

Die Regeneration des vorderen und des hinteren Körperendes bei *Spirographis spallanzanii* Viv.

Von

P. Ivanov

(St. Petersburg).

(Aus dem zootomischen Laboratorium der Kaiserl. Universität zu St. Petersburg.)

Mit Tafel XX—XXII und 2 Figuren im Text.

Die Regeneration von *Spirographis* und überhaupt von solchen Polychäten, welche in selbstverfertigten Röhren eine sedentäre Lebensweise führen, bietet ein ganz besonderes Interesse, indem der innere Bau des Körpers dieser Tiere gewisse Eigentümlichkeiten aufweist, so z. B. besondere, im vorderen Körperabschnitt liegende Nephridien von außerordentlichen Dimensionen; äußerlich sind diese Anneliden ausgezeichnet durch die deutliche Differenzierung ihres geringelten Körpers in zwei Abschnitte: einen thoracalen und einen abdominalen.

Da der vordere Körperabschnitt bei sehr vielen freilebenden Polychäten und bei allen Oligochäten aus speziellen, nach SEMPER als Kopfsegmente bezeichneten Ringen besteht, war es von Interesse, klarzustellen, in welchem Verhältnis die thoracalen Segmente von *Spirographis* zu jenen Kopfsegmenten stehen. Diese Frage findet ihre erschöpfende Beantwortung durch das Studium der Regeneration des vorderen Körperendes bei dem genannten Polychäten.

E. MEYER, welchem wir die genauesten Angaben über den Körperbau von *Spirographis* und andern Sedentaria verdanken, unterscheidet hier drei Abschnitte: 1) den hinteren, abdominalen, aus einer unbestimmten Anzahl normal gebauter Segmente bestehenden Abschnitt, dessen Segmente wohl ausgesprochene Dissepimente; die üblichen Segmentalorgane usw. besitzen; der thoracale, meist mit weniger deutlich ausgesprochenen Dissepimenten versehene Abschnitt zerfällt in zwei Teile: 2) den vorderen thoracalen und 3) den hinteren thoracalen Abschnitt; und zwar wird die innere Höhle des gesamten thoracalen

Abschnittes durch ein muskulöses Diaphragma in zwei Räume getrennt: der vordere Thoracalraum ist der kleinere von beiden und besteht immer aus einer geringen Anzahl von Zoniten; er umfaßt in der Regel nur die dem Kopf und den kimentragenden Segmenten angehörige Partie der Leibeshöhle; der hintere Thoracalraum ist immer viel größer als der vordere und umfaßt stets eine ansehnliche, je nach den Gattungen und Arten verschiedene Zahl von Segmenthöhlen. Zum Verständnis des nachstehenden ist die Angabe des gleichen Autors von Wichtigkeit, wonach die Genitalkrüsen stets nur im abdominalen und im hinteren thoracalen Abschnitt angetroffen werden, dagegen nie im vorderen thoracalen Abschnitte vorkommen.

Speziell bei *Spirographis* besteht der vordere Thoracalabschnitt aus dem Mundsegment, dessen Protopodium an seinem Gipfel ein Paar großer, spiralgewundener Kopfkümen trägt, und den drei ersten borstentragenden Segmenten. Der hintere Thoracalabschnitt besteht aus den acht bis neun darauffolgenden Segmenten. Ihrem äußeren Bau nach sind die Segmente beider Thoracalabschnitte (das Mundsegment natürlich ausgenommen) einander fast ganz gleich und weisen gemeinsame Unterscheidungsmerkmale von den Segmenten des Abdominalabschnittes auf. So besitzen die krüsigigen Bauchschilder der Segmente in den Thoracalabschnitten keine mediane longitudinale Wimperrinne (Kotfurche), wie sie dem abdominalen Abschnitt eigentümlich ist. Außerdem weisen die in beiden Thoracalabschnitten durchaus übereinstimmenden Parapodien hier einen Torus setigerus — das dorsale Parapodium — und eine Querleiste mit kleinen kammförmig angeordneten Häkchen (Torus uncinigerus) — das ventrale Parapodium — auf, während im Abdomen die Form Torus setigerus dem ventralen, die Form Torus uncinigerus dagegen dem dorsalen Parapodium zukommt, wobei letzterer im Abdomen stets kürzer ist als im Thorax. Von den inneren Organen ist ein Paar großer thoracaler Nephridien charakteristisch, welche sich durch beide thoracale Abschnitte hinziehen und vor dem ersten Abdominalsegment enden. Endlich sind die Abdominalsegmente stets mit großen Zellen, den »cellules graisseuses« (COSMOVICI) angefüllt, welche nur ausnahmsweise und in verschwindend geringer Anzahl in beiden Thoracalabschnitten vorkommen.

Die Untersuchungen über die Regeneration von *Spirographis spallanzanii* wurden von mir auf der Neapeler Zoologischen Station ausgeführt. Als eine unumgänglich notwendige Maßregel für das Weiterleben des Wurmes nach erfolgtem Schnitt, erwies sich das Durchschneiden desselben mit der Röhre, und zwar in der Weise, daß das

abgeschnittene Stück der Röhre auf dem entsprechenden Stück des Wurmes sitzen bleibt. Jedes Tier wurde in mehrere (fünf bis acht) Teilstücke zerlegt, allein nur solche Schnittstücke blieben am Leben und regenerierten mit Erfolg, welche ausschließlich aus abdominalen oder zum Teil aus abdominalen, zum Teil aus thoracalen Segmenten bestanden; ein abgeschnittener Thoracalabschnitt dagegen ging unweigerlich zugrunde, ebenso wie auch das allerhinterste Stück des Wurmes, welches aus noch nicht völlig entwickelten Abdominalsegmenten bestand. Die Regeneration solcher mittlerer Schnittstücke erfolgte ebensogut am vorderen wie am hinteren Ende, allein ziemlich langsam, indem sie erst nach 4—5 Wochen beendet war, während einige dieselbe begleitende Veränderungen am Vorderende noch bedeutend länger andauerten.

Bereits einen Tag nach der Durchschneidung war das Lumen der Röhre samt dem regenerierenden Wurm an beiden Enden von einer ringförmigen, halbdurchsichtigen, mit einer schmalen Öffnung versehenen Membran verschlossen, welche von den tubiparen Drüsen des Tieres hierher ausgeschieden worden war. Mit zunehmendem Wachstum beider Regenerate wurde diese Membran zuerst vorgestülpt und wuchs dann zusammen mit diesen weiter aus.

An dem Hinterende des Schnittstückes wurden stets nur typische Abdominalsegmente regeneriert, und zwar in Gestalt einer zugespitzten terminalen Anlage, welche allmählich von ihrem Gipfel neue Segmente in recht bedeutender Anzahl proliferiert. Am Vorderende dagegen wurden stets nur das Prostomium und die drei den Segmenten des vorderen Thoracalabschnittes entsprechenden Segmente regeneriert.

Der vordere Thoracalabschnitt wächst demnach bei der Regeneration unmittelbar auf den alten Abdominalsegmenten heran. Der hintere Thoracalabschnitt dagegen wird beträchtlich später gebildet, und zwar durch Verwandlung der acht bis neun vorderen abdominalen Segmente in thoracale, eine Erscheinung, welche von VANEY und CONTE bei dem gleichen Wurm beschrieben wurde. Diese Verwandlung geht sehr langsam und allmählich von vorn nach hinten vor sich und macht sich hauptsächlich in der Umwandlung der für die Abdominalsegmente eigentümlichen in die entgegengesetzte, für die thoracalen Segmente charakteristische Anordnung der Parapodien geltend (Fig. 3). Was einen andern äußeren Unterschied der abdominalen von den thoracalen Segmenten betrifft, und zwar das Vorhandensein einer medianen Wimperrinne, welche die Bauchschilder in zwei Hälften trennt (Kotfurche), so bleibt nach den Beobachtungen von VANEY und CONTE,

sowie meinen eignen, diese Rinne bei der Umwandlung der Segmente unverändert; es ist daher sehr leicht auf Grund der Anwesenheit einer solchen Rinne auf den Thoracalsegmenten einen Wurm zu erkennen, welcher früher einmal regeneriert hat. Nur die Wimpern, welche die Kotfurche in den abdominalen Segmenten auskleiden, verschwinden in den thoracalen Segmenten vollständig.

Die Regeneration des vorderen Endes beginnt damit, daß die Wunde sich mit einem ectodermalen Epithel unkleidet, welches die bloßliegenden Organe in einer schwach vorgewölbten glatten Schicht bedeckt. Hierauf wird diese Vorwölbung etwas mehr vorgestülpt, und nach 5—6 Tagen erscheint auf ihrem äußersten Gipfel die Mundöffnung. Gleichzeitig mit dieser bildet sich an ihrem rechten und linken Rande, etwas dorsalwärts von der Mundöffnung, je ein kleiner konischer Vorsprung, dessen Gipfel etwas erweitert sind: an den Rändern dieser Erweiterungen der Vorsprünge treten nacheinander in immer anwachsender Zahl fingerförmige hohle Fortsätze auf; dies ist die Entstehungsweise der Kopfkienem bei der Regeneration (Fig. 1 *k*). Weiterhin erfolgt eine Wucherung der anfänglichen Vorwölbung des Regenerates nach vorn, aus welcher die drei prothoracalen Segmente hervorgehen. Die Gliederung in Segmente läßt sich am besten an der Bauchfläche des Regenerates verfolgen, wo schon auf ziemlich frühen Entwicklungsstadien desselben paarige, den Bauchschildern der betreffenden Segmente entsprechende Verdickungen zu bemerken sind. Die Bauchschilder treten demnach auch in dem vorderen Thoracalabschnitt ursprünglich paarig auf und verschmelzen erst auf viel späteren Stadien der Entwicklung zu einem Schilde; bisweilen bleiben dieselben jedoch noch bis zu den spätesten Entwicklungsstadien getrennt (Fig. 2 *kr*). Die Entwicklung der Anlagen der Kopfkienem läuft darauf hinaus, daß ihre apicale Erweiterung mit den Randfortsätzen zu breiten Plättchen auswächst, welche distalwärts schmaler sind, sich beide spiralig miteinander verschlingen und an ihrem äußeren Rande mit langen Kiemencirren besetzt sind.

Dieses sind die äußeren Vorgänge, welche die Regeneration von *Spirographis* begleiten. Wir wenden uns nunmehr den inneren und namentlich den histologischen Vorgängen zu, welche sowohl in den regenerierenden Teilen selbst, als auch in den aus abdominalen sich zu thoracalen verwandelnden Segmenten vor sich gehen.

In dem hinteren Regenerate, d. h. in der Anlage der neuen Abdominalsegmente, werden in der ventralen ectodermalen Wand zwei Nervenstämme angelegt, wobei die Ganglienanhäufungen sich von dem

Epithel nicht als kompakte Masse absondern (wie das bei einigen andern Anneliden vorkommt), welche sich späterhin zu Ganglien differenziert, sondern in Gestalt seitlich von der medianen Bauchlinie liegender, metamerer Gruppen, welche durch kleine Epithelbezirke, aus denen keine Ganglienzellen hervorgehen, voneinander getrennt sind. Bei fortschreitender Entwicklung ziehen sich diese Epithelbezirke in die Länge aus und stülpen sich seitlich von der Medianlinie vor, indem sie die Anlagen der Bauchschilder abgeben, während die zwischen ihnen gelegenen Gruppen von Ganglienzellen in zwei Ganglienanlagen zerfallen, von denen die vordere zum hinteren Spinalganglion des vorn gelegenen Segmentes, die hintere dagegen zum vorderen Spinalganglion des hinten gelegenen Segmentes wird. Die aus den ventralen Wandungen der einzelnen Segmente vorgestülpten Bauchschilder wuchern nach der Medianlinie zu und lassen hier nur eine schmale und tiefe Längsfurche — die Kotfurche — bestehen; durch solche Furchen sind die einzelnen Schilder auch in der Längsrichtung untereinander getrennt, und zwar nach den Querlinien, welche den Stellen der Bildung von Ganglienzellen entsprechen. In dem Epithel der Schilder entwickeln sich einzellige, nach innen wuchernde und die ursprüngliche Höhle der Ausstülpungen ausfüllende Schleimdrüsen. Der Boden der Kotfurche bedeckt sich um diese Zeit mit Flimmerhärchen, wobei man namentlich in den jüngeren Segmenten die eigenartige Anordnung dieser Härchen mit besonderer Deutlichkeit erkennen kann: dieselben bilden nämlich kein durchgehendes Wimperkleid, sondern wachsen büschelweise aus den Gipfeln von Zellen hervor, welche in sehr regelmäßigen Zwischenräumen unter den übrigen, nicht mit Flimmerhaaren versehenen Zellen des Epithels zerstreut liegen.

An den ventrolateralen Wandungen des Regenerates entstehen die Anlagen der *Tori setigeri* durch Hereinwachsen der Anhäufungen ectodermaler Zellen in das Innere des Körpers; dorsal von diesen *Tori* werden die *Tori uncinigeri* von länglichen Verdickungen des Ectoderms gebildet, aus deren Epithel unmittelbar eine Reihe von chitinösen Häkchen hervorgeht. Bei beiden Arten von *Tori* differenzieren sich unter den Epithelzellen große Chätoblasten, aus welchen einzelne Borsten oder Häkchen hervorwachsen, die jedoch in den ausgebildeten Parapodien ganz verschwinden, oder doch nur am Ursprung der Reserveborsten erhalten bleiben.

Der Darm im hinteren Regenerate wird durch Wucherung des Darmes der alten Segmente gebildet; nach außen bricht derselbe durch eine schwache Einstülpung des Ectoderms durch, welche auf der

Dorsalseite, fast am Ende des Regenerates, vor einem kleinen Endhöckerchen entsteht, der reich mit Schleimdrüsen besetzt ist.

In der Anlage der Abdominalsegmente werden typische Mesodermstreifen gebildet; dieselben entwickeln sich aus besonderen, ziemlich großen Ectodermzellen, welche ebenfalls unmittelbar vor dem Endhöckerchen des Regenerates auftreten, allein auf der ventralen Seite dieses letzteren, und sodann einzeln in die Leibeshöhle hereinwandern (Fig. 5 *kz*). Dieser Vorgang geht genau in der gleichen Weise vor sich, wie ich dies bei der Regeneration von *Nerine* beobachtet habe, nur mit dem Unterschied, daß diese Keimzellen der späteren Mesodermstreifen bei *Spirographis* in der ventralen Körperwand entstehen, nicht aber in der dorsalen Wand, in der Nähe der Analöffnung, wie dies bei der erwähnten Spionide der Fall ist.

Die Mesodermstreifen entwickeln sich nach und nach zu einer sehr großen Anzahl von Somiten. Die Wandungen dieser letzteren differenzieren sich zum Peritoneum der Dissepimente, zu Wandungen der Körperwand und des Darmes und zur Längsmuskulatur der Körperwand. Dem Darne liegt das Peritoneum nicht dicht an, sondern bleibt durch einen Blutsinus von demselben getrennt, welcher späterhin in die Darmcapillaren zerfällt.

Bereits in sehr jungen Segmenten kann man, namentlich an den Dissepimenten, die Abspaltung einzelner Peritonealzellen beobachten, welche sodann frei in der Leibeshöhlenflüssigkeit umherschwimmen. Als ein Ergebnis ihrer physiologischen Tätigkeit treten in dem Protoplasma derartiger lymphoider Körperchen Einschlüsse auf, unter anderm auch Fetttröpfchen (dieselben werden von Osmiumsäure schwarz gefärbt); bei der Anhäufung solcher Einschlüsse nehmen die Zellen stark an Umfang zu, erhalten eine regelmäßige eiförmige Gestalt und verwandeln sich auf diese Weise in Fettzellen (»cellules graisseuses«), welche die Höhle des Segmentes im reifen Zustande dicht anfüllen. Bisweilen kann man solche Fetteinschlüsse sogar in den Zellen des Peritoneum an den Dissepimenten junger Segmente beobachten. Aus den Peritonealzellen der Dissepimente in der Nähe der Körperwand dagegen bilden sich die Segmentalorgane, welche bei *Spirographis* nur durch die ohne drüsigen Nephridialkanal, direkt nach außen mündenden Wimpertrichter vertreten sind.

Das Vorderende.

Die Entstehung des Mesoderms und dessen erste Entwicklungsstadien.

In dem vorderen Regenerat, aus welchem die drei vorderen Thoracalsegmente hervorgehen, verlaufen die Vorgänge bei der Anlage

der Gewebe und Organe in vielen Beziehungen auf andre Weise als in dem hinteren Regenerate. Vor allem differenzieren sich hier keinerlei spezielle Keimzellen zur Bildung des cölonialen Epithels, wie dies unter den ectodermalen Zellen am Ende des hinteren Regenerates der Fall ist. Noch auf sehr jungen Stadien, wo das vordere Regenerat nur durch eine Schicht des jungen Epithels repräsentiert ist, welches die Wunde umhüllt, beginnen sich unter dieser Schicht einzelne kleine Zellen mit länglichen Kernen und mit den übrigen Zellen anastomosierenden Fortsätzen anzusammeln. Diese Zellen sind zweierlei Ursprungs. Zum Teil treten sie aus dem umgebenden Bindegewebe und aus der Längsmuskelschicht der alten Segmente in die Höhle des Regenerates über, indem sie bei dieser Lostrennung von dem sie hervorbringenden Gewebe eine gewisse Dedifferenzierung erfahren, welche durch eine geringe Vergrößerung des Kernes und das Auftreten eines oder mehrerer Kernkörperchen in demselben zum Ausdruck gelangt; ein anderer Teil dieser Zellen geht aus dem jungen ectodermalen Epithel hervor, jedoch nur in den allerfrühesten Entwicklungsstadien dieses letzteren. Gerade zu der Zeit, wo die Ectodermis eben erst die ganze Wunde überzogen hat, erweist sie sich auf Schnitten als sehr dünn und fast überall als aus nur einer einzigen Schicht von Zellen bestehend; dabei hat sie ihren ursprünglichen Charakter eines Cylinder-epithels eingebüßt, indem die Zellen ohne jede Regelmäßigkeit und mit ihren Längsachsen in allen möglichen Richtungen angeordnet liegen. Die einzelnen Zellen dieser Schicht treten meist ganz (eine Teilung ist bei ihnen um diese Zeit noch fast gar nicht zu bemerken) heraus und sinken in die Höhle des Regenerates, wobei ihr Protoplasma sich zu schwanzartigen, am Ende dünner werdenden Fortsätzen auszieht (Fig. 6 Mz). Das Heraustreten der Zellen erfolgt ohne bestimmte Ordnung und hört ganz auf, sobald die Ectodermis infolge der beginnenden Vermehrung der übrigen Zellen von neuem den Charakter eines nunmehr dicken, stellenweise mehrschichtigen und kompakten Epithels mit großen länglichen Kernen annimmt, in welchen stets Teilungsstadien zu bemerken sind, und das Regenerat zu wachsen beginnt. Von dieser Zeit an unterscheiden sich die in die Höhle des Regenerates eingedrungenen Zellen schon ihrem äußeren Aussehen nach sehr deutlich von den Zellen der äußeren Wand des Regenerates, welche sich in der oben angegebenen Weise verändert haben, und die Wucherung des neugebildeten mesodermalen Gewebes ist nunmehr schon das Ergebnis einer selbständigen Vermehrung seiner Zellen. Bis zu ziemlich späten Stadien der Regeneration schließen sich diesen letzteren

immer noch die oben erwähnten Zellen aus den alten mesodermalen Geweben an. Infolge der völligen Übereinstimmung beider Arten von Zellen läßt es sich auf diesen Stadien unmöglich feststellen, welchen Ursprunges die im Regenerat vorwiegenden Zellen sind und ob jede der beiden Zellarten späterhin bestimmten Geweben ihren Ursprung gibt, oder ob an deren Bildung beide Zellarten gemeinsam Anteil nehmen.

