

Über die Wachstumsvorgänge am Hinterende und die ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Stylaria lacustris* (*Nais proboscidea*).

Von

Giuseppe Dalla Fior.

(Mit 2 Tafeln.)

Historisches.

Die Probleme, welche sich an die Regeneration, das Wachstum und die Teilung der Anneliden knüpfen, sind in letzter Zeit wieder so sehr in den Vordergrund getreten, daß die vorliegende Arbeit über eine Frage, die schon vielfach die Forscher beschäftigt hat, vielleicht nicht unwillkommen erscheinen wird. Das Untersuchungsobjekt, welches die Grundlage meiner Studien bildete, *Stylaria lacustris* [*Nais proboscidea*], wurde in eingehender Weise zuerst vom verdienstvollen O. F. MÜLLER studiert. Er beschäftigte sich nicht nur mit der Anatomie des Tieres, sondern auch mit dessen ungeschlechtlicher Fortpflanzung durch Teilung. Nach ihm erfolgt letztere auf zweierlei Weise. Die erste Weise, die er „Zeugung aus dem Aftergelenk“ nennt, besteht darin, daß das letzte Segment (Aftergelenk) eine Reihe von anderen Segmenten aus sich produziert, um sich dann hinter der Mitte zu teilen. Aus dem abgeschnürten Stücke geht das Hintertier hervor, so daß zwei aneinanderstoßende Individuen entstehen. Nachdem aber am vorderen Tiere aus dem ihm zugewiesenen Aftergelenkstücke mehrere Segmente sich entwickelt haben, teilt sich das Aftergelenk wieder in zwei Teile, was schon vor der Ablösung des hinteren Individuums geschieht. Auf diese Weise entsteht eine Kette von drei Tieren, welche je ein Drittel des ursprünglichen Aftergelenkes erhalten haben und von denen das mittlere das jüngste ist. Haben sich die beiden hinteren Individuen abgelöst, so wächst das vordere Tier stark in die Länge, um sich dann etwa in der Mitte einzuschnüren und wieder zu teilen. Das ist die zweite

Teilungsart, die aber, wie auch MÜLLER selbst hinzufügt, im Grunde denselben Vorgang wie die erste darstellt.

Später haben sich auch andere hervorragende Forscher mit dem Studium von Stylaria (Nais) beschäftigt, wie SCHULTZE (1849), LEUCKART (1851) und SEMPER (1876).

SCHULTZE studierte die Teilung des Tieres zu dem Zweck, um zu zeigen, daß die Fortpflanzung durch Teilung und Knospung nicht unter den Generationswechsel subsumiert werden darf. Er betont, daß der Vorgang kein Knospungs-, sondern ein eigentlicher Teilungsprozeß ist, weil in das Hintertier ein integrierender Bestandteil des Vordertieres (mehrere Segmente in das hinterste Individuum der dreigliedrigen Kette, eines in das mittelständige) übergeht, was mit der Auffassung von der Knospung nicht vereinbar ist. Er hebt ferner hervor, daß die Teilungszone sich nicht in der Mitte eines Segmentes anlegt, sondern an der Grenze zweier aneinanderstoßender Metameren. Der zweite der obengenannten Autoren bestreitet, daß der Prozeß den Teilungsvorgängen zuzuzählen sei und faßt ihn als einen Knospungsprozeß auf. Zur Stütze seiner Meinung, die jedenfalls irrtümlich ist, führt er an, daß die Einschnürung, die man an der Grenze des Vorder- und Hintertieres beobachtet, nicht der Einschnürung zwischen zwei Segmenten entspricht, sondern die Mitte einer Wachstumszone, welche sich zwischen zwei aufeinanderfolgende Metameren eingeschoben hat (Knospe), einnimmt.

Später bestätigte SEMPER in seiner Arbeit „Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere“ die Angaben von LEUCKART. Während SCHULTZE und LEUCKART den Vorgang bloß in seiner äußeren Erscheinung beschrieben hatten, studierte SEMPER auch die dabei stattfindenden histo- und organogenetischen Prozesse. Ferner erkannte er, daß das Hinterende in stetigem Wachstum begriffen ist, was merkwürdigerweise den früheren Beobachtern entgangen war, und gab eine sehr detaillierte Beschreibung der betreffenden Wachstumserscheinungen. Er verfertigte Schnitte sowohl durch das Afterende als auch durch die Teilungszone. Sie waren etwa $\frac{1}{50}$ mm, also ungefähr 20 μ . dick, was natürlich auf die damaligen unzulänglichen Hilfsmittel zurückzuführen ist. Die gewonnenen Resultate faßte SEMPER in einige Sätze zusammen:

„1. Es bildet sich vor dem After auf der neuralen Seite durch Wucherung aus dem ursprünglich einfachen Ektoderm eine Achsenplatte;

2. diese Achsenplatte zerfällt dann in zwei Mesodermplatten, welche von einem axialen Zellstrang getrennt werden, der, über dem Darne liegend, der Chorda der Wirbeltiere zu vergleichen ist;

3. dieser Chordazellenstrang ist kontinuierlich durch alle Schnitte hindurch zu verfolgen, welche noch embryonalen Charakter tragen, und er liegt hart unter den beiden Nervensträngen des zentralen Nervensystems;

4. die Muskelblätter wachsen gleichzeitig von zwei der Achse des Körpers entsprechenden Linien aus neural- und kardialwärts, genau wie bei Wirbeltieren; es wird somit

5. durch diese Vorgänge eine Achse auch in den Anneliden bezeichnet, in bezug auf welche sich nach unten hin das animale, nach oben hin das vegetative Rohr schließt. Es ist endlich

6. sehr wahrscheinlich, daß das gesamte Mesoderm mit Einschluß der Darmfaserplatte aus dem Ektoderm her stammt.“

Was die Bildung des Nervensystems anlangt, beschrieb SEMPER ganz richtig dessen Anlage als paarige Ektodermverdickung und ließ die beiden seitlichen Ganglien aus den medialen Teilen der Mesodermplatten entstehen. Damit ist nach ihm endgültig die typische Übereinstimmung des Bauchmarkes der Anneliden mit dem Rückenmarke der Wirbeltiere erwiesen. Aus diesem Grund zeichnet er den Bauchstrang in seinen Figuren oben, also dorsal, er wollte ihm die Lage, welche das Nervensystem bei den Wirbeltieren einnimmt, geben.

Dieselben Verhältnisse, die gleiche Organogenese wie am freien wachsenden Schwanzende fand SEMPER an dem sich entwickelnden Schwanz des Vordertieres bei der Teilung und brachte seine Ergebnisse mit denjenigen, welche das Studium der Ontogenie der Anneliden ergeben hatte, in Zusammenhang.

Spätere Arbeiten, welche das Thema des Wachstums am freien Hinterende und bei der natürlichen Teilung behandeln, sind mir nicht bekannt. Mit den Regenerationsvorgängen bei den Naiden nach erfolgter künstlicher Verletzung haben sich hingegen mehrere Forscher beschäftigt, wie RIEVEL, HEPKE, und neuerdings in ausführlicher Weise MAX ABEL.

Stellung der Frage.

Über die Entstehung und die weitere Ausbildung des Mesoderms bei den Anneliden sind die Forscher noch nicht einig. In den meisten Fällen scheint es, als wenn sich die ersten Mesodermzellen aus dem Verbands der Entodermzellen lösten, während sie in anderen Fällen eher dem Ektoderm anzugehören scheinen. So sind auch die Meinungen über die Bildungsweise der Mesodermstreifen geteilt. Während die einen sie nur durch Vermehrung der Urmesoderm-

zellen entstehen lassen (KOWALEVSKY, HATSCHKE, GOETTE), behaupten die anderen, daß auch die umgrenzenden Ektodermpartien Zellen zur Verstärkung der Mesodermstreifen abgeben und daß infolgedessen beide Keimblätter an diesen Stellen ineinander übergehen. KLEINENBERG geht in seiner Untersuchung über die „Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*“ sogar noch weiter, indem er die Existenz des Mesoderms als selbständiges Keimblatt leugnet und das gesamte mittlere Keimblatt vom Ektoderm herleitet. Nach dem genannten Forscher entbehrt also das Mesoderm jeglicher Selbständigkeit, es ist nicht imstande, weiterzuwachsen und neues Mesoderm aus sich selbst zu produzieren. Wenn das wirklich der Fall wäre, würde das Mesoderm auch nicht bei Verletzungen oder bei der Fortpflanzung durch Teilung einer Reparatur, respektive einer Regeneration fähig sein. In der Tat hat eine Anzahl von Untersuchungen, welche von verschiedenen Seiten über die Oligochaeten und Polychaeten unternommen wurden, für die absolute Unfähigkeit des Mesoderms, sich zu regenerieren, gesprochen. Es fehlt aber nicht auch an solchen Studien (besonders in den letzten Jahren), welche das bestreiten und trotz der starken Differenzierung des mittleren Keimblattes im ausgebildeten Zustande doch das Vorhandensein von mesodermalen Zellen behaupten, die ungemein regenerationsfähig sind. Ich gedenke hier besonders der Arbeiten von RANDOLPH und IWANOW über *Lumbriculus* und von JANDA über *Rhynchelmis*, welche das gesamte Mesoderm aus embryonalen Zellen der sekundären Leibeshöhle herleiten. HEPKE und neuerdings ABEL haben sich in ihren Untersuchungen über die Regeneration bei *Nais* nach künstlicher Abtragung von Körperstücken für die ektodermale Herkunft des Mesoderms ausgesprochen und bestätigen somit, was SEMPER beim Wachstum am Hinterende und bei der Teilung gefunden hatte.

Trotz letzterer Resultate schien mir immer unwahrscheinlich, daß das mittlere Keimblatt, welches in der Ontogenie eine sehr starke Vermehrung seiner Elemente aufweist, plötzlich aufhören sollte weiterzuwachsen, und nun das Material zu seinem Aufbau dem Ektoderm entnehmen sollte. Darum wurde die Untersuchung, ob das Mesoderm am Hinterende von *Nais* selbständig weiterwächst oder in einem Abhängigkeitsverhältnisse zum Ektoderm steht, zur ersten Hauptfrage der vorliegenden Arbeit. Die Resultate, die ich dabei gewann, regten mich an, meine Studie fortzusetzen und zu untersuchen, inwieweit das Mesoderm bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung am Aufbau der hinteren Segmente des Vordertieres und der vordersten des Hintertieres mitwirkt; was die

zweite Hauptfrage bildete. Meine Abhandlung wird also im wesentlichen eine mit modernen Hilfsmitteln ausgeführte Revision der SEMPERschen Angaben sein.

Untersuchungsmethode.

Die untersuchten Objekte stammten alle aus der Umgebung von Wien und wurden teils im Herbst 1905, teils im Frühjahr 1906 gefischt. Die Zahl der in Teilung begriffenen Tiere war im Frühlinge bedeutend größer als im Herbst und es fehlte auch nicht an Individuen, welche schon die Anlagen der Geschlechtsorgane besaßen. Nach Kokainbetäubung wurden zur Konservierung drei verschiedene Fixiermittel gebraucht:

1. Sublimat-Eisessig (von letzterem 6%).
2. PERÉNYISCHE Flüssigkeit.
3. FLEMMINGSche Flüssigkeit.

Als bestes Konservierungsmittel erwies sich die Sublimatlösung. Es wurden sowohl Querschnitt- als auch Längsschnittserien (Frontal- und Sagittalschnitte) durch das Hinterende und die Teilungszone gefertigt, wobei die einzelnen Schnitte eine Dicke von 4μ hatten. Zur Färbung der Präparate wurde benutzt:

- DELAFIELDSCHE Hämatoxylin-Säure-Fuchsin-Orange,
HEIDENHAINSCHE Hämatoxylin-Eisenalaun.

