

Weitere Regenerationsstudien an Polychäten.

Über die Regeneration von *Nereis diversicolor* (O. F. Müller).

Von

Josef Nusbaum,

o. ö. Professor der Zoologie und vergleichenden Anatomie an der k. k. Universität Lemberg.

Mit Tafel VII—IX.

I. Einleitung.

In einer (11) im Jahre 1905 in dieser Zeitschrift (Bd. LXXIX, 2) veröffentlichten Arbeit habe ich die Regeneration der Polychäten *Amphiglene mediterranea* Leydig und *Nerine cirratulus* Delle Ch. näher beschrieben, und zwar sowohl die Regeneration des Vorderendes, wie auch des hinteren Körperendes. Inzwischen sind zwei Arbeiten erschienen, die dasselbe Thema behandeln und teilweise dieselben Objekte betreffen, und zwar untersuchte DRIESCH (3) die Regeneration der *Amphiglene mediterranea* und IWANOFF (5) diejenige von *Nerine cirratulus*. Die erstere dieser Arbeiten läßt die histologischen Prozesse gänzlich beiseite, und was die allgemeinen Verhältnisse der größeren Regenerationsprozesse anbetrifft, so stimmen die Untersuchungen von DRIESCH vollkommen mit den von mir veröffentlichten überein. *Amphiglene* regeneriert in jeder Richtung das Distale zuerst, und dann schieben sich die weiteren Segmente proximalwärts. Im Hinterregenerate bildet sich also zuerst das Analsegment mit den Analcirren, im Vorderregenerate das Kopfsegment mit den Kiemen. Ich kann auch die DRIESCHSche Beobachtung bestätigen, daß *Amphiglene* auch gleichzeitig vorn und hinten regenerieren kann, wobei ceteris paribus weder die gleichzeitige hintere Regeneration die vordere, noch die vordere die hintere Neubildung verzögert, wenn keine große Zahl von Segmenten (fünf bis acht) entfernt wird.

Was die Arbeit von IWANOFF anbetrifft, so stimmen zwar die meisten von diesem Verfasser erhaltenen Resultate mit den meinigen

überein, in manchen Punkten aber existieren nicht unwichtige Differenzen, welche mich unter anderm veranlaßt haben, die Regeneration der Polychäten noch weiter zu untersuchen. An einem äußerst reichen und vom histogenetischen Standpunkte sehr entsprechendem Material konnte ich viele bisher noch etwas strittige Punkte aufklären. Da ich aber hauptsächlich beabsichtigte, die Frage zu beantworten, inwieweit bei den Regenerationsprozessen der Polychäten eine Wiederholung der Ontogenese obwaltet, und wie weit die neu entstehenden, noch undifferenzierten jungen Regenerationsgewebe zur Bildung von bestimmten Geweben und Organen des künftigen definitiven Regenerates prädestiniert sind, habe ich mich begnügt, nur die Entwicklung des Hinterregenerates, wo die Prozesse der Regeneration viel rascher, energischer und ausgiebiger verlaufen, zu untersuchen.

Ich muß bemerken, daß, wenn man die äußerst zahlreichen modernen Arbeiten über die Regeneration bei verschiedenen Tieren miteinander vergleicht, man verhältnismäßig nur sehr wenige findet, die sich auf eine breitere histogenetische Basis stützen; die Mehrzahl der betreffenden Experimente und Beobachtungen sind äußerst oberflächlich. Man begnügt sich leider in vielen Fällen mit der Konstatierung der Tatsache, daß etwas, was abgeschnitten wird, regeneriert, oder höchstens, daß die äußeren Erscheinungen der Regeneration so oder anders verlaufen, im Zusammenhange mit der verschiedenartigen Art und Weise der vorgenommenen Operation, aber was die histogenetischen Prozesse anbetrifft, welche uns allein in das Problem der Regeneration tiefer eindringen lassen, findet man sehr oft äußerst wenig oder gar nichts. Ich bin aber der Ansicht, daß es für die Lösung der großen biologischen Probleme, welche mit der Regenerationsfrage verknüpft sind, viel wichtiger ist, zu wissen, auf welchem histogenetischen Wege die betreffenden Prozesse verlaufen, als dieselben nur, sozusagen, von ganz formaler Seite kennen zu lernen. Bisher stützen sich unsre diesbezüglichen Kenntnisse mit wenigen Ausnahmen fast nur auf die Verhältnisse, welche bei der Regeneration der Wirbeltiere und Anneliden hervortreten; die möglichst genaue Ergründung derselben für die Lösung vieler Fragen von allgemeinerer Bedeutung erscheint deshalb sehr wünschenswert.

Nereis ist überhaupt ein vorzügliches Material für die betreffenden Untersuchungen. Erstens deshalb, weil man das Tier in sehr großen Mengen bekommen kann; in Triest, wo ich an der dortigen zoologischen Station gearbeitet habe, kann man das Tier leicht in sehr zahlreichen Exemplaren beschaffen und sogar bei den Fischern auf dem Markte

bestellen. Zweitens sind die Würmer äußerst kräftig und lebenszäh; operierte Exemplare leben in kleinen Aquarien sehr gut monatelang zwischen Ulvablättern und ertragen eine längere Reise. Ich habe eine große Menge operierter Exemplare aus Triest nach Lemberg mitgebracht, und hier lebten sie in kleinen Aquarien, die mit dem Egerschen Wasserleitungsdurchlüftungsapparate gelüftet werden, viele Monate in ganz gesundem Zustande. Drittens unterliegen diese Würmer in der freien Natur oft Verletzungen und regenerieren dabei sehr energisch, weshalb man unter den gefangenen Exemplaren zahlreiche Individuen trifft, die mit Regenerationskegeln von verschiedener Größe versehen sind, wobei ich bemerken kann, daß diese natürlichen Regenerationskegel vollkommen dieselben Verhältnisse aufweisen wie diejenigen, welche man auf künstlichem Wege erhält.

II. Einige Bemerkungen über die Regenerationsfähigkeit der Nereis.

Auf Grund meiner früheren (13, 14, 15), ein verschiedenartiges Material betreffenden Untersuchungen gelangte ich zu dem Schlusse, daß die Regenerationsfähigkeit der Tiere Momente zweierlei Art bedingen: 1) teilweise äußere Momente, welche die Verletzbarkeit irgendweleher Körperabschnitte begünstigen: 2) hauptsächlich aber die inneren Momente, und zwar die strukturellen Verhältnisse der betreffenden Tiere, die größere oder geringere Plasticität und Proliferationsfähigkeit der Gewebe. Je mehr z. B. ein Organismus wenig differenzierte Epithelien besitzt, welche einen embryonalen Charakter aufweisen, und je weniger er stark differenzierte Bindegewebe besitzt, welche arm an Zellen und reich an zähen, wenig plastischen Fasern sind, desto geringer ist die Vulnerabilität und desto größer die Regenerationschwierigkeit. Im Gegenteil, je mehr die plastischen Epithelien überwiegen und je weniger es von zähen, stark differenzierten Bindegeweben gibt, desto größer ist die Vulnerabilität und auch die Regenerationsfähigkeit. Es ist daher verständlich, daß je jünger ein Organismus, desto regenerationsfähiger ist er, daß ein solcher Organismus, wie z. B. *Amphioxus*, dessen Körperwand nur aus einer Schicht eines hochdifferenzierten Epithels und aus einer verhältnismäßig äußerst dicken, bindgewebigen, höchst zellenarmen, zähen Cutisschicht besteht, welcher eine mächtige, elastische, aus hoch differenzierten und veränderten Zellen bestehende Chorda und eine dicke, fast ganz zellenfreie, zähe, die Chorda umgebende und zwischen die Muskeln hindringende Gewebsschicht besitzt, dessen Vulnerabilität außer gering ist, auch äußerst geringe Regenerationsfähigkeit aufweist.

Zugunsten der obigen Auseinandersetzungen sprechen auch die auf *Nereis diversicolor* sich beziehenden Verhältnisse. Dieses Tier unterliegt in der freien Natur sehr leicht Verletzungen, und zwar aus folgenden Gründen: 1) Es bewohnt infolge eines Stereotropismus enge Spalten oder den Schlamm des Meeresgrundes, was beim Besitze von sehr langen Borsten leicht zu Verletzungen führt. 2) Die Leibeswand ist verhältnismäßig dünn und schwach, da sie nur aus einer Schicht kubischen Epithels und einer sehr dünnen Schicht circularer Muskeln, welche von innen von einer zarten Peritonealwand bedeckt ist, besteht; die paarigen longitudinalen Muskeln bilden nur zwei enge Streifen an der Ventralwand und zwei an der Dorsalwand des Körpers. 3) Die Leibeshöhle ist verhältnismäßig sehr geräumig, besonders in der Periode der Geschlechtsreife, wenn die stark entwickelten Geschlechtsprodukte einen großen Druck auf die Leibeswand ausüben. Man trifft infolgedessen sehr oft in der Natur Individuen, die in größerem oder geringerem Maße verletzt sind. Der großen Verletzbarkeit entspricht ja in diesem Falle eine große Regenerationsfähigkeit, und man findet, wie erwähnt, in der freien Natur sehr oft Individuen mit den Regenerationskegeln. Auch nach künstlichem Abtrennen einer größeren Anzahl Körpersegmente regeneriert der Körper sehr leicht.

III. Variationen und Regulationen in der Bildung des Regenerationskegels.

Wie ich schon in meiner (14) Arbeit über die Regeneration der Enchytraeiden hervorgehoben habe, findet man sehr oft bei den Regenerationserscheinungen verschiedener Tiere individuelle Schwankungen, und zwar in unvergleichlich höherem Maße als bei den ontogenetischen Prozessen. Eine solche Variation habe ich auch in hohem Maße bei der Regeneration von *Nereis* gefunden, wie es unten näher dargelegt werden wird. Ich ersehe überhaupt zwei Ursachen dieser Schwankungen bei den regenerativen Prozessen. Erstens die Mannigfaltigkeit der natürlichen Verwundungen oder der künstlich ausgeführten Operation. Wenn wir unsre äußerst groben Methoden (Schnitt mit einem Messer oder mit Scheren an einem lebendigen sich bewegenden Tiere ausgeführt) mit der Kompliziertheit und Feinheit der betreffenden Gewebe und Organe vergleichen, so kommen wir zu dem Schlusse, daß fast in jedem einzelnen Falle, obwohl die Bedingungen der Operation uns identisch zu sein scheinen, der Effekt derselben jedoch etwas different ausfallen muß; nicht immer ist z. B. der Schnitt vollkommen seitlich symmetrisch, nicht immer wird von der Bauch-

seite so viel wie von der Dorsalseite weggenommen, nicht immer werden dieselben Organe und Teile derselben durchgeschnitten, und alle diese, wie auch viele andre, selbst die minimalsten Differenzen verursachen schon Verschiedenheiten im Verlaufe der betreffenden Regenerationsprozesse. Es folgt daraus, wie vorsichtig man sein muß, wenn man allgemeine Schlüsse aus diesen Variationen ziehen will. Eine zweite Ursache liegt darin, daß die Gewebe des fertigen Tieres nicht so plastisch sind als beim Embryo, daß die Vererbungsanlagen hier ganz spezialisiert sind oder wenigstens in gewisser Richtung in verschiedenen Geweben prävalieren und endlich, daß, während in der Ontogenie zum größten Teil nur Bildungsprozesse im Spiele sind, hier, bei der Regeneration, infolge der Verletzung sowohl formative Prozesse wie auch Rückbildungsprozesse zum Vorschein kommen; es folgt daraus eine außerordentliche Kompliziertheit der Vererbungstendenzen, es wird gewöhnlich mehr gebildet als nötig ist, wie ich es an einer andern Stelle (15) nachgewiesen habe; es erscheint gewissermaßen eine Art starken und komplizierten Kampfes ums Dasein zwischen den Geweben des Regenerates, und je komplizierter die Bildungsprozesse, desto größer die Verschiedenheiten in dem Effekte derselben. Die erwähnte Variation ist am größten in den allerersten Stadien der Regeneration; nach einer gewissen Zeit erfolgt aber sozusagen ein Ausgleich, eine Restitution der normalen Verhältnisse, eine Regulation, nach welcher schon der weitere Regenerationsprozeß nach gewissen konstanten Regeln verläuft. Um diese Regeln zu ergründen, muß man sehr viele sich regenerierende Individuen untersuchen (die sich unter mehr oder weniger gleichen Bedingungen entwickeln) und den Moment bestimmen, von welchem an der normale, konstante Verlauf der Regeneration beginnt.

Wie groß und verschiedenartig die Variationen in den ersten Stadien der Regeneration sind, das beweisen folgende Tatsachen. Bei 13 Individuen, denen am 13. April sechs bis zehn hintere Körpersegmente abgetrennt worden sind, und welche bis 16. Mai, also ungefähr in 32 Tagen, sich regenerierten, fand ich folgende Verhältnisse: a. bei einem Exemplare (Fig. 1) waren die Analeirren und Analhöcker (s. weiter) entwickelt, und der ganze Regenerationskegel bestand überhaupt aus acht Segmenten, von denen die sieben vorderen mit Parapodienanlagen versehen waren, welche letztere je aus zwei Höckerehen für den ventralen und dorsalen Cirrus und aus zwei andern für den ventralen und dorsalen Parapodialast bestanden. b. Bei einem Exemplare waren die Analeirren und Analhöcker entwickelt, und der ganze

Regenerationskegel bestand aus sechs Segmenten, von welchen nur die drei ersteren mit Parapodien versehen waren, die aber einen viel höheren Entwicklungsgrad aufwiesen als im ersteren Falle: besonders die zwei vorderen Paare waren schon sehr stark entwickelt, besaßen einen langen Bauchcirrus und einen kürzeren Dorsalcirrus, und lange Borsten an den beiden Parapodialästen (Fig. 2); c. bei einem Exemplare waren die Analcirren und Analhöcker entwickelt, und der Regenerationskegel bestand überhaupt nur aus drei Segmenten, von welchen das erste mit einer kleinen Anlage für den Bauchcirrus versehen war, während Anlagen für den Dorsalcirrus und für die beiden Parapodialäste noch gar nicht zum Vorschein kamen (Fig. 3); d. bei einem Exemplare (Fig. 4) waren die Analcirren und Analhöcker entwickelt, und der Regenerationskegel bestand überhaupt aus vier Segmenten, wobei auf den drei ersten die Anlagen der Parapodien als je zwei äußerst kleine und weit voneinander stehende Höckerchen vorhanden waren, die zweifellos Anlagen des ventralen und dorsalen Cirrus bildeten, während die Anlagen der Parapodialäste noch unentwickelt waren; e. bei sechs Exemplaren waren nur die Analcirren und Analhöcker entwickelt; sie zeigten aber einen verschiedenen Entwicklungsgrad, und zwar (Fig. 5) waren in einem Falle die Analhöcker ungewöhnlich groß, von den Analcirren der rechte viel länger als der linke, wobei vor dem Analsegment noch die Anlage eines einzigen Segmentes des künftigen Regenerationskegels zu sehen war. Bei andern Exemplaren (Fig. 6) waren die Analhöcker kleiner, schief gestellt und die Analcirren gleicherweise von differenter Länge (die schiefe Stellung ist, wie wir es unten noch sehen werden, eine Folge des schiefen Schnittes bei der Operation des Wurmes). Eine ungleiche Länge der Analcirren und eine verschiedene Ausbildung der Analhöcker ist aus den Fig. 7, 8, 9 und 10 bei noch vier andern Exemplaren dieser Gruppe zu ersehen; f. bei drei Exemplaren endlich waren nur die Analhöcker entwickelt, und auch sie waren bei diesen Individuen von differenter Größe (Fig. 11, 12, 13) und Ausbildung; nur bei einem dieser Exemplare (Fig. 11) waren die allerersten Spuren der Analcirren zu sehen, während bei den zwei andern keine Spur von denselben zu finden war.

Aus der obigen Zusammenstellung ersehen wir die außerordentliche Mannigfaltigkeit im Verlaufe der Regeneration in den ersten Wochen derselben.

Eine ebensolche Mannigfaltigkeit zeigen auch viele andre Reihen der von uns operierten Individuen. So z. B. bei sechs Exemplaren, die den 20. Mai operiert und den 13. Juni fixiert worden sind, die sich

also ungefähr während 24 Tagen regenerierten, fand ich folgende Verhältnisse.

a. Bei einem Exemplare (Fig. 14) waren die Analcirren stark, die Analhöcker weniger deutlich entwickelt, der Regenerationskegel war rechts mit drei, links mit vier Anlagen von Parapodien versehen, wobei jedoch die rechten, besonders das erste derselben einen viel größeren Entwicklungsgrad und eine bedeutendere Größe zeigte als alle andern.

b. Bei einem andern Exemplare waren die Analhöcker viel deutlicher als im vorigen Fall, der Regenerationskegel war aber lediglich mit einem Paare von Parapodienanlagen versehen, wobei das linke Parapodium bedeutend stärker entwickelt war als das rechte (Fig. 15).

c. Bei einem Exemplare (Fig. 16) waren die Analhöcker viel breiter als bei dem vorigen, und die Parapodienanlagen (ein Paar) waren beiderseits symmetrisch entwickelt.

d. Eine besondere Form zeigte der kleine Regenerationskegel in dem in Fig. 17 abgebildeten Exemplare, wo die Analhöcker eine verhältnismäßig geringe Größe aufwiesen und zwischen dem Analsegment und dem präanalen Segment, das hier besonders breit, eine Verengung vorhanden war; die Anlagen der Parapodien (ein Paar), aus je zwei Höckerchen bestehend, waren sehr klein.

e. In dem in Fig. 18 abgebildeten Exemplare waren die Analhöcker klein und schief gestellt, und die Parapodienanlage am präanalen Segment war nur einerseits (links) entwickelt, infolge eines schiefen Schnittes beim künstlichen Abtrennen der Segmente.

f. Endlich waren die Analhöcker äußerst klein, die Analcirren gleicherweise sehr schwach entwickelt, und es gab keine Spur von präanalen Segmenten bei dem in Fig. 19 abgebildeten Individuum.

Selbst bei Individuen, welche sich während 56 Tagen regenerierten, zeigten sich bedeutende Verschiedenheiten in der Ausbildung des Regenerationskegels (operiert den 13. April, fixiert den 7. Juni). Es mögen das vier Exemplare illustrieren, die in Fig. 20 bis 23 dargestellt sind.

a. Bei dem Exemplare Fig. 20 ist der Regenerationskegel vorn ungewöhnlich verbreitert, so daß er mehr oder weniger trianguläre Form zeigt; die Analhöcker sind etwas mehr verlängert als gewöhnlich, und von den fünf Paaren Parapodienanlagen sind die drei vordersten sehr groß, stark entwickelt und mit Borsten versehen, während die zwei hinteren viel kleiner sind und keine nach außen hervorragende Borsten besitzen.

b. Bei dem Exemplare Fig. 22 sind die Analhöcker viel breiter, das erste Parapodienpaar des kurzen Regenerationskegels zeigt eine sehr starke Entwicklung, das zweite dagegen ist sehr klein, wobei eine gewisse Ungleichheit in der Größe der rechten und linken

Parapodien zu beobachten ist. c. Sehr interessant ist der kleine Regenerationskegel bei dem Individuum Fig. 23, und zwar infolge der außerordentlichen Kleinheit der Analhöcker, welche zwischen der Basis der beiden Analcirren liegen, während bei andern Exemplaren (vgl. z. B. Fig. 21 u. 22) die Analcirren von den Analhökern selbst den Anfang nehmen; in diesem Falle ist noch keine Spur von Parapodienanlagen zu sehen. Ich möchte mich mit den oben beschriebenen und abgebildeten Exemplaren begnügen, muß aber hinzufügen, daß fast ein jedes Individuum gewisse Verschiedenheiten oder kleine Abnormitäten in den ersten Wochen der Regeneration zeigte, sowohl der Größe, wie auch der Form der einzelnen Bestandteile in allen neugebildeten Organen nach. Erst nach und nach verschwanden diese Verschiedenheiten, und es erfolgt, wie gesagt, ein Ausgleich zwischen den Bestandteilen des Regenerationskegels, der immer mehr die Größe und Form des normalen hinteren Körperabschnittes annimmt.

Wir wollen nun fragen, inwiefern die Art und Weise der Durchführung des Schnittes, mit andern Worten, die Richtung und Größe der Wunde gewisse Abnormitäten in den Regenerationsprozessen bedingt? Andre Forscher haben schon diese Frage an andern Objekten näher betrachtet, besonders BARFURTH (1 u. 2), MORGAN (12) und K. HESCHELER (5 u. 6).