Die neuen mesodermalen Elemente bilden zunächst ein ungeordnetes lockeres Gewebe sowohl in dem ursprünglichen Teil des vorderen Regenerates, als auch in allen seinen hohlen, endständigen Anhängen und Fortsätzen, d. h. in dem Prostomium, den Anlagen der Kopfkümmen u. dgl. m.; überall in diesem Gewebe sind Lacunen mit Blutflüssigkeit vorhanden, welche namentlich am Anfang der Regeneration fast ohne alle Regelmäßigkeit zerstreut liegen, jedoch untereinander in Verbindung stehen (Fig. 8 u. 11). Sodann zieht sich infolge des Anwachsens des Regenerates das lockere mesodermale Gewebe in die Länge, die Hohlräume desselben erweitern sich, und die sie trennenden Brücken und Anastomosen ordnen sich in Gestalt mehrerer regelmäßiger Systeme an, welche aus vorwiegend quer zur Achse des Körpers gestellten Querwänden bestehen (Fig. 9 u. 28); noch später vereinigen sich die Elemente eines jeden solchen Systems zu einer zweischichtigen Scheidewand, welche eines der Dissepimente des vorderen Thoracalabschnittes darstellt. Die Bildung dieser Dissepimente erfolgt successive von hinten nach vorn, so daß zuerst das allerhinterste Dissepiment zur Bildung gelangt, worauf die nach vorn zu liegenden Dissepimente auf demselben Wege entstehen. Gleichzeitig tritt ein Teil der Mesodermmasse zu den Darmwandungen und zur Körperwand, indem er hier eine dichte Schicht bildet, aus welcher die Längsmuskulatur sowie das Peritoneum der erwähnten Teile des Regenerates hervorgehen.

Auf denjenigen Stadien der Regeneration, wo die Anlage der ersten seitlichen Vorsprünge auf den Anlagen der Kopfkümmen beginnt, ist der Bau des vorderen Regenerates von *Spirographis* sowie der Verlauf seiner inneren Entwicklung namentlich auf medianen Sagittalschnitten durchaus den Bildern ähnlich, wie sie auf den entsprechenden Schnitten bei den Spionidae und bei verschiedenen Oligochäten beobachtet werden. Die Mundeinstülpung befindet sich auf diesen Stadien auf der ventralen Seite, und über derselben erhebt sich ein ziemlich gut entwickeltes Prostomium (Fig. 7). An die Mundeinstülpung stößt das vordere Ende des alten Darmes. Die Mesodermmasse hat im Prostomium dasselbe Aussehen wie in dem entsprechenden Teile des

Regenerates von *Nerine*, d. h. es besteht aus unregelmäßigen Querbrücken; die Entwicklung der Mesodermmasse in den hinteren Teilen des Regenerates sowie die Differenzierung der Dissepimente erfolgt, wie oben beschrieben wurde, auf demselben Wege wie die Entwicklung der Dissepimente in den Kopfsegmenten von *Nerine*. An der vorderen Wand des Prostomium liegt die Anlage des Oberschlundganglions, welche aus den Zellen des ihr unmittelbar anliegenden Bezirkes des ectodermalen Epithels hervorgeht.

Auf späteren Stadien der Regeneration weicht deren Verlauf bereits beträchtlich von dem für die übrigen Polychäten charakteristischen Typus ab, indem sie zur Bildung der eigenartigen Gestalt des Vorderendes einer sedentären Annelide, sowie zum Auftreten von spezifischen Anpassungen an eine sedentäre Lebensweise führt.

Da diese Eigentümlichkeiten der Entwicklung auch die Gewebe des Körperinnern berühren, so wollen wir, vor der Besprechung des weiteren Schicksals der mesodermalen Produkte des vorderen Regenerates, den Entwicklungsgang derjenigen Teile betrachten, welche die Veränderung der äußeren Gestalt dieses Regenerates hervorrufen.

Die äußere Entwicklung des Prosoma.

Das Bild, welches sich uns auf einem medialen Sagittalschnitte durch die Mundeinstülpung darbietet, bleibt einige Zeitlang unverändert, indem sogar die dorsale und die ventrale Wand in der Fläche des Stomodäum fast gar nicht nach vorn auswachsen. Infolgedessen werden sie bald von den die innere laterale und die seitliche Oberfläche des Regenerates bildenden Wänden im Wachstum überholt, so daß eine von den Seiten zur Mundöffnung hin schräge Neigung der vorderen Regeneratwand entsteht (Fig. 2). Als äußere Ränder dieser Einsenkung, von der rechten und linken Seite her, dienen die inneren Ränder der Kopfkienanlagen, während sie dorsal von dem Rand des Prostomium begrenzt wird und ventralwärts offen liegt, wobei sie in eine schwache, aber breite längsgerichtete Aushöhlung hinter der Mundöffnung übergeht. Auf dem Grunde dieser Aushöhlung, in der Höhe des Gehirns, treten seitlich zwei ectodermale Einstülpungen auf, welche, zuerst horizontal verlaufend, später in der Richtung nach den Anlagen der Kopfkien tiefer werden; diese trichterförmigen Einstülpungen stellen die sog. Stirneinsenkungen (E. MEYER) dar (Fig. 8, 9 u. 12 se).

Hierauf beginnt die Entwicklung der ventralen Wandung des Regenerates, welche jedoch nur in den beiden Ectodermstreifen vor sich geht, welche zu den Seiten der oben erwähnten longitudinalen

Rinne dieser Wandung hinter dem Munde liegen. Auf einem Sagittalschnitt sieht man, daß diese Streifen von den inneren Rändern der Bauchschilder der alten Segmente ausgehen, wobei sie an dem Gipfel des Regenerates von den querverlaufenden Stirneinsenkungen unterbrochen werden (Fig. 8 *se*). Ganz zuerst erscheint fast auf der Mitte dieser Streifen, etwas näher vom distalen Ende, ein Paar querliegender Vorsprünge, welche in Gestalt von Ecken auf der ursprünglich runden Oberfläche des Regenerates hervorragen (Fig. 9 *kr*). Ein jeder dieser Vorsprünge wächst sodann mit seinem Rande nach vorn und nimmt das Aussehen einer dicken Querfalte des ectodermalen Epithels mit anliegenden Mesodermzellen und im Innern verlaufenden Blutgefäßen an. Diese Falte ist die Anlage des neuralen Kragenlappens, welche den vorderen Rand der zukünftigen drei prothoracalen Segmente darstellt; auch diese letzteren kann man schon in Gestalt zweier schwacher metamerer Verdickungen hinter der Falte erkennen, welche untereinander, von der Falte und von den alten Segmenten durch drei schwache Einschnürungen abgegrenzt sind (Fig. 9). Auf der erhabenen Oberfläche der Verdickungen tritt eine flache Anschwellung des Epithels auf, wodurch die Einschnürungen noch schärfer hervortreten und bei dem ferneren Wachstum dieser Verdickungen mit flacher Oberfläche das Aussehen schmaler und tiefer Querfurchen annehmen; aus demselben Grunde wird die breite, ursprüngliche longitudinale Rinne, welche die Verdickungen paarweise voneinander scheidet, ebenfalls tief und schmal und bleibt bei einigen Exemplaren als rinnenförmige Kotfurche bestehen, während sie bei andern Exemplaren, infolge Wucherung eines jeden Paares von Verdickungen nach der medianen Längslinie hin, gänzlich verschwindet, während die paarigen Verdickungen untereinander zu unpaaren verschmelzen.

Auf diese Weise entstehen die beiden Paare von Bauchschildern oder die zwei Bauchschilder des vorderen Thoracalabschnittes. Sie erscheinen als hohle Fortsätze der Haut, in welchen mesodermales Gewebe und Blutgefäße locker in Gestalt von vertikalen Querbrücken angeordnet liegen; allein sofort nach dem Entstehen der erwähnten epithelialen Anschwellungen beginnen aus diesen letzteren einzelne Epithelzellen in die Höhle überzutreten, welche späterhin das Aussehen einzelliger Schleimdrüsen annehmen; auf reifen Stadien füllen diese Zellen die Höhle eines jeden Bauchschildes ganz aus. Eine ebensolche epitheliale Anschwellung tritt auch an der unteren Fläche der Anlagen des Kragenlappens auf, deren innere Höhle späterhin ebenfalls von Drüsenzellen angefüllt wird, was darauf hinweist, daß die untere Fläche

dieser Lappen den Bauchschildern der übrigen Körpersegmente durchaus entspricht, welche hier nur eine eigenartige Ausbildung erfahren haben. Auf eine solche Homologie wurde schon von E. MEYER hingewiesen, welcher in dem gesamten Kragenlappen ein in der Mitte durchgebogenes Bauchschild erblickt.

Die paarweise Verschmelzung der Bauchschilder des prothoracalen Abschnittes, wie auch der Kragenlappen findet aus dem Grunde statt, weil ihre Oberflächen, welche in jedem Paar einander zugewendet sind, ebenfalls epitheliale Anschwellungen hervorbringen, aus denen einzelne Zellen auswandern und kleine Schleimdrüsen bilden; letztere werden von andern, von der Ventralfläche des Schildes gebildeten einzelligen Schleimdrüsen zurückgedrängt und sammeln sich hauptsächlich über der medianen Furche an. Hierdurch wird ein Ausgleichen dieser Furche bedingt, sowie eine Erweiterung des gesamten drüsigen Bauchgürtels, indem die ganzen Bauchschilder der prothoracalen Segmente stets breiter sind als jedes Paar der dahinter liegenden Schilder.

Es muß hier noch hervorgehoben werden, daß, während die neuralen Kragenlappen bei der embryonalen Entwicklung, nach den Angaben E. MEYERS, in Gestalt einer unpaaren Anlage entstehen, dieselben bei der Regeneration stets, gleich den Bauchschildern, paarig angelegt werden und erst später miteinander verwachsen; es ist übrigens nicht ausgeschlossen, daß wir es in diesem Falle mit einer cänogenetischen (vielleicht atavistischen) Komplikation der Regeneration gegenüber der embryonalen Entwicklung zu tun haben.

Auf früheren Stadien der Regeneration liegen auf der Oberfläche sowohl der beiden longitudinalen Bezirke, aus welchen späterhin die Bauchschilder und der Kragen gebildet werden, als auch der dieselben trennenden Einsenkung einzelne Büschel von Wimperhaaren zerstreut angeordnet; von diesen Büscheln gehört ein jedes einer besonderen Epithelzelle an, und dieselben stimmen genau mit denjenigen Büscheln von Wimperhaaren überein, welche in der Kotfurche der reifen Abdominalsegmente angetroffen werden. Mit dem Auftreten von epithelialen Anschwellungen an den Stellen der zukünftigen Bauchschilder verschwinden die Bündel hier und bleiben nur in der zwischen diesen Anschwellungen verlaufenden medianen Längsfurche bestehen; auch hier verschwinden sie mit der Zeit, sobald die paarweise Verschmelzung der Bauchschilder beginnt. Eben solche Büschel, nur in geringerer Anzahl, finden sich in der Längsaushöhlung auch vor den Anlagen der Kragenlappen bis zu der Mundöffnung hin; hier verschwinden sie ebenfalls

mit der Zeit und werden durch einen ununterbrochenen, fast dem gesamten Prosoma eigentümlichen Wimperbelag ersetzt.

Mit dem Auftreten der faltenförmigen Anlage des Kragenlappens beginnt der vor derselben gelegene Abschnitt der Regeneratwandung, indem er von der Anlage fortrückt, jederseits in Gestalt eines deutlicheren Vorsprunges nach vorn vorzuragen. Diese Vorsprünge liegen zu beiden Seiten der Mundöffnung und reichen mit ihren Gipfeln nur wenig unterhalb des Niveaus des unteren Randes der Mundöffnung, allein viel weiter als diese letztere, indem sie sich nach vorn fast bis zur vorderen Wand des Prostomiums erstrecken. Auf den Gipfeln dieser Vorsprünge bildet sich das zweite Paar von Querfalten (Fig. 9 u. 10 *ul*), welche mit ihrem Gipfel ebenfalls nach vorn und dabei etwas schief gerichtet sind, indem sie von der Mitte des Regenerates der Bauchwand unter einem unbedeutenden Winkel zur ersten Querfalte verlaufen; sie sind länger als diese letztere, indem sie mit ihrem äußeren Ende weiter zur Seite reichen, mit dem inneren Ende dagegen bis zur ventralen Längsrinne (Fig. 2 *ul*). Späterhin wächst dieses zweite Paar immer mehr über die Oberfläche des Regenerates hervor, indem es das Aussehen eines dünnen, zweischichtigen, eine unbedeutende Anzahl mesodermaler Zellen enthaltenden Plättchens annimmt; nach den Seiten hin erstreckt es sich schon bis zu der Basis der Kopfkümmen, wird aber in der Richtung nach der Längsrinne nicht mehr breiter, sondern biegt parallel zu derselben nach hinten um und erreicht mit seinem Ende die Anlage des Kragenlappens. Der letztere, d. h. der in der Längsrichtung verlaufende Teil der Falte, ist beträchtlich dicker als der querverlaufende Teil und enthält eine bedeutende Anzahl von mesodermalen Brücken und von Gefäßen. Diese paarigen Falten repräsentieren in ihrem vorderen Teil die Anlage der unteren Lippe, welche im erwachsenen Zustand in der Mitte gespalten ist.

Zu gleicher Zeit entsteht auch die Anlage der oberen Lippe, und zwar ebenfalls aus zwei Hälften, was durch die Entwicklung der Stirnfalten, welche die untere Wandung einer jeden der beiden Stirneinkenkungen bilden, bis zu deren Vereinigung am oberen Rande der Mundöffnung bedingt wird (Fig. 9 *ob*).

Inzwischen schreitet das Wachstum des ganzen Regenerates fort, wobei das Wachstum nach dessen distalen Ende zu im Vergleich zum proximalen Ende allmählich immer rascher vor sich geht. Als Resultat eines solchen ungleichmäßigen Wachstums ergibt sich erstens der Umstand, daß die beiden ersten Segmente, welche beim Beginn der Regeneration schmaler waren als das hintere, mit seinen Wandungen unmittelbar

aus den Wandungen der alten Segmente hervorgehende Segment, demselben allmählich an Breite und Länge gleich kommen. Zweitens ergeben sich besondere Veränderungen in dem vor den Kragenlappen gelegenen Gebiete. Diese bestehen darin, daß die oben erwähnten seitlichen Vorsprünge der vorderen Wand des Regenerates mit den Lippenfalten, sowie der hinter dem hinteren Rand des Mundes gelegene Bezirk der Bauchwand beträchtlich nach vorn zu anwachsen, wobei letzterer, indem er etwas zusammengedrückt wird, das Prostomium im Wachstum überholt, so daß die Mundöffnung nunmehr sogar in einigermaßen dorsaler Richtung nach außen mündet; immerhin ragen die seitlichen Vorsprünge, welche ebenfalls in ihrer ganzen Oberfläche vom Kragen bis zur Mundöffnung etwas komprimiert erscheinen, trotzdem noch über den vorderen Rand des mittleren Bezirkes hervor. Hierdurch ergibt sich nachfolgendes Bild. Der Mund befindet sich am Gipfel eines nach seinem Ende zu schmaler werdenden Vorsprunges, des Mundkegels (Fig. 9 r), welcher mit seiner ventralen Hälfte nach vorn ziemlich beträchtlich über den Kragen vorragt, mit seiner dorsalen Hälfte dagegen dem Prostomium und der Basis der Kopfkien beinahe bis zum Gipfel anliegt. Die Mundöffnung ist nur dorsalwärts von der oberen Lippe begrenzt, welche dieselbe von den Stirneinsenkungen scheidet, lateral dagegen und ventralwärts ragt der Rand des Stomodäum frei hervor, indem die Lappen der unteren Lippe in einiger Entfernung von demselben verlaufen.

Gleichzeitig mit der Wucherung dieses Mundkegels geht auch die Entwicklung des Darmes in den prothoracalen Segmenten vor sich, und zwar als das Resultat einer Längswucherung der ursprünglichen Ectodermeinstülpung, welche nunmehr mit ihrem Boden bereits mit dem Darm der alten Segmente in Berührung kommt. Der prothoracale Darmabschnitt erweist sich demnach als rein ectodermalen Ursprunges. Eine derartige Entwicklung des Stomodäum, welche bei *Nerine* zum Beispiel nur in einer kleinen Einstülpung zum Ausdruck gelangt, läßt sich wahrscheinlich durch die Gemeinschaftlichkeit der Funktionen seines Epithels mit dem Epithel des ganzen perioralen Bezirkes der Kopfkien erklären: hier wie dort ist es ein Flimmerepithel und dient unter anderem dazu, die im Wasser enthaltenen Nährsubstanzen durch den von den Kien und Lippen gebildeten Trichter in die Tiefe der Mundhöhle hineinzutreiben.

