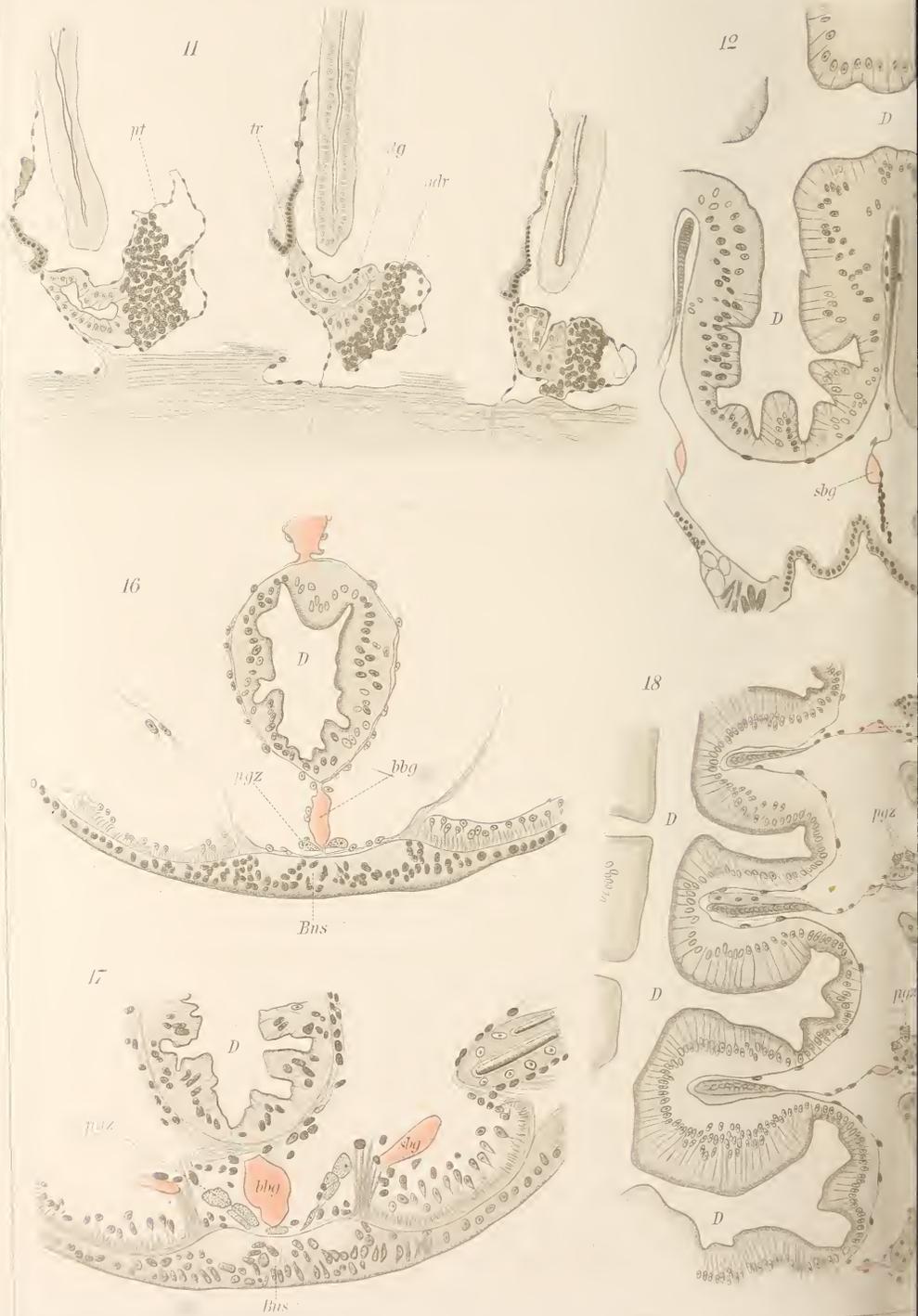
Fig. 30. Querschnitt durch ein vorderes Regenerat.

Das Blutgefäß ist durch rosa Farbe gekennzeichnet. Die Zeichnungen sind mit dem SEIBERTSchen Zeichenprisma ausgeführt.