Wenn der Schnitt in schiefer Richtung nach links oder rechts durchgeführt wird, dann erscheint die erste Anlage des Regenerationskegels schiefgestellt, wobei die Längsachse desselben senkrecht zur Schnittfläche gerichtet ist. Ein solches Verhältnis wurde schon bei andern Objekten von manchen Forschern beobachtet. Hier aber ist diese Regel nur für die allerersten Entwicklungsstadien gültig: durch ein lokales ungleichmäßiges Wachstum kommt es bald zum Ausgleich und zur Regulation der weiteren Wachstumsrichtung des Kegels, so daß die lange Achse desselben mit der Hauptachse des Wurmkörpers zusammenfällt. Ganz dasselbe scheint mir stattzufinden, wenn ein Schnitt in schiefer Richtung ventralwärts oder dorsalwärts durchgeführt wird. In Fig. 6, wo der Schnitt so schief verlief, daß links fast das ganze betreffende Parapodium abgetragen wurde, sieht man ganz deutlich auch die entsprechend schiefe Stellung des kleinen Regenerationskegels. Aber einen sehr interessanten Wachstumsausgleich finden wir in Fig. 1. Hier verlief gleicherweise der Schnitt sehr schief, vielleicht noch schiefer als im vorigen Falle, da hier schon keine Spur vom hintersten alten linken Parapodium zu sehen ist; wir sehen hier aber, daß das vorderste Segment des Regenerationskegels ungleich-

mäßig wächst: links ist es viel breiter als rechts; links besitzt es auch ein viel besser entwickeltes Parapodium als rechts, wo es, in einem Winkel versteckt, noch sehr klein ist. Infolge eines solchen ungleichmäßigen Wachstums liegen schon alle darauffolgende Segmente in der Hauptachse des Körpers. Eine etwas schwächere Entwicklung der Parapodien sieht man sogar in den drei nächsten Segmenten, was auch eine regulatorische Bedeutung hat. Auch bei dem in Fig. 1 dargestellten Exemplare verlief der Schnitt ganz schief, rechts war fast das ganze Parapodium abgetragen, der Regenerationskegel jedoch verläuft schon in der Richtung der Hauptachse der Körpers, und zwar infolge eines stärkeren Wachstums der Basis des abgetragenen Parapodiums, welche weit mehr nach hinten reicht als die Basis des anderseitigen Parapodiums. Wir sehen also, daß auch in der Art und Weise der betreffenden Regulation eine Verschiedenheit herrscht; im oben beschriebenen Falle bedingte das schnellere Wachstum des vordersten neugebildeten Segmentes, in diesem dagegen das stärkere Wachstum der Basis des alten, verwundeten Parapodiums — die Veränderung in der Lage der Richtungsachse des Regenerationskegels nach einem schiefen Querschnitte des Wurmkörpers.

Nicht unbedeutende Variationen kommen auch in der Lage der Afteröffnung in frühen Entwicklungsstadien des Regenerationskegels vor. Normal liegt dieselbe terminal am Hinterende des Körpers oberhalb der beiden Afterhöcker, welche eine ventroterminale Lage haben. Während der Regeneration erscheint nun die Afteröffnung am häufigsten an derselben Stelle, z. B. in Fig. 23. Manchmal erscheint aber dieselbe ventral, hinter den Afterhöckern von einem gefalteten Wulste umgeben, wie es z. B. in Fig. 10 zu sehen ist. Es kommt auch vor, daß die Afteröffnung zwar terminal liegt, aber in der Mitte zwischen den beiden Analthöckern, die eine mehr laterale Lage in diesem Falle aufweisen (Fig. 24 oder Fig. 13). Eine enge Afteröffnung zwischen und oberhalb der beiden sehr großen Analthöcker sehen wir in Fig. 12. Noch seltener liegt die Afteröffnung dorsal, was um so interessanter ist, da bei manchen andern Anneliden, z. B. bei den Enchytraeiden, nach meinen früheren Untersuchungen, die dorsale Lage des Afters in den ersten Regenerationsstadien fast die Regel ist. Hier ist es eher eine Seltenheit. Ich habe zweimal eine solche Lage des Afters beobachtet. In beiden Fällen (Fig. 18 und Fig. 25) war die Öffnung spaltenförmig, sie lag oberhalb und etwas vor den Analthöckern und außerdem unsymmetrisch, seitlich von der Medianebene.

Da ich in späteren Regenerationsstadien gewisse Übergänge in

der Lage des Afters von der ventralen oder dorsalen Seite gegen das Hinterende beobachtete, und in weiter fortgeschrittenen Regenerationskegeln die Analöffnung immer terminal liegt, so schlieÙe ich daraus, daß endlich immer eine Regulation in dem Sinne stattfindet, daß der After eine terminale Lage bekommt. Differenzen in der Lage des Afters während der ersten Regenerationsstadien sind wahrscheinlich zum größten Teil von der Richtung des ausgeführten Schnittes abhängig. Ich konnte mich wenigstens überzeugen, daß ein schiefer Schnitt in der Richtung gegen die ventrale oder dorsale Körperseite eine mehr ventrale oder dorsale Lage des Afters in den früheren Entwicklungsstadien verursacht.

Noch eine Frage muß ich erörtern bei der Betrachtung dieser Gestalt-Regulationen des Regenerationskegels. Nach der Ausführung eines sehr schiefen Schnittes kann man an der einen Seite das ganze Parapodium oder wenigstens den größten Teil desselben abtrennen. In diesem Falle muß sowohl die einseitige Reparation des Parapodiums, wie auch die Bildung eines neuen Regenerationskegels stattfinden. Die Bildung dieses letzteren, wie wir unten sehen werden, und wie wir es schon bei andern Anneliden beschrieben haben, erfolgt nach festen Regeln; es entsteht nämlich zuerst das Analsegment, erst dann erscheinen vor diesem, zwischen demselben und dem alten Körperteil, immer neue Segmente, so daß das jüngste dem Analsegment am nächsten liegt. Nun ist die Frage zu beantworten, wie sich die Reparation des einseitig abgetrennten hintersten Parapodiums zu der Bildung des neuen Regenerationskegels verhält, und zwar, ob die volle Reparation desselben vor der Ausbildung dieses letzteren oder erst nachher erfolgt und ob die einseitig mehr in Anspruch genommene Regenerationsarbeit einen gewissen Einfluß auf eine temporäre Asymmetrie des ganzen Regenerates ausübt? Gewöhnlich erfolgt die Regeneration des einseitig abgetragenen Parapodiums viel schneller, als die Ausbildung eines Regenerationskegels mit Anlagen seiner Parapodien, wobei zuerst die terminalen Teile des Parapodiums als kleine Höckerchen zum Vorschein kommen, die dem künftigen ventralen und dorsalen Cirrus und den beiden Parapodialästen entsprechen; diese Höckerchen oder Fortsätze erscheinen noch lange bevor das Parapodium seine gewöhnliche Länge erreicht. Wir sehen z. B. in Fig. 4, 14 u. 19 die erwähnten Fortsätze am Gipfel des noch sehr kurzen, in Regeneration begriffenen Parapodiums; in Fig. 6, 4 u. 19 sind schon diese Teile entwickelt, während am Regenerationskegel noch keine Spur von Segmenten zu sehen ist, oder, wenn einige dieser letzteren

schon zur Ausbildung gelangen, wenigstens die Parapodienanlagen derselben noch äußerst wenig entwickelt sind. Manchmal aber, wie es in Fig. 1 zu sehen ist, gelangt das einseitig abgetragene Parapodium nur sehr langsam und allmählich zur Ausbildung, so daß es selbst in einem etwas fortgeschritteneren Regenerationsstadium nicht stärker entwickelt erscheint, als die benachbarten Parapodienanlagen des Regenerationskegels.

Ein einseitiges Abtragen des Parapodiums (durch einen schiefen Schnitt durch den ganzen Wurmkörper) verursacht sehr oft eine gewisse, aber nur temporäre Asymmetrie in der Ausbildung der Bestandteile des Regenerationskegels, und zwar sind gewöhnlich die Analcirren, Analhöcker und Parapodien an der entgegengesetzten Seite des Regenerationskegels etwas stärker entwickelt, was man damit erklären kann, daß der Zufluß der Ernährungssäfte an dieser Seite nicht zur Reparation des Parapodiums verbraucht wird. Wir finden z. B. in Fig. 14, daß die vordersten Parapodienanlagen des Regenerationskegels an der Seite, wo kein altes Parapodium fehlt, viel größer sind als an der gegenüberliegenden Seite, wo ein entsprechendes Parapodium entfernt wurde. In Fig. 6 sehen wir, daß der rechte Analcirrus und der rechte Analhöcker etwas größer sind als die entsprechenden linken Teile; links war hier aber durch einen schiefen Schnitt durch den ganzen Wurmkörper das entsprechende Parapodium abgetragen, und ist schon in Regeneration begriffen (*pp*). In andern Fällen dagegen kann man solche Verhältnisse nicht beobachten; eine entsprechende Regulation im Zuflusse der Ernährungsflüssigkeiten kommt hier augenscheinlich schon früh zustande, weshalb keine asymmetrische Entwicklung der beiderseitigen Bestandteile des Regenerationskegels zu beobachten ist (vgl. z. B. die Fig. 4). Es muß dabei bemerkt werden, daß manchmal eine gewisse temporäre Ungleichheit in der Entwicklung der beiderseitigen Parapodienanlagen vorkommt (Fig. 15), wenn auch der Schnitt durch den Wurmkörper in ungefähr querer Richtung geführt worden ist.

IV. Die Wundheilung, die Bildung des Hinterendes und des Aftersegmentes samt den Analhöckern und Analcirren.

Da ich die Wundheilung bei der Regeneration anderer Anneliden in meinen vorigen Arbeiten (13, 14) näher beschrieben habe und da der Verlauf derselben bei *Nereis* ein sehr ähnlicher ist, werde ich hier die betreffenden Verhältnisse nur kurz betrachten.

Als eine Reaktion gegen die ausgeführte Operation erfolgt zuerst

eine Tendenz zum provisorischen Wundverschlusse, vor allem aber zur möglichst baldigen Verengung der Wundöffnung und Abgrenzung der Leibeshöhle von der Außenwelt. Zu diesem Zweck dienen folgende, unmittelbar nach dem ausgeführten Querschnitt erscheinende Veränderungen: 1) Die circulären Muskeln der Leibeshöhle ziehen sich an der Schnittfläche reflectorisch sehr stark zusammen, wobei, wenn der Schnitt unmittelbar hinter den Parapodien des betreffenden Segmentes durchgeführt worden ist, die beiden Parapodien sich nach hinten richten und sich mit ihren langen Achsen mehr oder weniger parallel zur Hauptachse des Körpers stellen; in dieser Richtung bleiben sie ziemlich lange, selbst wenn schon die Anlage eines kleinen Regenerationskegels zum Vorschein kommt. Es ist selbstverständlich, daß eine solche Lage der Parapodien zur Verengung und schnelleren Heilung der Wunde in hohem Maße beitragen muß. In Fig. 27 sehen wir diese Stellung der Parapodien an der Wunde bei Individuen 24 Stunden nach der Operation. In Fig. 7 sieht man schon die Anallhöcker und die Analcirren des künftigen Regenerationskegels zwischen den nach hinten gerichteten Parapodien des letzten Paares. Bei andern von mir früher untersuchten Polychäten (*Amphiglène*, *Nerine cirratulus*) habe ich eine solche Erscheinung nicht gesehen. 2) Der durchschnittene Darm ragt ein wenig nach außen heraus und stülpt sich etwas an der Wundfläche um, wobei infolge der gleichzeitigen, oben erwähnten Kontraktion der Leibeshöhle der ringförmige Schlitz zwischen dem Darmrande und der Körperwand sehr eng wird. Bei andern von mir untersuchten Polychäten, besonders bei *Amphiglène mediterranea* und *Nerine cirratulus*, erfolgt diese Umstülpung des Darmes an der Wundfläche in viel bedeutenderem Maße, so daß es hier zur Bildung eines entodermalen Schildchens kommt, in dessen Mitte die primäre Afteröffnung liegt, und erst später stülpt sich das Schildchen samt einem kleinen Teile des umgebenden Ectoderms ein, mit welchem der Rand des Schildchens zusammengewachsen ist, weshalb es zur Bildung eines kleinen ectodermalen Proctodäums kommt. Hier, bei *Nereis*, ist diese Umstülpung des überhaupt wenig hervorragenden durchschnittenen Darmes eine sehr geringe, es erfolgt dagegen viel früher und etwas ansehnlicher eine proctodäale Ectodermeinstülpung (Fig. 29) des Wundepithels und ein Zusammenwachsen des entodermalen und ectodermalen Abschnittes der Darmwand. 3) Der Schlitz, welcher eine kurze Zeit zwischen beiden Teilen, d. h. zwischen dem durchschnittenen Darmrande und dem umgebenden Ectoderm vorhanden ist, verschließt sich sehr bald provisorisch durch den Zufluß von Blutkörperchen,

lymphatischen Zellen, besonders aber vieler Zellen, welche sich vom splanchnischen und somatischen Blatte des Peritoneums abtrennen. Während des 2. bis 4. Tages erfolgt die Verengung und provisorische Verschließung des Schlitzes auf die obige Weise, und gleichzeitig bildet sich aus dem Epithelrande der Wunde ein neues Epithel, welches die Wunde gänzlich bedeckt und bald die erwähnte proctodäale Darm-einstülpung bildet. Am 6. Regenerationstage habe ich gewöhnlich schon den vollständigen Verschuß der Wunde und das kleine Proctodäum gesehen; manehmal blieb die Wunde etwas länger offen. Zur provisorischen Verschließung des obenerwähnten Schlitzes zwischen dem Darmrande und der Leibeswand tragen auch bei geschlechtsreifen Individuen teilweise die Geschlechtsprodukte bei; ein großer Teil derselben fließt nach außen heraus, eine Anzahl Zellen bleibt jedoch drinnen und verstopft zusammen mit andern erwähnten Elementen die Wunde, bis sich das Epithel entwickelt. Das neugebildete Epithel besteht aus einer Schicht cylindrischer Zellen, dessen ovale Kerne mit sehr großen Kernkörperchen versehen sind; bei Eisenhämatoxylinfärbung tingieren sich diese letzteren tief schwarz. Gewöhnlich bleibt rings um das Kernkörperchen ein helleres Feld übrig. Durch diese Eigentümlichkeit, besonders aber durch die ungewöhnliche Größe der Nucleolen, kann man sehr leicht die Ectodermzellen von andern Elementen des Regenerationskegels unterscheiden, was von besonderer Wichtigkeit im etwas späteren Stadium ist, wenn viele ectodermale Zellen sich vom Epithel der Wundfläche abtrennen und unter dasselbe hineindringen, wo sie, wie wir unten sehen werden, eine bedeutende Rolle in der Bildung der Muskulatur und des Peritoneums spielen.

Die Epithelzellen der Wundfläche, wie auch diejenigen des jungen Regenerationskegels überhaupt, sind an ihren basalen Enden verschmälert und zum größten Teil in einen oder in mehrere faserartige Fortsätze ausgezogen, eine Eigentümlichkeit, auf welche schon MICHEL (10), einer der ersten, die Aufmerksamkeit gelenkt hat, und was ich später und manche andre Forscher auch bei andern Anneliden nachgewiesen haben. Erst in etwas späterem Regenerationsstadium, wenn schon die circulären Muskelfasern unter dem Hautepithel zum Vorschein kommen, verschwinden diese unregelmäßigen Fortsätze an den basalen Enden der Epithelzellen. Die Fortsätze sind z. B. in Fig. 30 abgebildet.

Das erste Produkt des Wundflächenepithels sind zwei Analthöcker, d. h. besondere höckerige Verdickungen am Ende des Wurmkörpers, an der ventralen Seite desselben unterhalb der Analöffnung. Wir

haben schon oben gesehen, welche Mannigfaltigkeit im Vorkommen dieser Analhöcker in den frühesten Regenerationsstadien zu beobachten ist. Die beiden Höcker erreichen bei verschiedenen Individuen in der ersten Zeit ihrer Erscheinung eine verschiedene Größe, sind mehr verlängert oder verbreitert, umgrenzen in seltenen Fällen die Analöffnung nicht nur von der ventralen Seite, sondern gleichzeitig auch lateralwärts und tragen die zwei erwähnten Analcirren, welche in topographischer Hinsicht gleicherweise manche Verschiedenheiten in den frühesten Entwicklungsstadien zeigen, wie es aus den Fig. 10, 16—18 zu ersehen ist.

Die Bildung der Analhöcker beginnt damit, daß an der Ventralseite der Wundfläche das Epithel höher wird und stellenweise kleinere Zellen liefert, die eine tiefere Schicht bilden, welche bald der circulären Muskulatur der Leibeswand im Bereiche der Analhöcker den Anfang geben. Die äußere cylindrische Zellschicht des Epithels der Analhöcker unterliegt speziellen Veränderungen, und zwar werden die Zellen sehr hoch, an der Basis breiter, an den auswärts gerichteten Enden viel schmaler, und was besonders interessant ist, sie stehen nicht dicht nebeneinander, sondern in einer gewissen Entfernung. Manche dieser Zellen sind an der Basis so stark verdickt, daß sie im ganzen eine kolbenförmige Gestalt annehmen (Fig. 36, 41), wobei der Kern basal liegt; oft sind sie so hoch, daß der lange Körper der Zelle wie geknickt erscheint, oder richtiger einen etwas geschlängelten Verlauf aufweist. Hier und da sieht man zwischen diesen hohen Zellen eine bei Eisenhämatoxylin- und Orangefärbung tief rötlich-orange sich tingierende, zähe Masse; ich kann nicht mit Bestimmtheit sagen, was diese Substanz bedeutet; ich meine aber, daß sie ein Secret einzelliger Drüsen darstellt, die zwischen den gewöhnlichen, oben erwähnten hohen Zellen zerstreut sind¹. Die ganze Gegend des Epithels erreicht somit sehr schnell den Bau, welcher dem Epithel der Analhöcker bei normalen Nereiden eigentümlich ist; mit der näheren Betrachtung der Struktur dieser etwas rätselhaften Bildungen kann ich mich hier nicht beschäftigen. Die beiden Analhöcker, die anfangs fast flach sind, werden bald etwas buckelig nach außen ausgestülpt, und infolgedessen vergrößert sich stark die Höhle derselben, welche die hinterste Abteilung der Leibeshöhle des Regenerationskegels darstellt. In dieser Höhle erscheinen sehr früh Verlängerungen der Blutgefäße,

¹ IWANOW nennt die Analhöcker bei *Nerine* nach dem Beispiele von CLAPARÈDE »Saugnapf« und bezeichnet dieselben als »aus großen Schleimzellen der Haut« bestehend.

worüber unten die Rede sein wird, und außerdem viele mesodermale Elemente, die hauptsächlich Produkte der beiden peritonealen Schichten, sowohl der splanchnischen wie auch der somatischen des alten Wurmkörpers darstellen.

In Fig. 34 u. 35 sehen wir in der Leibeshöhle des Analsegmentes, in welchem unter dem Hautepithel schon die circuläre Muskelschicht entwickelt ist, eine Anzahl lose liegender Zellen vom mesenchymatischen Charakter; dieselben sind teils spindelförmig, teils verästelt, manche so plasmaarm, daß der Kern wie vollkommen nackt erscheint. Es ist sehr interessant, daß bei einer in dieser Hinsicht gelungenen Eisenhämatoxylin- und Orange-Färbung das Plasma des Haut- und des Darmepithels einen blauen Ton besitzt, dasjenige der erwähnten mesenchymatischen Elemente eine gelbliche Färbung zeigt, was darauf hinzuweisen scheint, daß das letztere weniger verdichtet ist als das erstere. Diese Tatsache hat für uns einen großen Wert, da es deshalb leicht ist, nicht nur der Form nach, sondern an vielen Präparaten auch der Färbung nach die mesenchymatischen Elemente von denjenigen ectodermalen Ursprunges zu unterscheiden. Wir konnten nun konstatieren, daß das erwähnte mesenchymatische Gewebe, wie erwähnt, hauptsächlich von den peritonealen Schichten des alten Wurmkörpers stammt.