Die ventrale, freie Hälfte des Mundkegels enthält in ihrer inneren Höhle zwischen Ectoderm und Darm ein ebensolches mesodermales Gewebe in Gestalt von Querbrücken, wie es in den Bauchschildern der

übrigen in Regeneration begriffenen Segmente beobachtet wird, bevor sich daselbst in seinen Höhlen Schleimdrüsen gebildet haben. Dieses Gewebe umwächst, gleich dem Mesoderm des gesamten prothoracalen Abschnittes, den Darm ganz dicht, ohne einen periintestinalen Blut sinus und Capillaren zu bilden, wie sie für den postthoracalen und den abdominalen Abschnitt charakteristisch sind.

Die Anhäufungen von Mesodermzellen, welche in der Scheitecke des Prostonium über dem oberen Schlundganglion liegen und sich seitwärts bis zur Basis der Anlagen der Kopfkriemen fortsetzen, verwandeln sich in das knorpelige Stützgewebe der Kriemen (Fig. 9 u. 19 *Kn*); dieser Prozeß geht in der Weise vor sich, daß um eine jede solche Anhäufung herum eine knorpelige Substanz ausgeschieden wird und alle diese kleinen Knorpelbezirke zu einem kompakten Knorpel zusammengepreßt werden, welcher bogenförmig das obere Schlundganglion überspannt und fast die ganze Basis der Kopfkriemen, bis zum Übergang ihres ventralen Abschnittes in den Mundkegel, einnimmt.

Die Längsmuskulatur, welche in dem prothoracalen Abschnitt, ebenso wie in allen übrigen Teilen des Körpers, in Gestalt zweier dorsaler und zweier ventraler Muskelstämme angeordnet ist, setzt sich auch in den Mundkegel fort.

Die dorsalen Stämme befestigen sich, ohne auf ihrem gesamten Verlaufe die horizontale Lage einzubüßen, mit ihrem vorderen Ende an dem Kriemenknorpel; die ventralen Stämme dagegen verlaufen zuerst in der gleichen Richtung bis zum Kragen und entfernen sich dann im Mundkegel unter einem Winkel von der ventralen Körperwand (Fig. 9 *lm*), indem sie ihren Verlauf nach dem ventralen Teile des Kopfkriemenknorpels nehmen, an den sie auch anwachsen. Die funktionelle Bedeutung der letzteren beiden Muskelstämme besteht wahrscheinlich darin, daß der Kriemenapparat bei der Kontraktion des ganzen Körpers und dem Sichzurückziehen des Wurmes in die Röhre, sich etwas nach den ventralen Kragenlappen neigt; infolgedessen können die nun nach vorn gerichteten Kriemen, welche im Ruhezustand in bezug auf die Längsachse des Tieres etwas nach hinten gerichtet sind, ungehindert in die Öffnung der Röhre eintreten. Daß die dorsalen Muskelschichten im gegebenen Falle dieser Bewegung nicht als Antagonisten entgegenwirken können, geht schon daraus hervor, daß sie in ganz gerader Linie verlaufen; auch kann sich die dorsale Seite des Kriemenapparates bei einer derartigen Kontraktion wegen der Konfiguration der demselben von hinten anliegenden Teile des Körpers nach keiner Richtung hin biegen.

Das Nervensystem.

Von dem Moment des Anfanges der Regeneration der prothoracalen Segmente, beginnen zwei parallele Nervenbündel vom vorderen Ende des paarigen Bauchstammes der alten Segmente in das vordere Regenerat hereinzuwachsen. Diese, die Lage des zukünftigen Bauchnervenstammes der drei neu zu bildenden Segmente angegebenden Bündel verlaufen anfangs parallel der ventralen Wand des Regenerates, allein näher zu dessen Gipfel hin entfernen sie sich etwas von ihr (Fig. 21 *anf*), indem sie gleichzeitig einigermaßen lateral nach den Seiten der Mund-einstülpung auseinander weichen. Während der ventrale Nervenstamm in dem hinteren Regenerate in der Masse selbst der ventralen ectodermalen Wand angelegt wird und erst späterhin sich über dieselbe hervorhebt, liegt seine früheste Anlage im vorderen Regenerat, in Gestalt der erwähnten Faserbündel, von allem Anfang an etwas von dem Ectoderm entfernt, weshalb auch die Entwicklung dieses Nervenstammes hier einen andern Verlauf nimmt. Die Nervenzellen treten einzeln aus dem Bauchepithel heraus und wandern nach den primären Bündeln hin, die sie allmählich einhüllen; hier lassen sie darauf neue Nervenfasern entstehen, so daß die Bündel allmählich immer dicker werden, zwei massive Stämme bilden und durch Quercommissuren miteinander in Verbindung treten. Anfänglich liegen die Nervenzellen als ziemlich gleichmäßige Schicht an der Peripherie dieser Stämme und schließen sich erst viel später zu Spinalganglien zusammen. Letztere sind sowohl größer, wie auch einander in der Längsrichtung mehr genähert als die Ganglien der übrigen Segmente.

Das Heraustreten der ectodermalen Zellen aus dem Epithel behufs Bildung von Nervenzellen des Bauchstammes erfolgt in den gleichen beiden Längsstreifen, aus welchen später die beiden paarigen Bauchschilder hervorgehen. In dem Kragenlappensegment schieben sich die Ectodermzellen auch noch aus dem Boden der beiden einspringenden seitlichen Falten der Anlagen dieser Lappen hervor.

Die von dem alten Bauchstamme nach vorn hervorwachsenden Nervenfaserbündel wenden sich, nachdem sie den vorderen Rand des Kragensegmentes erreicht haben, später etwas nach oben hin, und zwar zuerst parallel der etwas aufwärts umgebogenen ventralen Wandung des oben beschriebenen Mundkegels; noch später aber verlaufen sie, noch weiter von dieser Wandung weg nach oben abbiegend, zu der Anlage des Gehirns; gleichzeitig treten die Bündel nach den Seiten zu etwas auseinander, indem sie die stomodäale Einstülpung lateral

umgehen. Kurz vor dem Kragensegment trifft ein jedes dieser zwei Nervenfaserbündel mit einem neuen Faserbündel, welches von dem Supraösophagealganglion nach unten und hinten wächst, zusammen, verschmilzt aber mit seinen Fasern nicht mit diesem letzteren, sondern verläuft parallel und über demselben, wodurch denn auch wahrscheinlich seine Abweichung nach oben bedingt wird (Fig. 21 *anf* u. *jnf*). Auf diese Weise werden die Schlundcommissuren anfänglich der Länge nach und etwas schräg gespalten. Eine charakteristische Eigenschaft derselben ist auch das Vorhandensein einer Schicht sie bedeckender Ganglienzellen, welche auch in diese Längsspaltung hereinreicht; eine solche Zwischenschicht von Zellen innerhalb der Commissur weist auch auf älteren Stadien noch auf deren Bildungsweise hin (Fig. 10).

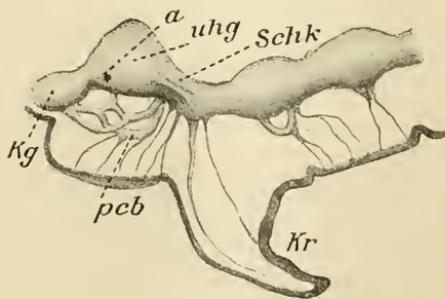
Die gesamte Gehirnmasse entsteht aus Ectodermzellen, welche von dem Epithel der vorderen Prostoniumwand in die Leibeshöhle hereinwandern. Diese ganze vordere Wand ist direkt über der Mundöffnung beträchtlich verdickt und besteht aus in die Länge ausgezogenen Zellen. Bereits auf sehr frühen Stadien beginnen aus den fast in deren Mitte, nur etwas näher von ihrem oberen Rande liegenden zwei Abschnitten dieser Wand, Ectodermzellen in die Höhle des Prostoniums zu wandern, welche ihren Weg etwas nach unten, nach der vorderen Schlundwand hin, nehmen und sich hier zu der paarigen Anlage des Paares von oberen medianen Ganglien (nach der Terminologie von E. MEYER) zusammensetzen (Fig. 11 *omg*). Etwas später, wenn diese erste Anlage sich bereits in beträchtlichem Maße (mit Ausnahme ihres unteren Randes) von den erwähnten paarigen Bezirken des ectodermalen Epithels differenziert hat, beginnt der Eintritt von Zellen aus dem kleinen, an diesen letzteren von oben anstoßenden Bezirk. Nachdem die Zellen diesen Bezirk verlassen haben, kriechen sie über die Anlage der oberen medianen Ganglien hinweg (Fig. 14, 15 u. 20 *ohg*).

Schließlich wuchert etwas unterhalb des Niveaus der oberen medianen Ganglien ein schmaler Querbezirk der vorderen Prostoniumwand nach beiden Seiten hin; infolge dieser Wucherung biegt sich das Epithel an dieser Stelle in Gestalt einer einspringenden, etwas nach oben umgebogenen Falte unter beide Anlagen der Kopfkümmen um. Auf diese Weise entstehen die oben erwähnten Stirneinsenkungen, welche mit ihrem verschmälerten Grunde nach den Seiten der ersten Anlage der Kopfganglien hin auseinander treten. Von dem allerersten Auftreten dieser Falten angefangen, beginnen von deren Grunde und zum Teil auch von deren Seitenwandungen einzelne Zellen in die Höhlung des Kopfes zu wandern (Fig. 8, 9, u. 10 *stna*); aus diesen Zellen werden alle

übrigen Teile der periösophagealen Nervenmasse gebildet, und zwar die gangliösen Anhäufungen an den Nervenstämmen der Kopfkriemen, ein Paar seitlicher unterer Ganglien und ein Paar seitlicher hinterer Ganglien. Außerdem verbreiten sich Zellen von der gleichen Stelle aus auch noch weiter fort, indem sie Ganglienzellen ihren Ursprung geben, welche auf jungen Entwicklungsstadien des Nervensystems auf der Oberfläche und innerhalb der periösophagealen Commissuren sowie auf den paracerebralen Bogen liegen (Fig. 10).

Indem der Boden der Stirneinsenkungen sich später in die Augen umwandelt (Fig. 12 a), so entstehen naturgemäß von hier aus auch die optischen Centren des Gehirns. Dieselben entstehen gleichzeitig mit dem Auge selbst, da nach dem Austritt der zukünftigen Nervenzellen aus einem bestimmten Endbezirk des Bodens der frontalen Einstülpung letztere nur noch aus einer Schicht von Zellen besteht (während in den übrigen Teilen der Einsenkung das Epithel mehrschichtig ist), deren Protoplasma etwas aufgequollen und hell erscheint und deren Kerne etwas nach der Basis der Zelle hin verschoben sind. Das ganze Ende der Einstülpung wird hierbei etwas aufgeblasen, während in ihrem einschichtigen, der äußeren Oberfläche des Gehirns zugewendeten Bezirk Pigmentkörnchen auftreten (Fig. 13 *apw*).

Es muß hier noch bemerkt werden, daß an der Bildung der Ganglienzellen der Schlundcommissuren auch einige Bezirke von ectodermalen Zellen aus der benachbarten ventralen Wand des Regenerates teilnehmen, d. h. aus der Wandung des oben beschriebenen Mundkegels, und zwar aus dessen hinterem Abschnitte. Der Austritt dieser Zellen erfolgt auf jungen Stadien der Regeneration, wo die Commissuren noch ziemlich nahe der ventralen Wand des Regenerates liegen (Fig. 10); mit ihrer Entfernung von letzterer bleibt zwischen beiden eine Verbindung in Gestalt von vier Nerven bestehen, welche paarweise einer hinter dem andern von der ventralen Oberfläche einer jeden Commissur nach dem Epithel des hinteren Teiles des Mundkegels verlaufen. Ein gleicher Austritt von Zellen nach dem Nervensystem hin



Textfig. 1.

Schlundcommissur (*Schk*), Paracerebralbogen (*pcb*) und die Nerven des Mundkegels; *Kg*, Kiemenganglion; Auge (*a*), unteres hinteres Ganglion (*uhg*), Kragenlappen (*Kr*).

findet auch in dem mittleren Teil des letzteren statt: allein hier lagern sich die Zellen nicht auf die Commissuren, indem an dieser Stelle bereits die Loben des zukünftigen Gehirns liegen, sondern auf die lateralen Verzweigungen der commissuralen Bündel von Nervenfasern. Diese Verzweigungen beginnen gleich hinter dem Gehirn in Gestalt je zweier divergierender Nervenstämmchen von den Commissuren auszugehen, welche unterhalb des Gehirns nach vorn verlaufen, untereinander vermittelt massiver Anastomosen in Verbindung stehen und schließlich zu einer Wurzel vereinigt von unten her in das periphere Ganglion der Kopfkümmen einmünden. Wie dies auch bei den Commissuren an der Eintrittsstelle der ectodermalen Zellen aus der ventralen Wand des zukünftigen Rostrums der Fall ist, bewahrt auch hier einer der anastomosierenden Stämme, welche als untere paracerebrale Bogen bezeichnet werden können, noch späterhin seinen Zusammenhang mit dem ventralen Ectoderm, und zwar in Gestalt von drei hintereinander an dem Bogen einer jeden Seite entspringenden Nerven. Allein ebenso wie dies bei den Commissuren sowie bei den von MEYER beschriebenen, die dorsale Oberfläche des Gehirns gleich vor dem ersten Bauchganglion mit den Commissuren verbindenden paracerebralen Bogen der Fall ist, verdankt auch hier der größte Teil der Nervenzellen diesem unteren cerebralen Bogen der Nervenanlage ihren Ursprung der Stirneinsenkung.

Die Schlundcommissuren und die Nerven des Mundkegels weisen hier demnach viel kompliziertere Verhältnisse auf, als dies z. B. bei *Nerine* in den Beziehungen ihrer Commissuren zu den Wandungen des ersten Mundsegmentes der Fall ist, wobei die Lage dieses letzteren in bezug auf das untere Schlundganglion mit dem Mundkegel von *Spirographis* identisch erscheint.

Die prostomialen Sinnesorgane.

An derjenigen Stelle des Epithels der vorderen Prostomiumwandung, von wo aus in dessen Tiefe die Zellen der oberen Nervenanlage des Kopfes (d. h. der Anlage des Paares von oberen, hinteren Ganglien) herausgeschoben werden, tritt ein schmaler, in der Mitte unterbrochener Querstreifen auf, welcher durch eigenartige Veränderungen seiner Zellen und durch eine schmale Vertiefung seiner Oberfläche vor dem übrigen Epithel ausgezeichnet ist (Fig. 15 *wg*). Die Veränderungen der diese Vertiefung umgebenden Zellen bestehen darin, daß ihre Kerne beginnen, sich nach der Basis der Zellen hin zu verlagern; infolgedessen bleibt am distalen Ende der Zellen ein Bezirk von hellem Protoplasma bestehen, in welchem eine feine Längsstrichelung sichtbar wird, während

außen, d. h. am Boden der erwähnten Vertiefung, Wimperhaare auf-treten (Fig. 14 *wg*). Die auf diese Weise zur Bildung gelangten paarigen Wimperrinnen wuchern nach den Seiten hin, ihr Wimperbelag breitet sich von ihren Enden, wo er schon auf den ersten Stadien vorhanden war, nach der Mitte hin aus, das Bereich des hellen Protoplasma er-weitert sich nach innen zu, während sich die Zellen selbst in bestimmter Weise unterhalb der Rinne anordnen. Auf diese Weise entstehen die quergerichteten Wimperrinnen, welche auch bei dem erwachsenen Re-generat in Gestalt von Wimperspaltten erhalten bleiben.

Zwischen den Anlagen der Wimperrinnen und der Falte der Ober-lippe, auf dem Niveau des inneren Endes dieser Rinnen, entstehen übereinander zwei Organe, welche ebenfalls durch Differenzierung der Epithelzellen an diesen Stellen gebildet werden. Und zwar ordnen sich diese letzteren kugelförmig, mit ihren distalen Enden aneinander stoßend an, wodurch ein kleines Grübchen an der Oberfläche gebildet wird; ihre Kerne verlagern sich nach der Basis hin, in der distalen Hälfte Felder von hellem Protoplasma zurücklassend, so daß diese Bildungen sich anfangs nur dadurch von den Anlagen der Wimperrinnen unter-scheiden, daß sie dort entsprechend der in der Querrichtung ausgezogenen Gestalt dieses Organs cylindrisch abgerundet erscheinen, während sie hier kugel- oder zwiebförmig gestaltet sind (Fig. 20 *pa*). In dem hellen Felde des Protoplasmas dieser Zellen bemerkt man, ebenso wie dies auch dort der Fall war, eine Längsstrichelung (wahrscheinlich werden durch dieselbe in beiden Fällen die Grenzen der an dieser Stelle aneinander tretenden Zellenden ausgedrückt); späterhin aber erwerben diese zwiebförmigen Organe eine neue Eigentümlichkeit, indem deren distales helles Protoplasma, ohne eine Auskleidung von Flimmerhaaren zu erhalten, sich etwas in die Länge ausziehen und dann in Gestalt einer kleinen konischen Papille vom Boden des oberflächlichen Grüb-chens über das Epithel hervorrage (Fig. 19 u. 19a *pa, aa*). In dieser Gestalt bieten die übereinander liegenden zwiebförmigen Organe eine genaue Wiederholung der von KLEINENBERG beschriebenen und ab-gebildeten ersten Entstehungsstadien der Kopfantennen von *Lopado-rhynchus*, während sie ihrer Lage nach der vorderen und hinteren An-tenne dieser Annelide entsprechen. Eine weitere Entwicklung erreichen sie bei regenerierenden *Spirographis* jedoch nicht, sondern sie ver-schwinden bereits auf den nächstfolgenden Stadien der Regeneration vollständig.

Weiter oben, ganz am inneren Ende der linken Wimperrinne, ent-steht ein ebensolches papillenförmiges, von dem Grunde des oberfläch-

lichen Grübchens hervorragendes Gebilde, allein mit einer weniger deutlich ausgebildeten Zwiebel im Epithel (Fig. 17 *schu*). Seiner Lage nach entspricht dieses Gebilde der von KLEINENBERG bei *Lopadorhynchus* beschriebenen provisorischen linken Scheitelantenne.

