

Beiträge zu einer Trophocöltheorie.

Betrachtungen und Suggestionen über die phylogenetische Ableitung der Blut- und Lymphbehälter, insbesondere der Articulaten.

Mit einem einleitenden Abschnitt über die Abstammung der Anneliden.

Von

Arnold Lang.

Hierzu Tafel I—VI und 3 Figuren im Text.

Vorbemerkung.

Bei den Vorarbeiten für eine neue Abteilung der zweiten Auflage meines Lehrbuches der vergleichenden Anatomie, welche die „Einleitung zu den Metazoa“ enthalten wird, die ein sehr ausgedehntes Literaturstudium erforderte, habe ich meine besondere Aufmerksamkeit der Frage nach der Entstehung der Metamerie, ein Problem, das ich seit dem Erscheinen meiner Gundaarbeit nie aus den Augen verloren habe, und der Frage nach dem phylogenetischen Ursprung und der morphologischen Bedeutung der ernährenden Hohlräume des Körpers gewidmet. Da ich die Gesichtspunkte, die ich dabei gewonnen habe, im Lehrbuch selbst nur summarisch darlegen kann und von einer Vorführung des ausgedehnten Belegmaterials dort ganz absehen muß, so habe ich mich zu der Publikation dieser vorliegenden ausführlichen, theoretischen Abhandlung entschlossen. Dabei hat meinen Entschluß die Erwägung ganz wesentlich erleichtert, daß auch diejenigen, die sich meinen Ansichten nicht anschließen, aus der Zusammenstellung der weitschichtigen Litteraturangaben Nutzen ziehen können.

Was die Hämocöltheorie anbetrifft, so enthält die vorliegende Abhandlung zunächst eine Aufzählung der theoretischen Hauptsätze, zu deren Aufstellung ich gelangt bin und die sich auf alle Abteilungen der mit einem Blutgefäßsystem ausgerüsteten

Tiere, die Nemertinen und Echinodermen ausgenommen, beziehen, und sodann die Materialien, auf die sich der die Anneliden betreffende grundlegende Teil der Theorie stützt.

Die Belegmaterialien für die die übrigen Abteilungen betreffenden Thesen sollen successive nachgeliefert werden.

Dankbar gedenke ich hier der fortwährenden bereitwilligen Unterstützung, deren ich mich bei der Ausarbeitung der vorliegenden Schrift von seiten meines Freundes und treuen Mitarbeiters, des Herrn Privatdozenten Dr. K. HESCHELER, zu erfreuen gehabt habe.

Erster Hauptabschnitt.

Ueber die Abstammung der Anneliden.

Mit den Problemen, die in der vorliegenden Schrift erörtert werden sollen und die sich in erster Linie auf Organisationsverhältnisse der Articulaten (Anneliden und Arthropoden) beziehen, ist die Frage nach dem phylogenetischen Ursprung der Anneliden und speziell ihrer Metamerie innig verknüpft. Es wird deshalb gerechtfertigt erscheinen, wenn in einem ersten Hauptabschnitt die wichtigsten Theorien, welche diese Frage zu beantworten versuchen, skizziert und, wenigstens nach gewissen Richtungen hin, kritisiert werden.

Übersichten über diesbezügliche Theorien haben schon HATSCHEK und EISIG gegeben.

HATSCHEK (1888—1891) unterscheidet in seinem vortrefflichen, ideenreichen Lehrbuch der Zoologie folgende Haupttheorien über die phylogenetische Entstehung der Metamerie:

1. Theorie. Ableitung der Metamerie von der lokomotorischen Segmentation.

2. Theorie. Ableitung der Metamerie von der Pseudometamerie (LANG).

3. Theorie. Die Metamerie als Kormenbildung (HAECKEL).

4. Theorie. Ableitung der Metamerie von dem terminalen Wachstum der Scoleciden (ältere Ansicht von HATSCHEK).

5. Theorie. Ableitung der Metamerie von dem radiären Bau der Scyphozoen (SEDGWICK).

Bei dieser Uebersicht handelt es sich um die Entstehung der Metamerie überhaupt und nicht speziell um den Ursprung der Metamerie der Anneliden.

Dagegen beschränkt sich die Uebersicht, die EISIG (1898) in seiner schönen Entwicklungsgeschichte der Capitelliden gibt, auf die Theorien über die Abstammung der Anneliden und den Ursprung ihrer Metamerie, wobei ihn die Abstammung in erster Linie, die Ausbildung der Metamerie aber erst in zweiter Linie interessiert.

EISIG unterscheidet zwei Hauptgruppen von Theorien, 1) solche, welche die Trochophora als Stammform der Anneliden anerkennen und 2) diejenigen, welche der Trochophora eine solche phylogenetische Bedeutung absprechen.

Als Anhänger der Trochophoratheorie citiert er BÜTSCHLI, SEMPER, HATSCHKE, BALFOUR, KLEINENBERG, SALENSKY, KORSCHULT und HEIDER, THIELE und als Gegner derselben LANG, GOETTE, WILSON, E. MEYER und RACOVITZA.

EISIG selbst, der früher unentschieden war, erklärt sich jetzt als überzeugten Anhänger der Trochophoratheorie.

Als Hauptbegründer der Trochophoratheorie wird von EISIG, wie recht und billig, HATSCHKE bezeichnet.

Neben GEGENBAUR und HAECKEL ist HATSCHKE, nachdem er seine frühere Auffassung (Ableitung der Metamerie von dem terminalen Wachstum der Scoleciden) aufgegeben, auch ein Hauptvertreter der Kormentheorie geworden. Wie mir scheint, hat keiner diese letztere Theorie schärfer durchgedacht als er. Es hat auch kein Gegner ihre Schwierigkeiten genauer erkannt. Die Trochophoratheorie und die Kormentheorie treten in der Literatur eng miteinander verbunden auf. Man kann sagen, alle Freunde der ersteren sind auch Anhänger der letzteren. Da diesen Theorien die historische Priorität gehört, so sollen sie auch hier den Vortritt haben.

Die Trochophoratheorie.

Ihr Inhalt ist allbekannt. Er läßt sich kurz dahin resümieren, daß die Trochophoralarve, die in der Entwicklung der Anneliden, Mollusken und in mehr oder weniger modifizierter Form auch in anderen Abteilungen des Tierreichs vorkommt, in den

Grundzügen der Organisation die gemeinsame Stammform aller dieser Tiergruppen rekapituliere. Nahe Verwandte dieser Stammform, des Trochozoon, hätten sich in den Rotatorien erhalten, über deren eigenen Anschluß nach unten die Ansichten auseinandergehen.

Diese Theorie scheint wohl begründet, und eine Menge von Tatsachen sprechen zu ihren Gunsten.

In das Lob, das ihr und ihren Urhebern die Anhänger spenden, möchte ich als Gegner einstimmen.

Ich gebe die weite Verbreitung der Trochophoralarve und von Larvenformen, die sich auf sie zurückführen lassen, zu. Das sind Tatsachen.

Ich gebe zu, daß die typische Trochophoralarve (im Sinne von HATSCHKE, EISIG etc.) eine alte, ursprüngliche Larvenform ist, doch sage ich ausdrücklich „Larvenform“ und nicht „Stammform“.

Ich gebe mit HATSCHKE (1878) vollständig zu, „daß man die Trochophora der Anneliden, wenn sie auf dieser Entwicklungsstufe geschlechtsreif würde, der Klasse der Rotatorien einordnen müßte“. Ich gebe zu, daß die Verwandtschaft durch die fortgesetzten Untersuchungen immer fester begründet worden ist. Ich pflichte EISIG bei, wenn er nach dieser Richtung der ZELINKASCHEN Entdeckung (1888) eines unteren Schlundganglions bei Rädertieren eine große Bedeutung beimißt und eine nicht minder große seinem eigenen (EISIG's) Nachweis, „daß in der komplizierten Entwicklung des Stomodaeums zwischen Rotatorien und Anneliden eine so schlagende Uebereinstimmung herrscht, daß jeder Versuch, dieselbe anders als durch nahe Blutsverwandtschaft zu erklären, gezwungen erscheinen müßte“.

Ich habe auch wiederholt anerkannt, daß durch die nachgewiesene Verwandtschaft der Trochophoralarve mit Organismen, die im erwachsenen Zustande im wesentlichen auf ihrer Organisationsstufe stehen, die Position der Anhänger der Trochophoratheorie bedeutend verstärkt wird.

Wenn ich trotzdem der Trochophoratheorie nicht beipflichten kann, so bestimmen mich zu meiner ablehnenden Haltung folgende Hauptgründe prinzipieller Natur.

1) Die Trochophoratheorie vermag auch mit Zuhilfenahme der Kormentheorie die Entstehung der Anneliden-Metamerie am Körper des ungegliederten Trochozoon nicht befriedigend zu erklären.

2) Die Theorie der Verwandtschaft der Anneliden mit Turbellarien und der Ableitung ihrer Metamerie von der Pseudometamerie scheint mir nach dieser Richtung, besonders vergleichend-anatomisch und organogenetisch, mehr zu leisten.

3) Die Rotatorien wie auch *Dinophilus* etc. scheinen mir nach wie vor sehr stark im Verdachte der Neotenie (KOLLMANN) zu stehen, d. h. als geschlechtsreif gewordene Larvenformen, nicht aber als Stammformen, betrachtet werden zu müssen.

Der erste Punkt wird im nächsten Abschnitt eingehend besprochen werden.

Zur Begründung der sub 2 geäußerten Ansicht, die ich immer verfochten habe, wird in der vorliegenden Schrift an verschiedenen Stellen neues und altes Indizienmaterial zusammengetragen.

Ueber den dritten Punkt will ich gleich hier einige Bemerkungen anbringen.

Die Ansicht, daß die Rotatorien neotenische Organismen seien, wurde von mir zum erstenmale in meiner Monographie der Polycladen (1884, p. 678) geäußert. Dort wurde die Abteilung der Rädertiere als das letzte Glied einer Reihe von Formen betrachtet, die aus den gegliederten Stammformen der Anneliden dadurch hervorgegangen sind, daß die Tiere immer frühzeitiger, schließlich schon auf einem frühen Larvenstadium, geschlechtsreif wurden.

Hierzu bemerkt EISIG in seiner neuesten Arbeit (1898), nachdem er sich dahin geäußert, daß kein einziger Einwand der Gegner der Trochophoratheorie diese ernstlich zu gefährden vermöge, folgendes: „So ist die Ansicht LANGS, daß die Rotatorien lediglich als geschlechtsreif gewordene Annelidenlarven (also Trochophoren) zu betrachten seien, eine bloße Vermutung, und zwar eine Vermutung, welche ihrerseits wieder auf der unbewiesenen Voraussetzung beruht, daß die Trochophora eine sekundäre, durch das pelagische Leben hervorgerufene Larvenform darstelle.“

Die Frage, ob und wie weit die Trochophora als eine sekundäre Larvenform aufzufassen ist, werde ich später diskutieren. Hier wollen wir prüfen, ob die Ansicht von der neotenischen Natur der Rotatorien wirklich so ganz leere Vermutung ist.

Die Frage der Neotenie überhaupt (der Ausdruck stammt von KOLLMANN) hat BOAS (1896) in einer besonderen vortrefflichen

Abhandlung diskutiert und an der Hand von Beispielen aus verschiedenen Tiergruppen erläutert. Ich verweise, um nicht zu weitläufig zu werden, auf diese Schrift und begnüge mich hier mit der Besprechung der Frage der Neotenie der Rotatorien und einiger anderen Formen oder Formengruppen, die als niedere Anneliden betrachtet werden oder die, sei es zu den Rotatorien, sei es zu den Anneliden oder zu beiden in verwandtschaftlichen Verhältnissen stehen oder von denen solche Beziehungen vermutet werden.

Schon in meiner Monographie der Polycladen (1884) sprach ich mich bei Anlaß der Diskussion der systematischen Stellung der Gattung *Dinophilus* dahin aus, daß *Dinophilus* nicht zu den Turbellarien gehöre, sondern als eine neotenische Form zu den Anneliden zu stellen sei. Nachdem ich die tiefgreifenden Unterschiede zwischen Turbellarien und *Dinophilus* hervorgehoben und die MEYER'sche Entdeckung von 5 Paar Nierenkanälchen vom Typus der später sogenannten Protonephridien signalisiert, drückte ich mich folgendermaßen aus (p. 679):

„Ich glaube, daß *Dinophilus* irgendwo in der Reihe unterzubringen ist, welche von den Anneliden durch die sogenannten Archi-Anneliden hindurch zu den Rotatorien führt; da treffen wir Formen ohne Fußstummeln, ohne Borsten, mit Wimperringen, mit übereinstimmenden Geschlechtsorganen, mit beinahe identischem Pharynx und mit After. Der geschlechtliche Dimorphismus erinnert absolut an Rotatorien. Die Segmentalorgane von *Dinophilus gyrociliatus* sind beinahe identisch mit denen der Larven von *Nereis*, bei denen nach ED. MEYER's Untersuchungen mehrere Paare einfacher, intracellulärer (sollte heißen mit intracellulärem Lumen ausgerüsteter), mit Wimperzellen endigender Segmentalorgane vorhanden sind. Das Weibchen von *Dinophilus* ist buchstäblich weiter nichts als eine Annelidenlarve ohne Borsten und mit Geschlechtsorganen.“

Als ich dies schrieb und auch später noch, bis zum Erscheinen der BOAS'schen Abhandlung, hatte ich keine Ahnung davon, daß METSCHNIKOFF schon im Jahre 1866 zu einer ganz ähnlichen Ansicht gelangt war. Durch Untersuchung des *Dinophilus* in Neapel hatte er sich davon überzeugt, daß dieses Tier mit den Gastrotrichen und Rotatorien verwandt ist, „daß dasselbe keineswegs zu den echten Turbellarien gehört, wie man es gewöhnlich annimmt“. Vor allem sei es „die Anwesenheit eines gegliederten Schwanzes, der besonderen Flimmerringel und des

Bauchwimperapparates, ferner auch das Vorhandensein einer, keiner Turbellarie zukommenden, Cuticula, welche *Dinophilus* von diesen Tieren sehr bedeutend unterscheidet“. Auch der eigentümliche Rüssel von *Dinophilus* finde kein Analogon im Nemeritenrüssel, sondern verhalte sich wie derjenige vieler Anneliden. „Wenn aber“, so fährt METSCHNIKOFF fort, „*Dinophilus* mit den Turbellarien nur einige Verwandtschaftsverhältnisse besitzt, so zeigt derselbe eine außerordentlich große Aehnlichkeit mit einigen Annelidenlarven und besonders mit der von mir in Neapel gefundenen Larve der Gattung *Lysidice*. Diese Larve . . . trägt in früheren Stadien, zur Zeit, wo sie noch keine Borsten besitzt, mehrere (fünf) Wimperringe und ist außerdem mit einem Bauchwimperkleide versehen; ferner besitzt dieselbe auch einen, dem von *Dinophilus* vollkommen analogen Schwanz.“ — „Aus dem Gesagten ziehe ich den Schluß, daß *Dinophilus* als eine stationäre Annelidenlarve zu betrachten ist und mithin zu den Anneliden ebenso, wie *Appendicularia* zu den Ascidien sich verhält¹⁾.“

Die Ansicht, daß die Rotatorien und *Dinophilus* neotenische Organismen seien, habe ich seit 1884 wiederholt verfochten, so z. B. in meiner ersten Jenenser Rede (1887) und in meinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie (1888). Ich citiere einige diesbezügliche Sätze aus jener Rede: „Diese Tiere (die Rotatorien und *Dinophilus*) können als geschlechtsreif gewordene Larven gedeutet werden, bei denen eben infolge des Auftretens der Frühreife die weitere Entwicklung in das erwachsene Tier allmählich ganz unterblieb. Bei *Dinophilus* erscheint die Geschlechtsreife weniger weit zurück auf junge Larvenstadien verlegt, als bei den Rädertieren. Er entspricht einem weiter entwickelten Stadium der Trochophora, an der schon ein Teil des gegliederten Rumpfes ausgebildet ist.“ — „*Dinophilus* besitzt mehrere Wimperkränze und Exkretionsorgane vom Typus derer der Annelidenlarven. Die Rädertiere verdanken ihren Namen einem Räderapparat, der allgemein mit einem Larvenwimperkranze verglichen wird, und ihre Exkretionsorgane erinnern auch sehr an die mancher Annelidenlarven.“ „Wimperkränze aber sind entschieden larvale Bildungen, die sonst ausschließlich bei Larven vorkommen.“ „Auch *Polygordius* und andere

1) Von mir hervorgehoben.

„Archianneliden“ zeigen viele Charaktere, die man gewiß mit Recht für embryonale, vielleicht aber trotzdem nicht für ursprüngliche halten kann.“

Im Winter 1866—1867 fanden CLAPARÈDE und MECZNIKOW (1869) in Neapel im Bodensatz ihrer Aquarien „nicht selten kleine Eunicidenlarven, deren Entwicklung“ sie „bis zur Geschlechtsreife zu verfolgen vermochten. Dadurch erlangten“ sie „die Ueberzeugung, daß es sich um eine bisher gänzlich unbekannt Form handelte, die, selbst im reifen Zustande, sehr winzig bleibt und das ganze Leben hindurch gewisse Merkmale beibehält, die sonst nur den Larven zukommen, so die Wimperreifen¹⁾.“ In der Tat fanden sie Individuen mit reifen Eiern, welche „Larvenmerkmale durchaus nicht abgelegt hatten“. Sie nannten die neue Tierform „Ophryotrocha puerilis“. Man wird mir beipflichten, wenn ich sage, daß ich „puerilis“ hier dem Sinne nach richtig mit „larvenhaft“ übersetze.

BONNIER, der 1893 den Kieferapparat von Ophryotrocha studierte, gelangte besonders auf Grund des Umstandes, daß damals nur die Weibchen von O. bekannt waren, dazu, folgende Fragen zu stellen:

„Sommes-nous en face d'un fait de néoténie, est-ce une forme adulte qui a conservé le caractère larvaire des couronnes ciliaires¹⁾ . . .?“ „Ou bien, est-ce un fait de progénèse et n'a-t-on observé que des formes larvaires devenues sexuées avant l'âge adulte sous l'influence d'un facteur que nous ne pouvons encore déterminer?“

KORSCHULT, welcher die Form neuerdings (1894) genau untersuchte, spricht ebenfalls von der großen Uebereinstimmung, welche dieser merkwürdige Wurmtypus mit den polytrochen Annelidenlarven zeigt. Bei der Feststellung ihrer Verwandtschaftsverhältnisse war für ihn von Interesse „der lange Bestand der Wimperkränze, den“ er „außerdem noch bei anderen Formen, z. B. bei einer Nereis-Art, nachweisen konnte. Dieser larvale Charakter bleibt also ungewöhnlich lange erhalten¹⁾ . . .“.

In seiner schon citierten Abhandlung (1896) bespricht BOAS auch die Fälle von Neotenie bei den Würmern. Er erwähnt zu-

1) Von mir hervorgehoben.

nächst *Ctenodrilus* und hält diesen Wurm im Gegensatz zu v. KENNEL, der in ihm eine sehr alte primitive Form sieht, für eine rückgebildete und ihr einziges Paar Nephridien, die nach v. KENNEL der Kopfniere von *Polygordius* homolog sind, für neotenisch erworbene Organe.

Sodann betont auch BOAS, daß die zu den Euniciden gehörende *Ophryotrocha puerilis* eine sehr deutliche Neotenie aufweist. Dieser Wurm zeichne sich „besonders durch den lebenslänglichen Besitz der sonst nur den Polychäten-Larven eigentümlichen Wimperkränze aus“. Sodann wird auch das Männchen von *Bonellia* als neotenisch aufgefaßt, in Uebereinstimmung mit SPENGLER, welcher von einem „Zurückbleiben auf der Stufe einer Larve mit einseitiger Entwicklung der Geschlechtsstoffe“ spricht. BOAS hält ferner ebenfalls dafür, daß die Gattung *Dinophilus* in neotenischem Sinne aufzufassen sein dürfte. Die Form sei insofern noch von besonderem Interesse, als sie — die Richtigkeit der Auffassung, daß sie neotenisch sei, vorausgesetzt — „eine besonders schlagende Analogie zu den Kiemenlurchen darbieten würde; ist doch hier wie dort, nicht wie bei den meisten von uns angeführten Beispielen, von der Peristenz einzelner jugendlicher Charaktere, sondern von einem totalen Stehenbleiben auf larvaler Stufe¹⁾ (natürlich von der Entwicklung der Geschlechtsprodukte abgesehen) die Rede“.

Des weiteren glaubt BOAS, und hierin befindet er sich in Uebereinstimmung mit einer Reihe anderer Forscher (z. B. EISIG, ich selbst), daß die epitheliale Lage des Nervensystems, die bei Chätopoden verschiedener Abteilungen konstatiert wird, eine neotenische Erscheinung sei. In dieser Weise ist von EISIG und mir besonders auch das epitheliale Nervensystem der sogenannten Archianneliden aufgefaßt worden.

Zum Schlusse widmet BOAS auch den Rotatorien einige Bemerkungen. Er weist auf die von verschiedenen Seiten betonte Aehnlichkeit zwischen Trochophora und Rotatorien, auf die Ansicht, daß die Trochophora eine Stammform repräsentiere, und auf die Auffassung hin, nach welcher die Rotatorien im ganzen primitive Formen seien, die, um mit KORSCHULT und HEIDER (1890) zu reden, „noch die nächsten Beziehungen zu der trochophora-ähnlichen Stammform erkennen lassen, und welche deren Bewegungsweise und

1) Von mir hervorgehoben.

Organisationscharakter mit einigen sekundären Veränderungen beibehalten haben.“ Dann sagt er: „Von dieser Auffassung kann natürlich für diejenigen, welche die Trochophora lediglich als eine Larvenform betrachten und die Anneliden von nemertinenähnlichen Ahnen ableiten, nicht die Rede sein. Für diese — zu welchen ich gehöre — werden wohl bezüglich der Stellung der Rotatorien nur zwei Möglichkeiten in Betracht kommen können: entweder diejenige, die Rotatorien als aberrante Plattwürmer aufzufassen, oder die, dieselben als auf der Larvenstufe stehen gebliebene Anneliden, also als neotenische Formen zu betrachten¹⁾.“ BOAS selbst wagt diese Frage, der er ein besonders großes Interesse zuschreibt, nicht zu entscheiden. Immerhin aber möchte er bemerken, „daß man für den Fall, daß die Rotatorien in neotenischem Sinne aufgefaßt werden, sich schwerlich den Typus derartig allmählich entstanden denken darf, wie LANG es will („auf immer früheren Entwicklungsstadien geschlechtsreif“); vielmehr sind solche neotenische Typen wohl überall derartig entstanden, daß plötzlich eine Larve geschlechtsreif wurde, wie wir es noch bei Triton sehen; allmählich wurde dann dies Verhalten innerhalb der Art allgemein (Axolotl), zuletzt ausschließlich (Proteus und andere)“.

Von einer Erörterung dieser letzteren Frage kann ich hier absehen, da sie unser Problem nicht direkt berührt. Dagegen darf ich wohl konstatieren, daß BOAS auf einem ganz ähnlichen Standpunkt steht, wie derjenige ist, den ich stets eingenommen. Ich muß aber die Platodenverwandtschaft der Rotatorien entschieden verneinen. Die Kiefer, das Räderorgan, der Magen mit Magendrüsen, der After, der Fuß, die chitinisierte Haut sind den Platoden durchaus fremdartig — wir finden aber ihres gleichen bei den Ringelwürmern oder ihren Larven und neotenischen Repräsentanten. Die Organe aber, in denen eine Ähnlichkeit festgestellt werden kann, Nephridien und Ovarien, resp. Keimdotterstöcke, sind zugleich auch solche, deren Homologien mit entsprechenden Organen von Anneliden oder deren Larven kaum bezweifelt werden können. So bleibt mir eben — wenn ich im Sinne von BOAS konsequent sein will — nichts anderes übrig, als mich dafür zu entscheiden, daß die Rotatorien trochophoraähnliche, neotenische Organismen sind.

1) Von mir hervorgehoben.

In den vorstehenden Referaten sind auch die „Archianneliden“ erwähnt worden. Es gibt in der Tat eine ganze Reihe von Forschern, welche stark bezweifeln, daß diese Tiere primitive Formen sind, so kürzlich wieder GOODRICH (1901). Diese Forscher halten die Tiere meistens für sekundär vereinfachte Formen. Die epitheliale Lage des Nervensystems, die vollständig homonome Gliederung, das Fehlen von Parapodien und Borsten werden meist als Verharren auf frühen larvalen oder embryonalen Zuständen gedeutet. Hier, in diesem Zusammenhang, ist es gewiß am Platze, darauf hinzuweisen, daß die Archiannelidengattung *Protodrilus*, welche HATSCHEK für diejenige hält, die der Stammform der Anneliden am nächsten steht, abgesehen von der ventralen Wimperrinne zahlreiche Wimperkränze besitzt, und zwar am Kopfsegment (Prosoma) einen doppelreihigen präoralen, einen postoralen und zwei folgende Wimperkränze, sodann segmentale Wimperkränze, je einen vor und hinter jeder Segmentgrenze.

Und nun wollen wir wieder auf die EISIGSche Aeußerung zurückkommen: „so ist die Ansicht LANGS, daß die Rotatorien lediglich als geschlechtsreif gewordene Annelidenlarven (also Trochophoren) zu betrachten seien, eine bloße Vermutung.“

Gewiß ist sie eine Vermutung! Ist sie aber eine bloße Vermutung, d. h. doch wohl deutlicher gesagt, eine durch keine Gründe gestützte Meinung, eine willkürliche Annahme?

Was verlangt denn EISIG, damit die bloße Vermutung zu einer berechtigten Ansicht werde? Jede Tatsache, jede neue Tatsache, welche die Uebereinstimmung zwischen Rädertier und Trochophora dartut, wird von mir als Anhänger der Ansicht von der neotenischen Natur der Rotatorien selbstverständlich ebenso sehr anerkannt, gewürdigt und begrüßt, wie von irgend einem Trochophora-Theoretiker, der in den Rädertieren nahe Verwandte der trochophoraähnlichen Stammform der Anneliden erblickt.

Wovon hängt denn die Entscheidung ab? Erstens doch wohl von der Entscheidung der Frage, welche von den verschiedenen Theorien über den Ursprung der Anneliden die am besten begründete, die plausibelste ist. Da nach meiner Meinung die Trochophoratheorie die Hauptsache, die Entstehung der Metamerie nämlich, nicht zu erklären vermag und mir die Ableitung des Annelids von pseudometameren turbellarienähnlichen Tieren besser begründet erscheint, so wird mir doch EISIG zugeben müssen, daß

ich die Uebereinstimmung von Trochophora und Rädertier von meinem Standpunkte aus ebenfalls erklären muß!

Nun liegt die neotenische Erklärung doch so nahe! Es handelt sich doch wohl darum, zu zeigen, daß die Rotatorien Larvenmerkmale besitzen, solche Merkmale, wie sie vorzugsweise oder ausschließlich Larven im Gegensatz zu den erwachsenen Tieren zukommen.

Und nun frage ich EISIG: Welches von allen Larvenmerkmalen, die etwa aufgezählt werden könnten, ist dasjenige, das für die Larvenformen im Gegensatz zu den erwachsenen Formen bei den wirbellosen Meerestieren der verschiedensten Abteilungen am meisten charakteristisch und am weitesten verbreitet ist? Wenn man in Berücksichtigung zieht, daß der Arthropodenkörper keine Cilien bildet, so wird die Antwort gewiß lauten: das Wimperkleid im allgemeinen und die Wimperkränze im besonderen. Wimperkränze sind spezifische Larvenmerkmale.

Wir haben auch oben gesehen, wie verschiedene Forscher ganz unabhängig voneinander durch das Vorhandensein von Wimperkränzen zu der Annahme der neotenischen Natur einer Anzahl von Wurmformen gelangt sind, die in den Verwandtschaftskreis der Anneliden und Rotatorien gehören. Darunter befinden sich mehrere Autoren, die doch wohl auch in den Augen meiner Gegner unverdächtige Zeugen sind, solche, denen man nicht vorwerfen kann, daß ihr Urteil durch eine eigene Lieblingstheorie beeinflusst worden sei. CLAPARÈDE und MECZNIKOW haben 1869 gewiß ohne alle theoretische Voreingenommenheit die Ophryotrocha als puerilis bezeichnet.

Warum sollte man nun aber plötzlich vor den Rotatorien Halt machen und diesen Tieren als ehrwürdigen Stammonkeln die Reverenz erweisen, derweilen sie die puerilsten sind. Warum sollen wir vor dem larvenhaftesten Merkmal der Trochozoen, vor dem Räderorgan oder Prototroch, Halt machen?

In der Tat wäre das die größte Inkonsequenz! Und es will mir scheinen, daß EISIG, anstatt zu sagen, meine Ansicht sei eine bloße Vermutung, vielmehr, falls er sich einen Augenblick auf den Standpunkt der Gegner der Trochozoonabstammung der Anneliden stellt, zugeben sollte, daß für die neotenische Auffassung der Rotatorien das stärkste Argument spricht, das überhaupt herbeigezogen werden kann: das Larven-

merkmal des Wimperkranzes, im vorliegenden Falle des Prototrochs oder Räderorganes.

Die Kormentheorie.

Die Kormentheorie ist ein Supplement der Trochophoratheorie. Die letztere behauptet die Abstammung der Articulaten und Mollusken und vielleicht noch anderer Tiergruppen von trochophoraähnlichen Stammformen, als deren lebende Verwandte die Rotatorien betrachtet werden. Die Kormentheorie dagegen ist eine specielle Articulatentheorie. Sie stellt sich die Aufgabe, die Entstehung des metamer gegliederten Körpers der Articulaten, speziell der Ringelwürmer, aus dem ungegliederten Körper der trochophoraähnlichen Stammform zu erklären. Sie ist gewiß für den Anhänger der Trochophoratheorie der zunächstliegende Erklärungsversuch der Entstehung der Annelidenmetamerie, und wir konstatieren, daß nunmehr, nachdem auch HATSCHKE zu ihr zurückgekehrt ist, sozusagen alle Vertreter der Trochophoratheorie (mit Ausnahme von ERSIG?) Anhänger der Kormentheorie zu sein scheinen.

Es muß aber zugegeben werden, daß beide Theorien nicht notwendig miteinander verknüpft sind.

Die Kormentheorie variiert in ihrer Begründung durch ihre verschiedenen Vertreter das Thema, daß der Articulatenkörper als eine Art Tierkolonie oder Tierstock, als ein Cormus zu betrachten sei, der durch das Auftreten eines Knospungs- oder unvollständigen Teilungsprozesses, also durch die Installation der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, aus dem ungegliederten Trochozoon entstanden sei, und daß durch einen solchen Prozeß auch heute noch der gegliederte Körper des Erwachsenen aus dem ungegliederten Körper der stammformähnlichen Larve ontogenetisch hervorgehe.

Wir hätten es also, im Grunde genommen, mit einer Art Generationswechsel zu thun. Aus dem befruchteten Ei entwickelt sich eine ungeschlechtliche Generation (die Trochophorageneration). Diese pflanzt sich ungeschlechtlich fort und liefert eine lineare Kolonie von Individuen (Metameren), die miteinander in organischem Zusammenhang bleiben und von denen die meisten zu Geschlechtsindividuen werden. Aus den befruchteten Eiern dieser Generation geht wieder die ungeschlechtliche Trochophorageneration hervor.

Die präzise Frage ist also die: ist der Articulatenkörper ein durch ungeschlechtliche Fortpflanzung erzeugter Tierstock?

Es ist sicherlich für die Lösung des Metamerieproblems nicht ersprießlich und förderlich, diese klare Fragestellung zu umgehen oder sie zu verwischen, wie dies z. B. LANKESTER kürzlich noch (1900) getan hat. Nachdem dieser große Zoologe gesagt, daß die Coelomocoela (die Metazoa mit Ausschluß der Coelenterata) häufig durch Wachstum „along the oroanal axis“ Ketten von kompletten oder inkompletten Individuen erzeugen, die durch teilweise oder vollständige Teilung senkrecht zu dieser Achse entstehen (Metamerie), bemerkt er: „An apparently similar process is seen in the segmentation and division of the *Scyphistoma polyp* at right angles to the oro-aboral axis.“ Sodann kommt eine Stelle, in welcher LANKESTER gewiß mit Recht verlangt, daß die genauen historischen Beziehungen zwischen der Metamerie und Wiederholung von Teilen bei den Coelomocoela einerseits und der Erzeugung und Loslösung von metameren „Knospen“ oder neuen Individuen andererseits in jeder besonderen Tiergruppe von Fall zu Fall besonders untersucht werden müssen. Gleich nachher aber gibt er diesen reinlichen Standpunkt wieder auf:

„Whilst it is certainly not necessary to suppose that metameric segmentation is actually derived from an arrested formation of strobilated buds, which at one time were set free, it is nevertheless tolerably certain that the fundamental property of the organism is the same in both cases, bud strobilation and metameric segmentation“

Diese fundamentale Fähigkeit des Organismus, die sich hier als Strobilation, dort als Segmentation offenbart, nennt LANKESTER „Merogenesis“.

Ob sich die Wissenschaft dabei beruhigen wird? Schon die ersten Begründer der Kormentheorie suchten mit derselben klare und bestimmte Vorstellungen zu verknüpfen. HAECKEL, der die Bezeichnung Metameren einführte, charakterisierte sie in seiner grundlegenden „Generellen Morphologie“ (1866) als morphologische Individuen 4. Ordnung. Im Gegensatz zu den Epimeren kommt den Metameren nach HAECKEL ursprünglich auch die physiologische Individualität zu.

„Die Metameren sind bei den niederen Formen des Tierstammes, in welchem sie auftreten, lediglich Multiplikationen der spezifischen Form der betreffenden Art, Wiederholungen, welche ursprünglich so unabhängig sind, daß sie sehr leicht sich voneinander abtrennen und daß alsdann jedes einzelne Metamer jene Speciesform mehr oder weniger vollständig repräsentiert“. Besonders lehrreich für die richtige Auffassung „der Metamerenbildung sei die allmähliche

Uebergangsreihe von ungegliederten Formen, wie sie uns die niederen Würmer (besonders Cestoden) zeigen“.

Hier zeige sich „auf das klarste, wie dieselben Teile (Metameren), die in den niederen Formen als physiologische Individuen auftreten, in den höheren Formen nur den Rang von homodynamen Teilen haben“. Die Entstehung der Metameren faßte HAECKEL schon damals als eine Art ungeschlechtlicher Fortpflanzung, als unvollständige Endknospenbildung auf.

Sehr scharf formulierte sodann GEGENBAUR (1870) die Kormentheorie der metamer gegliederten Tiere¹⁾. Auch er verglich die Metameren mit den Gliedern des Bandwurmkörpers, führte aber den Vergleich genauer durch (p. 162):

„Die Zulässigkeit einer solchen Auffassung scheint nur auf eine geringe Anzahl von Formen beschränkt zu sein, weil bei der größten Anzahl der Anneliden durch eine innigere Verbindung der Metameren ein einheitlicher Organismus gegeben ist. Beachtet man jedoch hierbei den Unterschied zwischen physiologischen und morphologischen Individuen, so wird einleuchten, daß eine Ausdehnung jener Auffassung vollkommen berechtigt ist. Der erste und der letzte Körperabschnitt sind die beim Ringelwurm zuerst differenzierten, alle übrigen nehmen zwischen diesen ihre Entstehung, und ganz dasselbe treffen wir bei den Cestoden. Es liegt somit hier eine Erscheinungsreihe vor, die an einem Ende zur Hervorbringung neuer Individuen führt, während sie am anderen Ende kompliziert gebauere und höher potenzierte Organismen entstehen läßt. Die Metamerenbildung ist also durch einen Sprossungsprozeß zu erklären, der unselbständige Produkte liefert, die zu einem Ganzen vereinigt bleiben.“

Wenn GEGENBAUR den Vergleich nur noch ein klein wenig weiter verfolgt hätte, wäre er zweifellos auf seine großen Schwierigkeiten aufmerksam geworden. In seiner neuen „Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere (Bd. I, 1898) äußert er sich sehr vorsichtig und zurückhaltend über die Zurückführung der Metamerie auf Sprossung.

Ich habe schon gesagt, daß meiner Ansicht nach kein Forscher die Kormentheorie so sorgfältig von verschiedenen Gesichtspunkten aus geprüft hat, wie HATSCHEK. Es ist dabei lehrreich, die Wandlungen zu verfolgen die HATSCHEKS Ansichten über den Ursprung der Metamerie durchgemacht haben.

1) In der 2. Auflage der „Grundzüge der vergleichenden Anatomie“. Da mir die 1. Auflage (1859) nicht zugänglich ist, weiß ich nicht, ob und inwieweit GEGENBAUR schon damals ähnliche Ideen hatte.

Zum erstenmal hat sich HATSCHKE 1878 in seiner klassischen Abhandlung „Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden“ mit diesen Fragen eingehend beschäftigt. Er widmet ihnen zwei Abschnitte; eine Betrachtung über die Entwicklung des gegliederten Baues der Anneliden und eine solche über die morphologische Bedeutung der Gliederung des Annelidenkörpers.

HATSCHKE betont zunächst die Analogie der Metamerenbildung mit dem Knospungsprozeß, z. B. bei *Pedicellina*. In beiden Fällen erfolgt in einem frühen Stadium der Entwicklung eine Teilung des primären Individuums. Der eine Teil geht der weiteren individuellen Entwicklung entgegen, während der andere, bei den Anneliden das Endsegment, auf der niederen Stufe der Entwicklung verharret, bis er selbst sich zu einem neuen Teilungsprozeß anschickt u. s. w.

HATSCHKE konstatiert sodann, daß die Auffassung des Annelidenkörpers als Tierstock wohl die verbreitetste sei. Das Metamer werde als ein einem ungegliederten Tiere gleichartiges Individuum angesehen. Von diesem Standpunkte aus müßte man das Kopfsegment als das älteste sterile Individuum, die Metameren als die Geschlechtsindividuen des Stockes betrachten. Die Metamerenbildung, als ein Knospungsprozeß aufgefaßt, würde im allgemeinen diese Auffassung unterstützen. „Um sie aber zu begründen, müßte man die Organisation des Metamers und die des Kopfsegmentes auf denselben Grundtypus zurückführen können, man müßte nachweisen, daß beide aus derselben Urform entstanden seien“¹⁾.

Dieser HATSCHKEsche Satz ist ebenso wichtig wie durchaus begründet und zutreffend. Kein Anhänger der Kormentheorie darf sich der Beantwortung der in ihm enthaltenen Hauptfrage entziehen. Und es ist dabei von vollständig nebensächlicher Bedeutung, wie man die Regionen des Annelidenkörpers und seiner Larve umgrenzt. Wenn man den Körper in Prostomium, Soma und Pygidium einteilt, wobei Prostomium und Larvensoma zusammen dem HATSCHKE'schen „Kopf“ entsprechen, so muß eben festgestellt werden, daß zu Beginn der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Knospung sich der Larvenkörper in zwei Stücke sondert, das Prostomium und Soma (Kopfsegment) einerseits und das Pygidium (Schwanzsegment) andererseits. Die Knospung be-

1) Von mir hervorgehoben.

steht doch wohl darin, daß das gesonderte Stück wieder regeneriert wird, wie am Bandwurmkörper nach Sonderung einer Proglottis, oder an der Strobila nach Sonderung einer Ephyra die unvollständig abgetrennten Stücke vom festgehefteten Stück aus immer wieder neugebildet werden. Was bei der Knospung der Trochophoralarve wieder regeneriert werden soll, ist eine dem unvollständig abgetrennten vorderen Stück (Prostomium + Larvensoma) gleichwertige Region. Diese sich immer wieder von neuem abgrenzenden und immer wieder vom Pygidium aus neu bildenden Regionen sind eben die Rumpfmeteren im Sinne HATSCHÉKS. Ich betone mit HATSCHÉK (und komme hierauf wieder zurück): kein Kormentheoretiker darf sich der Verpflichtung entziehen, den Nachweis zu liefern, daß Kopf und Metameren auf dieselbe Grundform zurückgeführt werden können.

„Sind wir nun im stande“, fragt HATSCHÉK, „diesen Nachweis zu führen?“ Die Antwort lautet, daß sich eine Reihe von Tatsachen dafür geltend machen lassen können, so die Uebereinstimmung in der Anordnung der Muskulatur im Kopfsegment und Metamer, die Aehnlichkeit in Bau und Lagerung der Kopfniere und der Nierenkanäle der Metameren. — „Auch in Bezug auf die Leibeshöhle zeigen die Metameren ursprünglich dasselbe Verhältnis, wie das Kopfsegment, ihre abweichende definitive Leibeshöhle entwickelt sich erst sekundär.“ — „Der Mangel von Mund und Oesophagus könnte als Rückbildung gedeutet werden, die sich ungewungen durch die Zentralisation des Tierstockes zu einem Individuum höherer Ordnung erklären ließe.“

Die bedeutendste Schwierigkeit bietet aber nach HATSCHÉK — und ich will gleich bemerken, daß ich ihm hierin vollständig beipflichte — die Vergleichung des Nervensystems des Kopfes mit dem Nervensystem der Metameren. Ein Vergleich des Gehirnganglions mit dem Bauchmark der Metameren sei wohl ausgeschlossen. Die ursprüngliche Gleichwertigkeit von Kopfsegment und Metamer könne deshalb nicht angenommen werden, und es sei daher die Auffassung des Annelidenkörpers als Tierstock unhaltbar. „Kopf und Metamer stellen dann nichts anderes als verschiedene Körperteile dar; es ist das Kopfsegment dem metamerisch gegliederten Rumpfe gegenüberzustellen¹⁾.“

Wie aber ist die Metamerie des Rumpfes in anderer Weise zu

1) Von mir hervorgehoben.

erklären? Die Annahme, daß sie sich als höhere Differenzierung eines ursprünglich ungegliederten Rumpfes deuten lasse, lehnt HATSCHKE ab. Die Entwicklung des metamerischen Rumpfes sei zweifellos ein Knospungsvorgang. Schließlich erwägt HATSCHKE die Annahme, daß es sich um die Vervielfältigung durch Knospung nur eines Körperteils, des Rumpfes nämlich, handle. Die Hauptsache dabei wäre die Vervielfältigung eines nur dem Rumpfe angehörenden Organsystems, nämlich der Generationsorgane.

Es sei mir hier gleich eine Zwischenbemerkung gestattet. Wenn der Annelidenkörper kein Tierstock ist und andererseits die Vervielfältigung der Generationsorgane bei der Rumpfmetamerie das Wesentliche ist, erscheint es dann nicht als das Zunächstliegende, niedrigere Tiergruppen zum Vergleich herbeizuziehen, bei welchen im Gegensatz zum sterilen Kopf (Vorderende) ein Rumpf mit zahlreichen Generationsorganen schon vorhanden ist (Turbellarien, Nemertinen)?

HATSCHKE hat diesen Gedanken selbst schon erwogen, aber ihm dann keine weitere Folge gegeben. In einem anderen Zusammenhang, wo er von der Segmentierung bei anderen Ordnungen des Wurmtypus spricht, sagt er nämlich folgendes:

„Auch bei den Nemertinen scheint ein metamerischer Körperbau vorzuliegen, denn es ist eine Wiederholung der Geschlechtsorgane und ein gleichmäßiger Bau der entsprechenden Körperabschnitte nachgewiesen. Wir können, wie bei den Anneliden, ein abweichendes Kopfsegment, in welchem keine Geschlechtsorgane sich finden, den Metameren des Rumpfes, die in der Wiederholung der Geschlechtsorgane ihren Ausdruck finden, gegenüberstellen.“

Wenn, was wahrscheinlich sei, die Entwicklung der Metameren auch bei den Nemertinen vom undifferenzierten Hinterende ausgehe und zu derselben regelmäßigen Altersfolge führe, so müßte man den metamerischen Bau der Nemertinen und Anneliden als vollständig gleichwertig ansehen.

In seiner Abhandlung über die Entwicklungsgeschichte von *Echiurus* (1880) kommt HATSCHKE wiederum auf die Theorie der Segmentierung des Annelidenkörpers zurück. Er modifiziert seine früheren Ansichten in folgender Weise. Schon bei den niederen Bilaterien sind im allgemeinen die Organe, welche die hervorragend tierischen Funktionen versehen, auf den vorderen Körperabschnitt beschränkt, während der hintere Abschnitt die Anlage der Geschlechtsorgane enthält. Dieser Gegensatz prägt sich nun allmählich, sowohl anatomisch als ontogenetisch, immer deutlicher aus. „Der vordere Körperteil geht, da seine

Funktionsfähigkeit zuerst in Anspruch genommen ist, dem hinteren in der Entwicklung voraus (doch ist dieser Entwicklungsgang, wie ich glaube, auch auf phylogenetische Prozesse zu beziehen)“. Ich hebe den Hauptsatz hervor. Er deckt sich vollkommen mit meiner eigenen Ansicht. Was aber in Klammern steht, ist mir unverständlich. Die animalischen Organe können doch phylogenetisch den vegetativen nicht vorausgeeilt sein!

Es tritt nun nach HATSCHEK die Erscheinung auf, daß das der Ausbildung des Kopfes nachfolgende Wachstum des Rumpfes kein gleichmäßiges, sondern ein terminales ist. „Während an seinem Vorderende die Differenzierungsprozesse beginnen, wird am Hinterende durch Wachstum neues Material zur Differenzierung geliefert.“ In diesem Vorgange, wie er z. B. bei den Nemertinen vorzuliegen scheine, möchte HATSCHEK nunmehr die Grundlage zur Metamerenbildung vermuten. Diese kam dadurch zu stande, daß die ursprünglich von vorne nach hinten kontinuierlich fortschreitende Differenzierung des Rumpfes zu einer absatzweisen wurde. Zur Erläuterung fügt HATSCHEK (1891) später hinzu: „Man vergleiche andere ähnliche Wachstumsvorgänge, z. B. das Wachstum des Tentakelkranzes bei den Tentakulaten.“

So sehr ich diesen Erklärungsversuch als einen in einem Hauptpunkte befriedigenden anerkenne, so weit nämlich, als es das ontogenetische Geschehen anbetrifft; so wenig vermag ich in ihm eine wirkliche Erklärung der phylogenetischen Entstehung der Metamerie zu erblicken. Am ontogenetischen Teil des Erklärungsversuches habe ich die absatzweise Differenzierung zu beanstanden. In Wirklichkeit sind Wachstum und Differenzierung kontinuierlich, und es wird nur der Schein der absatzweisen Entwicklung dadurch hervorgerufen, daß in größerer Zahl hintereinander liegende Organe gebildet werden müssen. Die Vielzahl der Organe und ihre seriale Anordnung waren schon bei der Stammform vorhanden. Die metameren Bildungen kommen ontogenetisch nicht dadurch zu stande, daß jederseits ein Organ absatzweise gebildet wird, sondern dadurch, daß sie nicht alle auf einmal, sondern nur successive, eins nach dem anderen, gebildet werden können.

HATSCHEK scheint selbst durch diese neue Auffassung nicht befriedigt worden zu sein, denn er kehrt in seinem Lehrbuch (1891) wieder zur Kormentheorie zurück. Die Schwierigkeit in Bezug auf das abweichend gebaute Vorderende

erscheint ihm jetzt geringer mit Rücksicht auf die von mir (LANG 1888a u. b) vertretene und von ihm acceptierte, neuere Auffassung der Proglottidenbildung bei den Cestoden. Auch bei diesen Tieren liege eben nur die Vervielfältigung eines Körperteiles vor, die aber „ganz wohl auf einen Teilungsprozeß mit einseitig unterdrückter Regeneration zurückgeführt werden“ könne. Es liege nun nahe, auch bei der Metamerie eine ähnliche Teilung mit unvollkommener oder unterdrückter Regeneration anzunehmen. Allerdings sei „bei den Cestoden, wo die abgeschnürte Proglottide ihre Lebensaufgabe nahezu vollendet hat (und die Gewebe überreif sind), die Unterdrückung der Regeneration leicht begreiflich; bei den Anneliden hingegen“ könne „ein Grund hierfür nur in dem innigeren, bleibenden Zusammenhang der Teilstücke gesucht werden“. So komme es, „daß ein vorderer Körperteil mit dem Cerebralganglion nebst seinen Sinnesorganen und dem Munde, den wir etwa als „Prosthion““ bezeichnen können, nur einmal vorhanden ist. Nur das vorderste Teilstück besitzt ein Prosthion und entspricht annähernd einer vollkommenen Individualität, bei den nachfolgenden Metameren fehlt das Prosthion, die Regeneration desselben ist unterdrückt; diese entsprechen daher nur virtuellen Individualitäten“. Es müsse übrigens bemerkt werden, daß auch ein anderer Körperteil, nämlich das Periprokt, als „Opisthion“ nur einmal und zwar „am Endsegment vorhanden ist“. Bezüglich der wichtigen Frage, „welches Körperstück der vorderen vollständigen Individualität entspreche“, wären nach HATSCHKE zwei Möglichkeiten ins Auge zu fassen. Man könne entweder „das Prosoma als Prosthion betrachten und dieses nebst dem ersten Metamer für die erste Individualität halten, oder es könnte auch das Prosoma allein schon als vollständige Individualität gelten“. HATSCHKE hält die letztere Deutung für die richtigere. „Doch bedürfen dann gewisse Eigentümlichkeiten des Prosoma noch einer näheren Erklärung, so vor allem der Mangel der Cölomsäcke.“ HATSCHKE begründet das hypothetisch dadurch, „daß das vorderste Individuum steril wurde und der Gonaden (Cölomsäcke) entbehrte.“

Zusammenfassend stellt HATSCHKE seine theoretischen Anschauungen über die phylogenetische Entwicklung der Metamerie folgendermaßen dar:

„Zuerst erfolgte an einem trochophoraähnlichen Organismus eine Fortpflanzung durch Teilung und Regeneration, und zwar nach opisthoserialem Typus; die einzelnen Individuen kamen zur voll-

ständigen Trennung. Später kam es dazu, daß die Individuen zu einem Kettencormus vereinigt blieben, und zugleich kamen gewisse Modifikationen zur Ausbildung; das vorderste Individuum blieb als „Amme“ steril, die folgenden Individuen wurden durch Unterdrückung der Regeneration je ihres Prosthions verlustig, dagegen erfuhren sie eine sekundäre weitere Ausbildung ihrer Organsysteme (besonders der epithelogenen Muskeln der Cölomsäcke). Wir können die hierdurch erfolgende Verschiedenheit von Prosoma und Metameren als die primäre Heteronomie bezeichnen. — So kommen wir zu der Anschauung, daß die Ausbildung der Metamerie zugleich auch die erste Ursache wurde für die Entstehung der sekundären Organe, die für die Cephalidier charakteristisch sind.“

Wir werden nachher diese neuesten Auffassungen HATSCHEKS diskutieren. Fürs erste nur die Bemerkung, daß HATSCHEK durch seine starke Betonung des Gegensatzes von Kopf und Rumpf seiner Kormentheorie selbst die größten Schwierigkeiten in den Weg legt. Wenn die Rumpfnieren, was sich ja freilich als unrichtig herausgestellt hat, nach HATSCHEK von einem Längskanal ausgebildet werden, der von der Kopfniere aus nach hinten auswächst, warum dann den Gegensatz von „Protonephridien“ und „Metanephridien“ so stark hervorheben? Es liegt doch dann vom Standpunkte der Kormentheorie am nächsten, sie als Modifikationen eines und desselben Grundorganes, das sich in allen durch Knospung gebildeten Individuen des Annelidencormus wieder regeneriert, zu betrachten!

Nach HATSCHEK hat kein Anhänger der Kormentheorie ihre Grundlagen einer so gründlichen Prüfung unterzogen. EISIG, von dem wir eine solche kritische Analyse wohl erwarten durften, tritt überhaupt gar nicht in die Diskussion ein. Die meisten, die der Kormentheorie zustimmen, tun dies ohne nähere Begründung oder unter ganz vager Berufung auf die vorübergehende oder dauernde Bildung ähnlicher Tierstöcke in anderen Abteilungen des Tierreiches. Als Beispiel citiere ich BRODE, der sich in seiner Abhandlung über *Dero vaga* (1898) zu Gunsten der Theorie ausspricht, daß die segmentierten Tiere durch den Vorgang der Vermehrung durch Teilung entstanden sind. Er sagt, daß die von ihm in dieser Abhandlung vorgebrachten Tatsachen „have a very important bearing in support of the colonial theory of the origin of metamerism“. Man vermißt aber vollständig irgend eine nähere Begründung dieser Behauptung. Die kurz geschilderten Vorgänge der Fortpflanzung durch Teilung von *Dero* haben nicht die entfernteste Aehnlichkeit mit der Entwicklung der Metameren des

Annelidenkörpers. BRODE stellt dann sofort, ohne auf Dero weiter Rücksicht zu nehmen, auf *Microstoma* ab. Ich citiere seine Ausführungen wörtlich, und zwar absichtlich, um zu zeigen, daß der Verfasser mit ihnen gerade das Gegenteil von dem erreicht, was er wahrscheinlich zu machen sucht.

„In illustration I may cite the case of *Microstoma*. This is a small Turbellarian which multiplies by means of fission. This unsegmented worm possesses an alimentary canal extending the length of the body, a so-called „„brain““ with two lateral nerve trunks and well-marked sense organs situated at the anterior end of the animal. The process of fission is such that the animal may show, according to von GRAFF, as many as sixteen individuals of varying ages in one chain. These subsequently separate, forming so many complete individuals. Before separation occurs we have a chain of individuals with a common alimentary canal and a nervous system extending the whole length of the chain. Each individual shows one or two pairs of sense organs at its anterior end. The individual mouth openings have not as yet pushed through. Should this temporary condition become permanent, we should have a segmented form resembling in some essential features an annelid worm. — In the different forms of animals in which fission occurs we find several modes of fission. In the form mentioned each individual proliferates continuously. In some forms the proliferation is confined to one individual, while in others each individual in turn takes part in the proliferation. This last mode could be applied to the segmentation of an annelid. — Supposing that annelids arose in this manner, we should expect to find the segments of the body practically homodynamous, with the more perfectly developed and highly specialised segments at the anterior end of the worm.“

Die beistehenden Figuren erläutern schematisch den Knospungsprozeß von *Microstoma* einerseits und die ontogenetische Entstehung des Annelidenkörpers andererseits. Der Unterschied springt bei einer aufmerksamen Vergleichung sofort in die Augen.

Als ein Anhänger der Kormentheorie, der aber nicht zugleich auch Anhänger der Trochophoratheorie ist, ist H. M. BERNARD zu nennen. In seiner kürzlich (1900) erschienenen Abhandlung „A suggested Origin of the segmented Worms and the Problem of Metamerism“ geht BERNARD bei der Ableitung des Annelidenkörpers von irgend einer möglichst einfach gebauten, freischwimmenden, bewimperten Cölenteratenform aus, die, anstatt frühzeitig festsetzend zu werden, „continued to be free-swimming long enough to put out buds“. Ohne nun behaupten zu wollen, daß Knospenbildung nicht auch an anderen Körperstellen der freischwimmenden Form auftreten konnte, glaubt BERNARD doch,

Fig. 1 und 2. Schemata zur Vergleichung des Teilungsvorganges von *Microstoma* (Fig. 1) und der Metamerenbildung der Anneliden (Fig. 2). Das hintere Teilstück *P* ist punktiert dargestellt. Es kommt bei den Anneliden als Pygidium oder fortwachsendes

Schwanzende nur einmal in der Gliederkette vor, da die vorderen Teilstücke (Kopfsegment [*A*] und Metameren [α]) das hintere Teilstück nie wieder regenerieren. Bei *Microstoma* hingegen regeneriert jedes vordere Teilstück wieder ein hinteres, und jedes hintere wieder ein komplettes vorderes. *A* vorderes Teilstück mit Gehirnganglion (*g*), Pharynx (*o*) und Augen (*a*), bei den Anneliden das Kopfsegment; α Rumpfmetameren der Anneliden, *bg* Bauchganglien derselben; *P* hinteres Teilstück, Pygidium der Anneliden.

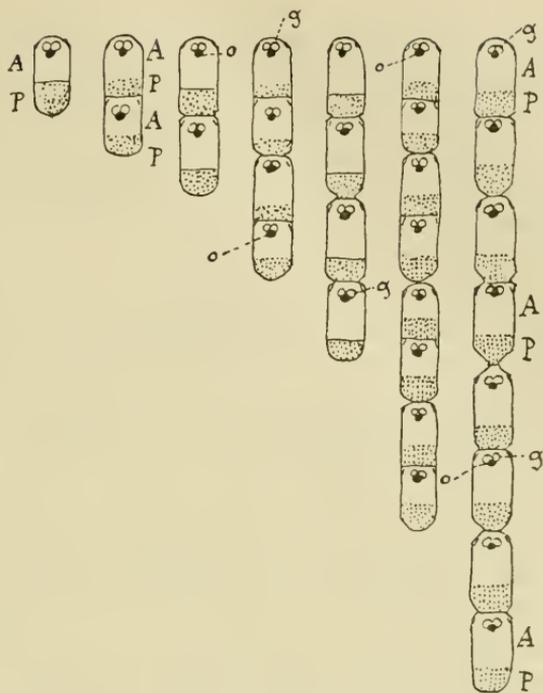


Fig. 1.

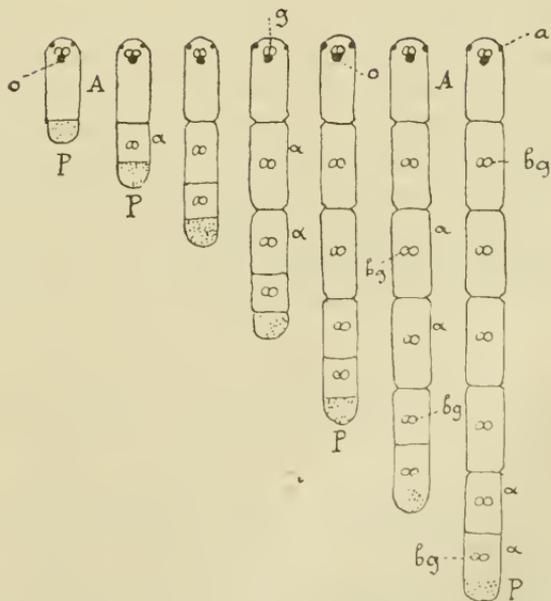


Fig. 2.

daß bei dieser Lebensweise das Hinterende der geeignetste und wahrscheinlichste Ort für das Auftreten von Knospen war. An anderen Stellen auftretende Knospen würden die schwimmende Vorwärtsbewegung verunmöglicht haben. Indem sich der Vorgang akzentuierte, trat an der ersten Knospe eine zweite, an der zweiten eine dritte u. s. w. immer am Hinterende auf, so daß schließlich „each original (or parent) animal would soon trail after it a string of buds of indefinite length“.

Wir merken nun sofort, daß dieser supponierte Vorgang mit dem wirklichen „Knospungsprozeß“, wie er sich im Sinne der Kormmentheoretiker bei der ontogenetischen Bildung der Metameren abspielt, gar nichts zu tun hat. Beide Vorgänge wären einander geradezu entgegengesetzt. Bei BERNARDS hypothetischer Stammform bildet sich an einer Amme hinten eine Knospe, welche wächst und bald selbst wieder zu einer Amme wird, an der sich wiederum hinten eine Knospe bildet u. s. w. Bei der terminalen Knospung der Anneliden (im Sinne der Kormmentheoretiker) verhält sich aber das Hinterende (Pygidium, Schwanzsegment) als eine Amme, welche nach vorne immer neue Knospen abschnürt. Die einmal gebildeten Knospen (Metameren) sprossen selbst nicht mehr, nur die Amme fährt fort, sich in dieser Weise ungeschlechtlich fortzupflanzen. Die beiden Vorgänge, der supponierte und der wirkliche, sind so verschiedenartig, daß sie sich nicht aufeinander zurückführen lassen. Damit erweist sich aber auch die Grundlage der ganzen BERNARDSchen Theorie als irrig, und ich kann auf die weitere Darlegung derselben, mag sie auch geistreich sein, um so eher verzichten, als sie derart rein spekulativer Natur ist, daß sie auf die Herbeiziehung von vergleichend-anatomischem und ontogenetischem Beweismaterial ausdrücklich verzichtet. So wundere ich mich nicht, wenn BERNARD bezüglich des Mesoderms am Schlusse sagt: „We have here an excellent illustration of the difficulty of discovering phylogeny from embryology.“

Unter den Gegnern der Kormmentheorie (und zugleich der Trochophoratheorie) sind besonders EDUARD MEYER, RACOVITZA und PLATE als solche zu nennen, welche sehr beachtenswerte Betrachtungen veröffentlicht haben.

EDUARD MEYER (1890) stellte folgende Ueberlegung an: „Wäre die Metamerie bei den segmentierten Tieren ursprünglich aus einer Knospenbildung hervorgegangen, so müßte einerseits die Produktion von neuen Segmenten immer am äußersten Ende des Körpers er-

folgen oder, mit anderen Worten, das Endglied des letzteren stets das jüngst erzeugte Metamer sein, und andererseits müßte der ganze Körper nur aus vollständig gleichwertigen Folgestücken bestehen; statt dessen sehen wir aber, daß die neuen Segmente aus einer vor dem Telson gelegenen Bildungszone entstehen, daß das Telson mit der älteste Teil des Tieres ist und daß durchaus nicht alle Teilstücke des Leibes einander entsprechen, denn weder der Kopflappen nebst Mundzone und Vorderdarm, noch das Endstück mit dem Enddarme können den dazwischen liegenden Metameren gleichgesetzt werden. Wollte man nun den Ursprung der Metamerie von einer Art Strobilation, wie sie bei den Acalephen vorkommt, herleiten, so müßte das jüngste Segment gleich auf das erste Rumpfsegment folgen, was wohl bei den gegliederten Cestoden, bei allen übrigen segmentierten Tieren aber, angefangen mit den Anneliden, keineswegs der Fall ist“. Man sieht, MEYER hält es für unmöglich, die Glieder des Annelidenkörpers als ursprünglich gleichwertige Individuen zu betrachten, er hält es ferner für ganz selbstverständlich, daß, falls es sich um eine Strobilation handelte, die terminale Knospung vom Vorderende des Körpers ausgehen mußte und nicht von einer vor dem Hinterende gelegenen Bildungszone.

RACOVITZA (1896) kritisiert die oben ausführlich wieder-gegebene neueste Cormustheorie HATSCHKEs sehr scharf. Er konstatiert, daß HATSCHKE selbst nicht im stande ist, die Homologie der Metameren und des Kopfes darzutun. Wenn HATSCHKE die Schwierigkeit umgehe, indem er annehme, daß das sogenannte Prosthion (vorderer Körperteil mit dem Cerebralganglion nebst seinen Sinnesorganen und dem Munde) nur einmal vorhanden sei (am Kopfsegment), seine Regeneration bei den Rumpfsegmenten aber unterdrückt sei, so fragt RACOVITZA: warum ist es so und nicht anders? Der einzige Grund, den HATSCHKE anführe, sei der, daß man mit dieser Annahme die Tatsachen besser erklären könne. Sodann macht RACOVITZA auf eine Inkonsequenz HATSCHKEs aufmerksam. Wenn das Prosthion nur einmal vorhanden sei, so müssen notwendig die Kopfanhänge den Anhängen der Metameren nicht homolog sein. Anstatt diesen Schluß zu ziehen, behauptete HATSCHKE im Gegenteil: „Die 4 Längsreihen von Cirren, welche an dem segmentierten Körper durch die dorsalen und ventralen Paare von Parapodialcirren gebildet werden, setzen sich auch auf das Prostomium fort, insofern als wir auch hier ein dorsales und ein ventrales Paar von Cerebralcirren beobachten; ihren Abschluß finden diese 4 Reihen in dem unpaaren oder apikalen Cerebral-

cirrus.“ Doch wohl mit Recht macht RACOVITZA darauf aufmerksam, daß es nicht genüge, das für die Theorie unbequeme Vorhandensein des unpaaren Kopftentakels damit abzutun, daß man sage, er bilde den „Abschluß“ der 4 Reihen.

Im übrigen wollen wir RACOVITZAS scharfe Kritik wörtlich citieren.

„L'individu complet c'est le prosoma, dit-il (HATSCHKE). Il dit d'autre part que chez le Polychète, deux régions de l'individu complet, le prosthion et l'opisthion, ne sont représentées qu'une fois; les autres segments correspondent donc à une région intermédiaire, que je nommerai, pour plus de commodité, mezosthion. Il s'ensuit que le prosoma est formé par ces trois régions, puisque c'est un individu complet. Essayons de délimiter ces trois régions sur la larve et sur l'adulte telles que les conçoit HATSCHKE. La larve, d'après lui, est divisée en une région préorale, le prostomium, et une région postorale, le metastomium, qui, ensemble, forment le prosoma. Mais dès que la larve commence sa transformation, il apparaît dans la région postérieure du metastomium une zone prolifère qui allonge la Trochophore et qui fait paraître une nouvelle région du corps, le metasoma. Par le fait de la croissance intercalaire, le prosoma ne peut donc être une individualité complète, puisqu'il lui manque le pygidium, périprocte ou prosthion enlevé par le metasoma. Mais supposons que le prosoma soit tout de même complet par une volonté supérieure. Le prosthion sera formé par le prostomium, plus certaine partie du metastomium, puisqu'il contient la bouche; le mezosthion sera formé par la région moyenne du metastomium, et l'opisthion par sa région postérieure. Déplaçons délicatement le tout et superposons le sur l'extrémité antérieure d'un Polychète aussi Archiannelide qu'on voudra. On obtient le plus bizarre assemblage qui se puisse imaginer . . .“

Durch eine Tabelle sucht RACOVITZA die Widersprüche zu illustrieren, die sich bei der HATSCHKE'schen Auffassung ergeben, wenn man die Larve mit dem theoretisch konstruierten Kolonialindividuum und mit dem erwachsenen Tiere vergleicht. RACOVITZA hält summa summarum die HATSCHKE'sche Theorie für einen schlecht begründeten Versuch, die sterbende Kormentheorie wieder aufleben zu lassen.

Seinerseits ist RACOVITZA bemüht, die Nichthomologie des Kopfklappens und des Rumpfes der Anneliden zu beweisen.

Von anderen Gesichtspunkten aus bekämpft PLATE (1901) HAECKEL'S und HATSCHKE'S Kormentheorie. PLATE ist erstens der Ansicht, daß in allen Fällen, in denen sich die Entstehung der Metamerie vergleichend-anatomisch feststellen läßt (er citiert die

Rotatorien, *Gunda segmentata*, die Cestoden nach CLAUS' Auffassung, die Nemertinen, Solenogastres, die Chitonen, die gegliederten Fühler und Extremitäten), dieselbe allmählich aus ursprünglich dismetamerer Anordnung hervorgegangen sei. Zweitens hält PLATE das sekundäre Zusammenbleiben ursprünglich sich sondernder Knospen, welches von der Kormmentheorie angenommen werden muß, für eine biologische Verschlechterung.

„Wenn die einzelnen Individuen sich nicht voneinander trennen und sich also nicht räumlich verteilen, so unterliegen sie häufig genug derselben Gefahr, sei es daß sie gefressen oder irgendwie katastrophal vernichtet werden. Für die Zahl der erzeugten Eier ist es gleichgültig, ob die Gonaden eines Muttertieres an einer Kette sitzen oder sich auf verschiedene Individuen verteilen. Die Zahl der Nachkommen wird aber wesentlich dadurch erhöht, daß die Kette in viele selbständig umherschwimmende Individuen zerfällt, die sich auf ein größeres Areal ausbreiten, denn es werden dann weniger Tiere durch den Kampf ums Dasein eliminiert. Deshalb zerfällt eine *Microstomum*-, eine *Myrianida*- oder eine *Nais*-Kette sehr bald nach ihrer Entstehung, und nur bei den Bandwürmern bilden sich häufig enorm lange Ketten, weil hier auf dem engen Raume des Darmkanals ein und desselben Wirtes ein Zerfall keine Vorteile involvieren würde, zumal die Proglottiden sich hier nur bis zur Reife aufhalten. Die Segmentierung der Anneliden kann daher nicht durch Rückbildung der ungeschlechtlichen Teilung entstanden sein, denn diese ist eine Anpassung zur Erhöhung der Zahl der Nachkommen; durch Aufhebung der Trennung der Tochtertiere würde aber jener Vorteil wieder mehr oder weniger aufgehoben werden.“

Bedenken ganz anderer Natur sind von CORI und MORGAN der Kormmentheorie gegenüber geäußert worden. Gleichzeitig (1892) und unabhängig voneinander haben diese Forscher die Aufmerksamkeit auf gewisse Anomalien gelenkt, die nicht selten in der Segmentierung des Körpers der Anneliden vorkommen. Diese Anomalien wurden besonders bei Lumbriciden, dann aber auch bei Polychäten untersucht. Häufige Fälle sind die, daß eine Asymmetrie in dem Sinne auftritt (mit Vorliebe in der mittleren Körperregion), daß der linken Segmenthälfte rechts nicht eine spiegelbildlich gleiche Segmenthälfte gegenüberliegt (oder umgekehrt), daß vielmehr auf der gegenüberliegenden Seite zwei hintereinander liegende Segmenthälften vorkommen, die nicht nur durch eine Grenzfurche getrennt sind, sondern auch im Inneren ein trennendes Septum und äußerlich eine Verdoppelung der Borstenbündel und eventuell der Parapodien erkennen lassen. Es entsprechen also einem einzigen Segmente auf der einen Seite

zwei Segmente auf der anderen. Beide Forscher führen, wohl gewiß mit Recht, diese Anomalie darauf zurück, daß während der Entwicklung oder bei der Regeneration sich auf der einen Seite mehr Mesodermbläschen gebildet haben als auf der anderen. Für die übrigen Formen von Anomalien, z. B. die spiralgige Metamerie, die sich zum Teil ebenfalls auf das Auftreten einseitig überzähliger Segmente zurückführen lassen, muß ich auf die Arbeiten der genannten Autoren verweisen. Für unsere Frage ist bedeutungsvoll, daß beide Forscher unabhängig voneinander die große Tragweite der Befunde für die Theorie der Metamerie erkannten.

CORI äußert sich in dieser Beziehung folgendermaßen:

„Die Tatsache nämlich, daß sich Abnormitäten in der Metamerie auch bei Anneliden vorfinden, ist vielleicht im stande, die Kluft, welche zwischen den Nemertinen und den Anneliden bezüglich der unregelmäßigen und regelmäßigen Segmentierung herrscht, zu überbrücken. Demzufolge würde also die regelmäßige, symmetrische Metamerie von einer ursprünglich unregelmäßigen abzuleiten sein¹⁾.“ Die Sache müsse aber noch genauer untersucht werden.

MORGAN sagt:

„On the conventional assumption that metamerism is to be explained by a theory of budding, it seems evident from the facts outlined above that the right and left sides may bud independently. This leads to the improbable conception that the Annelid is formed of two parallel rows of buds¹⁾, and that a single worm may have more of these buds on one side than on the other.“

Ich darf wohl bemerken, daß ich mir bei der Lektüre der Arbeiten von CORI und MORGAN über ihre Bedeutung für die Auffassung der Metamerie ungefähr ähnliche Gedanken gebildet habe.

Sowohl CORI als MORGAN erinnern daran, daß auch bei Cestoden ähnliche Abnormitäten vorkommen, und MORGAN folgert daraus, daß in beiden Gruppen „metamerism has the same fundamental (though not phylogenetic) explanation“.

Es ist in der Tat selbstverständlich, daß, wenn es sich bei Cestoden wirklich um Anomalien derselben Natur handelt, diese Vorkommnisse nicht mehr und nicht weniger gegen die Auffassung des Bandwurmkörpers als eines durch terminale Knospung entstehenden Stockes sprechen als bei den Ringelwürmern. Allein wenn man die Uebersicht über die Mißbildungen, die besonders bei *Taenia saginata* sehr häufig sind, in LEUCKARTS Parasiten-

1) Von mir hervorgehoben.

werk (1879—1886) nachliest und die mitgeteilten Beobachtungen prüft, so kommt man zu dem Schluß, daß es sich um Vorkommnisse ganz anderer Art, sehr häufig — wie das LEUCKART selbst erkannt hat — um verschiedene Formen unvollständiger Abtrennung der einzelnen Glieder voneinander, in anderen Fällen um die Folgeerscheinungen von Verletzungen, Zerreißen, Zerungen am knospenden Scolex oder an den schon gesonderten Gliedern handelt. Aehnliches kommt auch bei den Anneliden vor, und es ist in dieser Beziehung eine Anmerkung in der Abhandlung von CORI von Interesse, welche sich auf eine persönliche Mitteilung von EHLERS bezieht, nach welcher Anomalien der Segmentierung sowohl bei vaganten als auch sedentären Anneliden recht häufig auftreten. Für viele derartige Fälle hält EHLERS CORIS Auffassung für die zutreffende, „für andere jedoch glaubt er die Veranlassung zu denselben in Verletzungen mit nachfolgender Regeneration zu erblicken“. Dazu bemerkt CORI, daß er solche Fälle, besonders beim Regenwurm, auch kenne, daß er sie aber von der Untersuchung von vorneherein ausgeschlossen habe.

Bei der Frage nach dem Ursprung derjenigen Cestodenanomalien, die eine gewisse, wenigstens oberflächliche Aehnlichkeit mit den von CORI und MORGAN untersuchten Anomalien der Annelidensegmentierung haben, ist von vorneherein in Erwägung zu ziehen, daß es sich bei den Anneliden offenbar um einseitige Vermehrung der Zahl von anfänglich vollständig gesonderten Embryonalanlagen, der Mesodernbläschen handelt, die normalerweise zwei symmetrische Längsreihen bilden. Derartige Bildungen finden sich überhaupt nicht im Cestodenkörper, wo in jedem Segment ein einziger einheitlicher Geschlechtsapparat vorkommt. Da wo an einem Glied etwa eine Vermehrung der Zahl der Geschlechtsöffnungen eintritt, zeigt die genauere Untersuchung, daß zu jeder Geschlechtsöffnung ein besonderer ganzer Geschlechtsapparat gehört. Es handelt sich eben um unvollständig gesonderte Glieder. Wo einseitig, asymmetrisch, ein Segment eingekeilt erscheint, handelt es sich um ein abnormes, einseitig reduziertes, verkrüppeltes Segment, aber um ein ganzes Segment, nicht nur um eine rechte oder linke Segmenthälfte.

In den vorstehend mitgeteilten Erörterungen verschiedener Forscher, die zur Kormmentheorie Stellung genommen haben, sind manche von den Bedenken und Einwänden enthalten, die sich mir selbst seit Jahren aufgedrängt haben. Es sei mir nun gestattet,

die Frage selbst noch von verschiedenen, vornehmlich biologischen Gesichtspunkten aus zu prüfen und zu beleuchten. Solche Gesichtspunkte dürfen unter keinen Umständen außer acht gelassen werden.

Die erste Hauptfrage, die ich stelle, ist die:

Läßt es sich biologisch irgendwie wahrscheinlich machen, lassen sich irgendwelche biologischen Gründe dafür anführen, daß sich beim Trochozoon, der freischwimmenden, rotatorienähnlichen Stammform die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch terminale Knospung als eine für die Art nützliche Erscheinung installierte?

Zum Zwecke der Beantwortung dieser Frage ist es nötig, zunächst festzustellen, unter welchen biologischen Verhältnissen überhaupt bei den Metazoen die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung und Knospung auftritt.

Eine Umschau ergibt folgendes:

Am meisten zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung geneigt sind die festsitzenden Wassertiere (s. LANG 1888). Ich erinnere an die Schwämme, Hydroiden, Korallen, Bryozoen, Ascidien und festsitzenden Jugendstadien von Scyphomedusen. Diese liefern doch wohl das Hauptkontingent der ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Tierwelt.

Sodann zeigen uns die Cestoden ein schönes Bild festsitzender endoparasitischer Tiere mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung.

Die festsitzende Lebensweise ist nicht scharf unterschieden von der Lebensweise der tubikolen und solcher Tiere, die in Gängen, Löchern, Spalten, Ritzen des Gesteins, in abgestorbenen Röhren und Gehäusen anderer Tiere, im Kanalsystem von Schwämmen, in den Schlupfwinkeln der Korallenbänke u. s. w. sich aufhalten, ohne fest und untrennbar mit der Wohnstätte verkittet zu sein. Die Syllideen zeigen viele Beispiele solcher quasi-sedentären Tiere, die sich durch ungeschlechtliche Fortpflanzung vermehren.

Eine mit dieser letzteren nahe verwandte biologische Gruppe ist die der limikolen Tiere, die im Schlamm, Sande, Mull und Detritus ein mehr oder weniger verborgenes, heruntergekommenes Dasein fristen. Zu dieser Gruppe gehören diejenigen Oligochäten und Turbellarien, die sich durch die Fähigkeit ungeschlechtlicher Fortpflanzung auszeichnen.

Alle diese Tiere zeigen ein großes Regenerationsvermögen, das auch ihren nächsten, sich nicht ungeschlechtlich fortpflanzenden, Verwandten zukommt. Der hauptsächlich von v. KENNEL (1888)

und mir (1888) versuchte Nachweis der Ableitung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von einem hochgradig gesteigerten Regenerationsvermögen hat fast allgemeine Anerkennung gefunden. Als Tiere, die nicht in eine der oben angeführten biologischen Gruppen gehören, bei denen aber das hochgesteigerte Regenerationsvermögen in Verbindung mit der Erscheinung der Autotomie zu einer Art ungeschlechtlicher Fortpflanzung geführt hat, sind die durch Teilung sich vermehrenden See- und Schlangensterne zu nennen.

Sonst läßt sich wohl behaupten, daß die geringste Neigung zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den freikriechenden und ganz besonders bei den freischwimmenden Tieren vorkommt. Daß die Ausnahmen die Regel bestätigen, scheint mir im vorliegenden Fall besonders evident zu sein. Wer wollte heutzutage leugnen, daß es die festsitzende Lebensweise der Vorfahren gewesen ist, welche den Medusen, Siphonophoren, Salpen und Pyrosomen den Stempel ihrer besonderen Organisation aufgedrückt und bei ihnen als Reminiszenz auch die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Vermehrung durch Knospung hinterlassen hat! Wie instruktiv ist daneben das Fehlen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Appendicularien, die doch wohl im neotenischen Sinne als geschlechtsreif gewordene freischwimmende Larvenformen festsitzender Tunicaten zu deuten sind, und besonders das Fehlen jenes Vermögens bei der einzigen Abteilung der Zoophyten, bei welcher die freischwimmende Lebensweise eine uralte ist und die nicht von festsitzenden Formen abgeleitet werden kann, der Klasse der Ctenophoren nämlich!

Nach alledem ist das freischwimmende, sich ungeschlechtlich fortpflanzende Trochozoon, dessen alt angestammte Freiheit von den Trochophoratheoretikern nicht genug betont wird, in der ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Tierwelt eine fremdartige Erscheinung. Diese Fortpflanzungsweise ist auch den nahe verwandten Rädertieren, sogar den festsitzenden unter ihnen, fremd. Es ist sogar nicht einmal bekannt, ob die Rotatorien ein so erhebliches Regenerationsvermögen besitzen, daß sich daraus die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch terminale Knospung (eine Art Teilung) entwickeln könnte. Das Regenerationsvermögen müßte doch so groß sein, daß ein kleines hinteres Teilstück eines Individuums durch Regeneration zu einem kompletten Individuum auswachsen könnte.

Es ist nun ferner von großer Wichtigkeit, die biologische Bedeutung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung in Verbindung mit ihrem Vorkommen im Tierreich zu ermitteln. Dabei sind ihre

Bedeutung für die Oekonomie der Individuen und Stöcke und die Bedeutung für die Existenzverhältnisse der Art auseinanderzuhalten.

Von ökonomischem Vorteil für die ungeschlechtlich erzeugten Individuen einer Tierart selbst wird diese Fortpflanzungsweise, wie es scheint, nur dann, wenn die einzelnen Individuen miteinander in Zusammenhang bleiben, also Stöcke bilden und auch dann nur, wie wir sehen werden, bei ganz bestimmten Formen der Stockbildung. Wenn dies nicht der Fall ist, d. h. wenn die durch Teilung oder Knospung neu entstehenden Individuen sich sofort loslösen, so erscheint die ungeschlechtliche Fortpflanzung mit ihren Vorbereitungs- und Begleiterscheinungen eher als ein die übrigen Lebensfunktionen der Individuen beeinträchtigender, störender Akt.

Aber auch dann, wenn die ungeschlechtlich entstehenden Individuen in Zusammenhang bleiben, ist der direkte Nutzen der Vermehrung der Individuenzahl, sei es für jedes Individuum, sei es für die ganze Kolonie durchaus nicht immer ersichtlich. So ist z. B. nicht recht verständlich, welcher Vorteil durch die Vermehrung der Individuenzahl der locker zu Ketten vereinigt bleibenden Salpen jedem einzelnen Individuum oder der ganzen Kolonie erwachsen sollte. Ich vermute, daß es sich hier um eine nebensächliche Begleiterscheinung der Knospung oder um eine Reminiscenz alter Stockbildung sedentärer Tiere handelt.

Ebensowenig ist die Vermehrung der Individuenzahl an und für sich bei den durch terminale Knospung entstehenden, vorübergehenden, linearen Kolonien der Scheibenquallen (Strobila), Rhabdocölen (*Microstoma*, *Stenostoma*) und Anneliden (*Syllideen*, *Oligochäten*) jedem Individuum oder der ganzen Kolonie nützlich. Den Vorteil des Zusammenhanges mit anderen Individuen genießen hier ganz einseitig die jungen, noch nicht erwerbsfähigen Individuen. Sie werden von dem ältesten vordersten oder obersten Individuum ernährt. Für dieses letztere aber, wie für die ganze Kolonie, bedeutet die Zunahme der Zahl der Individuen ebenso sehr eine zunehmende Erschwerung des Fortkommens wie der beständige Zuwachs einer zahlreichen Familie durch immer neue, erwerbsunfähige Kinder dann, wenn ein einziger Ernährer da ist, diesem und der ganzen Familie die Existenz erschwert. Um bei dem Vergleich zu bleiben, sorgt bei den meisten Turbellarien und Anneliden die Mutter zeitlebens für die Kinder, deren sie beständig wieder neue erzeugt und sogar für die Kindeskinde, während bei der Strobila die Ernährerin,

und zwar sehr bald, in allen ihren Rechten und Pflichten durch eine neue ersetzt wird.

Anders sind die Verhältnisse bei der Bandwurmstrobila. Hier ist kein Glied der Ernährer des anderen oder der ganzen Kolonie. Hier kann die Vermehrung der Individuenzahl für das einzelne Individuum und die ganze Kolonie so lange irrelevant sein, als das ernährende Wohntier für die Ernährung aufkommen kann. Ein direkter Nutzen aber erwächst auch hier dem einzelnen Individuum oder der ganzen Kolonie durch die Vermehrung der Individuenzahl nicht. Ein Nutzen erwächst dem einzelnen Individuum und der ganzen Kolonie nur dadurch, daß die Individuen untereinander von Anfang an in Zusammenhang bleiben, so daß jedem Individuum die Ausbildung eines besonderen Haftapparates und die Sorge der Ansiedelung und Befestigung erspart bleibt.

Von direktem, großem Nutzen wird die Vermehrung der Individuenzahl für den Einzelnen und die Gesamtheit erst dann, wenn dabei die Zahl der erwerbsfähigen Personen, der Ernährer und Beschützer zunimmt und die einzelnen Individuen miteinander in Zusammenhang bleiben, ein gemeinsames Ernährungssystem besitzen, sich gegenseitig unterstützen und unterhalten. Dann treten alle die bekannten Vorteile der Staatenbildung in die Erscheinung. Aus einer großen Familie mit vielen erwerbskräftigen Mitgliedern wird eine konkurrenzfähige Kolonie, ja ein mächtiger, selbständiger Staat. Das ist bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung dann der Fall, wenn sie nicht durch Querteilung oder terminale Knospung geschieht (wobei gleichzeitig nur ein Individuum Ernährer sein kann), sondern durch laterale Knospung oder Längsteilung, wobei die entstehenden Individuen mit dem Muttertiere und miteinander in Zusammenhang und ihre ernährenden Systeme in Kommunikation bleiben. So wird z. B. die Zahl der Ernährer vermehrt bei jenen Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, die zur Stockbildung der Schwämme, Hydrozoen, Korallen und zusammengesetzten Ascidien führen. Das sind bekanntlich lauter sehr konkurrenzfähige Korporationen. Von ganz besonders großem Interesse ist der Fall der Vermehrung der ernährenden freien Kopfstücke bei der vielfach verzweigten spöngikolen *Syllis ramosa*.

Es ist also ersichtlich, daß die ungeschlechtliche Vermehrung der Individuenzahl nur in ganz bestimmten Fällen den einzelnen Individuen sowohl wie der ganzen Familie oder Kolonie

biologische und speziell ökonomische Vorteile gewährt; in vielen Fällen ist sie sogar mit Nachteilen verbunden.

Demgegenüber läßt sich fast in allen Fällen unschwer zeigen, welche ungeheure Bedeutung die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Vermehrung der Individuenzahl für die Art hat. Es handelt sich dabei nicht nur darum, daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung als Vermehrungsform der Individuen überhaupt für die Erhaltung der Art von Nutzen ist, sondern es handelt sich vielmehr um wichtige Anpassungserscheinungen an besondere Existenzbedingungen. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung leistet den Tieren dieselben Dienste, wie z. B. die fortgesetzte Parthenogenese den Blatt- und Wurzelläusen, die, wahrscheinlich auch parthenogenetische, Fortpflanzung der Sporocysten und Redien den Distomiden, die aufeinander folgenden Monogonien den Sporozoen u. s. w. Wenn ein einziges Blattlausweibchen im Frühjahr auf eine junge Rosenknospe gelangt, wenn ein einziger bewimperter Distomabryo eine *Limnaea* infiziert und nur wenige aus einer einzigen mit der Nahrung aufgenommenen Cyste ausschlüpfende Gymnosporen von Coccidien in Darmepithelzellen des Wirtes eindringen, so sind bald, dank dem Vermögen der parthenogenetischen Fortpflanzung, aus dem einzigen Ansiedler Hunderte und Tausende geworden. So dient diese Fortpflanzung bei rascher und ergiebiger Ausnützung der nur selten sich darbietenden günstigen Existenzbedingungen, deren Eintritt im höchsten Grade vom Zufall abhängt, zu einer ebenso raschen und ergiebigen Vermehrung der Individuenzahl, und dadurch werden die Chancen für die Erhaltung der Art selbstverständlich ungemein vergrößert. Handelte es sich in den erwähnten Fällen um getrennt geschlechtliche Tiere, die sich nur durch befruchtete Eier fortzupflanzen vermöchten, so wäre die einmalige Infektion eines Wohntieres oder einer Wohnpflanze mit einem einzigen Parasitenexemplar für die Erhaltung der betreffenden Parasitenart völlig belanglos, bei der Infektion mit mehreren Exemplaren aber nur dann von Bedeutung, wenn unter den Exemplaren Männchen und Weibchen sich befinden. Der Fall aber einer nur einmaligen Infektion mit nur einem oder nur sehr wenigen Parasitenexemplaren kommt gewiß in der Natur überaus häufig vor. Eine gewisse Verbesserung in den Einrichtungen zur ergiebigen Ausnutzung selten eintretender, resp. schwer zu erreichender günstiger Existenzverhältnisse ist bei vielen Parasiten durch die Ausbildung des hermaphroditischen Zustandes herbeigeführt, welcher die Individuenzahl gewissermaßen verdoppelt und

wenigstens bei einigen Formen eine Selbstbefruchtung zu ermöglichen scheint. Die nämlichen großen Dienste für die Erhaltung der Art, wie die parthenogenetische Fortpflanzung, leistet, besonders festsitzenden und parasitischen Tieren, die ungeschlechtliche Fortpflanzung. Auch sie ermöglicht es in vielen Fällen der vorübergehenden oder dauernden Stockbildung den Tieren, eine selten sich darbietende, günstige Gelegenheit recht ausgiebig und energisch zum Zwecke der raschen und reichlichen Vermehrung der Individuenzahl auszunützen.

Wenn eine einzige unter Tausenden von Larven eines Cestoden (die Bandwürmer heißen in manchen Sprachen Einsiedlerwürmer, z. B. *vers solitaires*, *vermi solitarii*) die Chance gehabt hat, in den Darm ihres spezifischen Wirtes zu gelangen, so leistet bei ihr das fast unbeschränkte Vermögen der ungeschlechtlichen Vermehrung mindestens ebensoviel, wie bei einem einzigen auf einen Rebstock gelangten Weibchen der parthenogenetischen Generation von *Phylloxera* die parthenogenetische Fortpflanzung und bei einem *Distoma*-Embryo die in wiederholten Generationen erfolgende Bildung zahlreicher innerer Keime. Die Sache läßt sich zahlenmäßig demonstrieren. Erzeugt die betreffende Larve, wie z. B. der Scolex von *Bothriocephalus latus*, 3000—4000 Glieder und noch mehr, ein jedes mit einem kompletten hermaphroditischen Geschlechtsapparat, so müßten bei einem der ungeschlechtlichen Fortpflanzung unfähigen Trematoden von der Größe eines reifen *Bothriocephalus*gliedes und mit derselben Produktionsfähigkeit von Eiern 3000—4000 Larven in den Körper des Wirtes gelangen, wenn für die Erhaltung der Art dasselbe geleistet werden sollte, was die einzige *Bothriocephalus*larve leistet. Als besonders lehrreich ist mir immer ein Vergleich zwischen den großen, vielgliedrigen Bandwürmern und der kleinen, 3—4-gliedrigen *Taenia echinococcus* erschienen. Die letztere ersetzt durch die große Bandwurmindividuenzahl, in der sie in der Regel auftritt, die geringe Zahl und Größe ihrer Proglottiden. Dies ist aber nur dadurch möglich, daß bei dieser Form das Schwergewicht der ungeschlechtlichen Fortpflanzung auf das im Zwischenwirt lebende Larvenstadium, die Finne, verlegt ist. Diese Finne läßt sich als ein hydropischer Larvenrumpf mit stark vergrößerter Oberfläche betrachten, an dem zahlreiche Kopfabschnitte (*Scolices*) knospen, während umgekehrt bei den großen Bandwürmern ein einziger Kopfabschnitt (der Scolex) beständig wieder neue, geschlechtsreif werdende Rumpfabschnitte (Proglottiden) regeneriert. Wenn ein

Hund sich mit einer einzigen Finne von *Taenia echinococcus* infiziert, so infiziert er sich mit sehr zahlreichen Scolices, aus denen ebenso zahlreiche weniggliedrige Tänien hervorgehen.

Denjenigen der Cestoden nicht unähnlich sind die Verhältnisse der quasi-sedentären Syllideen, die, in Schlupfwinkeln versteckt und geschützt, in einer Umgebung leben, die ihnen auch günstige Ernährungsbedingungen darbietet. Viele von ihnen sind in der Tat Kommensalen von Korallen, Schwämmen, Bryozoen, andere sind halbe Parasiten. Wie die Cestoden, so nützen auch sie die einmal erworbenen günstigen Existenzbedingungen durch reichliche ungeschlechtliche Fortpflanzung (Bildung von wenig- oder vielgliedrigen Ketten, durch terminale Knospung, Loslösung der hintersten, ältesten, geschlechtsreifen Individuen) im Interesse der Erhaltung der Art aus. Es mag genügen, wenn ich den neuesten bekannt gewordenen Fall citiere, der hierher gehört. Wir lesen in MAX WEBERS „Einleitung und Beschreibung“ (1902) der von ihm so trefflich geleiteten Siboga-Expedition von einem zuerst in den Tiefen der Meerenge von Makassar aufgefundenen Exemplar von *Chrysogorgia flexilis* W. et St., daß neben den gewöhnlichen Polypen solche von viel beträchtlicheren Dimensionen vorkamen. Dr. VERSLUYS, der den Fall untersuchte, fand, daß die größeren, anormalen Polypen von parasitischen Copepoden bewohnt waren.

„Mais ce qui est encore plus remarquable c'est que — d'après les recherches de M. VERSLUYS — la cause de l'agrandissement des polypes comme dans l'échantillon représenté dans notre figure de *Chrysogorgia flexilis*, est une Annélide de la famille des Autolytidae.“ Es sind dies bekanntlich Syllideen. „Dans chaque polype se trouve un exemplaire de la forme asexuée de ce ver, très modifié par la vie parasitaire, qu'il mène à l'intérieur du polype. Par schizogamie cette forme produit, de la manière connue, des animaux sexués à sa partie postérieure. Ceux-ci, connus sous le nom de *Polybostrichus* ou *Sacconereis*, étaient présents dans les polypes, à l'état de stolon et d'animal sexué libre avec toutes les formes intermédiaires.“

Nicht minder einleuchtend ist der Nutzen der Vermehrung der Individuenzahl durch ungeschlechtliche Fortpflanzung für die Erhaltung der Art bei den festsitzenden Tieren, wo diese Fortpflanzungsweise so häufig vorkommt. Auch hier leistet eine einzige Larve einer stockbildenden Tierform, wenn es ihr, nachdem sie allen Fährlichkeiten des freien Lebens glücklich entronnen, gelungen ist, eine günstige Ansiedlungsstätte zu finden, dadurch, daß sie durch Knospung oder Teilung eine Kolonie von Hunderten oder Tausenden von Individuen erzeugt, so viel wie 100 oder

1000 Larven einer anderen, nicht stockbildenden Tierform von derselben Größe, abgesehen davon, daß hier noch der Vorteil des „genossenschaftlichen Betriebes“ hinzukommt. Die Individuen einer zusammengesetzten Ascidie, eines Hydroidstockes, eines Korallenstockes leisten zusammen „viribus unitis“ vielleicht mehr, als ebensoviele isolierte Individuen von annähernd derselben Größe¹⁾.

Es kommt nun bei der Beurteilung der biologischen Bedeutung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung noch der Umstand wesentlich in Betracht, daß die Lebensumstände, unter denen die meisten der betreffenden Tiere leben, derart sind, daß sie zum Zwecke der Erhaltung der Art sehr guter Ausbreitungsmittel bedürfen. Die festsitzenden oder die quasi-sedentären Tiere müssen dafür sorgen, daß durch Neuansiedelungen ihr Geschlecht erhalten bleibt, die Parasiten müssen bedacht sein, daß ihre Nachkommen auch wieder in ernährnde Wohntiere hineingelangen, sonst sterben mit ihren Wirten auch die Parasiten ab, und ihre Sippe erlöscht. Obschon nun leider über die Verbreitungsmittel der niederen Wassertiere keine umfassenden, auf den speziellen Punkt gerichteten Untersuchungen vorliegen, läßt sich doch nicht leugnen, daß wenigstens bei den Meerestieren aktive lokomotorische Mittel der Ausbreitung die wichtigste Rolle spielen. Werden bei den festsitzenden oder eine verwandte Lebensweise führenden, sich ungeschlechtlich fortpflanzenden Tierarten die ungeschlechtlich erzeugten Individuen des Tierstockes geschlechtsreif (es handelt sich hier immer um dauernde Kolonien, meist Ernährungs-genossenschaften), so erzeugen sie befruchtungsbedürftige Eier in großer Anzahl, welche nach erfolgter Befruchtung zu freischwimmenden aus- und umherschwärmenden Larven werden, die dann später zu Boden sinken und, wenn sie an eine günstige Stätte geraten, sich ansiedeln, ungeschlechtlich vermehren und wieder einen neuen Stock gründen. In anderen Fällen werden, wie das bei so vielen Hydrozoen geschieht, in einer Ernährungsgesellschaft neben den gewöhnlichen, steril bleibenden Ernährungsindividuen mit der Fähigkeit der Lokomotion begabte Ausbreitungsindividuen (z. B. die Medusen) durch Knospung erzeugt, die zu Geschlechtstieren sich ausbilden. Geschieht die Ausbreitung hier schon durch die sich vom Stocke loslösenden, freischwimmenden

1) Immerhin darf nicht vergessen werden, daß eine schädigende Einwirkung, indem sie auf alle Individuen eines Stockes einwirkt, zu einer wahren Katastrophe werden kann.

Geschlechtstiere, so kommt dazu noch — doppelt genährt hält gut — das vorhin erwähnte, häufigste aller Ausbreitungsmittel. Aus den befruchteten Eiern der freischwimmenden Ausbreitungsindividuen gehen nämlich selbst wieder freischwimmende Larven hervor, die sich später niederlassen und eine neue Kolonie durch fortgesetzte Knospung oder unvollständige Teilung gründen.

Da aber, wo die ungeschlechtliche Fortpflanzung nicht zur Bildung von Ernährungsgemeinschaften führt, kommen nur vorübergehende Verbände zu stande. In diesem Falle — es handelt sich bei den festsitzenden oder quasi-sedentären Tieren um Bildung linearer Kolonien durch „terminale Knospung“ oder „Strobilation“ — ist der Zweck der ungeschlechtlichen Fortpflanzung ausschließlich Ausnützung günstiger biologischer Verhältnisse zur Vermehrung der Zahl der sich geschlechtlich differenzierenden Ausbreitungsindividuen, die ihre Aufgabe nicht erfüllen, wenn sie sich nicht loslösen. Hierher gehört die Bildung der Scheibenquallen durch Strobilation des festsitzenden Scyphistoma und die Bildung der freischwimmenden Geschlechtsindividuen der Syllideen durch terminale Knospung am Körper der quasi-sedentären, ungeschlechtlichen Formen. Die immense Bedeutung, die hier die ungeschlechtliche Fortpflanzung für die Erhaltung der Art hat, kann nicht deutlicher illustriert werden, als durch diese Fälle der Bildung vorübergehender Kolonien, in denen jeweils nur ein Mund die ganze Gesellschaft ernährt und wo also der Fortpflanzungsprozeß die Lebensfunktionen der betreffenden Tiere um so mehr erschwert, je intensiver er ist, und je mehr Individuen durch den einzigen Ernährer mit Nahrung versorgt und großgezogen werden müssen.

Bei den parasitären Cestoden sind die Verhältnisse wesentlich andere. Der Kopf ist hier nicht der Ernährer, sondern auch er wird, wie die Glieder, von den Nahrungssäften des Darmes des Wirtes ernährt. Für die Glieder selbst ist es nützlich, wenn sie möglichst lange miteinander und mit dem Scolex zusammenhängen, um möglichst lange die günstigen Ernährungsbedingungen auszunützen, so lange, bis schließlich die Proglottis die größtmögliche Zahl gut ausgerüsteter, befruchteter Eier erzeugt hat. Dann aber ist auch für die Bandwurmproglottis der Zeitpunkt gekommen, wo sie sich loszulösen und den Körper des Wirtes zu verlassen hat. Ihre Ausbreitung und die ihrer Dauereier braucht sie nicht selbst zu besorgen, das besorgt wenigstens zum Teil schon der freibewegliche Wirt.

In einigen selteneren Fällen scheint der Zweck der ungeschlechtlichen Fortpflanzung ausschließlich der Vermehrung der Zahl der sich loslösenden Geschlechtsindividuen zu sein, während die Ausbreitung ausschließlich durch die freischwimmenden Larven geschieht, die sich aus den Eiern dieser Geschlechtsindividuen entwickeln (die Fungien unter den Steinkorallen, einige Fleischorallen, tubikole Anneliden [Protula] und einige Capitelliden, bei denen der geschlechtsreife Rumpf abgeschnürt und wahrscheinlich wieder durch Regeneration vom vorderen Körperteile aus ersetzt wird).

Aus den vorstehenden Erörterungen (vergleiche auch LANG 1888 und MALAQUIN 1893) scheint sich folgendes zu ergeben:

1) Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Knospung oder Teilung hat sich im Tierreich vornehmlich bei sedentären, quasi-sedentären und parasitisch fixierten Tieren, dann bei tubikolen und limikolen Formen und bei Tieren etabliert, deren nächste Verwandte ein außergewöhnliches Regenerationsvermögen besitzen — nicht aber bei freischwimmenden Tieren. — Die Ausnahmen (Hydromedusen, Siphonophoren, Salpen, Pyrosomen) bestätigen die Regel.

Es fehlt also jegliche biologische Grundlage für die Annahme, daß sich bei dem freischwimmenden Trochozoon ungeschlechtliche Fortpflanzung einstellte. Diese kommt nicht einmal bei den nächsten fest-sitzenden Verwandten, den sedentären Rotatorien, vor.

2) Ein dauerndes Zusammenbleiben durch Knospung oder unvollständige Teilung entstandener Individuen kommt nur bei den Tierstöcken vor, die ernährende Gesellschaften bilden, bei denen sich mit der Vermehrung der Zahl der Individuen auch die Zahl der Ernährer vermehrt (Schwämme, Hydrozoen, Korallen, Bryozoen, stockbildende Tunicaten). Dabei breitet sich die Kolonie nach allen Richtungen des zur Verfügung stehenden Raumes aus.

Das Zusammenbleiben der vermeintlich durch ungeschlechtliche Fortpflanzung des Trochozoon erzeugten Individuen (Metameren) ist also unverständlich.

3) Wenn durch ungeschlechtliche Fortpflanzung keine Erwerbs- und Ernährungsgemeinschaften ge-

bildet werden — lineare Kolonien gehören niemals zu diesen — so ist der Hauptzweck der ungeschlechtlichen Fortpflanzung die Erzeugung sich loslösender, sich geschlechtlich differenzierender Individuen, die häufig noch vermöge ihrer der freien Schwimmbewegung angepaßten Organisation die Ausbreitung der Art besorgen.

Es ist also gänzlich unverständlich, daß sich die Geschlechtsindividuen (Metameren) der vermeintlichen serialen Trochozoenkolonien niemals lösen. Es wäre auch die Annahme gänzlich unbegründet, daß sich ursprünglich die Individuen losgelöst hätten und daß dann später die Loslösung, das heißt der ausschließliche Zweck der Bildung solcher Individuen unterblieb, es sei denn, daß man annehme, die temporären serialen Trochozoenkolonien hätten sich plötzlich darauf besonnen, daß sie durch Zusammenbleiben und Differenzierung einen vortrefflichen Organismus bilden und zu Stammeltern der höchsten Abteilungen des Tierreiches werden könnten. Die Umwandlung der serialen Kolonie mußte dann allerdings sprungweise erfolgen. Doch Scherz beiseite :

Wer trotz aller Bedenken an der Kormentheorie festhalten will, dem bleibt meiner Ansicht nach nur die Annahme übrig, vor der sich aber die Trochophoratheoretiker ihrerseits bekreuzigen werden, daß das Stammtrochozoon ein festsitzendes oder quasi-sedentäres Tier war, das mit seinem Hinterende ähnlich befestigt war, wie das Scyphistoma mit dem aboralen Pole, der Bandwurm mit dem Scolex und die festsitzenden Rotatorien mit dem Hinterende. Das Prototroch diente als Strudelorgan zum Herbeistrudeln der Nahrung. Das Tier zeigte ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Strobilation vom fixierten Hinterende aus, d. h. durch sukzessive, unvollständige Abschnürung des Rumpfes mit dem Kopfe, Munde und Strudelorgan und sukzessive Regeneration desselben. So bildeten sich temporäre Strobilae, an denen jeweilen das älteste, am frei vorragenden Ende befindliche Stück die Rolle des Ernährers der ganzen Kolonie spielte, bis es, diese Rolle seinem Nachfolger überlassend, sich löste, mit dem Strudelorgan davonschwamm, die Geschlechtsorgane zur Reife brachte und die Geschlechtsprodukte ausbreitete.

Wenn sich nun auch der Kormentheoretiker kaum vorstellen kann, wie aus der temporären festsitzenden Trochozoenstrobila die dauernde, freibewegliche, lineare Kolonie, genannt Annelid, wurde,

so kann er sich immerhin damit trösten, daß die phylogenetische Entstehung der Siphonophoren noch sehr kontrovers ist und daß man sich auch nicht gut im einzelnen vorstellen kann, wie die freischwimmenden Salpen aus feststehenden Formen hervorgehen konnten.

Es ist hier der Ort, zu erwähnen, daß innerhalb der Rotatorien fast allgemein, und mir scheint mit Recht, die feststehenden Formen von den freien abgeleitet werden und nicht umgekehrt. Schon der Pharynx mit dem Kieferapparat scheint mir deutlich genug zu Gunsten der ursprünglich nicht sedentären Lebensweise zu sprechen ¹⁾).

Es erscheint also, wenigstens zur Zeit, unmöglich, zu Gunsten der Kormentheorie der Metamerie biologische Gesichtspunkte ins Feld zu führen.

Ich komme nun zu der zweiten Hauptfrage, die an Bedeutsamkeit der eben behandelten ebenbürtig ist: Findet die Auffassung der Kormentheoretiker, daß die ontogenetische Bildung des Articulatenkörpers ein ungeschlechtlicher Fortpflanzungsprozeß, ein Knospungs- oder fortgesetzter unvollständiger Teilungsvorgang sei, eine Stütze im Nachweise analoger Vorgänge im Tierreich, die zweifellos in das Gebiet der ungeschlechtlichen Vermehrung gehören?

Am meisten Ähnlichkeit haben die Vorgänge bei der Bildung des Annelidenkörpers mit den Erscheinungen der „Strobilation“ oder „terminalen Knospung“, die zur Bildung temporärer, linearer Kolonien führen. Alle Anhänger der Kormentheorie, von den älteren Begründern bis zu den jüngsten Verteidigern, haben denn auch diese Erscheinungen zum Vergleich herangezogen.

1) Die gegenteilige Ansicht, daß die Rotatorien ursprünglich feststehend seien, hat indessen THIELE (1891) nachdrücklich vertreten. „Nur durch die feststehende Lebensweise können die Besonderheiten der Rotatorien genügend erklärt werden; durch Festsetzung ist der langausgezogene Fuß mit dem Haftapparat am Ende, die starke Kontraktilität des Leibes und ihre wichtigste Eigentümlichkeit, der retraktile Wimperapparat, erklärbar. Die freibeweglichen Formen sind jedenfalls nicht die primitiven; das Kriechen der Rotatorien kann nicht als eine ursprüngliche Art von Bewegung angesehen werden, während das Schwimmen durch Cilienbewegung in der Tat einige Ähnlichkeit mit dem der Ctenophoren und der Wimperlarven zeigt.“

Welcher Natur sind denn diese Erscheinungen? Worauf beruhen sie?