Wir bitten den Leser die Fig. 29 u. 30 näher betrachten zu wollen. In Fig. 29 haben wir einen Teil des horizontalen Längsschnittes durch die hinterste Körpergegend eines vor 7 Tagen operierten Wurmes vor uns. Die Parapodien des letzten Paares sind nach hinten gerichtet, und zwischen denselben sieht man die neugebildete Afteröffnung. Die Wand des hintersten Darmabschnittes hat einen proctodäalen (ectodermalen) Ursprung, worauf der histologische Charakter des Epithels hinweist, wie wir es bei stärkerer Vergrößerung leicht konstatieren können. So sehen wir z. B. in Fig. 30, welche einen linken Teil des dem Schnitte Fig. 29 nächstliegenden Schnittes bei einer viel stärkeren Vergrößerung darstellt, daß das proctodäale Epithel ganz denselben Charakter besitzt wie das Hautepithel (Kerne mit großen Kernkörperchen, von einem ganz hellen Feld umgeben, und reich an Chromatinkörnchen), unterscheidet sich dagegen deutlich von demjenigen des alten Darmes (viel hellere und chromatinärmere Kerne).

In Fig. 29 sieht man nun deutlich, wie in dem Winkel zwischen dem Darm und der hinteren neugebildeten Leibeswand große Anhäufungen von Zellen liegen, welche die Blutgefäße umgeben und in direktem Zusammenhange mit der splanchnischen und somatischen

Peritonealschicht sind. In Fig. 30 ist ein Teil eines nächstfolgenden Schnittes bei stärkerer Vergrößerung dargestellt; wir sehen hier einen kleinen Teil der hinteren neugebildeten Leibeswand und eine Seite der Proctodäaleinstülpung und der alten Darmwand; das mesenchymatische Gewebe, welches hier angehäuft ist, besteht aus blassen (gelblich gefärbten) Zellen von verschiedener Gestalt; manche sind polygonal, die meisten länglich oval, spindelförmig oder sogar sehr stark ausgezogen, noch andre sind mit drei oder mehreren Fortsätzen versehen.

In Fig. 31, welche gleicherweise einen Teil eines horizontalen Schnittes durch den hintersten Körperabschnitt eines 7 Tage sich regenerierenden Individuums (aus einer andern Schnittserie) darstellt, sieht man sehr deutlich, wie sich vom splanchnischen Peritonealblatte viele Zellen abtrennen, eine birn- oder spindelförmige Gestalt annehmen und in die Leibeshöhle des Analsegmentes einwandern. Dasselbe findet auch im somatischen Peritonealblatte statt, von welchem gleicherweise viele Zellen sich abtrennen und in die Leibeshöhle eintreten. Es ist interessant, daß in manchen dieser mesenchymatischen Zellen der Leibeshöhle caryokinetische Figuren sich vorfinden (s. Fig. 30 links), was darauf hinweist, daß die vom Peritoneum abgetrennten Elemente einer Vermehrung unterliegen. Auf diesem Wege häufen sich viele mesenchymatische Zellen in der Nähe der neugebildeten epithelialen Wand der Wundfläche, und eine Anzahl dieser Zellen dringt natürlich auch in die Höhle der sich ausstülpenden Analhöcker hinein, wie wir es schon oben bemerkt haben.

Wir haben schon gesehen, daß die Epithelwand der Analhöcker aus sehr hohen cylindrischen Zellen besteht; die beiden Analhöcker sind durch eine tiefe Furche voneinander abgegrenzt. Zu beiden Seiten der Medianlinie, wo diese Furche verläuft, erreichen die Epithelzellen ihre größte Höhe, lateralwärts werden sie dagegen niedriger und unterscheiden sich nicht von Epithelzellen an andern Stellen der neugebildeten Wand der Wundfläche, z. B. in der mehr dorsalen Seite derselben. Hier, in den lateralen Teilen der Analhöcker, entsteht nun sehr früh jederseits eine kleine Ausstülpung der Epithelwand; es entsteht ein kleiner hohler Fortsatz, in welchen die Leibeshöhle samt den mesenchymatischen Elementen sich fortsetzt, die die innere Fläche des Epithels auskleiden. Der kleine, zuerst kegelförmige Fortsatz bildet jederseits die erste Spur des Analcirrus, welcher immer länger wird, bis er die normale Länge erreicht. Die Analcirren sind also Produkte der Analhöcker. Die Analhöcker samt dem oberhalb derselben

sich befindenden Proctodäum und der dieses letztere dorsalwärts begrenzenden Leibeswand — bilden das Aftersegment des künftigen Regenerationskegels, oder, anders gesagt, der Regenerationskegel erscheint in seinem ersten Auftreten als ein kleiner Stummel in der Mitte der Wundfläche, mit der Afteröffnung im Centrum, und bildet zuerst nur das künftige Aftersegment. Die Wand des Aftersegments besteht aus einer Schicht Epithels und aus einer tieferen Schicht Ectodermzellen, welche hier die circuläre Muskulatur der Leibeswand liefern. Die geräumige Leibeshöhle des Analsegments enthält zahlreiche mesenchymatische Elemente, die, wie wir oben gesehen haben, hauptsächlich Produkte der beiden Schichten des Peritoneums darstellen. Nach der Bildung des Aftersegmentes beginnt ein sehr reger Prozeß der weiteren Regeneration, der zur Ausbildung des eigentlichen, segmentierten Regenerationskegels samt allen ihm eigentümlichen Organen führt.

V. Die Ausbildung des Regenerationskegels und die Rolle der regenerativen Bildungszone, die vor dem Analsegment erscheint.

Indem ich zur Darstellung der diesbezüglichen Untersuchungen, sowie (im nächsten Kapitel) derjenigen über die Entwicklung der Muskulatur und des Nervensystems übergehe, muß ich zuerst manche Anschauungen anderer Autoren betrachten, welche innigst mit den zu erörternden Fragen verknüpft sind. Es kommen hier in Betracht die Arbeiten von MICHEL (11), E. SCHULTZ (17) und von mir (13) über *Amphiglene* und *Nerine* und endlich von IWANOW (7). Daß das Analsegment sich zuerst herausbildet, daß, indem der Regenerationskegel heranwächst, das Analsegment sich immer mehr nach hinten verschiebt, daß das neue Gewebe in der Richtung von hinten nach vorn immer zunimmt, d. h. daß unmittelbar vor dem Analsegment die Bildungsstätten desselben sich befinden und endlich, daß die weitere Differenzierung der regenerativen Gewebe in der Richtung von vorn nach hinten, d. h. von der Gegend, wo sie älter sind zu derjenigen, wo sie jünger sind, fortschreitet — das scheint nach allen Untersuchungen keinem Zweifel zu unterliegen, und dasselbe kann ich auch bei *Nereis* bestätigen. Daß der Bauchnervenstrang ein Produkt des Ectoderms der ventralen Wand des Regenerationskegels darstellt, unterliegt auch keinem Zweifel, da alle diesbezüglichen Untersuchungen durchaus übereinstimmend sind. Auch darin existiert eine Übereinstimmung, daß das Ectoderm eine Hauptrolle in der Bildung der Muskulatur des Regenerationskegels spielt. Strittig aber sind folgende wichtige Punkte: 1) Nimmt das alte Nervensystem einen gewissen Anteil an der Bildung des neuen?

2) Nimmt die alte Muskulatur einen gewissen Anteil an der Bildung der neuen, oder ist die Muskulatur des Hinterregenerates ausschließlich ein Produkt des Ectoderms? 3) Entwickelt sich die ganze Muskulatur des Regenerationskegels aus derselben ectodermalen Anlage, oder existieren mehrere ectodermale Anlagen zur Bildung der verschiedenen Teile der Muskulatur, vor allem ob die circuläre Muskulatur der Leibeswand, die longitudinale Muskulatur derselben und die Muskeln der Scheidewände (Septa) aus derselben Anlage den Anfang nehmen, oder sich aus lokal ganz differenten und bestimmten Quellen entwickeln? 4) Entsteht das Peritoneum des Regenerationskegels, d. h. das splanchnische und somatische Blatt desselben, wie auch die peritoneale Wand der Scheidewände aus der gleichen Quelle wie die Muskulatur, d. h. aus dem Ectoderm, oder entwickelt es sich aus dem alten Peritoneum, oder hat es endlich einen gemischten ectodermal-mesodermalen Ursprung?

Die Frage der Entstehung des Nervensystems beiseite lassend, betrachten wir zuerst die verschiedenen Meinungen über die Quelle der Muskulatur und des Peritoneums.

MICHEL fand im Hinterregenerate mehrerer Polychäten, daß aus der ectodermalen Ventralwand des Regenerationskegels viele Zellen sich abtrennen, welche einer Art Mesodermstreifens den Anfang geben (bande germinal). Aus den Derivaten dieses Mesodermstreifens, welcher also den wandernden ectodermalen Zellen seinen Ursprung verdankt, bilden sich: das ganze Peritoneum, die Scheidewände und die ventralen Längsmuskelstränge der Leibeswand, während die dorsalen selbständig aus dem Ectoderm der dorsalen Wand des Regenerates in situ den Anfang nehmen. Nach IWANOW (7), der in dieser Hinsicht die SCHULTZschen Beobachtungen (bei *Harmothoe*, *Phyllodoce* und *Nephtys*) bestätigt, entstehen aus dem verdickten Bauchepithel des Regenerates (bei *Nerine cirratulus*) und sogar »aus ebensolchen Zellen, aus welchen der neue Bauchstamm gebildet wird, alle Quermuskeln des Wurmkörpers, sowie ein ziemlich mächtiges Längsmuskelbündel, welches sich über dem Nervensystem dahinzieht«. Bei *Nerine* erreichen diese Muskel eine starke Entwicklung; IWANOW versteht unter den »Quermuskeln« diejenigen Bündel, welche in vertikaler Richtung vom Bauchnervenstamm nach der dorsalen Körperwand verlaufen, und diejenigen, welche sich in horizontaler und schief-horizontaler Richtung zu den ventralen bzw. dorsalen Parapodien ziehen. IWANOW behauptet, daß alle diese Muskeln aus den Zellen des verdickten Epithels gebildet werden, welche »nach Absonderung der Bauchstamm-

anlage zu beiden Seiten dieser letzteren in Gestalt unregelmäßiger Anhäufungen übrig bleiben und fortfahren sich zu vermehren und zu differenzieren«. Der russische Forscher leitet also die »Quermuskulatur« im Hinterregenerat der *Nerine*, welche die hier gänzlich fehlen¹ sollende (nach IWANOW) Ringmuskulatur der Körperwand »in Beziehung auf seine Funktion ersetzt«, von Anhäufungen der Ectodermzellen ab, die sich zu beiden Seiten des Bauchnervenstammes abtrennen. Diese Beobachtung von IWANOW, welche er übrigens weder näher beschreibt, noch durch überzeugende Abbildungen zu beweisen sucht, ist nicht vollkommen richtig, denn erstens existiert an manchen Stellen des Regenerationskegels bei *Nerine* eine ganz gut ausgesprochene circuläre Muskulatur der Leibeswand, welche bei Eisenhämatoxylinfärbung ganz deutlich zu sehen ist, welche ich z. B. in meinen Fig. 32, 33 und 34 bei *Nerine cirratulus* abgebildet habe (Diese Zeitschrift Bd. LXXIX, Taf. XV), und über deren Existenz ich mich neulich durch wiederholte Untersuchung meiner früheren Präparate überzeugt habe, zweitens sind die Zellwucherungen des Ectoderms beiderseits des Bauchnervenstammes zwar zur Bildung der Muskulatur bestimmt, aber keineswegs zur Bildung der circulären Muskulatur der Körperwand, welche sich in situ aus tiefer unter das Epithel einwandernden Ectodermzellen bildet, und drittens entwickelt sich die Muskulatur der Parapodien aus Ectodermzellen, welche mehr lateralwärts als Wucherungen des Ectoderms in der Gegend der künftigen Parapodien entstehen.

Während nun »unter« dem »Saugnapf« (Analhöcker nach meiner Terminologie), »d. h. in dem ventralen Teil des Regenerates, das centrale Nervensystem und die Quermuskulatur angelegt wird«, »entstehen dagegen neben dem Saugnapf, und zwar im Epithel der Seitenwandungen des Regenerates, die Keimzellen der Anlage des Peritoneums, sowie der Längsmuskulatur der Körperwand« (IWANOW). Die Entstehung dieser Keimzellen beschreibt IWANOW folgendermaßen: Seitlich, unmittelbar neben dem Saugnapf, vermehren und vergrößern sich die Epithelzellen, indem viele derselben aus dem Epithel heraustreten und in die Höhlung des »Saugnapfes« wandern, wobei sie bis zu der Analöffnung, d. h. bis zur Hinterwand des Regenerates, gelangen, zum Teil jedoch verbleiben sie am Ort ihres Austrittes aus dem Ectoderm, »so daß auf der ganzen Ausdehnung zwischen allen diesen Punkten

¹ IWANOW stützt sich in dieser Hinsicht auf Beobachtungen von C. ATTEMS, welcher gleichfalls bei *Nerine* die stellenweise vorhandenen circulären Muskelfasern unter dem Epithel nicht bemerkt hat.

eine beträchtliche Anhäufung solcher Zellen entsteht«. Die Zellen dieser Anhäufung vermehren sich intensiv, und als die ersten Produkte ihrer Differenzierung erscheinen die paarigen vertikalen Scheidewände, welche nur die peritonealen Beläge der künftigen definitiven Dissepimente darstellen; ein Teil der Zellen der erwähnten Anhäufungen »legen sich in ziemlich beträchtlicher Anzahl den ventrolateralen 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 und den späteren peritonealen Belag der ventralen und lateralen Körperwand bilden, und eine äußere Schicht, welche dem Körperepithel unmittelbar anliegt, aus mehr runden Zellen besteht und den longitudinalen ventralen Muskeln den Anfang gibt. Ein Teil der großen »Keimzellen« ectodermalen Ursprunges, welcher sich nach seinem Eintritt in die Leibeshöhle nach der Analöffnung begeben hat, umgeht auf beiden Seiten den analen Abschnitt des Darmes und bildet auf der dorsalen Seite des Regenerates auf ganz ähnliche Weise die dorsale Längsmuskulatur und das dieselbe bedeckende Peritoneum. Nach IWANOW entsteht also das ganze Peritoneum und die ganze longitudinale Muskulatur aus einer und derselben Anlage, nämlich aus den Anhäufungen von »Keimzellen« ectodermalen Ursprunges. Die septalen Muskeln leitet IWANOW nach dem Beispiele von SCHULTZ vom Ectoderm ab, und zwar stellt er die Sache auf Fig. 6 so dar, daß in jedes Septum, welches bisher nur aus peritonealem Belag besteht, vom Epithel der Haut Zellen in situ hineindringen, welche die Muskeln der künftigen Dissepimente bilden sollen. Diese »in das Dissepiment hereinwachsenden Muskeln« zählt IWANOW zu derselben Kategorie wie die »Quermuskeln«. »Gleichzeitig mit den Quermuskeln . . . legen sich in den Kopf- und Rumpfsegmenten Muskeln der Dissepimente an«.

IWANOW beschreibt alle diese höchst wichtigen Prozesse äußerst kurz, er gibt keine schlagenden Beweise, daß wirklich alles, was im Regenerationskegel peritoneale und muskulöse Bildungen darstellt, dem Ectoderm seinen Ursprung verdankt. Weder IWANOW, noch seine beiden Vorgänger, MICHEL und SCHULTZ, berichten uns darüber, was mit den zahlreichen Elementen wird, welche sich vom alten Peritoneum abtrennen und in die Leibeshöhle des Regenerates hineintreten; die stark schematischen Abbildungen in der Arbeit von SCHULTZ lassen uns annehmen, daß dieser verdienstvolle Forscher sich den verwickelten Vorgang der Polychätenregeneration überhaupt etwas schematisch vorstellt, und IWANOW scheint ihm in dieser Hinsicht zu folgen.

Daß die Produkte des alten Peritoneums eine nicht unwichtige Rolle in den Regenerationsprozessen spielen, das habe ich schon in meiner früheren Polychätenarbeit nachgewiesen (1905), und dasselbe kann ich auch auf Grund meiner Untersuchungen über die Regeneration von *Nereis* bestätigen, was schon zum Teil oben hervorgehoben wurde. Im Jahre 1905 kam ich unter anderm zu folgenden Resultaten in betreff des Hinterregenerates bei *Amphiglene* und *Nerine* (die Regeneration des vorderen Körperabschnittes lasse ich hier beiseite): 1) Die circuläre Leibesmuskulatur entwickelt sich aus dem Ectoderm des Regenerationskegels, und zwar aus einer tieferen Schicht desselben. 2) Das Cölogewebe, welches anfangs als lockeres Gewebe die Leibeshöhle ausfüllt, stammt teilweise vom alten mesodermalen Gewebe, und zwar vom alten Peritoneum, größtenteils aber entwickelt es sich aus dem regenerierten Ectoderm, von welchem viele Zellen, hauptsächlich an der Bauchseite und an der ventrolateralen Seite des Körpers, sich abtrennen und in die Leibeshöhle treten. Zur Bildung der Scheidewände dienen hauptsächlich ectodermale Elemente, die in Querreihen von ihren Mutterstätten sich ablösen, wobei die am meisten energische Proliferationsstelle dieser Elemente unmittelbar vor dem Analsegment sich befindet. 3) Das Bauchmark regeneriert sich vom Ectoderm des Regenerationskegels aus, wobei eine energische Zellenproliferation des Ectoderms unmittelbar vor dem Analsegment liegt; vom alten Bauchmark wachsen höchstens nur einzelne Nervenfasern in das neue hinein. 4) Im innigen Zusammenhang mit dem Bauchmark entwickeln sich aus dem Ectoderm seitliche Muskelanlagen, die die ventrale longitudinale Muskulatur der Körperwand liefern; bevor sie sich aber vom Bauchmark trennen und differenzieren, bilden sie im hintersten Teil des Regenerationskegels Anlagen, welche auf die dorsale Seite übergehen und die dorso-longitudinale Muskulatur liefern.

Zwischen diesen meinen Resultaten und denjenigen von SCHULTZ und IWANOW herrscht darin eine Übereinstimmung, daß wir alle sowohl, wie auch MICHEL, das ganze Muskelsystem der Leibeswand und der Dissepimente des Regenerationskegels vom Ectoderm herleiten. Es liegt auch darin eine Übereinstimmung, daß wir der circulären Leibeswandmuskulatur eine andre ectodermale Ursprungsquelle zuschreiben als der longitudinalen Muskulatur der Körperwand. Daneben existieren aber folgende nicht unwichtige Differenzen, und zwar: 1) nach den russischen Forschern, besonders aber nach den Untersuchungen von IWANOW, stammt die circuläre Muskulatur (Quer-

muskulatur) von Zellenanhäufungen, welche beiderseits der Bauchmarkanlage unmittelbar anliegen, nach meinen Untersuchungen dagegen erscheint dieselbe in situ als ein Produkt der tieferen Zellen, welche sich sowohl ventral, wie auch dorsal vom Ectoderm abtrennen. 2) Nach meinen Untersuchungen entwickelt sich die Anlage der longitudinalen Muskulatur in unmittelbarer Nachbarschaft der Bauchmarkanlage, innig mit dieser verbunden, was IWANOW nicht zu beobachten vermochte, der die longitudinalen Muskeln von derselben Quelle wie die peritonealen Beläge des Cöloms herleitete, nämlich von den sogenannten »Keimzellen« ectodermaler Herkunft. 3) Nach meinen Untersuchungen nimmt außer den Elementen ectodermaler Herkunft auch das alte Peritoneum teil an der Bildung des Cölogewebes, während IWANOW und SCHULTZ nur dem Ectoderm ausschließlich diese Rolle zuschreiben. Neue Untersuchungen, die ich an *Nereis* angestellt habe, überzeugen mich nicht nur von der Richtigkeit meiner vorigen, die *Amphiglene* und *Nerine* betreffenden Beobachtungen, sondern ermöglichen mir auch, dieselben in vielen Hinsichten zu vervollständigen und viel schärfer zu präzisieren.

Ich kehre nun zu meinen Beobachtungen zurück.