Überhaupt muß eine Eigentümlichkeit in der Entwicklung aller beschriebenen Sinnesorgane bei der Regeneration von *Spirographis* hervorgehoben werden. Auf allen Stadien, wo diese Organe gleichzeitig beobachtet werden konnten, waren alle drei Antennenpaare auf der linken Seite des Prostomium besser entwickelt, die Wimpergruben dagegen auf dessen rechter Seite. So war z. B. auf der rechten Seite nur die erste Antenne wohl entwickelt, die hintere bedeutend schwächer, und die Scheitelantenne fehlte ganz, während die Wimpergrube auf dieser Seite fast doppelt so lang war, als auf der linken Seite.

Während der Regeneration von *Spirographis* treten demnach bei dem Entstehen der verschiedenen Teile des Gehirns die Anlagen sämtlicher Sinnesorgane auf, welche der oberen Hemisphäre von *Lopadorhynchus* eigentümlich sind und von KLEINENBERG und E. MEYER bei dieser Form beschrieben wurden. Allein diese Anlagen entwickeln sich hier nicht weiter, sondern verlieren zunächst ihre äußerlichen percipierenden Papillen, während auf älteren Stadien auch ihr zwiebel förmiger Hauptteil verloren geht. Eine Ausnahme hiervon bilden nur die Wimpergrübchen, welche früher zur Entwicklung gelangen und auch noch bei ganz ausgebildeten *Spirographis* erhalten bleiben, allein, wie dies weiter oben beschrieben worden ist, nicht wie bei *Lopadorhynchus* in der Höhe der hinteren Antennen liegen, sondern in derjenigen der Scheitelantennen. Eine solche Verlagerung von Sinnesorganen stellt durchaus keine ausnahmsweise Erscheinung dar, indem diese Organe z. B. bei den Archanneliden und *Polygordius* hinter der Insertion der Fühler liegen, bei *Protodrilus* dagegen bis an die Mundöffnung hin nach vorn verschoben sind (SALENSKY).

Die Rudimente der Antennen umgeben einen ziemlich schmalen Bezirk der vorderen Wand des Prostomium, aus dessen Epithel in der Tiefe die Anlage des vorderen medianen Paares von oberen Schlundganglien hervorgeht. Auf den Stadien mit Anlage der Antennen sind in diesem Bezirke keinerlei Sinnesorgane vorhanden; wendet man sich jedoch viel jüngeren Stadien der Regeneration zu, wo soeben erst die Anlagen der Kopfkienem auftreten und der Eintritt von Epithelzellen zur Bildung der genannten Ganglien eben erst beginnt, so kann man in der Mitte jenes Bezirkes in einer kleinen Vertiefung eine deutlich begrenzte runde Gruppe von Epithelzellen erblicken, welche sich vor

den übrigen durch eine verhältnismäßig große Menge von Protoplasma auszeichnen, indem ihre runden Kerne, deren sieben bis acht auf das ganze Organ kommen, viel weiter voneinander entfernt liegen als dies in dem umgebenden Ectoderm der Fall ist (Fig. 18 *scho*). Über diese Zellgruppe ragt ein Büschel kurzer, dicker, untereinander verklebter Haare nach außen hervor. Der Bau dieses Organs stimmt fast vollständig mit der Beschreibung überein, welche KLEINENBERG von den letzten Entwicklungsstadien des Scheitelorgans der Larve von *Lopadorhynchus* gibt, welche letzterem unser Organ, in Anbetracht seiner Lage gegenüber der Anlage des vorderen medianen Ganglienpaares, auch zweifellos entspricht. Der Bau dieses Organs weicht sehr merklich von der Anlage der Antennen und der andern Neuralanlagen ab, welche aus einer verhältnismäßig großen Anzahl schmaler, gegeneinander geneigter Zellen bestehen. Gerade dieses ist der Grund, warum unser Organ nicht jener unpaaren parietalen Neuromuskelanlage entspricht, welche ebenfalls, nach der Beschreibung von E. MEYER, der quergeordneten Verschmelzungslinie des vorderen Paares von Kopfganglien anliegt und nach der Ansicht dieses Autors das Rudiment eines unpaaren parietalen Fühlers darstellt. Außerdem liegt diese unpaare Neuromuskelanlage der Larve in der Zone der Scheitelantennen, also etwas höher als das unpaare Scheitelorgan von regenerierenden *Spirographis*.

Die ersten Nervenzellen des oberen Schlundganglions treten beiderseits von den Rudimenten des Scheitelorgans aus dem Epithel heraus und dazu noch in ziemlich weiter Entfernung von demselben, so daß die allererste Anlage dieser Ganglien ebenfalls paarig ist. Wenn späterhin der Zufluß dieser Nervenzellen ein stärkerer wird, atrophiert das Rudiment des Scheitelorgans vollständig, wobei es augenscheinlich keinerlei Anteil an der Bildung des Ganglions nimmt, indem der Eintritt der Epithelzellen sich auf diejenige Stelle, welche das Ganglion einnahm, erst in viel späteren Stadien der Regeneration erstreckt.

Die Anlage der oberen hinteren Loben des Gehirns entsteht etwas höher als die erste Anlage des oberen medianen Ganglienpaares, aus dem sich unmittelbar an die Wimperrinnen anschließenden Epithel. Hieraus geht hervor, daß wenigstens ein Teil dieser Anlage die Geruchsganglien (d. h. die Ganglien der Wimperrinne) bildet. Die quergeordneten Riechrinnen selbst beginnen späterhin nach den Seiten hin und zum Teil nach unten zu wuchern, wenden sich dann plötzlich nach oben und erreichen von neuem das Niveau des Ausgangspunktes ihrer Entstehung (Fig. 16 *wg*). In dieser Gestalt erscheinen die Wimperrinnen auch bei unverletzten *Spirographis*.

Die Rudimente der vorderen und hinteren Antennen ergeben kleine Gruppen von Ganglienzellen, welche sich von unten her dem vorderen mittleren Paar von oberen Schlundganglien anschließen (Fig. 7, 19 *a* u. 20 *para* u. *aana*). Aus dem Rudiment der Scheitelantennen gehen Ganglienanlagen hervor, welche sich an den oberen Teil desselben Ganglienpaares legen.

Das vordere mediane Paar der Kopfganglien entsteht demnach bei der Regeneration aus dem zunächstliegenden Teil des äußeren Epithels, und zwar in einem gewissen topographischen Zusammenhange mit dem provisorischen Scheitelorgan; zum Teil entsteht dieses Paar aber auch aus den in Abhängigkeit von den provisorischen Anlagen dreier Antennenpaare hervorgehenden gangliösen Elementen. Das obere hintere Ganglienpaar entsteht im Zusammenhange mit den Wimpergruben. Was die Elemente der übrigen oberen Schlundganglien und die nervösen Elemente der Schlundcommissuren betrifft, so gehen diese, wie bereits oben bemerkt worden ist, voll und ganz aus den paarigen Anlagen hervor, welche seitlich und unterhalb aller übrigen Anlagen liegen, und zwar in der Stirneinsenkung, in der Ecke und etwas oberhalb der die Anlagen der Oberlippe darstellenden Falten. Der Bezirk des Austrittes der Zellen aus dem Ectoderm geht hier mit seinem oberen Rande auf die Zone der vorderen und hinteren Antennen über, mit seinem unteren Rande dagegen erreicht er fast den oberen Rand der Mundöffnung. Auf früheren Stadien hingegen, wo sich auf dem Epithel die zu Stirneinsenkungen werdenden Vertiefungen noch nicht gebildet haben, liegen diese Anlagen noch niedriger, d. h. auf dem oberen Niveau der Mundöffnung selbst. Auf diese Weise erweisen sie sich als von den parietalen Ganglienanlagen ziemlich beträchtlich nach den Seiten hin und nach unten fortgerückt; da nun in den Bezirken des Epithels, welche sie von diesen letzteren trennen, keinerlei Ganglienzellen proliferieren, so erweisen sich die nervösen Anlagen der Stirneinsenkungen als durchaus differenzierte und selbständige Derivate der vorderen Protopharynxwand. Der Austritt von Nervenzellen aus dem Epithel erfolgt hier im Verlaufe der ziemlich langen Regenerationsperiode in äußerst intensiver Weise, und zwar sowohl bis zur Bildung der frontalen Einsenkungen, wie auch während ihres ganzen Entwicklungsganges. Da diese nervösen Anlagen der Stirneinsenkungen etwas unterhalb der Stelle liegen, wo die Schlundcommissuren aus den äußeren Enden des vorderen medialen Ganglienpaares hervortreten, so ordnen sich die Gruppen von Nervenzellen, nachdem sie das Epithel verlassen und diese Connective von der ventralen Seite her erreicht haben, längs deren

Oberfläche an; die Hauptmasse der Nervenzellen aber, welche ihren Weg von der Anlage etwas nach oben zu einschlägt, häuft sich an der hinteren unteren Seite des Gehirns an, indem sie hier neue umfangreiche Ganglienmassen bildet, und zwar die Paare lateraler unterer und hinterer Schlundganglien sowie die Paracerebralganglien.

In Anbetracht des Umstandes, daß die Anlagen der beiden Paare von Scheitelganglien sich auch bei der Regeneration auf bestimmte larvale Sinnesorgane beziehen, drängt sich naturgemäß die Frage auf, welchen Anlagen des prostomialen Bereiches der Trochophora die soeben beschriebenen differenzierten Anlagen von Nervenelementen entsprechen können? Ich vermute, daß dieselben infolge ihrer Lage im Niveau des oberen Mundrandes und zum Teil auch auf dessen Seiten, jenen paarigen Neuromuskelanlagen entsprechen dürften, welche nach der Beschreibung von KLEINENBERG und E. MEYER in der Subumbrella der Trochophora von *Lopadorhynchus* zwischen dem Wimperring und der Mundeinstülpung liegen; ebenso aber auch den beiden ventralen Gruppen von Ganglienzellen, welche in dem subtrochalen Nervenring enthalten sind. Auch in der Querrichtung entspricht die Lage dieser embryonalen Nervenanlagen den regenerativen paarigen Anlagen der Stirneinsenkungen, indem sie gegenüber der Kreuzungsstelle dieses Ringes der Trochophora mit den längsverlaufenden Commissurenanlagen liegen, d. h. mit den faserigen, nach hinten gerichteten Auswüchsen des vorderen Ganglienpaares, als welche die oberen Teile der Schlundcommissuren auch bei der Regeneration erscheinen.

KLEINENBERG schreibt: »Alle Ganglienzellen jeder subtrochalen Neuromuskelanlage schicken ihre leicht kenntlichen Hauptfortsätze in den Ringnerven gerade dort hinein, wo er mit den Enden der Hirncommissur verlötet ist.« Ferner spricht dieser Autor die auch von MEYER gestützte Annahme aus, »daß die Ausläufer der subtrochalen Ganglienzellen, ebenso wie es für die automatischen Zellen des Prototrochs festgestellt wurde, sich gleich bei ihrem Eintritt in den Ringnerv in zwei Äste spalten, die, nach entgegengesetzten Richtungen verlaufend, einerseits in die Hirncommissur übergehen, andererseits die untere Verlängerung der Commissur bilden«. Das weitere Schicksal dieser Ganglienzellen ist, wie dies aus der Beschreibung von KLEINENBERG hervorgeht, nicht ganz verständlich, indem dieser Autor angibt, daß in den Commissuren nur deren faserige Fortsätze verbleiben, während ihre Kernteile, welche in dem Ectoderm bleiben, verschwinden; der zellige Belag der Commissur dagegen wird, wie KLEINENBERG vermutet, aus Derivaten der oberen Trochophorenhemisphäre gebildet.

Die Erscheinungen bei der Regeneration von *Spirographis* zeigen ein entgegengesetztes Bild, indem das erste Paar Gehirnganglien hier keinerlei Zellen für die Commissuren abgibt und der ganze Zellenbelag dieser letzteren aus selbständigen Anlagen der präoralen Zone gebildet wird. Ein derartiger Unterschied läßt sich möglicherweise dadurch erklären, daß diese Ganglienanlagen mit Fortsätzen in die Commissuren bei *Lopadorhynchus* nur ein temporäres Bindeglied zwischen der oberen und der unteren Schlundregion des Nervensystems bilden, während bei *Spirographis*, im Zusammenhang mit der mächtigen Entwicklung der auf den Commissuren des erwachsenen Wurmes liegenden Nervenmasse die entsprechenden Teile nicht atrophieren, sondern einen regen Anteil nehmen an dem Aufbau des definitiven Schlundringes.

Der Austritt der Nervenzellen aus dem Epithel über den seitlichen Anlagen der Oberlippe geht sehr intensiv vor sich und dauert auch dann noch an, wenn diese Bezirke beginnen, sich in die Kopfhöhle einzustülpen. Diese Einstülpungen erfolgen annähernd in der Richtung der aus den Bezirken austretenden Zellen, d. h. eine gewisse Strecke hindurch direkt nach hinten, sodann bogenförmig nach oben, bis die Bezirke mit ihren Enden die Mitte der äußeren Oberfläche der unteren hinteren (*uhg*) Ganglien erreichen, wobei aus dem an das Gehirn anstoßenden Epithel ihrer Enden noch eine Gruppe von Zellen — die zukünftigen optischen Centren — nach dem Gehirn wandern (Fig. 12 *og*); das an dieser Stelle auf eine Zellschicht reduzierte Epithel selbst dagegen verwandelt sich in die pigmentierte Wand des Auges (Fig. 13 *apw*). Fernerhin wird aus diesen selben Zellen eine helle Substanz (*gk*) ausgeschieden, welche sich oberhalb derselben ansammelt, wobei sie den Endteil der Einstülpung etwas auftreibt und die ihre innere Oberfläche auskleidende Cuticula (*ch*) verdrängt. Auf diese Weise entsteht ein runder lichtbrechender Körper, welcher am Grunde der Einstülpung zwischen dem Epithel und dessen Cuticula liegt; dabei wird letztere nach dem engeren Lumen der Einstülpung verdrängt und bildet einen Pfropfen, welcher den inneren Teil des Auges von dem ganzen Kanal und dem äußeren Medium abgrenzt.

Das Auge von *Spirographis* entsteht demnach aus einer Einstülpung des Epithels in der subtrochalen oder trochalen Region, d. h. unterhalb aller andern Anlagen von Kopfsinnesorganen; dasselbe tritt erst infolge einer bogenförmig nach oben erfolgten Wucherung dieser Vertiefung mit dem Hirn in Verbindung. Die Entwicklung dieses Organs erfolgt nach demselben Plane wie die Bildung des Auges bei *Aleiopoe* nach KLEINENBERG, nur mit dem Unterschiede, daß das Epithel der Retina

sich gar nicht von demjenigen des Ectoderms abschnürt und seinen Charakter als unmittelbare Fortsetzung dieses letzteren beibehält; aus diesem Grunde erscheint auch der lichtbrechende Körper nicht allseitig in einer Epithelblase eingeschlossen, sondern er ist an seiner dem Lumen der übrigen Einstülpung zugewandten Oberfläche von dieser Einstülpung nur durch einen Chitinpfpfen abgegrenzt.

Abgesehen von den Augen, welche augenscheinlich Bildungen sekundären Charakters darstellen, bilden sich demnach auf dem Prostomium des vorderen Regenerates zeitweilig alle larvalen Sinnesorgane, denen offenbar keinerlei physiologische Bedeutung für das junge Regenerat zukommt. Vor allen andern und rascher als diese verschwindet das Rudiment des Scheitelorgans; hierauf erscheinen die Anlagen der Riechgrübchen, welche nicht wieder verschwinden, sondern sich bis zur eingetretenen Reife des Regenerates beträchtlich weiter entwickeln; endlich treten unmittelbar nach den Wimpergruben die Anlagen der vorderen, hinteren und der Scheitelantennen auf, welche sehr bald wieder verschwinden.

Was die seitlichen Nervenanlagen der subtrochalen Zone betrifft, aus denen die commissuralen gangliösen Massen hervorgehen, so wird man wegen ihres massiven Baues und auf Grund ihrer Lage und des weiteren Schicksals ihrer Derivate wahrscheinlich mehrere Paare Nervenanlagen bei der Trochophora annehmen müssen; dieselben sind höchstwahrscheinlich als ein Homologon der Neuromuskelanlagen (oder wenigstens einiger von ihnen) jener subtrochalen Zone anzusehen, die MEYER als »unteren Abschnitt des äquatorialen Ringsystems« beschrieben hat.

Als von der Neuralanlage die Rede war, welche sich bei der Regeneration von *Spirographis* aus dem Prostomiumepithel in unmittelbarer Nähe verschiedener provisorischer Sinnesorgane entwickelt, verglichen wir dieselben mit den von MEYER und KLEINENBERG beschriebenen Neuromuskelanlagen der entsprechenden Sinnesorgane der Larve. Hierzu muß indessen bemerkt werden, daß ich nur für den Austritt von Nervenzellen in der Nähe der Antennen deutliche und überzeugende Bilder gesehen habe; was dagegen die Muskelzellen betrifft, so waren auf einigen Präparaten zwar wohl Muskelemente zu bemerken, welche ihrer Lage nach neben den Antennen oder den neuralen Anlagen aus dem Ectoderm herauszutreten scheinen (so z. B. auf Fig. 19 u. 19 a), doch kamen mir solche Bilder nur selten zu Gesicht, und sie waren dabei denn doch nicht in genügendem Maße überzeugend, so daß ich diese Frage für noch nicht endgültig gelöst ansehen muß.

In der embryologischen Literatur finden wir keinerlei Hinweise auf das Auftreten provisorischer Antennen bei den Larven der sedentären Anneliden, welche solcher Antennen im erwachsenen Zustande entbehren. Die oben wiedergegebenen Beschreibungen der Anlage der vorderen und unteren Antennen durch KLEINENBERG und MEYER beziehen sich ausschließlich auf die Larven von *Lopadorhynchus*, d. h. einer Form, bei welcher sich diese Anlagen zu definitiven Fühlern weiter entwickeln. Bei der Larve dieser Annelide tritt provisorisch außerdem noch ein Paar Scheitelantennen auf, wie sie im erwachsenen Zustande, z. B. bei gewissen *Errantia* vorhanden sind; dieser Umstand weist zweifellos darauf hin, daß bei *Lopadorhynchus* während der Embryonalentwicklung temporär solche Organe angelegt werden, welche seine Vorfahren besessen haben, d. h. daß in dieser Hinsicht die Ontogenie dieses Wurmes eine Wiederholung seiner Phylogenie darstellt.

