

Beobachtungen über den Regenerationsprozeß bei den Enteropneusten.

Von

C. Dawydoff.

(Zoologisches Laboratorium der k. Akademie der Wissensch. St. Petersburg.)

Mit Tafel XIII—XVI und 23 Figuren im Text.

Die Frage über die Regeneration der Enteropneusten ist in der Literatur fast unberührt geblieben. Außer meinen Bemerkungen (C. DAWYDOFF, 02 und 07), von denen die beiden letzteren eine durchaus erforderliche Ergänzung zu vorliegender Arbeit darstellen, gibt es keine speziell dieser Frage gewidmete Abhandlung.

Wir verdanken SPENDEL die Entdeckung der Tatsache, daß *Ptychodera minuta* Kow. den vorderen Körperteil zu regenerieren vermag.

In seiner bekannten Monographie (SPENDEL, 93) widmet der Verfasser, nach Feststellung dieser Tatsache, der Frage nur einige Zeilen und gibt einige Abbildungen von *Ptychodera*, welche die vorderen Segmente regenerieren. Wir finden bei SPENDEL den Hinweis auf eine Entstehung des Nervenrohres durch Invagination (S. 437), desgleichen flüchtige Hinweise über die Bildung des Rüsselcöloms; auch dieser Hinweis ist jedoch negativer Natur, da Verfasser nur die Angabe macht, daß an der Bildung des Rüsselcöloms die Darnelemente keinen Anteil nehmen. Darüber jedoch, wie dieses Organ entsteht, schreibt SPENDEL nicht (S. 684).

Die einzige Arbeit, in welcher der Verfasser der Regeneration einen gewissen Platz einräumt, ist die Monographie von WILLEY (99). Jedoch auch dieser Autor, welcher einige Seiten (S. 245—247) seinen Beobachtungen über die Regeneration von *Ptychodera flava* Eich. aus dem Stillen Ozean widmet, berührt nur vorübergehend die organogenetischen Prozesse. Es findet sich z. B. in dieser Arbeit die Beschreibung des Entstehungsprozesses des Kragennerven durch

Invagination (Taf. XXXII, Fig. 66, 67, 68), jedoch keine Befunde über die Regeneration der Rüsselorgane.

Nach dem Erscheinen meiner vorläufigen Mitteilung sind keine weiteren Literaturangaben über Forschungen in dieser Frage erschienen.

Material. Untersuchungsmethoden.

Das Material über die Regeneration der Enteropneusten begann ich bereits im Sommer 1900 während meines Aufenthaltes in der Zoologischen Station in Neapel zu sammeln; hier war mein Untersuchungsobjekt *Ptychodera minuta* Kow. (*Glossobalanus minutus*).

Während meines Aufenthaltes in den Tropen (1903) am Ufer von Holländisch Neuguinea (nicht weit von Etnabay) fand ich einige Zehner von Exemplaren einer kleinen *Ptychodera*, welche sich von der Mittelmeerform nur durch einige sekundäre Merkmale unterscheidet. Dieses kleine Material ergab mir recht wertvolle Resultate.

Die Mittelmeerform von *Ptychodera* zeichnet sich durch große Lebensintensität aus. Es sind ungemein anspruchslose Tiere, welche jegliche Art Experimente, Verletzungen und Amputationen vortrefflich ertragen. Einstmals stieß z. B. ein amputiertes Exemplar mit dem vorderen Körperende — der Wundfläche — auf ein spitzes Stäbchen, zog auf dasselbe seinen ganzen Körper und regenerierte dabei, gleichsam auf einen Pfahl gesetzt, den amputierten Rüssel. Ein andres Exemplar war auf einer Seite auf dem Niveau der Lebersäcke, auf der andern an der Grenze des Kragens und Rumpfes amputiert, außerdem der Länge nach längs der Bauchlinie aufgeschnitten, platt ausgebreitet, und regenerierte den Rüssel und den Kragen wie ein vollkommen normales Tier.

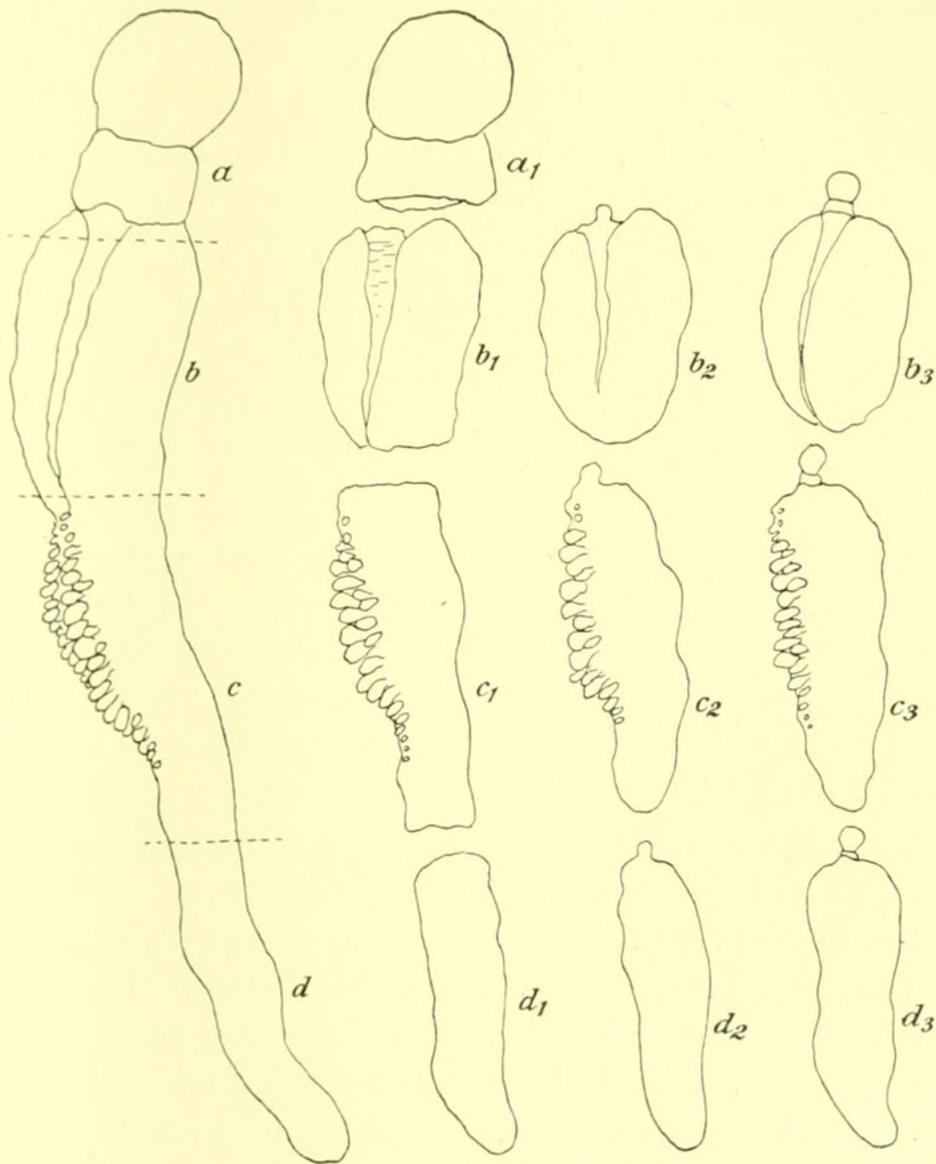
Der amputierte Rüssel — allein oder mit einem Teil des Kragens — lebt sehr lange. Ich hielt derartige Rüssel im Verlaufe von 2 Monaten im Aquarium, wobei in denselben energische Reduktionsprozesse und Prozesse einer Gewebsumdifferenzierung vor sich gingen. Leider fehlte es mir an Zeit, derartige isolierte Rüssel längere Zeit aufzubewahren.

Ptychodera kann in einfachen Glasgefäßen mit Wasser gehalten werden, es verlangt nicht einmal ärierte Aquarien.

Die Amputation wurde vermittels einer Schere ausgeführt. Gewöhnlich zerschnitt ich das Tier entweder in der Mitte des Kragens oder hinter den Kiemen (im Gebiet der Gonaden), oder aber ich schnitt von ganzen Exemplaren den Schwanzteil ab (Textfig. 1).

Ist der Rüssel an der Basis amputiert, d. h. der Stiel durchschnitten,

so wird der größte Teil der Organe aus den Resten derselben durch einfaches Auswachsen regeneriert, wobei der Rüssel sehr rasch regeneriert wird. Nach 48—60 Stunden war bei dem amputierten Tier bereits ein kleiner Rüssel vorhanden, welcher noch nicht aus der Kappe des Kragens heraustrat, jedoch bereits sämtliche Organe aufwies; ich



Textfig. 1.

untersuchte regenerierte Rüssel von 0,3 mm Durchmesser (der normale Rüssel erreicht einen Durchmesser von 2,5 mm) und fand in ihnen alle Organe vor.

Das Material wurde in verschiedenen Gemischen fixiert — alle ergaben gleich gute Resultate. Meistens benutzte ich jedoch ein Gemisch von Sublimat mit Essigsäure (5%) und das schwache Gemisch von FLEMMING.

Für die Schnittfärbung wandte ich Karmalaun, Häkalaun,

Hämatoxylin nach DELAFIELD mit nachfolgender Nachfärbung in Eosin oder Pikrinsäure an.

Zur Frage über die Herkunft der Regeneration. Der primäre Charakter der Regenerationsfähigkeit.

Die Enteropneusta sind in der Hinsicht interessant, daß sie ein demonstratives Beispiel abgeben für die Unzulänglichkeit der Theorie, laut welcher die Regeneration das Resultat einer allmählich ausgearbeiteten Anpassung ist. Diese Ansicht, welche bestrebt ist, die Erscheinungen der Regeneration der Einwirkung der natürlichen Zuchtwahl unterzuordnen, gehört WEISMANN (02) an.

Entgegengesetzter Ansicht sind MORGAN (01), SCHULTZ (05) u. a., welche zu beweisen streben, daß die Regeneration eine primäre Erscheinung ist, daß »die Fähigkeit, verloren gegangene Teile wiederherzustellen eine primäre Eigenschaft der lebendigen Materie ist« (SCHULTZ, 05).

Die Tatsachen, auf die sich die Gegner WEISMANNs stützen, sind folgende: Die seitliche Regeneration von *Lumbriculus*, die Regeneration der Beine bei Spinnen und andern Arthropoden nach einer Amputation derselben zwischen den Gelenken (SCHULTZ, PRZIBRAM u. a.), Regeneration von Eiern und Larvenformen, z. B. *Actinotrocha* (SCHULTZ) und *Pluteus* der Seeigel (DRIESCH).

Würde die Regenerationsfähigkeit vom Organismus durch Zuchtwahl ausgearbeitet werden, wie WEISMANN meint, so müßte natürlich das Tier schließlich die Fähigkeit erwerben, nur die Teile zu regenerieren, welche es infolge besonderer Umstände beständig verliert. Derartige Beispiele sind genügend bekannt; WEISMANN hat noch auf die Tatsache hingewiesen, daß die inneren Organe bei Wirbeltieren, welche normalerweise keine Verletzungen erleiden, nicht regeneriert werden. Gegenwärtig kennen wir jedoch auch Beispiele einer Regeneration vieler innerer Organe von Wirbeltieren, z. B. der Eierstöcke, der Milz usw.

Ein ungemein überzeugendes, den Ansichten WEISMANNs widersprechendes Beispiel stellen die Enteropneusta dar. Ein jeder Zoologe, welcher an Enteropneusta gearbeitet hat, weiß, wie schwer es ist, vollkommene Exemplare von *Ptychodera* zu erhalten. Bei einer Dragierung werden nur Bruchstücke, und zwar vordere Körperabschnitte derselben, heraufbefördert, der hintere Körperabschnitt ist gewöhnlich abgerissen. *Ptychodera* verliert somit unter normalen Bedingungen

fast nur den hinteren Körperabschnitt und fast niemals den vorderen.

Nach den Ansichten von WEISMANN wäre daher zu erwarten, daß bei den Enteropneusta die Regenerationsfähigkeit für das hintere Ende stark ausgebildet sei, für das vordere Ende dagegen vollkommen fehle. Tatsächlich jedoch ist das Gegenteil der Fall: *Ptychodera* regeneriert ungemein leicht die vorderen Körperabschnitte, wo die Amputation auch vorgenommen sein mag; am hinteren Körperende findet überhaupt keine Regeneration, sondern nur eine Verheilung der Wunde statt.

Wird ein Tier an mehreren Stellen durchschnitten, so regeneriert jedes Stück die fehlenden vorderen Körperteile, im hinteren Teil erfolgt keine Regeneration, sondern es kommen nur allgemeine Prozesse einer primären Regulierung zur Beobachtung.

Dieses Verhalten erscheint um so eigentümlicher, als die Regeneration der hinteren Körperteile a priori leichter erscheint, als diejenige der vorderen Körperabschnitte.

Äußere Erscheinungen bei der Regeneration.

Ich möchte hier das Bild der äußeren Prozesse wiedergeben, welche bei der Regeneration zur Beobachtung gelangen, unter Hinweis auf die vier Grundfälle, wie sie auf dem beigegebenen Schema (Textfig. 1) dargestellt sind.

Im ersten Falle (*a*) ist der Rüssel mit dem Kragen vorhanden — es erfolgt keine Regeneration. Im zweiten Falle (*b*) ist ein Abschnitt vorhanden, welcher aus dem Kiemengebiet und dem Genitalteil besteht, im dritten (*c*) das Rumpfgebiet mit den Lebersäcken und schließlich im vierten Fall (*d*) das Schwanzende. Wie das Schema dartut, erfolgt in keinem Stumpf die Regeneration des Hinterendes. Sämtliche Stümpfe regenerieren im Gegenteil die vorderen Körperteile — den Rüssel und den Kragen, wobei zunächst der Rüssel und darauf erst der Kragen differenziert werden. Es entsteht somit bei der Regeneration das erste Segment vor dem zweiten; dasselbe Verhalten weist auch die Ontogenie auf.

Bei Durchsicht einer Reihe von Zeichnungen, welche die äußeren und inneren Regenerationsprozesse demonstrieren, finden wir stets einen bereits vollkommen ausgebildeten Rüssel zur Zeit der beginnenden Differenzierung des Kragens. Fig. 1, 2, 5, Taf. XIII; Fig. 15, 17, Taf. XIV; Fig. 29, 30, 32, 33, 34, Taf. XVI gibt eine klare Vorstellung von dem Verlauf des Prozesses. Der vordere Teil des Stumpfes von *Ptychodera*, welcher im Niveau der Kiemenspalten amputiert war, hat nur den

Rüssel regeneriert. Von einem Kragen fehlt noch jegliche Spur, während der Rüssel bereits vollkommen differenziert ist. Dasselbe ist auch auf vielen andern Zeichnungen zu erkennen.

Sämtliche weiter oben angeführte Zeichnungen und Schemata sind dermaßen instruktiv, daß eine detaillierte Beschreibung derselben, meiner Ansicht nach, nicht erforderlich ist. Die Veränderungen der äußeren Form des Regenerates sind jedem ohne weiteres verständlich.

Die Organogenese bei der Regeneration von *Ptychodera*.

Die Regeneration der einzelnen Organe stellt bei den Enteropneusta einen äußerst komplizierten Prozeß dar. Es ist unmöglich, ein bestimmtes Schema der Regeneration eines jeden Organs aufzustellen. Es darf nicht vergessen werden, daß die Bedingungen, unter welchen die Regenerationsprozesse vor sich gehen, in hohem Grade verschiedene sind, infolgedessen auch die Verlaufsrichtung und die Art der Regeneration in demselben Maße verschieden ist.

Die Aufgabe des Forschers besteht in der Aufstellung von Haupttypen der Regeneration eines jeden Organs.

Ich habe hier den Bildungsprozeß eines jeden Organs bei der Regeneration so dargestellt, wie er sich mir auf Grund des Studiums einiger Hunderte von Präparaten, welche ich von *Ptychodera* in den verschiedensten Regenerationsstadien angefertigt hatte, darstellte.

Eine Abweichung in verschiedener Richtung von den weiter unten angegebenen allgemeinen Regenerationsverfahren ist nicht selten: im Detail, in Einzelheiten variiert der Prozeß unbegrenzt. Sämtliche derartige Abweichungen von der Norm haben keine besondere Bedeutung — prinzipiell können die verschiedensten Richtungen auf einige Typen zurückgeführt werden.

Cölom. Ich habe viel Zeit und Mühe darauf verwandt, den Regenerationsmodus des Cöloms unter verschiedenen Bedingungen, d. h. nach verschiedenartiger Amputation möglichst genau zu studieren.

Im Gegensatz zu einigen Würmern (z. B. Polychaeten), bei welchen, nach den Untersuchungen einer Reihe von Forschern, bei der Regeneration das Cölom sich aus Ectodermelementen neu bildet, wird bei *Ptychodera* bei der Regeneration das Cölom nie von neuem angelegt, sondern bildet sich stets durch Auswachsen des Cöloms der vorhandenen Körperteile. Weder das Ectoderm, noch das Entoderm beteiligen sich jemals an dem Regenerationsprozeß der Cölomelemente. Es ist als eine Regel ohne Ausnahme aufzufassen, daß das neue Cölom bei der Regeneration der Enteropneusta stets ein Derivat des alten darstellt.

Zunächst sollen zwei Fälle in Betracht gezogen werden: 1) Regeneration des Cöloms, sowohl des Kragens als des Rüssels; das Tier war in diesem Falle irgendwo im Rumpfteile amputiert, d. h. unterhalb des Kragens, z. B. im Gebiet der Kiemenspalten, der Gonaden usw. 2) Regeneration des Cöloms im neugebildeten Rüssel, wobei die Amputation irgendwo im Niveau des mittleren Abschnitts des Kragens ausgeführt worden ist.

Erster Fall. Bei dem ersten Amputationsmodus enthält der Körperabschnitt, welcher den Rüssel und den Kragen regenerieren muß, bloß Reste des Rumpfcöloms.

Es können hier zwei selbständige Typen der Differenzierung des Cöloms unterschieden werden:

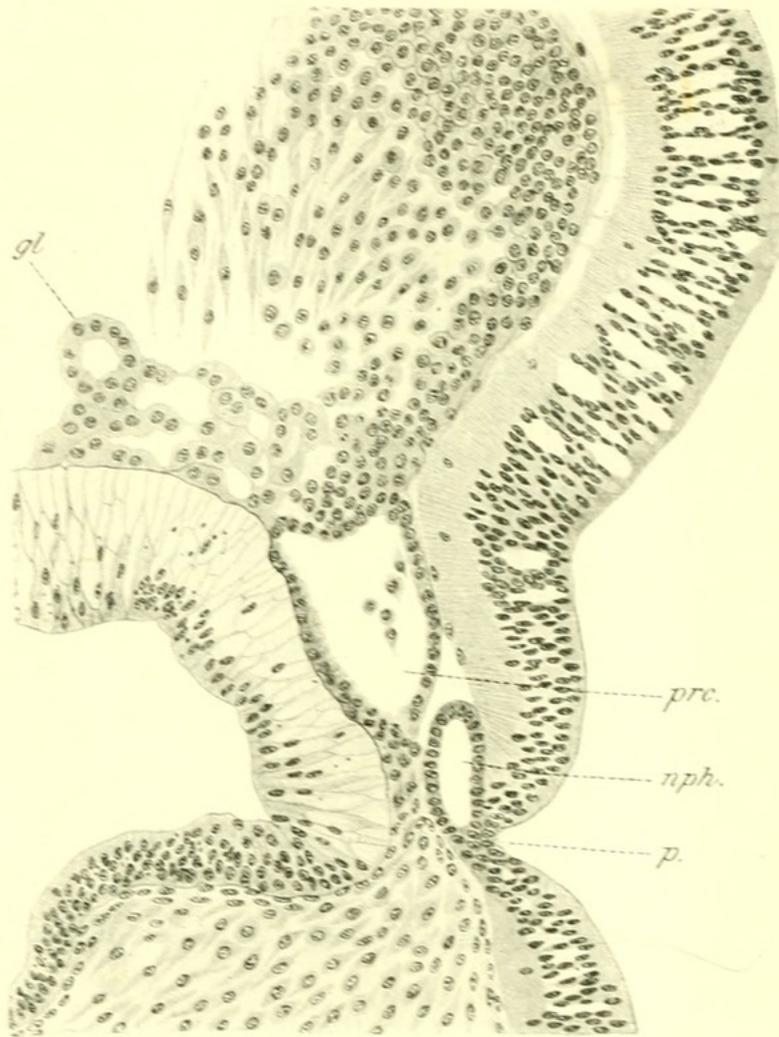
a. Nach der Bildung eines kleinen ectodermalen Hütchens, d. h. der Rüsselanlage, wachsen zwischen dem Ectoderm und Entoderm, rechts und links der Medianlinie, d. h. von der linken und rechten Hälfte der alten Cölomhöhle aus, zwei Cölomabschnitte, in Gestalt von vollkommen gesonderten Gebilden mit eignen Wandungen (Fig. 19, Taf. XV, Fig. 17, Taf. XIV).

b. In den Hohlraum der Knospe zwischen Ectoderm und dem blinden Ende des Darmes wandern Cölenchymelemente des alten Cöloms in Gestalt von ungeordneten Zellmassen.

Beide Prozesse ergeben übrigens dasselbe Resultat: der Hohlraum der Knospe, d. h. der Hohlraum zwischen Ecto- und Entoderm, wird vom Cölenchym angefüllt, welches sich histologisch durchaus nicht vom Cölenchym der alten Körperabschnitte des Tieres unterscheidet. Im Hohlraum des neugebildeten Rüssels wird somit in den frühesten Stadien vollkommen differenziertes Bindegewebe mit Muskelfasern usw. angetroffen.

Bei dem weiteren Verlauf der Regeneration beginnt ein merkwürdiger, rätselhafter Prozeß einer Umdifferenzierung des alten Cölenchym, welches den jungen Rüssel anfüllt. Die in den Hohlraum der Knospe gelangten Muskel- und Bindegewebsfasern zerfallen und werden von den freien Cölenchymelementen, welche zeitweise die Rolle von Phagocyten übernehmen, aufgezehrt. Diese Zellen schwellen an, wandeln sich in große Kugeln um, in welchen in diesen Stadien Muskelstückchen, eine große Zahl kleiner und großer Körnchen und stark lichtbrechende Vacuolen beobachtet werden, die ich für Verdauungsprodukte der aufgezehrten Zellteile halte. In einigen Stadien der Regeneration der Cölomhöhle des Rüssels stellt dieselbe eine kompakte Masse derartiger ungemein großer Zellen dar (Fig. 21, Taf. XV). Die aufgenommenen

Muskelfragmente verschwinden bald, dieselben sind in dem Plasma der erwähnten Zellen bereits nicht sichtbar. Die Zellen selbst nehmen zu dieser Zeit vollkommen den Charakter embryonaler Zellen an; sie erscheinen jetzt als undifferenzierte runde Körper mit einem Kern und beginnen sich an der Peripherie des Rüsselhohlraumes anzuordnen, wobei sie die innere Oberfläche des Ectoderms in gleichmäßiger Schicht



Textfig. 2.

auskleiden. Dieser Prozeß ist auf Fig. 2, Taf. XIII sichtbar. Im Innern des Hohlraumes bleiben noch lange Anhäufungen undifferenzierter Cölenchymelemente erhalten. Hier und da, jedoch sehr selten, sind in den Kernen dieser Zellen caryokinetische Figuren zu erkennen. Fast sofort nachdem der Prozeß der Rückkehr der Cölenchymelemente, welche in die regenerierte Knospe eingewandert waren, vollendet ist, beginnt der Differenzierungsprozeß dieser neuen Cölolemente (Textfig. 2). Die runden Zellen nehmen Spindelform an, ihre Fortsätze ziehen sich in die Länge, es entstehen neue Fortsätze. Im

Cöloin des neuen Rüssels sind nun zweierlei Elemente vorhanden. Ein Teil derselben sammelt sich an der Peripherie an und bildet eine Auskleidung der Cöloinhöhle, der andre verbleibt im Innern der Höhle. Die Fortsätze dieser letzteren Zellen strecken sich in die Länge, wandeln sich in lange Fasern um; die Zellen selbst bilden schließlich die Komplexe der für den Rüssel der Enteropneusta charakteristischen Muskel, welche die Rüsselhöhle vom Gipfel bis zur Basis durchziehen. Auf gewissen Regenerationsstadien hat das neugebildete Rüsselcöloin somit die Gestalt einer geschlossenen Blase mit einem vortrefflich ausgebildeten Hohlraum, in welchem isolierte Muskelemente schwimmen (Fig. 15, 23). Einen gleichen Charakter weist auch das Rüsselcöloin bei der Embryonalentwicklung der Enteropneusta auf.

Bei erwachsenen Enteropneusta ist die Cöloinhöhle fast immer (eine Ausnahme stellt *Protobalanus koehleri* Mesnil u. Caullery und *Harri- mania maculata* Ritter dar) von Bindegewebe erfüllt.

Bei der Regeneration behält das Rüsselcöloin (und dasjenige des Kragens) sehr lange seinen embryonalen Charakter. Fast auf allen Stadien ist die Höhle in dem neugebildeten Cöloin äußerst deutlich ausgebildet (Textfig. 4 12). Auf einigen Figuren ist sie freilich vollkommen vom Cölenchym angefüllt, man darf jedoch nicht vergessen, daß bei der Regeneration, wie oben beschrieben, das Rüsselcöloin in den ersten und letzten Stadien der Evolution vom Cölenchym erfüllt ist, im ersteren Fall handelt es sich jedoch um das alte Cölenchym, welches sich bereits zur Zeit der Embryonalentwicklung des betreffenden Tieres differenziert hat, im zweiten um neues Cölenchym, welches sich durch Um-differenzierung der Elemente des alten Cölenchyms gebildet hat.

Im gegebenen Falle bildet das alte Cölenchym, welches in die Knospe eingewandert ist, zunächst das Rüsselcöloin. Ist dieses bereits differenziert, so bildet die mehr unten gelegene Cölenchymmasse die beiden Cöloine des Kragens.

Das Kragencöloin wird häufig auf dem Wege einer selbständigen Abschnürung eines entsprechenden Bläschens von jedem Rumpfcöloin (Fig. 13—15, Taf. XIV) gebildet. Der gleiche Prozeß geht, wie oben dargelegt, auch bei der Bildung des Rüsselcöloins vor sich. Die beiden Abschnitte des Rumpfcöloins, welche, wie es Fig. 19, Taf. XV zeigt, beiderseits in die Knospe im Beginn deren Bildung einwachsen, stellen im wesentlichen die allgemeine Anlage des künftigen Cöloins des Rüssels und des Kragens dar ($coel_1 + coel_2$). Die distalen Enden dieser Abschnitte ergeben, indem sie sich abschnüren und in ein Gebilde zusammenfließen, das unpaare Rüsselcöloin, worauf der nachgebliebene

Teil, welcher nicht in das Rüsselcölom aufgegangen ist, das Material für die Bildung des Kragencöloms abgibt. Jeder Abschnitt ergibt im Resultat die entsprechende Hälfte des Kragencöloms.

Zweiter Fall. Bildung des Rüsselcöloms nach Amputation des Tieres in der Mitte des Kragens. Im ersten beschriebenen Falle konnte das Cölom des regenerierten Rüssels nur aus den Elementen des Rumpfcöloms gebildet werden, da nur ein solches im Stumpf im Gebiete der Regenerationsprozesse vorhanden war.