Nach der Bildung des Analsegmentes und zum Teil gleichzeitig mit seiner Bildung erscheint unter dem Epithel die circuläre Muskulatur der Leibeswand. Sowohl im Analsegment selbst, wie auch in mehr vorderen Gegenden des immer mehr heranwachsenden Regenerationskegels, mit Ausnahme jedoch der Mittellinie, wo die Bauchnervensystemanlage erscheint und der derselben beiderseits unmittelbar angrenzenden Ectodermalverdickungen vor dem Analsegment, wo eine rege Zellenproliferation zum speziellen Zweck (Material zur Bildung der longitudinalen Bauchmuskulatur und der peritonealen Elemente samt Dissepinenten) stattfindet, kann man die Bildung der circulären Muskulatur der Leibeswand beobachten, und zwar auf Kosten ectodermaler Zellen, die sich von der äußeren Schicht abtrennen und eine tiefere Lage annehmen. In Fig. 29 ist die circuläre Muskulatur unter dem neugebildeten Epithel noch nicht entwickelt, es befindet sich aber unter diesem letzteren eine große Anzahl mesenchymatischer Elemente, welche mit dem alten Peritoneum, sowohl mit der splanchnischen wie auch mit der somatischen Schicht desselben innigst zusammenhängen und deren Produkte darstellen (vgl. auch die Fig. 30, welche einen kleinen Teil eines demnächst folgenden Schnittes bei stärkerer Vergrößerung darstellt). In Fig. 31, einem Teile des Horizontalschnittes durch das neugebildete Ectoderm ober-

halb der Afteröffnung, 7 Tage nach der Operation, sieht man gleichfalls noch keine muskulösen Elemente unter dem einschichtigen, aber stellenweise schon tiefer liegende Zellen enthaltenden Epithel der Wunde; eine große Anzahl mesenchymatischer Elemente peritonealen Ursprunges sieht man auch hier unter dem Epithel.

Wenn die Anahöcker zur Ausbildung gelangen, tritt bald auch die circuläre Muskulatur unter dem Epithel desselben hervor. In Fig. 34, die einen Längsschnitt (Sagittalschnitt) durch den Wurmkörper 43 Tage nach der Operation darstellt, sieht man die circulären Muskeln unter dem Epithel des Anahöckers; vor diesem letzteren, wo eine rege Zellenbildung (Bildung der sogenannten Keimzellen *lwaxows*) im Epithel stattfindet, ist eine Unterbrechung in der Ausbildung dieser Muskulatur vorhanden. In Fig. 38, die einen ventralen Teil des Querschnittes durch denjenigen Abschnitt des Regenerationskegels darstellt, der direkt vor dem Analsegment liegt, finden wir die circuläre Muskulatur gut ausgebildet, aber unterbrochen in der Mittellinie, wo das Bauchnervensystem sich bildet und beiderseits desselben, wo die ectodermalen Keimstätten der longitudinalen Muskulatur und der Elemente der neuen peritonealen Bildungen (des Cölogewebes) sich finden. Betrachten wir einen Teil der Leibeswand vom Regenerationskegel eines jungen Stadiums bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 33) im Querschnitte. Wir finden im Ectoderm, unter der äußeren Schicht cylindrischer Zellen, welche mit einem cuticularen Saume versehen sind, tiefer liegende, teilweise ganz freie, teilweise mit der äußeren Schicht noch zusammenhängende, und zwar keilförmig zwischen benachbarte Zellen eindringende Elemente, welche Bildungszellen der circulären Muskelfasern darstellen: man sieht nämlich manche dieser ectodermalen Zellen von birnförmiger Gestalt an dem distalen Ende verdickt, am basalen verengt und hier mit einer sarcoplasmatischen Schicht zusammenhängend, in welcher circuläre Muskelfasern bei Eisenhämatoxylinfärbung durch ihre tief schwarze Tinktion sehr deutlich hervortreten.

Bevor wir zur Bildung der longitudinalen Muskulatur und des Cölogewebes übergehen, müssen wir bemerken, daß das Analsegment sehr früh von der mehr vorderen Körperpartie vermittels starker Muskelfasern teilweise abgegrenzt wird; diese Muskelfasern dienen zur Befestigung des Hinterdarmes an die Leibeswand und verlaufen in mehr oder weniger radiärer Richtung. Auch diese so früh, und zwar gleichzeitig mit den circulären erscheinenden Muskelfasern sind Produkte der Ectodermzellen, welche hier in situ in größerer Anzahl vom Epithel

sich abtrennen, tiefer in die Leibeshöhle hineindringen und den erwähnten Muskelfasern den Anfang geben zu der Zeit, wo noch keine Spur von Muskelfasern in den Anlagen der Scheidewände (Dissepimente) zu sehen ist. Diese das Analsegment von vorn abgrenzenden Muskeln sieht man z. B. in Fig. 36 im Sagittalschnitte sowohl an der ventralen wie auch auf der dorsalen Seite des Körpers. In einem noch früheren Stadium findet man dieselben in Fig. 34 u. 35. An Querschnitten, unmittelbar vor dem Analsegment oder, richtiger gesagt, an der vorderen Grenze desselben, finden wir eine große Anzahl dieser radiären Muskelfasern, die durch die Leibeshöhle zwischen dem Darm und der Leibeshöhle, und zwar sowohl an der dorsalen Seite, wie auch in den lateralen Gegenden des Körpers in größerer oder geringerer Entfernung voneinander verlaufen; an der Ventralseite sind sie schwächer entwickelt, und existieren gar nicht längs der Mittellinie, wo das Bauchmark liegt und beiderseits dieses letzteren, wo das bald erscheinende Cölomgewebe die paarigen Anhäufungen bildet (vgl. Fig. 37). In Fig. 32 ist ein kleiner Teil desselben Querschnittes wie in Fig. 37 aus der dorsolateralen Körpergegend bei starker Vergrößerung abgebildet; wir sehen hier außer den circulären Muskelfasern die radiären, die zwischen der Leibeshöhle und der Darmwand verlaufen; man sieht hier, wie die peripheren (distalen) Enden der radiären Muskelfasern die circulären Muskelfasern durchkreuzen und weit zwischen die Epithelzellen hineindringen; man sieht hier auch viele ectodermale Bildungszellen dieser Muskelfasern. —

Wir wissen schon, daß das erste Produkt des eigentlichen Regenerationsprozesses (der Wundverschluß ist noch keine eigentliche Regeneration, sondern eine Heilung der Wunde) das Analsegment ist, welches an der Ventralseite mit den Analhöckern und Analcirren versehen ist und seine eigne circuläre Muskulatur besitzt; wir wissen weiter, daß das Analsegment sich immer weiter nach hinten verschiebt, in dem Maße, als zwischen ihm und dem alten Körperabschnitt immer neue Segmentanlagen hervortreten, so daß die jüngsten derselben unmittelbar vor dem Analsegment zu liegen kommen. Das Analsegment ist also das älteste, das präanale Segment das jüngste in dem Regenerationskegel. Aus diesem Verhältnis geht hervor, daß unmittelbar vor dem Analsegment eine Bildungszone liegen muß, welche das Wachstum des Regenerationskegels in ähnlicher Weise wie die präanale Keimzone das Längswachstum des Keimstreifens bei den Crustaceenembryonen, oder das Längswachstum einer Trochophoralarve bedingt.

Bei der embryonalen Entwicklung besteht die Keimzone gewöhnlich aus einer Reihe großer Zellen, welche oft in einer bestimmten Anzahl auftreten; beim Wachstum z. B. des Keimstreifens der Crustaceenembryonen (Isopoden, Amphipoden, Schizopoden, Decapoden) finden wir eine Reihe großer Ectoteloblasten und eine Reihe Mesoteloblasten, welche durch reguläre Teilung das Wachstum des Keimstreifens und die Bildung neuer Segmente bedingen. In der Entwicklung der Anneliden finden wir ebenfalls bestimmte, durch ihre Lage, Zahl und Größe charakteristische Elemente der Bildungszone. Bei der Regeneration der Anneliden ist die Bildungszone nicht so scharf differenziert; wir finden hier weder eine Reihe durch ihre Größe besonders sich auszeichnender Ectoteloblasten, noch eine sich bestimmen lassende Zahl von größeren Urmesoteloblasten, die den als Mesodermstreifen zu bezeichnenden Gebilden den Anfang geben.

Die Bildungszone besteht hier aus sechs bis zehn Querreihen von ectodermalen Zellen, welche eine Art Gürtel vor dem Analsegment bilden. Oft hervortretende Mitosen in dieser Zone beweisen eine rege Zellenteilung in derselben. Außerdem zeichnen sich die Zellen der Bildungszone durch ihre etwas größere Höhe von benachbarten Elementen und durch eine größere Verdichtung ihres Plasmas, besonders im ventralen Abschnitt der Zone aus, weshalb bei Eisenhämatoxylinfärbung das Plasma dieser Zellen sich gewöhnlich viel intensiver bläulich tingiert, als das der benachbarten Zellen. Auf Sagittalschnitten kann man deshalb leicht die Bildungszone unterscheiden und ihre Grenze mehr oder weniger bestimmen.

Von besonderem Interesse ist aber die Tatsache, daß vom ersten Auftreten der Bildungszone in derselben lokal zu bestimmende Gegenden auftreten, in welchen durch eine weitere Zellenteilung bestimmte Anlagen erscheinen, mit andern Worten, daß verschiedene Abschnitte der Bildungszone in verschiedener Richtung determiniert sind, so daß im weiteren Verlaufe des Regenerationsprozesses gewissermaßen eine Mosaikarbeit zum Vorschein kommt.

Eine Reihe von Sagittalschnitten und Querschnitten überzeugt uns von der Richtigkeit des oben Ausgesprochenen.

In Fig. 34 und 35 sehen wir zwei Sagittalschnitte derselben Serie durch den hinteren Körperteil eines den 13. April operierten und den 26. Mai fixierten Wurmes. Vor dem Analsegment, dessen Wand aus hohen, bei Eisenhämatoxylin- und Orange-Färbung sich gelblich tingierenden Epithelzellen besteht und mit circulären Muskelfasern versehen ist, sehen wir die Bildungszone des Epithels, welche sehr

stark differenziert ist, und zwar besteht sie aus mehreren Reihen von tief bläulich tingierten, hohen, verhältnismäßig große, rundliche oder ovale Kerne mit stark sich färbenden Kernkörperchen enthaltenden Zellen. Die circuläre Muskelfaserschicht, die hinter und vor der Bildungszone entwickelt ist, wie auch die auf einer kleinen Strecke entwickelte Längsmuskulatur der Körperwand ist (Fig. 34) in der Gegend der Zone unterbrochen, und hier liegt eine Anhäufung von großen, mehr rundlichen Ectodermzellen, welche dieselbe Tinktion aufweisen. Diese von der Bildungszone sich abtrennenden und in die Leibeshöhle hineintretenden Zellen entsprechen denjenigen Elementen, welche IWANOW als »Keimzellen« bezeichnet. Von ihren Bildungsstätten wandern die Zellenanhäufungen in ununterbrochenen Reihen nach vorwärts, wo sie der circulären Muskelschicht der Leibeswand direkt anliegen, wie es die Fig. 34 zeigt: nach hinten dagegen übertragen sie sich gruppenweise; solche Zellengruppen sehen wir im Analsegment Fig. 34; da zu dieser Zeit die obenerwähnten radiären Muskelfasern an der vorderen Grenze des Analsegmentes schon entwickelt sind, dringen diese Zellengruppen teilweise durch Spalten zwischen den Muskelfasern, teilweise durch die Unterbrechung an der ventralen Körperseite, wo diese Muskeln fehlen (vgl. Fig. 37), in die Höhle des Analsegmentes hinein.

An Querschnitten durch die Bildungszone bekommt man viel interessantere Bilder. Man kann in derselben an der Ventralseite neun Regionen unterscheiden, welche in formativer Richtung determiniert sind. In der Mittellinie produziert das Epithel sehr hohe Elemente, welche die Anlagen der Gliazellen des Bauchnervensystems darstellen, oder wenigstens des Mittelstranges desselben, welcher größtenteils zur Bildung der Gliazellen dient; von beiden Seiten dieses Mittelstranges findet eine rege Zellenteilung statt, die zur Bildung der beiden Hälften des Bauchmarkes führt; wie wir unten sehen werden, bilden hier die Zellen des Ectoderms sehr regelmäßig angeordnete Zellensäulchen, so daß man annehmen muß, daß eine jede oberflächlich liegende Ectodermzelle dieser beiden Gegenden durch eine Reihe von Teilungen in vertikaler Richtung ein Zellensäulchen produziert. Lateralwärts von jeder dieser beiden Anlagen findet sich eine Gegend, wo ectodermale Zellenanhäufungen jederseits produziert werden, welche die Anlagen der longitudinalen Muskelfasern der Leibeswand darstellen; diese beiden Anlagen sind sehr innig mit denjenigen des Bauchmarkes verbunden. Lateralwärts von diesen zuletzt erwähnten Anlagen befinden sich Bildungsstätten des colomatischen Gewebes, die ihrerseits innig mit

den Anlagen für die longitudinale Muskulatur verbunden sind. Am meisten lateral finden wir endlich im Ectoderm Anlagen für die Parapodien. Wir können uns an Querschnitten überzeugen, daß eine Reihe von 20 bis 24 Ectodermzellen sich an der Bildung aller dieser Organanlagen beteiligt. Zur Illustration dieser Verhältnisse mögen die Fig. 38 und 39 dienen, welche Querschnitte durch die Bildungszone von einem natürlichen Regenerationskegel, der in der Fig. 28 abgebildet ist (photographische Aufnahme), darstellen. In Fig. 39, die eine stärkere Vergrößerung darbietet, sehen wir folgendes: In der Mitte einige sehr hohe cylindrische Zellen mit basal liegenden Kernanlagen des Mittelstranges des Bauchmarkes. Beiderseits derselben sieht man die ausgebildete Fasersubstanz der beiden Längsstränge des Bauchmarkes, welchen lateralwärts die Anlagen der Längsmuskulatur dicht anliegen: in denselben sind longitudinale Muskelfasern im Querschnitte zu sehen. Die Entwicklung dieser letzteren, welche ein Produkt je einer stark anwachsenden Zelle sind, werde ich hier nicht beschreiben; ich kann nur bemerken, daß der Entwicklungsgang derselben ganz ähnlich demjenigen ist, welchen ich bei *Amphiglène* und *Nerine* näher beschrieben und abgebildet habe (1905): ich muß nur hinzufügen, daß die sehr interessante Veränderung in der Gestalt der Kerne der muskelbildenden Zellen, welche sich bei *Nerine* schnabelförmig gegen die Muskelfasersubstanz verlängern, bei der *Nereis* bei weitem nicht so deutlich hervortritt. Die ectodermale Zellenanhäufung, welche diese Muskellage jederseits bildet, geht ohne jede Grenze in die äußere Ectodermischieht über, so daß kein Zweifel darüber existieren kann, daß diese Anlage eben ein lokales Produkt des Epithels der Bildungszone selbst ist, und nicht erst ein nachträgliches Produkt der Differenzierung des Cölogewebes in eine periphere, d. i. eine muskelbildende und eine tiefere, d. h. eine somatische Schicht desselben darstellt, wie es IWANOW (7) annimmt. Dieser Verfasser sagt, daß er niemals bei *Nerine* irgendwelchen Zusammenhang zwischen der Anlage der longitudinalen Muskelfasern und dem Nervensystem gesehen hat. Ich verweise auf die Abbildung bei *Nerine* und *Amphiglène* (Fig. 29 und 30, Taf. XV und Fig. 42, Taf. XVI) in meiner diesbezüglichen Arbeit (1905), wo der Zusammenhang sogar noch eine längere Zeit als bei *Nereis* zu sehen ist. Denselben kann man aber nur an Querschnitten durch die Bildungszone beobachten, da mehr nach vorn, wo wir schon ein älteres Entwicklungsstadium des Regenerationskegels vor uns haben, die beiden Anlagen sich voneinander trennen. Meiner Meinung nach haben weder IWANOW noch vor ihm SCHULTZ und MICHEL die betreffenden Entwick-

lungsstadien des Regenerationskegels an Serien von Querschnitten, besonders durch die Gegend der Bildungszone, genügend untersucht. Wenn man nur Längsschnitte oder nur einzelne Querschnitte betrachtet, kann man leicht zum irrtümlichen Schlusse gelangen, daß die Anlagen der longitudinalen Muskeln an der Bauchseite des Regenerationskegels Produkte der Differenzierung des Cölogewebes sind, da hier auf einmal sowohl diese Muskeln wie auch die dieselben bedeckende parietale Peritonealschicht zum Vorschein kommen. An Serien von Querschnitten überzeugt man sich aber, daß während hinten, in der Bildungszone die Muskelanlagen noch im innigsten Zusammenhange mit dem Epithel und mit der Bauchmarksanlage sind, werden sie mehr nach vorn ganz frei und bilden hier zwei Zellenstreifen, die dem Bauchmark und dem Ectoderm zwar anliegen, aber schon gänzlich individualisiert erscheinen und von dem somatischen Peritonealblatte bedeckt sind.

Wir haben in Fig. 34 gesehen, daß ein Teil des vom Ectoderm der Bildungszone sich abtrennenden Zellen gruppenweise auch in das Analsegment rückt. Es wandern hier nur Zellen nicht nur des Cölogewebes, sondern auch der Muskelanlagen; sie wandern von der Ventralseite zu beiden Seiten des Hinterdarmes dorsalwärts, wo die Muskelanlagen zwei dorsale longitudinale Muskelfaserbündel bilden, welche somit zwar etwas später als die ventralen zum Vorschein kommen, aber gleich diesen letzteren in der Richtung von hinten nach vorn wachsen und sich differenzieren, so daß man in mehr vorderen Gegenden eines jungen Regenerationskegels die dorso-longitudinalen Muskelfasern schon beobachten kann, während man mehr nach hinten noch undifferenzierte paarige Zellenanhäufungen beiderseits der Mittellinie des Rückens unter der Leibeswand findet. Die dorsalen paarigen Longitudinalmuskeln sind also Produkte derselben paarigen Anlagen der Bildungszone wie die ventralen. In Fig. 42 sehen wir sowohl die etwas größeren ventralen, wie auch die dorsalen Longitudinalmuskeln unter dem Epithel der Körperwand.

Wir gehen nun zur näheren Betrachtung der Entwicklung des Cölogewebes über.

Dasselbe entsteht, wie wir schon oben gesagt haben, in zwei Punkten der Bildungszone, die lateralwärts von den Anlagen der longitudinalen Muskulatur liegen, wie es in Fig. 38 und 39 zu sehen ist. Viele Mitosen in diesen Gegenden beweisen, daß hier eine sehr rege Zellteilung stattfindet. Es ist auch interessant, wie schon oben erwähnt wurde, daß das Ectoderm in denjenigen Gegenden der Bildungszone, wo sich die

Anlagen der Muskulatur und des Cölogewebes befinden, eine intensivere Färbung (bei Eisenhämatoxylintinktion) zeigt, und also ein mehr verdichtetes Zellenplasma besitzt, wie die lateralwärts angrenzenden Partien des Ectoderms. Die sich energisch vermehrenden Zellen dringen unter das Epithel in die Leibeshöhle hinein, wo sie rundliche oder rundlich polygonale, teilweise auch spindelförmige, mehr oder weniger locker liegende Elemente darstellen, deren verhältnismäßig große, rundliche Kerne eine längere Zeit gänzlich denjenigen des Ectoderms ähnlich, und zwar mit großem in einem hellen Felde liegenden Kernkörperchen versehen sind.

Indem die in die Leibeshöhle hineingedrungenen Zellen größtenteils nach vorn (auch teilweise, wie gesagt, nach hinten) wandern, produziert die Bildungszone immer neue Zellenanhäufungen des Cölogewebes, so daß selbst in älteren Regenerationskegeln, solange das Längswachstum derselben vor sich geht, eine Neubildung ectodermaler Zellen des Cölogewebes in den erwähnten Gegenden der Bildungszone beobachtet werden kann. Die weitere Differenzierung des Cölogewebes besteht im allgemeinen darin, daß ein Teil Zellen desselben der Darmwand anliegt und das viscerale Blatt des Peritoneums bildet, ein anderer Teil sich der Leibeswand nähert und das parietale Peritonealblatt bildet, noch andere Zellen produzieren in bestimmten Abständen quere Scheidewände, d. h. Anlagen der Dissepimente, wobei, wie gesagt, diese Differenzierung in bestimmter Richtung fortschreitet, so daß in den vordersten Gegenden des wachsenden Regenerationskegels die Dissepimente am frühesten zur vollen Ausbildung gelangen, hinten aber am längsten undifferenziert bleiben.

Einige wichtige und strittige Punkte in der Art und Weise dieser Differenzierung müssen wir hier näher besprechen.