Nichtsdestoweniger treten bei der Regeneration des Vorderendes von *Spirographis*, einer Form, welche alle drei Antennenpaare bereits so sehr definitiv eingebüßt hat, daß dieselben bei der Embryonalentwicklung nicht einmal mehr provisorisch erscheinen (wenigstens geht dies aus der Embryologie der nächsten Verwandten von *Spirographis* hervor, indem die Entwicklung dieser Form selbst noch nicht untersucht worden ist), dennoch Anlagen aller drei Antennenpaare auf. Analog der Deutung, welche sich uns bezüglich des Auftretens provisorischer Antennen während der Embryonalentwicklung von *Lopadorhynchus* ganz von selbst aufdrängt, werden wir auch für das Auftreten solcher Antennen an dem regenerierenden Vorderende von *Spirographis*, und zwar mit ebensolchem Recht, den Schluß ziehen können, daß wir es hier mit einer Erscheinung atavistischen Charakters zu tun haben, und daß im gegebenen Falle durch die Regeneration die phylogenetische Entwicklung von *Spirographis* mit noch größerer Genauigkeit wiederholt wird, als dies bei der Ontogenese der Fall ist.

Die Regeneration geht auch bei der Bildung der Kragenlappen des zweiten Segmentes auf eine mehr primäre Weise vor sich, als die Embryonalentwicklung. Während diese Lappen bei dem Embryo nach MEYER in Gestalt einer unpaaren Anlage auftreten, entstehen sie bei der Regeneration in Gestalt zweier Falten des Bauchepithels, demnach auf eine Weise, welche der Bildung der ursprünglich paarigen Bauchschilder, als deren Differenzierung diese Lappen erscheinen, näher kommt.

Gleichzeitig mit den temporären Antennenanlagen wird bei der Regeneration von *Spirographis* auch ein provisorisches Organ angelegt,

welches nach seiner Lage in bezug auf das vordere mediane Paar von Kopfganglien nichts andres darstellt, als ein Rudiment des Scheitelorgans der Polychätenlarven; infolge seines Auftretens und Wiederverschwindens während der Regeneration stellt dieses Scheitelorgan ein atavistisches Organ dar, wie wir dies auch bezüglich der provisorischen Antennen angenommen haben¹.

Allein wir können bezüglich des Scheitelorgans einen solchen Schluß nur mutmaßlich ziehen, während das Auftreten von provisorischen Antennen, wie sie in der Tat bei gewissen jetzt lebenden Anneliden vorkommen, bei der Regeneration von *Spirographis* ohne allen Zweifel eine palingenetische Erscheinung darstellt, d. h. einen Prozeß, welcher die Entstehung dieser Sinnesorgane und der mit ihnen in Verbindung stehenden Neuroanlagen bei den Larven bis in die kleinsten Details hinein wiederholt; doch bezieht sich diese Wiederholung nicht auf die Erscheinungen bei den Larven von *Spirographis* oder einer ihrer Gattungsgenossen, sondern auf entfernte Vorfahren, welche alle drei Paare primitiver Fühler besaßen. Dieses neue Beispiel einer Offenbarung von Atavismus bei der Regeneration bietet um so größeres Interesse, als die Antennenanlagen nur temporär auftreten, augenscheinlich keinerlei funktionelle Bedeutung besitzen und daher nur die Offenbarung einer bestimmten atavistischen Art von Organogenie darstellen, d. h. im gegebenen Falle die Bildung von Teilen des unteren Schlundganglions in Verbindung mit Sinnesorganen.

In der Literatur über Regeneration finden sich für verschiedene Tiere bereits recht zahlreiche Hinweise auf Abweichungen gewisser regenerativer Prozesse von der Embryonalentwicklung der gleichen Formen zu einer mehr primitiven Art der Anlage von Organen. E. SCHULZ (Nr. 15) gibt eine Zusammenstellung solcher Fälle, angefangen von den Beobachtungen von F. MÜLLER. Hierher gehören die Regeneration der Dorsalanhänge von *Tethys leporina* (PARONA), der Beine der Blattidae (BRINDLEY) und Phasmidiae (BORDAGE), der Maxillipedes von *Portunus* (PRZIBRAM), der Schere von *Astacus pachypus*

¹ Wenn dem so ist, so wird die logische Schlußfolgerung dahin lauten, daß das Scheitelorgan nicht etwa ein ausschließlich larvales Organ darstellt, sondern daß auch die erwachsenen Vorfahren der Polychäten ein solches besessen haben, allein nur die phylogenetisch älteren Vorfahren, indem den recenten Anneliden dieses Sinnesorgan gänzlich fehlt. Sein Auftreten bei fast allen Polychätenlarven (obgleich z. B. bei den sedentären Formen nicht einmal die einigen recenten Anneliden eigentümlichen provisorischen Antennen zur Bildung gelangen) läßt sich dagegen wahrscheinlich dadurch erklären, daß das Scheitelorgan auf dem Stadium der Trochophora eine neue funktionelle Bedeutung für die Larve selbst in bezug auf deren pelagische Lebensweise erworben hat.

(KESSLER und E. SCHULZ). Die Regeneration des Gehirns von *Spirographis* bestätigt uns wiederum, daß wir dazu berechtigt sind, diese Abweichungen als atavistische Erscheinungen zu deuten, und daß der von MORGAN, in seiner Kritik der Fälle von Wiederholung der Phylogenese durch Regeneration ausgesprochene aprioristische Skeptizismus durchaus unbegründet erscheint. Auch die bekannte Abweichung in der Regeneration der Linse bei den Urodela, d. h. deren Bildung aus dem Rande der Iris, kann, wie dies auch durch SCHIMKEWITSCH geschehen ist, in befriedigender Weise dadurch erklärt werden, daß hier nur die Wiederholung einer mehr primitiven Art einer Anlage der Linse in dem primären Vertebratenauge durch die Regeneration vorliegt.

Was nun die Frage betrifft, welchen Grad die Ähnlichkeit zwischen der Regeneration von *Spirographis* und deren Embryonalentwicklung erreicht, so wird man annehmen können, daß hier ebenso wahrscheinlich wie bei andern Anneliden, die Regeneration des Hinterendes die embryonale Wachstumsweise der neuen Segmente am Hinterende der Larve durchaus wiederholt, mit dem normalen Wachstum des Hinterendes des jungen Wurmes völlig identisch ist und nur eine Wiederaufnahme dieses Wachstums nach dem Durchschneiden darstellt. Ich vermute sogar, daß die Restitution verschiedener Organe in dem hinteren Regenerate von Anneliden genau genommen keine typische Regeneration repräsentiert, oder doch jedenfalls als ein Prozeß andrer Ordnung aufzufassen ist, als die Regeneration eines einzelnen abgeschnittenen Organs, wie z. B. der Extremität, des Auges usw. Die Regeneration des Vorderendes erscheint in dieser Hinsicht von mehr typischem Charakter, indem wir es hier nicht mit einer einfachen Erneuerung des Wachstums des Wurmes zu tun haben, sondern mit einer Neubildung des Prostomium und der ersten Segmente, d. h. solcher Teile des Körpers, welche mehr ursprünglich erscheinen und den Körper der Larve ausmachen. Aus diesem Grunde treffen wir bei der Regeneration des Vorderendes schon Abweichungen von der embryonalen Entwicklung an, wie das Auftreten provisorischer Antennen, die paarige Anlage des Kragenlappens und endlich die weiter unten zu beschreibende Entstehung der ursprünglichen Anlage des Thoracalnephridiums in Gestalt eines Komplexes ectodermaler Zellen, nicht aber einer einzigen großen Zelle, wie dies von MEYER für die Larve von *Psymbranchus* beschrieben worden ist; augenscheinlich weist die Bildung der Thoracalnephridien bei der Embryonalentwicklung einen teloblastischen Charakter auf (im Zusammenhang mit der geringen Zahl von Zellen im Körper des Keimes); bei der Regeneration hingegen bleibt eine ältere Anlageweise dieses

Nephridiums erhalten, welche einer einfachen Einstülpung der seitlichen Ectodermwand nahe kommt.

Die thoracalen Nephridien.

Die thoracalen Nephridien von *Spirographis* bestehen, gleich denen der übrigen Sabellidae, aus folgenden Teilen: 1) einem Wimpertrichter, welcher sich in die Höhle des Mundsegmentes öffnet, nach hinten dagegen übergeht in 2) einen Wimperkanal, welcher schief in der Richtung von der Seitenwand des Körpers nach dem Darne zu und etwas abwärts durch das erste Dissepiment hindurchgeht (d. h. durch die vordere Wand des Kragensegmentes) und sodann gemeinschaftlich mit 3) dem drüsigen Abschnitt die Dissepimente durchbohrend, durch den ganzen Thorax verläuft. In dem letzten Segment des Thorax vereinigt sich der Wimperkanal mit der Höhlung des drüsigen Abschnittes, indem er mit letzterem eine Schlinge bildet, wobei er die innere Hälfte der Schlinge ausmacht, der breite, spiralg gestaltete drüsige Abschnitt dagegen — die äußere Hälfte derselben. Die Zellen der Wandungen des drüsigen Abschnittes sind pigmentiert, stark in die Länge gezogen und an ihren freien Enden unregelmäßig konturiert, indem sie augenscheinlich gar keine eignen Hüllen besitzen. Der drüsige Abschnitt verläuft von dem hinteren Ende des Thorax bis zu dem zweiten Dissepiment, wo er sich dicht an der äußeren Wand plötzlich zu einem engen Rohre verschmälert, welches zwischen der Somatopleura und dem Ectoderm liegt und längs der Körperwand nach vorn und oben bis zur dorsalen Medianlinie hinzieht; hier vereinigt es sich mit dem entsprechenden Nephridialrohre der gegenüberliegenden Seite zu einem unpaaren, nach vorn verlaufenden Kanale; dieser letztere mündet als unpaarer Nephroporus gegenüber dem Ende der Loben der oberen hinteren Ganglien nach außen.

Die Regeneration dieser Organe schlägt einen recht komplizierten Weg ein, weshalb mir einige Punkte derselben nicht völlig klar geworden sind.

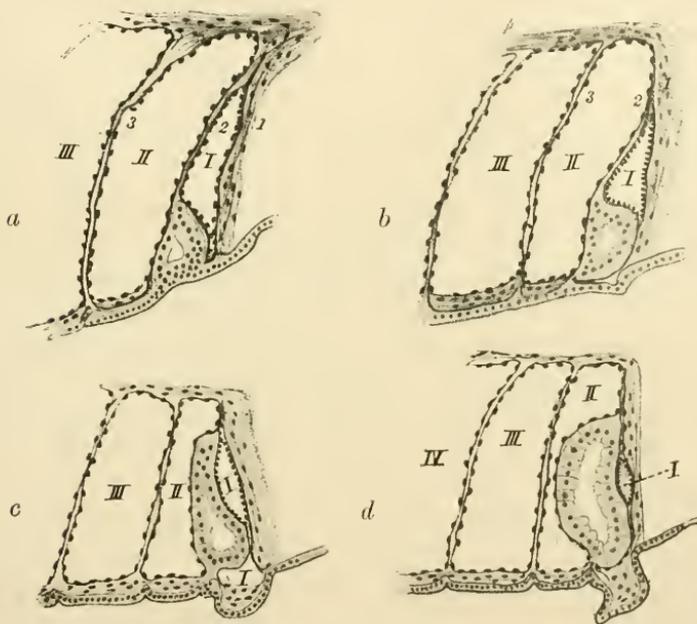
Das mesodermale adenoide Gewebe, welches das Regenerat auf den ersten Stadien erfüllt, spaltet sich späterhin allmählich in drei Querwände, von welchen die erste, ziemlich dicke, gegenüber der Kragenanlage (Fig. 28 1d), die zweite sehr nahe von der ersten (2d) und die dritte (3d) etwas weiter von der zweiten entfernt liegt. Das vor dem Kragen liegende Mesodermgewebe spaltet sich ebenfalls in mehrere dicht beieinander liegende Querbrücken, welche jedoch keine durchgehenden Scheidewände bilden (Fig. 9 u. 28).

Die Bildung der Nephridien beginnt auf den Seitenlinien gegenüber der zweiten wahren Scheidewand, d. h. dem zweiten Dissepiment des Regenerates. Dieses Dissepiment zeichnet sich dadurch aus, daß es in der horizontalen Querachse des Körpers nicht parallel mit dem ersten Dissepiment verläuft, sondern unter einem spitzen Winkel zu diesem letzteren, mit welchem es am Darne zusammenstößt (Fig. 28). Es wird gleich den übrigen Dissepimenten aus zwei Endothelblättern zusammengesetzt, zwischen welche von der Seitenlinie her einzelne Zellen aus dem an dieser Stelle etwas verdickten und vertieften Ectoderm hereinzuwandern beginnen. Die peritonealen Blätter auseinanderdrängend, sammeln sich die Ectodermzellen in Gestalt länglicher Säckchen (Fig. 28 u. 29, 31 u. 32 *ena*) zwischen ihnen an, wobei diese Säckchen mit ihrem distalen Ende nach dem Innern des Körpers und zugleich nach unten gerichtet sind. Gleichzeitig tritt ein Teil der Ectodermzellen derselben epithelialen Anlage aus dem Ectoderm hervor und schlägt die Richtung zwischen diesem letzteren und der Somatopleura nach oben und vorn ein, worauf er hier eine lange, enge Röhre bildet, deren Lumen die Fortsetzung der Höhle des erwähnten Säckchens darstellt (Fig. 31 *dk*). Die Röhre erreicht längs der Körperwand deren dorsale Mittellinie, wo sie sich mit dem Ende einer gleichen Röhre der gegenüberliegenden Seite zu einem unpaaren kurzen Kanale vereinigt, der auf dem Kamme eines Längswulstes nach außen mündet; dieser Wulst trennt die beiden, gleich hinter der Querbrücke des Stützkorpels der Kopfkienem liegenden Wimperrinnen voneinander. Was diese letzteren betrifft, so bilden sie zweifelsohne die Fortsetzungen der oben beschriebenen Wimperrinnen, welche, wie bereits angegeben wurde, zuerst quer durch das Prostomium verlaufen, sodann mit ihren seitlichen Enden nach oben umbiegen (Fig. 16 *wg*) und von unten her bis an die knorpelige Brücke herantretend ihr Ende erreichen; beide Teile einer jeden Wimperrinne, sowohl der auf der vorderen Wand unterhalb des Knorpels gelegene, wie auch der auf der Dorsalwand des Körpers hinter demselben liegende, werden von ein und demselben stark nach hinten ausgezogenen Ricchganglion innerviert (Fig. 15 *ohg*); die Unterbrechung der Rinne läßt sich augenscheinlich durch das Vorhandensein einer subepithelialen massiven knorpeligen Brücke an dieser Stelle erklären (*kn*). Eine Vereinigung dieser dorsalen Wimperrinnen zu einem unpaaren ausführenden Nephridialkanal, wie ein solcher von E. MEYER beschrieben wird, habe ich nicht beobachten können, obgleich das Endergebnis seiner Regeneration vollständig mit dem Bau des Ausführganges bei unverletzten *Spirographis* übereinstimmte; die An-

nahme von MEYER scheint mir daher jedenfalls nicht auf *Spirographis* anwendbar zu sein.

Das ectodermale Säckchen zwischen den peritonealen Blättern des zweiten Dissepimentes beginnt zu wuchern und erweitert sich nach vorn zu, indem es das vordere Blatt bis zu dessen Berührung mit dem vorderen Dissepiment vorstülpt, und nimmt in horizontaler Richtung fast die Hälfte der Höhlung des vorderen Segmentes ein (Fig. 30).

Das peritoneale Blatt, welches nunmehr die ectodermale Anlage in der Ausdehnung vom ersten bis zum zweiten Dissepiment umhüllt, sowie die sich hierher anschließende Wand der Anlage selbst, brechen an einer bestimmten Stelle in diese reduzierte Höhle des ersten Segmentes (*I*) durch, so daß letztere mit dem ausführenden Kanal und dem



Textfig. 2 a—d.

Verschiedene Stadien der Verwandlung der Cölohmöhle des Kragensegments (*I*) zu dem Wimperkanal des Nephridium (n. d. Frontalschnitten).

äußeren Medium in Verbindung tritt (Fig. 30). Andererseits tritt diese selbe Höhle mit der vor dem ersten Dissepiment liegenden Körperhöhle in Verbindung, und zwar infolge des Durchbruches der Wimpertrichteranlage in dieselbe. Letztere bildet sich durch Differenzierung des vorderen peritonealen Blattes des ersten Dissepimentes, sowie des demselben vorn anliegenden Splanchnopleurabezirktes und sogar des Peritoneums

der noch weiter vorn liegenden unvollständigen Scheidewände. Hier ergeben die sich intensiv teilenden Zellen ein kompaktes und ziemlich hohes einschichtiges Epithel, welches bald zu einem Flimmerepithel wird (Fig. 31, 32, 34 *tr*). Den gleichen Charakter nehmen sodann auch die Zellen des Peritoneum an, welches die verringerte Höhle des ersten Segmentes auskleidet und nach dem Durchbruch unmittelbar auf das Epithel des Trichters übergeht (Fig. 29, 30 u. 33 *pt*). Gleichzeitig geht auch eine Veränderung des allgemeinen Aussehens dieser Höhle vor sich, welche ihren Grund darin hat, daß das am Darne mit dem ersten sich berührende zweite Dissepiment beginnt, sich von dieser Stelle an auf einer immer größeren Ausdehnung dicht an das erste Dissepiment anzuschmiegen, indem es mit ihm die dicke, definitive erste Dissepiment bildet. Eine Folge davon ist die weitere Verringerung des Umfanges der Höhle des ersten Segmentes bis zur Ausdehnung eines breiten Kanales, welcher von dem inneren Teil des ectodermalen Sackes in schiefer Richtung nach oben und außen in der Masse des ersten Dissepimentes verläuft. Der der lateralen Körperwand zunächst liegende Teil des zweiten Dissepimentes bleibt an Ort und Stelle, indem er das Aussehen eines kleinen Mesenteriums annimmt, mittels dessen das Nephridium an dieser Wand befestigt ist (Fig. 33 u. 34 *2d*).