Es soll nun der Fall einer Regeneration des Rüsselcöloms berücksichtigt werden, wenn in dem der Amputationsstelle benachbarten Gebiet außer dem Kragencölom noch zwei Abschnitte des Rumpfcöloms in Gestalt der Abschnitte der perihämalen Hohlräume vorhanden sind. Die genaue Untersuchung dieses Falles ergab, daß am Bildungsprozeß des neuen Cöloms des regenerierten Rüssels nicht nur die perihämalen Hohlräume, wie ich ursprünglich annahm¹, sondern auch das Kragencölom teilnehmen. Wie in dem ersten Fall, so wird auch hier der Hohlraum der Regenerationsknospe vom Cölenchym angefüllt (Fig. 18, Taf. XV). Dieses Cölenchym wächst in die Knospe sofort nach Schluß der Wunde ein.

Fig. 23, Taf. XV stellt eins der frühesten Stadien der Regeneration des Rüsselcöloms von *Ptychodera* unter den angegebenen Amputationsbedingungen dar. Die neugebildete Knospe ist von dem ins Innere derselben eingewachsenen Cölenchym dicht erfüllt. Beim Vergleich einer Reihe aufeinander folgender Schnitte derselben Serie erweist es sich, daß dieses Cölenchym in Gestalt zweier gesonderter Komplexe einwächst. Auf Fig. 23, Taf. XV ist ersichtlich, daß in den künftigen Rüssel ein Teil des perihämalen Kanals (*ph*) einwächst. Das Studium einer Reihe von aufeinander folgenden Schnitten derselben Serie ergibt, daß auch das Cölenchym des Kragencöloms an dem Prozeß der Anfüllung der Rüsselhöhle beteiligt ist (Fig. 24, Taf. XV). Beide Cölenchymanlagen verschmelzen darauf in der Rüsselhöhle zu einer Masse, in welcher Bindegewebsfasern, Muskelstücke aus den alten perihämalen Hohlräumen in verschiedenen Stadien der Zerstörung, eine Menge freier Zellen, sowie die eigenartigen Gebilde, welche MESNIL und CAULLERY den Haplosporidien zuzählen.

Die weitere Differenzierung des Cöloms des regenerierten Rüssels erfolgt auf demselben Wege wie in dem vorigen Falle. Es geht ein Prozeß einer Umdifferenzierung der Elemente des alten Cölenchym,

¹ C. DAWYDOFF, Zool. Anzeiger Bd. XXV, S. 553.

welches den Hohlraum der Regenerationsknospe erfüllt, vor sich. Die undifferenzierten Zellen, welche einen embryonalen Charakter angenommen haben, ordnen sich an der Peripherie des gebildeten Bläschens an. Im Cölom entsteht ein deutlicher Hohlraum, in welchem freie spindelförmige Zellen schwimmen. Kurz, das Rüsselcölom nimmt einen embryonalen Charakter an (Fig. 6, 7, 8, Taf. XIII; Fig. 12, Taf. XIV).

Es wäre noch zu bemerken, daß bisweilen noch vor dem Einwachsen der Regenerationsknospe des Cölenchym die Elemente desselben bereits beginnen, sich umzudifferenzieren. Einige Zeit nach der Amputation, während des Prozesses der Wundheilung, ist an den distalen Enden der perihämalen Kanäle, d. h. im Gebiet der Wunde, ein Verjüngungsprozeß der Zellen zu erkennen, welcher darin besteht, daß im Gebiet der Amputation Elemente sich anhäufen, die einen embryonalen Charakter aufweisen. Während in den weiter unten gelegenen Teilen der perihämalen Kanäle die letzteren aus einer großen Zahl von Muskel-elementen bestehen, häufen sich an den distalen Enden derselben rundliche Zellen mit großen Kernen an, in denen das Chromatinnetz gut ausgebildet ist. Diese Zellen weisen deutliche Konturen auf; die Schicht derselben ist scharf begrenzt von den weiter unten gelegenen Elementen.

Bisweilen vermischt sich das Cölenchym der perihämalen Hohlräume, welches zusammen mit den Cölenchymelementen des Kragencöloms in die Rüsselanlage eingewachsen ist, nicht vollkommen mit dem Kragencölenchym, sondern differenziert sich selbständig. Das distale Ende des einwachsenden Komplexes cölenchymatöser Elemente der perihämalen Hohlräume zieht sich längs der entodermalen Wand hin, d. h. biegt um das distale Ende der Notochorda herum, wächst in den Raum, der sich zwischen der Wand der Notochorda und dem Ectoderm gebildet hat, vor und gibt hier der Skeletplatte den Ursprung. Dieser Prozeß ist aus Fig. 23 u. 24, Taf. XV ersichtlich. Diese Figuren stellen zwei nahe beieinander gelegene Schnitte durch den vorderen Teil einer in Regeneration begriffenen *Ptychodera* vor. Auf diesen Schnitten ist die Teilnahme des Cölenchym an der Bildung des Rüsselskelettes deutlich zu erkennen; es ist hierbei jedoch unmöglich die Frage von der ausschließlichen Teilnahme des Cölenchym der perihämalen Hohlräume an diesem Prozesse zu entscheiden. Diese Frage wird durch das auf Fig. 12, Taf. XIV dargestellte Präparat vollkommen klargelegt. In dem gegebenen Falle, d. h. bei einer Amputation im Gebiete des Kragens, läuft der Regenerationsmodus des abgeschnittenen Abschnittes des Kragencöloms natürlich auf ein einfaches Auswachsen des Cölenchym des

nachgebliebenen Kragenteiles mit der peritonealen Auskleidung in die entsprechende ectodermale Anlage hinaus (Fig. 6, 7, Taf. XIII).

Basalmembran. Es erübrigt noch, mit einigen Worten auf die Basalmembran oder Grenzmembran, welche stets die Cöломgebilde der Enteropneusta begleitet, einzugehen. Bei erwachsenen Formen stellt dieselbe ein strukturloses Gebilde dar, welches nach SPENDEL (93, S. 450—452) sich teilweise auf Kosten der Epidermis, teilweise auf Kosten der Muskelschicht bildet. Bei der Regeneration wird sie in den frühesten Stadien beobachtet, wobei sie äußerst scharf hervortritt. Ich möchte hier die Aufmerksamkeit darauf richten, daß diese Basalmembran hier kein strukturloses Gebilde darstellt, denn in ihr sind deutlich Kerne zu erkennen. Fig. 16, Taf. XIV; Textfig. 5; 2a; 2b beweisen in überzeugender Weise die zellige Struktur der Basalmembran. Für mich ist es zweifellos, daß die Basalmembran nichts mit den äußeren Hautdecken gemein hat. Bei der Regeneration wächst sie entweder aus den Resten der alten Basalmembran aus, oder aber sie entsteht aus besonderen Mesodermzellen, die augenscheinlich mit dem Cölenchym nicht in Zusammenhang stehen. Ich sehe diese Membran als eine besondere Form des Mesenchyms an, die der sog. Mesenchymmembraan der *Echiurus*-Larven (SALENSKY, 76 und 05, S. 64—67) homolog ist. Es sei hier bemerkt, daß sogar bei vollkommen normalen Tieren (*Ptychodera minuta*) in gewissen Fällen die zellige Struktur der Basalmembran beobachtet wird; dieselbe erscheint hier als eine dünne, das Rüsselcöлом auskleidende Membran, welche aus Plattenepithel mit seltenen Kernen besteht.

Das Rüsselskelet. Die Skeletplatte, welche den Rüssel stützt, stellt morphologisch nach der Ansicht einer Reihe von Autoren (SPENDEL, SCHIMKEWITSCH, CAULLERY und MESNIL u. a.) nur eine lokale Verdickung der Basalmembran dar.

Bei der Bildung des Rüsselskelettes während der Regeneration ist dasselbe stets eng verbunden: 1) mit der Basalmembran und 2) mit dem Cölenchym.

Der Zusammenhang der Basalmembran mit dem Rüsselskelet im Anfange seiner Differenzierung ist auf der Fig. 16, Taf. XIV deutlich sichtbar; dieselbe stellt einen Teil eines Sagittalschnittes durch den Rüssel im Beginn der Anlage der Skeletplatte dar. — In diesem Stadium erscheint somit das Skelet als eine Falte der Basalmembran (mit deutlich zelliger Struktur). An der erwähnten Stelle weist die Membran eine beginnende Difformität auf. Um deren Kerne wird eine spezifische, in Hämatoxylin stark färbbare, chitinartige, strukturlose Substanz, welche deutlich im unteren Teil des Schnittes sichtbar ist, abgeschieden.

Auf dieser Figur ist noch ein anderer, mit der Skelettbildung in Zusammenhang stehender Prozeß sichtbar, und zwar die Einwanderung cölenchymatöser Zellen in die Falte der Basalmembran. Diese Zellen nehmen desgleichen teil an der Bildung des Skelettes (Fig. 28, Taf. XVI). Die Beteiligung des Cölenchyms an der Bildung des Rüsselskelettes tritt besonders deutlich auf den Fig. 6, 7, Taf. XIII; Fig. 12, Taf. XIV hervor. Auf Fig. 12 ist z. B. deutlich der Wanderungsprozeß des Cölenchyms aus dem Hohlraum des perihämalen Kanals in den Spalt zwischen Notochorda und Rüsselectoderm zwecks Bildung des Skelettes sichtbar. An der Bildung der Skeletplatte des Rüssels nimmt somit sowohl die Basalmembran als auch das Cölenchym teil. Bisweilen ist die Basalmembran nicht sichtbar, und das Skelet entsteht ausschließlich durch Verknorpelung der Cölenchymzellen (Fig. 33, Taf. XVI). Jedenfalls stellt das Rüsselskelet im Beginn seiner Bildung stets eine zellige Masse dar; dasselbe ist kein Ausscheidungs- oder, wie häufig angegeben wird, Ausschwitzungsprodukt des Ectoderms oder der Notochorda. Mit der Notochorda, sowie mit dem Ectoderm ist das Skelet auf keinem Entwicklungsstadium verbunden. Für mich ist es unzweifelhaft, daß die Zellelemente, welche z. B. von SPENGLER (93) und MARION (86) im Rüsselskelet von *Gl. talaboti* und nicht selten auch bei *Ptychodera minuta* Kow. beobachtet werden, Reste cölenchymatöser Zellen darstellen.

Die von vielen Autoren ausgesprochene Ansicht von der ectodermalen Natur dieser Elemente, eine Ansicht, welche sogar in Lehrbücher aufgenommen worden ist (DELAGE und HÉROUARD)¹, muß somit aufgegeben werden.

Perihämale Hohlräume. Meine Beobachtungen über die Regeneration der perihämalen Hohlräume sprechen in überzeugendster Weise für die Bildung derselben durch Einwachsen in den Kragen zweier Abschnitte des Rumpfcöloms. Letztere haben das Aussehen zweier blinder Säcke und entbehren anfangs in ihren Hohlräumen fast jeglicher Zellelemente, wie es ausgezeichnet die Querschnitte auf Fig. 9, 10, Taf. XIV wiedergeben.

In den Textfig. 14 und Fig. 14, Taf. XIV, welche Sagittalschnitte durch den vorderen Teil einer in Regeneration begriffenen *Ptychodera minuta* darstellen, ist der Bildungsprozeß der perihämalen Kanäle klar sichtbar. Auf diesen Schnitten ist zu erkennen, daß in den Kragen, unter Vorstülpung von dessen Cölomwand, auf der dorsalen Seite ein

¹ Die beschriebenen Zellen halten die Autoren für »les cellules qui détachées des couches épidermiques limitrophes ont été englobées à l'intérieur de la substance ankyste du squelette«.

blinder Sack einwächst — ein Auswuchs des Rumpfcöloms. Der Hohlraum dieses Sackes, welcher einen im Schnitt getroffenen perihämalen Kanal darstellt, ist deutlich ausgebildet.

Fig. 26, Taf. XVI und Textfig. 16 stellen beide Perihämalkanäle des in Regeneration begriffenen Kragens auf einer späteren Entwicklungsstufe dar. Zwischen ihnen ist das dorsale Blutgefäß sichtbar, während in dem Hohlraum der Perihämalkanäle eine Zellmasse gelegen ist. Auf diesem Stadium beginnt bereits in diesen Organen eine Differenzierung von Muskelfasern.

Ich will hier noch auf eine Tatsache hinweisen. In einer Schnittserie gelang es mir, eine vollkommen andersartige Entstehungsweise der Perihämälräume zu beobachten, und zwar durch Abschnürung eines jeden Sackes von der entsprechenden Hälfte des Kragencöloms auf dessen dorsaler Seite. Diese Beobachtung steht vollkommen vereinzelt da, und ich möchte auf derselben nicht bestehen, da die Deutung des Präparates leicht eine irrtümliche sein kann. Ich möchte jedoch die Aufmerksamkeit der späteren Nachuntersucher auf diese Tatsache lenken, da einen analogen Fall BATESON, der die embryonale Entwicklung von *Balanoglossus Kowalewskii* Ag. studierte, beschrieben hat.

Glomerulus. Dieses Organ wird bei der Regeneration des Rüssels in frühen Stadien gebildet; es entsteht fast gleichzeitig mit dem Pericardium.

Der Beginn der Bildung des Glomerulus wird dadurch charakterisiert, daß in dem Abschnitt des Peritoneums, welches von oben und von den Seiten die Notochorda bedeckt (d. h. somit im Gebiet des visceralen Blattes der Cölomblase), eine Reihe von Falten entstehen. Zwischen diesen Falten und der Wand der Notochorda und des Pericardiums circulierte Blutflüssigkeit (Fig. 13, 14, Taf. XIV). Dieser Umstand erweckte in mir die natürliche Annahme, daß gerade der Druck des Blutes auf die Peritonealhülle den Prozeß einer Bildung der erwähnten Falten und Ausstülpungen bewirkt. Es ist nicht zu leugnen, daß der Druck des Blutstromes eine gewisse Rolle bei diesem Prozesse spielt, es ist jedoch zweifellos, daß diese Einwirkung nicht die erste Stelle einnimmt. Gewisse Befunde weisen in überzeugendster Weise darauf hin, daß die Bildung von blinden Ausstülpungen und Falten in der Peritonealwand ohne Einwirkung der erwähnten mechanischen Reize erfolgt.

Zunächst muß hervorgehoben werden, daß nicht selten die Bildung des Glomerulus ihren Anfang nimmt und beinahe ihr Ende erreicht lange vor der Zeit, wenn in dem regenerierten Rüssel eine gesonderte Herzlacune in die Erscheinung tritt. In diesen Stadien circuliert das Blut

im Rüssel überall zwischen den Organen; die Falten des zukünftigen Glomerulus erscheinen jedoch genau an der Stelle, wo sie vorhanden sein müssen. Dieser Bildungsprozeß kann natürlich durch keine Druckwirkung erklärt werden.

Parallel mit der Bildung blinder Ausstülpungen des Peritoneums geht auch ihre histologische Differenzierung vor sich, infolge deren das Cölomepithel im Gebiete des Glomerulus einen durchaus andern Charakter aufweist als in den benachbarten Peritoneumabschnitten.

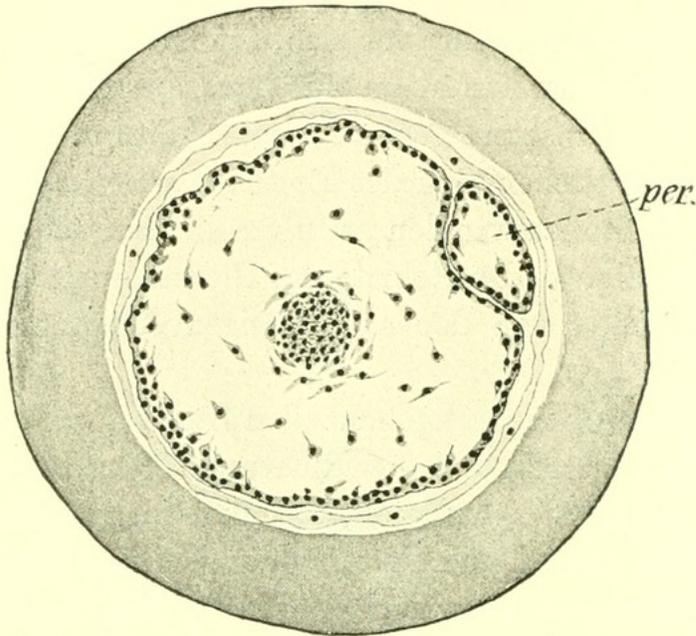
Den Unterschied im histologischen Bau des Epithels, welches den Glomerulus bildet, und dem Peritoneum in den undifferenzierten Cölomabschnitten zeigt deutlich Textfig. 6. Im Gebiete der Glomerulusfalten finden wir große kubische Zellen von deutlich drüsigem Charakter, nebenbei Plattenepithel.

Häufig ist das Peritoneum an der entsprechenden Stelle noch vor der Bildung des Glomerulus in der angegebenen Richtung differenziert. Es kommen Fälle vor, daß der Glomerulus in einer vollkommen andern Weise gebildet wird, und zwar nicht durch Faltenbildung in der Wand des Peritonealepithels, welches von oben und seitwärts das Cardio-pericard und die Notochorda bedeckt, sondern durch eine eigenartige Anordnung der ursprünglich isolierten Cölenchymelemente. Es kommen Fälle vor von Auftreten des Glomerulus zu einer Zeit, wenn das Cölomepithel noch keine eigentliche Peritonealwand besitzt. Das ganze Cölom ist von embryonalen Mesodermzellen erfüllt (Cölenchym) — ein Teil dieser Zellen zieht sich spindelförmig in die Länge und bildet Muskeln, ein anderer, der dem Entoderm anliegt (Gebiet der Notochorda), ordnet sich in Reihen an und bildet den Glomerulus. Dieser Prozeß kann auf späteren Entwicklungsstadien noch auf den Fig. 15, Taf. XIV; Textfig. 2 (*gl*) erkannt werden.

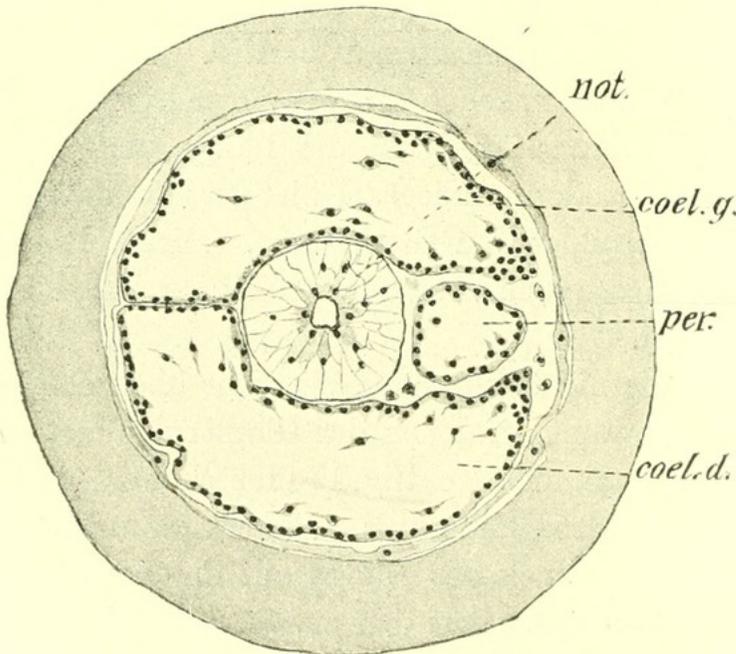
Zum Schluß seien noch die nicht seltenen Fälle einer übermäßigen Entwicklung dieses Organs erwähnt, in denen der Glomerulus fast die Hälfte des Rüsselhohlraumes einnimmt. Textfig. 17 illustriert einen derartigen Fall einer Hypertrophie des Glomerulus. Ich erkläre mir diese Fälle durch einen übermäßigen Druck des Blutes auf die Peritonealmembran im Gebiet des Glomerulus. Auf den erwähnten Präparaten fällt in der Tat die Ausdehnung der Glomeruluswand auf.

Cardiopericard. Der Prozeß der Differenzierung des Cardio-pericards ist bereits früher von mir ausführlich beschrieben worden (DAWYDOFF, 07, a). Indem ich den Leser auf die zitierte Mitteilung verweise, möchte ich hier nur einige Tatsachen beschreiben, welche in dieselbe nicht aufgenommen worden sind.

Der typische Regenerationsmodus des Cardiopericards besteht darin, daß auf der dorsalen Seite des Rüsselcöloms (Fig. 25, Taf. XV) sich von seiner Wand ein kleines Bläschen abschnürt durch Evagination des Peritoneums (oder besser durch Bildung einer sackförmigen Falte).



Textfig. 2 a.



Textfig. 2 b.

Der Verlauf dieses Prozesses ist ausführlich in der angeführten Mitteilung beschrieben, die betreffenden Zeichnungen sind hier nochmals wiedergegeben (Textfigur 2 a und 2 b).

Der Bildungsprozeß der ersten Anlage des Cardiopericards geht nicht immer in der Weise vor sich, wie er in meiner zitierten Mitteilung beschrieben ist. Bisweilen wird er dahin abgeändert,

daß das cardiopericardiale Bläschen nicht durch eine Evagination der Cölomwand, sondern durch eine Proliferation ihrer Zellen in einem bestimmten Gebiet der dorsalen Oberfläche der Wand der Cölomhöhle entsteht. In diesem Falle ist die Anlage des Pericardialbläschens zunächst ein kompaktes Gebilde, welches das Aussehen eines Zellhaufens hat,

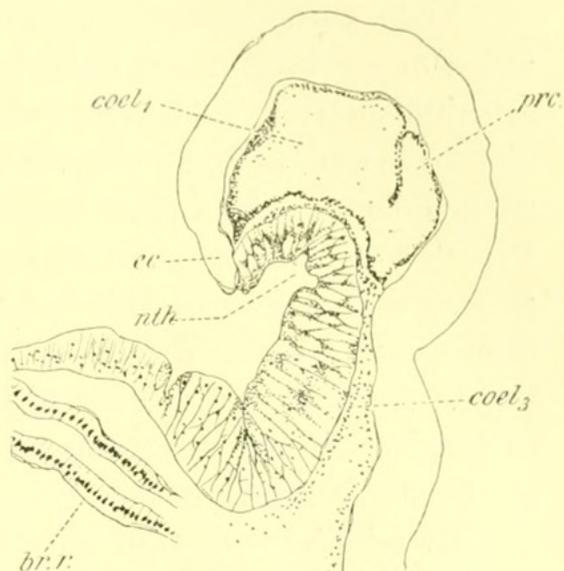
in dem später ein Hohlraum auftritt (Textfig. 3).

Der letzte Bildungsmodus der Cardiopericardialanlage ist natürlich nur eine Modifikation der ersteren — ein prinzipieller Unterschied ist zwischen beiden nicht vorhanden.

Es ist noch zu vermerken, daß bisweilen das Peritoneum an der Bildung des Pericards aus dem Rüsselcöloin keinen Anteil nimmt. In diesen Fällen entsteht dieses Organ durch Absonderung eines Cölenchym-

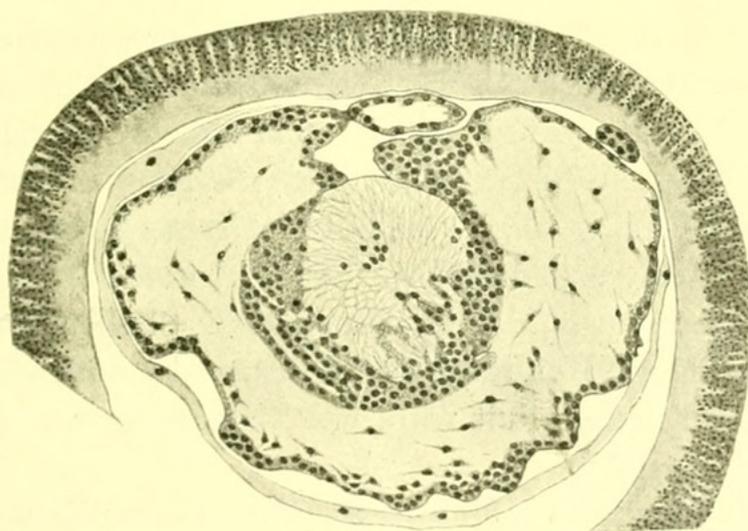


Textfig. 3.



Textfig. 4.

abschnittes auf der dorsalen Seite des Rüssels. Die Cöloinwand platzt gleichsam an der betreffenden Stelle; ihre Ränder biegen sich nach innen um, während die in den hierdurch gebildeten Raum einwandernde Cölenchymmasse sich in Gestalt eines kompakten Haufens — der



Textfig. 5.

Anlage des Cardiopericards — absondert. Nur auf diese Weise können die Präparate gedeutet werden, von denen eines in der Fig. 11, Taf. XIV abgebildet ist.

Interessanter ist der auf Textfig. 4 abgebildete Fall: Hier wird bei der Bildung der Cardiopericardialblase das Rüsselcöloin fast in zwei

Hälften, eine ventrale und eine dorsale, geteilt. Letztere stellt, wie ich es in einer Reihe analoger Fälle habe feststellen können, in der Tat die Pericardialanlage dar.

Nicht selten verspätet sich die Bildung der Cardiopericardialblase, wobei dieser Prozeß erst dann beginnt, wenn die erwähnten dorsolateralen Cölomdivertikel bereits differenziert sind. In diesem Falle schnürt sich die erwähnte Blase von der Wand des rechten Divertikels, von der nach links gekehrten Seite desselben ab. Textfig. 5 illustriert diesen Prozeß äußerst klar — auf derselben ist eines der Stadien der Differenzierung des Cardiopericardialsäckchens sichtbar, welches noch im Zusammenhang mit dem rechten Divertikel des Cölomsackes des Rüssels steht. Auch in diesem Falle legt sich das cardiopericardiale Säckchen, nach seiner Abschnürung von dem Divertikel, an die gewöhnliche Stelle im Blastocöl zwischen den beiden Cölomsäcken und der Notochorda.

Es sei hier noch auf eine Modifikation dieses Prozesses, welche bisweilen bei der Regeneration beobachtet wird, hingewiesen: das gewöhnlich geschlossene, vom Cölom abgesonderte Cardiopericardialbläschen kann bisweilen in anormalen Fällen sehr lange Zeit in Verbindung mit der Cölohmöhle bleiben. In Ausnahmefällen kommuniziert das Pericardium mit einem Divertikel der Cölohmöhle sogar in den spätesten Stadien der Differenzierung des Rüssels.

Bereits in den ersten Entwicklungsstadien der Cardiopericardialblase können in ihr freischwimmende Zellen mesenchymatösen Charakters, Cölenchymzellen, beobachtet werden, welche in das Bläschen während dessen Abschnürung vom Cölom gelangt sind. Im Verlauf der weiteren Differenzierung des Organs sondern sich stets von seiner Wand Zellen ab, die in den Hohlraum gelangen. Bisweilen verläuft der Absonderungsprozeß von Cölenchymzellen von der Bläschenwand dermaßen intensiv, daß in den späteren Stadien der Cardiopericardialbildung dessen Hohlraum vollkommen oder wenigstens in hohem Grade vom Cölenchym erfüllt wird, welches eine Art von Bindegewebe bildet.

Die Anfüllung des Hohlraumes des Pericardialbläschens mit cölenchymatösem Gewebe erfolgt auch unter normalen Bedingungen: häufig ist die Pericardialhöhle des Rüssels der Enteropneusta in gleichem Maße von Cölenchym angefüllt wie die Cölohmöhle selber.