Zur Färbung der Kerne eignet sich für Sublimatpräparate besonders letztere Methode, welche auch die Orangefärbung zuläßt.

Das Wachstum am Hinterende.

Wie es bei allen limikolen Oligochaeten der Fall ist, verzüngen sich auch bei *Stylaria* (Nais) die Segmente nach hinten und, da das Tier am Hinterende in stetem Wachstum begriffen ist, so befinden sich die Gewebe im Innern der Schwanzregion in reger Tätigkeit; sie besitzen einen vollkommen embryonalen Charakter. Die jüngsten Stadien in der Entwicklung der Ursegmente und der einzelnen Organe werden in der Nähe des Afters getroffen; je mehr man nach vorne fort-schreitet, um so höher ist die Ausbildung, bis man zu einem ganz normalen Segmente gelangt. Eine Schnittserie, von der äußersten Schwanzspitze angefangen, wird deshalb eine Übersicht der Vor-gänge, die sich bei der Entwicklung der einzelnen Metameren ab-spielen, geben. Der After liegt fast immer etwas dorsal, so daß die ersten Schnitte ein Bild liefern, das man, wie SEMPER zutreffend sich ausdrückt, als von einer beliebigen Gastrula herrührend ansehen könnte. Die konvexe Seite entspricht dem Ektoderm, die konkave

hingegen (höchstwahrscheinlich auch ektodermal) bildet die Fortsetzung des Darmrohres. Der Raum zwischen beiden Blättern ist fast vollständig von Zellen erfüllt, was aber nicht auf eine geschichtete Epidermis zurückzuführen ist, sondern auf das fast flächenhaft getroffene Epithel, welches etwas weiter nach vorne, wo es ganz quer getroffen wird, und an Längsschnitten, einschichtig erscheint. Von einer Wucherung an der Übergangsstelle zwischen Ektoderm und Entoderm, welche nach BÜLOW und HEFKE das mesodermale Zellenmaterial liefern soll, ist nichts zu sehen. Nur finden sich hie und da spärliche, spindelförmige Zellen, die entweder längs der Epidermis liegen oder zwischen letzterer und Darm ausgespannt sind. Bemerkenswert ist an der Innenseite der Epithelzellen das Auftreten von feinen Fibrillen, die zirkulär verlaufen und von Hämatoxylin stark gefärbt werden, so daß der Gedanke naheliegt, daß es sich um Muskelfibrillen handelt. Doch dürften sie, wenn man die starke epidermoidale Wucherung, welche später stattfindet, in Betracht zieht, nur eine ganz provisorische Ringmuskulatur darstellen, die sich nach dem Auftreten des Mesoderms höchstens dorsal erhält.

Die an den ersten Schnitten beobachtete Rinne schließt sich bald zum Darmrohre, welches jetzt eine deutliche Flimmerung aufweist. Dieser Umstand dürfte wohl für die schon entodermale Natur des Darmes sprechen, dessen Zellen Fortsätze in radialer Richtung entsenden. Bis zu diesem Stadium ist nur eine leichte Verdickung, welche sich an den seitlichen Ektodermpartien zeigt, von Interesse, während das Mesoderm noch nicht zum Vorschein gekommen ist. Am 8. Schnitte aber treten plötzlich zwei Gruppen von großen charakteristischen Zellen auf, welche ventral zwischen Darm und Haut, symmetrisch zueinander liegen und ganz isoliert dastehen. Aus dem Verbande der Ektodermzellen hatte sich in den vorhergehenden Schnitten kein Element mit embryonalem Charakter gelöst, und die Darmzellen zeigen ihrerseits keine Tendenz zur Vermehrung.

Jede Gruppe der ventral zwischen Haut und Darm gelegenen Zellen besteht nur aus 3—4 Elementen, deren Grenzen aber nicht zu erkennen sind, so daß ihre Menge nur aus der Zahl der großen runden Kerne zu ermitteln ist. Ihrer Lage nach muß man sie als Mesoderm bezeichnen und, wenn sie tatsächlich die Endzellen der beiden Mesodermstreifen darstellen, so müssen sich solche in den folgenden Schnitten an sie anschließen, was auch in der Tat der Fall ist. Beide Streifen bewahren dem Ektoderm gegenüber ihre Selbstständigkeit und nehmen gegen vorn an Umfang zu. Fig. 1 zeigt uns

die Verhältnisse im zehnten etwas schief geführten Schnitte, weshalb die linke Mesodermplatte bedeutend größer als die rechte erscheint und nur das Ektoderm der entsprechenden Körperhälfte verdickt ist. Die rechte Mesodermplatte besteht bloß aus zwei großen Zellen, welche eine symmetrische Lage zur gegenüberliegenden größeren Gruppe einnehmen. Die mittelständigen Zellen haben sich höchstwahrscheinlich von der rechten Gruppe abgelöst und sind in die Mitte gerückt, wo sie sich sekundär mit einem der Darmfortsätze verbunden haben. Zu dieser Auffassung führt mich der Umstand, daß solche mittelständigen Zellen von nun an immer wieder in der Zahl 1—2 auftreten, während der rechtsgelegene Zellhaufen immer größer wird und die eigentliche rechte Mesodermplatte darstellt. Die Ektodermverdickung, welche hier nur auf der linken Seite vorhanden ist, tritt bald auch auf der rechten Seite und ventral auf, nicht aber dorsal, wo das Epithel einschichtig bleibt. Die Verdickung ist keine gleichmäßige, sondern läßt auf beiden Seiten der Medianebene je drei Wucherungsstellen erkennen, welche zueinander symmetrisch liegen.

Die zwei Wucherungen, welche ventral gelegen sind, werden durch eine deutliche Spalte getrennt und entsprechen der paarigen Anlage des Nervensystems.

Das zweite Paar von Wucherungsstellen liegt seitlich ventral, rechts und links von der Bildungsstätte des Bauchmarks und stellt die Anlage der ventralen Borstenfollikel dar. Aus dem dritten Paar, welches ganz seitlich oder etwas dorsal zu liegen kommt, gehen die Rückenborstenfollikel hervor. Während die Anlagen des Bauchmarkes und der ventralen Follikel aus mehreren Zellen bestehen, erscheinen die dorsalen Follikel bloß von 2—4 Zellen gebildet, welche wegen ihrer Größe in die Leibeshöhle hineinragen und eine stark ausgesprochene Erhebung bilden (Fig. 2 *d b f*). Von der ursprünglichen Ringmuskulatur sind in diesem Stadium nur hier und da einzelne feine Fibrillen zu sehen, während dorsalwärts sich kleine schmale Zellen an die Körperwand anschmiegen. Gleichzeitig weisen beide Mesodermplatten die Tendenz auf, sich über der Bauchmarkanlage durch zwei spitze Vorsprünge zu vereinigen. Zwischen diesen letzteren liegt eine rundliche Zelle mit großem Kerne, die unzweifelhaft mesodermal ist und auf dieselbe Weise wie die früher beobachteten mittelständigen Zellen entstanden sein dürfte. Zwei andere Vorsprünge bildet das Mesoderm knapp unterhalb des Darmes: sie wachsen gegeneinander und schließen zuletzt im Zusammenhang mit dem ventralen Paare ein Lumen ein, welches zum Bauchgefäß wird. Wie aus meiner Darstellung hervorgeht, steht das, was ich

über die Entstehung und weitere Ausbildung des Mesoderms beobachtet habe, zu den Angaben SEMPERs in schroffem Gegensatz. SEMPER hat nämlich schon beim ersten Auftreten des Mesoderms zwischen diesem und dem Ektoderm einen innigen Zusammenhang bemerkt, welcher nur „hie und da, so namentlich an der neuralen Seite“ von „einer mehr oder minder ausgesprochenen Linie, vielleicht einer Art Basalmembran, unterbrochen war“. Aus seinen Abbildungen gehen auch solche Verhältnisse tatsächlich hervor; SEMPER verfertigte aber Schnitte von $\frac{1}{50}$ mm Dicke, so daß er gleich nach dem ersten Schnitte, an dem noch kein Mesoderm zu sehen war, ein Bild bekam, in welchem das Mesoderm mit den ektodermalen Wucherungen der Borstensäcke zusammenhing. Es ist wohl verständlich, daß man beim Fehlen der Bilder, in denen der Keimstreif vollkommen selbständig ist, geneigt sein wird anzunehmen, daß das Mesoderm mit dem Ektoderm verwachsen ist, indem man der feinen Linie, welche dazwischen verläuft, keine besondere Bedeutung beilegt. Die auf Taf. 5, Fig. 3 von SEMPER abgebildeten Verhältnisse entsprechen in vielfacher Beziehung denen, die sich in meinem 13. Schnitte (Fig. 2) zeigen; vor allem wegen des Vorkommens der zwischen beiden Mesodermplatten liegenden Zelle und einer anderen ins Mesoderm vorspringenden Zelle, welche ektodermal ist und die Stelle des künftigen ventralen Borstenfollikels bezeichnet. Auch über die Natur der Borstensäcke stimme ich mit SEMPER nicht überein, als dieselben keine mesodermalen, sondern ausschließlich ektodermale Gebilde darstellen. Das geht aus meiner Fig. 3 (15. Schnitt), wo ein junger Follikel in seiner ganzen Ausdehnung getroffen ist, deutlich hervor; um ihn sind die Mesodermzellen angeordnet, ja sie sind sogar oben von eindringenden Ektodermelementen auseinander geschoben worden. Auch an der Stelle des Rückenborstenfollikels ragt in die Leibeshöhle eine kegelförmige ektodermale Zellgruppe hinein, welche mit der dorsalen Seite der Mesodermplatte in Berührung steht. Was das weitere Schicksal des mittleren Keimblattes anlangt, so läßt sich schon in Fig. 3 auf der linken Seite wahrnehmen, daß das mesodermale Gewebe nicht mehr kompakt ist. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird dieses Auseandertreten seiner Elemente immer ausgesprochener. Dabei vermehren sich aber die Zellen lebhaft, ihr Durchmesser wird immer kleiner, und während ein Teil derselben in der ventralen Körperhälfte verbleibt, wandern andere dorsal und ordnen sich teils der Körperwand entlang, teils aber rings um den Darm an. Auf diese Weise werden Längsmuskulatur und Peritoneum angelegt (Fig. 4).

Meine Beobachtungen über die Entwicklung der longitudinalen Muskulatur können die Angaben von SEMPER nur bestätigen: die mesodermalen Zellen, die sich an der Innenseite des Ektoderms aneinandergereiht haben, entwickeln an ihrer nach außen gewendeten Seite die Muskelfibrillen, während der undifferenzierte Zellkörper mit dem Kerne nach innen liegt. In einem Punkte weiche ich jedoch von SEMPER ab. Es bilden sich nämlich nicht, wie er behauptet, zuerst zwei ventrale Muskelplatten, die dann zum neuralen Muskelblatte verschmelzen, sondern es wird zunächst die seitliche Muskulatur angelegt. Was SEMPER meint, geschieht ziemlich spät, und zwar nach der definitiven Anlage des Nephridiums, in dessen Nähe die Zellen längere Zeit in undifferenziertem Zustande verbleiben. Ist die Niere angelegt, dann schieben sich mehrere Mesodermzellen zwischen Bauchmark und Epidermis ein und rücken von beiden Seiten nach der Mittellinie hin, bis sie endlich eine einheitliche Platte liefern (Fig. 5 nm).

Auch die Muskeln der Borstenfollikel sind mesodermalen Ursprungs: von den Zellen, welche sich um den jungen Borstensack anordnen, differenzieren sich manche zu Muskelzellen, wobei der undifferenzierte Zelleib an den Follikel sich anlegt, während die Fasern sich an die Körperwand ansetzen.