Annähernd auf diesem Stadium hört der Eintritt neuer Ectodermzellen in die Anlage des ausführenden Nephridialabschnittes auf, worauf dessen sackartiger Abschnitt sich etwas von der lateralen Körperwand entfernt; nichtsdestoweniger fährt dieser Abschnitt fort an Umfang zuzunehmen, und zwar hauptsächlich durch das Anschwellen des Protoplasmas seiner Zellen, weniger dagegen infolge ihrer Vermehrung.

Die ectodermale Anlage wuchert quer durch die Höhlung des Regenerates beinahe bis an den Darm und beginnt sodann nach rückwärts zu wachsen, in der Richtung nach dem dahinterliegenden, dritten Dissepiment. Nachdem sie dasselbe erreicht hat, stülpt sie es nach hinten vor, wobei die mesodermale Hülle der Anlage stellenweise durchbricht, so daß die Wandungen des Nephridiums in direkte Berührung mit dem Dissepiment kommen, welches, sich gleichzeitig nach hinten ausstreckend, die Hülle des Nephridiums in der Ausdehnung der Höhle des letzten regenerierten Segmentes bildet (Fig. 33, 3*d*).

Hierauf erreicht das Nephridium das vierte Dissepiment, d. h. die erste Scheidewand der alten Segmente. Seine weitere Wucherung hängt nunmehr nicht mehr von dem Anschwellen der Zellen seiner Wandungen ab, sondern von dem Hinzutritt neuer Zellen, dieses Mal mesodermalen Ursprunges, und zwar von Peritonealzellen der alten Dissepimente.

Wie dies auch schon früher der Fall war, durchbricht das Ende des Nephridiums bei seiner Annäherung an das Dissepiment seine mesodermale Hülle und stützt sich mit seinen entblößten blasenförmigen Fortsätzen direkt auf das Dissepiment (Fig. 35). In den mit diesen Fortsätzen in Berührung tretenden Zellen des vorderen peritonealen Blattes des Dissepimentes gehen Veränderungen vor sich, welche hauptsächlich in einer Vergrößerung und Veränderung der Kerne ihren Ausdruck finden, worauf diese Zellen sich zwischen die Zellen des Nephridiums begeben und in den Bestand dieses letzteren übergehen (Fig. 36, 37 u. 38). Sobald das Nephridium beginnt, das Dissepiment nach hinten vorzustülpen, vergrößert sich die Fläche seiner Berührung mit den Elementen dieses letzteren, wodurch auch die Zahl der in das Nephridium eintretenden peritonealen Zellen zunimmt. Bei seinem Übergang in das nächste Segment ist das Nephridium demnach nicht von der gesamten Wand des Dissepimentes bekleidet, sondern nur von dem hinteren peritonealen Blatt, welches bei der Annäherung des Endes des Organs an das nächste, fünfte Dissepiment, gleichfalls durchreißt, während seine Zellen ebenfalls zu Elementen des Nephridiums werden. In der soeben beschriebenen Weise nehmen demnach an der Bildung der nephridialen Wandungen die Zellen des fünften Dissepimentes, darauf diejenigen des sechsten teil und so bis zum vorletzten Dissepiment des postthoracalen Abschnittes, wo das Wachstum des Nephridiums sein Ende erreicht.

Die Höhlen der alten Segmente, d. h. angefangen vom vierten sind, wie auch in allen Abdominalsegmenten, anfänglich dicht mit chloragogenen Fettzellen (*fz*) angefüllt. Bei der Wucherung des Nephridiums aus einem Segment in das nächstfolgende beginnen diese Zellen, sobald das Nephridium in die Höhle des betreffenden alten Segmentes eindringt, alle Einschlüsse ihres Protoplasmas zu verlieren, d. h. die Fetttropfen, das Guanin und das Glykogen; es ist dies eine Erscheinung, welche wahrscheinlich mit der excretorischen Tätigkeit der Zellen des in die Höhle des Segmentes eingetretenen Nephridiums zusammenhängt und am toten Objekt leider nicht genau festgestellt werden kann.

Schließlich verlieren die Fettzellen ihre Einschlüsse vollständig, und es bleiben nur die länglichen Kerne mit einem schmalen Protoplasmasaum um dieselben bestehen; ihr weiteres Schicksal habe ich nicht verfolgen können. Allein nicht alle Fettzellen verwandeln sich in einfache schwimmende Elemente der Höhlenflüssigkeit: bei der Berührung mit dem bloßgelegten Bezirke der Nephridialwand verlieren einige derselben auch hier ihre großen Einschlüsse, während die Zelle selbst sich in das

nephridiale Epithel versenkt und hier von neuem anschwillt, indem ihr Inneres sich mit der für die Nephridialzellen charakteristischen feinen Körnelung anfüllt (Fig. 36). Es ist dies eine ganz natürliche Erscheinung, indem die Fettzellen aus eben diesen peritonealen Zellen des Dissepimentes entstehen und die peritonealen Zellen, wie dies oben angegeben wurde, sogar bisweilen Einschlüsse enthalten, welche mit denjenigen der frei herumschwimmenden Zellen identisch sind.

Bei dem Beginn seiner Entwicklung hat der Wimperkanal das Aussehen eines Säckchens, dessen Höhle die sekundäre Leibeshöhle darstellt, weshalb der Kanal auf diesem Stadium an die Endblase des Nephridiums von *Peripatus* erinnert; erst später geht diese Ähnlichkeit wieder verloren, indem dieses anfängliche Säckchen sich bei *Spirographis* zu einem Längskanal ausdehnt und seine Wandungen sich in ein Flimmerepithel verwandeln.

Mit dem sackförmigen Abschnitt des Nephridiums wächst auch der aus der verengerten Höhle des ersten Segmentes hervorgegangene Wimperkanal, doch ist es mir nicht gelungen, die weitere Entwicklung dieses letzteren näher zu verfolgen. Der Ort der Vereinigung der Höhlen dieser beiden Abschnitte des Nephridiums liegt stets am distalen Ende des wachsenden Organs, nach vollendetem Wachstum in demjenigen Teile des Nephridiums, welcher sich in dem letzten thoracalen Segment befindet.

In Anbetracht der Kompliziertheit und der Verwicklung in der Neubildung des Nephridiums bei der Regeneration, wäre es von Interesse, diesen Prozeß mit der Entwicklung desselben Organs bei Embryonen vergleichen zu können; leider sind jedoch die embryologischen Befunde bezüglich dieser Frage noch recht lückenhaft. Zum ersten Male ist die Anlage des thoracalen Nephridiums von SALENSKY (bei *Psymbranchus*) beobachtet worden, und zwar in Gestalt einer einzelnen großen Zelle auf der Seitenlinie der Körperwand, welche im Bereiche des zweiten Segmentes lag und augenscheinlich so innig mit dem Ectoderm verbunden war, daß der genannte Autor sie für eine einzellige ectodermale Drüse hielt («glandule segmentaire»). Die Entwicklung dieser Zelle zum drüsigen Abschnitt des Nephridiums wurde von E. MEYER untersucht, welcher dieselbe indessen für eine Zelle des Mesenchyms hielt, obgleich er ihren Ursprung nicht genauer beschrieben hat. Diese einzellige embryonale Anlage des Nephridiums, welche nach der Beschreibung von SALENSKY wahrscheinlich ectodermalen Ursprunges ist, entspricht bei der Regeneration jenem Komplex von Ectodermzellen, welcher an der Seitenlinie in der Höhe des zweiten Dissepimentes entsteht und aus

welchem die schmalen, sich am Rücken an der unpaaren Ausführöffnung vereinigenden engen Ausführkanälchen, sowie jener vordere Teil des drüsigen Abschnittes ihren Ursprung nehmen, der die Höhle der regenerierten, d. h. der präthoracalen Segmente einnimmt. Die Bildung des Trichters erfolgt bei der embryonalen Entwicklung und bei der Regeneration in gleicher Weise, wogegen die Bildung der übrigen mesodermalen Abschnitte des Nephridiums bei dem Embryo nicht untersucht worden ist. Die Gründe, warum ich mich mit der Voraussetzung MEYERS von der Entstehung des unpaaren letzten Ausführungsganges beider Nephridien nicht einverstanden erklären kann, habe ich bereits weiter oben dargelegt.

Der eigenartige Bau und die eigenartige Entwicklung der thoracalen Nephridien veranlaßt uns zu der Frage, auf welche Weise eine derartige Form von Excretionsorganen entstehen konnte, und in welcher Beziehung diese letzteren zu den normalen Nephridien der Anneliden stehen? Die Antwort hierauf kann einstweilen natürlich nur hypothetischer Natur sein. Wie bereits gesagt worden ist, bestehen die Nephridien der Abdominalsegmente bei *Spirographis* und den übrigen Serpulidae nur aus einem sich direkt nach außen öffnenden Trichter und entbehren völlig eines drüsigen Abschnittes. Die Funktion dieses letzteren übernimmt wahrscheinlich irgend ein Teil des dissepimentalen Peritoneums, aus welchem sich der drüsige Abschnitt bei denjenigen Anneliden entwickelt, welche einen solchen besitzen. Es ist wohl möglich, daß gerade diese excretorischen Bezirke des Peritoneums an der Bildung der Wandungen des neuen Thoracalnephridiums Anteil nehmen, welches im Bereich der bei der Regeneration in Thoracalsegmente sich verwandelnden Abdominalsegmente aus dem excretorischen Cöllothel einer ganzen Reihe von Segmenten aufgebaut wird. Was nun den ectodermalen, im Bereiche der zu regenerierenden präthoracalen Segmente liegenden ectodermalen Abschnitt betrifft, so scheint mir derselbe, in Anbetracht der Anordnung seiner Anlage an der Seitenlinie und seines eigenartigen späteren Entwicklungsganges, eine Bildung sui generis zu sein, welche dem präthoracalen Körperabschnitt, und zwar nur bei den Sedentaria, eigentümlich ist.

Umwandlung der abdominalen Parapodien in thoracale.

Die vorderen abdominalen Segmente des regenerierenden Wurmstückes verwandeln sich, wie wir dies gesehen haben, ihrem inneren Bau nach allmählich in thoracale Segmente, und zwar infolge davon, daß die thoracalen Nephridien in ihnen nach hinten zu wuchern, während

die Fettzellen verschwinden. Bis zu einem gewissen Grade parallel mit diesem Vorgange verläuft auch die äußere Verwandlung dieser vorderen Segmente, wobei das dem Regenerat zunächst anliegende Segment den Anfang macht, worauf die immer weiter und weiter vom Regenerat entfernt liegenden Segmente nachfolgen. In ihren allgemeinen Zügen ist diese Verwandlung, welche hauptsächlich in dem Verschwinden der alten Borstentaschen und dem Auftreten neuer ihren Ausdruck findet, bereits in der Arbeit von VANEY und CONTE beschrieben worden, und es erübrigt hier nur einige Worte über die histologischen Prozesse dieser Verwandlung zu sagen.

Das dorsale Parapodium eines abdominalen Segmentes stellt ein kleines »Flößchen« mit einer Reihe kleiner, hakenförmiger Borsten (*Torus uncinigerus*) dar, welche sich dank einer unter derselben hinweggehenden Falte des etwas höher liegenden Epithels der Haut sehr scharf abhebt (Fig. 22 *atu*). Die der dorsalen Körperwand angehörende Hälfte dieser Falte besteht aus einem dünnen, einschichtigen Epithel, die andre Hälfte dagegen, welche zum Bestande des »Flößchens« gehört, ist beträchtlich dicker, indem sie ganz aus großen einzelligen Schleimdrüsen aufgebaut wird. Dieses Schleimepithel geht in ein dünneres, aber mehrschichtiges Epithel über, in welchem die Chitinhäkchen hervorgebracht werden; letzteres Epithel bildet einen schmalen Wulst, welcher von oben nach unten verläuft, wobei an dem oberen, dorsalen Ende die ältesten und am weitesten entwickelten Häkchen gelegen sind, während diese nach dem unteren Ende zu immer jünger werden; am alleruntersten, unter die Seitenwand des Körpers reichenden Ende sind sogar erst die Anlagen von Häkchen zu beobachten. Das untere Ende geht wiederum in einen durch Schleimdrüsen verdickten Bezirk der lateralen Körperwand über, welcher das »Flößchen« von dem stark nach der Seite vorspringenden ventralen Parapodium (*Torus setigerus*) abgrenzt (Fig. 22 *x*); dieses Parapodium ist allseitig von Schleimepithel umgeben.

Bei der Regeneration des Vorderendes beginnen die Häkchen schon ziemlich früh aus dem dorsalen, die Borsten dagegen aus dem ventralen Parapodium herauszufallen. Auf den folgenden Stadien beginnt das die Häkchen hervorbringende Epithel sich zu ebnen und seine Differenzierung zu verlieren, indem es den Charakter eines einschichtigen hohen Cylinderepithels annimmt (Fig. 24 *atu*), welches sich in keiner Weise von dem Epithel der dorsalen Körperwand unterscheidet; die Zellen des konischen ventralen Parapodiums dagegen fangen an, von dessen Gipfel nach innen zu, an die Stelle der ausgefallenen Borsten zu wandern,

wo sie allmählich einer vollständigen Degeneration verfallen (Fig. 24 *atu*); hierbei werden ihre Kerne kleiner und verlieren ihre frühere Gestalt, während die protoplasmatischen Abschnitte zu einer gemeinsamen faserigen Masse zusammenfließen, welche in einem scharf konturierten Säckchen von wahrscheinlich peritonealem Ursprunge enthalten ist (Fig. 25 *ats*). Späterhin fällt dieses Säckchen mit degeneriertem Gewebe wahrscheinlich gänzlich nach außen aus, da ich ein Kleinerwerden desselben, z. B. durch die Tätigkeit von Phagocyten, nicht beobachtet habe.

Die Muskelfasern des alten ventralen Parapodiums werden von Phagocyten zerstört, während sich die protoplasmatischen Teile mit den Kernen nach der Oberfläche des degenerierenden Parapodiums zurückziehen. Der Prozeß der Muskelzerstörung beginnt noch vor den äußeren Veränderungen an der Borstentasche.

Einige Zeit nachdem die alten Parapodien verschwunden sind, beginnt die Neubildung der thoracalen Parapodien. Der Epithelbezirk (*x*), welcher das dorsale abdominale Parapodium von dem ventralen trennt und ausschließlich aus langgezogenen Schleimzellen besteht, dedifferenziert sich, und zwar von seinem oberen und unteren Rande angefangen. Die Dedifferenzierung besteht darin, daß der schleimige Inhalt der Zellen verschwindet und die Zellen selbst viel kürzer werden, während die Kerne um das Doppelte und Dreifache an Größe zunehmen, so daß das Epithel an dieser Stelle durchaus an das junge Epithel regenerierender Teile erinnert (Fig. 23 u. 27 *ee*). Es muß hierzu bemerkt werden, daß sich an diesen Epithelbezirk, während seiner Verwandlung in ein embryonales Epithel, Fettzellen aus der Körperhöhle dicht anlegen (Fig. 25 *tz*), was an anderen Teilen der Körperwand nicht der Fall ist und augenscheinlich mit der Dedifferenzierung in irgendwelchem Zusammenhange steht; vielleicht dienen diese Zellen zur Aufnahme von Substanzen, welche zu dieser Zeit von dem Epithel abgeschieden werden, doch läßt sich ihre Rolle an toten Objekte natürlich nicht mit Sicherheit feststellen.

In derselben Reihenfolge, in der die Dedifferenzierung des Schleim-epithelbezirkes vor sich geht, erfolgt auch dessen sekundäre Differenzierung, und noch zu der Zeit, wo ein beträchtlicher Teil desselben unverändert bleibt, beginnen sich an dessen unterem, an das alte dorsale Parapodium anstoßenden Rande, die häkchenförmigen Borsten des neuen thoracalen Flößchens herauszubilden (Fig. 24 *x*). Dieser Prozeß erfolgt in der Weise, daß einige Zellen des entdifferenzierten Epithels um das Doppelte und Dreifache an Umfang zunehmen, indem sie sich

auf diese Weise in Chätoblasten des neuen Parapodiums verwandeln; sodann nehmen die Chätoblasten eine runde Gestalt an und senken sich etwas unter das Epithel, indem sie nach außen Chitin abscheiden, welches eine von ihrem inneren Ende, d. h. dem Chätoblasten aus an Größe zunehmende zugespitzte Nadel bildet (Fig. 25, *tn*).

Der ebenfalls vor dem mittleren Teil des Epithels dedifferenzierte obere Teil des Epithels wird durch die Vermehrung seiner Elemente papillenförmig vorgestülpt; aus den Wandungen dieser Papille senken sich ebenfalls einzelne große Zellen — Chätoblasten — unter das Epithel, welche umfangreicher und dabei leichter zu erkennen sind, weil ihr Protoplasma sich dunkler färbt, als dasjenige der Flöbchenchätoblasten. Auch diese Zellen scheiden Chitin nach außen ab, allein viel intensiver, und da die spitzen Gipfel dieser Chitinnädelchen nur wenig aus der Papille nach außen hervorragen und das Wachstum der Borste hauptsächlich innerhalb der Körperhöhle vor sich geht, so werden die Chätoblasten an der Basis der Borsten hierdurch tief in diese Höhle hinein verschoben, indem sie die abgerundete Basis der langen konischen Borstentasche bilden (Fig. 24 *ts*). Was die Muskeln dieser neuen Parapodien betrifft, so entstehen dieselben augenscheinlich aus einer dünnen Muskelschicht, welche in den gewöhnlichen abdominalen Segmenten dem schleimabsondernden Zwischenraum zwischen den dorsalen und den ventralen Borstensäcken dicht anliegt. Mit der Veränderung des Schleimepithels dedifferenzieren sich auch diese Zellen, wobei ihre Kerne etwas an Umfang zunehmen, sich mit dem sie umgebenden Protoplasma von den Fasern abtrennen und durch direkte Teilung, wie sie bei ihnen häufig beobachtet wird, neue Muskelzellen entstehen lassen, aus denen sodann neue Muskelfasern hervorgehen. Solange die Anlage der Borstentasche nur wenig in das Innere der Körperhöhle hineinragt, liegen ihr die benachbarten Muskeln der Körperwand in Gestalt einer nur wenig dickeren Schicht an; je tiefer diese Anlage aber in die Körperhöhle hereindringt, um so weiter zieht dieselbe auch die an ihr anwachsenden Muskelfasern mit sich fort.