Bei der Erörterung dieser Fragen muß zunächst hervorgehoben werden, daß die Bezeichnung „terminale Knospung“ eine durchaus unzutreffende ist. Weder bei der „terminalen Knospung“ der Larven der Scheibenquallen, noch bei der der Cestoden oder Syllideen wächst am Ende des unveränderten Körpers (des Muttertieres) eine Knospe hervor, die sich zu einem neuen Individuum entwickelt. Vielmehr sind die Vorgänge, genau unter die Lupe genommen und vergleichend betrachtet, immer Teilungsvorgänge, wie das besonders v. WAGNER (1891) scharf hervorgehoben hat. Die elementare Grunderscheinung, die allen diesen Teilungsvorgängen zu Grunde liegt, ist die, daß ein gestreckter Tierkörper durch Querteilung in zwei Stücke zerfällt, in ein adorales und ein aborales, und daß dann wenigstens das eine dieser Stücke durch Regeneration des anderen wieder zu einem kompletten Individuum auswächst. Ich wähle die Bezeichnungen adoral und aboral, weil sie sich sowohl für die bilateral-symmetrischen, als die radiär gebauten Tiere verwenden lassen und auch für die Cestoden kein Zweifel besteht, was unter adoral zu verstehen ist, obschon sie keinen Mund besitzen.

Untersuchen wir die Bedingungen, unter denen nur einseitige Regeneration erfolgt, so können wir leicht zwei Hauptfaktoren herausfinden. Der eine Faktor — es ist auf dessen große Tragweite von verschiedener Seite und von mir zu wiederholten Malen aufmerksam gemacht worden — ist der, daß die Regenerationsfähigkeit eines Körpers im umgekehrten Verhältnisse zu der Fähigkeit, Geschlechtsprodukte zu erzeugen, steht.

Der zweite Faktor ist der, daß das fehlende Stück nur dann regeneriert wird, wenn sein Vorhandensein biologisch und physiologisch nötig und nützlich ist.

Zu den Formen der Fortpflanzung durch Teilung mit einseitiger Regeneration gehört unter anderen die Strobilation der Scheibenquallen, der Fungien, der Cestoden, gewisser Anneliden, z. B. *Clistomastus* unter den Capitelliden, des Palolowurms, *Eunice viridis* GRUBE unter den Euniciden, *Haplosyllis* unter den Syllideen u. s. w.

Bei den erwähnten Anneliden ist es das aborale (hintere) Teilstück, welches nicht mehr regeneriert, es ist zugleich dasjenige, welches zur Zeit der Loslösung die Geschlechtsprodukte schon vollständig zur Reife gebracht hat. Dient dieses Stück zugleich zur

Ausbreitung, so treten frühzeitig, vor der Loslösung, Umgestaltungen an ihm auf, die es zu einer freien Lokomotion befähigen.

Auch bei den Scheibenquallen und Cestoden sind es die zu den Geschlechtsindividuen werdenden Teilstücke, welche nicht regenerieren, es sind im ersteren Falle die oralen, im letzteren die aboralen. Hier kommt in Betracht, daß das Teilstück, dessen Regeneration unterbleibt, der Scolex des Bandwurms¹⁾, das Fußstück des Scyphistoma, für das andere Teilstück (das Bandwurmglied, die Ephyra) biologisch und physiologisch bedeutungslos ist. Die Regeneration beschränkt sich auf eine Art Vernarbung der Trennungsstelle.

Wenn wir das ontogenetische Zustandekommen des metameren Zustandes des Annulatenkörpers als ungeschlechtliche Fortpflanzung auffassen, so gehört sie hierher, in diese Kategorie der Fortpflanzung durch Teilung mit einseitiger Regeneration. Die Regeneration unterbleibt an den adoralen Teilstücken, den Metameren, die auch hier in der Tat später zu den Geschlechtssegmenten werden, mit Ausnahme des vordersten (des Kopfsegmentes) und gewöhnlich einiger darauf folgender, die sich nie geschlechtlich differenzieren, was wiederum für den Vergleich eine sehr große Schwierigkeit ist. Auf eine andere schwer verständliche Eigentümlichkeit komme ich nachher noch zurück, nämlich auf die, daß das Annelid sich zu sich selbst in Gegensatz stellt, wenn es einerseits bei der ontogenetischen Entwicklung sich wie eine Medusenstrobila verhält, da das aborale Teilstück (das Pygidium oder

1) Ich habe es immer für möglich gehalten, daß einmal der Fall der Regeneration des Scolex an der losgelösten, jungen Proglottis entdeckt werde, und es wäre interessant, hierüber experimentell Aufschluß zu gewinnen. Vielleicht liegt in dem eben von M. LÜHE 1902 beschriebenen *Urogonoporus armatus* ein ähnlicher Fall vor. Dieser Parasit von *Acanthias* ist nur in der Form von Proglottiden gefunden worden, die aber vorne einen beweglichen, herzförmigen, mit kräftigen Stacheln dicht besetzten Haftlappen, also eine Art Scolex, besitzen. Da die Geschlechtsöffnung am Hinterende des Körpers liegt, so ist es nicht wahrscheinlich, daß bei dieser Art die losgelösten Proglottiden einer langen Bandwurmkette entstammen. Vielmehr darf man an die Möglichkeit denken, daß, wenn die Proglottiden von *Urogonoporus* sich nicht etwa direkt aus dem Ei entwickeln, die Art also zu den Monozoa oder Cestodaria zu rechnen wäre, die Proglottiden sich sehr frühzeitig von einer kurzen Strobila loslösen, um ein mit Stacheln bewaffnetes scolexähnliches Kopffende zu regenerieren und sich damit an der Darmwand zu verankern.

Aftersegment des Ringelwurmes, das Fußstück der Medusenstrobila) das regenerierende ist, während andererseits, wenn am gegliederten, durch ungeschlechtliche Fortpflanzung entstandenen Ringelwurmkörper, dieser linearen Trochozoenkolonie, neuerdings wieder ungeschlechtliche Fortpflanzung auftritt, also die Kolonie als solche sich ungeschlechtlich vermehrt, es nunmehr das orale Teilstück der Kolonie ist, welches das aborale regeneriert.

Ich darf hier nicht unterlassen, darauf aufmerksam zu machen, daß in diesem letzteren Falle, wo es sich um eine unzweideutige Fortpflanzung durch Teilung handelt, welches Vermögen zweifellos mit dem Regenerationsvermögen innig zusammenhängt, auch eine Uebereinstimmung mit dem Regenerationsvermögen darin besteht, daß die Reparationsfähigkeit des vorderen Abschnittes eines in zwei Stücke zerschnittenen Wurmes (Platoden, Nemertinen, Anneliden) überall größer zu sein scheint als die des hinteren. Das gewaltige Regenerationsvermögen, das dem Schwanzstücke des sich entwickelnden Ringelwurmes zukommt, während die Regeneration an den vorderen Stücken (den Metameren) gänzlich unterbleibt, ist also eine durchaus befremdende Erscheinung und könnte wiederum nur unter der Annahme verständlich erscheinen, daß der Körper der ungegliederten Stammform am Hinterende festgeheftet war.

Häufiger als die Fortpflanzung durch Teilung mit einseitiger Regeneration ist bei den Würmern diejenige mit beidseitiger Regeneration, indem nicht nur das vordere Stück wieder das hintere, sondern auch das hintere wieder das vordere regeneriert. Dies letztere geschieht indessen nur dann, wenn das hintere Teilstück zur Zeit der Sonderung geschlechtlich noch unreif ist, sich gewissermaßen auf einem Jugendstadium befindet. Hat zur Zeit der Sonderung die Bildung der Geschlechtsprodukte im hinteren Teilstücke schon begonnen, wie das bei den oben erwähnten Formen *Clistomastus*, *Palolo* (*Eunice viridis*), *Haplosyllis* und noch anderen der Fall zu sein scheint, so unterbleibt die Regeneration des vorderen an diesem hinteren Teilstücke.

Der Umstand, daß die Teilung im geschlechtlich noch unreifen Zustande des Körpers erfolgt, ist es also, welcher das Eintreten der Regeneration an beiden Teilstücken ermöglicht. Dazu kommt freilich noch, daß das Vorhandensein eines vorderen Teilstückes für das hintere keineswegs belanglos ist (wie z. B. bei den Cestoden), sondern daß ihm vielmehr eine sehr große Bedeutung zukommt. Das hintere Stück ist nämlich dazu bestimmt, ein selbständiges

Leben zu führen. Für dieses Leben sind aber die spezifischen Kopforgane (Sinnesorgane, Mund und Pharynx) unerlässlich.

In fast allen Fällen der Fortpflanzung durch Teilung scheint sich am vorderen Stück mit der Regenerationsfähigkeit auch die fortgesetzte Teilfähigkeit zu erhalten, was wieder damit zusammenhängt, daß dieses Stück niemals geschlechtsreif wird¹⁾.

Was das hintere Stück anbetrifft, so scheint sein Verhalten vollständig von dem Zeitpunkte des Eintrittes der geschlechtlichen Produktionsfähigkeit abzuhängen. Tritt diese sehr früh ein, so unterbleibt, wie wir oben gesehen, sogar die Regeneration; tritt sie erst später ein, erst geraume Zeit, nachdem sich das hintere Teilstück schon vom vorderen gesondert hat, so wird wohl das Vorderstück mit dem Kopf regeneriert, aber das derart zu einem vollständigen Individuum komplettierte Hinterstück bleibt als Geschlechtsindividuum teilungsunfähig. Tritt aber die Geschlechtsperiode vorerst überhaupt nicht ein, wird sie auf unbestimmte Zeit verschoben, so regeneriert das hintere Teilstück nicht nur, sondern es behält auch, ebensogut wie das vordere Stück, die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung bei. Bekanntlich erhält sich diese Fähigkeit bei einer Reihe von Formen durch Generationen hindurch, und bei manchen von ihnen ist zur Zeit überhaupt nur die ungeschlechtliche Fortpflanzungsweise bekannt.

Diese Teilungs- und Regenerationsfähigkeit kann sich so steigern, und die Teilungserscheinungen können sich so stark beschleunigen, daß sich ein Wurm simultan oder fast simultan in mehrere regenerationsfähige Stücke teilt, von denen die mittleren weder einen Kopf noch ein Schwanzstück besitzen und bisweilen scheinbar nur aus einem Segmente bestehen.

Von großem Einfluß auf den besonderen Verlauf der Erscheinungen der Fortpflanzung durch Teilung ist der Umstand, daß in vielen Fällen die vollständige körperliche Trennung der Teilstücke erst spät erfolgt, so daß sie noch eine kürzere oder längere Zeit zusammenhängen und temporäre Wurmketten, im Falle der Anneliden lineare Kolonien von Kolonien (im Sinne der Kormentheoretiker) bilden. Dabei durchzieht der Darm die ganze Kette bis an das hinterste Ende.

1) Eine Ausnahme, welche die Regel bestätigt, macht der von HUXLEY (1855) beschriebene Fall von *Protula*, wo nach erfolgter Teilung das vordere Tochterindividuum sich nicht mehr durch Teilung vermehrt, dafür aber, wie das hintere, geschlechtsreif wird.

Die verschiedene Zusammensetzung dieser Ketten wird wiederum dadurch bedingt, daß in dem einen Falle nur das vordere Teilstück nach erfolgter Regeneration sich wieder durch Teilung fortpflanzt, während im anderen diese Fortpflanzung auch am hinteren eintritt.

Im ersteren Falle, der bei gewissen Syllideen (*Autolytus*, *Myrianida*) eintritt und eine gewisse Aehnlichkeit mit der Strobilation der Scheibenquallen und Bandwürmer aufweist, ist dem Vorderstück eine Kette von Individuen angehängt, von denen das letzte das älteste ist und sich zuerst nach erlangter Geschlechtsreife loslösen wird, während die Individuen nach vorne sukzessive jünger werden und das erste das jüngste ist, dasjenige, das sich eben erst vom vorderen Teilstücke des Stammtieres unvollständig gesondert, einen Kopfteil regeneriert und begonnen hat, nach der Manier wachsender Anneliden die Zahl der Segmente von seinem neuen „fortwachsenden Schwanzende“ aus zu vermehren. Das vordere Teilstück des Stammtieres seinerseits hat inzwischen schon wieder begonnen, das ihm entfremdete, aber nicht losgelöste Hinterende (das jüngste Individuum der angehängten Kette) zu regenerieren; das Regenerat wird sich sodann nachher wiederum durch Regeneration und Wachstum individualisieren, ohne sich vorderhand loszulösen. Dadurch wird das vorher vorderste und jüngste Individuum der angehängten Kette zum zweitvordersten und zweitjüngsten u. s. f. Aehnlich sind die Verhältnisse bei *Acolosoma*.

Im zweiten Falle, wenn auch das hintere Teilstück nicht nur regeneriert, sondern sich auch, wie das vordere, wiederum durch Teilung fortpflanzt, entstehen — also durch fortgesetzte Teilung beider regenerierender Teilstücke, wobei das vordere gewöhnlich etwas vorseilt — ebenfalls Ketten, in welchen jedoch die Aufeinanderfolge der Individuen keineswegs der Aufeinanderfolge der Altersstufen entspricht, in denen vielmehr die einzelnen, verschiedenalterigen Individuen nach ganz anderen Gesetzen angeordnet sind, die sich leicht aus dem Modus und dem Rhythmus der fortgesetzten Zweiteilung des Stammindividuum ableiten lassen. Das aber ist klar, daß bei dieser zweiten Form der Kettenbildung die schließliche Loslösung der einzelnen Individuen nicht in der Art erfolgen kann, wie bei der ersten Form, wo sich immer das hinterste Individuum, das jeweilen zugleich das älteste ist, löst. Vielmehr erfolgt die schließliche Freiwerdung der einzelnen Individuen durch Zerfall der Kette in die einzelnen

Glieder, nachdem alle zuvor durch Regeneration und Wachstum einander annähernd gleich geworden sind. Es wäre für meinen Zweck ganz überflüssig, die verschiedenen Variationen dieser Vermehrungsweise zu studieren, denn sie zeigt nicht die geringste Aehnlichkeit mit der Bildung der Metamerenkette, die der Annelidenkörper darstellt. Aber es ist in diesem Zusammenhange gewiß erlaubt sich zu fragen: wie kommt es, daß, wenn wirklich der Annelidenkörper eine lineare Kolonie ist, die Bildung der unter Umständen überaus zahlreichen Individuen, die sie zusammensetzen, immer nach dem ersten Modus erfolgt, mit der Variante, daß es hier immer nur das hintere Teilstück ist, welches regeneriert und sich dann wieder teilt?

Warum tritt bei den Articulaten nicht gelegentlich auch der zweite Modus auf, warum vermehrt sich die Zahl der Individuen nicht auch durch Teilung der vorderen Teilstücke (Metameren), welche Erscheinung von vorneherein um so eher zu erwarten wäre, als diese Teilstücke noch lange nach ihrer Sonderung geschlechtlich undifferenziert bleiben und sie der Nahrungsquelle (dem Kopfsegment) näher liegen, als das „fortwachsende Schwanzende“?

Wenn wir auf das über die Bildung linearer Kolonien durch ungeschlechtliche Fortpflanzung und über ihre Beziehung zur ontogenetischen Entwicklung des Annelidenkörpers Gesagte zurückblicken, so konstatieren wir die zahlreichen Schwierigkeiten, die der Auffassung dieser letzteren als einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung im Wege stehen, auch ganz abgesehen davon, daß bei den Formen, die zum Vergleiche herbeigezogen werden könnten, die schließliche Loslösung der Individuen der Kolonie ein Hauptzweck ist, und ganz abgesehen davon, daß lineare Kolonien, bei denen ein einziges, das adorale Individuum, die Rolle eines Ernährers spielen kann, für die Bildung dauernder Tierstöcke möglichst ungeeignet erscheinen.

Am größten ist die Uebereinstimmung mit der Strobilation der festsitzenden jungen Scheibenqualle, indem auch hier das aborale Teilstück die beständig regenerierende, also ungeschlechtlich zeugende Amme ist, während unter den zahlreichen, unvollständig abgeschnürten, oralen Teilstücken nur eines, das terminale, jeweilen für die ganze Kolonie, die Rolle des Ernährers, gleichsam der ernährenden Amme spielt¹⁾.

1) In seinem Lehrbuch sagt HATSCHEK, p. 408, bei Besprechung der phylogenetischen Entstehung der Metamerie, daß an dem als

Sonst aber ist die ernährende und die zeugende Amme immer eine und dieselbe Person, und es muß nochmals darauf hingewiesen werden, daß sogar bei den kettenbildenden Syllideen mit ihrer pseudo-sedentären Lebensweise das vordere Teilstück die ernährende und zeugende Amme in einer Person ist und bleibt.

Es gibt indes einen Fall ungeschlechtlicher Fortpflanzung innerhalb der Anneliden, der, bis jetzt allein dastehend, ganz an die Bildungsweise der Metamerenkette des Annelidenkörpers erinnert, ein Fall, in dem das hintere Teilstück die ungeschlechtlich vermehrende Amme ist, während von den sukzessive gesonderten vorderen Teilstücken das vorderste jeweilen die Rolle einer ernährenden Amme spielt. Es handelt sich um *Ctenodrilus pardalis* CLAP. (Fig. 3 C), eine sehr einfache Chätopodenform, die bis jetzt nur im ungeschlechtlichen Zustande beobachtet worden ist, und deren ungeschlechtliche Fortpflanzung v. KENNEL 1882 eingehend beschrieben hat.

Die Teilungsvorgänge verlaufen hier allerdings auffällig nach dem Muster der Segmentation im Gegensatz zur Strobilation (man vergl. SEMPER 1876—1877).

Die Teilungserscheinungen nehmen hier ihren Anfang, wenn das Tier noch sehr klein und jung ist und noch aus wenigen Segmenten besteht. Das in Fig. 1, Taf. XVI der v. KENNELschen Abhandlung abgebildete Tier, das der Verfasser selbst als ziemlich jung bezeichnet, zählt 11—12 Segmente, trotzdem besitzt es schon 3 deutliche Regenerationszonen, durch welche die Teilung in 4 Individuen angedeutet ist. Die erste Regenerationszone legt sich an der Grenze zwischen dem 3. und 4. Segment an (der Schlund erstreckt sich bis in das 3. Segment hinein). Innerhalb jeder Regenerationszone erfolgt später die Teilung, die Durchschnürung. Der vordere Teil einer solchen, äußerlich als eine ringförmige Verdickung kenntlichen Regenerationszone stellt die Anlage des sich regenerierenden hinteren Teilstückes am vorderen, der hintere Teil derselben Zone die Anlage des sich regenerierenden vorderen Teilstückes am hinteren dar.

Kettencormus aufgefaßten Annelidenkörper das vorderste Individuum „als „Ammen“ steril“ blieb. Ich verstehe diese Ausdrucksweise nicht. Als Ammen bezeichnet man doch herkömmlicherweise nicht sterile, sondern sich fortpflanzende, nämlich ungeschlechtlich oder parthenogenetisch sich fortpflanzende Individuen, die daneben allerdings meist noch die Rolle des Ernährers spielen.

Die zweite Regenerationszone tritt an der Grenze des 4. und 5., die dritte an der Grenze des 5. und 6., die vierte an der des 6. und 7. Segmentes auf u. s. w. u. s. w. Wenn das Tier aus 14 Segmenten besteht, kann es schon 6 Regenerationszonen zeigen.

„Je älter das Tier wird, desto weiter werden sich die Knospungszonen entwickeln, desto mehr Segmente werden aber auch am Afterende neu gebildet, und in demselben Maße treten neue Knospungszonen immer weiter nach hinten auf. Bis sich freilich die achte oder gar neunte nach hinten hin zu bilden anfängt, haben die vorderen ihre Reife bereits soweit erlangt, daß das ursprüngliche Individuum in eine Anzahl Zooide von vorn nach hinten zerfällt, die sich nach ihrer Trennung rasch in neue Tiere ausbilden. Ebenso wächst das übrig gebliebene Hinterende, das entweder schon Knospungserscheinungen aufweisen kann, oder auch nicht, in ein vollkommenes Tier aus, bei dem sich derselbe Vorgang wieder abspielt, wie wahrscheinlich auch bei den vorderen Teilprodukten, bis vielleicht eine Zeit kommt, wo alle Individuen diese Vermehrungsweise aufgeben, um Geschlechtsorgane zu entwickeln und sich auf geschlechtlichem Wege fortzupflanzen.“

An dieser Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung ist, abgesehen von der Aehnlichkeit mit der Segmentation, d. h. der Metamerenbildung des Annelidenkörpers, besonders das auffällig und merkwürdig, daß die Regenerationszonen segmental auftreten, daß die durch sie begrenzten Teilstücke also nur segmentgroß sind.

Beide Punkte müssen genauer untersucht werden.

Was den ersten Punkt, die Aehnlichkeit mit der Segmentation anbetrifft, so ist diese nicht zu leugnen. Sie muß rückhaltlos zugegeben werden. Wenn man sich fragt, wie sie zu stande gekommen ist, so scheint mir die richtige Antwort ganz nahe liegend. Der besondere Verlauf der Teilungserscheinungen bei *Ctenodrilus pardalis* scheint mir in hohem Maße beeinflusst zu sein erstens dadurch, daß sie außerordentlich und außergewöhnlich frühzeitig eintreten, und zweitens dadurch, daß das Teilungs- und Regenerationsvermögen sehr stark gesteigert erscheint. Der erste Anfang der Teilungsvorbereitungen wird wohl schon am jungen Tier mit 7 oder 8 Segmenten zu konstatieren sein. Wenn die Regenerationszone (spätere Teilungsstelle) an der Grenze vom 3. und 4. Segment liegt, also unmittelbar hinter der Schlundregion, die von der Teilung unberührt bleiben muß, so ist das ungefähr die Mitte des Körpers. Und nun wächst der jugendliche Körper weiter, und es liefert das fortwachsende Schwanzende dem hochentwickelten Teilungstriebe immer wieder

neues Material. Es macht sich der Teilungstrieb schon wieder geltend, bevor die Regenerationszone vorn am hinteren Teilstück Zeit gehabt hat, das vordere 3-gliedrige Teilstück mit Mund, Gehirn, Pharynx, Schlund etc. zu regenerieren. Die zweite Regenerationszone (und zugleich Teilungsstelle) tritt also in der virtuellen Mitte des durch Regeneration ergänzt gedachten hinteren Teilstückes auf.

Daß das vordere Teilstück sich zunächst nicht auch durch Teilung fortpflanzt, daß nicht auch an ihm Regenerationszonen auftreten, läßt sich unschwer verstehen. Dieses Teilstück hat kein Material dazu, es besitzt ja, wenn im hinteren Teilstück schon neue Knospungszonen auftreten, für die das fortwachsende Schwanzende das Material liefert, kaum erst die allerfrüheste Anlage eines eigenen fortwachsenden Schwanzendes. Wenn aber dieses letztere ausgebildet sein wird, dann wird schon längst die ganze Kette in die einzelnen Glieder zerfallen sein. In dem zur Diskussion stehenden Punkte ist es lehrreich, einen Blick auf die Teilungserscheinungen einer nahe verwandten *Ctenodrilus*art zu werfen, bei der die Zahl der Körpersegmente vor dem ersten Eintritt der Teilung viel beträchtlicher ist. Ich meine *Ctenodrilus monostylos*, eine Form, die Graf ZEPPELIN 1883 genauer untersucht hat und die sich jahrelang durch ungeschlechtliche Fortpflanzung vermehrt. Die Form hat 20—25, höchstens 35 Segmente. Auch bei ihr beginnt die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung „so ziemlich in der Mitte des Körpers“ (Fig. 3 A). Dadurch erhält denn auch das vordere Teilstück Material für weitere Teilungen, die in der Tat so wenig ausbleiben, wie am hintern. Nur beginnt hier der Regenerationsprozeß, wie bei *Lumbriculus*, erst nach erfolgter Abschnürung. Wie nun die weiteren Teilungserscheinungen an jedem Teilstück sich abspielen, braucht hier nicht erörtert zu werden, doch darf bemerkt werden, daß die Zerstückelung unter Umständen so weit geht, daß ein Bruchstück nur aus einem Segmente bestehen kann (Fig. 3 B).

Wiederum ganz so wie *Ctenodrilus pardalis* — Ausbleiben der Teilungsvorgänge am vorderen Teilstück — verhält sich nach SCHARFF (1887) *Ct. parvulus*, dessen Körper aus wenigen Segmenten, 7—10, besteht. In seinen Abbildungen 3a und 3b führt uns SCHARFF 2 Stadien von *Ct. parvulus* vor, wo bei im ganzen 9 Körpersegmenten (inkl. Kopf- und Aftersegment) schon 3 Regenerationszonen deutlich zu erkennen sind.

Die biologische Bedeutung der beiden ähnlich verlaufenden Vorgänge der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Ctenodrilus pardalis* und *parvulus* einerseits und der Metamerenbildung andererseits ist so verschieden wie möglich. Bei der Bildung der Metameren des Annelidenkörpers ist ihr Zusammenbleiben die Hauptsache, bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Ctenodrilus* ist die vollständige Loslösung der in möglichst großer Zahl erzeugten Individuen voneinander die Hauptsache. Die Individuen bleiben nicht länger miteinander verbunden, als bis sie infolge ihrer Ernährung vom vorderen Teilstück aus hinreichend ausgerüstet sind, um selbständig die begonnene Regeneration beenden und sich selbständig ernähren zu können.

Fig. 3 A—C. A. *Ctenodrilus monostylus* in Querteilung (nach Graf ZEPPELIN). Aus KORSCHULT und HEIDER.

B. Ein nur aus einem einzigen Segment bestehendes Teilstück desselben Wurmes. *c* Cirrus, *d* Darm.

C. *Ctenodrilus pardalis* (nach v. KENNEL). *kn* die Knospungszone, an denen der Wurm später in die einzelnen Teilstücke zerfällt, *d* Darm.

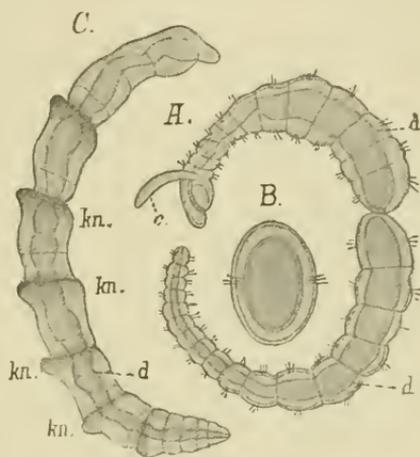


Fig. 3.

Die zweite Erscheinung, welche die ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Ctenodrilus* ganz besonders interessant macht und ihr eine hervorragende Bedeutung für die Beurteilung der Metamerie zu verleihen scheint, ist die, daß die Teilung den Körper in so kleine Bruchstücke zerlegt oder zerlegen kann, daß ein Bruchstück nur aus einem Segment besteht, das vollständig regenerationsfähig ist. Sowohl v. KENNEL als SCHARFF erblicken hierin ein ursprüngliches Verhalten, offenbar, weil es die individuelle Selbständigkeit oder selbständige Individualität der Metameren zu demonstrieren scheint. Ich selbst kann in diesem Verhalten nur den Ausdruck einer außerordentlich hoch gesteigerten Teilungs- und Regenerationsfähigkeit erblicken, ähnlich der betreffenden Fähigkeit bei der Hydra, bei *Lumbriculus* etc.

Ich würde mich auch nicht wundern, wenn experimentell nachgewiesen würde, daß auch ein Bruchstück eines Segmentes regenerationsfähig ist.

Als ein ursprüngliches Verhalten könnten die Anhänger der Trochophora- und zugleich der Kormentheorie die Abtrennung von einzelnen Segmenten mit nachfolgender Regeneration nur dann betrachten, wenn durch die Regeneration jedes Segment annähernd wieder die Organisation der ursprünglichen unsegmentierten Stammform, des Trochozoon, erlangen würde. Weit entfernt davon regeneriert jedes isolierte Segment vorn wieder den 3-gliedrigen Vorderkörper und hinten das fortwachsende Schwanzende, aus dem bald wieder neue Rumpfsegmente sukzessive sich nach vorn herausdifferenzieren. Der Vorgang verläuft genau so, wie er nicht anders zu erwarten ist, wenn man den Annelidenkörper für ein einziges, einem Platodenindividuum entsprechendes, freilich in bestimmter Weise organisiertes, im vorliegenden Falle eben segmentiertes, Individuum betrachtet. Die Kormentheoretiker hingegen müssen annehmen, daß im Falle von *Ctenodrilus* ein isoliertes, mitten aus der linearen, polymorphen Kolonie herausgelöstes Individuum wieder durch Regeneration nach vorn und hinten eine neue polymorphe Kolonie bildet. Das wäre nun an und für sich nicht undenkbar, aber jedenfalls ohne direkte Analogie, denn es wäre doch weit ausgeholt, wenn man zum Vergleich die Entwicklung (d. h. Regeneration) eines jeden Metazoenindividuums (Zellenstaat) aus der befruchteten oder unbefruchteten Eizelle herbeiziehen wollte.

Aber es ist nicht einmal richtig, daß bei *Ctenodrilus* bei der Fortpflanzung durch Teilung einzelne Segmente abgeschnürt werden und daß ein jedes isolierte Segment sich wieder zu einem Wurm regeneriert. Für alle 3 Arten von *Ctenodrilus* stellen alle 3 Autoren ausdrücklich fest, daß die Teilungsebenen (welche mitten durch die Regenerationszonen hindurchgehen) durchaus nicht mit der natürlichen morphologischen Grenze der Segmente, dieser vermeintlichen Individuen einer linearen Kolonie, zusammenfällt. Ueber die Lage dieser Grenze ist doch wohl ein Zweifel nicht möglich; sie fällt mit der äußeren Ringfurche zwischen 2 Metameren zusammen und geht genau zwischen der vorderen und hinteren Lamelle eines Dissepimentes hindurch. Nun liegen aber die Regenerationszonen und mit ihr die Teilungsebenen bei *Ctenodrilus* gar nicht an dieser Segmentgrenze, sondern eine Strecke weit dahinter (vgl. Fig. 3 C), so daß die zwischen 2 aufeinander folgenden Teilungsebenen liegende Körperstrecke wohl segmentgroß ist,

d. h. aus so viel Material besteht, wie ein Segment. Aber die Strecke gehört in Wirklichkeit zwei Segmenten an, sie besteht aus der größeren hinteren Hälfte eines Segmentes und der viel kleineren vorderen Hälfte des nächstfolgenden Segmentes. Die Teilungsebenen gehen also mitten durch die Individuen der Metamerenkolonie hindurch. Diese gewiß nicht bedeutungslose Tatsache spricht doch sicher viel eher zu Gunsten der Ansicht, daß der Annelidenkörper eine einzige, metamer organisierte Metazoenperson ist, als zu Gunsten derjenigen, die in ihm einen linearen Individuenstock erblickt. Denn wenn sich eine lineare Kolonie als Kolonie durch Teilung fortpflanzt, so wird sich als Teilungsstelle doch gewiß am ehesten die Grenze zwischen 2 benachbarten Individuen ausgebildet haben, dieselbe Stelle, an der sich in der Vorzeit die Individuen voneinander loslösten, als noch die „Segmentation“ zur Bildung sich loslösender Geschlechtsindividuen führte.

Aehnlich wie bei *Ctenodrilus pardalis* und *parvulus*, also im Sinne einer Segmentation, Auftreten neuer Regenerationszonen mit Teilungsebenen immer nur hinter den zuerst gebildeten, soll die ungeschlechtliche Fortpflanzung auch bei OSCAR SCHMIDTS *Parthenope serrata* verlaufen, wie v. KENNEL aus der SCHMIDTSchen Abbildung herauslesen zu dürfen glaubt. Der Unterschied liegt darin, und v. KENNEL betrachtet das als ein weniger ursprüngliches Verhalten, daß die zwischen 2 aufeinander folgenden Regenerations- und Teilungszonen liegende Körperstrecke nicht nur segmentgroß ist, sondern aus mehreren Segmenten besteht. Ich kann natürlich die v. KENNELsche Ansicht auch in diesem Punkte nicht teilen.

Zum Schlusse darf doch wohl noch folgendes gesagt werden. Es muß — nicht als unmöglich — aber doch als wenig wahrscheinlich erscheinen, daß in der gleichen Abteilung, in der die ungeschlechtliche Produktion neuer, frei werdender Individuen in wenigstens zur Zeit unerklärlicher Weise zu Gunsten der Erzeugung einer dauernden, linearen Kolonie aufgegeben wurde, sich das nämliche verlassene und aufgegebene Fortpflanzungssystem nunmehr an der Kolonie, und zwar in verschiedenen Formen- gruppen jener Abteilung, doch in jeder selbständig, wieder neu eingeführt hat, aber mit umgekehrtem Verlaufe.

Wir sind nun am Ende der etwas weitschweifigen Untersuchung der Frage angelangt, ob sich die Segmentation vom biologischen Gesichtspunkte aus als eine unter die Rubrik „ungeschlechtliche Fortpflanzung“ einzureihende Stockbildung auffassen läßt. Wir

konstatieren: die Untersuchung ist nicht zu Gunsten dieser Auffassung ausgefallen.

Ich habe zu Beginn dieses die Kormmentheorie des Articulatenkörpers behandelnden Abschnittes die Wichtigkeit und Richtigkeit des HATSCHESKESchen Postulates betont, daß man, um jene Theorie zu begründen, im stande sein müsse, die Organisation des Metamers und die des Kopfsegmentes auf denselben Grundtypus zurückzuführen, daß man nachweisen müsse, daß beide aus derselben Urform entstanden sein können.

Ich komme jetzt kurz auf diesen Punkt zurück.

Der „Grundtypus“, die „Urform“ kann doch für den Trochophoratheoretiker nur das rotatorienähnliche hypothetische Trochozoon sein. Wenn ich nun für einen Augenblick zugebe, daß die Bildung des Annelidenkörpers als eine sukzessive Teilung eines ungegliederten Tieres aufgefaßt werden kann, wobei aber immer nur das hintere Teilstück regeneriert und sich teilt, so muß ich zunächst auch ohne weiteres zugeben, daß das Fehlen der im „Pygidium“ oder „fortwachsenden Schwanzende“ enthaltenen Teile am Kopfsegment oder an den Rumpfmotameren der Theorie keine Schwierigkeiten bereitet.

Dagegen bietet die Zurückführung des Kopfsegmentes und der Rumpfsegmente (auf die heteronome Differenzierung dieser letzteren wollen wir als für das Grundproblem von nebensächlicher Bedeutung gar nicht zu sprechen kommen) auf eine gemeinsame pygidiumlose Grundform in der Tat, wie schon HATSCHEK ganz deutlich erkannte, große, meiner Ansicht nach unübersteigliche Schwierigkeiten. Ich will nun zwar vorderhand blindlings annehmen, daß aus einer vorübergehenden Fortpflanzungsstrobila eine dauernde Kolonie pygidiumloser Metameren (letztere den scolexlosen Proglottiden der Bandwurmkette vergleichbar) mit einem einzigen regenerierenden Pygidium am Hinterende (dem regenerierenden Scolex am Vorderende der Bandwurmkolonie vergleichbar) werden konnte. Dann könnte ich in der Tat dem Kormmentheoretiker eine Reihe wichtiger Zugeständnisse machen.

Ich kann dann zugestehen, daß sich das Vorderende der Kette, besonders aber das vorderste Individuum als Leit-, Jagd- und Freßtier — zu den Individuen des Rumpfes immer mehr in Gegensatz stellte.

Das Leittier (Kopfsegment) behielt den Mund bei, und sein Pharynx konnte sich, wenn er sich stark entwickelte, in die nächstfolgenden Individuen hineinstrecken.

Am Leittier gelangten die spezifischen Sinnesorgane und das Gehirn zu besonders hoher Entwicklung.

Das Leittier wurde geschlechtlich steril, ebenso vorderste Rumpfindividuen, da durch die starke Entwicklung der inneren Kopfgorgane der Raum für die Geschlechtsorgane in dieser Region immer mehr eingeschränkt wurde.

Auch der Schwund der Nephridien am Leittier der „erwachsenen Kolonie“ bietet keine Schwierigkeiten.

Als zum Leittier gehörig muß doch wohl vom Standpunkte des Kormentheoretikers auch das vorderste Bauchganglienpaar, das untere Schlundganglion, betrachtet werden.

Die phylogenetische Ableitung dieses Ganglions, und damit überhaupt der ganzen Bauchganglienkette, bot den Trochophoratheoretikern früher große Schwierigkeiten, weil kein ähnliches Nervenzentrum bei den Rotatorien bekannt war. Im Jahre 1888 aber fand ZELINKA bei seiner mustergültigen Untersuchung von *Discopus* ein subösophageales Ganglion. Dieser Befund ist bis jetzt meines Wissens vereinzelt geblieben.

ZELINKA selbst hat seine Bedeutung nur wenig hervorgehoben. Er ist sogar einigermaßen im Zweifel, ob das betreffende Ganglion dem unteren Schlundganglion der Anneliden homolog ist, denn er sagt p. 229, daß man, wenn die Seitennerven der Rädertiere dem Schlundringe der Anneliden entsprechen, dann das „subösophageale Ganglion von *Discopus* nur als ein Kaumuskelganglion¹⁾, ebenso wie die ringförmige Umspannung des Schlundes durch locker gefügte Zellen und Zellfortsätze nur als von untergeordneter Bedeutung betrachten“ müsse.

Erst EISIG (1898) betonte die große Bedeutung der ZELINKAschen Entdeckung:

„Indem wir so auch der Stammform, welche die Trochophora rekapituliert (und die in den Rotatorien ihre nächsten heutigen Vertreter hat), ein solches Ganglion zuzuerkennen berechtigt sind, lassen sich Subösophagealganglion der Rotatorien, Molluscoiden etc., sowie Pedalganglion der Mollusken einer- und Bauchstrang der Anneliden etc. andererseits leicht als Homologa begreifen.“

EISIG neigt der Ansicht zu, daß die Ausbildung des Schlundes, besonders seiner Muskulatur, viel dazu beigetragen habe, daß gerade an dieser Stelle ein so mächtiges nervöses Zentrum zur Ausbildung kam. Er vermutet nämlich, daß das Schlundnervensystem von *Capitella* sich von der Anlage des hinteren Schlund-

1) Von mir hervorgehoben.

ganglions entwickle und daß es mit diesem zusammenhängt und er beruft sich besonders auf den von KLEINENBERG für *Lopadorhynchus* geleisteten Nachweis der Herkunft des Schlundnervensystems vom unteren Schlundganglion.

Ich muß demgegenüber aber doch hervorheben, daß, soweit mir die einschlägige Literatur bekannt ist, die zahlreichen Befunde dahin gehen, daß das Schlundnervensystem nicht nur bei den Anneliden, sondern auch bei allen Arthropoden entweder mit dem Gehirnganglion oder mit den Schlundkommissuren, nirgends aber mit dem unteren Schlundganglion zusammenhängt¹⁾.

Sollte es sich als sicher herausstellen, daß das Subösophagealganglion von *Discopus* dem unteren Schlundganglion der *Articulata* homolog ist, so wäre in der Tat eine große Schwierigkeit, die der Kormentheorie mit Bezug auf die Zurückführung des Kopfsegmentes auf ein Leitindividuum im Wege steht, beseitigt, und zwar selbst dann, wenn das Vorkommen auf die eine Form beschränkt bleiben würde.

Wie steht es nun mit den Rumpfmotomeren? Lassen sie sich mit dem Kopfsegment auf eine gemeinsame pygidiumlose Grundform, das rotatorienähnliche Trochozoon (ohne Hinterende), zurückführen?

Wir wollen die Frage nach der Entstehung der Anhänge des Kopfsegmentes und der Rumpfmotomeren unbeantwortet und die weitere Frage der Homologie der beiderlei Anhänge offen lassen — diese Fragen sind bekanntlich sehr kontrovers und bieten große Schwierigkeiten.

Die Hauptfrage ist für uns vielmehr die: hat die ausschließliche Verwendung der Rumpfindividuen der Kettenkolonie zu Lokomotions-, Verdauungs-, Resorptions- und Exkretionszwecken und zur Erzeugung der Geschlechtsprodukte einen so weitgehenden Einfluß auf ihre Organisation haben können, daß aus ihnen die Rumpfmotomeren des Annelidenkörpers mit ihrer bekannten Organisation geworden sind?

1) Allerdings hatte KLEINENBERG für *Lopadorhynchus* angegeben, daß das Schlundnervensystem mit dem unteren Schlundganglion in Verbindung steht. Allein MEYER hat nachgewiesen, daß diese Angabe unrichtig ist. Er glaubt, daß die Schlundnerven irgendwo aus den Hirnkonnektiven austreten. Nach MEYER liegt im Verlaufe der Schlundnerven, an der Wand der Mundhöhle, jederseits ein Pharyngealganglion. Also ein Pharyngealganglion neben dem unteren Schlundganglion!

Das Nephridialsystem des Rumpfes bietet nach meinem Dafürhalten keine Schwierigkeit, wenn es sich darum handelt, die Rumpfmeteren und das Kopfsegment auf eine und dieselbe Grundform zurückzuführen. Denn ich bin ja seit langem Anhänger und Befürworter der Idee, daß die Rumpfnephridien der Anneliden den, meist nur sich auf dem Larvenstadium erhaltenden, Nephridien des Kopfsegmentes homolog sind.

Eine Schwierigkeit besteht auch nicht mit Bezug auf die Cölomsäcke, denn auch das Kopfsegment besitzt sein, anfänglich postoral gelagertes, Cölomsackpaar, das nach den Untersuchungen von E. MEYER (1901) im Laufe der Ontogenese in den präoralen Abschnitt des Kopfsegmentes (den sogenannten Kopfklappen oder das Prostomium) vorwächst.

Die Bauchganglien bieten auch keine Schwierigkeit, wenn das Subösophagealganglion von *Discopus* wirklich dem unteren Schlundganglion der Articulaten entspricht und also bei der „Grundform“ vorausgesetzt werden darf. Eine Schwierigkeit entsteht nur dann, wenn man mit EISIG annimmt, daß die starke Ausbildung der Schlundmuskulatur viel dazu beigetragen habe, „daß gerade an dieser Stelle“, d. h. unter dem Schlunde, „ein so mächtiges nervöses Zentrum zur Ausbildung kam“. Denn gerade der Schlund wiederholt sich nicht an den Rumpfindividuen der „Annelid“ genannten Kettenkolonie. Wenn sich aber der Mund und Schlundapparat an den Rumpfindividuen nicht regenerieren, warum sollte das bei dem sie bedienenden und durch sie ins Leben gerufenen unteren Schlundganglion der Fall sein?

Ich will ferner zugeben, daß auch für das völlige Unterbleiben der Regeneration des Mundes und des Schlundapparates an den Rumpfindividuen eine hinreichende Erklärung durch das Faktum des Zusammenbleibens der Individuen der Kettenkolonie gegeben ist. Der vom Leit- und Ernährungsindividuum (Kopfsegment) aus durch die ganze Kette hindurchgehende Darm, der jedem Rumpfindividuum eine besondere Mundöffnung erspart, läßt das schließliche Ausbleiben der Bildung eines Mundes und Schlundapparates vielleicht erklärlich erscheinen.

Ich gebe ferner zu, daß das vorübergehende Auftreten von Wimperkränzen an den Rumpfsegmenten polytrocher Annelidenlarven und das dauernde an einfach organisierten Anneliden, wie *Protodrilus*, vom Standpunkte der Kormmentheorie aus als eine Wiederholung eines der beiden Wimperkränze der „Grund-

form“ aufgefaßt werden darf, obschon das meines Wissens noch nicht geschehen ist.

Allein eines kann ich mit dem besten Willen nicht zugeben, das nämlich, daß es erklärlich sei, daß an den Rumpfindividuen die Reproduktion eines Gehirnganglions vollständig unterbleibt. Wie, das untere Schlundganglion, das bei den Verwandten der Stammform, den Rotatorien (die Homologie mit dem der Articulaten vorausgesetzt) nur ganz vereinzelt auftritt und eine neue Erscheinung zu sein scheint, wiederholt sich mit solcher Regelmäßigkeit an jedem Rumpfindividuum als Bauchganglion, von dem uralten Gehirnganglion aber, das von den Anhängern der Trochophoratheorie bis in das Zeitalter der Cölenteraten zurückdatiert wird, sollte nicht mehr die geringste Spur an den Rumpfindividuen reproduziert werden?! Es ist mir besonders auch angesichts der Vielseitigkeit dieses aus so komplexen Anlagen hervorgehenden Nervenzentrums unmöglich, eine solche Annahme für irgendwie plausibel zu halten.

Wenn ich bei den vorstehenden Ausführungen vom Kopfsegment im älteren Sinne, hauptsächlich im Sinne HATSCHEKS, gesprochen habe, so soll damit nicht gesagt sein, daß ich die moderne Einteilung des Annelidenkörpers in die 3 Regionen des Prostomiums, des Somas und des Pygidiums, wie sie hauptsächlich von RACOVITZA, E. MEYER und HUGO EISIG begründet worden ist, nicht für richtiger halte. Aber ich wollte mich für eine Weile auf den Standpunkt der Kormentheoretiker stellen, die mit einem Prostomium ohne zugehöriges Metastomium im Sinne HATSCHEKS nichts anfangen können, denen es sogar große Verlegenheiten bereiten würde, da sie genötigt wären, diesen eng umgrenzten präoralen Körperabschnitt, ebenso wie das Metastomium und die typischen Rumpfsegmente, ebenfalls auf die gemeinsame Trochozoenstammform zurückzuführen.

Einige Schwierigkeiten, doch möchte ich diese nicht zu hoch anschlagen, bereitet der Kormentheorie der Umstand, daß bei den nächsten lebenden Verwandten des Trochozoon, den Rotatorien, die Nierenöffnungen mit der Geschlechtsöffnung und der Afteröffnung zu einer Kloake kombiniert sind und daß die (mit einem Cölomsack verglichene) Gonade fast immer unpaar ist. Die Gonade ist gelegentlich auch paarig, und bezüglich der Kloake müßte man annehmen, daß eine solche beim Trochozoon

im Gegensatz zu den Rotatorien nicht existierte, daß vielmehr die paarigen Geschlechtsleiter und Nephridien vor der Afteröffnung gesondert nach außen mündeten und bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung die Teilungsebene quer durch den Körper in der Region zwischen dem After hinten und den davor gelagerten Nieren- und Geschlechtsöffnungen hindurchging. Dabei mußte das hintere Teilstück das Material für die Regeneration neuer Gonaden und neuer Nephridien in sich enthalten.

ADAM SEDGWICKS Theorie.

Im Jahre 1881 veröffentlichte ich selbst in meiner Gundaarbeit eine Theorie über den Ursprung der Anneliden und die Entstehung der Metamerie. Diese Theorie, auf die ich später zurückkomme, war hauptsächlich beeinflusst:

1) durch den Nachweis eines exquisit segmentierten Zustandes bei einem Vertreter der tricladen Turbellarien (*Gunda segmentata*),

2) durch die Cölomtheorien der Engländer, besonders aber durch die von O. und R. HERTWIG,

3) dadurch, daß ich infolge meiner Polycladenuntersuchungen bezüglich der Phylogenie dieser Abteilung zu der Ansicht gekommen war, daß die Polycladen von ctenophorenähnlichen Cölenteraten abstammen.

Im Jahre 1884 veröffentlichte sodann ADAM SEDGWICK seine bekannte Schrift „On the origin of metameric segmentation“. Sie war stark beeinflusst durch die HERTWIGSchen Cölenteratenuntersuchungen, durch HATSCHERs Abhandlung über die Amphioxusentwicklung und BALFOURs Mitteilungen über den Embryo von *Peripatus*.

In zwei Hauptpunkten stimmte SEDGWICKS Hypothese mit meiner eigenen überein, nämlich erstens in der Ableitung des Cöloms der höheren Tiere von Darmaussackungen niederer und zweitens in der Ableitung der Metamerie der Articulaten von der Cyklomerie¹⁾ — der radiären Anordnung der Organe — der Cölenteraten. SEDGWICK ging aber direkt von anthozoenähnlichen Cölenteraten aus, während ich die Anne-

1) Diese Bezeichnung hat mir Herr Dr. HESCHELER vorgeschlagen.

lidenorganisation durch die der Turbellarien hindurch von derjenigen ctenophorenähnlicher Cölenteraten abzuleiten versuchte.

Folgendes sind die Grundzüge der SEDGWICKSchen Theorie, die übrigens die dreischichtigen Tiere nicht direkt von Cölenteraten ableitet, sondern beide von gemeinsamen, cölenteraten-, speziell korallenähnlichen Vorfahren.

1) Mund und After der höheren Tiere werden von der schlitzförmigen Mundöffnung der Stammform, ähnlich dem schlitzförmigen Korallenmund, an dem der eine Mundwinkel Eingangs- der andere Ausgangsöffnung ist, abgeleitet. SEDGWICK stützt sich dabei auf die Beobachtung, daß bei *Peripatus*, einer sehr primitiven Articulatenform, der Blastoporus der *Gastrula* sich schlitzförmig verlängert und sich dann in eine vordere und hintere Oeffnung teilt, wobei die vordere zur Mund-, die hintere zur Afteröffnung wird.

2) Das Nervensystem war ursprünglich ein besonders auf der oralen Körperseite (Mundscheibe der Korallen, Bauchseite der Würmer, Arthropoden und Mollusken) stark entwickelter, epithelialer Ganglienzellenplexus. Dieser kondensierte sich zu einem den schlitzförmigen Mund umziehenden, gestreckten Nervenring (ähnlich dem Ringnerven der Medusen). Nach Trennung von Mund und After durch Verwachsen der beiden Mundlippen in der Mitte des schlitzförmigen Mundes konnten die seitlichen Teile des gestreckten Nervenringes sich einander nähern und die beiden ventralen Längsstränge bilden, die miteinander durch Kommissuren an der Stelle der verschlossenen Mundregion in Verbindung treten konnten. Der vor dem definitiven Munde gelagerte Teil des Nervenringes wurde zum Gehirn.

3) Der Körper streckte sich in der Richtung des ursprünglichen Mundschlitzes in die Länge.

4) Die Darmausstülpungen der Stammform schnürten sich ab und wurden zu den Mesodermblasen (Cölomsäcken): Enterocöltheorie. Bei der Verlängerung des Körpers ging ihre radiäre Anordnung in die metamere über.

5) Die segmentalen Anhänge der Articulata, Ausstülpungen der Körperwand, in welche sich das Cölom der betreffenden Segmente hineinerstreckt, erinnern an die Tentakeln der Medusen und Korallen, in welche sich die Radiärkanäle oder Darmtaschen hineinerstrecken.

6) Die Nephridien, der Hauptsache nach Poren, welche aus der Leibeshöhle nach außen führen, erinnern an die Poren, welche bei Medusen vom Ringkanal, bei Korallen von den Gastraltaschen

nach außen führen. Die Verhältnisse der Wirbeltiere, wo die segmentalen Nierenkanälchen nicht nach außen münden, sondern jederseits in einen Längskanal, können so aufgefaßt werden, daß der Längskanal dem Ringkanal der Medusen und den Kommunikationsöffnungen zwischen den Gastraltaschen der Korallen entspricht.

Zu Gunsten der SEDGWICKSchen Hypothese könnte noch angeführt werden a) der Ursprung der Geschlechtsprodukte aus dem Entoderm der Gastraltaschen (= Endothel des Enterocöls) und b) die Bildung von Muskulatur aus dem entodermalen Darmepithel.

7) Die Ausbildung einfach organisierter, freischwimmender Larven (Trochopholararve etc.) hält SEDGWICK für cenogenetisch.

Die kurz skizzierte SEDGWICKSche Hypothese vom Ursprung der Metamerie hat, namentlich im englischen Sprachgebiet, wo sie jetzt noch zu dominieren scheint, viel Anklang gefunden. Sie besticht besonders durch die einfachen Mittel, durch welche sie die Erklärung herbeizuführen sucht. Auf dem Kontinent ist sie, wie es scheint, wenig beachtet worden. Ich meinerseits glaube nicht, daß sie sich in der vorliegenden Form aufrecht erhalten läßt.

Folgendes sind, wie mir scheint, schwerwiegende Bedenken, die ihrer Annahme im Wege stehen:

1) Die Entstehung von Mund und After aus einem schlitzförmigen Blastoporus kann unmöglich als typisch gelten, nicht einmal für irgend eine kleine Abteilung der Metazoen.

2) Das ontogenetische Tatsachenmaterial ist, wenigsten zur Zeit, der Auffassung durchaus ungünstig, daß die Leibeshöhle der Articulata und Mollusca ein Enterocöl, d. h. auf Urdarmdivertikel zurückzuführen sei.

3) Bei den Korallen sind stets auch unpaare Tentakel und entsprechende unpaare Gastraltaschen in der Richtung der Symmetrieebene selbst vorhanden.

4) War schon zur Zeit der Publikation der SEDGWICKSchen Abhandlung die Idee sehr gewagt, die Nephridien der Anneliden etc. auf äußere Oeffnungen von Darmtaschen oder Darmästen zurückzuführen, so ist diese Idee durch die seitherigen Untersuchungen über das Nephridialsystem gänzlich unhaltbar geworden.

Fruchtbar erscheint mir nach wie vor der Grundgedanke der Ableitung der Metamerie von der Cyklomerie, und ich kann in dem Umstande, daß die Vermehrung der Cyklomeren bei den Cölenteraten fast immer in anderer Weise erfolgt (nämlich durch Interkalation) als die Vermehrung der Metameren, durchaus keine nennenswerte Schwierigkeit erblicken. Doch hierüber später.

KLEINENBERGS Medusentheorie,

nach welcher die Larve des Annelides überhaupt kein Annelid, sondern eine Meduse ist, sich überhaupt gar nicht entwickelt, sondern (Theorie der Substitution) durch die völlig verschiedene, neue Organisation des Ringelwurmes abgelöst wird, so daß von der Meduse sich schließlich nur noch das Entoderm des Archenteron erhält, ist zu bekannt, als daß wir hier ihren Inhalt ausführlicher wiederzugeben brauchten. Ich habe diese „geistreiche“ Theorie des ebenso scharfsinnigen wie boshaften Verfassers, die meinen Ansichten direkt entgegengesetzt ist, immer für die unwahrscheinlichste und künstlichste von allen gehalten, trotz des „Sturmes“ von Bewunderung, den sie bei den zahlreichen Verehrern des Begründers der Neuromuskellehre erregt hat. Die eingehende und gründliche Kritik, die KLEINENBERGS Schrift in jüngster Zeit von kompetentester Seite (EISIG, 1898, MEYER, 1901) erfahren hat, enthebt mich der Aufgabe, im einzelnen Stellung zu ihr zu nehmen. Doch darf ich wohl sagen, daß der Vergleich der Annelidenlarve mit einer Meduse mir viel gewagter und bedenklicher erscheint, als irgend einer jener Vergleiche, die KLEINENBERG mit seinem ätzenden Spotte geißelt. Der Vergleich des Scheitelfeldes der Trochophora, das KLEINENBERGS Untersuchungen selbst mit einer Masse verschiedener Anlagen bevölkert haben, mit der öden Exumbrella des Medusenkörpers kommt mir ungefähr so zutreffend vor, wie wenn man das Seine-département mit der Wüste Gobi vergleichen wollte. Es wäre ferner doch ebenso plausibel gewesen, den die Meduse ablösenden Wurmkörper, der bei der Larve von Polygordius aus der Mitte der (konvexen) Subumbrella herunterhängt, mit dem aus der Mitte der Medusensubumbrella herunterhängenden Magenstiel zu vergleichen. Auch ist es offenbar ziemlich gleichgültig, daß der Ringnerv der Trochophora-Meduse zum Prototroch und seinem Muskel gehört, während der Ringnerv der Hydro-Meduse zum Velarmuskel und zu den marginalen Sinnesorganen in Beziehung steht. Nur mit Schaudern denke ich aber an das Schicksal, das einem anderen Forscher als KLEINENBERG widerfahren wäre, wenn er, wie KLEINENBERG dies tat, behauptet hätte, die Geschlechtsorgane entstehen zu einer Zeit, wo die Larvencharaktere bis auf geringe Reste geschwunden sind, aus dem Ektoderm, oder wenn er behauptet hätte, der Hautmuskelschlauch gehe mit dem Bauchmark aus einer gemeinsamen Neuromuskelanlage hervor.

Auf eine Diskussion der Frage nach der phylogenetischen Entstehung der Metamerie läßt sich KLEINENBERG gar nicht ein.

EDUARD MEYERS ältere Ansichten.

Im Jahre 1890 veröffentlichte EDUARD MEYER seine kleine, aber bedeutungsvolle Abhandlung über „die Abstammung der Anneliden, den Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms“. — Sehr viele der in dieser Schrift niedergelegten Ideen haben sich seither als lebenskräftig und fruchtbar erwiesen. Es wird im späteren Verlaufe der Darstellung noch sehr oft von ihnen die Rede sein.

Bezüglich der Entstehung der Metamerie äußerte EDUARD MEYER damals Ansichten, die von den meinigen sehr stark abwichen. Ich will sie kurz reproduzieren, obschon sie inzwischen von ihrem Urheber aufgegeben worden sind, und zwar zu Gunsten von Ideen, die mit den meinigen im wesentlichen übereinstimmen.

Nach EDUARD MEYERS älterer Ansicht waren die Vorfahren der Ringelwürmer „kräftige, räuberische Turbellarien, welche, pelagisch lebend, seinerzeit die Meere beherrschten“. Stammesgenossen dieser Annelidenvorfahren sind die heutigen Planarien die zu der kriechenden Lebensweise übergingen und „dadurch allmählich eine platte, breitere Leibesform mit unregelmäßigerer Anordnung der inneren Organe erhielten“. Sie selbst aber zeichneten sich durch Gewandtheit im Schwimmen und Angreifen ihrer Beute aus, denn nur solche Eigenschaften konnten nach MEYERS Ansicht eine Vervollkommnung der Organisation herbeiführen. „Ihr Körper war langgestreckt, mehr rund im Querschnitt“ und, ähnlich den Nemertinen, sehr geschmeidig. Die Entstehung des metameren Zustandes an einem solchen Körper erklärte sich E. MEYER in folgender Weise:

„Im Körperparenchym, welches von kräftigen Muskelsystemen theils umgeben, theils durchsetzt war, befanden sich die Geschlechtsdrüsen, die ursprünglich im Jugendzustande als ein einziges Paar kompakter Zellstränge, in der Reife aber langer, hohler Schläuche erschienen und am hinteren Körperende mit einem Paar einfacher Hautporen nach außen mündeten. Es ist begreiflich, daß diese von Eiern oder Sperma strotzenden Organe zu gewissen Zeiten die Gelenkigkeit des ganzen Körpers sehr beeinträchtigen mußten; sie werden nun aber infolge eben dieser durch übermäßige Anfüllung mit Geschlechtsprodukten bedingten Starrheit den stets wieder-

holten Anstrengungen der Tiere, ihre gewöhnliche Beweglichkeit wiederzuerlangen, schließlich unterlegen sein und sich in kleinere Drüsen zerklüftet haben. Somit würden es also die schlängelnden Schwimmbewegungen der turbellariartigen Vorfahren der Anneliden gewesen sein — denn nur so können wir uns die schnelle Ortsveränderung eines langen Wurmkörpers im Wasser denken —, welche den Zerfall der beiden ursprünglich einheitlichen, langgestreckten Genitalschläuche in zwei Reihen gleichgroßer Folgestücke verursacht haben. Bei diesem Vorgange mögen nun höchst wahrscheinlich auch noch gewisse, speziell jener Bewegungsart gewidmete Muskelpartien des transversalen und dorsoventralen Systems aktiven Anteil genommen haben, indem sie durch ihre Kontraktionen die noch ungeteilten Genitaldrüsen fortwährend einschnürten. Die so entstandenen, hintereinander folgenden Geschlechtsdrüsen, die sich behufs Erhaltung des Gleichgewichts symmetrisch zu beiden Seiten des Darmkanals anordneten, gaben nun weiter innere, metamere Zentren ab, um welche sich die übrigen, bis dahin diffus in und am Körper verteilten Organe ebenfalls metamere gruppierten. Den letzteren Prozeß denke ich mir in der Weise, daß bei allmählicher Zunahme der Haut an Stärke und Festigkeit, vielleicht gerade durch Ausscheidung einer nur wenig elastischen Cuticula, auch wieder infolge der schlängelnden Schwimmbewegungen an der Oberfläche sich Ringfurchen mit dünneren Integumentpartien bildeten; ihnen war nun von den Geschlechtsfollikeln, welche sich während der Reife ausdehnten und daher den Körper in gleichmäßigen Intervallen auftrieben, von vornherein ein ganz bestimmter Platz, nämlich zwischen zwei sukzessiven Geschlechtsdrüsenpaaren angewiesen. In den derart abgegrenzten, segmentalen Leibesbezirken gelangte dann je ein gewissermaßen zentral gelegenes Paar der übrigen Organe zu stärkerer Ausbildung und machte dadurch alle weiteren Homologa in seinem Segmente überflüssig, welche nach und nach der gänzlichen Rückbildung anheimfielen. Dieses war meiner Meinung nach der Ursprung der Metamerie.“

Es folgt dann eine lichtvolle Skizze der Gonocöltheorie.

Ich habe mich, offen gestanden, für den die Phylogenie der Metamerie betreffenden Abschnitt der gedankenreichen MEYERschen Abhandlung nie erwärmen können. Sie schien mir in einigen Teilen — mein Freund wird mir den Ausdruck verzeihen — gar zu phantastisch, besonders in jenem Teil, welcher von den Ursachen des metameren Zerfalles der beiden Genitalschläuche handelt. Ich habe nie verstehen können, weshalb MEYER durch die Annahme des ursprünglichen Vorhandenseins von nur zwei, aber dafür langgestreckten Genitalschläuchen mit nur zwei hinteren

Mündungen eine Schwierigkeit selbst schuf, die er nachher durch einen gewagten Erklärungsversuch wieder zu beseitigen genötigt war. Warum nahm MEYER nicht an, daß bei den turbellarienähnlichen Stammformen die Gonaden schon in der Vielzahl und in metamerer oder ähnlicher Anordnung vorhanden waren, wenn doch die vergleichende Anatomie der Turbellarien und Nemertinen zeigt, daß dort eine ähnliche Anordnung, sogar mit Wiederholung der Geschlechtsleiter und ihrer Mündungen, vielfach vorkommt. Zu meiner Genugtuung hat denn nun auch MEYER in seiner neuen, großen, ontogenetischen Arbeit diesen Teil seiner ursprünglichen Theorie zu gunsten der von mir schon längst ausgesprochenen Ansicht aufgegeben, daß die „regelmäßige, bilateralsymmetrische Verteilung vieler kleinerer, einst diffus und vollkommen selbständig aufgetretener Gonaden“ der Ausgangspunkt der metameren Anordnung sei. Zu dieser Ansicht ist MEYER ganz unabhängig von meinem vergleichend-anatomischen Standpunkt, auf Grund embryologischer Spekulationen, gelangt.

Schon vor der Veröffentlichung der MEYERSchen Abhandlung waren KORSCHULT und HEIDER (1890) in ihrem vortrefflichen Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte zu der Erwägung einer der älteren MEYERSchen ganz analogen Ansicht über die Entstehung der Metamerie gelangt. Nach einer kurzen, aber sehr beachtenswerten Kritik der Kormentheorie und nach Erwähnung der Idee vom absatzweisen terminalen Wachstum sagen sie:

„Aber es läßt sich auch — und, wie uns scheint, mit ebensoviel Berechtigung — eine andere Ansicht verteidigen, welche von der Annahme ausgeht, daß durch terminales Längenwachstum zunächst eine ungegliederte, langgestreckte Stammform erreicht wurde, worauf der Gesamtkörper durch eine Umordnung der einzelnen Organe gleichzeitig in eine größere Anzahl von Segmenten zerfällt wurde. Diese Annahme stützt sich auf den Gedanken, daß bei der seitlich schlängelnden Bewegung des Körpers und bei der durch die zunehmende Differenzierung bedingten Starrheit der Gewebe die Ausbildung alternierender Regionen größerer und geringerer Beweglichkeit von beträchtlichem Vorteil für das Individuum war und eine weitere Längenausdehnung des Körpers ermöglichte. Es würde dann die erste Ursache für das Auftreten der metameren Gliederung in der Bewegungsweise und in mechanischen Verhältnissen zu suchen sein. Allerdings wird“, so fügen die Autoren hinzu, „diese letztere Annahme durch die Entwicklungsgeschichte in keiner Weise gestützt.“

Wie schon oben (p. 24) konstatiert wurde, hat E. MEYER in seiner Abhandlung vom Jahre 1890 auch gegen die Kormentheorie Stellung genommen und unter anderem gesagt, daß man, wenn man sich die Vorfahren der Anneliden als trochophora- oder medusenähnliche Geschöpfe vorstelle (HATSCHKE, KLEINENBERG), immer „wieder zur Knospenbildung, Strobilation oder Umschreibungen, wie: absatzweise fortschreitender Wachstums- und Differenzierungsprozeß, seine Zuflucht nehmen müßte“, um die Metamerie zu erklären.

Hierzu bemerkt EISIG (1898), daß doch gar kein Grund dafür vorhanden sei, warum die von EDUARD MEYER für den Ursprung der Metamerie geltend gemachten Vorgänge (lokomotorische Gliederung) sich nicht ebensogut an einem rotatorienähnlichen wie an einem turbellarienähnlichen Wesen abspielen konnten. Diese Eisigsche Bemerkung enthält eine gewiß durchaus berechtigte Berichtigung. Enthält sie auch eine Zustimmung zu der MEYERSchen Theorie der lokomotorischen Gliederung, auf das langgestreckte Trochozoon anstatt auf das langgestreckte Turbellar angewendet? Es läßt sich dies aus dem vorliegenden Wortlaut nicht mit Sicherheit entnehmen.

Was die erklärende Kraft des Versuches der „Ableitung der Metamerie von der lokomotorischen Segmentation“, unter welchem Titel HATSCHKE (Lehrbuch, p. 406) die zur Diskussion stehende Theorie behandelt, anbetrifft, so befinde ich mich mit diesem Forscher durchaus in Uebereinstimmung. Gerade bei den Rotatorien ist eine lokomotorische Gliederung schon vorhanden, aber eine rein äußerliche geblieben und zeigt nicht den mindesten Einfluß auf die innere Organisation z. B. der Gonaden und des Nephridialsystems. Ich verweise ferner auf die motorische (nur zum Teil lokomotorische) Gliederung, die an den radialen Armen der Pelmatozoen, Asteroiden und Ophiuriden auftritt und die auch keine durchgreifende innere Metamerie nach sich gezogen hat. Wenn man diese und andere Fälle, vor allem auch die so überaus charakteristische Erscheinung der Gliederung der Arthropodenextremitäten, untersucht und über ihre genetischen Ursachen nachdenkt, so kommt man vielleicht mit mir zu dem Schlusse, daß ein Kausalnexus besteht zwischen dem Vorhandensein von Skelettmaterial resp. dem Auftreten eines Skelettes (subkutanes Skelett der Echinodermen, chitinigés Kutikularskelett der Rotatorien und der Arthropodenextremitäten, Schale von Chiton, Skelett der Wirbeltierextremitäten) einerseits und der

motorischen Segmentierung andererseits. Es scheint in der Tat das Vorhandensein von Skelettmaterial oder die Ausbildung eines Skelettes unter gewissen Verhältnissen dem Auftreten einer sich auch auf das Neuromuskelsystem und sodann auch auf andere Organsysteme erstreckenden Gliederung sehr günstig zu sein und dieselbe zu fördern, sofern die Anfänge oder doch die Bedingungen dazu schon vorhanden sind.

Da nun im allgemeinen in der Tat die Anneliden im Gegensatz zu den zarthäutigen und bewimperten, turbellarienähnlichen Formen mit beginnender Metamerie, von denen ich sie ableite, eine Haut besitzen, die eine ansehnliche Cuticula, ein beginnendes Exoskelett, absondert, so hat die Annahme, daß mit der Ausbildung dieses zarten Exoskelettes auch eine lokomotorische, äußere Gliederung des Körpers einherging, ähnlich wie mit der stärkeren Kutikularisierung der Extremitäten der Arthropoden ihre Segmentierung, durchaus nichts Unwahrscheinliches. Wenn nun diese äußere Gliederung an einem innerlich schon nach Art der Nemertinen und von *Gunda segmentata* segmentierten Körper auftrat, so mußten beide Gliederungen zueinander in Beziehung treten: es mußten sich die Grenzen der äußeren Segmente doch wohl an den Grenzen zwischen den aufeinander folgenden Paaren von Gonadensäcken etablieren. So scheint mir die Kombination der beiden Erklärungsversuche: Ableitung der inneren Metamerie des Annulatenkörpers von der pseudometameren Polymerie der Platoden und Erklärung der äußeren Gliederung durch lokomotorische Segmentation, sehr aussichtsvoll zu sein und prächtig mit der ontogenetischen Tatsache zu stimmen, daß die innere Metamerie der äußeren vorseilt.

Die Ableitung der Metamerie von dem terminalen Wachstum der Scoleiden

hat HATSCHKE eine Zeit lang befürwortet, bis er wieder zur Kormentheorie zurückkehrte. Die betreffenden „Bemerkungen zur Theorie der Segmentierung“ finden sich in seiner Abhandlung „Ueber Entwicklungsgeschichte von *Echiurus*“ (1880/81) und wiederum kurz zusammengefaßt im Lehrbuch der Zoologie (1888—1891). HATSCHKE argumentierte so: Bei manchen niederen Bilaterien ist das Wachstum des Rumpfes kein gleichmäßiges, sondern ein terminales.

„Während an seinem Vorderende die Differenzierungsprozesse beginnen, wird am Hinterende durch Wachstum neues Material zur Differenzierung geliefert. In diesem Vorgange, wie er z. B. bei den Nemertinen vorzuliegen scheint, möchte ich die Grundlage zur Metamerenbildung vermuten, so daß auch diese nicht unvermittelt und ohne Uebergang aufgetreten wäre. Wenn bei Bilaterien, denen ein terminales Wachstum und eine von vorne nach hinten fortschreitende Differenzierung des Rumpfes eigentümlich ist, die kontinuierlich fortschreitende Differenzierung sich in eine absatzweise fortschreitende verwandelt, so ist der Typus der metamerischen Tiere erreicht.“

In seinem Lehrbuch bezeichnet HATSCHKEK z. B. das Wachstum des Tentakelkranzes bei den Tentaculaten (*Prosopygia*) als einen analogen Vorgang.

Ich muß gestehen, daß ich mit dieser Hypothese nichts rechtes anzufangen vermag. Sie will mir fast nur als eine Tautologie erscheinen. Sie scheint mir in der Tat mehr eine Umschreibung des tatsächlichen ontogenetischen Geschehens als eine phylogenetische Erklärung zu sein. Uebrigens scheint mir die Darstellung der betreffenden Vorgänge als absatzweises Wachstum nicht ganz zutreffend, es handelt sich doch eher um ein kontinuierliches Wachstum unter Bildung sich wiederholender Körperteile. Ich kann mir wohl vorstellen, daß durch absatzweises Wachstum sukzessive Einschnürungen und Anschwellungen am Körper, Darm, an den Cölomsäcken, Nephridien u. s. w. entstehen können, nicht aber, daß sich vollständig gesonderte, metamere Organe mit eigenen Oeffnungen, wie z. B. die Cölomsäcke und Nephridien, bilden. — Im übrigen müßte für das Auftreten des absatzweisen Wachstums selbst wieder ein plausibler Grund gesucht werden.

In einem Punkte pflichte ich HATSCHKEK voll und ganz bei, nämlich darin, daß das terminale Wachstum der Anneliden und das der Nemertinen ganz ähnliche Vorgänge sind.

Meine eigene Theorie der Ableitung der Metamerie (speziell der Hirudineen) von der Cyklomerie der Cölenteraten (speziell der Ctenophoren) durch Vermittelung der „Pseudo-metamerie“ der Turbellarien (speziell von gundaähnlichen Trieladen), Korrektur und Ausbau derselben.

Ich habe meine Ansichten über die phylogenetische Entstehung der Metamerie der Articulaten zuerst im Jahre 1881 entwickelt und zwar der Hauptsache nach in meiner Abhandlung über den

„Bau von *Gunda segmentata* und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölenteraten und Hirudineen“ und, was speziell das Nervensystem betrifft, in meinen „Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen“.

Die genaue Untersuchung jener Turbellarienform, die ich *Gunda segmentata* nannte, hatte mich mit der auffallend metameren Anordnung der meisten Organe bei einem Vertreter der Platoden, speziell der von mir als Tricladen bezeichneten Ordnung der Turbellarien bekannt gemacht, also bei Organismen, die sonst als typisch unsegmentierte niedere Würmer galten. Zugleich wurde ich frappiert von der großen Aehnlichkeit in der Anatomie der Tricladen einerseits und der Hirudineen, speziell gewisser Rüsselegel, andererseits. Meine Polycladenuntersuchungen aber hatten mich zu der Ansicht geführt, daß unter allen Bilaterien die Platodenabteilung der „Polycladen“ den Cölenteraten, speziell den Ctenophoren, am nächsten stehe. Diese Ansicht, zu der gleichzeitig mit mir auch SELENKA auf Grund ontogenetischer Untersuchungen gelangt war, der sich auch CHUN nicht abgeneigt zeigte und die viele Anhänger gefunden hat, erhielt auch Nahrung durch die Entdeckung polycladenähnlicher Ctenophoren oder ctenophorenähnlicher Polycladen (das erstere ist wohl richtiger), Formen, die von ihren Entdeckern KOWALEVSKY und KOROTNEFF mit den Namen *Coeloplana* und *Ctenoplana* belegt wurden.

Ich komme im Laufe der folgenden Erörterungen nicht mehr auf die Theorie der Ctenophorenverwandtschaft der Turbellarien zurück. Sie hat ihren Weg gemacht. Wenn sie auch in vielen Einzelheiten korrigiert und ergänzt werden muß, so scheint sie mir doch in den Hauptpunkten durch die seitherigen Untersuchungen an Wahrscheinlichkeit gewonnen zu haben. Den Fehler hatte sie jedenfalls, daß sie zu sehr ins Detail ging. Diesen Fehler hatte in noch viel größerem Maße meine „Gundatheorie“, wie ich meine im Jahre 1881 ausgesprochene Hypothese von der Abstammung der Anneliden und dem Ursprung der Metamerie kurz nennen will. Sie hielt sich zu eng und ängstlich an die Spezialfälle der Turbellarien- und Annelidenorganisation, die im Bau von *Gunda* und der Rüsselegel vorliegen. Diese Behandlungsweise eines phylogenetischen Problems hatte aber doch wenigstens das Gute, daß sie der kritischen Nachprüfung bestimmte, deutliche Anhalts- und Angriffspunkte lieferte, sich ihr

nicht durch nur allgemeine, vage, unbestimmte Andeutungen von Möglichkeiten entzog.

In einem Hauptpunkte war meine Gundatheorie gänzlich verfehlt. Dieser Punkt betrifft die Auffassung der Darmdivertikel der Cölenteraten, Platoden und Hirudineen als Homologa der echten Leibeshöhle der höheren Tiere.

Die Frage nach der morphologischen Bedeutung und der phylogenetischen Entstehung der verschiedenen Formen der Leibeshöhle und des Mesoderms war durch die Theorien der Engländer HUXLEY, BALFOUR und LANKESTER und auf dem Kontinent besonders durch die Cölomtheorie der Gebrüder HERTWIG Ende der siebziger und am ersten Anfang der achtziger Jahre ganz in den Vordergrund des Interesses der Morphologen gerückt worden¹⁾. Die wissenschaftliche „Stimmung“, aus der heraus ich selbst zu der Frage Stellung nahm, wird am besten durch folgende Stelle in meiner Gundaarbeit gekennzeichnet:

„CHUN hat in seiner großen Monographie mit Nachdruck die alte LEUCKARTSche Auffassung verteidigt, der zufolge der cölenterische Apparat der Cölenteraten den Darmkanal + Leibeshöhle der höheren Tiere repräsentiert. Er begründet seine Ansicht ähnlich wie AGASSIZ und MECZNIKOV durch den Hinweis auf die Entstehung der Leibeshöhle bei Sagitta, den Brachiopoden und den Echinodermen. Ich bin einigermaßen verwundert, daß O. und R. HERTWIG auf die CHUNSchen Ansichten nicht Rücksicht genommen haben. Wenn, wie die Verfasser der ‚Cölomtheorie‘ mit so großem Geschicke ausführen, das Cölom in der ganzen großen Abteilung der ‚Enterocölter‘ sich als Ausstülpungen des Urdarms anlegt, so muß doch jeder, der auf dem Boden der Deszendenztheorie steht, annehmen, daß es Tiere gegeben hat und vielleicht noch gibt, bei denen zeitlebens die Cölomdivertikel des Urdarms mit dem letzteren in offener Kommunikation gestanden haben. Es können sich doch nicht plötzlich einmal bei einer Tiergruppe Divertikel des Darmes gebildet haben speziell zu dem Zwecke, durch Abschnürung vom

1) Eine geschichtliche Darstellung der verschiedenen Stadien der Cölomfrage findet sich in HERTWIGS Cölomtheorie (1881) und besonders in einem von RAY LANKESTER verfaßten, „The Enterocoela and Coelomocoela“ überschriebenen Kapitel des von ihm herausgegebenen „Treatise on Zoology“, Part II, 1900. In diesem Artikel hebt LANKESTER den Anteil seiner berühmten Landsleute HUXLEY und BALFOUR, besonders aber seinen eigenen, an den Schicksalen der Cölomtheorie gebührend hervor. Dabei verharret LANKESTER auf dem sonst ziemlich allgemein aufgegebenen Standpunkt, daß die sekundäre Leibeshöhle überall ein Enterocöl sei.

Darme die allseitig geschlossene Leibeshöhle zu bilden. Aehnliche Gründe haben wohl auch HUXLEY bewogen, die Darmäste der Plathelminthen und Cölenteraten für die Homologa des ‚Enterocöls‘ höherer Tiere zu halten. Dieser Ansicht eine Reihe neuer Stützpunkte zu verschaffen, ist eine der Hauptaufgaben, die ich mir in vorliegendem Aufsätze gestellt habe.“

Die Hauptstützpunkte, die ich glaubte gefunden zu haben, waren folgende:

1) Der Ursprung der Geschlechtsprodukte aus dem Epithel der „Cölomdivertikel“ des Darmes. Gewisse Befunde bei Tricladen und Polycladen, wo ich zwischen dem Epithel von Darmästen und dem dicht anliegenden Keimlager von Gonaden keine Grenze zu erkennen vermochte, glaubte ich nicht anders deuten zu können, als durch Annahme des Ursprunges des letzteren aus dem ersteren. Dieser Befund hat sich bei den Tricladen als trügerisch erwiesen (siehe besonders JIJIMA 1884), und infolgedessen schienen und scheinen auch Zweifel an der Richtigkeit der Deutung des Beobachtungsbefundes bei Polycladen am Platze, ob schon auch v. GRAFF 1893 „die Entstehung der Ovarien aus dem Darmepithel, wie sie von LANG für Tricladen und Polycladen beschrieben worden“, an seinen „Präparaten der *Planocera simrothi* bestätigen konnte“. Die Gonaden entstehen wohl überall bei den Platoden aus im Parenchym liegenden Zellen oder Zellgruppen. Was die Ctenophoren anbetrifft, so ist die Frage lange strittig gewesen, ob die Geschlechtsprodukte aus dem Darmepithel oder aus dem Ektoderm entstehen. Der neueste Autor, GARBE, konnte in seinen „Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsorgane bei den Ctenophoren“ (1901) ihre Entstehung aus dem Entoderm der Meridionalgefäße „unzweifelhaft“ bestätigen. Bei den Hirudineen nehmen zweifellos die Gonaden aus dem Zellenmaterial der Mesodermsegmente ihren Ursprung.

2) Ich fand, daß bei *Gunda segmentata* eine große Anzahl der terminalen Wimperzellen des Exkretionssystems am und im Epithel der Darmäste liegen. Ich glaubte mich deshalb berechtigt, im Exkretionssystem dieser Form ein System von Kanälen zu erblicken, welche die Cölomdivertikel des Darmes mit der Außenseite in Verbindung setzen. Da ich damals das wirkliche Wassergefäßsystem der Polycladen noch nicht aufgefunden hatte, glaubte ich die Porenkanäle, welche die Darmdivertikel bei gewissen Polycladen, die Trichterkanäle bei den Ctenophoren, den Ringkanal

bei gewissen Medusen mit der Außenwelt in Kommunikation setzen, für jenen Exkretionskanälen von Gunda und den (vom Cölom nach außen führenden) Nephridien der Anneliden homologe Bildungen halten zu dürfen, ähnlich wie es später auch SEDGWICK getan hat.

Kurz nach Veröffentlichung meiner Gundaarbeit konnte ich aber bei Polycladen die Existenz eines typischen Wassergefäßsystems — in Bestätigung einer kurzen Bemerkung von MAX SCHULTZE vom Jahre 1854 — nachweisen, und dadurch wurde den eben erwähnten Spekulationen der Boden unter den Füßen entzogen.

3) Eine weitere Stütze für die Annahme der Homologie der Darmdivertikel der Platoden und Hirudineen und der Entero-cölblasen der Chätopoden, oder doch wenigstens eine Uebereinstimmung zwischen beiden konnte ich in ihrer streng segmentalen Anordnung erblicken.

4) Ueber das wirkliche Cölom der Hirudineen war man damals noch nicht im klaren. Es werden auch seitdem noch bis zur heutigen Stunde Untersuchungen über die Frage angestellt: Was ist bei den einzelnen Hirudineenabteilungen Cölom und was ist Blutgefäßsystem. Irreleitend war für mich ferner der parenchymatöse Habitus der Hirudineen, ferner das Vorhandensein in das „Parenchym“ eingebetteter, mit den Darmdivertikeln alternierender Gonaden, deren Gonodukte und Ausmündungsweise überdies so manche frappante Analogie zu Platodenverhältnissen darbietet.

Ich mußte aber doch bald zu der Einsicht gelangen, daß die Darmdivertikel der Hirudineen unmöglich den Cölomhöhlen der übrigen Anneliden entsprechen können, daß die Hirudineen vielmehr neben den Darmdivertikeln ein dem der Chätopoden durchaus homologes, wenn auch reduziertes und stark verändertes Cölom besitzen und daß sich bei ihnen die nämlichen Mesodermursegmente anlegen wie bei den Oligo- und Polychäten.

Ich habe denn auch bei der nächsten Gelegenheit, die sich mir darbot, in einem ausführlichen Referate über die GRAFFSche Rhabdocöliquidenmonographie im Biol. Centralblatt, Mai 1883, und in meiner Polycladenmonographie im Jahre 1884, meinen Irrtum bezüglich der Auffassung der Darmdivertikel der Platoden und Hirudineen als Homologa der Cölomhöhlen der Chätopoden offen und rückhaltlos zugegeben und den Satz ausgesprochen, daß die Platoden und Hirudineen ebensowohl und ebensowenig Entero-cölier sind wie die (chätopoden) Anneliden.

Daß übrigens die Cölomdivertikeltheorie gewissermaßen in der Luft lag und ernstlich in Erwägung gezogen zu werden verdiente, beweist der Umstand, daß eine Reihe bedeutender Forscher sich zu ihr bekannten oder ihr eine große Wahrscheinlichkeit zuschrieben, zum Teil auch noch zu einer Zeit, wo ich sie selbst schon aufgegeben hatte. So schrieb HUBRECHT, der freilich selbst bald nachher zu einer anderen Ansicht kam, im Jahre 1883:

„It must here be noticed that LANG has only very lately emitted serious doubts concerning his own propositions. It remains to be seen whether future investigations will not tend to confirm his original suggestive hypothesis rather than these doubts.“

SEDGWICK näherte sich bekanntlich in diesem Punkte meiner Ansicht, indem er 1884 die Cölomkammern der höheren Bilaterien auf die Gastraltaschen korallenähnlicher Cölenteraten zurückführte. CARLO EMERY pflichtete 1883 meiner Gundatheorie in einer gegen CATTANEO'S Kormmentheorie gerichteten Schrift, besonders auch was die Auffassung der Darmdivertikel der Platoden und Hirudineen anbetrifft, vollständig bei und sagte unter anderen:

„Ma non è egli più verosimile supporre, col LANG, che la Branchiobdella rappresenti una Sanguisuga, in cui le insaccature intestinali si sono separate dall'intestino propriamente detto, costituendo i segmenti del celoma? L'ontogenia della Branchiobdella è finora ignota; dallo studio di essa dobbiamo aspettarci di vedere rischiarato l'ultimo punto ancora oscuro della bellissima teoria di LANG.“

Als EMERY das schrieb, hatte SALENSKY schon seine Mitteilungen über die Entwicklung von Branchiobdella im zweiten Bande des Biol. Centralblattes veröffentlicht, die auch wesentlich dazu beitragen, daß ich mich von der Unrichtigkeit meiner Darmdivertikeltheorie überzeugte.

Auch HATSCHKE hat sich noch in seinem Lehrbuch der Zoologie (1888—1891) dem Grundgedanken der von LEUCKART, HUXLEY und den Gebrüdern HERTWIG begründeten und von mir speziell mit Bezug auf die Ctenophoren, Platoden und Hirudineen weiter ausgeführten Enterocöltheorie in einem gewissen Sinne angeschlossen. Auch er hält es für wahrscheinlich, daß die Ctenophoren der Stammform der Bilaterien nahestehen. Er leitet die Cölomsäcke und Nephridialkanäle der Bilaterien, die er den Sackgonaden der Platoden und Rotatorien für gleichwertig hält, von den Gastrokanälen der Ctenophoren ab. Er möchte daher den Mitteldarm aller Bilaterien morphologisch nur mit dem Centralmagen der Cölenteraten im allgemeinen oder speziell der

Ctenophoren vergleichen, nicht aber — so fährt er fort — mit dem gesamten Urdarmsystem oder cölenterischen Apparat, „wie LANG dies tut“. HATSCHEK tut mir hier entschieden Unrecht, er schreibt mir hier eine Ansicht zu, die ich nie gehabt habe. Ich habe doch stets den cölenterischen Apparat (Centraldarm mit Divertikeln) der Cölenteraten, Turbellarien und Hirudineen mit dem Darm + Cölomsäcke der Cölomaten verglichen, speziell die Darmdivertikel mit den Cölomsäcken. Selbstverständlich blieb dann für den Vergleich mit dem Mitteldarm der Cölomaten auch nach meiner Ansicht nur der Centralmagen der Cölenteraten übrig.

Für den Augenblick erscheint es mir nun aber wirklich aussichtslos, die Cölomsäcke auf Urdarmdivertikel niederer Metazoen zurückzuführen. (Ganz selbstverständlich fallen die Darmäste der Hirudineen gänzlich außer Betracht.) Aber im Geheimen nähre auch ich noch die Hoffnung, daß sich einst eine solche Aussicht eröffnen wird.

Nachdem ich die Cölomdivertikeltheorie aufgegeben, blieb ich einige Zeit im ungewissen und unklaren, ob und wie dieselbe durch eine den bekannten embryologischen und vergleichend-anatomischen Tatsachen besser entsprechende ersetzt werden könne. Immerhin suchte ich in meiner Polycladenmonographie Beziehungen zwischen den 2 Polzellen des Mesoderms der Anneliden und Mollusken und den 4 radiär angeordneten Urmesodermzellen der Polycladen zu ermitteln. Bald aber begannen meine Gedanken sich immer mehr mit der jetzt unter dem Namen Gonocöltheorie zu so vielseitiger Anerkennung gelangten Auffassung zu beschäftigen, welche in den Cölomsäcken erweiterte Gonadensäcke der Acölomier erblickt. Diese Auffassung war mir in den Grundzügen schon aus häufigen Gesprächen mit E. MEYER Anfang der 80er Jahre bekannt geworden, noch ehe BERGH 1885 den alten HATSCHEKschen Gedanken schärfer ausgeführt hatte. Schon im Jahre 1888 betonte ich in meinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie ausdrücklich, daß man berechtigt sei, die Frage aufzustellen, „ob nicht diejenigen Organe niederer acölomer Würmer, aus deren Keimepithel sich die Geschlechtsprodukte bilden, d. h. die Ovarien und Hoden, den Kammern der Leibeshöhle (Cölom) höherer Würmer entsprechen, aus deren Endothelüberzug an lokalisierten Stellen die Geschlechtsprodukte hervorgehen. Seit 1890, in welchem Jahre E. MEYERS kleine Abhandlung über die

Abstammung der Anneliden erschien, habe ich die Grundzüge der Gonocöltheorie jährlich im wesentlichen in der vorliegenden Form vorgetragen, und im Jahre 1892 habe ich sie für die vergleichende Anatomie der Mollusken eingehend verwertet.

Ich setze also die Gonocöltheorie, die in den letzten Jahren immer mehr an Boden gewonnen hat, an die Stelle der Darmdivertikeltheorie. Das ist die Hauptänderung, und, wie ich glaube, eine sehr wesentliche Verbesserung an meiner Gundatheorie.

Eine zweite Aenderung gegenüber meinem damaligen Standpunkt ist dadurch gegeben, daß ich nicht mehr so ganz einseitig die spezielle Form *Gunda segmentata* und die Hirudineen hervorhebe, sondern überhaupt die Turbellarien und Nemertinen auf der einen Seite und die Anneliden auf der anderen. Die Nemertinen sind in der Tat durch die neueren Untersuchungen (besonders von BÜRGER) speziell über das Exkretionssystem den Turbellarien wieder näher gerückt worden. Doch möchte ich sie auch heute noch nicht direkt den Platoden einverleiben, denn sie würden die natürliche Umgrenzung dieser einheitlichen Abteilung stören. Nach wie vor bleibt aber *Gunda segmentata* das schönste Beispiel für das Auftreten eines metameren Zustandes innerhalb der Platoden, und nach wie vor leite ich die Metamerie der Anneliden von einer Metamerie ab, ähnlich derjenigen, die sich bei Turbellarien als ein besonderer Fall der Anordnung zahlreicher gleichartiger Organe, vielleicht aus der strahlenförmigen Anordnung derselben heraus, entwickelt hat.

Neben dieser Grundidee glaube ich auch diejenigen Hauptteile meiner Gundatheorie ohne wesentliche Aenderungen beibehalten zu können, die das Nephridialsystem und das Nervensystem betreffen, nämlich die so hart und leidenschaftlich angefochtene Ableitung der segmentalen Nephridien der Anneliden von einem Platodenwassergefäßsystem mit metameren Ausmündungen und die Ableitung des typischen Articulatennervensystems von dem Strickleiternnervensystem der Platoden und Nemertinen. Diese Ableitung war auch im Jahre 1881 nicht ganz neu. Ich darf aber wohl sagen, daß vornehmlich meine Untersuchungen über das Nervensystem der Platoden und über das Nephridialsystem speziell der Tricladen zum erstenmal eine eingehendere Begründung derselben ermöglichten.

Ich darf nicht sagen, daß meine Gundatheorie gerade viel Anklang gefunden habe. Einen eifrigen Anhänger fand sie in-

dessen, wie schon angedeutet, in EMERY, der sie 1883 gegenüber der von CATTANEO vorgebrachten Argumentation zu gunsten der Kormentheorie lebhaft und geschickt verteidigte. In der neuesten Zeit jedoch scheint sich eine Wendung zu ihren Gunsten zu vollziehen, abgesehen natürlich von der durch die Gonocöllehre zu ersetzenden Cölomdivertikelhypothese. Ich finde z. B. bei GOODRICH vielfach Anklänge an die von mir vertretenen Ideen. Er hält die Planarien für „undoubtedly primitive in some respects“ und sagt, indem er von den Gonaden von *Gunda segmentata* spricht: „If these follicles were larger, *Gunda segmentata* could be called a truly segmented animal.“ Gegenüber der Ansicht E. MEYERS, daß die Stammform der Anneliden ein einziges Paar langgestreckter Gonadenfollikel besaß, das durch Zerfall in aufeinander folgende Stücke in den metameren Zustand übergang, wobei jedes Stück wieder einen neuen Leitungsweg nach außen erhalten mußte, vertritt er (1895) folgende an meine eigene anklingende Ansicht:

„It seems to me more probable that the metameric arrangement of the genital follicles is more directly due to that tendency to repetition by a sort of budding, which is seen in the case of the gonads, the penis and even the pharynx amongst the Planarians“

In seiner neuesten Arbeit (1901) entwirft GOODRICH folgende Skizze von der mutmaßlichen Stammform der Anneliden, die wohl als das Ergebnis seiner mehrjährigen, hochwichtigen Annelidenuntersuchungen zu betrachten ist.

„This primitive Annelid must have been itself derived from a form which, we may presume, to some extent approximated to the plan of structure now elaborated along the Nemertine and Platyhelminth lines of descent. In other words, it was probably derived from worms in which the muscles and parenchyma were well developed, but in which the coelom and internal segmentation were not so well differentiated, and which were provided with nephridia ending in flame-cells.“

Nachdem ich meinerseits die Gundatheorie durch die Gonocöltheorie korrigiert und ergänzt habe, und nachdem E. MEYER in seiner neuesten großen Arbeit (1901) seine frühere Ansicht über die ursprüngliche Zweizahl der Gonaden- (= Cölom-)Säcke zu Gunsten der Annahme aufgegeben hat, daß die Vielzahl das Primäre sei und daß die Metamerie durch regelmäßige, bilateralsymmetrische Verteilung vieler kleinerer Gonaden entstand, scheint mir eine Uebereinstimmung zwischen ihm und mir in den wich-

tigsten Punkten, wenn nicht schon erreicht, doch in nahe Aussicht gestellt zu sein.

Ich verzichte darauf, die Ableitung der metameren Annelidenorganisation von derjenigen der Turbellarien neuerdings in extenso zu begründen, und beschränke mich auf die Diskussion einer Anzahl von Punkten, die das Darm-, Nephridial- und Nervensystem betreffen. Die Beziehungen des Gonadensystems zum Cölom werden in einem besonderen Hauptabschnitt besprochen.

1. Das Darmsystem der Platoden.

Dadurch, daß wir die Idee verlassen haben, daß die Darmdivertikel der Turbellarien morphologisch Cölomdivertikel des Urdarmes seien, haben wir ihnen doch nicht alle größere vergleichend-anatomische Bedeutung weggenommen. Es kommt dem ganzen Darmsystem der Platoden immer noch die gleiche Bedeutung zu, wie dem entsprechenden System der Cölenteraten, die Bedeutung eines Apparates, welcher nicht nur die Funktionen der Verdauung und wohl auch bis zu einem gewissen Grade die der Atmung, sondern auch die der Cirkulation besorgt. Das Darmsystem der mit einem verästelten Verdauungskanal ausgerüsteten Platoden (und es gibt bekanntlich solcher Formen recht viele, sogar unter den Rhabdocölen) verdient den Namen eines Gastrovaskularsystems so gut wie das der Cölenteraten, auch dann, wenn man, wie HAECKEL, v. GRAFF u. a., die niederen Rhabdocölen für die Ausgangsformen des ganzen Stammes betrachtet, eine Ansicht, die ja der meinigen direkt entgegengesetzt ist. Die Darmäste der großen blattförmigen Platoden, die das Parenchym kanalisieren und welche die in ihm bis zum Körpertrand zerstreuten Organe, besonders auch die Gonaden, mit Nahrung versorgen, ähnlich wie die Gastrokanäle der Medusen und Ctenophoren, die die Gallerte durchsetzen und deren Verlauf zu der Anordnung der zu ernährenden Organe (Gonaden, Velum, Sinnesorgane, Ruderplättchen etc.) sichtlich in Beziehung steht, sie spielen in beiden niederen Abteilungen der Metazoen die Rolle des noch fehlenden Blutgefäßsystems¹⁾ und der Leibeshöhle.

1) Interessant sind in dieser Beziehung die von mir beschriebenen Pulsationen der Gastrokanäle der Polycladen, in deren Dienst eine besondere, eigentümlich ausgebildete Ringmuskulatur steht.

Sie stellen das erste und einzige ernährende Hohlraumssystem der niederen Metazoen dar, das ich, um nicht den Namen Enterocöl¹⁾ zu gebrauchen, der durch die Cöломtheorien einen bestimmten Beigeschmack erhalten hat, **Gastrocöl** nennen will. Man kann sagen, daß unter der Herrschaft dieses primitiven Systems der Nahrungszufuhr zu den nahrungsbedürftigen Organen die tierische Organisation bei den **Platoden** den höchsten Grad der Komplikation erreicht hat.

Für die Entstehung der Metamerie war das Gastrokanalsystem insofern von Bedeutung, als an dem Uebergang des radialen zu dem bilateralsymmetrischen Bau und der schließlichen Anordnung der in der Vielzahl vorhandenen Organe (speziell der Gonaden) zu zwei seitlichen Längsreihen — Uebergang der Cyklomerie zur Metamerie — auch die Gastrokanäle beteiligt waren, indem sich zwischen je zwei aufeinander folgenden Gonaden ein ernährendes Darmdivertikel erhielt.

Nach der in der vorliegenden Schrift vertretenen Ansicht über das erste Auftreten des Blutgefäßsystems (des Hämocöls) im Tierreich, blieb, bei allmählicher Verkürzung und schließlichem vollständigen Schwunde der primären Cirkulationsorgane (der Divertikel des Gastrocöls) und gleichzeitiger Erweiterung der metameren Gonadenblasen zu Gonocölsäcken, an Stelle der verschwundenen primären Cirkulationsorgane zwischen dem auf den röhrenförmigen Mitteldarm reduzierten Gastrovaskularsystem und den Gonocölsäcken sowohl, als auch zwischen den aufeinander folgenden Gonocölsäcken ein mit aus dem Darm diffundierter ernährender Flüssigkeit erfülltes Lückensystem übrig, das Blutgefäßsystem in seiner einfachsten Form.

1) LANKESTER nennt neuerdings (1900) die Coelenterata (exclus. Porifera) „Enterocoela“. Die Gebrüder HERTWIG aber faßten in ihrer „Cöломtheorie“ 1881 — unter Anwendung der von HUXLEY eingeführten Bezeichnung Enterocöl — unter dem Namen „Enterocölier“ alle diejenigen Metazoen zusammen, die durch den Besitz einer nach ihrer Ansicht auf Ausstülpungen des Urdarmes zurückführbaren Leibeshöhle ausgezeichnet sind: die Cöhlhelminthen, Echinodermen, Arthropoden und Vertebraten.

2. Die Ableitung des Articulatennervensystems.

Ich habe im Jahre 1881 mit Nachdruck die von verschiedenen Seiten geäußerte Ansicht verteidigt, daß das Nervensystem der Articulaten von dem Strickleiternervensystem der Platoden abgeleitet werden könne. Meine eigenen Untersuchungen über das Nervensystem der Platoden, speziell die Tricladenuntersuchungen, hatten viel Tatsachenmaterial zur Unterstützung dieser Ansicht gebracht. Es war nun der Nachweis definitiv erbracht, daß die ventralen „Längsnerven“ der Platoden nicht bloße periphere Nerven sind, sondern nervöse Zentralorgane, da sie in ihrem ganzen Verlaufe mit Ganglienzellen ausgerüstet sind. Man wird sie deshalb am besten als Markstränge bezeichnen, eine Bezeichnung, die ich für die ähnlichen strangförmigen Nervenzentren der niederen Mollusken angewendet habe. Ferner mußte das spezielle Verhalten des Strickleiternervensystems bei Gunda, wo sich die Querkommissuren so überaus regelmäßig und in der gleichen Zahl, wie die übrigen Metameren, wiederholen, notwendigerweise starken Eindruck auf mich machen. Ich habe seit jener Zeit der erwähnten Ansicht stets das Wort geredet und halte auch heute noch in vollem Umfange an ihr fest.

Die Ableitung des Articulatennervensystems vom Strickleiternervensystem der Turbellarien setzt zwei Annahmen voraus, erstens die Ansammlung der Ganglienzellen an den Kreuzungspunkten (Knotenpunkten) zur Bildung distinkter Ganglien und zweitens das Auftreten des Schlundes vorn am Körper unmittelbar hinter dem Gehirn. Keine dieser Annahmen bietet irgendwelche Schwierigkeiten. Zur ersten Annahme einige wenige Bemerkungen. Schon bei Tricladen kommt es vor, daß an den Kreuzungsstellen mehr Ganglienzellen sich finden als in den dazwischen liegenden Strecken. JIJIMA, der sonst in seinen Äußerungen sehr vorsichtig ist, nennt diese Stellen (1884) geradezu Ganglien: „Ich glaube mit vollem Recht die Punkte, an denen die Seitennerven und Kommissuren austreten, als Ganglien bezeichnen zu dürfen.“ Es scheint mir auch sehr angebracht und lehrreich, sich der Verhältnisse bei den Mollusken zu erinnern, wo die charakteristischen Ganglien des Körpers sich an ganz bestimmten Hauptkreuzungspunkten der Fasermassen des „Strickleiternervensystems“ der niederen Formen etablieren. (Man vergleiche besonders LANG, Lehrbuch, 1892, p. 710; 2. Auflage von HESCHELER, 1900, p. 204; PLATE, 1901, p. 553 und ff.) Und

dann muß doch darauf hingewiesen werden, daß es typische Articulaten mit Strickleiter-Bauchmark gibt. Man denke nur an Peripatus und die „Archianneliden“, bei denen das Bauchmark ungliedert ist und „die Form paariger Seitenstränge hat, deren Ganglienbelag in der ganzen Länge gleichmäßig verteilt ist“.

Was den zweiten Punkt anbetrifft, die Lage des Mundes und Schlundes, so muß ich neuerdings betonen, daß die Annahme, der Schlund befinde sich, im Gegensatz zu den Tricladen, bei den unmittelbaren Stammformen der Anneliden schon am Vorderende des Körpers, unmittelbar unter und hinter dem Gehirn, keinerlei Schwierigkeit bietet. In der Klasse der Turbellarien, die sich durch eine geradezu staunenswerte Plastizität der Organisation auszeichnet, gibt es keine Körperstelle vom Vorderende bis nahe am Hinterende in der Medianlinie, wo sich nicht bei dieser oder jener Formengruppe der Schlund angesiedelt hätte. Er liegt auch bei einer ganzen Anzahl von Cotyleen unter den Polycladen ganz vorn an der Bauchseite, unmittelbar hinter oder sogar unter dem Gehirn (letztere Lage gilt für den Mund und vorderen Teil der Pharynxscheide von *Oligocladus*), so daß das Gehirn genau die gleichen Lagebeziehungen zu dem Schlunde bekommt, wie das obere Schlundganglion bei den Articulaten. Es liegt hier und bei den Trematoden keine die longitudinalen Markstränge verbindende Querkommissur vor dem Schlunde, es sei denn eine dem Gehirn assimilierte. Ich glaube auch, daß es gar nicht nötig ist, anzunehmen, wie ich das 1881 tat, daß sich bei den Stammformen der Anneliden der Schlund zwischen jenem vorderen und oberen und hinteren und unteren Teile des „Gehirn“ genannten Kommissurensystems motorischer und sensibler Nerven etablierte, die ich bei *Gunda* als sensorielle und motorische Gehirnkommisur bezeichnete. Ohne den Versuch machen zu wollen, spezielle Homologien aufzustellen, darf ich doch daran erinnern, daß zweifellos auch motorische Fasern führende Nervenkommissuren dem Prostomium aller Annelidenlarven zukommen. Andererseits enthalten wohl sicher auch die longitudinalen Markstränge der Platoden und die motorische Hirnkommisur von *Gunda* sensible Nervenfasern.

Die vergleichenden Anatomen scheinen, soweit sie sich hierüber überhaupt geäußert haben, fast durchgängig der Ableitung des Articulatennervensystems von dem Strickleiternervensystem der Platoden zuzustimmen. Dagegen sind die meisten Embryologen — mit Ausnahme von HATSCHKE und EDUARD MEYER —

anderer Ansicht. HATSCHEK hält den ganzen Schlundring für einen von jeher zusammenhängenden Nervenapparat, und vergleicht die Schlundkommissuren, aber nur diese, mit den Seitenerven der Rotatorien und Turbellarien. Er nimmt an, daß das Trochozoon zwei seitliche Längsnerven besaß, die vom Scheitganglion bis nahe zur Analregion reichten und die eben der Annelidenschlundkommissur entsprechen. Das Bauchmark rechnet er zu den sekundären Organen. Es entsteht dadurch, daß sich bei der Knospung des Metamerencormus die Schlundkommissuren nach hinten zu verlängern, hinter dem Schlunde zusammenrücken und miteinander durch Querkommissuren in Verbindung treten. Den Strickleiterkommissuren zwischen den „Seitenerven“ der Turbellarien schenkt er in der Theorie keine Aufmerksamkeit.

EDUARD MEYER äußerte seine Meinung 1890 dahin, daß das definitive Nervensystem der Anneliden „unbedingt von dem bei Turbellarien bestehenden Verhalten ziemlich direkt abzuleiten“ sei, wobei man annehmen müsse, „daß sich die Zusammensetzung der Hauptzentren aus kleineren, um gewisse Sinnesorgane entstandenen Ganglien, wie es die Ontogenie der Ringelwürmer zeigt, wesentlich schon bei den parenchymatösen Vorfahren vollzogen hatte“. Das ganze larvale System aber, mit Einschluß der Wimpernringnerven und seiner Ganglien, hält er „für eine besondere Modifizierung eines noch älteren diffusen, subkutanen Nervenzellengeflechtes“. In seinen neuesten Studien (1901) spricht sich E. MEYER über die Phylogenie des Articulatennervensystems nicht wieder aus. Vielleicht aber darf ich erwähnen, daß er in einer kürzlich an mich gerichteten brieflichen Mitteilung auf die Ähnlichkeit aufmerksam machte, die in der paarigen Anordnung mehrerer Längsnervenstämme und ihren wiederholten Querverbindungen zwischen der Trochophora und den Plattwürmern besteht.