Der Darm zeigt am Hinterende keine besonderen Wachstumserscheinungen. Interessant ist die Lage der Kerne in den Darmzellen, welche an der der Leibeshöhle zugewendeten Seite der Zelle sich befinden. Das steht vielleicht mit der Ausstrahlung zahlreicher Fortsätze, welche von den Darmepithelzellen ausgehen und sich mit mesodermalen Elementen (Peritonealzellen) in Verbindung setzen, in Beziehung. Solche Verhältnisse repräsentieren aber nicht den definitiven Zustand. Das Peritoneum entwickelt an seiner Innenseite die sog. Darmfaserhaut, welche aus Muskelfibrillen besteht, die rings um den Darm verlaufen, während die Peritonealzellen selbst allmählich eine exkretorische Funktion gewinnen und sich in Chloragogenzellen umwandeln. Ferner sind im entwickelten Zustande die Darmzellen zweierlei Art: die einen sind klein und ohne erkennbare Grenzen, die anderen dagegen, welche zwischen und außerhalb der ersteren liegen, sind groß, wohlbegrenzt und mit einem stark hervortretenden Kerne versehen (Fig. 7).

Die Segmentalorgane. Als eine Untersuchung, die mit großen Schwierigkeiten verbunden ist, stellt sich die über die Entwicklung der Nephridien dar. Die betreffenden Anlagen treten ziemlich spät auf, wenn die Borstenfollikel und das Nervensystem

in ihrer Ausbildung schon weit fortgeschritten sind. An Längsschnitten erscheint das junge Nephridium als kurzer, dicker Zellstrang, welcher von der Bauchseite, dem Nervensystem ganz nahe, zum nächst vorderen Dissepimente zieht, an welches er sich mittelst einer großen Zelle ansetzt (vgl. VEJDOVSKÝ). Die weitere Ausbildung des Nephridiums mit einer gewissen Genauigkeit und Klarheit zu verfolgen, ist mir aber leider nicht gelungen.

Die Bildungsprodukte des Ektoderms.

Nachdem ich sämtliche mesodermale Organe und mit diesen in Zusammenhang, die Borstensäcke in ihren Anlagen beschrieben habe, bleibt mir noch übrig, der weiteren ektodermalen Bildungsprodukte zu gedenken. Nach den ersten Wucherungsprozessen, wobei sich die drei genannten Proliferationsstellen entwickeln, tritt, außer an der Dorsalseite, eine allgemeine Vermehrung der Hautelemente ein, so daß das Ektoderm seitlich ziemlich gleichmäßig verdickt erscheint (Fig. 4 links). Ihm kommt außer der Erzeugung der Borstenfollikel auch die Bildung der Ringmuskulatur und des Nervensystems zu. In der Tat sieht man seine innere Zelllage sich stark abplatteln und die Grenzen der einzelnen Elemente verschwinden: diese Zellschicht differenziert sich zu einer Ringmuskellage. Auch dorsal kann man hie und da manche abgeplattete Zellen sehen, die in der Haut verbleiben und höchstwahrscheinlich auch zur Bildung von Ringmuskelfasern aufgebraucht werden.

Das Nervensystem. Wie aus dem historischen Teile hervorgeht, ist es SEMPERs feste Überzeugung, daß das Bauchmark zum Teil ektodermal sei, zum Teil aber dem Mesoderm seinen Ursprung verdanke, und zwar sollte letzteres die zwei seitlichen Ganglien liefern. Zur Zeit, da SEMPER seine Untersuchung gemacht hat, waren die Meinungen über den Ursprung des Nervensystems geteilt; heutzutage ist man aber darüber einig, daß das Nervensystem aus dem Ektoderm entsteht. Wie es sich im Laufe der Darstellung ergeben wird, bin ich aber genötigt, die SEMPERsche Angabe über eine Angliederung der zentralen Mesodermteile an das Nervensystem zu bestätigen. Bisher habe ich das Bauchmark bloß in seiner ersten paarigen Anlage, wie sie sich in Fig. 2 *bm* darbietet, beschrieben. Die zwei leichten Erhebungen, welche hier die Ektodermwucherungen erzeugen, werden immer größer und ragen immer tiefer in die Leibeshöhle hinein, das Mesoderm nach oben drängend. Auf diese Weise wird eine ganz seichte Rinne gebildet, die sich aber schon im folgenden Schnitte plötzlich ums Doppelte vertieft. Man ist geneigt,

die zwei Zellgruppen, welche die Rinne beiderseits begrenzen, auf das Hineinwachsen der seitlichen Teile des Nervensystems in die Leibeshöhle und eine entsprechende Verdrängung des Mesoderms zurückzuführen. Eine so plötzliche Zunahme der Bauchmarkanlage von einem Schnitte zum nächstfolgenden kann man sich aber nur durch Angliederung zweier Zellgruppen vom Mesoderm erklären. Eine derartige Annahme wird auch von der Tatsache unterstützt, daß an den folgenden Schnitten häufig eine Trennungslinie zwischen dem zentralen Teile der Neuralanlage und den seitlichen Fortsätzen deutlich wahrzunehmen ist (Fig. 4 rechts). Auch ABEL ist mit seinen Untersuchungen über die Regeneration des Nervensystems bei *Nais* zu gleichen Resultaten gekommen und sagt, daß die genannten Mesoderm-partien in beträchtlichem Maße an der Ausgestaltung des Bauchmarks mitwirken. Von einer Sonderung zwischen dem zentralen Teile des Nervensystems und den angelagerten Mesoderm-partien macht er keine Erwähnung. Trotz dieser sonderbaren Verhältnisse bin ich fest überzeugt, daß die zwei mesodermalen Zellgruppen nicht dazu bestimmt sind, einen integrierenden Bestandteil des Nervensystems zu liefern. Die Bildung der Fasersubstanz beginnt nämlich unterhalb der erwähnten Trennungslinie zwischen Neuralanlage und Seitenfortsätzen. In einem entwickelten Segmente wird die Faser-masse in den Ganglien von kleinen Zellgruppen bedeckt, die auf die angelagerten Mesodermteile zurückzuführen sind; in den Kommissuren aber liegen auf ihrer Oberseite nur vereinzelte oder sogar keine Zellen. Gegen den nervösen Charakter der letztgenannten Elemente spricht auch die Rolle, die sie beim Teilungsvorgange spielen.

Die erste Andeutung einer Bildung von Fasersubstanz tritt erst im 21. Schnitte auf, und zwar in Form von zwei rundlichen, fein punktierten Gebilden, welche in der Neuralrinne liegen und durch einen schmalen Strang miteinander in Verbindung stehen (Fig. 4 *fs*). Sie sind an einer Reihe von Schnitten wahrzunehmen und verschwinden erst, nachdem die Bildung der Fasersubstanz vollendet ist. Ob die Faser-masse von ihnen ausgeht, kann ich mit Sicherheit nicht sagen; was sich beobachten läßt, ist, daß sie anfangs von einem leeren Raume umgeben sind, der erst später von den Fibrillen eingenommen wird, und daß die Faser-masse sich über ihnen ansammelt.

Die bis jetzt geschilderten histo- und organogenetischen Vorgänge sind nach einer und derselben Schnittserie dargestellt. Sie sind an Querschnitten von solchen Individuen besonders schön zu verfolgen, welche ein etwas stumpfes Hinterende besitzen. Bei solchen Individuen,

die ganz stumpfschwänzig sind, spielen sich schon an der äußersten Körperspitze mehrere Vorgänge gleichzeitig ab, so daß dadurch ein sicheres Urteil häufig erschwert wird. Nicht besonders geeignete Untersuchungsobjekte sind auch solche Tiere, die einen langen, allmählich sich zuspitzenden Schwanz haben, weil hier die Querschnitte so klein sind, daß es nicht gelingt, mit Bestimmtheit zu sagen, ob eine Zellgruppe dieser oder jener Organanlage entspricht.

Ein sicherer Beweis der Selbständigkeit des Mesoderms im Schwanzteile wird in allen Fällen von den Längsschnitten geliefert, und ich gewann durch diese die feste Überzeugung, daß das mittlere Keimblatt am Hinterende dynamisch mit dem Ektoderm gleichwertig ist (Fig. 6).

Die Chordazellen (Neoblasten) und die Seitenlinien.

Ich beschreibe das Auftreten und die Anordnung dieser eigentümlichen Bildungen ganz gesondert von der übrigen Darstellung, weil sie tatsächlich im wachsenden Schwanzende keine näheren Beziehungen zu anderen sich entwickelnden Organen zu haben scheinen. Im ausgebildeten Zustande bezeichnen sie im Körper drei longitudinale Linien: die Chordazellen eine mediane ventrale Linie, die Seitenlinien eine rechte und eine linke.

Erstere haben ihren Namen von SEMPER bekommen, welcher in seiner Studie über „die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere“ den von ihnen gebildeten Strang mit der Wirbeltierchorda homologisierte. Heutzutage ist die Bezeichnung „Chorda“ für diesen Zellenstrang nicht mehr aufrechtzuhalten. Seine ventrale Lage, die Struktur, und wie es sich im folgenden ergeben wird, die Funktion desselben sprechen gegen eine solche Deutung. Elemente, welche mit den Chordazellen SEMPERs übereinstimmen, hat VEJDOVSKÝ bei *Lumbriculus* besonders zu beiden Seiten des Bauchgefäßes und bei jungen Würmern von *Rhynchelmis* gefunden.

Bei letzteren entstehen sie zwischen gewöhnlichen Peritonealzellen und an den Dissepimenten, zeichnen sich durch ihre Größe aus und trennen sich frühzeitig ab, um in die Leibeshöhle zu fallen. JANDA fand sie auch in den völlig ausgebildeten Segmenten von *Rhynchelmis*, und zwar gewöhnlich je zwei oder vier stets der zwischen dem Bauchmarke und den ventralen Borstenfollikeln befindlichen Spalte anliegend. Das Auftreten solcher Elemente ist bei den genannten Würmern ein sehr frühzeitiges und das gleiche gilt für *Stylaria*. Hier kommen sie fast gleichzeitig mit dem Mesoderm zum Vorschein (Fig. 1 und 3) als große, zwischen beiden noch aus

wenigen Elementen bestehenden Mesodermplatten liegende Zellen, und zwar in der Zahl 1—3. Daß es sich um die Chordazellen *SEMPERS* handelt, besagt der Umstand, daß sie von nun an kontinuierlich in der gleichen Lage, mit demselben embryonalen Aussehen und in derselben Zahl zu beobachten sind. Die große Bedeutung der Chordazellen bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung wird uns die Erklärung geben, warum sie schon im jüngsten Entwicklungsstadium des Mesoderms angelegt werden.

Die Lage des von ihnen gebildeten Stranges, welcher sich ununterbrochen bis in die vordersten Segmente fortsetzt, ist knapp über dem Bauchmarke, also zwischen diesem und dem Bauchgefäße. Die Form der Zellen erscheint an Querschnitten als rundliche, manchmal etwas abgeplattete, an Längsschnitten immer als eine oblonge: in der Mitte bauchig aufgetrieben, nach vorne und hinten in zwei sich verschmälernde Fortsätze ausgezogen. Sie weisen somit genau dieselbe Form und dieselben Charaktere auf wie die entsprechenden Elemente bei *Lumbriculus*, die *IWANOW* abgebildet hat, und sind einfach hintereinander gereiht. Unterhalb der Chordazellen sind andere Zellen zu sehen, welche aber viel kleiner und abgeplattet sind und wahrscheinlich bestimmt sind, die feine Membran, welche die Fasersubstanz im fertigen Zustande bedeckt, zu liefern (Fig. 15).