VI. Die Differenzierung des Cölogewebes und sein Verhältnis zu den alten Geweben des Wurmes.

Die in die Leibeshöhle eindringenden Cölogewebiszellen nehmen sehr bald eine mehr ovale oder stellenweise sogar eine spindelförmige Gestalt an und färben sich anfangs auf ganz ähnliche Weise wie die Elemente der Bildungszone (bläulich bei Eisenhämatoxylin- und Orange-Färbung); auch ihre Kerne sind mit denjenigen der Ectodermzellen identisch. Sehr bald unterliegen sie aber einer gewissen Veränderung, das Kernkörperchen färbt sich nicht mehr so intensiv und liegt nicht mehr in einem hellen Felde, und die Chromatinkörnchen werden mehr gleichmäßig in der Kernsubstanz verteilt; das Plasma

ist nicht mehr so verdichtet und tingiert sich deshalb heller, mehr oder weniger orange-gelblich. Man könnte leicht zur Annahme kommen, daß alles dieses in der Leibeshöhle des Regenerationskegels erscheinende Gewebe vom Ectoderm stammt und ein Produkt der Differenzierung der in diese Höhle von der Bildungszone hineindringenden Zellen darstellt. Bei näherer Betrachtung der Sache zeigt sich aber, daß ein Teil dieses Gewebes dem alten Peritoneum, und zwar hauptsächlich dem visceralen Blatte desselben seinen Ursprung verdankt. Wir haben schon oben die Aufmerksamkeit des Lesers darauf gelenkt, daß die peritonealen Elemente gegen die Wundfläche in größerer Anzahl wandern, und daß, nachdem schon das neue Epithel und sogar die Anahöcker mit Anlagen der Analcirren vorhanden sind und der Darm mit einem kleinen Proctodäum versehen ist, die peritonealen Elemente des alten Darmes sich als anfangs birnförmige, dann spindelförmige oder verästelte Elemente von ihrem Mutterboden ablösen und in die Höhle der Anahöcker und dann in diejenige des weiter wachsenden Regenerationskegels hineindringen, und daß außerdem vom alten parietalen Peritonealblatte eine, obwohl viel geringere, Anzahl Elemente in diese Höhle hineindringt. Ich bitte nochmals den Leser die Fig. 29 und 30, besonders aber die Fig. 31 zu betrachten, welche einen kleinen Teil des Horizontalschnittes durch die neugebildete Hinterwand des Wurmes 7 Tage nach der Operation oberhalb des Hinterdarmes aus einer Stelle zwischen zwei nach hinten gerichteten, alten Parapodien des letzten Paares darstellt.

Was geschieht nun weiter mit diesem Gewebe, wenn vom Ectoderm der Bildungszone eine starke Proliferation des Cölogewebes hervortritt? Sollte das alte Gewebe zugrunde gehen, so müßten wir irgendwelche Degenerationsercheinungen beobachten. Das habe ich aber niemals gesehen; dagegen fand ich, daß in dem Maße, als von der ventralen Seite des Regenerationskegels immer zahlreichere Elemente des Cölogewebes ectodermalen Ursprunges hinzukommen, die viel kleineren, blasseren, gelblich sich tingierenden und sehr bald eine spindelförmige und verästelte Form annehmenden Elemente des peritonealen Ursprunges gegen den Darm verdrängt werden und sich allmählich so mit den ectodermalen Elementen mischen, daß es weiter keine Möglichkeit gibt, die beiden Arten von Elementen zu unterscheiden. Ich bin deshalb überzeugt, daß die peritonealen Elemente, also diejenigen des mesodermalen Ursprunges, zur Bildung des Cölogewebes des Regenerationskegels beitragen, obwohl die weit wichtigste Rolle in dieser Hinsicht die Produkte der Bildungszone spielen. Man könnte

sagen, daß die alten peritonealen Elemente die formative Aktion der ectodermalen Zellenanhäufungen, der sogenannten »Keimzellen«, vervollständigen.

Die Differenzierung des Cölogewebes beginnt gleich nach seinem Erscheinen, so daß die Anordnung desselben in ein parietales und viscerales Blatt und in eine Reihe von Dissepimentanlagen, die anfangs sehr nahe hintereinander stehen, noch zur Zeit beginnt, wenn die Zellenanhäufungen mit dem Ectoderm der Bildungszone innigst zusammenhängen und wenn noch neue Ectodermzellen sich zu diesen Anhäufungen gesellen. Mehr nach vorn stehen die Scheidewände in immer größerer Entfernung, nach hinten dagegen sind sie, wie erwähnt, zusammengedrängt. Es ist die Angelegenheit besonders wichtig, daß, wenn das Cölogewebe samt den Scheidewänden nach vorn sich vorschiebt und während diese letzteren noch so wenig ausgebildet sind, daß man in ihnen die Muskelzellen von den Peritoneallagen nicht unterscheiden kann, die circuläre Muskelschicht schon vorhanden ist und das Epithel der Leibeswand vom Cölogewebe gänzlich abgrenzt. Wir heben diese Tatsache deshalb hervor, weil es aus diesem Grunde selbstverständlich ausgeschlossen ist, daß in die Scheidewände noch sekundär irgendwelche ectodermale Elemente hineintreten sollen, wie es SCHULTZ und IWANOW angenommen haben, nach welchen das Cölogewebe nur die peritonealen Schichten der Scheidewände, das Epithel aber sekundär noch in situ Muskelemente derselben produzieren soll, die in die Scheidewände hineinwachsen. Diese Beobachtung kann ich keineswegs bestätigen, ich kann dagegen in dieser Hinsicht meine früheren, an *Amphiglene* und *Nerine* ausgeführten Untersuchungen bestätigen, daß nämlich die schon vorhandenen Scheidewändeanlagen sich in eine äußere Zellschicht, d. h. Peritonealanlage und in unter derselben liegende Muskelzellen differenzieren. Man kann das am besten an sagittalen Längsschnitten beobachten. So sehen wir z. B. in Fig. 40, daß während links eine Anlage der Scheidewand noch mit dem Ectoderm der Bildungszone zusammenhängt und aus ovalen und spindelförmigen Zellen besteht, welche ohne jede Grenze in diejenigen des Epithels übergehen, mehr nach rechts dagegen, wo die Scheidewände immer älter und mehr differenziert sind, die circulären Muskelfasern schon gut entwickelt erscheinen und die Scheidewände wie auch das parietale Blatt des Peritoneums von dem Ectoderm sehr deutlich abtrennen. In jüngeren Scheidewänden finden wir nun zwei oder drei Zellschichten, die sich gar nicht voneinander unterscheiden, in älteren dagegen, z. B. in der vierten (von links an) sieht man schon

in der Mitte eine sehr stark spindelförmig ausgezogene Zelle, welche eine künftige Muskelzelle der Scheidewand darstellt, während die peripherischen Zellen Anlagen der künftigen peritonealen Schichten dieser letzteren bilden. In der nächstfolgenden (nach rechts) Scheidewand sehen wir schon in der Mitte eine Muskelfaser und außerdem noch Blutgefäße, welche von dem periintestinalen Blutsinus in die Scheidewände hineinwachsen, worin ich mit IWANOW einig bin.

An Querschnitten durch die Bildungszone sieht man, daß die Zellen des Cölogewebes jederseits, nachdem sie tiefer in die Leibeshöhle hineindringen, in dreifacher Richtung zu wandern beginnen, und zwar verschiebt sich ein Teil weiter in die Leibeshöhle, während ein anderer lateralwärts rückt, sich unter der circulären Muskelschicht immer weiter vorschiebt und bis an die Dorsalseite des Regenerationskegels gelangt; ein Teil endlich wandert medianwärts, bedeckt die Anlagen der longitudinalen Muskulatur und bildet auch eine Zellenanhäufung unter dem Bauchmark, welche dem unpaaren longitudinalen ventralen Muskelstreifen den Anfang gibt, der sich längs der Medianlinie hinzieht. In Fig. 38 und 39 sieht man die oben erwähnte Verteilung des Cölogewebes. Diese letztere samt dem, was wir an Längsschnitten gesehen haben, gibt uns eine klare Vorstellung von den topographischen und formativen Verhältnissen des Cölogewebes.

Wir müssen noch eine Tatsache hervorheben. Wir haben nämlich gesehen, daß dem Cölogewebe ectodermalen Ursprunges sich eine Anzahl Zellen von dem alten Peritoneum, hauptsächlich vom visceralen Blatte desselben, zugesellt. Da nun das Cölogewebe sowohl die definitive Auskleidung des Cöloms, wie auch die Muskeln der Dissipimente und den unpaaren longitudinalen Muskelstrang bildet, so besteht die Frage, ob die alten peritonealen Elemente irgendwelche Beteiligung an der Bildung dieser Muskelemente haben? Wir können diese Frage mit Bestimmtheit negativ beantworten, da erstens, wie oben schon erwähnt wurde, die sich in großer Anzahl ansammelnden Zellen ectodermalen Ursprunges zuerst an der Ventralwand des Regenerates erscheinen und die Elemente peritonealen Ursprunges gegen den Darm verdrängen, und zweitens die ersten Spuren der Muskelemente in den Scheidewänden ventral in der Nachbarschaft des Bauchmarkes erscheinen, weshalb wir diesen Elementen einen rein ectodermalen Ursprung zuschreiben müssen; ventral liegt auch der unpaare longitudinale Muskelstrang, gleicherweise eine rein ectodermale Bildung.

Eine viel schwierigere Frage ist die, ob die Muskulatur des Darmes von einem ebenfalls rein ectodermalen Ursprung ist, oder ob sie auch

den Elementen des alten Peritoneums ihren Ursprung verdankt. Da das viscerale Blatt des Regenerates teilweise aus den der Bildungszone entspringenden Elementen, teilweise aber aus Zellen, die dem alten Peritoneum entspringen, entsteht, und da die Muskulatur des Darmes sich ihrerseits eben aus diesem Blatt entwickelt, so können wir sagen, daß die Darmmuskulatur sehr wahrscheinlich einen nicht rein ectodermalen, sondern einen gemischten Ursprung hat. Mit Bestimmtheit kann ich aber diese Frage nicht lösen, da überhaupt die Elemente beider Arten in etwas späteren Stadien zu unterscheiden unmöglich ist.

VII. Die Neubildung des Bauchmarkes, des Gefäßsystems und der Parapodien.

Diese Fragen werde ich nur kurz behandeln, da ich dem nur wenig Neues hinzufügen kann, was ich schon in meinen früheren Regenerationsstudien mitgeteilt habe. Was zuerst das Bauchmark anbetrifft, so ist es hier, wie bei *Amphiglene* und *Nerine* nach meinen früheren Untersuchungen, ein Produkt des Ectoderms des Regenerates. In der Bildungszone bleibt die Anlage des Bauchmarkes während der ganzen Regenerationszeit im innigsten Zusammenhange mit dem Ectoderm, während mehr nach vorn eine immer deutlichere Grenze zwischen beiden hervortritt; das Längswachstum des Bauchmarkes geht also hauptsächlich von der Bildungszone aus. Vom ersten Augenblick ihrer Erscheinung besteht die Bauchmarkanlage aus dem medianen, aus sehr hohen, cylindrischen, basal sich etwas verästelnden Zellen gebildeten Teil und aus den beiden lateralen Teilen, in welchen eine centrale Fasersubstanz und die Ganglienzellen hervortreten; SCHULTZ und nach ihm IWANOW halten die hohen medialen Zellen ausschließlich für Gliazellen. Ob jedoch aus diesem medianen Zellenstreifen wirklich nur diese letzteren hervorgehen, das halte ich zurzeit noch nicht für vollkommen bewiesen, wie ich es schon in meiner früheren Arbeit hervorgehoben habe. Was die Teilnahme des alten Bauchmarkes an der Bildung des neuen anbelangt, so kann ich hier dasselbe wiederholen, was ich schon auf Grund meiner Untersuchungen über die Regeneration der Enchytraeiden und der Polychätengattungen *Amphiglene* und *Nerine* ausgesprochen habe, und zwar wächst vom alten Bauchmark lediglich eine Anzahl Nervenfasern in das sich neubildende Bauchmark hinein, alle Zellen dieses letzteren stammen dagegen vom Ectoderm des Regenerates ab. In dieser Hinsicht stimmen meine Beobachtungen mit denjenigen anderer Forscher überein.

Wir haben gesehen, daß das Cölogewebe von seiner Ursprungs-

stelle, d. h. von der Bildungszone, nicht nur nach vorn wandert, sondern daß ein geringer Teil desselben auch nach hinten in das Analsegment eintritt. Es ist nun interessant, daß auch das Nervensystem in gewisser Hinsicht von der Bildungszone aus nicht nur nach vorn wächst, sondern daß es sich auch in das Analsegment verlängert, und zwar erscheinen in den beiden Analhöckern in der Tiefe des Epithels, direkt unter der circulären Muskelschicht, zwei zusammenhängende mächtige faserige Stränge als Verlängerungen der Fasersubstanz des Bauchmarkes, die sogar als Nervenstränge in die Analcirren übergehen. Diesen Zusammenhang der Bauchmarkanlage der Bildungszone mit den faserigen Strängen der Analhöcker beobachtet man nicht nur an Längs- und Querschnitten, sondern auch an jungen Regenerationskegeln bei Totalansicht von der ventralen Seite, wo man den direkten Übergang des durchschimmernden jungen Bauchmarkes in die ventralen Teile der Analhöcker bemerken kann, z. B. in Fig. 23 oder 26. In Fig. 41 sehen wir auf einem Sagittalschnitt den direkten Übergang des Bauchmarkes der Bildungszone in den Analhöcker. Man sieht hier auch, daß manche Zellen des Epithels des Analhöckers in das Bauchmark hineindringen, indem sie sich stark verlängern und keilförmig aus der Epithelschicht heraustreten. Manche Zellen, die schon tiefer liegen, gehen an beiden Enden in lange feine Fasern über. Wir müssen daraus schließen, daß die zelligen Elemente des sich regenerierenden Bauchmarkes nicht nur der Bildungszone, sondern teilweise auch den großen Zellen des Epithels des Analhöckers ihre Entstehung verdanken.

Wir müssen noch hinzufügen, daß in der Bildungszone selbst und etwas vor derselben in den jungen Partien des Regenerates eine sehr regelmäßige Zellenanordnung im Ectoderm in der Gegend des Bauchmarkes zu beobachten ist; und zwar erscheint in der Mitte eine Reihe der oben erwähnten hohen Cylinderzellen, in den seitlichen Partien der Bauchmarkanlage — sehr regelmäßig angeordnete Zellensäulen, wobei die am meisten oberflächlich liegende Zelle einer jeden Säule etwas größer erscheint als die tiefer liegenden und als Mutterzelle oder Neuroblast dieser letzteren gedeutet werden kann. Diese Anordnung haben wir in Fig. 41 abgebildet. Dieselbe sieht man am besten an Sagittalschnitten; sie besteht aber nicht lange, da bald eine mehr unregelmäßige Anordnung der zelligen Elemente im Bauchmark des Regenerates zum Vorschein kommt.

Über die Bildung des Gefäßsystems im Regenerate der Polychäten existieren die Beobachtungen MICHELS, meine früheren Beobachtungen

an *Amphiglene* und *Nerine* und die in mancher Hinsicht ausführlicheren Untersuchungen IWANOWS an *Nerine*.

Nach MICHEL verdankt das Gefäßsystem des Regenerates seine Entstehung dem mesenchymatischen Gewebe ectodermalen Ursprunges. IWANOW, der beim *Lumbriculus* eine Teilnahme »des ectodermalen Mesenchyms« an der Bildung des Gefäßsystems deshalb für wenig wahrscheinlich hält, weil die Gefäßzellen schon im Stadium auftreten, wo das Ectoderm sich erst zu differenzieren beginnt, nimmt dagegen bei den Polychäten einen rein ectodermalen Ursprung des Gefäßsystems an. Er behauptet nämlich, daß die erste Spur des Gefäßsystems im Regenerat als ein Sinus periintestinalis hervortritt, der sich zwischen der Darmwand und der Splanchnopleura befindet, welche er, wie wir wissen, für eine rein ectodermale Bildung (Produkt der »Keimzellen«) hält. Infolgedessen, daß in den Seitenteilen des Blutsinus die Splanchnopleura einer Wucherung unterliegt und die Darmwand berührt, wird das Blut nach der Rücken- und Bauchwand des Darmes hinweggedrängt, wo die splanchnopleuralen Elemente den dorsalen und ventralen Blutgefäßstamm bilden.

In meiner Polychätenarbeit von 1905 habe ich gleicherweise hervorgehoben, daß zuerst in dem Regenerat ein ansehnlicher periintestinaler Blutsinus erscheint, was im Einklange mit den Beobachtungen von BÜLOW (3), MISS RANDOLPH (16), MICHEL (11), MAKAROFF (9) und IWANOW (7) steht und mit den Abbildungen, welche uns v. WAGNER (19) beim *Lumbriculus* gibt, zu stehen scheint. Die Wand dieses Sinus besteht nun aus Elementen, welche von den Wandungen der alten Gefäße und von der visceralen Schicht des alten Peritoneums abstammen. In der Fig. 7 meiner betreffenden Arbeit (Taf. XIII), wie auch in einigen andern, sieht man den periintestinalen Sinus von einem mesenchymatischen Gewebe begrenzt, noch bevor das neue Cölogewebe, welches etwas später, und zwar hauptsächlich vom Ectoderm stammt, in der Leibeshöhle erscheint.

Auch bei *Nereis* fand ich, daß sehr früh zwischen dem visceralen Blatte des Peritoneums und der Darmwand ein Blutsinus entsteht. Da aber nach meinen Untersuchungen die Splanchnopleura des Regenerates unter Beteiligung der alten Splanchnopleura zur Entwicklung gelangt, und ich immer eine Kontinuität zwischen den alten Gefäßen der Darmwand und dem erwähnten Sinus des Regenerates beobachtete, schließe ich daraus, daß die Wandungen des Sinus und der direkt von demselben entspringenden Gefäßstämme hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich, den alten splanchnopleuralen Elementen ihre Entstehung

verdanken. Ich behaupte das mit desto größerer Wahrscheinlichkeit, weil ich Wucherungen der Gefäße schon in dem Stadium beobachtete, in welchem das Ectoderm des Regenerates noch keine Zellen des Cölogewebes produziert. So finden wir z. B. in Fig. 31, einem Horizontalschnitte durch den hintersten Körperabschnitt, 7 Tage nach der Operation, ein Gefäß durchgeschnitten, in dessen Wand eine rege Zellproliferation stattfindet. In Fig. 35, wo die »Keimzellen« noch ventral liegen und keine Scheidewändeanlagen gebildet haben, sieht man zwischen der Splanchnopleura und der Darmwand und in der Splanchnopleura selbst Blutgefäße im Gebiete des Analsegmentes und an der Höhe der Bildungszone. Die Wandungen dieser Gefäße stammen somit gewiß von den Elementen der alten Splanchnopleura.

Die Regeneration der Geschlechtsdrüsen wurde bei den Polychäten von IWANOW näher untersucht. Der Verfasser kam in dieser Hinsicht zu sehr interessanten Resultaten, die ich insofern bestätigen kann, als auch nach meinen Beobachtungen bei *Nereis*, wie bei den von IWANOW untersuchten Formen, die Geschlechtsdrüsen des Regenerates ausschließlich von alten Keimdrüsen entspringen, und zwar von entsprechenden Elementen einiger letzteren zunächst liegenden alten Körpersegmente. Wie IWANOW ganz treffend bemerkt, besteht die Geschlechtsdrüse aus dicht aneinander gedrängten Zellen von verschiedener Größe, welche sich durch die mehr oder weniger grobkörnige Struktur ihres Protoplasmas auszeichnen, wobei man bei geschlechtsreifen Individuen alle Übergänge von Urgeschlechtszellen zu den ungeheuren Eizellen, wie auch die verschiedensten Entwicklungsstadien der Samenzellen antreffen kann. Bei ganz geschlechtsreifen Individuen zerreißt das die Gonade umhüllende Peritoneum, und die Geschlechtsprodukte fallen in die Leibeshöhle hinein. Allein, wie IWANOW richtig bemerkt, mögen es nun Hoden oder Eierstöcke sein, so 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, indem er zur nächstfolgenden Neubildung der Geschlechtsprodukte dient. Beim Beginne der Regeneration treten nun die Urgeschlechtszellen aus der Drüse heraus und fangen an, sich längs des ventralen Bauchgefäßes nach dem Hinterende fort zu bewegen; die Zellen wandern entweder einzeln oder in kleinen Häufchen zu beiden Seiten des das Bauchgefäß mit der ventralen Körperwand verbindenden Mesenteriums, oder sie geraten unter das Gefäß und drängen sich beim Hindurchtritt durch das Dissepiment zwischen dem Bauchgefäß und

dem Nervenstamm hindurch in die Höhle des benachbarten Segmentes des Regenerates.