Allein, wie gesagt, die meisten Embryologen sind der Annahme ungünstig gesinnt, daß das Nervensystem der Anneliden: Gehirn, Schlundkommissuren und Bauchganglienreihe, aus dem Gehirn und den beiden durch Strickleiterkommissuren (bei Gunda metamer) verbundenen ventralen Marksträngen der Turbellarien hervorgegangen sei. SALENSKY, GOETTE, KLEINENBERG und andere, besonders aber neuerdings wieder EISIG betonen den Umstand, daß das Gehirnganglion und das untere Schlundganglion (das vorderste Ganglion des Bauchmarks) sich vollständig getrennt voneinander anlegen und erst durch Einanderentgegenwachsen von Nervenfasern, wodurch die Schlundkommissur hergestellt wird,

sekundär miteinander in Verbindung setzen, während bei den Platonen die Längsnervenstämme aus dem Gehirnganglion auswachsen. Die getrennte Anlage beider Systeme wird neuerdings auch von E. MEYER bestätigt. Die embryologischen Akten sind jedoch in dieser Frage noch lange nicht geschlossen, und es sind hauptsächlich neue Untersuchungen über die Ontogenie des Nervensystems der Turbellarien ein dringendes Bedürfnis. Allein es läßt sich jetzt schon sehr vieles, besonders auch viel Prinzipielles, gegen die Auffassung der genannten Embryologen einwenden. Schon HATSCHKE hat mit Recht auf das überaus Bedenkliche der Annahme des phylogenetischen Ursprungs getrennter Nervenzentra, die miteinander durch keinerlei Nervenleitungen in Verbindung sind, hingewiesen und die KLEINENBERGSche Erklärung dieser Schwierigkeit¹⁾, wiederum meiner Meinung nach mit vollem Recht, als eine gezwungene bezeichnet.

Nach meiner Ansicht entstand ursprünglich das ganze

1) KLEINENBERG (1886) wendet für die phylogenetische Erklärung der von ihm beschriebenen Entwicklungsweise des Nervensystems der Anneliden seine Lehre von der Substitution der Organe an. „Die Anfangsform geben medusenartige Cölenteraten mit einem ganglienhaltigen Ringnerven als Centralorgan her.“ Dann haben sich bei den direkteren Vorfahren der Anneliden „ein hervorragendes Sinnesorgan auf dem Scheitel der Umbrella und später ein oder mehrere Sinnesorgane, wahrscheinlich um den ursprünglichen Mund herum auf der Subumbrella gebildet“. Alle Sinnesorgane „standen aber in unmittelbarer Abhängigkeit vom zentralen Ringsystem“. Sodann gewannen die nervösen Bildungen der Umbrella und der Subumbrella immer mehr das Uebergewicht. Es entstanden schließlich „zwei bedeutende nervöse Organkomplexe, bereits mit starker zentraler Tätigkeit, die jedoch untereinander nur durch Vermittelung des alten Zentralorganes (d. h. der Ringnerven) kommunizieren konnten“. „Dann fehlte den Ganglienzellen des letzteren der Arbeitsstoff gänzlich, sie gingen zu Grunde und mit ihnen alle alten Leitungen, ausgenommen diejenigen, welche vom umbrellaren zum subumbrellaren Abschnitt des nun zu einem einheitlichen System verknüpften neuen Zentralorgans hinüberführten.“ „Da dieser phylogenetische Vorgang zum größten Teil in der Ontogenie der Anneliden erhalten ist, besitzen dieselben während ihres individuellen Lebens zwei durchaus verschiedenartige Nervensysteme, eins für die Larve, ein anderes für das Annelid. Das Zentralorgan der Larve ist dem der Medusen homolog, für das Zentralorgan des Annelids gibt es in der Cölenteratenorganisation keinen gleichartigen Bestandteil.“

Nach KLEINENBERG stehen die beiden Nervensysteme ontogenetisch zunächst gar nicht in Zusammenhang, dann etabliert sich

Ganglienzellenmaterial, sowohl das des Strickleiternnervensystems der Annelidenvorfahren als das des Gehirns und Bauchmarks der primitiven Anneliden in situ aus dem Ektoderm, wie die Elemente des Cölenteratennervensystems. Diese Entstehungsweise erscheint bei den Platoden sehr stark modifiziert durch eine teloblastische Entwicklungsweise und durch die manifeste „traditionelle Tendenz“, wenn ich mich so ausdrücken darf, des Platodenkörpers, ektodermale Organe sehr frühzeitig in die Tiefe, in das Parenchym zu verlagern, eine Neigung, welche überhaupt für die Platoden, den Zoophyten gegenüber, außerordentlich charakteristisch ist und ja sogar bei den Trematoden und Cestoden so weit führt, daß das ganze Körperepithel selbst, d. h. alle seine einzelnen Elemente, in die Tiefe des Parenchyms verlagert sind und an der Oberfläche nur noch die Cuticula zurückbleibt (F. BLOCHMANN 1896).

Am lehrreichsten scheint mir, verglichen mit der Lokalisierung der Anlage für das gesamte Nervensystem und das frühzeitige Sinken derselben in die Tiefe, die Entwicklungsgeschichte der Augen von Polycladen zu sein, die bekanntlich bei allen Vertretern dieser Abteilung in größerer Zahl vorkommen und wie bei allen Platoden ausnahmslos im Parenchym liegen. Ich faßte (1884) meine diesbezüglichen Untersuchungen folgendermaßen zusammen: „Die ersten 2—3 Augen entstehen im Ektoderm und wandern nachher in das Mesoderm. Alle übrigen Augen entstehen im Mesoderm, und zwar durch Teilung der zuerst auftretenden 2—3 Augen.“ Ich vermute, daß die Augen ursprünglich in situ aus dem Ektoderm entstanden¹⁾.

sehr frühzeitig folgende Verbindung. „Die Erregung, die in irgend einer Ganglienzelle der Umbrella entspringt, verläuft längs der Verbindungsfaser dieser Zelle zum Ringnerven des Prototrochs, tritt in diesen auf der ventralen Seite ein, durchzieht fast die Hälfte des Ringes bis zur dorsalen Mittellinie, springt auf die Verbindungsfaser einer der hier gelegenen Ganglienzellen über, durchsetzt den Körper dieser Zelle, verläßt ihn außerhalb des Ausläufers, der sich dem Rückennerven anschließt, zieht nach unten bis in eine der primären Ganglienzellen, durch deren Hauptfortsatz sie in die Neuralplatte (Anlage des Bauchmarks) hineingeleitet wird; hier angekommen, erlischt sie.“ Endlich bildet sich zwischen Hirn- und Bauchmark das neue Verbindungssystem der Schlundkommissuren aus, und das alte erlischt. Man sieht, es hängt die Verbindung zwischen Vergangenheit und Gegenwart ontogenetisch buchstäblich an einem Faden.

1) In einer soeben erschienenen Abhandlung macht sich SCHULZ (1902) einigermaßen über die Keimblättertheoretiker lustig, indem

Was die Entwicklung des Nervensystems anbetrifft, so muß ich doch etwas näher auf meine Untersuchungsergebnisse vom Jahre 1884 eingehen und bei der Gelegenheit gleich bemerken, daß niemand sehnlicher als ich eine erneute Untersuchung und Nachprüfung wünschen kann. Ich gelangte zu folgenden Resultaten:

„Der sensorielle und der motorische Teil des Gehirns haben wahrscheinlich getrennte ektodermale Anlagen. Der letztere entsteht in der Nähe des aboralen Poles unterhalb oder zu beiden Seiten des zukünftigen vorderen medianen Darmastes aus zwei seitlichen, in der Mittellinie unter dem Darmast verwachsenden Ektodermverdickungen. Der sensorielle Teil liegt ursprünglich isoliert am aboralen Pol über dem vorderen medianen Darmast und tritt erst sekundär zu beiden Seiten dieses letzteren mit dem ventralen motorischen Teil in Verbindung. Die Hauptnervenstämmen bilden sich vom Gehirn aus.“

Die letztere Aussage ist genauer dahin zu präzisieren, daß die ventralen Hauptstämmen sich vom „motorischen“ Abschnitt des Gehirnes aus bilden. Wir hätten also doch zwei gesonderte Anlagen für das Nervensystem, einmal eine Anlage für den sensorielle Hirnabschnitt und dann eine Anlage für den motorischen Hirnabschnitt und die großen Nervenstämmen.

Ich muß nun ausdrücklich eine irrtümliche Ausdrucksweise bei der Darstellung der Entstehung des Platenervensystems, die sich auch bei mir findet, korrigieren. Es ist nicht richtig,

er sagt, es würde ihnen zur Beruhigung gereichen, wenn bewiesen werden könnte, daß die im Parenchym gelagerten Elemente, aus denen das Nervensystem sich regeneriert, ursprünglich vom Ektoderm stammen. Aber ganz gewiß! Ebenso sehr wie es den Verteidiger der Spezifität der Gewebe beruhigen wird, zu vernehmen, daß bei den Deciduen nach der Geburt das neue Uterusepithel nicht aus der nach der Loslösung der Decidua zurückbleibenden Muskulatur oder dem Bindegewebe, sondern aus zurückgebliebenen Epithelresten der Uterusdrüsen regeneriert wird.

Wenn sich bei den Polycladen im Gegensatz zu den Süßwassertricliden das Nervensystem aus dem Epithel regeneriert, so muß darauf hingewiesen werden, daß bei den letzteren die Tendenz zur Verlagerung ursprünglich epithelialer Elemente in die Tiefe ausgesprochen ist als bei den ersteren; bei den Polycladen sind mit einer vereinzelt Ausnahme alle Stäbchenzellen ausschließlich epithelial, während sie bei den Süßwassertricliden massenhaft auch im Parenchym liegen. Und sodann! Wenn sich bei den Trematoden und Cestoden das Nervensystem überhaupt aus Epithelzellen regeneriert, so kann es sich nur aus im Parenchym liegenden regenerieren, da gar keine anderen vorhanden sind.

zu sagen, daß die Hauptnervenstämme sich vom Gehirn aus bilden, sondern wir müssen uns korrekterweise folgendermaßen ausdrücken: Das Nervensystem der Platoden geht aus einer lokalisierten ektodermalen Anlage oder (Polycladen) aus zwei sich frühzeitig miteinander vereinigenden ektodermalen Anlagen hervor. Diese Anlagen differenzieren sich einerseits zum Gehirn, andererseits zu den Marksträngen. Zur Zeit, wo sich diese letzteren auszubilden beginnen, ist eben die Anlage des zentralen Nervensystems noch nicht Gehirn. Meiner Meinung nach müssen das Herauswachsen der Markstränge der Platoden aus der Anlage und die sukzessive Differenzierung des Zentralnervensystems (Gehirn und Bauchmark) der Anneliden auf dieselbe ontogenetische Grunderscheinung zurückgeführt werden, wobei die Entwicklungsweise der Anneliden insofern eine ursprünglichere ist, als die zentralen Elemente noch an Ort und Stelle aus dem Ektoderm ihren Ursprung nehmen¹⁾.

Für unsere Frage sind von lebhaftem Interesse die Angaben, die BÜRGER 1895 über die Entwicklung des Nervensystems der Nemertinen gemacht hat. Nach BÜRGER ist bei dieser Abteilung das Zentralnervensystem doppelten Ursprungs, indem, wovon er sich bei der Pilidiumlarve überzeigte, das Gehirn in den Kopf-, die Seitenstämme in den Rumpfscheiben sich anlegen. BÜRGER betont ausdrücklich die Uebereinstimmung mit den Anneliden die sich hierin kundgibt:

„Man wird demgemäß ganz allgemein von einer Homologie der dorsalen Ganglien mit dem Oberschlundganglion, der ventralen Ganglien nebst Seitenstämmen mit dem Unterschlundganglion nebst Bauchmark der Nemertinen und Anneliden reden dürfen. Dazu kommt,

1) In seiner Abhandlung über die Regeneration bei Turbellarien weist SCHULZ (1902) nach, daß bei den Polycladen bei der Regeneration der hinteren Körperhälfte die Markstränge sich vom Epithel her und nicht von den alten Marksträngen des vorderen Teilstückes aus regenerieren. Andererseits behauptet MORGAN in einer Abhandlung in dem eben herausgegebenen neuen Heft des Archives für Entwicklungsmechanik (1902), daß in einem bestimmten Falle bei der Regeneration eines neuen Kopfes des Regenwurms (*Allolobophora*) das neue vom alten ausgebildete Bauchmark in dem neuen Kopfe, falls sich in demselben auch ein neuer Verdauungskanal regeneriert hat, neue Schlundkommissuren und ein neues Gehirn bildet!

daß die Seitenstämme, von denen man jeden einer Bauchmarkhälfte gleichsetzen müßte, bei gewissen Metanemertinen (*Drepanophorus*) ja ganz ersichtlich drauf und daran sind, sich miteinander in der Medianebene des Tierkörpers zu vereinigen¹⁾“.

Mit BÜRGER'S ontogenetischen Beobachtungen scheinen diejenigen im Einklang zu stehen, die CHAS. B. WILSON (1900) über das Auftreten der Markstränge in der Regenerationspapille am Hinterende von *Cerebratulus lacteus* VERRILL angestellt hat:

„The new nerve, therefore, is in no respect an outgrowth from the old one, but results from a new growth of cells which are entirely independent of the old nervous system,“

indem an bestimmten Stellen des ventralen Körperepithels Ektodermzellen sich in Neuroblasten umwandeln, welche die Markstränge liefern. Die beigegebenen Abbildungen kommen mir allerdings wenig beweisend vor.

Eine Argumentation gegen die Ansicht von der Homologie des Bauchmarkes der Anneliden und der Strickleiter-Markstränge der Platoden geht dahin, daß bei Platoden neben den ventralen Marksträngen ein dem unteren Schlundganglion der Anneliden zweifellos homologes Subösophagealganglion existiere, das mit dem Gehirn durch zwei Schlundkommisuren verbunden sei. Somit können die ventralen Längsstämme doch nicht den Schlundkommisuren und dem Bauchmark der Anneliden entsprechen, folgert man richtig. EISIG hat diese Argumentation in seiner schönen und wichtigen „Entwicklungsgeschichte der Capitelliden“ 1898 aufgegriffen. Er erinnert sich des SOMMER'Schen dritten oder unpaaren Ganglions, des unteren Schlundganglions von *Distoma hepaticum* (SOMMER 1880), das ich selbst bei meiner eigenen Untersuchung der Form (1880) nicht aufgefunden hatte. Ich bestritt schon 1881 die Homologie dieses unteren Pharyngealganglions mit dem unteren Schlundganglion der

1) Von einer Homologie der Metamerie der Anneliden und Nemertinen kann nach BÜRGER'S Ansicht keine Rede sein. Die Metamerie jener sei eine lokomotorische, mit der Erwerbung einer Cuticula zusammenhängende, die Metamerie dieser sei vielleicht durch die Aufeinanderfolge der Geschlechtssäcke bedingt und ähnlicher Natur wie bei *Gunda segmentata*, „deren ausgezeichnet metamerer Bau den der Nemertinen in verschiedener Hinsicht noch übertrifft“. Ich hoffe, daß wir uns noch verständigen werden.

Anneliden. Wegen seines ganz isolierten Vorkommens in einer Abteilung parasitischer Platonen konnte ich ihm keine größere Bedeutung als die eines lokalen Ganglions beimessen, ähnlich den Ansammlungen von Ganglienzellen, die sich ja vielfach an muskulösen Organen von Platonen (Saugnapfganglien etc.) ausbilden. Ich habe auch im Stillen immer einigermaßen an der wirklichen Existenz eines solchen, deutlich umgrenzten, dritten Schlundganglions gezweifelt. Um die Sache zu entscheiden und eine in den morphologischen Spekulationen immer wieder eine Rolle spielende Angabe zu bestätigen oder aus der Welt zu schaffen, veranlaßte ich Fräulein MARCINOWSKI, die im Wintersemester 1901/2 in meinem Laboratorium arbeitete, die Frage nach dem unteren Schlundganglion von *Distoma hepaticum* durch eine erneute, sehr sorgfältige Untersuchung zu prüfen. Ueber das Resultat der Untersuchung teilt mir Fräulein MARCINOWSKI folgendes mit:

„Das Pharynxnervensystem von *Distoma hepaticum* besteht aus kleinen Ganglienzellen, die sich am ganzen Umfang des Pharynx und Oesophagus finden und zum größten Teil dem Pharynxnerven ein- und angelagert sind. Sie sind in zwei unscharf abgegrenzte Gebiete gesondert: eine proximale Ganglienanhäufung am Vorderende des Pharynx und eine distale an der Grenze von Pharynx und Oesophagus. Die letztere tritt in Form eines Ringes dicht gedrängter Zellen auf, die seitlich am zahlreichsten sind. Eine bisweilen auftretende Verdickung des Ganglierringes in seinem ventralen Teil war vielleicht die Veranlassung zu der irrthümlichen Annahme eines unteren Schlundganglions. Mit einem solchen stimmt das Pharynxnervensystem von *Dist. hepaticum* aber weder hinsichtlich seiner Lagebeziehung zum Pharynx, noch in Bezug auf sein Innervationsgebiet, als welches mit Sicherheit die Muskulatur des Pharynx erkannt werden konnte, überein.“

In seiner eben zitierten Arbeit glaubt EISIG einen weiteren, sehr schwer wiegenden Einwand gegen die von mir verteidigte Theorie ins Feld führen zu können, einen Einwand, den er der KLEINBERG'schen *Lopadorhynchus*-Untersuchung entnimmt. Nach KLEINBERG verhält sich nämlich die Schlundkommissur der Larve von *Lopadorhynchus*, nachdem sie den Prototrochringnerven gekreuzt hat, folgendermaßen. Sie zieht jederseits nach hinten gegen das Vorderende der Anlage des Bauchmarks. Vordemselben (also vor der Anlage des unteren Schlundganglions) angekommen, teilt sie sich in 2 Äste. Der äußere Ast (Seitenerv) verläuft seitlich von den Neuralplatten (Anlagen des Bauchmarks) nach hinten bis zum After und geht später zu Grunde.

Der andere bildet einen Abschnitt des definitiven Schlundringes, seine Fasern treten in die Anlage des unteren Schlundganglions ein. Aus diesem Verhalten folgert EISIG:

„daß nur ein kurzer vorderer (cephaler) Abschnitt jedes Seitenerven, jeder Hirnkommissur, in die Bildung des Schlundringes eingeht, daß dagegen je der längere hintere, das Soma durchziehende als Larvenorgan später zu Grunde geht. Diese beiden vorübergehend auftretenden, weit über den Schlundring hinaus bis zur Afterregion reichenden Nerven der Lopadorhynchus-Larve erscheinen mir (EISIG) nun als der gewichtigste ontogenetische Nachweis, der sich zu Gunsten der Homologie zwischen Schlundring der Anneliden etc. einer- und Seitenerven der Platodes etc. andererseits ins Feld führen läßt“; denn, so fährt EISIG fort, „welch anderen Sinn könnte man sonst diesem auf das larvale Leben beschränkten Nerven beilegen?“

Nun ich denke, daß doch die zunächstliegende Deutung nicht die EISIGSche ist, sondern die, daß von den beiden Aesten der Schlundkommissuren der innere, welcher zur Anlage des Bauchmarks führt, einer weiteren Strecke der ventralen Markstränge der Platoden entspricht, und das darauf folgende Bauchmark der Hauptstrecke dieser letzteren. Die äußeren Aeste kann ich nur als larvale Seitenzweige der beiden Markstränge betrachten. Ich weigere mich des entschiedensten, in ihnen die gewissermaßen entgleisten Markstränge selbst zu erblicken.

EISIG gibt übrigens auf der nächsten Seite selbst die Möglichkeit einer anderen Deutung zu, indem er sagt, daß bei den Platoden ähnlichen Vorfahren der Anneliden eine Vielzahl von den Seitenerven konform aus dem Gehirn entspringenden Nerven vorkommen konnten und so der Bauchstrang einem anderen, sich nicht rückbildenden Paare solcher Nerven seinen Ursprung verdanken konnte.

Inzwischen hat ED. MEYER das Nervensystem der Lopadorhynchuslarve neuerdings genauer untersucht und ein ganzes System von Längstämmen des larvalen Rumpfnervensystems, zwei ventrale, zwei laterale und einen dorsalen nachgewiesen, von welchem letzterem er vermutet, daß er aus einem ursprünglich paarigen hervorgegangen sei. Diese Längsstämme sind durch eine ganze Reihe von unvollständigen Ringkommissuren verbunden. Die Fortsetzung der Schlundkonnective in den Rumpf der Larve hinein gibt verschiedene Zweige ab, zunächst untere larvale Schlundnerven, dann krenzt sie ein Ringnervensystem, als dessen ventrale Verlängerung zu dem Larvenösophagus abgehende Stomodäalnerven

betrachtet worden. Wiederum eine Strecke weiter gibt sie den von KLEINENBERG beschriebenen (außerhalb der Bauchmarkanlage verlaufenden) Seitennerven ab, der gegen den After nach hinten zieht, sodann gibt sie einen medial von den Bauchmarkanlagen nach hinten ziehenden Bauchnerven ab, um sich nun selbst sofort in das Vorderende der Bauchmarkanlage der betreffenden Seite einzusenken. Zeitlich freilich entsteht der larvale Bauchnerv früher als das von seiner Ursprungsstelle abgehende letzte Stück der Schlundkommissur, so daß zeitlich das letztere als ein Zweig des ersteren erscheint.

Die Deutung dieses ganzen larvalen Systems ist noch ganz unsicher. Wie oben erwähnt, wies MEYER in einem an mich gerichteten Briefe auf die Aehnlichkeit der mehrfachen Längsnerven und wiederholten Querverbindungen mit dem Platodennervensystem hin. Sollte sich dieser Gedanke weiter begründen lassen, so würde ich in dem larvalen Strickleiternervensystem lediglich einen ontogenetisch vorauseilenden, sich provisorisch ausbildenden und vergänglichen Teil des Platodenstrickleiternervensystems erblicken, das sodann in der Form des gegliederten Bauchmarks definitiv zur Ausbildung gelangt. Als wirkliche Homologa der vorderen Strecken der Bauchmarkstränge der Platoden kann ich jedenfalls nur die Summe derjenigen Fasern der larvalen und definitiven Schlundkommissur anerkennen, die eben die Verbindung zwischen Gehirn und Bauchmark herstellen.

Der vollständig getrennten Anlage von Gehirn und unterem Schlundganglion vermag ich unter keinen Umständen die hohe phylogenetische Bedeutung zuzuerkennen, die ihr die Gegner der Strickleitertheorie beimessen. Wir nehmen an, daß die in ihrem ganzen Verlaufe Ganglienzellen führenden ventralen Markstränge der Annelidenstammform ursprünglich sich in situ und im Zusammenhang mit dem Gehirn anlegten. Durch die Lokalisation und Konzentration der Ganglienzellen auf die Ganglien, d. h. die Kreuzungsstellen der Querkommissuren, wurde die Entwicklung in dem Sinne modifiziert, daß auch die Entwicklung der an Ort und Stelle (eben an der Stelle der zukünftigen Ganglien) sich aus dem Ektoderm differenzierenden Ganglienzellen eine segmentweise unterbrochene wurde. Diese segmentweise Unterbrechung ist im allgemeinen sehr wenig scharf ausgeprägt am sich entwickelnden Bauchmark, das sich jederseits noch fast wie ein kontinuierlicher Markstrang anlegt. Am schärfsten mußte die Diskontinuität in der Entwicklung sich an den Anlagen des Ge-

hirns und des unteren Schlundganglions ausprägen, die voneinander durch den Schlundapparat getrennt sind, zumal bei Formen mit Larven, bei denen durch starke hydropische Aufblähung der betreffenden Körperregion die Distanz zwischen beiden Nervenzentren zur Zeit ihrer Entwicklung stark vergrößert wird. Das Auswachsen der Nervenfasern aus dem Gehirn zum unteren Schlundganglion und vice versa ist nur ein spezieller Fall der in der Ontogenie allgemein verbreiteten Erscheinung, daß getrennt sich anlegende Ganglienzellen durch Auswachsen von Nervenfortsätzen miteinander in Verbindung treten.

3. Das Nephridialsystem der Platoden und Anneliden.

In meiner Gundaarbeit (1881) versuchte ich das Nephridialsystem der Hirudineen auf das Wassergefäßsystem der Platoden, speziell der Tricladen, zurückzuführen. Sodann kam ich 1884 in meiner Polycladenmonographie in einem besonderen Abschnitt auf die Morphologie des Nephridialsystems der Anneliden und Platoden nochmals zurück. Inzwischen hatte ich nämlich das Wassergefäßsystem auch bei den Polycladen nachgewiesen und waren bei den Anneliden wichtige Beobachtungen gemacht worden. Ich verteidigte die Ansicht, daß das Wassergefäßsystem Gunda-ähnlicher Turbellarien mit metamerem Körperbau nicht bloß der Larvennie oder Kopfnie der Anneliden, sondern dem gesamten aus segmental aufeinander folgenden Nephridienpaaren zusammengesetzten Nephridialsystem der Anneliden in toto entspreche. Die Geschlechtsleiter der Platoden, speziell der Tricladen, und ihre Kopulationsorgane verglich ich mit denen der Hirudineen.

Die „Einheitstheorie“ des Nephridialsystems, die ich damals verfocht und heute noch, in sehr guter Gesellschaft, verfechte, wurde von BERGH bald darauf (1885) heftig bekämpft. BERGH stellte ihr folgende Arbeitshypothese¹⁾ gegenüber:

1) Wenn BERGH in seiner bekannten Bescheidenheit nur eine „Arbeitshypothese“ aufstellt, so ist „sein Zweck dabei nur der, durch eine solche wennmöglich die Untersuchungen wieder in eine richtigere Bahn hineinzulenken“. Diese Bescheidenheit hat auch nebenbei den Vorteil, daß man eine bloße „Arbeitshypothese“, sollte sie sich als falsch erweisen, anstandshalber doch nicht als „greulich“ bezeichnen dürfte. Nicht wahr? Sie prätendiert ja nicht „den Anschein einer fertig ausgebauten, »gewissen« oder »bewiesenen« Theorie zu besitzen“. Kaum aber hat sich BERGH im Bade der

Man hat zu unterscheiden einerseits das Wassergefäßsystem der Platoden und die ihm homologe Urniere der Anneliden und andererseits die Segmentalorgane der Anneliden sowie ihre Homologa, die Geschlechtsleiter dieser Tiere. Für die Unterscheidung der beiden verschiedenen Formen von Kanalsystemen ist nach BERGH besonders auch ihre Beziehung zu den allgemeinen Körperhöhlen maßgebend. Er unterscheidet die primäre und sekundäre Leibeshöhle und hält dabei die sekundäre, segmentierte Leibeshöhle der Anneliden den Höhlen der Geschlechtsfollikel der Plattwürmer und Nemertinen homolog. Ich hoffe zuversichtlich, daß diese letztere Arbeitshypothese, die ich für gut begründet halte (ich würde BERGH beleidigen, wenn ich sie für eine »gewisse« und »bewiesene« Theorie erklären wollte), ihrem Autor immer mehr Ehre und Ruhm bringen wird.

BERGH hält nun dafür, daß die ursprüngliche Bedeutung und Funktion der Segmentalorgane die von Geschlechtsleitern sei, die von Anfang an zur Entleerung der Geschlechtsprodukte in Beziehung standen und erst nach und nach sich zugleich zu exkretorischer Funktion ausbildeten. Das Wassergefäßsystem der Platoden und Rädertiere hingegen und die homologe Urniere der Anneliden sind nach BERGH rein exkretorischer Natur, treten nie in den Dienst der Ausleitung der Geschlechtsprodukte und stehen nie mit der sekundären Leibeshöhle in Verbindung, sondern haben höchstens Beziehungen zur primären Leibeshöhle.

„Diesen auffallenden und fundamentalen Unterschied zwischen Wassergefäßsystem (Urnieren) und Segmentalorganen suchten die Anhänger der Einheitstheorie dadurch zu beseitigen, daß sie die Wimpertrichter schlechthin für Neubildungen erklären, die sich erst sekundär mit dem Wassergefäßsystem verbunden haben sollen. Das ist aber nach den vorliegenden Tatsachen ein ganz unberechtigter Schluß.“

Meine eigene, von BERGH bekämpfte, Stellungnahme zu Gunsten der Einheitstheorie war hauptsächlich bestimmt worden 1) durch die überraschenden Resultate der Untersuchung des Wassergefäß-

Bescheidenheit gereinigt und sich der Absolution für kommende Sünden versichert, so ereignet sich auch schon ein Sündenfall. In den Kopfnieren, schreibt er, sehe ich mit HATSCHKE das Homologon des Wassergefäßsystems der Plattwürmer; in den Ausführungsgängen der Geschlechtsprodukte und möglicherweise auch in den Anal-schläuchen sind Segmentalorgane zu erkennen; für letztere ist jedoch diese Deutung nicht sicher. Also ist doch wohl diese „Theorie“ für die ersteren „sicher“?

systems von *Gunda segmentata*, 2) durch neuere Beobachtungen (von FRAIPONT, E. MEYER u. a.) über den feineren Bau der Larvennieren von Anneliden und der entsprechenden Organe der Rotatorien, 3) durch die HATSCHESKESchen Angaben (die sich inzwischen als irrig erwiesen haben) über die Entwicklung der definitiven Segmentalorgane von einem später verschwindenden Längskanal aus bei dem sich entwickelnden *Polygordius*, 4) durch das von E. MEYER bei einem erwachsenen Chätopoden (*Lanice*) konstatierte Vorkommen eines jederseits die Segmentalorgane verbindenden Längskanals, 5) durch gewisse histologische Befunde an den Segmentalorganen der Hirudineen (Verästelungen und intracellulärer Charakter des Lumens), 6) durch den von BOURNE erbrachten Nachweis von Netznephridien bei Hirudineen (*Pontobdella*), 7) durch gewisse Beobachtungen von ED. MEYER über die getrennte Anlage von Trichter und Drüsenkanal der Segmentalorgane von Chätopoden (*Polymnia*), 8) durch den Nachweis des Vorkommens weiterer, segmental angeordneter, provisorischer Nephridienpaare vom Typus der Larvennieren in den vorderen Rumpfsegmenten von Annelidenlarven, 9) durch Ueberlegungen über den Einfluß des Vorhandenseins größerer Leibeshohlräume oder des Fehlens solcher (parenchymatöser Zustand).

Meine Untersuchung des Nephridialsystems von *Gunda segmentata* hatte das Resultat zu Tage gefördert, daß es jederseits aus einem System durch Anastomosen verbundener größerer Längskanäle besteht, die einerseits durch segmental angeordnete Ausführungskanäle nach außen münden, und in die andererseits reich verästelte, enge Kapillaren einmünden mit den charakteristischen Exkretionswimperzellen an den Enden der Verästelungen. Meine Befunde wurden bald (1884) von IJIMA an Süßwasserplanarien im wesentlichen bestätigt. Doch sind bei diesen die sich auch hier in der Mehrzahl wiederholenden Mündungskanäle „von einer segmentalen Anordnung viel weiter entfernt als bei *Gunda*“. Es sei dies auch keineswegs zu verwundern, meint IJIMA, da ja bei den Süßwassertricladen auch in den anderen Organen die Metamerie keineswegs so scharf ausgeprägt sei wie bei *Gunda*.

In vollständigem Einklang mit den übrigen Grundgedanken meiner Hypothese über die Entstehung der Annelidenmetamerie leitete ich die sämtlichen segmentalen Nephridien der Anneliden von den segmental nach außen mündenden Segmentalportionen des Wassergefäßsystems ab, unter der Annahme, daß sich die die aufeinanderfolgenden Segmente des Wassergefäßsystems verbindenden

Längskanäle bei den Anneliden nicht erhalten hätten. Ein solches Nephridialsegment würde also bei den Vorfahren der Anneliden bestanden haben aus einem Paar Wassergefäßbäumchen mit Exkretionswimperzellen an den letzten Enden der kapillaren Aeste und mit einem nach außen mündenden Stamm. Das Lumen der feineren Aeste war intracellulär, dasjenige des größeren Mündungskanales wahrscheinlich intercellulär. Da bei der Entwicklung der Anneliden das Kopfende des Körpers vorausseilt und der Rumpf mit seinen aufeinanderfolgenden Segmenten erst sukzessive zur Ausbildung gelangt, so kommt zuerst das erste Nephridialbäumchenpaar, die dem Larvenkörper angepaßte Kopfniere zur Entwicklung, deren Homologie mit dem Wassergefäßsystem auch von den Gegnern der Einheitstheorie nicht bestritten wird, dann vielleicht noch ein zweites und vielleicht gar noch ein drittes ähnliches Paar mit reduzierter Verästelung. Dieses während des frühesten Larvenlebens, zur Zeit, wo in der betreffenden Region noch keine sekundäre Leibeshöhle entwickelt ist, fungierende vorderste Paar von Nephridialbäumchen wurde in der Phylogenie allmählich, wie das für so viele Larvenorgane demonstriert werden kann, zu einem vorübergehenden provisorischen Gebilde, während die darauffolgenden Nephridienpaare der Rumpfsegmente sich zu den Segmentalorganen umwandelten. Die Umwandlung wurde nach der Hypothese bedingt dadurch, daß die segmentalen Nephridialbäumchen durch sich neubildende Verbindungsöffnungen, die großen Wimpertrichter mit intercellulärem Lumen, mit den Kammern der inzwischen zur Ausbildung gelangten Leibeshöhle, die auch als ein Exkretbehälter fungierte, in Verbindung traten. Dadurch und durch die Ausbildung des Blutgefäßsystems, dessen Exkretionskapillaren die Nephridialkanäle umspannen, konnte der verästelte Charakter der Nephridialbäumchen zu Gunsten der einseitigen Ausbildung eines Hauptstammes zurücktreten. Zugleich konnten die derartig umgewandelten Nephridien auch in den Dienst der Ausleitung der Geschlechtsprodukte treten.

„Während bei den Plathelminthen zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte aus dem soliden Mesoderm besondere Leitungskanäle, die dem Genitalsystem angehören, nötig sind, können die Geschlechtsprodukte, welche bei den Anneliden in die Leibeshöhle fallen, den neuen Leitungsweg nach außen benutzen. So können die Segmentalorgane sekundär in den Dienst der Genitalorgane treten. Wir sehen indessen, daß bei denjenigen höheren Würmern, die noch am meisten mit den Plathelminthen-ähnlichen Vorfahren übereinstimmen, die Geschlechtsprodukte noch in der alten Weise entleert werden.“

Die hier entwickelten Grundgedanken haben nun — und ich darf das wohl mit besonderer Genugtuung hervorheben — durch die überraschenden Resultate der schönen Untersuchungen, die GOODRICH seit 1895 über Nephridien, Geschlechtsleiter und Cölom der Anneliden angestellt hat und die sich daran schließenden Schlußfolgerungen eine weitgehende Bestätigung, zugleich eine bedeutsame Vertiefung und Ergänzung, sowie vielfache Verbesserungen und Korrekturen erfahren.

Schon 1895 veröffentlicht GOODRICH eine theoretische Abhandlung von hohem Interesse „On the Cölom, Genital Ducts and Nephridia“, in der er sich zur Hauptaufgabe stellte, die Gonocöltheorie, die nach und nach immer mehr an Boden gewonnen habe, der aufmerksamen Würdigung seiner Landsleute zu empfehlen, die von ihr noch nicht gebührende Notiz genommen hätten. Bezüglich der Nephridien knüpfte er an die Ausführungen E. MEYERS in seiner mehrfach zitierten Abhandlung über die Abstammung der Anneliden an, in welcher im Sinne der Einheitstheorie nicht nur die Larvennieren der Anneliden, sondern auch ihre definitiven Nieren vom Wassergefäßsystem der Plathelminthen abgeleitet, speziell als Teilstücke eines Paares von Längskanälen, wie sie die Turbellarien haben, aufgefaßt wurden. Ich muß zunächst einen Augenblick bei der MEYERSchen Auffassung verweilen. MEYER nimmt an, daß in den Längskanälen der Turbellarien ähnlichen Vorfahren der Anneliden sich infolge intersegmentaler Körpereinschnürungen die Exkretionsflüssigkeit staute und zunächst die Bildung metamerer Ausmündungen hervorrief, wonach erst eine endgültige Zerlegung der Längskanäle in segmentale Abschnitte erfolgen konnte.

In diesem Punkte verstehe ich ED. MEYER ebensowenig, wie in dem früher erörterten Punkte der sekundären Zerlegung von zwei langgestreckten Gonadensäcken durch intersegmentale Einschnürungen in metamere Follikel. Wie die metameren Gonadenfollikel bei gewissen Platoden (z. B. *Gunda*) schon vorhanden sind, so sind ja auch schon die metameren oder annähernd metameren Ausmündungen der Nephridiallängsstämme bei jenen Formen schon vorhanden. Warum ihre Neubildung annehmen, zumal die Erklärung derselben doch immerhin große Schwierigkeiten bietet?

„Zu diesen ursprünglich nach innen geschlossenen, mit feineren Nebenästen und Endzellen ausgestatteten Kanälen“ kamen nun nach MEYER „bei den Anneliden neue Bildungen in Gestalt der peritonealen Trichter hinzu“, wodurch der frühere Endapparat als

überflüssig verschwand. Diese Nephridialtrichter nun erklärte MEYER, und das war eine neue Auffassung, die ich mit GOODRICH acceptiere, als ursprüngliche Geschlechtsleiter, als zentrifugale Aussackungen der Follikelwandungen der Gonadensäcke, die, anstatt direkt an die Haut zu gelangen, auf die metameren Nierenschläuche gestoßen sind.

Im Anschluß an diese Anschauungen sprach GOODRICH die Ueberzeugung aus, daß man bis jetzt unter dem Namen Nephridien zwei Organe ganz verschiedenen Ursprungs vermengt habe, erstens das wahre Nephridium und zweitens den Geschlechtsleiter, den GOODRICH zuerst als Peritonealtrichter (peritoneal funnel), neuerdings aber als Cölomodukt bezeichnet. Hierüber führte GOODRICH des weiteren folgendes aus:

„Further, that while on the one hand in certain groups such as the Planaria, Nemertinea, Hirudinea, Chaetopoda, Rotifera Entoprocta, besides the genital ducts or peritoneal funnels, we find true nephridia in the adult; on the other hand, in such groups as the Mollusca, Arthropoda, Ectoprocta, Echinoderma and Vertebrata, there are in the adult no certain traces of true nephridia. In these latter groups, as we shall see, the peritoneal funnels (primitive genital ducts) takes on the excretory functions of the nephridia which they supersede“.

In einer kurzen Uebersicht der verschiedenen Klassen der Coelomata sucht dann GOODRICH zu zeigen, daß beide Organe, Nephridium und Cölomodukt, immer unterschieden werden können,

„that the first, the nephridium, is primitively excretory in function, is developed centripetally as it were, and quite independently of the coelom (indeed, is probably derived from the epiblast), possesses a lumen which is developed as the hollowing out of the nephridial cells, and is generally of an intracellular character, is closed within, and may secondarily acquire an internal opening either into a blood space or into the coelom (true nephridial funnel as opposed to the peritoneal funnel); and that the second kind of organ, the peritoneal funnel, is primitively the outlet for the genital products, is invariably developed centrifugally as an outgrowth from the coelomic epithelium or wall of the genital follicle, is therefore of undoubtedly mesoblastic origin, and possesses a lumen arising as an extension of the coelom itself.“

Es kann nicht meine Aufgabe sein, auf die nun folgende Uebersicht näher einzutreten. — Die theoretische Abhandlung von

GOODRICH aus dem Jahre 1895 erwies sich als ein Programm zu eigenen Untersuchungen „On the Nephridia of the Polychaeta“, deren Resultate der treffliche englische Zoologe in 3 Teilen 1897—1900 veröffentlichte. Diese Untersuchungen sind auch deshalb denkwürdig, weil sie von neuem zeigen, wie theoretische Erwägungen fördernd, stimulierend, befruchtend auf die direkte Forschung einwirken können.

Eines der Hauptergebnisse dieser Untersuchungen, die das traditionelle Bild des Polychätensegmentalorganes durchaus verändern, ist das, daß in dieser Abteilung der verästelte Typus des Nephridiums in verschiedenen Modifikationen weit verbreitet vorkommt, daß das Lumen in einem großen Bezirke dieser Nephridien intracellulär ist und daß das Nephridium mit seinen Zweigen sehr häufig besetzt ist mit zahlreichen, verschieden gruppierten, eigentümlichen, hohen Zellen, die GOODRICH **Solenocyten** nennt. Es handelt sich um röhrenförmige oder becherförmige Zellen mit überaus zarter und dünner Protoplasmawand, deren Mündung sich in das Lumen des Nephridiums öffnet, während der stark verdickte Boden die Hauptmasse des Zellplasmas und in ihr den Zellkern enthält. Auf diesem Boden erhebt sich ein langes Flagellum, das aus der Solenocyte meist noch eine Strecke weit in das Nephridiallumen vorragt. Es gibt derartige Nephridien, die vollständig geschlossen sind und mit dem Cölom in keinerlei Beziehung stehen. Vergleicht man mit GOODRICH die Solenocyten mit den terminalen Wimperzellen der Platoden, so ist in der Tat ein solches Rumpfnephridienpaar, so gut wie z. B. die Kopfniere von Polygordius, einem Segment des Wassergefäßsystems eines segmentierten Platoden vergleichbar. Interessant ist in diesem Zusammenhang der von GOODRICH erbrachte und neuerdings von WOLTERECK bestätigte Nachweis, daß die von FRAIPONT als hohl und blindgeschlossen erkannten radiären Spangen an den sogen. Trichtern der Kopfniere von Polygordius solenocytenähnliche Röhren mit einem Flagellum im Innern, aber ohne Kern an der Basis, sind. GOODRICH macht wie ED. MEYER darauf aufmerksam, daß das zweite Nephridium von Polygordius diese gleichen Geißelröhren ebenfalls besitzt. Das zweite sei aber sicher mit dem dritten homolog „and so we are inevitably led to the view that head-kidneys

and posterior nephridia form one homologous series of organs“.

In seinen „General Conclusions“ diskutiert GOODRICH zunächst die Frage nach der Natur der großen, sich in das Cölom öffnenden Wimpertrichter der Polychäten, die er nun als Coelomostomata bezeichnet. Ist das Coelomostoma vielleicht nur ein sehr stark erweitertes Nephridiostoma (d. h. eine innere Oeffnung, die sich sekundär am Nephridium selbst gebildet hat) „which may become separated off from its duct“? Verf. verneint diese Frage und erblickt auch jetzt wieder in den Coelomostomata den Geschlechtsleitern anderer Würmer homologe Bildungen, denn sie seien nur besondere, bewimperte und trichterförmig gestaltete Ausbuchtungen des Cölomepithels, die bei vielen Polychäten erst sekundär mit dem Nephridium in Verbindung treten. Für den ursprünglichen Zustand hält GOODRICH immer noch auch bei den Polychäten den, daß gesonderte Nephridien im Dienste der Exkretion und gesonderte Geschlechtsleiter, GOODRICH nennt diese jetzt Cölomodukte, vorhanden sind, wie das bei den übrigen Anneliden und einigen Polychäten, nämlich bei Lycoriden und einigen Capitelliden, der Fall ist. Die Nephridien waren ursprünglich verzweigt und geschlossen, vom Platoden-, Nemertinen- und Rotiferentypus (Phyllodoce, Nephthys, Glycera). Solche Nephridien kann man als Protonephridien bezeichnen. Manche im erwachsenen Zustande offene Nephridien durchlaufen ein geschlossenes Stadium (bei Oligochäten, Hirudineen und Polychäten). Die Kopfniere kommt bei den meisten Polychäten nicht über dieses Stadium hinaus. Gegenüber dem Protonephridium ist das offene Nephridium also eine abgeleitete Form, in dem sich am eigenen Nephridialkanal eine Oeffnung in das Cölom, ein eigenes Nephridiostoma ausbildete. Ein dritter Typus endlich von Organen wird bei den Chätopoden gebildet durch die Nephromixien. Es handelt sich dabei um Nephridien, mit denen Coelomostomata verschmolzen sind, oder mit anderen Worten, bei denen dem Nephridialkanal ein Coelomostoma gewissermaßen aufgefropft ist.

Wie wir sehen, kommt GOODRICH in den aus seinen ausgedehnten Beobachtungen gezogenen Schlußfolgerungen wiederum zu demselben theoretischen Ergebnis, wie in der diesen Beobachtungen vorausgehenden Programmarbeit. Dieses Ergebnis läuft im wesentlichen auf eine Bestätigung der Grundideen der „Einheitstheorie“ des Nephridialsystems hinaus, und zwar der Theorie in jener Form,

die ich ihr vor bald 20 Jahren gegeben habe. Ich darf wohl hier noch hinzufügen, daß GOODRICH mir auch mit Bezug auf einen speziellen Punkt Recht gegeben hat, wenn er (1895, p. 493), von den Geschlechtsleitern der Hirudineen redend, sagt: „The complete genital ducts (der Hirudineen nämlich) thus closely resemble those of some Planarians (Gunda) . . .“ Dabei muß freilich zugegeben werden, daß die Gonaden der Hirudineen nur als Bestandteile des Cöloms oder Differenzierungsprodukte der Cölomanlagen (Mesodermblasen), also nicht direkt, den Gonaden der Turbellarien vergleichbar sind.

Eine gewisse Rolle spielte — besonders auch in meinen eigenen Spekulationen — bei dem Vergleich der Annelidennephridien mit dem Wassergefäßsystem das gelegentliche Vorkommen von Verbindungsgängen oder Anastomosen zwischen den ersteren. Auch die bei Oligochäten ziemlich häufig vorkommende Erscheinung, daß in einem Segment mehrere bis zahlreiche Nephridien und äußere Nephridialporen vorkommen, wurde gelegentlich verwertet. Ich will für einen Augenblick die Frage offen lassen, ob diese Vorkommnisse zu Gunsten der Einheitstheorie sprechen. Jedenfalls aber spricht die Vermehrung der Zahl, die Verästelung und die reiche Anastomosenbildung nicht zu Gunsten der BERGHschen Arbeitshypothese, daß die Segmentalorgane ursprünglich Geschlechtsleiter waren. Denn Anastomosenbildung kommt bei Geschlechtsleitern niemals vor, Vermehrung der Zahl über 2 hinaus nur bei Polycladen, nämlich bei Anonymus. Der Fall kann aber nicht zum Vergleich herangezogen werden. Verästelung der Geschlechtsleiter ferner aber wird nur bei Vermehrung der Zahl der Gonaden beobachtet. Dagegen ist die Ausbildung eines, die aufeinander folgenden Geschlechtsleiter einer Seite verbindenden Längskanals bei Platoden und Anneliden beim Vorkommen zahlreicher Gonaden geradezu die Regel. Aber ein Seitenstück zu der Ausbildung des die Nephridien verbindenden Längskanals von Lanice, wo sich die Ausführungsgänge aller einzelnen, miteinander verbundenen Nephridien gesondert erhalten, bildet sie nicht. Denn die Vereinigung der Geschlechtsleiter jederseits zu einem Längskanal hat offenbar geradezu den Zweck, die Zahl der äußeren Geschlechtsöffnungen zu Gunsten einer einzigen mit einem Kopulationsorgan kombinierten Genitalöffnung oder eines einzigen Paares solcher Oeffnungen zu reduzieren.

BERGH könnte allerdings einwenden, daß die Komplikationen, die an den seiner Ansicht nach ursprünglich einfachen, schlauchförmigen und als Geschlechtsleiter fungierenden Segmentalorganen durch Verästelung und Anastomosenbildung auftreten, eine Folge der sekundär in den Vordergrund getretenen und schließlich exklusiven exkretorischen Funktion seien. Aber es wird schwer sein, eine solche Annahme bei typischen Cölomaten in plausibler Weise zu begründen.

Was nun die Bedeutung jener Erscheinungen (Längskanäle, Anastomosen) für die Einheitstheorie anbetrifft, so will ich folgendes bemerken.

Der HATSCHESKEsche Längskanal der Polygordiuslarve fällt, als wohl sicher nicht vorhanden, als Argument dahin.

Auch den Längskanal von *Lanice* möchte ich, wie dies MEYER inzwischen (1890) schon selbst getan hat, und in Zustimmung zu BERGH, EISIG u. a. als eine mit den Längskanälen der Platoden wohl kaum vergleichbare Bildung außer Spiel lassen, ebenso den Längskanal von *Owenia* (GILSON 1895), aber nicht die Plectonephridien.

Seit der Mitte der 80er Jahre ist bei einer Reihe von Gattungen der Oligochätenfamilien der Perichätiden, Acanthodriliden und Cryptodriliden jene Form des Nephridialsystems bekannt geworden, die von BEDDARD als *diffuses Nephridium*, von BENHAM als *Plectonephridium* bezeichnet wird. Es handelt sich um mehr oder minder zahlreiche, miteinander in einem Segment zu netzförmigen Verbindungen zusammentretende, kleine Nephridien mit mehreren bis zahlreichen kleinen Trichtern und mehreren bis zahlreichen äußeren Poren. Diese verästelten und anastomosierenden Nephridien bilden häufig in einem Segment ein zusammenhängendes Netzwerk; ja es können sich die Plectonephridien der aufeinander folgenden Segmente derart zu einem kontinuierlichen Netzwerk verbinden, daß „there is no trace of any metameric disposition“.

Bei *Megascolides* kommen nach SPENCER zu dem Netzwerk feiner Nephridialkanäle mit zahlreichen äußeren Poren in den hinteren Körpersegmenten noch größere, paarweise in jedem Segment liegende Nephridien hinzu. Jedes dieser „Meganephridien“ besitzt einen Trichter, der in dem vorhergehenden Segment sich in das Cölom öffnet. Bei gewissen Eudriliden ist das Nephridialsystem nach BEDDARD, der es bei *Libyodrilus* am genauesten studierte, in folgender Weise ausgebildet. Es kommt in jedem Segment ein Paar typischer Nephridien vor.

Anstatt daß aber der Ausführungsgang eines jeden Nephridiums direkt ausmündet, verzweigt er sich und bildet ein kompliziertes Netzwerk in der Körperwand, welches durch zahlreiche feine Kanäle nach außen mündet¹⁾. Das Lumen der feinen, das Netzwerk der Plectonephridien zusammensetzenden Kanäle scheint überall intracellulär zu sein.

Es ist hier der Ort, hervorzuheben, daß auch bei den gewöhnlichen Nephridien von Hirudineen und Oligochäten das Lumen des auf den Trichter folgenden Kanalabschnittes vielfach die Tendenz zur Verästelung zeigt. Bei *Microchaeta* hat BENHAM und bei *Desmogaster* ROSA gezeigt, daß diese Verästelungen miteinander anastomosieren und so stark entwickelt sind, daß sie das übrige Nephridium wie ein Netzwerk umspinnen.

BEDDARD, SPENCER und BENHAM, denen wir unsere Kenntnisse über die Netznephridien der Oligochäten verdanken, sind durch ihre Beobachtungen zu Anhängern der Einheitstheorie des Nephridialsystems der „Würmer“ geworden. Besonders BEDDARD hat solche Ideen verfochten. In einem 1888 erschienenen Aufsatz verglich er das Nephridialnetz der Oligochäten mit dem der Platoden, speziell dem von Gunda, und versuchte außerdem zu zeigen, daß die geschlossenen Exkretionswimperzellen der Platoden und die offenen Wimpertrichter der Oligochätennephridien als Modifikationen eines und desselben Typus aufgefaßt werden können. Es sei bemerkt, daß es sich um „Nephridiostomata“ im Sinne von GOODRICH, und nicht um Coelomostomata handelt. Für die ersteren haben vor allem auch VEJDOVSKY und GOODRICH die wahrscheinliche Homologie mit den terminalen Wimperzellen der Platoden befürwortet, während BERGH noch 1899 gegen VEJDOVSKYS Auffassung des „Pronephridiostoms“ polemisiert resp. die Richtigkeit der ihr zu Grunde liegenden Beobachtungen bestreitet.

Bezüglich der Ableitung des gewöhnlichen Typus der in jedem Segment in einem Paar gesonderter Kanäle vorkommenden Nephridien der Anneliden von dem Wassergefäßsystem der Platoden vertrat BEDDARD einen von dem meinigen etwas abweichenden Standpunkt, indem er nicht das paarweise und metamere Vorkommen der äußeren Oeffnungen eines kontinuierlichen Nephridialnetzes zum Ausgangspunkte wählte, sondern eine Vielzahl von

1) Vergl. die ausführlichere zusammenfassende Darstellung dieser eigentümlichen Formen des Nephridialsystems in BEDDARDS Oligochätenmonographie, 1895.

Oeffnungen pro Segment. In einer ein Jahr später (1889) erschienenen Publikation drückte BEDDARD seine Ansichten über einen doppelten Weg, auf dem das Nephridialnetz sich auf segmentale Nephridienpaare reduzierte, in folgenden zwei Hauptsätzen aus, die im wesentlichen auch Anschauungen von BENHAM und SPENCER enthielten:

a) Das einzige Nephridienpaar des Segmentes gewisser Lumbriciden entstand durch allmähliche Größenzunahme („increase in calibre“) eines umschriebenen segmentalen Bezirkes des allgemeinen Nephridiennetzes und durch allmähliches Verschwinden der übrigen Teile des Netzes.

b) Die segmentalen Nephridienpaare gewisser anderer Lumbriciden sind durch die allmähliche Größenzunahme der Kanälchen des primitiven Netzes in der Weise entstanden, daß sich das letztere in metamer angeordnete Büschel von Kanälchen auflöste, die in ihrer Anordnung mehr oder weniger den Borsten entsprachen. Die Zahl dieser gesonderten Nephridien wurde schließlich auf ein Paar in jedem Segment reduziert.

Ich komme diesen Ansichten gegenüber in die umgekehrte Lage, wie gegenüber der älteren Ansicht von E. MEYER über das ursprüngliche Vorhandensein von nur einem Paar von Geschlechtsöffnungen am ganzen Körper. Was mir bei MEYER zu wenig erscheint, ist mir bei den erwähnten englischen Forschern zu viel. Ich glaube, daß den Vorfahren der Anneliden nur ein Paar Nephridialausführungsgänge in jedem Segment zukam, welches demjenigen der Meganephridien entspricht.

Die Entwicklung der Plectonephridien ist gleichzeitig (1892) von VEJDOVSKY und BEDDARD¹⁾ untersucht worden. Bei *Octochaetus (Acanthodrilus) multiporus* fand BEDDARD, daß zweifellos die zahlreichen Büschelnephridien des erwachsenen Wurmes mit ihren zahlreichen äußeren Oeffnungen durch Differenzierungen einfacher, segmental angeordneter Nephridienpaare entstehen. Nach VEJDOVSKYS an *Megascolides* angestellten Beobachtungen würde in jedem Segment ebenfalls anfänglich ein einziges Paar Pronephridien, jedes mit Trichter, vorkommen. Der anfänglich undurchbohrte Nephridialappen bildet sodann Schlingen. Die Verbindungsstrecken dieser Schlingen verschwinden, jede Schlinge entwickelt sich zu einem Nephridium, nur eines, das spätere Meganephridium, bleibt mit dem Trichter in Verbindung. Das Nephridialnetz des erwachsenen Wurmes muß also erst se-

1) Vorläufige Mitteilung, 1890, Proc. Roy. Soc.

kundär durch Auswachsen von Anastomosen aus den Nephridien und Verbindung derselben untereinander zu stande kommen.

BEDDARD gab nun sofort zu, daß diese entwicklungsgeschichtlichen Befunde gegen seine, von SPENCER und BENHAM geteilte, Ansicht sprechen, daß das Nephridialnetz mit zahlreichen Exkretionsporen ursprünglicher sei als die einfachen, gesonderten, segmentalen, paarigen Nephridien. Es schien ihm aber, daß diese Befunde nur das beweisen, daß sowohl paarige als diffuse Nephridien aus ähnlichen Pronephridien hervorgehen, daß beide Formen des Exkretionssystems gleich alt sind. Diese Ansicht, daß „sowohl das Plecto- als Meganephridium gleiche genetische Bedeutung“ besitzen, daß beiden ein einfacher, paarig in jedem Segmente sich anlegender Strang — das Pronephridium — vorausgehen muß, war auch von VEJDOVSKY geäußert worden. Zu ihren Gunsten spricht nach BEDDARD auch die Tatsache, daß beide Formen des Nephridialsystems bei ganz nahe verwandten Tieren vorkommen, so daß von einer tiefen Kluft zwischen beiden Formen nicht die Rede sein könne.

BENHAM hingegen, dem die vorläufige Mitteilung von BEDDARD über die Entwicklung des Nephridialsystems von *Acanthodrilus* schon bekannt war, äußerte sich gegenüber einer anderen Deutung der ontogenetischen Befunde folgendermaßen: „For, after all, the occurrence in the ontogeny of *Ac. multiporus* of the paired nephridia may be merely caenogenetic, and have no meaning of an ancestral nature; it would come in the same category as the formation of the heart in mammalia from a double rudiment.“

In seiner neuesten Schrift wendet sich BERGH gegen die Ansicht von BEDDARD und VEJDOVSKY, besonders scharf aber gegen die BENHAMSSCHE Annahme, daß die ontogenetischen Befunde als „merely caenogenetic“ zu deuten seien. Er äußert sich so: „Man fragt die Natur, indem man sie beobachtet, um Aufklärung über die Richtigkeit oder Unrichtigkeit einer Theorie. Lautet ihre Antwort günstig, so hat die Natur richtig geantwortet; lautet sie ungünstig, so hat die Natur einfach gefälscht, und man erspart es sich aus leicht zu verstehenden Gründen, die Motive anzugeben, wegen deren sie gefälscht habe.“

Ich muß in diesem Punkte BERGH recht geben, nicht weil ich etwa känogenetische Veränderungen ursprünglicher Entwicklungsvorgänge leugnete — welcher auf dem Boden der Descendenztheorie stehende Morphologe wollte nicht zugeben, daß die Entwicklungsweise eines und desselben Organs in großen natürlichen Tier-

gruppen stark variieren, also von der ursprünglichen Entwicklungsform stark abweichen kann! — sondern weil im vorliegenden Fall in der Tat für die känogenetische Deutung der besonderen Entwicklungsweise kein anderer Grund vorgebracht wird als der, daß sie mit der Theorie nicht stimmt. Es muß aber doch die Ansicht von der känogenetischen Natur eines Vorganges auch mit solchen triftigen Gründen plausibel gemacht werden können, die nicht nur in den Rahmen der zu beweisenden Theorie gehören.

Bevor ich meine eigene Ansicht in dieser schwierigen Frage äußere, muß ich der Vollständigkeit halber daran erinnern, daß auch bei den Hirudineen beide Formen, Plectonephridien und besondere, segmentale Nephridienpaare, vorkommen. Zuerst entdeckte bekanntlich BOURNE die Netznephridien bei *Pontobdella*. Als er mir eines seiner Präparate zeigte, war ich von der großen Aehnlichkeit des den Körper von *Pontobdella* kontinuierlich durchziehenden Netzwerkes von Nepridialkanälen mit den anastomosierenden großen Kanälen des mir wohlbekannten Wassergefäßsystems von Trematoden und Cestoden geradezu überrascht, und es wurde die BOURNESCHE Entdeckung von mir (1884) zu Gunsten meiner theoretischen Auffassungen verwertet. Seitdem sind Netznephridien durch JOHANSSON bei vier weiteren Gattungen von Ichthyobdelliden, nämlich bei *Callobdella*, *Piscicola*, *Abranchus* und *Platybdella*, nachgewiesen worden, während bei einer fünften Gattung (*Cystobanchus*) metamere Paare gesonderter Nephridien vorkommen. Es sei mir gestattet, das kurze Résumé wörtlich zu reproduzieren, das JOHANSSON 1898 von den betreffenden Verhältnissen und seiner Auffassung derselben gegeben hat.

„Bei *Pontobdella* bestehen sie (die Nephridien) aus feinen, sehr reich verzweigten und netzförmig anastomosierenden Röhren, unter denen man gerade keine Stämme zu unterscheiden vermag. Die beiden Nephridien desselben Segmentes sind vielfach miteinander verbunden, und die Nephridien der einzelnen Segmente gleichfalls. Bei *Cystobanchus* hat jedes Nephridium eine vollständige Selbständigkeit erlangt und hängt weder mit dem anderen Nephridium desselben Segmentes, noch mit denen der benachbarten Segmente zusammen. Es besteht denn auch nur aus einem einzigen groben, unverzweigten Rohr. Die übrigen Gattungen stimmen in dieser Hinsicht mehr oder weniger mit *Pontobdella* überein; man kann jedoch stets bestimmte Stämme unterscheiden. Bei *Piscicola* stimmt ein Teil des Nephridiums, der viel stärker entwickelt ist als der übrige Teil, betreffs der Lage genau mit dem Nephridium von *Cystobanchus* überein. *Pontobdella* weicht

übrigens von all den anderen Gattungen dadurch ab, daß die Nephridien innere Oeffnungen haben.“

Ueber die phyletische Deutung dieser Verhältnisse äußert sich JOHANSSON folgendermaßen:

„Was endlich die Nephridien betrifft, so möchte man die Annahme wahrscheinlich finden wollen, die einfachen und selbständigen Nephridien bei *Cystobranchus* seien ursprünglicher als die netzförmigen und untereinander verbundenen Nephridien der anderen Gattungen, da jene dem gewöhnlichen Anneliden-Typus näher stehen. Eine solche Annahme wäre indes sehr voreilig. Ein Blick auf die Figuren dürfte genügen, uns davon zu überzeugen, daß die Nephridien bei *Cystobranchus* eine spätere Stufe der Entwicklung repräsentieren als diejenigen bei *Piscicola* und daß demnach die netzförmigen Nephridien die ursprünglicheren sind.“

Wie man aus dem Vorstehenden ersieht, wiederholen sich bei den *Ichthyobdelliden* unter den *Hirudineen* ähnliche Verhältnisse, wie bei den *Lumbriciden* und JOHANSSON hat sie auch phylogenetisch ähnlich gedeutet wie BEDDARD, BENHAM und SPENCER diejenigen der Regenwürmer. Ich möchte es meinerseits als sehr wahrscheinlich betrachten, daß sich bei den Netznephridien der *Ichthyobdelliden* auch ontogenetisch dieselben Zustände wiederholen, wie bei denen der genannten *Oligochäten*gruppe, d. h. ich vermute, daß sie auch aus paarigen, getrennten, segmentalen Anlagen hervorgehen.

Bei der Diskussion der Frage nach der morphologischen Bedeutung der *Plectonephridien* möchte ich zunächst das integumentale Nephridialnetzwerk der *Eudriliden* (*Libyodrilus*) behandeln. Ich stimme BEDDARD und VEJDOVSKY durchaus zu, wenn sie gewisse Verhältnisse von *Allolobophora* zur Erklärung herbeiziehen. Ich erteile VEJDOVSKY selbst das Wort. „Der Ausführungsgang des Nephridium persistiert bei *Allolobophora* lange in dem Hautmuskelschlauche; in den entwickelten Würmern zeigt er reichliche Verzweigungen, die wohl mit dem Netzwerke von *Libyodrilus* homolog sind. Bei dem letzteren und wohl bei den meisten ‚plectonephrischen‘ Regenwürmern fehlt die voluminöse kontraktile Endblase, indem sie durch zahlreiche Seitenkanäle des Ausführungsganges ersetzt ist.“

Es handelt sich also, um ein Schlag- oder Stichwort einzuführen, bei diesen Formen wahrscheinlich um mehr oder weniger weitgehende *Delta*bildung der Kanalmündung. Bei *Libyodrilus* würde diese *Delta*bildung so weit gehen, daß das *Delta* der einen Kanalmündung in das benachbarter Mündungsgebiete übergreift.

Was nun die Deutung der über den Entwicklungsmodus der anderen diffusen Nephridien von Lumbriciden ermittelten Tatsachen anbetrifft, so pflichte ich BERGH durchaus bei. Es ist kein Grund zu einer känogenetischen Interpretation derselben vorhanden. Die Netznephridien legen sich getrennt, paarig und segmental an, und es sind sowohl die Vermehrung der Zahl ihrer Oeffnungen als ihre netzförmige Verbindung miteinander sekundäre Erscheinungen. Die Verhältnisse sind auch phylogenetisch so zu deuten. Für eine genauere Deutung des Netzwerkes aber muß sein ontogenetisches Zustandekommen unbedingt noch genauer erforscht werden.

Das alles zugegeben, scheinen mir die Netznephridien der Anneliden trotzdem zu Gunsten der Einheitstheorie zu sprechen. Von welchem Zustande leiten wir denn das Nephridialsystem ab? Wir leiten es ab von einem Platodennetznephridium, ähnlich dem von *Gunda segmentata*, das durch paarige, segmental angeordnete Ausführungskanäle nach außen mündet. Bei anderen Tricladen mit weniger deutlich metamerer Anordnung der Organe sind auch die Ausführungsgänge des Wassergefäßsystems nicht deutlich metamer angeordnet. Auch bei Nemertinen gibt es bekanntlich Formen, bei denen das Nephridialsystem jederseits mehrere aufeinander folgende Ausführungsgänge besitzt, die aber, soviel man bis jetzt weiß, nirgends streng metamer angeordnet sind und sich auch rechts und links der Zahl nach gewöhnlich nicht entsprechen. Interessant ist das von MONTGOMERY und BÖHMIG¹⁾ beobachtete Vorkommen mehrerer getrennter Nephridien bei Nemertinen, das besonders genau von BÖHMIG (1893) bei *Stichostemma graecense* untersucht worden ist. Bei einem der größeren Exemplare, die BÖHMIG untersuchte, fand er rechts 9, links 8. Sie liegen hintereinander und sind ungleich lang. Ein

1) Aus den Untersuchungen von BÖHMIG wird mehr als je die große Uebereinstimmung der Terminalapparate des Nephridialsystems der Nemertinen mit den terminalen Wimperzellen des Wassergefäßsystems der Platoden ersichtlich. Bei *Geonemertes* besteht jeder Terminalapparat nur aus einer Zelle, so daß die Uebereinstimmung vollständig ist. Bei *Stichostemma graecense* bilden 2 bis 4 Terminalzellen den Verschuß des die Wimperflamme enthaltenden Trichters, so daß also alle Uebergänge bis zu den gewöhnlichen Formen bekannt sind, wo die Wand des Terminalapparates ein mehrzelliges Epithel ist. Aus den Abbildungen der Endkanäle von *Stichostemma* und *Geonemertes*, die BÖHMIG gibt, geht überdies hervor, daß ihr Lumen jedenfalls an den meisten Stellen intracellulär ist.

kleines Exemplar besaß jedoch nur ein Paar Nephridien. Nach BÖHMIG gehen die zahlreichen Nephridien durch Kontinuitätsunterbrechung aus den einfachen hervor, und er hat solche Stellen, wo die Unterbrechung stattfindet, direkt ermittelt.

Diese Verhältnisse interessierten mich, als ich mit ihnen bekannt wurde, deshalb besonders, weil ich in meinen theoretischen Ausführungen über die Entstehung der Annelidenmetamerie angenommen hatte, daß durch ganz ähnliche Kontinuitätsunterbrechungen aus einem Wassergefäßsystem, ähnlich dem von Gunda, die paarigen, metamer angeordneten, isolierten Nephridialbäumchen der unmittelbaren Annelidenvorfahren hervorgegangen seien.

Die Entwicklung des Nephridialsystems ist leider auch bei den Nemertinen ganz ungenügend bekannt. BÜRGER sagt darüber:

„Die Exkretionsorgane entstehen, wie das beim Pilidium und bei der DESORSCHEN Larve (von Hubrecht) beobachtet wurde, als geräumige Ausstülpungen des Ektoderms und treten bei ersterem an der Grenze von Vorderdarm und Larvenhaut, bei letzterer am Vorderdarm selbst auf. Sie schnüren sich vollständig von ihrem Mutterboden ab, so daß die ursprüngliche Ausmündung verloren geht und die definitiven Ausführungsgänge Neubildungen vorstellen müssen, die in der Hauptsache durch neue Sprosse der Exkretionsgefäße zustande kommen werden, denen aber auch Einstülpungen des Epithels entgegenkommen mögen.“

Dieser Befund läßt sich nun theoretisch kaum irgendwie verwerten.

Für die Theorie wäre es von der allergrößten Bedeutung, zu wissen, wie das Nephridialsystem von Gunda mit seinen metameren Mündungskanälen, wie überhaupt das Plectonephridialsystem der Tricladen mit seinen zahlreichen Ausführungsgängen ontogenetisch sich bildet. Leider wissen wir darüber gar nichts und wir sind vorderhand auf Mutmaßungen angewiesen. Die nächstliegende Vermutung ist nun doch wohl die, daß das Wassergefäßsystem der Tricladen aus so vielen gesonderten Anlagen (Einstülpungen des Ektoderms?) hervorgeht, als (bei Gunda metamer und paarig angeordnete) Ausführungsgänge vorhanden sind, daß sich diese Anlagen frühzeitig zu ebensovielen Wassergefäßbäumchen verästeln, deren Hauptstämme dann sekundär jederseits miteinander durch Anastomosen in Verbindung treten. Die Entwicklung würde also ganz ähnlich erfolgen, wie beim Tracheensystem der Insekten, das in seinem Aufbau überhaupt so weitgehende Analogien zu ihm dar-

bietet¹⁾. Sie würde aber auch, wenigstens mit Bezug auf die Zahl, das gesonderte Auftreten und die Anordnung der Anlagen, ganz ähnlich erfolgen, wie beim Plectonephridialsystem der Anneliden. In Verfolgung dieses Gedankenganges gelangt man dazu, die Annahme als wenigstens der Beachtung und Prüfung in hohem Grade wert zu halten, daß die Tendenz der Anneliden-nephridien zur Verästelung und in einigen Fällen zur Anastomosenbildung eine uralt überlieferte Neigung ist, die häufig nicht mehr zur Betätigung gelangt, vielfach aber, ich will unentschieden lassen, ob „noch“ oder „wieder“, aufflackert und gelegentlich sogar zur Herstellung eines altertümlichen Nephridialnetzes führen kann.

Man darf bei aller Würdigung der ontogenetischen Tatsachen, die auch mir ganz unerläßlich erscheint, ihnen doch nicht mehr Bedeutung beimessen, als sie verdienen. Ein verästeltes und gar mit einem anderen anastomosierendes Organ kann doch ganz wohl von einem anderen ebenfalls verästelten und anastomosierenden Organ abgeleitet werden, auch dann, wenn es sich wie dieses aus einer einfachen, unverästelten Anlage entwickelt. Auch ein unverästeltes Organ darf gewiß von einem verästelten abgeleitet werden, wenschon es in seiner Entwicklung kein verästeltes Stadium mehr durchläuft, die Bildung der Zweige eben ontogenetisch unterbleibt. Gesetzt den Fall, es findet sich bei einem höheren Tracheaten ein lokalisiertes Paar Atmungsorgane, jedes Organ durch ein Stigma nach außen mündend. Bei verwandten niederen Formen aber findet man an seiner Stelle ein Paar untereinander und mit dem übrigen Tracheensystem anastomosierender

1) Die Idee nimmt mich immer mehr gefangen, daß es sich hier nicht um eine bloße Analogie handelt, sondern daß das Tracheensystem das wahre Homologon des Nephridialsystems und Wassergefäßsystems ist. Trägt man dem angestammten histologischen Charakter der Arthropoden, der sich in der Kutikularisierung aller Derivate des Ektoderms und in der Unterdrückung aller Cilienbildungen ausprägt, gebührende Rechnung, so zeigt sich eine sehr weitgehende Übereinstimmung zwischen dem Tracheensystem z. B. eines Insektes und dem Wassergefäßsystem von Tricladen z. B. von *Gunda*: Verästelung, Anastomosenbildung, intercelluläres Lumen der weiteren Kanäle, intracelluläres der Kapillaren, verästelte Terminalzellen. Auch GOODRICH denkt in einer kurzen Bemerkung an die Möglichkeit einer Homologie.

Tracheenbäume. Nehmen wir an, alles übrige spreche dafür, daß beide Organe homolog sind. Dann wird auch der eingefleischteste Embryologe wohl kaum den Nachweis verlangen, daß in der Ontogenie dem lokalisierten gesonderten Organ das reich verästelte und anastomosierende vorausgehe und daß sich dann erst sekundär die Anastomosen und peripheren Zweige wieder rückbilden, die Hauptäste sich verkürzen etc.

Und dann muß man auch bedenken: Wie kann sich denn überhaupt ein verästeltes Organ oder ein Anastomosennetz ontogenetisch entwickeln? Wird es plötzlich als solches in situ entstehen? So etwas ist doch bei einem eigenwandigen selbständigen Kanalsystem nirgends beobachtet worden. Verästelte Organe (Gastrokanalsysteme, Drüsen, Atmungsorgane) entstehen erfahrungsgemäß entweder dadurch, daß eine einfache Organanlage bei fortschreitendem Wachstum nach verschiedenen Seiten Knospen treibt, die sich selbst wieder verästeln oder dadurch, daß die Wand der fortwachsenden und sich vergrößernden Organanlage von außen her eingestülpt und eingefaltet wird. Beide Prozesse laufen vielfach nebeneinander her und es ist oft schwer zu entscheiden, welcher von beiden der intensivere, der formbildendere ist. Die einfache Anlage eines kompliziert verästelten Organs vermag uns deshalb über die jüngste Vergangenheit desselben keine Auskunft zu erteilen, höchstens über die älteste Vorgeschichte. Sollte das Nephridialsystem sich als ektodermale Bildung erweisen, so würde die erste Anlage eines Nephridialbäumchens in Form einer sich in die Tiefe senkenden Zellreihe vielleicht an die Zeit erinnern, wo sich bei den Vorfahren der Platoden in das Parenchym versenkte Hautdrüsen-Zellreihen zu einem Wassergefäßsystem umzugestalten begannen¹⁾.

Vielleicht aber gibt man die Wahrscheinlichkeit meiner Ver-

1) Die von mir vertretene Auffassung, daß das Wassergefäßsystem phylogenetisch aus einem stark entwickelten Hautdrüsensystem hervorgegangen ist, muß besonders auch von dem Gesichtspunkte des angestammten histologischen Charakters der Platoden gewürdigt werden. Es kommt hier die ausgesprochene Neigung so vielfacher Derivate des Ektoderms in Betracht, sich tief in das Parenchym zu versenken. Wenn ich nicht irre, hat BLOCHMANN die sehr bestechende Ansicht geäußert, daß die terminalen Wimperzellen als selbst wieder in das umgebende Parenchym eingesenkte wimpernde Epithelzellen der Wandung der Wassergefäßkanäle zu betrachten seien. (Vergl. Fig. 4, p. 110.)

mutung gar nicht zu, daß das Nephridialsystem von *Gunda* durch Anastomosenbildung zwischen sich getrennt und metamer anlegenden Paaren von Nephridialbäumchen entstehe. Vielleicht setzt man — es liegen schon Andeutungen nach dieser Richtung vor — meiner Vermutung die andere gegenüber, daß die vielfachen Mündungen des Wassergefäßsystems der Tricladen sekundäre Bildungen seien, etwa den sekundären Porenkanälen der Längsstämme des Wassergefäßsystems mancher Cestoden vergleichbar, die in dieser Beziehung einen Parallellfall zu jenen Oligochäten darbieten, welche neben einem Nephridialnetz mit vielen Poren ein Meganephridium mit primärer Hauptöffnung besitzen. Der primären Hauptöffnung des Meganephridiums würde die Oeffnung der kontraktilen Hauptblase am Hinterende der Proglottis analog sein. Allein die zweite Vermutung, die nämlich, daß die vielfachen Mündungen des Tricladennephridialsystems sekundäre seien, ist doch deswegen weniger wahrscheinlich als die erste, weil von einer primären Mündung absolut nichts bekannt ist, weil jene vielfachen Mündungen die einzigen sind, die überhaupt vorkommen und, soviel man weiß, zudem alle unter sich gleich sind.

Ich verzichte hier darauf, kritisch zu untersuchen, wie sich die Resultate der entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen zu der von mir verteidigten Einheitstheorie verhalten. Da die Ontogenie des Wassergefäßsystems der Platyten so gut wie unbekannt ist, so fehlt der vergleichenden Ontogenie zur Zeit noch das tertium comparationis. Was die Polychäten anbetrifft, über deren Ontogenie in den letzten Jahren so eingehende und subtile Arbeiten von hervorragender Bedeutung erschienen sind, so haben diese Arbeiten gerade über das Nephridialsystem am wenigsten Auskunft gebracht. Ueber die erste Entstehung der Larvenniere weiß man gar nichts, und auch die Angaben über die erste Entwicklung der definitiven Nephridien sind sehr lückenhaft und ungenügend. Die ältere Arbeit von E. MEYER aus dem Jahre 1887 bleibt in dieser Beziehung immer noch unerreicht und unübertroffen. Am wichtigsten erscheint mir unter den neueren Befunden derjenige von ED. MEYER (1901), nach welchem bei *Polygordius* ein scharfer morphologischer Gegensatz zwischen Larvennephridium und Rumpfnephridien überhaupt nicht besteht. Die Kopfniere gehört als erstes larvales Nephridienpaar in die Region des vordersten 1. (HATSCHKEK entgangenen) Segmentes. Das zweite larvale Nephridienpaar wiederholt das erste für das 2. Körpersegment. „Mit Ausnahme des Endapparates beurkundet das zweite Paar

Larvennieren durchaus übereinstimmende Struktur- und Lageverhältnisse, wie die weiter folgenden, definitiven Nephridien.“ Der ganze Unterschied zwischen den „Metanephridien“ und dem zweiten Paar Larvennieren besteht nur darin, daß sie anstatt blindgeschlossener Endzellen offene Nephrostomata besitzen. Bekannt-

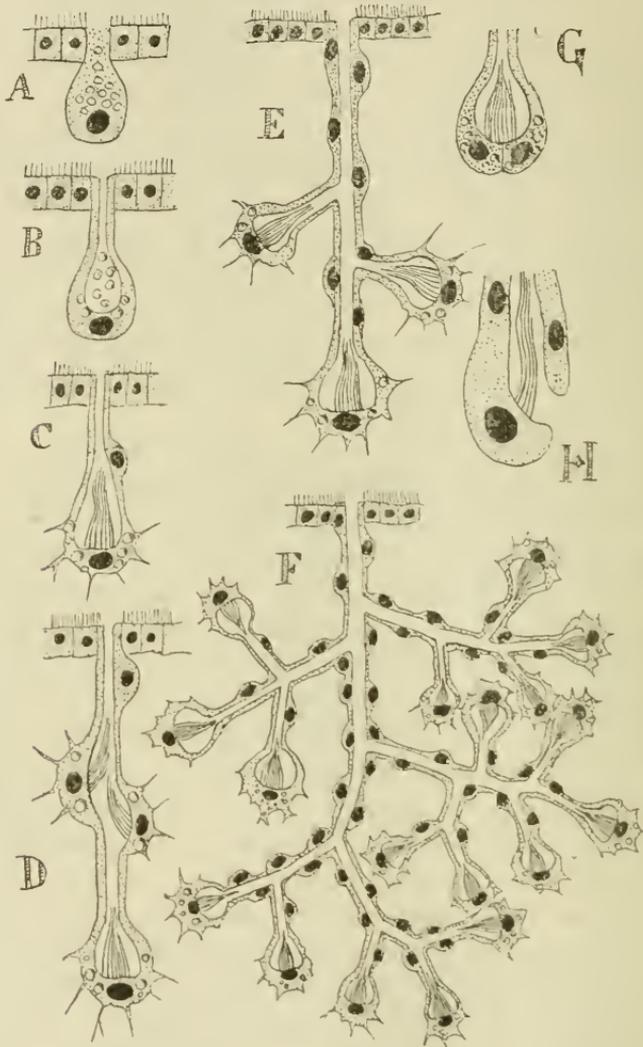


Fig. 4. A einzellige Hautdrüse, B ebensolche mit intracellulärem Lumen, C bewimperte subepitheliale Drüsenzelle mit intracellulärem Lumen des einzelligen Ausführungsganges, supponierter Ausgangspunkt für die Bildung des Wassergefäßsystems, D—F supponierte Ausbildungsstadien des Wassergefäßsystems, G bewimpertes zweizelliger Endkolben, H einfaches Nephrostoma.

lich ist GOODRICH zu einem ganz übereinstimmenden Resultate gelangt.

Viel eingehender als bei den Polychäten sind die Untersuchungen über die Entwicklung des Nephridialsystems der Oligochäten und Hirudineen. Auf diesen Gebieten haben Forscher von hervorragendem Geschick und scharfer Beobachtungsgabe viel wertvolles Material zu Tage gefördert. Aber sie sind noch keineswegs — es hängt dies wohl auch mit der schwierigen Deutung der so subtilen Strukturverhältnisse zusammen — zu einer Verständigung gelangt, und gerade in den wichtigsten Punkten fehlt die Uebereinstimmung.

Noch kürzlich haben BERGH und VEJDOVSKY, unstreitig erste Kämpfer auf dem vorwüflichen Gebiete, der erstere als Gegner der Einheitstheorie (die Bezeichnung rührt von ihm her) fast allein dastehend, was seinen Mut nur zu stählen scheint, der letztere besonnener Anhänger derselben, sich über Hauptfragen, die Entwicklung der Segmentalorgane der Oligochäten betreffend, die Köpfe rot ereifert. BERGH sagt (1899):

„Wirkliche Tatsachen, die für die eben besprochene Theorie (die Einheitstheorie) sprechen könnten, hat seit meinen früheren Arbeiten hierüber, soviel ich weiß, nur VEJDOVSKY beizubringen versucht, nämlich teils die vermeintliche Abgliederung der Segmentalorgane von einem kontinuierlichen, ektodermalen Nephridialstrang bei Lumbriciden, teils das vermeintlich ursprüngliche Geschlossensein der Trichterhöhle (der „Vakuole“) bei Rhynchelmis. Ich habe aber, was den ersten Punkt betrifft, nachgewiesen, daß VEJDOVSKYS Beobachtungen absolut nichts beweisen; was die zweite Sache betrifft (die Bildung des Trichters), so sind seine Untersuchungen nach den hier vorgelegten Beobachtungen entschieden unvollständig und teilweise unrichtig, letzteres gerade, was das Geschlossensein anbelangt. Nach alledem sehe ich auch hier nicht die geringste Veranlassung, den früher von mir vertretenen Standpunkt zu verlassen oder zu modifizieren.“

Aber auch VEJDOVSKY besteht (1900) in seiner Erwiderung auf der Richtigkeit seiner Angaben. Er schließt seine Mitteilung mit der Bemerkung ab:

„daß BERGH völlig im Recht ist, wenn er eine Revision seiner und anderer Untersuchungen über die Entstehung nicht nur des Trichters, sondern auch des ganzen Nephridialapparates der Annulaten überhaupt für notwendig erachtet“.

Wenn dem so ist, und besser als die beiden genannten Herren

kann das ja niemand wissen, so wird es wohl erlaubt sein, vorläufig mit dem vorwiegend aus vergleichend-anatomischem Material aufgebauten, provisorischen Gebäude der Einheitstheorie vorlieb zu nehmen, uns in demselben wohnlich einzurichten und in ihm weiter zu arbeiten, bis das ontogenetische Material an Bausteinen verwendbar sein wird. Dann wird es sich zeigen, ob diese Bausteine zur Reparatur, Befestigung und zum weiteren Ausbau des provisorischen Gebäudes geeignet sind, oder ob sie so beschaffen sind, daß man das alte abbrechen und aus dem ganzen alten und neuen Material ein neues Gebäude konstruieren muß.

4. Annelidenlarve und Annelid.

Ueber dieses Thema kann ich mich nach den vorausgehenden weitläufigen Erörterungen kurz fassen.

Ich habe die Frage verneint, ob die Entwicklung des Annelids aus der Trochophoralarve als ein Knospungsprozeß, d. h. als ein Vorgang ungeschlechtlicher Fortpflanzung, der Annelidenkörper als eine lineare, polymorphe Tierkolonie aufgefaßt werden könne.

Gegenüber der KLEINENBERGSchen Theorie von der Entstehung des Annelids aus der medusenähnlichen Larve durch Vorgänge der Substitution habe ich mich wo möglich noch ablehnender verhalten.

Für mich ist der Annelidenkörper nach wie vor gleichwertig einem einzigen Tubellarienindividuum, in welchem sich durch regelmäßige Anordnung und Wiederholung der Organe in zwei seitlichen Reihen ein metamerer Zustand ausgebildet hat.

Ich erblicke somit in der Entwicklung der Trochophoralarve zum Annelid und in der Entwicklung der MÜLLERSchen Larve zu der Seeplanarie zwei ganz analoge Vorgänge.

Was der Polychätenmetamorphose ihren besonderen Stempel aufdrückt, ist der Umstand, daß bei der Entwicklung mittelst auf frühen Entwicklungsstadien selbständig werdender, zur Ausbreitung bestimmter Larven der ganze langgestreckte Annelidenkörper nicht auf einmal gebildet werden kann. Es eilt in der Entwicklung derjenige Körperteil, der die zum Leben notwendigsten Organe enthält, weit voraus. Dieser Teil ist das Vorderende mit seinen Sinnesorganen und dem zugehörigen Nervensystem, mit seinem Mund, Schlund und Vorderteil des Darmes, mit dem vordersten Nephridienpaar (der sogen. Kopf- oder Urniere) und mit dem altererben

Lokomotionsorgan der freischwimmenden Larve, dem Prototroch, u. s. w. Dazu kommt vom Hinterende der Enddarm mit After. Der ganze übrige Großteil des Körpers, das gegliederte Soma, ist zunächst nur in der ersten embryonalen Anlage vorhanden. Es entwickelt und differenziert sich im Anschluß an das Vorderende des Körpers nur sukzessive und allmählich von hinten nach vorn nach Maßgabe der ihm vom schon funktionsfähigen Vorderkörper zur Verfügung gestellten Nahrung, die dieser frühzeitig aus eigener Kraft beschaffen muß. Der Vorgang, der sich am fortwachsenden Schwanzende abspielt, ist also wirklich, ganz streng genommen, ein Vorgang der fortgesetzten, gewissermaßen verspäteten embryonalen Entwicklung. Das dort befindliche Bildungsgewebe ist embryonales Gewebe, und speziell die Polzellen des Mesoderms sind aus dem frühen Stadium der Furchung zurückbleibende Zellen, die ihren embryonalen Charakter und ihre formative Potenz, solange sie existieren, beibehalten.

Da sich von der embryonalen Bildungszone am fortwachsenden Schwanzende aus ein zunächst innerlich, dann auch äußerlich typisch metamer gegliedertes Soma zu entwickeln hat, so wird der Anschein erweckt, als ob es sich um eine terminale Knospung von im Zusammenhang bleibenden Wurmindividuen (Metameren) handelte.

Wenn, wie es den Anschein hat, bei den langgestreckten Nemertinen das Wachstum des Körpers am Hinterende geschieht, so ist das in der Tat derselbe Vorgang wie bei den Anneliden.

Von hohem Interesse wäre es, zu erfahren, wie und wo das Wachstum des Körpers bei solchen langgestreckten Formen geschieht, bei denen der Mund und Pharynx hinten liegt. Deutliche Auskunft werden freilich nur solche Formen erteilen, die eine Metamorphose durchmachen, bei denen frühzeitig in der Entwicklung eine freischwärmende Larve gebildet wird. Denn bei den Formen mit direkter Entwicklung kann, da reichlich Nahrungsdotter vorhanden und die Ausbildung des Rumpfes nicht von dem Nahrungserwerb des larvalen Vorder- resp. Hinterkörpers abhängig ist, die Entwicklung des Gesamtkörpers eher gleichzeitig erfolgen. Es ist ja bekannt, daß auch bei denjenigen Annulaten, welche dotterreiche Eier besitzen, die Ausbildung des gegliederten Soma oft fast gleichzeitig geschieht, obschon sicher anzunehmen ist, daß das terminale Wachstum schon den langgestreckten Vor-

fahren der Anneliden eigen war. Die metabolische Entwicklung, die jenes terminale Wachstum meiner Ansicht nach bedingt, halte auch ich, verglichen mit der direkten, für die ursprüngliche Entwicklungsform nicht nur der heutigen Anneliden, sondern auch ihrer turbellarienähnlichen Vorfahren.

Unter den Turbellarien kommt, so viel bekannt, die metabolische Entwicklung nur innerhalb der Abteilung der Polycladen vor. In dieser gibt es nun allerdings eine Gruppe, wo der Mund mit Pharynx im langgestreckten Körper weit hinten, nahe am Hinterende, doch von diesem durch den Kopulationsapparat getrennt, liegt. Es ist die Gruppe der bandförmigen Cestoplaniden, deren Habitus fast nemertinenähnlich zu nennen wäre, wenn der Körper nicht viel flacher und zarter wäre als bei diesen. Leider ist die Entwicklung der Cestoplaniden unbekannt. Wenn bei ihnen Larvenentwicklung vorkommen sollte, so wäre es von höchstem Interesse, zu erfahren, in welcher Weise sich das langgestreckte, in seinem größten Teile präoral gelagerte, pseudometamere Soma entwickelt. Ich vermute, auch durch eine Art terminalen Wachstums. Die Bildungszone kann aber hier nicht hinten am Körper liegen. Wahrscheinlich liegt sie vorn am Körper in der Gegend unmittelbar hinter dem Gehirn und Augenbezirk. Hier wird wohl der Hauptdarm immer weiter nach vorn auswachsen und hier werden wohl sukzessive vor den schon gebildeten neue Darmäste aus ihm rechts und links hervorzunehmen, wird der Körper sich von vorn nach hinten differenzieren; gerade umgekehrt wie bei den Anneliden, wo hinter den schon gebildeten segmentalen Organen aus der präanalen Bildungszone immer neue angelegt werden und der Körper sich von hinten nach vorn fortschreitend differenziert.

Der Larvenkörper der Anneliden, aufgefaßt als embryonales Annelid, an dem vorläufig nur das zur selbständigen Existenz und zum Schwärmen Notwendigste funktionsfähig ausgebildet ist — es handelt sich, abgesehen vom After, ausschließlich um Organe des Kopfendes des Körpers — besitzt in dem Prototroch und in den mit diesem zusammenhängenden Gebilden ein der freischwimmenden Lebensweise angepaßtes spezifisches Larvenorgan. Ein solches Prototroch war nach unserer Meinung sicherlich kein Attribut des erwachsenen Körpers der turbellarienähnlichen Vorfahren der Anneliden. Wohl aber ist es gewiß als Larvenorgan ein uraltes Gebilde, d. h. es war schon bei der Larve der Stammform vorhanden.

Ich komme hier auf eine prinzipielle Seite der ganzen Frage

zu sprechen, die ich selbst schon wiederholt erörtert habe, so daß ich mir hier eine längere Diskussion ersparen darf. Ich habe schon oft gegen diejenige Auffassung der Ontogenie polemisiert, die in den Larvenstadien einer Tierform ohne weiteres die getreue Reproduktion ihrer Stammform erblickt. In dieser rasch reproduzierten Ahnenreihe ragt dann selbstverständlich als eine besonders prägnante Persönlichkeit der Stammvater des Geschlechtes hervor. So ist die Trochophora das flüchtig auftauchende Bild des Ahnherrn des mächtigsten Geschlechtes der Geringelten, das jetzt die Welt beherrscht; die Rotatorien ihrerseits aber sind stolz darauf, in ganz direkter Linie von jenem Ahnherrn abzustammen und zugleich seine altaristokratische vornehme Einfachheit beibehalten zu haben. Gewisse Nörgeler aber wagen zu zweifeln und machen kein Hehl aus ihrer Ansicht, daß die Rotatorien, weit entfernt, allem, aber verschämt armem Adel anzugehören, modernes Proletariervolk seien, das von der Hand in den Mund lebt und das man in der guten alten Zeit gar nicht gekannt habe. Mit CLAUS und DOHRN habe ich selbst häretisch an der Echtheit des berühmten Naupliusbildes gezweifelt, das den ehrwürdigen Stammvater derer vom Spaltfuß darstellen soll.

Mit Bezug auf diesen letzteren Punkt scheint die Verständigung gekommen zu sein. Man anerkennt wohl jetzt ziemlich allgemein, daß die ursprünglichen Crustaceen gestreckte, vielgliedrige, ziemlich homonom segmentierte Formen waren, die in den heutigen Phyllopoden ihre nächsten Verwandten besitzen und die selbst schon in ihrer Entwicklung ein naupliusähnliches Stadium durchliefen. Auch die heutigen Copepoden haben mancherlei ursprüngliche Merkmale, allein gegenüber den Phyllopoden erweisen sie sich hauptsächlich in der Reduktion der Segmentzahl, in der Verkürzung des Herzschauches, in der Konzentration des Nervensystems und wohl auch in dem Fehlen der zusammengesetzten Augen als weniger primitiv. Sie stehen zu der Urform der Krebse und zur Naupliuslarve in einem ähnlichen Verhältnisse, wie etwa *Dinophilus* oder *Ophryotrocha* zu der Stammform der Anneliden und zur Trochosphaeralarve. Würde einmal die Existenz einer Gruppe naupliusähnlicher Krebse entdeckt werden, so würde ich dieser Gruppe innerhalb der Crustaceen eine ähnliche Stellung anweisen, wie den Rotatorien innerhalb der Würmer.

Daß die vielgliedrigen, selbst schon hochorganisierten Urkrebse von chätopodenähnlichen Vorfahren abgeleitet werden müssen, darüber herrscht wohl so ziemlich Einigkeit. Die Konsequenz

davon ist, daß auch ihre Entwicklungsstadien auf Entwicklungsstadien der chätopodenähnlichen Stammformen zurückgeführt werden müssen, vor allem der Nauplius auf die Trochophora. In dieser Beziehung brauche ich bloß zu wiederholen, was ich in meinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie 1889 und schon vorher gesagt habe:

„Der Nauplius ist also auf eine Trochophoralarve zu beziehen, in welche schon Krebscharaktere zurückverlegt sind, sie ist ungegliedert, enthält die Anlagen des vorderen Kopfteils der erwachsenen Krebse mit dem Munde und die Anlage des hintersten Leibesendes mit dem After. Zwischen beiden liegt eine embryonale Bildungszone, von der aus bei der Weiterentwicklung der Larve sich der übrige Körper anlegt und wie bei den Anneliden von hinten nach vorn fortschreitend differenziert. Der Nauplius ist eine typische Krebslarve; die Vorfahren der Krebse besaßen noch keine typische Naupliuslarve, noch weniger stammen sie von einer naupliusähnlichen Stammform ab.“

Auf die Begründung dieser Thesen komme ich nicht zurück. Ich habe aber früher einen wichtigen Punkt nicht genügend akzentuiert, den nämlich, daß das frühzeitige Auftreten der Krebsgliedmaßen bei der der Trochophora entsprechenden Krebslarve in Verbindung zu bringen ist mit dem allgemeinen histologischen Charakter nicht nur der Krebse, sondern überhaupt aller Arthropoden, der sich in diesem Organisationstypus frühzeitig ausgebildet und so fest eingewurzelt hat, daß eine Abweichung von dem traditionellen Gebahren ein Ding der Unmöglichkeit zu sein scheint. Ich habe einen positiven und einen negativen Charakterzug, die aber miteinander zusammenhängen, im Auge, nämlich 1) die exquisite Neigung zur Kutikularisierung bei allen Epithelien und 2) die Impotenz des Arthropodenepithels oder überhaupt der Arthropodenzelle, bewegliche Wimperhaare zu bilden. Diese Impotenz erklärt das Verschwinden des Prototrochs und der damit in Zusammenhang stehenden Organisation und das kompensatorische, in den Dienst der Larvenausbreitung sich stellende frühzeitige Auftreten der Krebsschwimmfüße.

In ähnlichen Beziehungen, wie die Crustaceen zu den Chätopoden, stehen nun nach meinem Dafürhalten die Anneliden zu den Turbellarien, speziell zu solchen Turbellarien, bei denen die inneren Organe schon metamer gruppiert sind. In konsequenter Verfolgung unserer Prinzipien gelangen wir also auch dazu, die Larve der ersteren auf die Larve der letzteren und die Entwicklung der Trochophora zum Annelid durch eine Art terminaler Knospung u. s. w. auf die Entwicklung einer langgestreckten, metameren

Turbellarienform (mit dem Mund am Vorderende) aus der Larve durch terminales Wachstum zurückzuführen. Von diesem Standpunkt gewinnt die MÜLLERSche Polycladenlarve, als die einzige bekannte Turbellarienlarve, eine hervorragende Bedeutung, und es wäre dringend zu wünschen, daß ihre Entwicklung und ihr feinerer Bau einer erneuten subtilen Untersuchung unterzogen würde. Schon ältere Embryologen, namentlich BALFOUR, haben ihre Bedeutung erkannt. Von den neueren Morphologen hat, soviel ich weiß, nur THIELE (1891) ihre hohe morphologische Wichtigkeit in vollem Maße gewürdigt.

Unser Gesichtspunkt ist also, analog dem für die Naupliuslarve eingenommenen, folgender. In dem Maße, wie sich ganz allmählich die Organisation der turbellarienähnlichen Vorfahren der Anneliden in die Annelidenorganisation verwandelte, in demselben Maße und im selben Schritt und Tritt nahm die Turbellarienlarve den Charakter der typischen Trochophora an.

Immer von demselben Gesichtswinkel aus müßten wir dann versuchen, für die Turbellarien selbst wieder Anknüpfungspunkte nach unten zu suchen. Diese Anknüpfungspunkte fand ich und finden mehrere Forscher in den Cölenteraten, speziell in den Ctenophoren und es würde unsere Aufgabe sein, auch die Turbellarienlarve auf ähnliche Stadien in der Cölenteratenentwicklung und überhaupt die Turbellarienentwicklung auf die Cölenteratenentwicklung zurückzuführen.

Mit diesen Ausführungen dürfte unser alter Standpunkt neuerdings genügend markiert sein. Zur Charakteristik einer Tierart gehören alle Formenzustände, die sie durchläuft, bis wieder der gleiche Zustand erreicht ist, bis der Zyklus wieder geschlossen ist. Bei dem Versuch der phylogenetischen Ableitung einer Tierform ist nicht einfach das erwachsene Tier von der Larve abzuleiten, sondern es ist der ganze Entwicklungskreis einer Form auf den ganzen Entwicklungskreis einer anderen zurückzuführen. Wenn ich nicht irre, hat besonders auch SAMASSA auf die Notwendigkeit dieses Verfahrens aufmerksam gemacht und treffend von einer „Phylogenie der Ontogenien“ gesprochen. Von solchen Gesichtspunkten aus decken sich vielfach vergleichende Anatomie und Ontogenie, indem letztere sich als vergleichende Anatomie korrespondierender Entwicklungsstadien betätigt.

Mein Standpunkt ist nach alledem auch bei der Beurteilung ganz früher Entwicklungsstadien, etwa der Furchungsstadien ge-

geben. Besonders WHITMAN und WILSON und ihre Schüler, sodann in neuerer Zeit in hervorragender Weise EISIG, haben auf die weitgehende Uebereinstimmung gewisser Furchungsstadien bei sehr verschiedenen Gruppen des Tierreichs (z. B. Ctenophoren, Polycladen, Anneliden, Gastropoden, Lamellibranchier) hingewiesen. Es handelt sich nicht nur um eine gewissermaßen zufällige Aehnlichkeit, die durch einen ähnlichen Furchungsverlauf bedingt wird, sondern zweifellos um fundamentale morphologische Uebereinstimmungen, um Homologien von Furchungszellen von ganz bestimmter Valenz, die ihre große phylogenetische Bedeutung haben. WILSON nennt das „ancestral reminiscence“. Ich unterschreibe in dieser Beziehung alles, was EISIG in seinen lichtvollen und durchdachten Ausführungen in Uebereinstimmung mit WILSON, CONKLIN u. a. sagt. Allein in der phylogenetischen Deutung der weitgehenden Uebereinstimmung kann ich EISIG nicht beipflichten. EISIG geht so weit, in den betreffenden Furchungsstadien Reminiszenzen einer gemeinsamen Stammform zu erblicken, während ich in ihnen nur Reminiszenzen an Furchungsstadien (also an Entwicklungsstadien) gemeinsamer Stammformen erkennen kann. Ich stimme in dieser Beziehung mehr mit WILSON überein, der den Ausdruck „ancestral reminiscence“ gebraucht um „to denote any feature of development, the meaning of which is only apparent in the light of earlier historical conditions, whether of the adult or of the embryo“. Die oben erwähnten, die Furchungsstadien betreffenden Tatsachen „may well give us hope that, when the comparative study of cell-lineage has been carried further, the study of the cleavage-stages may prove as valuable a means for the investigations of homologies and of animal relationships as that of the embryonic and larval stages“. So wenig ich aber RABL beipflichten kann, wenn er sich vorstellt, daß alles was aus den Polzellen des Mesoderms bei den Anneliden hervorgeht, einst in einer Vorfahrenform durch ähnlich gelagerte Geschlechtszellen in der Zweizahl oder doch in sehr geringer Zahl repräsentiert war, vielmehr in diesen Polzellen embryonale Furchungszellen erblicke, die infolge der besonderen Entwicklungsweise des Annelidenkörpers (Bildung desselben durch die vermeintliche terminale Knospung) sich noch lange erhalten und nach Art embryonaler Makromeren noch lange und immer wieder neues Zellmaterial liefern müssen; so wenig glaube ich, daß irgend ein Organ, das aus einer bestimmten, charakteristischen Furchungszelle hervorgeht, irgendwie einmal in dieser oder ganz

ähnlicher Form existiert habe. Aufschluß über diese Fragen wird, wie ich glaube, erst eine ganz genaue Vergleichung der Entwicklungsgeschichten der Polycladen und der verschiedenen Cölenteraten unter genauer Eruierung des Zellenstammbaumes des Körpers dieser Tiere liefern. Ich glaube, diese Untersuchung wird der von WILSON, E. MEYER, mir und anderen vertretenen teloblastischen Auffassung recht geben, aber zur Zeit haben auch wir noch keine genügenden Anhaltspunkte, um zu beurteilen, durch welche Organe oder Komplexe geweblicher Elemente in der weit zurückliegenden ältesten Metazoenstammform die verschiedenen als Teloblasten gedeuteten Blastomeren der Furchungsstadien der Bilaterien repräsentiert waren.

Ich habe zum Schlusse noch auf einige die Trochophoralarve betreffende Punkte kurz zurückzukommen.

Der erste Punkt betrifft die Ausbildung von Larvengewebe und Larvenorganen, die später vollständig verschwinden. Diese Erscheinungen spielen in den Theorien derjenigen, die das Annelid oder irgend eine andere sich metabolisch entwickelnde Tierform auch phylogenetisch aus der Larve der betreffenden Form entstehen lassen, selbstverständlich eine sehr große Rolle. Sie sind es sicherlich, die KLEINENBERG zu der besonderen Form der Lehre von der phylogenetischen Substitution von Organen geführt haben, die er in seiner Lopadorhynchusarbeit vertritt. Für mich handelt es sich auch hier nur um spezielle Fälle des allgemeinen Gesetzes, daß stark arbeitende Zellen und Gewebe sich eben stark abarbeiten, abnutzen und schließlich funktionsunfähig werden — und daß in dieser oder jener Weise für ihren Ersatz gesorgt ist. Dieser Ersatz geschieht bekanntlich in der mannigfaltigsten Weise, und es kann nicht meine Aufgabe sein, mich hierüber zu verbreiten. Eine Hauptform, vielleicht die häufigste, ist die, daß jeweilen nur ein Teil der Zellenarmee zur Arbeit und ins Gefecht geschickt wird, während ein anderer zwar kleiner, aber lebens- und vermehrungskräftiger jeweilen als Reserve zurückbleibt. Bald steht hinter einer jeden kleinen Gruppe von aktiven Zellen eine Reserve- und Ersatzzelle, bald ist für eine große breite Front, die sich aufopfert, nur an geschützter, gedeckter Stellung eine kleine Reserve vorhanden. In diesem Falle sichert die große aktive Front gewissermaßen einen Waffenstillstand, während dessen sich die kleine Reserve rasch vermehrt, in aller Stille organisiert und dann plötzlich nach Ablauf des Waffenstillstandes (ich denke an die Puppenperiode) als neues, lebenskräftiges Zellenheer mit neuen Mitteln den

Kampf ums Dasein aufnimmt. Nichts ist in dieser Beziehung so instruktiv wie die vergleichende Betrachtung der geweblichen Vorgänge bei den verschiedenen Formen der Insektenmetamorphose. Die komplizierten Vorgänge der vollkommenen Metamorphose der Zweiflügler und Schmetterlinge, wo die Anlagen der meisten Organe des erwachsenen geflügelten Insektes in Form von kleinen und lokalisierten Imaginalherden im Körper der Puppen vorhanden sind, lassen sich durch eine Reihe von vermittelnden Erscheinungen auf die ursprünglichen Vorgänge der allmählichen Metamorphose zurückführen. Die Hauptursachen, die sie herbeigeführt haben, sind — darüber dürften wohl die meisten Forscher heutzutage einig sein — erstens die zunehmende Divergenz in den Lebens- und Anpassungsverhältnissen von Larve und erwachsenem geflügeltem Insekt und zweitens die intensiven und lange dauernden Lebensverrichtungen der Larvengewebe, die sie zu neuen hohen Leistungen, wie sie die Umbildung in die Gewebe der Imago verlangt, unfähig machen.

Es wundert mich, daß KLEINENBERG bei den Reflexionen über seine Substitutionslehre nicht die Vorgänge bei der vollkommenen Metamorphose der Insekten berücksichtigt hat. Hätte er dies getan, so hätte er wahrscheinlich erkannt, daß er nicht auf dem richtigen Wege war. Er würde wahrscheinlich eingesehen haben, daß die komplizierten, von Katastrophen begleiteten Verwandlungen, die während der Entwicklung so vieler Meerestiere vorkommen, deren Larven exquisit dem pelagischen Leben angepaßt sind, von ganz ähnlichen Gesichtspunkten aus zu beurteilen sind, wie die vom Untergang des größten Teiles des Larvenkörpers begleitete vollkommene Metamorphose einer Fliege. Auch die auffälligste Erscheinung, das Abwerfen der Scheitelplatte der Larve und die Neubildung des Gehirnganglions, die gelegentlich vorkommt — sonst wird das zentrale Nervensystem, wenigstens in seiner äußeren Form, von der Verwandlungskatastrophe noch am meisten verschont — wird sich nur als ein extremer Fall einer Reihe herausstellen, deren Ausgangspunkt eine ruhige, kontinuierliche Entwicklung, der phylogenetischen vergleichbar, ist, deren Ende aber durch den biologischen und physiologischen Zwiespalt zwischen Larve und erwachsenem Tier herbeigeführt, die fast plötzliche Quasi-Neuschöpfung des erwachsenen Tieres nach über den Larvenkörper hereingebrochener Katastrophe ist. Die phylogenetische Entstehung von *Phoronis* (nach Analogie des KLEINENBERGSchen *Lopadorhynchus*) in der Actinotrophalarve, wobei der Wurm sich eine Zeitlang vom müden und abgearbeiteten Gehirn seiner

Larve, als seines eigenen Erzeugers ernährt, geht über mein Vorstellungsvermögen.