In dem kurzen Zeitraum, während welchem der Hohlraum des Rüsselcöloms in Verbindung mit dem Hohlraum des sich von ihm abschnürenden Cardiopericardialbläschens bleibt, gelangen in dieselbe die in den Cölomhohlräumen von *Ptychodera* frei schwimmenden

rätselhaften Zellgebilde, welche KOWALEWSKY (66) als Drüsen, SPENGLER sowie CAULLERY und MESNIL¹ als Parasiten bezeichnet haben.

Außer dem typischen Regenerationsmodus des Cardiopericards durch Abschnürung von der Wand des Rüsselcöloms gibt es noch einen andern Modus einer Regeneration dieses Organs, und zwar eine Abschnürung desselben vom distalen Ende zweier miteinander verschmolzener Perihämälräume; nur diese Deutung kann ich Präparaten geben, von denen eines auf Fig. 8, Taf. XIII; Fig. 14, Taf. XIV abgebildet ist. Aus dieser ist ersichtlich, daß das distale Ende des perihämalen Kanals (beide sind sie oben mit ihren Enden in eine Zellmasse verschmolzen) an der Grenze mit dem Rüsselcölom das Pericardialbläschen bildet, welches als unmittelbare Fortsetzung des perihämalen Hohlraumes dient. Derartige Fälle habe ich mehrfach auch an *Ptychodera* aus Neuguinea beobachtet.

Die Bildung des Pericards, unabhängig vom Rüsselcölom, habe ich überhaupt selten beobachtet und verhielt mich anfangs zu solchen Fällen skeptisch; in einigen Fällen sind die beobachteten Fälle dermaßen klar, daß kein Zweifel darüber aufkommen kann, daß das Pericard bisweilen als ein selbständiges Cölom unter dem Rüsselcölom angelegt wird. Auf der Textfig. 2 ist deutlich die gesonderte Anlage des Rüssel-Kragencöloms und des Pericards sichtbar. Die allgemeine Cölenchymmasse, welche aus dem Rumpfe auswandert, zerfällt in drei Abschnitte — Rüsselcölom, Pericardialbläschen und unten das Cölom des zukünftigen, noch nicht differenzierten Kragens.

Eine Zeitlang war ich sogar geneigt, anzunehmen, daß das Pericard morphologisch den Rest eines getrennten Somiten, welcher zwischen dem Kragen und Rüsselmetamer gelegen war, darstellt (Textfig. 11, 12; Fig. 8, Taf. XIII). Eine analoge Idee hatte auch HARMER (05), welcher den Bildungsprozeß des Pericards bei der Knospung von *Cephalodiscus* untersucht hat und folgendermaßen schreibt: »Some of the later stages might suggest that the pericardium represents an independent somit« (S. 97).

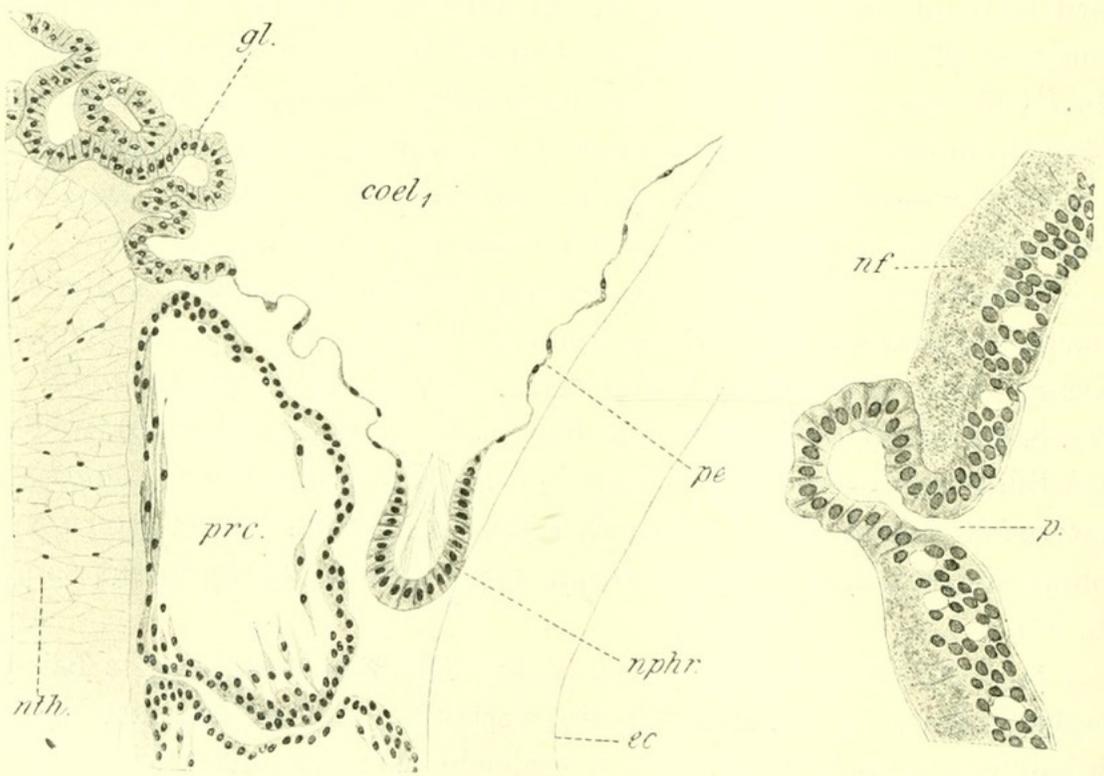
Das Nephridium des Rüssels. Die Regeneration des Rüssel-nephridiums (der sog. Eichelpforte) verläuft auf verschiedenen Wegen, wobei jedoch das Endresultat das gleiche ist: das linke dorsolaterale Divertikel des Rüsselcöloms öffnet sich nach außen vermittels eines speziellen Ectodermkanals.

Im einfachsten allergewöhnlichsten Falle verläuft der Prozeß genau

¹ Nach der Ansicht von CAULLERY und MESNIL stellen diese Zellgebilde Parasiten, die den Haplosporidiae angehören, dar.

nach diesem Schema: in der Richtung zum distalen blinden Ende des erwähnten Cölo-divertikels wird auf der dorsalen Rüsselseite ein Ectodermabschnitt eingestülpt (Textfig. 22). Es ist zu vermerken, daß in dem gegebenen Falle keine besondere Differenzierung im Peritoneum desjenigen Abschnittes des dorsolateralen Divertikels, in welches sich der erwähnte ectodermale Kanal eröffnen wird, beobachtet wird. Das Epithel des letzteren ist fast durchweg einschichtig. Auf gut fixierten Präparaten können im Kanal deutlich Flimmer unterschieden werden. — Bei diesem Bildungsmodus des Nephridiums legt sich somit nur der ectodermale Kanal neu an — das Rüsselcölo spielt bei diesem Prozesse nur eine passive Rolle.

Ich gehe nun zur Beschreibung eines zweiten Regenerationsmodus des Nephridiums über, welcher bedeutend seltener als der oben beschriebene beobachtet wird. Das Nephridium entsteht hier aus zwei deutlich differenzierten Anlagen. Sein innerer Cöloabschnitt hat das Aussehen eines echten Wimpertrichters, welcher infolge einer besonderen Differenzierung des entsprechenden Peritoneumabschnittes des linken Cölo-divertikels entstanden ist (Textfig. 6; Fig. 33, Taf. XVI).



Textfig. 6.

Textfig. 7.

Der Porus, vermittels dessen dieser Trichter nach außen mündet, stellt einen in den Rüssel eingestülpten Ectodermabschnitt dar (Textfig. 7; Fig. 2, Taf. XIII; Fig. 21, 22, Taf. XV). — Die Einzelheiten des

Prozesses sind von mir bereits ausführlich in einer meiner früheren Mitteilungen, welche speziell der Frage über die Differenzierung des Rüsselnephridiums bei der Regeneration der Enteropneusta gewidmet war, beschrieben worden (DAWYDOFF 07, b). Indem ich auf diese Mitteilung verweise, will ich hier nur diejenigen Prozesse berühren, welche bei der weiteren Differenzierung der erwähnten mesodermalen und ectodermalen Anlage vor sich gehen. In der zitierten Mitteilung war der Differenzierungsprozeß des Nephridialtrichters einerseits und der ectodermalen Einstülpung — der Anlage der Eichelpforte — andererseits verfolgt worden. Beide Anlagen sind zunächst voneinander recht weit entfernt.

In der weiteren Entwicklung des Nephridiums werden zwei Fälle beobachtet:

1) Die ectodermale Einstülpung vergrößert sich fast nicht, während der Mesodermtrichter im Gegenteil stark auswächst und an seinem distalen, blinden Ende das Aussehen einer langen Röhre oder eines Kanals annimmt. Beide Gebilde berühren sich schließlich mit ihren blinden Enden und verwachsen. Es wird eine Kommunikation der Cölohmöhle des Rüssels und der Außenwelt hergestellt. Bei diesem Differenzierungsmodus des Nephridiums ist somit fast der ganze Kanal desselben, welcher von cylindrischem Flimmerepithel ausgekleidet ist, von mesodermaler Herkunft. Er stellt einen modifizierten Abschnitt des Peritoneums dar. Nur ein äußerst unbedeutender Teil des Nephridiums — nämlich der Porus selber oder höchstens das Ende des Ausführungsganges — entsteht aus dem Ectoderm.

Dieser ectodermale Teil kann jedoch auch vollkommen fehlen; das Nephridium ist in diesem Falle vollkommen mesodermaler Herkunft. Fig. 20, Taf. XV stellen einen derartigen Fall dar. In dem beschriebenen Falle sondert sich das Cölom in Form eines Sackes ab, welcher sich direkt nach außen, ohne Vermittlung eines ectodermalen Ausführungsganges, öffnet.

2) Der Mesodermtrichter bleibt seiner Größe nach unverändert. Der ectodermale Kanal im Gegenteil wächst stark aus, nimmt die Form eines Sackes an, in welchen sich der Peritonealtrichter eröffnet. Letzterer büßt alsbald seine Sonderstellung gegenüber den übrigen Peritoneumabschnitten ein, infolgedessen schließlich eine typische Eichelpforte resultiert.

Ich werde noch Gelegenheit haben bei Besprechung der Fälle einer atavistischen Regeneration dieses Organs auf die Frage der Regeneration des Rüsselnephridiums zurückzukehren.

Kragennephridium. Meine Beobachtungen hinsichtlich dieser Organe sind nicht vollständig. Gewöhnlich wird angenommen, daß diese Organe in ihrer Entwicklung mit dem Bildungsprozeß der Kiemenpalten verbunden sind. Nach meinen Beobachtungen entwickeln sie sich folgendermaßen: Bevor der erste entodermale Kiemensack sich nach außen eröffnet, stülpt sich der gegenüberliegende Ectodermabschnitt in den Kragen ein, jedoch nicht senkrecht zur Längsachse des Tieres, sondern schräg nach oben, in einem Winkel zur ersten Kiemenpalte. Letztere eröffnet sich somit in den unteren Teil dieser EctodermEinstülpung, während das distale, blinde Ende des ectodermalen Säckchens sich in das Kragencölom öffnet, indem es das Kragennephridium bildet.

Es kann somit nicht behauptet werden, daß das Nephridium sich in die erste Kiemenpalte eröffnet, ebenso wie nicht behauptet werden kann, daß das erste Kiemensäckchen sich in das Nephridium eröffnet. Beide münden eher in ein gemeinsames, ectodermales Atrium. Bisweilen entsteht dieses Atrium gar nicht in den frühen Stadien, und beide Organe, sowohl das Nephridium als der Kiemensack, münden selbständig nach außen, jedoch in unmittelbarer Nähe beieinander. In diesen Fällen ist das Verhalten folgendes: Der Kiemensack mündet nach außen ohne Vermittlung eines Ectodermkanals. In unmittelbarer Nähe der Kiemenöffnung (über derselben) stülpt sich das Ectoderm in den Kragen ein und öffnet sich in dessen Cölom.

Beide Organe — das Kragennephridium und der erste Kiemensack — sind somit selbständige Gebilde. Eine Verbindung derselben stellt sich später ein und ist eine sekundäre Erscheinung.

Darmkanal. Vom histologischen Gesichtspunkt kann der Darm der Enteropneusta in zwei voneinander abgegrenzte Teile unterschieden werden.

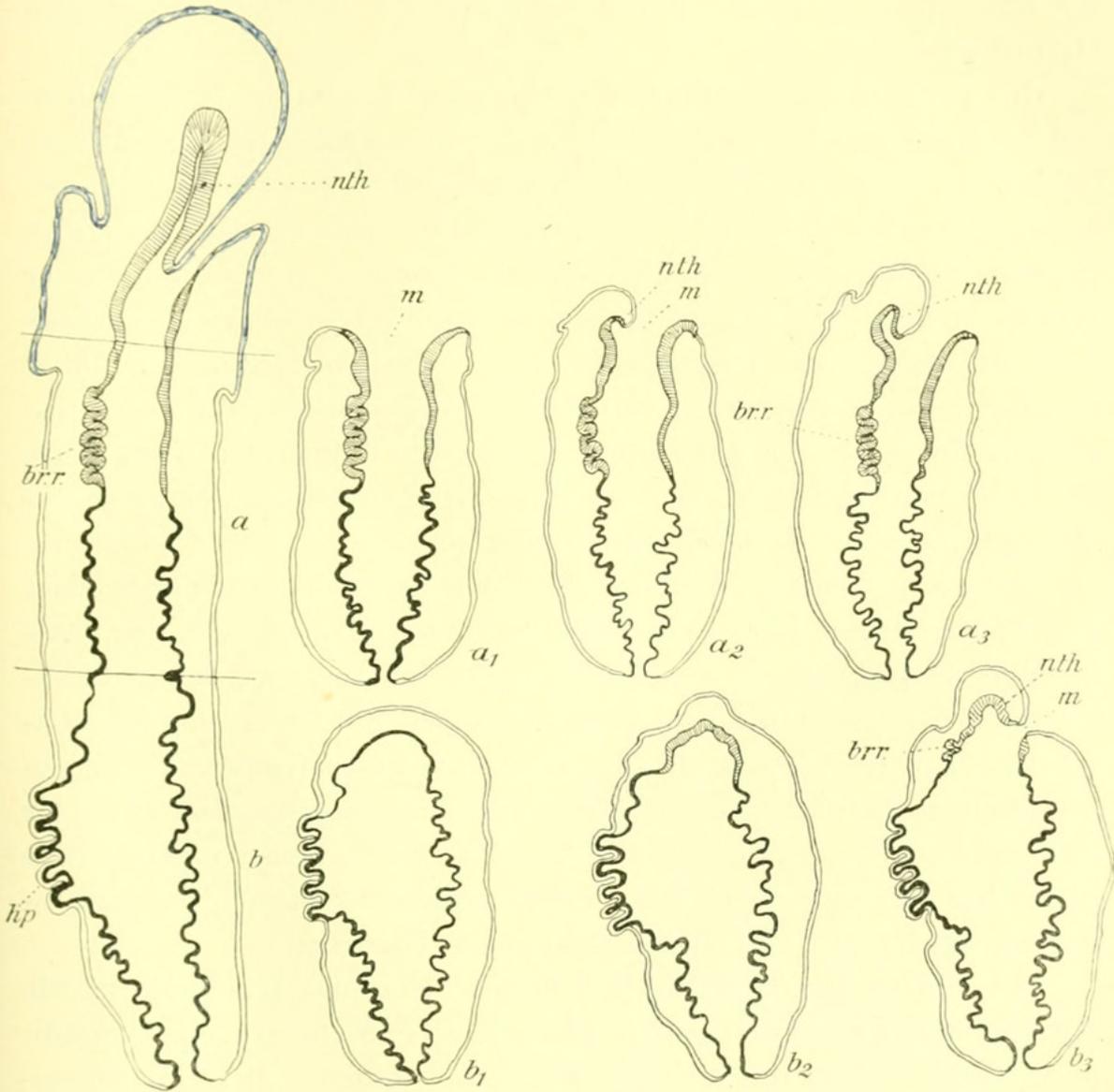
1) Der vordere Teil des Darmes vom Munde bis zum Kiemengebiet. Das Epithel dieses Abschnittes besteht aus hohen Zellen, welche zahlreiche Vacuolen enthalten und arm an Protoplasma sind, und aus Drüsen. Ein derartiges Epithel ist auf Fig. 18, Taf. XV; Fig. 28 (*en*), 26, Taf. XVI; Textfig. 4, 12, 19 abgebildet.

2) Der hintere Darmteil vom Kiemengebiet bis zur Analöffnung. Hier ist das Epithel dünn und besteht aus protoplasmatischen Zellen ohne Vacuolen. Der Charakter dieses Epithels ist aus Fig. 15, Taf. XIV (*en*); Fig. 19, Taf. XV deutlich zu erkennen.

Es sollen hier einzeln die Regeneration im Gebiete des vorderen und des hinteren Darmabschnittes besprochen werden.

Als Beispiel führe ich zwei Fälle an, in dem ersten ist die Amputation im vorderen Darmabschnitt (Textfig. 8, *a*), in dem zweiten irgendwo im hinteren Körperteil des Tieres, wie im Gebiet der Gonaden, d. h. dort, wo der hintere Darmabschnitt vorhanden ist (Textfig. 8, *b*) ausgeführt worden.

Wie aus dem angeführten Schema ersichtlich ist, wird im ersten



Textfig. 8.

Fälle (*a*₁—*a*₃) im Verlaufe des ganzen Regenerationsprozesses gewöhnlich kein Verschuß der abgeschnittenen Ränder des Darmrohres beobachtet; der Darm bleibt offen.

Die Wundverheilung sowie die ersten Regenerationsprozesse bestehen darin, daß das Ectoderm an der Wundperipherie mit dem Entoderm verwächst (Textfig. 8, *a*). Die Öffnung, vermittelt derer der Darm mit der Außenwelt kommuniziert, bildet den Mund (*m*). In diesem

Falle ist der ganze Vorderdarm des regenerierten Tieres mit der Mundöffnung entodermaler Herkunft. Bisweilen jedoch schieben sich sekundär die ectodermalen Hautdecken in den Darm ein und bilden, indem sie das entodermale Epithel abdrängen, eine kleine ectodermale Vertiefung im vorderen Darmabschnitt. Dieser Fall ist jedoch selten. Es kann somit als Regel gelten, daß das Ectoderm bei der Regeneration der Enteropneusta keinen Anteil nimmt an der Bildung des vorderen Darmabschnittes.

Im zweiten der angeführten Fälle (b_1 — b_3) verläuft der Prozeß in anderer Weise, das Resultat ist jedoch dasselbe. Nach der irgendwo im Gebiete der Gonaden oder im Schwanzabschnitt ausgeführten Amputation verlaufen die Wundverheilung und zugleich auch die ersten Regenerationsprozesse in der Weise, daß die Ectodermränder über der Wunde in Form einer Kappe verwachsen, unter derselben verwachsen auch auf dem ganzen Umfange die durchschnittenen Entodermränder (Textfig. 8, b_1). Das ganze Entoderm des Tieres ist jetzt nach dem zweiten der von mir angenommenen Typen aufgebaut. Der ganze Darm ist von niedrigem Epithel ausgekleidet, dessen Zellen protoplasmareich, ohne Vacuolen und Drüsen sind.

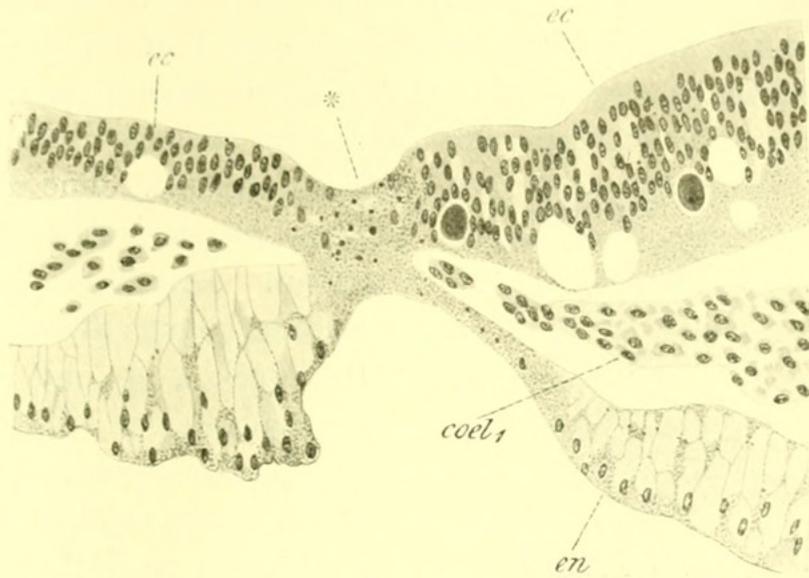
Auf den ferneren Stadien geht ein auffallender Prozeß einer Umdifferenzierung eines Teiles des erwähnten Epithels vor sich. Als Resultat dieses Prozesses erhält der gesamte vordere Darmteil den Charakter eines typischen, vacuolisierten Gewebes, mit hohen protoplasmarmen Elementen; auf Schnitten erscheint dieses Gewebe von grobnetzförmiger Struktur, wie dieselbe für den vorderen Darmteil der Enteropneusta charakteristisch ist. Auf diese Weise entsteht aus einem Epithel, das nach einem Typus gebaut ist, durch Umdifferenzierung ein Epithel von durchaus anderem Charakter.

Aus einem derartigen Epithel besteht jetzt das blinde Darmende (Textfig. 8, b_2), über welchem zu dieser Zeit das Ectoderm eine Ausstülpung — die Anlage des späteren Rüssels — bildet. Der Umdifferenzierungsprozeß des alten Epithels in das neue, welches einen vollkommen andern Charakter aufweist, vollzieht sich aber rasch. Er kann auf den in Fig. 5, Taf. XIII; Fig. 13—15, 17, Taf. XIV; Fig. 19, Taf. XV abgebildeten Schnitten verfolgt werden.

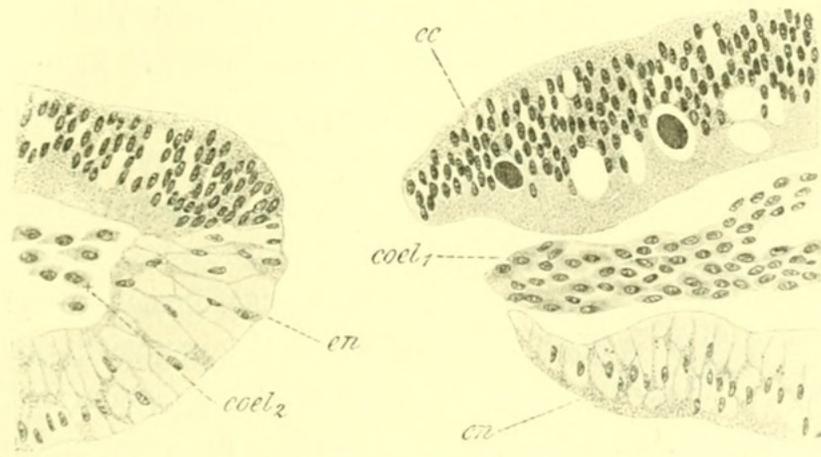
Die weitere Differenzierung der mit dem vorderen Abschnitt des Darmes verbundenen Organe ist in dem Schema (Textfig. 8, b_3) und in den Fig. 1, 5, Taf. XIII; Fig. 13, 14, 15, 17, Taf. XIV; Fig. 19, Taf. XV; Fig. 34, Taf. XVI abgebildet. Auf Kosten dieses blinden Sackes des umdifferenzierten vorderen Darmabschnittes bildet sich die sog.

Notochorda (Darmdivertikel), der Oesophagus mit der Mundöffnung und durch weitere Differenzierung die Kiemensäcke.

Mund. Der Bildungsprozeß des Mundes wird durch einige der weiter unten angeführten Zeichnungen (Textfig. 9) gut illustriert; letztere stellen einen Teil der auf Fig. 34, Taf. XVI und Fig. 5, Taf. XIII bei sehr schwacher Vergrößerung wiedergegebenen Schnitte bei stärkerer



Textfig. 9.



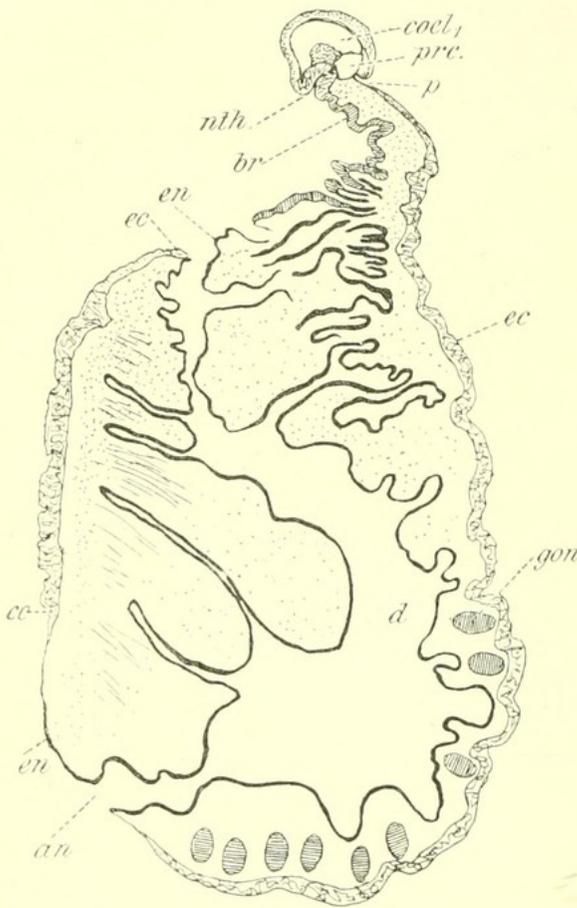
Textfig. 10.

Vergrößerung dar. Auf diesen ist es ersichtlich, daß in dem Gebiet des späteren Mundes (*) das Ectoderm und das Entoderm in enge Berührung gekommen sind, sich entsprechend modifiziert haben und gleichsam verschmolzen sind. An der Stelle der Verschmelzung erfolgt alsdann ein Zerstörungsprozeß der Gewebe (Textfig. 9 *).

In dem folgenden Stadium ist der Mund bereits gebildet, und zwar an der Stelle, wo vorher ein Degenerationsprozeß vor sich ging.

Interessant ist die Tatsache, daß im Resultat eines derartigen Prozesses im Gebiet des Mundes das Ectoderm noch vom Entoderm getrennt ist — eine Verwachsung beider Wandungen ist noch nicht erfolgt (Textfig. 10). Ich will mich nicht auf weitere Einzelheiten einlassen, da die Zeichnungen ausgezeichnet mit großer Klarheit den ganzen Verlauf des Prozesses wiedergeben, so daß eine Beschreibung überflüssig ist.

Hinsichtlich der Regeneration des hinteren Darmes ist zu bemerken, daß, wie das Schema (Textfig. 8) sowie die auf Fig. 17, Taf. XIV und Textfig. 11 wiedergegebenen Schnitte dartun, ein besonderes Proctodäum in den Regenerationsstümpfen von *Ptychodera* nicht gebildet wird. Der



Textfig. 11.

Darm mündet ohne Beteiligung eines ectodermalen Anus nach außen. Bisweilen drängt das Entoderm auch die ectodermalen Hautdecken ab und stülpt sich nach außen vor (Textfig. 11).

Notochorda. Die Regeneration dieses Organs, welches die irrationelle Bezeichnung »Notochorda« erhalten, verläuft in verschiedener Weise in Abhängigkeit von dem Verlauf der ersten Regulierung, d. h. der Wundverheilung und der ersten Regenerationsprozesse.