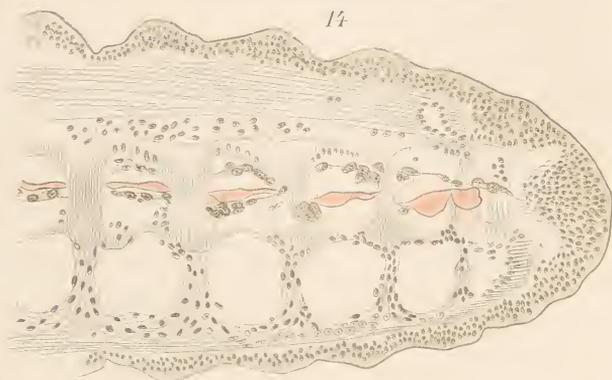




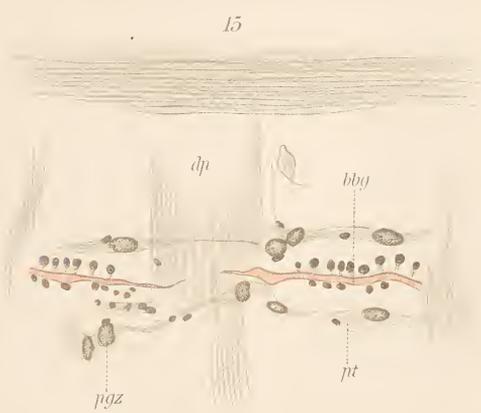




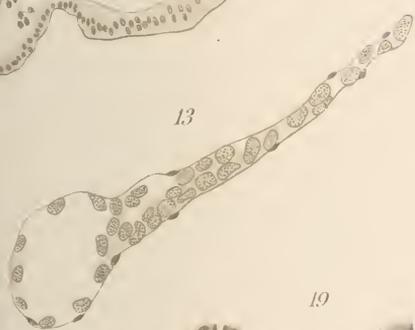
13



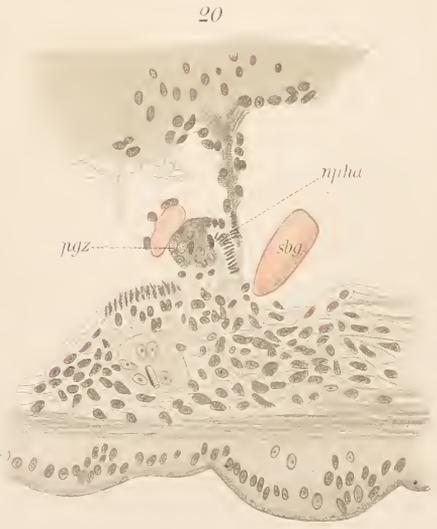
14



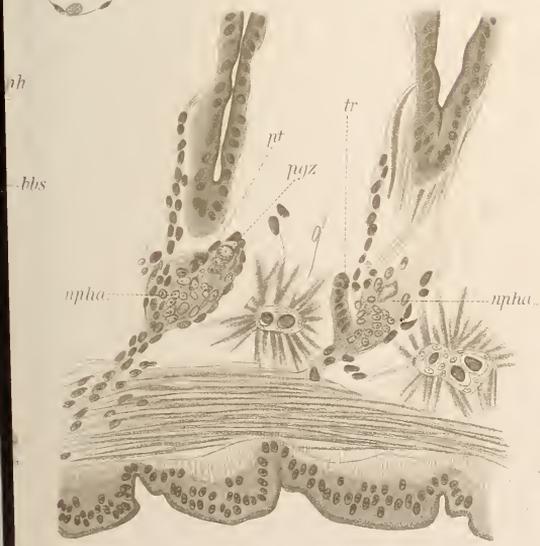
15



19



20



ph

bbs

npba

tr

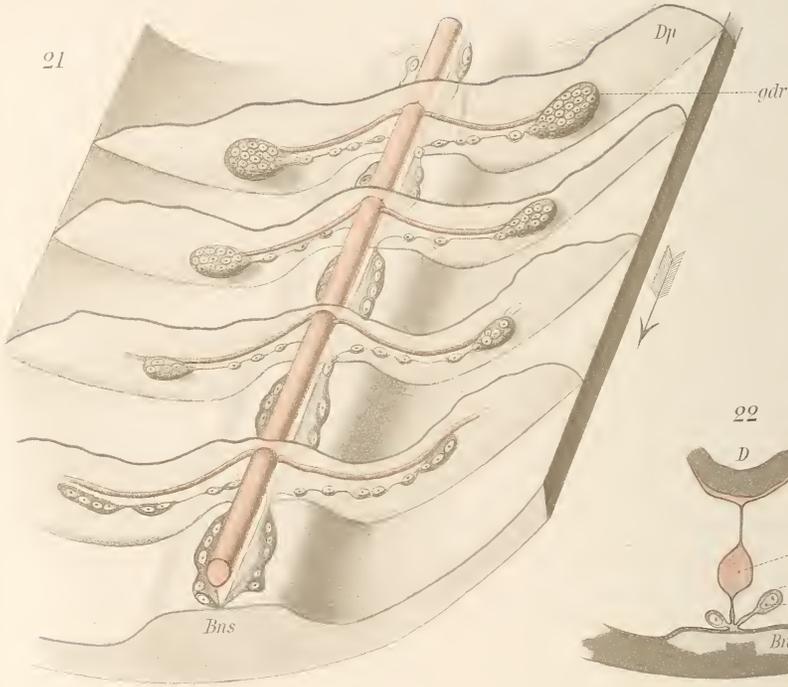
pt

paz

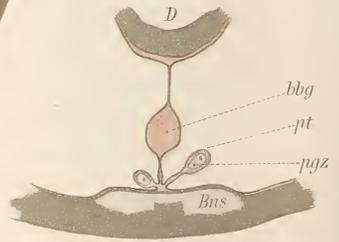
npba



21



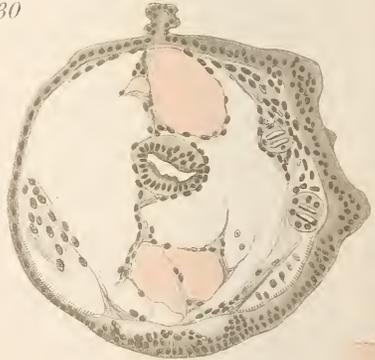
22



25



30







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [85](#)

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

Artikel/Article: [Die Regeneration der Segmente bei den Polychäten 1-47](#)