Es wäre nicht schwer, bei der Metamorphose der pelagischen und anderer Larven auch im einzelnen viele und große Analogien zu den Vorgängen bei der vollkommenen Metamorphose der Insekten nachzuweisen. Ich muß hier darauf verzichten und, nur ein Beispiel herausgreifend, auf die Anlage des größten Teiles des Nemertinenkörpers in der Pilidiumlarve hinweisen. Sind die 4 eingesenkten Ektodermblasen nicht Imaginalscheiben des Nemertinenkörpers?

Aber der Ersatz für abgearbeitete Larvengewebe, die zu Grunde gehen, jedoch in ökonomischer Weise in dieser oder jener Form als Nahrung für den sich weiterentwickelnden Körper verwertet werden, braucht nicht nur in der Weise zu geschehen, daß Reservegewebe in Form von diffus zerstreuten oder mehr oder weniger lokalisierten Imaginal- oder Regenerationsherden zurückgelegt wird, Material, das während des Larvenlebens schlummert und erst nachher kraftvoll in Aktion tritt; sondern er kann auch in anderer Weise sich vollziehen. Speziell bei den Anneliden tritt ja während des Larvenlebens nur der Vorderkörper in Aktion, nur seine Gewebe arbeiten sich ab und müssen später wieder ersetzt werden. Wenn nun Organe in der Vielzahl vorhanden sind, wie das ja beim Annelid in exquisiter Weise der Fall ist, so braucht das Larvenorgan doch nicht an Ort und Stelle ersetzt zu werden. So braucht das vorderste Nephridienpaar des Annelidenkörpers, das während des Larvenlebens funktioniert, nicht wieder als solches ersetzt zu werden. Es treten eben an seiner Stelle die inzwischen ausgebildeten folgenden Paare definitiver Nephridien in Funktion. Daß sich gelegentlich auch ein 2. oder 3. Nephridienpaar frühzeitig abarbeitet und nicht wiederersetzt wird, hat nichts Auffälliges an sich.

Wenn unsere Ausführungen, die in der Hauptsache mit den Ansichten mehrerer anderer Fachgenossen übereinstimmen, das Richtige treffen, so ist zu erwarten, daß auch bei den Chätopoden die Vorgänge der Metamorphose da am abruptesten, die Katastrophe am Larvenkörper da am größten ist, wo die Larve am meisten dem von der Lebensweise des erwachsenen Würmes so stark abweichenden pelagischen Leben angepaßt ist. Dieses letztere ist nun sicherlich am meisten bei denjenigen Larven der Fall, deren Körper durch starke Ausdehnung des Blastocöls blasig aufgebläht ist. Daß es sich hier um eine direkt mit der pelagischen

Lebensweise zusammenhängende Erscheinung handelt, wird doch gewiß niemand bestreiten.

Ein hochinteressanter Fall einer solchen „vollkommenen Metamorphose“ ist nun in der Tat durch die schönen Untersuchungen von WOLTERECK bei der Entwicklung der *Polygordius*-Arten der Nordsee, die, wie auch ihre Verwandten im Mittelmeer, in der Jugend buchstäblich Wasserköpfe sind, genau bekannt geworden, nachdem schon früher METSCHNIKOFF (1870) und RAJEWSKI (1871) einige der auffälligsten Vorgänge bei der Metamorphose der Helgoländer Larve von *Polygordius* beobachtet hatten.

BRANDES, der zuerst die WOLTERECKSche Arbeit signalisierte (1901), machte auf diese Vorgänge zu Gunsten seiner eigentümlichen Ansicht aufmerksam, daß die Metamorphose der Hirudineen eine Art Generationswechsel sei¹⁾. Es wurde mir wind und wehe, als ich folgendes las: „Daß auch die Trochophora von *Polygordius* sich nicht direkt zum jungen Wurme metamorphosiert, dieser letztere vielmehr in der Leibeshöhle der Larve selbständig heranwächst und schließlich sich aus ihr herauslöst, scheint mir über jeden Zweifel erhaben.“ Da hätten wir also zu der Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus* noch eine Entstehung der Annelids in der Nordseelarve von *Polygordius*, denn in der Tat: „Die Wurmanlage ist während des ganzen Larvenlebens nach außen von der Leibeswand der Trochophora umgeben.“ Schließlich sprengt der vorher gefaltete Rumpf des Wurmes die Larve, dehnt sich und streckt sich, und während die Larvenhaut mit ihren Wimperreifen, Radiärnerven, Ganglienplexus, Drüsen und Muskeln abgestoßen oder gefressen wird, holt sich der Rumpf die Scheitelplatte der Larve herbei und setzt sie als Kopf (Prostomium) seinem kopflosen Vorderende wie einen Deckel auf. Ich muß gestehen, daß sich mein Unbehagen noch steigerte, als mir die WOLTERECKSche erste Arbeit selbst (die Habilitationsschrift, 1901) zu Gesichte kam. Hier wird immer

1) Es ist allerdings nicht ganz undenkbar, daß die Imaginalherde bei vollkommener Verwandlung im Körper der Larve so stark lokalisiert wären, daß die ganze Imaginalform aus einer einheitlichen Anlage, vielleicht schließlich einer einzigen Zelle hervorginge. Solange es nicht ganz sicher nachgewiesen ist, daß bei den Trematoden die Bildung der Redien und Cercarien auf parthenogenetischer Fortpflanzung beruht, ist die Möglichkeit der vorstehenden Deutung für diesen Fall nicht ganz ausgeschlossen.

betont, „daß das am meisten Charakteristische der Trochophora von *Polygordius lacteus* und *appendiculatus* die Entstehung des Annelids innerhalb der Larve ist“. Ich bin auch durch die eben erschienene ausführliche Arbeit WOLTERECKS und durch dessen Vortrag „Ueber die Entwicklungstypen der *Polygordius*larve“ nicht ganz beruhigt worden. Denn obschon er in diesen Publikationen die vollständige Neubildung des Annelids innerhalb des Larvenkörpers nicht mehr so stark betont und obschon er Vergleiche mit anderen Metamorphosen, auch mit der direkten Entwicklung, anstellt, so bleibt er doch eher geneigt, bei den Anneliden den komplizierten Modus der vollkommenen Verwandlung für älter als die anderen Entwicklungsformen zu halten. Er betont dabei, daß wir es hier (bei *Polygordius* und denjenigen Nemertinen, die eine *Pilidium*larve bilden) zum Teil gerade mit den ursprünglichsten Formen beider Tierstämme zu tun haben, und sagt ferner: „Auch die altertümlichen, vielleicht an Cölenteraten, speziell Ctenophorenvorfahren anklingenden Charaktere unserer Trochophora (Scheitelorgan, diffuser Ganglienplexus, 8 nervöse Räden) kämen dabei in Betracht. Jedenfalls scheinen sie sich weit schlechter mit einer sekundär abgeleiteten Entwicklungsweise zu vertragen, als die durch Brutpflege u. a. häufig modifizierte und reduzierte Larvenorganisation ‚typisch‘ sich entwickelnder Formen.“

Ich gebe zu, daß sich über die Bedeutung der interessanten Strukturverhältnisse der Trochophoralarve, mit denen uns die neuen subtilen Untersuchungen und nicht zum mindesten die von WOLTERECK bekannt gemacht haben, noch sehr viel diskutieren lassen wird. Gewiß aber auch darüber, ob *Polygordius* und die *Pilidium*-Nemertinen gerade die ursprünglichen Formen ihrer respektiven Abteilungen sind. Ich hoffe aber auch, daß WOLTERECK, namentlich bei einer erneuten vergleichenden Prüfung der verschiedenen Formen der Metamorphose, besonders auch derjenigen der Insekten, sich doch der Ansicht nähern wird, daß sich die vollkommene Metamorphose des Nordsee-*Polygordius* zu der ohne größere Katastrophen verlaufenden kontinuierlichen Entwicklung anderer Anneliden ähnlich verhält, wie die vollkommene Metamorphose der höchsten Insekten, „deren Lebensweise als Larve und Imago sehr verschieden ist“, zu der allmählichen, kontinuierlichen der niederen. Die WOLTERECKSche Untersuchung liefert ja gerade einen neuen, hervorragend wichtigen Beweis für die Richtigkeit der Voraussetzung, die der Ableitung der vollkommenen

von der allmählichen Verwandlung der Insekten zu Grunde liegt, daß nämlich Larvenstadien selbständig variieren und sich ganz bestimmten Verhältnissen anpassen, also känogenetisch sich verändern können, ohne daß dadurch das Endstadium auch nur im mindesten beeinflußt zu werden braucht. WOLTERECK hat das auch sehr klar erkannt und die völlige Unabhängigkeit, welche zwischen Larve und Imago besteht, scharf beleuchtet: „Nicht nur haben beide fast keine funktionierende Zelle gemeinsam, sondern die pelagische Larve variiert und verändert sich auf eigene Faust, ja bildet einen ganz neuen Modus¹⁾ der Wurmbildung heraus, ohne daß dieser Wurm selbst sich irgend wesentlich modifizierte, nur in den Potenzen seiner Keimzellen stecken die Unterschiede. Wir werden unwillkürlich an jene Schmetterlinge erinnert, deren Raupen verschieden sind, während die Imagines sich gleichen.“

Ich kann diesen Abschnitt nicht abschließen, ohne noch auf einen, meiner Ansicht nach sehr wichtigen, Punkt der WOLTERECKschen Untersuchung kurz einzugehen. Ich habe mich immer und immer wieder aufs höchste gewundert, daß WOLTERECK in keiner seiner drei Arbeiten näher auf die Bedeutung jener in der Mitte der Hyposphäre der Nordseelarve gelegenen Oeffnung eingeht, die er als „anus larvae“ bezeichnet und auch nicht auf die Bedeutung der geräumigen Höhle, in die sie führt und die ich vorläufig als Bruthöhle bezeichnen möchte. In der Tat liegt, ganz genau genommen, die gefaltete Anlage des Wurmkörpers in dieser Bruthöhle und nicht im Blastocöl. Ich kann nun kaum glauben, daß ich mich täusche, wenn ich die Verhältnisse so deute, daß die bei der Mittelmeerlarve im Analpole, d. h. in der Mitte der Hyposphäre gelegene zapfenförmige Anlage, die allmählich zum langen gegliederten Rumpfe auswächst, bei der Nordseelarve in den Kopf, d. h. in den Larvenkörper teilweise eingestülpt ist. So etwas ist bei dem larvalen Wasserkopf dieser Anneliden, in dem das Blastocöl so stark ausgedehnt ist, wohl möglich, so etwas aber wäre bei massiveren Larvenformen nicht möglich. Der „anus larvae“ ist also nach meiner Meinung gar kein Anus, sondern die Einstülpungsöffnung der in den Larvenkörper zurückgezogenen Wurmanlage. Die Wand der Bruthöhle ist der eingestülpte vorderste Teil des Wurmrumpfes oder der hintere Teil des larvalen Wurmkopfes. Bei der plötzlichen Metamorphose „bricht“ der Wurm nicht „aus der Larve hervor“, sondern er tritt, indem er

1) Das ist ja eben meine Meinung!

sich streckt, aus der Einstülpungsöffnung hervor, und der eingestülpte Teil (die Wand der Bruthöhle) stülpt sich dabei, wenigstens partiell, wieder aus. Es entsteht also in Wirklichkeit das Annelid nicht in der Larve, sondern an derselben Stelle wie bei den Mittelmeerlarven, an dem Wurmzapfen, der an dem in den blasigen Körper zurückgestülpten wirklichen Analende liegt. Es würde sich also hier um ganz analoge Erscheinungen handeln, wie bei der inneren Knospung der Suctoria (z. B. *Tokophrya quadripartita*), die ja leicht auf die äußere Knospung zurückgeführt werden konnte, oder bei der Anlage der Extremitäten in der Larve und Puppe der Fliegen oder bei der Bildung des ganz oder teilweise in den hydropischen Larvenrumpf (Finnenblase) eingestülpten Scolex der Bandwürmer u. s. w. Sollte ich mich in dieser Beziehung täuschen, so würde ich gänzlich an dem heuristischen Wert unserer vergleichenden Methoden irre werden.

Manche der vorstehend entwickelten Gedanken habe ich früher schon wiederholt geäußert. Viele von ihnen befinden sich in Uebereinstimmung mit Ideen anderer Forscher, unter denen ich E. MEYER, RACOVITZA, THIELE und WILSON hervorhebe.

Zweiter Hauptabschnitt.

Die Gonocöltheorie.

Historisches.

Die Gonocöltheorie betrachte ich als erste wichtige Ergänzung der Theorie von der Entstehung der Articulatenmetamerie. Eine zweite ebenso wichtige erblicke ich in der Hämocöltheorie, die ich im dritten Hauptabschnitt dieser theoretischen Arbeit entwickeln werde.

Wenn ich davon absehe, daß RABL und HATSCHEK die Polzellen des Mesoderms, von denen aus das Material für die Cölom-säcke geliefert wird, phylogenetisch als Geschlechtszellen deuteten, so findet sich der Grundgedanke der Gonocöltheorie meines Wissens zum ersten Mal 1878 bei HATSCHEK ausgesprochen. In seinen bekannten Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden weist er bei der Untersuchung der Frage, welche Teile in der Trochophoralarve wohl den Geschlechtsorganen der Rotatorien ent-

sprechen, auf die Mesodermstreifen hin und bemerkt sodann, daß folgende Tatsachen vielleicht späterhin als Grundlage einer theoretischen Vergleichung dienen können:

„Bei den Rotatorien (und auch bei anderen Formen mit primärer Leibeshöhle) finden sich geschlossene Geschlechtsdrüsen, in deren Höhlung die Geschlechtsprodukte fallen. Bei den Anneliden, wo unter Rückbildung der primären Leibeshöhle der Trochophora eine sekundäre Leibeshöhle im Mesoderm entsteht, bilden sich die Geschlechtsprodukte unmittelbar an der Wandung dieser Leibeshöhle und gelangen bei ihrer Reife direkt in dieselbe. Die sekundäre Leibeshöhle verhält sich wie die Höhle der Geschlechtsdrüse der niedrigeren Formen.“

Im Jahre 1885 hat sodann bekanntlich BERGH die Gonocötheorie — wie es scheint, ohne von der HATSCHESKESchen Idee Kenntnis zu haben — eingehender begründet, in Zusammenhang mit seiner morphologischen Auffassung der Segmentalorgane der Anneliden. Während ich nun diese letztere in keiner Weise teilen kann, bin ich mit Bezug auf die Theorie der sekundären Leibeshöhle zu einem warmen Anhänger der BERGHschen Hypothese, und zwar gerade in der von ihm vertretenen Form, geworden. Es ist am Platze, die bedeutungsvolle Erörterung aus der BERGHschen Schrift in extenso zu reproduzieren.

Nachdem BERGH die früher weit verbreitete Idee verworfen, daß die Spalten und Lücken im Parenchym der Plattwürmer und die sekundäre Leibeshöhle der Anneliden Bildungen nahe verwandter Art seien, und nachdem er auch die in der „Cölotheorie“ von O. und R. HERTWIG vertretene Ansicht für nicht stichhaltig erklärt, trägt er seine eigene Hypothese in folgender Form vor:

„Bei den Anneliden entstehen die Geschlechtszellen auch allgemein aus einem Keimepithel; dasselbe nennt man aber hier das Epithel der Leibeshöhle (Peritoneum), und bei ihrer Reife fallen jene auch in segmentale, von diesem Epithel begrenzte Höhlen hinein; diese Höhlen werden aber alle zusammengenommen als Leibeshöhle (Cölom) bezeichnet. Nach der hier vertretenen Anschauung ist die segmentierte Leibeshöhle der Anneliden den Höhlen der Geschlechtsfollikel der Plattwürmer und Nemertinen homolog; jede Hälfte einer Segmenthöhle mit dem sie begrenzenden Epithel entspricht einem Geschlechtsfollikel. Um diesen Vergleich durchzuführen, muß man sich vor allem das Verschwinden des Parenchyms bei den Anneliden vergegenwärtigen. Dabei legen sich die Wände benachbarter Follikel (Mesodermsegmente) aneinander und in dieser Weise entstehen einer-

seits die Mesenterien, andererseits die Dissepimente. Der wesentlichste Unterschied ist der, daß das Keimepithel und die Follikelhöhlen bei den Anneliden eine viel allgemeinere Bedeutung gewinnen und (was damit im Zusammenhang steht) sich sehr frühzeitig beim Embryo (resp. bei der Larve) ausbilden. Bei den meisten höheren Formen lokalisiert sich innerhalb des einzelnen Segments die Bildung der Geschlechtsprodukte, so daß man an einer bestimmten Stelle in demselben einen Hoden resp. ein Ovarium vorfindet. — Bei den Anneliden finden wir auch typisch die gesonderte Entleerung der Produkte eines jeden Segments, ganz wie bei den Nemertinen: entweder durch Bersten der Haut oder durch die Segmentalorgane. Nur bei vielen höheren Anneliden bilden sich besondere Leitungswege aus, und die Bildung der Geschlechtszellen wird in Uebereinstimmung damit auf wenige Segmente beschränkt, während die meisten Segmente steril bleiben. Zugleich rücken bei solchen Formen auch ganz fremde Organsysteme (besonders das Nervensystem) in die Leibeshöhle hinein; daß dies aber ein vollkommen sekundäres Verhalten ist, wird sowohl durch die Entwicklungsgeschichte wie durch die vergleichende Anatomie bewiesen. Die Primitivfunktion des Peritoneums der Anneliden dürfte wohl jedenfalls nicht die einer Hülle, sondern diejenige des Keimepithels sein.“

Seitdem ist BERGH, hauptsächlich durch KLEINENBERGS Lopadorhynchusarbeit, an seiner eigenen Theorie irre oder doch über ihren Wert sehr unsicher geworden. Ich will hierauf nicht eintreten. MEYER hat in seiner neuesten Arbeit BERGHs Unentschiedenheit genügend gekennzeichnet (p. 533 u. ff.). Ich hoffe, BERGH werde bald wieder voll und ganz für seine erste Hypothese eintreten¹⁾.

Die Gonocöltheorie fand bald in ED. MEYER einen warmen Anhänger und geschickten Verteidiger. MEYER war ebenfalls ganz selbständig auf die Grundideen dieser Theorie gekommen und hatte sie schon vor 1885 vielfach mit mir und anderen besprochen, ohne mich damals überzeugen zu können. Veröffentlicht aber hat er sie erst 1890 in seiner Schrift über die Abstammung der Anneliden. Der eine Teil seiner Theorie, derjenige, dem ich nicht beipflichten kann, den er inzwischen selbst aufgegeben hat, und der sich auf das ursprüngliche Vorhandensein von nur 2 langgestreckten Genitalschläuchen bezieht, die erst sekundär in zwei Reihen gleich großer Gonadenblasen zerfallen seien, ist schon früher,

1) In seinem neuesten Artikel im Zool. Anzeiger drückt sich wirklich BERGH (1902), von der sekundären Leibeshöhle sprechend, kurz und bestimmt wiederum so aus: „die nach meiner Auffassung ein Gonocöl ist“.

p. 64, ausführlich wiedergegeben worden. Die übrigen Teile der MEYERSchen Ausführungen, die sich mit denen BERGHS in vieler Beziehung decken, in mancher Richtung über sie hinausgehen, können meine fast ungeteilte Zustimmung finden. Wenn ich auch sie in extenso mitteile, so werde ich einerseits den Anforderungen historischer Genauigkeit gerecht und erspare mir zugleich eine eigene ausführliche Darstellung vieler Hauptpunkte. MEYER äußert sich, wie folgt:

„Indem nun aus den Lücken des Parenchyms, welche wahrscheinlich zunächst um den Darm herum zu einem größeren Sinus sich vereinigten, Lymphe in das Innere der paarigen, metameren Geschlechtsdrüsen, zur Ernährung der in ihnen flottierenden, sich entwickelnden Genitalprodukte, in gesteigertem Maße aufgenommen wurde, dehnten sich die Follikelhöhlen immer mehr aus und verwandelten sich auf diese Weise in die paarig und segmental gekammerte, sekundäre Leibeshöhle. In den epithelialen Wandungen behielten nur gewisse, als die späteren, eigentlichen Geschlechtsdrüsen der Anneliden erscheinende Stellen die Fähigkeit bei, Ei- oder Samenzellen zu produzieren, während der übrige Teil derselben, zuerst eine Art indifferenten Follikel epithels darstellend, unter zunehmender Abflachung seiner Elemente an die inneren Organe und Gewebe angepreßt wurde und diese schließlich in Gestalt eines Peritoneums umhüllte. Hierbei kamen auch, unter Einschließung eines Teiles der schon früher vorhandenen dorsoventralen Parenchymmuskeln zwischen die medialen Wände eines Paares und zwischen die vorderen und hinteren Wände zweier aufeinander folgenden Segmenthöhlenpaare, die hämalen und neuralen Darmmesenterien und die Dissepimente zu stande.“

Es folgt nun eine hochwichtige Suggestion über die phylogenetische Entstehung des Blutgefäßsystems, die ich im Abschnitt „Hämocöl“ würdigen werde. Dann fährt MEYER fort:

„Von den peritonealen Bildungen der Anneliden verdienen ein ganz besonderes Interesse die neuralen und hämalen Längsmuskelfelder infolge der Schwierigkeit, die Ursachen ihres ersten Auftretens zu erraten. Hierüber habe ich mir nun folgende, bis jetzt allerdings durchaus hypothetische Ansicht gebildet. Einen Teil der nicht produktiven Elemente der Genitaldrüsenwandung denke ich mir als Epithelmuskelzellen, deren Zellkörper im epithelialen Gefüge der Follikelwand eingereiht waren, und deren distale, tangential zur Drüsenoberfläche in zwei Enden ausgezogenen, fibrillären Teile durch ihre Kontraktion einen Druck auf den Inhalt der Follikelhöhle auszuüben hatten, sich also ursprünglich bei der Entleerung der Geschlechtsprodukte tätig erwiesen. Nachdem dann die Follikelwände sich an Integument und Darm dicht angelegt und hier angeheftet hatten, konnten jene Follikelmuskeln nicht mehr als solche funktionieren und verschwanden bis auf die be-

kannten Längsfelder an der äußeren Körperwand, welche anfangs hier die primäre Längsmuskulatur verstärkten, um sie dann später völlig zu substituieren.“

Die Darmmuskulatur, die Ringmuskulatur und ferner die Quermuskeln der Anneliden leitet indessen MEYER direkt von den mesenchymatösen Muskeln der parenchymatösen turbellarien-ähnlichen Vorfahren ab.

Wie aus dem Vorstehenden ersichtlich ist, geht MEYERS Ableitungsversuch in zwei wichtigen Punkten über den von BERGH hinaus, nämlich in dem später zu besprechenden Versuch der Ableitung des Blutgefäßsystems und in dem Versuch, den phylogenetischen Ursprung der Muskulatur der Anneliden zu erklären.

Von meiner eigenen Stellungnahme zu der Gonocöltheorie seit 1888 habe ich schon p. 74/75 gesprochen. Seit mehr als 10 Jahren habe ich sie im Anschluß an die Theorie von der phylogenetischen Entstehung der Metamerie in meinen Vorlesungen über vergleichende Anatomie vorgetragen und zwar in der Weise, daß ich mit BERGH die, ähnlich wie bei Gunda und den Nemertinen schon in der Vielzahl vorhandenen und metamer angeordneten, Gonadenblasen von turbellarienähnlichen Tieren sich zu den metameren Cölomsackpaaren der Anneliden erweitern ließ. Fortwährend war ich bestrebt, die Theorie weiter auszubauen, und gelangte dabei zu der schon seit mehreren Jahren vorgetragenen Auffassung, daß die Cölomocyten und möglicherweise auch die Hämocyten als Produkte der Cölomwand den Nähr- oder Dotterzellen der Gonaden der Acölomier entsprechen, daß das Botryoidalgewebe der Hirudineen, das Chloragogengewebe der Oligochäten und das Fettgewebe der Arthropoden in die gleiche große Kategorie trophischer Gewebe gehören und daß auch die Wandungen der (kontraktilen und nicht kontraktilen) Blutgefäße Teile oder Derivate der Cölomwand seien. Inzwischen hat besonders schon E. MEYER einige übereinstimmende Ideen in seiner neuesten großen entwicklungsgeschichtlichen Arbeit, zum Teil unter ausführlicher Begründung, veröffentlicht.

Schon im Jahre 1891 rückte THIELE in die Reihe der Anhänger der Gonocöltheorie. Nach ihm entspricht dem Tractus urogenitalis (Gonade + Niere) mit dem Pericard von Mollusken die Leibeshöhle der Chätopoden mit den Segmentalorganen.

„Durch einen Vorgang, welchen man der Abtrennung der Keimdrüse vom Perikard bei Mollusken vergleichen kann, ist“ nach THIELE,

„die Keimdrüse der Anneliden in zahlreiche Metameren zerfallen, welche der Anordnung der anderen Organe entsprechen. Die vermutlich zuerst jederseits einheitliche, aber mit regelmäßigen Ausbuchtungen versehene Keimdrüse, welche sich durch den ganzen Rumpfteil des Leibes erstreckte, ist sehr vergrößert worden, und die Einschnürungen wurden gleichzeitig tiefer, bis jede Höhlung in eine Anzahl von Folgestücken zerfiel. Diese sind zunächst wahrscheinlich alle gleichwertig gewesen, und erst sekundär haben sich in manchen Fällen die Keimstoffe auf einen Teil der Abschnitte beschränkt, während die übrigen andere Funktionen erhielten, ähnlich dem Perikard der Mollusken; hauptsächlich nahmen die Wandungen, wie es auch bei Mollusken der Fall ist, exkretorische Tätigkeit an. Jeder Teil erhielt seinen eigenen Ausführungsgang . . .“

Die sekundäre Leibeshöhle der Anneliden hält THIELE für ein „unzweifelhaftes Homologon der Keimdrüsen-(Uterus-)Höhlung niederer Würmer“. Ein Enterocöl im ontogenetischen Sinne könne sie nicht sein.

Im Jahre 1892 habe ich dann selbst die Grundidee der Gonocöltheorie in meiner vergleichenden Anatomie der Mollusken eingehend verwertet. Auch KORSCHULT und HEIDER, welche 1893 die sekundäre Leibeshöhle der Mollusken (Perikard und Gonade) in derselben, hauptsächlich von GROBBEN, LANKESTER und THIELE inaugurierten, Weise beurteilten, näherten sich der durch die Gonocöltheorie vertretenen Auffassung. Von den Beziehungen der trochophoraähnlichen Stammform zu den Rotatorien und Anneliden sprechend, sagen sie z. B.: „Es handelt sich dabei vor allem um das Auftreten der Segmentierung und die Entstehung des Cöloms, welches letztere vielleicht durch Erweiterung der Gonaden der Urform zu erklären ist“¹⁾.

Ein eifriger und geschickter Verteidiger erwuchs der Gonocöltheorie im Jahre 1895 in GOODRICH, dessen Stellung in der Frage indes schon p. 76, 94 u. ff. dargestellt worden ist. Ich erinnere hier nur nochmals an GOODRICH'S Ausspruch über die regelmäßig metamere angeordneten Geschlechtsfollikel von *Gunda segmentata*: „If these follicles were larger, *Gunda segmentata* could be called a truly segmented animal.“ Konform diesem Ausspruch und in diesem Punkte in Widerspruch mit der früheren Ansicht von E. MEYER hält es GOODRICH für wahrscheinlicher, daß die metamerische Anordnung der Geschlechtsfollikel eher einer gewissen „tendency to repetition by a sort of budding“ zuzuschreiben sei.

1) Von mir hervorgehoben.

Nicht minder energisch als GOODRICH tritt BÜRGER 1895 in seiner verdienstvollen Nemertinenmonographie für die Gonocöltheorie ein:

„Ich bin davon überzeugt, daß ein unbefangener Beobachter, welcher die leeren Geschlechtssäcke eines *Drepanophorus* oder *Cerebratulus* sieht, welche sich zwischen den Darmtaschen einerseits bis zum axialen Rohr des Darmes, andererseits bis zur Körperwand ausdehnen, und bei ihnen vergebens nach einem Ausführungsgang sucht, sie dagegen überall von einem gleichmäßig niedrigen Epithel ausgekleidet findet, keinen Einspruch gegen ihre Deutung als Cölomsäcke erheben wird. Was steht denn überhaupt dieser Deutung entgegen, weshalb reden wir nicht bei den Nemertinen von Cölomsäcken, in welchen die Geschlechtsprodukte entstehen, zumal doch gewisse der in Frage kommenden Säcke — es sind die im Appendix der Micruren — niemals Geschlechtsprodukte hervorbringen, sondern immer steril bleiben?“

Und einige Zeilen weiter:

„Ja, ich möchte noch weiter gehen und, mich an BERGH anlehnd, der Ansicht Ausdruck geben, daß das Cölom allgemein ursprünglich durch Geschlechtssäcke, welche mit den Geschlechtsprodukten (sekundär) sich entwickelten, repräsentiert wurde, daß ihr Auftreten vor den Geschlechtsprodukten und deren nachträgliche Erzeugung durch ihre Epithelien ein zweites Stadium ihrer phylogenetischen Entwicklung vorstellt, und daß sie dort, wo sie Geschlechtsorgane, d. h. wiederum besondere Höhlen zur Produktion von Geschlechtsprodukten erzeugen, wie bei den Hirudineen, ein drittes Stadium erreichten. Die beiden ersten hat das Cölom bereits bei den Nemertinen durchgemacht.“

In seiner „Systematischen Phylogenie der wirbellosen Tiere“ (1896) bekannte sich auch HAECKEL als Anhänger der Gonocöltheorie, die er mit der Enterocöltheorie kombinierte. In der ihm eigenen, überaus klaren und übersichtlichen Weise legte er seinen Standpunkt folgendermaßen dar:

„Die Cölomtaschen der Cölomarien waren ursprünglich Geschlechtsdrüsen oder Gonaden und sind identisch mit den einfachen Saccogonaden oder »sackförmigen Geschlechtsdrüsen« ihrer älteren Platodenahnen (Platodarien und primitive Turbellarien). Die ursprüngliche Verbindung dieser Sexualtaschen mit ihrem Mutterorgan, dem Urdarm (wie sie bei Acraspeden und anderen Cölenterien noch heute besteht) war schon bei den Platoden durch Abschnürung aufgehoben.“

„Während ursprünglich, bei den ältesten Cölomarien, die beiden Saccogonaden nur als Geschlechtsdrüsen fungierten und in ihrer ganzen Ausdehnung Eizellen und Sperma produzierten (wie bei den Cölenterien-Ahnen), wurde bald diese sexuelle Tätigkeit lokalisiert; die beiden Cölomtaschen blähten sich auf, und das mesodermale

(ursprünglich entodermale) Epithel derselben, das Coelothelium, sonderte sich durch Arbeitsteilung in zwei verschiedene Formationen, das »Keim-Epithel« oder sexuelle Germinal-Epithel, Gonothelium (aus dem allein Geschlechtszellen hervorgingen), und das sterile Cölom-Epithel oder Serothelium, das »seröse Peritoneal-Epithel«. Indem das erstere gewöhnlich nur einen sehr kleinen, das letztere den weitaus größten Teil der voluminösen Cölomblasen auskleidete, entstanden lokalisierte Gonaden, welche an einer bestimmten Stelle in der Wand der geräumigen Leibeshöhle lagen.“

„Die beiden Cölomtaschen, zusammen mit dem Mesenterium, bilden nunmehr das Mesoderm oder mittlere Keimblatt; ihre Epithelien (die Mesothelien) erfahren die mannigfachste histologische Differenzierung und werden der Ausgangspunkt für die Entwicklung zahlreicher wichtiger Organe, namentlich des Muskelsystems“, nämlich der Muskulatur der Leibes- und der Darmwand.

Besondere Freude bereitet es den Anhängern der Gonocöltheorie, daß sich auch EISIG in seiner „Entwicklungsgeschichte der Capitelliden“ 1898 rückhaltlos zu ihr bekennt. Ich persönlich freue mich dieser Uebereinstimmung um so mehr, als wir sonst in mancher Beziehung, besonders was den phylogenetischen Ursprung der Anneliden anbetrifft, verschiedener Meinung sind. Ich glaube auch in der Tat, daß man sowohl vom Standpunkte der Anhänger der Trochophoratheorie, als auch von demjenigen der Verteidiger der Turbellarien- oder Nemertinen- oder Zoophytenabstammung der Anneliden aus Anhänger der Gonocöltheorie sein kann.

EISIG polemisiert in dieser Beziehung gegen KLEINENBERG und resümiert dabei seine Ansichten in folgender, sehr bemerkenswerter Weise:

„KLEINENBERG stellt die Sache so dar, als ob sich die Geschlechtszellen (die supponierten Homologa der Polzellen des Mesoderms) als solche ohne weiteres in alle die mannigfaltigen Gewebe umzuwandeln gehabt hätten, die wir als Mesoblast zusammenfassen, und da erhält die Sache allerdings ein ziemlich phantastisches Aussehen. Aber so hat sich das doch wohl niemand vorgestellt. Allen, die diese Lehre vertreten — und auch KLEINENBERG selbst — war bekannt, daß die den Geschlechtszellen verglichenen Polzellen oder Teloblasten sich zunächst als solche vermehren, bis sie im Embryo zu Strängen geworden sind, in denen sich ein Hohlraum ausbildet, Strängen, in denen wir die Rekapitulation eines Gonadengewebes erblicken, ähnlich wie es heute noch gewisse Tiergruppen zeitlebens darbieten (vergl. MEYER, 1890, p. 306). Also nicht die Geschlechtszellen als solche, sondern ihr Produkt, das Gonadengewebe, hat man bei den Ueberlegungen darüber, wie sich die mesoblastischen Gewebe differenzieren, zu Grunde zu legen. Und warum von einem derart

epithelartig angeordneten und bereits bis zu einem gewissen Grade differenzierten Zellkomplexe nicht ebensogut Epithelmuskelzellen sich herauszubilden vermocht haben sollen, wie aus einer Neuromuskelplatte oder aus einem Darmdivertikel, das vermag ich nicht einzusehen. Geradezu überwältigend gestaltet sich aber die Sache zu Gunsten unserer Vorstellungsweise, wenn man die weiteren Differenzierungen dieses Gonadengewebes, nämlich seine Gliederung in Somiten (Geschlechtsfollikel), sowie die Bildung der Nephridien, Geschlechts- und Blutzellen ins Auge faßt, Differenzierungen, die sich alle zwanglos konform ihrem ontogenetischen Verlaufe auch phylogenetisch ableiten lassen, wogegen eben dieser Ableitung die größten Schwierigkeiten im Wege stehen, wenn man eines der beiden Keimblätter oder beide als Ausgangspunkt zu setzen versucht.“

In seiner neuen Arbeit kommt ED. MEYER (1901) eingehend auf die Gonocöltheorie zurück. Er hebt sowohl die wichtigen Punkte hervor, in welchen seine Ansichten mit denen von BERGH übereinstimmen, als auch die Differenzen in den beiderseitigen Auffassungen. Als Ausgangspunkt für die phylogenetische Erklärung der Annelidenorganisation dienen ihm nicht die Nemertinen, sondern nach wie vor die Turbellarien. Er glaubt, daß diese doch viel direktere Abkömmlinge jener ältesten Würmer sind, von denen sowohl die Anneliden als auch die Nemertinen abstammen.

Während ferner BERGH das Parenchym der niederen Würmer bei den Anneliden verschwinden läßt, durch welchen Schwund vornehmlich, seiner Ansicht nach, die Erweiterung der Gonadenfollikel zu der sekundären Leibeshöhle und die Bildung der Mesenterien und Dissepimente ermöglicht wurde, hält MEYER dafür, „daß ein großer Teil jenes Parenchyms, nämlich die meisten Primärmuskeln, sowie gewisse Ueberreste des Bindegewebes in die Organisation der Anneliden mit hinübergenommen worden sein müssen“.

Von einer Erörterung seiner, in einigen wesentlichen Punkten von denen BERGHs abweichenden, Ansichten über den phylogenetischen Ursprung des Nephridialsystems der Anneliden sieht MEYER in der vorliegenden Untersuchung ab.

Dagegen verbreitet sich MEYER neuerdings über die Punkte, in denen sein eigener Ableitungsversuch der Annelidenorganisation über denjenigen von BERGH hinausging, zunächst über den Ursprung des Blutgefäßsystems. Hierüber werde ich im nächsten Abschnitt ausführlich referieren. Der zweite Punkt betrifft den Ursprung der Längsmuskulatur. Hier hält MEYER bis ins einzelne an seinen

früheren Ausführungen fest. In einem wichtigen Punkte aber gibt MEYER seinen früheren Standpunkt auf und nähert sich dem BERGHschen, den auch ich, in Uebereinstimmung mit meinen Ansichten über den Ursprung der Metamerie, vertrete. MEYER glaubt nun nicht mehr, daß die Vorfahren der Anneliden bloß ein Paar langgestreckter Sackgonaden besaßen, sondern auch er leitet nunmehr den metameren Zustand von dem polymeren der turbellarienähnlichen Vorfahren ab. Die neuen Erwägungen, die ihn dabei leiten, sind folgende:

„Obgleich die Mesodermstreifen der Anneliden in der Tat am Hinterende des Embryos angelegt werden und, nach vorn auswachsend, zunächst die Gestalt eines Paares langgestreckter Gebilde erhalten, so ist das dennoch eigentlich kein genügender Grund für die Annahme, daß ein solcher Prozeß auch phylogenetisch stattgefunden haben müsse. Es liegt hier viel eher ein für den gesamten Rumpfabschnitt der Ringelwürmer allgemein gültiger, ontogenetischer Entwicklungsmodus vor, daß sich nämlich die Bildungsherde der verschiedensten Organgruppen, die sich nachher durch den ganzen Körper ausdehnen, am zukünftigen Hinterende konzentriert haben. Wie wir sahen, entwickelt sich das Cöllothel der Anneliden in den meisten Fällen aus einem Paar Urnesoblasten, die den übrigen, sogenannten äußeren Teloblasten vollkommen analog sind. Aus den von diesen produzierten Zellstreifen gehen nun die Primärmuskeln, das Bauchmark und gelegentlich sogar das definitive Hautepithel hervor, mit einem Worte lauter Gebilde, die ursprünglich jedenfalls nicht bloß am hinteren Körperende, sondern in der ganzen Längenausdehnung des Rumpfes in situ entstanden waren. Daher ist es viel wahrscheinlicher, daß auch den Prozessen, welche in der Ontogenese der Anneliden die Bildung des Cölothels einleiten, nur die Bedeutung einer teloblastischen Entwicklungsweise zukommt.“

Daß ich diese Sätze voll und ganz unterschreibe, erscheint nach allen Betrachtungen, die ich in der vorliegenden Schrift und früher schon zu wiederholten Malen angestellt habe, als ganz selbstverständlich.

Als wichtiger Bestandteil der Gonocöltheorie kommt in der neuen Schrift MEYERS zu den alten hinzu die Hypothese über den Ursprung der Phagocyten des Cöloms. Obschon Anklänge an die hier vertretene Auffassung sich schon früher in der Literatur finden (so bei CUÉNOT und EISIG), so gebührt doch MEYER das Verdienst ihrer eingehenden Begründung im Anschluß an die Gonocöltheorie. Ich halte eine der MEYERSchen ähnliche Auffassung vom Ursprung der Phagocyten und überhaupt sämtlicher Cölomocyten für eine unabweisbare Konsequenz der Gonocöltheorie. Ich selbst bin schon seit längerer Zeit, von

ganz ähnlichen Ueberlegungen geleitet, zu ähnlichen Ansichten gelangt.

Die bemerkenswerte, wohlüberlegte Begründung der Hypothese, daß die Phagocyten ursprünglich Geschlechtszellen waren, lautet folgendermaßen:

„Den Ursprung der Phagocyten des Cöloms, glaube ich, kann man sich so erklären, daß bei Ueberproduktion von Geschlechtszellen, die sich vom Cöllothel, dem ursprünglichen ‚Gonothel‘, wie es HAECKEL (1876) genannt hat, ablösten, die überschüssigen Elemente nicht das genügende Quantum Nährstoffe vorfanden, um zu voller Reife zu gelangen und, in den Follikelhöhlen amöbenartig herumwandernd, ihre ursprünglich auf die spezifischen Nährstoffe gerichteten chemotaktischen Eigenschaften nach und nach erweiterten. Hier sei bemerkt, daß die amöboide Art des Ortwechsels der Geschlechtszellen bei einigen niederen Tieren, wie z. B. Cölenteraten, tatsächlich vorkommt. Es dürfte das eine der ältesten Eigenschaften der Propagationszellen sein, die wir unter anderem auch bei gewissen koloniaeln Protozoen, z. B. *Protospongia*, antreffen, und ebenso das ihnen innewohnende Bestreben, möglichst viel Nährstoffe zu absorbieren. Bei nicht genügendem Vorhandensein der letzteren in den Gonadenhöhlen konnte daher ein Teil der Geschlechtszellen allmählich dazu gelangt sein, alles in sich aufzunehmen, was ihnen in den Weg kam: zunächst Geschwisterelemente, so mögen die spezifischen Dotterzellen phylogenetisch entstanden sein, dann auch andere, zufällig losgelöste und absterbende Zellen und Gewebsteile, Stoffwechselprodukte und endlich irgend wie von außen her eingedrungene Fremdkörper. Das mögen ungefähr die Momente gewesen sein, wie aus ursprünglichen Keimzellen die Cölomphagocyten und schließlich deren diverse, mit spezielleren Funktionen ausgestatteten Abkömmlinge hervorgegangen sein könnten. Von letzteren seien hier die fetthaltigen und ähnlichen Elemente der Anneliden erwähnt, welche den jungen Eiern die zur Produktion des Nahrungsdotters notwendigen Stoffe zuführen und auch bei der Spermatogenese eine nutritive Rolle spielen, sodann die peritonealen Phagocytärorgane, die vielleicht so entstanden, daß an den betreffenden Stellen die bezüglichen Elemente sich vom Cölomepithel abzulösen aufhörten.“

Ich bin nun mit MEYER in dem Hauptpunkte durchaus einverstanden, daß nämlich die Cölomphagocyten, und ich füge hinzu, nicht nur die Phagocyten, sondern überhaupt alle Cölomocyten, insofern sie von der Cölomwand abstammen, auf Elemente zurückgeführt werden müssen, die sich bei den Vorfahren der Anneliden von der Gonadenwand loslösten oder ihr doch angehörten. Diese Annahme ist doch gewiß die nächstliegende. Sie erscheint mir vom Standpunkte der Gonocöltheorie so lange als ihre notwendige Konsequenz, als man nicht beweisen kann,

daß den Cölomkörperchen der Anneliden vergleichbare Gebilde bei den niederen, acöloinen Metazoen, den Zoophyten und „Gonadenwürmern“ nicht vorkommen. Ich bin aber der Meinung, solche Elemente seien in den Gonaden dieser niederen Metazoen außerhalb der Geschlechtszellen wirklich schon vorhanden. Ich glaube also, man braucht die Phagocyten nicht so direkt, wie MEYER das tut, auf Geschlechtszellen zurückzuführen und will das gleich zu begründen versuchen. In diesem Punkte bin ich somit nicht ganz gleicher Meinung wie MEYER, aber ich glaube, eine Verständigung wird leicht sein.

Uebersicht der Beobachtungen über den Ursprung der Cölomocyten und über das Chloragogenewebe.

Wollen wir die Frage nach dem phylogenetischen Ursprung der die sekundäre Leibeshöhle bevölkernden zelligen Elemente zu lösen versuchen, so müssen wir uns vor allem nach ihrer ontogenetischen Entstehung erkundigen. Ich will nun versuchen, aus der ziemlich ausgedehnten Literatur die wichtigsten, die Anneliden betreffenden, Angaben zusammenzustellen. Die Unterscheidung der verschiedenen Formen der Cölomocyten und ihrer physiologischen Bedeutung wird dabei etwas in den Hintergrund treten.

RAY LANKESTER hat schon 1870 die Vermutung geäußert, daß bei niederen Oligochäten das „yellow glandular tissue“, gemeint sind die chloragogenen Peritonealzellen, etwas mit der Produktion der Körperchen der perivisceralen Flüssigkeit zu tun haben. Er glaubte beobachtet zu haben, daß, wenn wenig lymphoide Zellen vorhanden waren, das Rückengefäß stark mit Chloragogenzellen besetzt war und umgekehrt. Sowohl die geäußerte Vermutung, als auch die ihr zu Grunde liegende Beobachtung wurden indessen von KÜKENTHAL und MAC INTOSH angefochten.

In einer Abhandlung über die Endothelien des Regenwurmes von D'ARCY POWER (1878) findet sich die kurze Angabe, daß an gewissen Stellen „it seems that these endothelial cells proliferate and give rise to the amoebiform corpuscles which float in the perivisceral fluid“¹⁾.

1) Ich gestatte mir hier und im weiteren Verlaufe der Darstellung die Lizenz, solche Stellen in Zitaten, die für die von mir

In seinen grundlegenden Beiträgen zur Anatomie der Hirudineen bespricht BOURNE (1884) die Epithelzellen der in Form von Sinussen fortbestehenden Ueberreste des Cöloms bei *Clepsine*, *Pontobdella* und *Branchellion* und bemerkt, daß diese Zellen wohl an manchen Stellen eine kontinuierliche Lage bilden, im übrigen aber in geringerer oder größerer Zahl, bisweilen sämtliche, losgelöst sind und frei in der Lymphe der Sinusse flottieren. Die *Gnathobdelliden* besitzen keine solchen Zellen.

Im Jahre 1885 beobachtete KÜKENTHAL 1) die Vermehrung von lymphoiden Amöbocyten durch direkte Teilung und 2) ihre Entstehung aus dem Peritonealepithel und zwar auch direkt am lebenden Tier. Letzteren Vorgang resumiert er für *Tubifex* folgendermaßen:

„Die lymphoiden Zellen entstehen im vorderen Teile des Körpers aus Zellen, welche dem Bauchgefäße und dessen Verzweigungen aufsitzen: es lassen sich dabei zwei Arten der Entstehung konstatieren. Entweder schnüren sich die lymphoiden Zellen von den großen, bindegewebigen, das Bauchgefäß umgebenden Zellen ab, oder sie entstehen durch Loslösen von Zellen der Leibeshöhle. Diese letzteren sitzen Bauchgefäßästen auf, welche in Zwischenräumen der Längsmuskelschicht liegen, und diese werden durch Ablösen und Fluktuieren der in ihnen liegenden Zellen zu Lymphspalträumen.“ Die Existenz dieses großzelligen Belages des Bauchgefäßes ist seitdem von VEJDOVSKY und ROSA des entschiedensten bestritten worden.

Auch bei *Polychäten* konnte er dieselben Entstehungs- und Vermehrungsweisen der Amöbocyten feststellen. Untersucht wurden Arten der Familien der Terebelliden, Aphroditeen, Lycorideen, Eriographiden und Aricien.

Bekanntlich hat KÜKENTHAL für diejenigen als Chloragogenzellen bezeichneten Cölothelzellen der Oligochäten, die dem Darm resp. seinen Gefäßen aufsitzen, angegeben, daß sie aus lymphoiden Zellen entstehen

„und zwar durch das Ankleben der runden, homogenen Art derselben an die Gefäßwand; diese werden zu Chloragogenzellen durch Aufnahme von gelbbraunen Körnchen, welche sich auf der Oberfläche der Rückengefäßwand befinden. Mit solchen Körnchen vollständig erfüllte Chloragogenzellen lösen sich los, schwimmen in der Leibeshöhle umher und ihr Inhalt zerfällt in einen schwärzlichen Detritus.“

erörterten Fragen besonders wichtig sind, durch gesperrten Druck hervorzuheben, auch wenn sie in den Originalarbeiten nicht besonders hervorgehoben sind.

Dieselbe Masse findet sich bisweilen in großer Menge in den Segmentalorganen und wird von diesen wahrscheinlich nach außen befördert.“

Dabei nimmt KÜKENTHAL an, daß die Detritusmasse der Segmentalorgane eben jenes Zerfallprodukt der Chloragogenzellen sei. Diese Angaben und Annahmen haben sich, was die erste Entstehung und das letzte Schicksal der Chloragogenzellen anbetrifft, als irrig erwiesen.

Interessant ist die auch von anderen Seiten gemachte Beobachtung KÜKENTHALS, daß den Chloragogenzellen der Oligochäten ähnliche, dem Rückengefäß und seinen Verzweigungen aufsitzende Zellen der Chaetopoda, ebenso wie die Amöbocyten beider Abteilungen, in gewissen Beziehungen zu der Erzeugung der Geschlechtsprodukte stehen. Er konnte die „Chloragogenzellen“ bei Polychäten nur in jüngeren Stadien, während der Bildung der Amöbocyten nachweisen.

„Sobald aber die die ganze Leibeshöhle ausfüllenden Geschlechtsprodukte erscheinen, nehmen mit den lymphoiden Zellen auch die Chloragogenzellen ab, während dieses bei Oligochäten nur bei den ersteren der Fall ist.“

KÜKENTHAL macht auch darauf aufmerksam, daß die Geschlechtsprodukte an der Wand von Blutgefäßen entstehen und sagt: „Geschlechtsprodukte und lymphoide Zellen haben also einen Ursprung; vielleicht, daß sich später noch innigere Beziehungen zwischen beiden ergeben werden“.

EISIG findet (1887) bei den mit Ausnahme von Rudimenten eines Darmsinus (?) blutgefäßlosen Capitelliden zweierlei Cölomocyten (Blutkörperchen) nämlich ungefärbte oder weiße (Leukocyten), die formveränderlich sind und viel zahlreichere, scheibenförmige, gefärbte Cölomocyten. Was ihren Ursprung anbetrifft, so hat EISIG bei *Mastobranchus* ermittelt, daß die Leukocyten nichts anderes als von wuchernden Partien des Peritoneums abgelöste Elemente sind. Er verweist besonders auf Fig. 15 seiner Taf. 33, die eine Stelle auf einem Schnitte darstellt, „an der im Moment der Abtötung offenbar mehrere solche Elemente im Abschnürungsprozeß begriffen waren.“ Man sieht schon an den noch nicht losgelösten Zellen amöboide Fortsätze. Auch die gefärbten, scheibenförmigen Cölomocyten entstehen an solchen wuchernden Stellen des parietalen Cölothels. Bei *Mastobranchus* konnte er in solchen Wucherungen „unzweifelhafte Entwicklungsstadien solcher Scheiben“ nachweisen.

Eine andere Quelle der Bildung solcher Blutkörperchen fand er bei *Notomastus* in der Vermehrung derselben durch mitotische Teilung¹⁾.

Sehr genaue Untersuchungen über die Entstehung der Cöloocyten bei Polychäten verdanken wir ED. MEYER, der sie im ersten Teile seiner „Studien über den Körperbau der Anneliden“ (1887) veröffentlichte. Er behandelt die Geschlechtsdrüsen und die Bildungsstätten der lymphoiden Zellen bezeichnender Weise unter der gemeinsamen Ueberschrift: Die Peritonealdrüsen und deren Produkte. Die Bildungsstätten der lymphoiden Zellen (Amöbocyten) nennt er Lymphkörperdrüsen. Nach ED. MEYER sind die Lymphkörperdrüsen der Terebelloiden in ihrem Baue den Geschlechtsdrüsen ähnlich, indem bei beiden die Zellwucherung von einer drüsig modifizierten, plasma- und kernreichen Peritonealschicht ausgeht. Doch fehlt den ersteren die peritoneale Hüllmembran und die Zellgrenzen sind in ihnen ganz verwischt. Nur gegen die Leibeshöhle zu treten die einzelnen Zellen deutlich hervor und infolgedessen erhält das ganze Organ, von dessen Oberfläche sich die Lymphkörperchen ablösen, ein traubenförmiges Aussehen. Diese Lymphkörperdrüsen entwickeln sich

„schon auf einem verhältnismäßig frühen Stadium des Larvenlebens, jedoch zu einer Zeit, wo das Peritoneum bereits seine definitive histologische Struktur erlangt hat; der Vorgang ist dabei ein sehr einfacher und demjenigen ganz ähnlich, wie ihn die Geschlechtsdrüsen am Anfange ihres jedesmaligen Erscheinens beurkunden.“

1) Nach KÜKENTHAL und EISIG hat schon LEIDIG 1864 die Entstehung von Blutkörperchen aus dem parietalen Peritoneum beobachtet und als Knospung gedeutet. Die Angaben beziehen sich wohl auf folgende Stelle (p. 67). Im Anschluß an die Bemerkung, daß er sich schon früher für die Entstehung von Blutkugelchen aus dem Epithel der Gefäßwände ausgesprochen, sagt LEIDIG: „so bemerke ich, daß ich bei durchsichtigen Anneliden beobachtet zu haben glaube, wie jene oben als zelligblasiges Bindegewebe erwähnten und, indem sie den Leibesraum auskleiden, gewissermaßen ein Epithel vorstellenden Zellen, gleichfalls durch Knospung und darauf erfolgende Ablösung Lymphkugelchen entstehen lassen.“ Es wird dabei auf Fig. 6d Taf. IV, der „Tafeln der vergl. Anatomie“ verwiesen, welche das Vorderende von *Lumbriculus* und die erwähnten Zellen vor dem Gehirn liegend darstellt. Es kann sich nicht um ein Peritoneum handeln.

ED. MEYER bespricht sodann eingehend ihre Lage und Anordnung und ihre Produkte, die Lymphkörperchen, die in großer Anzahl im Cölom vorkommen. Auch er konstatiert, daß während der Brunstzeit ihre Anzahl im hintren Thorakalraum und im Abdomen zu Gunsten der sich entwickelnden Geschlechtsprodukte sehr bedeutend abnimmt. Auch E. MEYER hat die Bildung und Ablösung der Lymphkörperchen nicht nur an Präparaten, sondern am lebenden Material beobachtet (vergl. seine Fig. 17, Taf. 27). Bei den Cirratuliden scheinen nach ED. MEYER die Bildungsstätten der lymphoiden Zellen nicht lokalisiert zu sein. Bei *Chaetozone setosa*, *Cirratulus filigerus* und noch einigen anderen Arten fand er, daß die Lymphkörperchen an sehr verschiedenen Stellen des Peritoneums entstehen können, am peritonealen Ueberzug bald dieser, bald jener Muskeln, an den Septen und an den Wänden der Gefäße (besonders der Kiemenvenen und des Vas ventrale). Aehnlich wie die Cirratuliden scheinen sich, was die zerstreute Entstehung der Lymphkörperchen anbetrifft, die Hermellen zu verhalten. Auch für diese (speziell für *Branchioma*) gibt ED. MEYER an, daß zur Zeit der Geschlechtsreife statt der Lymphkörperchen überhaupt fast ausschließlich Eier oder Sperma vorkommen.

Folgende Beobachtungen von MICHAELSEN (1888) über die Rolle des Chloragogens als Reservenährsubstanz für die sich entwickelnden Geschlechtsprodukte von *Stercutus niveus*, einem Enchytraeiden, verdienen alle Beachtung.

„Die bedeutende Entwicklung der Chloragogenzellen (bei unreifen Tieren) hat ihren Grund zweifellos darin, daß diese Organe als Vorratsmagazine fungieren. Die in denselben aufgestapelten Körnermassen bilden ein Reservematerial für die Ausbildung der dotterreichen Eier. Die Bildung der Eier geht auffallend rasch vor sich. Anfang August konnte ich noch keine Spur von Ovarien entdecken. Anfang September füllten die Eier schon die ganze mittlere Partie des Wurmeibes aus. In demselben Maße, wie die Eier wachsen, bilden sich die Chloragogenzellen zurück, so daß die Körperenden eines geschlechtsreifen Wurmes durchsichtiger werden, während das unverändert schneeartige Aussehen der mittleren Körperpartien seinen Grund von da ab in den körnigen, undurchsichtigen Dottermassen der Eier findet.“

In seinen ausgedehnten Studien über das Blut und die Lymphdrüsen (1891) beschreibt CUÉNOT vielfach den Ursprung von Cölomocyten aus dem Peritoneum. Wir kommen bei Anlaß der Mitteilung der Resultate einer neueren Arbeit hierauf zurück und wollen hier nur denjenigen wichtigen

Teil aus der ersten Abhandlung resumieren, der den gemeinschaftlichen Ursprung von Lymphkörperchen und Geschlechtsprodukten aus dem Peritonealepithel bei gewissen Chätopoden betrifft. CUÉNOT schickt eine wichtige These voraus, über die man sich — wie mir scheint sehr mit Unrecht! — von einer Seite lustig gemacht hat.

„En tout cas, quelle que soit leur place, les produits génitaux sont homologues des globules sanguins, puisqu'ils sont formés comme eux par des glandes dérivées du péritoine. Mais cette homologie purement subjective et tout à fait palpable dans plusieurs groupes de Polychètes, chez lesquels les œufs se forment aux dépens mêmes des glandes lymphatiques péritonéales.“

Als schönstes Beispiel citiert CUÉNOT das der Aphroditeen. Wenn man ein weibliche Gonade tragendes Fragment eines Septums von Aphrodite untersucht, so konstatiert man

„avec la dernière évidence que les œufs sont développés au sein même des amas lymphatiques; les œufs, presque tous à maturité ou tout au moins au même stade, font saillie au milieu des cellules amiboïdes et granuleuses. . . .“ „Un assez grand nombre de celles-ci renferment du vitellus en granules jaunes ou incolores et jouent ainsi le rôle de cellules vitellogènes.“

Aehnliche Verhältnisse konstatierte CUÉNOT bei Hermione, Chaetopterus und Marphysa.

VEJDOVSKY (1888—1892) teilt in seinen „Entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen“ folgendes über den Ursprung von Cölomocyten bei Rhynchelmis mit.

„In jungen Würmern von Rhynchelmis sieht man sowohl an der Leibeswand als an den Dissepimenten sehr flache Peritonealzellen, zwischen welchen einzelne wuchernde Elemente in die Leibeshöhle hineinragen. Dieselben trennen sich sehr frühzeitig los, fallen in die bisher enge Leibeshöhle, wo sie zu großen Zellen heranwachsen, die durch ihre knäuel- und lappenförmige Gestalt sehr auffallend sind“ (Amöbocyten). „Es sind die ersten Wanderzellen.“

Auch noch VEJDOVSKY glaubt, daß die zu Chloragogenzellen modifizierten Cölothelzellen sich loslösen und durch neu sich ansiedelnde Lymphoidzellen (Wanderzellen) ersetzt werden.

Im Jahre 1894 machte SCHÄPPI ausführliche Mitteilungen über die Entstehung der cölomatischen Lymphzellen (Amöbocyten) von *Ophelia radiata*, die sich durch den Besitz von sehr vielen Pseudopodien auszeichnen und einen actinophrysi-ähnlichen Habitus zeigen. Auch er gelangt zu dem Resultat, daß

sie vom Peritoneum abstammen und zwar dort, wo dieses auf das Kiemengefäß übergeht. Hier beobachtet man auf Querschnitten dicht aneinander gedrängte, spindel- oder linsenförmige Zellen, die der Gefäßwand in einer oder mehreren Schichten aufsitzen. „Wo das letztere der Fall ist, zeigen die periphersten Zellen meist einen lockeren Zusammenhang miteinander, und zahlreiche Stellen deuten mit Sicherheit auf eine Ablösung derselben hin.“ Der anstoßende, größere Teil der Peritonealauskleidung des Kiemengefäßes ist als Genitaldrüse entwickelt.

Für die weitere Differenzierung der sich loslösenden Lymphzellen in stäbchenführende und stäbchenlose muß ich auf das Original verweisen. Dagegen sei noch erwähnt, daß nach SCHÄPPI das eigentümlich differenzierte, chloragogenführende Peritoneum, das den abdominalen Darm resp. den ihn umgebenden Blutsinus und die Nephridien auskleidet, gegen die Leibeshöhle sich in zahlreichen Falten und Wülsten erhebt, die oft nur durch dünne Stiele mit der Unterlage verbunden sind. „Es deutet dieser Umstand mit großer Wahrscheinlichkeit darauf hin, daß diese Falten sich schließlich loslösen; diese Annahme wird aber zur Gewißheit, indem es in der Tat gelingt, die abgelösten Zellhaufen in der Leibeshöhle nachzuweisen.“ Unzweifelhaft können sich auch einzelne Chloragogenzellen loslösen.

RACOVITZA hat (ebenfalls 1894) die Entstehung der Cölomocyten von *Micronereis variegata* CLAP. beschrieben. Er schickt voraus, daß er niemals eine Teilung der freien Amöbocyten bei den von ihm untersuchten (weiblichen) Tieren beobachtet habe. Dagegen konnte er leicht feststellen, daß sie von der noch nicht differenzierten Mesodermmasse des jeweiligen am fortwachsenden Schwanzende in Bildung begriffenen neuen Segmentes abstammen. Zwischen der doppelten Reihe von Kernen, welche das splanchnische und somatische Mesoderm darstellen, finden sich isolierte Zellen („cellules isolées“), deren Umwandlung zu Amöbocyten er auf Serienschnitten verfolgen konnte. In derselben Mesodermmasse bilden sich auch die Mutterzellen der Eier.

In seinen verdienstvollen Beiträgen zur Anatomie von *Clepsine* beschrieb OKA (1894) — und nach ihm (1897) KOWALEVSKY — zwei Sorten von Cölomocyten, nämlich erstens kleinere freischwimmende, es sind die gewöhnlichen Lymph- oder Blutkörperchen der Hirudineen, die auch im Blutgefäßsystem vorkommen, und zweitens große Zellen (die „cellules acides“ von KOWALEVSKY), die auf das Cölom beschränkt sind. Bei erwachsenen Tieren

kommen diese letzteren sowohl frei als wandständig vor. Die Untersuchung junger Tiere jedoch lehrt, daß sie alle ursprünglich festsitzend sind und ein Epithel bilden und sich erst später von der Wandung losreißen, um frei zu werden (Uebereinstimmung mit BOURNE). Bei einer „brütenden“ *Clepsine tessellata* fand OKA keine festsitzenden Zellen mehr. Sowohl die freischwimmenden als die festsitzenden vermehren sich durch amitotische Teilung.

Auch LIM BOON KENG läßt (1895) die Cölomocyten von *Lumbricus terrestris*, wenigstens teilweise, vom Endothel des Cöloms abstammen.

In seiner Arbeit über den Blutumlauf bei *Piscicola* und *Callobdella* (1896) sagt JOHANSSON, daß die Lymphzellen des Cöloms „ganz gewiß von freigewordenen Cölom-epithelzellen her“ stammen.

GUIDO SCHNEIDER, einem Schüler von KOWALEVSKY, verdanken wir vorzügliche Untersuchungen über Phagocytose, Chloragogenbildung und Exkretion bei Anneliden, die uns nach manchen Richtungen lebhaft interessieren. Die erste, 1896 erschienene Abhandlung beschränkt sich auf die Oligochäten.

Bei *Perichaeta indica* fand Verf. vom 26. Segmente an in einer Reihe von Segmenten an der Vorderseite der Dissepimente rechts und links am Rückengefäße phagocytäre Lymphdrüsen. Es sind hohle, baumförmig verästelte Gebilde, „deren Zweige bei älteren Exemplaren so dicht aneinander liegen, daß das ganze den Eindruck einer von zahlreichen Kanälen und Lakunen durchsetzten gelappten Zellmasse macht“, in welche Muskelfasern vom Dissepimente her hineintreten. Das diese Lymphdrüsen zusammensetzende Zellmaterial ist, abgesehen von den Muskelfasern, verdicktes Peritonealepithel. Die oberflächlichen Zellen springen kuppenförmig in die Leibeshöhle vor. Von ihnen werden Leukocyten gebildet. Die Frage hingegen, ob bei *Perichaeta* alle Leukocyten „ausschließlich aus den Lymphdrüsen stammen, oder ob sie auch von anderen Teilen des Peritonealepithels gebildet werden“, muß SCHNEIDER offen lassen. Die Zellen der Lymphdrüsen haben nach SCHNEIDER sicher eine verdauende Wirkung.

In dem Abschnitt über *Allolobophora* sagt der Verfasser:

„Ob Zellen des Peritonealepithels selbst Fremdkörper aufnehmen, ob also das ganze Peritonealepithel der Regenwürmer als Lymphdrüse fungiert, indem es Phagocytose zeigt und Leukocyten entstehen läßt; diese Frage kann ich bis jetzt noch nicht endgültig bejahen, obgleich es mir wahrscheinlich scheint, daß dem so ist.“

SCHNEIDER hat die Chloragogenzellen der Oligochäten mit den neuesten Methoden untersucht. Mit dem Lymphsystem und mit den Lymphzellen haben sie durchaus nichts zu tun. Sie dienen zur Regulierung der Nahrung und „sind höchst wahrscheinlich der Aufbewahrungsort für Reservennahrung, welche sie aus den Blutlakunen der Darmwand und aus den Blutgefäßen, welchen sie aufsitzen, entziehen“. Sie vermögen auch gelöste Stoffe aus der Leibeshöhle zu resorbieren. Verf. hält das Chloragogen-gewebe für wahrscheinlich homolog dem Botryoidal-gewebe der Hirudineen. Funktionell ähnlich sei auch das Fettgewebe und das Lebergewebe der Wirbeltiere.

„Der Umstand, daß bei hungernden Regenwürmern die Chloragogenzellen blasser und unscheinbar werden, spricht dafür, daß sie die in ihnen aufgespeicherten Reservestoffe wieder an das Blut zurückgeben können, ohne sich abzulösen und in der Leibeshöhle digeriert zu werden, wie CUENOT meint.“

Im Jahre 1899 berichtete GUIDO SCHNEIDER über an Polychäten angestellte Untersuchungen. „Die lymphoiden Organe, d. h. jene phagocytären Organe, die die Leukocyten entstehen lassen und modifizierte Teile des Peritonealepithels sind“, zeigen nach ihm bei den sedentären Polychäten eine große Konstanz. Er teilt sie in zwei Gruppen ein. „Erstens die schon von E. MEYER beschriebenen »Lymphkörperdrüsen oder Bildungsstätten der lymphoiden Zellen« und zweitens die Peritonealummhüllung der Blutgefäße, die bei einigen Arten nachgewiesenermaßen phagocytär ist und in diesem Falle vielleicht auch freie Phagocyten liefert.“ Letzteres sei zwar unbewiesen, aber recht wahrscheinlich. Verf. weist nach, daß die letztere Gruppe bei *Travisia* und *Arenicola* aus Zellen besteht, die den Chloragogenzellen der Oligochäten ihrem Inhalte und zum Teil wohl auch ihrer Lage nach entsprechen, die aber zugleich noch als Phagocyten fungieren, während die Chloragogenzellen „der Oligochäten, soweit bisher bekannt ist, nur der Aufnahme gelöster Substanzen, der Aufspeicherung von Reservennahrung und Abgabe derselben in flüssigem Zustande an das Blut oder die Leibeshöhlenflüssigkeit dienen“. Von einer Homologie der verschiedenen lymphoiden Organe der Oligochäten kann nach SCHNEIDER keine Rede sein, sie stimmen miteinander und mit denen der Polychäten nur darin überein, daß sie nichts anderes als modifiziertes Peritonealepithel sind. Dagegen macht SCHNEIDER auf die weite Verbreitung, Konstanz und nahe Be-

ziehung der MEYERSchen Lymphkörperdrüsen zu den Gonaden bei den Polychäten aufmerksam. Er hat den Eindruck, daß es morphologisch alte Gebilde sind.

Im Jahre 1897 veröffentlichte CUÉNOT eine zusammenfassende und kritische Studie über die Blutkörperchen und die lymphoiden Organe der wirbellosen Tiere, mit eigenen neuen Untersuchungen. In dieser Studie sind die langjährigen, bis auf das Jahr 1890 zurückgehenden, eigenen, einschlägigen Arbeiten des Verfassers sowohl als diejenigen anderer Forscher, besonders die bekannten Untersuchungen von KOWALEVSKY und seiner Schüler, verwertet. Dabei hält CUÉNOT allerdings die der Leibeshöhle und die dem Blutgefäßsystem angehörenden Gebilde nicht scharf auseinander, da der Hauptzweck, den er verfolgt, nicht ein morphologischer, sondern ein physiologischer ist.

Sehr charakteristisch ist ein Ausspruch, der sich gleich anfangs findet: Es ist sehr exakt, wenn man sagt, daß eine lymphoide Drüse aus zu einem fixen Organ mit bestimmter Funktion zusammengruppierten Amöbocyten besteht, es ist aber auch ebenso exakt, wenn man sagt, daß die freien Amöbocyten ein lymphoides Organ darstellen, dessen Zellen zerstreut und losgelöst von einander in einer Flüssigkeit flottieren.

Gemeinsam sei allen lymphoiden Organen das, daß sie aus, den Maschen eines bindegewebigen Gerüsts eingelagerten, Ansammlungen von Zellen bestehen, die mit den freien Blut- oder Lymphkörperchen identisch sind. Die Organe werden entweder vom Blute durchspült oder von der Leibeflüssigkeit umspült.

CUÉNOT unterscheidet vier Hauptkategorien von Lymphoidorganen:

1) Solche, welche neue Blut- oder Lymphkörperchen bilden (cytogene Organe, „organes globuligènes“).

2) Anhäufungen von Zellen, die im stande sind, phagocytär feste Körper, die in ihren Bereich kommen, in ihr Plasma aufzunehmen und sie eventuell zu verdauen (phagocytäre Organe).

3) Organe, welche, wie die Cölomamöbocyten, die Aufgabe haben, gewisse gelöste Exkretionsprodukte zu eliminieren (organes lympho-rénaux oder reins lymphoides).

4) „Komplette“ Organe, die aus Zellen bestehen, die an Ort und Stelle sich genau so umgestalten, wie die freien Amöbocyten in der Blut- oder Lymphflüssigkeit; ihr Aussehen und ihre Funktion

sind also wechselnd, und sie widmen sich also weder ausschließlich der Aufgabe, neue Blut- oder Lymphkörperchen zu erzeugen noch ausschließlich der Phagocytose.

Ueber die Rolle der Amöbocyten (Lymphkörperchen) finden wir bei CUÉNOT folgendes Résumé. Ganz allgemein dienen sie zur Phagocytose. Dann dienen sie gelegentlich, gewissermaßen als flottierende Nierenzellen, zur Exkretion, indem sie aus dem umgebenden Medium gelöste Zersetzungsprodukte aufnehmen und in ihrem Protoplasma aufspeichern. Sie haben ferner sehr häufig die Aufgabe, acidophile oder basophile Körnchen in ihrem Plasma zu bilden und anzuhäufen, die dann später degenerieren und zerfallen und sich zweifellos in der umgebenden Blut- oder Lymphflüssigkeit auflösen. Die physiologische Bedeutung dieser Körnchen ist so gut wie unbekannt, und ihre chemische Natur wechselt von Abteilung zu Abteilung. Sicher ist, daß sie wegen ihres sehr häufigen Vorkommens im Tierreich eine wichtige Rolle spielen.

Was den Ersatz der Amöbocyten anbetrifft, so geschieht er nach CUÉNOT in doppelter Weise: 1) Die jungen freien Amöbocyten teilen sich selbst, bald vorwiegend mitotisch, bald vorwiegend amitotisch. 2) Sie entstehen in besonderen, cytogenen Organen (organes globuligènes, lymphoide Drüsen), deren Zellen sich mitotisch teilen und sich später vom Organ loslösen, um frei zu flottieren. In einigen Fällen fahren sie auch nach der Loslösung noch eine Zeit lang fort, sich zu teilen.

Speziell bei den Oligochäten geschieht der Ersatz der cöломatischen Amöbocyten nur durch Teilung der freien Elemente. Lymphdrüsen fehlen. Das Chloragogengewebe gehört nicht in die Kategorie der cytogenen Organe; „les cellules chloragogènes sont des cellules excrétrices acides (rein à indigo) qui déversent leur produit dans le coelome sans se détacher de leur substratum“ (gegen KÜKENTHAL und gegen seine eigene früher geäußerte Meinung, daß die Amöbocyten von Chloragogenzellen abstammen).

Im Jahre 1897 untersuchte GOODRICH die Cölomocyten von *Enchytraeus hortensis*. Er fand 3 Sorten: 1) Amöbocyten, frei flottierend oder auf den inneren Oberflächen der Cölomwand kriechend. 2) Viel größere, ovale, abgeplattete Cölomocyten. Diese kommen entweder flottierend vor, oder sie sind an der Cölomwand durch einen kurzen, offenbar kutikularen Stiel befestigt, dessen Rest man auch fast immer an den frei flottierenden Körperchen erkennen kann. Ueber ihren mutmaßlichen Ursprung sagt GOODRICH:

„Although my observations as to the origin of these corpuscles are unfortunately neither complete nor conclusive, yet I am strongly inclined to believe, that they arise from the coelomic epithelium lining the body wall and septa.“

3) Cölomocyten, die vielleicht nur eine Varietät von 2 sind, die im Innern einen kegelförmigen Körper enthalten, der aus einem langen, aufgerollten Faden durchsichtiger und homogener Substanz besteht. Auch diese Körperchen kommen bald frei, bald mit einem Stiel an der Cölomwand befestigt vor, und auch für sie gelangt der Verfasser zu der Annahme, daß sie vom Cölomthel aus gebildet werden.

Daß die Chloragogenzellen der Oligochäten aus lymphoiden Körperchen (KÜKENTHAL) oder die lymphoiden Körperchen aus Chloragogenzellen (CUÉNOT) hervorgehen, hat ROSA schon 1896 und sodann wieder 1898 entschieden bestritten. Es existiert gar kein genetischer Zusammenhang zwischen beiden. Was die Entstehung der Cölomocyten anbelangt, so sagt ROSA, daß wir beim gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse die Existenz von Lymphkörperchen produzierenden Organen bei erwachsenen Oligochäten weder leugnen noch bejahen können.

Beiläufig bemerkt, behauptet ROSA, daß die Lymphkörperchen von Tubifex im normalen Zustand fast unbeweglich sind. Die lebhafteren amöboiden Bewegungen treten seiner Ansicht nach erst außerhalb des Körpers, sei es in der physiologischen Flüssigkeit, sei es in der eigenen Lymphe, auf.

In seinen sorgfältigen histo- und organogenetischen Untersuchungen über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden (1898) konstatierte HESCHELER das massenhafte Vorhandensein von Lymphzellen in der Leibeshöhle der vordersten Segmente von Tieren, denen er die 5 ersten Segmente abgeschnitten hatte. Er konnte in einigen Fällen in der Nähe der Wundstelle und des Narbengewebes Pakete von Zellen entdecken, die vollkommen den frei flottierenden Lymphzellen gleichen. Es fiel ihm nun weiter auf,

„daß in den nach hinten zunächst folgenden Segmenten, also vom 6. weg nach hinten zu, ganz ähnlich angeordnete Zellen von demselben Bau und denselben Kernverhältnissen in regelmäßigem Verbands als Besatz von Blutgefäßen, häufig in Verbindung mit einer Dissepimentwandung, sich fanden.“

Es kann nach HESCHELER kein Zweifel darüber herrschen,

daß alle diese beschriebenen Zellen Gebilde sind, welche in dieselbe Kategorie gehören, und es liegt ihm

„die Vermutung nahe, daß die genannten Pakete von Zellen nur als abgelöste Teile jener oft stark verzweigten und weit in die Leibeshöhle hineinreichenden Zellverbände oder Wucherungen, die sich im Anschluß an die Wandungen der Dissepimente und Blutgefäße finden, aufzufassen seien.

Diese Wucherungen könnten die Herde der Neubildung von Lymphzellen sein, und damit würde der auffällige Reichtum an lymphoiden Zellen in den betreffenden Segmenten zu der Zeit des Beginnes der Regeneration im Einklang stehen. Doch möchte HESCHELER in dieser Frage noch keinen sicheren Entscheid treffen.

In den nach dem frühen Tode des Verfassers erschienenem Hirudineenstudien (1899) beschreibt GRAF die Entstehung der von ihm als „Exkretophoren“ bezeichneten Cölomamöbocyten der Hirudineen aus dem Endothel des Cöloms. Er hat direkt gesehen, wie sie sich von ihrer Anheftungsstelle lösen. Bei *Nephele* entstehen sie wahrscheinlich aus der Wandung der Ventrallakune. Bei *Clepsine* entstehen sie im dorsalen Sinus, und hier beschreibt GRAF und bildet ab „alle Uebergänge von einer festsitzenden Endothelzelle bis zu einer freischwimmenden Lymphzelle“.

In ihren Untersuchungen über die Exkretion bei einigen Anneliden (1899) sprechen WILLEM und MINNE dem Chloragogenzellengewebe beim Regenwurm jede Bedeutung als Behälter von Reservennährstoffen ab und schreiben ihm eine ausschließlich exkretorische Funktion zu. Die Chloragogenzellen häufen kontinuierlich Guaninkörnchen an. Ihre exkretorische Funktion üben sie periodisch aus, indem sie lösliche Substanzen in die Leibeshöhle entleeren. Gelegentlich fallen ihre vorragenden Teile selbst in die Leibeshöhle und werden dann von den phagocytären Amöbocyten aufgenommen. Doch gibt es gewisse Peritonealzellen, die durch Aufspeicherung von Glykogen die Rolle von Behältern von Reservennährstoffen spielen. Verfasser schreiben auch dem Botryoidalgewebe der Hirudineen, das sie dem Chloragogengewebe der Oligochäten vergleichen, ausschließlich exkretorische Funktionen zu.

Zu abweichenden Resultaten ist indessen WILLEM im nämlichen Jahre bei der Untersuchung der Chloragogenzellen gelangt, die bei den erwachsenen *Arenicoliden* gewisse Gefäße,

besonders aber Büschel von Gefäßzotten bekleiden, die dem Bauchgefäß seitlich aufsitzen. Im Gegensatz zum Regenwurm enthalten sie neben harnsaurem Natron und Pigmentkörnchen auch Fett. Ihre Rolle ist also eine doppelte, die Aufspeicherung von Reservenährstoffen und die, dem Blutgefäßsystem Zeretzungsprodukte zu entziehen. Sowohl was den Zellinhalt, als was die Funktion anbetrifft, findet Verfasser eine ebenso frappante wie unerwartete Analogie zwischen dem Chloragogenepithel von *Arenicola* und dem Fettkörper der Insekten. Das in den Chloragogenzellen von *Arenicola* enthaltene Fett stammt zweifellos aus dem Blute des absorbierenden Darmblut-sinus.

In seiner so oft zitierten neuen Serie von „Studien über den Körperbau der Anneliden“ (1901) gibt ED. MEYER eine vortreffliche Uebersicht über die aus dem Peritonealepithel hervorgehenden, freien Cölomzellen und die cölothelialen Phagocytärorgane. Er bezeichnet die ersteren im Gegensatz zu den in der primären Leibeshöhle von Larven gelegentlich beobachteten amöboiden Wanderzellen als sekundäre Wanderzellen und unterscheidet drei Hauptformen derselben, nämlich:

1) Die sogenannten lymphoiden Zellen oder Phagocyten, deren Funktionen hiulänglich bekannt seien.

2) Nicht amöboid bewegliche, runde oder ovale, häufig linsenförmig abgeflachte Zellen, die mit körnigen oder öltropfenartigen Einschlüssen überfüllt sind. Sie treten in der Leibeshöhlenflüssigkeit gleichzeitig mit dem Erscheinen der jungen Geschlechtsprodukte in überaus reichlicher Menge auf und führen offenbar den letzteren die zu ihrer Reifung notwendigen Nährstoffe zu, weshalb man sie Nährzellen nennen kann. Diese Elemente verschwinden, wenn alle im Körper vorhandenen Eier oder Spermatozoen ihre endgültige Ausbildung erreicht haben, indem sie sich vollkommen auflösen.

3) Eine dritte Form von Cölomzellen nennt MEYER Cölomhämocyten. Sie kommen vornehmlich im Cölom blutgefäßloser Anneliden vor, enthalten nicht selten hämoglobinartiges Pigment und spielen die Rolle der roten Blutkörperchen höherer Tiere.

Die Phagocytärorgane faßt MEYER als einstmalige Bildungsstätten von lymphoiden Zellen auf, von Zellen, die sich einstmals auch loslösten, dies aber jetzt nicht mehr tun, sondern sessil bleiben.

Ich habe mich in der vorstehenden Uebersicht hauptsächlich darauf beschränkt, Literaturangaben zu zitieren, welche die Entstehung der freien Cölomocyten betreffen und dann auch solche, wenigstens die wichtigsten unter ihnen, welche das Chloragogengewebe betreffen. Dagegen habe ich darauf verzichtet, die sehr ausgedehnte Literatur über die verschiedenen Formen der Cölomocyten, über die chemische Natur ihrer Einschlüsse und über ihre wahrscheinliche funktionelle Bedeutung ausführlich zusammenzustellen. Die Uebersicht, die MEYER gegeben hat, wäre, wie ein genaueres Studium dieser Literatur ergibt, dahin zu berichtigen resp. zu ergänzen, daß den Amöbocyten vielfach nicht nur exkretorische und depuratorische Bedeutung zukommt, sondern daß sie vielfach daneben noch als Träger von Fett- oder Oeltröpfchen, von glykogen- und vielleicht auch eiweißartigen Einschlüssen eine ernährende Rolle spielen. Die verschiedenen Formen von Cölomocyten lassen sich nicht immer scharf auseinanderhalten, weder morphologisch noch physiologisch. Besonders interessant ist in dieser Beziehung das von GOODRICH (1899) nachgewiesene Vorkommen von amöboiden und zugleich phagocytären roten Blutkörperchen im Cölom von (blutgefäßlosen) Glyceriden.

Uebersicht der fixen und der freien, endotropisch erzeugten Bestandteile der Cölomsäcke der Anneliden.

An den paarigen und typisch metamer angeordneten Cölomsäcken der Anneliden, die wir vom Standpunkte der Gonocöltheorie als erweiterte Sackgonaden niederer Metazoen betrachten, können wir unterscheiden: erstens die Wand, zweitens den aus Lymphe und in dieser flottierenden Cölomocyten gebildeten Inhalt, drittens exotropische¹⁾ Bildungen, welche die Cölomsäcke nach außen, gegen die umliegenden Gewebe erzeugen. Diese letzteren Bildungen werden im dritten Abschnitte der vorliegenden Schrift einläßlich besprochen.

1) Die glücklichen Bezeichnungen „exotropisch“ und „endotropisch“ hat mir Herr Kollege HESCHELER vorgeschlagen.

1. Die Cölomwand (Peritoneum, Cöllothel, Endothel der Leibeshöhle).

An der Cölomwand, die ein Epithel (Cöllothel, HAECKEL) ist, kann man selbst wieder unterscheiden: 1) die Bildungsstätten sich loslösender, in die Cölomhöhle fallender Cölomocyten, die sog. cytogenen Organe und 2) die fixen Bestandteile der Cölomwand.

A. Die cytogenen Organe (cytogenen Cöllothelstrecken). Sie sind vom Standpunkte der Gonocöltheorie die ältesten und wichtigsten Bestandteile der Cölomwand. Unter ihnen ist selbst wieder das ursprünglichste und vornehmste das Keimlager der Geschlechtszellen.

a) Das Keimlager der Geschlechtszellen besteht aus lokalen Wucherungen bestimmter Zellgruppen der Cölomwand. In diesen Wucherungen werden durch Zellteilung in erster Linie die Ei- und Spermatumterzellen, sodann aber auch diese eine Zeitlang umhüllende Belegzellen und manchmal auch sie mit Nahrung versorgende Nährzellen gebildet.

b) Zu den cytogenen Organen gehören sodann die lokalisierten oder diffusen Lymphoiddrüsen. Die Zellen, die sie liefern, sind die amöboiden und phagocytären Lymphkörperchen (Amöbocyten) des Cöloms.

B. Die fixen Bestandteile der Cölomwand sind

a) die phagocytären Organe oder phagocytären Cöllothelstrecken. Ich fasse sie mit ED. MEYER als Lymphoiddrüsen auf, deren Zellen sessil bleiben, sich nicht als freie Amöbocyten loslösen, sondern an ihrer Bildungsstätte verharrend, ihre phagocytären Funktionen ausüben. Bei einlässlicher Prüfung der einschlägigen Beobachtungen gewinnt man die Ueberzeugung, daß zwischen Lymphdrüsen und phagocytären Organen eine scharfe Grenze zu ziehen ein Ding der Unmöglichkeit ist, indem die in den ersteren erzeugten Amöbocyten nicht selten schon phagocytär werden, bevor sie sich loslösen und indem bei den letzteren eine Loslösung der sonst vorwiegend sedentär bleibenden Phagocyten häufig vorzukommen scheint.

b) Die chloragogenen Organe oder Cöllothelstrecken reihen sich an die phagocytären an, indem die Phagocytose bei einzelnen Formen des Chloragogenepithels nachgewiesen wurde. Die Loslösung von ganzen Chloragogenzellen oder von in das Cölom vorragenden Bäuchen solcher Zellen scheint eine Aus-

nahmeerscheinung zu sein und nur bei absterbenden, unmittelbar vor ihrem Untergang und Zerfall stehenden Elementen vorzukommen.

c) Cölithelzellen oder Cölithelstrecken mit verschiedenartigen anderen, unter anderen auch als Reservenahrung aufgestapelten Einschlüssen.

d) Einfaches Wand- oder Tapetenepithel, das bekannte flache, aus platten Riffzellen zusammengesetzte Endothel der Leibeshöhle, von dem keine weitere Funktion als die, die Wand der Cölomsäcke und die Begrenzung gewisser Bluträume zu bilden, bekannt ist.

2. Der Inhalt der Cölomsäcke.

Die Cölomsäcke sind mit einer Lymphflüssigkeit erfüllt, die in erster Linie ernährende, in zweiter Linie exkretorische Bedeutung hat. Diese Lymphe stammt aus dem resorbierenden Abschnitt des Darmes, aber nicht direkt, sondern durch Vermittelung des das epitheliale Darmrohr umgebenden Blutsinus, der in ursprünglicher oder modifizierter Form bei fast allen Anneliden vorhanden ist.

In der Cölomlymphe flottieren die zahlreichen verschiedenen Cölomocyten, die in drei Hauptkategorien zerfallen: 1) die Geschlechtszellen (Ei- und Samenmutterzellen), 2) die verschiedenen Formen von formveränderlichen Amöbocyten (Lymphkörperchen) und 3) die verschiedenen Formen von formbeständigen, rundlichen oder scheibenförmigen Cölomkörperchen, die bald Hämoglobin (Cölom-Hämocyten), bald Fett- oder Oeltropfen (Eliocyten), bald Glykogen oder Eiweißkörperchen oder verschiedene andere, chemisch noch nicht genauer ermittelte Stoffe enthalten.

Die ältesten und vornehmsten Cölomocyten, gegenüber welchen die übrigen gleichsam als Dienerschaft erscheinen, sind die Geschlechtszellen, die, nachdem sie genügend ausgestattet worden sind, aus dem Gonocöl nach außen treten und sich zu neuen Individuen der Tierart, der sie angehören, entwickeln sollen. Sie entstehen aus den Keimdrüsenbestandteilen der Cölomwand, die gewöhnlich erst spät als besondere Organe der Cölomwand deutlich werden, wahrscheinlich aber in Wirklichkeit schon frühzeitig in unscheinbaren Anlagen gesondert sind, aber so lange schlummern, bis der Körper erwachsen und befähigt ist, für die hinreichende Ernährung der sich nun rasch und ergiebig bildenden Geschlechtsprodukte zu sorgen.

Auch die übrigen Cölomocyten entstehen aus entweder lokalisierten oder zerstreuten Stellen der Cölomwand, vor allem die Amöbocyten. In der Tat ist aus den im vorigen Abschnitte zusammengestellten Literaturangaben ersichtlich, daß mit Bezug auf den Ursprung der Amöbocyten aus dem Cöllothel eine seltene Uebereinstimmung herrscht. Angaben über einen anderweitigen Ursprung der Anneliden-Cölomocyten habe ich überhaupt nicht gefunden.

Auch für die formbeständigen Cölomocyten wird angegeben, daß sie vom Cöllothel stammen. Doch sind diese Angaben noch ganz vereinzelt.

Für beide Hauptkategorien von Cölomocyten kann als sicher angenommen werden, daß, wenn sie ursprünglich aus dem Cöllothel entstehen, sie sich doch selbst wieder, wenigstens in der ersten Zeit nach ihrer Loslösung, durch mitotische oder amitotische Zweiteilung vermehren.

Kammerung der Cölomsäcke. Die ursprünglich einheitlichen Cölomsäcke können in verschiedener Weise sich in Abteilungen oder Kammern gliedern, die ihren Charakter durch einen prädominierenden Bestandteil der Cölomwand erhalten. So spricht man von Nierenkammern, und so kann man von Geschlechtskammern sprechen. Die letzteren sind bekanntlich bei den Hirudineen besonders scharf vom übrigen Cölom, das sich in Form von Sinussen erhält, abgetrennt. Man kann sagen, daß in dem Maße als die ursprünglichen Sackgonaden sich zu den großen Leibeshohlräumen entwickelten, ihre alten rechtmäßigen Insassen, die Geschlechtszellen, sich immer mehr in Nebenstübchen zurückzogen, in welchen sie wieder so ausschließlich wohnungsberechtigt blieben, wie in den alten, noch nicht ausgedehnten, kleinen und engen Wohnstätten. Man nennt sie denn auch schlechthin wieder Gonaden, Geschlechtsdrüsen, Hoden oder Eierstöcke.

Die Rolle der verschiedenen Komponenten der Cölomsäcke.

Ueber die Rolle der Keimlager und der sich von ihnen loslösenden Geschlechtszellen brauchen wir nichts zu sagen.

Im übrigen ist die Bedeutung der Cölomsäcke eine doppelte, nämlich erstens eine ernährende und zweitens eine exkretorische. Bei den Anneliden, die eines Blutgefäßsystems entbehren, kommt noch als dritte die respiratorische hinzu.

Die ursprüngliche Funktion, die einst den Cölomsäcken fast ausschließlich zukam, ist die ernährende; sie dürfte auch jetzt noch prädominieren. Durch die große Ausdehnung der Gonocöl-säcke ist auch ihre ernährende Bedeutung weit über das ursprüngliche Maß hinaus eine erweiterte und ausgedehnte geworden. Die das Cölom erfüllende Flüssigkeit dient teilweise, oder bei fehlendem Blutgefäßsystem ausschließlich, zur Ernährung aller der zahlreichen Organe, deren Oberfläche sie nunmehr bespült, nachdem die Cölomsäcke sich überall zwischen Darmepithel und Körperwand so breit gemacht haben. Im Dienste der Ernährung stehen außerdem alle die zahlreichen fixen oder freien Cölomocyten, die irgendwelche Nahrungsstoffe in gelöster oder in fester Form enthalten, sei es daß sie die Nahrung aufspeichern, sei es daß sie dieselbe transportieren.

Wenn nun die ernährende Bedeutung der Cölomsäcke zweifellos eine weit über die ursprüngliche, die sich ausschließlich auf die Ernährung der Geschlechtszellen erstreckte, hinausgehende, ich möchte fast sagen allgemein somatische geworden ist, so bleibt doch die ursprüngliche die vornehmste Funktion, wie aus den vielfach ermittelten Beziehungen zwischen der Ausbildung der Geschlechtsprodukte einerseits und dem Verhalten der übrigen freien Cölomocyten, sowie der Resorption der in fixen Zellen aufgestapelten Reservenernährung andererseits erhellt. Diese Beziehungen noch eingehender zu ermitteln, wäre eine ebenso dankbare wie zeitgemäße Aufgabe.

In dem Maße als das Cölom aus einer Gonadenhöhle zu einer großen Körperhöhle geworden ist, hat es notwendig allmählich auch die zweite Funktion weiter ausbilden müssen, die exkretorische. Wenn die Sackgonaden, was mir wahrscheinlich ist, ursprünglich schon auch die Behälter ihrer eigenen Exkrete waren, so sind jetzt ihre Derivate, die Cölomsäcke, mit ihren vielfachen und mächtigen Differenzierungsprodukten, den fixen, den endotropischen und den exotropischen, eben auch zu großen Exkretionsbehältern des ganzen Körpers geworden, aus denen die Nephridien mit ihren neugebildeten Nephrostomata, oder die Nephromixien, die Exkretionsprodukte nach außen leiten. Denn mit der zunehmenden Bedeutung der Cölomsäcke als Exkretbehälter mußte auch zunehmende Fürsorge für die Ausleitung Hand in Hand gehen. Die verschiedenen Bestandteile der Cölomsäcke müssen sich um so intensiver in den Dienst der Epuration und Exkretion stellen, als die Cölomsäcke ja fortfahren, die die Geschlechtszellen bereitenden und ernährenden Organe zu sein.

Sehr bemerkenswert und im allgemeinen zutreffend ist, was CARL GROBBEN 1888 über die Bedeutung der „sekundären Leibeshöhle“, d. h. des Cöloms der Anneliden, sagte: .

„Obwohl die exkretorische Funktion des Peritoneums eine sehr ausgedehnte ist und, abgesehen von der Bedeutung der Peritonealbekleidung als Ursprungsstätte der Genitalprodukte, auch eine ursprüngliche zu sein scheint, infolge davon die in der Leibeshöhle enthaltene Flüssigkeit mit ihren Körperchen in einem großen Teile als Exkretionsprodukt betrachtet werden muß, so kann doch nicht bezweifelt werden, daß die funktionelle Bedeutung der Leibeshöhle und ihrer Körper noch eine andere ist, und zwar jene von Lymphe und Blut, somit eine nutritive und respiratorische. Die Ansicht ist auch diejenige, welche am allgemeinsten angenommen wird, wozu nicht wenig die in die Augen fallende Ähnlichkeit dieser Flüssigkeit mit ihren lymphoiden Zellen mit der Lymphe (Blut) beitrug. Als Begründung für die Richtigkeit dieser Auffassung ist zunächst die Tatsache hier anzuführen, daß die Leibeshöhlenflüssigkeit eiweißhaltig ist, wie dies schon aus dem bekannten Umstande hervorgeht, daß die Geschlechtsprodukte in vielen Fällen sich frühzeitig von den Keimstätten lösen und in der Leibeshöhlenflüssigkeit flottierend, die volle Reife erlangen. Die Flüssigkeit hat somit, insofern sie eiweißhaltig ist, nutritive Bedeutung.“

Man kann sich mit allem dem einverstanden erklären, angenommen mit der Ansicht, daß die exkretorische Bedeutung des Cöloms die ursprüngliche sei.

Lichtvoller kann man diese Seite der Frage nicht behandeln, als es ED. MEYER (1901, p. 666) getan hat:

„Die Anwesenheit von freien Zerfallsprodukten im Cölom der Anneliden kann natürlich nicht absolut in Abrede gestellt werden, da in den Geweben und Zellen, welche die Leibeshöhle umgeben oder sich in derselben befinden, sowie auch in den reifenden Geschlechtsprodukten Stoffwechsel jedenfalls stattfindet. Allein eben gerade dazu, um eine Anhäufung von schädlichen Stoffen in der Cölomflüssigkeit zu verhüten, bestehen hier sehr effektive Vorkehrungen: das sind die Segmentalorgane, deren drüsige Kanalwandungen von der Cölomflüssigkeit gespült werden, und die unzählige Menge der amöboiden Phagocyten. Dieselbe Aufgabe haben wahrscheinlich auch einige Peritonealdrüsen, deren Tätigkeit überhaupt eine recht verschiedenartige zu sein scheint, aber lange noch nicht genügend erforscht ist.“

Die Cölomsäcke der Anneliden und die Sackgonaden der niederen, acölomen Metazoen.

Die Gonocöltheorie führt die Cölomsäcke der Anneliden auf die Gonaden der niederen, acölomen Metazoen zurück, die eben deshalb acöl sind, weil ihre Gonaden noch massiv sind

oder doch nur eine geringe Menge angesammelter Follikelflüssigkeit enthalten. Im letzteren Falle kann man immerhin schon von Sackgonaden oder Gonadensäcken sprechen. Es kommen die entsprechenden Organe der Platoden und Nemertinen in Betracht.

Ich habe oben eine Uebersicht über die verschiedenen fixen und freien, d. h. in der Cölomflüssigkeit schwimmenden, Bestandteile der Cölomsäcke und über ihre Rolle gegeben und es ist nun am Platze, uns nach den Komponenten der Sackgonaden zu erkundigen. Wenn man von den akzessorischen Hüllen absieht, die bisweilen vom umgebenden, den Gonaden fremden Gewebe geliefert werden und die sich zu diesen analog verhalten, wie die akzessorischen Eihüllen zu der vom Ei selbst gebildeten Dottermembran, so kann man an den als besondere lokalisierte Organe auftretenden Gonaden der Acölomier folgende Hauptbestandteile unterscheiden: 1) das Keimlager oder Keimepithel, 2) das Nährzellen- oder Dotterzellenlager, 3) das Wand- oder Follikelepithel.

Vergleichen wir diese Bestandteile mit den Komponenten der Wandung der Cölomsäcke, so wird über die Homologie der beiderseitigen Keimlager ein Zweifel nicht möglich sein. Der Hauptunterschied besteht darin, daß bei den Acölomiern das Keimepithel einen sehr großen, bei den Cölomaten einen sehr kleinen Bestandteil der Gonocölwand ausmacht. Auch der Vergleich des sterilen Follikel- oder Wandepithels der Sackgonaden mit dem Endothel der Leibeshöhle bietet keine Schwierigkeiten. Bleiben die Lager von Nähr- und Dotterzellen der Acölomier. Ich erblicke die Homologa dieser Zelllager — schon CUÉNOT und MEYER haben Andeutungen nach dieser Richtung gemacht — in den Lymphoiddrüsen, den phagocytären Organen und den chloragogenen Organen der Anneliden. Die ursprüngliche Funktion der Nährzellen und der Zellen der Dotterstöcke haben die Zellen der erwähnten Organe der Cölomwand vielfach beibehalten, und ich möchte besonders die Uebereinstimmung zwischen Dotterstock und demjenigen Chloragogengewebe betonen, das als Stapelorgan für Reservennährstoffe dient. Bei anderen Organen der Cölomwand, den Lymphoiddrüsen und den phagocytären Organen, ist die ursprüngliche nutritive Funktion zu Gunsten der neuen exkretorischen in den Hintergrund getreten oder ganz verschwunden. Was die amöboide Beweglichkeit und das phagocytäre Vermögen der betreffenden Zellen des Annelidencöloms, die ich von Dotterzellen ableite, anbetrifft,

so möchte ich mich MEYER anschließen, der an das uralte amöboide Bewegungs- und das phagocytäre Ernährungsvermögen der Eier erinnert, nur mit dem Unterschied, daß ich die phagocytären Cölomzellen von hypothetischen phagocytären Dotterzellen, die formbeständigen Cölomzellen von formbeständigen Dotterzellen ableite. Die Dotterzellen betrachte ich immer noch, wohl mit der Mehrzahl der Forscher, als sterile Eizellen, die die Bedeutung von Nährzellen der befruchtungsfähigen Eier erhalten haben.

Wenn EDUARD MEYER bei dem Vergleich der amöboiden Cölomzellen mit Geschlechtszellen an die amöboide Beweglichkeit der Eier vieler Zoophyten erinnert, so möchte ich speziell noch auf die amöboide Beweglichkeit und das hoch ausgebildete Vermögen der aktiven Wanderung sowohl der männlichen wie der weiblichen Keimzellen der Hydrozoen aufmerksam machen, die ganz an die Verhältnisse der Lymphkörperchen erinnern.

In dem Maße als die Gonaden durch Vergrößerung ihres Lumens und Differenzierung ihrer Wandung die erweiterte Bedeutung von großen somatischen Säcken erhielten, ihre Lumina zu großen Körperhöhlen wurden, erweiterte sich auch die Bedeutung der Nährzellenlager und Dotterstöcke zu der von Körperernährungsorganen und die Bedeutung der von ihnen gelieferten Dotterzellen zu der der ernährenden und dann auch in den Dienst der Exkretion tretenden Cölomkörperchen der Cölomaten.

Man kann bei den Platoden zwei Sorten von dotterbereitenden Organen unterscheiden: erstens solche, die mit den keimbereitenden Organen zu sogenannten Keimdotterstöcken kombiniert sind. Das Keimlager produziert die Oocyten und das benachbarte Lager von ernährenden Dotterzellen, versorgt die Oocyten mit der nötigen Nahrung, wohl meist in flüssiger Form. Einen ähnlichen Keimdotterstock stellt auch die unpaare oder paarige weibliche Gonade der Rotatorien dar, die ich im Einklang mit meiner Ansicht vom neotenischen Charakter dieser Tiere für einen sekundär reduzierten Gonocölsack halte. In den Keimdotterstöcken bleiben die Dotterzellen sessil, ähnlich wie die nutritiven Chloragogen- und andere nutritive Cölothelzellen von Anneliden.

Zweitens kommen bei den Platoden — und das ist der verbreitetste Fall — selbständige, von den keimbereitenden Organen gesonderte Dotterstöcke vor, die sich dann durch besondere Leitungswege, die Dottergänge, mit den Leitungswegen der

Keimdrüsen (den Ovidukten) verbinden. v. GRAFF hat gezeigt, wie durch fortschreitende Sonderung des dotterbereitenden Abschnittes von dem keimzellenbereitenden eines Keimdotterstockes die getrennten Keim- und Dotterstöcke, die wir bei vielen Rhabdocölen und anderen Platoden antreffen, höchst wahrscheinlich entstanden sind. Ich zweifle keinen Augenblick, daß v. GRAFF recht hat, glaube aber immer noch, daß vielleicht bei gewissen Turbellarien, z. B. den Tricladen, die reich verästelten und gelappten Dotterstöcke in einer anderen Weise entstanden sind. Die Polycladen haben bekanntlich weder Dotterstöcke noch Keimdotterstöcke, sondern sehr zahlreiche einfache Ovarien, in welchen sich der Dotter von Anfang an in den Oocyten selbst ablagert, die von den Verästelungen des Gastrocöls aus ernährt werden. Meinen Gedankengang habe ich in meiner vergleichenden Anatomie (1888) folgendermaßen resümiert:

„Bei den Tricladen finden sich in den abgelegten Eicocons neben wenigen Eiern außerordentlich zahlreiche Dotterzellen, die den ersteren bei ihrer Entwicklung zur Nahrung dienen. Auf diese Erscheinung wird Licht geworfen durch Fälle, die sich z. B. bei Polycladen¹⁾ und Mollusken finden, wo in ein Cocon mehrere Eier abgelegt werden, von denen sich aber meist nicht alle entwickeln, indem die einen früher oder später zerfallen und den anderen als Nahrung dienen. So sind vielleicht auch die Dotterzellen in den Tricladencocons als modifizierte Eizellen zu betrachten, die sich nicht mehr entwickeln, sondern den wenigen sich entwickelnden befruchteten Eiern als Nahrung dienen. Diesem Verhalten entsprechend ist auch zwischen den keimbereitenden Organen, den Ovarien, Arbeitsteilung eingetreten; die einen liefern nach wie vor befruchtungs- und entwicklungsfähige Eier, die anderen modifizierte, den ersteren zur Nahrung dienende, mit Dotter beladene Eizellen, welche nicht mehr befruchtungs-, nicht mehr entwicklungsfähig sind: eben die Dotterzellen. Die ersteren sind die Keimstöcke, die letzteren die Dotterstöcke. Beide sind homologe Gebilde“²⁾.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich daran erinnern, daß bei gewissen Nemertinen (z. B. *Geonemertes australiensis* und *Stichostemma eilhardi* [MONTGOMERY, 1894]) von

1) Bei *Cryptocelis alba* fand ich häufig 2 Eier in einer Eikapsel, bei *Stylochus neapolitanus* 3 oder 4 und bei *Prosthiostomum siphunculus* beinahe stets 12.

2) Bei einer erneuten Untersuchung der Polycladen wäre darauf zu achten, ob nicht vielleicht die sog. akzessorischen Eileiterdrüsen zu dotterstockähnlichen Gebilden umgewandelte Ovarien sind.

mehreren Eikeimen in einer Gonade nur je einer zur vollen Entwicklung gelangt. Ein Gleiches ist nach BÜRGER (1895) bei *Prosorhochmus* der Fall, wo von mehreren sehr stattlichen Eikeimen nur einer zum fertigen Ei wird. Die übrigen werden zum Teil von diesem, zum Teil vom Embryo, aufgezehrt. Nach der Schilderung von BÖHMIG (1898) sind die Gonaden von *Stichostemma graecense* wahre Keimdotterstöcke. Die Oogonien sind völlig in Dotterzellen eingebettet, und letztere gehen schließlich vollständig in die ersteren auf. Außerdem hat BÖHMIG aber konstatiert, daß in einem Ovar mehrere Oogonien gebildet werden, von denen aber nur eines, in seltenen Fällen zwei, zur vollständigen Entwicklung gelangen. Die übrigen gehen als Abortiveier zu Grunde, zerfallen und werden von den übrig bleibenden aufgenommen. Es geschieht also hier schon in der Gonade und an den Oocyten etwas Aehnliches wie das, was sich bei den erwähnten Polycladen und Mollusken erst viel später, an schon abgelegten und eine Strecke weit entwickelten, zu mehreren in eine Eihülle eingeschlossenen Eiern beobachten läßt.

Die Ansicht, daß die Dotterzellen abortive Eier sind, ist wiederholt ausgesprochen worden und auch KORSCHULT und HEIDER, die sonst in der Auffassung von Nährzellen als Abortiveier sehr zurückhaltend sind, halten sie für außerordentlich naheliegend (1902).

Mag dem sein, wie ihm wolle, jedenfalls sind die gesonderten Dotterstöcke cytogene Organe, von denen sich Dotterzellen lösen, die früher oder später, gewöhnlich in einem als Ootyp bezeichneten Abschnitt des zum Uterus differenzierten Geschlechtsleiters, mit den Eiern zusammentreffen und, mit diesen in eine gemeinsame Eihülle eingepackt, ihnen zur Nahrung dienen. In ähnlicher Weise lösen sich von cytogenen Zellenlagern der Cölomsäcke ernährende und vergängliche Cölomocyten los, die, in das Gonocöl fallend, in exquisiter Weise auch zur Ernährung der Geschlechtszellen dienen.