Der Regenerationsmodus der Notochorda kann auf zwei Typen zurückgeführt werden: nach dem einen Typus wird das Organ in dem Falle regeneriert, wenn der Darm vorn offen erscheint (Textfigur 8, a_1 — a_3), nach dem zweiten, wenn der Darm vorn verwächst (Textfig. 8, b_1 — b_3). In den oben angeführten Schemata ist es leicht, beide Differenzierungsmodi der Notochorda zu verfolgen. In beiden Fällen bildet sich das Organ auf Kosten des Darmepithels. Der Unterschied besteht darin, daß im ersten Falle die Notochorda als eine kleine Einstülpung eines Abschnittes des Entodermepithels in den neugebildeten Rüssel auf der dorsalen Seite des Darmes entsteht, im zweiten Falle wandelt sich in die Notochorda der ganze vordere (zum Blindsack gewordene) Abschnitt

des Darmes, infolge einer Bildung der Mundöffnung nicht in der Medianlinie, sondern auf der ventralen Seite des Tieres.

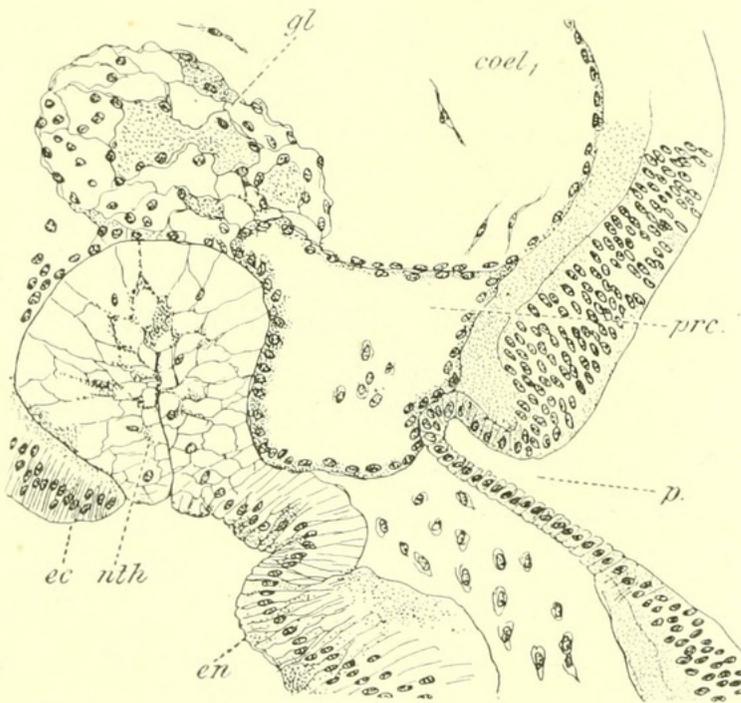
Bisweilen tritt übrigens auch der Fall ein, daß bei der zweiten Differenzierungsart des vorderen Darmabschnittes der Mund an einer derartigen Stelle entsteht, daß die Notochorda sich bei diesem Prozeß überhaupt nicht bildet, da vor dem Munde kein blinder Darmabschnitt nachbleibt (Fig. 5, Taf. XIII und Fig. 15, Taf. XIV). In diesem Falle entsteht die Notochorda sekundär durch Einsenkung in den Rüssel des Abschnittes des Entodermepithels an der Grenze zwischen Ento- und Ectoderm.

Die Entstehung der Notochorda erfolgt nach dem zweiten erwähnten Modus bedeutend einfacher als nach dem ersten; im letzteren Fall sind verschiedene Deutungen der Ursache einer Einstülpung eines Entodermteiles zwecks Bildung eines Blindsackes — der künftigen Notochorda des Rüssels — möglich. Ich glaube diese Bedingungen, nach dem Studium verschiedener Stadien der Bildung der Notochorda bei verschiedenen Amputationsarten und an einer großen Zahl von Präparaten, klargelegt zu haben: meiner Ansicht nach besteht der Hauptstimulus, welcher die Bildung einer Einsenkung eines Teiles des Entoderms in den Rüssel hervorruft, in einem ungleichmäßigen Wachstum des Ecto- und Entoderms. Tatsächlich übt das Ectoderm infolge seines energischen Wachstums in den ersten Entwicklungsstadien der Knospe einen starken Druck auf das mit ihr verwachsene Entoderm aus und zwingt dasselbe, eine Falte zu bilden — Beginn einer Differenzierung der Notochorda. Dieser Prozeß führt zur Bildung desjenigen Typus einer Notochorda, welcher auf den Fig. 1, Taf. XIII; Fig. 13, 14, Taf. XIV; Fig. 33, Taf. XVI; Textfig. 4, 11, 12 abgebildet ist. Der histologische Charakter der dorsalen und ventralen Hälfte des Organs ist vollkommen gleich.

Die Verhältnisse sind durchaus anderer Art in den Fällen; wenn histologisch eine dorsale und ventrale Seite der neuentstandenen Notochorda unterschieden werden kann. Als Beispiel mögen die Fig. 12, Taf. XIV; Fig. 18, Taf. XV dienen, auf denen zu erkennen ist, daß das dorsale Gebiet des Organs histologisch die unmittelbare Fortsetzung des alten Oesophagusepithels, von blasigem Bau, darstellt, während die ventrale Wand eine Neubildung ist; letztere besteht aus einem Epithel, dessen Zellen protoplasmareich sind und keine Vacuolen bilden. Die große Anhäufung von Kernen in den oberen Abschnitten des Epithels weist auf dessen embryonalen Charakter hin. Mit der Annäherung an das proximale Ende (an das Ectoderm) wird dieses

Epithel allmählich dünner und schließlich an der Verwachungsstelle mit dem Ectoderm vollkommen einschichtig (Fig. 28, Taf. XVI). Das alte, charakteristische, den Oesophagus auskleidende Epithel geht hier ganz allmählich in dieses dünne, einschichtige über. Derartige Präparate beweisen, daß die Notochorda in diesem Falle nicht infolge einer einfachen Ausbuchtung der alten Wand des Oesophagus, wie es auf den in Textfig. 4, 12, 22 und Fig. 22, Taf. XV; Fig. 33, Taf. XVI illustrierten Präparaten der Fall ist, entsteht, sondern infolge einer Reihe eng miteinander verknüpfter Prozesse eines ungleichmäßigen Wachstums des Ecto- und Entoderms.

Die histogenetischen Prozesse, welche bei der Regeneration der Notochorda beobachtet werden, illustrieren ausgezeichnet die zugehörigen Figuren, die besser als jegliche Beschreibung einen Begriff von dem Verlauf des Prozesses und von dem Bau der regenerierten Notochorda geben:



Textfig. 12.

aus diesen Zeichnungen (Textfig. 4, 12) ist ersichtlich, daß seinem histologischen Bau nach dieses Organ sich von dem vorderen Darmabschnitt, d. h. dem Oesophagus, dessen direkte Fortsetzung es darstellt, nicht unterscheidet.

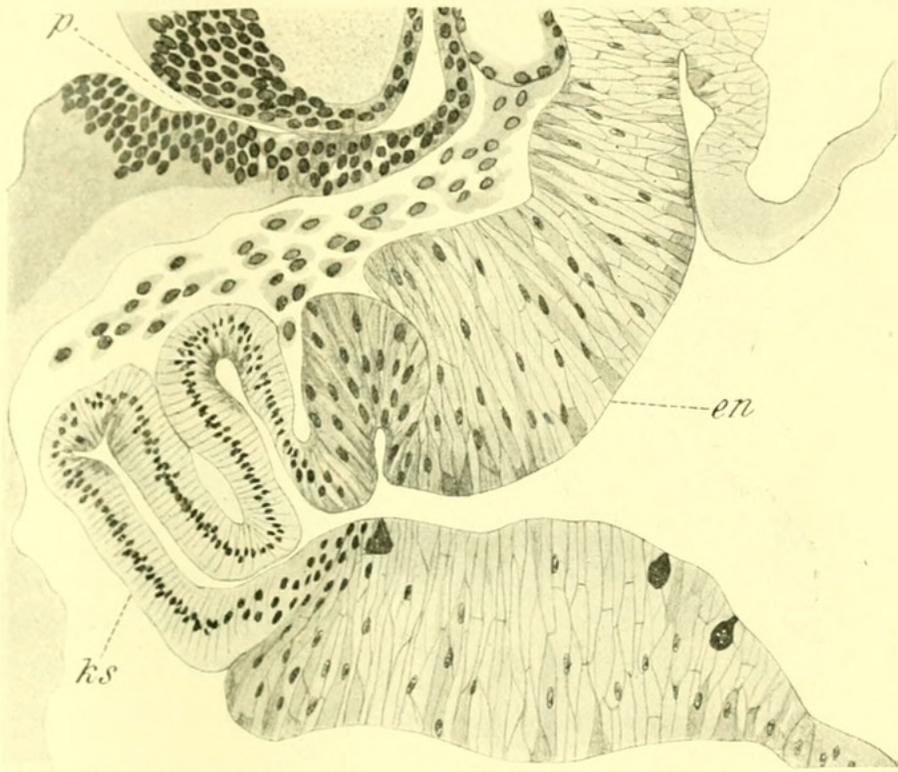
Die Notochorda weist gewöhnlich einen deutlichen Hohiraum auf. Bisweilen ist letzterer äußerst schmal (Fig. 13, Taf. XIV), bisweilen ist derselbe dermaßen gut ausgebildet, daß das Organ auf Schnitten den Eindruck einer dünnwandigen Röhre darstellt (Fig. 21, Taf. XV; Fig. 9, 12, Taf. XIV; Fig. 27, Taf. XVI).

Häufig bilden sich in der Wand der Notochorda Drüsen, die sich intensiv in Hämatoxylin färben.

Kiemenapparat. Die Bildung der Kiemen im regenerierten vorderen Abschnitt von *Ptychodera* beginnt erst dann, wenn in demselben bereits sämtliche übrigen Organe differenziert sind. In den

Stadien, in welchen erst die Bildung der Kiemensäcke ihren Anfang nimmt, ist der Rüssel bereits vollkommen differenziert, während der Kragen erst im Beginn einer Differenzierung ist.

Die ersten Entwicklungsstadien des Kiemensapparates sind auf Textfig. 13, 14 und Fig. 1, Taf. XIII; Fig. 14, Taf. XIV dargestellt; der beginnende Bildungsprozeß des Kiemensapparates dokumentiert sich darin, daß auf der dorsalen Seite des vorderen Darmabschnittes zwei Reihen von symmetrisch angeordneten Falten entstehen. Bisweilen werden diese Falten auf der lateralen Fläche des Darmes gebildet, stets sind sie jedoch senkrecht zur Längsachse des Tieres angeordnet.



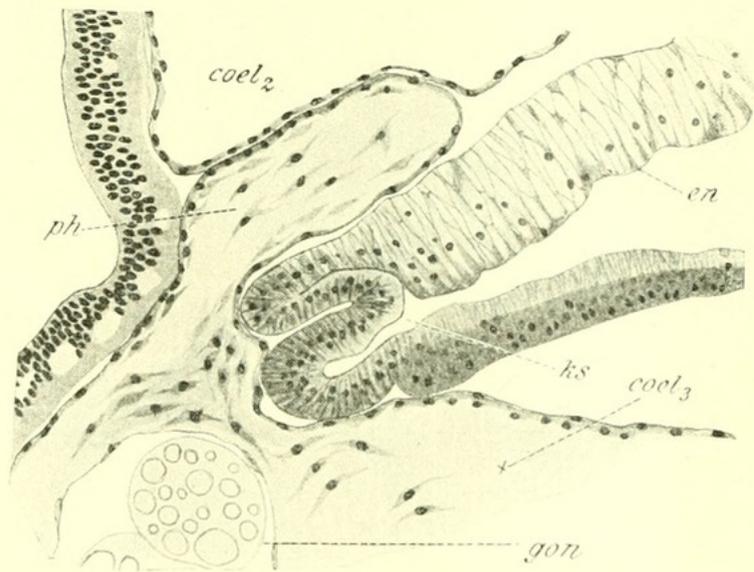
Textfig. 13.

In dem angeführten Stadium sind bereits zwei und drei Faltenpaare gebildet: ich bin jedoch im Besitz von Stadien, auf denen nur eine Falte sichtbar ist.

Der Differenzierungsprozeß dieser primären Kiemensäcke erfolgt in demjenigen Darmabschnitt, welcher bereits umdifferenziert ist und ein für den Oesophagealabschnitt des normalen Darmes der Enteropneusta charakteristisches Aussehen angenommen hat. In den Fig. 1, Taf. XIII und Textfig. 13 ist tatsächlich zu erkennen, daß die Kiemensäcke sich im Gebiet des hohen, vacuolisierten Epithels, das an Stelle des für das hintere Darmende charakteristischen Epithels gebildet worden ist, anlegen.

Es muß jedoch bemerkt werden, daß nicht selten die Kiemensäcke unterhalb der Grenze des vacuolisierten Epithels, im Gebiete des typischen Epithels des hinteren Darmabschnittes, wo eine derartige Umdifferenzierung nicht erfolgt ist, entstehen. Die auf den Textfig. 14 und Fig. 13, 14, Taf. XIV dargestellten Präparate illustrieren diesen Prozeß; dieselben stellen Sagittalschnitte dar durch den vorderen, regenerierten Teil von *Ptychodera minuta* auf dem Stadium der Bildung des zweiten Kiemensackes, wobei eine Darmfalte bereits in einer Kiemenöffnung nach außen mündet (Fig. 13, Taf. XIV und Textfig. 15). Ungeachtet einer geringeren Vergrößerung ist der Unterschied im histologischen Bau des Epithels des vorderen und des hinteren Darmabschnittes scharf ausgeprägt.

Mit der Zunahme einer Differenzierung der Kiemenfalten erleidet das Epithel derselben eine komplizierte Umgestaltung, infolgedessen



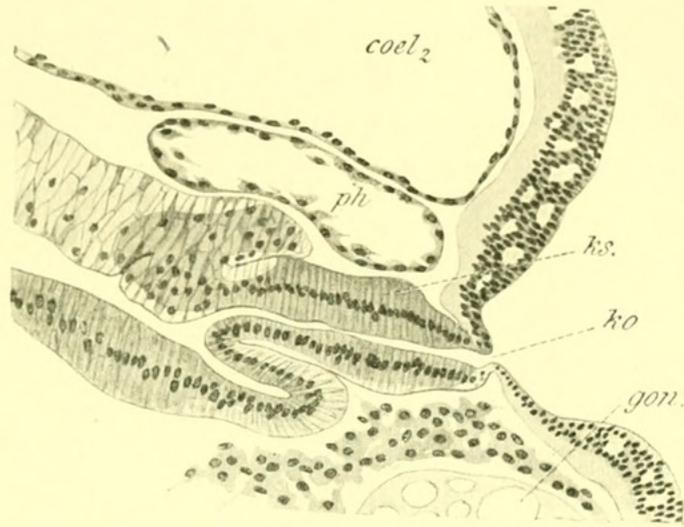
Textfig. 14.

die Wandungen, welche die Anlage der Kiemensäcke darstellen, einen eigenartigen, charakteristischen Bau aufweisen. Ihre Zellen ordnen sich in einer Reihe an, nehmen Cylinderform an und erhalten Wimpern. Textfig. 13 gibt eine klare Vorstellung von der allmählichen Bildung der Kiemenpalten und des Prozesses einer Umdifferenzierung des Entodermepithels. In der soeben gebildeten oberen Falte hat das Epithel noch das Aussehen des für den vorderen Darmabschnitt charakteristischen Epithels, während in den unteren Falten die Epithelzellen sich bereits in der für die Wandungen der Kiemensäcke charakteristischen Weise angeordnet haben.

Eine gleiche Umdifferenzierung erfolgt auch in dem zweiten in

Betracht gezogenen Falle, wenn die Anlage der Kiemenfalten im Gebiet des Epithels des hinteren Darmabschnittes erfolgt. Aus einem Epithel mit regellos eingestreuten Kernen entsteht ein typisches, cylindrisches Flimmerepithel (Textfig. 15).

Es ist mir nicht gelungen, irgendwelche Gesetzmäßigkeit in der Reihenfolge des Auftretens der Kiemenfalten, desgleichen auch in dem Auftreten der Kiemenöffnungen festzustellen. Jedenfalls entstehen die Kiemenfalten nicht auf einmal, sondern allmählich, eine nach der andern, entweder von oben nach unten, oder es entstehen zunächst eine oder zwei centrale Falten, die sich rasch differenzieren und das typische Aussehen erhalten, worauf nach oben und nach unten der Bildungsprozeß neuer Falten beginnt.



Textfig. 15.

Die Kiemenporen entstehen durch einfachen Einriß der Kiemenfalte nach außen (Textfig. 15). Wenn bisweilen auch eine geringe Einstülpung des Ectoderms dem auswachsenden Ectodermsack entgegen sich bildet, so ist die Beteiligung des Ectoderms auch in diesem Fall sehr gering (Textfig. 21).

Auf Grund des Studiums mehrerer Zehner von Schnittserien komme ich somit zum Schluß, daß das Ectoderm entweder gar nicht an der Bildung des Kiemenapparates beteiligt ist, oder aber, daß diese Beteiligung sich nur auf die Bildung der Kiemenporen beschränkt.

Nervensystem. Die subcutane Nervenfaserschicht tritt sehr früh auf; fast sofort nach Bildung des neuen Ectoderms beginnt unterhalb desselben die Differenzierung dieses charakteristischen Gewebes. Sie entwickelt sich (wie bereits BATESON für *Balanoglossus kowalewskii* [85] nachgewiesen hat) aus Fortsätzen ectodermaler Zellen, die sich untereinander in eine dichte Fasermasse verflechten. Die Nervenfaserschicht erreicht sehr bald ihre normale Dicke, worauf die Differenzierung der Nervencentra beginnt.

An der Basis des Rüssels verdickt sich das Ectoderm im Umkreise. Die Nervenfaserschicht erreicht eine besonders große Mächtigkeit — es entsteht der für den Rüssel der Enteropneusta charakteristische

Nervenring. Besonders stark ausgeprägt ist die Verdickung auf der dorsalen Seite des Rüssels (Fig. 2, Taf. XIII), wo es bisweilen sich in die Tiefe senkt, allseitig von Ectoderm umwächst und sich in ein Bläschen mit deutlichem Hohlraum umwandelt. Die Ähnlichkeit eines derartigen Bläschens mit dem dorsalen Nervenrohr des Kragens wird noch durch den Umstand vermehrt, daß die Zellschicht ebenso wie in dem Nervenrohr des Kragens nach innen zu angeordnet ist und den Hohlraum des Bläschens auskleidet.

Dieses Bläschen schnürt sich übrigens in seltenen Fällen vollkommen vom Ectoderm der dorsalen Rüsseloberfläche ab, gewöhnlich bleibt er mit derselben in Zusammenhang, obgleich sein Hohlraum nicht mehr nach außen mündet.

Sehr früh erfolgt desgleichen die Differenzierung des dorsalen Nervenstranges im Kragengebiet. In den frühesten Stadien der Sondernung des Kragensegmentes ist auf seiner dorsalen Seite ein Ectodermverdickung vorhanden, die hauptsächlich in einer starken Konzentration der Nervenfaserschicht längs der dorsalen Seite des Kragens in der Medianlinie beruht. Diese mediane Hautverdickung, die sich in einen Nervenstrang differenziert hat, stellt in dem beschriebenen Stadium die unmittelbare Fortsetzung des dorsalen Rumpfnerven dar, wobei sie sich histologisch von demselben nicht unterscheidet. Ich verweise zum Vergleich auf die Fig. 26, Taf. XVI und Textfig. 20. Die erstere stellt einen Querschnitt durch den regenerierten Kragen vor: dieselbe läßt den Bau des Kragennerven in einem frühen Entwicklungsstadium erkennen; die zweite Figur gibt einen Querschnitt durch den Rumpf von *Ptychodera* wieder mit einem vollkommen differenzierten Dorsalnerven (*nd*).

Die weitere Differenzierung des Nervenrohres des Kragens, d. h. die Umwandlung des Nervenstranges in ein Rohr, erfolgt auf verschiedene Weise. Der gewöhnlichste Bildungsmodus des endgültigen Kragennerven besteht darin, daß die ganze dorsale Ectodermwand in der ganzen Ausdehnung des Kragens sich in die Tiefe senkt — es entsteht eine breite offene Rinne; dieselbe ist deutlich sichtbar auf Fig. 4, Taf. XIII, welche den vorderen Teil einer in Regeneration begriffenen *Ptychodera minuta* mit bereits differenziertem Rüssel und Kragen darstellt. Das Ectoderm ist auf der dorsalen Seite des Kragens dermaßen tief eingestülpt, daß der Eindruck erhalten wird, als wäre der Kragen in zwei Lappen geteilt (Fig. 9, Taf. XIV). Fig. 9 u. 10 Taf. XIV sind Querschnitte durch den Kragen des in Fig. 3, 4, Taf. XIII dargestellten Exemplares (andere Schnitte derselben Serie sind auf Textfig. 20 und 21 abgebildet).

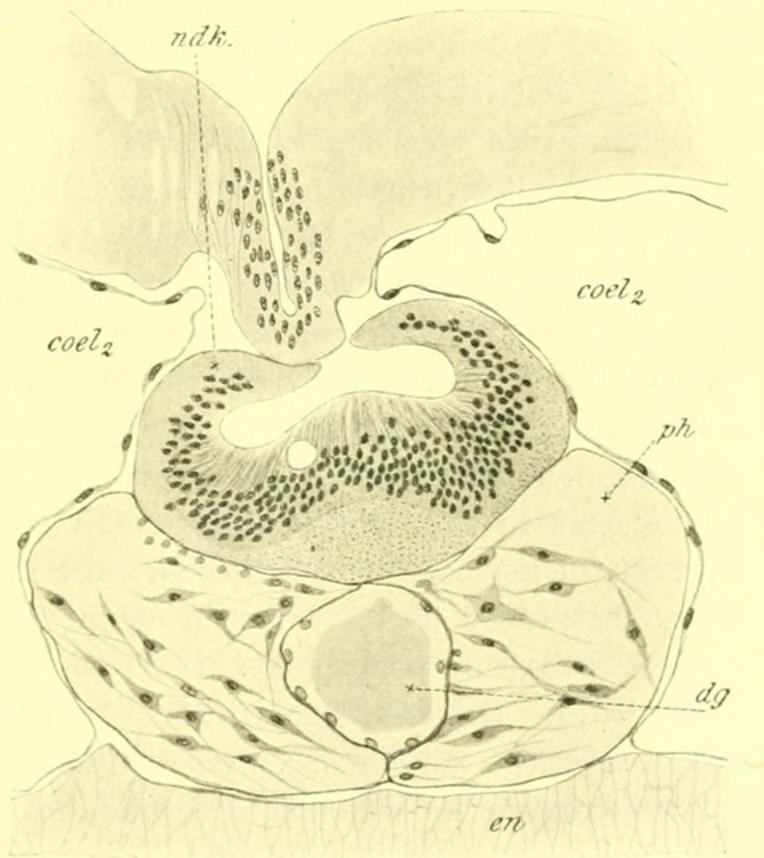
Die angeführten Präparate beweisen deutlich, daß im Moment der Invagination der Nervenstrang des Kragens histologisch ein bereits vollkommen differenziertes Gebilde ist.

In den weiteren Stadien schließen sich die Ränder der Rinne: es entsteht ein Nervenrohr, welches lange Zeit in seiner ganzen Ausdehnung mit dem Ectoderm verbunden ist. Entsprechend der Lagerung des Nervenrohres unter der Oberfläche des Ectoderms bleibt auf der Oberfläche des Kragens lange Zeit eine Vertiefung bemerkbar — dieselbe gleicht sich nur in sehr späten Stadien aus.

Ich will hier noch bemerken, daß der Invaginationsprozeß gleichzeitig in der ganzen Ausdehnung des Kragens erfolgt.

Der beschriebene Bildungsmodus des Nervenrohres, und zwar durch Invagination, muß als der typischste angesehen werden.

Seltener habe ich einen andern Bildungstypus des Nervenrohres im Kragen beobachten können, welcher klar auf den in Fig. 26 und 31, Taf. XVI abgebildeten Schnitten verfolgt werden kann. In diesen Präparaten sind die ersten Prozesse sichtbar, infolge derer der ursprünglich als kompakte Verdickung des Ectoderms auf der dorsalen Oberfläche des Kragens erscheinende Nervenstrang sich in ein Rohr umwandelt; es



Textfig. 16.

handelt sich in diesen Fällen um ein Auswachsen je einer Ectodermfalte beiderseits von dem Nervenstrang, wobei schließlich die ursprünglich an der Oberfläche gelegene Nervenplatte unterhalb der Haut zu liegen kommt. Es ist interessant, daß einige Präparate (z. B. das auf Textfig. 16 abgebildete) zugunsten des Umstandes gedeutet werden müssen, daß die Nervenplatte bei diesem Prozeß bisweilen seitlich vom Ectoderm abgespalten wird, sich in den Kragen einsenkt,

wobei die Umwandlung derselben in ein Rohr auf dieselbe Weise vor sich geht wie bei *Amphioxus*, durch Krümmung der Ränder der Nervenplatte nach oben und nachfolgende Verwachsung derselben.

Regeneration und Ontogenese.

Nachdem ich mein Tatsachenmaterial angeführt habe, nachdem ich die organogenetischen Prozesse bei der Regeneration der Enteropneusta dargelegt habe, gehe ich nunmehr auf einen Vergleich der regenerativen Organogenese mit der embryonalen über. Es kann nicht geleugnet werden, daß ein Vergleich der Regeneration und Ontogenese in vielen Fällen beträchtliche Schwierigkeiten darbietet. Ungeachtet der großen Rolle, welche die Enteropneusta zurzeit in der Morphologie spielen, ist die embryonale Entwicklung der Vertreter dieser Gruppe bei weitem nicht genügend ausführlich studiert worden.

Segmentation. Bei der Regeneration eines im Schwanzteil amputierten Teiles wird zunächst das I. Segment (der Rüssel) gebildet und darauf erst an der Grenze zwischen I. und III. Segment das II. Segment (der Kragen) angelegt. Dieselbe Aufeinanderfolge der Segmente wird auch bei der embryonalen Entwicklung beobachtet, z. B. bei der Formation des Embryo von *Balanoglossus kowalewskii* Ag. Nach den Beobachtungen von BATESON (84, Pl. XIII, Fig. 11—14, S. 135) wird der ursprünglich nicht segmentierte Embryo durch eine Einschnürung in zwei Segmente, das I. und III., d. h. in den Rüssel und den Rumpf geteilt; erst in den folgenden Stadien wird das II. Kragenmetamer angelegt. Dieselbe Aufeinanderfolge der Segmente wird auch bei dem Knospungsprozeß der Pterobranchia, wie *Cephalodiscus*, desgleichen auch *Rhabdopleura* beobachtet.

Cöloin. Bei der Regeneration von *Ptychodera* wird das Cöloin, wie es dargelegt worden war, stets aus Elementen der alten Abschnitte der Cöloinhöhle — des Cölothels und des Cölenchyms — gebildet. Während der Ontogenie entsteht jedoch das Cöloin aus Elementen des Entoderms. Es wird somit in diesem Falle keine vollkommene Analogie der Prozesse gefunden; meiner Meinung nach ist jedoch der Unterschied durchaus nicht so beträchtlich, wie er auf den ersten Blick erscheint.

Zunächst muß darauf aufmerksam gemacht werden, daß bisweilen bei der embryonalen Entwicklung die Cöloinhöhlen des Kragens nicht als selbständige Ausstülpungen der Wand des primären Darmes gebildet werden, wie es BATESON für *Balanoglossus kowalewskii* beschrieben hat. Bei *Tornaria* stellen nach SPENGLER die Cöloinhöhlen des Kragens abgesonderte Abschnitte des Cöloins des Rumpfsegmentes dar.