Was die Seitenlinien anlangt, so sind sie beiderseits kontinuierlich zu verfolgen, bestehen aber nicht wie der Chordazellenstrang bloß aus mesodermalen Zellen, sondern auch aus solchen des Ektoderms. Sie werden nicht sehr früh angelegt, sondern erst, nachdem die Mesodermplatten die Mitte des Körperquerschnittes erreicht haben. In diesem Stadium sticht seitlich im Ektoderm eine Zelle durch ihre Größe hervor, welche im Verbands der Ektodermzellen verbleibt und ihren embryonalen Charakter behält. Weiter nach innen liegt eine zweite Zelle, deren Ursprung mir unmöglich war zu bestimmen. Um diese legen sich büschelförmig mehrere andere Zellen, die sicher mesodermaler Herkunft sind. Letztere bleiben ebenfalls undifferenziert und bilden somit eine Trennung zwischen ventralem und dorsalem Seitenmuskel. Durch das Zusammentreten der erwähnten Elemente ist die Seitenlinie entstanden, der von verschiedenen Seiten ein nervöser Charakter zugeschrieben wird. Eine solche Annahme ist vielleicht nicht unberechtigt, weil in einem ausgebildeten Segmente die Zelle, deren Ursprung unsicher ist, nicht mehr wahrzunehmen ist, sich an ihrer Stelle aber eine Masse vorfindet, die sich mit Orange schön gelb färbt und an die Fibrillenschichte des Bauchmarks erinnert. Ein weiterer Anhaltspunkt zu

der obengenannten Deutung der Seitenlinie dürfte auch in der Tatsache liegen, daß sich eben an dieses Organ die Muskulatur der Borstenfollikel ansetzt.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Stylaria* ist als Teilung mit vorzeitiger Regeneration zu bezeichnen. In diesem Sinne hat SCHULTZE den Vorgang aufgefaßt, während LEUCKART und SEMPER ihn als Knospung deuteten, obwohl bei der Vermehrung ein wesentlicher Bestandteil des sich fortpflanzenden Tieres (ein bis zahlreiche Segmente) in das neu entstehende Individuum übergeht. Nach dem Vorgange MÜLLERS unterscheidet auch SEMPER zweierlei Arten der Teilung: die aus dem Aftersegmente und die eigentliche Teilung. Beides ist aber im Grunde derselbe Prozeß; der Unterschied ist bloß ein zeitlicher, indem im ersten Falle der Schwanz weiterwächst und dann erst die Teilung eintritt, im zweiten dagegen hat man ein schon ausgewachsenes, zur Fortpflanzung fertiges Tier vor sich. An einem und demselben Individuum können mehrere Teilungsprozesse auftreten (in der Regel 2—3), welche aber ein verschiedenes Alter zeigen. Die erste Teilungsstelle entsteht etwas hinter der Körpermitte, die zweite ein Segment vor der zuerst angelegten, so daß in das mittelständige Zooid ein Somit des Vordertieres übergeht; die dritte endlich bildet sich etwa in der Mitte des hinteren Zooides. SEMPER hat den Teilungsvorgang sehr genau studiert und ich stimme in bezug auf die äußeren Erscheinungen mit seinen Angaben vollständig überein.

Die Zone entsteht immer an der Grenze zwischen zwei aneinandergrenzenden Segmenten und stellt einen durch interkalares Wachstum erzeugten Ring dar, welcher, wenn er ungefähr die Länge eines normalen Segmentes erreicht hat, sich durch eine zuerst die Epidermis betreffende Einschnürung in zwei ungleiche Teile spaltet. Das größere Stück ist das vordere, und wird zum Schwanz des Vordertieres, das kleinere dagegen ist bestimmt, den Kopf und vier neue Rumpfssegmente des Hintertieres zu bilden. SEMPER nennt das neue Schwanzende des vorderen Zooides „die Rumpfzone“, die Anlage des Vorderkörpers des hinteren Tochterindividuum „die Kopfzone“.

Die Entwicklung des Schwanzes des Vordertieres.

Die histo- und organogenetischen Vorgänge, welche sich in der Rumpfzone abspielen, entsprechen vollkommen denjenigen, die

am freien Hinterende vor sich gehen, sind nur wegen des Umstandes komplizierter, daß hier auch regenerative Prozesse stattfinden. Beide Zooide müssen trotz des interkalaren Wachstums bis zu ihrer Trennung mit ununterbrochenem Bauchmarke und kontinuierlicher Muskulatur versehen sein: Haut, Darm, Nervensystem und Muskulatur müssen sich daher verlängern. Zu diesem Zwecke tritt entweder einfache Vermehrung der schon vorhandenen Elemente oder Regeneration aus embryonalem Gewebe ein. Ersteres trifft für die Epidermis und den Darm zu, letzteres für das Nervensystem und das Mesoderm, die neu angelegt werden. Da im entwickelten Zustande das am reichsten differenzierte Keimblatt das mittlere ist und es doch hier regeneriert werden muß, so scheint es zweckmäßig, zuerst die Entstehung des Mesoderms zu besprechen.

Wie am Hinterende, läßt SEMPER auch in der Rumpfzone das Mesoderm von der Haut aus durch einfache Abgliederung einer paarigen ektodermalen Zellplatte entstehen. Anfangs glaubte ich die Angaben SEMPERs bestätigen zu können. Eine genaue Prüfung der durch Rumpfzonen verfertigten Serien von Querschnitten zeigte mir aber, daß im hinteren (also im jüngeren) Abschnitte der Zone das Mesoderm beiderseits von einer Zellengruppe repräsentiert wird, welche vom Ektoderm weit absteht und knapp am Darne liegt. Das mittlere Keimblatt war also so wie am freien Hinterende schon selbständig geworden und fähig, von selbst weiterzuwachsen. Es war daraus zu schließen, daß, wenn auch eine Einwucherung von ektodermalen Elementen in Wirklichkeit stattgefunden hätte, dies nur an einer Stelle geschehen sein konnte. Um dies sicher festzustellen, war es notwendig, ein ganz junges Stadium zu finden, wo das Mesoderm vor kurzem angelegt worden war und den Leibeshöhlenraum noch nicht erfüllte. Da aber ein solches Stadium äußerlich am Tiere selbst unter dem Mikroskop nicht zu sehen ist, so nutzte ich zu meinem Zwecke die Beobachtung aus, daß sich ein Segment vor der zuerst angelegten Zone zumeist die zweitjüngere vorfindet. Auf diese Weise erhielt ich eine Serie, welche allein einen sicheren Anschluß über die Herkunft des Mesoderms gab. Von dieser Serie habe ich einen Schnitt gewählt, der in Fig. 7 abgebildet ist. Hier ist das Ektoderm nur seitlich etwas verdickt und von einer ektodermalen Einwucherung nichts zu sehen; die Haut ist nach innen überall wohl abgegrenzt. In reger Tätigkeit befinden sich dagegen die mesodermalen Zellen der Seitenlinie und die Chordazellen.

Die Elemente der Seitenlinie (in der Figur der rechten) bilden durch Vermehrung einen Strang, welcher nach abwärts längs der

Körperwand bis zur Höhe des ventralen Borstenfollikels zieht (Fig. 7 *sz*). Die einzelnen Zellen sind klein und manche von ihnen zeigen einen nach der Körperwand gerichteten Fortsatz mit dem Streben, sich zwischen die schon vorhandenen Längsmuskelfasern einzuschieben. Vielleicht dürfte es sich hier um eine Neubildung von Fasern handeln, welche, zwischen den alten eingeschaltet, die erste Verlängerung der Zone ohne jede Unterbrechung des Muskelzusammenhanges gestatten.

Die Chordazellen hingegen produzieren nur große, mit auffallendem Kerne versehene Elemente, die sich rechts und links vom Bauchmark ansammeln und die Anlagen der zwei neuen Mesodermplatten liefern. Die Proliferation der Chordazellen hatte schon SEMPER beobachtet, welcher sich überall und immer vergeblich bemüht hatte, eine Grenze zwischen den Chordazellen und den Mesodermzellen zu entdecken. Gegen die Möglichkeit einer Teilnahme ersterer an der Bildung des Mesoderms spricht nach ihm der Umstand, daß, wenn es wirklich der Fall wäre, die Anlage eine symmetrische sein müßte, was aber wegen der seitlichen Lage des Bauchgefäßes unmöglich ist. Nun liegt das Bauchgefäß gar nicht immer seitlich und auch in diesem Falle läßt es Raum genug, damit die Chordazellen bei einer Vermehrung sich auf beide Seiten hin ausbreiten können. In meiner Abbildung sieht man ungemein deutlich, wie beide Mesodermplatten zwischen Bauchgefäß und Bauchmark miteinander in inniger Verbindung stehen, ja es verläuft sogar über dem Gefäße eine lange schmale Zelle, welche die Verbindung auch hier herstellt. Durch andere Schnittreihen wurde SEMPER wieder unsicher gemacht, weil er fand, daß es in „manchen Fällen gerade so aussieht, als wenn auch die beiden seitlichen Ganglien einen Anteil an der Hervorbringung der beiden Mesodermplatten haben könnten“.

Eine Vermehrung der oberen seitlichen Zellen des Nervensystems habe ich auch öfters und deutlich beobachtet, so daß sie auch an der Bildung des Mesoderms mehr oder weniger mitwirken. Eigentlich sind diese Zellen nichts Anderes als Relikte der zwei sogenannten Spinalganglien SEMPERs, welche, wie dargestellt, unzweifelhaft mesodermalen Ursprunges sind. Durch die neue Tätigkeit dieser Zellen wird es klar, daß sie sich im Schwanzende nicht nervös differenziert hatten. Wäre das der Fall gewesen, so stände man vor der wunderbaren Erscheinung einer Umwandlung von Mesodermzellen in Ganglienzellen und einer nachherigen Metamorphose letzterer in embryonales Mesodermgewebe. Der wichtige Schluß, den man jetzt aus dem Verhalten der sogenannten Spinal-

ganglien *SEMPERS* bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung ziehen kann, ist also, daß das Nervensystem ausschließlich dem Ektoderm seine Entstehung verdankt.

Die bisher geschilderten Vorgänge über die Mesodermbildung geben uns einen sehr wichtigen Anhaltspunkt, um die Existenz des Mesoderms als gesondertes Keimblatt aufs neue zu behaupten. Sie sind von allgemeinem Interesse im Hinblick auf das Verhältnis zwischen Keimblättern und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, und da sie sich auch bei anderen mit *Stylaria* verwandten Formen in ähnlicher Weise abspielen, so werden durch sie die Teilungs- und Regenerationserscheinungen in engere Beziehung gebracht.

RANDOLPH und *IWANOW* sind bei *Lumbriculus* und *JANDA* bei *Rhynchelmis* nämlich zu Ergebnissen gekommen, welche mit meinen bei *Stylaria* vollkommen übereinstimmen. Bei der Regeneration des Hinterendes bildet sich der Mesoblast nach den erwähnten Autoren wesentlich aus den großen, nach *RANDOLPHS* Vorschlag als Neoblasten bezeichneten Elementen, welche mit geringen Lageunterschieden sowohl bei *Lumbriculus* wie bei *Rhynchelmis* hauptsächlich in der Nähe des Bauchmarkes sich vorfinden. Von der Identität solcher Zellen mit *SEMPERS* Chordazellen habe ich schon Erwähnung gemacht; bei der Regeneration teilen sie sich mitotisch sehr rasch und liefern den größten Teil des Embryonalgewebes, welches weiterhin zu mesodermalen Bildungen verwendet wird. Im Gegensatze zu *RANDOLPH* und *IWANOW* beschränkt hingegen *WAGNER* in seiner eingehenden Studie über die Regenerationsprozesse bei *Lumbriculus* die Tätigkeit der Neoblasten nur auf die Produktion eines Teils des Mesodermgewebes, während er die Bildung der Muskulatur dem Ektoderm und Derivaten des Coelomepithels zuschreibt.