Die Entwicklung der neuen Parapodien an den alten abdominalen Segmenten, wobei letztere sich zu thoracalen Segmenten umwandeln, erfolgt demnach auf Kosten der Elemente des entdifferenzierten Schleimepithelbezirkes an der Seitenwand des Körpers zwischen dem dorsalen und dem ventralen alten Parapodium. Der neue Torus uncinigerus (das Flöbchen) reicht auf älteren Regenerationsstadien mit seinem oberen, jungen Ende bis zu dem Torus setigerus heran; sein weiteres Wachstum zwingt diesen letzteren sich wenigstens in den ersten postthoracalen

Segmenten etwas nach dem Rücken hin zu verschieben, wie dies auch in den Segmenten des prothoracalen Abschnittes der Fall ist.

Bei der Bildung der neuen thoracalen Parapodien an den alten abdominalen Segmenten habe ich einen interessanten Fall von Anomalie beobachtet, welcher augenscheinlich einen atavistischen Charakter aufweist. Diese Anomalie bestand darin, daß sich an dem zweiten neuen postthoracalen Segmente, neben dem dorsalen Parapodium, dicht an dessen dorsaler Oberfläche ein Büschel wurmförmiger Hautfortsätze gebildet hatte (Fig. 26 c), welche nach oben gewendet waren und in ihrem Innern ein kompliziertes Netz von Blutgefäßen aufwiesen. Dieses Bündel stellt zweifellos eine der einfachsten Kiemenformen der Polychäten dar, wie sie vielleicht den Ahnen von *Spirographis* eigentümlich war, indem bei den übrigen, normalerweise mit parapodialen Kiemen versehenen Serpulaceen, diese Kiemen das Aussehen einzelner, aber verästelter Hautfortsätze besitzen (*Lanice*, *Amphiglene*). Nicht verästelte parapodiale Kiemen finden wir z. B. bei den Spioniden.

Schlußfolgerungen.

Es erweist sich demnach, daß an dem regenerierenden Stück des abdominalen Abschnittes von *Spirographis* ein Pygidium hervorstößt, welches eine unbestimmte, aber sehr große Anzahl neuer abdominaler Segmente ergibt; an seinem vorderen Ende dagegen bildet sich eine Anlage, welche sich in vier Segmente differenziert, und zwar das Mundsegment (Mundkegel), das Kragensegment und die zwei ersten borstentragenden Segmente, welche in ihrer Gesamtheit den prothoracalen Abschnitt dieser Serpulide ausmachen; durch partielle Veränderungen in den sechs vordersten alten Segmenten bildet sich dagegen der hintere thoracale Abschnitt.

Wenn wir die Regeneration des Vorderendes von *Spirographis* mit der gleichen Erscheinung bei den Spionidae und den *Oligochaeta limicola* vergleichen, finden wir, daß bei ersteren aus dem vorderen Regenerate die vier prothoracalen Segmente gebildet werden, bei letzteren dagegen ebenfalls eine bestimmte Anzahl sogenannter Kopfsegmente; dabei ist der Entwicklungsgang des Mesoderms in den vorderen Regeneraten aller dieser Anneliden der gleiche und unterscheidet sich wesentlich von demjenigen in den hinteren Regeneraten, indem das Mesoderm hier aus besonderen, verhältnismäßig großen, regelmäßige Keimstreifen ergebenden Keimzellen gebildet wird, während in den Anlagen der Kopf- oder Prothoracalsegmente die mesodermalen

Gebilde sich aus einer gemeinsamen, ungeordneten Masse kleiner Zellen herausdifferenzieren; diese letzteren Zellen verdanken ihren Ursprung zum Teil den alten mesodermalen Elementen, zum Teil aber den Zellen des äußeren Epithels. Die Ähnlichkeit der prothoracalen Segmente von *Spirographis* und demnach auch aller übrigen Serpulaceen mit den Kopfsegmenten der Spionidae und Oligochaeta geht aber noch weiter und kommt auch in dem definitiven Bau dieser Abschnitte zur Geltung: in ihnen legt sich das Mesoderm, ebenso wie in den Kopfsegmenten, stets dicht um den Darm, ohne Raum für einen Darm-sinus frei zu lassen; die Genitaldrüsen fehlen unbedingt, und aus dem mesodermalen Endothel werden niemals Chloragogen- und Fettzellen gebildet. In Anbetracht der angeführten gemeinsamen Züge in Bau und Neubildung sind wir berechtigt die prothoracalen Segmente der Serpulaceae mit den Kopfsegmenten der übrigen Chaetopoda zu identifizieren.

Der einzige und dabei wichtige Unterschied in den prothoracalen Segmenten besteht darin, daß in ihnen Nephridien angelegt werden, während für die Kopfsegmente der übrigen Anneliden gerade die Abwesenheit von Segmentorganen ein charakteristisches Merkmal bildet. Wir müssen jedoch daran erinnern, daß im prothoracalen Abschnitte eigentlich nur der Trichter, der Wimperkanal und der ectodermale Abschnitt eines Paares thoracaler Nephridien angelegt wird; dabei entspricht der mesodermale Wimperkanal dem Kanal der gewöhnlichen Segmentorgane aber nicht, indem er aus einem besonderen Sacke gebildet wird, welcher den Bestandteil eines der prothoracalen Segmente darstellt und dessen Höhle daher einen Abschnitt der sekundären Leibeshöhle bildet. Die Mesodermzellen, und zwar speziell die Zellen des dissepimentalen Peritoneums, beginnen an der Bildung des echten excretorischen drüsigen Abschnittes des Nephridiums erst dann Anteil zu nehmen, wenn dieser, nach hinten anwachsend, bereits in die postthoracale Region eintritt, d. h. in das Bereich der alten, den Rumpfsegmenten entsprechenden Abdominalsegmente.

Der ectodermale Teil des Nephridiums ist viel komplizierter eingerichtet, als der gewöhnliche ectodermale Ausführungsgang der Segmentorgane und besteht aus einem von der Seitenlinie nach unten und hinten gerichteten Säckchen und einem engen, von der Seitenlinie nach oben verlaufenden Kanal. Nach den Einschlüssen in den Zellen des Sackes zu urteilen, kommt diesem letzteren gleichfalls eine excretorische Funktion zu. Seine Befähigung, selbständig zu funktionieren, wird dadurch bewiesen, daß z. B. bei *Psymbranchus* nach MEYER über-

haupt kein postthoracales mesodermales Excretionsorgan vorhanden ist und das gesamte Nephridium auf die ersten prothoracalen Segmente beschränkt ist.

Sehr instruktiv ist nach MEYER das thoracale Nephridialsystem bei *Lanice conchilega*. Hier finden sich Nephridien sowohl in den pro- wie auch in den postthoracalen Abschnitten, allein dieselben sind nicht miteinander verbunden und funktionieren beide selbständig. Die prothoracalen Nephridien bestehen aus drei Trichtern und Wimperkanälen, welche in einen gemeinsamen Sack (nach Analogie mit *Spirographis* von ectodermalem Ursprung) übergehen; letzterer mündet durch einen engen Kanal an der dorsalen Körperseite nach außen. Die postthoracalen Nephridien besitzen einige durch selbständige Kanäle in einen gemeinsamen Nephridialgang mündende Trichter; dieser Gang zieht sich in Gestalt eines engen Sackes durch den gesamten postthoracalen Abschnitt und entsteht aus dem Peritoneum der Dissepimente. Wahrscheinlich haben wir es hier mit einer mehr ursprünglichen Form des Nephridialsystems zu tun, welche durch Verschmelzung der jederseitigen pro- und postthoracalen Nephridien jene Form ergeben hat, wie wir sie bei *Spirographis* und den übrigen Serpulaceae sehen, die aber, wie durch die Erscheinungen bei der Regeneration bewiesen wird, selbständige Quellen der Entstehung aufweist. Der postthoracale Abschnitt des Nephridiums von *Spirographis*, oder die postthoracalen Nephridien von *Lanice*, sind nur differenzierte Rumpfnephridien; sein prothoracaler Abschnitt dagegen, oder die prothoracalen Nephridien von *Lanice* und *Psygmobranchus*, repräsentieren — auf Grund ihrer eigenartigen Gestalt, wie auch wegen der Entstehung ihres drüsigen Abschnittes aus dem Ectoderm auf den Seitenlinien — Bildungen sui generis, wie sie nur in den prothoracalen Segmenten angetroffen werden. Dies wird auch durch die von E. MEYER beschriebene eigenartige Entstehungsweise des sackförmigen Abschnittes während der Embryonalentwicklung der thoracalen Nephridien von *Psygmobranchus* aus einer großen Zelle bestätigt, welche letztere retroperitoneal zwischen den Blättern des Dissepimentes des prothoracalen Segmentes liegt, während der excretorische Abschnitt des Nephridiums für gewöhnlich aus den Zellen des Peritoneums entsteht.

In Anbetracht von allem oben Mitgeteilten wird man annehmen können, daß die prothoracalen Segmente der sedentären Polychäten den Kopfsegmenten der übrigen Polychäten völlig entsprechen. Die postthoracalen Segmente repräsentieren, wie dies aus den Erschei-

nungen bei der Regeneration hervorgeht, nur differenzierte abdominale oder gewöhnliche Rumpfsegmente; der Umstand, daß dieselben keine chloragogene und Fettzellen enthalten, stellt bereits eine sekundäre Erscheinung dar.

Bei den in Röhren lebenden Würmern kommt es demnach, abgesehen von andern Veränderungen, im Zusammenhange mit der sedentären Lebensweise zu einer Differenzierung der Rumpfsegmente in thoracale und abdominale Segmente.

St. Petersburg, im Januar 1908.

Nachtrag.

Eine Untersuchung der inneren und histologischen Prozesse bei der Regeneration der *Polychaeta sedentaria* finden wir nur in der Arbeit von J. NUSBAUM (»Vergleichende Regenerationsstudien«) über die Regeneration von *Amphiglene*. Dieser Autor hat jedoch die Regeneration von *Amphiglene* zusammen mit derjenigen von *Nereis* untersucht, einer Form, welche sich ihrem Baue nach beträchtlich von ersterer unterscheidet; NUSBAUM war nur bemüht mehr allgemeine Fragen aufzuklären, hauptsächlich aber die Regeneration des Darmes, des Nervensystems und des Mesoderms, so daß viele wichtige Abweichungen in der Regeneration des Kopfes der sedentären Annelide von derjenigen bei den übrigen Anneliden von diesem Autor nicht bemerkt worden sind.

Was die von NUSBAUM behandelten Fragen betrifft, so bildet, wie auch früher, die Frage über den Ursprung der Längsmuskulatur des Körpers den hauptsächlichsten Differenzpunkt zwischen seinen und meinen Ergebnissen: trotz sorgfältigem Studium von Querschnittserien durch das Hinterende von *Spirographis* habe ich die speziellen ectodermalen Anlagen zu den Seiten der Anlage des Bauchnerventammes nicht bemerken können, aus denen nach NUSBAUM die Längsmuskeln hervorgehen sollen. Allerdings treten bei *Spirographis* Mesodermzellen aus dem ventralen ectodermalen Epithel seitlich von der Anlage der Bauchkette heraus, allein aus diesen Zellen geht, ebenso wie dies bei *Nerine* der Fall ist, das ganze sekundäre Mesoderm hervor, d. h. sowohl die Längsmuskulatur des Körpers, wie auch das gesamte Peritoneum; diese Zellen entsprechen demnach den Keimzellen der Mesodermstreifen, welche sich in die Muskulatur und das Leibeshöhlenendothel differenzieren.

Es ist schwer zu sagen, wodurch sich dieser Widerspruch erklären läßt, um so mehr als NUSBAUM in seiner letzten Arbeit seine diesbezüglichen Ergebnisse für *Nerine* und *Amphiglene* an einem neuen Objekt, und zwar an *Nereis*¹, bestätigt, während ich weder bei *Spirographis* noch bei *Nerine* jemals eine von den Mesodermstreifen abgesonderte ectodermale Anlage der Längsmuskulatur konstatieren konnte. Seitlich von den Zellgruppen, aus denen sich der Bauchnervenstamm entwickelt und in innigem Zusammenhang mit ihnen, liegen im Ectoderm in der Tat noch laterale Gruppen von Zellen, wie sie NUSBAUM auf seiner leider ziemlich schematischen Zeichnung (Nr. 10, Fig. 39; *Nereis*) abbildet; auf Stadien, wo die Längsmuskelschicht nicht entwickelt ist, sind diese lateralen Gruppen bisweilen nur durch eine dünne Membran von der Leibeshöhle getrennt; dabei ist diese Membran häufig nach innen eingestülpt und bisweilen scheinbar ganz fehlend, jedoch auf dem nächsten Schnitte wieder sichtbar. Derartige Bilder konnten NUSBAUM veranlaßt haben, hier eine Migration der Ectodermzellen anzunehmen, indem die Elemente der Leibeshöhle und des Ectoderms auf diesem Stadium nur schwer voneinander zu unterscheiden sind; allein erstens ist bei den ersteren das stellenweise Fehlen einer abgrenzenden Membran eine rein zufällige Erscheinung, ein regelmäßiges Heraustreten von Zellen aus diesen Gruppen, wie aus bestimmten Anlagen, ist nicht zu bemerken, und zweitens nehmen die lateralen Zellgruppen nicht im geringsten an Größe ab, sondern schließen sich voll und ganz auf den nächsten Stadien von den Seiten her der ursprünglichen Anlage des Bauchnervenstammes an.

Die Bilder von dem Bau des hinteren Körperendes, von wo die Mesodermanlage entsteht, sind sowohl bei der Regeneration als auch bei dem normalen Wachstum und der embryonalen Entwicklung sehr verwickelt; letztere repräsentieren, wie dies bereits weiter oben hervorgehoben worden ist, wenigstens in bezug auf ihre Organogenie, durchaus identische Prozesse. Seinerzeit kam auch N. KLEINENBERG zu den gleichen Schlüssen bezüglich des Ursprunges der Längsmuskulatur des Körpers bei der Larve von *Lopadorhynchus*, wie sie NUSBAUM für die Regeneration von *Nerine*, *Amphiglene* und *Nereis* mitteilt. Ich bin jedoch der Ansicht, daß gegen die Schlußfolgerungen von NUSBAUM bezüglich dieser Frage unter anderm schon der Umstand spricht, daß trotz des großen Umfanges der entsprechenden embryologischen Literatur, die Angaben von KLEINENBERG bis jetzt noch keine Bestätigung durch die Untersuchungen späterer Autoren gefunden haben.

¹ J. NUSBAUM, Weitere Regenerationsstudien. Diese Zeitschr. Bd. LXXXIX.

Auch die Entstehung der Dissepimentmuskulatur wird von NUSBAUM in anderer Weise geschildert, als dies von mir geschehen ist. Leider war es mir nicht möglich, seine Beobachtungen an *Spirographis* nachzuprüfen, da die Dissepimentmuskeln bei dieser Form nur schwach entwickelt sind.

Bezüglich der Entstehung der Genitaldrüsen in dem hinteren Regenerate beschreibt NUSBAUM bei *Nereis* das gleiche Herauswandern der Urgeschlechtszellen aus den alten Drüsen, wie ich es bei *Nerine* beobachtet habe. Dabei bemerkt dieser Autor jedoch, daß bei *Nereis* außer der retroperitonealen Wanderung der Urgenitalzellen auch noch ein Wandern derselben nicht auf dem bestimmten Wege, sondern direkt durch die sekundäre Leibeshöhle und durch die in statu nascendi befindlichen Dissepimente hindurch stattfindet. Ich halte es für durchaus möglich, daß die Urgeschlechtszellen bei gewissen Anneliden durch die sekundäre Leibeshöhle hindurchwandern (und zwar bei denjenigen, deren Genitaldrüsen nicht von dem Peritoneum umkleidet sind), vermute jedoch, daß diese Zellen, wie dies von SALENSKY für *Saccocirrus* besonders hervorgehoben worden ist, um ihre Lebensfähigkeit während der regelmäßigen und ziemlich lange andauernden Wanderung zu erhalten, bestimmte Bahnen einhalten müssen, auf welchen sie sich stets in der Nähe von Blutgefäßen fortbewegen können. In Anbetracht der Angaben von NUSBAUM, daß seine Untersuchungen hauptsächlich an geschlechtsreifen Individuen von *Nereis* angestellt worden sind, glaube ich die Vermutung aussprechen zu können, daß die von diesem Autor in der Höhle des Regenerates beobachteten unregelmäßig gelagerten Urgeschlechtszellen zufällig dorthin geraten waren, nachdem sie sich in gleicher Weise von der Drüse abgelöst hatten, wie sich auch die Geschlechtsprodukte bei dem Durchreißen der sie umgebenden Hülle losreißen; diese Zellen konnten sodann ebenso zufällig in das Regenerat gelangt sein, indem die Dissepimente der vorderen regenerierten Segmente noch nicht ganz ausgebildet waren.

NUSBAUM bemerkt ferner, daß von meiner Seite die Frage über die Hülle der neugebildeten Genitaldrüse offen gelassen worden ist. Für den Fall, daß dieser Punkt auch nach meiner Beschreibung (S. 16) nicht genügend aufgeklärt sein sollte, will ich hier bemerken, daß die Hülle der alten Genitaldrüse oder des alten Dissepimentes sich durchaus nicht hinter den wandernden Genitalzellen her in die Länge auszieht, sondern daß letztere auf ihrem ganzen Wege ausschließlich von einer Falte umhüllt sind, welche dem benachbarten Peritoneum desjenigen Körperbezirkes angehört, in welchem die Zellen sich in dem

betreffenden Moment ihrer Wanderung befinden; die Hülle der neuen Genitaldrüse ist demnach ebenfalls nichts weiter, wie eine Falte des Peritoneums des betreffenden Segmentes. Ich schließe mich durchaus der Angabe von NUSBAUM an, wonach die Urogenitalzellen auch bei *Nerine* ihre Wanderung vermittels amöboider Bewegungen ausführen, indem keine andre Fortbewegungsweise dieser Zellen denkbar ist.

St. Petersburg, im April 1908.

Literaturverzeichnis.