Auch bei der Ontogenese wird somit das Kragencölom bisweilen nicht unmittelbar aus dem Entoderm gebildet, sondern entsteht aus Elementen des bereits gebildeten Rumpfcöloms. Schwieriger erscheint die Durchführung einer Parallele zwischen Regeneration und Ontogenie bei den Bildungsprozessen des Rüsselcöloms (Eichelcöloms). Bei der Regeneration entsteht das Rüsselcölom stets aus Elementen des Kragen- oder Rumpfcöloms. Bei der embryonalen Entwicklung (bei *Balanoglossus kowalewskii* nach BATESON) entsteht das Rüsselcölom durch Abschnürung eines selbständigen unpaaren Sackes vom vorderen Teil des embryonalen Vorderdarmes (BATESON, 84, 85). Hierbei ist jedoch nicht zu vergessen, daß der Modus der enterocölen Entstehung des Rüsselcöloms bei der embryonalen Entwicklung der Enteropneusta vorläufig nur für *Balanoglossus kowalewskii* beschrieben ist (BATESON, 84, 85). Hinsichtlich der Entstehungsweise des Rüsselcöloms bei denjenigen Formen, welche während der Entwicklung eine Metamorphose erleiden, wissen wir zurzeit gar nichts; dieser Prozeß ist bei keiner der bisher bekannten zahlreichen Formen der *Tornaria* studiert worden.

Es ist daher mindestens frühzeitig von einem Nichtparallelismus der Prozesse der Regeneration und Ontogenese in bezug auf die Rüsselentwicklung bei *Ptychodera* zu reden, da wir nicht wissen, auf welche Weise die Cölomhöhle des Rüssels dieser Form während der embryonalen Entwicklung entsteht. Sollte es sich jedoch herausstellen, daß bei der embryonalen Entwicklung das Rüsselcölom von *Ptychodera minuta* aus dem primären Darm, ähnlich wie bei *Balanoglossus kowalewskii* Ag. entsteht, so ist meiner Meinung nach auch dann prinzipiell kein Grund vorhanden, in den beiden Bildungsmodi des Cöloms bei der Regeneration und bei der Ontogenese einen dermaßen großen Unterschied zu sehen, wie es DÉLAGE und HÉROUARD tun. Nach der auf der oben angegebenen (S. 237) Bemerkung SPENGELS basierten Ansicht dieser Forscher ist bei der Regeneration die Cölomhöhle »obligé de reformer aux dépens d'un feuillet différent de celui, qui l'a engendré chez l'embryon« (S. 53).

Bei der Regeneration nimmt das Rüsselcölom seinen Anfang aus Cölomelementen, d. h. mit andern Worten, das neue Mesoderm entsteht aus dem alten Mesoderm.

Perihämalräume. Die embryologischen Befunde über die Entwicklung dieser Gebilde sind recht spärlich, jedoch genügend präzise. Einige Befunde werden bei BATESON (85, S. 97, 108, Fig. 28, Tab. VI) gefunden, doch ergeben seine Befunde in dieser Hinsicht wenig Tatsachenmaterial.

Beim Embryo erscheinen die Perihämalräume ziemlich früh — BATESON konstatierte ihre Anwesenheit bei einem Embryo auf dem Stadium mit einer Kiemenspalte. Sie entstehen als zwei blinde Ausstülpungen der Wand des Rumpfcöloms, welche in den Kragen einwachsen. Derart sind die unmittelbaren Beobachtungen von MORGAN (92, S. 427). Auf dieselbe Weise entstehen die Perihämalräume auch bei der Regeneration (Textfig. 14; Fig. 14, Taf. XIV).

Interessant sind einige Präparate von BATESON, welche er auf Fig. 28, Tab. VI zeichnet. Nach diesen Präparaten entstehen die Perihämalräume des Embryo bisweilen auf Kosten des Kragencöloms, wobei sich jeder derselben von der entsprechenden Hälfte der Cölomhöhle auf der dorsalen Seite längs der Medianlinie abschnürt. BATESON deutet seine Präparate auch in diesem Sinne (S. 97), wobei er jedoch hinzufügt, daß das Schicksal dieser Gebilde ihm nicht vollkommen klar ist. Ich erwähnte bereits, daß ich etwas ähnliches auch bei der Regeneration habe beobachten können. Einige Präparate lassen die Annahme zu, daß die Perihämalräume bisweilen durch Abspaltung von den Cölomhöhlen des Kragens entstehen. Ich wage es jedoch nicht, in Berücksichtigung des zufälligen Charakters der Beobachtung irgendwelche bestimmte Aussage zu machen.

In den frühen Stadien weisen die Perihämalräume der Embryonen von *Balanoglossus kowalewskii* gut ausgebildete Hohlräume auf, wie es klar aus den Zeichnungen von BATESON (85) ersichtlich ist. Die perihämalen Kanäle des in Regeneration begriffenen Kragens von *Ptychodera* entbehren desgleichen, wie ich es an der entsprechenden Stelle beschrieben habe, der Zellelemente in ihren Höhlen. In dieser Hinsicht stimmen meine Beobachtungen vollkommen mit den Befunden von BATESON überein. SPENGEL (93, S. 439) behauptet im Gegenteil, daß bei den von ihm untersuchten jungen Enteropneusta »ein Hohlraum war nicht zu erkennen; sie schienen vielmehr ganz von Zellen ausgefüllt«, wie es auch auf Fig. 146, 145 dargestellt ist. Es ist möglich, daß der Forscher bereits beträchtlich vorgeschrittene Stadien vor Augen hatte, obgleich, nach der Größe der Elemente zu urteilen, er offenbar Schnitte durch sehr junge Embryonen abbildet.

Cardiopericardium. Dieses Organ nimmt bei der Regeneration seinen Ursprung von den Elementen des Rüsselcöloms — das Pericardialbläschen wird von der Peritonealwand gebildet. Die Befunde über die Bildung dieses Bläschens bei der embryonalen Entwicklung der Enteropneusta sind widersprechend. BATESON (86) hat die mesodermale Herkunft der »proboscis gland« (= des Pericardiums)

nachgewiesen. Seiner Beschreibung nach entsteht dieses Organ beim Embryo von *Balanoglossus kowalewskii* als Spalte in einem Haufen dorsal von der Notochorda gelegener Mesenchymzellen. Gegen diesen Befund von BATESON hat SPENGLER energischen Widerspruch (80 und 93) erhoben. Dieser Autor leugnet die Befunde von BATESON und besteht ebenso wie BOURNE auf einer ectodermalen Natur der »Herzblase« (= Pericardium) der *Tornaria*. Die Beobachtungen von MORGAN (92) bestätigten die Ansicht von BATESON; nach den Beobachtungen MORGANS entsteht bei *Tornaria* dieses Organ aus Mesenchymzellen. Auf Grund dieser Befunde fehlt somit jeglicher Beweis von der ectodermalen Herkunft des Pericards bei der embryonalen Entwicklung der Enteropneusta. Die Beobachtungen von BATESON und MORGAN sprechen im Gegenteil deutlich dafür, daß dieses Organ sowohl bei der direkten als auch bei der indirekten Entwicklung aus dem Mesenchym sich bildet. Sowohl bei der Regeneration als auch bei der Ontogenese ist das Cardio-pericardialbläschen somit mesodermaler Herkunft. Es ist jedoch unzweifelhaft, daß die Art der Differenzierung des Organs eine verschiedene ist: bei der Ontogenese entsteht das Bläschen offenbar aus einzelnen isolierten Zellen, bei der Regeneration durch Abschnürung von dem Rüsselcöлом.

Mir scheint es, daß die vom embryonalen Typus abweichende Entwicklung in dem Sinne gedeutet werden muß, daß in diesem Falle die regenerative Organogenese nach einem primären, palingenetischen Modus verläuft.

Nephridien. Sowohl BATESON als SPENGLER, welche den Bildungsprozeß des Nephridiums während der embryonalen Entwicklung der Enteropneusta beobachtet haben, berücksichtigen nicht den Cölointrichter und sprechen nur von dem ectodermalen Nephridialkanal. Infolgedessen sprechen beide Forscher natürlich von der ectodermalen Natur des ganzen Nephridiums.

Auch bei der Regeneration entsteht, wie oben berichtet wurde, der Ausführungskanal durch Invagination eines Ectodermabschnittes. Den Trichter, welcher nicht selten ausgezeichnet im jungen, in Regeneration begriffenen Rüssel ausgebildet ist, beschreibt weder BATESON noch SPENGLER. Offenbar tritt dieser Trichter bei der Ontogenese nicht auf, wie er auch häufig bei der Regeneration nicht ausgebildet ist.

Vorder- und Hinterdarm. Mund und Anus. Bei der Regeneration von *Ptychodera* wird, wie oben erwähnt, kein ectodermales Stomodeum und Proctodeum gebildet. Bei den regenerierten Exemplaren ist der gesamte Darm entodermaler Herkunft.

Die Herkunft des Vorder- und Hinterdarmes von *Tornaria* ist uns unbekannt, bei der Entwicklung bildet sich jedoch bei *Balanoglossus kowalewskii* der ganze Darm aus dem Entoderm. Diese Form weist nicht einmal Spuren eines ectodermalen Proctodeum und Stomadeum auf (BATESON, 84). Der Regenerationsprozeß gleicht somit im gegebenen Falle vollkommen dem Vorgange, welcher bei der embryonalen Entwicklung der Enteropneusta, die keine komplizierte Metamorphose erleidet, beobachtet wird. Wie weit dieser Prozeß typisch ist, läßt sich nicht beurteilen, solange die ersten Entwicklungsprozesse der *Tornaria* unbekannt sind.

Notochorda. Während der embryonalen Entwicklung entsteht die sog. Notochorda durch Einstülpung in den Rüssel eines Teiles des Oesophagus. Die Beschreibung und besonders die prachtvolle Zeichnung von MORGAN (Fig. 40, Pl. XXVI) lassen keine Zweifel übrig, von der vollkommenen Analogie des Bildungsprozesses der Notochorda bei der embryonalen Entwicklung und bei der Regeneration.

Kiemenapparat. Beim Vergleich der Beobachtungsergebnisse sämtlicher Forscher, die die embryonale Entwicklung der Enteropneusta untersucht und den Entwicklungsprozeß des Kiemenapparates studiert haben (MORGAN, METSCHNIKOFF, AGASSIZ, SPENGLER) mit meinen Beobachtungen über die Entstehung der Kiemensäcke dieser Tiere bei der Regeneration, ist nur der Schluß möglich, daß in dem gegebenen Falle eine vollkommene Analogie zwischen der regenerativen und ontogenetischen Organogenese vorhanden ist.

Rüsselskelet. Die Herkunft des sog. Rüsselskelettes ist eine recht dunkle und embryologisch bisher ungeklärte Frage. Auf Grund der Untersuchungen von SPENGLER kann mit einiger Sicherheit die Cölo- (cölenchyme) Natur des Skelettes bei den Enteropneusta angenommen werden, wodurch ein vollkommener Parallelismus des Bildungsprozesses dieses Organs bei der Ontogenie und bei der Regeneration durchgeführt werden kann. Die endgültige Lösung dieser Frage muß jedoch natürlich späteren embryologischen Untersuchungen vorbehalten werden.

Nervensystem. Bei der embryonalen Entwicklung kann der hohle Nerv des Kragens auf verschiedene Weise gebildet werden. Vor allem muß bemerkt werden, daß in den frühesten Stadien beim Embryo eine ununterbrochene Ectodermverdickung längs der Medianlinie der dorsalen Seite vorhanden ist. In diesem Stadium unterscheidet sich der Kragennerv weder dem Bau noch seiner Lagerung nach vom Rumpfnerven, dessen direkte Fortsetzung er bildet. Dasselbe wird, wie oben berichtet worden war, bei der Regeneration beobachtet.

Der Prozeß der Anlage des Nervenrohres während der embryonalen Entwicklung kann auf zwei Arten oder Typen zurückgeführt werden. Bei denjenigen Formen, welche sich ohne Metamorphose entwickeln (und zwar bei *Balanoglossus kowalewskii*), entsteht dieses Organ durch Delamination (BATESON), bei den Enteropneusta, welche eine Metamorphose erleiden, durch Invagination.

BATESON beobachtete übrigens bei *Balanoglossus kowalewskii* nur in dem mittleren Abschnitt des Nervenrohres im Kragen eine Delamination, an dem vorderen und hinteren Ende des Kragennerven wird eine typische Invagination, wie bei sämtlichen *Tornaria*, beobachtet.

Als typische Entstehungsweise des Nervenrohres während der embryonalen Entwicklung muß somit die Invagination oder eine Modifikation derselben — der Prozeß einer Einsenkung einer Nervenplatte und ihr späterer Verschuß zu einem Rohre — angesehen werden. Auf dieselbe Weise entsteht der Prozeß bei der Regeneration.

Im Resultat der Betrachtung des oben angeführten Tatsachenmaterials komme ich somit zum Schluß, daß die regenerative und embryonale Organogenese einander vollkommen entsprechen. Die Resultate des Vergleichs der Prozesse bei der Regeneration und Ontogenese der Enteropneusta beweisen noch einmal die Unrichtigkeit der Ansichten von MORGAN, DRIESCH und ihrer Schulen, daß diese Erscheinungen einander nicht gleichen.

Das Studium der Regeneration der Enteropneusta bestätigt vollkommen die Ansicht, daß, wenn auch bei der Regeneration infolge gewisser Abweichungen keine vollkommene Analogie mit der Ontogenie zu erkennen ist, jedenfalls stets sämtliche Organe und Gewebe sich aus Elementen desselben Keimblattes entwickeln, welches ihnen während der Ontogenie den Ursprung gab.

Regeneration und Phylogenese.

Allgemeine Bemerkungen. Palingenetischer Charakter der regenerativen Organogenese. Atavismus bei der Regeneration.

Ich gehe nun zu einer der schwierigsten Fragen, welche mit dem Studium der Regeneration verknüpft sind, über, und zwar zur Frage, ob die Regenerationserscheinungen irgendwelche Beziehungen zur Phylogenese haben?

Entschiedene Gegner der Ansicht von vorhandenen Beziehungen der Regeneration zur Phylogenese sind MORGAN, DRIESCH und die ganze neovitalistische Schule.

Vor allem darf nicht aus dem Auge gelassen werden, daß die Regenerationsprozesse nach denselben Gesetzen verlaufen, nach denen die embryonalen Entwicklungsvorgänge vor sich gehen: ist dieses jedoch der Fall, so liegt, wie SCHULTZ (1905) mit Recht bemerkt, kein Grund vor, dem regenerativen Entwicklungsverlauf die phylogenetische Bedeutung abzusprechen. Im Grunde genommen ist uns der Zusammenhang der Ontogenie mit der Phylogenie nicht mehr bekannt, als der mutmaßliche Zusammenhang der Regeneration mit der Phylogenie.

Außerdem ist jedoch ein wichtiger Umstand nicht zu vergessen, daß nämlich die regenerative Organogenese einen primitiveren Charakter aufweist im Vergleich zur embryonalen Organogenese, welche oft reich an cänogenetischen Erscheinungen ist, und daß bei der Regeneration bisweilen atavistische Merkmale in die Erscheinung treten. Diese beiden Umstände geben dem Forscher die Möglichkeit an die Hand, viele phylogenetische Rätsel zu lösen.

Die drei Umstände: 1) die offenbare prinzipielle Analogie der Regeneration und Ontogenese, 2) der in einigen Fällen primitivere Charakter der regenerativen Organogenese, 3) Fälle von Atavismus, welche bisweilen während des Verlaufs der regenerativen Prozesse im Regenerat sich offenbaren, genügen vollkommen, um die Befunde der regenerativen Organogenese bei der Beurteilung phylogenetischer Probleme berücksichtigen zu dürfen.

Dem Atavismus können auch die Abweichungen von der normalen Entwicklung, von denen weiter oben die Rede war, zugezählt werden, welche durch einen palingenetischen Verlauf der Organogenese bedingt sind, denn die palingenetische Entwicklungsweise eines Organs ist gleichzeitig auch eine atavistische.

Mit der Bezeichnung Atavismus habe ich jedoch nicht den Modus der Differenzierung eines Organs im Auge, als vielmehr das Auftreten als Endresultat der Entwicklung in dem Regenerat derartiger Organisationsseinheiten, welche normale Individuen nicht offenbaren, welche jedoch höchstwahrscheinlich ihre entfernten Vorfahren aufgewiesen haben.

Es kann nicht geleugnet werden, daß die Frage über den Atavismus bisweilen nur schwachen Boden unter sich hat. Wir haben nur in dem Falle das Recht, zu behaupten, daß irgend ein Kennzeichen eine atavistische Erscheinung sei, d. h. den Vorfahren des betreffenden Tieres zukam, wenn wir die betreffenden Vorfahren und ihre Organisation kennen. Wir haben z. B. das volle Recht, das Auftreten zweier überzähliger Finger beim Pferde im Sinne von Atavismus zu deuten,

da uns eine Reihe tertiärer Vorfahren dieses Tieres bekannt sind, bei denen die erwähnten Finger gut ausgebildet waren.

Wenn wir jedoch die Vorfahren nicht kennen, so ist die Deutung irgend einer Anomalie im Sinne von Atavismus nichts weiter als eine Hypothese.

Außer der Paläontologie stehen uns noch zwei Kriterien für eine Klarlegung der Phylogenie eines Tieres zu Gebote — die Embryologie und die vergleichende Anatomie. Indem wir uns dieser Disziplinen bedienen, schließen wir unter Berücksichtigung einer Cänogenese und der Convergenz a priori, d. h. besser theoretisch auf die morphologischen Merkmale der Vorfahren der studierten Tiergruppe.

Auf Grund der Morphologie der Enteropneusta können wir mit einer größeren oder geringeren Wahrscheinlichkeit die Abstammung derselben von einer ausgestorbenen Gruppe von Anneliden annehmen. Ich weise hier darauf hin, weil ich die Hypothese der Herkunft der Enteropneusta von annelidenähnlichen Vorfahren für die wahrscheinlichste halte und deswegen in vollkommen logischer Weise auch Grund dafür habe, sämtliche Abweichungen von dem normalen Verlauf der Organogenese auf ein Manifestwerden atavistischer Merkmale zurückzuführen, welche unwillkürlich auf eine Verwandtschaft der studierten Gruppe mit den Anneliden hinweisen.

Als Beispiel kann die Eichelpforte von *Ptychodera* dienen. Bei erwachsenen Tieren wird dieses Organ zurzeit als ein Homologon des Metanephridiums der Anneliden angesehen, hat jedoch mit diesem wesentlich nur den Umstand gemein, daß durch ihn das Cölom nach außen mündet. Die Morphologie gibt uns nichts Neues für eine Klarstellung seiner Morphologie. Wenn nun bei der Regeneration in einem gewissen Stadium dieses Organ als echtes Nephridium, welches mit einem besonderen Peritonealtrichter und einem Ectodermkanal versehen ist, angetroffen wird, so können wir natürlich diese Tatsache nicht anders denn als Atavismus deuten.

Derartige Tatsachen gestatten es uns, mit einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit auf den Bau des hypothetischen Vorfahren der betreffenden Tiere zu schließen, d. h. mit andern Worten, gestatten es uns auf die Phylogenie derselben in gleichem Maße wie bei dem Studium der Ontogenie zu schließen.

Ich stimme somit vollkommen der Meinung von SCHULTZ und andern Forschern bei, daß der regenerativen Organogenese die phylogenetische Bedeutung nicht abgesprochen werden kann, weil bei der Regeneration dort palingenetische Prozesse vorwiegen, wo während

der Ontogenie cänogenetische Eigenheiten stark zum Ausdruck gelangen.

Auf Grund des oben Mitgeteilten will ich nunmehr den Versuch machen, die morphologische Bedeutung der wichtigsten Organe der Enteropneusta in Betracht zu ziehen zwecks Klarstellung der wahrscheinlichen Organisation ihrer hypothetischen, annelidenähnlichen Vorfahren. Ich werde hierbei zunächst diejenigen Abweichungen im Bau des Regenerates beschreiben, welche ich als Atavismus zu deuten bereit bin.

Vermutliche Fälle von Atavismus bei der Regeneration von *Ptychodera*.

Das Auftreten verschiedener Abweichungen von der Norm während der Regeneration ist eine recht gewöhnliche Erscheinung. In der Mehrzahl der Fälle haben diese Abweichungen den Charakter einfacher Mißbildungen, die durch die Art der Amputation, durch anormale äußere Bedingungen u. a. m. verursacht sind. Unter diesen Abweichungen in Form von Mißbildungen werden jedoch bisweilen Fälle beobachtet, welche unwillkürlich die Aufmerksamkeit fesseln. In der Reihe derartiger von vielen Forschern registrierten Anomalien, haben einige unzweifelhaft eine morphologische Bedeutung, da in diesen Fällen das Regenerat entschieden atavistische Merkmale aufweist. Derartige Beispiele von atavistischen Erscheinungen sind hauptsächlich bei Arthropoden beschrieben worden (F. MÜLLER, SCHULTZ bei Crustaceen, PRZIBRAM, BRINDLI, BORDAGE bei Insekten, SCHULTZ für Araneina)¹. A. GIARD bezeichnete einen derartigen Prozeß als »Régénération hypotypique«.

Verschiedene Anomalien entstehen häufig auch bei der Regeneration der Enteropneusta. Abgesehen von den Fällen, in denen das für die Regeneration bestimmte Stück an und für sich eine unregelmäßige Form hat, entstehen allerhand Mißbildungen auch bei der Regeneration amputierter Teile an derartigen Exemplaren, an denen die Amputation vollkommen regelmäßig, d. h. senkrecht zur Längsachse des Tieres ausgeführt worden war.

¹ Die von SCHULTZ (05) und FR. MÜLLER (81) beschriebenen Fälle sind besonders demonstrativ. Es regenerieren in diesen Fällen Crustaceen (*Atypoida protimirum*, verschiedene Vertreter von *Astacus*) Zangen, welche andern Arten zukommen. Eine Reihe russischer *Astacus*-Arten (*A. pachypus*, *colchicus*, *fluviatilis*, *Kessleri*) regeneriert eine für *A. leptodactylus* — den Vorfahren der russischen Astacidae — charakteristische Zange. In dem von FR. MÜLLER beschriebenen Falle regeneriert *Atypoida* Zangen, welche für das Genus *Carodina* charakteristisch sind.

Häufig entsteht ein Rüssel mit verschiedenen Anhängen, welche bisweilen eine derartige Größe erreichen, daß der Rüssel äußerlich den Eindruck eines Doppelgebildes macht. Auf Fig. 57 (DAWYDOFF, 08) ist ein derartiges Exemplar von *Ptychodera* abgebildet, welches den Anschein erweckt, als besäße es zwei Rüssel. Das Studium der Schnittserie erweist jedoch, daß der kleinere Rüssel nur ein Teil des größeren ist, von welchem er durch Knospung entstanden ist. Es handelt sich hierbei um einen Sack, welcher von dem auswachsenden Bindegewebe des Rüsselcöloms erfüllt ist.

Bisweilen entsteht eine doppelte Anlage der Notochorda, d. h. es bilden sich zwei Falten in der Wand des Oesophagus statt einer (Fig. 33, Taf. XVI). Derartige Anomalien haben natürlich absolut kein morphologisches Interesse.

Bisweilen werden jedoch im regenerierten Rüssel von *Ptychodera* auch Anomalien von anderm Charakter beobachtet, welchen ich eine morphologische Bedeutung zuerkenne und welche ich im Sinne von Atavismus deute. Es sind folgende Fälle:

- 1) Regeneration nicht eines, sondern zweier Nephridialkanäle mit zwei Mündungsporen.
- 2) Mangel eines ectodermalen Kanals im regenerierten Rüsselnephridium.
- 3) Bildung zweier Pericardialblasen statt einer.
- 4) Ausmündung des Hohlraumes der sog. Notochorda nach außen vermittels eines besonderen Porus.
- 5) Bildung längs der dorsalen Seite des Oesophagus einer Notochorda im Kragen in Gestalt einer Rinne (sog. Supraösophagealnotochord).

Erster Fall. Wie bekannt, ist bei der Mehrzahl der Enteropneusta nur ein Rüsselporus vorhanden — nur der linke Cölomdivertikel des Rüssels kommuniziert mit der Außenwelt durch einen ectodermalen Kanal oder besser Atrium. Der rechte dorsolaterale Cölomsack endigt gewöhnlich blind. So liegen die Verhältnisse bei der Mehrzahl der Enteropneusta. Eine Ausnahme stellen einige Formen (z. B. *Harri-manidae*, *Ptychodera [lava]* usw.) vor; bei diesen kommunizieren beide dorsolateralen Säcke mit der Außenwelt — diese Formen besitzen zwei Pori. Diese Erscheinung kann mit Recht als die primäre angesehen werden; das Vorhandensein zweier Nephridien ist zweifellos ein palinogenetisches Organisationsmerkmal. Die Mehrzahl der Enteropneusta hat offenbar ein Nephridium, und zwar das rechte, verloren.

Diesen Formen gehört unter andern auch *Ptychodera minuta* an,

bei welcher normalerweise bloß ein linker Rüsselporus vorhanden ist. Es werden übrigens Exemplare von *Ptychodera minuta* gefunden, bei denen beide Cölomdivertikel, der rechte wie auch der linke, mit der Außenwelt vermittels zweier symmetrisch angeordneter Pori kommunizieren (SPENDEL). Derartige Fälle sind bisweilen bei *Balanoglossus kowalewskii* beobachtet worden (MORGAN, 92). Es ist unzweifelhaft, daß es sich hier um Atavismus handelt.

Derartige Fälle von Atavismus habe ich nicht selten bei der Regeneration von *Ptychodera minuta* beobachtet. In dem Rüssel werden bei der Regeneration zwei Nephridialtrichter an den blinden Enden der dorsolateralen Säcke angelegt, entsprechend denen im Stiel zwei ectodermale Einstülpungen entstehen. Auf diese Weise gelingt es, zwischen Tieren, bei welchen der Regenerationsprozeß des Rüssels bereits vollkommen geschlossen ist, Exemplare aufzufinden mit zwei symmetrisch angeordneten Nephridialpori.

Wiederholt fand ich auch Exemplare, die einen medianen Porus besaßen; derselbe führte in ein weites ectodermales Atrium, in welches jedoch nicht ein, sondern beide Cölomsäcke einmündeten. Derartige Fälle hat SPENDEL als Anomalie auch bei normalen *Ptychodera minuta* beobachtet.

Wie weiter unten gezeigt werden soll, so machten ein derartiges Evolutionsstadium aller Wahrscheinlichkeit nach die Nephridien auch in der Phylogenese durch.

Zweiter Fall. Als eine Erscheinung von Atavismus müssen auch die Fälle einer Bildung ausschließlich mesodermaler Teile der Nephridien bei der Regeneration des Rüssels angesehen werden. Normalerweise mündet, wie bekannt, der dorsolaterale Cölomsack nicht direkt nach außen, sondern in einen speziellen ectodermalen Kanal (Eichelpforte). Bei der Regeneration wird dieser Kanal häufig überhaupt nicht gebildet, und das Cölom mündet unmittelbar nach außen (Fig. 20, Taf. XV) (*Antenephros* nach SCHIMKEWITSCH). Das Auftreten eines Nephridiums bei der Regeneration des Rüssels muß natürlich als Atavismus bezeichnet werden.