Auf das Stadium, in welchem das mittlere Keimblatt als ein einfaches Paar von Zellgruppen erscheint, folgt ein zweites, wo er Fortsätze nach denjenigen Stellen des Ektoderms treibt, an denen später die ventralen und dorsalen Borstenfollikel und Seitenlinien entstehen. Die Mesodermfortsätze dringen zwischen die Muskelplatten und setzen sich hier mit spitzem, dann immer breiter werdendem Ende fest (Fig. 9 *msf*). Infolge einer starken Ektodermverdickung, welche gleichzeitig mit der Mesodermentfaltung stattfindet, erscheint die Leibeshöhle verengt, während die einzelnen Muskelplatten näher aneinander gerückt sind. Letztere gehen merkwürdige Verschiebungen ein, welche mit Neubildung von Muskeln verbunden sind und deren Endresultat folgendes ist: Der dorsale Seitenmuskel verwächst beiderseits mit der dorsalen Muskelplatte in der Weise, daß die Lücke

des Borstenfollikels von neuen Muskelzellen erfüllt wird; der neurale Seitenmuskel wird von einem der obengenannten Mesodermfortsätze in zwei Stücke gespalten, das obere größere Stück wird zum dorsalen Seitenmuskel des neuen Schwanzes, das untere kleinere dagegen zu einem integrierenden Bestandteile der Muskulatur des sich renovierenden Bauchmarkstückes (vergl. das Kapitel Nervensystem). Es fehlt also noch der neurale Seitenmuskel, welcher aber vollständig neu angelegt wird (Fig. 11).

Diesen Verhältnissen zufolge wird die Anlage des dorsalen Borstenfollikels an die Stelle, wo im normalen Segmente die Seitenlinie ist, zu liegen kommen, während letztere und der ventrale Borstenfollikel erst später zwischen den zwei Spaltungsstücken des Seitenmuskels ihre Entstehung nehmen.

Wir wollen nun das Zustandekommen des neuen neuralen Seitenmuskels verfolgen. Die zwei Spaltungsstücke der alten Platte werden vom Mesoderm immer mehr voneinander getrennt, und im freigewordenen Raume entsteht dorsalwärts die Seitenlinie, ventralwärts der neue Borstenfollikel und zwischen beiden die Muskulatur (Fig. 8). Letztere schreitet in ihrer Ausbildung von vorne nach hinten fort, so daß sie die Form eines Keiles annimmt, welcher zwischen die zwei Spaltungsstücke eindringt. Im jüngsten Teile der Zone (hinten) kann die alte Muskelplatte noch als zusammenhängend betrachtet werden, weil hier nur ein dünner Mesodermfortsatz die Lage der später erfolgenden Trennung bezeichnet. Fig. 11 erläutert die dargestellten Verhältnisse. Da sieht man die keilförmige Muskelplatte, ferner das ventrale Spaltungsstück, welches im ältesten (vordersten) Teile der Zone an die subneurale Muskulatur gerückt ist, während das dorsale Stück die Fortsetzung des vor ihm liegenden dorsalen Seitenmuskels bildet.

Ich habe von Neubildung des neuralen Seitenmuskels gesprochen: in Wirklichkeit aber werden auch die zwei Stücke des alten Seitenmuskels vollständig renoviert, indem die Mesodermzellen jede Muskelplatte von beiden Seiten umgreifen, dieselbe abheben und darunter neue Muskelzellen bilden (Fig. 9 *usp*). Natürlich ist das nur am vorderen älteren Teile der Rumpfzone wahrzunehmen; nach hinten zu sieht man die einzelnen Muskelplatten der Epidermis noch anliegen und keine Spur von jungen Muskelfibrillen. Auch die dorsale Muskulatur wird höchstwahrscheinlich durch neue ersetzt, nicht aber vermittelt totaler Abhebung, sondern in der Weise, daß vom Mesoderm her Zellen dorsalwärts wandern, die sich zwischen die alten Fasern einschieben und Fibrillen produzieren. In der Tat sind am

älteren Abschnitte der Zone eine ziemlich gut entwickelte junge Muskulatur und einzelne alte abgelöste Muskelfasern zu sehen, während im hinteren Abschnitte die dorsale Platte noch intakt, nach innen aber dicht von Mesodermzellen belegt erscheint, die den charakteristischen zur Epidermis gerichteten Fortsatz zeigen.

Das Nervensystem.

Da beide Zooide bis zu ihrer Trennung durch den gemeinsamen Bauchstrang in Verbindung bleiben und dieser nicht regenerationsfähig ist, so ist für das Schwanzende eine neue Anlage notwendig, die auf dieselbe Weise wie am freien Afterende zustandekommt. Das Ektoderm verdickt sich ventral und hebt den Bauchstrang mit seiner Muskulatur empor. Die Verdickung ist eine paarige und erstreckt sich bis zur Stelle der ventralen Borstenfollikel, nimmt also einen großen Teil der Ventralseite des Körpers in Anspruch. So wie die Anlage stimmen auch die weiteren Vorgänge in der Entwicklung des Bauchmarkes mit jenen des Schwanzes überein, ja es kommt in der Rumpfzone die Angliederung der Mesodermteile an das Nervensystem sogar noch deutlicher zum Ausdruck als am Hinterende. Es wird für die weitere Schilderung also bloß die Verbindung des neuen Bauchstranges mit dem alten im vorderen (älteren) Teile der Zone in Betracht kommen. Schon etwas hinter der Stelle, wo die Verwachsung statthat, sind feine Züge von Fasersubstanz bemerkbar, welche von der neuen zur alten Fibrillenschichte ziehen. Am Verwachsungspunkte selbst tritt eine festere Verbindung auf, indem von der unteren Fibrillenmasse zwei starke seitliche Stränge aufsteigen, die sich mit dem darüberliegenden alten Bauchmarke in Verbindung setzen (Fig. 10). Dadurch wird die emporgehobene alte Muskulatur in drei Bündel geteilt; das mittlere größere wird von den zwei Fasersträngen umgürtet, die zwei seitlichen werden nach rechts und links geschoben. Die gesamte Muskulatur, sowie die hinter der Verwachsungsstelle liegende Fasersubstanz des alten Bauchmarkes sind bestimmt, allmählich resorbiert zu werden. Auf beiden Seiten des neuen Nervensystems liegen die zwei ventralen Spaltungsstücke des Seitenmuskels. So wie die übrige Muskulatur werden sie vom Mesoderm regeneriert und verschmelzen unterhalb des Bauchmarks zu einer einheitlichen Platte (Fig. 8 *usp* und 10 *nm*).

Während die Entstehung und Ausbildungsweise der Organe in der Rumpfzone die gleiche wie am Afterende ist, scheint das nicht für die Lage derselben auf dem Körperquerschnitte der Fall

zu sein. Eine genauere Prüfung lehrt aber, daß auch in dieser Hinsicht die Übereinstimmung eine vollkommene ist und nur das Vorhandensein der alten Muskulatur eine anscheinende Abweichung verursacht. Auch am Hinterende liegen anfangs ventrale und dorsale Borstenfollikel mehr seitlich am Körper als im ausgebildeten Zustande und es erscheint das Nervensystem im Verhältnisse zum Körperquerschnitte viel größer als im fertigen Segmente. Nun wird in beiden Fällen das Ziel auf dieselbe Weise erreicht, und zwar durch ein überwiegendes Wachstum der seitlichen Körperteile. Dadurch werden die dorsalen Follikel nach oben, die ventralen nach unten geschoben. Während nämlich an den seitlichen Partien zahlreiche Zellteilungen stattfinden, welche ihnen gestatten, trotz des Wachstums in die Länge ihre Breite zu behalten, verlängern sich Dorsalseite und Ventralseite hauptsächlich durch Streckung ihrer Elemente und verschmälern sich dabei. Daß die Sache in der Tat sich so verhält, besagt schon die Querschnittabnahme des Nervensystems beim Fortschreiten der Entwicklung, doch kann man sich davon auch durch direkte Beobachtung überzeugen. An sagittalen Längsschnitten erscheinen die Kerne der Epidermis, wenn letztere oberflächlich getroffen wird, groß und dicht gedrängt; wenn aber der Schnitt weiter nach innen geführt ist und der dorsale und ventrale Teil des Ektoderms vorliegt, stehen sie viel weiter voneinander ab und sind bedeutend kleiner.

Die Bildung des Enddarmes.

Kurz vor der Trennung der beiden Tiere muß sich eine Verbindung zwischen Haut und Darm zum Zwecke der Proktodaeumbildung herstellen. Soweit mir aus einer Serie durch ein vor kurzem abgelöstes Zooïd und aus Längsschnitten durch schon reife Zonen bekannt ist, findet eine einfache Verlötung des Darmes mit der Epidermis statt. Letztere trifft schief auf den Darm, aber ohne Spur einer Einsenkung. Dementsprechend sieht man an Querschnitten den Körperdurchmesser immer kleiner werden und die Epidermiszellen dem Darne sich nähern, nie aber eine zweifache Lage von Ektodermzellen: eine äußere, welche die Haut darstellte und eine innere rings um den Darm, die dem eingestülpten Rande entspräche, wie das der Fall sein müßte, wenn eine Einkrümmung des Ektoderms wirklich stattfände. Betreff dieses Punktes bin ich mit den Angaben ABELS in Einklang, der an sich regenerierenden Hinterenden von Nais viel häufiger als bei Tubifex eine einfache Verlötung von Darm und Epidermis beobachtete.

Ich halte jedoch eine spätere Ektodermeinsenkung für sehr wahrscheinlich, weil der After zur Zeit der Trennung terminal mündet, während er im normalen Zustande etwas dorsal liegt.

Die Kopfzone.

Wie es SEMPER richtig behauptet, ist in sehr jungen Stadien die Kopfzone nicht oder kaum zu unterscheiden. Ein solcher Zustand dauert aber nicht lange: ein dicker Zellstrang, welcher beiderseits von den dorsalen Borstenfollikeln bis in die Nähe des Bauchmarkes zieht und aus kleinen Elementen zusammengesetzt ist, ermöglicht in einem etwas späteren Entwicklungsstadium die Kopfzone von der entsprechenden Rumpfzone sofort zu unterscheiden (Fig. 12). Woher der genannte Zellstrang stammt, kann ich mit Sicherheit nicht aussagen: an einigen Schnitten zeigt sich eine direkte Verbindung desselben mit dem Ektoderm, und zwar an der Seitenlinie und an den ventralen Borstenfollikeln. Ältere Stadien lassen eine deutliche ektodermale Einwucherung an diesen Stellen erkennen, so daß der Gedanke eines ektodermalen Ursprunges des Zellstranges wohl begründet erscheint. Vereinzelt große Zellen, welche nicht selten auch durch direkte Verbindung mit den Neoblasten ihre mesodermale Herkunft verraten, liegen in der Umgebung des Nervensystems. Die Tätigkeit der Neoblasten ist also, obwohl in geringerem Maße, auch im Hintertiere zu erkennen.