1. COSMOVICI, Glandes génitales et organes ségmentaires des Annélides Polychètes. Arch. Zool. Expér. T. VIII.
2. P. IWANOW, Die Regeneration der Segmente bei den Polychäten. Diese Zeitschrift. Bd. LXXXV. 1906. 1879/80.
3. N. KLEINENBERG, Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. Ibidem. Bd. XLIV. 1886.
4. E. MEYER, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitteil. zool. Station Neapel. Bd. VII. 1887.
5. — Studien über den Körperbau der Anneliden. Ibidem. Bd. VIII. 1888.
6. — Studien über den Körperbau der Anneliden. Ibidem. Bd. XIV. 1901.
7. — Die Organisation der Serpuliden und Hermelliden (russisch). Arbeiten d. naturwiss. Gesellsch. bei d. K. Universität Kasan. T. XXVI. 1893.
8. MORGAN, Die Regeneration (übersetzt v. MOSZKOWSKY). 1907.
9. J. NUSBAUM, Vergleichende Regenerationsstudien. Diese Zeitschrift. Bd. LXXIX. 1905.
10. — Weitere Regenerationsstudien an Polychäten. Ibidem. Bd. LXXXIX. 1908.
11. W. SALENSKY, Etudes sur le développement des annélides. Archive Biologique. T. III. 1882.
12. — Morphologische Studien an Würmern (II, III, IV). Mémoires de l'Académie Impériale d. Sciences d. St. Pétersbourg, VIII. Série, Vol. XIX, Nr. 11. 1907.
13. W. SCHIMKEWITSCH, Über den atavistischen Charakter der Linsenregeneration bei Amphibien. Anat. Anzeiger. Bd. XXI. 1902.
14. E. SCHULZ, Aus dem Gebiete der Regeneration. Diese Zeitschrift. Bd. LXVI. 1899.
15. — Etudes sur la régénération chez les vers (russisch). Travaux d. Société Imp. d. Naturalistes St. Pétersbourg. T. XXXIV. 1904.
16. VANEY et CONTE, Recherches expérimentales sur la régénération chez *Spirographis spallanzanii*. C. R. Soc. Biol. Paris. 1898.
17. WILLEM et MINNE, Recherches expérimentales sur l'excrétion chez quelques annélides. Mém. Cour. Acad. Sc. Belgique. T. LVIII. 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

<i>a</i> , Auge;	<i>ol</i> , Oberlippe;
<i>aa</i> , provisorische vordere Antennen;	<i>omg</i> , oberes medianes Schlundganglien-
<i>aaaa</i> , neurale Anlage der vorderen An-	paar;
tennen;	<i>pa</i> , provisorische hintere Kopfantennen;
<i>As</i> , Abdominalsegmente;	<i>pana</i> , neurale Anlage der hinteren An-
<i>ats</i> , abdominaler Torus setigerus;	tennen;
<i>atu</i> , abdominaler Torus uncinigerus;	<i>ph</i> , Höhle des Prosoma;
<i>Bg</i> , ventrales Blutgefäß;	<i>pt</i> , Peritoneum;
<i>Bs</i> , ventraler Nervenstamm;	<i>Pts</i> , vorderer thoracaler Abschnitt des
<i>D</i> , Darm;	Körpers;
<i>1 d</i> , <i>2 d</i> , Dissepimente;	<i>r</i> , Rostrum;
<i>ena</i> , ectodermale Anlage des Nephri-	<i>scha</i> , provisorische Scheitelantennen;
diums;	<i>scho</i> , Scheitelorgan;
<i>fz</i> , Fettzelle;	<i>se</i> , Stirneinsenkung;
<i>Hts</i> , hinterer thoracaler Abschnitt des	<i>sk</i> , Schlundcommissur;
Körpers;	<i>stna</i> , subtrochale Neuralanlage;
<i>K</i> , Kopfkliemen;	<i>tr</i> , Trichter des thoracalen Nephri-
<i>Kn</i> , knorpeliges Stützskelet der Kopf-	diums;
kliemen;	<i>ts</i> , thoracaler Torus setigerus;
<i>kr</i> , Kragenlappen;	<i>ttu</i> , thoracaler Torus uncinigerus;
<i>kz</i> , Keimzellen der Mesodermstreifen;	<i>uhg</i> , unteres hinteres Paar der oberen
<i>nu</i> , Wand des Nephridiums;	Schlundganglien;
<i>O</i> , Mundöffnung;	<i>ul</i> , Unterlippe;
<i>og</i> , optisches Nervencentrum;	<i>usg</i> , erstes Ganglienpaar der Bauchkette;
<i>ohg</i> , oberes hinteres Paar der oberen	<i>wg</i> , Wimpergrube;
Schlundganglien;	<i>wk</i> , Wimperkanal des Nephridiums.

Tafel XX.

Fig. 1. Junges (5 Tage altes) vorderes Regenerat, von der Ventralseite gesehen. *k*, Anlagen der Kopfkliemen; *o*, Mundöffnung.

Fig. 2. 10 Tage altes vorderes Regenerat, von der Ventralseite gesehen. *kr*, Anlage des Kragens; *ul*, Anlage der Unterlippe.

Fig. 3. 2 Wochen altes vorderes Regenerat, im Profil. Umwandlung der abdominalen Parapodien in thoracale. *ats*, abdominaler Torus setigerus; *atu*, abdominaler Torus uncinigerus; *ts*, thoracaler Torus setigerus; *ttu*, thoracaler Torus uncinigerus; *Pts*, vordere thoracale Segmente.

Fig. 4. 5 Wochen altes vorderes Regenerat, im Profil. *Hts*, hintere thoracale Segmente; *as*, abdominale Segmente.

Fig. 5. Querschnitt durch ein hinteres Regenerat, unmittelbar hinter der Analöffnung. *Kz*, Keimzellen der Mesodermstreifen. *Bs*, Bauchnervenstamm.

Fig. 6. Frontalschnitt durch die vordere Wand eines vorderen Regenerates ganz am Anfang der Regeneration. *mz*, aus dem Ectoderm austretende Mesodermzellen.

Fig. 7. Sagittalschnitt durch das Prostromium und die Mundöffnung. *omg*, vorderes mittleres Ganglienpaar; *ohg*, oberes hinteres Ganglienpaar; *kn*, knorpeliges Stützgewebe des Kopfkriemenskelettes.

Fig. 8. Sagittalsehnitt durch das vordere Regenerat, etwas seitlich von der Mundöffnung. *se*, Stirneinsenkung; *ol*, Oberlippe; *stna*, Neuralanlage der Stirneinsenkung (subtrochale Neuralanlage).

Fig. 9. Sagittalschnitt durch das vordere Regenerat auf einem etwas älteren Stadium der Regeneration. *se*, Stirneinsenkung; *ol*, Oberlippe; *ul*, Unterlippe; *kr*, Anlage des ventralen Kragenlappens; *1s*, *2s* u. *3s*, die drei Segmente, in welche das vordere Regenerat zerfällt (prothoracale Segmente); *r*, Mundkegel.

Fig. 10. Sagittalschnitt auf dem gleichen Stadium wie Fig. 9, aber näher von der Mundöffnung. *uhg*, hinteres unteres Ganglienpaar; *sk*, Schlundcommissur; *usg*, erstes Ganglion der Bauehnervenkette.

Fig. 11. Frontalschnitt durch ein sehr junges vorderes Regenerat auf den ersten Stadien der Bildung des oberen mittleren Paares der oberen Schlundganglien (*omg*). *scho*, Scheitelorgan.

Tafel XXI.

Fig. 12. Schiefer Horizontalschnitt (parallel der Richtung der Schlundcommissuren) durch ein ziemlich weit fortgeschrittenes Regenerat. *sk*, Schlundcommissuren; *se*, Boden der frontalen Einsenkung; *uhg*, hinteres unteres Paar der oberen Schlundganglien; *a*, Auge.

Fig. 13. Auge auf einem Frontalschnitt durch das vordere Regenerat; *og*, optisches Centrum; *apw*, pigmentierte Augenwandung; *gk*, Glaskörper; *ch*, Cuticulaklumpen.

Fig. 14 u. 15. Sagittalschnitt durch die vordere Wand des Prostromium, etwas links von der Medianfläche; *wg*, Wimperrinne (»Riechorgan«).

Fig. 16. Die nach oben umgebogenen Enden der Wimperrinne (*wg*) auf einem Frontalschnitt durch das vordere Regenerat.

Fig. 17. Ein ähnlicher Schnitt wie Fig. 14 u. 15, aber näher zur Medianlinie und rechts von derselben. *scha*, provisorische Scheitelantenne.

Fig. 18. Frontalschnitt durch die vordere Wand eines Regenerates (Vergrößerung der Fig. 11). *omga*, paarige Anlagen des vorderen mittleren Paares der oberen Schlundganglien; *scho*, Scheitelorgan.

Fig. 19. Sagittalsehnitt durch die vordere Wand des Prostromium, etwas rechts von der Medianlinie. *aa*, provisorische vordere Antenne; *pa*, provisorische hintere Antenne.

Fig. 19a. Dasselbe bei stärkerer Vergrößerung. *pana*, Neuralanlage der provisorischen hinteren Antenne; *omg*, unterer Teil des oberen medianen Ganglions.

Fig. 20. Ein ähnlicher Schnitt auf einem jüngeren Stadium der Regeneration. *pa*, Anlage der provisorischen hinteren Antenne; *aana*, Nervenanlage der vorderen Antenne.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch ein sehr junges Regenerat, etwas seitlich von der Mundöffnung. Die aus dem alten Nervenstamm hervorwachsenden Nervenfasern (*anf*) und die neuen Fasern aus dem vorderen medianen Paare der oberen Schlundganglien (*juf*), welche späterhin zur Bildung der Schlundcommissur zusammentreten.

Verwandlung der abdominalen Parapodien in thoracale.

Fig. 22. Lage der Parapodien auf dem Querschnitt durch ein abdominales Segment. *x*, Bezirk des Schleimepithels der Haut.

Fig. 23. Parapodien eines abdominalen Segmentes vor dessen Verwandlung in ein thoracales Segment. Am Rande des Bezirkes *x* haben die Schleimzellen angefangen sich zu Epithelzellen von embryonalem Bau zu differenzieren (siehe Fig. 27).

Fig. 24. Prozeß des Ersatzes der Parapodien. Aus dem oberen Rande des differenzierten Bezirkes *x* hat sich der Torus setigerus, aus dem unteren Rande dagegen der Torus uncinigerus des thoracalen Segmentes gebildet (*ts* und *tu*); der mit keinen Borsten besetzte Überrest des Bezirkes *x* bringt allmählich neue Uncini hervor. *ats*, degenerierender alter Torus setigerus.

Fig. 25. Degeneration des alten Torus setigerus. *fz*, Fettzellen der Körperhöhle.

Fig. 26. Anormale Bildung eines Kiembüschels (*c*) bei der Umwandlung eines abdominalen Segmentes in ein thoracales.

Tafel XXII.

Fig. 27. Differenzierung von Schleimzellen (*sz*) des Bezirkes *x*.

Regeneration der thoracalen Nephridien.

Fig. 28. Horizontalschnitt durch ein sehr junges vorderes Regenerat. *ena*, ectodermale Anlage des Nephridiums; *ph*, Höhle des Prostomium; I, II, III, Höhlen des ersten (Kragen-), zweiten und dritten prothoracalen Segmentes; 1 *d*, 2 *d* u. 3 *d*, doppelte Blätter des ersten, zweiten und dritten Dissepimentes.

Fig. 29. Ein dem auf Fig. 28 abgebildeten zunächstliegender Horizontalschnitt bei stärkerer Vergrößerung; in dem Bezirk *pt* beginnt das Peritoneum des vorderen Blattes im zweiten Dissepiment sich zur Wand des zukünftigen Wimperkanals zu verdicken.

Fig. 30. Horizontalschnitt auf einem späteren Stadium der Regeneration. Die ectodermale Anlage der Nephridien tritt mit der Höhle des ersten Segmentes (*I*) in Verbindung.

Fig. 31. Die ectodermale Anlage des thoracalen Nephridiums (*ena*) auf einem Querschnitt durch das vordere Regenerat. *tr*, Trichter; *ph*, Höhle des Prosoma; *I*, Höhle des ersten Segmentes; *dk*, der nach der dorsalen Seite zu der unpaaren Ausführöffnung verlaufende Nephridialkanal.

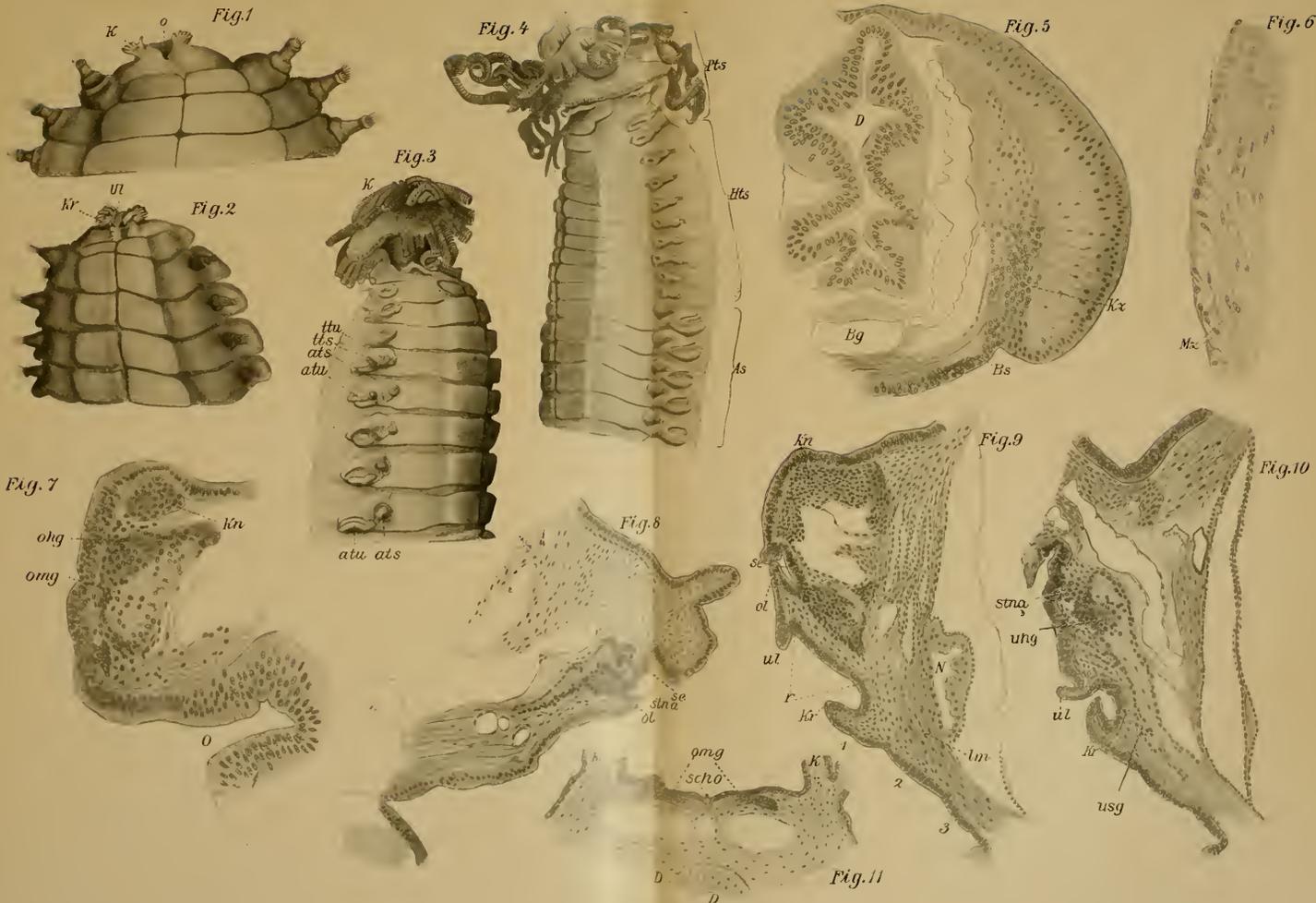
Fig. 32. Dasselbe bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 33. Frontalschnitt durch das vordere Regenerat. Durchbrechung des dritten Dissepimentes durch die Anlage des Nephridiums. 1 *d* u. 2 *d*, das erste, mit dem zweiten verklebte Dissepiment; *I*, Höhle des ersten Segmentes, zu dem Wimperkanal verengert; 2 *dh*, hinteres Blatt des zweiten Dissepimentes.

Fig. 34. Dasselbe, etwas näher nach der Dorsalseite hin. *tr*, Trichter.

Fig. 35. Frontalschnitt durch das fünfte und sechste postthoracale Segment. *D*, die rechte Wand des Darmes; *N*, Nephridium.

Fig. 36, 37 u. 38. Teile des vorhergehenden Schnittes am Orte der Berührung des distalen Nephridiumendes mit dem siebenten Dissepiment. *6d*, Überreste des sechsten Dissepimentes, dessen Zellen sich in die Wandung des Nephridiums (*nw*) versenken; *fz*, Fettzellen.



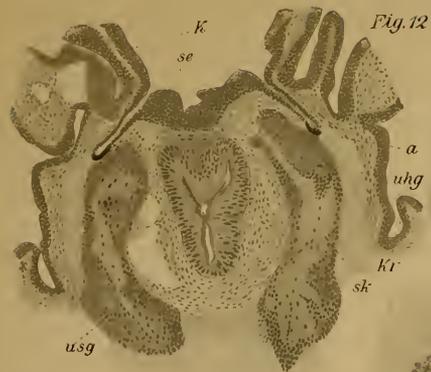


Fig. 12



Fig. 14



Fig. 16



Fig. 18



Fig. 13



Fig. 15



Fig. 17



Fig. 19



Fig. 20



Fig. 21



Fig. 22

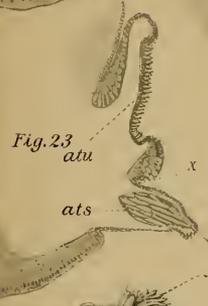


Fig. 23



Fig. 24



Fig. 19a



Fig. 25

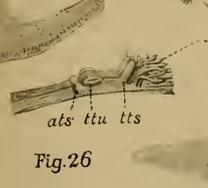


Fig. 26