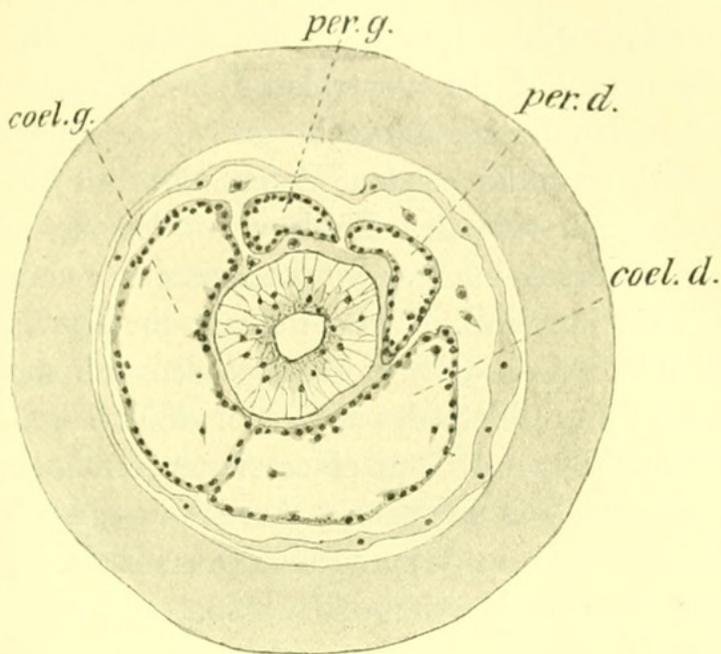
Dieselbe Deutung muß auch der Tatsache gegeben werden, daß bei der Regeneration bisweilen typische, gut ausgebildete peritoneale Nephridialtrichter gebildet werden (Textfig. 6), welche, wie bekannt, bei der embryonalen Entwicklung nicht angelegt werden.

Dritter Fall. Auf einen atavistischen Rückschlag führe ich unter andern auch die Regeneration zweier Pericardialbläschen statt eines normalen, welche ich häufig beobachtet habe, zurück (Textfig. 16 a).

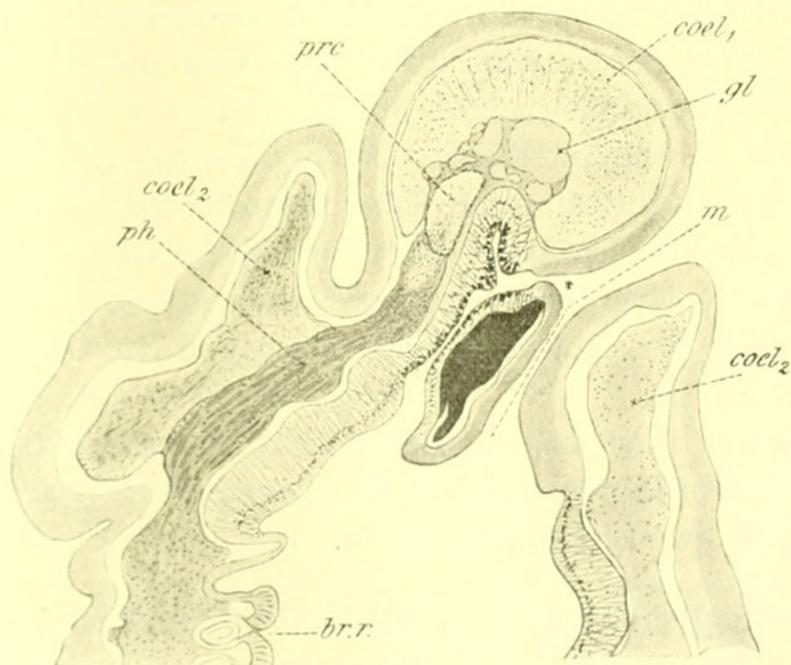
Hinsichtlich der Einzelheiten verweise ich auf meine Mitteilung im Zoolog. Anz. (1907, a).

Vierter Fall. Eine Erscheinung von Atavismus bei der Regeneration stellen die Fälle einer Ausmündung nach außen des distalen Endes der Notochorda bei der Regeneration einiger Exemplare von *Ptychodera*, vermittels einer besonderen Öffnung dar.

Normalerweise endigt, wie bekannt, der präorale Abschnitt des Darmes — die sog. Notochorda — im Rüssel blind. Es kommen jedoch Fälle vor, in denen im regenerierten Rüssel an dem distalen Ende des präoralen Darmes (welcher sich verbreitert und mit seiner ventralen Seite dem Ectoderm dicht anliegt) eine Kommunikation mit der Außen-



Textfig. 16 a.



Textfig. 17.

welt sich ausbildet. An der angegebenen Stelle bildet das Ectoderm des Rüssels eine seichte Vertiefung, welche in enge Berührung mit der

Wand des präoralen Darmes tritt, mit derselben verwächst, worauf an der Verwachungsstelle ein Porus entsteht. Textfig. 17; Fig. 8, Taf. XIII stellt die Abbildung eines Sagittalschnittes durch einen derartigen anormal regenerierten Rüssel dar. Die Beteiligung der ectodermalen Einstülpung an der Bildung dieses Porus, die Lagerung desselben auf der ventralen Rüsselseite, der histologische Charakter schließlich der sog. Notochorda (Anwesenheit von Drüsen in derselben) zwingt unwillkürlich zur Annahme, daß die beschriebenen Fälle einer Kommunikation des Hohlraumes der Notochorda mit der Außenwelt nur als Erscheinungen von Atavismus gedeutet werden können.

Fünfter Fall. Unzweifelhaft ein Atavismus ist auch die Bildung bei der Regeneration von *Ptychodera* der sog. »supraoesophageal notochord« im Gebiete des Kragens. Wie bekannt, kommt dieses Gebilde, welches das Aussehen einer rinnenförmigen Falte der dorsalen Oesophaguswand in der ganzen Ausdehnung des Kragens, als eine unmittelbare Fortsetzung des präoralen Darmes einigen Arten von Enteropneusta (der Familie Harrimaniidae) zu. Bei *Ptychodera* fehlt dieses Organ normalerweise.

Bei der Regeneration im Gebiete des Kragens kann man fast stets die Bildung dieser Notochorda im Kragen beobachten. Fig. 11, Taf. XIV; Fig. 31, Taf. XVI gibt dieses Organ ausgezeichnet wieder; dasselbe hat das Aussehen einer rinnenförmigen Vertiefung der Darmwand. Es ist interessant, daß auch bei der embryonalen Entwicklung bisweilen dieses Organ bei solchen Enteropneusta auftritt, bei denen es im erwachsenen Zustande nicht beobachtet wird.

Aus dem oben Mitgeteilten ist somit ersichtlich, daß:

- 1) bei der Regeneration der Enteropneusta die organogenetischen Prozesse auf einem mehr palingenetischen Wege verlaufen;
- 2) bei der Regeneration Fälle von Atavismus beobachtet werden;
- 3) prinzipiell zwischen der Regeneration und der Ontogenese kein Unterschied besteht.

Ich will nun versuchen, in Berücksichtigung des Mitgeteilten auf Grund des gesammelten Materials einige Fragen hinsichtlich der Morphologie der Enteropneusta zu beleuchten.

Die morphologische Bedeutung des endgültigen Rüsselcöloms der Enteropneusten und seine Beziehungen zum Pericardium.

Die Cölomhöhlen des vorderen und hinteren Segmentes der Enteropneusta, d. h. des Kragens und des Rumpfes, rufen keine Mißverständnisse hervor — in beiden Segmenten sind typische paarige Cölomhöhlen

vorhanden. Anders verhält es sich mit dem Rüsselcölom; wie bekannt ist dasselbe bei sämtlichen bekannten Vertretern der Enteropneusta ein unpaares Gebilde. Diese Tatsache würde an und für sich noch keine besondere Schwierigkeiten bewirken, da die Organisation des Rüssels hinreichende Befunde für die Annahme einer Herkunft dieses unpaaren Cöloms aus einer paarigen Anlage (Vorhandensein eines Mesenteriums auf der ventralen Seite des Rüssels, zwei Nephridien) aufweist. Die Frage wird jedoch kompliziert durch den Umstand, daß im Rüssel neben dem Cölomhohlraum noch ein Nebencölombläschen in Gestalt des Pericardiums, oder wie es SPENDEL genannt hat, »der Herzblase«, vorhanden ist. SPENDEL (93) stimmt in der Deutung dieses Gebildes vollkommen mit der Ansicht BOURNES überein und hält die Herzblase für ein Rudiment der rechten Hälfte des Rüsselcöloms.

Im Rüssel der Enteropneusta sind somit zwei Cölomgebilde vorhanden, 1) das eigentliche Cölom, das mit der Außenwelt kommuniziert, und 2) ein geschlossenes Säckchen, das Pericardium. Es entsteht nun die Frage, in welchen Beziehungen diese Gebilde zueinander stehen? Nach der Hypothese von BOURNE und SPENDEL muß das Pericardium als eine reduzierte Hälfte (und zwar die rechte) des ursprünglichen paarigen Cöloms angesehen werden. Die Hypothese, welche das Pericard der Enteropneusta als Rudiment des rechten Cöloms aufgefaßt haben will, hat in der letzten Zeit einen Verteidiger in SCHEPOTIEFF (07), welcher den Knospungsprozeß bei den Pterobranchia untersucht hat, gefunden. Dieser Forscher kam auf Grund seiner Beobachtungen zu demselben Schluß wie BOURNE und SPENDEL. Ohne die Namen dieser Forscher zu nennen, äußert SCHEPOTIEFF »seine« Ansicht in dieser Frage, wobei er seine Betrachtungen auch auf die Enteropneusta überträgt. Den Prozeß der Bildung des Pericardiums aus der rechten Hälfte des ab origine paarigen Cöloms des Kopfschildes der Knospen der Pterobranchia demonstriert Autor in einer Reihe von Schemata. Leider sind seine Befunde wenig überzeugend.

Augenscheinlich verläuft der Bildungsprozeß des Pericards bei den Pterobranchia viel komplizierter als ihn SCHEPOTIEFF beschreibt. Nach der Arbeit von HARMER (05) und ANDERSSON (07) zu urteilen, ist der Prozeß sehr verwickelt; jedenfalls verläuft er durchaus nicht so schematisch, wie SCHEPOTIEFF ihn schildert. Nach den Beobachtungen von ANDERSSON nimmt das Pericardium in der Knospe von *Cephalodiscus* bereits in den frühesten Entwicklungsstadien eine mediane Lagerung im Rüssel ein. Über die Herkunft des Pericards bei der Knospung von *Cephalodiscus* ist HARMER in Gegensatz von SCHEPOTIEFF der Ansicht,

daß das ab origine unpaare Cöloin des Kopfschildes sich spaltet und das definitive Cöloin sowie das Pericardium entstehen läßt (S. 96).

Die hauptsächlichsten Schlüsse, die der Hypothese von BOURNE-SPENGLER als Stütze dienen konnten, die Beobachtungen von SCHEPOTIEFF hinsichtlich der Bildung des Pericards bei der Knospung der Pterobranchia, sind somit nicht fest begründet.

Zwecks Klarlegung der Morphologie des Pericards der Pterobranchia ist es durchaus erforderlich, den Differenzierungsprozeß desselben während der Embryonalentwicklung zu kennen. Einige Befunde über die Entwicklung von *Cephalodiscus* teilt HARMER (05) und ANDERSSON (07) mit. In der Arbeit von HARMER fehlen Hinweise über die Bildung des Pericards. ANDERSSON gibt eine Reihe wertvoller Beobachtungen hinsichtlich der Bildung der Cöloin gebilde des Kopfschildes von Larven und beschreibt unter anderem den Differenzierungsprozeß des Pericards. Nach den Beobachtungen von ANDERSSON an Larven von *Cephalodiscus* bildet sich bei ihnen das Pericard in Zusammenhang mit dem Cöloin des Rüssels. Die Zeichnungen des Forschers (Fig. 81, 82, 83 sowie 78) erinnern lebhaft an die Bilder, welche ich in meinen Präparaten beobachtet habe (Bildung des Pericards durch Abschnürung vom rechten Cöloin divertikel im Rüssel von *Ptychodera*). Offenbar verlaufen beide Prozesse — die Bildung des Pericards während der Ontogenie von *Cephalodiscus* einerseits und bei der Regeneration der Enteropneusta andererseits — in vollkommen analoger Weise. Die Figuren ANDERSSONS zeugen jedenfalls in überzeugender Weise zugunsten einer Abschnürung des Pericardialbläschens vom Cöloin des Kopfschildes¹. Wie dem auch sei, wird sogar das Pericardium von *Cephalodiscus* als vollkommen selbständige Bildung angesehen, welche dem ursprünglichen Cöloin des Kopfschildes vollkommen gleichkommt, so ist dieses kleinere Cöloin nach den Untersuchungen von ANDERSSON bei Pterobranchia zunächst links vom ursprünglichen Cöloin gelegen (nicht rechts wie es SCHEPOTIEFF beschreibt).

Bei den Enteropneusta ist umgekehrt in Übereinstimmung mit dieser Hypothese die ursprüngliche Lagerung des Pericards rechts vom Rüsselcöloin.

Auf Grund einer kritischen Übersicht der Literaturbefunde und

¹ ANDERSSON ist übrigens geneigt, anzunehmen, daß das Pericardium nicht nur in Zusammenhang mit dem Cöloin, sondern auch mit dem primären Darm steht. Diese Schlußfolgerung illustriert er jedoch durch keine Zeichnung und erwähnt sie nur unter anderem. Nach den Figuren, die ANDERSSON anführt, spricht kein Befund zugunsten einer Kommunikation des Pericardiums mit dem Darm.

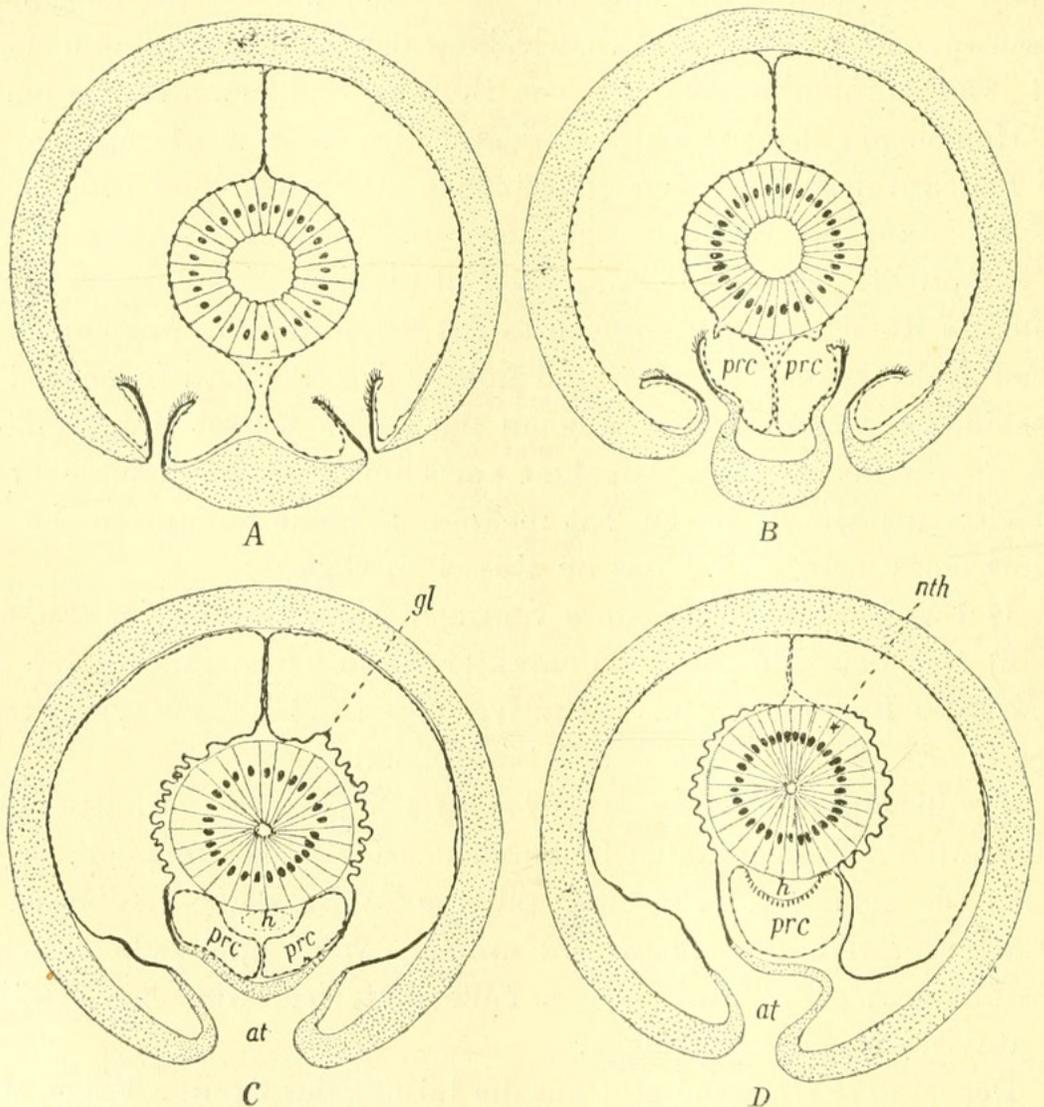
seiner eignen Beobachtungen gelangt somit ANDERSSON zum Schluß, daß das Pericard der Enteropneusta der rechten, dasjenige der Pterobranchia der linken Hälfte des ursprünglichen paarigen Rüsselcöloms entspricht (S. 108—109).

Meine Ansicht über die Morphologie des Pericards und des mit ihm verbundenen Rüsselcöloms ist nun folgende: Es unterliegt für mich keinem Zweifel, daß letzteres mit dem Pericard in genetischem Zusammenhang steht. Es fragt sich nur, welcher Art dieser Zusammenhang ist. Vor allem ist es erforderlich, die Frage klarzustellen, ob das Rüsselcölom ab origine ein paariges oder ein unpaares Gebilde sei? Es unterliegt keinem Zweifel, daß die letztere Möglichkeit dem wahren Sachverhalt entspricht. Nun entsteht die Frage, wo das Homologon der verschwundenen Hälfte des Rüsselcöloms der Enteropneusta zu suchen sei? Die Autoren, angefangen von BOURNE und SPENGLER, halten für ein Homologon desselben das Pericard. Ich kann nicht zugeben, daß das Pericard dem Rest einer ursprünglich gleichen Cölomhälfte, welche durch den auf ihre Kosten ausgewachsenen Nachbar verdrängt worden ist, entspricht. Meiner Meinung nach ist die definitive unpaare Cölomhöhle des Rüssels der Enteropneusta das Resultat einer Verschmelzung zweier Hälften, einer rechten und linken; das Pericard jedoch ist ein selbständiges Gebilde, welches somit das dritte Rüsselcölom vorstellt. Den Beweis für die erste Annahme entnehme ich dem Bau selber des Rüssels; uns stehen in der Tat mehrere Befunde zugunsten der Annahme eines paarigen Cöloms im Rüssel zu Gebote:

- 1) Das Vorhandensein eines ventralen Mesenteriums im Rüssel.
- 2) Der deutlich paarige Charakter des Cöloms im unteren Abschnitt des Rüssels, wo das definitive Cölom unten zwei symmetrisch angeordnete Säcke (dorsolaterale Säcke) bildet.
- 3) Fälle eines Vorhandenseins von zwei Nephridien, vermittels derer beide unteren dorsolateralen Cölomsäcke nach außen münden.
- 4) Die anomalen Fälle einer Bildung zweier Pericardialblasen bei der Regeneration von *Ptychodera minuta*, wobei eine jede derselben selbständig angelegt wird. Diese Fälle halte ich, wie oben erwähnt, für atavistische Erscheinungen.

Der letztere Umstand gibt uns die Lösung der zweiten Frage, stellt das wahre Verhältnis des Pericards zum Rüsselcölom klar. Wenn der Tatsache einer Bildung zweier Pericardien bei der Regeneration des Rüssels die Bedeutung einer atavistischen Erscheinung zukommt, so kann folgendes Bild einer Evolution der Cölomgebilde des Rüssels geschildert werden. In frühen Evolutionsstadien besaßen die

Enteropneusta in ihrem Rüssel zwei Cölome, die zu beiden Seiten des Rüsselteiles des Darmes (Notochorda des Rüssels der jetzt lebenden Enteropneusta) gelagert waren. Von jeder Cölomhälfte schnürte sich am dorsalen Ende ein kleiner Abschnitt ab, der sich in Gestalt eines geschlossenen Säckchens absonderte. Diese neugebildeten Cölomsäcke, welche mit ihren distalen Enden das dorsale Mesenterium des vorderen Segmentes (Rüssels) bilden, gaben dem Pericardium den Ursprung. Wie bei der Annelide der dorsale Blutsinus zwischen den auseinander gewichenen Wandungen der an den Darm grenzenden Cölomsäcke entsteht, so wurde auch bei den Vorfahren der Enteropneusta der Hohlraum des Blutgefäßes von den distalen Enden des rechten und



Textfig. 18.

linken Cöloms umfaßt. Der Unterschied besteht nur darin, daß im letzteren Falle die distalen Abschnitte dieser Cölomhöhlen sich beiderseits von dem Cölom als selbständige Säcke abgesondert und zunächst

ein paariges, darauf ein unpaares Pericard gebildet hatten. Der beschriebene Prozeß ist auf dem beigegebenen Schema bildlich dargestellt (Textfig. 18).

Diese Hypothese gibt unter anderm auch eine Erklärung dafür, daß eine derartig geringe Übereinstimmung in der Lagerung des Pericards bei Enteropneusta und Pterobranchia beobachtet wird. ANDERSSON hat auf den Unterschied zwischen ihnen hingewiesen, daß bei den Enteropneusta die ursprüngliche Lage des Pericards auf der rechten Seite vom definitiven Cölom, bei den Pterobranchia im Gegenteil auf der linken war. In Übereinstimmung mit der erwähnten Hypothese von der paarigen Herkunft der Vorfahren beider ist eine Erklärung für dieses Verhalten darin gegeben, daß bei der ferneren Evolution bei den Pterobranchia das rechte Pericardium atrophierte, bei den Enteropneusta im Gegenteil das linke. Es ist übrigens noch eine Möglichkeit vorhanden, daß beide Pericardia in einen unpaaren medianen Sack verschmolzen sind.

Die morphologische Bedeutung des Pericards.

Bereits in meiner vorläufigen Mitteilung wies ich bei Besprechung der Morphologie des Pericards der Enteropneusta auf die Ähnlichkeit dieses Organs mit dem Cardiopericardium der Tunicata hin (DAWYDOFF, 02). Nachdem meine Anmerkung im Zoolog. Anzeiger erschienen war, trat auch RITTER (02) mit derselben Hypothese auf.

Die Homologie des Cardiopericards der Enteropneusta mit den entsprechenden Gebilden bei den Tunicaten ist zweifellos, die Frage ist jedoch nicht dermaßen schematisch, wie sie mir früher erschien, denn der Cardiopericardialapparat der Tunicata zeichnet sich durch große Kompliziertheit aus.

Nach den klassischen Untersuchungen von VAN BENEDEN und JULIN (86) über die Entwicklung von *Clavellina* ist durch eine Reihe von Untersuchungen vieler Forscher klargestellt, daß bei den Ascidien sowie bei den Appendicularien das Pericard in engem Zusammenhang mit dem Pharynx durch eine Reihe von Gebilden, die als Pro- und Epicardium bezeichnet werden, steht. Außerdem entsteht das Pericard hier aus dem Entoderm, während bei sämtlichen übrigen Metazoa dasselbe mesodermaler Natur ist.

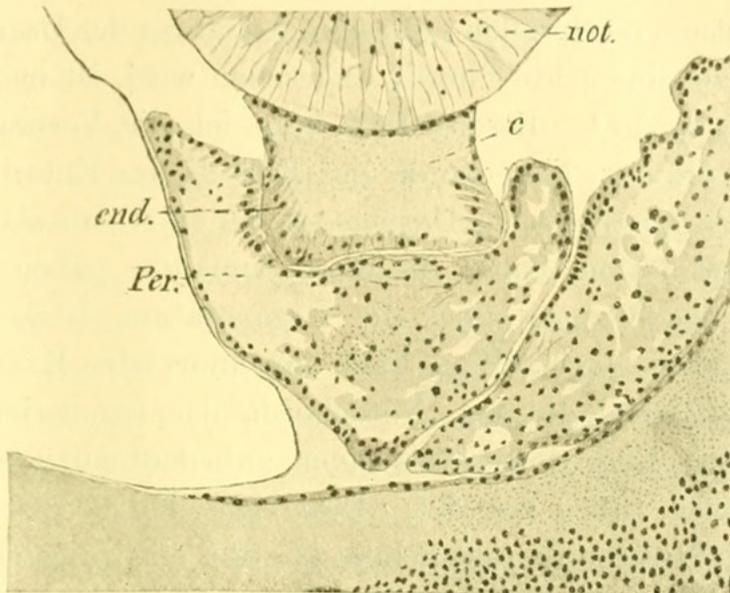
Möglicherweise können die zwei procardialen Röhren, welche sich vom Pharynx abschnüren, als zwei, in ihrer Entwicklung verspätete Cölomsäcke, die sich enterocöl bilden, angesehen werden.

Ein Vergleich des Cardiopericardiums der Enteropneusta mit dem

analogen Gebilde bei Appendicularien, welchen ich früher für möglich hielt, ist jedoch nicht durchführbar, infolge des komplizierten Baues dieses Apparates, wie bei den meisten Ascidien. Wenn dem Bildungsmodus des Pericards bei *Ptychodera*, nach welchem letzteres sich von den distalen Enden der Perihämalröhren (S. 255, Fig. 8) abschnürt, eine gewisse morphologische Bedeutung zuerkannt wird, so könnten diese Perihämalröhren allenfalls noch, wenn auch mit großen Schwierigkeiten, dem Pericard der Tunicata gleichgestellt werden, welches sich dann nicht unmittelbar aus dem Darmkanal, sondern aus der Wand des dritten Cölomsegmentes bilden würde (DAWYDOFF, 07, a). Ein derartiger Vergleich des Cardiopericardialapparates der Tunicata mit demjenigen der Enteropneusta wäre jedoch, wie gesagt, mit großen Schwierigkeiten verknüpft, wenn unter den Ascidien nicht Beispiele eines einfach gebauten Pericards vorhanden wären. Einen derartigen Fall stellt *Ciona intestinalis* dar. Der Cardiopericardialapparat dieser Form ist äußerst ausführlich von SELYS LONGCHAMPS (1900) und WILLEY (94) studiert worden. Derselbe besteht aus zwei Pericardbläschen, die medial zu beiden Seiten des »sillon retropharyngien« angeordnet sind. Im Verlauf der Entwicklung nähern sich diese Bläschen einander und gehen auf die rechte Seite der Larve über. Im Mesenterium tritt ein Hohlraum auf — der Herzsinus, worauf beide Pericardbläschen in eines verschmelzen. Bei *Ciona intestinalis* entwickeln sich somit die Pericardia ohne Vermittlung von Procardien. *Ciona* gibt daher die Möglichkeit, die Cardiopericardialgebilde der Enteropneusta und Tunicata zu vergleichen. Wenn außerdem die Hypothese einer paarigen Entstehung des Pericards der Enteropneusta angenommen wird, so kann eine vollkommene Parallele zwischen dem Cardiopericard dieser und dem Herzen der Wirbeltiere durchgeführt werden. Besonders scharf tritt diese Ähnlichkeit beim Vergleich der Enteropneusta mit den Anamniern hervor, bei denen, wie bekannt, das Herz auf primitivere Weise gebildet wird als bei den Amnioten, bei welchen die großen Dottermengen den Prozeß modifizieren.