Bei der Ableitung der Cölomsäcke von den Sackgonaden der Acöломier hat man sich vorzustellen, daß die letzteren bei ihrer zunehmenden Erweiterung zu der Rolle der keimzellen- und nährzellenbereitenden Organe auch noch die der Uteri und Vesiculae seminales übernahmen, so daß sie zunächst gewissermaßen Keimdotterstöcke und Geschlechtszellenbehälter zugleich wurden. Ihre Wand bestand dann also aus dem Keimlager, von dem sich die Geschlechtszellen lösten, aus dem Dotterzellenlager, aus dem

sich Dotterzellen loslösten, vielleicht noch aus sedentären und amöboiden Nährzellen und dem indifferenten Gonadenepithel. Während der Reifung der Geschlechtsprodukte fanden sich alle diese Elemente vereinigt, wie jetzt vorübergehend im Ootyp, in den sich erweiternden Gonadensäcken, und zur Zeit der Reife waren diese letzteren mit zur Entleerung bereit stehenden Geschlechtsprodukten dicht erfüllt.

Ich mache hier nebenbei darauf aufmerksam, daß bei manchen Nemertinen die Gonadensäcke beim geschlechtsreifen Tiere auch die Rolle von Eibehältern spielen.

Das Gonocöl und die Gonodukte.

Die Geschlechtsprodukte werden bei den Platoden und Nemertinen durch besondere Kanäle nach außen geleitet, die von dem Nephridialsystem völlig unabhängig sind. Ich habe bei Polycladen nachgewiesen, daß die Geschlechtsleiter durch Knospung oder Wucherung des Follikelzellenüberzuges der Gonaden entstehen. Sie bilden anfänglich solide Stränge, die erst später hohl werden. Schließlich erreichen sie die Gegend des Kopulationsapparates, dessen Epithel durch Einstülpung des Ektoderms entsteht. Beide Apparate setzen sich sekundär in Verbindung. Auch für die Tricladen habe ich eine ähnliche getrennte Entstehung der Kopulationsorgane, deren Anlage hier nach IJIMA mitten im Mesoderm als eine kleine Höhle auftritt, und der Gonodukte, die von den Gonaden aus gebildet werden, angegeben. Diese Entstehungsweise der Gonodukte ist von IJIMA für die Eileiter bestätigt worden, für die Samenleiter aber gibt er eine etwas abweichende Bildungsweise an, indem nach ihm die männlichen Geschlechtsorgane (abgesehen vom Kopulationsapparat) auf sehr frühen Stadien ein System verästelter Stränge darstellen, aus denen sich durch Bildung von knollenförmigen Anschwellungen die Hoden differenzieren, während, wenn ich IJIMA recht verstehe, die Samenleiter wohl aus dem nicht verdickten Rest der Stränge hervorgehen.

Auch bei den Nemertinen werden nach den übereinstimmenden Angaben der Forscher die hier ganz kurzen und bei dem Mangel von Kopulationsapparaten sehr einfachen Gonodukte zentrifugal durch Auswachsen des Epithels der Gonadensäcke ausgebildet. Nach einigen Beobachtungen kommt ihnen eine unbedeutende Einstülpung des Körperepithels entgegen.

Ueber die Art der Ausleitung der Geschlechtsprodukte bei den Anneliden läßt sich folgendes sagen :

Für die Polychäten ist der gegenwärtige Stand der Frage nach den früher schon besprochenen neuen und wichtigen Untersuchungen von GOODRICH folgender. Es existieren wahrscheinlich drei Sorten von Leitungswegen. Die erste und ursprünglichste ist die von besonderen Cölomodukten, die, wie bei den Platoden und Nemertinen, vom Nephridialsystem ganz gesondert sind. Diese Cölomodukte entsprechen in der Tat den Gonodukten der Nemertinen und Platoden. Sie werden durch zentrifugale Ausstülpungen der Gonocölwand gebildet. Auch kommt ihnen eine Einstülpung von außen entgegen.

Die zweite Form der Geschlechtsleiter wird gebildet durch die Nephromixien. Diese kommen dadurch zu stande, daß die Cölomodukte (Gonodukte), anstatt nach außen, sich in den Hauptkanal der segmentalen Nephridien öffnen.

Die dritte Form wird durch die segmentalen Nephridialkanäle selbst gebildet, indem sich diese durch eine neue Oeffnung, das Nephrostoma, sekundär mit dem Gonocöl in Verbindung setzen.

In allen drei Fällen sind die Leitungswege Urogenitalkanäle, sie dienen denselben zwei Hauptfunktionen, wie die zu großen Körperhöhlen angeschwollenen Gonocölsäcke, die sie in metamerer Anordnung mit der Außenwelt in Verbindung setzen.

Was die Oligochäten anbetrifft, so läßt sich jetzt mit einiger Wahrscheinlichkeit vermuten, daß ihre Ei- und Samenleiter Gonodukte und nicht Nephridien sind.

Dieser Nachweis ist für die Geschlechtsleiter der Hirudineen besonders durch die ontogenetischen Untersuchungen von BÜRGER erbracht. Wie bei den Oligochäten, einzelnen Polychäten, den Platoden und Nemertinen existieren die Ei- und Samenleiter neben den Nephridien und stehen, auffallend ähnlich wie bei gewissen Platoden (Tricladen), mit Kopulationsapparaten in Verbindung. Bei *Nephelis* bilden sich die weiblichen Leitungswege nach BÜRGER (1891) folgendermaßen: Die beiden Ovarialhöhlen wachsen unter dem Bauchmark gegen die ventrale Mittellinie in Zipfel aus, denen eine Einstülpung von außen entgegenkommt, welche die Geschlechtsöffnung und die Eileiter des Ovarienpaares bilden soll. Was die letztere Angabe betrifft, so hat mich die Abbildung (Fig. 48) keineswegs von ihrer Richtigkeit überzeugt. Sie läßt es höchstens als mög-

lich erscheinen, daß die distalen Abschnitte der Eileiter aus der Ektodermeinstülpung hervorgehen.

Die ontogenetischen Beziehungen zwischen männlichen Gonaden und Leitungswegen bei *Nephelis* faßt BÜRGER folgendermaßen zusammen:

„Die Anlage der Hoden läßt sich auf eine Zellenleiste zurückführen, die aus der Verschmelzung von Anlagen, die in jedem Segment ihren Ursprung im Cölom am Peritoneum als geringfügige Zellenwucherungen genommen haben, hervorgegangen sein muß. Die Leiste schnürt sich in ihrer ganzen Länge vom Cölom ab, höhlt sich aus und formt sich so in einen Schlauch, den nämlichen¹⁾ Geschlechtsschlauch um. Dieser bringt die Hodensäcke hervor, indem er zahlreiche Ausstülpungen entwickelt, die sich mehr und mehr ausweiten, aber für immer mit dem Geschlechtsschlauch in offener Verbindung verbleiben. Das Epithel der Hodensäcke, das von dem des Geschlechtsschlauches her stammt und in letzter Instanz vom Peritoneum, entwickelt das Keimlager der männlichen Geschlechtszellen. Der Geschlechtsschlauch bleibt bestehen und übernimmt die Funktion eines Vas deferens.“

Nach dieser Darstellung hat die Sonderung von Hoden und Samenleitern bei *Nephelis* eine gewisse, allerdings nur oberflächliche Aehnlichkeit mit dem entsprechenden Prozeß bei den Süßwassertricladen nach IJIMA.

Ganz wie bei *Nephelis* verläuft die Entwicklung der Ovarien, der Eileiter und ihrer Mündung nach BÜRGER (1894) bei *Hirudo* und *Aulastoma*. Dagegen zeigen sich in der Art der Bildung der Hoden und ihrer Leitungswege nicht unerhebliche Differenzen. Die Hoden treten als Verdickungen der Seitenhöhlen des Cöloms dort auf, wo letztere in den Kanal, der sie mit der Bauchhöhle verbindet, übergehen. Während nun „die männliche Geschlechtsöffnung, der Begattungsapparat und die vorderen (distalen) Abschnitte der Vasa deferentia zusammen aus einer unpaaren Einstülpung des Körperepithels, die an dem Orte der männlichen Geschlechtsöffnung auftritt, entstehen“, wird der mit Bezug auf die Hoden proximale „hintere, die Hodenbläschen miteinander verbindende Abschnitt der Vasa deferentia von den jungen Hoden selbst gebildet“. Zuerst bildet sich von jedem Hoden aus seitwärts gerichtet das Vas efferens testis, dann biegt dasselbe nach hinten um und wächst nach hinten, bis es die Umbiegungsstelle des nächst hinteren Vas efferens trifft und mit ihr verschmilzt. Diese Art der Bildung der Vasa efferentia und ihrer

1) „nämlich“ ist gewiß ein Druckfehler für „männlich“.

beiden Sammelgänge hat eine sehr große Aehnlichkeit mit der von mir beschriebenen Entstehung der Samenleiter von den Hoden der Polycladen aus.

Ueber die Differenz gegenüber Nephelis äußert sich BÜRGER so, daß doch in sofern eine wichtige Uebereinstimmung herrsche, als die Hodenbläschen und die die Hodenbläschen verbindenden Abschnitte der Vasa deferentia (die beiden Sammelgänge) vom somatischen Blatte des Peritonealepithels abstammen, im Gegensatz zu den vorderen, distalen Abschnitten der Vasa deferentia, dem Begattungsapparat und der Geschlechtsöffnung, welche als Einstülpungen des Körperepithels sich anlegen. Den folgenden Satz BÜRGER's zitiere ich mit Absicht: „Es teilen also die untersuchten Hirudineen die peritoneale Entstehung ihrer, die Geschlechtsprodukte erzeugenden Drüsen mit den Anneliden überhaupt und schließen sich nach der Anlage der Ausführungsgänge, die eine selbständige ist, und nichts mit den Nephridien zu tun hat, den Oligochäten an.“ Ich brauche zu diesem Satze nur hinzuzufügen, daß sich den Hirudineen und Oligochäten, was die Anlage der Gonodukte anbetrifft, auch die Polychäten (mit ihren Cölomodukten) und die Platoden und Nemertinen (mit ihren Samen- und Eileitern) anschließen.

Das Auftreten eines Kopulationsapparates und seine Rückwirkung auf das System der Gonodukte.

Es ist auffällig, daß die in der Ueberschrift angedeutete Beziehung bisher, soviel ich weiß, von keiner Seite besonders hervorgehoben worden ist. Und doch ist sie keineswegs untergeordneter Natur. Unter den niederen, acölomatischen Bilaterien auf der einen Seite die Platoden mit ihrem Kopulationsapparat, auf der anderen die Nemertinen ohne einen solchen. Bei den (cölomatischen) Anneliden hingegen auf der einen Seite die Hirudineen und Oligochäten mit Kopulationsapparat und auf der anderen die Polychäten im allgemeinen ohne einen solchen!

Auf der einen Seite, bei den Formen ohne Kopulationsapparat (Nemertinen und Polychäten) die Tendenz der Gonodukte, die Geschlechtsprodukte möglichst direkt und ohne Umwege nach außen zu leiten. Von den zahlreichen streng oder weniger

streng metamer angeordneten Gonocölsäcken oder Gonadensäcken bildet jeder seinen eigenen Gonodukt, der auf dem kürzesten Wege zur Haut geht, um sich durch eine eigene Mündung nach außen zu öffnen.

Auf der anderen Seite, bei den Formen mit Kopulationsapparat (Platoden, Hirudineen und Oligochäten) die Tendenz der Gonodukteder einzelnen Gonaden, sich miteinander zu vereinigen, Sammelkanäle, Längskanäle zu bilden, die schließlich in den Kopulationsapparat ausmünden. Diese Erscheinung hängt natürlich damit zusammen, daß die Ausbildung zahlreicher Kopulationsapparate, sowohl unpraktisch wie im höchsten Grade unökonomisch ist. Zwei bis mehrere männliche Kopulationsapparate finden sich bekanntlich nur bei gewissen Polycladen, die ich für die ursprünglichsten der lebenden Bilaterien halte. Bei Zoophyten kommen Begattungsapparate überhaupt noch nicht vor.

Da schon bei den niederen Bilaterien, von denen wir die Anneliden ableiten, beide Systeme vorkommen, bei fehlendem Kopulationsapparat direkte und gesonderte Ausleitung der Geschlechtsprodukte durch kurze selbständige Gonodukte, bei vorhandenem Kopulationsapparat Vereinigung der Gonodukte, Bildung von Sammelgängen, so darf man den Gedanken nicht schlechthin von der Hand weisen, daß die Wiederkehr der beiden Systeme bei den Anneliden auf einer parallelen phylogenetischen Entwicklung ihrer Hauptgruppen aus Vorfahren beruht, bei denen eben auch schon beide Systeme vorkamen. In diesem Sinne wäre die oft und besonders von mir betonte Uebereinstimmung des Geschlechtsapparates der Platoden (speziell Tricladen) und Hirudineen vielleicht doch mehr als eine bloße Analogie. Wenn sich auch ein Abschnitt der Sackgonaden zum Sinussystem der Leibeshöhle entwickelte, so konnten die Gonodukte eben mit den Gonadenkammern des Gonocöls in Verbindung bleiben.

Schließlich noch folgende kurze Bemerkung. Sollte es ganz zufällig sein, daß die Form der Kopulation, die in der gewaltsamen Einführung von Sperma durch die Haut in das Innere des Körpers besteht („hypodermic impregnation“), die ich zuerst bei Polycladen entdeckte, außer bei Platoden nur noch bei Hirudineen und Rotatorien vorkommt?

Die Gonocöltheorie und die Keimblättertheorie.

In fast vollständig übereinstimmender Weise äußern E. MEYER (1890, 1901) und EISIG (1898) die Ansicht, daß es vom Standpunkte der Gonocöltheorie aus eine Frage nach dem Ursprung des Mesoderms oder eines großen Teiles desselben aus dem äußeren oder inneren Keimblatt überhaupt gar nicht gebe. E. MEYER kommt zu dem Schlusse, daß „die Teloblasten der Mesodermstreifen, also des sekundären Mesoderms oder Cöloliths der Anneliden, ihren Ursprung nicht von den Keimblättern, sondern unmittelbar von den Blastomeren nehmen“. Immerhin zeigen sie nach MEYER bei diesen Tieren „eine deutlich ausgesprochene Neigung, sich den Derivaten des Ektoderms möglichst eng anzuschließen“. EISIG sagt, „daß mit der Ableitung der Polzellen von Geschlechtszellen ein weiteres Streiten darüber, ob der Mesoblast (wenigstens der Cölomesoblast nach MEYER) vom Ekto- oder Entoderm abstamme, vollkommen überflüssig ist.“ Zu dieser Auffassung gelangte ED. MEYER und nach ihm EISIG in Anlehnung an die von KLEINENBERG ausgesprochene Idee, „daß die Geschlechtszellen nicht von den Keimblättern herrühren, daß sie nämlich schon gesondert existierten in den locker gefügten und von gleichartigen Zellen zusammengesetzten Vorfahren der Cölenteraten, bevor die Anordnung der Zellen in Ektoderm und Entoderm vollzogen war“.

Auch ich schließe mich vollständig dieser Ansicht an. Wenn man die Gonocöltheorie konsequent verfolgt, so ist die Annahme unvermeidlich, daß die Gonaden der niederen Metazoen, von denen die Gonocölsäcke der Cölomaten abstammen, bei den Stammformen der niedersten Metazoen selbst wieder durch die Geschlechtszellen repräsentiert waren. Diese Stammformen, bei denen der Körper noch nicht in ein äußeres, ektodermales Körperepithel und ein inneres, entodermales Darmepithel differenziert war, haben wir uns als Protozoenkolonien vorzustellen, in welchen schon eine Sonderung der die Kolonie zusammensetzenden Zellindividuen in somatische Zellen und Fortpflanzungszellen eingetreten war. Die Paradigmata dafür liefern uns unter den Protophyten die Volvociden.

Allein, wenn auch die Frage hinfällig wird: aus welchem Keimblatt stammen die Gonaden, resp. die Gonocölsäcke

mit ihren Derivaten?, so bleibt doch gewiß noch eine andere Frage von nicht nebensächlicher Bedeutung übrig. Diese Frage lautet phylogenetisch so: welche Gewebsschicht ist das ursprüngliche Domizil der Geschlechtszellen und der sich aus ihnen entwickelnden Gonaden bei den Metazoen? Die Frage lautet ontogenetisch: „in welchem Keimblatte liegen die Anlagen der Gonaden oder der Gonocölsäcke?“ Wir wissen, daß bei den Zoophyten die Anlagen der Gonaden, die Urgeschlechtszellen, bald im Ektoderm, bald im Entoderm ihren Wohnsitz nehmen, ja daß sie in der Jugend von der einen zur anderen Stätte, von ihrer Bildungsstätte zu einer Reifungsstätte wandern können. Es wäre auch denkbar, daß die Geschlechtszellen bei der Differenzierung der Protozoonkolonie in einem zweiblättrigen Metazoenorganismus überhaupt weder dem einen, noch dem anderen somatischen Keimblatte zugeteilt wurden, sondern von Anfang an eine verborgene, zurückgezogene, mesodermale Lage einnahmen, was mit den Gepflogenheiten solcher Bildungsherde trefflich stimmen würde.

Auf jeden Fall aber muß doch zugegeben werden, daß die Bildungsherde der Geschlechtsprodukte schon bei den Cölenteraten einen bestimmten, erblichen Wohnort wählen, und wenn wir die Annahme machen wollten, daß die Bilaterien, oder sagen wir vorsichtiger die Platoden, die Vorfahren der Anneliden und die Vorfahren der Mollusken monophyletisch aus einer Cölenteratengruppe ihren Ursprung genommen haben, so bleibt doch die Frage bestehen: welches war bei dieser Stammform die Lage der Bildungsstätten der Geschlechtsprodukte? Waren sie dem Ektoderm oder dem Entoderm zugeteilt oder bildeten sie selbständige Zellkomplexe zwischen den beiden Keimblättern, oder waren sie gar in bestimmter Anordnung in beiden Keimblättern und zwischen ihnen verteilt?

Diese Frage wiederholt sich in der Ontogenie. Welchem Keimblatte wird das Anlagenmaterial, das später die Gonaden, speziell die Geschlechtszellen liefert, bei der Gastrulation zugeteilt? Ich möchte gegenwärtig nicht auf den Versuch der Beantwortung aller dieser Fragen eintreten, dazu bietet sich vielleicht bald eine andere Gelegenheit, allein ich kann die Bemerkung nicht unterdrücken, daß es sich der Mühe lohnen dürfte, die Annahme zu prüfen, daß bei den niedersten Stammformen der oben genannten Bilaterien das Bildungsmaterial der Geschlechtsprodukte von Anfang an eine mesodermale Lage ein-

nahm und daß die aus ihm später hervorgehenden Gonaden bei der zunehmenden Komplikation der Organisation und der Ausbildung von ernährenden Kanälen des primitiven Trophocöls (des Gastrocöls) mit diesen in unmittelbarem Kontakt blieben.

Die Nephrocöltheorie.

Sowohl der Gonocöltheorie, als den verschiedenen Formen der Enterocöltheorie, ist die Nephrocöltheorie entgegengestellt worden. Sie ist hauptsächlich von ZIEGLER und FAUSSEK begründet worden, deren Ansichten immerhin in einigen Punkten abweichen. Ich beschränke mich darauf, die kurze Darstellung der Grundgedanken der Nephrocöltheorie zu reproduzieren, die ZIEGLER 1898 in seiner sehr klaren und lesenswerten Uebersicht „über den derzeitigen Stand der Cölomfrage“ gegeben hat.

„Die dritte Möglichkeit (neben der Enterocöl- und Gonocöltheorie) ist die, daß die sekundäre Leibeshöhle ursprünglich ein Exkretionsorgan war, bestehend aus einem Bläschen (Nephrocöl) und einem Ausführungsgang (Nephridium). Das Organ war folglich ähnlich den Perikardialbläschen des Molluskenembryos, der Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen, den Segmentorganen des Peripatus und den segmentalen Exkretionsorganen des Dinophilus vom Weißen Meere. Dieses Exkretionsorgan stammte nicht von einem Urdarmepithel ab, sondern war auf irgend eine andere Art entstanden, vielleicht aus einem Protonephridium. Der exkretorischen Funktion wegen gewann das Bläschen enge Beziehungen zu den Muskeln und zu den Genitalorganen. Daher dehnte sich das Bläschen beträchtlich aus, berührte die Gonade und bildete eine Kommunikation mit ihr, worauf die Ausfuhr der Genitalzellen durch das Nephridium der sekundären Leibeshöhle erfolgen konnte. Bei der großen Ausdehnung der Blase kamen Organe in ihre Wand zu liegen, die ursprünglich nur benachbart lagen, so Teile der Körpermuskulatur oder die Gonade selbst.“

Die Entscheidung zwischen den drei Theorien erwartet ZIEGLER von der vergleichenden Anatomie eher als von der Ontogenie.

Ich kann mir eine ausführliche Widerlegung der Nephrocöltheorie ersparen, da ich nur das wiederholen müßte, was ED. MEYER in seinen neuen „Studien über den Körperbau der Anneliden“ gegen sie ins Feld geführt hat. Ich beschränke mich auf einige Punkte.

Soviel ich weiß, rechtfertigt keine einzige bekannte Tatsache

der Anneliden-Anatomic oder -Ontogenie die Annahme, daß die Geschlechtsdrüsen sich sekundär erst mit der Cöломwand verbunden, sich in dieselbe eingenistet haben. Diese Annahme ist ebensowenig begründet, wie die wäre, daß das Keimlager und das sterile Wandepithel der Gonadensäcke der Platoden sekundär zusammengetretene Bildungen seien.

Keine einzige Tatsache ist mir bekannt, welche die weitere Annahme rechtfertigen könnte, daß die Cöloμβlāsen sich erst sekundär, indem sie aus Nephridienbläschen durch Ausdehnung entstanden, an die longitudinale Körpermuskulatur anlegten. Im Gegenteil: Cölothel, Körpermuskulatur und Geschlechtsdrüsen gehen immer aus einer einheitlichen Anlage, die sich sekundär in jene Teile sondert, hervor. Nach der Nephrocölothēorie müßte gerade das Umgekehrte der Fall sein.

Bei den Anneliden läßt sich weder mit der Enterocölothēorie noch mit der Nephrocölothēorie zur Zeit irgend etwas anfangen.

Die Verfechter der Nephrocölothēorie haben denn auch ihre Waffen vorwiegend aus anderen Rüstkammern geholt. FAUSSEK argumentiert hauptsächlich mit wirklichen oder vermeintlichen Tatsachen aus der Ontogenie der Arthropoden und gewisser Mollusken, speziell der Cephalopoden, ferner der Wirbeltiere. Es handelt sich vorwiegend um den Nachweis der frühzeitigen, selbständigen und von der übrigen Komponenten des Mesoderms gesonderten Entstehung der Anlagen der Keimdrüsen. Ich will mich nicht dabei aufhalten, darauf hinzuweisen, daß alle diese Gruppen hochentwickelte und spezialisierte und nicht als solche zu betrachten sind, bei denen man von vornherein den ursprünglichsten Bildungsmodus erwarten dürfte und daran zu erinnern, daß speziell gegenüber den Mesodermverhältnissen der Arthropoden und Vertebraten diejenigen der Anneliden fast von allen Seiten und in allen Tonarten als die ursprünglichen und für die gegliederten Cölomaten typischen dargestellt werden, sondern ich anerkenne ohne weiteres die hohe morphologische Bedeutung des von FAUSSEK herbeigeholten ontogenetischen Rüstzeuges. Aber ich will im nächsten Abschnitt auf einem Streifzug den Versuch machen, dem Gegner diese Waffen zu entwenden, um sie in den Dienst unserer eigenen Sache zu stellen.

Ein Rüstzeug aber möchte ich überhaupt als in dem vorliegenden Streit, wenigstens zur gegenwärtigen Zeit, unbrauchbar eliminieren. Es handelt sich um die erste Anlage der Geschlechts-

drüsen bei *Loligo* nach FAUSSEK. FAUSSEK vermutet, daß eine gewisse Gruppe großer heller Zellen im Mesoderm, zwischen den beiden Kiemenanlagen 1) aus dem Blastoderm, d. h. im vorliegenden Falle aus dem Ektoderm stamme, 2) daß diese Gruppe von Zellen die Genitalanlage darstelle und 3) daß diese Anlage sich erst sekundär mit dem Cölo (Perikard) verbinde. Ich habe mir demgegenüber ungefähr dieselben Einwände notiert, die ED. MEYER vorgebracht hat und die sich bei einem genauen Studium der FAUSSEKschen Arbeit von selbst ergeben: erstens: die Abstammung der erwähnten Zellgruppe vom Blastoderm ist eine bloße, durch keine Beobachtung belegte Vermutung; zweitens: FAUSSEK hat die Entwicklung dieser Zellgruppe zur Genitalanlage nicht lückenlos verfolgt, sondern er hat sich darüber nur eine „gewisse Ueberzeugung“ gebildet; drittens: es ist nach den zur Zeit vorliegenden Abbildungen der Embryonalanlagen der verschiedenen mesodermalen Organe der Cephalopoden, die von FAUSSEK publizierten Figuren inbegriffen, schlechterdings noch nicht möglich, das Zellenmaterial der verschiedenen Anlagen irgendwie scharf abzugrenzen. Wo aber auf den Abbildungen die als Perikard- und als Genitalanlage aufgefaßten Bildungen deutlich zu unterscheiden sind, stehen beide miteinander im direktesten Zusammenhang.

In einer ganz kürzlich veröffentlichten, vorläufigen Mitteilung kündigt THIELE (1902), der früher zu den Anhängern der Gonocöltheorie gehörte, eine neue Auffassung über die Leibeshöhle der Anneliden (und Mollusken) an. Von der Auffassung der Leibeshöhle der Anneliden sagt er, daß sie „vielleicht manchem zunächst etwas eigentümlich erscheinen möge“. Er hält nämlich die Leibeshöhle der Anneliden, wie diejenige der Nematoden und Gordiiden für einen durch Resorption des Parenchyms entstandenen Hohlraum, ähnlich dem Hämocöl, mit dem der Geschlechtsapparat sekundär in Beziehung getreten sei. Es erscheint mir nicht angebracht, diese gänzlich abweichende Ansicht zu diskutieren, bevor ihre ausführliche Begründung erschienen ist.

Die Gonocöltheorie und die frühzeitige Sonderung der Keimzellen.

Stetig mehren sich die Beobachtungen, nach welchen sich die Geschlechtszellen ontogenetisch sehr frühzeitig, sogar vor der Bildung der beiden primären Keimblätter, von dem übrigen soma-

tischen Zellenmaterial sondern. KORSCHULT und HEIDER haben in der eben erschienenen ersten Lieferung zum allgemeinen Teil ihres Lehrbuches der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere das bezügliche Tatsachenmaterial in vortrefflicher Weise zusammengestellt, so daß ich dieser Aufgabe entbunden bin. Die genannten Verfasser haben auch nicht versäumt, das Material kritisch zu beleuchten und theoretisch zu verwerten. Es geht aus ihrer Stellungnahme hervor, daß sie die frühe Sonderung der Keimzellen für mit der Gonocöltheorie unvereinbar halten, wenn sie auch diese Theorie nicht ausdrücklich erwähnen. Gleich einleitend findet sich bei ihnen folgende charakteristische Fragestellung: „Bei Besprechung der Eibildung trat uns verschiedentlich die Frage entgegen, ob die Keimzellen an den Stellen, wo man sie im Körper auftreten sieht, durch Umwandlung der betreffenden somatischen Zellen entstehen, oder ob sie von vornherein unabhängig von diesen sind und sogar in einem strengen Gegensatz zu ihnen stehen.“ Wenn das letztere richtig ist, so müßte man annehmen, daß die Keimzellen in denjenigen Fällen, in welchen sie aus somatischen Zellen, z. B. dem Endothel der Leibeshöhle hervorzugehen scheinen, „nur sekundär mit den betreffenden Zellschichten in Verbindung getreten sind, ohne durch ihr morphologisches Verhalten von den sie umgebenden Zellen wesentlich unterschieden zu sein“.

Auf die Gonocöltheorie bezogen, ist also der Standpunkt von KORSCHULT und HEIDER ein ganz ähnlicher wie der von FAUSSEK und wie der eventuelle von ZIEGLER. In der Tat können die Cölomsäcke nicht als ursprüngliche Gonaden betrachtet werden, wenn das somatische Zellenmaterial derselben das primäre ist, zu dem das Keimzellenmaterial erst sekundär von außen hinzukam. Schon SCHIMKEWITSCH (1896) und nach ihm ED. MEYER (1901) haben diese Einsprache gewürdigt und sie durch Argumente zu entkräften gesucht, über deren Natur folgender Passus aus MEYERS Abhandlung genügende Auskunft erteilt.

„Von allen diesen Beispielen (gemeint sind die Beispiele frühzeitiger Sonderung der Keimzellen) verdienen die Arthropoden jedenfalls am meisten Beachtung. Tatsächlich bildet sich bei verschiedenen Vertretern aus dieser Gruppe die Gonadenanlage bereits sehr früh aus dem Blastoderm und somit unabhängig nicht nur vom Mesoderm, sondern auch von den Keimblättern überhaupt. Allein auf diese Erwiderung brauche ich nicht einmal selbst zu antworten,

da die angeführte Tatsache schon durch SCHIMKEWITSCH (1896) ihre richtige Beleuchtung erfahren hat. Die betreffenden Facta aus der Entwicklung der Copepoden zusammenstellend, wies er in durchaus überzeugender Weise den allmählichen Uebergang von der Bildung der Urkeimzellen und des Mesoderms aus gemeinsamer Anlage, sogar aus ein und derselben Zelle, zur selbständigen Entstehung der ersteren nach und zog daraus den folgenden, vollkommen richtigen Schluß: »Jedenfalls kann die Entwicklungsweise der Genitalzellen, welche wir bei den Copepoda parasitica beobachten, nicht für die primäre gehalten werden: sie stellt eine vollkommen ähnliche teloblastische Modifikation einer anderen Entwicklungsweise vor, wie die Entwicklung des Entoderms bei *Notophorus* oder des Mesoderms bei den freilebenden Copepoden.«

Ich bin mit SCHIMKEWITSCH und E. MEYER damit einverstanden, daß es sich bei der frühzeitigen Sonderung der Keimzellen um eine teloblastische Erscheinung handelt, aber ich finde, die Verhältnisse sind dadurch noch nicht genügend beleuchtet. Um meinen eigenen Standpunkt klarzustellen, muß ich auf die Fragestellung von KORSCHULT und HEIDER zurückkommen und sofort sagen, daß, wenn wir von der Entstehung der Geschlechtszellen irgendwie im Körper, z. B. aus dem Endothel der Leibeshöhle, sprechen, die Sache durchaus nicht so aufgefaßt werden darf, daß die Keimzellen „durch Umwandlung der betreffenden somatischen Zellen entstehen“. Andererseits glaube ich auch nicht, daß die Keimzellen phylogenetisch in einem strengen Gegensatz zu den somatischen Zellen stehen. Somatische Zellen und Fortpflanzungszellen sind vielmehr Verwandte, aber Verwandte in allen möglichen Graden der Verwandtschaft, und dabei wahren sich immer und immer wieder die Keimzellen alle Rechte und Privilegien der Erstgeburt. Ihre phylogenetische und ontogenetische Ahnenreihe ist die Stammlinie, die Hauptlinie, die rote Linie, die sich aus dem Verzweigungssystem des phylogenetischen und ontogenetischen Stammbaumes abhebt.

Die Verwandtschaft besteht in erster Linie aus den nächsten Verwandten, den nachgeborenen Geschwistern. Solche sind, verglichen mit den Keimzellen, die Abortiveier, z. B. die jeder Oocyte beigesellte Nährzelle von *Ophryotrocha* u. s. w. Es wäre zu untersuchen, ob, wenn der Erstgeborene frühzeitig stirbt ohne Hinterlassung von Nachkommenschaft, nicht eines seiner jüngeren Geschwister in seine Rechte und Privilegien eintreten kann. Dann kommen in der Reihe der Verwandten die Geschwisterkinder. Dürfen wir vielleicht die Dotterzellen der Pla-

toden als solche Verwandte der Keimzellen betrachten? Dann kommen die entfernteren Vettern und Basen, die Nährzellen, Wandzellen, Follikelzellen u. s. w. Die große somatische Hauptmasse des Volkes aber ist mit dem Adelsgeschlecht der Keimzellen nur so entfernt verwandt, daß man in der Geschichte weit, weit zurückgehen muß, um den gemeinsamen Stammvater zu finden, dessen Erstgeborener der spezielle Ahnherr der Keimzellen-Dynastie, die nachgeborenen aber die Urheber der somatischen Plebs wurden.

Diese Betrachtungen reihen sich in den Rahmen der GALTON-WEISMANNschen Anschauungen ein, nach denen das Heer der somatischen Zellen nur eine temporäre, schützende und verproviantierende Eskorte ist, welche die Keimzellen eine Strecke weit begleitet, um nachher zurückzubleiben und durch eine andere ersetzt zu werden.

Die Komplikation der Organisation, ihre Anpassung an die verschiedenen Existenzbedingungen, die höchste Leistungsfähigkeit des Soma nach den verschiedensten Richtungen hin, sie sind unter dem Gesichtswinkel der verbesserten und den Umständen angepaßten Organisation, Verwaltung, Leitung, Verproviantierung etc. der Keimzelleneskorte zu betrachten. Alles dreht sich um die Sorge für die Nachkommenschaft.

Die frühzeitige Sonderung der Keimzellen in der individuellen Entwicklungsgeschichte hätte also einen großen historischen Hintergrund. Die Sonderung von Soma und Keimzellen vollzog sich ja schon vor der Erreichung der Metazoenstufe, und eine weitere Sonderung des vom Soma getrennten Keimzellenmaterials in eine Generation von somatischen Zellen, ein neuer Zuwachs zu dem schon gebildeten Soma vollzog sich schon auf der niedersten Metazoenstufe, indem es zur Ausbildung von Abortiveiern, Nährzellen, Wandzellen etc. kam. Also nicht die Keimzellen gehen aus dem Soma hervor, sondern umgekehrt, immer neue Bestandteile des Soma gingen phylogenetisch und gehen auch noch ontogenetisch aus dem Keimzellenmaterial hervor.

Dazu, daß jedenfalls die Sonderung des Keimzellenmaterials von dem somatischen phylogenetisch sehr frühzeitig begann und sich stetig fortsetzte und sich auch heute noch fortsetzt, und dementsprechend auch ontogenetisch sehr früh einsetzt, kommt unstreitig noch das teloblastische Moment hinzu, das tief im Wesen, in der Ausnahmestellung und den speziellen Aufgaben des Keimzellenmaterials begründet liegt. Es ist für die zukünftigen Lei-

stungen der Keimzellen, die ja erst in Aktion treten, wenn der Körper reif ist, d. h. wenn die Eskorte vollzählig vorhanden, vollständig organisiert und mobilisiert ist, von der größten Bedeutung, wenn sie fern vom aufreibenden Getriebe der sich entwickelnden und teilweise schon arbeitenden Organe, geschützt, geborgen und wohl gepflegt im latenten, schlummernden Zustande verharren können, bis ihre Zeit gekommen ist. Es ist für das Keimzellenmaterial nützlich, wenn es möglichst frühzeitig alles von sich abstreift, sich alles dessen entledigt, was es beim Kampf ums Dasein der begleitenden Eskorte direkt in Mitleidenschaft ziehen kann. Auch hier wieder ist nichts lehrreicher, als ein Vergleich mit den Erscheinungen der vollkommenen Metamorphose, z. B. der höheren Insekten. Wir vergleichen die frühzeitig gesonderten Anlagen der Keimdrüsen, die erst beim erwachsenen Tier in Funktion treten, mit dem frühzeitig gesonderten Zellenmaterial der Imaginalherde der Insekten, das, unbeeinflusst durch die Tätigkeit der arbeitenden Larvengewebe, doch von diesen ernährt und geschützt, in einem ruhenden, latenten Zustand verharrt, bis nach der Verpuppung der Zeitpunkt kommt, wo es in Entwicklungstätigkeit zu treten hat.

Ist es nun richtig, zu sagen, daß sich die Imaginalherde des Darmes aus den somatischen Zellen des Darmepithels, die Imaginalherde der Tracheen aus dem somatischen Tracheenepithel der Larve entwickeln, daß sich solche somatische Zellen in die Zellen der Imaginalanlagen umwandeln? Gewiß nicht! Beide bestehen nebeneinander, aber beide sind miteinander verwandt, indem sie gleicher Abstammung sind. In diesem Sinne kann man ebenso gut sagen, die Geschlechtsdrüsen entstehen bei den Anneliden aus dem Cölöthel, wie man sagen kann, die Anlagen des imaginalen Darmes entstehen aus dem Darmepithel der Larve.

Ein Vergleich der verschiedenen Formen der Metamorphose ergibt, daß die Imaginalanlagen um so schärfer lokalisiert und zugleich um so stärker konzentriert sind, je durchgreifender die Metamorphose ist, je mehr die Larvenorgane zu Grunde gehen und je weniger sie sich am Aufbau des imaginalen Organismus beteiligen können. Hiermit verglichen, beteiligt sich bei der Neubildung eines ganzen, neuen Organismus auf geschlechtlichem Wege bei den Metazoen das Soma des Muttertieres gar nicht, es geht vollständig zu Grunde und seine Wiedergeburt geschieht von einer einzigen Zelle aus. Was Wunder, wenn hier die Tendenz zur frühzeitigen Sonderung, zum frühzeitigen Beiseitelegen desjenigen

Zellenmaterials, aus dem heraus später eine erneute Wiedergeburt stattzufinden hat, vielfach noch viel deutlicher ausgesprochen ist!

Was man von dem hier vertretenen Standpunkte aus vom ontogenetischen Geschehen erwarten kann, ist lediglich das, daß in der Ontogenese gewisse Beziehungen existieren zwischen der Bildung der Keimzellen und der Bildung derjenigen somatischen Gewebe und Organe, die sich im Laufe der phyletischen Entwicklung aus dem Keimzellengewebe herausdifferenziert haben. Diese Beziehungen werden hauptsächlich nachbarlicher Natur sein und sich vielleicht nur dann vermissen lassen, wenn intime nachbarliche Beziehungen zwischen den verwandten Zellkomplexen nicht für die leichte Funktion und ungehinderte Entwicklung der einen (der somatischen) oder für die ungetrübte Ruhe der anderen (der Keimzellenkomplexe) eine räumliche Sonderung als nützlich erscheinen lassen. Die phylogenetische Reihenfolge in der Bildung neuer somatischer Körperbestandteile aus dem Keimzellenmaterial wird sich ferner voraussichtlich in der Ontogenie um so weniger deutlich widerspiegeln, je frühzeitiger die reinliche Scheidung des gesamten somatischen vom reinen Keimzellenmaterial sich vollzieht.

Wenn ich von diesem Standpunkte aus die bekannten Fälle frühzeitiger Sonderung der Keimzellen betrachte, so will es mir scheinen, daß sie im allgemeinen nicht mit der Gonocöltheorie in Widerspruch stehen. Die Urkeimzellen der Wirbeltiere liegen in diesem oder jenem Teil der Mesodermblasen oder ihrer Derivate; bei den Tracheaten treten sie in unmittelbarem Anschluß an dasjenige Zellenmaterial auf, aus dem die den Derivaten des Annelidencöloms entsprechenden, mesodermalen Bildungen hervorgehen. Für die parasitischen Copepoden hat SCHIMKEWITSCH die Sache aufgeklärt. Wenn GROBBEN für *Moina* recht behält, so liegen auch hier die Urgeschlechtszellen in nächster Nachbarschaft der Mesodermanlagen. Dasselbe gilt für den berühmten Fall von *Sagitta*, wo die Urgeschlechtszellen von Anfang an in direktester Beziehung zu den Cölomtaschen stehen. Der nicht minder berühmte Fall der Nematoden, der zuerst durch die prächtigen Untersuchungen von BOVERI genau bekannt geworden ist, läßt sich zur Zeit deshalb noch nicht beurteilen, weil die Beziehungen der Gonaden zum übrigen Mesoderm noch nicht aufgeklärt sind. Daß der 1. Seitenzweig der Stammlinie fast das ganze Ektoblast, der 2. Seitenzweig das Entomesoblast liefert, bietet keine Schwierigkeiten, wohl aber die Tatsache, daß der 3., 4. und 5.

Seitenzweig wieder, wenn auch unansehnliche, Ektodermbezirke liefern. Erst jetzt stellen die übrig bleibenden Zellen der Stammreihe die vom Soma gesonderten Anlagen der Geschlechtsorgane dar. Daran ist wohl kaum zu zweifeln. Es ist aber, wie KORSCHULT und HEIDER richtig bemerken, die Frage noch nicht gelöst, ob aus diesen Urgeschlechtszellen nur die wirklichen Oocyten und Spermatoocyten, oder auch die Wandzellen der Genitalschläuche hervorgehen. Auch an anderen Schwierigkeiten fehlt es gewiß nicht. Eine solche ist z. B. das bei Tracheaten beobachtete sekundäre Hineinwandern der frühzeitig gesonderten Urgeschlechtszellen in Mesodermsegmente, die sich vollständig getrennt von ihnen ausgebildet haben. Die Zukunft wird zeigen, ob sich diese und andere Schwierigkeiten mit der Gonocöltheorie in natürlicher, ungewzogener Weise in Einklang bringen lassen oder nicht.

Im ganzen aber will es mir scheinen, daß die Tatsache der frühzeitigen Sonderung der Keimzellen sich sehr wohl mit der Gonocöltheorie verträgt, die ja gerade die Keimzellen als die ältesten Gebilde des Metazoenkörpers darstellt, von denen aus in der tierischen Reihe immer neue Evolutionen von sich dem Soma beigeesellenden Elementen stattgefunden haben.

Rückblick.

Werfen wir vom Standpunkte derjenigen Form der Gonocöltheorie aus, die ich in diesen Blättern vertrete, einen Blick auf die mutmaßlichen Hauptetappen der Stammesgeschichte der Anneliden von den frühesten Zeiten an, so erhalten wir, kurz skizziert, folgendes Bild:

1) Protozoenkolonien ohne Sonderung von somatischen und Fortpflanzungsindividuen.

2) Protozoenkolonien mit dieser Sonderung.

3) Zweiblättrige, radiäre, ursprünglich fest-sitzende Tiere, bei welchen die Geschlechtszellen mehrere distinkte Gonaden bilden und sich in diesen Gonaden frühzeitig in Keimzellen, Nährzellen und Wandzellen differenzieren. Die beiden somatischen Epithelblätter erlangen allmählich einen hohen Grad histologischer Differenzierung: Ausbildung des Nervensystems, von Sinnesorganen und der epithelialen Muskulatur. Der einzige ernährende Hohlraum ist das einfache oder sich in einen Kranz von peripheren Kanälen oder Taschen fortsetzende Gastrocöl.

Dieser epitheliale Typus erreicht seinen Kulminationspunkt bei den heutigen Cnidaria.

4) Parenchymatöse, bilateral-symmetrische, kriechende Tiere, bei denen die epithelialen Organe der zwei-blättrigen Tiere die Tendenz zeigen, sich in ein zwischen Darm- und Körperepithel eingelagertes Bindegewebe zu versenken. Bildung von subepithelialen, in das Parenchym versenkten Hautdrüsen und Differenzierung eines Teiles derselben zu einem dem Wassergefäßsystem der Platoden ähnlichen, verästelten Nephridialsystem, dessen Elemente sich metamer anordnen. Ausbildung der Gonaden zu Sackgonaden und Entstehung besonderer, neuer, somatischer Abschnitte an denselben, die als Gonodukte der Ausleitung der Geschlechtsprodukte dienen. Reichlichere Ausbildung von Nährzellen (u. a. Dotterzellen) in den Gonaden. Uebergang von der cyklomeren Anordnung der zahlreichen Gonaden zu einer metameren. Größere Konzentration des Nervensystems und Anordnung der Hauptmarkstränge zum Strickleiternnervensystem. Ansammlung der Sinnesorgane vorwiegend am Vorderende und innigere Verbindung der zugehörigen zentralen Elemente mit einem Hauptknotenpunkte des übrigen zentralen Nervensystems zu einem Gehirn- oder oberen Schlundganglion.

Einzig ernährende Höhle des Körpers bleibt das Gastrocöl, dessen sich zwischen die Gonaden hineinschiebende Gastrokanäle von der cyklomeren zur metameren Anordnung übergehen. Definitive Installation des Mundes und Schlundes am Vorderende der Bauchseite.

Dieser parenchymatöse Typus erreicht seinen Gipfelpunkt in den heutigen Platoden und Nemertinen.

5) Gegliederte Gonocölwürmer. Körper langgestreckt. Haut kutikularisiert. Zu der inneren Gliederung kommt eine entsprechende äußere hinzu. Auftreten des Afters dorsal am Hinterende. Fast vollständiges Zurücktreten des Parenchyms und der alten Körpermuskulatur. Die Nephridien der vierten Etappe erhalten sich unter Vereinfachung der Verästelungen. Konzentration der Ganglienzellen des Strickleiternnervensystems auf die Hauptknotenpunkte: obere Schlundganglien, Ganglienpaare der Bauchganglienreihe. Die Sackgonaden erlangen die erweiterte Bedeutung von nutritiven und exkretorischen Gonocölsäcken. In dem Maße, als sie sich ausdehnen, treten die Divertikel der primären ernährenden Höhle, des Gastrocöls, welches zum röhrenförmigen Darm wird, zurück. An ihrer Stelle bleibt zwischen den Gonocöl-

säcken und dem Darm ein mit ernährender Flüssigkeit sich füllender Blutsinus zurück.

Große endotropische und exotropische Evolution somatischer Elemente aus der Wandung der Gonocölsäcke. Unter den endotropischen Bildungen erlangen die Nährzellen die erweiterte Bedeutung der verschiedenen Lymphkörperchen. Muskulöse Differenzierung der Cöломwand. Ihre exotropisch differenzierte Muskelwand liefert, in Ersetzung der alten Körpermuskulatur des vorhergehenden Typus, eine neue Körpermuskulatur (wenigstens die Längsmuskulatur). Die medialwärts gerichtete Muskelschicht der Gonocölsäcke bildet eine Muskelwand um den Blutsinus und später, wenn sich der letztere auf ein Darmgefäßnetz reduziert, die Muskulatur des Darmes. Teile der Muskelwand der Gonocölsäcke liefern die kontraktile Wandungen der Blutgefäße, die im übrigen ein zwischen den Gonocölsäcken und den benachbarten Organen sich erhaltendes Lückensystem darstellen. Exotropische Wucherungen der Gonocölwand sind die Klappen, die Herzkörper, das Botryoidalgewebe, ferner sich loslösende, den Zellen dieser Wucherungen, sowie den endotropisch sich loslösenden Lymphkörperchen entsprechende Nährzellen, die ins Blut geraten und die Blutkörperchen oder Hämocyten darstellen. Die Gonodukte des vierten Typus werden zu Cöломodukten, sie münden entweder gesondert nach außen oder öffnen sich in die segmentalen Nephridien. Wenn die letzteren selbst mit dem Gonocöl in Verbindung treten, können die ersteren ganz verschwinden.

Zu dem einzig vorhandenen, ernährenden Körperhohlraume der niederen Typen, dem Gastrocöl, sind zwei weitere hinzugetreten, das durch Erweiterung der Gonadenhöhle entstandene Gonocöl (sekundäre Leibeshöhle) und ein ganz neues ernährendes Hohlraumsystem, das Blutgefäßsystem oder Hämocöl, mit dem wir uns nun im folgenden, dritten Hauptabschnitt einläßlich beschäftigen wollen.

Dritter Hauptabschnitt.

Die Hämocöltheorie.

Im vorliegenden Abschnitte wird, in diesem Umfange, wenn ich mich nicht täusche, zum ersten Male, der Versuch gemacht, in die vergleichende Morphologie des Blutgefäßsystems einen einheitlichen Gesichtspunkt hineinzutragen. Es scheint mir dabei, daß man bisher viel zu sehr das Lumen des Gefäßsystems in den

Vordergrund gestellt hat, während die Wandung, besonders der kontraktile Zentralteile, in der Theorie ziemlich vernachlässigt worden ist. Und doch wird das Lumen nur durch die Wandung charakterisiert. Schon seit längerer Zeit habe ich das Unzureichende der herrschenden Pseudocöltheorie nach dieser Richtung empfunden, und es erschien mir jeder ernsthafte Versuch, die Frage wieder zur Diskussion zu bringen und von anderen, neuen Seiten zu beleuchten, der Beachtung wert zu sein. Meine eigenen diesbezüglichen Anläufe datieren im wesentlichen bis zur Zeit des Erscheinens der SPENGLERSCHEN Enteropneusten-Monographie im Jahre 1893 zurück, und ich habe seitdem das Problem stetsfort im Auge behalten. Veranlassung, mich neuerdings ganz intensiv und umfassend damit zu beschäftigen, gaben die vor 2 Jahren begonnenen Vorarbeiten zu einer neuen Lieferung der zweiten Auflage meiner „vergleichenden Anatomie“, welche eine „Einleitung zu den Metazoa“ enthalten wird.

Wenn ich jetzt mit einer Theorie des Hämocöls vor die Öffentlichkeit trete, so schöpfe ich den Mut dazu aus folgenden Umständen und Erwägungen. Bei meinem Studium der ausgedehnten Literatur habe ich auf Schritt und Tritt geglaubt, mich von dem heuristischen Werte der Grundideen derselben überzeugen zu können. Ich habe zu oft wiederholten Malen, von diesen Ideen ausgehend, mir gesagt, daß die Dinge wohl so und nicht anders liegen werden und nachträglich meine Voraussage bestätigt gefunden. Ich darf wohl sagen, daß sich mein Studium der Literatur zu einer förmlichen Entdeckungsreise für die Theorie günstiger, wichtiger und wohlverbürgter Tatsachen gestaltete, während mir die ihr ungünstigen Beobachtungsergebnisse von geringerem Werte zu sein schienen. Inwieweit diese Wertschätzung rein subjektiver Voreingenommenheit entspringt oder von ihr beeinflusst ist, das zu entscheiden will ich dem Leser überlassen, dem ich das wichtigste Beobachtungsmaterial in extenso vorführe. Unter den Forschungen der neuesten Zeit, welche den Grundgedanken der Theorie besonders eklatant bestätigen, sind in allererster Linie die sorgfältigen Untersuchungen von BERGH über die Histologie des Gefäßsystems der Mollusken, Anneliden und Arthropoden zu erwähnen. Auch die neue Folge von Studien über den Körperbau der Anneliden, die mein Freund E. MEYER im vorigen Jahre herausgegeben hat und in welcher neuerdings Ideen vertreten werden, denen ich mich im folgenden eng anschließe, bestärkten mich in meinem Vorhaben. Und schließlich sagte ich mir, daß es vielleicht manchem Forscher

willkommen sein dürfte, eine ausführlichere Zusammenstellung der wichtigsten embryologischen und histologischen Untersuchungen über das Blutgefäßsystem zu besitzen.

Historisches.

Unter dieser Ueberschrift soll nur über solche Ansichten von der morphologischen Bedeutung und vom Ursprung des Blutgefäßsystems referiert werden, die eine größere Tragweite haben, insofern sie sich zum mindesten auf größere Abteilungen wirbelloser Tiere beziehen. Auf Spezialideen, die einzelne Bestandteile des Blutgefäßsystems betreffen und nur auf einzelne Formen oder kleinere Formengruppen gemünzt sind, soll in speziellen Teile in gebührender Weise hingewiesen werden.

Die historische Uebersicht wird zeigen, daß meine Hämocöltheorie mehrere Gedanken enthält, die schon früher bei dieser oder jener Gelegenheit, für diese oder jene Tiergruppe ausgesprochen oder doch angedeutet worden sind. Nil sub sole novum!

Ich beginne den historischen Ueberblick mit LEYDIG, denn wenn sich auch dieser große Histologe nicht mit Spekulationen über den Ursprung des Blutgefäßsystems abgegeben hat, so verdanken wir ihm doch grundlegende Forschungen über den histologischen Bau des Gefäßsystems, welcher in der Theorie eine so große Rolle spielt. Von kapitaler Bedeutung ist dabei die Endothelfrage. Was hierüber LEYDIG (1857) in seinem berühmten Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere sagt, könnte auch heutzutage noch nach 45 Jahren fast wörtlich in einem Lehrbuch stehen.

Vom Gefäßsystem der Wirbellosen sprechend, behandelt er das Herz, dessen Hauptteil immer die Muskulatur sei, und sagt dann folgendes:

„Nach innen wird die Herzmuskulatur überzogen von einer feinen Haut, dem Endocardium, über deren eigentliche histologische Natur ich noch nicht recht ins Klare gekommen bin, bald nämlich glaubt man außer der Bindesubstanz noch ein wirkliches Epithel vor sich zu haben (z. B. bei *Paludina vivip.*), bald macht sie nur den Eindruck von einer homogenen Haut mit eingestreuten Kernen (Larven von *Corethra plumicornis* z. B.); oder sie präsentiert sich endlich als wirkliche, homogene Intima (z. B. in der Raupe von *Bombyx rubi*). Ich möchte mich auch lieber dahin neigen, das Endocardium

einfach für die flächenhafte Ausbreitung der Bindesubstanz zu halten, welche das Gerüst des Herzens bildet, wofür spricht, daß, wie wir sehen werden, diese Haut unmittelbar in das Bindegewebe der Organe übergeht, nachdem die Gefäße ihre Selbständigkeit verloren haben. Die Frage nach dem Epithel muß einstweilen noch für eine offene erklärt werden.“

Und an einer anderen Stelle sagt LEYDIG:

„Oben bereits, als von der Gefäßstruktur der Wirbeltiere die Rede war, konnte ich nicht umhin, bezüglich der Konstanz des Gefäßepithels einige Bedenklichkeiten einzustreuen, die sich mir noch lebhafter in Anbetracht der Wirbellosen aufdringen. Ich habe bis jetzt weder bei Würmern noch Weichtieren, noch den Gliederfüßlern ein zweifelloses Gefäßepithel wahrnehmen können und möchte daher das Vorhandensein desselben fast in Abrede stellen.“

Heute, nach 45 Jahren, sehen wir wiederum einen der geschicktesten Histologen an der Arbeit, um die jetzt noch für die Meisten überraschende Behauptung zu begründen, daß dem Herzen und den größeren Blutgefäßen der Mollusken und Articulaten ein Endothel fehlt.

Schon in den siebziger Jahren beschäftigten sich HAECKEL und LANKESTER mit der morphologischen Natur des Blutgefäßsystems. Beide hielten Blutgefäßsystem und Leibeshöhle für Differenzierungsprodukte eines und desselben cölomatischen Hohlraumes (der Name Cölom stammt von HAECKEL). LANKESTER betrachtete auch das Wassergefäßsystem der Platonen als eine Form, und zwar die einfachste, des Blutgefäßsystems. Für die genetische Quelle der Kanäle und Hohlräume des Lymph- und Blutgefäßsystems hielt er etwas später (1877) das Enterocöl (der Name stammt von HUXLEY, 1875). Da LANKESTER seine damaligen Ansichten mit Bezug auf das Blutgefäßsystem wohl schon längst aufgegeben hat, will ich auf diese seine älteren Darlegungen nicht näher eintreten.

Aehnliche Ansichten bezüglich der Einheit der verschiedenen extraintestinalen Hohlraumbildungen hatte übrigens, speziell für die Wirbeltiere, der Anatome HIS schon früher (1865) vertreten und besonders auf die Uebereinstimmung in der Epithelauskleidung — die als Endothel bezeichnet wurde — hingewiesen.

Den Brüdern O. und R. HERTWIG gebührt unstreitig das Verdienst, die Frage nach dem Ursprung und der morphologischen Bedeutung des Blutgefäßsystems durch ihre Cölotheorie (1881) erst recht in Fluß gebracht zu haben. Sie betrachten das Blutgefäßsystem als etwas vom Enterocöl vollständig Ge-

sondertes und Verschiedenes. Sie halten es für ein Schizocöl, unter welchem Namen HUXLEY 1875 solche extraintestinale (periviscerale) Hohlräume verstanden hatte, die durch Spaltenbildung („splitting“) im Mesoblast entstehen, und gelangen zu dem Resultate:

„daß die Leibeshöhle der Enterocölier früher als das Blutgefäßsystem erscheint, daß das letztere sich unabhängig von ihr aus Spalten und Lücken des Mesenchyms entwickelt, und daß die Anwesenheit von Kommunikationen zwischen beiden Hohlraumssystemen bei den Arthropoden erst sekundär erworben wurde.“

Zweifellos war es ein großes Verdienst von O. und R. HERTWIG, daß sie so scharf die ursprüngliche Unabhängigkeit der beiden Systeme von Hohlräumen betonten und dieses Verdienst wird nicht dadurch geschmälert, daß sie sich bei den Mollusken offenbar irrten, indem sie hier Perikard, Herz, Gefäße, Sinusse und Lakunensystem in einen Tiegel warfen und in ihrer Gesamtheit für ein Schizocölssystem, das bloß dem Blut- und Lymphgefäßsystem der Enterocölier entspreche, erklärten.

Ein weiteres Verdienst der Cölomtheorie von O. und R. HERTWIG ist anerkanntermaßen der Versuch, dem histologischen Habitus der Gewebe des erwachsenen Tieres eine gewissermaßen symptomatische Bedeutung für die Ermittlung ihrer Bildungsweise abzugewinnen. Auch auf die ernährenden Hohlräume wenden sie diesen Gedanken an, der vornehmlich von HATSCHKE in einsichtiger Weise weiter verfolgt worden ist und dem nach meiner Vermutung noch eine bedeutende Zukunft gehört. Sie sagen:

„Entsprechend seiner abweichenden Entwicklungsweise ist das Schizocöl auch anatomisch vom Enterocöl leicht zu unterscheiden. Ihm fehlt eine besondere epitheliale Auskleidung; es ist ein unregelmäßiger Raum, an dessen Wand die Eingeweide zwar angewachsen sein können, ohne daß es jedoch zur Bildung eines dorsalen und ventralen Mesenteriums kommt; es steht endlich in keiner engeren Beziehung zu den Geschlechts- und Exkretionsorganen.“

Auch dieser Satz enthält wohl Richtiges und Falsches; er berührt Fragen, die auch heute noch zu den kitzlichsten der vergleichenden Histologie gehören.

1882 äußerte HUBERT LUDWIG, gestützt auf entwickelungsgeschichtliche Beobachtungen an *Asterina gibbosa*, die Vermutung, daß die Spalte, welche er als erste Anlage des oralen Blutgefäßbringes bei dem genannten Seestern beobachtete, „eine unmittelbare Fortsetzung der ursprünglichen Furchungshöhle, gewissermaßen der letzte Rest derselben“ sei. Die Frage nach Ur-

sprung und Bedeutung des „Blutgefäßsystems“ der Seesterne gänzlich offen lassend, will ich doch konstatieren, daß hier wohl der Grundgedanke der „Blastocöltheorie“ zuerst geäußert worden ist.

Die „Blastocöltheorie“ des Blutgefäßsystems hat, von LUDWIG unabhängig, O. BÜTSCHLI im Jahre 1883 in seiner Schrift „Ueber eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefäßapparates“ für einen Teil der Metazoen zu begründen versucht. Da die Ideen BÜTSCHLIS die herrschenden geworden und bis heutigen Tages geblieben sind, so ist eine eingehendere Darstellung derselben in ihrer ursprünglichen Form durchaus am Platze.

Schon 1878 hatte sich BÜTSCHLI in seinem Kollegienhefte bei Anlaß der Besprechung der Ontogenie des Wirbeltierherzens folgende bedeutsame Notiz gemacht:

„Ein eigentümliches Verhalten zeigt sich dabei auch bei der Bildung des Herzens, dessen Höhle sich als ein Abkömmling des, zwischen Mesoderm und Entoderm gelegenen, spaltförmigen Hohlraumes darstellt, indem das Herz sich durch Einstülpung der Darmfaserplatte in die Parietalhöhle des mittleren Blattes bildet. Da nun diese spaltförmige Höhle als ein Rest der ursprünglichen Leibeshöhle (d. h. Furchungshöhle) zu betrachten sein dürfte, so würde sich vielleicht dadurch, hinsichtlich der allgemeinen Bildungsweise des Gefäßsystems, die Möglichkeit ergeben, daß dasselbe ursprünglich als Rest der primitiven Leibeshöhle, nach Ausbildung der sekundären, aufgetreten sei . . .“

In der Vermutung, daß die Lumina der Blutgefäße Reste des Blastocöls seien, wurde BÜTSCHLI durch die Beobachtungen von SALENSKY über die Entwicklung der Blutgefäße einiger Polychäten bestärkt, von denen später die Rede sein wird.

Diese Lösung des Problems der Blutgefäßentwicklung hielt BÜTSCHLI „für eine sehr ansprechende, da sie keiner eigentlichen Neubildungen, deren funktioneller Wert ja stets sehr schwer verständlich ist, bedarf“. Es lasse sich auch leicht verstehen, „daß sich das neu entstandene Organsystem nach Bedürfnis weiter entwickelte und differenzierte, kontraktile Abschnitte zur Bewegung der Blutflüssigkeit ausbildete und wie von ihm aus Gefäßausbreitungen in entlegene Bezirke neugebildet werden konnten“.

BÜTSCHLI bespricht sodann einige Beobachtungen über die Herz- und Blutgefäßsystementwicklung bei Wirbeltieren. „Entweder sollen die Gefäße durch allmähliches Hohlwerden ursprünglich solider Anlagen oder durch Auftreten spaltartiger Lücken im

Darmfaserblatt entstehen.“ Er kann in diesen beiden Bildungsmodi nicht die ursprüngliche, phylogenetische Entstehungsweise erblicken. Die Gefäße können phylogenetisch nicht zuerst als solide Anlagen aufgetreten sein.

„Doch auch die Theorie, welche die Gefäße durch Auftreten von Spalt- und Lückenräumen im Mesoderm erklärt, hat ihre Bedenklichkeiten. Solche Spalt- und Lückenräume muß man sich doch zuerst als ein System untereinander nicht, oder doch nur unvollständig, zusammenhängender Bluträume vorstellen, so daß in einem in dieser Weise hervorgebildeten primitiven Gefäßapparat die physiologisch wichtigste Bedeutung des Apparates nicht zur Ausführung gelangen konnte, nämlich der Umtrieb der Blutflüssigkeit im Körper.“

Ich möchte mir hier gleich die Zwischenbemerkung gestatten, daß ich in diesem Punkte BÜTSCHLI nicht beipflichten kann. Die erste Funktion des Blutgefäßsystems wird wohl die ernährende gewesen sein. Man kann sich sehr wohl das Auftreten von nicht zirkulierenden, bloß etwa fluktuierenden Ansammlungen ernährender Flüssigkeit, z. B. im Umkreis des Darmes, vorstellen, nicht aber einen Zirkulationsapparat ohne ernährende Bedeutung. Und ist denn das Blastocöl ein Zirkulationsapparat?

Doch kehren wir zum BÜTSCHLISCHEN Gedankengang zurück. Jene Schwierigkeiten sind nach ihm nicht vorhanden, wenn man seine Blastocölythese annimmt.

„Nach dieser ist gerade das Lumen der Gefäße das Primitive; die Gefäße nehmen ihren Ursprung durch Sonderung eines ursprünglich einheitlichen Hohlraumes in zahlreiche untergeordnete Gefäßräume. Letzterer Umstand bedingt jedoch auch, daß unsere Hypothese den Blutgefäßapparat als ein durchaus zusammenhängendes System entstehen sieht und daher die oben aufgestellte Bedingung erfüllt.“

Zu Gunsten seiner Theorie führt sodann BÜTSCHLI in sehr überzeugender Weise die Beobachtungen über die Herzentwicklung der Arthropoden an, nach welchen dorsale Randwülste der beiden seitlichen Mesodermstreifen, indem sie über dem Darm einander entgegenwachsen, in der dorsalen Mittellinie so zusammentreffen, daß sie das von Anfang an hohle Herzrohr bilden. Der Hohlraum könne nichts anderes als das sich hier erhaltende Blastocöl sein.

Die Beobachtungen, die BÜTSCHLI zitiert, sind seine eigenen über die Entwicklung der Biene (1870), die von METSCHNIKOFF über die Entwicklung von *Geophilus* (1875) und die von CLAUS über die Ontogenie von *Branchipus* (1873).

Im Jahre 1885 veröffentlichte SCHIMKEWITSCH zwei kurze

Mitteilungen „über die Identität der Herzbildung bei den Wirbel- und wirbellosen Tieren“, die trotz mancher Unklarheiten Gedanken von großer Bedeutung enthalten. In der ersten Mitteilung kommt er zu folgenden Resultaten:

„1) Das Herz der Wirbel- und wirbellosen Tiere entwickelt sich weder auf Rechnung des Darmfaserblattes, noch auf Rechnung des Hautfaserblattes, sondern auf Rechnung des Teiles, welcher dem Rückenmesenterium der Würmer entspricht.“

In der beigegebenen schematischen Figur 4 wird das Rückengefäß der Anneliden als ein Hohlraum zwischen den auseinanderweichenden beiden Lamellen des hämalen Mesenteriums dargestellt.

„2) Die Abschnürung der Herzhöhle von der Höhle des Mitteldarmes bei den wirbellosen Tieren ist nur scheinbar, in der Tat ist die Herzhöhle, wie im ersten, so auch im zweiten Falle, ein Rest der Furchungshöhle.“

Zur Begründung verweist SCHIMKEWITSCH auf die Beobachtungen von METSCHNIKOFF am Skorpion und diejenigen von SALENSKY an Anneliden, ferner auf eigene an Spinnen angestellte Untersuchungen, welche ergaben, daß auch hier das Herz so zu stande kommt, daß die Mesodermsegmente dorsalwärts einander entgegenwachsen und in der dorsalen Mittellinie zusammenreffen, dabei aber das Lumen des Herzens zwischen sich offen lassen. Dadurch, daß die Hälften des Darmfaserblattes viel später zusammenwachsen als die des Hautfaserblattes, erscheint die Herzanlage eine Weile noch gegen den Darm zu offen, während sie dorsalwärts schon geschlossen ist.

„3) Die Entstehung des Herzens bei den Wirbeltieren aus zwei Hohlräumen ist, trotz BALFOUR, ein primitiver Entwicklungsvorgang.“

SCHIMKEWITSCH vergleicht dabei die Einstülpungen des Darmfaserblattes in die Parietalhöhlen der Wirbeltiere mit den in den Cölomraum eingesenkten, gegen die Furchungshöhle offenen Rinnen am mediodorsalen Rande der Mesodermsegmente der Arthropoden. Er macht darauf aufmerksam, daß in beiden Fällen die paarigen Herzanlagen sich „am Zusammenkunftsorte der Mesodermplatten auf der Seite, die der Nervenanlage gegenüberliegt“, bilden. Bei den Wirbeltieren aber werden die betreffenden Einstülpungen vor der Zusammenkunft der Mesodermplatten zu Blasen abgeschlossen, so daß das Herz anfangs als ein paariges Organ erscheint.

Gegenüber BALFOUR betont SCHIMKEWITSCH, daß er weder bei Embryonen noch bei erwachsenen Spinnen eine der Muskelschicht innen anliegende Epithelschicht habe nachweisen können.

In seiner zweiten Mitteilung macht SCHIMKEWITSCH auf einige

Litteraturangaben, die er übersehen, aufmerksam, welche seine Auffassung bestätigen. — Er anerkennt die Priorität BÜTSCHLIS. Auch die Herzbildung der Tunicaten (nach SALENSKY, KOROTNEFF, SEELIGER) zieht er kurz in den Kreis seiner Betrachtungen. Doch ist sein diesbezügliches Schema insofern ungenau, als er die Perikardwand sich auf der vom Darne abgewendeten Seite zur Bildung der Herzanlage einstülpen läßt. Im übrigen äußert sich SCHIMKEWITSCH folgendermaßen:

„Auch hier — bei den Tunicaten nämlich — ist die Höhle des Herzens ein Rest der Furchungshöhle, aber die Perikardialhöhle ist ein Rest einer archenterischen Höhle. Ich habe schon in meiner ersten Mitteilung angezeigt, daß nach den Beobachtungen HOFFMANN'S das Epithelium des Herzens der Reptilien und Teleostier sich aus dem Entoderm bildet, daß aber bei den Arthropoden auch die Zellen des sekundären Entoderms in die Höhle des Herzens eintreten, sie bilden aber Blutkörperchen. Deshalb ist es möglich, zuzulassen, daß das Herz der Arthropoden nur dem Myocardium der Wirbeltiere entspricht, aber dasjenige der Tunicaten nur dem Endocardium der Wirbeltiere.“

Die hierauf folgenden Ausführungen über das Perikard der Tunicaten, Arthropoden und Vertebraten darf ich wohl übergehen.

In seiner Arbeit über *Argulus foliaceus* resumiert LEYDIG (1889) seine allgemeinen Anschauungen, zu denen er in früherer und späterer Zeit über die Bildung der Blutgefäße und Bluträume bei niederen und höheren Tieren gelangt war. Er hebt folgende Punkte hervor:

- „1) Der Leibesraum in erster Anlage ist Blut- und Lymphraum.
- 2) Kanalartige Verengerungen und sich verästelnde Verlängerungen werden zu Blut-Lymphgefäßen.
- 3) In geweblicher Beziehung treten zur Begrenzung der Räume und Kanäle immer Matrixzellen des Kutikular- oder Bindegewebes ein, welche, nach innen zu, einen homogenen Saum abscheiden. Zwischen Bindegewebe und Bluträumen herrscht innige Beziehung; „beide gehören zusammen wie Berg und Tal“.
- 4) Als allerletzte Ausläufer des Hohlraumsystems haben die Spaltengänge des Bindegewebes und die Porengänge des Kutikulargewebes zu gelten.“

ZIEGLER (1889, 1890) schließt sich mit Bezug auf die phylogenetische Herleitung des Blutgefäßsystems BÜTSCHLI an. Es ist dasselbe seiner Ansicht nach auf einen zwischen Leibewand und Darmwand (bezw. Ektoderm und Entoderm) gelegenen einzigen Hohlraum, die primäre Leibeshöhle oder das Pro-cöl, zurückzuführen.

„Embryologisch stammt er entweder von dem Hohlraum der Blastula (Blastocöl) oder er ist nach der Gastrulation als Spaltraum zwischen Ektoderm und Entoderm aufgetreten (Schizocöl).“

Aus diesem Protocöl hat sich das Blutgefäßsystem + Lakunensystem der Mollusken und sowohl das Blut- wie das Lymphgefäßsystem der Wirbeltiere differenziert. Was die Entstehung der letzteren Systeme aus der primären Leibeshöhle anbetrifft, so stellt sich ZIEGLER dieselbe so vor. Das Protocöl

„war von einzelnen Mesodermzellen und Derivaten desselben (Mesenchym und mesenchymatösen Geweben) durchsetzt. Die Flüssigkeit, welche in der primären Leibeshöhle sich befand, gewann die Fähigkeit, einzelne Mesenchymzellen abzulösen und mit sich zu führen. Dann differenzierte sich die primäre Leibeshöhle in das Lymphgefäßsystem und das Blutgefäßsystem; dem letzteren fiel in erster Linie die respiratorische Funktion zu, und in Anpassung an dieselbe nahmen die in diesem System zur Ablösung kommenden Mesenchymzellen die Charaktere der roten Blutkörperchen an.“

In seiner systematischen „Phylogenie“ stellt sich HAECKEL (1896) mit Bezug auf das Blutgefäßsystem im wesentlichen auf den Standpunkt der Cölontheorie der Gebrüder HERTWIG. Er hält dieses System im Gegensatz zum Cölon für ein Schizocöl.

„In den verschiedenen Geweben und besonders in dem reichlich entwickelten Bindegewebe des Mesoderms entstehen zahlreiche Gewebslücken (Lacunae), in denen sich Nährflüssigkeit (Lymphe) ansammelt. Indem sich diese Mesenchymlücken erweitern und netzförmig verbinden, entsteht ein lakunäres Gefäßsystem. Anfänglich haben diese Lakunen noch keine besondere Wandung; später bildet sich eine solche aus, indem die angrenzenden Mesenchymzellen zur Bildung eines Plattenepithels zusammentreten (»Gefäß-Endothelien«). Andere, amöboide Mesenchymzellen treten in die Flüssigkeit, vermehren sich, frei schwimmend, innerhalb derselben, und werden so zu »farblosen Blutzellen« oder Lymphzellen (Leukocyten). Später übernimmt ein Teil dieser Lymphzellen vorzugsweise die Funktion des Gaswechsels, bildet eigentümliche (meist rote) »Blutfarbstoffe« und verwandelt sich so in »rote Blutzellen« (Rhodocyten oder Erythrocyten).“

Im 2. Bande des von ihm herausgegebenen „Treatise on Zoology“ (1900) spricht sich LANKESTER über das Blutgefäßsystem folgendermaßen aus:

„The essential element of this system is a modification of a primary tissue similar to the embryonic connective tissue of Vertebrata. Its distinctive character is that the constituent cells form elongated fibre-like groups, branching and constituting a reticulüm whilst at the same time the cell-substance, instead of giving rise to fibrillar skeletal material, becomes liquefied axially. Thus tubes

consisting of rows of elongated nucleated cells are formed containing a highly organized liquid, which is often coloured red with haemoglobin, and contains the nuclei of disintegrated cells, which were the sources of the haemoglobinous fluid, as in Chaetopoda and some Mollusca (Planorbis) and some Arthropoda. On the other hand, the fluid may be colourless, whilst in it float haemoglobinous corpuscles, as in Vertebrata, some Mollusca (Solen legumen, Arca), and some Echinoderma, or the fluid may not only itself be colourless but contain only colourless floating corpuscles (most Molluscs, Arthropods, and Echinoderms).“

Was den ersten Ursprung des Blutgefäßsystems anbetrifft, so ist jetzt LANKESTER auch der Ansicht, daß er von dem des Cöloms durchaus verschieden sei. Kommunikationen zwischen beiden sind nach LANKESTER sekundärer Natur. Die weit verbreitete Ansicht, daß bei den Mollusken und Arthropoden eine solche offene Kommunikation existiere, teilt LANKESTER nicht. Wir werden hierauf bei einer anderen Gelegenheit ausführlich zurückkommen, dann nämlich, wenn wir von seiner „Phleboedesis-Theorie“ sprechen werden. Gegenüber der Ansicht, daß das Blutgefäßsystem ein Ueberbleibsel des Blastocöls sei, begnügt sich LANKESTER damit, zu sagen, daß die embryologischen Tatsachen, auf die sie sich stützt, „are not in themselves conclusive as to the ancestral arrangements of the parts in question“.

Die Frage der phylogenetischen Entstehung des Blutgefäßsystems der Anneliden hat sich auch ED. MEYER vorgelegt und zuerst 1890 und sodann 1901 zu beantworten gesucht. Ich brauche nicht auf die Darstellung vom Jahre 1890 zurückzukommen, da sie in der neueren in allen wesentlichen Punkten enthalten ist. In einigen der wichtigsten Punkte stimmen nun meine eigenen Ansichten durchaus mit denen von E. MEYER überein, die er in folgender Weise formuliert:

„Die vom Darne gelieferte Nährflüssigkeit wird sich anfangs wahrscheinlich um den letzteren herum in einem umfangreicheren Sinus angesammelt haben, um sich von dort aus in lakunären Hohlräumen durch den Körper zu verbreiten. Diese Lakunen reduzierten sich später und erhielten eine bestimmte Anordnung infolge der gegenseitigen Annäherung der peritonealen Wandung der sich erweiternden paarigen und metameren Geschlechtsfollikel. Hieraus lassen sich weiter als eine mechanisch-topographische Folge die hauptsächlichsten Teile des typischen Gefäßsystems der Anneliden ableiten, nämlich die medianen Längsstämme und die intersegmentalen Ringgefäße, sowie auch der bei verschiedenen Formen noch vorkommende Darmsinus. Aus der vorgeschlagenen Erklärung ergibt sich ferner der Umstand, daß das Gefäßsystem, dessen Hohl-

räume sich als Ueberreste der primären Leibeshöhle erweisen, ursprünglich keine eigenen Wandungen gehabt, sondern solche zuerst vom Mesenchym und nachher vom Cölothel erhalten haben muß. Von den primären Phagocyten der retroperitonealen Lymphe, in welcher sich später die Blutpigmente entwickelten, verwandelte sich vielleicht ein Teil zu Blutkörperchen, während die übrigen verschwanden. Andererseits ist aber auch der Ursprung der Blutzellen von sekundären Phagocyten, die aus dem Cöloepithel austraten und die primären Wanderzellen ersetzten, denkbar.“

Nicht minder wichtig als diese ausgezeichnete phylogenetische Betrachtung ist, was E. MEYER zusammenfassend über Struktur und Entwicklung des Gefäßsystems der Anneliden sagt:

„Die Wände der Blutgefäße bestehen bei den typischen Anneliden in der Regel bloß aus dem Peritonealepithel; wenn sie dagegen pulsieren, wie z. B. das Rückengefäß, so sind sie außerdem noch mit Muskelementen ausgestaltet, die der genannten Membran von innen anliegen. Das Vorhandensein einer besonderen Intima ist nicht mit Sicherheit festgestellt; mir scheint es, daß eine solche überhaupt fehlt. In vielen Fällen ist das Vorkommen eines geräumigen Darmsinus konstatiert worden, den nicht selten ein dichtes Lacunennetz ersetzt. Hier sind nun die Bluträume einerseits vom Peritoneum, andererseits aber unmittelbar vom Epithel des Mitteldarmes begrenzt.“

MEYER betont dann, daß die Angaben aller Autoren darin vollkommen übereinstimmen, daß die Wandungen des Gefäßsystems bei den Ringelwürmern so oder anders aus Elementen der Mesodermstreifen gebildet werden; über den speziellen Bildungsmodus aber herrsche noch keine Uebereinstimmung.

„In denjenigen Fällen, wo bei der ausgebildeten Form ein Darmsinus vorkommt, erscheint dieser Teil des Gefäßsystems in der Ontogenese ganz zuerst und entsteht dadurch, daß sich infolge von Flüssigkeitsansammlung die Splanchnopleura von dem Darmepithel einfach abhebt.“

Was die Bildung der Hauptgefäße anbetrifft, so macht E. MEYER darauf aufmerksam, daß nach verschiedenen Beobachtungen der Unterschied gegenüber der Bildung des Darmsinus nur darin besteht,

„daß sich das Peritoneum nur an denjenigen Stellen von der Darmoberfläche abhebt, die dem zukünftigen Verlaufe der bezeichneten Gefäße entsprechen. Dazu kommt übrigens noch ein lokales Auseinanderweichen der beiden Epithelblätter der Mesenterien resp. der Dissepimente, so daß die im Entstehen begriffenen Gefäße anfangs die Gestalt von Rinnen haben, die gegen den Mitteldarm offen sind und sich erst später durch Zusammenrücken ihrer Ränder in vollkommen abgeschlossene Röhren verwandeln.“

Die mehrfach beschriebene Anlage der Blutgefäße in Form von soliden Mesodermzellsträngen, deren periphere Elemente die Gefäßwandung, während die axialen Zellen das Blut und die Blutkörperchen bilden sollen, deutet E. MEYER so, daß in diesem Falle die Gefäßwände und Blutkörperchen gleichzeitig, im ersten Falle zuerst die Gefäßwände entstehen.

„Nicht endgültig aufgeklärt“, sagt MEYER, „ist es bis jetzt, woher die kontraktile Elemente der pulsierenden Gefäße und die Blutkörperchen ihren Ursprung nehmen. Am einfachsten wäre es natürlich, dieselben ohne weiteres ebenfalls vom Peritonealepithel herzuleiten, wie das gewöhnlich auch geschehen ist¹⁾. Doch sind Gründe vorhanden, die es wahrscheinlich machen, daß sich die Sache gar nicht so einfach verhält.“

MEYER verweist auf Beobachtungen von WILSON über die Anlage des Bauchgefäßes bei *Lumbricus* und auf einige Abbildungen von VEJDOVSKY, welche sich auf das sich entwickelnde Bauchgefäß von *Rhynchelmis* beziehen, und schließt dann so:

„Was nun aber die eigentliche Herkunft der in Rede stehenden Zellen (besondere Zellen, welche die innere Gefäßwand liefern sollen) betrifft, so bleibt dieselbe vorläufig unbekannt: sie können vom Cölothel ausgewandert sein oder dem primären Mesenchym angehören und im letzteren Falle entweder vom Ektoderm oder vom Entoderm herrühren.“

ED. MEYER kommt hierbei hart an die Grenze meiner eigenen Ansicht, die ich im folgenden entwickeln werde. Hätte er sie erreicht, d. h. hätte er sich davon überzeugt, wie in Wirklichkeit in großen Abteilungen des Tierreiches die kontraktile Gefäßwände Bildungen der Cölowände sind, so hätte er, davon bin ich überzeugt, dieselben theoretischen Schlußfolgerungen gezogen wie ich. Ich hoffe, daß er diese letzteren als die nächstliegenden und natürlichen Konsequenzen seiner eigenen Theorie von der Abstammung der Anneliden anerkennen wird, und vermute, daß hauptsächlich die Ansicht, die sich MEYER auf Grund seiner Untersuchungen gebildet hat, daß nämlich die Darmmuskulatur dem primären Mesenchym entstamme, ihn daran verhindert hat, zu einer der meinigen entsprechenden Hypothese über den phylogenetischen Ursprung der Herzmuskulatur zu gelangen.

Seit einigen Jahren (seit 1898) publiziert BERGH eine Reihe von überaus sorgfältigen und feinen Studien über den histologischen

1) Diese Bemerkung scheint mir nach meiner Kenntnis der Literatur nicht zutreffend zu sein.

Bau des Blutgefäßsystems bei den drei größten Gruppen der wirbellosen Tiere. Ich habe diese Untersuchungen freudig begrüßt, erblicke ich doch in ihnen von Anfang bis zu Ende eine Bestätigung meiner Ansichten. BERGH gelangt selbst auf Grund seiner Untersuchungen zu „Gedanken über den Ursprung der wichtigsten geweblichen Bestandteile des Blutgefäßsystems“ (1902), die nur eine Strecke weit mit den meinigen eine gemeinsame Richtung einschlagen, sich nachher aber sehr bald bedeutend von ihnen entfernen.

Zunächst hält BERGH einen von ihm schon 1890 ausgesprochenen Hauptsatz aufrecht, welcher lautet, „daß es nicht nur möglich, sondern sogar wahrscheinlich ist, daß die Blutgefäße sich auf Grundlage von kontraktilem Zellen (phylogenetisch) entwickelt haben“.

Diesem Satze kann ich bis zu einem gewissen Grade beistimmen, indem auch ich die Wandungen großer Bezirke des Blutgefäßsystems auf kontraktile Elemente, nämlich auf die kontraktile Wand der Gonocölsäcke zurückführe. BERGH diskutiert diese Möglichkeit gar nicht, seine Gedanken nehmen eine andere Richtung. Ich bedaure, daß BERGH bei der Untersuchung des histologischen Baues des Blutgefäßsystems der Anneliden gerade den für mich wichtigsten Punkt, die Beziehungen der Gefäßwand zur Cöломwand, vernachlässigt hat. Hätte er diese Beziehungen schärfer ins Auge gefaßt, so wäre er, glaube ich, zu mit den meinigen besser übereinstimmenden Anschauungen gelangt.

Gegenüber einem Vorwurf von seiten E. MEYERS, daß er (BERGH) uns nicht erklärt habe, wie er sich eigentlich den Ursprung der Blutgefäße aus kontraktilem Elementen vorgestellt habe, sagt BERGH, daß er das auch jetzt noch insofern nicht könne, als er sich „keine Wahnbilder einer Urform vormache, bei der zuerst die Blutgefäße entstanden seien“.

Ich tröste mich mit E. MEYER und anderen, die nicht ganz normal sind, mit dem einigermaßen beruhigenden Gefühl, daß man heutzutage in den Irrenhäusern ganz human behandelt wird.

Ob überhaupt ein mono- oder polyphyletischer Ursprung des Zirkulationssystems wahrscheinlicher sei, darüber hat sich BERGH keine bestimmte Ansicht bilden können. Daß aber das Blutgefäßsystem auf Grundlage von kontraktilem Zellen entstanden sei, hält er aus dem einfachen Grunde für das einzig Wahrscheinliche, weil die Bildung eines Blutgefäßsystems ohne kontraktile Elemente ihm sinn- und zwecklos erscheint.

„Es ist mir schwer, mir es anders vorzustellen, als daß die erste Ausbildung eines speziellen Kanalsystems für eine ernährende oder der Atmung nützliche Flüssigkeit nur dadurch seine Bestimmung erfüllen kann, daß diese in Bewegung gesetzt wird, und zwar wird der einfachste Modus zur Erfüllung dieses Anspruchs dieser sein: daß das Movens in den Wandungen des Kanalsystems selbst enthalten ist. Sehen wir doch auch im Wirbeltierembryo, sobald die Gefäße hohl werden, eine pulsierende Bewegung der Herzanlage seinen Anfang nehmen, und zwar verursacht nicht durch die spätere Muskulatur — denn die ist noch nicht zur Entwicklung gekommen — sondern jedenfalls zum Teil durch die primitive Wandung, die später als inneres Epithel wahrscheinlich hier ihre Kontraktilität einbüßt.“

BERGH fährt sodann fort:

„Meine Betrachtungen begegnen sich hier mit denjenigen von BÜTSCHLI, LUDWIG u. a., welche die Hohlräume des Blutgefäßsystems als Ueberreste einer primitiven Leibeshöhle (nämlich der Furchungshöhle oder des primären Schizocöls) ansehen. Auch ich halte eine solche Ableitung aus einem primären Lakunensystem für richtig, wengleich in der Ontogenese hie und da diese Bildungsweise verschleiert¹⁾ ist. Jedenfalls ist es hervorzuheben, daß die Hohlräume der Gefäße entwicklungsgeschichtlich nirgendwo von der sekundären Leibeshöhle (die nach meiner Meinung ein Gonocöl ist) sich herleiten, während solche Beziehungen zu den Schizocölräumen häufig bestehen, und könnte vielleicht in dieser Hinsicht die Tatsache verwertet werden, daß bei Tieren, bei denen die sekundäre Leibeshöhle oder das Gonocöl reduziert ist, und das Schizocöl große Ausdehnung erlangt hat, das Gefäßsystem meistens ein ‚offenes‘, d. h. mit den Schizocölräumen kommunizierendes ist (Mollusken, Arthropoden), während in den Fällen, in denen das Schizocöl reduziert und die sekundäre Leibeshöhle zu stärkerer Entwicklung gelangt ist (Vertebraten, Anneliden), das Blutgefäßsystem ein geschlossenes ist. — Doch solches mag ein vergleichender Anatom vielleicht weiter ausführen.“

Diese Einladung ist zwar gewiß nicht an meine Adresse gerichtet, doch wird mich das nicht hindern, in der Tat die hier gestreiften Fragen auch zu behandeln.

BERGH bespricht sodann die kapitale Endothelfrage. Wenn der Wirbeltier-Histologe das Endothel als einen „eisernen Bestandteil“ des Gefäßsystems zu betrachten gewohnt ist, so muß er auf diese Vorstellung bei den Wirbellosen gänzlich verzichten. Denn:

1) Sollte hier die Natur sich vielleicht auf einem beginnenden Abwege zur „Fälschung“ von ihr selbst ausgestellter Urkunden befinden? Denn von der Verschleierung der Wahrheit bis zu ihrer Entstellung ist nur ein kleiner Schritt!

„Bei allen hierauf genauer untersuchten Hauptgruppen fehlt in den zentralen Gefäßen (Rücken- und Bauchgefäß der Anneliden; Herz, größere Arterien und Venen der Mollusken; Rückengefäß der Insekten, Herz der Crustaceen) jede Spur eines ‚Endothels‘, und ist die ‚Intima‘ in der Mehrzahl dieser Gefäße eine homogene Membran, welche entweder als Sarkolemma der die Hauptmasse der kontraktilen Gefäße ausmachenden Muskelfasern erscheint oder eine homogene Bindegewebsmembran ist, welcher außen Bindegewebszellen, aber kein Endothel aufliegt.“

Nur in den kleinen und kleinsten Gefäßen kommt ein Endothel vor.

Diese Verhältnisse sucht BERGH durch folgende Annahme zu erklären:

„Es bildeten sich in der primitiven Leibeshöhle Kanäle aus, in denen durch Kontraktilität die Blutflüssigkeit herumgetrieben wurde. Bei fortschreitender Entwicklung konzentrierte sich die Kontraktilität auf bestimmte Abschnitte des Röhrensystems, während die übrigen Teile die Kontraktilität einbüßten. Dafür bildete sich aber die Wandung der nicht kontraktilen (kleinen, dünnwandigen) Gefäße in ein neues Gewebe, ein Epithel oder ‚Endothel‘ aus und fand also die Entstehung dieses Gewebes in den Teilen statt, in denen der lebhafteste Austausch von Stoffen zwischen Blut und Geweben stattfindet.“ — „Somit habe sich nach meiner Hypothese die Ausbildung des inneren Epithels oder des ‚Endothels‘ zunächst in dem peripheren Teil des Gefäßsystems vollzogen und sei erst von da ab in zentripetaler Richtung weiter vorgedrungen. Ob aber die Schicht selbst von der Peripherie nach den zentralen Teilen vorgewachsen sei, oder ob die Ausbildung hier in loco vorgegangen sei“, läßt BERGH unentschieden.

Meine eigene Hämocöltheorie will ich zunächst in Form von Thesen über das Hämocöl der Anneliden vortragen und sodann das aus der Literatur über diese Tiergruppe gesammelte Beobachtungsmaterial pro und contra in extenso vorführen.

Thesen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der Hauptteile des Blutgefäßsystems der Anneliden.

1.

Die metamer und paarig angeordneten Sackgonaden der Annelidenvorfahren erhielten, bevor sie zum typischen Gonocöl wurden, die erweiterte Bedeutung von Geschlechtszellen-Behältern; ihre Epithelwand wurde, vielleicht anfangs bloß

zum Zwecke der Entleerung der Geschlechtsprodukte durch die Gonodukte, kontraktile. (Taf. I, Fig. 1, 2.)

2.

In dem Maße, als sich die Sackgonaden zu Gonocölsäcken erweiterten, trat das primäre Trophocöl zurück, d. h. die metameren, zwischen die Gonocölsäcke eingekeilten Darmdivertikel des Gastrocöls verkürzten sich und schwanden, an ihrer Stelle einen Raum zurücklassend, der sich mit aus dem Darm diffundierender ernährender Flüssigkeit füllte. Dieser Raum war der erste Anfang des Blutgefäßsystems. (Taf. I, Fig. 2, karminrot.)

3.

Das Blutgefäßsystem bestand also in seinen ersten Anfängen a) aus dem Darmsinus, einem mit ernährender Flüssigkeit sich füllenden Spaltraum zwischen der epithelialen Wand des röhrenförmig gewordenen Darmes und der kontraktilen Cölonwand, b) aus ringförmigen Septalsinussen, d. h. Spalträumen zwischen den Wänden der aufeinander folgenden Gonocölsäcke. (Taf. I, Fig. 2, 3.) Dazu kamen noch hinzu c) Mesenterialsinusse, d. h. Verlängerungen des Darmsinus in sagittaler Richtung zwischen die Gonocölsäcke der rechten und der linken Seite.

4.

Die weitere topographische Entwicklung des Gefäßsystems war beim ersten Auftreten desselben gleichsam vorgezeichnet. (E. MEYER.)

5.

Das Blutgefäßsystem ist ein Schizocöl im Sinne HUXLEYS, das zuerst durch Auseinanderweichen der anfänglich nahe aneinander liegenden Epithelwände des Gastrocöls und des Gonocöls auftrat. Es ist möglich, daß sich hierzu noch andere periphere Schizocölräume in vom Darm und vom Gonocöl entfernten Geweben des Körpers hinzugesellten. Bei den Anneliden spielen sie jedenfalls keine große Rolle.

6.

Für die Annahme, daß das Blutgefäßsystem phylogenetisch ein Ueberrest des Blastocöls sei, liegen weder vergleichend-anatomische noch hinreichende vergleichend-ontogenetische Gründe vor.

7.

Ob und in welcher, jedenfalls sehr geringen, Ausdehnung sich zwischen den aufeinander folgenden und zwischen den beidseitigen Gonocölsäcken und ferner zwischen diesen und dem Epithelrohr des Darmes Muskulatur und Bindegewebe der parenchymatösen Vorfahren (also primäres Mesenchym) erhielt, ist zur Zeit wegen der Diskrepanz der ontogenetischen Befunde nicht zu entscheiden.

8.

Die Bildung der pericöломatischen und periintestinalen Hämocölspalten wurde wahrscheinlich auch durch die zunehmende Kontraktilität der Gonocölwände mit bedingt und gefördert.

9.

Die Kontraktionen der Gonocölwände, welche von Anfang an eine zunächst schaukelnde, fluktuierende Bewegung der Hämolymphe hervorrufen mußten, konnten sich immer mehr und immer spezieller in den Dienst dieser Blutbewegung stellen.

10.

Die äußere Wand der Gonocölsäcke blieb ab origine mit der Körperwand verwachsen. Durch zunehmende Verwachsung der Wandungen der aufeinander folgenden Cölomsäcke, der gegenüberliegenden Cölomsäcke der rechten und linken Seite (Bildung der Sépten und Mesenterien), ferner durch Verwachsung der medialen Wand der Gonocölsäcke mit dem Epithelrohr des Darmes wurde die Flut der ernährenden Hämolymphe, welche die ganzen medialen Oberflächen der Gonocölsäcke und die ganze äußere Oberfläche des Epithelrohrs des Darmes bespülte, eingedämmt, in bestimmte Bahnen gelenkt, kanalisiert. Diese Kanäle sind die Blutgefäße. (Taf. I, Fig. 4; Taf. II, Fig. 5, 6, 7.)

11.

Das erste Gefäß, das sich wahrscheinlich vom Darmblutsinus sonderte und selbständig wurde, war das im ventralen Mesenterium verlaufende Bauchgefäß. Mit dessen Sonderung wurde das Zurückströmen des im Darmblutsinus nach vorn getriebenen Blutes und damit zum ersten Male eine Zirkulation ermöglicht.

12.

Die echten Blutgefäße haben ab origine keine anderen Wandungen als 1) die Gonocölwandung und eventuell 2) die Epithelwand des Darmes.

13.

Die von der Gonocölwandung oder der Darmwandung entlehnten Epithelien, welche die Blutgefäße begrenzen, kehren also der Blutgefäßlichtung ihre Basis zu.

14.

Die histologische Differenzierung der Cölomwand erfolgte, soweit nur die Kontraktilität derselben in Betracht kommt, wahrscheinlich in folgenden Hauptetappen:

a) Anfänglich waren die somatischen Cölothelzellen in großer Ausdehnung selbst kontraktile, ähnlich wie dies bei den Endothelzellen des embryonalen Herzens und der Hauptgefäße bei Wirbeltieren der Fall ist.

b) Dann differenzierten sich die kontraktilen Muskelzellen zu Epithelmuskelzellen, deren kontraktile Fibrillen wahrscheinlich ursprünglich, wie das bei den Muskelfasern in der Wand von Blasen so häufig der Fall ist, nach den verschiedensten Richtungen angeordnet waren. Bei einseitiger Differenzierung der kontraktilen Substanz, wie sie in einem Muskelepithel meist stattzufinden pflegt, wurden die Muskelfibrillen selbstverständlich an der Basis des Epithels gebildet.

c) Es trat dann vielfach der Vorgang der Delamination ein. Die anfänglich einschichtige Cölothelwand spaltete oder differenzierte sich in 2 Lamellen: 1) die innere, das sogenannte Endothel der Leibeshöhle mit seinen verschiedenartigen Bestandteilen, und 2) die äußere, das Muskelepithel oder die Muskelschicht. Im Muskelepithel verharrten die kontraktilen Fibrillen selbstverständlich an der Basis. Vergl. zu dieser These die Fig. 2 und 3 auf Taf. II und Figg. 8—17, Taf. II.

15.

Da die Cölomwand da, wo nicht auch das Darmepithel beteiligt ist, ausschließlich die Wand der Blutgefäße bildet, deren Lichtung sie ihre Basis zukehrt, so wäre zu erwarten, daß sich speziell an der Wand der Blutgefäße die nämlichen Etappen wiederholen, wie überhaupt an der gesamten Cölomwand. Wir hätten dann

1) Gefäße mit einfacher, nicht kontraktiler Cölothelwand, die Basal- oder Grenzmembran des Epithels dem Lumen zugekehrt;

2) Gefäße mit kontraktiler Cölothelwand, wobei die Epithelzellen selbst kontraktile sind;

3) Gefäße mit zweischichtiger Cöllothelwand in folgender Schichtenfolge: a) außen das Endothel der Leibeshöhle und b) innen die Muskelschicht oder das Muskel-epithel mit der der Gefäßlichtung zugekehrten Basalmembran. Bei einseitiger Differenzierung der kontraktile Substanz entwickelte sie sich selbstverständlich an der der Lichtung der Gefäße zugekehrten Basis der Zellen, d. h. unmittelbar außerhalb der Basalmembran. Tatsächlich zeigt die Wand der verschiedenen Gefäße der Annelida diese drei Hauptformen ihrer histologischen Differenzierung. Vergl. zu dieser These die Figg. 8—17 auf Taf. II.

16.

Unsere Hämocöltheorie hat somit für ein eigenes und echtes, der Gefäßmuscularis innen anliegendes Gefäßepithel (Endothel) keinen rechten Platz. Wenn endothelartige Bildungen vorkommen, so handelt es sich um ein meist diskontinuierliches Pseudoepithel, dessen Ursprung noch ganz dunkel ist. Vielleicht stellt es als primäres Mesenchym einen Rest des ursprünglichen parenchymatösen Füllgewebes dar, vielleicht ist es sekundäres Mesenchym.

17.

Die Bildung der kontraktile Gefäßwände ist nur ein spezieller Fall der allgemeinen exotropischen Entfremdung der gesamten Muskelschicht der Gonocölsäcke, welche zum großen Teil durch die in These 10 erwähnten Verwachsungen hervorgerufen wurde, die den Gonocölsäcken den Stempel der sekundären Leibeshöhle aufdrückten.

18.

Die äußere, parietale Muskelschicht der Cölomsäcke wurde, indem die Hautmuskulatur der parenchymatösen Stammform immer mehr zurücktrat, zur Körpermuskulatur der Anneliden, mindestens zur Längsmuskulatur. (Taf. I, Fig. 3 u. 4; Taf. II, Fig. 5.)

19.

Die innere viscerale Muskelschicht der Cölomsäcke wurde, indem sie mit der Epithelwand des Darmes verwuchs, wobei vom ursprünglich trennenden Darmsinus das Darmgefäßnetz erhalten blieb, zur Muskulatur des Darmes. (Taf. I, Fig. 3 u. 4; Taf. II, Fig. 5, 6 u. 7.)

20.

Daß die Darmmuscularis ursprünglich dem Darmepithelrohr fremd ist, erhält eine interessante Illustration durch die vielfach beobachtete Tatsache, daß ihre Kontraktionswelle bei den mit einem Darmblutsinus ausgestatteten Polychäten antiperistaltisch verläuft. Sie dient hier nur als propulsatorischer Apparat des vom Darmsinus in das Rückengefäß strömenden Blutes.

21.

Die antiperistaltische Bewegung der Muskelwand des Darmblutsinus (der visceralen Muskelschicht der Gonocölsäcke), die sich in die von hinten nach vorn verlaufende Kontraktionswelle des Rückengefäßes fortpflanzt, welches selbst nur eine vordere medio-dorsale Fortsetzung des Blutsinus ist, hatte vielleicht ursprünglich den Sinn, die im resorbierenden hinteren Abschnitt des Darmes gewonnene ernährende Flüssigkeit auch dem vorderen Körperteile zu gute kommen zu lassen. Das innere Flimmerkleid des Darmes besorgte allein die analwärts gerichtete Fortbewegung des Darminhaltes.

22.

Die medio-ventrale Muskelwand der Cölomsackpaare erhielt sich bei gewissen Anneliden partiell als Muskulatur des Bauchmarkes.

23.

In den übrigen Bezirken der Gonocölwände, welche durch Verkleben mit benachbarten Cölomwänden die zweiblättrigen Septen und Mesenterien lieferten, wobei die Lichtungen der Blutgefäße ausgespart blieben, reduzierte sich die Muskelschicht beträchtlich mit Ausnahme derjenigen Partien, die sich als innere Muscularis der Cölothelwandungen der kontraktilen Blutgefäße und Herzen erhielten.

24.

Der Theorie nach muß das, als wichtiger Rest des Darmsinus zurückbleibende, Darmgefäßnetz ursprünglich aus einfachen Rinnen zwischen Muscularis und Epithel des Darmes bestanden haben.

25.

Der Theorie gemäß muß das Gefäßnetz der Gonodukte und Nephridien ursprünglich aus einfachen Rinnen zwischen deren Epithelwand und dem Cölothelüberzug bestanden haben.

26.

Indem sich solche Rinnen, welche das Cölothel an seiner äußeren (basalen) Oberfläche durchfurchen, abschnüren, entstehen Cölothelröhren, d. h. Gefäße, die ihre Basalmembran (die Intima) der Gefäßlichtung zukehren. Solche Röhren können sekundär vom übrigen Cölothel auf der dem Cölon zugekehrten Seite überwuchert werden. Vergl. zu dieser These die Figg. 12—15 auf Taf. II.

27.

Die ursprüngliche Form der beiden longitudinalen Hauptgefäßstämme (des Rücken- und des Bauchgefäßes) ist demnach die von nach der Seite der Epithelwand des Darmrohres offenen Rinnen zwischen den zur Bildung des dorsalen resp. ventralen Mesenteriums konvergierenden medialen Cölomwänden.

Das Rückengefäß und das Bauchgefäß sind — gewissermaßen prädestinierte — mediodorsale resp. medioventrale Reste des Darmblutsinus. (Taf. II, Fig. 5, 6, 7, 16.)

28.

Da das Darmepithel sich erfahrungsgemäß bei den Cölomaten nirgends zu einem Muskelepithel differenziert, ergibt sich für die Muscularis, welche die longitudinalen Hauptgefäßstämme innen auskleidet, von selbst folgendes zwiefache Verhalten:

a) Wenn die Gefäßstämme noch gegen die Epithelwand des Darmes zu offene Rinnen zwischen den beiden Lamellen der Mesenterien sind, so ist auch ihre Muskelwand nur eine Rinne, nur ein Trog, dessen Oeffnung eventuell vom Darmepithel verschlossen wird. Die Ringmuskulatur bildet in diesem Falle Halbringe, die (wie die Reifen beim Croquet-spiel) ihrer Unterlage, dem Darmepithel, aufgepflanzt sind.

b) Erst dann, wenn diese Gefäßstämme sich gänzlich vom Darm emanzipieren, so daß ihr Lumen vollständig von den beiden Lamellen der Mesenterien umgrenzt wird und sie aus Trögen zu Röhren werden, wird auch die Muscularis zu einer kontinuierlichen, inneren Auskleidung, ihre Ringmuskelfasern zu geschlossenen Ringen. (Taf. II, Fig. 6, 7, 16, 17.)

29.

Die paarige Anlage des Rückengefäßes bei gewissen Oligochäten ist ein mit dem Auftreten von viel Nah-

rungsdotter und Eiweiß in Zusammenhang stehender sekundärer Bildungsmodus. Zur Zeit, wo bei anderen Anneliden die Cöloblasen über dem Darm schon zusammengestoßen sind, aber als Lücke gegen den Darm zu das Lumen des Rückengefäßes (mediodorsaler Abschnitt des Darmblutsinus) offen gelassen haben, sind bei jenen Oligochäten (z. B. *Lumbricus*) die Mesodermblasen noch weit von der dorsalen Mittellinie entfernt. Wenn trotzdem zur selben Zeit die Anlage des Rückengefäßes als ein Abschnitt des Darmblutsinus auftritt, so kann das nur paarig und am oberen Rande der Splanchnopleura an jenen Bezirken geschehen, welche später über dem Darm zusammenwachsend das dorsale Mesenterium liefern. Es fließen dann die beiden von Splanchnopleura und Darmepithel begrenzten Lumina der Rückengefäßanlagen erst sekundär zu der einheitlichen Lichtung zusammen. (Taf. III, Fig. 18—25.)

30.

Die prädestinierten Stellen für die Hauptgefäßschlingen sind die intersegmentalen Septen. (Taf. I, Fig. 3 u. 4.)

31.

Die prädestinierten Stellen für die an die Körperwand verlaufenden Gefäße sind die Mesenterien, insonderheit ihre Kreuzungslinien mit den Septen.

32.

Frei im Cölom verlaufende Gefäße entstehen a) durch Schwund der Septen und Mesenterien, wobei sich nur ihr die Gefäßwandungen bildender Teil erhält; b) durch Ausbuchtung der Gefäßwand, d. h. Einbuchtung der betreffenden Cölomwand in die Lichtung des Cöloms und selbständiges Fortwachsen solcher Aus- resp. Einstülpungen. (zu a) Taf. I, Fig. 4.)

33.

Nach der Theorie ist das Vorkommen eines Cilienkleides in einem echten Blutgefäß sozusagen ein Ding der Unmöglichkeit, auch dann, wenn eine Muscularis fehlt; denn die cölotheliale Gefäßwand kehrt dem Lumen des Gefäßes morphologisch ihre Basalfläche, nicht ihre freie Oberfläche, zu.

34.

Periviscerale Hohlräume, die mit einem Cilienkleide ausgestattet wären, stünden daher im dringenden Verdachte, Abteilungen

des Cöloms oder abgeschnürte Ausstülpungen des Entoderms oder Einstülpungen des Ektoderms zu sein.

35.

Die von einem echten Endothel ausgekleideten kontraktile Ampullen und Seitengefäße der Hirudineen gehören nicht zum Hämocöl, sondern sind Abschnitte des echten Cöloms mit äußerer Muscularis, die im Dienste der eigenen Kontraktilität dieser Organe steht. Die Gnathobdelliden haben überhaupt kein echtes Blutgefäßsystem (Oka).

36.