IWANOW behauptet nun weiter, daß die reihen- oder gruppenweise auf der Wanderung begriffenen Geschlechtszellen auf dem ganzen Wege ihrer Fortbewegung von einer zarten Falte des alten Peritoneums bedeckt sind; die Falte bildet einen geschlossenen Schlauch um die Gonadenanlage; er sagt: »Einen derartigen Schlauch kann man bis zu der Genitaldrüse des nächsten alten Segmentes verfolgen, wobei »das die Genitaldrüse mit dem Nephridium umhüllende Peritoneum sich unmittelbar in das Peritoneum des Dissepimentes fortsetzt«. Die Genitaldrüsenanlagen, welche sich nach IWANOW längs des Bauchgefäßes unterhalb des parietalen Blattes des Peritoneums im Regenerate fortbewegen, steigen nun in jedem Dissepiment zwischen den beiden Blättern des Dissepimentperitoneums nach rückwärts, wobei sie das hintere Blatt desselben etwas vorstülpen; an einer bestimmten Stelle des Dissepimentes macht die Genitalzellengruppe Halt, und es entsteht hier eine junge Geschlechtsdrüse von dem Peritoneum bedeckt. IWANOW berichtet uns aber nicht, was endlich mit dem Schlauche geschieht, welcher die ganze Reihe der Geschlechtszellen umhüllt und vom alten Peritoneum als dessen lokale Falte stammt; wenn ich IWANOW recht verstehe, sind nach ihm die neuen Gonaden des Regenerates vom Peritoneum bedeckt, welches neu gebildet und also ectodermalen Ursprunges ist. Wir müssen aber, uns auf die Beobachtungen IWANOWS stützend, annehmen, daß die junge Gonade etwa von einer doppelten peritonealen Schicht bedeckt ist, und zwar: 1) von dem Schlauche, welcher ein Produkt der erwähnten Falte des Peritoneums ist und 2) von einer Ausstülpung der hinteren Wand des entsprechenden Dissepiments des Regenerates. Wenn wir das aber annehmen, so folgt daraus, daß das alte Peritoneum sich an der Bildung des neuen nämlich in derjenigen Gegend des Dissepiments, wo die Gonade liegt, beteiligen muß. IWANOW läßt diesen Punkt unaufgeklärt.

Er bemerkt dabei, daß die Wanderung der Urgeschlechtszellen in das hintere Regenerat auch bei ganz geschlechtsreifen Würmern stattfindet, deren Leibeshöhle dicht mit Geschlechtsprodukten angefüllt ist; allein die Anzahl der Zellen ist hier viel geringer, und dieselben wandern schon nicht mehr reihen- oder gruppenweise, sondern einzeln.

Diese letzte Bemerkung IWANOWS kann ich bestätigen; ich habe nämlich die Regeneration der Nereiden größtenteils während der Geschlechtsreife dieser Würmer untersucht, und da fand ich immer

einzelne junge Geschlechtszellen im Hinterregenerat, aber die Zahl derselben war nicht gering; manchmal sah ich sehr zahlreiche Geschlechtszellen, aber sie waren immer zerstreut oder bildeten ganz unregelmäßige Anhäufungen. Aber auch in denjenigen Fällen, in welchen die Regeneration außerhalb der Geschlechtsreife stattfand, bildeten die Geschlechtszellen zum größten Teil ganz lose Anhäufungen. Sie wanderten aber nicht in so regelmäßigen Wegen, wie es IWANOW bei *Nerine* beobachtete; ich kann sogar sagen, daß diese Zellen viel öfter unter und in dem sich bildenden visceralen Peritoneumblatt der ventralen Darmwand wandern, als unter dem parietalen Blatt der ventralen Körperwand, was IWANOW für den ausschließlichen Durchgangsweg der Geschlechtszellen hält. Was ich aber für besonders wichtig halte, das ist die Tatsache, daß ich sehr oft die jungen Geschlechtszellen, frei durch die Leibeshöhle des Regenerates wandernd, beobachtete, während nach dem von IWANOW bei *Nerine* angenommenen Schema die Wanderung der Geschlechtsdrüsenanlagen immer nur außerhalb des Cöloms, z. B. zwischen dem Parietalblatt und dem Nervenbauchmark oder zwischen den beiden Blättern der Scheidewände stattfinden soll.

In Fig. 40 sehen wir die jungen Geschlechtszellen frei in der sekundären Leibeshöhle zwischen je zwei neugebildeten Scheidewänden liegen, und eine Zelle inmitten des splanchnischen Peritonealblattes. Wir sahen oben, daß besonders das splanchnische Blatt des Regenerates sich unter der Teilnahme des alten Peritoneums entwickelt, und es ist deshalb selbstverständlich, daß einzelne freiliegende junge Geschlechtszellen durch diese peritonealen Elemente mitgerissen werden und in das Regenerat gelangen. Die einzeln oder gruppenweise wandernden Geschlechtszellen, welche frei in der Leibeshöhle liegen, werden, meiner Meinung nach, erst sekundär durch das Peritoneum bedeckt, und geben, indem sie der Hinterwand des Dissepimentes anliegen, hier der jungen Gonade den Anfang. Ich bestreite damit keineswegs die Richtigkeit der Beobachtung IWANOWS, welcher die Geschlechtselemente unter dem parietalen Blatt, also außerhalb der sekundären Leibeshöhle, in das Regenerat hineinwandern sah; ich betone nur, daß das bei *Nereis* nicht der ausschließliche Wanderungsweg dieser Elemente ist; sie rücken, besonders wenn sie einzeln oder in losen Gruppen wandern, in verschiedenen Richtungen nach dem Hintersegment und wählen sich verschiedene Wege aus, sowohl zwischen den sich bildenden Blättern des Peritoneums und der Körper- oder Darmwand, wie auch ganz frei durch die Leibeshöhle in der Zeit, wo die Anlagen der Scheidewände sich noch in statu nascendi befinden.

Was die jungen wandernden Geschlechtszellen anbelangt, so sind sie immer leicht zu erkennen, und zwar deshalb, weil ihr Plasma mehr oder weniger grobkörnig erscheint, wobei bei Eisenhämatoxylin- und Orange-Färbung das Plasma sich intensiv orange und die Körnchen sich intensiv schwärzlich tingieren. Die Form der Elemente ist gewöhnlich eine ovale. Ich finde es aber sehr interessant, was IWANOW bei seinen Formen nicht bemerkt hat, daß die jungen Geschlechtszellen auch etwas amöboide Gestalten annehmen und gelegentlich auch spindelförmig oder etwas geschlängelt-bandförmig werden, was mit der aktiven Wanderung dieser Elemente verbunden ist; die sich in ihren Gestalten stärker verändernden Zellen enthalten gewöhnlich viel weniger Körnchen als die mehr ovalen oder rundlichen, welche mehr passiv durch die peritonealen Elemente nach hinten verdrängt werden. In Fig. 40 sehen wir einige Geschlechtszellen von verschiedener Form.

Was die Parapodien anbelangt, so kann ich im allgemeinen alles bestätigen, was ich darüber in meiner vorigen Arbeit über die Polychätenregeneration mitgeteilt habe. Die Anlagen für Parapodien erscheinen in der Bildungszone direkt neben den Anlagen für das Cölogewebe, lateralwärts von denselben. Bei der Bildung der neuen Segmente bleiben jedoch diese Anlagen eine längere Zeit in verborgenem Zustande; das Epithel eines jeden neugebildeten Segmentes enthält nur an einer bestimmten Stelle der Bauchseite, lateralwärts vom Cölogewebsstreifen, wenn wir uns des Ausdrucks WEISMANN'S (20) bedienen, Determinanten für die Bildung der Parapodien, deren erste Spuren gewöhnlich erst in etwas späteren Stadien der Entwicklung der Segmente sichtbar werden.

Wie verschiedenartig die ersten sichtbaren Anlagen der Parapodien sind, und wie different die Größe derselben sich darstellen kann, das haben wir schon oben beschrieben. Die Parapodien der Nereiden bilden jederseits, wie bekannt, einen mächtigen Stamm, der sich distalwärts in zwei Äste teilt, von welchen jeder wieder zweiästig wird und außerdem einen Cirrus an der Basis trägt. Nun, wie wir schon oben bemerkt haben, erscheinen gewöhnlich in der ersten Anlage des Parapodiums einige kleine in einer queren Reihe liegende Höckerchen, welche die ersten sichtbaren Spuren der beiden Cirri und der beiden Äste, und in manchen Fällen sogar die ersten Spuren der beiden sekundären Verästelungen eines jeden Astes darstellen; erst später differenziert sich der basale Stamm des Parapodiums. Die Differenzierung der Bestandteile des Parapodiums schreitet also in der Richtung gegen die Basis desselben fort. Damit steht auch meine frühere Beobachtung

im Einklange, daß die ersten Spuren der distal sitzenden Borsten, und besonders der Borstenfollikelanlagen, noch vor dem Erscheinen der von außen sichtbaren höckerigen parapodialen Ausstülpungen im Ectoderm des Regenerates zum Vorschein kommen.

Was die Entwicklung der Borsten, wie auch der Muskulatur der Borstenfollikel anbelangt, welche letztere auch hier den ectodermalen Zellen, die früh in dem Gebiete der Parapodienanlagen aus dem Epithel heraustreten, ihre Entstehung verdankt, kann ich das bestätigen, was ich schon in meiner früheren, die Regeneration der Polychäten betreffenden Arbeit mitgeteilt habe.

VIII. Theoretische Betrachtungen.

Der ganze Regenerationsvorgang ist meiner Meinung nach eine Reihe von Reaktionen des Organismus auf äußere und innere Reize, die eine Auslösung eines ganzen Systems von latenten Vererbungstendenzen verursachen.

Ich stelle mir den ganzen Vorgang bei den Polychäten auf Grund meiner diesbezüglichen Untersuchungen, besonders bei *Nereis*, folgendermaßen vor:

Der erste äußere Reiz, welcher hier die Verwundung des Körpers darstellt, ruft zwei momentane reflectorische Reaktionen hervor, und zwar: 1) eine sehr starke Kontraktion der circulären Muskulatur der Körperwand und 2) eine Hinausragung, sowie eine geringe (bei *Nerine* und *Amphiglene* viel stärkere) Umstülpung des hintersten durchschnittenen Darmendes. Das sind zwei zweckmäßige Reflexe, welche die Verengung der Wundöffnung zur Folge haben. Der darauffolgende Reiz, welcher teilweise ein äußerer, teilweise schon ein innerer ist, und zwar: a) die Wirkung der Außenwelt, des umgebenden Mediums, auf die noch offene Wunde und b) die starke schon zustandegedehnte Kontraktion der Körperwand am Wundrande und die gegenseitige Näherung der beiden peritonealen Blätter, ruft eine weitere Reaktion seitens des Organismus hervor, welche die Lockerung der peritonealen Schichten, die Auswanderung einer Anzahl von Peritonealzellen und eine Wanderung dieser Elemente wie auch lymphatischer Zellen und junger Geschlechtszellen in der Richtung gegen die Wunde bedingt. Somit findet ein provisorischer Wundverschluß statt, aber bald ruft ein weiterer Reiz, und zwar teilweise wieder ein äußerer (die Wirkung des Mediums), teilweise ein innerer (die Wirkung des sich am Wundrande anhäufenden, eingewanderten, oben erwähnten Zellenmaterials) eine starke Proliferation des Epithels

am Wundrande und die Bildung einer Epitheldecke an der Wundfläche hervor.

Sobald nun eine gegenseitige Berührung des am Wundrande neugebildeten Epithels mit dem Epithel des Darmes stattgefunden hat, wirkt sie als ein Reiz auf den Darm, welcher sich, wahrscheinlich wieder am reflectorischen Wege, kontrahiert und somit von der Wundfläche zurücktritt. Die nahe Nachbarschaft des Entoderms ruft eine lokale energischere Proliferation des Ectoderms und die Bildung eines Proctodäums hervor. Dieser Reiz löst eine verborgene erbliche Tendenz des Ectoderms aus, beim Zusammentreten mit dem Entoderm in der Richtung gegen dasselbe zu wachsen, was in den ontogenetischen Prozessen eine Bildung von stomodäalen und proctodäalen Einstülpungen regelmäßig und fast allgemein hervorruft. Daß bloß die nahe Nachbarschaft des Darm- und des Hautepithels eine Proliferation dieses letzteren hervorrufen und somit als ein auslösender Reiz wirken kann, beweist u. a. die interessante Beobachtung meines Schülers, des Herrn Dr. HIRSCHLER, der bei dem Blutegel nach einem etwas schiefen Querschnitte durch das Hinterende des Körpers und somit nach der Verwundung nicht nur des Hinterdarmes, sondern auch eines der beiden nach hinten gerichteten seitlichen Blindausstülpungen des Mitteldarmes, eine zweifache lokale Proliferation des Epithels der Wundfläche und somit eine Bildung nicht nur eines neuen normalen Afters, sondern auch eines kleinen accessorischen Seitenafters erzielte.

Das Vorhandensein des Afters wirkt als ein neuer Reiz auf das umgebende neugebildete Epithel des Wundrandes; und zwar, wie das junge Epithel der Larve im Zusammenhange mit der direkten Nachbarschaft des Afters die paarigen ventralen Verdickungen, d. i. die Analhöcker, bildet, so ruft auch die Nachbarschaft des Afters ein stärkeres Wachstum des neugebildeten jungen, einen embryonalen Charakter besitzenden Epithels an der Ventralseite des Regenerates hervor und bedingt somit die Bildung der charakteristischen Analhöcker samt Analcirren.

Bei der Entwicklung eines Polychätenkörpers aus der Trochophoralarve existiert zuerst das Analsegment und dann entstehen direkt vor demselben immer neue Segmente. Vor dem Analsegment befindet sich also die Bildungszone für die neuen Segmente, wobei ein jedes Segment von vorn aus den Elementen dieser Bildungszone den Anfang nimmt und somit in einem gewissen Entwicklungsstadium die Fähigkeit besitzt, an seiner Ventralseite in der Mitte die Bauchmarkanlage, lateralwärts von derselben die Anlagen für die

longitudinale Muskulatur und für das Cölogewebe, sowie an seiner ganzen inneren Oberfläche einzelne tiefere Ectodermzellen für die Bildung der circulären Muskelfasern der Leibeshöhle und endlich lateralwärts von den Cölogewebsanlagen die eine längere Zeit latent bleibenden, lokalen Anlagen für die künftigen Parapodien zu produzieren.

Wir sehen also, daß ein junges, embryonales Ectodermepithel, welches direkt vor dem Analsegment liegt, eine starke und in verschiedenen Richtungen bestimmte Proliferationsfähigkeit besitzt, daß die Bildungszone des Embryos in verschiedenen Gegenden determiniert ist, daß sie eine prospektive Potenz besitzt, sich verschiedenartig zu differenzieren und bestimmte Bestandteile des wachsenden Organismus zu bilden. Nun können wir mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß das Epithel eines jeden Segmentes die ihm in gewissen Entwicklungsstadien eigentümliche Vererbungstendenz in einem latenten Zustande behalten kann, was als eine zweckmäßige Einrichtung bei der großen Verletzbarkeit der Tiere anzusehen ist und somit auf dem Wege der natürlichen Zuchtwahl zustande gekommen gedacht werden kann.

Die Anwesenheit des Analsegmentes mit der ihm eigentümlichen, sehr charakteristischen Struktur dient, meiner Meinung nach, als ein innerer Reiz, welcher eine energische Proliferation des ihm direkt von vorn anliegenden jungen, neugebildeten und deshalb einen embryonalen Charakter aufweisenden Epithels verursacht, wobei die Auslösung eines ganzen Systems von latenten Vererbungstendenzen zum Ausdruck kommt.

Daß die Prozesse, welche einerseits in der Bildungszone des Regenerates und andererseits in der präanaln Region beim Wachstum der Trochophoralarve hervortreten, auf einen gemeinsamen Typus zurückgeführt werden können, und daß hier und dort sogar eine ganz ähnliche Verteilung der Anlagen in topographischer Hinsicht stattfindet, das scheint mir keinem Zweifel zu unterliegen. Hier und dort bilden ja der mediane Zellenstreifen und die beiderseits mit ihm verbundenen Zellengruppen die Anlagen des Bauchmarkes, und zwar des medianen zur Neurogliabildung dienenden Zellenstreifens und der gangliösen und faserigen Teile der Bauchganglienlinie. Die »Urmesoblasten« der Trochophora, die den beiden Mesodermstreifen, also dem »Cölogewebe«, den Ursprung geben, entwickeln sich bei *Lopadorhynchus* nach E. MEYER (10) aus dem bereits gut ausgebildeten jungen ectodermalen Epithel der Trochophore, und zeigen eine ganz analoge Lage bei der Larve und im Regenerat, inmig hier und dort mit der Anlage für die longitudinale Körpermuskulatur verbunden.

Lateralwärts treten hier und dort etwas später die Anlagen für die Parapodien hervor, wie es schon KLEINENCERG (8) beschrieben und abgebildet hat. Die typischen Urmesodermzellen anderer Polychätenlarven sind nach E. MEYER bei *Lopadorhynchus* durch zwei Zellgruppen ersetzt, die am Hinterende der Bauchplatten in das Ectoderm eingesenkt sind und der Bauchmarkanlage direkt anliegen. Das ist ohne Zweifel eine sekundäre Veränderung des Embryonalprozesses, denn in Fällen, wo bei den Polychäten die typischen Urmesoblasten hervortreten, entwickeln sie sich mehr oder weniger direkt aus den Blastomeren, wie es E. MEYER (10) und später WOLTERECK (18) (1904) nachgewiesen haben. Bei der Regeneration, wo ja keine Blastomeren vorhanden sind, sondern schon ein differenziertes, obgleich einen erblich embryonalen Charakter besitzendes Wundepithel den Mutterboden für weitere Bildungen darstellt, können nur solche Verhältnisse vorhanden sein, wie bei der *Lopadorhynchus*-Larve, wo die typischen Urmesoblasten durch gewisse Zellgruppen ersetzt sind, und wirklich sind die Verhältnisse bei der Polychätenregeneration ganz ähnlich denjenigen, welche bei der *Lopadorhynchus*-Larve von E. MEYER beschrieben worden sind; hier und dort entstehen Zellgruppen, welche den Mesodermstreifen den Anfang geben, als paarige Anlagen in dem schon differenzierten Ectoderm der Larve bzw. des Regenerates.

In dem Epithel der Bildungszone des Regenerates unter dem Einflusse der ähnlichen inneren Reize werden also dieselben schlummernden Vererbungstendenzen zur Auslösung gebracht, die auch in der Keimzone der Trochophoralarve zur Entwicklung gelangen.

Der Verlauf der Regeneration bei den Polychäten stellt also mehr oder weniger eine Wiederholung der ontogenetischen Prozesse dar; eine vollkommene Wiederholung kann es keineswegs sein, da die Bedingungen der Entwicklung in dem einen und in dem andern Falle ganz different sind. Wie bei der Wiederholung mancher phylogenetischer Prozesse in der Ontogenie durch Erscheinungen, die mit den speziellen Bedingungen der ontogenetischen Entwicklung innigst verknüpft sind, vieles verwischt und als Cänogenetisches bezeichnet wird, so können wir auch in den regeneratorschen Prozessen, wo so viele Vererbungstendenzen durch die äußeren und inneren Reize ausgelöst werden, in gewisser Hinsicht primäre, den ontogenetischen entsprechende und sekundäre, durch besondere Bedingungen hervorgerufene Erscheinungen unterscheiden, wobei die letzteren mehr oder weniger die ersteren verwischen.