Das Vorhandensein eines Endocards im Herzen der Wirbeltiere stellt ein Unterscheidungsmerkmal derselben dar. LANG (02) spricht diesem Merkmal eine besonders große Bedeutung zu; mir scheint es jedoch, daß auch bei den Enteropneusta ein Homologon eines Endocardiums gefunden werden kann. Bisweilen ist die Herzlacune bei *Ptychodera* von einer scharf ausgeprägten Zellschicht (*end*) ausgekleidet, die in einigen Fällen eine echte, dichte Wand bildet (Textfig. 18, a). Derartige Bilder habe ich mehrfach gesehen. Es ist durchaus nicht unwahr-

scheinlich, daß hier in diesem Gebilde ein Homologon des Endocards im Herzen der Wirbeltiere vorliegt, wodurch die Bestimmung LANGS (02) an Präzision einbüßt. Bei den Pterobranchia sind auf der Innenfläche des Herzens desgleichen Reste eines Zellendothels vorhanden. Darüber



Textfig. 18 a.

werden einige Angaben in der Arbeit von SCHEPOTIEFF über *Cephalodiscus* (07) gefunden; dieser Forscher schreibt unter anderm: »In dem Hohlraum des Herzens, der Sinuse oder der Gefäße werden nur sehr selten besondere innere Zellen beobachtet« (S. 130). Diese Zellen bilden augenscheinlich zuweilen eine vollkommene innere Auskleidung des Blutsinus. Auf einer Figur von SCHEPOTIEFF (05) ist ein Endothel abgebildet, welches den ventralen Sinus auskleidet (Taf. I, Fig. 3).

Zur Frage über die Chorda der Enteropneusta.

Wenn überhaupt bei den Enteropneusta ein Homologon der Chorda der Wirbeltiere vorhanden ist, so muß natürlich, wie es auch RITTER getan hat, vor allem die Rinne berücksichtigt werden, welche bei einigen Vertretern der Gruppe sich längs dem Oesophagus im Bereich des ganzen Kragens erstreckt (supraoesophageal Notochord). Diese Rinne ist der abgesonderte obere Teil der oberen Wand des Oesophagus und erinnert lebhaft an die frühen Stadien der Chordaanlage bei den Wirbeltieren.

Es ist möglich, daß die Vorfahren der recenten Enteropneusta, bei denen der jetzt blinde präorale Abschnitt des Darmes (»Notochord des Rüssels, Stomochord) als Oesophagus fungierte, eine gut ausgebildete Notochorda im Kragen hatten. Nachdem jedoch der Mund nach hinten

gerückt ist (siehe unten), d. h. nachdem der ursprüngliche Oesophagus zu einem blinden Anhang des Darmes umgestaltet ist, welcher die Funktion einer Chorda auf sich nimmt — wird die Notochorda im Kragen reduziert. Als Homologon der Chorda der Wirbeltiere kann ich somit nur die Notochorda des Kragens anerkennen. Die morphologische Bedeutung des blinden präoralen Anhanges des Darmes, welcher seit BATESON als eine echte Chorda angesehen wird, ist meiner Ansicht nach eine ganz andre¹. Bereits 1902 habe ich die Vermutung ausgesprochen, daß die sog. Notochorda des Rüssels der Enteropneusta ein echter präoraler Abschnitt des Darmes ist, der einstmals als Oesophagus funktioniert hat. Den Grund für diese Annahme gaben einige oben angeführte Beobachtungen über die Regeneration dieses Organs ab, und zwar mehrfach angetroffene Fälle von anormalen Exemplaren von *Ptychodera*, bei denen die sog. Notochorda des regenerierten Rüssels an dem distalen Ende vermittels einer unbedeutenden ectodermalen Einstülpung nach außen mündet. Derartigen Fällen spreche ich eine atavistische Bedeutung zu und nehme an, daß einstmals der Mund der Vorfahren der recenten Enteropneusta viel höher gelegen war, als bei den jetzt lebenden Vertretern, und zwar auf der ventralen Seite des Rüssels, d. h. im ersten Metamer. Nach dieser Hypothese funktionierte das Organ, welches als Notochorda des Rüssels (oder Stomochord nach der Terminologie von WILLEY) bezeichnet wird, früher als Oesophagus. Zugunsten der von mir ausgesprochenen Ansicht spricht indirekt die Art der Differenzierung der sog. Notochorda der Pterobranchia nach den Beobachtungen von SCHEPOTIEFF. Der jüngste Forscher der Morphologie der Pterobranchia, und zwar von *Cephalodiscus*, ANDERSSON, nimmt meine Hypothese an². Einer gleichen Ansicht ist auch SCHIMKEWITSCH (03). Der Unterschied in der Ansicht dieses Forschers und meiner besteht darin, daß nach SCHIMKEWITSCH der Mund nach hinten gerückt ist, während ich der Meinung bin, daß der jetzige Mund eine Neubildung ist.

Morphologie der Rüsselkanäle (Eichelporten).

Bereits vor längerer Zeit hat auf Grund rein aprioristischer Annahmen SCHIMKEWITSCH (89) die Rüsselporen der Enteropneusta mit

¹ Dem von WILLEY (1899) als »pygochord« bezeichneten Organ kann ich keine morphologische Bedeutung zusprechen.

² Nachdem ANDERSSON meine Ansicht zitiert hat, schreibt er: »Möge ich doch auf die Möglichkeit hinweisen, daß der Mund bei den Vorfahren der Enteropneusten der Hemichordaten weiter nach vorn, in der Nähe des vorderen Endes der Stomachorda gelegen, und daß die Stomachorda ursprünglich als der vordere Teil des Pharynx fungiert hat« (S. 109).

den Metanephridien der Anneliden verglichen. Zur Feststellung dieser Homologie war es zunächst notwendig, den Beweis zu liefern, daß der Rüsselporus der Enteropneusta ein ab origine paariges Gebilde sei. Seit den oben angeführten Untersuchungen von SCHIMKEWITSCH war eine Reihe von Formen nachgewiesen worden, bei denen im Rüssel normalerweise zwei vollkommen symmetrisch angeordnete Poren vorhanden sind.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß der bei der Mehrzahl der recenten Enteropneusta vorhandene unpaare Porus eine sekundäre Erscheinung ist, ebenso wie bei den Echinodermlarven die unpaare Hydrocölanlage mit ihrem einzigen Steinkanal eine sekundäre Erscheinung ist. So lautet die herrschende Ansicht. Nur SPENGEL (93) ist der entgegengesetzten Ansicht. Er schreibt, daß »das Vorhandensein einer Pforte eine ältere Phase in der Phylogenie sei« und fügt dem bei »kann ich die ontogenetisch zuerst auftreffende Pforte als die primäre, die andre als die sekundäre bezeichnen« (S. 471).

Es haben jedoch die Befunde der Embryonalentwicklung die aprioristischen Annahmen einer Homologie zwischen Rüsselporen und Nephridien nicht bestätigt.

Die Beobachtungen von BATESON und SPENGEL sprechen für eine ectodermale Herkunft der Eichelporten. Nach den Untersuchungen dieser Autoren verhält es sich bei der Ontogenie dermaßen, daß der blinde ectodermale Kanal (welcher sich durch Invagination oder Delamination bildet) ins Cölom durchbricht.

Der Regenerationsprozeß ergibt bestimmte Hinweise auf die Morphologie und Evolution dieser Organe bei *Ptychodera minuta*. Im Falle einer Anlage bei der Regeneration der Nephridien zweier Peritonealtrichter und zweier ectodermaler Einstülpungen ist die Anlage mit dem Prozesse der Bildung der Metanephridien bei den Anneliden eine vollkommene. Die regenerative Organogenese läßt hier palinogenetische Entwicklungsmerkmale erkennen.

Die regenerative Organogenese weist jedoch auf ein primitiveres Stadium der Evolution der Rüsselporen hin, und zwar meiner Meinung nach in dem Falle, wenn die mesodermalen Nephridialtrichter unmittelbar nach außen münden, d. h. ohne Vermittlung von Ectodermkanälen (*Antenephros*).

Die ectodermalen Nephridialkanäle der Enteropneusta halte ich somit für Neubildungen. In dem ersten Evolutionsstadium dieses Organs bestand derselbe wahrscheinlich nur aus einem Mesodermtrichter, welcher mit den äußeren Hautdecken des Rüssels in Berührung kam

und nach außen durchbrach (Textfig. 18, *A*). Die folgende Komplikation dieses Organs bestand darin, daß auf der dorsalen Rüsselseite zwei symmetrisch angeordnete Ectodermeinstülpungen, in welche die Nephridialtrichter ausmündeten, entstanden (Textfig. 18, *B*). Im weiteren wurden beide Ectodermsäckchen in den Boden einer großen Ectodermeinstülpung, welche ein Atrium vorstellte, verschoben (Textfig. 18, *C*). In diesem Stadium mündet somit jeder Peritonealtrichter in einer besonderen Öffnung des ectodermalen Atriums, die Verbindung dieses mit der Außenwelt erfolgt jedoch nur vermittelt einer medianen Öffnung — dem Porus. Es ist ohne weiteres klar, daß dieser Porus morphologisch durchaus nicht der Ausführungsöffnung des Nephridiums entspricht. Der Nephridialporus ist in diesem Stadium im Boden des Atriums. Textfig. 18, *D* gibt die weiteren Veränderungen wieder, welche der Nephridialapparat erleidet, bevor er den Zustand erreicht, welchen er zurzeit bei der Mehrzahl der Enteropneusta darbietet. Auf dem Stadium *D* hat eine Verbindung der rechten Cölomhälfte mit dem Atrium bereits aufgehört; erstere erscheint nun als ein Blindsack. — Die ectodermale Einstülpung des Atriums, in welches sich in dem vorhergehenden Stadium das rechte Cölom eröffnet, wird allmählich ausgeglichen. Die Mündung des Atriums selber liegt noch fast median. Mit der allmählichen Ausgleichung der rechten Atriumhälfte rückt auch der Atriumporus nach links und kommt schließlich in der Mehrzahl der Fälle vollkommen auf die linke Seite des Rüssels zu liegen. Auf diesem Evolutionsstadium werden auch die meisten recenten Enteropneusta angetroffen. Vorher noch sind dieselben des excretorischen Charakters des Epithels des Nephridialtrichters verlustig gegangen — der Verlust eines abgesonderten, excretorischen Trichters wird wahrscheinlich durch das Auftreten einer Neubildung — des Glomerulus (*gl*) — bedingt, welcher die secretorische Funktion übernahm (WILLEY, 1899, S. 306).

Aus dem Mitgeteilten ist es klar, daß bei den recenten, bisher bekannten Vertretern der Enteropneusta die Rüsselporen ein Organ darstellen, welches seine Funktion geändert hat und unzweifelhaft den Metanephridien der Anneliden homolog ist. Derselbe besteht nur aus mesodermalen Teilen. Das, was als ectodermaler Nephridialkanal angesehen wird (der typischste Teil der Eichelpforte), ist ein vom Nephridium unabhängiges Gebilde; dasselbe ist das ectodermale Atrium, in welches die Nephridien münden. Sämtliche oben angeführten mutmaßlichen phylogenetischen Entwicklungsstadien des Nephridialapparates der Enteropneusta können ausgezeichnet bei der Regeneration verfolgt werden. Bisweilen behält auch die ontogenetische Organogenese

den palingenetischen Verlauf des Evolutionsprozesses dieses Organs bei. Zwischen erwachsenen *Ptychodera minuta* werden bisweilen Exemplare angetroffen, welche auf dem Stadium *B* oder *C* stehen geblieben sind (der Nephridialapparat normaler Individuen dieser Form ist durch einen linken Porus — Stadium *D* — charakterisiert).

Zur Frage über die Morphologie des Dorsalnerven des Kragens.

Das Nervenrohr des Kragens der Enteropneusta — sein histologischer Bau, seine Lagerung auf der dorsalen Seite des Tieres, stellt eines der Hauptargumente dar zugunsten der Theorie einer Zugehörigkeit der Enteropneusta zum Typus der Chordata. Nur SPENGLER ist gegen diese Deutung, welche die Mehrzahl der Forscher dem Kragennerven gibt, indem sie ihn als Centralnervensystem der Enteropneusta ansieht, aufgetreten. SPENGLER mißt dem Umstande, daß das angegebene Organ in der Mehrzahl der Fälle ein röhrenförmiges Gebilde, welches durch Invagination entstanden ist, darstellt, keine Bedeutung zu. Das hauptsächlichste Gegenargument SPENGLERS besteht darin, daß nach seinen Beobachtungen lange vor der Bildung des Nervenrohres des Kragens der Kragennerv bereits vollkommen differenziert ist, wobei er ein kontinuierliches Ganzes mit dem dorsalen Nervenstrang des Rumpfes darstellt. Die Versenkung des Abschnittes des Kragennerven unter die Haut und die Bildung eines Rohres ist somit nach der Ansicht von SPENGLER eine sekundäre Erscheinung, der keine morphologische Bedeutung zukommt.

Meine Beobachtungen stimmen vollkommen mit den Beobachtungen von SPENGLER überein: auch bei der Regeneration wird lange vor dem Invaginationsprozeß auf der dorsalen Seite des neuen Kragens ein Nervenstrang gebildet, welcher sich histologisch durchaus nicht von der Nervenanschwellung im Rumpfgebiet unterscheidet. In den weiteren Stadien erfolgt eine Versenkung des Abschnittes des Nerven im Kragen unter die Haut mit den angrenzenden Abschnitten derselben (welche keine Differenzierungsmerkmale aufweist). Auf diese Weise stellt bloß der untere Teil des gebildeten Nervenrohres einen differenzierten Nerven dar, die übrigen angrenzenden Teile des Nervenrohres sind typische Abschnitte der Hautschicht, welcher bisweilen seinen histologischen Habitus eines normalen Ectoderms beibehält (Fig. 31, Taf. XVI).

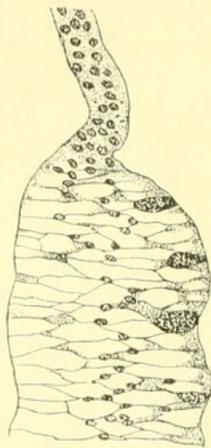
Regenerationsverfahren.

Regeneration im eigentlichen Sinne und Morphollaxis.

Zum Schluß will ich noch mit wenigen Worten eine äußerst wichtige Frage hinsichtlich der Bahnen der Regeneration berühren.

Der Regenerationsprozeß der Enteropneusta verläuft auf verschiedene Weise.

Zunächst wird der typische Fall beobachtet — die Regeneration im eigentlichen Sinne, d. h. die Bildung einer Regenerationsknospe, in deren Bestand eine Reihe undifferenzierter Anlagen, Gewebsderivate und Organe alter Körperabschnitte eingehen. Die neugebildeten Zellmassen ergeben auf dem Wege einer allmählichen Differenzierung im Endresultat Organe, wie sie für den normalen Organismus charakteristisch sind, in ihrer normalen Lagerung. Bei einem derartigen Regenerationsmodus kann das Regenerat auch durch Auswachsen der Gewebe und Organe der nachgebliebenen Körperteile gebildet werden (Anastase nach der Terminologie von SCHULTZ); sämtliche Organe stellen in diesem Regenerat jedenfalls Komplexe neugebildeter Zellen dar. Ein derartiger Regenerationsmodus ist besonders für metamer gebaute Organismen, z. B. Anneliden, charakteristisch.



Textfig. 19.

Der Prozeß einer Neubildung von Zellelementen durch Auswachsen alter differenzierter Gewebe wird bei der Regeneration von *Ptychodera* in ausgedehntem Maße beobachtet. Sogar ein derartig spezialisiertes Epithel, wie das Epithel des Oesophagus gibt nach der Durchschneidung am distalen Ende neue Elemente von vollkommen anderm Charakter im Vergleich mit den alten Zellen (Textfig. 19).

Bei der Regeneration erfolgt bisweilen ein Prozeß, der einige Ähnlichkeit mit dem Prozeß des Abwerfens der oberen Hautschichten bei einigen Tieren hat, indem unter dem alten, degenerierenden, ectodermalen Epithel sich ein neues, junges bildet, welches allmählich, indem es sich an mehreren Stellen bildet, den ganzen Körper des Tieres auskleidet, worauf das degenerierte Epithel abgestreift wird. In derartigen Fällen bildet sich das neue Epithel durch Auswachsen der Zellen derjenigen Abschnitte des alten Epithels, welche nicht degenerieren. Ein derartiges Epithel ist z. B. dasjenige, welches an den dorsalen Nervenstamm des Rumpfes angrenzt. Bisweilen wird ein interessantes Bild beobachtet: das ganze Ectoderm ist infolge der Regeneration bis zur Unkenntlichkeit verändert; dasselbe ist gequollen, ein Teil desselben ist in Schleimklumpen umgewandelt. Eine derartige Degeneration wird nur im Gebiete des Dorsalnerven nicht beobachtet — im Gegenteil, ich habe die Beobachtung machen können, daß zu dieser

Zeit die Seitenabschnitte der Nervenzellenanhäufung durch Auswachsen ein neues Ectoderm liefern, welches unter dem alten auswächst und dasselbe ersetzt. Dieses weist unter anderm auf die äußerst geringe histologische Differenzierung des Nerven bei den Enteropneusta hin.

Ich will hier noch darauf aufmerksam machen, daß bei dem Auswachsen der Gewebe während der Regeneration fast nie Caryokinese beobachtet wird.

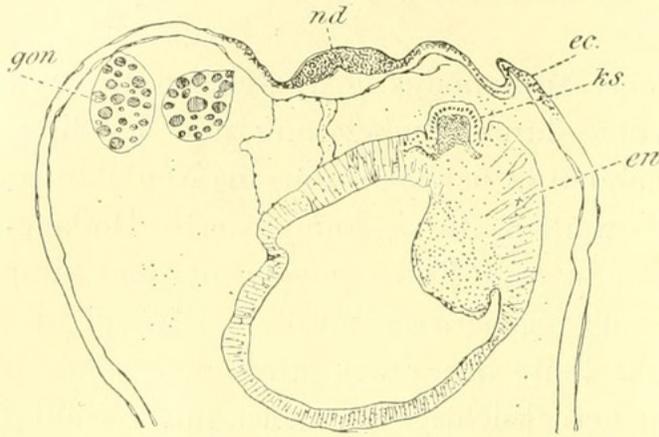
Ich gehe nun auf den Regenerationsmodus über, welchen MORGAN Morphollaxis, ROUX Regeneration durch Umlagerung und Umdifferenzierung benannt hat. Hier handelt es sich nicht um eine Neubildung, sondern alte Körperabschnitte werden durch komplizierte Umlagerungen und Umdifferenzierungen in neue Teile umgeformt, und zwar diejenigen, welche der Organismus regenerieren mußte. Ich will hier nicht weiter auf die theoretische Seite der Frage eingehen, sondern nur kurz das Tatsachenmaterial berücksichtigen, welches mir vorläufig zu Gebote steht.

Morphollaxis bei der Regeneration der Enteropneusten.

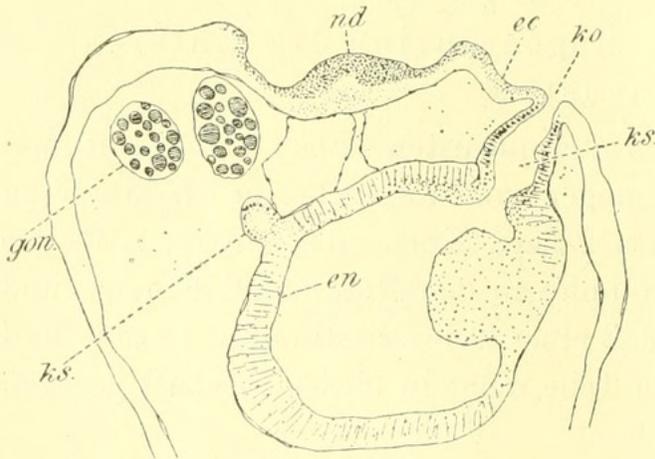
Bei der Regeneration der Enteropneusten haben wir es mit zwei Typen regulatorischer Erscheinungen vom angegebenen Charakter zu tun: 1) Umdifferenzierung eines ganzen Körperabschnittes, z. B. des ganzen vorderen Endes des Stumpfes in den Rüssel und Kragen, und 2) Umdifferenzierungsprozeß bloß eines Teiles bestimmter Organe und Gewebe, wobei die umgebenden Teile nicht in Mitleidenschaft gezogen werden.

Ich beginne die Betrachtung mit dem letzteren, einfacheren Fall. Es ist weiter oben beschrieben worden, wie der Regenerationsprozeß des Vorderdarmes mit der Notochorda und den Kiemensäcken bei einer Amputation im Rumpfgebiet (S. 260) erfolgt. Hierbei werden keine neuen Zellen, keine neuen Elemente gebildet, sondern der ganze vordere alte Teil des Darmes wird allmählich in ein neues Epithel umdifferenziert, und zwar in dasjenige Epithel, welches im neugebildeten Kragen und Rumpfe sein muß. Dieser Prozeß ist bereits an einem Schema und an einer Reihe von Zeichnungen (Fig. 1; 5; 13—17; 19) demonstriert worden. In analoger Weise werden bei *Ptychodera* auch, wie ich es bereits oben beschrieben habe, das Rüsselcölom, bisweilen auch die Kiemenspalten gebildet. Auf die Regeneration der letzteren will ich noch mit wenigen Worten eingehen. Bei einer Durchschneidung des Tieres um einiges über den Lebersäcken wird der Rüssel und der Kragen (Fig. 3, 4, Taf. XIII)

neu gebildet. Der vordere Rumpfteil, d. h. der Kiemenabschnitt, wird nicht regeneriert, sondern der unmittelbar der Lebergegend anliegende Darmabschnitt wird in den Kiemenapparat umdifferenziert. Der Prozeß verläuft dermaßen, daß das entsprechende Epithel an den Stellen der zukünftigen Kiemensäcke sich umdifferenziert, wobei eine



Textfig. 20.



Textfig. 21.

vacuolisierte Wand entsteht, die durch zwei symmetrische Ausbuchtungen nach außen mündet. Es entstehen dadurch zwei Reihen von Kiemensäcken, welche vermittels kleiner ectodermaler (Textfig. 20, 21) Pori im dorsalen Rumpfabschnitt nach außen münden. In diesen Fällen handelt es sich um eine Modifikation der sog. Darmpori, welche zuerst von SCHIMKEWITSCH (89) bei *Saccoglossus mereschkowskii* Wagn. entdeckt und darauf von SPENGLER (»Darmforten«) bei einer Reihe von Formen (*Schizocardium brasiliense*, *Balanoglossus kowalewskii*, *Glandiceps talaboti*, *Gl. hacksi*), sowie von WILLEY (99) bei *Spengelgia* auf-

gefunden wurden. Es ist interessant, daß bei *Ptychodera minuta* diese Darmpori normalerweise fehlen. Ihr Auftreten während der Regeneration als einzige Vertreter typischer Kiemen ist die beste Bestätigung für die Ansicht von SCHIMKEWITSCH, welcher die Darmforten für die primitivste Form der Kiemenspalten hält.

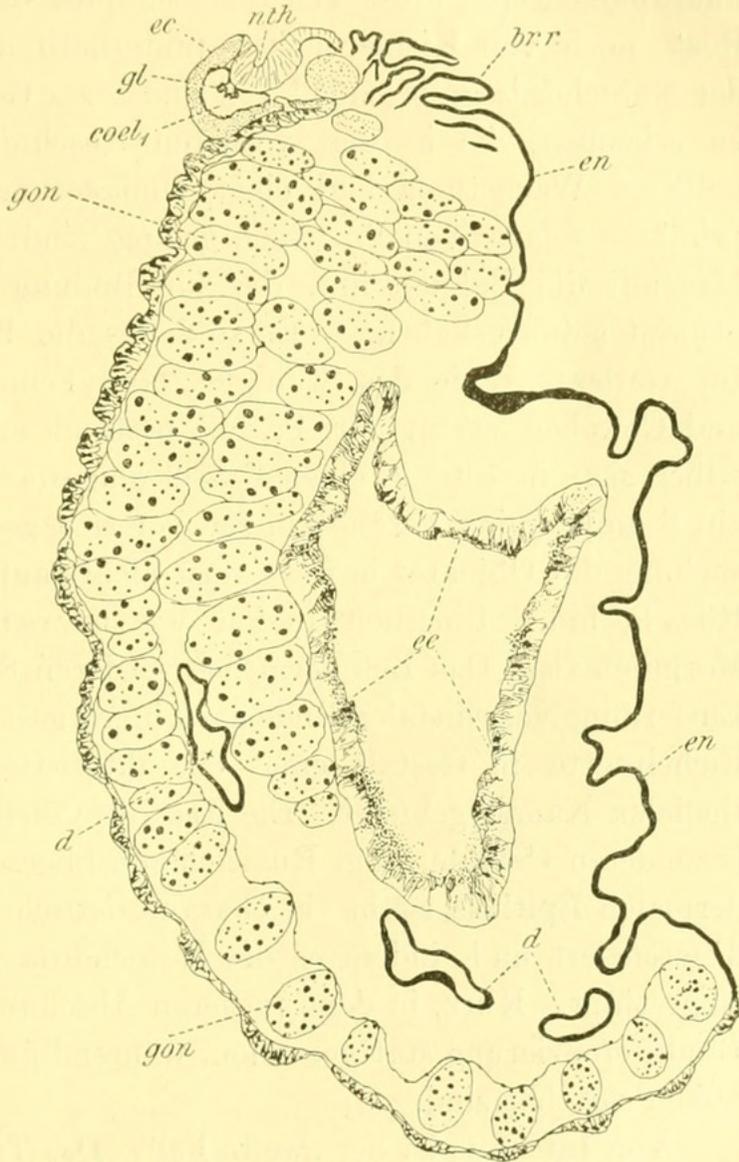
Äußerst wertvoll sind die Beobachtungen von SPENGLER (84, 93) über die Bildung von Kiemensäcken bei jungen *Glandiceps hacksi*. Bei diesem Tiere (sowie bei einigen andern Entropneusta) wird die Bildung neuer Kiemenspalten hinter den bereits gebildeten im Verlaufe fast des ganzen Lebens beobachtet.

In dem von SPENGLER beschriebenen Falle entstehen die neuen Kiemen unmittelbar hinter den bereits differenzierten, d. h. der Prozeß

ist in dem Kiemengebiet lokalisiert. In dem von mir beobachteten Falle bildet der Darm neue Ausstülpungen fast im Niveau des Leberabschnittes. Dieser Umstand weist darauf hin, daß beim erwachsenen Tiere die Wand des Darmes in dessen ganzer Ausdehnung Kiemenöffnungen entstehen lassen kann, wenn die Notwendigkeit dazu vorliegt. Bei einer Amputation mit nachfolgender Regeneration erhält die Darmwand einen Reiz zur Bildung der Kiemensäckchen an den Stellen, an denen sie gewöhnlich nicht gebildet werden.

2) Im Falle, wenn der ganze vordere Rumpfabschnitt von *Ptychodera* sich bei der Regeneration durch eine Umdifferenzierung in Kragen und Rüssel umwandelt, haben wir es mit einem typischen Beispiel von Morpholaxis im Sinne von MORGAN zu tun.

Fig. 22, Taf. XV; Textfig. 22 stellen Sagittalschnitte durch ganze Tiere vor, welche an zwei Stellen, im hinteren Teil des Kiemengebietes und im mittleren Gebiet der Gonaden durchschnitten waren.