Mit der weiteren Ausbildung des Kopfes komplizieren sich die Verhältnisse sehr stark: Gehirn und Schlundringanlage füllen den größten Teil der Leibeshöhle aus, während der Darm seinerseits eine starke Verdickung zum Zwecke der Pharynxbildung aufweist. Das Zusammentreffen aller dieser Gewebe und ihr außerordentlich ähnliches Aussehen machen es ungemein schwierig, wenn nicht unmöglich, die Grenze zwischen den einzelnen Keimblättern und Organanlagen zu erkennen. Trotzdem habe ich die Überzeugung gewonnen, daß auch hier wie am Hinterende und in der Rumpfzone das Mesoderm seine Selbständigkeit behält und dieselbe Regenerationskraft besitzt. Die Gründe, welche mich zu dieser Meinung geführt haben, sind folgende:

1. Das Vorhandensein auch in der Kopfzone von mesodermalen Zellen mit embryonalem Charakter (Neoblasten), die in Vermehrung begriffen sind.

2. Die Übereinstimmung der Resultate in bezug auf die Mesodermstehung am Hinterende und in der Rumpfzone, so daß es wahrscheinlich wird, daß das Mesoderm für die vier vorderen

Segmente, welche hinter dem Kopfe gebildet werden, denselben Ursprung hat wie in den zwei studierten Fällen.

3. Der Umstand, daß an einer älteren Kopfzone das Mesoderm, welches vorne (natürlich immer hinter dem Schlundringe) mehr oder minder deutliche Beziehungen zum Ektoderm aufweist, im hinteren jüngeren Teile (die Ausbildung der Segmente schreitet von vorne nach hinten fort) eine immer mehr zunehmende Unabhängigkeit vom Ektoderm und sehr innige Beziehungen zu den Neoblasten und den oberen Seitenteilen des Bauchmarks gewinnt.

Im Folgenden gebe ich die Beschreibung einer Querschnittserie durch eine ältere Kopfzone von vorne angefangen. Die Schnitte sind ein wenig schief geführt worden und das Gehirn erscheint zuerst auf der rechten Seite in Form einer dicken Zellplatte, welche dorsal, aber noch etwas seitlich am Darne liegt. Bald kommt auch die linke Gehirnhälfte zum Vorschein, welche das Streben zeigt, den Darm zu überwachsen, um sich mit der rechten Anlage zu vereinigen. Beide Zellplatten finden ihre Fortsetzung in einem breiten Zellstrang, der den Darm umgürtet und sich etwas weiter hinten mit dem Bauchmark in Verbindung setzt. Wir haben hier die Schlundkommissur vor uns. Letztere steht jederseits an zwei Stellen mit dem Ektoderm in breiter, deutlicher Verbindung, und zwar an der Seitenlinie und am ventralen Borstenfollikel. Daraus erkennen wir sofort, daß hier die Einwucherungen stattgefunden haben, die das Material zum Aufbau des Zentralnervensystems geliefert haben. Die Wucherung der Seitenlinie richtet sich hauptsächlich dorsalwärts und erzeugt den oberen Teil des Schlundringes und das Gehirn, während ein nach abwärts ziehender Zellstrang sich mit der vom ventralen Borstenfollikel herkommenden Wucherung verbindet, die ebenfalls sehr stark erscheint. Eine dritte paarige Wucherung des Ektoderms, welche aber schwächer als die beiden vorigen erscheint, läßt sich unterhalb des Bauchmarks beobachten. Sie ist in den Abbildungen der SEMPERSchen Abhandlung nicht angegeben oder bloß durch vereinzelt Zellen angedeutet. Und doch ist sie in der ganzen Zonenlänge zu verfolgen: ihre Zellen dringen an zwei Punkten zwischen die Fasern der neuralen Muskulatur, dieselbe in drei Bündel spaltend, bis unterhalb der Fibrillenschichte ein, wo sie zwei Platten bilden, die sich seitlich bis ungefähr zur Mittelhöhe der Fibrillenschichte erstrecken (Fig. 13 *pzp*). Die Bedeutung dieser dritten Ektodermeinwucherung liegt wohl auf der Hand; wie in der Rumpfzone ist auch hier das Nervensystem nicht regenerationsfähig und eine Verlängerung desselben ist nur dann

möglich, wenn vom Ektoderm her neue Fasersubstanz produziert wird. Das geschieht auch in der Tat, ja sogar in noch stärkerem Maße als in der Rumpfzone, durch die paarige Zellplatte, welche die Faserschichte der vier vordersten mächtigen Ganglien erzeugt.

Statt der subneuronalen Ektodermeinwucherung beschreibt SEMPER eine andere, welche am dorsalen Borstenfollikel stattfinden sollte und die Ursprungsstätte der Gehirnanlage bilden dürfte. Einen deutlichen Zusammenhang zwischen Gehirnanlage und dieser Stelle habe ich nur an einem Schnitte nachgewiesen und diese Verbindung dürfte wohl, wie SEMPER meint, dem Optikus entsprechen. Es handelt sich aber nicht um eine Ektodermwucherung, sondern vielmehr um eine sekundäre Vereinigung der Haut mit dem Zentralnervensystem.

Durch die vorausgehende Darstellung haben wir ein Bild des vordersten Teiles einer Kopfzone, also des eigentlichen Kopfes des Hintertieres gewonnen. Nun werden, wie schon bemerkt, hinter dem Kopfe 4 neue Rumpfsegmente angelegt, welche im Baue bis auf die fehlenden Rückenborsten mit den normalen Brustsegmenten übereinstimmen. Ein knapp hinter der Kopfanlage geführter Schnitt trifft noch einen Teil des Gehirns, und zwar dessen hintere zwei Lappen, die im ausgebildeten Zustande sehr umfangreich sind. Sie besitzen eine mandelförmige Gestalt (Fig. 13 *gl*) und sind von Zellen umgeben, die ich als Mesodermelemente auffasse. An der Seitenlinie ist der Zusammenhang mit dem Ektoderm schon aufgehoben, ja es scheint an dieser Stelle überhaupt keine Proliferation stattgefunden zu haben. Am ventralen Borstenfollikel sieht man eine ektodermale Einwucherung, sie ist aber etwas tiefer in der Leibeshöhle vom Mesoderm abgegrenzt und von ihm kappenartig bedeckt. Wir haben unzweifelhaft einen jungen Borstenfollikel vor uns. Setzen wir unsere Untersuchung über das Mesoderm in jüngeren Teile der Zone fort, so werden wir eine immer mehr zunehmende Zurückziehung des Mesoderms gegen die Ventralseite hin bemerken, bis wir einen Zustand treffen, wo die Neoblasten in Proliferation sich befinden und das Bild einer jungen Rumpfzone wiederholen (Fig. 14 *ms*). Das Aussehen des Mesoderms im vorderen Teile der Zone ist allerdings von dem des Hinterendes und der Rumpfzone stark verschieden, indem die Zellen kleiner sind und in zwei Strängen, einem intestinalen um den Darm und einem parietalen längs der Epidermis verlaufenden, angeordnet erscheinen; ich bin aber der Meinung, daß der hinterste Teil der Kopfzone mit seinen schön hervortretenden Mesoderm-Elementen doch für die Entstehung des mittleren Keimblattes aus letzteren spricht. Die abweichende Verteilung des Zellenmaterials

hat wahrscheinlich ihren Grund darin, daß auch die aus demselben hervorgehende Muskulatur im fertigen Zustande wegen der Anwesenheit des Pharynx eine andere Anordnung als in der Rumpfzone annehmen muß. Dazu kommt auch die Notwendigkeit einer frühzeitigen Ausbildung der Gefäßschlingen, welche im Schwanze nicht vorhanden sind.

Die Gefäße entwickeln sich auf die einfachste Weise, aus einer doppelten Zellreihe, welche ein Lumen in sich einschließt und deren Elemente stark in die Länge gezogen sind. Die Beziehungen des Mesoderms zur Längsmuskulatur sind auch sehr deutlich: an jedem Schnitte sieht man Zellen, welche an der Körperwand mit einem dünnen Fortsatz zwischen die alte Muskulatur eindringen. Zahlreicher sind solche Zellen in der Mitte der Zone, wo sie im Bereich der ganzen Leibeshöhle auftreten, zwei lange Fortsätze zeigen und nach den verschiedensten Richtungen orientiert sind. Diesen letzteren Elementen kommt die Bildung der Muskelfasern, die zwischen Pharynx und Körperwand ausgespannt sind, zu.

Ob eine vollständige Renovation der alten Muskeln auch in der Kopfzone stattfindet, kann ich mit Sicherheit nicht sagen: alte Muskelfasern sind auch in abgelösten Zooiden zu finden, und zwar in nicht geringer Anzahl, so daß es wahrscheinlicher ist, daß die Verlängerung der Muskelfelder durch einfache Einschiebung von Fasern bewirkt werde.

Mesodermelemente sind jedoch auch im Kopfe vorhanden. Die Annahme einer speziellen Anlage für diese letzteren scheint mir nicht gerechtfertigt zu sein; vielmehr wird auch hier, wie nach Prof. HATSCHKE bei *Polygordius*, eine Einwanderung von Elementen vom dahinterliegenden Mesoderm stattfinden.

Die Pharynxbildung.

Gleich hinter der Mundhöhle beginnt beim ausgebildeten Tiere der Pharynx, welcher bekanntlich ausgestülpt werden kann. Derselbe zeigt im Querschnitte zwei miteinander weit kommunizierende Höhlen, eine obere und eine untere. Letztere wird von einer einfachen Zellenlage umschlossen, erstere hingegen besitzt eine dicke Wandung, mit hohen Epithelzellen und einer Schichte von Muskeln und Drüsenzellen. Die Befestigung des Pharynx an der Leibeswand wird durch zahlreiche radiär gestellte Muskelfasern vermittelt.

In der Ontogenese ist der Ursprung des Pharynx ein ektodermaler, bei der künstlichen Regeneration ist er nach HERKE auch ektodermal, während er nach den neueren Angaben von ABEL

entodermal sein soll. Die Mitte wird von SEMPER gehalten, welcher Entoderm und Mesoderm an der Pharynxbildung mitwirken läßt, und zwar soll die ventrale Wand entodermalen, die dorsale aber mesodermalen Ursprunges sein. Der obere Teil des paarigen Keimstreifens setzt sich nach ihm an die Darmwandung, von beiden Seiten herkommend, dicht an und die Hälften vereinigen sich in der dorsalen Mittellinie. Später sollen diese mesodermalen Partien mit dem ventralen entodermalen Abschnitt verschmelzen. Der Prozeß geht aber nicht auf die von SEMPER behauptete Weise vor sich.