Zu den endotropischen Bildungen der Cölomwand (Lymphdrüsen, Phagocytärorgane, Lymphkörperchen u. s. w.) gesellen sich analoge exotropische hinzu, die sich vielfach in die Lichtung der Gefäße hinein produzieren.

Solche exotropische Bildungen, gleichsam Cöllothelhernien, sind die Herzkörper, die Klappen und verwandte Zellwucherungen; sie entsprechen den endotropischen Phagocytär-, Chloragogen- und Lymphoidorganen der Gonocölwand. (Taf. III, Fig. 26, 27.)

37.

Die Hämocyten sind wahrscheinlich exotropisch sich loslösende Gebilde der cölothelialen Gefäßwände, resp. lokalisierter cytogener Stellen (Klappen etc.), ähnlich wie die Lymphocyten endotropische Abkömmlinge der Cölomwände sind. Die oft weitgehende Uebereinstimmung zwischen Hämocyten und Lymphocyten beruht auf dem gemeinsamen Ursprung aus demselben Mutterboden. Es ist demnach nicht so sehr auffällig, daß bei reduziertem Hämocöl die Cölomwand auch gefärbte Lymphocyten (Erythrocyten) liefern kann.

38.

Zu der Kategorie der exotropischen Bildungen der Cölomwand gehört auch das Botryoidalgewebe der Hirudineen. Es dürfte mit dem Namen „retroperitoneales Chloragogen“ ziemlich zutreffend charakterisiert sein.

39.

Es existieren zur Zeit keine Belege für die Annahme, daß die Hämocyten von primären mesenchymatösen Wanderzellen abstammen.

Die Beobachtungsgrundlagen für eine Hämocöltheorie der Anneliden ¹⁾.

1. Der Darmblutsinus und das Blutgefäßnetz des Darmes.

(Thesen 2, 3, 10, 11, 16, 19, 20, 21, 24, 27; p. 193–198, Taf. I, Fig. 2–4; Taf. II, Fig. 5–7.)

A. Polychaeta

(inkl. Archianneliden und Sternaspiden).

Den Blutsinus resp. das Blutgefäßnetz der Anneliden scheint QUATREFAGES im Jahre 1850 zuerst bei den Amphicorinen entdeckt zu haben. Er schreibt:

„A la surface de l'intestin, dans toutes les parties du corps, on n'aperçoit aucune trace de vaisseaux. Sur le tube digestif, à la face interne de la cavité générale et sur les cloisons inter-annulaires, le péritoine semble s'être détaché des tissus sous-jacents et n'être maintenu en place que par des trabécules qu'on a beaucoup de peine à distinguer. C'est dans cette espèce de vaste lacune que le sang est librement épanché.“

Nach 15 Jahren (1865) kam QUATREFAGES nochmals auf diese Verhältnisse zurück und entwarf folgende Skizze:

„Dans les petites espèces (de Serpuliens), au contraire, et dans les Fabricies surtout, il m'a paru que les vaisseaux intestinaux étaient remplacés par un ensemble de lacunes tellement rapprochées, que par moments une couche de liquide coloré semblait s'interposer entièrement entre le péritoine et la couche hépatique. Une disposition fort analogue ramenait le sang de l'intestin aux parois du corps par l'intermédiaire des cloisons transversales.“

Die ersten ausgedehnteren und zugleich eingehenderen Untersuchungen über den Darmblutsinus der Polychäten verdankt die Wissenschaft EDUARD CLAPARÈDE. In seinen 1873, 2 Jahre nach seinem Tode, veröffentlichten, aber schon 1870 redigierten, grundlegenden „Recherches sur la structure des Annélides sédentaires“ findet sich folgendes Résumé:

„Aujourd'hui, je puis aller plus loin et déclarer que toute une série de familles d'Annélides sédentaires offrent la particularité d'avoir l'intestin inclus dans une gaine vasculaire

1) Es sei hier nochmals bemerkt, daß ich mir erlaube, für die Theorie wichtige Stellen in den Zitaten durch gesperrten Druck hervorzuheben.

jouant le rôle de vaisseau dorsal. Ces familles sont celles des Serpuliens, des Ammochariens, des Ariciens et des Chétoptériens.“

Bei den Sabelliden konnte CLAPARÈDE beobachten, daß

„les ondes de contraction du sinus intestinal chassent le sang d'arrière en avant, comme il est facile de s'en assurer sur le vivant“.

Die Feststellung dieser antiperistaltischen Kontraktionswelle ist für die Theorie (siehe These 20) nicht belanglos. Interessant ist auch die Angabe, daß an den Gefäßen des Vorderkörpers, so an den großen Kiemengefäßstämmen, die aus dem Darmsinus entspringen, die Kontraktionswelle alternierend von hinten nach vorn und von vorn nach hinten verlaufen soll.

Was die Topographie des Darmblutsinus anbetrifft, so finden sich bei CLAPARÈDE folgende Angaben.

Bei den Serpuliden liegt er zwischen den beiden Muskelschichten und ist von zahlreichen, zwischen beiden Schichten ausgespannten, kernführenden und häufig anastomosierenden Fäden durchzogen. Diese sind nach CLAPARÈDE ziemlich wahrscheinlich muskulös. Doch macht er für die Kontraktionen des Sinus die äußere Muskelschicht verantwortlich. Bezüglich der Frage, ob der Sinus einfach ein Spaltraum oder von einem Epithelium ausgekleidet sei, sagt er, daß bei *Spirographis* und *Myxicola* ein eigentliches Epithelium sicherlich nicht existiere. Doch kommen an der Wandung zerstreut in ziemlich regelmäßiger Anordnung Kerne vor, welche vielleicht als Rudimente einer zelligen Auskleidung gedeutet werden könnten.

Bei *Protula infundibulum* liegt der Sinus zwischen dem Darmepithel und der Ringmuskelschicht. Ein Sinusepithel hat Autor nicht gesehen.

Bei *Owenia* liegt der Sinus zwischen zwei sehr dünnen Ringmuskelschichten und ist von Fäden durchsetzt. Es findet sich nichts, was einem Epithel gleiche.

Bei den Chäopterinen verhält sich der Sinus ähnlich wie bei *Owenia*.

Bei *Aricia*, wo man kaum noch von einer Muskelwand des Darmes sprechen kann, scheint der Sinus direkt das Darmepithel zu bespülen und nach außen bloß vom Peritonealepithel begrenzt zu sein.

Wie man sieht, stehen diese Beobachtungen teils im Widerspruch, teils im Einklang mit der Theorie, nach welcher der

Darmblutsinus zwischen Muscularis und Darmepithel liegen sollte (These 3, 10).

Sehr wichtig sind für die Theorie die von HATSCHKE 1881 über das Blutgefäßsystem von *Protodrilus Leuckarti*, einer neuen Gattung der Archanneliden, angestellten Beobachtungen:

„Wenn wir uns fragen, woher das Blut in das Rückengefäß strömt, so kommen wir zu dem merkwürdigen Ergebnisse, daß es unregelmäßige Lakunen zwischen Darmfaserblatt und Darmepithel sind, welche das dorsale Gefäß mit Blutflüssigkeit versorgen. Bei eingehender Untersuchung findet man, daß das Darmdrüsenblatt mit dem Darmfaserblatt nicht fest verwachsen ist, ja sogar durch Druck des Deckgläschens innerhalb desselben zur Verschiebung gebracht werden kann. Man kann ferner beobachten, daß regelmäßige und kontinuierliche, von hinten nach vorn verlaufende, also antiperistaltische Kontraktionen des Darmfaserblattes stattfinden. Diese Kontraktionen können wahrscheinlich die vom Flimmerepithel des Darmes bewegte Nahrung nur wenig beeinflussen, sie werden aber die zwischen Darmfaserblatt und Darmdrüsenblatt befindliche Flüssigkeit, die Chylus-Blutflüssigkeit, nach vorn in das dorsale Gefäß, dessen Lumen eine Fortsetzung des Darmfaserblatt-Hohlraumes ist, treiben.“

Die Lage der Darmlakunen resp. des Darmblutsinus zwischen Darmdrüsenblatt und Darmfaserblatt steht mit These 3 und 19 in völligem Einklang.

1882 beschreibt EDUARD MEYER im Mitteldarm von *Polyophthalmus pictus*

„ein feines Netz von Kapillargefäßen, welche denselben seiner ganzen Ausdehnung nach umgeben und sowohl vorn als hinten sich zu großen Sinussen vereinigen; längs der Bauchseite des Mitteldarmes verläuft ferner ein starker Gefäßstamm (*Vas subintestinale*), der mit den Darmkapillaren kommuniziert und gleich diesen in die Darmwand eingebettet ist.“

Diese Kapillaren sind außen begrenzt von der mit flachen Kernen und spärlichen Ring- und Längsmuskelfasern versehenen Membran, welche den Darm gegen das Cölom auskleidet und innen vom Darmepithel. Die Gefäße sollen eigene membranöse Wandungen besitzen. Kerne werden nicht erwähnt und nicht abgebildet. Auf den Abbildungen erscheint die membranöse Wandung einfach als Grenz- resp. Basalmembran. Aus dem vorderen Darmsinus nimmt das Herz seinen Ursprung.

Nach VEJDOVSKY (1882) liegt das Darmgefäßnetz bei *Sternaspis* (einer Wurmform, die meist mit den Echiuriden

und Sipunculiden zu der besonderen Tiergruppe der Gephyrea vereinigt wird) zwischen Darmepithel und sehr schwach entwickelter Muscularis, auf welche letztere gegen die Leibeshöhle zu das niedrige, dunkelbraun pigmentierte Peritonealepithel folgt.

Ueber das Darmgefäßnetz, resp. den Darmblutsinus von *Sternaspis* macht RIETSCII im nämlichen Jahre folgende Angaben.

Im Pharynx liegt es zwischen der Schicht der Ringmuskelfasern, welche den Falten des bewimperten Darmepithels folgt, und der von dem Peritonealepithel überzogenen Schicht der Längsmuskelfasern, die sich nicht an der Faltenbildung beteiligt.

Die Wand des Oesophagus besteht von innen nach außen aus dem wimpernden Darmepithel, einer bindegewebigen Schicht mit sehr seltenen Längs- und Ringmuskelfasern und dem Peritonealepithel. Zwischen dem letzteren und dem Bindegewebe findet sich „un réseau de sinus sanguins extrêmement riches et formant dans certaines régions une gaine sanguine presque continue autour de l'oesophage“.

Am Magen findet sich wiederum ein reiches Blutgefäßnetz, das überall mit dem Rückengefäß kommuniziert und sich um die wimpernde, ventrale Darmrinne zu einem longitudinalen Sinus erweitert. Auch auf den übrigen Teil des Darmes setzt sich das Gefäßnetz fort.

Die von RIETSCII angegebene Lage des Darmblutsinus, resp. Darmgefäßnetzes außerhalb der, resp. mitten in der Muscularis stimmt selbstverständlich nicht mit der Theorie.

STEEN beobachtete 1883 die Faltenbildung an dem auf den Muskelmagen folgenden Darmabschnitt — er nennt ihn Enddarm — von *Terebellides Stroemii* und erkennt ihre Beziehungen zur Vaskularisierung der Darmwand. Er konstatiert auch, daß die größte, nämlich die mediodorsale Einfaltung das Rückengefäß aufnimmt, das erst weiter vorn, beim Uebergang des Muskelmagens in die Speiseröhre sich vom Darne ganz frei macht. Auch STEEN beobachtete die antiperistaltische Bewegung am hinteren Teil des Enddarmes.

Dem Referat des Zoolog. Jahresberichtes über die mir im Original nicht zugängliche Arbeit von HASWELL (1884) über *Serpulaceen* entnehme ich, daß bei *Eupomatus elegans*

der Darm in einem Blutsinus liegt, der sich vorn in der Oesophagealgegend in einen kurzen dorsalen oder Cardialsinus fortsetzt. Das Blut fließt im Darmsinus nach vorn, im Bauchgefäß nach hinten. Auch bei *Pomatoceros* hat HASWELL den Darmblutsinus und seine vordere Fortsetzung in einen dorsalen Cardialsinus beobachtet.

Im Jahre 1885 machte R. HORST bei Anlaß der Untersuchung des „rätselhaften Organes“, d. h. des Herzkörpers, der Chlorämiden wichtige Angaben über den Darmsinus. Er fand bei dem Studium von Querschnitten:

„daß bei den Chlorämiden, gleich wie bei den Serpuliden, Ammochariden u. a. rings um den Magen ein Blutsinus zwischen der Muskelschicht und der Epithelschicht existiert, daß die Muskelwand des Gefäßes einfach eine Fortsetzung der Muskelschicht des Magens ist und daß das betreffende Organ einem wahren Rückengefäß entspricht, wodurch das Blut von dem Darmkanal nach den Kiemen geführt wird. Spätere Untersuchungen lehrten“ ihn, „daß dieser Blutsinus sich nicht bloß in der Magenwand befindet, sondern sich beinahe über die ganze Länge des Darmkanals erstreckt.“

Für unsere Frage wichtige Untersuchungen veröffentlichte 1885 und sodann 1887 auch AXEL WIRÉN. In der zweiten, deutsch geschriebenen Abhandlung, auf die ich mich beziehe, sind auch die Resultate der ersten resümiert.

Nach WIRÉN können bei den Ampharetidae, Terebellidae, Amphictenidae, Telethusae, Scalibregmidae, Opheliidae und Chloraemidae die Verhältnisse des Blutgefäßsystems von einem gemeinsamen Grundtypus abgeleitet werden:

„Bei allen bestehen die Zirkulationsorgane aus zwei longitudinalen Blutbahnen, welche durch Querschlingen in jedem Segmente verbunden sind. Die untere dieser Bahnen ist das einfache Bauchgefäß, in welchem das Blut nach hinten fließt, die obere (Blutbahn), in welcher das Blut nach vorn getrieben wird, ist in dem hinteren und größeren Teile des Körpers einfach und besteht aus der Lakune der Darmwandung, im vorderen Teile des Körpers ist sie dagegen doppelt und besteht aus dem Herzen und der Lakune des Vorderdarms.“

„Modifikationen der Hauptbahnen werden besonders dadurch hervorgerufen, daß von der Lakune des Darmes einzelne Teile mehr oder weniger vollständig abgeschnürt werden können und sogar selbständige Gefäße bilden, wie bei *Trophonia*, und auch dadurch, daß die Lakune des

Vorderdarmes teilweise oder ganz von geschlossenen Gefäßen ersetzt sein kann, wie bei den Terebelliden und Arenicola.“

Gegen COSMOVICI und MAU bestätigt WIRÉN die CLAPARÈDE'schen Angaben über das Vorkommen des Darmblutsinus bei den sedentären Anneliden.

WIRÉN beschreibt eine Anzahl interessanter Details über die Darmlakune, aus denen ich später einige herausgreifen werde. Für mich ist hier vom allerersten Interesse, daß nach WIRÉN der Darmblutsinus überall zwischen der aus einer inneren Längsfaser- und einer äußeren Ringfaserschicht bestehenden Muskelwand einerseits und der Epithelwand des Darmes andererseits liegt. Das Blut des Sinus badet direkt die überall scharf ausgeprägte Basalmembran dieses Epithels, das vielfach in Falten gelegt ist. Spärliches Bindegewebe, das sich in der Muskelschicht findet, kann sich gelegentlich in, die große Lakune durchsetzende, Fasern fortsetzen. Mehrere schöne Abbildungen zeigen deutlich, wie sich der Blutsinus immer zwischen Muscularis und Darmepithel befindet.

Folgende Stelle darf ich bei dieser Gelegenheit nicht vergessen zu zitieren:

„Die fast immer stattfindenden peristaltischen Bewegungen der Ringmuskulatur schreiten bekanntlich von hinten nach vorn fort. Sie haben also eine andere Aufgabe als die, Nährstoffe zu bewegen“,

und stehen (gegen EHLERS) auch nicht im Dienste der Darmrespiration.

„Der hauptsächliche und wahrscheinlich der einzige Zweck der peristaltischen Bewegungen ist, wenigstens bei denjenigen Anneliden, welche in der Darmwandung eine große, mit Blut ausgefüllte Lakune besitzen — und dies scheint wenigstens bei allen sedentären der Fall zu sein — das Blut der Darmwandung vorwärts zu treiben.“

Die epitheliale Darmwand selbst ist nicht kontraktil.

1887 beschreibt JOURDAN das Blutlakunennetz in der Darmwand von *Siphonostoma diplochaetos*, das sich an einzelnen Stellen, besonders an dem dem Enddarm vorangehenden Abschnitt, den JOURDAN Duodenum nennt, zu einem förmlichen Blutsinus erweitert. Diese Gefäßschicht liegt zwischen der Basalmembran des Darmepithels innen und der die Innenseite des Peritonealepithels auskleidenden bindegewebigen Lamelle, in der feine Muskelfasern nach verschiedenen Richtungen verlaufen, außen.

Im Jahre 1887 entdeckte EISIG auch bei einer Capitelliden-

gattung, nämlich *Mastobranchnus*, einen Darmsinus. Er erstreckt sich auf die hinteren Partien der Mitte des Abdomens und

„kommt durch eine scharfe Trennung der Muscularis zu stande derart, daß die eine Wand aus dem Peritoneum und der Darmringmuskulatur und die andere Wand aus der Längsmuskulatur nebst der Darmschleimhaut gebildet wird.“

Die Bedeutung dieser Entdeckung konnte einem so gewiegten Annelidenkenner, wie EISIG, unmöglich entgehen. Er faßte denn auch in der Tat den Darmsinus als das Rudiment eines Blutgefäßsystems auf und hielt den Mangel der Blutgefäße, den die Capitelliden mit nur wenigen anderen Anneliden, nämlich den Glyceriden und gewissen Terebelliden (*Polycirriden*), teilen, für eine sekundäre Erscheinung.

Der Befund, daß der Sinus bei *Mastobranchnus* zwischen der Längs- und Ringfaserschicht der Muscularis liegt — ein Irrtum ist bei einem so sorgfältigen Forscher wie EISIG ausgeschlossen, man braucht auch bloß die Abbildungen, besonders Fig. 11 auf Tafel 26, zu betrachten — spricht gegen meine Theorie. Ich halte es für mißlich, der Theorie zulieb die Annahme zu machen, daß es sich bei *Mastobranchnus* bei der dem Darmepithel angeschmiegtten Längsmuskelschicht um eine dem primären Mesenchym angehörige Muskellage handle, die der Gonocölwand ursprünglich fremd war. Nein, ich hege die Hoffnung, daß es sich hier um eine Annahme handelt, welche die Regel bestätigt. Ich glaube in der Tat, daß der Spaltraum bei *Mastobranchnus* gar kein wahrer Darmblutsinus ist, sondern eine Bildung *sui generis*, eine Spalte, vielleicht entstanden durch den Antagonismus von Längs- und Ringfaserschicht. Die Frage wäre rasch entschieden, wenn wenigstens noch ein Rest eines Rückengefäßes vorhanden wäre, indem dieses dann aus dem Darmblutsinus, wenn er wirklich ein solcher ist, entspringen müßte. Aber es fehlt ein solches Gefäß auch bei *Mastobranchnus*. Für die Frage resp. ihre Entscheidung in meinem Sinne, ist gewiß nicht unwichtig, was EISIG selbst über den Inhalt jenes Spaltraumes sagt:

„Im Hinblick darauf, daß in vielen mit Blutgefäßen ausgerüsteten Anneliden ein blutführender Darmsinus vorhanden zu sein pflegt, ist es nicht unwichtig zu konstatieren, daß der Darmsinushalt dieser Capitellidengattung, sei er gefärbt oder ungefärbt, nicht aus Blut besteht; der Blutfarbstoff ist nämlich bei allen Capitelliden ausschließlich an die so charakteristischen, in ihrem Vorkommen auf die Cölomräume beschränkten Blutscheiben gebunden.“

In seinen Studien über den Körperbau der Anneliden (1887 bis 1888) beschreibt ED. MEYER den Darmsinus der Cirratuliden, speziell den von *Chaetozone setosa*, der von den früheren Forschern, auch von CLAPARÈDE, vollständig übersehen worden war. Leider gibt ED. MEYER weder bei *Chaetozone*, noch später, wenn er den Darmsinus der Serpulaceen und Hermellen beschreibt, eine genaue Auskunft über seine Lage in der Darmwand. Auch die Abbildungen sind nicht detailliert genug. Doch scheint mir aus seiner Darstellung hervorzugehen, daß die Darmmuskulatur (ob die ganze?) den Sinus außen umgibt. Zu der Peritonealwand tritt nach ihm an den selbständig pulsierenden Blutgefäßen, dem Rückengefäß, dem Darmsinus etc. noch eine innere muskulöse Auskleidung, vorwiegend aus Zirkelfasern bestehend, hinzu. Daß hier unter innerer muskulöser Auskleidung des Darmsinus nicht eine dem Darm anliegende gemeint ist, erscheint selbstverständlich, es handelt sich um eine mit Bezug auf das Lumen des Rückengefäßes innere, die dann da, wo letzteres sich zum Darmsinus erweitert, fortfährt, die innere Schicht der äußeren, peritonealen Wandung des letzteren zu bilden.

In der 1890 erschienenen Abhandlung von FLORENCE BUCHANAN über *Hekaterobranchus* (ein Spionide) findet sich folgende, uns hier interessierende Bemerkung. Das Bauchgefäß

„passes in the anal segment into a sinus surrounding the intestine and lying just outside the epithelium, probably between it and the circular muscular layer; or it may be that the sinus lying between the intestinal and the coelomic epithelium of the alimentary canal has some contractile power of its own, as it has in other sedentary annelids, e. g. *Spirographis*, where, however, muscular fibres are present as well.“

1894 entdeckte SCHÄPPI den Darmsinus von *Ophelia*. Zusammenfassend sagt dieser Autor, daß

„das Blutgefäßsystem von *Ophelia* im abdominalen Körperabschnitte repräsentiert wird durch einen dem Rückengefäße homologen Darmsinus und ein Bauchgefäß, im thorakalen Körperabschnitt aber durch ein Rückengefäß und einen dem Bauchgefäß homologen Darmsinus.“

In der Abdominalregion stülpt der voluminöse Blutsinus ventralwärts die Darmwand in weitem Umfange dermaßen ein, daß das Darmlumen auf dem Querschnitte eine hufeisenförmige Figur repräsentiert. Ueber die Lage des Sinus in der Darmwand teilt SCHÄPPI folgendes mit. Während ihn CLAPARÈDE im allgemeinen

zwischen die beiden Muskelblätter des Darmes eingeschaltet sein läßt, so findet er (SCHÄPPI):

„zwar eine der äußeren Sinuswand eingelagerte Schicht von zirkulären Muskelfasern, indessen ist es ihm nie gelungen, eine dem Darmepithel aufsitzende Längs- oder Ringmuskulatur zu beobachten.“

Im Sinus, da, wo er seicht und die in ihm liegende Epithelwand des Darmes gefaltet ist, d. h. im Thorakal- und im Beginne des Abdominalsinus, findet er ein ziemlich zusammenhängendes Netzwerk von Zellen, das ihn an das von CLAPARÈDE im Sinus der Serpuliden gefundene Bindegewebe erinnert.

Ich will hier auch die Arbeit von BENHAM über das Blut von Magelona (1896—1897) erwähnen, in welcher von der riesigen Erweiterung des Bauchgefäßes im Thorax dieser Form die Rede ist, die so weit geht, daß das Cölom fast ganz verdrängt und eingeengt wird. Dieser Befund spielt eine Hauptrolle in LANKESTERS Theorie der Ableitung des Arthropodenherzens. Die Abbildung, ein Querschnitt in der Gegend des Thorax, zeigt, daß das mächtig erweiterte Bauchgefäß den ganzen Darm einschließt, über dem Darm aber nur eng ist. Das legt doch gewiß die Annahme sehr nahe, daß es sich hier nicht nur um das Bauchgefäß, sondern um einen großen Blutsinus inklusive Bauchgefäß handelt. Ueber die Struktur der Wandung erfahren wir nichts Näheres; in der Abbildung ist letztere sowohl nach außen, als gegen den Darm zu durch eine einfache Begrenzungslinie dargestellt, in der in großen Abständen Kerne durch schwarze Punkte angedeutet sind.

In seiner Arbeit über die Ampharetinen beschreibt PIERRE FAUVEL (1897) die Schichtenfolge in der den Blutsinus enthaltenden Wand des Magens. Diese Wand besteht im wesentlichen aus 2 Schichten: 1) einem Drüsenepithel und 2) einer Ringmuskelschicht. Die letztere ist außen vom Endothel überzogen. Der Blutsinus trennt die beiden Schichten, die miteinander nur durch „de rares et minces tractus conjonctifs“ verbunden sind. In der „région intestinale“ kommt zu der Schicht von Ringmuskelfasern noch eine solche von Längsfasern hinzu, die mit den ersteren ein ziemlich weitmaschiges Netzwerk bilden. Auch FAUVEL konstatiert, daß im Blutsinus „le sang, chassé en avant par les contractions péristaltiques du tube digestif, progresse par ondées“.

WILLEM bestätigt (1899) bezüglich des Darmblutsinus von Arenicola lediglich die Darstellung von WIRÉN. Das Fett, das

in den Chloragogenzellen vorkommt, welche die blind geschlossenen Anhänge der Blutgefäße bekleiden, stammt nach WILLEM aus dem Darmblutsinus. Nur durch diesen Darmblutsinus gelangt überhaupt die im Darne verdaute Nahrung in den allgemeinen Kreislauf.

GAMBLE und ASHWORTH vertreten (1900) für die Arenicolidae die Ansicht, daß der Darmsinus erst sekundär zu stande komme, indem anfangs nur ein Gefäßplexus vorhanden sei, der sich dann sukzessive erweitere. „Presumably during this sinus formation the endothelial linings of the previously distinct capillaries unite and fuse.“ Keine näheren histologischen Détails.

1901 bespricht ASHWORTH den Darmblutsinus von Scalibregma, ohne über die histologische Natur der ihn außen und innen begrenzenden Gewebe Näheres mitzuteilen.

B. Oligochaeta.

In seiner Abhandlung über *Phreoryctes Menkeanus* gibt LEYDIG (1865) eine Beschreibung und Abbildungen des Darmgefäßnetzes. Die Lage in der Darmwand wird durch folgende Schichtenfolge charakterisiert: 1) Darmepithel, 2) Tunica propria mit Blutgefäßnetz, 3) Ringmuskelschicht, 4) Längsmuskelschicht, 5) Leberzellen- (= Chloragogenzellen-)schicht.

Ueber die Gefäßschicht des Darmes von *Lumbricus* sagt CLAPARÈDE (1869), daß sie unmittelbar auf das Darmepithel folgt. Er hält auch die Ansicht von LEYDIG für durchaus richtig, daß bei allen gefäßführenden Anneliden die Gefäßschicht des Darmes dieselbe Lage zwischen Epithel und Muscularis einnimmt.

Zum ersten Male entdeckte 1879 VEJDOVSKY bei den Oligochaeten einen typischen Darmblutsinus, und zwar bei den Enchyträiden.

Nach VEJDOVSKY liegt dieser Sinus zwischen den beiden Muskelschichten des Darmes. Auf das Darmepithel folgt nach ihm

„eine sehr dünne Schicht von Längsmuskeln, die an manchen Schnitten kaum zum Vorschein kommt.“

Verf. verweist dabei auf Fig. 5, Taf. XI. Aber auf dieser Figur ist von einer solchen Schicht auch nicht die Spur zu sehen! Eine dem Darmepithel anliegende Längsmuskelschicht ist überhaupt auf keiner einzigen Abbildung dargestellt. Dann fährt Verf. fort:

„In den vorderen Segmenten folgt dieser Muskelschicht der Speiseröhre — und bei manchen Arten, wo sich der Blutsinus nur auf die mittleren und hinteren Segmente beschränkt — wenigstens des Magendarmes vor den Gürtelsegmenten, direkt das äußere Epithel mit Pigmentdrüsen. In den Segmenten, vor welchen das Rückengefäß seinen Anfang nimmt, ergießt sich zwischen der Längs- und Quermuskelschicht des Magendarmes ein mächtiger Blutsinus, welcher das eigentliche Rückengefäß der hinteren Körpersegmente darstellt.“

Ich bin genötigt, auch hierzu eine Bemerkung zu machen. Auf der vorher zitierten Fig. 5, Taf. XI, Querschnitt durch den Darm aus der hinteren Körperregion von *Enchytraeus leptodera* VEJD., ist der dargestellte Schichtenaufbau von innen nach außen folgender: 1) bewimpertes Darmepithel, 2) Blutsinus, 3) Ringmuskulatur, 4) Cöllothel. Dieselbe Schichtenfolge zeigen andere Abbildungen. Fig. 6, Taf. V hingegen, auf welche ebenfalls verwiesen wird, zeigt (Segment XVIII und XIX) folgende Schichtenfolge: 1) bewimpertes Darmepithel, 2) Ringmuskulatur, 3) Blutsinus, 4) Längsmuskellage(?), 5) Cöllothel (Chloragogenzellenschicht). Diese Figur bezieht sich auf *Enchytraeus humiculator* VEJD.

Es existiert also ein Widerspruch einerseits zwischen verschiedenen Abbildungen und andererseits zwischen den Abbildungen und dem Text. So sehr es mir nun widerstrebt, Zweifel an der korrekten Darstellung eines so gewiegten Beobachters zu äußern, so bin ich in diesem Falle doch dazu genötigt, um so mehr, als VEJDOVSKY später (1884) eine andere Schichtenfolge als für alle Oligochäten gültig erklärt, und zwar eine solche, die mit der Theorie auf das beste stimmt.

VEJDOVSKY beschreibt auch die antiperistaltischen Bewegungen der Darm- (und zugleich Blutsinus-) muskulatur im Bereiche des Blutsinus, welche Bewegungen sich vorn, wo das Rückengefäß aus dem Sinus entspringt, auf dieses fortpflanzen.

1883 stellt TIMM das Darmgefäßnetz von *Phreoryctes Menkeanus* dar. Es „bildet ein Netz von Anastomosen, in deren Einschnürungen die Längs- und über diesen (d. h. sie umschließend) die Ringmuskelfasern liegen“. Beide Lagen sind außerordentlich fein. Es liegt das Gefäßnetz „zwischen Darmepithel und Muskulatur“ und ist eigentlich nichts weiter als ein von zwei bindegewebigen Membranen begrenzter Sinus. Auch bei *Nais* findet TIMM das nämliche Darmgefäßnetz.

In seiner Monographie der Oligochäten (1884) gibt VEJ-

DOVSKY folgende Uebersicht über die Lage des Darmsinus oder des diesem homologen Gefäßnetzes in der Magendarmwand. Es

„wiederholt sich bei allen Oligochäten eine und dieselbe Schichtenfolge, nämlich 1) das innere Wimperepithel, 2) die Gefäßschicht, 3) die Quer- und Längsmuskelschicht und 4) das zu Chloragogendrüsen modifizierte Peritonealepithel.“

Speziell über die Gefäßschicht sagt VEJDOVSKY, nachdem er konstatiert hat, daß schon LEYDIG und CLAPARÈDE sie in der oben angegebenen Lage aufgefunden, folgendes:

„In den meisten Fällen sind es zierlich und für manche Familien sehr charakteristisch verteilte Darmgefäße, die sich zu wiederholten Malen verästeln können und dadurch ein Darmgefäßnetz hervorrufen. Nur bei den Enchyträiden und einigen Naidomorphen löst sich das Rückengefäß in den Darmwandungen zu einem Blutsinus auf.“

In seiner Dissertation (1886) bestätigt MICHAELSEN die VEJDOVSKYSche Entdeckung des Darmblutsinus bei den Enchyträiden. Dieser entsteht durch ein Auseinanderweichen des Darmepithels und der Darmmuskelschichten und wird, wie es scheint, von einem zarten, wasserhellen Häutchen ausgekleidet. Er besteht aus vielen, hart nebeneinander verlaufenden Kanälen, die jedoch alle miteinander in Kommunikation stehen. Die Schichtenfolge ist von innen nach außen: 1) bewimpertes Darmepithel, 2) Blutsinus, 3) Ringmuskellage, 4) Längsmuskellage, 5) Chloragogen-Cölothel. Die Abbildung Fig. 6, Taf. II, ist sehr instruktiv. Verf. macht auf die starke Faltenbildung des Darmepithels in einem gewissen Bereiche des Blutsinus aufmerksam, der sich überall bis in den Grund der Einfaltungen fortsetzt; er bespricht ein besonderes, im Darmepithel gelagertes und mit dem Darmlumen kommunizierendes Chylusgefäßsystem und resumiert die funktionelle Bedeutung des ganzen Darmabschnittes in folgender Weise:

„Die wellenförmig von hinten nach vorne fortschreitenden Kontraktionen treiben die aus den Nahrungstoffen bereitete Nährflüssigkeit aus den hinteren Darmpartien nach vorne, während die festen, unverdaulichen Stoffe durch die Flimmerbewegung der Darmepithelwimpern nach hinten geschoben und schließlich durch den After aus dem Darm entfernt werden. Die Nährflüssigkeit tritt dann in die Chylusgefäße ein und diffundiert von ihnen in die Darmblutsinuskänäle über.“

In einer besonderen Abhandlung über Chylusgefäßsysteme bei Enchyträiden beschreibt MICHAELSEN (1886) die Lage des

Darmblutsinus, der übrigens nach ihm eher ein dichtes Netz von Blutkanälen mit zartem, strukturlosem Häutchen als Wand ist.

„Untersucht man an Quer- und Längsschnitten den Magendarm eines Enchyträiden, so findet man konstant folgende Schichtenfolge: zu innerst ein Flimmerepithel, von dort nach außen zu Ringmuskelschicht, Längsmuskelschicht und Peritoneum mit Chloragogenzellen. Zwischen Epithel und Ringmuskelschicht erkennt man dann noch einen Blutsinus (ebenso wie bei den Chlorämiden, Serpuliden, Ammocariden und anderen Anneliden).“

In vollständiger Uebereinstimmung mit LEYDIG, CLAPARÈDE und VEJDovsky steht die Beschreibung, die VOGT und YUNG (1888) vom Darmgefäßnetz des Regenwurmes (*Lumbricus agricola* HOFFM.) geben: *L'épithélium intestinal est recouvert*

„extérieurement par la couche vasculaire (Gefäßschicht de LEYDIG), constituée par de nombreux vaisseaux annulaires qui courent serrés les uns contre les autres dans une direction exactement parallèle, et sont réunis entre eux par des ramuscules plus fins. En dehors de cette couche se trouve celle des muscles circulaires, dont l'épaisseur varie selon les points que l'on examine et à laquelle fait suite la couche toujours plus mince des muscles longitudinaux.“

In der beigegebenen, sehr deutlichen Abbildung sieht man die Darmgefäße als Rinnen in der Ringmuskelschicht, deren Lichtung nach innen direkt von der basalen Grenzlinie des Darmepithels begrenzt ist.

1888 findet W. VOGT einen typischen Darmsinus zwischen Muskelschicht und Epithel des ganzen Darmes von *Branchiobdella varians*. „In der dorsalen sowie in der ventralen Mittellinie des Darmes erweitert sich dieser im übrigen enge Sinus zu einem deutlichen Gefäßstamm.“ Der ventrale verliert sich vorn allmählich, der dorsale aber durchbricht am Hinterende des 4. Segmentes die Muskelschicht und die Chloragogenzellenlage, um nun als pulsierendes Gefäß bis zum Anfang des 2. Segmentes frei über dem Darm nach vorn zu verlaufen.

Die Schichtenfolge in der Darmwand ist folgende: 1) wimperndes Darmepithel; 2) kernhaltige Basalmembran, zugleich innere Wand des Blutsinus; 3) Blutsinus, nicht „zierliches Darmgefäßnetz“ (gegen VEJDovsky); 4) äußere Membran = der inneren, mit ihr durch einzelne spärlich verteilte Bindegewebsfasern verbunden; 5) Ring- und Längsmuskeln (es

wird nicht angegeben, in welcher Reihenfolge); 6) peritoneale Chloragogenzellenschicht.

Im Jahre 1893 beschäftigte sich RICHARD HESSE in seinen nach manchen Richtungen sehr wertvollen „Beiträgen zur Kenntnis des Baues der Enchyträiden“ auch mit dem Darmblutsinus und der Darmmuskulatur. Er sagt von dem ersteren:

„Derselbe ist in einzelne längs verlaufende Kanäle abgeteilt, die miteinander kommunizieren. MICHAELSEN sagt, daß der Blutsinus durch ein Auseinanderweichen der Epithelschicht und der Muskelschicht des Darmes entstehe. Doch fand ich, daß es Zellen sind, welche die Trennung in Kanäle bewirken und den Sinus auskleiden.“

Diese Beobachtung hat HESSE zuerst an *Stylaria lacustris* gemacht, wo er feststellen konnte, daß die Kerne (der wirklichen oder vermeintlichen Wand- oder Endothelzellen),

„welche mit Boraxkarmin sich dunkelrot färben, sich durch diese intensive Färbung, sowie durch ihre Kleinheit von den Kernen des Darmepithels unterscheiden.“

Bei *Friedericia Ratzelii* (Enchyträide) sah HESSE Aehnliches. Ich muß gestehen, daß ich mich bei sorgfältiger Betrachtung der Abbildungen mit dem besten Willen nicht davon habe überzeugen können, daß die fraglichen Kerne, resp. die dazugehörigen Zellen einem Endothel der Darmsinuskanäle angehören. Auf Fig. 32, Längsschnitt durch ein Darmblutgefäß von *Friedericia*, sieht man allerdings von innen nach außen: 1) bewimpertes Darmepithel, 2) Gefäßendothel, 3) Darmsinuskapillaren, 4) Darmlängsmuskulatur, 5) Chloragogen-Cölothel. Allein ich muß die Frage aufwerfen: ist es wahrscheinlich, daß die Kanäle des Blutsinus wirklich nur auf der dem Darmepithel zugekehrten Seite mit einem Endothel ausgekleidet sind oder handelt es sich hier vielleicht um die vielfach beschriebene Schicht von Ersatzzellen des Darmepithels?

Von der sehr schwach ausgebildeten Darmmuskulatur hat HESSE nur die locker zu einer einzigen Lage angeordneten Längsmuskelfasern gesehen. Die Figuren zeigen dieselben auf das deutlichste auf der Außenseite des Darmblutsinus, resp. des ihn repräsentierenden Kapillarenetzes.

Im selben Jahre fand W. B. BENHAM einen typischen Blutsinus bei mehreren höheren Oligochäten. Er bemerkt zunächst, daß auf Abbildungen von VEJDOVSKY und BEDDARD bei *Allolobophora cyanea*, *Dendrobaena rubida*, *Criodrilus*, *Libyodrilus* ein Blutsinus dargestellt ist, während im

Text nur von einem Blutgefäßnetz die Rede sei. Dann teilt er mit, daß er selbst den Darmsinus bei *Sparganophilus*, *Criodrilus* und *Allurus* habe nachweisen können. In Fig. 18, Taf. XX, gibt BENHAM eine detaillierte Abbildung eines Schnittstückes durch die Darmwand von *Sparganophilus*, wo die Schichtenfolge deutlich zu erkennen ist; von innen nach außen: 1) Darmepithel, 2) Darmblutsinus, 3) Ringmuskellage, 4) Längsmuskellage. Das Peritonealepithel ist nicht dargestellt.

Theoretisch von großem Interesse ist die Zusammenstellung über das periphere (Kapillar-)Gefäßsystem der Oligochäten, die sich in BEDDARDS Monographie (1895) findet. BEDDARD unterscheidet das Körper- und das Darmkapillarsystem und begründet diese scheinbar künstliche Unterscheidung damit, daß bei den niedersten Oligochäten, den *Aphaneura*, *Enchytraeidae* und *Naidomorpha* überhaupt nur das Darmgefäßnetz vorkommt. Die folgende Darstellung scheint mir sehr stark durch die vorgefaßte Meinung beeinflusst, daß ein Blutsinus in Wirklichkeit nicht existiere, daß vielmehr wohl überall ein Darmgefäßnetz vorhanden sei.

Die Unparteilichkeit erfordert, daß ich die Hauptsätze zitiere: In the *Aphaneura* and the *Enchytraeidae*

„the dorsal vessel loses itself in this plexus; it seems a little doubtful whether in the adults of any of these worms there really exists, as has been described, a blood-holding space surrounding the gut; when the capillaries are gorged with blood, there would naturally be a tendency to the obliteration of the boundaries of meshes of the network which would of course produce the impression of a continuous sinus.“

Sodann bezweifelt BEDDARD auch, man weiß nicht weshalb, die Richtigkeit der verschiedenen Angaben von MICHAELSEN und VEJDOVSKY über den Darmblutsinus der *Enchyträiden*. Wie sich nun auch die niedersten Oligochäten verhalten mögen, sicher sei so viel, daß bei den *Naidomorphen* und allen höheren Formen „there is not a plexus (soll wohl heißen „sinus“) but a network of capillaries in the intestinal walls“. Die Angabe von BENHAM, daß bei der Lumbricidenform *Sparganophilus* ein Sinus vorkomme, wird von BEDDARD mit den Worten bezweifelt: „I confess to being unwilling to accept this statement.“

NUSBAUM bestätigte 1895 die Existenz des Darmblutsinus der *Enchyträiden*. Gegenüber MICHAELSEN (1888), der an-

gegeben hatte, daß er eine einfache Spalte zwischen Darmepithel und Darmmuskulatur sei, konnte er die Angabe von HESSE (1894) bestätigen, „daß nämlich dieser Sinus mindestens in vielen Fällen keine einfache Spalte ist, sondern daß er ein eigenes sehr deutliches Endothel besitzt“, das er besonders deutlich bei *Friedericia Ratzelii* EISEN sah.

„Dagegen bei den kleineren Arten, z. B. bei *Friedericia oligosetosa* n. sp. und anderen, war es schwieriger, die Endothellzellenlage zu konstatieren, und in einigen Fällen war es kaum möglich, dieselbe zu sehen. Ich meine deshalb, daß bei den kleineren Enchyträiden-Arten die Endothellage im Blutsinus einer teilweisen Reduktion unterliegen kann; besonders schwierig ist es in solchen Fällen, das Vorhandensein einer äußeren (der Muskelschicht anliegenden) Endothellage zu konstatieren, während die innere, obwohl mit der Epithelschicht des Darmkanals sehr innig verbunden, leichter nachzuweisen ist.“

Es wird demnach auch von NUSBAUM bestätigt, daß der Sinus zwischen Darmepithel und Darmmuskulatur liegt. Was das Endothel betrifft, so muß ich mich eines Urteils enthalten. Abbildungen fehlen.

In seinen Beschreibungen von „Pacific Coast Oligochaeta“ gibt GUSTAV EISEN (1895, 1896) eine Anzahl großer Abbildungen von Schnitten durch die Darmwand verschiedener höherer Oligochäten, auf denen der Darmblutsinus oder das ihn vertretende Blutlakunensystem deutlich dargestellt ist. Immer liegt der Sinus zwischen Darmepithel und Muscularis. Nirgends zeigt sich eine Spur eines Endothels. Die Reihenfolge der Schichten ist im allgemeinen: 1) Darmepithel, 2) Blutsinus oder Blutlakunen, 3) Ringmuskelschicht, 4) Längsmuskelschicht, 5) Peritonealepithel. Doch finden sich auch Angaben, nach welchen die Ringmuskelschicht außerhalb der Längsmuskelschicht liegen würde. Vielleicht handelt es sich nur um ein Versehen in der Bezeichnung. Wenigstens wird in der Fig. 75, Taf. LI, die Längsmuskelschicht irrtümlich als transversale und die transversale als Längsmuskelschicht bezeichnet. Die Abbildungen betreffen folgende Formen: *Phoenicodrilus taste*, *Pontodrilus Michaelsoni*, *Kerria Mac Donaldi*, *Acanthodrilus Tamajusi*, *Benhamia nana*, *Sparganophilus Smithi*, *Aleodrilus Keyesi*.

1895/1896 bestätigt UDE das von HESSE signalisierte Vorkommen eines Endothels für *Henlea leptodera*, *Pachydrilus pagenstecheri* und andere Arten. Er

„fand nämlich auf Längsschnitten, daß das feine Häutchen, welches den Blutsinus umschließt, sowohl an derjenigen Seite, die dem Darmepithel anliegt, wie auch an jener, die an die Muskelschicht anstößt, aus Zellen mit Kernen besteht, deren Längendurchmesser im allgemeinen mit der Längsachse des Blutgefäßes zusammenfällt. Dabei erkannte er weiterhin, daß die Zellen mehr oder weniger weit in das Lumen des Blutsinus hineinragen.“

Auch auf Querschnitten hat UDE das Endothel konstatieren können.

„Es ist also unzweifelhaft, daß die Wand des gesamten Blutsinus und seiner Kanäle von einem Endothel gebildet wird.“

Leider gibt UDE keine Abbildungen.

Im Jahre 1897, zwei Jahre nach dem Erscheinen der ersten Abhandlung, bildet NUSBAUM einen Teil des dorsalen Abschnittes des Darmsinus und das anliegende Rückengefäß von *Friedericia Ratzelii* und *Mesenchytraeus setosus* ab. Die Schichtenfolge ist ganz deutlich von innen nach außen folgende: 1) bewimpertes Darmepithel, 2) Blutsinus, 3) Ringmuskellage, 4) Längsmuskellage, 5) Chloragogen-Cöllothel. Bei *Friedericia* werden vereinzelt, in großen Abständen liegende, flache Zellen und Kerne, die dem Darmepithel außen und an einer Stelle auch der Muscularis innen anliegen, als Endothelzellen aufgefaßt. Auf den Abbildungen von *Mesenchytraeus* fehlen sie.

1897 beschreibt MICHAELSEN einen sich über den Magendarm und den Oesophagus bis in das 6. Segment erstreckenden Blutsinus bei der Lumbricidenform *Tykonus peregrinus* und sagt von ihm, „er erfüllt die Zwischenräume zwischen den Muskelschichten und dem Epithel der Darmwand, sowie den weiten Raum der Typhlosolis“.

HARRINGTON sagt (1899) in seiner Arbeit über die Kalkdrüsen von Regenwürmern (Anhangsdrüsen des Darmes) von der Begrenzung der Bluträume in diesen Drüsen:

„This boundary was in no sense, however, anything more than a cell membrane and besides showing no trace whatever of any nuclear structure, it is apparently, from the very beginning, connected only with endodermal tissue.“

1899 beschreiben WILLEM und MINNE sehr eingehend die Beziehung des Blutgefäßnetzes zu den übrigen Komponenten der Darmwand des Regenwurmes. Zu innerst liegt das bewimperte Darmepithel, darauf kommt eine „membrane péritonéale“. Die Figur zeigt diese in Form einer Basalmembran.

Jetzt folgt das Blutgefäßnetz, außen wiederum, wie die Figur zeigt, von einer solchen Membran begrenzt. Ein Endothel ist auf der Abbildung nicht sichtbar, wenn nicht einzelne der Membran anliegende Zellen mit wenig, den Kern umgebenden, Protoplasma als ein solches gedeutet werden können, was ich nicht glaube, da sie mit den frei in der Blutflüssigkeit liegenden übereinstimmen und einige von ihnen dieselben körnigen Einschlüsse enthalten, wie die freien Blutzellen. Nach außen von dem sehr dichten Blutgefäßnetz liegt eine kräftige Schicht von Ringmuskelfasern; dann folgen Längsmuskelfasern und zuletzt gegen das Cölom die Chloragogenzellenschicht. Im scheinbaren Widerspruch mit dieser Schichtenfolge sitzen die Chloragogenzellen der äußeren Wand (Grenzmembran) des Darmgefäßnetzes direkt auf, was sich folgendermaßen erklären läßt: Die Ring- und Längsmuskelbündel, die sich unter rechtem Winkel kreuzen, bilden ein Netz. Durch jede Masche dieses Netzes dringt ein Bündel von Stielen gegen das Cölom birnförmig anschwellender und divergierender Chloragogenzellen in die Tiefe, um sich an der Gefäßwand zu befestigen.

DE BOCK gibt (1900) Abbildungen von Partien des Darm-sinus von *Lumbriculus* und *Rhynchelmis* nach Schnitten. Die deutliche Schichtenfolge ist: 1) Darmepithel, 2) Blut-sinus, 3) zerstreute Längsmuskelfasern in größeren Abständen, 4) Chloragogen-Cölothel. Von einem Endothel ist nirgends etwas zu sehen.

RIBAUCCOURT bildet (1900) einen Längsschnitt durch die Wand der vorderen MORRENSchen Drüse ab, wo der hier vorkommende Darmblut-sinus zwischen Drüsenepithel und Muscularis liegt.

Nach CAMILLO SCHNEIDER (1902) verlaufen bei *Eisenia* (*Lumbricus*) *rosea* die Darmgefäße in der bindegewebigen, scharf abgesetzten Grenzlamelle zwischen Muscularis (speziell innerer Ringmuskellage) und Darmepithel. Ueber die Beziehungen zwischen Darmmuscularis und Grenzlamelle einerseits und Dissepimenten andererseits sagt der Verfasser:

„Die Muskelfasern der Dissepimente verlaufen auf der vorderen und hinteren Fläche einer kräftigen Grenzlamelle, welche einerseits mit der des Darmes, andererseits mit der des parietalen Peritoneums zusammenhängt, in schräger Richtung, und zwar derart, daß die Fasern jeder Fläche die der anderen überkreuzen. Am Darm biegen sie in die entopleurale Muskulatur um . . .“

C. Hirudinea.

In dieser Abteilung hat meines Wissens zuerst OKA (1894) bei *Clepsine* einen Darmblutsinus entdeckt. Die hinterste, fünfzehnte Kammer des Rückengefäßes, die an der Stelle liegt, wo die erste Darmaussackung vorkommt,

„steht mit einer Reihe von geräumigen Blutsäcken in Zusammenhang, welche die Darmaussackungen sowie den ganzen Darm umfassen. An der Stelle, wo der Darm beginnt, erweitert sich das Dorsalgefäß plötzlich zu einem großen Raume, welcher genau dieselbe Gestalt hat wie der Darm, den es umschließt, so daß derselbe von allen Seiten von Blutflüssigkeit umspült wird.“

Unter Darm ist hier der auf den Magen mit seinen Taschen folgende Abschnitt, der selbst wieder *Diverticula* besitzt, gemeint, den OKA mit Recht für den resorbierenden hält.

„Der Blutsack liegt bei vielen Species, z. B. *Cl. complanata*, *heteroclitata*, *bioculata*, dem Bindegewebe der Leibeshaut eng an, bei anderen aber, wie *Cl. marginata* und *tesellata*, ist er von letzterem durch eine Lakune¹⁾ geschieden. Die Wand des Blutsackes ist nicht vollständig von der des Darmes getrennt, sondern sie steht mittels vieler Bindegewebsstränge oder -balken mit derselben in Verbindung, so daß die Oberfläche ein unebenes Aussehen zeigt.“ „Die Wand des Blutsackes, welcher den ganzen Darm umschließt, ist nicht kontraktile wie die der Kammer und ist bedeutend dünner.“

Genauere histologische Details gibt OKA nicht. Auf den Abbildungen liegt der Sinus dem Darmepithel dicht an; doch sind sie zu wenig detailliert, um eine sichere Interpretation zu gestatten.

Näheres über den Blutsinus der Hirudineen, der auf die *Rhynchobdelliden* beschränkt zu sein scheint, erfahren wir 1896 von LUDWIG JOHANSSON in dessen Arbeit über *Piscicola* und *Callobdella*. Auch dieser Forscher konstatiert die Verbindung des Sinus mit dem Rückengefäß.

„Mir scheint es auch einigermaßen berechtigt zu sein, die Darmlakune als wenigstens teilweise von den Ausbuchtungen des Rückengefäßes gebildet aufzufassen, wenn sie auch mehr oder weniger durch selbständig gebildete Lücken des Bindegewebes entstanden ist.“

JOHANSSON macht sodann die wichtige Mitteilung, daß die Darmlakune zwischen dem Epithel des Darmes und seiner Muskulatur liegt, welche letztere aus einer zusammenhängenden Lage von Ringmuskelzellen und aus zerstreuten Längsmuskelzellen besteht. So ist es Verf. klar, „daß man sagen

1) des Cöloms.

kann, daß die Darmlakune kräftig muskulöse Wände hat“. Verf. bezweifelt die Angabe von OKA, daß die Darmlakune bei Clepsine keine muskulösen Wände habe.

JOHANSSON beobachtete am lebenden Tier, daß der Chilusdarm sich sehr regelmäßig von hinten nach vorn zusammenzog, und er „hielt es damals für gewiß, daß dies etwas war, was ausschließlich mit der Absorption der Nahrung zu tun hatte“. Bei diesen „Zusammenziehungen des Darmes muß sich offenbar auch die Darmlakune von hinten nach vorn zusammenziehen, da ja diese Blutlakune zwischen der Muskulatur und dem Epithel des Darmes ihre Stelle hat. Dabei wird das Blut in das Rückengefäß getrieben.“

In einer zweiten, schwedisch geschriebenen Abhandlung über Ichthyobdelliden aus demselben Jahre bestätigt JOHANSSON das über den Darmblutsinus Gesagte für andere Ichthyobdelliden, namentlich Abranchus.

D. Echiuridea.

Ueber das Vorkommen eines Darmblutsinus bei Bonellia finden sich schon bei LACAZE-DUTHIERS (1858) Angaben. Zwei große Gefäße münden von hinten in einen großen, den Darm an der Grenze zwischen vorderer und mittlerer Region umgebenden Sack. Vorn entspringt aus diesem Sack ein Gefäß, das, nach vorn verlaufend, sich vom Darm löst, auf den Rücken des ersten Abschnittes des Oesophagus übergeht und exakt in der Mittellinie in den Rüssel eintritt. Obschon LACAZE bei vielfacher Oeffnung und Untersuchung des lebenden Bonelliakörpers die Kontraktionen des periintestinalen Blutsackes nicht selbst beobachten konnte, hält er ihn doch für das propulsatorische Zentrum:

„Si l'on voulait trouver l'analogie d'un cœur, la grande poche pourrait être considérée comme un ventricule, d'où partirait une aorte proboscidiennne médiane, et les deux bandelettes qui, du voisinage du système nerveux, viennent à la rencontre de l'intestin comme deux oreillettes.“

Auch nach SPENGLER (1879) kommt, wenigstens bei der jungen Bonellia, auf die sich folgende Angaben beziehen, ein Darmblutsinus vor:

„Die Gefäße der Leibeshöhle sind als Duplikaturen des dieselbe auskleidenden Peritoneums aufzufassen, und in diesem Lichte wird uns dann auch ihr eigentümliches Verhalten zum Darmperitoneum verständlich. Letzteres umschließt nämlich den Darm als ein ziemlich erweiterbares Rohr, und in den Hohlraum

dieses Rohres mündet das oben erwähnte vom Bauchgefäß zum Darm ziehende Gefäß. Nicht selten füllt sich dies Rohr dicht mit Zellen der Leibesflüssigkeit, und ich darf das Verhalten demnach in der Form darstellen, daß der Darm -- nur der Oesophagus ist davon ausgenommen -- in einem Gefäße liegt.“

Ob das zeitlebens der Fall ist, ist nach SPENGLER zweifelhaft.

In desselben Forschers Arbeit über die Organisation von *Echiurus Pallasii* (1880) finden sich keinerlei Angaben über einen Darmblutsinus oder ein entsprechendes Blutgefäßnetz. Doch macht es schon die Angabe, daß das Rückengefäß sich nicht über die Kropfregion des Darmes hinaus nach hinten erstreckt, wahrscheinlich, daß ein solcher Sinus vorhanden ist.

Im Jahre 1886 macht M. RIETSCH folgende Angaben über einen Darmblutsinus bei Echiuriden. a) *Bonellia minor*. Die beiden Muskellagen, nämlich die äußere Ringfaser- und innere Längsfaserschicht, sind am Mitteldarm in der Gegend des periintestinalen Gefäßsinus je aus einer einzigen Lage von in ziemlich großen Abständen verlaufenden Fasern zusammengesetzt.

„Le péritoine se détache plus ou moins des parois de l'intestin principal, quelquefois sur tout son pourtour, sauf dans le voisinage de l'intestin collatéral, des brides seulement le retiennent aux couches musculaires.“

Danach würde der Darmblutsinus zwischen Peritonealepithel und Muscularis des Darmes liegen, eine Angabe, zu der ich mir ein großes Fragezeichen zu setzen erlaube. Aus dem Blutsinus nimmt nach RIETSCH vorn das Rückengefäß seinen Ursprung, um nach vorn zur Rüsselbasis zu verlaufen. b) *Thalassema neptuni*:

„Le péritoine s'écarte irrégulièrement des autres couches de l'intestin auxquelles il reste attaché par des brides; cependant il entraîne souvent avec lui des fibres annulaires.“ „C'est là que débouchent le vaisseau dorsal et l'anastomose neuro-intestinale.“

Hier würde also der Sinus, wenigstens teilweise, zwischen den beiden Muskelschichten liegen.

E. Rückblick.

Werfen wir nun einen Rückblick auf die im vorstehenden Abschnitt zusammengestellten Beobachtungen über den Darmblutsinus der Anneliden, so dürfte folgendes als unzweifelhaft festgestellt bezeichnet werden können.

Bei zahlreichen Polychäten, speziell wohl bei allen Sedentaria, bei zahlreichen Oligochäten, speziell den niederen Familien, und

bei manchen Hirudineen, speziell bei den Rhynchobdelliden, die — mit Recht oder Unrecht — als ursprüngliche Formen gelten, existiert ein Blutsinus zwischen der Muscularis des resorbierenden Abschnittes des Darmes und seinem Epithel, welches letztere meistens deutlich gefaltet ist. Es ist fraglich, ob irgendwo zwischen Darmepithel und Darmblutsinus sich eine Muskelschicht einschiebt. Die meisten und zuverlässigsten Angaben lassen das Sinusblut die Basalmembran des Darmepithels direkt baden. Ein Endothel wird meist nicht beschrieben. Wo das Vorhandensein eines solchen angegeben wird, lassen die betreffenden Angaben erneute Untersuchungen dringend wünschenswert erscheinen.

Im Darmsinus wird das Blut durch antiperistaltische Kontraktionen der ihn umgebenden Darmmuskelschicht von hinten nach vorn getrieben.

2. Die histologische Struktur der Gefäßwandungen, besonders der Hauptgefäße. Beziehungen der Hauptstämme zum Darmblutsinus und zu den Mesenterien.

(These 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 20, 21, 24, 25, 26, 27, 28, 30, 31, 32; p. 194—199; Taf. II.)

A. Polychaeta.

Ich beginne mit CLAPARÈDE, der sich 1873 in einem Résumé über die Gefäßstruktur der sedentären Polychäten sehr bestimmt folgendermaßen ausdrückte:

„Comme je l'ai montré souvent ailleurs, tous les vaisseaux contractiles, même les plus petits, ont des muscles différenciés, au moins en tant que cellules fusiformes, dans leur paroi. Dans les plus gros vaisseaux, cette couche prend parfois une assez grande importance. Ainsi dans le vaisseau ventral du *Spirographis*, elle est formée par des fibres aplaties en bandelettes. Dans les plus gros vaisseaux on trouve chez les grandes Annélides la paroi interne du tube tapissée d'un épithélium continu; ainsi dans le vaisseau ventral du *Spirographis*, où les cellules, de forme conique, portent leur nucléus à l'extrémité la plus voisine de la cavité du vaisseau. Les plus petits vaisseaux ont une paroi propre, dans laquelle sont semés de petits nucléus très espacés. Tel est au moins le cas dans les nombreuses espèces que j'ai étudiées à ce point de vue.“

Auch die Abbildung, Querschnitt durch das Bauchgefäß von *Spirographis*, Taf. IV, Fig. 6, läßt an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig. Da sieht man das schönste Cylinderepithel das

Lumen des Gefäßes auskleiden, mit den Kernen an der dem Lumen zugekehrten Seite. Wenn die Sache sich so verhält, so liegt ein Fall vor, mit dem sich meine These 16 vorderhand nicht vereinigen läßt. Ich habe, offen gestanden, an der Richtigkeit der CLAPARÈDESchen Beobachtung gezweifelt, indem ich, ganz wie BERGH, nicht an das wirkliche Vorkommen eines Würfelepthels glaubte. Ich bat nun Herrn Dr. HESCHELER, die Sache nachzuprüfen. Die Untersuchung ergab die Richtigkeit des CLAPARÈDESchen Befundes, insofern wirklich ein Endothel, freilich kein cylindrisches, sondern ein flaches, vorhanden ist. Herr Dr. HESCHELER stellt mir folgenden kurzen Bericht über die Resultate seiner bisherigen Untersuchungen gütigst zur Verfügung:

„Ed. CLAPARÈDE gibt in den ‚Recherches sur la structure des Annélides sédentaires‘, 1873, auf Pl. IV, Fig. 6 einen Querschnitt durch das Bauchgefäß von *Spirographis Spallanzanii*. Aus dieser Abbildung wie aus der dazu gehörenden Beschreibung geht unzweifelhaft hervor, daß das Lumen des Gefäßes mit einem Endothel ausgekleidet ist, das sich aus ziemlich hohen Cylinderzellen zusammensetzt, deren Kern in dem dem Lumen des Gefäßes zugekehrten Ende liegt. Außerhalb von diesem Endothel folgt eine Ringmuskelschicht und außerhalb dieser schließlich die peritoneale Umhüllung, deren Zellen an mehreren Stellen des Querschnittes durch Gruppen von Chloragogenzellen ersetzt werden, die ebenso vielen chloragogenführenden Längssträngen der äußeren Hülle des Bauchgefäßes entsprechen.

Auf Veranlassung von Herrn Professor LANG untersuchte ich das ventrale Gefäß von *Spirographis* auf Quer- und Längsschnitten. Dabei wurde hauptsächlich VAN GIESONSche und Eisenhämatoxylinfärbung angewendet. Resultat: Die CLAPARÈDESche Abbildung und Beschreibung ist durchaus richtig bis auf das erwähnte innere Endothel des Gefäßes, und doch kommt tatsächlich eine solche Auskleidung des Gefäßlumens mit einer Zellschicht vor, deren Kerne dicht gedrängt nebeneinander liegen, wie das die besprochene Figur wiedergibt; aber diese Zellschicht besteht nicht aus cylindrischen, sondern aus flachgedrückten Plattenzellen, und die Körper der von CLAPARÈDE beschriebenen und mit *ep* bezeichneten Cylinderzellen gehören einer besonderen Schicht an, die sich zwischen Endothel und Ringmuskelschicht einschiebt.

Diese Schicht zeigt in ihren Reaktionen gegenüber den Farbstoffen ganz das Verhalten bindegewebiger Substanzen, das der Basalmembranen oder der Intima im Bauchgefäße der Regenwürmer.

Die Zusammensetzung dieser Schicht ist sehr überraschender Art; wir haben es nicht mit einer zusammenhängenden Membran zu tun, sondern diese Schicht löst sich auf in eine große Anzahl dicht nebeneinander stehender Längsfasern; Längs- und Querschnitte lassen darüber keinen Zweifel. Nun klärt sich aber auch der Irrtum der CLAPARÈDESchen Beschreibung einfach auf. Die mit *ep* bezeichneten ‚Körper der Cylinderzellen‘ sind nichts anderes als die Querschnitte durch diese dicht nebeneinander gestellten Längsfasern, ein Irrtum, der unter Berücksichtigung der CLAPARÈDE zur Verfügung stehenden Färbetechnik sehr begreiflich, heute aber ebenso leicht zu lösen ist. Diese bindegewebige Faserschicht entspricht nach ihrer Lage der Intima anderer Annelidengefäße. Dazu kommt also bei Spirographis als innerste Lage noch diese endothelartige Zellschicht. Ob es sich hier um richtiges Endothel, ob um ein Pseudoendothel handelt, welcher Herkunft dasselbe ist, sowie weiteres über die eigentümliche Intima sollen ausgedehntere Untersuchungen aufzuklären versuchen.“

HATSCHEK konstatierte 1881, daß das Rückengefäß von Protodrilus nur eine Fortsetzung des Darmblut-sinus ist.

SPENGLER gibt 1881/1882 Abbildungen der Gefäßwände von Oligognathus Bonelliae, einer schmarotzenden Eunicée. Fig. 20 stellt ein Stück der Wandung des dorsalen Hauptgefäßes, offenbar auf einem schiefen Längsschnitt, dar.

„Im vorderen Teil liegt die Intima mit den länglichen Kernen frei; hinten ist sie von der Muscularis bedeckt“,

zu äußerst folgt das Peritoneum. Die die Muscularis bildenden, feinen, zirkulären Fibrillen werden so dargestellt, als ob sie in der dem Gefäßlumen zugekehrten Basis der Peritonealzellen verlaufen, die ein schönes Würfelepithel darstellen. Was es mit der „Intima“ und ihren Kernen für eine Bewandnis hat, muß ich dahingestellt sein lassen. Die übrigen Gefäße entbehren der Muskulatur, und ihre Wand wird einschichtig dargestellt. Die Bilder zeigen eine scharfe innere Kontur (strukturlose Intima) und ihr außen ansitzende, vorspringende Zellen (Peritonealzellen).

Nach RIETSCHE (1882) zeigt auch bei Sternaspis das Rückengefäß ganz enge Beziehungen zum Darmblut-sinus, resp. Darmgefäßnetz.

„Le vaisseau dorsal accompagne l'estomac dans toute sa longueur et est soudé avec lui; ce vaisseau communique partout avec le riche réseau de sinus capillaires, qui enlace toute cette

portion de l'intestin et qui se déverse d'autre part dans un sinus longitudinal plus large, placé contre la gouttière vibratile, avec laquelle ce sinus se prolonge jusqu'au rectum.“

Die Abbildung eines Querschnittes durch den Darm (Taf. XXI, Fig. 25) zeigt uns das Rückengefäß lediglich als eine Stelle, an der sich das Peritonealepithel U-förmig vom Darmepithel abgehoben hat. Am Vorderende des Magens verläßt ihn das Rückengefäß, um frei in der Leibeshöhle zu verlaufen. Ueberraschend sind folgende Angaben über das Nichtbestehen der Kontraktilität des Rückengefäßes.

„J'ai ouvert un grand nombre de Sternaspis vivants, et je n'ai jamais réussi à apercevoir un battement du vaisseau dorsal. Comment se contracterait-il du reste, quand ses parois ne consistent qu'en une membrane péritonéale et sont dépourvues de tout élément musculaire?“

Das Hämocöl von Sternaspis bedarf dringend einer neuen, genauen, histologischen Untersuchung, die sich auch auf den eigentümlichen Bau der Kiemengefäße zu erstrecken hat, die von dicht anliegenden hohlen Achsen (Zellsäulen) gestützt werden, wobei Blutgefäß und anliegende Stütze von einer gemeinsamen, wahrscheinlich peritonealen Scheide umhüllt werden.

1882 schildert ED. MEYER die Beziehungen des Rückengefäßes von *Polyophthalmus pictus* CLAP. zum Darmgefäßnetz. Das letztere bildet vorn am Mitteldarm einen Blut sinus. Aus diesem entspringt im 7. Rumpfsegment das Rückengefäß, das in seinem erweiterten, im genannten Segment gelegenen Anfangsteil als Herz bezeichnet wird. Der große, vordere Darm sinus, welcher das ganze, aus den Kapillaren zusammenströmende Blut aufnimmt, kann nach MEYER gewissermaßen als Vorkammer betrachtet werden, aus welcher das Blut durch Kontraktion der muskulösen Wandungen in den Hohlraum des Herzens befördert wird.

„Die Herzwand besteht aus einer direkten Fortsetzung der äußeren, membranösen, mit flachen Kernen versehenen Darmhülle, welcher sich eine reichliche Menge in den verschiedensten Richtungen sich kreuzender Muskelfasern anschließt, außerdem liegen dieser Membran nach innen spindelförmige, in Fasern auslaufende Zellen an.“

Dieselbe Struktur zeigen auch die beiden kontraktilen Gefäßschlingen und der kontraktile Teil des Rückengefäßes. Die übrigen Gefäße haben bloß einfache, membranartige, mit flachen Kernen

versehene Wandungen. Dem Bauchgefäß hingegen sitzt von beiden Seiten her ein dichter Belag von drüsigen Zellen mit bräunlich-gelben Pigmenttröpfchen auf. Die Abbildung zeigt diese Zellen, die offenbar eine Art Chloragogenzellen darstellen, der kernlosen Intima aufsitzend. Ein Endothel wird nirgends erwähnt und nirgends abgebildet.

Folgendes ist nach STEEN (1883) die Struktur der Gefäßwände von *Terebellides Stroemii*. Es sind zwei Schichten vorhanden, eine innere, das Lumen des Gefäßes auskleidende, homogene Membran und eine äußere, fein granulierte mit spärlichen Kernen. Am Herzen kommt zu diesen beiden Schichten noch eine mittlere Schicht von zirkulären Muskelfasern hinzu, so daß die LEYDIGSche Schichtenfolge besteht, von innen nach außen: Intima, Muscularis, Adventitia.

HORST (1885) stellte fest, daß das Rückengefäß bei den Chlorämiden (ähnlich wie bei den Enchyträiden nach VEJDOVSKY) nur in den vorderen Segmenten frei verläuft, während es weiter hinten in den Darmblutsinus mündet. Bei HORST findet sich ferner die wichtige Angabe, daß die Muskelwand des Rückengefäßes „einfach eine Fortsetzung der Muskelwand des Magens ist“.

Sehr wichtig für die Auffassung der Entstehung der Hauptgefäßstämme sind die 1885 und 1887 veröffentlichten Arbeiten von WIRÉN, in denen dieser Forscher für eine Reihe von Polychätenfamilien (s. p. 205) den Nachweis zu führen sucht, daß die Rücken-, Bauch-, Intestinal- und Lateralgefäße nur mehr oder weniger vollständig gesonderte und abgeschnürte Rinnen oder Ausbuchtungen des Darm sinus sind. Die folgende Zusammenfassung wird durch ebenso einfache wie instruktive Schemata illustriert:

„Bei den oben beschriebenen Formen und bei den *Terebelliden* kommen in Zusammenhang mit der Darmlakune unvollständig geschlossene Gefäße vor, welche bei verschiedenen Arten zu sehr verschiedenen Stufen der Selbständigkeit gelangt sind. Zuweilen sind sie nur tiefere Rinnen, welche mit der Lakune in sehr offener Verbindung stehen,; Beispiel: das ‚Subintestinal- und die ‚Seitengefäße‘ der *Arenicola*. In anderen Fällen sind sie dagegen mehr eingeschnürt, stehen jedoch auch hier ihrer ganzen Länge nach mit der Lakune in Verbindung; Beispiel: das ‚Rückengefäß‘ der *Arenicola*. Schließlich können sie auch an gewissen Stellen ganz abgeschnürt und von der Lakune vollständig getrennt sein, an anderen Stellen sich in

diese öffnen. Das ‚Rückengefaß‘ der Eumenia und die ‚Subintestinalgefäße‘ der Terebella debilis sind so gebildet. Wenn nun ein solches Gefäß von dem Darne räumlich getrennt würde und seine Verbindungsstellen mit der Lakune, statt einfache Oeffnungen zu sein, durch das Zuwachsen des Peritoneums zu längeren Kanälchen würden, so würde aus der anfangs unvollständig von der Lakune gesonderten Rinne ein freies und vollständiges, mit jener durch längere oder kürzere Anastomosen in Verbindung stehendes Gefäß entwickelt sein. Auf solche Weise scheint mir das Vorkommen eines freien Rückengefäßes bei Trophonia zu erklären zu sein, denn die Tatsache, daß das fragliche Gefäß in das Herz mündet und durch zahlreiche kleinere Gefäße mit der Lakune in Verbindung steht, beweist, daß es mit dem unvollständigen Rückengefäße der übrigen näher gekannten sedentären Anneliden homolog ist.“

Ueber die Struktur der Gefäßwand finde ich bei WIRÉN keine genaueren Angaben.

JOURDAN beschreibt (1887) sehr sorgfältig die Struktur der Gefäßwand von Siphonostoma diplochaetos, die er mit verschiedenen Methoden untersucht hat. Der Beschreibung scheinen die größeren Gefäße, die an den Geschlechtsdrüsen verlaufen, zu Grunde zu liegen. Die Gefäßwand wird innen ausgekleidet von einer äußerst dünnen, durchsichtigen, vollkommen strukturlosen Membran. Dieser Membran liegt außen ein ziemlich niedriges Epithel an. Durch Versilberung stellte JOURDAN die Grenzen dieser Epithelzellen dar. Sie weisen die charakteristischen Ein- und Ausbuchtungen auf, die BERGH später so genau beschrieben hat. Der Innenfläche der strukturlosen Membran liegen seltene Kerne an.

„Il est impossible d'admettre un revêtement endothélial continu; on peut même supposer que ces éléments nucléaires, au lieu d'appartenir à une couche cellulaire, ne sont autre chose que les noyaux des éléments figurés du sang.“

Die Wand der Gefäße wäre also sehr einfach: eine strukturlose Intima (Basalmembran), welcher ein flaches Epithel (Peritonealepithel) außen aufliegt. Die Gefäße, welche in der Tiefe der Organe verlaufen, haben nach JOURDAN überhaupt keine eigene Wand. Die Blutflüssigkeit ist gefärbt, sie enthält farblose Amöbocyten, aber keine gefärbten Blutkörperchen.

Im selben Jahre gelangte JOURDAN bezüglich der Struktur der Gefäße von Eunice zu folgenden Resultaten:

„Leurs parois sont constituées par une membrane très délicate montrant de nombreux noyaux qui m'ont toujours paru situés sur

la face externe de la membrane.“ Und weiter: „En effet, d'après ce que j'ai observé chez le Siphonostome et aussi en tenant compte de ce que j'ai vu sur les Euniciens, on peut admettre que l'appareil vasculaire des Annélides chétopodes est dépourvu d'un revêtement endothélial. Mais cette opinion indiquerait un état tellement différent de ce qui existe non seulement chez les Vertébrés, mais chez la plupart des autres animaux invertébrés, qu'elle est à vérifier.“

Dieser Satz ist so recht charakteristisch. Man bekommt, wenn man die Literatur studiert, den Eindruck, daß viele Autoren sich fast genieren zu gestehen, daß sie in den Gefäßen kein Endothel gefunden, als ob das ihre Untersuchungs- und Beobachtungsgabe in ein ungünstiges Licht setzen würde.

In den Studien über den Körperbau der Anneliden von ED. MEYER (1887/1888) ist für unsere Frage vieles aus der Beschreibung des Gefäßsystems von *Chaetozone setosa* (ein Cirratulid) von großem Interesse.

Das aktive Zentralorgan des ganzen Kreislaufes besteht bei *Chaetozone*, wie bei allen übrigen Cirratuliden, aus

„dem weiten kontraktilen Darmsinus hinten und dem mächtigen, stark pulsierenden Rückengefäß vorn; das letztere bildet gewissermaßen einen Conus arteriosus, während das erstere diesem gegenüber gleichsam eine venöse Vorkammer des Herzens vorstellt.“

Es nimmt also das Vas dorsale aus dem Darmsinus seinen Ursprung. Von grundlegender Bedeutung ist, was ED. MEYER über die Histologie des Gefäßsystems sagt:

„Gegen das Cölom hin ist das Lumen sämtlicher Blutbahnen durch peritoneale Wandungen, die in das allgemeine Peritoneum kontinuierlich übergehen, vollständig abgeschlossen. Außer diesen, welche bei allen einfachen Gefäßen die einzigen sind, besitzen die selbstständig pulsierenden Blutgefäße, das Vas dorsale, der Darmsinus, die kontraktilen, oberen Bogengefäße und die beiden Vasa lateralia, noch eine innere muskulöse Auskleidung, deren kernhaltige Muskelfasern in sehr verschiedenen Richtungen angeordnet sein können; zum größten Teil jedoch sind es Zirkelfasern.“

Ich glaube, es wird sich herausstellen, daß dies das klarste, kürzeste und zutreffendste Resumé ist, das man von der Struktur des Blutgefäßsystems der meisten Chétopoden geben kann.

Es folgt nun eine Charakteristik der wichtigen Beziehungen des Gefäßsystems zu den Dissepimenten und der medianen

Längsstämme zu den Mesenterien. Die Darstellung dieser letzteren Relationen beansprucht unsere volle Aufmerksamkeit:

„Die rechte und linke Hälfte der peritonealen Wandschicht des Rücken- und Bauchgefäßes, des unpaaren oberen und unteren Oesophagealgefäßes und endlich des Sinus intestinalis finden in den entsprechenden Blättern der Darmmesenterien ihre direkte Fortsetzung, und die Lichtung dieser Blutbahnen gehört dem intraseptalen Raume an.“ „Da ferner alle zuletzt genannten Gefäße sich durch eine ganze Reihe von Segmenten erstrecken, so partizipieren an der Bildung ihrer Wandungen die medianen Abschnitte der peritonealen Auskleidung sämtlicher Zonithöhlen, welche die ersteren durchlaufen. Innerhalb des Lumens liegen nun, vom Blute bespült, im Darmsinus der Mitteldarm und im Rückengefäß der sog. Herzkörper.“

Auch bei Hermellen und Serpulaceen schildert E. MEYER den Ursprung des Rückengefäßes aus dem Darmblutsinus.

In seiner *Polygordius* monographie (1887) äußert sich FRAIPONT über die Struktur der medianen Gefäßstämme von *P. neapolitanus* folgendermaßen:

„Les vaisseaux dorsal et ventral n'ont pas de paroi propre dans le tronc. Ils proviennent de l'écartement des deux feuillettes du mésentère, au contact du tube digestif. C'est l'épithélium du mésentère et du tube digestif qui les circonscrit.“

Nur im Kopfteil des Rückengefäßes und in den Schlundgefäßschlingen glaubt FRAIPONT an der Innenseite der dem Mesenterium angehörenden Wandung eine besondere „paroi différenciée“ zu erkennen, die aus sehr flachen Endothelzellen bestehen soll. Die Abbildungen sind, was die Natur dieser Wand betrifft, keineswegs entscheidend.

Nach FAUVEL soll auch BRUNOTTE (1888) — die Arbeit ist mir leider nicht zugänglich — für das Bauchgefäß von *Branchioma* „la saillie des noyaux de l'endothélium interne“ konstatiert haben, während es im Zoolog. Jahresbericht heißt: „In Uebereinstimmung mit JOURDAN wird ein Endothel in Abrede gestellt.“ Wie reimt sich das?

Im Jahre 1890 beschrieb FLORENCE BUCHANAN die Art und Weise, wie das Rückengefäß von *Hekaterobranchnus* mit dem in ihm enthaltenen Herzkörper sich aus dem Bauch-

sinus in dessen vorderer Region allmählich ausbuchtet und abschnürt, um selbständig zu werden. Nachher entfernt es sich vom Darm, gelangt in die Nähe der dorsalen Körperwand und wird kontraktile.

„It is here surrounded by a well developed circular muscular layer, to which its contractile power is due.“

Man sieht auf der Abbildung eines Querschnittes von außen nach innen folgende Schichtenfolge: 1) Cölothel, 2) Muscularis, 3) Blut und, der ventralen Wand anliegend, den Herzkörper.

„The walls of all the other vessels and of the sinus appear to consist only of coelomic epithelium.“

Ein wertvolles histologisches Detail teilte 1891 GUSTAV RETZIUS über die Muskulatur der Gefäßwand von Polychäten (Nephthys) mit, das er durch die Methylenblaufärbung ermittelt hatte:

„Gewöhnlich sieht man an der einen Seite des Gefäßes (es handelt sich um die den Bauchstrang begleitenden Gefäße und ihre Seitenäste) einen länglichen dickeren Wulst, welcher quer über das Gefäß rippenartige Zweige abgibt, die die Gefäßwand fingerartig umfassen, indem sie sich dabei teilen und allmählich verschmälern.“

Daß man es hier mit den Muskelfasern der kontraktilen Gefäßwand zu tun hat, welche das Gefäß umspinnen, liegt nach RETZIUS auf der Hand. Den Zellkörper selbst trifft man hin und wieder „als einen freien Vorsprung von der Gefäßwand hervorragend“ an.

Wenn es sich wirklich um Muskelzellen handelt, so ist theoretisch das Faktum wichtig, daß die Bildungszelle der Fasern von der Lichtung des Gefäßes abgewendet liegt.

Bei *Ophelia* finden sich nach SCHÄPPI (1894) insofern eigentümliche Verhältnisse, als im abdominalen Körperabschnitt neben dem Bauchgefäß ein dem Rückengefäß homologer Darmsinus und im thorakalen Körperabschnitt neben dem inzwischen aus dem Blutsinus hervorgegangenen Rückengefäß ein dem Bauchgefäß homologer Darmsinus existiert. Zu dieser Auffassung gelangt SCHÄPPI offenbar deshalb, weil im abdominalen Körperabschnitt das Rückengefäß, im thorakalen aber ein gesondertes Bauchgefäß fehlt. Ich zweifle nicht daran, daß SCHÄPPI einverstanden sein wird, wenn ich die Sache so darstelle, daß bei *Ophelia* ein das Darmepithelrohr umgebender, geräumiger Blutsinus vorhanden ist, von dem sich in der Abdominalregion ein Bauchgefäß, in der Thorakalregion ein Rückengefäß abgetrennt hat.

Auch nach SCHÄPPI strömt das Blut im Darmsinus von hinten nach vorn.

Auf den Abbildungen von Schnitten durch Blutgefäße sieht man wohl Blutzellen in der Lichtung und an der Wand der Gefäße, nirgends aber ein zusammenhängendes Endothel.

MONTICELLI hat (1896) zu der exakten Beschreibung, welche ED. MEYER von der Struktur der Herzwand von *Polyophthalmus* gegeben hat, nichts weiter hinzuzufügen, als daß es ihm scheint:

„che le fibre muscolari, che formano la tunica esterna a quella epiteliale propria del cuore a nuclei appiattiti e numerosi, non decorrano irregolarmente in diversi sensi, ma sieno principalmente disposte longitudinalmente e circolarmente, essendovene anche di quelle oblique incrociandosi reciprocamente“.

Nach GRAVIER (1896) besteht die Wandung des Rücken- und des Bauchgefäßes bei den *Phyllodociden* aus

„cellules très allongées analogues à des fibres musculaires, dont elles ont même toute l'apparence, avec des noyaux aplatis de distance en distance.“

PIERRE FAUVEL macht im Jahre 1897 beiläufig auch Angaben über die Gefäßstruktur der *Ampharetiden*. Wie das Herz nur eine Differenzierung des vorderen Teiles des Blutsinus ist, so zeigt auch seine Wand die gleiche Struktur wie der letztere, nämlich außen Cöllothel und innen eine Muskelschicht. Nur sind die beiden sich schief kreuzenden Schichten von (longitudinalen und transversalen) Muskelfasern etwas stärker entwickelt und die Cölothelschicht dicker. Die Wand aller anderen Gefäße besteht nach FAUVEL ausschließlich aus einer Endothelmembran, deren Kerne auf Schnitten leicht sichtbar seien. Die Abbildungen stimmen hiermit überein; da aber von der Umgebung der abgebildeten Gefäßdurchschnitte nichts gesagt und nichts dargestellt ist, so weiß ich nicht, ob das „Endothel“ Cölomepithel ist oder nicht. Ich vermute das erstere. Die Vermutung wird bei mir zur Gewißheit, wenn ich weiter lese, daß der Verf. auf RIETSCH (*Sternaspis*), JOURDAN und MEYER verweist und daß er an einer anderen Stelle sagt, daß auf Schnitten die Kerne auf der Gefäßhaut nach außen vorspringen, daß aber eine innere strukturlose homogene Membran fehlt. Anstatt aber die einzige Zelllage, welche das Gefäß auskleidet, für Cöllothel zu halten, bezeichnet sie der Verf. als ein Endothel. Die Konfusion wird nachher noch

größer, wo sich FAUVEL auf WIRÉN bezieht, welcher gezeigt habe, daß die Gefäße nur sich abschnürende Rinnen der Peritonealwand des Darmblutsinus seien, so daß also ihre Wandungen

„sont constituées par ce même péritoine ou endothélium“. Ganz richtig! Aber wie kann man sagen: „C'est l'endothélium interne qui constitue à lui seul la paroi, les couches musculaires externes faisant défaut?“

Etwas abweichend sei die Struktur des Bauchgefäßes. Die Endothelzellen seien hier „allongées, fusiformes“ (in der Längsrichtung des Gefäßes), vielleicht muskulös und die Kerne springen nach innen vor.

„Le vaisseau serait donc composé de deux couches endothéliales, l'une externe dont les cellules seraient contractiles et l'autre interne à structure ordinaire.“

PICTON gibt (1898/1899) an, daß der Herzkörper der Cirratuliden von einer endothelialen Hülle ausgekleidet sei, das wäre also mit Bezug auf das Herz, in dessen Lichtung der Herzkörper von der Wand vorragt, ein inneres Endothel. Die einzige Abbildung, welche die betreffenden Kerne zeigt, Fig. 5, Taf. XX, ist aber nichts weniger als überzeugend. Am Herzkörper der Chlorämiden hat PICTON kein deutliches Endothel gesehen, doch möchte er seine Existenz nicht leugnen. Wenn es vorkomme, müsse es aber sehr dünn sein. „One or two nuclei on the surface of the organ seem to suggest its presence.“

In ihrer Arbeit über die Anatomie und Klassifikation der Arenicoliden (1900) besprechen GAMBLE und ASHWORTH auch die Struktur der Herzwand und des eingeschlossenen Herzkörpers. Die Schichtenfolge wird für die Herzwand (am Herzkörper ist sie selbstverständlich umgekehrt) folgendermaßen beschrieben:

„an endothelium internally, a muscle layer, and a peritoneal covering, the cells of which often contain chloragogenous granules.“

Während in den Figg. 38 u. 39 nur die Muskel- und Cölothelschicht dargestellt sind, weil

„the endothelium cannot be shown on this scale of magnification“,

sieht man ein solches Endothel an den Figg. 41—43 stellenweise angedeutet. Besonders die Fig. 41, wo die das Endothel darstellende Linie mit den in großen Abständen liegenden Kernen vom Herzkörper abgehoben dargestellt wird, bestärkt mich in der

Vermutung, daß es sich hier in der Wirklichkeit um wandständige Kerne von Blutzellen handelt.

Die wichtigsten modernen Untersuchungen über die feinere Gefäßstruktur der Polychäten verdanken wir BERGH (1900). Seine Angaben beziehen sich auf *Lanice*, *Eunice* und *Arenicola*.

Das große Darmgefäß von *Lanice* zeigt folgenden Bau. Die äußerste Schicht ist ein ziemlich plattes Peritonealepithel. Innerhalb dieser liegt nun „ein Bindegewebe mit Zellen, welche Ausläufer, oft verzweigte, besitzen und in welches zahlreiche zirkuläre Muskelfasern eingelagert sind.“ Die Muskelfasern bilden nicht eine kontinuierliche Schicht, sondern verlaufen einzeln oder zu Gruppen vereinigt, durch Zwischenräume getrennt. Sie können verzweigt sein:

„Sie sind bandförmig abgeplattet und haben den Kern mit einer Anhäufung von körnigem Protoplasma seitlich gelegen“. Zu innerst „liegt dann endlich die ansehnliche LEYDIGSche Intima, dieselbe homogene Membran, die wir überall als innerste Wand der Gefäße antrafen. Ein inneres Epithel ist nicht vorhanden.

Das Bauchgefäß von *Lanice* hat ähnlichen Bau; nur fehlen die Muskelfasern. Die Bindegewebszellen sind hier in der Längsrichtung der Gefäße langgestreckt.

Die Herzen von *Eunice gigantea* zeigen wiederum dieselbe Schichtenfolge. Zu äußerst liegt das ziemlich platte Peritonealepithel, dann kommt ein sehr eigentümliches Bindegewebe mit zwei Zellsorten, erstens kleinere mit gelben oder gelblichbraunen Kügelchen und verzweigten Ausläufern, mittelst deren sie untereinander anastomosieren können, und zweitens viel größere, Klammatocyten ähnliche Zellen. Beide Zellenarten kommen auch sonst im Bindegewebe der *Eunice* vor, z. B. in den Membranen, an denen die Herzen aufgehängt sind. In das Bindegewebe ist eine sehr kräftige und dichte Ringmuskelschicht eingelagert. Zu innerst kommt ebenfalls wieder die homogene LEYDIGSche Intima. Ein inneres Epithel ist auch hier nicht nachweisbar. Der Bau der Rückengefäße ist im wesentlichen derselbe.

Von den kleineren Gefäßen der *Eunice* hat sich BERGH nur notiert,

„daß sie innen die homogene Intima besitzen und die Kerne ihrer Wand nach außen, nicht nach innen vorspringen“.

Dieselben Verhältnisse wie bei *Eunice* finden sich auch im

wesentlichen am Bauchgefäß von *Arenicola Grubei*. Für mich ist folgende Bemerkung über die Intima des Bauchgefäßes von besonderem Interesse:

„Es ist sehr deutlich, daß sich dieselbe in die Grundmembran des Gekröses, an dem das Gefäß aufgehängt ist, fortsetzt. An dieser Stelle finden sich in der Gefäßwand eine Anzahl Längsmuskelfasern, sonst nicht.“

Ferner sagt BERGH:

„In meinem Journal findet sich aber noch eine Angabe über das Bauchgefäß, zu der ich jetzt kein rechtes Vertrauen mehr habe. Es soll nämlich das Peritonealepithel der Intima unmittelbar anliegen und kein Bindegewebe dazwischen vorhanden sein.“

Ich bin geneigt dieser Angabe größeres Vertrauen zu schenken, als BERGH selbst.

„Von einem inneren Epithel ist weder im Rücken- noch im Bauchgefäß die Rede.“

Bezüglich der kleinen Gefäße von *Arenicola*, die er besonders an den Segmentorganen studierte, kam BERGH zu folgendem Resultat. Der Intima sind nach außen Zellen aufgelagert, deren Grenzen außerordentlich stark ein- und ausgebuchtet sind und deren von einem ansehnlichen, körnigen Protoplasma umgebene Kerne nach außen vorspringen. Die Abbildungen von Querschnitten solcher Gefäße zeigen die Intima ringförmig geschlossen und ihr an einer Stelle außenliegend das Protoplasma der Wandzelle mit dem Kern.

1901 schildert ASHWORTH bei *Scalibregma* die Beziehungen zwischen Rückengefäß und Blutsinus des Darmes. Das Rückengefäß liegt dem Darne dicht an und steht durch zahlreiche Kommunikationen mit dem Blutsinus in Verbindung. Vorn schwillt es zu dem sogenannten Blutreservoir und dann zum Herzen an, im hinteren Teil des Darmes aber (von der Höhe der 12. Borsten an) ist es „not distinct from the sinus“. Auch die sogenannten Subintestinalsinusse sind nur spezialisierte Teile des allgemeinen Darmblutsinus. Während bei *Arenicola* das Blut in der Magen- und Darmwandung bei jungen Tieren in Gefäßen, bei alten in Sinussen enthalten sei, sei es bei *Scalibregma*

„certainly contained in sinuses which in the posterior part of the intestine are large“.

Die Wände des Herzens und Blutreservoirs seien sehr dünn und ihre Struktur schwer zu bestimmen.

„The walls are composed of a layer of peritoneal epithelium within which a very thin sheet of muscle-fibres may be distinguished. In some sections an exceedingly delicate endothelium appears to be present, but this is difficult to distinguish with certainty.“

B. Oligochaeta.

Dem Rückengefäß der Ringelwürmer und den von ihm abgehenden Aesten schrieb LEYDIG (1857) folgende Struktur zu: zu innerst eine bindegewebige, scharf konturierte Intima, um diese herum Muskeln. Zu äußerst kommt eine weiche bindegewebige Hülle (Adventitia) mit einzelnen Kernen. Wo die Gefäße nichts mehr von Kontraktilität zeigen, bestehen sie lediglich aus der homogenen, scharf gezeichneten Intima und aus der zarten Adventitia, welche den Charakter von gewöhnlicher Bindesubstanz darbietet. Speziell beim Regenwurm

„ist die Intima des Stammgefäßes der Bauchseite eine sehr starke strukturlose Membran, nach der Länge sich in große Falten legend und nach der Quere fein gestrichelt, was wahrscheinlich auf Faltenbildung beruht.“

Pag. 438 findet sich eine stark vergrößerte Abbildung eines Stückes Bauchgefäß des Regenwurmes. Daß die LEYDIGSche Adventitia das Cöllothel ist, erscheint mir zweifellos.

Dieselben 3 Schichten: *Tunica intima*, *Tunica muscularis* und *Tunica adventitia* fand LEYDIG am Rückengefäß von *Phreoryctes Menkeanus* wieder. (Speziell von der *Tunica muscularis* sagt er, daß sie fein ringstreifig sei, was auf eine Zusammensetzung von zirkulär gelagerten Elementen hinweise. Dem Bauchgefäß fehlt auch hier die *Muscularis*.)

Schon 1866/1867 stellte EBERTH, wie ich der historischen Uebersicht, die BERGH gibt, entnehme, bei kleinen Formen, wie *Tubifex* und *Nais*, durch Versilberung den ein- und ausgebuchteten Verlauf der Grenzen der Wandzellen der Gefäße der Oligochaeten fest.

Die histologische Struktur des aus aufeinander folgenden kontraktilen Ampullen bestehenden Rückengefäßes der Lumbriciden beschrieb PERRIER (1874) folgendermaßen:

„Dans l'épaisseur de leurs parois, entre la membrane externe, parsemée de noyaux, ou tunique adventice de LEYDIG et l'épithélium interne, ou intima (LEYDIG), que l'on trouve constituer tous les autres vaisseaux se trouvent deux couches musculaires: l'une, externe, continue,

est formée de faisceaux circulaires, présentant la striation longitudinale caractéristique, indice de leur constitution fibrillaire; l'autre, interne, discontinue, est formée de faisceaux longitudinaux occupant toute la longueur d'une ampoule, mais accolés en petit nombre pour former des bandes, dans les larges intervalles desquels les muscles transverses existent seuls.“

Die äußere Ringmuskelschicht ist nach PERRIER immer stärker ausgebildet als die innere Längsmuskelschicht.

Die innere Epithelschicht sieht PERRIER am Hinterende jeder Ampulle, da, wo sie sich in die nächstfolgende öffnet, zu einer ringförmigen Zellanhäufung anschwellen, die er als eine wahre Klappe betrachtet.

Was die ventralen (sub- und supraneuralen) Längsgefäßstämme betrifft, so ist der Bau ihrer Wandung nach PERRIER ein sehr einfacher.

„Une membrane externe (tunique adventice, LEYDIG) dont la surface est bosselée par de nombreux noyaux et une membrane interne (intima, LEYDIG) probablement de nature épithéliale constituent toute leur paroi.“

Das soll zugleich die normale Struktur der sich im Körper ausbreitenden Gefäße sein. Die Herzen haben nach PERRIER dieselbe Struktur wie das Rückengefäß.

Wenn nun PERRIER, von der Adventitia und Intima sprechend, sagt,

„nous ne reviendrons pas sur ces membranes, qui ont été sufisamment décrites par les auteurs“,

so muß doch konstatiert werden, daß LEYDIG, nur dieser Autor kann ernstlich gemeint sein, unter seiner Intima eine strukturlose, einer Kutikularbildung vergleichbare Membran verstand, während sie nach PERRIER wahrscheinlich ein Epithel sein soll. Es ist aber schlechterdings unmöglich sich an den PERRIERSchen Abbildungen von dem Vorhandensein eines solchen Epithels zu überzeugen. Die Längsmuskelschicht PERRIERS ist nach den neueren Untersuchungen BERGHS auf longitudinale Faltenbildungen zurückzuführen.

Im Jahre 1878 stellte D'ARCY POWER, ohne die Untersuchungen EBERTHS zu kennen, die mehr oder weniger kompliziert ein- und ausgebuchteten Zellgrenzen der Wandzellen von an Septen verlaufenden Gefäßen des gemeinen Regenwurmes, *Lumbricus terrestris*, durch Versilberung dar. D'ARCY POWER vermochte an den kleinen Gefäßen, deren Durchmesser $\frac{1}{1000}$ Zoll nicht übersteigt, weder eine Muskelschicht noch eine Adventitia zu erkennen. An den größeren Gefäßen hingegen konnte er eine äußere bindegewebige,

das Endothel einhüllende Lage beobachten. Die kontraktile Gefäße hat er nicht untersucht. Die der Abhandlung von D'ARCY POWER beigegebene Tafel zeigt in Fig. 6 eine von RAY LANKESTER gezeichnete Abbildung einer „portion of a larger vessel from a muscular septum“ des Regenwurmes, wo die Wandung aus zwei Zellschichten zusammengesetzt dargestellt ist. Die innere Lage erscheint in der ganzen Breite des Gefäßes dicht querstreift.

1879 machte VEJDOVSKY die wichtige Entdeckung, daß bei den Enchyträiden das nur im vorderen Körperteil gesondert existierende Rückengefäß die direkte vordere Fortsetzung des Darmblutsinus ist. Vom histologischen Bau der Gefäße sagte VEJDOVSKY folgendes:

„Ihre Wandungen sind sehr dünn, aber resistent. Nur bei der Gattung *Anachaeta* konnte ich am Rückengefäß deutlich drei Schichten unterscheiden: eine das Lumen des Gefäßes auskleidende homogene Membran (*Tunica propria*), eine ziemlich dicke Muskelschicht und eine feine, kernhaltige äußere Hülle (*Tunica adventitia*).“

1883 betont TIMM für *Phreoryctes Menkeanus* und auch für *Nais* die Beziehungen zwischen Rückengefäß und Darmgefäßnetz (Darmblutsinus). Beide stehen miteinander in direkter Verbindung, und es erscheint das Rückengefäß nur als ein Anhang des Netzes. Was die Struktur der Gefäßwände anbetrifft, so werden die Angaben von LEYDIG bestätigt. Die *Muscularis* des Rückengefäßes

„ist aus schräg gekreuzten, breiten Muskelbändern zusammengesetzt, die sich unter ziemlich spitzem Winkel treffen. Das Ganze hat entfernte Aehnlichkeit mit gewissen Spiralgefäßen der Pflanzen. Kurz vor jedem Dissepiment wird dies gekreuzte Muskelsystem zurückgedrängt durch einen ins Lumen des Gefäßes vorspringenden Ring von Quermuskulatur, der aus 4—5 Fasern besteht, welche deutliche Kerne zeigen.“

Die Abbildung zeigt den Kern an der Außenseite.

Ausführlicher verbreitet sich VEJDOVSKY über die Struktur der Gefäßwandung der Oligochäten in seiner Monographie (1884).

Das pulsierende Rückengefäß ist bei den niederen Oligochäten sehr einfach gebaut. Bei *Aeolosoma* besteht die Wand nur aus einer feinen Membran, die nach außen vom Peritonealepithel belegt ist.

„Aehnliche Verhältnisse gelten auch für das Rückengefäß der Chätogastriden, Naidomorphen und Enchyträiden.

Es gibt hier kein nachweisbares inneres Epithel, auch fehlt es an einer differenzierten Muskellage.“

Bei den Chätogastriden besteht die Gefäßmembran aus feinen Längsfibrillen, denen an ihrer Oberfläche die Peritonealzellen aufsitzen. Die Längsfibrillen treten als feine Leisten hervor. Auch eine undeutliche Querstreifung hat VEJDOVSKY bei den Kontraktionen beobachtet. Aehnlich die Naidomorphen.

Bei Stylaria soll die Wandung, wenn ich die folgende Darstellung richtig verstehe, aus zwei Zellschichten bestehen, dem äußeren Peritonealepithel und einer inneren Lage kontraktiler Zellen:

„Während der Kontraktion des Rückengefäßes von Stylaria lacustris sieht man, daß die Wandungen aus einer einfachen Zelllage bestehen, deren Kerne deutlich hervortreten, während sie im Zustande der Dilatation als undeutliche Höckerchen erscheinen. Die Gefäßzellen sind selbst kontraktil, nicht aber die äußere Lage der Peritonealzellen, welche ich früher an dem Rückengefäß der Enchyträiden irrtümlich als Muskelzellen bezeichnet habe.“

Die Abbildungen zeigen freilich nur eine, nämlich die innere Zelllage. Der kernhaltige Teil der Zellen ragt nach außen vor.

„Die kontraktilen Seitengefäßschlingen sämtlicher Oligochäten sind „nach VEJDOVSKY“ einfache, durchbohrte, während der Kontraktion regelmäßig rosenkranzartig eingeschnürte Zellreihen mit deutlichen Kernen, die nach außen von sehr spärlichen Peritonealzellen bedeckt sind.“

Ueber das Bauchgefäß sind die Angaben VEJDOVSKYS sehr wenig eingehend. Es ist in keinem untersuchten Falle kontraktil. Seine

„Wandungen sind viel resistenter und verhältnismäßig dicker als die des Rückengefäßes“.

Das vordere blinde Ende desselben besteht bei Chaetogaster cristallinus aus einer Reihe spindelförmiger Zellen mit elliptischen Kernen.

„Das Bauchgefäß von Anachaeta erweist ebenfalls resistente Wandungen, in denen äußerst spärliche und schwierig nachweisbare Kerne zerstreut sind; auf der Oberfläche läßt das Bauchgefäß bei starken Vergrößerungen zahlreiche Querstreifen erkennen.“

Den „komplizierten Bau des Rückengefäßes“ der Lumbriciden und von Criodrilus schildert VEJDOVSKY folgendermaßen. Er hat gefunden,

„daß die Muskeln eine hohe Schicht bilden, vornehmlich tritt die innere Ringmuskulatur sehr schön an Querschnitten hervor. Das Lumen des Rückengefäßes wird von einer epithelartigen Lage ausgestattet, deren Elemente an gut

tingierten Präparaten runde, 0,01 mm große Kerne und feine Membranen erkennen lassen. Nach außen ist das Rückengefäß mit großen, an Querschnitten zierlich sich gestaltenden Chloragogendrüsen besetzt, die hier, gleich jenen am Magendarme, modifizierte Peritonealzellen darstellen.“

Die Abbildung Fig. 2, Taf. XIV, läßt außerhalb der Ringmuskelschicht eine Lage von Querschnitten von Längsfasern erkennen.

W. MICHAELSEN (1886) sagt zur Histologie des Blutgefäßsystems der Enchyträiden:

„Der Wandung des Rückengefäßes ist eine starke Ringmuskelschicht aufgelagert. Die einzelnen Muskeln sind bandförmig und lassen nur enge Zwischenräume zwischen sich.“

VOGT und YUNG sagen in ihrem Lehrbuch (1888) von *Lumbricus agricola*:

„Les vaisseaux sanguins ont une double paroi conjonctive (intima et adventita de LEXDIG) renfermant de nombreux noyaux, qui se colorent vivement dans les réactifs. Dans les portions contractiles, il s'intercale entre ces deux lamelles une couche interne de muscles longitudinaux et une couche externe de fibrilles musculaires circulaires. L'intima ou lamelle conjonctive interne se plisse en certain points. . . .“

BEDDARD bildet (1890) einen Querschnitt und einen Längsschnitt durch eine Gefäßschlinge eines vorderen Segmentes von *Phreoryctes* ab. Im Text wird ihrer keine Erwähnung getan. Die Figuren zeigen innen ein deutliches Würfelepitel, dann eine kräftige Ringmuskel- und zu äußerst eine dünnere Längsfaserschicht. Ich gestehe, daß mich das Würfelepitel in sehr große Verlegenheit setzt.

Nach demselben Autor (1892) ist das Rückengefäß von *Phreodrilus subterraneus* von einer einigermaßen dicken Zelllage ausgekleidet, seine Muskelfasern verlaufen vorwiegend zirkulär.

„Here and there oval bodies which have in every respect the appearance of the nuclei in the endothel lining, may be seen embedded in the coagulated yellow blood.“

Daß HESSE (1893/1894) den Blutkanälen in der Darmwand der Enchyträiden und anderer Oligochäten ein Endothel zuschreibt, habe ich früher schon erwähnt (p. 214). Die Zeichnung aber, die er in Fig. 29 von einem Querschnitt durch den Darm von *Stylaria lacustris* L. liefert, zeigt das Lumen des Rückengefäßes ausschließlich von Chloragogenzellen begrenzt.

Die Uebersicht, welche BEDDARD in seiner Monographie (1895) von der Struktur der Gefäßwand der Oligochäten gibt, enthält nichts Neues.

UDE fand (1895/1896), was

„er besonders gut auf Querschnitten durch *Pachydrilus pagenstecheri* erkennen konnte, in den herzförmigen Anschwellungen des Rückengefäßes kleine, deutlich begrenzte Zellen. Demnach wird auch das Rückengefäß von einem Endothel umschlossen, das eine direkte Fortsetzung von demjenigen des Blutsinus ist.“

In seiner Arbeit über phagocytäre Organe der Oligochäten bildet GUIDO SCHNEIDER (1896) einen Querschnitt durch das Rückengefäß einer jungen *Perichaeta* ab, welcher eine innere Grenzmembran, eine diese umhüllende ziemlich dicke Ringfaserschicht und zu äußerst das Cöllothel zeigt. Von einem Endothel ist nichts zu sehen.

In seiner Arbeit über Regenwürmer von Westindien und Südamerika publizierte MICHAELSEN (1897) Abbildungen zur Struktur der Wandungen des Rückengefäßes und der Intestinalherzen von *Tykonus peregrinus*. Man sieht eine innere Lage von Ringmuskelfasern, die nach Abbild. 9 im Rückengefäß anastomosieren, und eine äußere Lage von Cöllothel-(zum Teil Chloragogen-)zellen.

Von allen bei Anneliden sonst bekannten Gefäßstrukturen abweichend ist jedoch nach MICHAELSENS Darstellung die Struktur des umfangreichen, paarweise in den Segmenten 10 und 11 liegenden Herzens von *Onychochaeta windlei*. Das Herz enthält Muskelfäden, die sein Lumen

„von Wand zu Wand durchziehen und eine kräftige Kontraktion der sonst nur mit spärlicher Muskulatur ausgestatteten kolossalen Herzen ermöglichen. Es sind schlanke, sich in Pikrokarmen gut färbende Fäden, denen stellenweise ein Kern angelagert ist. Sie gleichen durchaus den oben erwähnten Muskelfäden in der Typhlosolis von *Tykonus peregrinus*, auch darin, daß sich die dickeren Enden häufig in mehrere feinere spalten.“

Ein umfangreicher axialer Raum im Herzen bleibt frei von Muskelfäden.