In unserm Falle stellt z. B. die durch den ersten äußeren Reiz,

d. h. durch die Verwundung des Körpers und den Einfluß des neuen Mediums auf die durchschnittenen Gewebe, hervorgerufene Wundheilung eine solche sekundäre Erscheinung dar, welche nichts Gemeinsames mit der Ontogenie hat. Die Bildung der Rumpffsegmente infolge des inneren Reizes unter dem Einfluß des neuentstandenen Analsegmentes auf das junge präanale Epithel, stellt dagegen, wie wir gesehen haben, in großem Maße eine Wiederholung ontogenetischer Prozesse dar. Das rückdifferenzierte, junge, neugebildete Epithel der präanal Region, d. h. der Bildungszone, verhält sich im allgemeinen so wie die präanale Ectodermzone der Trochophora; aber auch hier treten Verschiedenheiten hervor, die mit den verschiedenen Bedingungen ursächlich verknüpft sind, z. B. die Teilnahme des alten Peritoneums an der Bildung des Cölogewebes, das Hineinwachsen alter Nervenfasern in das sich neubildende Bauchnervensystem. Diese Prozesse dienen sozusagen zu einer vollständigeren Verbindung des Regenerates mit den alten Körperpartien, zu einer besseren Vereinigung beider Teile, zur Verwischung der vielleicht durch das verschiedene Alter der Gewebe bedingten Differenzen. Wir sehen also, daß selbst in dem Falle, wie bei den Polychäten, wo die Wiederholung ontogenetischer Prozesse so scharf bei der Regeneration hervortritt, primäre und sekundäre Erscheinungen zu unterscheiden sind, welche man gewissermaßen mit den palingenetischen und cänogenetischen Prozessen in der Ontogenie vergleichen kann, wobei die letzteren die ersteren verwisehen.

Die Frage, ob bei der Regeneration eine Wiederholung der ontogenetischen Prozesse stattfindet, wurde schon öfters diskutiert.

Es ist bekannt, daß schon manche ältere Autoren, welche die Regeneration der Anneliden untersucht haben, eine solche Wiederholung angenommen haben. So gibt z. B. BÜLOW (3) an, daß bei der Regeneration mancher Naiden neue Gewebe des Hinterregenerates infolge einer Art Einstülpung entstehen sollen, welche er direkt mit der Gastrulation vergleicht, was sich jedoch als vollkommen falsch erwies; es genügt, die Abbildungen BÜLows anzusehen, um überzeugt zu werden, daß BÜLOW die proctodäale Einstülpung für eine embolische Gastrula angesehen hat. Auch andre Forscher an verschiedenen andern Objekten, z. B. A. GOETTE und FRAISSE, bei der Untersuchung der Regeneration der Wirbeltiere haben manche der betreffenden Prozesse mit den ontogenetischen Prozessen verglichen.

T. H. MORGAN (12) bespricht diese Frage näher. Er sagt u. a.: »CARRIÈRE findet, daß das Auge der Schnecke in fast genau derselben

Weise aus dem Ectoderm regeneriert, wie sich das Auge beim Embryo bildet. Ich meine, daß, da in beiden Fällen dasselbe Gebilde (das Auge) auf demselben Mutterboden (Ectoderm) entsteht, es nicht verwunderlich ist, daß die beiden Prozesse viel Gemeinsames haben. «

»Der Irrtum liegt, nach meiner Meinung, nicht in der Behauptung, daß die beiden Prozesse große Ähnlichkeit haben, oder selbst ganz gleich verlaufen, sondern darin, daß behauptet wird, die Regeneration wäre eine Wiederholung der Ontogenese. Unter denselben Bedingungen werden ja wohl dieselben Faktoren, welche die embryonale Entwicklung geleitet haben, auch die regenerativen Prozesse leiten. Ja, ich meine, wir sollten erwarten, daß die beiden Vorgänge noch viel öfter miteinander übereinstimmen als es der Fall ist. Daß sie so oft in ganz verschiedener Weise verlaufen, liegt eben daran, daß die Bedingungen bei jungen und erwachsenen Individuen meistens doch recht verschieden sind. «

Bei der Regeneration der Organe und Körperteile der erwachsenen oder jungen Tiere sind überhaupt zwei Fälle möglich. Und zwar, entweder entwickeln sich die neuen Gewebe und Organe aus den entsprechenden alten, welche verwundet worden sind, oder aus einem neuen, nach der Wundheilung entstandenen Regenerationsgewebe, welches den Charakter eines embryonalen Gewebes hat. Bei den Fischen z. B., nach meinen (15) Untersuchungen an den aus dem Ei ausgeschlüpften jungen Forellen, regenerieren die neuen Gewebe von den entsprechenden alten aus. Es bildet sich hier zwar ein Wundgewebe, welches zum provisorischen, schnellen Wundverschlusse dient, ein Gewebe, dessen verästelte, einen mesenchymatischen Charakter aufweisende Elemente sogar teilweise vom Ectoderm der Wunde entstehen, aber alle Gewebe, welche bestehen bleiben, verdanken ihren Ursprung den alten, differenzierten Geweben des Organismus. Hier gilt also der Satz: Gleiches aus Gleichem. Bei den Polychäten dagegen haben wir einen diagonal entgegengesetzten Fall; hier entsteht fast alles aus dem sich neubildenden indifferenten Epithel der Wundfläche, dessen Produkt, das Epithel der Bildungszone, eine wichtige regenerative Rolle spielt. Es ist selbstverständlich, daß von der »Wiederholung« der embryonalen Prozesse während der Regeneration wirklich nur in den Fällen letzterer Art eine Rede sein kann, denn nur hier kann man von einem omnipotenten Charakter dieses indifferenten Bildungsgewebes sprechen, so wie wir von einem omnipotenten Charakter der ersten embryonalen Zellen reden, und nur hier kann eine Mosaiкарbeit und eine allmähliche Differenzierung der Gewebe

stattfinden, welche derjenigen bei der embryonalen Entwicklung gleicht.

Hat nun MORGAN recht, indem er sagt, daß es überhaupt ein Irrtum ist, von einer Wiederholung der ontogenetischen Prozesse während der Regeneration zu sprechen? Mir scheint es, daß in unserm Fall (bei der Polychätenregeneration), der ein äußerst charakteristischer ist und welchen man als einen typischen Fall einer sehr vollständigen Regeneration bezeichnen kann, die sowohl in der freien Natur, wie auch nach einer künstlichen Operation bei allen Individuen stets zustande kommt, von einer wirklichen Wiederholung die Rede sein kann. Wir haben gesehen, daß bei der Polychätenentwicklung ein jedes Segment, eins nach dem andern von der präanaln Bildungszone der Trochophora entsteht, und daß bei der Entwicklung derselben das Ectoderm der Bildungszone in verschiedenen Regionen zur Hervorbringung bestimmter Organe determiniert ist. Wir können uns vorstellen, daß das Ectoderm aller Rumpfsegmente sogar schon nach der vollen Differenzierung der inneren Organe derselben die embryonale Tendenz erblich behält, bei gewissen Bedingungen auf dieselbe Weise dieselben bestimmten Anlagen zu produzieren, wie in den frühesten Momenten seiner Existenz, wenn das betreffende Segment noch in statu nascendi war und sich aus der präanaln Bildungszone der Trochophora erst zu differenzieren begann.

Indem wir uns in rein symbolischer Weise des Ausdruckes WEISMANNS bedienen, können wir sagen, daß im Ectoderm eines jeden Rumpfsegmentes des Polychätenkörpers ein erblich ihm mitgeteiltes »Nebenkeimplasma« lokalisiert ist, welches eine prospektive Potenz besitzt, neue bestimmte Gewebe zu produzieren und welches nach einer Reihe von äußeren und inneren Reizen von dem potentiellen Zustand in einen aktiven überführt werden kann. In diesem Sinne können wir wirklich, nach meiner Meinung, von einer Wiederholung der ontogenetischen Prozesse bei der Renegeration sprechen, da wir in beiden Fällen eine Auslösung derselben prospektiven Potenzen, derselben latenten Vererbungstendenzen, annehmen müssen. Nach MORGAN genügt die Tatsache, daß dieselben Gebilde auf demselben Mutterboden entstehen, zur Erklärung der so häufig erscheinenden Ähnlichkeit der ontogenetischen und regenerativen Prozesse, wie z. B. in dem CARRIÈRESchen Fall, welcher die Regeneration der Schneckenaugen betrifft. Mir scheint es aber, daß es sich hier nicht nur um »Ähnlichkeit« handelt; es könnten ja dieselben Endresultate sogar auf

demselben Mutterboden bei verschiedenen äußeren und inneren Bedingungen (und recht verschieden sind sie im Embryo und beim erwachsenen Tiere) auf sehr differenten Wegen erzielt werden; wenn sie sich aber trotz der großen Differenz in den Bedingungen fast denselben Entwicklungsweg wählen, so müssen wir annehmen, daß das durch dieselben erblichen Anlagen, durch die identischen prospektiven Potenzen des embryonalen Materiales und des primären Regenerationsgewebes bedingt ist. Die Differenzen in beiden Gruppen von Prozessen sind aber nur durch die Verschiedenheit der Bedingungen hervorgerufen.

Wir kennen aber viele Erscheinungen, welche der »Wiederholung« der Ontogenese bei der Regeneration zu widersprechen scheinen, z. B. der so vielfach besprochene Fall der Linsenregeneration bei den Amphibien. Der Fall ist um so interessanter, da es sich nicht nur bei allen in dieser Hinsicht untersuchten Amphibien herausgestellt hat, daß die neue Linse sich von dem Irisrande aus regeneriert (COLUCCI, E. MÜLLER, P. RÖTHIG, A. FISCHER u. a.), sondern daß vielmehr auch bei den Teleostiern, nach den sorgfältigen weiterhin zur Veröffentlichung gelangenden Untersuchungen meines Schülers Herrn JAN GROCHMALICKI (bei jungen Forellen), die Neubildung der Linse vom Irisrande aus erfolgt. Wahrscheinlich ist das eine Eigentümlichkeit aller Vertebraten. MORGAN sagt, daß der wichtigste Teil dieser Entdeckung darin besteht, daß die Linsenregeneration »nicht wie bei der Embryonalentwicklung vom Ectoderm her erfolgt«. Diese Tatsache heben alle neueren Forscher hervor, als einen Beweis, daß die Regeneration hier nichts Gemeinsames mit der Ontogenese hat. Aber, fragen wir, wie kann überhaupt die Regeneration der Linse aus dem »Ectoderm« zustande kommen? Die Cornea ist ebensowenig ein Ectoderm wie die Iris, sie ist nur ein Produkt des Ectoderms. Von welchem Teil der Cornea könnte sich die Linse neu bilden? Vom äußeren Epithel nicht, da unterhalb desselben eine mächtige Schicht Bindegewebes liegt; es wäre nur möglich, daß die neue Linse sich aus dem stark abgeplatteten und stark differenzierten, einschichtigen »Corneaendothel« bilde, welches man übrigens ebensowenig »Ectoderm« nennen kann wie z. B. die Retina, obwohl beide Bildungen Produkte des äußeren Keimblattes sind. Wenn jedoch die Linse sich niemals aus dem »Corneaendothel« neu bildet, so müssen wir annehmen, daß diesem letzteren nur ganz differenzierte, ganz einseitige Erbpotenzen, eigentümlich sind, weshalb dieses Endothel bei der Regeneration nur ein gleiches Gewebe produzieren kann; das

Irisepithel dagegen enthält noch verschiedene Erbpotenzen, welche infolge eines bestimmten Reizes zur Auslösung gelangen. Daß eben nicht die innere Corneaeptithelschicht, sondern das Irisepithel nach einem und demselben operativen Reize die Linse neuzubilden die Fähigkeit besitzt, daß nur das Irisepithel einer Rückdifferenzierung unterliegen kann, das beweist nämlich, daß das erstere erblich unipotent, das letztere dagegen, sozusagen, diversipotent ist. Sobald aber die Rückdifferenzierung stattgefunden hat, sobald die Epithelzellen der Iris auf die Stufe der primitiven Ectodermalzellen herabgestiegen sind, erfolgt schon die Bildung der Linsenfasern auf eine der embryonalen ähnliche Weise. Die Linsenregeneration, wo kein Parallelismus mit der Ontogenese zu sein scheint, einerseits, die Polychätenregeneration, wo derselbe in so klarer Weise hervortritt, andererseits und viele andre analoge Fälle zeigen uns, wie wenig wir noch die allgemeinen Gesetze der komplizierten Vererbungsercheinungen kennen. Die obigen Tatsachen beweisen aber gleichzeitig, daß keineswegs »alles aus allem« sich bilden kann, sondern daß eine exakt zu bestimmende Gesetzmäßigkeit in der Neubildung von Geweben und Organen existiert, eine Gesetzmäßigkeit, welche äußerst kompliziert ist und bei verschiedenen Tierformen und in verschiedenen Organen derselben different verlaufen kann, in bestimmter Abhängigkeit von der inneren Struktur der betreffenden Organismen, von verschiedenartiger Verteilung der Vererbungspotenzen während der Ontogenese und von äußeren Bedingungen, welche als Auslösungsreize für die latenten Erbpotenzen wirken. Da aber die strukturellen und ontogenetischen Verhältnisse der Organismen nur Ausdrücke einer langen Reihe phylogenetischer Entwicklung der Organismenwelt darstellen, so spielen auch ohne jeden Zweifel die phylogenetischen Faktoren eine wichtige und bestimmende Rolle in der Art und Weise des Verlaufes nicht nur der embryonalen Entwicklung, sondern auch der Regenerationsprozesse bei verschiedenen Organismen.

IX. Kurze Zusammenfassung.

1) Die Regeneration des hinteren Körperabschnittes erfolgt bei *Nereis* sehr leicht und verhältnismäßig schnell, und zwar sowohl in der freien Natur nach dem zufälligen Verlust eines größeren oder kleineren hinteren Körperabschnittes, wie auch beim künstlichen Abtrennen desselben.

2) Die große Regenerationsfähigkeit steht in ursächlichem Zu-

sammenhang mit einer großen Verletzbarkeit und ist eine Folge der inneren Struktur der Tiere und der äußeren Lebensbedingungen. Bei einer großen Vulnerabilität und bei Bedingungen des Lebens, welche die eventuelle Verwundung begünstigen, ist die große Regenerationsfähigkeit eine sehr nützliche Anpassung, und als solche konnte sie unter der Wirkung der natürlichen Auslese entstehen.

3) Die erste Erscheinung, welche als eine Vorbereitung des Organismus zur eigentlichen Regeneration anzusehen ist, ist die Wundheilung, bei welcher folgende Prozesse zu unterscheiden sind: a. starke Kontraktion der circulären Muskulatur der Körperwand; b. ein Hervorragan und eine kleine Umstülpung der Ränder des durchschnittenen Darmes — welche beide Prozesse zur Verengung der Wundöffnung führen; c. eine Anhäufung von Leucocyten, peritonealer Elemente und Geschlechtselemente an der Wundöffnung, wodurch ein provisorischer Pfropf gebildet wird; d. Bildung einer epithelialen Decke an der Wundfläche, welche von den Rändern des alten Epithels entsteht; e. das Zusammenwachsen des Darmepithels mit dem Wundepithel.

4) Durch eine Einstülpung eines Teiles des neugebildeten Epithels der Wundfläche entsteht ein kurzes Proctodäum, welches somit, wie bei der embryonalen Entwicklung, einen ectodermalen Ursprung hat.

5) Bald nach der Bildung des Afters, welcher in den meisten Fällen von Anfang an terminal liegt, manchmal aber zuerst eine dorsale oder ventrale Lage hat und erst später terminal zu liegen kommt, entstehen die beiden ventralen Afterhöcker und die Aftercirren. In der Form, Größe und Lage, wie auch in der Symmetrie derselben treten bei verschiedenen Individuen recht verschiedene Verhältnisse auf, welche jedoch mit dem weiteren Verlaufe der Regeneration reguliert werden.

6) Ein schief ausgeführter Schnitt verursacht die Bildung eines Regenerates, dessen Längsachse senkrecht zur Schnittfläche gerichtet ist, aber diese Lage des Regenerates dauert nur sehr kurz, und bald erfolgt eine Regulation, so daß die Richtungsachse des Regenerates im weiteren Verlaufe der Entwicklung mit der Hauptachse des Wurmkörpers zusammenfällt. Diese Regulation kommt durch ungleichmäßiges Wachstum des Regenerates auf verschiedenen Wegen zustande.

7) Wenn bei einem schiefen Schnitt einerseits das Parapodium abgetragen wird, regeneriert dieses letztere schneller als der abgetragene Rumpfteil, wobei zuerst die terminalen Teile des Parapodiums entstehen.

8) Ein einseitiges Abtragen des Parapodiums bei einem schiefen

Durchschnitte des Körpers verursacht sehr oft eine gewisse, aber auch nur eine temporäre Asymmetrie in der Ausbildung des Regenerationskegels, und zwar sind gewöhnlich die Analhöcker, Analcirren und Parapodien an der entgegengesetzten Seite des Regenerates etwas stärker entwickelt (Kompensationsprinzip). —

9) Die Analhöcker (samt den Analeirren), die unter dem After terminal und ventral liegen, bilden das Analsegment, welches also die erste Bildung des Hinterregenerates darstellt. Direkt vor dem Analsegment bildet das neuentstandene Wundepithel eine Zone, in welcher eine rege Zellteilung stattfindet, und welche Zellmaterial für neue Segmente produziert, die sich zwischen das Analsegment und das letzte alte Segment hineinschieben, und zwar so, daß das jüngst gebildete Segment immer direkt vor der Bildungszone liegt, dagegen das älteste Segment des Regenerates hinter dem letzten alten Segment zu liegen kommt, so wie es bei der Ontogenese stattfindet.

10) Das Epithel der Bildungszone ist von Anfang an in verschiedenen Gegenden zur Bildung bestimmter Anlagen des Körpers determiniert, und zwar ist die Topographie dieser Anlagen der embryonalen ähnlich.

11) Die vom Ectoderm des Analsegmentes und der Bildungszone einzeln sich ablösenden Zellen geben der circulären Muskulatur der Körperwand den Anfang, welche somit der longitudinalen Muskulatur gegenüberzustellen ist, die zusammen mit der Anlage des Cölogewebes, obwohl in einer lokalisierten Gegend des Ectoderms (in nächster Nachbarschaft mit der Bauchmarkanlage) entspringt.

12) Die epitheliale Bildungszone, die unmittelbar vor dem Analsegment liegt, differenziert sich in einen dorsalen und in einen ventralen Abschnitt; indem im ersteren hauptsächlich nur die Weiterbildung von Ectodermzellen stattfindet, so daß dieser Abschnitt nur das Wachstum des dorsalen Teiles der Körperdecke der neuentstehenden Segmente bedingt, unterliegt der ventrale Abschnitt der Bildungszone wichtigen lokalen Differenzierungen, und zwar entsteht in der Mitte die Anlage für das Bauchmark, zu beiden Seiten derselben erscheinen die paarigen Anlagen, erstens für das Cölogewebe und zweitens für die longitudinale paarige Körpermuskulatur. Diese zwei letzten Anlagen sind von Anfang an individualisiert, obwohl sie sehr innig zusammenhängen, wobei die Anlage für die paarige Längsmuskulatur sehr innig mit der Bauchmarkanlage zusammenhängt und medianwärts liegt, die paarige Anlage des Cölogewebes dagegen mehr lateralwärts zu liegen kommt. Lateralwärts von den Cölogewebsanlagen erscheinen etwas später die ersten Anlagen der Parapodien.

13) Das neue Bauchmark entsteht aus drei von Anfang an lokal abgegrenzten Anlagen des Ectoderms, aus einer unpaaren, medialen, welche hauptsächlich zur Bildung der Gliazellen zu dienen scheint und aus zwei paarigen, lateralen. Vom alten Bauchmark dringen keine Zellen in das sich neubildende hinein, nur eine Anzahl alter Nervenfasern tritt in das neue Bauchmark hinein und dient zum innigeren Zusammenhang beider Bildungen.

14) Die Anlage des Bauchmarkes, welche zuerst in der Bildungszone zum Vorschein kommt, erscheint etwas später als ein paariger Strang auch in dem Ectoderm der Anahöcker und verlängert sich als paarige Nervenstränge in die Analeirren.

15) Das Cölongewebe (wie auch die Anlage der longitudinalen Muskulatur) besteht aus großen, charakteristischen Zellen, welche gruppenweise in die Höhle des Analsegmentes hineindringen, hauptsächlich aber nach vorn wandern, und sich sehr bald in eine parietale und eine viscerale Schicht, wie auch in eine Reihe von Scheidewände, als Anlagen der Dissepimente, differenzieren.

16) An der Bildung des Cölongewebes beteiligen sich in nicht geringem Maße auch Zellen, welche von den alten peritonealen Schichten abstammen, besonders aber vom splanchnischen Blatt.

17) Die Anlagen der Dissepimente differenzieren sich in eine äußere Zellschicht, welche die vordere und hintere Peritonealwand derselben bildet und in innere Zellen, die den Muskeln der Dissepimente den Ursprung geben. Eine sekundäre Einwanderung von Ectodermzellen in die Anlagen der Dissepimente habe ich bei *Nereis* nicht gesehen.