In einer jungen Kopfzone besteht in Bezug auf den Darm kein Unterschied zur Rumpfzone. Die Außenfläche des Darmepithels zeigt vereinzelte Zellen, welche sich mit Hämatoxylin sehr intensiv färben und dadurch den embryonalen Charakter ihres Protoplasmas kundgeben. Nicht selten erscheinen sie in zwei Gruppen seitlich ventral am Darne angeordnet, dadurch zwei kleine Ausbuchtungen des Peritoneums bildend. Mit fortschreitender Entwicklung nimmt die Zahl solcher Zellen immer zu, die Proliferation erstreckt sich auch auf die seitlichen Darmteile, welche stark verdickt erscheinen, obwohl der Zusammenhang der durch Wucherung gebildeten Zellmassen mit dem Darmepithel nicht immer erhalten ist. Zu dieser Zeit hat sich das Mesoderm schon sehr stark entwickelt und greift über die obere Grenze der entodermalen Wucherung über. Ich meine, daß SEMPER durch dieses Stadium zu der Annahme geführt wurde, daß nach oben die Pharynxwandung vom mittleren Keimblatt gebildet werde. Es fehlt aber nicht an den Bedingungen, welche eine Proliferation des Entoderms im dorsalen Teile ermöglichen, weil sich auch hier Zellen mit embryonalem Charakter vorfinden und ich habe solche Schnitte vor mir gehabt, wo der Prozeß der Darmverdickung auch dorsal begonnen hatte und wo kein Zweifel über den Ursprung der Zellen bestehen konnte, da sie innerhalb des Peritoneums erschienen. Die Entstehung der Pharynxanlage bei *Stylaria* erfolgt bis in die Details genau so wie bei der verwandten Art *Chaetogaster*. WETZEL drückt sich für diese Form folgendermaßen aus: „Die Neubildung des Pharynx beginnt damit, daß die basalen Zellen der ventralen Darmwand, nicht das Epithel, sich zu teilen beginnen. Die ventrale Darmwand verdickt sich auf diese Weise eine Strecke weit. Die Zellwucherung bleibt auch nicht auf die ventrale Partie der Darmwand beschränkt, sondern erstreckt sich auch seitlich, umgreift also den Darm halbmondförmig.“

In Bezug auf die weitere Ausbildung des Pharynx stimme ich mit SEMPER überein: Die obere Hälfte der dicken, den Darm um-

gebenden Zellplatte löst sich vom Darmepithel ab und es entsteht zwischen beiden ein weiter leerer Raum. Es zerfällt dann allmählich das Darmepithel, so daß die definitive Pharynxbekleidung direkt von den Elementen der Zellplatte gebildet wird. Ich erhoffe derart gezeigt zu haben, daß die Entstehung eines so wichtigen Organes nicht wie bei der Ontogenie vom Ektoderm, sondern vom Entoderm erfolgt. Dieselbe Überzeugung hat ABEL aus seinen Beobachtungen über die Regeneration des Vorderdarmes bei Nais gewonnen. Es ist übrigens auch von zahlreichen anderen Seiten und zwar in weitgehender Übereinstimmung für die verschiedensten Arten von Oligochaeten- und Polychaetenspezies (*Tubifex*, *Lumbriculus*, *Chaetogaster*, *Lumbricus*, *Allolobophora*, *Dero*) der Beweis erbracht worden, daß bei der Regeneration nur die wenig umfangreiche Mundhöhle ektodermalen Ursprunges ist.

Die Mundbildung.

Sind in der Kopfzone sämtliche Organe schon ziemlich weit entwickelt, so trennt sich das Hintertier vom vorderen ab. Dabei ist der Darm das letzte Organ, das sich teilt; selbst das Ektoderm ist an der Ringfurche gespalten und es handelt sich nun darum, den Mund zu bilden. Zu diesem Zwecke stülpt sich der Vorderrand der Epidermis im ganzen Umkreis ein und tritt mit dem Entoderm (Darm) in Verbindung. Die Einstülpung ragt aber nicht weit nach innen, sondern nur etwa um die Dicke des Schlundringes. Das Vorhandensein dieser Einkrümmung habe ich zuerst an Querschnitten nachgewiesen, bei denen die ektodermale Längsmuskulatur um den Darm herum zu sehen war. An sagittalen und frontalen Längsschnitten ist das Verhältnis noch deutlicher. An diesen habe ich beobachtet, daß die Einstülpung ventral tiefer ist als dorsal; bedenkt man aber, daß nach der Ablösung vom Vordertiere der obere Teil des Kopfes sich stark verlängert und die Mundöffnung ventral zu liegen kommt, so ist wohl anzunehmen, daß die Einsenkung auch dorsal tiefer wird und wenigstens die ganze Mundhöhle auskleidet.

SEMPER nimmt die Bildung einer ventralen unpaaren Mund-einsenkung an. Von dieser habe ich nie eine Andeutung gesehen, selbst an Zooiden nicht, die sich eben abgelöst hatten. Der Mund hat sich einfach durch die Verbindung der Epidermis mit dem Darm gebildet und wird dann später ventral verschoben. Er liegt übrigens schon vor der Trennung etwas ventral, weil die Ringfurche nicht ganz vertikal, sondern schief von vorne oben nach unten hinten verläuft. Infolge der Ektodermeinstülpung ragt nach der Ablösung

ein kleines Darmstück aus dem ektodermalen Munde heraus, welches aber bald zugrunde geht. Aus meinen Befunden folgt, daß auch keine sekundäre Vernarbung zur Bildung der Stirne notwendig ist, wie sie SEMPER auf Grund der Annahme einer ventralen Mundeinsenkung vertreten muß.

Zusammenfassung der Resultate.

Fasse ich die gewonnenen Resultate zusammen, so ergibt sich folgendes für das mittlere Keimblatt:

1. Das Mesoderm wächst am freien Hinterende durch die Tätigkeit von Urmesodermzellen, welche zu 2—3 beiderseits die hinterste Spitze der Mesodermstreifen einnehmen und vom Ektoderm vollständig getrennt sind. Wenigstens für meinen speziellen Fall ist also die von Prof. HATSCHEK behauptete, von KLEINENBERG und LWOFF bestrittene hintere Endigung des Mesoderms mit Polzellen endgültig bewiesen.

2. Schon vor der Gliederung des Mesoderms in Ursegmente entstehen zwischen beiden Mesodermplatten die Chordazellen SEMPERs (Neoblasten), welche immer einen ausgeprägt embryonalen Charakter tragen und einen kontinuierlichen Strang bis in die vordersten Segmente bilden.

3. Bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung wird das Mesoderm in der Rumpffzone (Schwanz des Vordertieres) hauptsächlich durch die Neoblasten regeneriert und nur in sehr geringem Maße durch die mesodermalen Elemente der Seitenlinien;

4. in der Kopfzone, in der hinter dem Kopfe 4 Rumpffsegmente neugebildet werden, entsteht das Mesoderm aller Wahrscheinlichkeit nach auf dieselbe Weise wie in der Rumpffzone, obwohl das Bild, das man von ihm in diesem Körperteile bekommt, mit Ausnahme der hintersten jüngsten Region der Zone, ein ganz anderes ist.

In allen drei Fällen liefert das Mesoderm dieselben Organe und zwar: Längs-, Pharynx- und Borstenmuskulatur, Peritoneum und Nephridien.

Was die Tätigkeit des Ektoderms anbelangt, hat sich gezeigt: Das äußere Keimblatt produziert ausschließlich

1. die Ringmuskulatur und

2. das Nervensystem, dessen Anlage immer eine paarige ist.

a) Am Hinterende fließt die Anlage des Nervensystems in der äußersten Schwanzspitze mit dem Ektoderm zusammen, dasselbe geschieht in der

b) Rumpfzone, wo eine neue Anlage für das Nervensystem gebildet wird, die sich an der vorderen Grenze der Zone mit dem alten Bauchmark verbindet;

c) in der Kopfzone erfolgt nur eine Verlängerung des Bauchmarkes, welche dadurch ermöglicht wird, daß sich eine paarige ektodermale Zellplatte zwischen Fasersubstanz und neurale Muskulatur einschiebt. Die Schlundkommissur und das Gehirn werden durch paarige ektodermale Wucherungen an den Seitenlinien und an den ventralen Borstenfollikeln angelegt. Die auf diese Weise entstandenen Zellmassen umwachsen allmählich den Darm und verschmelzen oberhalb desselben.

Als Produkt des Entoderms hat sich der Pharynx ergeben.

Der neue Mund entsteht durch Einstülpung des Ektoderms und Verbindung der Einstülpung mit dem Darm; er liegt unmittelbar nach der Trennung noch fast vollkommen terminal.

Das neue Proktodaeum wird durch einfache Verlötung von Darm und Epidermis hergestellt.

Literatur.

- ABEL MAX, Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den limikolen Oligochaeten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXXIII, 1903.
- BÜLOW C., Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von *Lumbriculus variegatus*, nebst Beiträgen zur Anatomie und Histologie dieses Wurmes. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XXXIX, 1883.
- HATSCHKE B., Studien zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeiten Zool. Inst. Wien, Bd. I, 1878.
- HATSCHKE B., Zur Entwicklung des Kopfes von *Polygordius*. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. VI, 1885.
- Derselbe, Über den gegenwärtigen Stand der Keimblättertheorie. Verh. Deutsch. Zool. Gesellschaft. 3. Jahresversammlung. Göttingen 1893.
- HEIDER C., Ist die Keimblättertheorie erschüttert? Zool. Zentralblatt, 1897, Bd. IV.
- HEPKE P., Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprozessen der Naiden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXIII, 1897.
- IWANOW P., Die Regeneration von Rumpf- und Kopfsegmenten bei *Lumbriculus variegatus*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXXV, 1903.
- JANDA V., Über die Regeneration des Zentralnervensystems und Mesoblastes bei *Rhynchelmis*. SB. Böhm. Ges. Wiss., 1902.
- KLEINENBERG N., Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*, nebst Bemerkungen über die Entwicklung anderer Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XLIV, 1886.
- KORSCHULT-HEIDER, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil I. Jena 1906.
- LEUCKART R., Über die ungeschlechtliche Vermehrung bei *Nais proboscidea*. WIEGMANNS Archiv für Naturgeschichte, Jahrg. 17, 1851.

- MÜLLER O. F., Von Würmern des süßen und salzigen Wassers. 1771.
 RANDOLPH H., The regeneration of the tail in *Lumbriculus*. Journ. of Morphol., VII, 1892.
 RIEVEL H., Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXII, 1897.
 SCHULTZE M., Über die Fortpflanzung durch Teilung bei *Nais proboscidea*. WIEGMANN'S Archiv für Naturgeschichte, 1849, Jahrg. 15.
 Derselbe, Noch ein Wort über die ungeschlechtliche Vermehrung bei *Nais proboscidea*. Ibid., 1852.
 SEMPER, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. Arb. aus dem zool. Inst. Würzburg, Bd. III, 1876.
 VEJDOVSKÝ F., System und Morphologie der Oligochaeten. 1884.
 WAGNER F., Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Biolog. Zentralblatt, Bd. XIII, 1893.
 Derselbe, Reparationsprozesse bei *Lumbriculus variegatus*. Zool. Jahrb., Abteilung für Anatomie und Ontogenie, I. Teil, Bd. XIII; II. Teil, Bd. XXII, 1905.
 WETZEL H., Zur Kenntnis der natürlichen Teilung von *Chaetogaster diaphanus*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXXIII, 1902.

Figurenerklärung.

bg = Bauchgefäß
bm = Bauchmark
bm' = Anlage des neuen Bauchmarks
d = Darm
dbf = dorsaler Borstenfollikel
diss = Dissepiment
dm = Dorsalmuskulatur
ek = Ektoderm
enm = emporgehobener Neuralmuskel
fs = Fasersubstanz
fs' = neue Faserschichte
gl = Gehirnlappen
ism = junger Seitenmuskel
lms = linke Mesodermplatte
msf = Mesodermfortsatz
N = Neoblasten (Chordazellen)
nf = Nephridium

nm = neurale Muskulatur
osp = oberes Spaltungsstück des Seitenmuskels
p = Peritoneum
ph = Pharynx
pzp = paarige Zellplatte
rmf = Ringmuskelfasern
rms = rechte Mesodermplatte
s = Seitenlinie
sche = Schlundkommissur
sz = Zellen der Seitenlinie
ums = Urmesodermzellen
usp = unteres Spaltungsstück des Seitenmuskels
vbf = ventraler Borstenfollikel
ekw = Ektodermwucherung

Fig. 1—5 sind derselben Serie von Querschnitten entnommen.

Fig. 1 zeigt ein junges Stadium der Mesodermentwicklung.

Fig. 2. Ein weiteres Stadium mit Anlage eines Borstenfollikels und mit Neuralanlage.

Fig. 3. Noch älteres Stadium mit stark verdicktem Ektoderm und deutlichem ventralen Borstenfollikel. Beiderseits auch die Anlagen eines dorsalen Borstenfollikels.