„Die Grenze dieses axialen Raumes wird durch zahlreiche in der Längsrichtung verlaufende Muskelfäden markiert.“ „Von diesen Längsmuskeln strahlt eine zweite Gruppe senkrecht auf die Wandung des Herzens hin, die Gruppe der Radiärmuskeln. Eine dritte Gruppe erscheint auf Querschnitten durch das Herz in der Art von Sekanten zwischen zwei auf demselben Querschnitt liegenden Punkten der Wandung ausgespannt“,

doch so, daß sie immer außerhalb des zentralen freien Raumes liegen.

Von den erwähnten Muskelfäden im Blutraum der Typhlosolis von *Tykonus peregrinus* sagt MICHAELSEN, daß sie ihn als zarte Muskelbündel in dorso-ventraler Richtung durchziehen. Die Bündel entspringen als ziemlich dicke Stränge dorsal, zerteilen sich und gehen als zartes Strahlenbündel vornehmlich an die ventrale, spärlicher an die laterale Wand der Typhlosolis.

Im Jahre 1897 machten NUSBAUM und RAKOWSKI wichtige Mitteilungen über die Struktur des Rückengefäßes bei *Enchytraeiden*. Sie haben die großen *Friedericia*-Arten: *Fr. Ratzelii*, *Fr. striata* und den *Mesenchytraeus setosus* näher untersucht. Ihre Befunde, die durch große und deutliche Abbildungen illustriert werden, sind folgende:

„Bei den großen *Friedericia*-Arten haben wir vor allem konstatiert, daß in dem Rückengefäße, das bekanntlich an seinem hinteren Ende in den, den Darmkanal umgebenden und von Endothelzellen begrenzten Blutsinus sich öffnet, zwei Abteilungen zu unterscheiden sind, nämlich: in der vorderen Abteilung ist das Rückengefäß ganz von der Darmwand getrennt. Es besitzt hier eine äußere Peritonealzellenschicht, seine eigene, nicht mit der Darmwand zusammenhängende, zirkuläre Muskelschicht und Endothel. In der hinteren, etwa die Hälfte ausmachenden Abteilung des Rückengefäßes geht nicht nur die Peritonealzellenschicht des Gefäßes, sondern auch die Muskulatur desselben kontinuierlich in die des Darmes über. Die zirkuläre Muskelfaserschicht beider Organe hat hier nämlich auf Querschnitten die Gestalt der Umrisse einer Sanduhr, wobei jedoch der untere den Darm umgebende Teil umfangreicher als der obere, d. h. dem Rückengefäß angehörende ist. — In der hinteren Hälfte des Rückengefäßes ist also das Lumen desselben in der Gegend der Medianebene des Körpers einzig und allein durch das Endothel von dem seinerseits mit Endothel ausgekleideten Blutsinus getrennt, während die Muskulatur des Gefäßes ununterbrochen in die des Darmes übergeht. — Während in dem vorderen Teile des Rückengefäßes nur die zirkuläre Muskelfaserschicht existiert, finden sich überdies in dem hinteren Teile desselben nach außen von der zirkulären Muskelfaserschicht auch einzelne longitudinale Muskelfasern, die ganz ähnlich aussehen wie die longitudinalen Muskelfasern des Darmes; sie sind aber am Blutgefäße in viel spärlicherer Anzahl vorhanden als am Darne. Sehr oft ist die zirkuläre Muskelfaserschicht vielfach gefaltet; in diesen Fällen kann man die außerordentlich zarte Endothelwand sehr gut beobachten. Von außen ist die Muskulatur des Gefäßes, wie bekannt, von den großen Peri-

tonealzellen umgeben, die in diejenigen des Darmes übergehen. — Den kontinuierlichen Uebergang der Muskulatur des Gefäßes in die des Darmes und das Vorhandensein der longitudinalen Fasern außer den zirkulären kann man besonders gut in dem hinteren, herztartig angeschwollenen Teile des Rückengefäßes auf Querschnitten beobachten. Noch weiter nach hinten geht das Endothel des Rückengefäßes ununterbrochen in das den Darmblutsinus auskleidende Endothel über. — Was nun das Endothel des Rückengefäßes anbetrifft, so ist dasselbe sehr platt: seine Zellen sind mit länglich-ovalen Kernen versehen. Die Zahl der Endothelzellen ist auf Querschnitten durch das Rückengefäß sehr gering; an den meisten Querschnitten haben wir nur 1 oder 2 Endothelzellen angetroffen, aber immer haben wir ein außerordentlich dünnes, von diesen Zellen ausgehendes Häutchen gesehen, welches das ganze Lumen des Gefäßes begrenzt und der zirkulären Muskulatur von innen anliegt.“

Diese Darstellung, besonders auch die der Beziehungen der Wandungen des Rückengefäßes zu denen des Darmblutsinus, ist gewiß ausgezeichnet und sehr lehrreich. Aber mit Bezug auf das Endothel wage ich eine andere Ansicht zu äußern. Die außerordentlich zarte Endothelwand, die sich von der Ringmuskelschicht, wenn diese gefaltet ist, abgehoben hat, ist, wie ich vermute, der Umriss des koagulierten Blutes, das sich von der Gefäßwand zurückgezogen hat, und die vermeintlichen Endothelkerne sind Kerne oberflächlicher Blutzellen. Endothelien pflegen sich gewöhnlich nicht von ihrer Unterlage loszulösen, wohl aber ist es eine ganz allgemeine Erscheinung, daß man das koagulierte Blut mit scharfen Umrissen von der inneren Gefäßwand zurückgezogen antrifft.

Zieht man das Facit aus der vorstehenden Zusammenstellung der Beobachtungen über die Struktur der Gefäßwand der Oligochäten, so ergibt sich eine trostlose Verschiedenheit der Ansichten selbst in den wichtigsten Punkten. Glücklicherweise haben nun die neuesten, außerordentlich skrupulösen Forschungen von BERGII (1900) bedeutend mehr Licht gebracht. Diese mit den kombinierten Mitteln der vervollkommenen modernen Technik angestellten Untersuchungen, die eine Periode abzuschließen scheinen, reihen sich würdig an diejenigen an, mit denen der Altmeister LEYDIG sie inaugurierte. Ich hätte von meinem Standpunkte aus immerhin noch eine ausgiebigere Kontrolle durch die Schnittmethode und insbesondere eine größere Rücksichtnahme auf die Beziehungen der Gefäße zum Cölothel gewünscht.

Von meinen theoretischen Gesichtspunkten aus haben natürlich nicht alle Beobachtungsergebnisse BERGII das gleiche Interesse. So

interessiert mich die Beschaffenheit der Zellgrenzen weniger als die Aufeinanderfolge und histologische Bedeutung der verschiedenen Elemente resp. Schichten der Gefäßwand. Der folgende Auszug aus den Untersuchungen BERGH'S ist von solchen Gesichtspunkten aus abgefaßt, also etwas einseitig.

Das Rückengefäß von *Chaetogaster diaphanus* und *Stylaria proboscidea*. Beide zeigen große Uebereinstimmung. 1) Beobachtung am lebenden Tier. Man bekommt ein ähnliches Bild, wie es schon VEJDOVSKY zeichnete.

„Man sieht als Wandung des Gefäßes eine scharf begrenzte innere Cuticula und dieser aufliegende sparsame Zellen mit kurzen Ausläufern.“

Die Zellkörper springen nach außen vor und gehören nur der dorsalen Seite des Rückengefäßes an. Bei genauerer Beobachtung der Kontraktionen stellt sich heraus,

„daß nur die Dorsalwand und die freien, seitlichen Wandungen kontraktile sind; mit der Ventralwand ist das Gefäß dem Darmkanal fest angeheftet und scheint keine spezifischen Zellen in seiner Wandung zu haben.“

Die Wandzellen zeigen keine Spur von Muskelstruktur. Die sie auf Silberpräparaten begrenzenden Silberlinien grenzen lateral an die Silberlinien des Peritonealepithels an und erweisen sich als bogenförmig.

„Dieselben stehen wie die Bogen im Croquetspiel in das intestinale Peritoneum als Boden eingepflanzt. Mit anderen Worten: die die Rückenwand und die Seitenwände des Rückengefäßes zusammensetzenden Zellen sind halbringförmig, und der (nicht kontraktile) Boden des Gefäßes wird von den Peritonealzellen des Darmes gebildet.“

BERGH fährt dann fort, und ich bitte darauf zu achten:

„Es kann dies überraschend und etwas paradoxal erscheinen, daß zwei so verschiedenartige Elemente an der Bildung des Gefäßes beteiligt sind, oben und seitlich halbringförmige, kontraktile Zellen und unten, wo das Gefäß festliegt, platte, nicht kontraktile Zellen.“

BERGH findet das aber weniger rätselhaft, wenn man die Ontogenie berücksichtigt.

„Die erste Anlage der zentralen Gefäße erscheint, soweit man sie kennt“ (BERGH zitiert nur KOWALEVSKY und VEJDOVSKY), „einfach als eine Verdickung der Splanchnopleura, und das Lumen erscheint als Spalt zwischen äußerer und innerer Schicht derselben. Die äußere Schicht wird nun, denke ich, einfach in die Reihe der halbringförmigen, kontraktilen Zellen umgemodelt; die innere Schicht bleibt am Boden ziemlich unverändert bestehen . . .“

keine vollständige Ablösung vom Darmkanal und keine Umgebung der primitiven Gefäßwand mit sekundären Gewebsschichten statt. Merkwürdig ist nur, daß zwei so verschiedenartige Elemente wie die Peritonealzellen des Darmes und die kontraktile Zellen an der Bildung der inneren Cuticula teilnehmen.“

2) Die Untersuchung von Schnitten bestätigte die angeführten Resultate.

Ich glaube, BERGH wäre zu einer anderen Deutung der Beobachtungsergebnisse gelangt, wenn ihm auch noch andere Untersuchungen, als die angeführten, über die Entwicklung des Rückengefäßes der Anneliden bekannt gewesen wären, und wenn er die Herzbildung bei anderen Abteilungen des Tierreiches, besonders bei den Arthropoden, Mollusken und Tunicaten zum Vergleich herbeigezogen hätte.

Meine Deutung ist folgende:

1) Das Rückengefäß ist ein mediodorsaler Rest des Darmsinus. (These 27, p. 198.)

2) Die halbringförmigen Zellen, die es dorsal und lateral begrenzen, sind kontraktile Cölothelzellen. Das erklärt das scheinbare Fehlen eines Peritonealendothelüberzuges, der ja sonst nirgends fehlt. (These 15, Al. 2, p. 195.)

3) Die Bezeichnung „innere Cuticula“ ist überall bei BERGH durch die Bezeichnung „Basalmembran des Cölothels“ zu ersetzen. (These 26, p. 198.)

4) Der Boden des Rückengefäßes wird nicht vom Peritonealepithel, sondern von der Basalmembran des Darmepithels gebildet. (These 28, p. 198.) In dieser Vermutung werde ich besonders durch den in BERGH'S Fig. 6 abgebildeten Querschnitt bestärkt. Die in Fig. 7 und 8 abgebildeten Längsschnitte sind nach meiner Vermutung nicht genau median geführt.

Daß die Wandzellen genau in der Mittellinie liegen, ist etwas auffällig. Verschwindet das dorsale Mesenterium sehr frühzeitig in der Ontogenie? Kommt die mediane Zellreihe so zu stande, daß zwei laterale Zellreihen mit ihren Elementen sich ineinander keilen, etwa wie bei der soliden, einreihigen, entodermalen Achsenzellsäule in den Tentakeln mancher Hydrozoen?

„Die kontraktile Gefäßschlingen, welche im vorderen Körperteil Rücken- und Bauchgefäß miteinander verbinden“, zeigen nach BERGH „einen ähnlichen Bau wie das Rückengefäß, nur dadurch modifiziert, daß sie nicht dem Darmlumen angeheftet sind, sondern frei in der Leibeshöhle verlaufen.“

Damit ist für mich ohne weiteres gesagt, daß an den Gefäßschlingen die halbringförmigen, kontraktile Cölothelzellen ringförmig geschlossen sind, daß also die Schlingen, wie VEJDOVSKY sagte, aus durchbohrten Zellen bestehen. Nur ist das Lumen genetisch wohl nicht intracellulär, und die „innere Cuticula“ ist in Wirklichkeit die zum Ringe geschlossene Basalmembran. In der Tat sagt BERGH, daß die Gefäßschlingen bestehen aus der inneren Cuticula und den derselben äußerlich anliegenden Zellen, deren Kerne immer nach außen, nie nach innen vorspringen.

Eine sehr wertvolle Beobachtung macht BERGH über die Kontraktionsweise der Gefäßschlingen:

„Wenn sich eine der kontraktile Gefäßschlingen zusammenzieht, so besteht diese Kontraktion nicht einfach in einer Verengerung des betreffenden Gefäßes, sondern die Gefäßschlinge verkürzt sich zugleich.“

Daraus geht hervor, was mit dem Fehlen einer besonderen Muskelstruktur im Einklang steht, daß die kontraktile Gefäßzellen allseitig oder doch mindestens nach zwei entgegengesetzten Richtungen kontraktile sind.

Das nicht kontraktile, frei in der Leibeshöhle verlaufende Bauchgefäß besteht ebenfalls aus einer inneren, sehr deutlichen, homogenen Cuticula und derselben außen anliegenden Zellen, deren Kerne immer nach außen vorspringen. Die Zahl dieser Zellen ist sehr gering. Die Zellgrenzen sind unregelmäßige, ein- und ausgebuchtete Liniensysteme.

Zu dieser Beschaffenheit der Zellgrenzen, die vielfach wiederkehrt, möchte ich mir hier schon die Bemerkung erlauben, daß sie die bei Endothelzellen allgemein verbreitete ist. Das stimmt gewiß auch mit der Auffassung, die in den Wandzellen der Gefäße Cölothelzellen erblickt.

Tubificiden. BERGH hat eine wahrscheinlich neue Form untersucht.

Das Rückengefäß zeigt in seinen vorderen, dem Darm angehefteten Verlauf den gleichen Bau wie dasjenige von Chaetogaster und Stylaria.

„Der allervorderste Teil des Rückengefäßes liegt bei dieser Art frei in der Leibeshöhle und besteht aus ganz ringförmigen Zellen. Nun ist es aber sehr auffallend, daß der größere hintere Abschnitt des Rückengefäßes einen wesentlich verschiedenen Bau hat. Während der vordere Teil vom Peritoneum des Darmes gänzlich unbedeckt ist, ist dasselbe über den hinteren Teil des Gefäßes emporgewuchert.“

Die einzelnen Peritonealzellen bestehen aus einer durchsichtigen Basalplatte und dem aus dieser hervorragenden, kernhaltigen Zellkörper. Die Basalplatten stoßen in wenig ein- und ausgebuchteten Zellgrenzen aneinander.

„Innerhalb dieser sekundären Peritonealhülle liegen nun nicht die oben erwähnten halbringförmigen, kontraktile Zellen, sondern echte Muskelfasern mit der typischen ‚doppelten Schrägstreifung‘, d. h. mit echten, spiralgig laufenden Muskelfibrillen. Diese Muskelfasern sind schmal und bandförmig — sie können verzweigt sein — und stoßen nicht aneinander, sondern liegen ziemlich weit voneinander entfernt.“

Folgende weitere Beobachtung ist sehr wichtig:

„In einem Exemplar, das ein langes, regeneriertes Hinterende hatte, war in demselben das Rückengefäß noch nicht von den Peritonealzellen umwachsen, sondern erschien wie im vorderen Teil; Muskelfasern und Peritonealhülle waren darin absolut nicht zu erkennen. Die Ausbildung dieser Teile erweisen sich also hierdurch aufs klarste als sekundäre Vorgänge.“

Zu diesen Beobachtungen habe ich folgendes zu bemerken:

1) Der Umstand, daß das Rückengefäß am vordersten Ende ganz frei verläuft, während es im übrigen Körper wie ein Trog, die Oeffnung nach unten, dem Darne aufsitzt, erinnert auffällig an das Verhalten derjenigen zahlreichen Anneliden, bei denen das Rückengefäß sich von einem Darmsinus abschnürt.

2) Daß die Halbringe im freien vorderen Abschnitte geschlossen sind, stimmt mit meinen theoretischen Ansichten. (These 28.)

3) Es wird nicht ausdrücklich gesagt, daß die Muskelfaserschicht eine gesonderte Zellschicht ist. Muskelkerne werden nicht erwähnt. Es könnte sich also auch um eine einzige, als Epithelmuskelschicht entwickelte Cölothelzellenlage handeln.

4) Daß die Peritonealzellen über das Rückengefäß emporwuchern, ist eine bloße Vermutung, der ich die andere entgegenstelle, daß die beschriebene komplizierte Gefäßstruktur, die auch ich für sekundär halte, in situ entstanden ist, entweder 1) durch Delamination der anfänglich einfachen Cölothelzellenlage. Diesen Modus, welcher der Differenzierung des somatischen Cölothels in Körpermuskulatur und Peritonealepithel entspricht, vermute ich für den wahrscheinlicheren Fall, daß die Muscularis eine besondere Zellschicht darstellt. Oder es ist die kompliziertere Struktur 2) durch Differenzierung von Muskelfibrillen an der dem Gefäßlumen zugekehrten Basis der embryonalen Cölothelzellen entstanden, also ebenfalls in situ.

Die kontraktile Gefäßschlingen bestehen auch bei Tubifex aus aneinander gereihten kurzen und dünnen kontraktile Röhrenzellen ohne Muskelstruktur.

„Ein peritonealer Ueberzug fehlt diesen Gefäßen (wie auch dem Bauchgefäß und seinen Seitenästen) vollkommen.“

Natürlich, sage ich, fehlt er! Die Wandzellen der Gefäßschlingen sind ja selbst die Peritonealzellen!

Am Bauchgefäß sind die Grenzlinien der Wandzellen ganz außerordentlich aus- und eingebuchtet.

Enchyträiden. Pachydrilus, wahrscheinlich *P. fossarum*. Der vordere, frei in der Leibeshöhle verlaufende Teil des Rückengefäßes zeigt denselben Bau wie bei Tubifex. Der darauf folgende angeheftete zeigt zunächst halbringförmige, kontraktile Zellen oben und Peritonealzellen unten. Weiter nach hinten aber erkennt man, wie einzelne Peritonealzellen (Chloragogenzellen) des Darmes sich an der Gefäßwand emporschieben, und noch weiter nach hinten bilden sie eine unvollkommene, äußere sekundäre Umhüllungsschicht (*Tunica adventitia*, LEYDIG) derselben. Wenn es sich wirklich um ein aktives Emporwandern der Peritonealzellen handelt, so stimmt das wenig mit meinen theoretischen Ansichten. Nach BERGH sind hier wahrscheinlich einzelne wirkliche Ringmuskelfasern zwischen Cuticula und Peritonealepithel vorhanden; doch möchte er sich darüber nicht zu positiv aussprechen. Auch die Angabe bereitet meiner Theorie Schwierigkeiten, daß BERGH in Uebereinstimmung mit VEJDOVSKY den Blutsinus zwischen den Muskelschichten des Darmes gelegen sein läßt. Als innere Begrenzung finde sich wohl auch hier die Cuticula.

Die kontraktile Verbindungsgefäße und das Bauchgefäß sind wie bei der untersuchten Tubifex-Art gebaut.

Lumbriciden. BERGH faßt seine Untersuchungsergebnisse zusammen, wie folgt:

„Allen Gefäßen gemeinsam ist die innerste Schicht, eine nach innen wie nach außen scharf begrenzte, in den größeren Gefäßen ziemlich starke, durch Säurefuchsin kräftig sich färbende, zellenlose, homogene Bindegewebsmembran; an ihrer Innenseite sind keine Zellen oder Kerne vorhanden (mit Ausnahme der Klappen in den kontraktile Gefäßen). Dieser ‚LEYDIG'schen Intima‘ liegt außen ein Bindegewebe auf, welches in den größeren Gefäßen zahlreiche Zellen enthält und in den nicht kontraktile Gefäßen meistens geformte, ringförmig angeordnete, faser- oder bandartige Ge-

bilde erkennen läßt. In den kontraktiven Gefäßen ist eine Schicht kräftiger, zirkulär verlaufender Muskelfasern in dieses Bindegewebe eingelagert; außen folgt noch in den frei verlaufenden Gefäßen eine Peritonealschicht, die in verschiedener Weise ausgebildet sein kann. Von der von mehreren Autoren behaupteten Existenz von Längsmuskeln in den kontraktiven Gefäßen ist nirgends die Rede; von einem „Endothel“ könnte höchstens in der einen Art der ganz kleinen Gefäße in den Segmentalorganen geredet werden, indem die Bindegewebszellen hier Basalplatten zu entwickeln scheinen, mittelst derer sie aneinander stoßen; indessen auch hier findet sich innerhalb derselben die scharf begrenzte LEYDIGSche Intima. Und sonst kann nirgendwo in den Gefäßen ein Endothel oder inneres Epithel nachgewiesen werden. Was die Autoren als solches beschrieben haben, sind der Intima anhängende Blutkörperchen (vielleicht auch Zellen der Klappen), oder es sind als Zellgrenzen die Grenzen zwischen den nicht zelligen faser- oder bandartigen Gebilden im Bindegewebe aufgefaßt worden.“

Zu diesen Befunden habe ich folgende Bemerkungen zu machen:

1) Bezüglich der Intima möchte ich wiederholen, daß sie meiner Meinung nach eine Art Basalmembran des Cölothels darstellt. Damit stimmen meiner Ansicht nach auch einige *Lumbricus riparius* betreffende speziellere Angaben von BERGH. So sagt er z. B. p. 604, daß man aus Fig. 7 ersehe,

„wie die bindegewebige Grundmembran eines Dissepiments in die Innenmembran des Rückengefäßes sich unmittelbar fortsetzt“.

2) Das Bindegewebe, das auf die Intima nach außen folgt und welchem in den kontraktiven Gefäßen die Ringmuskelfasern eingelagert sind, ist nach meiner Vermutung so zu deuten: Bei der Delamination der einfachen embryonalen Cölothelgefäßwand differenziert sich die basale, dem Lumen des kontraktiven Gefäßes zugekehrte Zelllage zu zwei verschiedenen Zellelementen, nämlich erstens zu den Muskelfasern und zweitens zu den Matrixzellen der Basalmembran. Die letzteren würden das BERGHsche Bindegewebe darstellen. Auch BERGH betrachtet die LEYDIGSche Intima als eine verdichtete Bindegewebsmembran, die wohl jedenfalls den genannten Bindegewebszellen ihren Ursprung verdanke.

3) Was die zirkulären Fasern im Bauchgefäß, das niemals kontraktiv sein soll, betrifft, so hat die BERGHsche Auffassung derselben als Bindegewebsfasern von Anfang an starke Zweifel in mir wach gerufen und bezüglich der fehlenden Kontraktilität möchte

ich zunächst bemerken, daß, wie ich in BEDDARDS Monographie lese, *Phreoryctes* eine Ausnahme machen soll. Nach HARRINGTON (1899) soll aber auch das Bauchgefäß des Regenwurms pulsieren, allerdings seien die Pulsationen „never so well marked as in the dorsal“.

Ich ersuchte nun Herrn Dr. HESCHELER, der mit der Histologie der Lumbriciden sehr genau vertraut ist, die Struktur des Bauchgefäßes einer Nachuntersuchung zu unterziehen. Herr HESCHELER stellt mir nun gütigst folgende Zusammenfassung seiner Untersuchungsergebnisse zur Verfügung:

BERGH sagt p. 607 bei Beschreibung des Bauchgefäßes der Lumbriciden, daß es einen sehr ähnlichen Bau zeige wie die von ihm vorher besprochenen Seitenäste des Rückengefäßes. Diese unterscheiden sich nach ihm von dem Rückengefäß selbst hauptsächlich durch den Mangel einer Muskelschicht. Querstreifung, welche an diesen Seitenästen des Rückengefäßes festzustellen ist, rührt von bandförmigen Gebilden her, welche der Intima außen anliegen und nach BERGH als geformte Bindegewebsgrundsubstanz betrachtet werden müssen. Dasselbe gelte nun auch für das Bauchgefäß. „Die bandartigen Gebilde färben sich bei Anwendung der VAN GIESON-HANSENSCHEN Methode ganz hellrosa, sind also wohl nicht protoplasmatischer Natur, wie auch ihrem morphologischen Verhalten nach kaum zu vermuten wäre.“

Ich habe mit derselben Methode (Hämatoxylin-Säurefuchsin-Pikrinsäure) eine Reihe von sagittalen Längsschnitten durch Stücke von *Helodrilus* (*Allolobophora*) *caliginosus* SAV. und *H. longus* CLDE. behandelt und stets dasselbe Resultat erhalten, das mit dem von BERGH beobachteten durchaus nicht stimmt. In allen Fällen färbten sich diese bandförmigen Elemente deutlich intensiv gelb. Sie verhielten sich genau so wie die unzweifelhaften Muskelfasern. Daß die Färbung gelungen war, ließ sich in allen Teilen des Schnittes feststellen, überall Bindegewebe rosa oder rot, Muskulatur gelb. Von der stark rot gefärbten Intima des Bauchgefäßes hoben sich die gelben Fasern mit aller Schärfe ab. Sie zeigten ganz das Verhalten, das BERGH von den unzweifelhaften Ringmuskelfasern des Rückengefäßes beschreibt. Auch bei anderen Tinktionsmethoden zeigen diese Gebilde Übereinstimmung mit echten muskulären Elementen, so z. B. nach Anwendung der Chromhämatoxylinmethode, wo Muskelfasern grau, in der Farbe einer Bleistiftzeichnung, Bindegewebe dagegen violett erscheinen.

Es ließen sich auch in einigen Fällen zugehörige Kerne auf-

finden, die ganz den Charakter der Kerne tragen, wie sie BERGH als zu den Quermuskelfasern des Rückengefäßes gehörend beschreibt: hell, bläschenförmig, mit großem Nucleolus, viel größer als die dunkeln, mit stark entwickeltem Kerngerüst versehenen Bindegewebskerne.

Es besteht somit kaum ein Zweifel, daß das Bauchgefäß der Lumbriciden einen ähnlichen Bau zeigt wie ihr Rückengefäß, insbesondere, daß auch am Bauchgefäß zwischen peritonealer Umhüllung und Intima eine Schicht von Ringmuskelfasern vorkommt.

Im übrigen kann ich die Angaben von BERGH, soweit ich sie nachgeprüft habe, bestätigen. Mit seiner Behauptung, daß ein inneres Epithel oder Endothel in den Gefäßen fehle, hat er sicherlich recht. Wo ein solches durch an der Intima adhärierende Blutzellen vorgetäuscht wird, läßt sich bei genauerer Untersuchung diese Täuschung leicht feststellen. Wie er p. 605 beschreibt, ist häufig zu konstatieren, daß in den Fällen, in denen sich die Blutflüssigkeit von der Wand der Gefäße zurückgezogen hat, mit dieser gewöhnlich auch die Kerne sich zurückziehen, so daß zwischen ihnen und der Intima des Gefäßes ein deutlicher Spaltraum liegt. Besonders instruktiv sind Fälle, wie folgender. Der Wand des Gefäßes liegt ein Kern an, umgeben von einem Teile der Blutflüssigkeit, welche letztere nun gegen das Lumen des Gefäßes zu unregelmäßig zackige Begrenzung zeigt; diese Grenzlinie paßt aber ganz genau zu der der nächstliegenden Partie der Blutflüssigkeit im Innern des Gefäßes. Kein Zweifel, daß hier ein Riß stattgefunden hat und der Kern resp. die Blutzelle mit etwas Blutflüssigkeit an der Intima zurückgehalten wurde. Von solchen Bildern bis zu anderen, die ein Endothel innerhalb der Intima vortäuschen, lassen sich aber alle möglichen Uebergangsstadien nachweisen.

So weit HESCHELER. Ich fahre nun in der Diskussion der BERGHschen Befunde fort.

4) BERGH macht wiederholt darauf aufmerksam, daß nur Gefäße mit peritonealer Hülle mit Muskelfasern versehen sind. Das ließe aber doch einen innigeren genetischen Zusammenhang zwischen Peritoneum und Gefäßmuskulatur vermuten, wie er nach meiner Ansicht auch wirklich besteht. Die Ausbildung einer Muskulatur im Cölothel war vielleicht gerade ein mitbedingendes Moment für das Eintreten der Delamination, die Sonderung des Cölothels in ein Peritonealepithel und eine Muscularis.

Man wird mir die Schlußbemerkung zu gute halten, daß die BERGHsche Untersuchung fast in allen Punkten mir als eine

eklatante Bestätigung der theoretischen Ansichten, zu denen ich gelangt war, erscheinen mußte.

Durch die Untersuchungen von BERGH ist aber die Endothelfrage immer noch nicht im Sinne der Nichtexistenz eines inneren Gefäßepithels erledigt. Denn abgesehen davon, daß HESCHELER das von CLAPARÈDE beobachtete Vorkommen eines inneren Epithels bei *Spirographis* bestätigt hat, ist soeben in CAMILLO SCHNEIDER ein Verteidiger der Ansicht von der Existenz eines Endothels in den größeren Gefäßen des Regenwurms erstanden. Immerhin handelt es sich um ein diskontinuierliches Epithel, vielleicht um ein Pseudoepithel im Sinne der These 16.

KARL CAMILLO SCHNEIDERS Beobachtungen beziehen sich auf *Eisenia (Lumbricus) rosea* SAV. und sind in seinem sehr verdienstvollen „Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere“ (1902) niedergelegt.

Nach SCHNEIDER sind

„alle größeren Gefäße, Arterien und Venen, mit einem Vasotheil (Endothel) ausgestattet, das aus locker gestellten, entsprechend der Längsachse der Gefäße längs ausgezogenen, spindeligen oder verästelten, Zellkörpern mit platten und schmalen, gleichfalls längsgestreckten, Kernen besteht, die wohl meist nicht dicht aneinander schließen und derart eine von Lücken durchbrochene dünne Zellschicht bilden, in der durch Versilberung keine Zellgrenzen nachzuweisen sind. In den Kapillaren scheint ein Endothel gewöhnlich zu fehlen. An den Klappen des Dorsalgefäßes sind die Endothelzellen zu langen, radial gestellten Elementen umgeformt, die insgesamt zwei seitliche, opponiert gestellte, halbmondförmige, dicke Platten bilden, welche mit freiem Rande schräg in das Gefäßlumen vorspringen. Wir finden Klappen dicht hinter der Einmündung der ektosomatischen Schlingen ins Rückengefäß im Innern des letzteren, welche einen Rückstrom des Blutes verhindern. Ferner zeigt jedes vom Darm kommende Gefäß an der Einmündungsstelle eine Klappe, welche es verhindert, daß vom Rückengefäß Blut in die Darmgefäße strömt.“

„Das Endothel liegt einer Grenzlamelle (Intima) auf, die am kontrahierten Rückengefäß deutlich in hohe längsverlaufende Falten gelegt ist, in deren Furchen man die Endothelzellen wahrnimmt. Sie besteht aus dichter Binde substanz, die sich mit der VAN GIESON-Färbung rötet und nirgends die Charaktere echt elastischen Gewebes zeigt. Am dorsalen Gefäß erscheint sie als Bildungsprodukt besonderer verästelter Bindegewebszellen (BERGH), die ihr außen, zwischen den Muskelfasern, anliegen. An den übrigen Gefäßen ist sie abzuleiten von epithelartig in ihrem Umkreis gelagerten Zellen, die am Bauchgefäß und an allen Arterien kontraktiler, an den Venen und

Kapillaren nicht kontraktiler Natur sind und ganz allgemein als Wandungszellen bezeichnet werden sollen. Die nicht kontraktilen Wandungszellen, von BERGH irrtümlicherweise als Endothelzellen aufgefaßt, bilden umfangreiche, der Intima innig aufliegende Platten mit undeutlicher Sarkstruktur, denen außen helle, nur wenig abgeplattete, meist deutlich vorspringende Kerne innerhalb geringer Sarkreste von mannigfaltiger Form anhaften, die von den Platten nicht gesondert werden können. Die Kontur der Platten tritt bei Versilberung scharf hervor und zeigt ziemlich regelmäßige Form. An den kontraktilen Wandungszellen sind die Platten weit minder regelmäßig begrenzt, derart, daß die durch Versilberung hervortretenden Konturen vielfach gewunden verlaufen. In den Platten selbst treten zirkulär verlaufende, zu Bändern angeordnete Fibrillen hervor, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen und durch deren Ausbildung die gebuchtete Zellkontur bedingt erscheint. An den Nephridien kann man Wandungszellen beider Arten studieren; die Gefäße mit reich gewundenen Silberlinien entsprechen den Arterien, die anderen den Venen (EBERTH). Vor allem am Bauchgefäß, aber auch an den arteriellen Schlingen, sind die Fibrillen deutlich quergestreift; dieser Befund stellt außer Zweifel, daß es sich um Muskelfibrillen (— nach BERGH sollen es, gleich der Intima, bindegewebige Bildungen sein —) handelt, was ferner auch daraus hervorgeht, daß bei niederen Oligochäten auch das Rückengefäß teilweise den gleichen Bau aufweist. Somit sind beim Regenwurm alle Gefäße mit Ausnahme der kleineren Venen und der Kapillaren kontraktil. Am wichtigsten kontraktilen Gefäß (Rückengefäß) fehlen die Wandungszellen, und es kommen dafür typische, glattfaserige (nach BERGH doppelt schräg gestreifte) Muskelfasern vor, denen die Kerne in einem unscheinbaren Zellkörper anliegen. Man findet eine innere Ring- und eine äußere Längsmuskulatur, die beide einschichtig entwickelt sind.

Die frei im Cölom verlaufenden Gefäße sind von einem platten Cölothel überzogen, das dorsal und lateral am Rückengefäß, sowie an den angrenzenden freien Abschnitten der Darmgefäße, als Chloragogenewebe entwickelt ist.“

Leider sagt uns der Verfasser nicht, was zu erfahren von Wichtigkeit wäre, ob es auch solche frei verlaufende Gefäße mit nicht kontraktilen Wandzellen gibt, die außer den Wandzellen noch einen besonderen Cölothelüberzug besitzen. Ich habe Grund, zu vermuten, daß solche Gefäße nicht existieren.

SCHNEIDER polemisiert gegen BERGH, welcher behauptete, daß ganz allgemein bei den Anneliden ein Endothel fehlen soll, und welcher die von ihm (SCHNEIDER) als Endothel (Vasothel) in Anspruch genommenen Zellen „als innere Bindegewebszellen oder als Blutzellen, die sich an die Intima angelegt haben“, deutete. SCHNEIDER sagt:

„Indessen ist die Anordnung und Ausbildung der betreffenden Zellen auch an kleineren Gefäßen (sowohl Arterien als Venen) eine so charakteristische, daß unbedingt von einem Endothel gesprochen werden muß, das z. B. bei den Hirudineen (siehe dort) eine bemerkenswerte Beschaffenheit annimmt. Eine Beziehung des Endothels zu den Blutzellen soll nicht bestritten werden; es könnte aber eher das Endothel als Bildungsherd von Blutzellen aufgefaßt werden, wofür z. B. auch die Befunde bei den Nemertinen sprechen. Schon die Anwesenheit der Klappen und des bei vielen Anneliden vorkommenden Herzkörpers, der eine Endothelwucherung repräsentiert, setzt die Anwesenheit eines Endothels voraus.“

Demgegenüber ist zu bemerken, 1) daß die angezogenen Gefäße der Hirudineen — es handelt sich um *Hirudo medicinalis* — überhaupt keine Gefäße, sondern kanalartige Abschnitte (Sinusse) des echten Cöloms sind, denen als solchen ein echtes Cöllothel zukommt, und 2) daß ich der Auffassung der Klappen als Gefäßendothelwucherungen die andere gegenüberstelle, daß sie cölexotropische Produktionen des Cölothels sind.

C. Hirudinea.

Auch in dieser Abteilung muß ich bis auf LEYDIGS klassisches Lehrbuch der Histologie (1857) zurückgehen, in welchem drei Schichten der Wand der kontraktile Gefäße der Anneliden als *Intima*, *Muscularis* und *Adventitia* beschrieben werden.

„Die *Muscularis* hat Ring- und Längsmuskeln (*Hirudo* z. B.), die aber beide nicht streng zirkulär und longitudinal verlaufen, sondern an Flechtwerke erinnern. Die Fasern der Ringmuskeln sind breiter als die der Längsmuskeln. Zu äußerst kommt eine weiche bindegewebige Hülle (*Adventitia*) mit einzelnen Kernen und ist öfters pigmentiert, z. B. an den Stammgefäßen bei *Haemopsis*.“

Bei nicht kontraktilem Gefäßen fehlt die *Muscularis*, während die *Intima*, z. B. am Bauchgefäß von *Piscicola* von ziemlicher Dicke ist.

„Am Bauchgefäß von *Clepsine* und *Piscicola* bemerkt man noch die Eigentümlichkeit, daß nach der Länge des Gefäßes ein längsgestreiftes Band zieht, gegen welches sich die *Intima* in feinere und gröbere Ringfalten legt, wodurch das ganze Gefäß einem Stück des Grimmdarmes der Säugetiere ähnelt. Bei *Clepsine* sind zwei solche einander gegenüberstehende *Ligamenta* zugegen. Ein *Epithel* des Gefäßlumens fehlt.“

Erwähnenswerte Angaben über die Struktur der Gefäßwand der Hirudineen finde ich seit LEYDIG erst wieder bei OKA (1894), der sie bei *Clepsine* studierte.

„Sämtliche Gefäße sind mit einer Wandung versehen. Wo das Gefäß frei in einer Lakune liegt, wird die Wand aus zwei Schichten gebildet, einer äußeren, bindegewebigen und einer inneren, epithelialen, während an solchen Stellen, wo das Gefäß der Bindegewebsmasse eingelagert ist, die erstere Schicht natürlich wegfällt.“

Die dicksten Wandungen haben die kontraktile Kammern des Rückengefäßes. Ein Schnitt durch eine solche zeigt folgendes:

„Nach außen sieht man eine dünne Schicht von bindegewebiger Substanz, in welche eine Anzahl von Kernen eingelagert ist. Diese Schicht ist nichts anderes als die Fortsetzung von gewöhnlichem Bindegewebe des Körpers. Weiter innenwärts von dieser Schicht findet sich eine zweite, die eigentliche Wand des Blutgefäßes. Sie ist verhältnismäßig sehr dick und besteht aus Zellen, welche je mit einem großen runden Kern versehen sind. In diesen Zellen eingebettet sieht man eine Masse von faseriger Substanz, welche offenbar regelmäßig angeordnet ist und wahrscheinlich die Kontraktion der Kammern verursacht. In der ganzen Länge des Dorsalgefäßes konnte ich keine andere Schicht auffinden und da es keine besondere Muskelhülle gibt, so scheint es, daß die innere Schicht, d. h. die Wand des Gefäßes selbst kontraktile ist.“

Im Ventralgefäß ist die innere Schicht bei weitem nicht so dick, wie im Rückengefäß.

Ich muß gestehen, daß mich sowohl die Beschreibung als die Abbildung (Fig. 29, Taf. V) in Verlegenheit setzen. Die äußere Schicht von Bindegewebe kann zwar als Peritonealepithel gedeutet werden, denn die Gefäßstämme liegen bei *Clepsine* in Cölo-sinussen. Aber mit der inneren kontraktile Zellenlage mit den großen eingebetteten Kernen und der undeutlich faserigen Substanz im Innern kann ich bei Hirudineen nichts anfangen. Von meinem theoretischen Standpunkte aus wäre zu erwarten, daß die innere Wand aus Muskelfasern besteht, die mit denen in der Darmwand übereinstimmen, also aus echten Röhrenfasern.

In seiner vorläufigen Mitteilung über die interessante, borsten-tragende Hirudineenform *Acanthobdella peledina* sagt A. KOWALEVSKY (1896), daß die Wandung des Rückengefäßes im vorderen Körperteil große Muskelzellen enthalte, deren Kerne Vorsprünge in den Hohlraum des Gefäßes hinein verursachen.

Sehr interessant sind die Resultate, zu denen H. BOLSIUS 1896 beim sorgfältigen cytologischen Studium der „glande impaire de l'Haementeria officinalis“ gelangt. Sie fallen um so mehr ins Gewicht, als von einer Voreingenommenheit, was die Gefäßstruktur anbetrifft, bei BOLSIUS nicht die Rede sein kann, denn

er wußte nicht, daß die „glande impaire“, die er für eine über dem Rüssel liegende und in die Rüsselscheide einmündende Drüse hielt, in Wirklichkeit, wie KOWALEVSKY einwandfrei gezeigt hat, der von ihm als Herz bezeichnete, stark muskulöse, vordere Teil des Rückengefäßes ist.

Nach BOLSIUS ist die Lichtung der vermeintlichen Drüse intracellulär. Im Protoplasma der muffförmigen Zelle, die das Lumen beherbergt, liegt an einer Stelle der große bläschenförmige Kern. Um den Kern herum liegt eine in zirkulärer Richtung gestreckte Zone feinkörnigen Protoplasmas. Der ganze übrige Teil der sehr dickwandigen Zelle ist faserig und zwar verlaufen die Fasern fast ausschließlich zirkulär. Freilich sollen daneben auch noch radiäre und sogar longitudinale vorkommen, doch lassen mich die Figuren gänzlich daran zweifeln. Für BOLSIUS nämlich handelt es sich um eine retikuläre Plasmastruktur, in welcher die zirkulären Elemente nur prädominieren.

„Mais dans notre objet, il semble, que dans toutes les couches du réticulum général c'est l'élément circulaire qui est toujours prépondérant. L'élément radial y est assez fort aussi (man sieht auf den Querschnitten nichts davon), quoique moins apparent, mais les trabécules à direction longitudinale y sont à peine distinctes.“

Die Muffzelle ist außen von einer scharf abgegrenzten Membran „d'une finesse extrême“, innen von einer dickeren, doppelt konturierten Haut begrenzt. Außen ist die vermeintliche Drüse von einer bindegewebigen Propria ausgekleidet, welche gewiß das Peritonealepithel darstellt.

In Wirklichkeit stellt offenbar jede Muffzelle eine ringförmig geschlossene dicke Röhrenmuskelzelle dar, deren Rindenschicht in Fibrillen kontraktiler Substanz differenziert ist, während in der Achse das Bildungsplasma mit dem großen Kern zurückbleibt.

Das Drüsensekret, welche das Lumen der vermeintlichen Drüse und ihres Ausführungsganges erfüllt, enthält nach BOLSIUS lymphoder blutkörperchenähnliche Zellen. Die Abbildung 3 zeigt solche Zellen, an einer Stelle der inneren Wand des Organes in einer Schicht anliegend, die ein Endothel-Enthusiast, wenn es sich um ein Gefäß handeln würde, und es handelt sich ja um ein solches, für ein Endothel halten würde. BOLSIUS, unbefangen wie er ist, hält die betreffende Schicht gewiß mit Recht für ein Koagulum mit eingeschlossenen Blutkörperchen.

In seinen Ichthyobdelliden-Untersuchungen macht Jo-

HANSSON (1896) auch Angaben über die Blutgefäßstruktur. Ich referiere im wesentlichen über die schwedisch geschriebene Abhandlung und schalte das in der deutschen Hinzugefügte ein. Die Wand des Rückengefäßes besteht aus einer sehr dünnen Membran, in welcher man nur sehr selten Kerne entdecken kann. Da, wo das Rückengefäß ganz oder teilweise frei im dorsalen Sinus liegt, kommt zu dieser Wand noch eine äußere Membran mit Kernen hinzu, die aber die Wand des dorsalen Sinus ist (d. h. Peritonealepithel). Bei allen untersuchten Arten finden sich Ringmuskelfasern. Bei *Abranchus* treten dieselben an zerstreuten Stellen auf und immer so angeordnet, daß unmittelbar nacheinander zwei dünne Muskelfasern folgen, welche zusammen den Kanal umfassen, je eine von jeder Seite, wobei sie also sehr schmale Muskelringe bilden, die gewöhnlich in großen Abständen voneinander gelegen sind.

Die Abbildung Fig. 51 zeigt deutlich, daß die Muskelringe selbst ausschließlich die ganze Gefäßwand da bilden, wo das Gefäß nicht in einem Cölomsinus liegt. Die Anordnung der Muskelringe wäre also ungefähr die von zwei Siegelringen, die man so aneinander legt, daß bei dem einen die zum Siegel verdickte (in unserem Falle den Kern enthaltende) Stelle nach rechts, in dem anderen nach links gerichtet ist.

JOHANSSON fährt fort: Bei *Piscicola* hingegen, und ganz besonders deutlich bei den beiden *Callobdella*-Arten, entbehrt das Rückengefäß in der Hodenregion des Körpers vollkommen des Muskelbelages, ausgenommen vorn in jedem Segment, wo es von einem ziemlich kräftigen Ringmuskel, der aus mehreren Fasern besteht, umgeben ist.

Hierzu findet sich in der deutschen Arbeit die wichtige, auch durch Abbildungen belegte Ergänzung:

„Nur vorn in jedem Segment wird das Gefäß von einem aus wenigen halbkreisförmigen Muskelzellen bestehenden Ringmuskel umgeben.“

Wie die Abbildung zeigt, ist jede Muskelzelle schmal halbmondförmig. Die Zellen liegen symmetrisch rechts und links und ergänzen sich zu Ringen, die Kerne liegen in den Seitenlinien. Die ganze Anordnung erinnert auffallend an die Herzstruktur vieler Arthropoden.

Im Vorderkörper hingegen ist die Wand des Rückengefäßes „von einer zusammenhängenden Muskelschicht umgeben, die aus dicht aneinander liegenden halbkreisförmigen Ringmuskelzellen besteht“.

Betrachtet man die hierzu gehörige Figur 3, so ergibt sich sofort, daß die JOHANSSONSche Ausdrucksweise etwas ungenau ist; es muß entweder heißen: die Wand des Rückengefäßes etc. wird von einer . . . Muskelschicht gebildet (nicht umgeben!) oder: das Lumen wird von einer solchen Muskelschicht umgeben! Denn außer den Muskelhalbringen kommt in der Wand des Gefäßes nichts vor.

Interessant ist das Verhalten der Gefäßwand in der Blindarmregion, wo das Gefäß durch bald enge, bald weite Oeffnungen mit dem Darmblutsinus in Verbindung steht. Text und Abbildungen belehren uns darüber, daß es ein Teil der Ringmuskulatur des Darmes resp. des Darmblutsinus ist, welcher die Wand des hier noch unvollständig gesonderten Rückengefäßes darstellt.

Im Anschluß an diese Darstellung des Rückengefäßes möchte ich auf gewisse Beziehungen desselben zum dorsalen Cölomsinus hinweisen. Wo das Rückengefäß vollständig geschlossen ist, muß sein Lumen nach der Theorie anfänglich ein Spaltraum zwischen den beiden Lamellen des dorsalen Mesenteriums gewesen sein, welches das rechte Cölom vom linken über dem Darm trennte. Von diesem Gesichtspunkte aus ist es wichtig, zu erfahren, daß der Dorsalsinus bei den Ichthyobdelliden durchaus nicht durchgängig unpaar ist, so daß das Rückengefäß frei in ihm verlaufen würde. An gewissen Stellen ist er deutlich paarig und hier liegt das Rückengefäß resp. sein Lumen zwischen den medialen Wänden der paarigen Sinusse (Fig. 4, 6, 8 der deutschen Arbeit, Fig. 3, 84 und 85 der schwedischen). In Fig. 7 wird es ventralwärts frei, indem sich die beiden seitlichen Sinusse unter Schwund des trennenden Mesenteriums unter ihm ineinander öffnen; wenn das nämliche auch dorsalwärts geschieht, kommt es ganz frei in den unpaar gewordenen Rückensinus zu liegen, behält aber seine vom Sinus entlehnte Wand bei.

Diese Verhältnisse scheinen mir besonders deshalb auch eine große Bedeutung zu haben, weil sie geeignet sind, Licht zu werfen auf ähnliche Vorkommnisse in anderen großen Abteilungen des Tierreichs; ich habe dabei hauptsächlich den Dorsalsinus und das Rückengefäß der Mollusken und den Bauchsinus mit dem Bauchgefäß der Tunicaten im Auge; nur heißt der Sinus hier Perikard und das kontraktile Gefäß Herz!

Von den Gefäßschlingen im vorderen Körperteil sagt JOHANSSON, daß ihre Wand hier und da stark verdickt sei und

Kerne enthalte. Die Abbildung eines Querschnittes erinnert etwas an die der Querschnitte der Oligochätengefäßschlingen mit intracellulärem Lumen, nur daß beim Egel (*Abranchus*) der Zellkörper gegen das Lumen vorspringt.

Von der Bauchgefäßwand entwirft JOHANSSON folgende Schilderung. Sie ist immer dicker als im Rückengefäß und besteht an den Stellen, wo das Gefäß im Ventralsinus liegt, aus 2 Schichten, von denen die äußere Sinuswand und nur die innere eigentliche Gefäßwand ist. Der ganzen Länge des Kanals entlang sieht man seitliche Verdickungen der Wand, bisweilen gehören beide der äußeren Schicht an, bisweilen die eine der äußeren und die andere der inneren, bisweilen wieder beide der inneren. In diesen Verdickungen finden sich Kerne (d. h. in jeder je ein Kern), in der äußeren oft auch eine gesonderte Membran.

Muskelfasern kommen in der Regel in der Wandung des Bauchgefäßes nicht vor. Bloß bei *Platybdella anarrhichae* scheint dieses Gefäß in seiner vorderen Hälfte mit einem kräftigen Muskelbelag versehen zu sein. Leider gibt Verf. hierzu keine Abbildung.

Aus naheliegenden Gründen möchte ich vermuten, daß die Halbringe der inneren Schicht des Bauchgefäßes, die da seine ganze Wand bilden, wo es nicht vom Bauchsinus eingeschlossen ist, kontraktile Muskelzellen sind.

Im Jahre 1899 beschäftigt sich ARNOLD GRAF in seinen „Hirudineenstudien“ mit der Struktur der Gefäßwände von *Clepsine*. Er hebt hervor, daß sowohl Rücken- als auch Bauchgefäß eine muskulöse Wandung besitzen.

„Von Interesse ist die Erscheinung, daß bei *Clepsine complanata* die Muskelzellen des Dorsalgefäßes miteinander stark anastomosieren.“

Die Aufeinanderfolge der Schichten im Dorsalgefäß ist nach GRAF die folgende: Zu äußerst liegt eine homogene, kutikuläre Schicht, in welche die Ringmuskeln eingebettet sind. Darauf folgt eine fibrilläre Schicht, bestehend aus kontraktiven Längsfibrillen. GRAF glaubt nicht, daß es sich hier um bloße Falten handelt. Zu innerst liegt die Epithelzellenschicht.

Ich muß leider die Richtigkeit dieser Darstellung in wichtigen Punkten durchaus bezweifeln, schon nach dem, was ich selbst gesehen habe. Die Darstellung der Ringmuskulatur dürfte im ganzen zutreffend sein, aber mit der inneren Längsmuskulatur, oder gar mit dem Endothel ist es sicherlich nichts. Ich glaube, jeder, der

mit der Hirudineenhistologie aus eigener Anschauung einigermaßen vertraut ist, wird den Abbildungen des inneren Epithels des Rücken- und Bauchgefäßes von Clepsine, die GRAF in Fig. 3 und 4 bietet, das größte Mißtrauen entgegensetzen. Die Endothelzellen haben nach diesen Abbildungen nicht einmal die Größe der Kerne der Blutkörperchen. Auch Fräulein ARNESEN, die auf meine Anregung hin die Gefäßstruktur bei Hirudineen untersucht, ist bis jetzt nicht im stande gewesen, irgend ein Endothel zu entdecken.

In seiner Arbeit über *Haementeria costata* (1900) beschreibt A. KOWALEVSKY das Herz dieser Hirudineenform. Im frischen Zustande ist es vollständig durchsichtig,

„on dirait un tube de verre disposé entre les autres organes environnants“.

Die Wandungen sind sehr muskulös und bestehen aus großen Muskelzellen mit entsprechend großen Kernen. Die Muskelwand ist von einer bindegewebigen Scheide umhüllt.

Ueber die Verlaufsrichtung der Muskelzellen finden sich keine Angaben. Nach Fig. 88, die einen Querschnitt darstellt, sollte man keinen Augenblick im Zweifel sein, daß es sich um dicke, ringförmige Muskelzellen handelt, deren kontraktile Substanz in zirkuläre Fibrillen differenziert ist. Der riesige Kern liegt in der Tiefe dieser muskulösen Wand lateral am Gefäß. Da, wo er liegt, ist die Zelle verdickt. Im Lumen ist geronnenes Blut und an der Wand sind in solchen Gerinnseln 2 Kerne dargestellt. Die Längsschnitte zeigen dieselben Schichten: außen die bindegewebige Scheide (Peritoneum?) und innen die großen Muskelzellen mit den Anschwellungen, in denen die großen Kerne liegen. Kein Zweifel, ein Endothel fehlt und das Blut bespült direkt die Muscularis. Kein Zweifel auch, das Gefäßlumen ist intracellulär, die Anschwellungen der Muskelzellen mit den Kernen alternieren auf den Abbildungen der Längsschnitte rechts und links. Doch zeigen diese Abbildungen ein Detail, das die Auffassung der Muskelzellen als Ringmuskelzellen erschwert, sie sind nämlich sehr deutlich quergestreift dargestellt. Es bleibt mir angesichts der auf dem Querschnitt Fig. 88 dargestellten, sehr deutlichen zirkulären Faserung nichts anderes übrig, als anzunehmen, daß die abgebildeten Längsschnitte einigermaßen tangential geführt sind und daß, zumal an dickeren Schnitten, die zirkulären Fibrillen den Eindruck der Querstreifung hervorrufen.

D. Echiuridea.

In seiner zweiten Abhandlung zur Kenntnis der Gephyreen erklärt SPENGLER (1880) seine Beobachtungen über den Bau der Gefäße von *Echiurus Pallasii* für lückenhaft.

„Ich weiß nicht, ob eine innere Zellauskleidung vorhanden ist. Ich fand nur eine dünne Membran mit eingestreuten Kernen und in oder auf dieser liegend Muskelfasern, vorwiegend longitudinale Bündel bildend, und als äußerste Schicht einen Peritonealzellenbelag, dessen Elemente stets viel rotbraunes Pigment enthalten“

1886 macht RIETSCH Angaben über die Struktur der Gefäßwandungen der Echiuriden, die, wie mir scheint, sehr der Nachuntersuchung bedürfen. In meinen Zweifeln über einzelne Punkte werde ich durch die Betrachtung der Hauptfigur (Fig. 98, Taf. XXI) bestärkt. a) *Bonellia minor*. Die Peritonealhülle des Darmblutsinus setzt sich direkt in die Wandung der aus ihm ihren Ursprung nehmenden Gefäße fort. Diese Wandung besteht aus einem zelligen, verdickten, elastischen, mehrschichtigen Peritoneum. Die Peritonealzellen enthalten hauptsächlich in den äußeren Lagen kleine Pigmentansammlungen.

„Dans certaines régions on trouve des fibres musculaires longitudinales assez minces dans l'épaisseur des parois vasculaires.“

In der Wand des übrigens nicht genauer untersuchten Rückengefäßes sollen sich dickere Längsmuskelfasern und dünnere Ringmuskelfasern finden. b) Genauer hat RIETSCH das Rückengefäß von *Thalassema Neptuni* untersucht. Seine Angaben lauten:

„On y distingue, sur les coupes transversales, une couche externe de cellules allongées perpendiculairement à la lumière du vaisseau et une couche interne de grandes cellules arrondies; tous ces éléments sont munis de noyaux. Entre les deux couches viennent s'intercaler des fibres musculaires longitudinales, en général externes et des fibres transversales plus minces en général internes; ordinairement elles sont encore séparées les unes des autres par des éléments cellulaires.“ Diese Anordnung scheint weder auf Querschnitt noch auf Längsschnitten sehr regelmäßig zu sein; „il serait inexact par exemple de parler de couches musculaires, et ce vaisseau se trouve constitué encore en somme par un épaississement péritonéal que viennent renforcer des éléments élastiques.“

Die zitierte Abbildung (Fig. 98) soll einen Querschnitt („un peu oblique probablement“) des Rückengefäßes darstellen. Ich kann die Vermutung nicht unterdrücken, daß es sich um einen tangentialen Anschnitt handelt, auf dem selbstverständlich das Peritonealepithel auf beiden Seiten der Muscularis auftreten muß.

Vom Bauchgefäß von *Thalassema* sagt RIETSCH, daß seine Wand aus einer inneren Lage ziemlich regelmäßiger Zellen und aus einer äußeren Lage hoher, senkrecht auf der Lichtung stehender Zellen bestehe, welche letztere ventralwärts in die doppelte Wand des Mesenteriums übergehe. Zwischen den beiden Zellagen des Gefäßes verlaufen longitudinale und besonders zirkuläre Muskelfasern. Die letzteren sollen sich zwischen die beiden Lamellen des Mesenteriums fortsetzen.

JAMESON (1899) behauptet, der Darmblutsinus von *Thalassema Neptuni* stehe nicht mit dem Blutgefäßsystem in Verbindung!

„I regret that I have been unable, owing to the state of preservation of my material, to make any observations upon the periintestinal sinus discovered by RIETSCH in *Bonellia* and *Thalassema*. I can however determine the presence of such a structure, and am convinced that it is not, in this species, continuous with the blood vascular ring which embraces the hinder part of the crop.“

Die Arbeit enthält nichts Histologisches.

Nach EMBLETON (1901) hat *Echiurus uncinatus* überhaupt kein echtes Blutgefäßsystem. Die Rüsselkanäle münden an der Basis des Rüssels in die Leibeshöhle.

Die vorstehende Zusammenstellung zeigt nur das Eine, daß unsere Kenntnisse von der Struktur der Blutgefäße der Echiuriden absolut ungenügend sind.

3. Ueber Bildungen, die vermutlich aus der Cölo- wand hervorgehen und sich exotropisch in das Hämocöl hinein produzieren: Klappen, Klappenzellen, Herzkörper, Blutdrüsen, Hämocyten.

(Thesen No. 36, 37, 38, 39, p. 200; Taf. III, Fig. 26, 27.)

A. Hirudinea.

Ich will in diesem Abschnitte die Hirudineen voranstellen, weil bei ihnen gewisse wichtige Erscheinungen, die uns lebhaft interessieren, am besten beobachtet worden sind. Zu diesen gehört in erster Linie auch die Bildung der geformten Elemente des das Hämocöl erfüllenden Blutes. Als Bildungsstätten dieser Elemente werden schon seit langer Zeit die Klappen im Rückengefäß der Hirudineen angesehen.

Die Klappen der Hirudineen wurden zuerst von LEO im

Jahre 1835 entdeckt, aber erst 1849 durch LEYDIG genauer beschrieben. Für Clepsine lautet die LEYDIGSche Beschreibung folgendermaßen:

„Eigentümlich sind dem Rückengefäß die Klappen: weiche, gelappte Körper, die in das Gefäßlumen vorragen und dasselbe bei der Kontraktion des Gefäßes kammerartig absperren. Es bestehen dieselben aus 8—10 elementaren Zellen, welche außer einem feinkörnigen Inhalte Kern und Kernkörperchen besitzen und wohl nur durch ein weiches Bindemittel zusammengehalten werden. Diese eigentümliche Verbindungsweise macht es erklärlich, daß bei nur einigermaßen tumultuarischen Bewegungen des Rückengefäßes die Zellen sich lösen und im Blute fortgeschwemmt werden.“

Von den Klappen von *Piscicola* sagt LEYDIG, sie haben dieselbe Struktur, wie bei Clepsine. Das, was er von der leichten Zerstörbarkeit dieser Klappen bei Clepsine ausgesagt habe, gelte auch für *Piscicola*.

In einer klassischen Abhandlung behandelte sodann C. KUPFFER 1864 die Klappen der Rüsselegel als blutbereitende Organe. Untersuchungsobjekt war *Piscicola*.

Die Klappen dieser Form sind nach KUPFFER stumpf-kegelförmig. Es gibt ihrer 15—20. Sie kommen meist an Knickungsstellen oder Einschnürungen der Wand des Rückengefäßes vor. Der Bau der Klappen macht sie für die mechanische Aufgabe, die ihr Name andeutet, nicht sonderlich geeignet.

„Gegenüber der heftigen Bewegung und dem starken Drucke, dem sie wechselnd unterliegen, ist ihre Widerstandsfähigkeit sehr gering. Eine jede besteht aus einem Agglomerat rundlicher Zellen, deren Gesamtheit von einer durchsichtigen dünnen Hülle umgeben ist.“

Das ganze Agglomerat sieht traubenförmig aus. Die Hülle will KUPFFER nicht als Membran verstanden wissen. Er hat Klappen isoliert und zerrissen, ohne Reste einer Membran jemals wahrzunehmen.

„Vielmehr erblickt man nur eine zähe Masse, die die Zellen untereinander verklebt und in dünner Lage sie an der Oberfläche überzieht.“ „Die Zellen selbst sind rundlich, bis birnförmig, prall gewölbt, von blasser, wenn auch bestimmter Grenzlinie umschrieben, leicht granuliert und lassen einen runden Kern meistens nur matt erscheinen.“

Ihr Zusammenhang wird, je näher zur Oberfläche der Traube, um so loser. Wie LEYDIG bereits beobachtet hat, lösen sich

„bei turbulenten Bewegungen des Rückengefäßes — wie sie vorkommen, wenn durch den Druck eines schweren Deckblattes

auf das Tier der Zirkulation Hindernisse bereitet werden — Abteilungen von der Klappe los.“ „Beobachtet man ein Tier, an dem dieser Vorgang sich ereignet hat, nachträglich noch längere Zeit, so sieht man die abgelöste Portion, wenn sie so groß war, daß sie von dem Strom nicht in die Zweige hineingedrängt werden konnte, in dem Rückengefäß umhergetrieben werden und in die einzelnen Zellen zerfallen, denen das Lumen der Zweige gestattet, in die Zirkulation zu gelangen.“

Die an der Klappe durch die Ablösung entstandene Lücke wird bald wieder durch Nachschub ausgefüllt, wie direkte Beobachtung am lebenden Tier zeigt, die leicht möglich ist, da die Oberflächlichkeit des Rückengefäßes die Zählung der Klappen gestattet.

„Solche Ablösung geht indessen nicht bloß infolge gewaltsamer Einflüsse vor sich. Vielmehr scheint es die physiologische Ordnung zu sein, daß stetig der traubenförmige Körper die, wenn ich mich so ausdrücken darf, **reifen** Zellen an seiner Oberfläche einbüßt und durch eigene Vegetation wieder ersetzt.“

Die Ablösung geschieht in folgender Weise. Die äußerste Zelle lockert sich aus dem Verbände. Bei den lebhaften Bewegungen der Klappe macht sie die weitesten Exkursionen; der stete Zug, den sie so erfährt, dehnt die Bindemasse, an der sie hängt, allmählich zu einem Faden aus.

„So kann es mehrere Tage währen, bis dann der Faden reißt und die Einzelzelle fortgetrieben wird.“

Das eben Geschilderte hat KUPFFER wiederholt gesehen. Diese Feststellung ist so wichtig, daß auch die näheren Umstände angeführt werden sollen:

„Frisch eingefangene Tiere zeigten solche Anhänge an den Klappen, von verschiedener Länge der Fäden. Einmal bestand der Anhang aus 2 Zellen hintereinander, die vorderste mit der zweiten, die zweite mit der Gesamtmasse durch gleich lange Fäden verbunden. Ich habe den Vorgang durch tägliche Beobachtung desselben Tieres während einer Woche sich langsam vorbereiten sehen. Dabei befolgte ich die Vorsicht, die Tiere vor jedem Drucke zu behüten, indem ich sie in einem flachen Uhrglase unter Wasser betrachtete. Es ist das mühsam und zeitraubend, denn in der beschränkten Wassermenge setzen sich die Tiere nicht so bald fest. Ist das aber geschehen, so bleiben sie stundenlang bewegungslos. Uebrigens trägt der pralle Körper der *Piscicola* ein dünnes Deckblatt ganz ohne Beeinträchtigung der Zirkulation.“

Außer dieser Loslösung der großen Zellen beobachtete KUPFFER noch eine zweite Weise der Substanzabgabe von seiten der

Klappen. Es wird dabei eine Zelle, gewöhnlich die größte, der Traube ersetzt

„durch einen Haufen aneinander haftender kleiner rundlicher Körper“.

Sie haben einzeln kaum den halben Durchmesser des Kernes der Klappenzellen. Dann löst sich ein Körperchen nach dem anderen los und schwimmt im Blutstrom davon. Der Prozeß der Ablösung sämtlicher währt mehrere Tage. KUPFFER glaubt, annehmen zu müssen,

„daß die vorgeschobenen reifen Zellen endogene Brut bilden bis zur Anfüllung der Mutterzelle, dann plötzlich bersten und den Haufen aneinander haftender Brutzellen an ihrer Stelle zurücklassen“. „Diese Körner nun unterscheiden sich in keinem Stücke von den Blutkörperchen der *Piscicola*. Dieselbe Größe, Form und optische Beschaffenheit.“ KUPFFER resümiert: „Die Klappen im Rückengefäß der *Piscicola* sind blutbereitende Organe.“

Von den ganzen, sich loslösenden Zellen nimmt er an, daß sie bald zerfallen und daß ihre Bruchstücke sich früher oder später in der Blutflüssigkeit auflösen. Auch bei *Clepsine* beobachtete er die Loslösung ganzer Zellen von den Klappen.

1865 sagt LEYDIG, daß er sehr geneigt sei, die KUPFFERSche neue Auffassung hinsichtlich der physiologischen Bedeutung der Klappen als Blutkörperchen bereitender Organe der früheren Ansicht vorzuziehen.

Ueber die Entstehung der Amöbocyten des Blutes der Hirudineen findet sich bei BOURNE (1884) die Bemerkung, daß sie wahrscheinlich in den Wänden der Kapillargefäße gebildet werden. Jedenfalls findet sich bei *Pontobdella* an der Innenfläche dieser Gefäße nacktes, amöboides Protoplasma mit eingebetteten Kernen. Was die Klappen anbetrifft, so bestätigt BOURNE ihr Vorkommen im Rückengefäß, allein über ihre Bedeutung sagt er nichts. Die KUPFFERSche Abhandlung scheint ihm unbekannt geblieben zu sein.

In BOURNES Abhandlung findet sich eine eingehende Darstellung der verschiedenen bindegewebigen Elemente, die im Körper der Hirudineen eine so wichtige Rolle spielen, besonders auch des vaso-fibrösen und des Botryoidalgewebes. Die BOURNESche Untersuchung ist in dieser Beziehung eine Erweiterung einer früheren diesbezüglichen Arbeit von RAY LANKESTER (1880). Das Botryoidalgewebe und seine „vaso-fibröse“ Modifikation, das Gefäßfasergewebe, sind für uns von besonderer Bedeutung, weil sich herausgestellt hat, daß sie exotropische Wucherungen

der embryonalen Cölomwände sind. Es handelt sich um groß-zellige, unregelmäßig verästelte, bisweilen netzförmig verbundene, nicht selten aufgeknäuelte, bisweilen gelappte oder unregelmäßig eingeschnürte Stränge zwischen Darm und Körperwand, die von Kanälen durchzogen sind, die bald intercellulär, bald — dies gilt besonders von den feineren — intracellulär sind. Das Protoplasma der Zellen ist meist dicht mit braunen Körnern erfüllt, die auch im Lumen der Kanäle angetroffen werden. Anfänglich — so scheint es — sind die Stränge solid und sie werden erst dadurch zu Gefäßen, daß in ihnen intercellulär oder intracellulär Lumina auftreten, die sich miteinander in Verbindung setzen. Verschiedentlich wird behauptet, daß sie mit den Blutgefäßkapillaren kommunizieren.

Ueber die Klappen im Rückengefäß der Hirudineen, die er bei *Clepsine sexoculata* und *bioculata* und bei *Piscicola geometra* studiert hat, äußert sich CUÉNOT (1891) dahin, daß ihre Rolle als cytogene Lymphdrüsen sehr wahrscheinlich sei. Er hat zwar nicht direkt beobachtet, daß sich Amöbocyten von ihnen loslösen, er hat aber konstatiert, daß diese letzteren absolut identisch mit den Klappenzellen sind.

Im Jahre 1894 untersucht auch OKA die Klappen von *Clepsine*. Er bestätigt die Angaben, daß sich in jeder Kammer des Dorsalgefäßes eine Klappe finde,

„welche offenbar bei der Kontraktion des Gefäßes als Ventil diene“; was mir unverständlich ist. Die Beschreibung lautet:

„Sie (die Klappe) besteht aus einer Gruppe von Zellen, welche keine besonderen Membranen, aber ansehnliche Kerne besitzen und infolgedessen einen wenig differenzierten Habitus aufweisen. Jede Zelle ist mit einer fadenförmigen Verlängerung versehen, welche sie an der Gefäßwand befestigt. Diese Verlängerung kann man sogar bis in die Wand selbst verfolgen. Der Zelleib besteht aus nacktem Protoplasma, dessen Grenze einfach und glatt ist. Die fadenförmigen Verlängerungen sowie die Zellen selbst sind zu einer Masse verklebt. Man trifft nicht selten Zellen mit 2 Kernen, welche wahrscheinlich Zwischenstadien der Zellteilung darstellen. Die Zahl der Zellen ist bei jungen Tieren ganz gering; sie beträgt ungefähr 10 bei einer ca. 15 Tage alten *Cl. complanata*. Mit dem Wachstum des Tieres nimmt die Zahl zu und bei einem erwachsenen Exemplare von *Cl. complanata* habe ich mehr als 50 solcher Zellen beobachtet.“

OKA beschreibt sodann die Blutkörperchen als ca. 10 μ große, nackte, amöboide Zellen mit kleinem Kern. Gelegentlich vorkommende zweikernige Zellen deutet er als Teilungsstadien. Ueber die Herkunft der Hämocyten sagt OKA:

„Unter allen Geweben des Körpers zeigen die Zellen der Klappen die größte Aehnlichkeit mit den amöboiden Zellen, welche ich hier als Blutkörperchen in Anspruch nehme; die Lage der Klappen in der Blutflüssigkeit läßt uns schon von vornherein vermuten, daß sie in irgend einer Beziehung zu den Blutkörperchen stehen.“

Der Umstand, daß die Blutkörperchen viel kleiner sind als die Klappenzellen, sei kein Hindernis für die Annahme ihrer Entstehung aus den letzteren,

„da die Blutkörperchen schon ausgebildetes, die Zellen der Klappen aber noch in Bildung begriffenes Gewebe sind“.

Soviel OKA aus seinen eigenen Untersuchungen schließen kann,

„ist die Annahme sehr wahrscheinlich, daß die Zellen der Klappen sich durch Teilung vermehren und dann aus der Gruppe loslösen, um als freie amöboide Zellen in der Blutflüssigkeit zu flottieren. Wie ich schon erwähnt habe, vermehren sich die freien Blutkörperchen noch weiter.“

OKA hat bei *Clepsine* nichts aufgefunden, was die BOURNESCHE Annahme rechtfertigen könnte, daß die Blutkörperchen aus der Wandung der Kapillaren entstehen. Er macht gegenüber BOURNE auf gewisse Verschiedenheiten zwischen Blut- und Cölym-lymphe aufmerksam und betont auch den Unterschied zwischen den großen Cölymocyten und den kleinen Blutkörperchen, konstatiert aber zugleich, daß die letzteren auch in den Cölymlakunen vorkommen. Das ist für ihn eine Schwierigkeit, da nach ihm eine Kommunikation zwischen Cölym und Blutgefäßsystem nicht existiert.

Von Interesse ist, was BOLSIVS 1896 über den Inhalt der „glande impaire“ (in Wirklichkeit das Herz) von *Haementeria officinalis* sagt, den er als Drüsensekret betrachtet. Dem koagulierten Sekret findet er Körperchen beigemischt, die, nach ihrer Größe, dem Aussehen des Kernes und des Protoplasmas und ihrem Verhalten zu Farbstoffen zu urteilen, Cölymkörperchen, d. h. blutkörperchenähnliche Zellen seien. BOLSIVS zerbricht sich darüber den Kopf, wie diese Blutkörperchen in die Drüse gelangen. Für uns ist von Bedeutung die unbewußt erkannte Aehnlichkeit der Hämocyten und Cölymocyten.

Diese Uebereinstimmung und die der Cölym-lymphe und der Blutflüssigkeit betont im selben Jahre (1896) auch JOHANSSON. Er beschreibt kurz die Klappen im Rückengefäß und zweifelt nicht daran, daß sie die Blutkörperchen liefern, glaubt aber, daß sie daneben noch die Funktion wirklicher Klappen haben.

Ueber die Rolle des Botryoidalgewebes der Hirudineen sprechen sich WILLEM und MINNE (1899) dahin aus, daß sie eine ausschließlich exkretorische sei, ähnlich derjenigen des Chloragogengewebes. Les cellules botroïdales de Nephelis

„peuvent rejeter dans le milieu qui les baigne des sphérules de sécrétion; celles-ci subissent le sort des corpuscules qui peuvent se rencontrer flottant dans le système circulatoire: capturés par des amibocytes, ils vont échouer avec eux dans les entonnoirs modifiés, où leur substance sert peut-être à la nutrition de cellules formatrices d'éléments sanguins“.

In der KOWALEVSKYSchen Abhandlung über *Haementeria costata* (1900) ist für unser Thema von besonderem Interesse die Beschreibung einer mit dem Rückengefäß verbundenen Lymphdrüse. Das Herz dieser Form, ein in der Clitellarregion stark entwickelter, sehr muskulöser Teil des Rückengefäßes, setzt sich nach vorn in ein medianes Gefäß fort, welches, der Rüsselscheide entlang verlaufend, an einer Stelle jene Lymphdrüse beherbergt, um dann, hinter der Gegend der Augen angekommen, sich in 2 Aeste zu gabeln. Die Lymphdrüse besteht bei der jungen *Haementeria* aus an der Muscularis der Gefäßwand innen befestigten Zellen, welche die Gestalt von Lymphkörperchen haben. Bei den erwachsenen Formen bilden diese Zellen ein schwammiges Gerüst im Innern des Gefäßes, in dem ein axialer enger Durchgang existiert.

„Le sang qui doit traverser cette glande, passe sans doute par le passage central et aussi par les petits canaux latéraux et il est pour ainsi dire filtré.“

„Cette glande d'après la disposition et la forme des cellules appartient encore à la catégorie des glandes des valvules, mais plus déformées que celles du cœur. Les valvules du vaisseau dorsal des Hirudinées“ (und *Haementeria* besitzt sie auch), „outre leurs fonctions comme régulateurs du courant sanguin, sont généralement regardées comme des glandes lymphatiques; dans cette glande ce caractère est exprimé encore avec plus de netteté que chez les autres espèces“ (de valvules, mihi). „Peut-être cette structure spongieuse pourrait avoir aussi le but, dans le cas d'un faible resserrement des parois extérieures de la glande, d'empêcher le retour du courant sanguin.“

Rückblick.

Werfen wir nun einen Rückblick auf die vorstehende Zusammenstellung, so ergibt sich, daß alle Forscher in der Auffassung einig sind, daß die Klappen im Rückengefäß der

Hirudineen, unbeschadet anderer, wohl mechanischer Funktionen, Bildungsstätten der (amöboiden) Hämocyten sind. Die Ansicht stützt sich 1) auf die direkte Beobachtung der Loslösung von Elementen von den Klappen beim lebenden Tier und 2) auf die cytologische Aehnlichkeit der Klappenzellen und Blutkörperchen. Der Ursprung der Klappen selbst der Hirudineen ist zur Zeit noch gänzlich unerforscht.

B. Oligochaeta.

Im Jahre 1865 fand LEYDIG klappenähnliche Gebilde im Rückengefäß von *Phreoryctes Menkeanus* auf. Er sagt von ihnen, daß es sehr zarte und vergängliche, helle, kolbenartige oder birnförmige Gebilde seien, die wahrscheinlich segmental auftreten und offenbar Zellen darstellen. An frischen Präparaten heben sie sich schon durch ihr farbloses Wesen von der umgebenden Blutflüssigkeit ab. Sie scheinen immer in der Vierzahl beisammenzusitzen;

„dabei zeigen sie noch eine Gruppe kleiner Fettkügelchen im freien Ende. Ist ein solcher Körper abgerissen, so hatte ich mehrmals Bilder, als ob er durch Muskelfäserchen angeheftet gewesen sei.“

In der Literatur spielen Angaben über blasenförmige Gefäßerweiterungen an den Nephridien des Regenwurmes eine Rolle, die von GEGENBAUR (1853), LANKESTER (1865) und CLAPARÈDE (1869) herrühren. Es genügt für meinen Zweck, daß ich diese Angaben an der Hand des CLAPARÈDESchen Referates kurz anführe.

„GEGENBAUR sagt bereits, er habe sie stets mit einem roten Blutkörperchen einschließenden Koagulum ausgefüllt gesehen. Auch sah LANKESTER ein ‚granular matter‘ innerhalb derselben. Wirklich finde ich regelmäßig in denselben einen Haufen Kerne, die wahrscheinlich von einer Teilung eines gewöhnlichen Kernes der Gefäßwand abstammen. Solche Kerne kann ich nicht wohl mit GEGENBAUR für Blutkörperchen halten, da solche bekanntlich dem Regenwurm abgehen.“

Sowohl GEGENBAUR wie CLAPARÈDE fanden übrigens solche Gefäßblasen auch anderswo, z. B. an den Geschlechtsdrüsen, Borstensäcken und Dissepimenten.

Zur Ergänzung der Literaturliste füge ich noch hinzu, daß auch WILLIAMS (1858) und D'UDEKEM (1863) die Anschwellungen der Nephridialgefäße beim Regenwurm beobachtet haben.

1874 beschreibt PERRIER bei den Lumbriciden kurz ringförmige Verdickungen der inneren Epithelschicht des Rückengefäßes, in der Nähe der hinteren Oeffnung jeder Ampulle (Anschwellung) des Gefäßes, und erkennt ihnen nur die Funktion von Klappen zu. Solche Klappen finden sich auch da, wo die „Herzen“ aus dem Rückengefäß ihren Ursprung nehmen.

In die Kategorie intravasaler Lymphorgane gehören, wie ich vermute, auch die Bildungen, die VEJDOVSKY (1879) in den Anschwellungen des Rückengefäßes von Enchyträiden beschrieben und als Muskelzellen gedeutet hat.

„Bei den Gattungen *Anachaeta* und *Enchytraeus* treten an den Wandungen der herzartigen Anschwellungen des Rückengefäßes zahlreiche sternförmige, glänzende Zellen hervor, die durch ihre verästelten Ausläufer untereinander verbunden sind.“ „Ich betrachte sie als Muskelzellen, die in den Wandungen der besprochenen Herzen die Kontraktionen und Dilatationen ausüben.“

Diese Deutung ist doch wohl ausgeschlossen.

VEJDOVSKY war nie im stande, bei den Enchyträiden Blutkörperchen im Blute aufzufinden.

1881 beschrieb EDMOND PERRIER bei der Lumbricidenform *Pontodrilus* variköse Anschwellungen „à parois parsemées de nombreux noyaux“ der zu den Segmentalorganen verlaufenden Gefäße, die in der Literatur als Blutdrüsen öfter angeführt werden. PERRIER verglich sie mit den ähnlichen Anschwellungen, die CLAPARÈDE u. a. an den Nephridialgefäßen von *Lumbricus* angetroffen hatten.

In seiner Monographie der Oligochäten (1884) konnte VEJDOVSKY mitteilen, daß nunmehr das Vorhandensein von Blutkörperchen durch eigene und fremde Untersuchungen bei allen Oligochäten mit Ausnahme der Enchyträiden und Naidomorphen sicher gestellt sei. Ich will einige Befunde, die für unser Thema von besonderem Interesse sind, hervorheben:

„Bei *Aeolosoma quaternarium* sind sie (die Blutkörperchen) an der oberen Wand des Rückengefäßes reihenweise befestigt und stellen kugelige, 0,002 mm große, mit glänzendem Plasma und einem äußerst kleinen Kernkörperchen versehene Gebilde dar, die sich wahrscheinlich niemals von der Gefäßwand los-trennen, um in dem Blutstrome zu flottieren“,

also sedentäre Blutkörperchen! Aehnliche Gebilde finden sich bei *Aeolosoma tenebrarum* und *Ehrenbergii*.

„Bei der letztgenannten Art findet man im Lumen des Rückengefäßes eine Reihe der hintereinander folgenden glänzenden Zellen, die mittels feinen verästelten Fäden an den Gefäßwänden erscheinen.“

Hierzu bemerke ich: das sind doch wohl die nämlichen Bildungen, wie die sternförmigen Zellen im Rückengefäß der Enchyträiden.

Bei den Chaetogastriden findet VEJDOVSKY Bildungen, die den Klappen der Hirudineen entsprechen, welche KUPFFER als Blutzellen bereitende Organe erkannt hat.

„Bei Chätogaster diastrophus gewahrt man in dem Rückengefäß ziemlich spärlich vorkommende, aber durch vehemente Bewegungen sich auszeichnende, kegelförmige oder kugelige Körper, die mit ihrer Basis an der Innenwand des Gefäßes befestigt sind. Während der Dilatation des Gefäßes werden dieselben mit dem Blutstrom hin und her geschleudert, bei den Kontraktionen legen sie sich der Gefäßwand entlang. Im allgemeinen stellen sie weiche, traubenförmige Gebilde dar, die aus einem feinkörnigen undurchsichtigen Inhalt bestehen, in welchem 2—5 Kerne eingebettet sind. Bei sorgfältiger Beobachtung sieht man nun, daß einzelne Kerne sich von dem gemeinschaftlichen Mutterboden lostrennen und mit der farblosen Blutflüssigkeit fortgeschwemmt werden.“

Bei Tubifex kommen die Blutzellen nach VEJDOVSKY in ungeheurer Menge vor.

„An einzelnen Stellen des Rückengefäßes sieht man förmliche Haufen dieser Körperchen, während sie in den Seitengefäßen reihenweise gelagert sind.“

Sie hängen meistens mit der Gefäßwandung zusammen.

„Bei der Betrachtung der lebenden Tiere wird man gewahr, daß sich einzelne Körperchen von der Gefäßwandung lostrennen und mit der Blutflüssigkeit weiter befördert werden.“

Dieselben Verhältnisse finde man bei den Lumbriculiden. In der gelblich-roten, homogenen Blutflüssigkeit von Rhynehelmis Limosella liegen die Körperchen in allen Gefäßen reihenweise hintereinander.

„Auch an Querschnitten des Bauchgefäßes von Lumbriculus sieht man die in Rede stehenden Körperchen, die mit der Gefäßwandung zusammenhängen und in das Lumen der Gefäße hineinragen.“

Die Körperchen der Criodriliden und Lumbriciden stimmen mit denen der Tubificiden überein.

Am Schlusse seiner Uebersicht sagt VEJDOVSKY:

„Die Blutkörperchen der Oligochäten und höchst wahrscheinlich sämtlicher Annulaten nehmen nach dem Gesagten ihren Ursprung aus den Zellen der Gefäßwandungen.“

VEJDOVSKY fügt dann noch eine kurze Beschreibung der Vermehrung der Blutkörperchen durch Teilung hinzu.

Im Jahre 1886 beschrieb MICHAELSEN bei *Buchholzia appendiculata* einen Darmanhang, der ähnliche Beziehungen zum Blutsinus und Rückengefäß besitzt, wie der sogenannte Herzkörper anderer Anneliden. Da, wo der Magendarm nach vorn in den sehr engen Oesophagus übergeht (im 7. Segment), wuchern aus seinem dorsalen Teil

„zwei schlauchförmige, sich spärlich verästelnde Anhänge heraus, die sich jederseits derartig zusammenlegen, daß sie zwei in der dorsalen Mittellinie hart aneinander stoßende, kompakte, nach vorn in die Leibeshöhle hineinragende Massen bilden“,

die vom Peritoneum zu einem einheitlichen Darmdivertikel zusammengehalten werden.

„Das Lumen der Schläuche steht mit dem Darmlumen in Kommunikation. Zellgrenzen innerhalb der Schläuche konnte ich nicht zur Anschauung bringen. Der Darmblutsinus geht vom Magendarm auf den Divertikel über und durchtränkt sämtliche Zwischenräume zwischen den Schläuchen mit Blut. An dem vorderen Pole des Divertikels sammelt sich das Blut wieder und geht in das Rückengefäß über, das sich von der Spitze des Divertikels nach vorn durch die Leibeshöhle hinzieht.“

Ich halte es nun doch nicht für vollständig ausgeschlossen, daß es sich hier nicht bloß um Divertikel der Epithelwand des Magendarmes, sondern auch um sich diesen anschließende Teile eines echten Herzkörpers handelt.

Nach MICHAELSEN (1887) besitzen die *Mesenchyträen* farbloses Blut und einen Herzkörper, ähnlich demjenigen mancher Polychäten, wie *Terebellides Strömii* und *Pectinaria belgica*.

„In der ventralen Mittellinie fest an die Innenseite der Gefäßwand angelegt, zieht sich derselbe durch das ganze Rückengefäß hin. Er besteht aus verchieden großen Zellen mit deutlichen Zellwänden und Zellkernen und feiner Protoplasmagranaulation. Bei *M. mirabilis* und *M. primaevus* ist er dick, mit unregelmäßigen, oft starken Anschwellungen, im Querschnitt vielzellig. Bei *M. falciformis*, *M. Beumeri* und *M. flavidus* ist er dünner, fast glatt, mit nur schwachen Anschwellungen und zeigt im Querschnitt nur wenige Zellen.“

Einen derartigen Herzkörper hat MICHAELSEN bei keinem anderen Enchyträiden gefunden. Er glaubt, daß er als eine Einwucherung des Darmepithels in das Rückengefäß, analog dem Darmdivertikel von *Buchholzia*, angesehen werden müsse.

1888 beschreibt WALTER VOIGT den Herzkörper von *Branchiobdella varians*. Man erkennt an jungen, durchsichtigen Exemplaren,

„daß in den 3 ersten Körpersegmenten das Rückengefäß einen eigentümlichen Strang im Innern birgt, welcher an der ventralen Berührungsstelle mit ihm verwachsen, nach den Seiten und oben zu aber durch feine Fäden an die Wandung des Gefäßes befestigt ist.“

Der Strang ist hohl und enthält im Innern farblose Flüssigkeit, er kommuniziert nicht mit dem Gefäßlumen. An beiden Enden läuft der Schlauch in einen dünnen Faden aus, welcher an der Ventralseite des Rückengefäßes festgewachsen ist. Die Zellen des Organes gleichen den Chloragogenzellen, welche den Darm außen bekleiden.

Freischwimmende Blutkörperchen fehlen.

„Doch trifft man hin und wieder im hinteren Teile des Rückengefäßes vereinzelte Zellen, welche durch feine, fadenförmige Ausläufer an der Wandung befestigt sind. Ob dieselben als Blutkörperchen aufzufassen sind, mag dahingestellt bleiben.“

Sie kommen (gegen VEJDOVSKY) immer in geringer Zahl vor.

1888 konstatierte MICHAELSEN bei der Enchyträidenform *Stercutus niveus* das Vorhandensein eines das Rückengefäß durchziehenden Herzkörpers, der dieselbe Struktur und Lagerung besitzt, die er ein Jahr vorher für Mesenchyträen beschrieben hatte. Ueber die Funktion des Herzkörpers hat sich MICHAELSEN folgende neue Ansicht gebildet. Wenn bei der Kontraktion eines Schlauches das Lumen nicht vollständig zum Schwunde gebracht wird, so wird immer ein Teil der Inhaltsflüssigkeit einen Ausweg nach der entgegengesetzten Richtung finden.

„Es ist aber ersichtlich, daß lange, bevor dieser Punkt erreicht ist, die Kontraktionsfähigkeit des Schlauches ihre Grenze haben wird.“

Um diese Schwierigkeit zu heben, genügt die Einlagerung eines kompakten Stabes in den Schlauch.

„Indem die sich zusammenziehenden Schlauchwände den Stab fest umfassen, können sie das Lumen auf Null reduzieren, ohne die Grenze ihrer Kontraktionsfähigkeit zu erreichen.“

Die Rolle eines solchen Stabes soll nun nach MICHAELSEN eben der Herzkörper spielen.

In seiner Arbeit über das Nephridium von *Lumbricus* bestätigt BENHAM (1891) das Vorkommen der Blutgefäßerweiterungen

in diesem Organ. Er betont ihre Inkonstanz und daß sie auch auf den Septen vorkommen. Sie sind gewöhnlich mit Körperchen erfüllt. Die Ursache ihres Auftretens und ihre Funktion sind ihm unbekannt geblieben.

Die Beschreibung, die BEDDARD (1892) von der neuseeländischen Süßwasser-Oligochätenform *Phreodrilus subterraneus* gibt, enthält einige unser Thema berührende Beobachtungen. Das Endothelium der Blutgefäße ist nach dem Verf. hier und da, besonders an den Stellen, wo die Gefäße die transversalen Septen durchbrechen, verdickt und bildet klappenartige Gebilde. Es ist möglich, daß die Klappen, wie VEJDOVSKY glaubt, Bildungsstätten der Blutkörperchen sind. Andererseits aber möchte Verf. nicht, daß man die mechanischen Funktionen dieser Gebilde, welche bei allen Oligochäten, den Land- wie den Wasserformen, vorkommen, außer acht lasse.

BEDDARD beschreibt sodann unter dem Namen von Blutdrüsen ein Paar von Gefäßschlingen, die als weite, unregelmäßig gewundene Schläuche im 12. und 13. Segment das Supraintestinalgefäß mit dem Bauchgefäß verbinden. Die Wandung der Gefäßschläuche ist relativ dick, muskulös. „Its interior is almost entirely solid“, hier und da aber finden sich ansehnliche Blutklumpen. Die das Lumen fast ganz erfüllende Masse besteht aus Zellen, deren Anordnung vermuten läßt, daß sie nur stark verdickte Wandzellen sind. Sie sind groß, blasenförmig; ihr Plasma färbt sich in Boraxkarmin fast nicht, es enthält Körnchen. Sie erinnern am meisten an die großen Zellen, welche die Gefäßklappen der Oligochäten zusammensetzen. Verf. hält es ferner für möglich, daß diese Blutdrüsen die physiologischen Aequivalente des Herzkörpers der Enchyträiden und Polychäten sind.

In seiner Oligochätenmonographie (1895) äußert BEDDARD die Vermutung, daß die ursprüngliche Form des Herzkörpers ein in das Rückengefäß hineinragendes Darmdivertikel sei. Wenn der Herzkörper nicht mehr mit dem Darm zusammenhänge, so sei das eine Folge sekundärer Abschnürung.

Im selben Jahre (1895) beschreibt NUSBAUM Zellen, die mit der Wand des Rückengefäßes der Enchyträiden zusammenhängen. Er findet bei einigen Friedericien (z. B. *Friedericia Ratzelii*) im Plasma dieser Zellen viele gelblich-bräunliche Pigmentkörnchen eingebettet, die zuweilen so dicht angehäuft sind, daß sie den Zellkern fast gänzlich verdecken.

„Ein Teil der genannten Zellen liegt sehr dicht der inneren Fläche der Gefäßwand an, ein anderer dagegen mehr oder weniger weit von der letzteren entfernt, wiewohl immer mit dem Endothel des Gefäßes mittels feiner Ausläufer verbunden. Hie und da bilden die Ausläufer dieser Blutzellen eine Art sehr feinen Netzes, mit welchem die Zellen zusammenhängen.“

Diese Zellen sieht man nach NUSBAUM beim lebenden Tier „infolge des Stromes der Flüssigkeit ausgiebige, peitschenförmige passive Bewegungen nach vorwärts und nach rückwärts ausführen.“

Es erscheint ihm sehr wahrscheinlich, daß die genannten Zellen als Homologa der wahren Blutkörperchen anzusehen sind, die bei den Enchyträiden frei im Blute flottierend nicht vorkommen sollen.

UDE (1895/96) schreibt, wie wir früher gesehen haben, dem Darmblutsinus und den Gefäßen ein eigenes Endothel zu. Er fand (bei *Pachydriilus Pagenstecheri*) an einzelnen Stellen,

„daß von der Wandung des Rückengefäßes in das Lumen hineinragende Zellen hervorspringen“.

Es sind die von NUSBAUM beschriebenen Zellen, an denen dieser Forscher pendelnde Bewegungen beobachtet und von denen er (wie übrigens schon MICHAELSEN und VEJDOVSKY) angenommen hatte, daß sie die Blutkörperchen vertreten.

Diese Frage läßt UDE offen, dagegen scheint es ihm sicher, daß sie nichts anderes als weit in das Lumen vorspringende Endothelzellen sind. Man könne zwischen den niedrigsten Endothelzellen und den am weitesten in das Rückengefäß vorragenden alle möglichen Zwischenstufen beobachten.

Der Abhandlung von GUSTAV EISEN über „Pacific Coast Oligochaeta“ (1895 und 1896) entnehme ich folgendes: Blutdrüsen von *Pontodrilus Michaelseni*. Verf. fand solche Gebilde ausschließlich in den Kapillaren der Speichel- und Septaldrüsen, wo sie in sehr großer Zahl vorkommen. Die Zahl derselben ist bei verschiedenen Individuen wechselnd. Ihre Größe und Gestalt sind sehr verschieden. Einige enthalten nur einen einzigen Kern, der dann von einem Blutklumpen umgeben ist; andere wiederum enthalten eine sehr große Anzahl von Kernen, die dann in einer sackartigen Tasche am Ende des Kapillargefäßes gelegen sind. In einigen von den größeren Gefäßen der Speicheldrüsen nimmt die Blutdrüse die Form eines Herzkörpers an. Die cytologische Beschreibung, die mir unklar erscheint und nichts Verwendbares enthält, übergehe ich. Aehnliche Blutdrüsen,

wie bei *Pontodrilus* erwähnt EISEN bei *Sparganophilus Benhami*.

Die kontraktile Gefäßschlingen (Herzen) von *Aleodrilus Keyesi* im 10., 11. und 12. Segment bestehen aus 4 oder 5 aufeinander folgenden Ampullen. Zwischen je 2 Ampullen findet sich eine große, ringförmige Klappe, die weit in das Lumen vorspringt und die auf dem Längsschnitt ganz an Hirudineenklappen erinnert. Solche Klappen kommen auch an der Einmündungsstelle der Herzen in das Rückengefäß vor. Sie sind überall ventralwärts gerichtet. An der Basis einiger Klappen sieht man zwei Reihen sehr großer Zellen, deren Kerne 3- oder 4mal so groß sind, als die gewöhnlichen Klappenzellen. Drüsige Zellen, wie sie z. B. in den Gefäßen der Speichel- und Septaldrüsen bei *Pontodrilus* vorkommen, fehlen. An der Insertionsstelle der Klappen zeigt das Herz einen kräftigen Muskelring.

Im Jahre 1897 beschrieb MICHAELSEN sehr interessante Verhältnisse intravasaler Zellgebilde der westindischen Regenwurmform *Tykonus peregrinus*. In den Bluträumen dieser Form finden sich zweierlei Körperchen.

„Die einen sind selbsthaft und bilden kleine, ziemlich kompakte Zellengruppen, die von den Wandungen in das Lumen der Bluträume hineinragen.“

Verf. nennt sie Ventile.

„Sie finden sich jedesmal am Eingang in eines der kontraktile Blutgefäße, sowie an gewissen Stellen innerhalb derselben. Sie finden sich an der Ursprungsstelle der Gefäße aus dem Rückengefäß, an den lochartigen Kommunikationen zwischen Rückengefäß und Darmblutsinus, an den intersegmentalen Einschnürungen des Rückengefäßes und schließlich an den Enden der Intestinal- und Lateralherzen, nicht nur an den dorsalen (Einmündung in das Supraintestinalgefäß und in das Rückengefäß), sondern auch an den ventralen (Einmündung in das Bauchgefäß). Diese ventilartigen Körperchen bestehen aus kleinen, rundlichen und birnförmigen Zellen.“

Ihrem ganzen Aussehen nach erinnern sie an die Herzkörper von *Mesenchytraeus*. — Die zweite Form der Blutkörperchen sind die freien: kleine ellipsoidische Zellen, die sich durch die Farblosigkeit ihres Leibes von dem mit Pikrokarmin gefärbten Blut scharf abheben. Ueber ihre Entstehung teilt Verfasser nichts mit. — Von *Criodrilus Breymanni* gibt MICHAELSEN folgendes an:

„Im Vorderkörper (? Segment 8—17) enthält das Rückengefäß eigentümliche Körper, die an die Herzkörper gewisser Enchy-

träiden (*Mesenchytraeus*, *Stercutus*) und anderer Chätopoden (*Terebellides*, *Pectinaria*) erinnern. Es sind kompakte, plump birnförmige Körperchen, die zu zweien in jedem Segment von der Wandung des Gefäßes in das Lumen desselben hineinragen. Ihre Ansatzstelle liegt ventral, dicht vor der dissepimentalen Einschnürung, in den ersten der betreffenden Segmente etwas weiter nach vorn.“

Sie dienen wahrscheinlich als Ventile (Herzklappen).

Im selben Jahre (1897) kommen NUSBAUM und RAKOWSKI wieder auf die kontroversen Zellen im Rückengefäß der Enchyträiden zurück, vermögen sich aber der Ansicht von UDE, daß sie nur eine besondere Sorte von Endothelzellen seien, nicht anzuschließen. Sie werden wiederum beschrieben als

„saftige Zellen, die reich an Plasma sind und außerdem sehr viele, dicht angehäufte, größere und kleinere, gelbliche bis bräunliche Sekretkörnchen enthalten“,

von denen sich in den eigentlichen, sehr platten Endothelzellen keine Spur findet. Die Zellen sind gestielt oder ungestielt, aber Uebergänge zu den Endothelzellen haben die Verfasser nicht beobachten können.

„Im hinteren, herzartig angeschwollenen Teile des Rückengefäßes sind die genannten Zellen mehr oder weniger gestreckt und polygonal, bilden verschiedenartige, dünne Ausläufer, dringen tief ins Innere des Gefäßes ein, sind größtenteils mittels feiner Fasern mit der Endothelwand verbunden und verbinden sich netzartig miteinander . . .“

Die Verfasser betonen wiederum die Ähnlichkeit dieser Zellen mit denen des Herzkörpers von *Mesenchytraeus* nach MICHAELSEN und glauben ferner, Beziehungen zu den verschiedenen als Blutdrüsen bezeichneten Gebilden bei Oligochäten auffinden zu können. Ihre physiologische Rolle sei jedoch noch dunkel.

COGNETTI teilt (1899) über die Klappen des Rückengefäßes der Enchyträiden folgendes mit: Das Herz von *Anachaeta Camerani* besteht aus pulsierenden Anschwellungen im 5., 6. und 7. Segment. Die Klappen, die sich hier befinden, bestehen eine jede aus einer einzigen sternförmigen Zelle, die an der Gefäßwand durch Protoplasmafilamente befestigt ist. Solche Klappen hat Verf. auch bei *Friedericia bichaeta* NUSB. subsp. *tenuis* MICH., bei *Enchytraeus Bucholzii* BUCH und *Friedericia Ratzelii* EIS. beobachtet, wo sie an den Stellen vorkommen, wo das Rückengefäß die Dissepimente durchbohrt. Jede Klappe wird von einer oder von 2 Zellen gebildet. Außer diesen intersegmental gelagerten Klappen finden sich bei *Friedericia bichaeta* subsp. *tenuis* und anderen *Friedericia*-Arten im

Lumen des Rückengefäßes noch zahlreiche andere derartige, sternförmige Zellen vor. Ähnliches fand Verf. bei *Henlea leptodera* VEJD. Mit UDE (gegen NUSBAUM) hält er die Klappenzellen für Endothelzellen.

In seinen wichtigen Untersuchungen „über den Bau der Gefäße bei den Anneliden“ (zweite Mitteilung, 1900) hat BERGH auch die Klappen bei *Lumbricus riparius* berücksichtigt.

„Die schon genannten Klappen im Rückengefäß und in den Herzen — in den nicht kontraktiven Gefäßen fehlen sie — sind merkwürdige Gebilde, deren Entwicklung zu ermitteln nicht ohne Interesse wäre. Sie kommen in folgender Anordnung vor: Im Rückengefäß findet sich in jedem Segment ein Paar, am Hinterende des Segments, dicht vor dem hinteren Dissepiment gelegen. Sie sind voluminös, springen stark in das Lumen vor und füllen dasselbe größtenteils aus. Bisweilen meinte ich, dicht hinter den Klappen eine Verdickung der Ringmuskulatur zu sehen, doch wage ich nicht zu behaupten, daß dies eine konstante anatomische Einrichtung sei. In den Herzen beobachtet man bekanntlich sehr häufig quere Einschnürungen, welche diesen Gefäßen ihr so häufiges perlschnurartiges Aussehen geben. Dicht ventral im Verhältnis zu jeder solchen queren Einschnürung liegt nun ein solches Klappenpaar; sie sind außerordentlich leicht zu beobachten.“

„Die Klappen sind Anhäufungen kleiner, nackter, körniger Zellen, deren Grenzen an Schnitten oft schwer unterscheidbar sind. Sie liegen an der Innenseite der LEYDIGSchen Intima und sind selbst mit keinem solchen inneren Ueberzug versehen, sondern springen nackt in das Lumen des Gefäßes vor. Es ist dies gewiß ein merkwürdiges anatomisches Verhältnis, daß an der Innenseite der allgemeinen Grenzmembran solche isolierte Zellgruppen vorkommen; es wäre, wie gesagt, wertvoll, über ihre Genese Aufschluß zu erhalten. Ob sie, wie einige Autoren (KUPFFER, VEJDOVSKY, BEDDARD) behaupten, Beziehungen zur Bildung der Blutkörperchen haben, vermag ich nicht zu sagen, halte es aber nicht für unwahrscheinlich. Daneben haben sie wohl aber jedenfalls bei den Lumbriciden eine mechanische Rolle für die Zirkulation.“

Eingehende Untersuchungen über den Herzkörper der Oligochäten hat (1900) DE BOCK veröffentlicht. Er hat ihn bei *Rhynchelmis limosella*, *Tubifex rivulorum*, *Nais serpentina*, besonders genau aber bei *Lumbriculus variegatus* untersucht. DE BOCK gibt folgende Charakteristik des Herzkörpers:

„Le corps cardiaque est un organe situé dans l'intérieur du système vasculaire, d'ordinaire du vaisseau dorsal, se composant de cellules attachées les unes aux autres de manière à former une bande ou un cordon d'une certaine longueur. Ces cellules sont souvent pourvues de membranes distinctes et renferment ordinairement

des granulations. Elles présentent souvent un aspect vésiculeux ou vacuolisé, ou semblent quelquefois presque vides, ne contenant, sauf les granulations mentionnées, que de plus ou moins rares coagulations fibreuses ou finement granuleuses. Mais il y a toujours des cellules renfermant un protoplasme plus solide. Ce cordon est droit ou replié, son intérieur est creux ou non, ses extrémités peuvent s'attacher à la paroi vasculaire."

Bei *Lumbriculus variegatus* sind die Zellen des Herzkörpers dicht gedrängt, sie sind zu Gruppen oder Massen von wechselnder Gestalt angeordnet. Meistens bilden sie einen ununterbrochenen Strang vom 7. oder 8. bis zum 15. Segment oder darüber hinaus. Auf einem Querschnitt trifft man gewöhnlich 3 oder 4 Zellen. Vor und hinter dem Strang finden sich gewöhnlich noch kleine Gruppen solcher Herzkörperzellen, die bisweilen nur aus 4 oder 5 Elementen bestehen. Oefter ist der Strang an den intersegmentalen Einschnürungen des Rückengefäßes unterbrochen. Immer liegt der Herzkörper der ventralen Wand des Gefäßes an, von wo er mehr oder weniger weit in die Lichtung vorspringt. Bisweilen verstopft er dieselbe vollständig.

„Quelquefois, quand le vaisseau dorsal est bourré de cellules, elles entrent dans le sinus sanguin qui entoure l'intestin, ou même de côté, dans les vaisseaux latéraux aveugles.“

Für mich ist folgende Auslassung von DE BOCK besonders bemerkenswert:

„Il est impossible de ne pas comparer le corps cardiaque aux cellules chloragogènes qui revêtent l'intestin et le vaisseau dorsal, comme tant d'auteurs l'ont déjà fait depuis CLAPAREDE. EISIG, dans sa belle monographie des Capitellides, lui donne même le nom de »intravasale Chloragogendrüse«. Ces comparaisons sont pour la plupart basées sur le rôle physiologique, probablement analogue, des cellules chloragogènes et des cellules intravasculaires, toutes les deux renfermant des granulations de même nature à peu près. Mais la ressemblance me paraît être encore plus évidente chez les Oligochètes, spécialement chez le *Lumbriculus*, qu'elle ne l'est chez les Polychètes, vu l'identité presque complète de la structure histologique des éléments du corps cardiaque avec les cellules chloragogènes.“

Immerhin macht DE BOCK sofort einige Vorbehalte, indem er sagt, daß die für die Chloragogenzellen am meisten charakteristischen Einschlüsse, die lichtbrechenden, gelbbraunen oder grünlichen Körner, in den Herzkörperzellen nicht vorkommen, sondern durch schwarze oder schwärzliche Körnchen ersetzt sind.

Bei *Nais serpentina* bilden die großen, hellen Herzkörper-

zellen, die im vorderen Teile des Rückengefäßes vorkommen, keine langen Stränge. Sie bleiben meist isoliert und stehen in Abständen oder sie bilden, indem sie miteinander verbunden sind, kurze Ketten. Bisweilen enthalten sie sehr feine und sehr spärliche Körnchen.

Bei *Tubifex rivulorum* besteht der Herzkörper aus einzelstehenden oder zu kleinen Gruppen vereinigten Zellen. Diese Gruppen füllen gelegentlich (wahrscheinlich während der Systole) das Lumen des Gefäßes vollständig aus. Die Herzkörperzellen sind übrigens bei *Tubifex* sehr inkonstant und fehlten bei einem beobachteten Exemplar gänzlich.

Ueber *Enchytraeus humicultor* sagt DE BOCK:

„J'ai pu voir de nombreuses cellules de sang, prenant parfois des formes très surprenantes, même celle d'étoiles irrégulières.“

Etwas einem Herzkörper Ähnliches aber hat er nicht gefunden.