18) Die ectodermalen Anlagen der paarigen Longitudinalmuskulatur unterliegen ähnlichen Veränderungen wie bei *Amphiglene* und *Nerine* nach meinen vorigen Untersuchungen; jede Muskelfaser ist ein Produkt einer einzigen Zelle, welche infolge der Kernteilung mehrkernig wird. Ein Teil der Zellen wandert in die Höhle des Analsegmentes, umgibt hier von beiden Seiten den Hinterdarm, wandert in die Dorsalseite und bildet paarige Anlagen für die dorsale, paarige Longitudinalmuskulatur, während der weitaus größte Teil der Zellen an der ventralen Seite bleibt, unmittelbar dem Ectoderm anliegt und die ventrale paarige Longitudinalmuskulatur liefert.

19) Der unpaare, oberhalb des Bauchmarkes verlaufende Längsmuskelstrang verdankt gleicherweise dem Cölongewebe seinen Ursprung, ist also auch ectodermal.

20) Die Borstenanlagen, wie auch die Muskulatur der Borstenfollikel, haben gleicherweise einen ectodermalen Ursprung. Alle parapodialen

Bildungen entstehen aus bestimmten Stellen des Ectoderms an der ventralen Seite des Regenerates lateralwärts in unmittelbarer Nähe derjenigen Stellen, wo das Cölogewebe erscheint.

21) Das Gefäßsystem des Regenerates entwickelt sich hauptsächlich vom Blutsinus aus, welcher zwischen dem Darm und der Splanchnopleura erscheint und mit den Darmgefäßen des alten Wurmkörpers kommuniziert. Da die Splanchnopleura teilweise vom Cölogewebe ectodermalen Ursprunges, in großem Maße aber auch von alten splanchnopleuralen Elementen stammt, so ist daraus zu schließen, daß die Wandungen der Gefäße hauptsächlich denjenigen des alten Wurmkörpers ihre Entstehung verdanken, wofür die sehr frühe Proliferation der Wandungen der durchschnittenen Gefäße spricht.

22) Die Geschlechtsdrüsen des Regenerates stammen von jungen Geschlechtszellen des letzten oder einiger der letzten alten Segmente des Wurmkörpers ab. Die jungen Geschlechtszellen wandern in das Regenerat hinein. Sie werden teils durch die alten peritonealen Zellen mitgeschleppt, teils wandern sie aktiv durch die Leibeshöhle, noch bevor die Scheidewände zur vollständigen Entwicklung gelangen; manche wandern endlich durch Schlitze (primäre Leibeshöhle) zwischen dem Ectoderm und dem Cölogewebe (dem parietalen Blatt des Peritoneums). Bei der Wanderung nehmen viele Geschlechtszellen amöboide oder länglich ovale und spindelförmige Gestalten an. Indem sie sich in jedem Segment an der Hinterfläche des Septums anhäufen, bilden sie hier eine Anlage der neuen Geschlechtsdrüse.

23) Die Regeneration stellt bei den Polychäten (ich rede hier nur vom Hinterregenerat) in vielen Hinsichten eine Wiederholung der ontogenetischen Prozesse dar; die Identität oder die große Ähnlichkeit beider Prozesse ist dadurch bedingt, daß in dem einer Rückdifferenzierung unterliegenden Gewebe des Regenerates, sowie bei der Larve die ähnlichen latenten Erbtendenzen aktuell werden. Die differenten äußeren und inneren Bedingungen einerseits bei der Ontogenese, andererseits bei der Regeneration rufen bestimmte Differenzen im Verlaufe beider Reihen von Prozessen hervor.

24) Die Regeneration ist eine Reihe von Reaktionen des verwundeten Organismus auf äußere und innere Reize; die Art und Weise dieser Reaktionen und somit auch der Verlauf der Regeneration hängt bei verschiedenen Tierformen und in verschiedenen Organen von spezifischen, erblichen, latenten Tendenzen ab, welche durch die betreffenden Reize ausgelöst werden.

Literaturverzeichnis.

1. D. BARFURTH, Die Regeneration des Amphibienschwanzes. Anat. Anz. 1893.
2. — Die Regeneration der Wirbeltiere. In O. HERTWIGS »Handbuch der Entwicklungsgeschichte d. Wirbeltiere«.
3. C. BÜLOW, Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes bei *Lumbricus variegatus*. Diese Zeitschrift. Bd. XXXIX. 1883.
4. H. DRIESCH, Skizzen zur Restitutionslehre. Mit 3 Fig. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen. 1905.
5. K. HESCHELER, Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. I. u. II. Jenaische Zeitschr. f. Nat. Bd. XXX u. XXXI. 1896—1898.
6. — Weitere Beobachtungen über Regeneration und Selbstamputation bei Regenwürmern. Vierteljahresschr. d. nat. Ges. Zürich. 1897.
7. P. IWANOW, Die Regeneration der Segmente bei den Polychäten. Diese Zeitschrift. Bd. LXXXV. Heft I. 1907.
8. N. KLEINENBERG, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*, nebst Bemerkungen über die Entwicklung anderer Anneliden. Diese Zeitschrift. Bd. XLIV. 1886.
9. N. MAKAROFF, Zur Frage über die Bildung neuer Segmente bei den Oligochaeten. Zool. Anz. 18. Jahrg.
10. E. MEYER, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitteil. zool. Stat. Neapel. Bd. XIV. 1901. Auch russisch in den Arbeiten d. naturw. Gesellsch. bei der k. Universität Kasan. Bd. XXXI. 1897.
11. A. MICHEL, Recherches sur la régénération chez les Annélides. Bull. scient. de la France et de la Belgique. Publié par A. GIARD. Paris. T. XXXI. 1898.
12. H. T. MORGAN, Die Regeneration. (Übersetzt von M. MOSZKOWSKI.) 1907.
13. J. NUSBAUM, Vergleichende Regenerationsstudien. Über die Regener. d. Polychäten *Amphiglene mediterranea* Leyd. und *Nerine cirratulus* Delle Ch. Mit 4 Taf. Diese Zeitschrift. Bd. LXXIX. 1905.
14. — Regeneration der Enchytraeiden. Polnisches Archiv für biolog. und medicin. Wissensch. (deutsch u. polnisch). Lemberg. Bd. I u. II. 1901 u. 1904.
15. J. NUSBAUM u. SIDORIAK, S., Beiträge zur Kenntnis der Regener. nach künstlichen Verletzungen bei älteren *Baeluforellen*embryonen. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen. Bd. X. 1900.
16. H. RANDOLPH, The Regeneration of the tail in *Lumbriculus*. Journ. of Morph. Vol. VII. 1892.
17. E. SCHULTZ, Aus dem Gebiete der Regeneration. Über Regeneration der hinteren Körperhälfte bei Polychäten. Diese Zeitschrift. Bd. LXVI. 1899.
18. R. WOLTERECK, Beiträge zur praktischen Analyse der *Polygordius*-Entwicklung nach dem »Nordsee« und dem »Mittelmertypus« usw. Arch. f. Entw.-Mech. der Organismen. Bd. XVIII. 1904.

19. FR. v. WAGNER. Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei *Lumbriculus variegatus*. Zool. Jahrbücher. Abteilung f. Ontogenie. Bd. XIII. 1900.
20. A. WEISMANN, Vorträge über Descendenztheorie. 2. Auflage.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen wurden mittels Zeichenprisma ausgeführt, nur die Fig. 27 und 28 sind photographische Aufnahmen. Alle stellen Präparate von *Nereis diversicolor* dar. Fig. 1 bis 29 wurden bei der Reproduktion zu $\frac{1}{4}$ verkleinert.

Allgemeine Buchstabenbezeichnung:

<i>a.</i> After;	<i>m.l.</i> , longitudinale Muskulatur der Leibeswand;
<i>a.h.</i> , Afterhöcker.	<i>m.r.</i> , radial verlaufende Muskelfaser;
<i>b.</i> Blutgefäße;	<i>n.</i> , Bauchmark;
<i>c.</i> Cölogewebe (des Regenerates);	<i>n.c.</i> mittlerer Strang des Bauchmarks;
<i>d.</i> Darm;	<i>p.</i> Peritoneum;
<i>ek.</i> Ectoderm;	<i>p.p.</i> , Parapodium;
<i>en.</i> Entoderm;	<i>pr.</i> Proctodäum;
<i>g.</i> Geschlechtszellen;	<i>s.</i> Scheidewände (Dissepimente).
<i>m.</i> Mesenchymzellen;	
<i>m.c.</i> , circuläre Muskulatur d. Leibeswand;	

Tafel VII—IX.

Fig. 1—13. Regenerate von Individuen, die d. 13. April operiert und den 16. Mai fixiert worden sind. (Fig. 1 gezeichnet bei Oc. 6. S. *a*₂. ZEISS, Fig. 2—13 bei Oc. 2. S. 3 REICHERT.)

Fig. 14—19. Regenerate von Individuen, die den 20. Mai operiert und den 13. Juni fixiert worden sind. (Oc. 6. S. *a*₂. ZEISS.) Fig. 18*a* von der Ventralseite, Fig. 18*b* von der Dorsalseite.

Fig. 20—23. Regenerate von Individuen, die den 13. April operiert und den 7. Juni fixiert worden sind. (Oc. 2. S. 3 REICHERT.)

Fig. 24 u. 25. Regenerate von Individuen, die den 13. Juni operiert und den 27. Juni fixiert worden sind. (Oc. 6. S. *a*₂. ZEISS.) Fig. 25 von der Dorsalseite.

Fig. 26. Ein in natürlichem Zustande gefundener Regenerationskegel. (Oc. 6. *a*₂. ZEISS.)

Fig. 27. Teile von drei Individuen, 24 Stunden nach der Operation. Vergr. photographische Aufnahme.

Fig. 28. Ein in natürlichem Zustande gefundener Regenerationskegel. Vergr. photographische Aufnahme.

Fig. 29. Ein Horizontalschnitt durch das Hinterende eines Individuums 7 Tage nach der Operation. (Oc. 2. S. A. ZEISS.)

Fig. 30. Ein Teil eines Horizontalschnittes aus derselben Serie wie Fig. 29,

am Übergange des Hautepithels in das Epithel des Proctodäums. (Oc. 4 S. F. ZEISS.)

Fig. 31. Ein Teil eines Horizontalschnittes durch das Hinterende eines Individuums, 7 Tage nach der Operation, oberhalb des Darmes. (Oc. 2. S. F. ZEISS.)

Fig. 32 u. 33. Teile von Querschnitten durch die Leibeswand sehr junger Regenerate, in der dorsolateralen Gegend. (Oc. 4. S. F. ZEISS.)

Fig. 34 u. 35. Teile von Sagittalschnitten durch ein Individuum, welches den 13. April operiert und den 26. Mai fixiert worden ist. (Oc. 2. S. C. ZEISS.)

Fig. 36. Ein Hinterteil eines Sagittalschnittes durch ein Individuum, welches den 13. April operiert und den 7. Juni fixiert worden ist. (Oc. 2. S. C. ZEISS.)

Fig. 37 u. 38. Querschnitte durch einen jungen Regenerationskegel hinter der Bildungszone (37) und in der Gegend der Bildungszone (38). (Oc. 4. S. C. ZEISS.)

Fig. 39. Ein Teil eines Querschnittes durch die Bildungszone eines jungen Regenerationskegels. (Oc. 2. S. F. ZEISS.)

Fig. 40. Ein Teil eines Sagittalschnittes durch einen jungen Regenerationskegel (links die Bildungszone). (Oc. 2. S. F. ZEISS.)

Fig. 41. Ein Teil eines Sagittalschnittes durch die Anlage des Bauchmarkes eines jungen Regenerationskegels. (Oc. 5. S. C. ZEISS.)

Fig. 42. Querschnitte durch einen mehr vorderen (älteren) Teil eines Regenerationskegels. (Oc. 4. S. A. ZEISS.)

Fig 1



Fig. 17



Fig. 18 a.



Fig. 23.



Fig. 2.

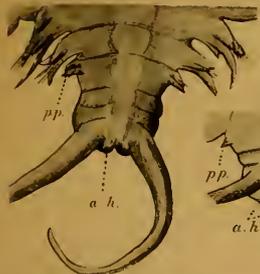


Fig. 3.



Fig. 4.

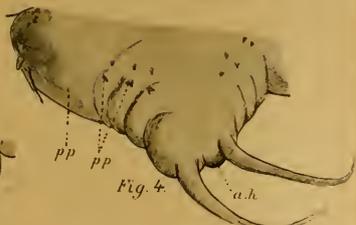


Fig. 19.



Fig. 24.



Fig. 25.



Fig. 26.

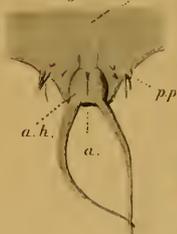


Fig. 28.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 9.



Fig. 20.



Fig. 7



Fig. 8.



Fig. 10.



Fig. 16.



Fig. 21.



Fig. 27.



Fig. 12.



Fig. 11.



Fig. 13.



Fig. 15.

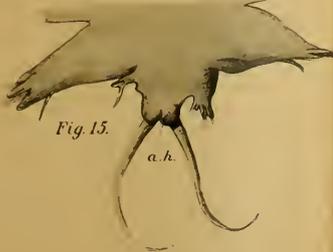
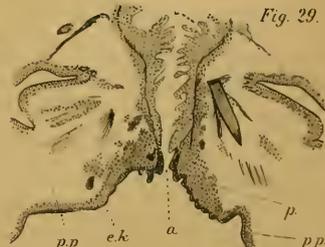
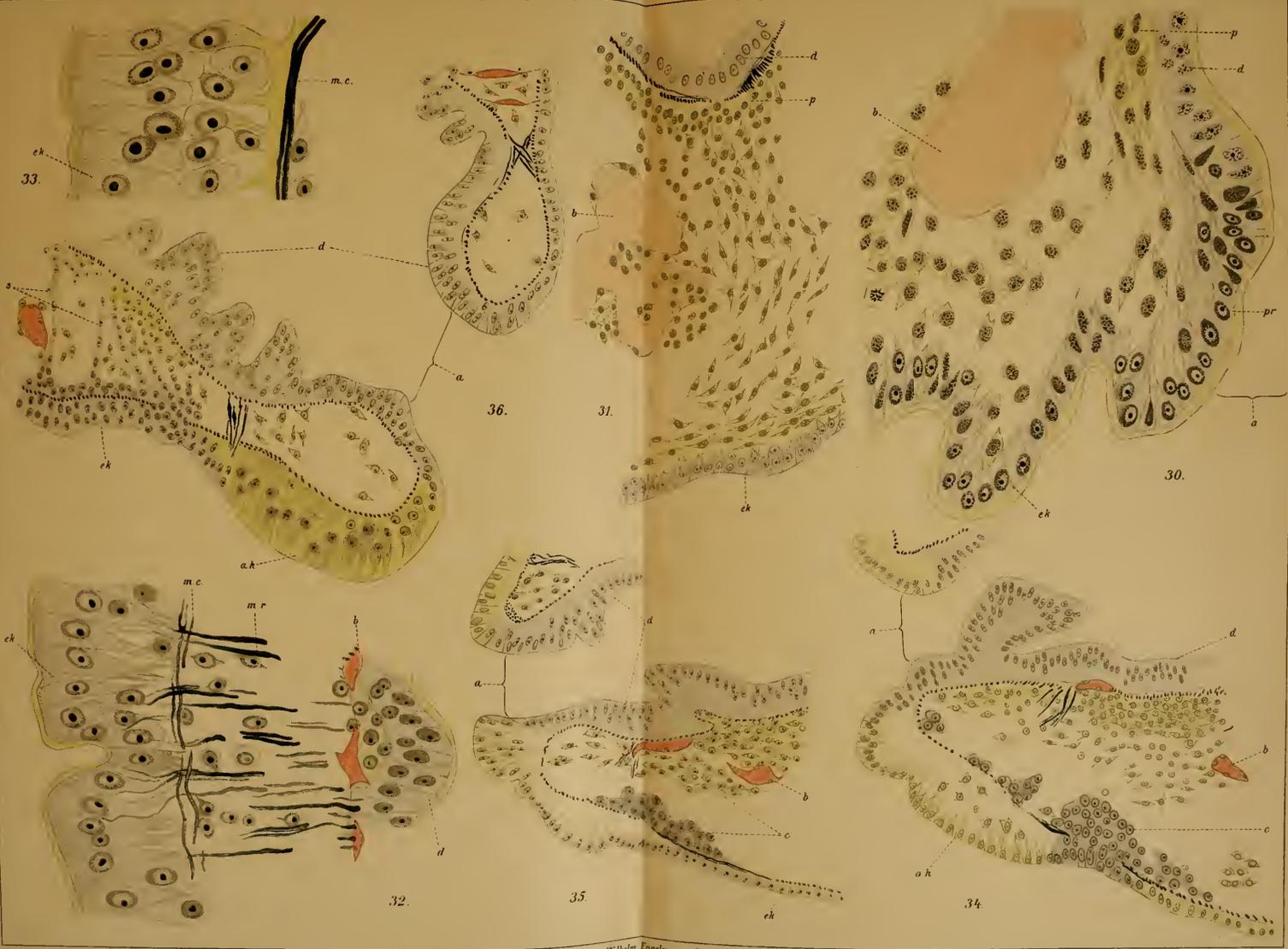


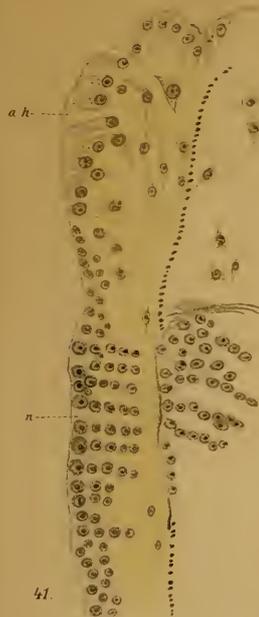
Fig. 22.



Fig. 29.



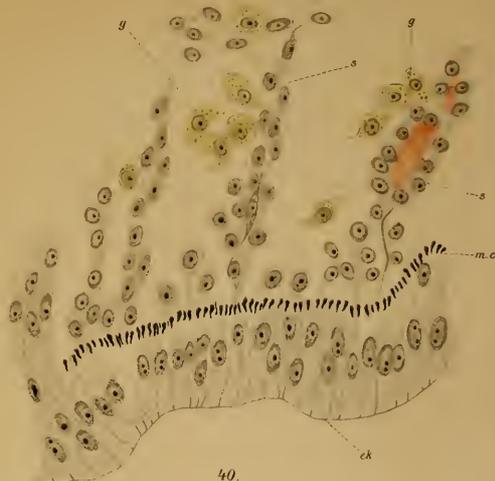




41.



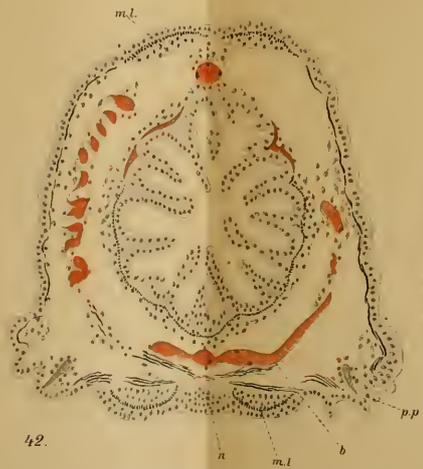
39.



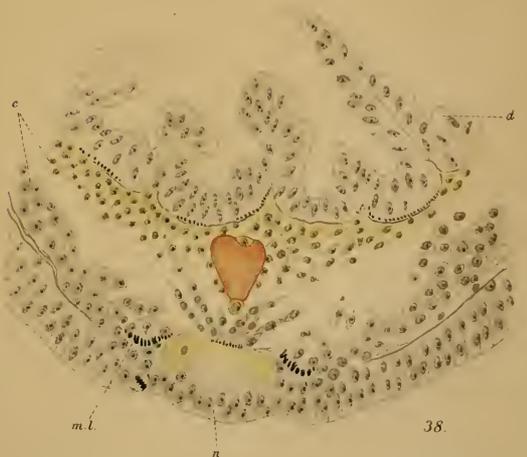
40.



37.



42.



38.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [89](#)

Autor(en)/Author(s): Nusbaum Josef

Artikel/Article: [Weitere Regenerationsstudien an Polychäten 109-163](#)