Fig. 4. Beginn der Bildung der Fasersubstanz. Links hat sich ein Mesodermstück an das Nervensystem schon angegliedert, während auf der rechten Seite die entsprechende Mesodermpartie von einer deutlichen Linie begrenzt erscheint. Oberhalb des Bauchmarks das Lumen des Ventralgefäßes. Links die Bildung der Seitenlinie,

dorsal zahlreiche Zellen, welche die Längsmuskulatur liefern. Die Ektodermzellen sind zahlreicher und kleiner geworden.

Fig. 5. Die dem Nervensystem angegliederten Mesodermportionen sind schon in Zerfall begriffen. Über der Fasermasse liegen drei große Neoblasten.

Fig. 6. Sagittaler Längsschnitt durch das Hinterende, welcher die Endigung des Mesoderms mittelst Polzellen zeigt.

Fig. 7. Neoblastenproliferation zur Bildung des Mesodermgewebes in einer jungen Rumpfzone.

Fig. 8. Schnitt durch eine ältere Rumpfzone, die Anlage des neuen Seitenmuskels und des Nervensystems zeigend.

Fig. 9. Späteres Stadium in der Entwicklung des Mesoderms in der Rumpfzone, die Mesodermfortsätze nach der Haut und die drei Ektodermverdickungen zeigend.

Fig. 10. Verbindungsstelle des alten Bauchmarks mit der neuen Faserschichte im vorderen Teile einer Rumpfzone (etwas schematisch).

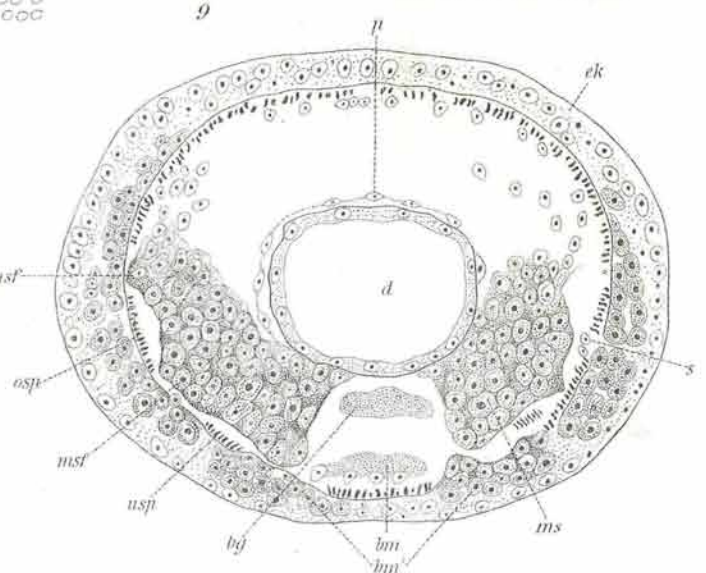
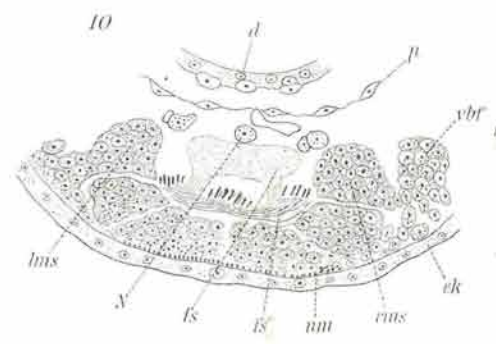
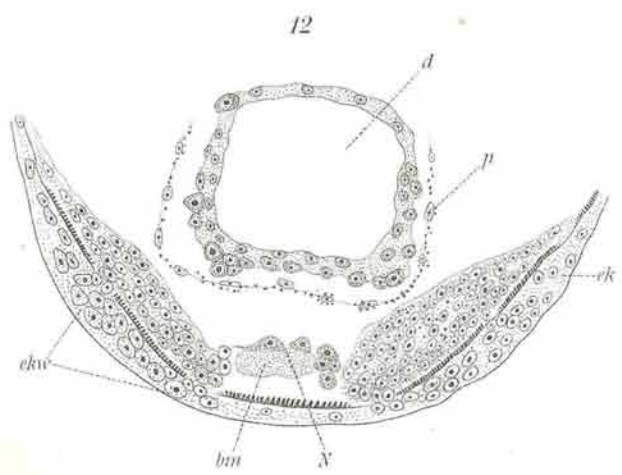
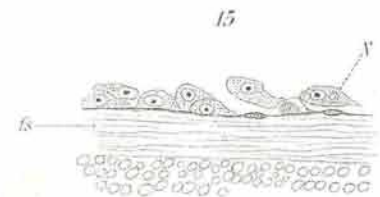
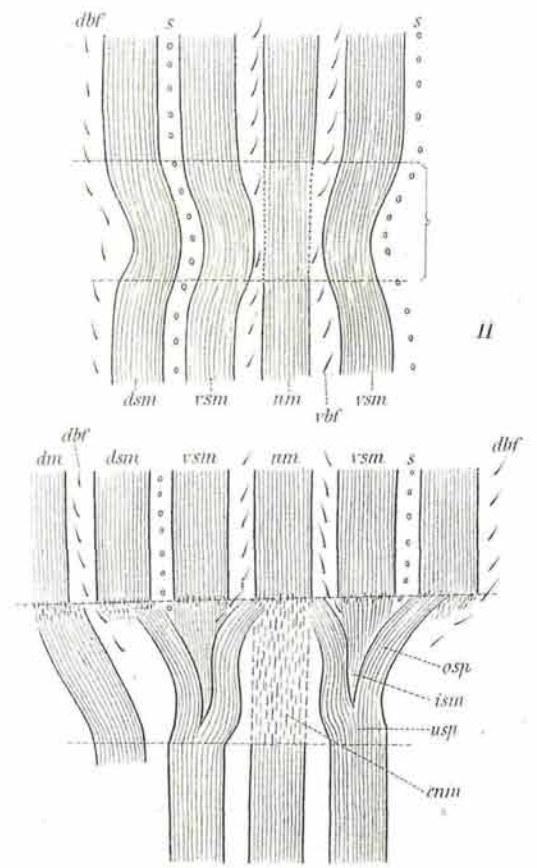
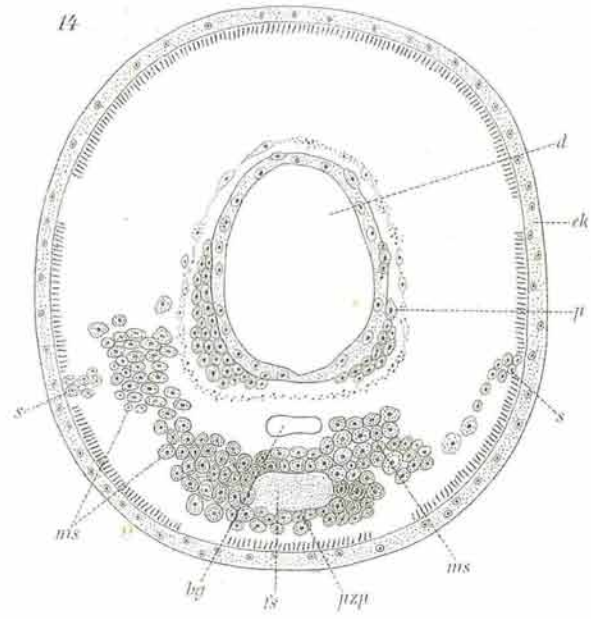
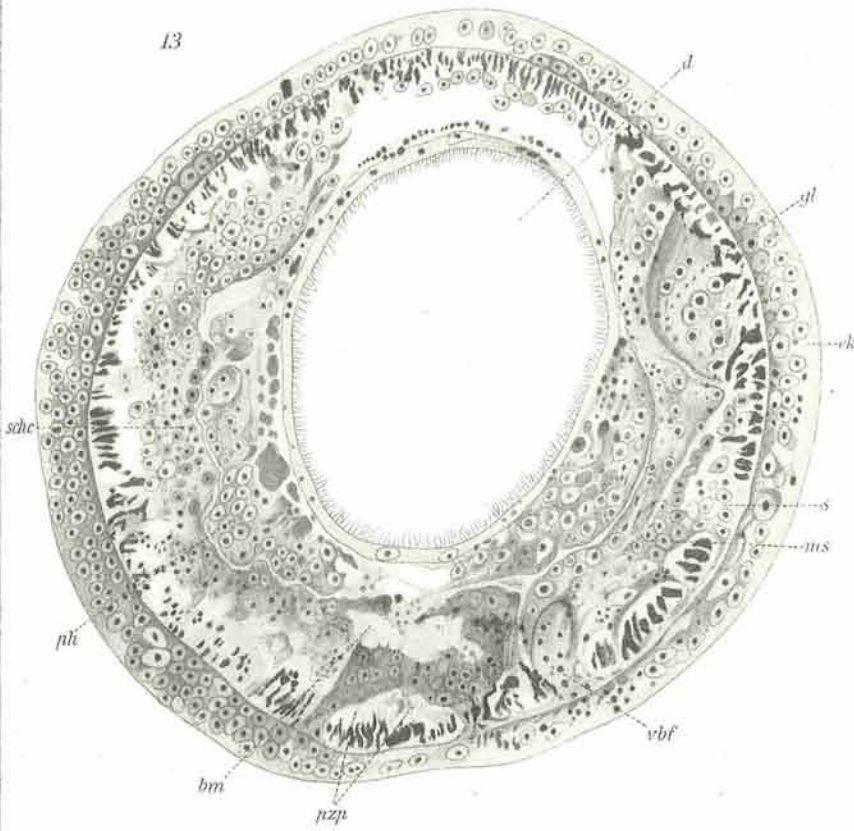
Fig. 11. Schematische Darstellung der Verschiebungen, welche die Muskulatur in der Rumpfzone eingeht. Die Muskelbänder sind auf einer Fläche ausgebreitet gezeichnet. In *a*) erscheinen die Muskelbänder infolge der starken Ektodermverdickung aneinander genähert; in *b*) ist die Bildung des neuen Seitenmuskels (*ism*) abgebildet, welcher keilförmig zwischen die Spaltungsstücke eindringt. Von den letzteren verbindet sich das untere (*usp*) mit der neuralen Muskulatur, das obere (*osp*) mit dem dorsalen Seitenmuskel (*dsm*). In der Mitte die in Zerfall begriffene subneurale Muskulatur (*eum*).

Fig. 12. Querschnitt durch eine junge Kopfzone mit den ektodermalen Einwucherungen an den ventralen Borstenfollikeln und an den Seitenlinien und mit den zwei Zellsträngen, welche die erste Anlage der Schlundkommissur darstellen.

Fig. 13. Querschnitt durch die Schlundkommissurregion einer älteren Kopfzone. Der Zusammenhang mit der Seitenlinie und den ventralen Follikelstellen schon aufgehoben, rechts findet sich ein junger Borstenfollikel. Deutlich zu sehen ist die paarige subneurale Einwucherung (*pzp*). Rechts oben ein Gehirnlappen, links der Schlundring. Die ventralen Darmteile sind stark verdickt.

Fig. 14. Querschnitt durch den hinteren jüngeren Teil einer Kopfzone. Die zwei Zellgruppen, welche das Mesoderm eines dem eigentlichen Kopf folgenden Segmentes liefern, sind unzweifelhaft auch mesodermaler Herkunft.

Fig. 15. Längsschnitt durch Bauchmark und Chordazellenstrang.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [17](#)

Autor(en)/Author(s): Dalla Fior Giuseppe

Artikel/Article: [Über die Wachstumsvorgänge am Hinterende und die ungeschlechtliche Fortpflanzung von Stylaria lacustris \(Nais proboscidea\). 109-138](#)