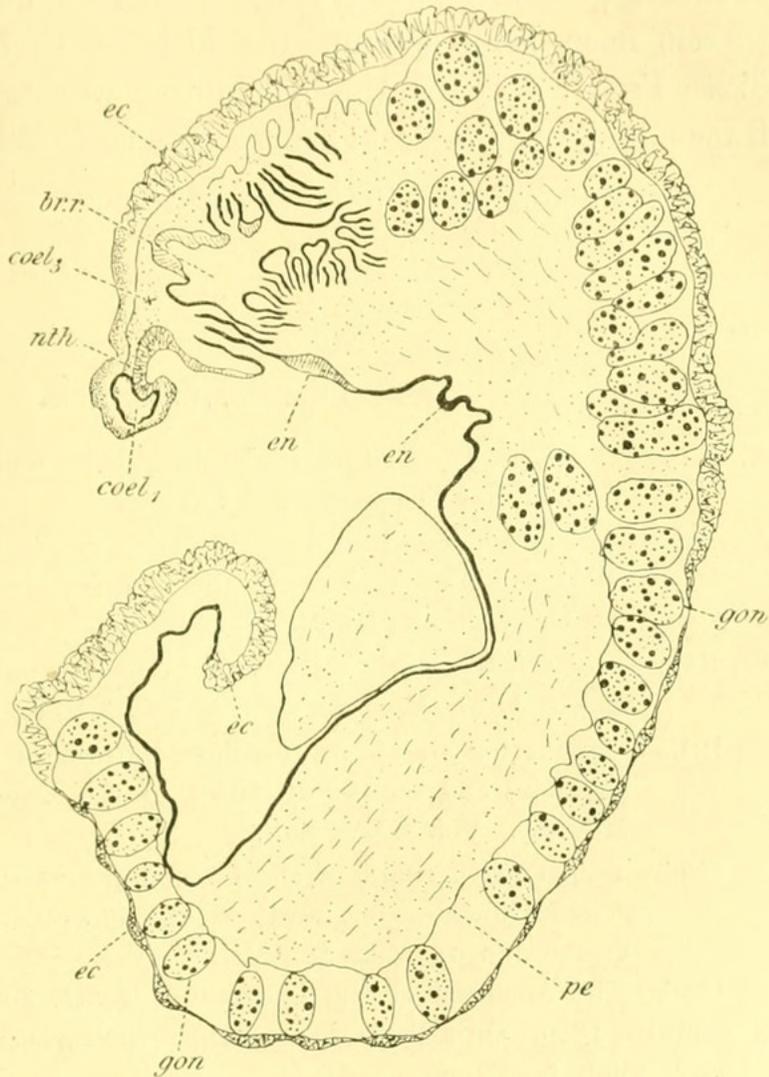
Textfig. 22.

Infolge von Unregelmäßigkeiten, bedingt durch äußere Umstände, ist ein Teil des Stückes degeneriert (Textfig. 22), ein anderer Teil hat sich nach außen umgestülpt. Eine Regeneration im eigentlichen Sinne, d. h. eine Neubildung von Organen und Geweben, ist weder am vorderen, noch am hinteren Ende des Stückes erfolgt, nichtsdestoweniger ist am vorderen Ende desselben ein Rüssel entstanden. Es genügt ein aufmerksamer Blick auf das Präparat, um das Wesen des stattgefundenen

Prozesses zu erfassen. Das vordere Ende des Stumpfes hat sich total in einen Rüssel umdifferenziert. Dieses Ende weist jetzt sämtliche Merkmale des typischen Rüssels auf — es besitzt bereits eine ectodermale Nephridialanlage, ein abgesondertes Cölom, einen Glomerulus, eine Notochorda, und trotzdem weist dieser Rüssel Merkmale auf, die darauf hindeuten, daß er nur einen abgesonderten und umdifferenzierten alten Teil des Stumpfes darstellt. Er besitzt z. B. Reste noch von Kiemensäcken (unterhalb der Notochorda); in dem der Notochorda anliegenden Teil sind sogar Gonaden (Fig. 22, Taf. XV) zu erkennen, die in den vorderen Abschnitt infolge eines unregelmäßigen Wachstums und einer Umlagerung von Geweben bei den primären regulativen Prozessen gelangt sind. Diese Exemplare weisen klar auf die Bahnen hin, die zur Bildung eines neuen Rüssels im Stumpf geführt haben. — Es sind das die Bahnen der Morphollaxis. Im vorderen Ende des Stumpfes fand keine Neubildung von Zellen und Geweben statt; der Prozeß bestand nur darin, daß das Ende selber sich in toto in einen Rüssel umgewandelt hat. Äußerlich sind am Stumpf keine Veränderungen vor sich gegangen — bei der Untersuchung des Objektes in toto weist nichts auf das Vorhandensein eines Rüssels hin. Innerlich finden wir unzweifelhafte Merkmale einer Morphollaxis. Das Ectoderm des vorderen Stumpfendes ist in einiger Entfernung vom distalen Ende nach innen gestülpt und hat eine typische Eichelpforte in Gestalt eines charakteristischen, einschichtigen epithelialen Kanals gebildet. Ein Teil des Cölenchyms hat sich zu einem besonderen Gebilde, dem Rüsselcölom, abgesondert; ein Teil des ectodermalen Epithels ist in ein charakteristisches Oesophagusepithel umdifferenziert und, indem es die Notochorda gebildet hat, nach innen eingestülpt. Kurz, in dem vorderen Abschnitte des Stumpfes hat eine Umdifferenzierung stattgefunden, während äußerlich keine Spuren derselben sichtbar sind.

Von Interesse ist der zweite Fall. Das Tier war über den Kiemenpalten — in der Mitte des Kragens — im vorderen Teil und im Gebiete der Gonaden im hinteren Teil amputiert, darauf auf der Bauchseite längs durchschnitten worden. Der mediane Teil der ventralen Seite des Stumpfes war degeneriert; der Stumpf hatte sich beinahe in eine ausgebreitete Platte umgewandelt. Der Darm dieses Tieres war zu einer einfachen entodermalen Rinne geworden, die auf der Bauchseite weit geöffnet war (derselbe Prozeß, begleitet von einer äußerst stark ausgesprochenen Degeneration, ist auf Textfig. 23 abgebildet). Ungeachtet der ungünstigen Bedingungen verliefen die regulativen

Prozesse äußerst energisch und waren ausschließlich auf ein Ziel, die Regeneration des Rüssels, gerichtet. Äußerlich ist bei einer oberflächlichen Untersuchung in toto im Stumpf keine Spur einer Rüsselbildung zu erkennen. Auf Schnitten erweist es sich jedoch, daß in der Tat eine Neubildung des Rüssels nicht erfolgt ist, derselbe ist äußerlich auch nicht abgesondert, der ganze vordere Teil des Stumpfes ist jedoch in einen Rüssel umgewandelt. Fig. 27, Taf. XVI, welche einen Sagittalschnitt durch das beschriebene Exemplar darstellt, gibt uns eine Bestätigung für das Gesagte. Der vordere Teil ist vollkommen in einen, wenn auch mißgebildeten Rüssel mit Notochorda, Eichelpforte, Pericard, einer sehr großen Skeletplatte usw. umgewandelt. Ein vollkommen analoger Prozeß erfolgt offenbar bisweilen bei



Textfig. 23.

der Regeneration des vorderen Endes bei einigen Anneliden. Nach den Beobachtungen von P. IWANOFF (1908) bilden sich bei *Spirographis* die Segmente des sog. postthoracalen Teiles nicht durch Regeneration, sondern durch allmähliche Umwandlung der sechs vorderen Abdominalsegmente des Stumpfes in thoracale.

Die Prozesse, welche bei einer derartigen Umdifferenzierung oder Morphollaxis vor sich gehen, sind äußerst kompliziert und erfordern spezielle Untersuchungen, welche eine Reihe von Fragen, die mit diesem auffallenden Prozeß verbunden sind, klarstellen und die Gründe auffindig machen müssen, die im Organismus die komplizierten Erscheinungen einer Umdifferenzierung der Zellen, so daß im Endresultat eine

zweckentsprechende Umgruppierung der Teile erfolgt, hervorrufen. Hierin sehe ich die Hauptaufgabe des Studiums der Regenerationsprozesse. Eine Erforschung dieser Gründe kann nur auf Grund von Tatsachen erfolgen. Das Tatsachenmaterial, welches bisher in dieser Richtung gesammelt worden ist, ist vorläufig unzureichend. Wir haben zurzeit noch keine detaillierten histogenetischen Untersuchungen in dieser Frage; derartige Untersuchungen werden unzweifelhaft dazu beitragen, in dieses dunkle, äußerst interessante Gebiet Klarheit zu bringen.

St. Petersburg, im Februar 1909.

Literaturverzeichnis.

- A. AGASSIZ, 1873. The history of *Balanoglossus* and *Tornaria*. Mem. Americ. of Arts and Sciences. Vol. IX.
- ANDERSSON, 1907. Die Pterobranchier der Schwedischen Südpolarexpedition (1901—1903). Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolarexpedition. Bd. V. Stockholm.
- W. BATESON, 1884. The early stages in the development of *Balanoglossus* (sp. inc.). Quart. Journ. Micr. Sc. (N. S.) Vol. XXIV.
- 1885. The latter stages in the development of *Balanoglossus kowalewskii* (Agassiz) and on the affinities of the Enteropneusta. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXV, Suppl.
- 1886. Continued account of the later stages in the development of *Balanoglossus kowalewskii*, and on the morphology of the Enteropneusta. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXV.
- 1886. The Ancestry of the Chordata. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXVI.
- G. BOURNE, 1889. On a *Tornaria* found in British seas. Journ. Mar. Biol. Assoc. (2) Vol. I.
- CAULLERY et MESNIL, 1904. Contribution à l'étude des Entéropneustes. *Protobalanus* (n. g.) *Koehleri* (Caullery et Mesnil). Zool. Jahrb. Abt. Morph. u. System. Bd. XX.
- J. CORI, 1890. Untersuchungen über die Anatomie und Histologie d. Gattung *Phoronis*. Diese Zeitschr. Bd. LI.
- C. DAWYDOFF, 1901. Beiträge zur Kenntnis der Regenerationserscheinungen bei den Ophiuren. Diese Zeitschr. Bd. LXIX.
- 1902. Über die Regeneration der Eichel bei den Enteropneusten. Zool. Anzeiger Bd. XXV.
- 1907. a. Sur la morphologie des formations cardio-pericardiques des Entéropneustes. Ibid. Bd. XXXI.
- 1907. b. Sur le développement du néphridium de la trompe chez les Entéropneustes. Ibid. Bd. XXXI.
- 1908. Beobachtungen über die Regeneration bei den Enteropneusten. (Russisch!) Mém. Acad. Sciences St. Pétersbourg. Vol. XXII.

- Y. DELAGE et E. HÉROUARD, 1898. *Traité de Zoologie concrète*. Vol. VIII. Procordés.
- H. DRIESCH, 1901. *Die organischen Regulationen*. Leipzig.
- A. GIARD, 1897. *Sur les régénérations hypotypiques*. *Compt. Rend. de Soc. Biol. Paris*. Vol. II.
- AL. GOETTE, 1875. *Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Comatula mediterranea*. *Arch. Micr. Anat.* Bd. XII.
- R. HARMER, 1905. *The Pterobranchia of the Siboga Expedition*. *Siboga Expedition*. Vol. XXVI, bis.
- P. IWANOFF, 1903. *Die Regeneration von Rumpf- und Kopfsegmenten bei Lumbriculus variegatus Gr.* *Diese Zeitschr.* Bd. LXXV.
- 1905. *Die Regeneration bei Spirographis Spallanzani (russisch)*. *Arbeiten der Kais. Naturforsch. Gesellsch. in St. Petersburg*. Bd. XXXVII, Lief. 1. *Diese Zeitschr.* 1908. Bd. XCI.
- R. KOEHLER, 1886. *Contribution à l'étude des Entéropneustes. Recherches anatomiques sur le Balanoglossus sarniensis (nov. sp.)*. *Intern. Monatssch. Anat. Hist.* Bd. III.
- A. KOWALEWSKY, 1886. *Anatomie des Balanoglossus Delle Chiaje*. *Mém. Acad. Imp. des Sciences, St. Pétersbourg* (7). T. X. No. 3.
- A. LANG, 1892. *Beiträge zu einer Trophocöltheorie*. *Jen. Zeitschr.* Bd. XXXVIII.
- A. MASTERMANN, 1898. *On the further Anatomy and the Budding Processes of Cephalodiscus dodecalophus M'Int.* *Pr. Roy. Soc. Edinb.* Vol. XXXIX.
- E. MCBRIDE, 1894. *W. A. Review of Prof. SPENGLER'S Monograph on Balanoglossus*. *Quart. Journ. Micr. Sc.* (2). Vol. XXXVI.
- A. F. MARION, 1886. *Études zoologiques sur deux espèces d'Entéropneustes (Balanoglossus Hacksi et Balanoglossus Talaboti)*. *Arch. Zool. Expériment. et générale* (2). T. IV.
- E. METSCHNIKOFF, 1870. *Untersuchungen über die Metamorphose einiger See-tiere. 1. Über Tornaria*. *Diese Zeitschr.* Bd. XX.
- T. H. MORGAN, 1891. *The Anatomy and Transformation of Tornaria. A preliminary Note*. *John Hopk. Univ. Circ.* Vol. X.
- 1892. *The growth and metamorphosis of Tornaria*. *Journ. Morph. Boston*. Vol. V.
- 1894. *The development of Balanoglossus*. *Journ. Morph. Boston*. Vol. IX.
- 1899. *Regeneration in Bipalium*. *Arch. f. Entwickl.-Mech.* Bd. IX.
- 1901. *Regeneration*. *Columbia University Biol. Ser.* VII.
- MORGAN (und MOSZKOWSKI), 1907. *Regeneration*. Leipzig.
- FR. MÜLLER, 1880—81. *HAECKEL'S biogenetisches Grundgesetz bei der Neubildung verlorener Glieder*. *Kosmos*. Bd. VIII.
- W. RITTER, 1884. *On a new Balanoglossus Larva from the coast of California and its Possession of an Endostyle*. *Zool. Anzeiger*. 17. Jahrg.
- 1900. *Papers from the Harriman Alaska Expedition. 2. Harrimania maculata, a new genus and species of Enteropneusta from Alaska with special regard to the character of its notochord*. *Proc. Washington Acad. Sc.* Vol. II.
- 1902. *The Structure and Significance of the Heart of the Enteropneusta*. *Zool. Anzeiger*. Bd. XXVI.

- W. SALENSKY, 1876. Über die Metamorphose des Echiurus. *Morph. Jahrb.* Bd. II.
- 1903. Études anatomiques sur les Appendiculaires. *Mém. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg.* Vol. XIII. No. 7.
- 1904. Études anatomiques sur les Appendiculaires. *Ibid.* Vol. XV. No. 1.
- 1905. Morphogenetische Studien an Würmern. I. Über den Bau der Echiurus-Larve. *Mém. Acad. Imp. Sciences St. Pétersbourg.* Vol. XVI, No. 11. VIII. Sér.
- 1907. Morphogenetische Studien an Würmern. IV. Schlußbetrachtungen zur Theorie des Mesoderms. *Ibid.* Vol. XIX. No. 11.
- 1908. Über die Metamorphose des Echiurus. *Bull. Acad. Sc. de St. Pétersbourg.* VI. Sér. No. 3 und 4.
- A. SCHEPOTIEFF, 1905. Zur Organisation von Cephalodiscus. *Bergens Museum Aarbog.*
- 1907. Pterobranchia. Die Organisation von Rhabdopleura normanni All. und Cephalodiscus dodecalophus McInt. *St. Pétersbourg.* (Russisch.) *Zool. Jahrbuch.* Bd. XXIII—XXV.
- E. A. SCHULTZ, 1905. Beobachtungen über die Regeneration bei Würmern. *Arbeiten der St. Petersburger Naturforscher-Gesellschaft.* Bd. XXXIV, Lief. 4. *Diese Zeitschr.* Bd. LXXIII.
- 1905. Über atavistische Regeneration bei Flußkrebse. *Arch. Entwickl.-Mechan.* Bd. XX.
- M. SELYS-LONGCHAMPS, 1900. Développement du cœur, du péricarde et des épicares chez Ciona intestinalis. *Arch. Biol.* T. XVII.
- 1907. Le genre Phoronis. *Flora und Fauna des Golfes von Neapel.*
- J. W. SPENGLER, 1884. Zur Anatomie des Balanoglossus. *Vorläuf. Mitt. Mitt. a. d. Zool. Stat. Neapel.* Bd. V.
- 1893. Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. *Flora und Fauna d. Golfes von Neapel.* T. XVIII.
- W. M. SCHIMKEWITSCH, 1889. Beobachtungen über die Fauna des weißen Meeres. Balanoglossus mereschkowskii Wagn. *Arb. der Kaiserl. Naturf. Gesell. St. Petersburg.* Bd. XX, Lief. 2 (russisch).
- 1890. Über die morphologische Bedeutung der Organsysteme der Enteropneusten. *Anat. Anz.* Jahrg. V, Nr. 1.
- 1893. Sur les relations génétiques de quelques groupes des Métazoaires. *Congr. Int. Zool. Moscou.*
- 1905. *Kursus der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.* St. Petersburg. (Russisch.)
- 1908. Über die Beziehungen zwischen den Bilateralia und Radiata. (Vorl. Mitteil.) *Biol. Centralblatt.* Bd. XXVIII.
- A. WEISMANN, 1902. *Vorträge über Descendenztheorie.* Jena.
- WELDON, Preliminary Note on a Balanoglossus larva from the Bahamas. *Proc. R. Soc. London.* Vol. XLII.
- A. WILLEY, 1899. *Zoological Results based on material from New-Britain, New Guinea, Loyalty Islands etc. Part III. Enteropneusta from the South Pacific with notes on the West Indian Species.* Cambridge.
- H. ZIEGLER, 1898. Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. *Verh. d. Deutsch. Zool. Ges.*

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

<i>A</i> , Rüssel;	<i>ks</i> , Kiemensack;
<i>An</i> , Anus;	<i>lg</i> , laterales Blutgefäß;
<i>at</i> , Atrium des Nephridiums;	<i>m</i> , Mund;
<i>br</i> , <i>br.r.</i> , Kiemenregion;	<i>mb</i> , Basalmembran;
<i>clh</i> , <i>clhm</i> , Cölenchym;	<i>mscl. mscl.eg</i> , degenerierende Muskelfasern;
<i>coel</i> , Rüsselcöloom;	<i>n</i> , Verdickung des Ectoderms auf der dorsalen Seite des Rüssels;
<i>coel₂</i> , Kragencöloom;	<i>nd</i> , <i>ndk</i> , Kragenmark;
<i>coel₃</i> , Rumpfcöloom;	<i>np</i> , Neuroporus;
<i>d</i> , Darm;	<i>nph</i> , <i>nphr</i> , mesodermaler Trichter des Nephridiums;
<i>dg</i> , dorsales Blutgefäß;	<i>nth</i> , Notochord (Darmdivertikel);
<i>dn</i> , dorsaler Nerv des Kragens;	<i>oes.nth</i> , ösophageales Notochord;
<i>ec</i> , Ectoderm;	<i>p</i> , Rüsselporus;
<i>en</i> , Darm;	<i>pe</i> , Peritoneum;
<i>g</i> , Gonaden;	<i>ph</i> , Perihämalkanal;
<i>gl</i> , Glomerulus;	<i>prc</i> , Cardiopericard;
<i>gon</i> , Gonaden;	<i>sk</i> , <i>sn</i> , Skelet.
<i>h</i> , Herz;	
<i>hp</i> , Leberregion;	
<i>ko</i> , Kiemenöffnung;	

Tafel XIII.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch einen Stumpf von *Ptychodera minuta* mit einem vollkommen regenerierten Rüssel. Das Tier war über der Leberregion (*hp*) im Gebiete der Gonaden amputiert. Von einem Kragen fehlt noch jegliche Spur, während der Rüssel bereits vollkommen differenziert ist. Im hinteren Teil erfolgt keine Regeneration. ZEISS, Obj. 0,35, Oc. 2.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch ein Vorderende von *Ptychodera*. Das Tier war in der Mitte der Kiemenregion amputiert. LEITZ, Obj. 2, Oc. I.

Fig. 3. Ein abgeschnittenes Stück von *Ptychodera*. Das Tier war über der Leberregion im hinteren Gebiete der Gonaden, im vorderen Teil und in der Schwanzregion im hinteren Teil amputiert.

Fig. 4. Der vordere Teil desselben Tieres. Dorsalansicht.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch einen Stumpf von *Ptychodera*. Das Tier im vorderen und hinteren Gebiete der Genitalregion durchschnitten. Der Kragen hat sich noch nicht ausgebildet. ZEISS, Obj. 0,35, Oc. 2.

Fig. 6 u. 7. Zwei Sagittalschnitte (dorsale Hälfte) durch ein Vorderende von *Ptychodera*, welches im hinteren Gebiete des Kragens amputiert war. Differenzierung des Rüsselcölooms. ZEISS, Obj. Apochr. 16, Oc. 2.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch das vordere Regenerat von *Ptychodera*. Abschnürung des Cardiopericardialbläschens (*prc*) vom distalen Ende des perihämalen Kanals (*ph*). Das Tier ist im vorderen Teil des Kragens durchschnitten. ZEISS, Obj. Apochr. 16, Oc. 2.

Tafel XIV.

Fig. 9 u. 10. Zwei Querschnitte durch ein vorderes Regenerat des in Fig. 3 u. 4 (Taf. XIII) dargestellten Exemplares. Andre Schnitte derselben Serie auf Textfig. 20 u. 21 abgebildet. Das Ectoderm ist auf der dorsalen Seite tief eingestülpt (Invagination des Nervenstranges). LEITZ, Obj. 2, Oc. 4.

Fig. 11. Querschnitt durch einen regenerierenden Rüssel von *Ptychodera* zur Zeit der Bildung eines Pericardialbläschens (*prc*).

Fig. 12. Sagittalschnitt durch den vorderen Teil von *Ptychodera* mit einem vollkommen regenerierenden Rüssel. Das Tier ist im vorderen Teil des Kragens amputiert. ZEISS, Obj. Apochr. 16, Oc. 4.

Fig. 13 u. 14. Zwei Sagittalschnitte durch den vorderen, regenerierten Teil von *Ptychodera* auf dem Stadium der Bildung des zweiten Kiemensackes, wobei eine Darmfalte (*ks*) bereits in einer Kiemenöffnung nach außen mündet (Fig. 13 *ko*). Bildung der Perihämalkanäle. Das Tier ist im hinteren Teil der Genitalregion abgeschnitten. ZEISS, Obj. Apochr. 16, Oc. 2.

Fig. 15. Sagittalschnitt durch ein vorderes Regenerat von *Ptychodera* (das in Fig. 5, Taf. XIII dargestellte Exemplar; Fig. 15 zeigt einen Teil desselben Schnittes bei starker Vergrößerung). ZEISS, Obj. Apochr. 16, Oc. 4.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch die Anlage des Rüsselskelettes. ZEISS, Obj. Apochr. 3, Oc. 4.

Fig. 17. Frontalschnitt durch das Schwanzende von *Ptychodera* mit einem regenerierenden Rüssel. Im hinteren Teil erfolgt keine Regeneration. *A*, Anlage des Rüssels. Der Darm mündet ohne Beteiligung eines ectodermalen Proctodäums nach außen. ZEISS, Obj. Apochr. 0,35, Oc. 2.

Tafel XV.

Fig. 18. Teil eines Sagittalschnittes durch ein sehr junges vorderes Regenerat von *Ptychodera* auf dem Stadium der Bildung des Rüsselcöloms. ZEISS, Obj. Apochr. 16, Oc. 2.

Fig. 19. Frontalschnitt durch ein sehr junges vorderes Regenerat von *Ptychodera*. Das Tier ist im Gebiete der Gonaden amputiert. ZEISS, Obj. Apochr. 16, Oc. 4.

Fig. 20. Teil eines Sagittalschnittes durch den regenerierenden Rüssel von *Ptychodera*. Rüsselnephridium ohne Vermittlung eines ectodermalen Ausführungsganges geöffnet. ZEISS, Obj. Apochr. 3, Oc. 2.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch ein vorderes Regenerat von *Ptychodera*. ZEISS, Obj. Apochr. 16, Oc. 2.

Fig. 22. Teil eines Sagittalschnittes durch ein vorderes Regenerat von *Ptychodera*. Das vorderste Ende des Stumpfes hat sich total in einen Rüssel umdifferenziert (Morphollaxis). S. Textfig. 22. ZEISS, Obj. Apochr. 16, Oc. 2.

Fig. 23 u. 24. Zwei Sagittalschnitte durch ein sehr junges vorderes Regenerat von *Ptychodera* auf dem frühesten Stadium der Bildung des Rüsselcöloms. ZEISS, Obj. Apochr. 16, Oc. 2.

Fig. 25. Vier Querschnitte durch die Cardiopericardanlage. ZEISS, Obj. Apochr. 3, Oc. 4.

Tafel XVI.

Fig. 26. Querschnitt durch den regenerierten Kragen von *Ptychodera* aus dem frühen Stadium der Bildung des dorsalen Nervenstranges des Kragens. ZEISS, Obj. Apochr. 8, Oc. 4.

Fig. 27. Sagittalschnitt durch ein abgeschnittenes Stück von *Ptychodera* (Umdifferenzierung des vorderen Teiles des Stumpfes in den Rüssel). ZEISS, Obj. 0,35, Oc. 4.

Fig. 28. Sagittalschnitt der Anlage des Notochord und des Rüsselskelettes. Einwanderung cölenchymatöser Elemente in die Falte der Basalmembran (*mb*). ZEISS, Obj. Apochr. 4, Oc. 2.

Fig. 29. Ein abgeschnittenes Stück von *Ptychodera* mit einem vollkommen regenerierenden Rüssel aus dem frühesten Stadium der Differenzierung des Kragens. Im hinteren Teil erfolgt keine Regeneration, sondern es kommen nur allgemeine Prozesse einer primären Regulierung zur Beobachtung. Das Tier ist im Gebiete der Gonaden im hinteren Teil und in der Kiemenregion im vorderen Teil amputiert.

Fig. 30. Der vordere Teil des Schwanzendes von *Ptychodera* zur Zeit der Differenzierung des Rüssels (s. Schema Textfig. 1—*d*₂).

Fig. 31. Querschnitt durch den regenerierten Kragen von *Ptychodera* aus dem Stadium der Versenkung des Abschnittes des Kragennerven unter die Haut. ZEISS, Obj. Apochr. 8, Oc. 4.

Fig. 32. Der vordere Teil des Stumpfes von *Ptychodera*. Das Tier ist im Gebiete der Gonaden amputiert und hat den Rüssel regeneriert, während der Kragen sich noch nicht ausgebildet hat.

Fig. 33. Sagittalschnitt durch ein Vorderende von *Ptychodera*. Das Tier ist in der Mitte der Kiemenregion amputiert und hat den Rüssel regeneriert. Bildung des Nephridiums aus zwei deutlich differenzierten Anlagen — Peritonealtrichter (*nphr*) und ectodermaler Porus (*p*). ZEISS, Obj. Apochr. 16, Oc. 2.

Fig. 34. Sagittalschnitt durch ein in der Genitalregion abgeschnittenes Stück von *Ptychodera* zur Zeit der Differenzierung des Rüssels (*A*). ZEISS, Obj. 0,35, Oc. 2.



Dawydoff, C. 1909. "Beobachtungen über den Regenerationsprozess bei den Enteropneusten." *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 93, 237–305.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/37652>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/4118>

Holding Institution

MBLWHOI Library

Sponsored by

MBLWHOI Library

Copyright & Reuse

Copyright Status: NOT_IN_COPYRIGHT

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.