Nach DE BOCK sind die Blutkörperchen der Oligochäten immer Amöbocyten, wie die Lymphkörperchen des Cöloms. Er hat sie bei den erwähnten *Lumbriculus*-, *Rhynchelmis*-, *Tubifex*- und *Nais*-Arten und außerdem noch bei *Stylaria lacustris* und *Enchytraeus humicultor* beobachtet. Die Amöbocyten finden sich entweder frei flottierend im Blut, dann sind sie selten amöboid, meistens ellipsoidisch oder ovoidisch, bisweilen sogar langgestreckt. Im Zustande der Ruhe stellen sie der Gefäßwand innen aufsitzende Körperchen dar oder entsenden ihre amöboiden Fortsätze. Bei *Enchytraeus* erinnern sie ganz an die von NUSBAUM und RAKOWSKI bei *Friedericia* beschriebenen Zellen des Rückengefäßes, die DE BOCK also als Amöbocyten betrachtet,

„tout en étant d'accord avec ces auteurs au sujet de l'homologie qu'ils leur attribuent avec d'autres formations cellulaires“.

Der folgende Passus ist für die Endothelfrage von Bedeutung:

„Le plus souvent, on voit les amibocytes du sang en train de remper sur la paroi du vaisseau. Leur corps s'allonge alors et peut prendre une longueur considérable: en même temps il devient très mince et fin. Le noyau seul forme un petit renflement dans le corps. Dans cet état, les cellules, collées sur la face intérieure du vaisseau, offrent bien l'aspect de noyaux de l'endothélium. Mais les extrémités de l'amibocyte se détachent ou s'élévent parfois un peu, ce qui permet d'éviter toute confusion. Je suis loin de prétendre que l'endothélium du vaisseau ne puisse être de nature cellulaire, mais je crois que l'on s'est souvent trompé, en considérant des amibo-

cytes comme des noyaux de la couche intérieure du vaisseau.“

Verf. beschreibt dann Wanderungen der Blutkörperchen. Sie sollen sich aber auf das Eindringen ins Darmepithel beschränken, wo die Blutkörperchen vielleicht auf phagocytärem Wege sich mit gewissen Exkretstoffen beladen, um sie in den Darmsinus zu transportieren. Er hat ferner ihre Vermehrung durch amitotische Teilung beobachtet. Was ihren Ursprung anbetrifft, so erinnert er an die Angaben von LEYDIG, KUPFFER und VEJDOVSKY, nach denen die Klappen Bildungsstätten von Blutkörperchen sind. Aehnliche Zellwucherungen, die an verschiedenen Stellen des Blutgefäßsystems vorkämen, findet nun DE BOCK bei den Lumbriculiden nicht. Dagegen glaubt er, eine cytogene Blutdrüse in einer medioventralen Erweiterung des Darmsinus entdeckt zu haben. In dieser Erweiterung findet man auf Querschnitten 2 oder 3 große Zellen, die wie Cölomleukocyten aussehen, und daneben einige kleine Blutamöbocyten. In einem Falle sah er mehrere solche Blutkörperchen mittelst dünner Protoplasmafäden mit den großen Zellen, in denen er öfter amitotische Teilung beobachten konnte, zusammenhängen, ganz wie wenn sie im Begriffe wären, sich von ihnen loszulösen. Es muß aber nach Verf. auch in Erwägung gezogen werden, daß die Cölomleukocyten die Fähigkeit haben, aus dem Cölom in den Blutsinus einzudringen. Bei 2 Exemplaren erschien die mutmaßliche Blutkörperdrüse sehr reich entwickelt.

„Chez l'un d'eux surtout, le sinus intestinal formait dans la ligne ventrale de grands sacs remplis en partie de sang, mais renfermant en outre une quantité considérable de cellules. Les corpuscules de ces cellules formaient une seule masse énorme de protoplasme finement granuleux, dans laquelle on ne pouvait pas distinguer les contours des éléments constitutifs. C'était donc un grand plasmodium contenant de nombreux noyaux qui, par leur ressemblance avec ceux des amibocytes typique du sang, prouvaient leur homologie avec ceux-ci.“ „En outre le sac contenait un petit nombre de ces grandes cellules semblables aux lymphocytes, et décrites ci-dessus.“

Das Plasmodium enthält keine Körnchen oder etwaige phagocytär aufgenommene Körperchen, wie das bei den freien Amöbocyten des Blutes der Fall ist.

„Je n'ai pas de preuve directe pour supposer, que cette formation sous-intestinale est un organe destiné à la production des amibocytes, mais je ne vois pas quelle autre fonction on pourrait lui attribuer.“

Verf. beschreibt dann ausführlich die Cölo-Amöbocyten und kommt zu dem Resultat:

„que, sauf pour la grandeur et quelques caractères histologiques différents, les amibocytes du sang et ceux du coelome se ressemblent sous tous les rapports“.

Er fragt sich dann, ob beide Zellgruppen nicht vielleicht einen gemeinsamen Ursprung haben. Ich erinnere hier daran, daß nach meiner Vermutung allerdings die Cölo-mocyten und Hämocyten ähnlichen Ursprung haben, daß die ersteren endotropische, die letzteren exotropische Bildungen der Gonocölwand sind.

In einem weiteren Teile seiner Arbeit erörtert DE BOCK die Frage nach dem Ursprung des Herzkörpers. Er gelangt, gestützt auf gewisse Befunde, zu der Vermutung, daß die Elemente des Herzkörpers metamorphosierte Blutzellen sind, die sich im Rückengefäß etablieren.

Folgende Beobachtung ist, wenn sie sich bestätigt, von großer Bedeutung. Das Rückengefäß ist bei Lumbriculus von dem darunter liegenden Darmblutsinus, mit dem es übrigens an vielen Stellen kommuniziert, nur durch das aus Chloragogenzellen bestehende Peritoneum getrennt. Der Herzkörper liegt der ventralen Wand des Rückengefäßes an. Auf dieser Seite soll nun die Wand des Rückengefäßes nicht selten offen sein, so daß der Herzkörper in direkter Verbindung mit den darunter liegenden Chloragogenzellen des Cölo-moms steht. Verf. glaubt, daß diese Oeffnung wohl zum Durchtritt von zelligen Elementen der unmittelbaren Nachbarschaft diene.

„Il s'agit donc ici de savoir si les cellules chloragogènes entrent dans le vaisseau, ou si au contraire les cellules intravasculaires en sortent. Comme je l'ai dit plus haut, ces deux espèces de cellules se ressemblent à un tel point que l'on peut aisément les confondre, à moins que les cellules chloragogènes ne renferment pas de grandes quantités de grains jaunâtres et réfringents, ce qui n'est pas toujours le cas. Il est donc impossible de reconnaître une cellule de l'une de ces deux sortes, au milieu d'un amas de cellules de l'autre espèce.“

„On pourrait donc admettre que les cellules chloragogènes entrent dans le vaisseau dorsal et y forment le corps cardiaque pour être ensuite phagocytées par les amibocytes.“

DE BOCK ist aber nicht dieser Ansicht, sondern er glaubt vielmehr und führt einige Gründe dafür an, daß die Zellen des Herzkörpers, der ja nach ihm aus einer Ansammlung

von Blutamöbocyten hervorgeht, durch die Oeffnungen in der ventralen Wand des Rückengefäßes austreten. Was aus ihnen wird, weiß er freilich nicht. Man kann sie in den Chloragogenmassen nicht mehr unterscheiden. Sie verschwinden vollständig in ihnen.

„Je n'ai pu observer si elles sont phagocytées par les lymphocytes, ou si elles persistent peut-être, en prenant l'apparence et le rôle des cellules chloragogènes.“

Ich will hierzu einige kurze Bemerkungen machen. DE BOCK bildet die ventrale Unterbrechung in der Wand des Rückengefäßes an der Stelle des Herzkörpers in 2 Figuren, Fig. 29 und 30, ab. Ich muß gestehen, daß Fig. 29 in mir Zweifel aufkommen läßt, ob es sich um ein normales Vorkommnis handelt. Dagegen kommt mir Fig. 30 überzeugend vor. Doch scheint mir die Annahme, die DE BOCK verwirft, viel wahrscheinlicher zu sein, nämlich die, daß es sich um Einwucherung der cöllothelialen (in diesem Falle aus Chloragogenzellen bestehenden) Gefäßwand in das Gefäßlumen handelt. Daß die Zellen des Herzkörpers zur Bereicherung der Chloragogenzellenschicht des Cöloms beitragen, erscheint mir vollends unwahrscheinlich. Neue Untersuchungen sind dringend nötig.

Rückblick.

Die Uebersicht der Beobachtungen zeigt ein großes Wirrwarr, aus dem sich nur folgende Punkte als solche herauschälen lassen, über die einige Uebereinstimmung herrscht: 1) die cytologische Aehnlichkeit des Herzkörpers mit dem Chloragogenewebe, die vielleicht auf genetischer Verwandtschaft beruht und 2) Beziehungen der amöboiden, freien Blutkörperchen zu sessilen Zellen oder Zellengruppen (Klappen) oder Zellmassen, die an der Innenseite der Gefäßintima liegen und oft als sogen. Klappen auftreten.

C. Polychaeta.

Das Organ, das jetzt nach SALENSKY gewöhnlich als Herzkörper bezeichnet wird, ist bei Polychäten schon lange bekannt (DELLE CHIAJE, COSTA, RATHKE, OTTO, DUJARDIN, MAX MÜLLER, QUATREFAGES, CLAPARÈDE). Es hat für uns keinen Zweck, auf diese ältere Literatur einzugehen. Wir beginnen mit CLAPARÈDE,

der 1873 eine eingehende und bedeutungsvolle Schilderung des Organes bei den sedentären Anneliden entwarf.

„Une particularité très-singulière de certaines Annélides sédentaires, est de renfermer dans l'intérieur du vaisseau dorsal un organe de couleur sombre (brun, verdâtre ou même noir), qui peut obstruer la plus grande partie du calibre. Dans mes »Annélides de Naples« j'ai signalé ce singulier fait pour les Cirrhatuliens et la *Terebella multisetosa*. Je l'ai vérifié depuis pour différentes autres espèces de Térébelles. Pour l'*Audouinia filigera*, j'avais cru, en examinant le vaisseau en état de pulsation, pouvoir interpréter l'organe en question comme formé par plusieurs bandelettes longitudinales. Toutefois, l'examen d'une coupe transversale du vaisseau enseigne que l'organe brun est, en réalité, un boyau, dont la paroi présente de nombreux replis longitudinaux. Les replis produisent dans la vue de face l'apparence de bandelettes. Ce boyau déplié aurait un diamètre près de deux fois aussi considérable que le vaisseau lui-même. Son épaisseur étant très-grande, il ne reste que bien peu de place pour le passage du sang entre les replis. Chez la *Terebella flexuosa* la substance brune forme deux masses lobées, dont l'une est appliquée contre la partie supérieure du vaisseau, l'autre contre la partie inférieure. Ces deux masses ne sont pas indépendantes, car, dans plusieurs sections on les trouve réunies entre elles par d'épais cordons de substance brune. Dans l'organe brun de l'*Audouinie*, les plus forts grossissements ne m'ont fait distinguer que de très-fins granules colorés, disséminés dans une masse fondamentale. Dans celui de la Térébelle, j'ai trouvé, en outre, de petits nucléus. La signification de ces organes est entièrement obscure. Il faut peut-être les assimiler à la substance chloragogène. Il est au moins à noter que les Annélides chez lesquelles on connaît jusqu'ici les masses intravasculaires, n'ont jamais de revêtement externe de chloragogène à leurs vaisseaux. Il y aurait alors des dépôts de chloragogène tantôt externes, tantôt internes.“

1882 fand und beschrieb ED. MEYER den Herzkörper bei *Polyophthalmus pictus* CLAP.

„Ein eigentümliches Organ in Gestalt eines dicken, kurzen Rohres, welches mit starken, zelligen Wandungen und einem in seiner Achse verlaufenden Kanale versehen ist, befindet sich im Hohlraume des Herzens, ragt mit seiner hinteren Hälfte, an deren Ende die breite, mit lappigen Ausläufern ausgestattete Eingangsöffnung in den axialen Kanal sich befindet, in den Darmsinus hinein und ist hier vermittelt besonderer, kleiner, von den lappigen Fortsätzen ausgehender Muskelbündel am Darmepithel befestigt; die vordere Hälfte dieses röhrenförmigen Organes befindet sich in dem Hohlraum der Herzkammer selbst und wird durch einen dünnen, von seinem zugespitzten, mit der vorderen Mündung des Achsenkanals versehenen Ende ausgehenden Muskelbündel, der sich an

der vorderen Herzwand anheftet, wagerecht in schwebender Lage erhalten.“

Die Funktion dieses Organes ist ED. MEYER rätselhaft geblieben.

1882 entdeckte v. KENNEL den Herzkörper bei *Ctenodrillus pardalis*. Er fand im Rückengefäß, dessen Wand trotz seiner Kontraktilität nur aus einer einfachen dünnen Membran mit zerstreuten spindelförmigen Kernen bestehen soll, ein Organ,

„das seiner Bedeutung nach, wenn man es nicht als blutbildendes Organ auffassen will, völlig rätselhaft ist.“ Es ist „ein solider Zellstrang, festgewachsen mit ziemlich breiter Basis am Anfangsteil des Magendarms“, etwas asymmetrisch, „der frei in das Lumen des Rückengefäßes hineinragt und, allmählich sich zuspitzend, allen Schlängelungen desselben folgend, fast bis zu der Stelle reicht, wo die Auflösung des einfachen Gefäßes in die beiden ventral herabziehenden Schlingen erfolgt. Dieser Zellenstrang, meist rund im Querschnitt, besteht aus einer mehr oder weniger feinkörnigen glänzenden Grundsubstanz von gelblicher Färbung, in der runde Kerne so angeordnet liegen, daß man geneigt wäre, anzunehmen, dieselben gehören zu einem Cylinderepithel, dessen Zellen im Zentrum zusammenstoßen; niemals jedoch gelang es mir, Zellgrenzen nachzuweisen, auch liegen mitunter Kerne weiter nach innen, oft im Zentrum des Stranges selbst, woraus hervorgeht, daß die Zellen, ohne sich gegenseitig abzugrenzen, so aneinander gelagert sind, daß sie wirklich einen soliden Strang bilden.“

Verf. vergleicht das Organ mit Recht mit dem von CLAPARÈDE bei sedentären Anneliden beschriebenen Organ im Rückengefäß. Er hat dieses Organ selbst bei *Terebella* nachuntersucht. In der Tat findet sich hier ein

„in vielfache Falten gelegtes Organ, das fast das ganze Lumen des Gefäßes ausfüllt, so daß die Blutflüssigkeit zwischen Gefäßwand und diesem Organ in den Falten des letzteren und in dem von ihm eingeschlossenen Hohlraum Platz findet“.

v. KENNEL glaubt jedoch, daß es sich in diesem Falle nicht um ein wirkliches Rohr, sondern nur um ein in vielen Falten und Windungen zu einem Rohre sich zusammenlegendes breites Band handle. Die zellige Struktur findet er sehr deutlich ausgesprochen. Das Band stellt

„einen sehr flachgedrückten Schlauch vor, die Wandungen bestehen aus einem hohen Cylinderepithel, dessen Zellen nach außen scharf begrenzt, nach innen hin ohne deutliche Grenze sind; im Innern sieht man noch zahlreiche Querschnitte von Zellen, da bei den starken Windungen des Ganzen fast immer einzelne Teile (von den Schnitten) tangential getroffen werden“.

Verf. hält es für außer Zweifel, daß das Organ ein Mesodermgebilde ist.

Bei *Sternaspis* endigen nach VEJDOVSKY (1882) in der hinteren Region Zweige der Seitengefäße, namentlich die, welche zu den Schildborsten gehen, blind als mächtig aufgeschwollene Anpullen.

„An der Oberfläche derselben erstreckt sich eine feine, mit spindelförmigen Kernen versehene Peritonealmembran; die eigentliche Gefäßwandung ist dagegen sehr charakteristisch durch besondere Zellgruppen.“ Man sieht nämlich „im Lumen der Gefäßanpullen zierliche Gruppen birnförmiger, auf einem gemeinschaftlichen Stiele aufsitzender Zellen, deren Größe sehr variabel ist. Schöne runde Kerne von 0,008 mm Durchmesser liegen innerhalb derselben. Auch sieht man hier einzelne gestielte Zellen, welche der Gefäßwandung aufsitzen; insgesamt sind dieselben aber hell und glänzend und entsprechen wohl den zelligen Elementen der übrigen Gefäße, wo sie aber immer spindelförmig ausgezogen sind.“

Die Bedeutung dieser Zellen hat Verf. nicht ermittelt:

„jedenfalls aber sind sie ähnlichen Elementen gleichzustellen, welche in den Gefäßen der Oligochäten zu den gewöhnlichen Erscheinungen gehören und“, wie er glaubt, „in gewissen Beziehungen zu den Blutkörperchen stehen.“

Auch STEEN sah (1883) im pulsierenden Rückengefäß von *Terebellides Stroemii* eine dunkle, braunschwarze Masse von spindelförmiger Gestalt, die an ihren Enden mit der Herzwand verbunden ist.

„Das Blut strömt um dieses einem Pfropfen vergleichbare Gebilde herum.“

An Schnitten erkannte STEEN, daß die Masse außen von einer feinen Membran umgeben ist.

„Das von dieser Membran umhüllte Lumen ist von einem dichten, bindegewebigen Balkenwerk durchzogen, dessen einzelne Balken nach allen Richtungen den Raum durchziehen.“

Verf. vermutet, daß die Masse ein etwaiges Zurückströmen des Blutes bei den Kontraktionen der Kiemen verhindere. Die rote Blutflüssigkeit ist mit zahlreichen elliptisch-scheibenförmigen Blutkörperchen angefüllt.

1883 ermittelte SALENSKY einiges über die Entwicklung des Herzkörpers von *Terebella*. Das Organ differenziert sich sehr frühzeitig und ist schon zu erkennen, sobald sich das Rückengefäß geschlossen hat.

„Le corps cardiaque, comme on peut nommer cet organe, constitue maintenant un tube qui a pour point de départ l'extrémité

postérieure du cœur branchial, dans l'intérieur duquel il pénètre pour s'y terminer en cul de sac."

An der Wand des Gefäßes ist er durch einige langgestreckte Zellen befestigt. Auf diesem Stadium hat SALENSKY noch keine Oeffnung in der Gefäßwand gesehen, welche in den Herzkörper hineinführen würde. Auf einem etwas späteren Stadium kann man diese Oeffnung deutlich unterscheiden. Sie führt zunächst in ein kleines enges Rohr

„et se continue ensuite dans le corps cardiaque, qui à ce stade du développement représente un organe de forme cylindrique“, dessen Wand von ziemlich großen Cylinderzellen gebildet wird. Bei älteren Terebellanen sind diese Zellen nicht mehr kenntlich. Der Herzkörper besteht dann vielmehr aus einer Grundmasse, in welcher kleine Körnchen zerstreut sind. Später wird der Herzkörper dunkel.

Bei Gelegenheit der Besprechung der Wandung der Blutgefäße und der Blutkörperchen der Serpulaceen sagt (1884) HASWELL (nach dem Zool. Jahresbericht), daß einzelne Blutkörperchen durch einen engen Stiel an der Gefäßwand befestigt sind, was darauf hindeute, daß die Blutkörperchen vom Endothelium der Gefäße abstammen.

R. HORST erkannte (1885), daß das rätselhafte Organ (der Herzkörper) der Chlorämiden einem Rückengefäß entspricht. Seine schwärzliche Farbe rührt

„von einem bräunlichen Organ her, das im Innern des Rückengefäßes liegt und dessen Lumen größtenteils ausfüllt, ausgenommen in dem vorderen dünnen Teil des Gefäßes, wo es fehlt“.

Diese Angaben beziehen sich auf *Brada*, *Siphonostoma*, *Trophonia* und wahrscheinlich alle Chlorämiden. Der bräunliche Körper ist zusammengesetzt aus verschiedenen, unregelmäßig ineinander geschlungenen Strängen, die von mit braunen Körperchen gefüllten Zellen gebildet werden.

„Bei einem jungen Exemplar von *Brada villosa* war an der Peripherie der Stränge die Zellgrenze ziemlich deutlich, der centrale Teil aber wurde gebildet von einer mit braunen Körnchen gefüllten Grundsubstanz, worin keine deutlichen Zellen nachzuweisen waren. Bei den erwachsenen Individuen zeigen die Stränge auf dem Querschnitt nur ein unregelmäßiges Netz von Fasern, in dessen Knotenpunkten deutliche Kerne liegen, während in der durchsichtigen Grundsubstanz der Maschen die braunen Körnchen zerstreut sind.“

HORST vergleicht das Organ mit einem entsprechenden der Enchyträiden. Bei beiden zeige sich große Uebereinstimmung in

der Struktur. Bei beiden werde es vom Blute bei seinem Uebergang aus dem Darmsinus in das Herz durchspült. Er vergleicht es ferner mit dem bei *Enchytraeus appendiculatus* in das Rückengefäß hineinragenden Darmdivertikel, das bei den Chlorämiden den Zusammenhang mit dem Darm verloren habe.

MICHAELSEN veröffentlichte 1886 in seiner Enchyträiden-Arbeit auch die Resultate von Untersuchungen des Herzkörpers von *Terebellides Stroemii* und *Pectinaria belgica*. Der Herzkörper der zuerst genannten Form ist ein langes, keulenförmiges Organ, das sich durch den größten Teil des Rückengefäßes hinzieht. Bezüglich der Struktur stimmen MICHAELSENS Befunde nicht mit STEENS Zeichnungen überein.

„Der Körper wird von Zellen gebildet, die in der äußeren Zone lang, spindelförmig, nach innen zu aber mehr rund sind. Die Zellen besitzen deutliche Kerne und sind mit Ausnahme der zentralen Partie fest aneinander gelegt. Um die Achse des Körpers herum stehen sie lockerer und lassen zwischen sich einen Hohlraum. Dieser Hohlraum wird von einer Substanz erfüllt, die fast dieselbe Färbung annimmt wie das Blut (nur um eine feine Nuance heller ist), und in der solche unregelmäßige, dunkle Körnchen liegen, wie sie in den Chloragogenzellen der Enchyträiden vorkommen.“

Ganz anders der Herzkörper von *Pectinaria belgica*.

„Derselbe besteht aus einer kompakten, vielfach und unregelmäßig gelappten, sich durch den größten Teil des Rückengefäßes hinziehenden, grob granulierten Masse, in die zahlreiche Kerne eingestreut sind. Färbung und Granulation des Körpers erinnern an Färbung und Granulation der Chloragogenzellen.“

MICHAELSEN ist der Meinung, daß

„der Annahme einer Homologie zwischen den charakteristischen Darmorganen von *Enchytraeus leptodera*, *ventriculosus* und *Buchholzia appendiculata* mit dem Darmanhang von *Brada* und selbst mit den Herzkörpern anderer Anneliden (z. B. der oben angeführten)“

nichts entgegensteht. Man könne sich diese Organe sehr gut auseinander entstanden denken. Physiologisch hält er den Herzkörper, wie die Chloragogenzellen, für ein Organ der Reinigung des Blutes von unbrauchbaren, vielleicht schädlichen Stoffen.

EISIG (1887) rechnet die braunen Stränge oder Schläuche in den Rückengefäßen der *Terebelliden* und *Cirratuliden* zu den hämolymphatischen Exkretionsorganen und schlägt für sie, in Anlehnung an die CLAPARÈDESche Auffassung, den Namen „intravasale Chloragogendrüsen“ vor. Er macht darauf

aufmerksam, daß die Angaben von SALENSKY es sehr wahrscheinlich machen, daß die (intravasalen) Chloragogendrüsen aus den Wandungen des Rückengefäßes hervorgehen,

„also aus denselben Peritonealgebilden, aus denen auch die Hämolymphelemente entstehen, womit die Einheit dieser verschiedenartigen, exkretorisch tätigen Blutzellen und Blutdrüsen auch im morphologischen Sinne gewährleistet wäre.“

Den Herzkörper von *Siphonostoma diplochaetos* (Chlorämide) beschreibt JOURDAN (1887) als „coecum gastro-oesophagien“, das da, wo der Oesophagus in den Darm übergeht, in denselben von vorn und oben her einmündet. Der Blindsack selbst liegt über dem Oesophagus. Er ist ein

„appendice du tube digestif, dont les parois transformées en un vaste sinus pulsatif remplissent le rôle d'un cœur“.

Der Bau des Organes wird folgendermaßen beschrieben. Abgesehen von ganz vorn enthält es in seiner Achse einen Epithelschlauch,

„qui n'est autre chose qu'un prolongement de la muqueuse stomacale et de sa basale fortement plissée“.

Die Epithelzellen des Schlauches haben das Aussehen von Drüsenzellen und enthalten ein körniges Protoplasma, das sich viel intensiver färbt als das der Magen­zellen. Verf. hält den Schlauch für eine wahre Anhangsdrüse des Darmes. Ich will hierzu gleich bemerken, daß der Verf. die Einmündung in den Darm nicht näher beschreibt; sie ist eben wahrscheinlich gar nicht vorhanden.

Der Schlauch wird von einem großen Blutsinus umgeben, der außen von einer Bindegewebsmembran umgrenzt wird, in welcher Längs- und Ringmuskeln verlaufen, die sonst den Gefäßen fehlen. Dieser pulsierende Blutsinus spielt die Rolle eines Herzens, er setzt sich zweifellos in den Darmblutsinus fort. Der in Fig. 26 abgebildete Schnitt zeigt, daß die Wand des den Herzkörper umschließenden Sinus, d. h. die Herzwand — sie wird als Peritoneal­epithel bezeichnet — direkt in die beiden Peritoneallamellen des dorsalen Mesenteriums übergeht.

1887 beschreibt EDUARD MEYER den Herzkörper der Cirratulidenform *Chaetozoa setosa*. Er besteht

„aus drei langen, soliden Strängen von schwarzbrauner Farbe, welche das Vas dorsale in seinem ganzen kontraktile Teile von einem Ende zum anderen durchziehen; an den Gefäßwänden sind sie nirgends befestigt. Sie sind gebildet aus drüsigen Zellen mit

runden, dunklen Kernen und körnigem Protoplasma, in welchem sich eine große Menge gelblich-brauner Pigmenttröpfchen eingeschlossen befinden“.

ED. MEYER vermutet,

„daß die Funktion des Herzkörpers in der Bereitung des Blutpigmentes bestehe, welches im aufgelösten Zustande in der roten Blutflüssigkeit vorhanden ist. In der letzteren kommen nun noch eine relativ geringe Zahl kleiner, farbloser Blutzellen vor; ob dieselben vielleicht auch von der oben besprochenen Drüse herkommen oder einen anderen Bildungsort haben, ist ihm unbekannt geblieben“.

Auch bei Hermellen (*Sabellaria alveolata*) findet ED. MEYER (1888) eine solche intravasale Chloragogendrüse (EISIG). Es ist ein wohlausgebildeter, strangförmiger Körper, welcher die Achse des Vas dorsale einnimmt.

CUNNINGHAM untersuchte (1887—1888) den Herzkörper der Chlorhaemidae, Terebellidae und Cirratulidae und gelangte zu Resultaten, die nicht stark von denen HORSTS abweichen. Fam. Chlorhaemidae. *Trophonia plumosa*. Die Stränge, aus denen der Herzkörper besteht, sind in Wirklichkeit in den meisten Fällen hohl, d. h. Röhren. Die das Lumen umgebenden Zellen bilden ein mehrschichtiges, drüsiges Epithel. Die Zellen der der Basalmembran aufsitzenden Lage sind solid und kernhaltig und enthalten eine große Anzahl kleiner, runder, brauner Körnchen. Weiter nach innen kommen hellere, vakuolisierte Zellen, in denen ein Kern gewöhnlich nicht nachweisbar ist. Die dem Lumen zunächst gelegenen innersten Zellen sind fast kugelig und ragen „separately and at various levels“ in die Lichtung vor. Solche Zellen kommen auch in dem von Zerfallsprodukten erfüllten Lumen selbst vor. Die Röhren sind jedenfalls Drüsen, aber der Verf. konnte weder eine Mündung derselben nach außen, noch eine Oeffnung in irgend ein Organ nachweisen. Die vielfach gewundenen Schläuche des Herzkörpers füllen den Hohlraum des Herzens fast vollständig aus. Bei *Flabelligera affinis* (*Siphonostoma*) bildet der Herzkörper ein unregelmäßig abgeflachtes, gefaltetes Band, welches im Herzen, das es nur zum kleinen Teil ausfüllt, in der Längsrichtung verläuft. Sein unterer Rand liegt in der ventralen Mittellinie der Herzwand, und von da ragt es wie eine Scheidewand in die Herzlichtung nach oben vor,

„its upper branched part coming into contact with the dorsal and lateral sides of the heart“.

Ein deutliches Lumen ist im Innern des Bandes nirgends sichtbar, allein es existiert eine deutliche, zentrale Grenzlinie, welche die beiden aneinander liegenden Epithelien der beiden Flächen des Bandes trennt. Die hellen, vakuolisierten Zellen fehlen; es besteht das Epithel ausschließlich aus hohen, kernhaltigen Cylinderzellen mit spärlicheren und kleineren Körnchen als bei *Trophonia*. Fam. *Terebellidae*. *Amphitrite Johnstoni*. Der annähernd die ganze Herzhöhle ausfüllende Herzkörper besteht aus im allgemeinen longitudinal verlaufenden, cylindrischen Strängen, in denen kein Lumen sichtbar war. Die Stränge bestehen aus undeutlich abgegrenzten, kleinen Zellen mit großen, kugligen, stark gefärbten Kernen. Auch *Amphitrite cirrata* und *Terebella Danielsseni* besitzen Herzkörper. Bei *Lanice conchilega* ist der Herzkörper kleiner als bei *A. Johnstoni*, seine Stränge sind dünner und liegen in unmittelbarer Nähe der Gefäßwand, so daß im Herzen ein großer zentraler Raum frei bleibt. In den Strängen ist oft ein Lumen bemerkbar. Die Zellen sind ähnlich wie bei *A. Johnstoni*. Bei *Terebellides Stroemi* besteht der Herzkörper aus einem einzigen, ein Lumen aufweisenden Strang, der, das Herz der Länge nach durchziehend, seine Lichtung fast ausfüllt. Die Zellen sind auf dem Querschnitt radiär angeordnet. Fam. *Cirratulidae*. *C. cirratus*. Drei longitudinal verlaufende Herzkörperstränge erfüllen fast den ganzen Hohlraum des Rückengefäßes. Zwei von ihnen anastomosieren gelegentlich miteinander. Das Protoplasma der Zellen färbt sich nicht, nur die Kerne. Ein Lumen fehlt in den Strängen; die Zellen sind auf dem Querschnitt nicht radiär, sondern mit ihrer Längsachse dorsoventral angeordnet und enthalten eine große Menge der bekannten Körnchen. Die Stränge liegen ganz frei im Innern des Gefäßes und stehen mit der Wand desselben nicht in Verbindung. CUNNINGHAM macht auf den Unterschied gegenüber dem Herzkörper von *Polyophthalmus* (nach ED. MEYER) aufmerksam, der darin besteht, daß bei dieser Form das Blut die an beiden Enden offenen Herzkörperschläuche durchströmt, während bei den Chlorhämiden, Cirratuliden, Amphieteniden, Ampharetiden und Terebelliden solche Oeffnungen noch nicht nachgewiesen seien. Irgendwelche Tatsachen, welche die HORSTSCHE Ansicht stützen könnten, daß der Herzkörper auf ein Darmdivertikel (*Enchyträiden*) zurückzuführen sei, hat Verf. nicht gefunden. Es sei nach dem SALENSKYSCHEN embryologischen Befunde vielmehr wahrscheinlich, daß der Herz-

körper von einer Einstülpung der Herzwand herrührt.

Im Jahre 1890 veröffentlichte FLORENCE BUCHANAN die Beschreibung eines herzkörperähnlichen Organes bei der Spionidenform *Hekaterobranchus Shrubsolei*. Am vorderen Teil des Magendarmes tritt in dem ihn vollständig umgebenden Blutsinus eine mit Kernen versehene Masse auf, welche sich auf der Epithelwand des Darmes als eine longitudinale, in den Blutsinus vorragende Leiste erhebt.

„Part of the sinus closes in round this ridge, and becomes nipped off from the rest of the sinus, and so is continued forwards on the intestine, the ridge inside it being separated from the intestinal epithelium by a very fine layer of coelomic epithelium only. Some series of sections would seem at first sight to show that the ridge was in its posterior part directly continuous with the intestinal epithelium; but a more careful examination leads rather to the conclusion that it is formed by the tucking-in of the coelomic epithelium which lies outside the sinus on either side.“

Das Organ wird von Miss BUCHANAN, zweifellos mit vollem Recht, als ein Herzkörper betrachtet. Nirgends in seinem ganzen Verlauf ist ein Lumen sichtbar. In der Gegend des Oesophagus verläßt das vom Darmblutsinus abgeschnürte, den Herzkörper enthaltende Gefäß den Darm und begibt sich als kontraktiles Rückengefäß an die Innenseite der Leibeswand.

CUÉNOT untersuchte 1891 den Herzkörper bei einigen Polychäten, zunächst bei der kleinen Terebellidenform *Nicolea venustula*. Am lebenden, unter leichtem Deckglasdruck untersuchten Tiere sah er im Vorderkörper im rhythmisch sich kontrahierenden, mit roter Blutflüssigkeit erfüllten Rückengefäß den Herzkörper als dunkelgrüne, bei jeder Kontraktion lebhaft bewegte Stränge. Sie erstrecken sich durch das Rückengefäß in seiner ganzen Länge von der Basis der Tentakel bis zur Magenerweiterung des Darmes. Es sind ihrer 2 oder 3. Sie sind verästelt und anastomosieren. An der Gefäßwand sind sie durch kleine „brides conjonctivo-musculaires“ befestigt. Bei der Systole verstopfen sie das Gefäßlumen fast ganz. Der Herzkörper besteht aus einem bindegewebigen Stroma, das mit Zellen und Kernen vollgepfropft ist. Im Protoplasma der Zellen liegen sehr zahlreiche, hellgrüne Körnchen.

Bezüglich der Funktion des Herzkörpers sagt CUÉNOT wörtlich:

„Nous pouvons tout d'abord remarquer que les granules des amibocytes errants dans le liquide hémoglobique sont vert clair, absolument identiques à ceux de la glande; en voyant à côté une cellule mûre et un amibocyte hématique, on est tout à fait convaincu de l'identité de taille, de contenu, etc. Ce n'est pas tout: j'ai vu plusieurs fois les cellules vertes de la glande émettre de courts pseudopodes et faire saillie au-dessus de leur voisines pour être, sans aucun doute, entraînées plus tard par les courants sanguins; le corps cardiaque est donc une glande lymphatique parfaitement caractérisée.“

Daneben glaubt aber CUÉNOT, wie ED. MEYER, daß der Herzkörper auch zur Bildung des Hämoglobins beitrage. CUÉNOT hat den Herzkörper auch bei *Leprea lapidaria* (*Heteroterebella sanguinea*) untersucht. Er setzt sich hier vorn in die beiden Aeste des Rückengefäßes fort. Sein Pigment besteht aus kleinen, lichtbrechenden, braungelben Körnchen. Verf. hat auch bei dieser Art bei zahlreichen Zellen des Herzkörpers Pseudopodienbildung und Loslösung beobachtet. Bei *Polymnia nebulosa* (*Terebella Meckelii*), *Terebella gigantea* und mehreren *Thelepus*-Arten sind die Stränge des Herzkörpers etwas weniger unregelmäßig, als bei den vorher erwähnten Arten. Ihre gelbgrünen Körnchen stimmen in der Farbe mit denen der Amöbocyten überein. Bei *Audouinea filigera* (*Cirratulide*) enthält das Rückengefäß einen sehr langen, strangförmigen Herzkörper, der sich bis gegen die Körpermitte hin erstreckt.

„Il est formé d'une seule masse, divisée et ramifiée plusieurs fois, qui paraît d'un noir franc par réflexion. Après l'action des réactifs, on constate qu'il est constitué par un stroma conjonctif rempli de noyaux et de gros granules terre de Sienna qui, par leur accumulation, donnent une teinte noire; on retrouve naturellement ces granules dans les amibocytes hématiques.“

Gegenüber ED. MEYER behauptet CUÉNOT, daß der im Herzen von *Polyophthalmus pictus* (*Opheliacee*) gelegene Herzkörper (Lymphdrüse CUÉNOT) kein Lumen besitzt, sondern solid ist. Er besteht aus einem bindegewebigen Stroma, in welchem kleine Zellen mit körnigem Protoplasma eingebettet liegen;

„ces cellules se détachent et constituent les amibocytes du sang. Rien n'est plus net que la ressemblance, plutôt l'identité, des corpuscules flottants munis de quelques granules réfringents et des cellules glandulaires; il ne peut rester aucun doute sur sa fonction lymphatique.“

CUÉNOT will auch bei Nereiden, besonders bei *Nereis Dumerilii*, die Bildung der Amöbocyten des Blutes verfolgt haben. Bei diesen Polychäten kommt kein Herzkörper vor. Dagegen finden sich große Klappen, die schon von CLAPARÈDE im Rückengefäß von *N. Dumerilii* beobachtet wurden. Jede Klappe besteht aus einem bindegewebigen Stiel oder einer solchen Lamelle, welche in der Mitte oder am Ende eine Zelle trägt.

„Dans le vaisseau dorsal, où le sang marche d'arrière en avant, elles se correspondent régulièrement de façon à s'appuyer l'une contre l'autre dans la systole; dans les gros vaisseaux latéraux, on en voit d'autres dont la lame conjonctive traverse toute la cavité vasculaire, de façon à être refoulée d'un coté quand le sang passe et à se gonfler comme une valvule sigmoïde quand il veut prendre la route inverse; ces deux variétés sont bien réellement des valvules.“

In den Seitengefäßen aber, besonders in der Nähe der Fußstummel, kommen andere „Klappen“ vor, die keine mechanische Rolle spielen können. Jede solche Klappe besteht aus einem einfachen, kurzen, sehr beweglichen Stiel, der eine oder seltener 2 Zellen trägt.

„À chaque passage du sang, ces pseudo-valvules se balancent, se relèvent sans pouvoir jouer le moindre rôle, car elles ne sont certes pas capables d'obtenir la lumière du vaisseau, même quand elles se correspondent; dans une dilatation contractile, j'ai trouvé aussi une lame conjonctive attachée aux parois par ses deux extrémités, portant sept ou huit cellules, renfermant de petits granules réfringents et paraissant toutes prêtes à se détacher. C'est, en effet, à ces formations pseudo-valvulaires qu'il convient d'attribuer la genèse des amibocytes hématiques; . . .“ „J'en ai certainement vues se détacher sous mes yeux. La cellule unique se segmente, ce qui produit les tiges à deux cellules, puis l'une d'elles tombe dans le sang; la cellule restante prolifère de nouveau, et ainsi de suite.“

CUÉNOT verhält sich der Ansicht gegenüber, daß der Herzkörper eine exkretorische Rolle spiele, durchaus ablehnend. Man kann seinen Bedenken eine gewisse Berechtigung nicht versagen.

„L'excrétion ne peut-elle pas s'opérer suffisamment par les organes segmentaires? Et ne serait-ce pas un organe excréteur bien bizarre que ce corps cardiaque, d'ailleurs n'existant que dans quelques groupes, qui ne débouche pas au dehors, et dont les produits passent dans le liquide qu'il s'agit de purifier.“

In dem Referat des Neapeler Zoologischen Jahresberichts über eine mir nicht zugängliche Arbeit von E. BLES (1892) über *Siphonostoma diplochaetos* heißt es:

„Das Herz ist eine gastrische Blutlakuue; der Herzkörper steht in keinerlei Verbindung mit dem Darne (gegen JOURDAN). Die ihn zusammensetzenden Zellen stammen wohl vom Peritonäum, und wahrscheinlich steht das Organ in Beziehung zur Bereitung des Blutpigmentes.“

1894 beschäftigt sich SCHÄPPI eingehend mit dem Herzkörper von *Ophelia*. Dieser liegt da, wo der Darmsinus sich zum Herzen erweitert. Hinten mit dem Darm zusammenhängend, steigt er

„von diesem schräg zum Herzen auf, um sich an dessen Ventralseite bis weit nach vorn hin zu erstrecken“.

Seine äußere Form ist sehr wechselnd. In seinem hinteren Teil geht das Organ rechts und links in ein schmales Ligament über, welches, nach außen ziehend, sich an die Außenfläche des Darmes anheftet, von der es im übrigen durch einen Blutsinus (vordere Fortsetzung des Darmblutsinus) getrennt ist. Vorn, wo sich das Herz vom Darmblutsinus sondert, geht es auf die Innenseite der ventralen Herzwand über. Der Herzstrang ist ein fibröses Gebilde, bei ungefärbten Tieren von weißlicher oder bläulich-weißer Farbe. Er besteht aus einer homogenen Grundsubstanz, in welcher regellos Bindegewebszellen eingestreut sind.

„Von Zeit zu Zeit finden sich unregelmäßige Spalten in diesem Grundgewebe, die namentlich in der Achse des Organes zu größeren Spalträumen zusammenfließen, welche einerseits auf der Ventralseite mit dem thorakalen Darmsinus kommunizieren, andererseits aber auch am vorderen Ende des Organes mit dem Herzlumen in Verbindung stehen.“

Die Bindegewebszellen besitzen Fortsätze, die in der Grundsubstanz ein feines Netzwerk bilden. Querschnitte zeigen, wie die Spalträume

„zu einer einheitlichen zentralen Lakune zusammengeflossen sind, in welcher zahlreiche Blutzellen teils frei, teils in Haufen aneinander gekittet liegen.“

Diese sind von zweierlei Natur:

„Neben Blutkörperchen mit deutlich sichtbarem Kern beobachtet man Zellen mit eigentümlich grünlich pigmentierten Körnern, neben welchen ein Kern nicht scharf zu unterscheiden ist. In der Farbe weichen diese Pigmentkörner entschieden ab von dem Chloragogen sowohl der Lymphzellen als auch des Peritoneums“,

dagegen zeigen sie in ihrem chemischen Verhalten eine gewisse Ähnlichkeit mit dem letzteren. SCHÄPPI polemisiert ausführlich gegen die EISIGSche Ansicht, daß der Herzkörper als intravasale Chloragogendrüse ein blutreinigendes Organ sei. Ich muß in

dieser Beziehung auf das Original verweisen. Verf. kommt zu dem Schluß, daß das Organ

„seinem morphologischen, wie physiologischen Verhalten nach weder eine Drüse ist noch sein kann“,

daß es vielmehr die mechanischen Funktionen eines den Kreislauf regulierenden Apparates erfüllt. Auch für die eingehende Begründung dieser Ansicht muß ich auf die Originalabhandlung verweisen.

Abgesehen vom Herzkörper, nimmt in der Abhandlung von SCHÄPPI auch das von ihm im Darmblutsinus beschriebene Bindegewebe unsere Aufmerksamkeit in Anspruch. Es handelt sich im Thorakal- und im Beginne des Abdominalsinus (wo der Sinus seicht und die Darmwand gefaltet ist) um zwischen den Wänden des Sinus ausgespannte kernhaltige Fasern, die in den Falten fast stets ein zusammenhängendes Netzwerk bilden. In diesen Faserzellen hat SCHÄPPI das Vorkommen von Chloragogen nachgewiesen, das morphologisch und chemisch von demjenigen der Lymph- und Darmzellen nicht zu unterscheiden ist. (Es wird SCHÄPPI vorgeworfen, daß er den Begriff Chloragogen zu weit fasse.) In demjenigen (abdominalen) Bezirke des Körpers, wo der voluminöse Blutsinus ventralwärts in weitem Umfange die Darmwand dermaßen einstülpt, daß das Darmlumen auf dem Querschnitte eine hufeisenförmige Figur repräsentiert, steigt, von der ventralen Sinuswand entspringend, ein eigentümliches Bindegewebe in Form von unregelmäßigen Wülsten und Faltungen in den typhlosolisartig in den Darm eingestülpten Blutsinus empor.

„In seinem histologischen Bau zeigt dieses intravasale Bindegewebe entschieden große Uebereinstimmung mit dem visceralen Peritoneum“ „Vor allem wird diese strukturelle Aehnlichkeit dadurch herbeigeführt, daß auch dieses Bindegewebe mit Chloragogenkörnern erfüllt ist, welche in Form, Farbe und Lagerung durchaus mit denjenigen des Peritoneums übereinstimmen.“

Das Gewebe ist an der ventralen Ursprungsstelle an der Sinuswand dicht gefügt, äußerst zellenreich, während es in seinen oberen, dem Sinus eingelagerten Teilen ein lockeres Gefüge zeigt.

Ueber eine von Miss BUCHANAN 1895 über ein blutbildendes Organ der Larve von *Magelona* angestellte Untersuchung findet sich im Neapeler Zool. Jahresbericht folgendes Referat:

„Wenn die Larve so weit ist, daß sie sich in 3 Regionen teilt, so liegt hinten am Rückengefäß eine dunkle rotbraune Masse, die aus einer stark angeschwollenen Partie der Splanchnopleura mit vielen Kernen (ohne Zellgrenzen) besteht. Später verschwindet dieser ‚braune Körper‘, aber anstatt dessen treten in allen Gefäßen rötliche mehrkernige Körperchen auf, die sich wie Stücke des ‚braunen Körpers‘ ausnehmen und wohl durch weiteres Zerfallen schließlich zu den von BENHAM beschriebenen Blutkörperchen des erwachsenen Tieres werden.“

Verf. vergleicht diesen „braunen Körper“ mit dem von ihr früher beschriebenen leistenförmigen „Herzkörper“ von Hekaterobranchnus.

MONTICELLI hat 1896 den Herzkörper von *Polyophthalmus pictus* einer neuen Untersuchung unterzogen und glaubt, den Widerspruch in den Angaben von MEYER und CUÉNOT beseitigen zu können. Der in der Mitte seiner Länge angeschwollene Herzkörper nimmt die ganze Ausdehnung des als Herzkammer bezeichneten, muskulösen Abschnittes des Rückengefäßes ein, von nahe der Stelle an, wo dasselbe aus dem Darmsinus seinen Ursprung nimmt. Er setzt sich auch rechts und links etwas in die erweiterten Anfangsteile der Gefäßschlingen fort, die MONTICELLI, wie mir scheint, ganz unpassend als Vorhöfe bezeichnet. (Das Blut strömt durch diese Vorhöfe aus dem Herzen aus!) Vorn reicht es auch etwas in den Anfangsteil des vom Herzen ausgehenden Rückengefäßes hinein, an dessen ventralen und lateralen Wänden es durch Fibrillen angeheftet ist. Auch hinten ist es durch ausstrahlende Fibrillen an dem Teil der Blutsinuswand befestigt, der sich in das Herz fortsetzt. Einen zentralen Kanal hat Verf. weder am lebenden Objekt noch auf Präparaten oder Schnitten erkennen können (gegen MEYER). Der Herzkörper besteht aus einem bindegewebigen Stroma

„che forma la massa dell'organo e lo involge al tempo stesso, e che, si sfocca in filamenti esili, numerosi, che costituiscono agli estremi i fascetti di fibre che fissano al cuore il corpo cardiaco“.

Diese Fasern sind nicht muskulös (gegen MEYER und CUÉNOT). In dem genannten Stroma liegen zahlreiche Zellen dicht gedrängt. Sie sind rundlich, mit körnigem Protoplasma, häufig nicht scharf abgegrenzt, selbst auf Schnitten. Die Körnchen im Protoplasma sind relativ groß. Der ganze Bau stimmt mit dem des Herzkörpers der übrigen Anneliden überein. Im Herzen hat der Verf. auch Blutkörperchen beobachtet, er hat sie aber ebensowenig bei *Polyophthalmus* wie bei anderen von ihm untersuchten Anneliden sich

vom Herzkörper loslösen sehen (gegen CUÉNOT). Ueber die Funktion des Herzkörpers spricht sich MONTICELLI nicht aus, er verspart dies auf eine spätere, umfangreiche, vergleichende Arbeit über den Herzkörper der Anneliden, die aber bis jetzt, so viel ich weiß, nicht erschienen ist.

In seiner zusammenfassenden Uebersicht über die lymphoiden Organe der wirbellosen Tiere (1897) kommt CUÉNOT auf die Blutkörperchen der Polychäten und ihren Herzkörper zurück. Er sagt jetzt so ziemlich das Gegenteil von dem, was er 1891 so bestimmt angegeben hatte, ohne seine Sinnesänderung zu motivieren oder überhaupt seine früheren Beobachtungen zu erwähnen (siehe oben p. 291—294). Von den Gefäß-amöbocyten sagt er: „on ne sait rien sur leur mode de formation“! Wenn er den Herzkörper als lymphoides Organ bezeichnet, so setzt er ein Fragezeichen dahinter. Was ihm früher gänzlich unwahrscheinlich erschien, nämlich die exkretorische Rolle des Herzkörpers, ist ihm jetzt ganz wahrscheinlich!

„CLAPARÈDE et EISIG en font un organe excréteur qu'ils rapprochent des chloragogènes en raison de sa pigmentation (intravasale Chloragogendrüsen); cette hypothèse est rendue tout à fait vraisemblable par les expériences de G. SCHNEIDER, qui a montré que le corps cardiaque de *Terebellides Stroemi* et *Pectinaria hyperborea* éliminait le saccharate de fer injecté dans le coelome.“

Auch bei den Oligochäten bezweifelt jetzt CUÉNOT die cytogene Rolle der verschiedenen intravasalen Zellkörper.

Der Herzkörper der Ampharetiden (*A. Grubei*) ist nach FAUVEL (1897) ein solider Strang („tige“) von tiefschwarzbrauner Farbe, der sich fast durch die ganze Länge des Herzens erstreckt. Sein hinteres Ende ist gablig geteilt. Die beiden Zipfel sind an der Darmwand an der Stelle befestigt, wo der Magen in den Oesophagus übergeht; das ist zugleich die Stelle, wo das Herz aus dem Darmsinus seinen Ursprung nimmt. Das Darmepithel geht direkt in das Gewebe des Herzkörpers über, der demgemäß als ein Anhangsgebilde des Darmes betrachtet wird. Er besitzt kein Lumen. Auf dem Querschnitt erscheint er aus radiär angeordneten, langgestreckten Zellen zusammengesetzt, deren gegen die Achse des Organes fadenförmig ausgezogene Enden sich hier miteinander verflechten. Man wird an den Querschnitt einer Apfelsine erinnert. Das Zellplasma enthält zahllose Pigmentkörnchen. Ein bindegewebiges Stroma existiert im Herzkörper nicht.

Was die Funktion des Herzkörpers anbetrifft, so glaubt FAUVEL nicht, daß er eine Bildungsstätte der Blut-
amöbocyten sei, sondern schreibt ihm folgende drei Funktionen zu:

„1^o C'est un organe de soutien et de renforcement du cœur.
2^o Il règle le cours du sang et l'empêche de refluer en arrière en fermant l'orifice des artères branchiales pendant la systole.
3^o C'est un organe d'épuration du sang fixant sous forme de pigment les produits d'excrétion de celui-ci. Enfin il sécrète peut-être la chlorocruorine.“

Was die Kontinuität des Herzkörpers mit dem Darmepithel anbetrifft, so gibt leider der Verf. zu diesem wichtigen Punkt keine Abbildungen.

Eine sehr eingehende Studie über den Herzkörper der Polychäten verdanken wir L. I. PICTON (1898/1899). Einleitend gibt er folgende kurze Definition des Organes. Es liegt im Rückengefäß oder „Kiemenherz“ als ein stabförmiges Gebilde, das gewöhnlich vorn und hinten, bisweilen auch anderswo, an der muskulösen Wand befestigt ist, sonst aber frei im Lumen des Gefäßes liegt. Es ist häufig von zahlreichen Pigmentkörnchen dunkelbraun gefärbt. Die diese Körnchen enthaltenden Zellen sind klein und dickwandig. Sie besitzen wenig Protoplasma, aber deutlich unterschiedene Kerne.

Am eingehendsten beschreibt PICTON den Herzkörper bei den Cirratuliden, wo er das Maximum der Entwicklung erlangen soll. Bei *Audouinia filigera* liegt er in Form von 3 braunen Strängen in dem den ganzen Körper durchziehenden Rückengefäß und endigt vorn im 5. Segment, wo das Rückengefäß 2 rückläufige, mit den Kiemengefäßen in Verbindung stehende Seitengefäße abgibt. Die 3 Stränge sind intersegmental eingeschnürt, sie sind unregelmäßig verästelt, gefaltet und anastomosieren. An vielen Stellen sind sie durch feine Fortsätze mit der Gefäßwand verbunden. Der Herzkörper ist am Ende des ersten Drittels seiner Länge am stärksten entwickelt und verstopft hier, wie Verf. bei dem durchsichtigen *Cirratulus chrysoderma* gesehen hat, bei der Systole das Lumen des Gefäßes fast vollständig. Unzweifelhaft spielt er auch die Rolle einer Klappe.

Ueber die histologische Struktur des Herzkörpers von *Audouinia* läßt sich PICTON folgendermaßen aus. Jeder Strang besteht aus 3 Lagen, einem äußeren Endothel, einer Rinden- und einer Markschiicht. Das Endothel wird direkt vom Blut bespült. Es besteht aus einer einzigen Zelllage, deren Kerne

von Abstand zu Abstand sichtbar sind. (Die Abbildungen lassen Zweifel an der wirklichen Existenz dieses Endothels einigermaßen gerechtfertigt erscheinen.) Die Rindenschicht besteht aus deutlichen, wohlbegrenzten Zellen, deren Kerne oft einen dunkel gefärbten Nucleolus besitzen. Sie enthalten, abgesehen von einigen gelben, lichtbrechenden Körnchen, wenig Einschlüsse. In der oberflächlichen Lage dieser Schicht stehen die Zellen dicht gedrängt, senkrecht zur Oberfläche, ihre Kerne liegen in ihrem äußeren Ende. In der tieferen Lage sind die Zellen unregelmäßiger und ihre Kerne seltener. Die in ihrer Mächtigkeit sehr variable Marksicht ist ein exquisit körnchenreiches Gewebe, in dem hier und da Kerne sichtbar sind. Die Zellgrenzen sind schwer zu erkennen. Von den zahlreichen, verschiedenartigen Körnchen scheinen die einen intra-, die anderen intercellulär zu sein. Neben diesen Körnchen kommen aber sehr auffällige Einschlüsse in der Marksicht vor, die PICRON folgendermaßen schildert:

„The medullary tissue contains numerous spherical cavities, the majority of which are occupied by from one to eight round or oat-shaped bodies. In those, which are round a ‚nucleus‘ is frequently well marked; and were it not for their large size, which give them a resemblance to ova, and the fact that the ‚nucleus‘ is the only spot stainable with most dyes, there would be little need for hesitation in pronouncing them to be single cells. Those which are oval in shape are much creased and folded; they stain irregularly with EHRLICH'S haematein or with fuchsin, some folds colouring intensely, others hardly at all. Picric acid, used after haematein, stains the blood, and also stains parts of these bodies; but eosin, which likewise stains the blood, does not affect them.“
 „Some of the spherical spaces are empty, whilst others again contain a colourless refringent, unstainable mass, dotted with numerous dark points. The mass does not quite fill the cavity, but the remaining space is partially occupied by a fine crumpled membrane which appears to ensheathe the colourless bodies. Smaller masses of the same unstainable material are seen in some sections embedded in the groundwork of the organ.“

Verf. beschreibt sodann eingehend die mikrochemischen Reaktionen der verschiedenen Einschlüsse des Herzkörpers in der Reihenfolge, in der sie seiner Meinung nach stufenweise ineinander übergehen. Er kommt bezüglich der Natur derselben zu den Schlußfolgerungen:

„that the brown granules, being soluble in caustic alkali solution, are not chitin; that they are not guanine, since they give no murexide reaction (in these points they differ from both kinds of Chloragogen described by SCHÄPPI in *Ophelia*); that the ovoid

crumpled structures are chitinous bodies; that fat is distributed in globules in the heart-body, especially in its periphery; that iron is distributed in larger and smaller granules, also especially in the periphery; and finally, that glycogen is probably absent“.

PICTON macht sodann auf gewisse Beziehungen zwischen dem Herzkörper und Peritoneum aufmerksam. Nach Fig. 2, Tafel 19 (Querschnitt) scheint es fast, als ob beide an gewissen Stellen ineinander übergängen.

Sternaspis, die BENHAM zu den Terebelliformia stellt, hat nach PICTON keinen eigentlichen Herzkörper.

Chloraeimidae. PICTON erinnert an die Untersuchungen von CUNNINGHAM (1887/88) und von JOURDAN (1887) über den Herzkörper von Siphonostoma. Er selbst findet, daß bei Untersuchung auf Querschnitten das Band, welches den Herzkörper darstellt, als eine Röhre erscheint, deren Wände zusammengepreßt sind, aber gewöhnlich doch ein Lumen frei lassen. Bezüglich der Kontroverse, ob das Lumen des Herzkörpers mit dem Darm kommuniziert (JOURDAN) oder nicht (BLES), konstatiert PICTON, daß das Organ in der Tat eine ansehnliche Strecke weit am Darm befestigt ist, daß aber eine offene Kommunikation zwischen Darmlumen und Herzkörperlumen nicht existiert. Die weiteren histologischen und histochemischen Details möchte ich hier übergehen. Bei *Stylaroides hirsutus*

„the heart-body folds have become rounded or flattened strings, which may run for considerable distances independently of one another. The cells in sections of $4\ \mu$ are clearly defined, and usually occupy the whole thickness of a strand, though occasionally a lumen is left. Except for brown granules, some of which are large and contain a dark central spot, there are few cell-contents.“

Terebellidae. Der tiefbraune Herzkörper von *Polymnia* ist ein cylindrischer Stab, der sowohl an beiden Enden, als auch an anderen Stellen durch feine Fortsätze mit der Herzwand verbunden ist. Bei *Terebellides Stroemii* ist das Organ hohl, sonst bei den meisten Terebelliden solid. Bei *Lanice conchilega* besteht es aus mehreren Strängen, die denen von *Stylaroides* ähnlich sind. Das Organ ist bei den Terebelliden von einem feinen Endothel bedeckt; Rinden und Marksicht sind nicht unterscheidbar; die länglichen Zellen bilden eine Art Netzwerk, das von der zentralen Achse ausstrahlt. Ein einheitliches größeres Lumen fehlt, dagegen kommen zahlreiche intercelluläre

Räume vor. Die grüngelben Pigmentkörnchen sind gewöhnlich ein jedes in eine Vakuole eingeschlossen.

Entwicklung des Herzkörpers bei *Polymnia nebulosa*. Was PICTON hierüber mitteilt, ist von der größten Bedeutung. Bei einer Larve mit 13 Borstenpaaren war noch kein Herzkörper angelegt. Erst bei einer Larve von ca. 1,5 cm Länge tritt er als ein Büschel großkerniger Zellen im Rückengefäß auf.

„From the first it shows signs of pigmentation. Even in the living state a cavity can be recognised in it, whilst sections show that part at least of this cavity opens directly into the coelom on the ventral side of the heart just anterior to its origin. In other words, the heart-body is an in-pushing of the heartwall. It shows no connection whatsoever with the hypoblast. Later the open connection with the coelom appears to be narrowed, and finally obliterated.“

Der Herzkörper sei also sicher ein rein mesoblastisches Gebilde. Am Schlusse der PICTONSchen Arbeit findet sich eine Zusammenfassung, die auch wohlerwogene Schlußfolgerungen enthält und aus der ich das Wichtigste mitteilen muß.

Da der Herzkörper ein mesodermales Gebilde ist, so kann er nicht dem Darmdivertikel homolog sein, das bei *Buchholzia* und anderen Oligochäten in das Rückengefäß hineinragt (gegen HORST und BEDDARD). Wenn man aber im Auge behält, daß das Darmdivertikel dieser Formen, indem es in das Herz vordringt, die Herzwand mit ihrem Cölothel vor sich her treiben und in die Herzhöhle einstülpen muß, so ist nichtsdestoweniger klar, daß dieses letztere einen Teil des Herzkörpers bilden muß. Möglicherweise, sagt PICTON — und ich bemerke hierzu, daß ich mir unabhängig von ihm die gleiche Ansicht gebildet habe — ist es dieser mesodermale Teil des Herzkörpers, von dem der vordere Teil des Herzkörpers von *Buchholzia* herrührt, so daß dann wenigstens eine partielle Homologie mit dem Herzkörper der Polychäten bestünde. Nachdem einmal der mesodermale Ursprung des Herzkörpers nachgewiesen ist, so kann man, meint PICTON, die EISIGSche Interpretation desselben als intravasales Chloragogen, d. h. modifiziertes Peritonealgewebe, welches ursprünglich an der Außenseite des Rückengefäßes liegt, aber durch Einfaltung in sein Inneres zu liegen kommt, acceptieren. Dabei muß dem Ausdruck Chloragogen nur eine all-

gemeine, nicht eine speziell histochemische Bedeutung beigemessen werden.

Die Analogie des Chloragogens mit der Leber der Wirbeltiere wird geradezu auffällig, wo es den Herzkörper bildet. Dann liegt es ebenso in dem Blutstrom, der, vom Darm kommend, zu den Atmungsorganen geht, wie die Leber (im Pfortaderblut nämlich). Man hat deshalb Grund, anzunehmen, daß er eine ähnliche Rolle in der Oekonomie des Wurmes spielt, wie die Leber, soweit diese als Drüse ohne Ausführungsgang betrachtet wird. Doch kann diese Analogie nicht bis ins einzelne verfolgt werden. Glykogen scheint im Herzkörper zu fehlen. Dagegen wurde Fett und Eisen in ihm nachgewiesen und es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß letzteres Vorkommen auf hämatogene Funktionen hinweist. Die Rolle des Pigmentes und der Chitinkörper ist dunkel. Wenn es sich um Exkretionssubstanzen handelt, so ist schwer verständlich, wie ihre Entleerung aus dem Körper vor sich gehen kann. Verf. denkt an die Möglichkeit, daß vielleicht die Exkretionsprodukte durch die Herzwand hindurch ins Cölom befördert und dann durch Leukocyten zu den Nephridien getragen werden, oder daß sie ins Blut gelangen und in den Kiemen ausgeschieden werden; das letztere wäre aber nur für flüssige Substanzen möglich. — Bezüglich der mechanischen Funktionen des Herzkörpers kann als sicher gelten, daß er, als Klappe bei der Systole das Herz verstopfend, bewirkt, daß alles Blut in die Kiemen gelangt.

In der Arbeit von GUIDO SCHNEIDER (1899, vorläufige Mitteilung 1897) über Phagocytose und Exkretion bei den Anneliden ist bezüglich des Herzkörpers der Polychäten besonders der Nachweis des Vorkommens von Eisen im Herzkörper der Terebelloiden und Amphicteniden von großer Bedeutung.

„Bei intakten Exemplaren zeigte die Berlinerblaureaktion häufig, wenn auch nicht jedesmal, Eisen in den Herzkörperzellen, das sich in rundlichen Körnchen findet, die sich intensiv bläuen und zwischen den grüngelben zerstreut sind.“

Die größten Ansammlungen von Eisen fand Verf.

„bei *Pectinaria hyperborea*, wo alle übrigen Teile der Herzkörperzellen derart von den eisenhaltigen Körnchen verdeckt sind, daß man oft nur den Kern innerhalb einer blauen Körnchenmasse erkennen kann“.

SCHNEIDER ist ganz mit PICTON einverstanden, wenn dieser seinen (SCHNEIDERS) Vergleich der Chloragogen-

zellen mit Leberzellen auch auf die Herzkörperzellen ausdehnt. Es will ihm nämlich scheinen,

„daß die grünlichgelben, die eisenhaltigen und andere Körnchen in den Herzkörperzellen nichts anderes als aufgespeicherte Reservahrung sind, ebenso wie die fetthaltigen Körnchen, die sich durch Osmiumsäure schwarz färben, und daß alle diese Körnchen, ebenso wie in den Chloragogenzellen, direkt von dem Protoplasma gebildet werden aus flüssigen Substanzen, die aus dem Blute bezogen werden“.

Die von PICTON bei *Audouinia filigera* beschriebenen „oatshaped bodies“ im Innern des Herzkörpers hält SCHNEIDER für Entwicklungsstadien von Parasiten. Wiederholt betont er, daß den Chloragogenzellen der Oligochäten am meisten die Zellen des Herzkörpers der Polychäten analog zu sein scheinen, die phagocytäre Natur der letzteren sei aber leider bisher noch nicht nachgewiesen.

Ueber den Herzkörper der Polychäten urteilen WILLEM und MINNE (1899) folgendermaßen. La présence du corps cardiaque chez les Annelides sédentaires

„va généralement de pair avec l'absence du revêtement chloragogène des vaisseaux, et les corpuscules qu'il renferme rappellent par leur aspect, sinon par leur composition chimique qui n'est pas connue, les grains chloragogènes des autres Chétopodes. Avec quelques auteurs, nous considérons ce corps cardiaque comme un organe dépurateur et, reprenant une opinion émise par CLAPARÈDE et par EISIG, nous l'identifions avec un corps chloragogène intra-vasculaire.“

Dieselben Forscher schreiben (1899) den Blutamöbocyten auch eine exkretorische Rolle zu. Sie entziehen dem Blute gewisse Exkretstoffe. Beladen mit solchen Stoffen wandern sie, was die Verff. allerdings nicht direkt beobachtet, sondern nur aus cytologischen Befunden erschlossen haben, in das Darmepithel ein, bilden dort die vielfach beschriebenen „gelben Zellen“ und fallen schließlich in das Darmlumen.

Bei ihren Studien über die Arenicoliden (1900) haben GAMBLE und ASHWORTH auch den Herzkörper untersucht, der übrigens bei *A. Claparèdii* und *A. cristata* fehlt. Er findet sich hier nicht im Rückengefäß, sondern in beiden kontraktilen, als Herzen bezeichneten Gefäßschläuchen, welche das Darmgefäßnetz mit dem Bauchgefäß verbinden. Bei postlarvalen oder ganz jungen Exemplaren von *A. marina* ist er noch nicht vorhanden, erst bei 65 mm langen Individuen ist er aufgetreten.

„At this stage of growth, the wall of the heart consists of an outer peritoneal cubical epithelium and an inner but indistinct endothelium. Between these two layers it is not possible to detect any muscular tissue. The cavity of the heart is, however, invaded by strands of cells which repeat the structure of the heart wall, and are probably invaginations of it. In *A. Grubei* the invagination is clearly marked. Later on, as the muscular tissue develops in the wall of the heart, fresh invaginations occur, composed of an extremely delicate endothelium, a muscular layer and a mass of cells, some granular, some glandular, forming a fairly definite lining to the invagination, but projecting at their free ends into an irregular lumen, partially blocked up by cells within which yellowish or yellowish-brown granules may be seen.“

Aehnlich sind die Verhältnisse bei *Arenicola Grubei*.
Bei 140 mm langen Exemplaren

„the first traces of the heart-body are found as a few short and apparently solid ingrowths of the muscular and peritoneal layers of the heart wall. These ingrowths occur on the posterior (and to some extent outer) surface of the heart, where the muscular layer is specially developed“. „The granular chloragogenous bodies are in this way carried into the cavity of the heart.“

Die Wandung des Herzkörpers zeigt, da er aus einer Einstülpung des Herzens hervorgegangen, die umgekehrte Schichtenfolge der Herzwand, d. h. zu äußerst ein Endothel, dann die Muskelschicht und zu innerst die Peritonealzellen. Bei älteren Exemplaren (200 mm) nimmt die Zahl der Einwucherungen von der hinteren Herzwand zu. Einige entwickeln sich auch von der gegenüberliegenden Wand.

„In these the neck of the involution is hollow, showing the nature of the ingrowth, involving, as it does, the entire thickness of the wall of the heart and a virtual extension of the coelom into the processes.“

Die Verfasser beschreiben auch kurz die Bildung des Herzkörpers von *A. ecaudata*, die sich von der bei *A. Grubei* nicht nennenswert unterscheidet. Die Befunde bestätigen also Eisigs Suggestion, daß der Herzkörper intravasales Peritonealgewebe sei. Bezüglich seiner Funktion sagen die Verfasser:

„The heart-body, in fact, appears to be a means of preventing regurgitation of the blood into the gastric plexus after systole, and of ensuring its passage into the ventral vessel.“

Ob er auch exkretorische Funktionen habe, könne erst entschieden werden, wenn die Natur der Chloragogensubstanzen besser bekannt sein werde.

In seiner Arbeit über die Anatomie von *Scalibregma inflatum* (1901) macht ASHWORTH die einigermaßen überraschende Mitteilung, daß ein Herzkörper fehlt, überraschend deshalb, weil die Scalibregmiden mit den Arenicoliden und Opheliaceen verwandt sind. Im roten Blutplasma finden sich spärliche runde oder ellipsoidische Blutkörperchen mit vorspringendem Kerne. Es ist schwer festzustellen, wo sie gebildet werden,

„but apparently some arise from the cells lining the wall of the dorsal vessel, especially in the region of the heart and blood-reservoir“.

In einem Exemplar fand Verf. eine Masse von Körperchen im Bauchgefäß unmittelbar hinter dem 4. Diaphragma. Diese Körperchen zeigten dasselbe Verhalten gegenüber Farbstoffen, wie die Zellen der unmittelbar benachbarten Gefäßwand. Vielleicht werden Blutkörperchen in den Gefäßen an verschiedenen Stellen gebildet.

Rückblick.

Werfen wir einen Rückblick auf die zusammengestellten Angaben über das wichtigste intravasale Zellgebilde der Polychäten, den Herzkörper, so sehen wir, daß sie vielfach auseinandergehen. Immerhin zeigt sich in der neuesten Zeit eine größere Übereinstimmung zwischen den Autoren.

Die eine fundamentale Tatsache scheint jetzt ziemlich gesichert zu sein, die nämlich, daß das den Herzkörper ausfüllende Zellenmaterial cöllothelialen Ursprungs ist, daß es sich hier um eine exotropische Wucherung oder Ausstülpung der Cölomwand in das Gefäßlumen handelt, auf die sich sogar die Muskulatur (und das Gefäßendothel [?]) fortsetzen kann. In diesem Sinne, und auch deshalb, weil die Zellen des Herzkörpers vielfach auffallende Aehnlichkeit mit Chloragogenzellen zeigen, hatte ERSG gewiß recht, wenn er den Herzkörper eine intravasale Chloragogen-drüse nannte. Die Annahme, daß der Herzkörper von der entodermalen Darmwand abstamme, läßt sich heutzutage nicht mehr halten.

Sehr dunkel ist noch die Funktion des Herzkörpers, die eine mehrfache zu sein scheint. Höchst wahrscheinlich dient er

zunächst überall als Klappe. Daß er, wie die Klappen der Hirudineen und Oligochäten (?), eine cytogene Funktion habe, dafür sind geringe Anhaltspunkte vorhanden. Und doch wäre eine solche Funktion bei der so häufigen Lage des Herzkörpers auf dem Wege vom Darmblutsinus zu den Kiemen, wie mir scheint, ziemlich verständlich. Es hätten die zur Loslösung bestimmten Zellen Gelegenheit, sich mit Eiweißkörpern zu beladen, die dann in den Atmungsorganen, ähnlich wie das Hämoglobin, Sauerstoff aufnehmen und im weiteren Kreislauf, von den Blutkörperchen getragen oder im Blutserum gelöst, weitere Verwendung finden könnten. Auch der Nachweis von Eisen im Herzkörper legt den Gedanken an Beziehungen zur Atmung nahe. Am meisten fraglich scheint mir die exkretorische Bedeutung des Herzkörpers zu sein.

Der Nachweis der cölothelialen Natur des Herzkörpers der Polychäten scheint zu der vorläufigen Annahme zu berechtigen, daß auch die bei Hirudineen und Oligochäten in das Gefäßlumen vorragenden Zellen oder Zellenkomplexe cölothelialen Ursprungs sind. Würde sich dies bestätigen, so wäre damit auch der cölotheliale Ursprung der Amöbocyten des Blutes sehr wahrscheinlich gemacht.

D. Echiurida.

Nach SPENGLER (1879) sind die Blutzellen des sich verwandelnden Embryos des *Bonellia*-Weibchens identisch mit den Zellen der Leibeshöhle, was ihn zu der Annahme führt, daß die letztere mit dem Blutgefäßsystem kommuniziere. Eine solche Kommunikation ist aber nach demselben Autor (1880) bei *Echiurus Pallasii* nicht vorhanden, wo die amöboiden Blutkörperchen in der Leibeshöhle und im Blutgefäßsystem auch identisch sind.

4. Ontogenie des Blutgefäßsystems der Anneliden. Regenerationserscheinungen.

In seinen „Embryologischen Studien an Würmern und Arthropoden“ bildet KOWALEVSKY (1871) den Querschnitt eines Embryos von *Euaxes* (Taf. V, Fig. 38) ab, auf dem die Anlage des Bauchgefäßes als ein dem Entoderm anliegender, aus ca. 3 Zellenlagen bestehender Zellhaufen dargestellt ist, dessen äußerste Zellschicht sich seitlich in die Splanchnopleura fortsetzt.

Bei *Lumbricus* hat KOWALEVSKY das Vorhandensein des Gefäßsystems schon auf einem Stadium konstatiert, wo die Mesodermplatten den Dottersack erst halb unwachsen haben. Es besteht dann

„aus einem Bauchgefäß und den seitlichen Schlingen, welche den Dissepimenten entlang nach oben gehen, ferner aus zwei seitlichen Gefäßstämmen, welche sich an den Grenzen des auf dem Dottersacke ausgebreiteten mittleren Blattes hinziehen und nach vorn in das Rückengefäß, welches auf dem Oesophagus liegt, übergehen. Bei der Ausbreitung des mittleren Blattes und seinem Zusammentreten auf der Rückenseite, welche vom vorderen Ende beginnt, schmelzen diese beiden, gewissermaßen den Sinus terminalis bildenden Gefäßstämmen zusammen, und es entsteht somit das Rückengefäß.“

„Was den Ort anbetrifft, wo sich die Gefäße anlegen, so ist es nicht schwer, für die Hauptstämmen zu beweisen, daß sie aus den Zellen entstehen, welche sich zwischen dem Darmdrüsen- und dem Darmfaserblatte ansammeln und von einem dieser Blätter abstammen. Die Querstämme bilden sich an den Stellen, wo sich die beiden Dissepimentwandungen an dem Darmdrüsenblatt anstoßen; von hier stülpten die Gefäßanlagen das Darmfaserblatt zu einer Falte aus, welche, das Gefäß umgebend, sein Muskelsystem bildet. Ich muß hier noch erwähnen, daß von dem als Sinus terminalis bezeichneten Gefäße noch kleine Stämme nach unten sich fortsetzen, die meiner Ansicht nach als Auswüchse des schon gebildeten Gefäßes anzusehen sind, weil das mittlere Blatt noch nicht so weit ausgebreitet ist. Obgleich ich das Epithelium in den Gefäßstämmen der Lumbricineen nicht beobachtet habe, so ist doch seine Anwesenheit kaum zu bezweifeln, wie auch die beschriebene Bildung der größeren Stämme, welche so vollständig mit demselben Prozesse bei den Wirbeltieren übereinstimmt.“

Vgl. mit diesen Beobachtungen die Thesen 29, 30, 32; p. 198/199.

In den Mitteilungen von GIARD (1876) über die Entwicklung von *Salmacina Dysteri* HUX. findet sich die Bemerkung, daß auf einem gewissen Stadium, wenn die Fettkörperchen im Entoderm resorbiert werden, unter der Mesodermmembran (— d. h. doch wohl zwischen dieser und dem Entoderm —) ein freier Raum sich erhält,

„la cavité sanguine primitive, laquelle se prolonge à l'intérieur des tentacules céphaliques“.

Hochinteressant sind die Beobachtungen, die HATSCHKE (1878) am Darmfaserblatt der *Polygordius*larve während der 4. Entwicklungsperiode angestellt hat, die dadurch charakterisiert

ist, daß die Kopfblase den Gipfelpunkt ihres Wachstums erreicht und der Rumpf eine wurmförmige Gestalt annimmt. Während dieser Periode legt sich das Darmfaserblatt, das ganz getrennt vom Darne entstand und von demselben durch die primäre, mit der Kopfhöhle in Zusammenhang stehende Leibeshöhle getrennt war, an das Darmdrüsenblatt an, wobei die primäre Leibeshöhle schließlich vollständig verdrängt wird. Dabei konnte HATSCHEK folgendes beobachten:

„Die Darmfaserplatte, die nur aus einer einfachen Lage dünner, abgeplatteter Zellen besteht, beginnt sich nun zuerst mit jener Stelle, wo sie mit den Dissepimenten zusammenhängt, an das Darmdrüsenblatt anzulegen; zugleich sah ich von den Zellen der Darmfaserplatte feine, verästelte Ausläufer durch die primäre Leibeshöhle zum Darmdrüsenblatte ziehen.“ Bei Reizung der Larve „kann man eine interessante Beobachtung am Darmfaserblatte machen. Dieses kontraktile Blatt legt sich nämlich unter Verdrängung der primären Leibeshöhle — die Leibeshöhlenflüssigkeit wird, wie es scheint, in die Kopfhöhle getrieben — vollkommen an das Darmdrüsenblatt an. Zugleich wird der Darm dort, wo die Dissepimente sich ansetzen, durch stärkere Kontraktion ringförmig eingeschnürt. . . .“

Aber immer ist noch der Darm innerhalb des Mesodermrohres verschiebbar.

HATSCHEK sagt ausdrücklich, daß er vom Blutgefäßsystem an den jungen, von ihm untersuchten Polygordien noch nichts habe nachweisen können.

Nach allem, was wir heutzutage wissen, fällt es nicht schwer, diese Beobachtungen in bestimmter Weise zu deuten, das Beobachtete in einen großen Kreis ähnlicher Erscheinungen einzuordnen. Der Raum zwischen Darmfaserblatt und Darm ist gewiß ein embryonaler Darmblutsinus, in dem überall, auch wenn er beim erwachsenen Tiere vorkommt, das Blut durch die ihn außen begrenzende Schicht des Darmes nach vorn getrieben wird. Beim erwachsenen Tier ist es die Muscularis des Darmes, welche diese antiperistaltischen Kontraktionen ausführt, hier bei der Larve ist es das Darmfaserblatt, „eine einfache kontraktile Lage dünner, abgeplatteter Zellen“. Also ein kontraktiles Epithel ohne Muskelfibrillen, wie etwa an Gefäßschlingen bei Oligochäten! Nach der Theorie geht aus einem solchen Epithel durch Delamination cölexotropisch, d. h. gegen den Darmblutsinus zu, eine Muscularis hervor, während die zurückbleibende, die Leibeshöhle auskleidende Zellschicht das Peritonealendothel liefert. HATSCHEK

hat also in Wirklichkeit doch, entgegen seiner eigenen Aussage, das erste Auftreten des Blutgefäßsystems bei *Polygordius* beobachtet.

In seinem „Handbuch der vergleichenden Embryologie“ (1. Band, 1880) macht F. M. BALFOUR die, wie mir scheint (vide These 29) sehr zutreffende Bemerkung, daß die Entstehung des Rückengefäßes bei *Lumbricus* und *Criodrilus* durch Verschmelzung zweier lateraler Gefäße eine Eigentümlichkeit sei,

„die wahrscheinlich durch die spät erfolgende Ausdehnung des Mesoblasts in die Dorsalgegend zu erklären ist“.

Von kapitälem Interesse für die Theorie des Hämocöls sind die Beobachtungen über die Entwicklung des Blutgefäßsystems von Polychäten, die SALENSKY (1882/1883) publizierte. Untersuchungsobjekte waren *Psygmobranthus* und *Terebella*. Einige Tage nach dem Ausschlüpfen bemerkt man bei den Larven von *Psygmobranthus*

„zwischen dem Epithel des Hinterdarms und dem Darmfaserblatt eine mit klarer Flüssigkeit erfüllte Höhle, welche nach außen von einer einzelligen Schicht des Darmfaserblattes begrenzt ist. Die Wand dieser Höhle ist kontraktile und zeigt ziemlich regelmäßige Pulsationen, wodurch die Flüssigkeit nach vorn getrieben wird. Da Blutgefäße noch nicht vorhanden waren, so konnte ich die Bedeutung dieses perigastralen Raumes nicht ganz genau bestimmen, bis ich bei *Terebella* auf Verhältnisse stieß, die denen bei *Psygmobranthus* vollkommen entsprechen. Der Bildung der Blutgefäße bei *Terebella* ist ebenfalls eine solche perigastrale Höhle vorhergegangen, welche aber nicht um den Hinter-, sondern um den Mitteldarm sich bildet. Man kann auch dort die Pulsationen beobachten, welche aber schwächer als beim *Psygmobranthus* sind. Von dieser primitiven Bluthöhle geht nun die Entwicklung der Darmgefäße aus. Letztere bilden sich früher als die Gefäße der Haut und erscheinen in Form von longitudinalen Ausstülpungen der Darmfaserhaut, welche sich immer mehr und mehr von derselben abhebt und sich schließlich vollständig abtrennt. Hieraus wird verständlich, daß die Blutgefäße des Darmes lange Zeit mit dem perigastralen Blutraum in Verbindung stehen und von ihm das Blut erhalten. Diese Bildungsweise der Blutgefäße ist von besonderem Wert, wenn man diese mit den Blutgefäßen im ausgebildeten Zustande bei den niederen Anneliden vergleicht. Bei *Protodrilus Leuckartii* (HATSCHKE) ist z. B. ein solches Verhalten des Blutgefäßsystems auch im ausgebildeten Zustand vorhanden, was zum Beweise dienen kann, daß wir es hier mit primitiven Zuständen des Blutgefäßsystems

zu tun haben. Außerdem ist dieses Verhalten nicht ohne Bedeutung für die allgemeine Auffassung des Blutgefäßsystems und seine Beziehungen zu den Lymphräumen resp. zur Leibeshöhle und zeigt uns namentlich, daß die Blutgefäße mit den Lymphräumen zuerst in keiner Verbindung stehen und sich vollständig unabhängig von letzteren bilden.“

Von diesen Ausführungen ist Satz für Satz für uns von Wichtigkeit.

Im folgenden Jahre (1883) gibt SALENSKY genauere Auskunft über die Entwicklung der Blutgefäße von *Terebella*. Die Blutgefäße treten erst spät auf. Trotzdem besitzt das Tier, also noch vor ihrem Auftreten, Blut und Cirkulationsorgane. Diese bestehen aus einem den mittleren Teil des Darmrohres umgebenden Blutraum zwischen Entoderm und Splanchnopleura, der mit hellgelblicher Flüssigkeit erfüllt ist. Dieser Hohlraum ist nur dann unterscheidbar, wenn die Splanchnopleura (— es heißt gewiß irrtümlich „Somatopleura“ —) sich vom Entoderm entfernt, d. h. während der Diastole. Der Darmsinus ist also nur beim lebenden Tier zu beobachten. An Konservaten und Schnitten schmiegt sich die Splanchnopleura infolge der erfolgten Kontraktion dem Darmepithel dicht an. — Die Bildung der Gefäße beginnt im vorderen Teil der Rumpfreion („région somatique“) von *Terebella*. Zuerst treten die Anlagen des Herzens und der vorderen Teile des Bauchgefäßes auf.

„Sur des coupes transversales d'une *Terebella* à 20 segments on reconnaît dans la splanchnopleure sur les lignes médio-ventrale et médio-dorsale un amas cellulaire qui débute dans la partie antérieure du tube digestif et s'étend quelque peu en arrière. Cet amas cellulaire constitue la première ébauche des vaisseaux dorsal et ventral de l'intestin. Chez une *Terebella* à 23 segments cette ébauche proémine au-dessus du niveau de la splanchnopleure; on reconnaît dans son intérieur la présence d'une cavité, qui est en communication avec la cavité périgastrique et qui constitue l'ébauche de la cavité du vaisseau futur.“

Bei einer *Terebella* von 25 Segmenten bilden die Anlagen der Hauptgefäßstämme

„deux gouttières dont les bords reposent sur l'intestin. Chacune renferme une cavité considérable qui comme précédemment est reliée à la cavité périgastrique. Dans l'ébauche du vaisseau dorsal les bords de la gouttière sont beaucoup plus rapprochés que ceux de l'ébauche du vaisseau ventral; c'est pourquoi l'ébauche du vaisseau dorsal affecte la forme d'un cylindre fendu sur sa

ligne médiane dans l'endroit même où il touche à l'entoderme.“ — „Les bords de la gouttière n'ont qu'à se réunir pour former des troncs situés sur les lignes médio-ventrale et médio-dorsale du tube digestif . . .“ „En effet cela ne tarde pas à avoir lieu. Ainsi chez une *Terebella* à 28 segments les ébauches des vaisseaux sont remplacées par des vaisseaux sanguins définitivement développés, qui affectent la forme d'un tube.“ „Les parois des vaisseaux consistent en une seule couche de cellules aplaties, exactement semblables à celles de la splanchnopleure dont elles dérivent. Il est évident, d'après la description de l'évolution des vaisseaux ventral et dorsal, que je viens de donner, que leur portion postérieure n'est pas fermé, mais s'ouvre dans le sinus intestinal. Ainsi les vaisseaux sanguins ne sont en définitive que des prolongements de cette cavité. La cavité périgastrique représente toujours un organe central où a lieu la formation du sang, d'où le sang est lancé en avant dans le vaisseau dorsal et où il revient par le vaisseau ventral.“

Von den Kiemengefäßen sagt SALENSKY, daß es ihm schein, daß sie als hohle Fortsätze der Hauptstämme auftreten.

KLEINENBERG bildet (1886) eine solide Anlage des Vas ventrale von *Asterope* ab. Die peripheren Elemente dieses Stranges sollen die Gefäßwandung herstellen, während aus der axialen Zellenmasse, die sich allmählich lockert oder auch teilweise auflöst, die Blutkörperchen und die Blutflüssigkeit hervorgehen sollen.

Nach ED. MEYER behauptet NUSBAUM (1886) in einer mir nicht zugänglichen Arbeit das nämliche für das Rücken- und Bauchgefäß von *Clepsine*.

EMERY hat (1886) bei Gelegenheit der Untersuchung der Regeneration der hinteren Körpersegmente einiger Polychäten (*Lumbriconereis*, *Alciopiden*, *Nephtys scolopendroides*) auch der Regeneration des Blutgefäßsystems seine Aufmerksamkeit gewidmet. Das Blut zeigt sich zuerst als ein gerinnbares Transsudat zwischen Darm und Mesoderm sowohl als auch zwischen den Mesodermsegmenten. Es verhält sich den Farbstoffen gegenüber etwas anders als die Cölomflüssigkeit. Im Blute zerstreut finden sich einige zellige Elemente.

„Plus tard, l'on voit se dessiner grossièrement les troncs longitudinaux dorsal et ventral, réunis par des arcs anastomotiques. Ces vaisseaux semblent n'avoir pas de parois propres; néanmoins il faut admettre qu'ils sont limités par une mince membrane, en rapport avec le plasme de quelques cellules mésodermiques, dont

on voit les noyaux épars à la surface des vaisseaux. En suite les arcs vasculaires segmentaires invaginent la paroi des cavités segmentaires, dans lesquelles ils paraissent alors suspendus, entourés d'éléments mésodermiques.“

Interessant sind EMERYS Bemerkungen über die Aehnlichkeit der das Rückengefäß und gewisse Kapillaren auskleidenden unpigmentierten Peritonealzellen mit den pigmentierten Zellen

„qui se trouvent en rapport avec un réseau vasculaire spécial chez la sangsue“.

Gemeint ist hier offenbar das Botryoidalgewebe. Besonders an der Innenseite der Leibeshöhle vorragen, bilden diese unpigmentierten Zellen mit ihren Gefäßen zahlreiche Läppchen

„dont l'ensemble rappelle à l'esprit le corps adipeux des insectes. Le vaisseau dorsal entre en rapport avec des faisceaux musculaires transversaux, qui dérivent de la musculature circulaire de l'intestin et qui, venant des deux côtés, se rejoignent sur le côté dorsal du vaisseau.“

FRAIPONT stellt (1887) die ontogenetische Entstehung des Blutgefäßsystems von *Polygordius neapolitanus* folgendermaßen dar:

„La lame interne“ (der Mesodermblasen) „accolée à l'intestin, beaucoup moins épaisse que l'externe constitue une lamelle entourant plus ou moins intimement le tube digestif, c'est la couche splanchnique du péritoine. Cette membrane se confond sur la ligne médio-dorsale et médio-ventrale avec la couche somatique pour former deux mésentères respectivement dorsal et ventral fixant le tube digestif en place. Les deux lamelles des mésentères ne sont pas accolées l'une à l'autre sur toute leur hauteur. Elles laissent libre entre elles et le tube digestif un petit canal longitudinal, sub-triangulaire visible dans toute l'étendue du tronc. Ce n'est pas autre chose qu'un reste de l'ancienne cavité du blastocèle qui forme ici les futures vaisseaux dorsal et ventral.“

Nach WILSON (1889) ist beim Regenwurm das Bauchgefäß das erste, welches sich bildet. Es tritt in der ventralen Mittellinie, kurz nachdem die Mesoblastsegmente hier zur Verschmelzung gelangt sind, als ein Hohlraum auf, welcher zwischen der Urdarmwand und dem Mesoblast liegt. Zuerst hat es keine eigene Wand, indem es unten vom Mesoblast, oben vom Entoblast begrenzt ist,

„so that it would seem to represent a part of the original cleavage cavity“.

Hier und da freilich sieht man in seinem Verlaufe eine vereinzelte Zelle auf seiner Dorsalseite, dem Entoblast angeschmiegt, auftreten. Später — oder was dasselbe sagen will, weiter vorn — nehmen diese Zellen an Zahl zu, so daß das Gefäß in eine besondere eigene Wandung eingeschlossen wird und „appears to lie in the splanchnic mesoblast“. Den genauen Ursprung der Wandung hat WILSON nicht ermitteln können.

„But without being able to give absolute proof, I believe them to arise from cells which migrate out of the mesoblast.“

Bezüglich des Rückengefäßes kann WILSON die KOWALEVSKYSche Entdeckung der doppelten Anlage bestätigen. Die beiden Anlagen treten in derselben Weise auf, wie die des Bauchgefäßes, indem sie sich zuerst als Hohlräume zwischen der Splanchnopleura und dem Entoblast bemerkbar machen, schließlich aber eigene Wandungen bekommen. Das Zusammenwachsen der paarigen Anlagen des Rückengefäßes (von vorn nach hinten) erfolgt im ganzen in demselben Maße, in dem die Mesoblastsegmente über dem Darm zusammenwachsen. Doch bleiben sie gegenüber den letzteren etwas zurück, so daß sie in der hinteren Region immer noch lateral liegen und paarig sind, wenn der Darm schon vollständig vom Mesoderm umwachsen ist.

Die bekannten entwicklungsgeschichtlichen Oligochäten-Untersuchungen von FR. VEJDOVSKY (1888—1892) enthalten in ihrem Schlußkapitel Beobachtungen über die Ontogenie des Blutgefäßsystems.

I. Bildung des Gefäßsystems von Rhynchelmis. Sowohl bei Rhynchelmis als bei Lumbriciden legt sich zuerst das Bauchgefäß an. Seine Bildung schreitet von vorne nach hinten fort. Die erste Anlage erscheint bei Rhynchelmis an Querschnitten in Form von 3—4 in der Medianlinie liegenden höheren Zellen des einschichtigen, sonst niedrigen, dem Dotter anliegenden Splanchnopleura-Epithels. Diese einschichtige Splanchnopleuraverdickung zeigt sich zuerst im 2. Körpersegment. Ein Mesenterium ist schon auf diesem Stadium nicht mehr sichtbar. Splanchnopleura und Somatopleura sind in der ventralen Mittellinie vollständig voneinander getrennt. Später zeigt der Querschnitt die verdickte Stelle der Splanchnopleura, welche die Anlage des Bauchgefäßes darstellt,

„als ein Syncytium mit einer feinkörnigen plasmatischen Grundsubstanz, in welcher die intensiv sich färbenden runden Kerne ohne bestimmtere Anordnung eingebettet sind.“

Diese solide embryonale Bauchgefäßanlage verharrt sehr lange im Niveau der Splanchnopleura. Wie aus ihr das spätere sinusartige Darmgefäßnetz und aus diesem das Rückengefäß zu stande kommt, hat VEJDOVSKY nicht genauer verfolgt.

„Der plasmatische internukleäre Inhalt der Bauchgefäßanlage ist später sehr verdünnt und erscheint schließlich als eine wasserklare Blutflüssigkeit.“

Auf diesem Stadium ist, wie die Figur zeigt (Taf. XXII, Fig. 11), wieder ein aus zwei auseinanderweichenden Lamellen bestehendes Mesenterium zwischen Bauchgefäß und Bauchmark vorhanden. Im Bauchgefäß sind die Kerne innerhalb der Grenzlinie liegend gezeichnet. Erst nachträglich rückt das Bauchgefäß tiefer in die Leibeshöhle, „wobei sich die definitiven Mesenterien bilden“.

Ueber die Entwicklung des Rückengefäßes teilt VEJDOVSKY nichts Näheres mit.

Wichtig ist, was VEJDOVSKY über die Bildung der Seitenzweige, der Seitengefäße und der blinden Ampullen der Seitenzweige ermittelt hat. Die Seitengefäße werden in der Abbildung so dargestellt, daß eine scharfe Linie den Inhalt, die rote Blutflüssigkeit, begrenzt. Dieser Linie liegen Epithelzellen mit ihren Kernen außen an.

„Die Seitenzweige entspringen aus dem Hauptstamme“
(d. h. sie stülpen sich aus ihm aus)

„dort, wo der Kern der eigentlichen Gefäßwand gelagert ist. An dieser Stelle entsteht“
ein Höckerchen.

„Der Kern kann sich vergrößern und bald teilen, so daß man in solchen sich anlegenden Seitenknospen je 2 Kerne vorfindet.“

Gewöhnlich aber bleibt der Kern einfach und liegt an dem Scheitel des jungen Gefäßhöckers. Dieser

„sproßt weiter in die Länge und erscheint dadurch als ein gewöhnliches Seitengefäß mit eigenen Wandungen und terminalem Kerne; soll sich nun dieses Seitengefäß wieder weiter verzweigen, so geht diesem Vorgange zuerst die Teilung des terminalen Kernes voraus“.

Wenn, wie ich glaube annehmen zu dürfen, die Zellen der Gefäßwandungen einfach Cölothelzellen sind, die ihre Basis dem

Lumen zukehren, so haben wir hier einen instruktiven Fall des selbständigen Wachstums derartiger Röhren vor uns.

II. Lumbriciden. Auch hier erscheint das Bauchgefäß ziemlich früh als eine Verdickung der Splanchnopleura längs der Medianlinie des embryonalen Hypoblasts. Während sie hinten noch an die einfache Splanchnopleuraverdickung der Anlage des Rhynchelmisbauchgefäßes erinnert, ist sie vorn viel voluminöser, indem hier die Zellen in größerer Anzahl vorhanden sind.

„Sie sind auch von verschiedener Gestalt, die peripheren sind meist kleiner, und ihre Kerne färben sich intensiv rot, während die zentral liegenden meist mit einem hyalinen Plasma und größeren blassen Kernen versehen sind. Hin und wieder trifft man allerdings auch in der Mitte des Bauchgefäßstranges eine kleinere Zelle mit tief rotem Kerne.“

„Die Querschnitte zeigen demnach sehr überzeugend, daß das Bauchgefäß als solider Zellenstrang angelegt wird.“

Als interessant bezeichnet es VEJDOVSKY, daß das Bauchgefäß in einem bestimmten anormalen Falle, bei einem Zwillingsembryo nämlich,

„in diesem soliden Zustande verharret, wenn es auch von den Mesenterien umwachsen wird“.

Das sind nun allerdings Angaben, die für meine theoretischen Ansichten ungünstig lauten. Die solide Anlage des Bauchgefäßes ließe sich ja vielleicht noch deuten, aber die sekundäre Umwachsung der soliden Bauchgefäßanlage durch die Mesenterien doch gewiß nicht! Analysiert man die zitierten Abbildungen (Taf. XXVII, Fig. 4 u. 5), so konstatiert man, daß es sich nicht um ein mediales Mesenterium handelt, sondern um zwei seitliche, ein rechtes und ein linkes, die von der Ventralseite des Darmrohres zu den lateralen Teilen des Bauchmarkes divergierend hinziehen, ohne die Bauchgefäßanlage, die frei zwischen ihnen liegt, auch nur zu berühren. Was ist nun der zwischen diesen beiden „sekundären Mesenterien“ eingeschlossene Hohlraum; ist es ein Abschnitt des echten Cöloms oder ein Rest der Furchungshöhle? Ich weiß es nicht. Bei Betrachtung der Fig. 5 kann man sogar zu der Vermutung kommen, daß er das Hämocöl, d. h. das Lumen des Bauchgefäßes und daß die sekundären Mesenterien seine seitlichen Wandungen sind, die „solide Anlage des Bauchgefäßes“ aber irgend ein intravasales Zellenmaterial. — Jedenfalls ist weitere Aufklärung dringend nötig.

VEJDOVSKY diskutiert die früheren Beobachtungen der Autoren über die Ontogenie des Blutgefäßsystems und konstatiert

die Uebereinstimmung mit KOWALEVSKY mit Bezug auf die solide Anlage des Bauchgefäßes. Er verbreitet sich sodann über die abweichenden Angaben von WILSON über die Entstehung des Bauchgefäßes beim Regenwurm. Nach WILSON hätte das Bauchgefäß zuerst keine eigentlichen Wandungen und würde die ursprüngliche Furchungshöhle repräsentieren. Erst nachträglich würden sich die Zellen an der Peripherie dieser Höhle vermehren und das fertige Bauchgefäß im splanchnischen Mesoblast liegen.

Dagegen hat VEJDOVSKY folgendes zu bemerken:

„Es ist richtig, daß ein Hohlraum zwischen der Splanchno- und Somatopleura, in der Medianlinie der Leibeshöhle, sehr frühzeitig vorkommt. Ich bilde denselben bei *Rhynchelmis* in Fig. 12 und 8 auf der Taf. XXI (*m*) ab. Er kommt aber nicht in allen nacheinander folgenden Schnitten zum Vorschein, so daß man ihn nicht als eine kontinuierliche Längsbahn betrachten kann. Da er auch von allen Seiten mit mesoblastischen Wandungen umgeben ist, so kann man ihn auch nicht als einen Ueberrest der ursprünglichen Furchungshöhle betrachten. Die Seitenwandungen des Hohlraumes (*m*) stellen meiner Ansicht nach die embryonalen Mesenterien vor, welche später durch definitive Mesenterien, als das Bauchgefäß bereits funktioniert, ersetzt werden. Das Bauchgefäß legt sich somit viel später an.“

Hierzu habe ich selbst folgendes zu bemerken. Die Behauptung, daß der in Frage stehende Hohlraum kein Blastocöl sein könne, weil er von allen Seiten von Mesoderm umgeben sei, ist doch wohl unrichtig. Was ist denn ein Hohlraum, der zwischen den medioventralen Wänden der Mesodermblasen (den beiden Lamellen des ventralen Mesenteriums) beim Zusammenrücken derselben unter dem Darne ausgespart bleibt, anders, als ein Rest des Blastocöls? Auf dem Stadium der angezogenen Figuren 12 und 8 sind meiner Meinung nach die beidseitigen Mesodermblasen schon über und unter dem betreffenden Hohlraum zusammengestoßen, den ich mit WILSON für das Lumen des Bauchgefäßes halte. Ich vermute, daß die späteren Stadien, z. B. Fig. 11, Taf. XXII, an diese frühen Stadien anschließen, und daß die medioventrale Verdickung der epithelialen Splanchnopleura, die VEJDOVSKY als erste und solide Anlage des Bauchgefäßes beschreibt und in Fig. 15, Taf. XXI, abbildet, mit dem Bauchgefäß nichts zu tun hat.

VEJDOVSKY nimmt dann auch Stellung gegenüber der SALENSKYSchen Angabe der Entstehung des Rückengefäßes aus einem Darmsinus. Er sagt:

„Die Entwicklungsgeschichte zeigt nun, daß das Bauchgefäß ursprünglicher ist als der Darmblutsinus, und ferner, daß das Bauchgefäß nicht die ursprüngliche Furchungshöhle vorstellt (gegen BÜTSCHLI, SALENSKY, WILSON). Die weitere Tatsache, daß das Bauchgefäß zuerst als medial verdicktes Splanchnopleuraepithel erscheint, spricht gegen die Auffassung der Gebrüder HERTWIG, nach denen das Blutgefäßsystem nur aus dem »Mesenchym« herkommen soll.“

Die Elemente, aus denen sich das Bauchgefäß „aufbaut, haben denselben Ursprung wie die Muskulatur des Darmes, ferner das Chloragogene-pithel und schließlich die definitiven Mesenterien“.

Hiermit bin ich natürlich sehr einverstanden, so sehr ich mich bezüglich der geschilderten Art der ersten Anlage des Bauchgefäßes skeptisch verhalten muß.

Nach VEJDOVSKY hat auch J. NUSBAUM in einer mir nicht zugänglichen Arbeit die solide Anlage nicht nur des Bauchgefäßes, sondern auch des Rückengefäßes von Clepsine angegeben.

VEJDOVSKY bespricht schließlich noch die Bildung der Mesenterien. Es gibt nach ihm zweierlei Mesenterien: embryonale und definitive. Die ersteren entsprechen, wie ich gleich bemerke, sicher dem, was man gewöhnlich morphologisch unter ventralen Mesenterien versteht: sie entstehen durch Annäherung der beiden Mesodermsäckchen unter dem Darm.

„Die beiden inneren Lamellen bilden zuweilen leistenförmige Wandungen zwischen den rascher wachsenden Somato- und Splanchnopleura, infolgedessen ein medianer Hohlraum zu stande kommt, welcher, wie oben gesagt, von WILSON bei *Allolobophora foetida* als die erste Anlage des Bauchgefäßes aufgefaßt wird.“

Später sollen sich die beiden Lamellen zwischen den Cölo-säckchen berühren, nachher aber vollständig verschwinden. Es treten dann neue, die definitiven Mesenterien auf. Das inzwischen hohl gewordene Bauchgefäß wird nämlich nach VEJDOVSKY von den umliegenden Splanchnopleurazellen beiderseits umwachsen und kommt jetzt in die Leibeshöhle zwischen dem Darmkanal und dem Bauchstrang zu liegen. Die erwähnten Zellen verlängern sich in vertikaler Richtung,

„um sich mit einer anderen Lamelle zu verbinden, welche sich von der mesoblastischen Umhüllung des Bauchstranges gegen das Bauchgefäß erhebt“.

Ich habe schon oben einige Zweifel über diesen Punkt geäußert, und ich muß auch jetzt wieder gestehen, daß ich nicht

völlig davon überzeugt bin, daß das primäre Mesenterium verschwindet und durch die sekundären ersetzt wird.

HARRIET RANDOLPH hat bei ihren Untersuchungen über die Regeneration des Schwanzes von *Lumbriculus* (1892) auch die Neubildung der Gefäße erforscht. Nach RANDOLPH hat das neue Mesoblast einen doppelten Ursprung. Die Hauptmasse geht aus den Neoblasten hervor, großen Peritonealzellen, die zwischen Bauchmark und ventralen Borsten fast in allen Segmenten liegen. Die dorsale Längsmuskulatur, die gesamte Ringmuskulatur und die Wandung des dorsalen Gefäßes hingegen sollen aus kleinen, von den Neoblasten durchaus unabhängigen, sehr frühzeitig auftretenden Mesodermzelementen gebildet werden, die ventral, lateral und dorsal, besonders zahlreich aber ventral vorkommen. Solche kleine Zellen bilden dorsalwärts

„a loose tissue surrounding two spaces that are the foundation of the dorsal vessel. These lie at first far apart, but gradually move together to the median line and fuse“.

Die Abbildung, auf welche verwiesen wird, zeigt uns diese beiden Räume als Lücken zwischen Darmepithel und angrenzendem Mesoderm. Solche Lücken trifft man ventral und seitlich auch auf anderen Abbildungen von Querschnitten und es liegt die Vermutung nahe, daß sie einem embryonalen Darmblutsinus entsprechen.

Was die Neubildung des Bauchgefäßes anbetrifft, so hat RANDOLPH folgendes ermittelt. Das aus den Neoblasten hervorgehende Mesoderm ist auf einem gewissen Stadium auf dem Querschnitt in drei Portionen angeordnet, zwei seitliche und eine ventrale. Jede enthält einen Hohlraum. Der medioventrale Hohlraum (selbst wieder aus der Verschmelzung von zwei seitlichen hervorgegangen) wird zu dem Teil des Cöloms, der zwischen Bauchmark und Bauchgefäß liegt.

„In the meantime the cavity in the centre of the median mesodermal element has grown larger, and the cells have arranged themselves around it as a wall. The dorsal part of this wall now bends down ventrally, forming a groove.“

Der Boden dieser Furche wird vom splanchnischen Mesoblast (d. h. der dorsalen Wand des medioventralen Cöloms), die Decke vom Darmepithel gebildet, wie ich zu der Darstellung noch, mich auf die Figuren beziehend, erläutern und hinzufügen will.

„The sides of the groove close in above, and it becomes a tube, which hangs suspended in the cavity of the former median element. This tube is the ventral blood-vessel. The part of the wall, that does not take part in the formation of the ventral blood-vessel forms the ventral mesentery by which the blood-vessel is suspended.“

Von sehr großer Bedeutung sind für uns die Untersuchungen, die BÜRGER (1891, 1894) über die Entwicklung der Hirudineen angestellt hat. BÜRGER hat bekanntlich zum ersten Male den scharfen embryologischen Nachweis geführt, daß die Hauptmasse des Mesoderms der Hirudineen sich wie bei den übrigen Anneliden aus paarigen und metameren Mesodermblasen entwickelt, und daß das Sinussystem sowie die Gonadenhöhlen Teile eines echten Cöloms sind. Für uns aber ist besonders interessant der Nachweis einer mächtigen exotropischen Entwicklung der Cölomwände, d. h. des Cölothels, wie sie sonst in keiner anderen Abteilung der Anneliden vorkommt. Die erste Untersuchung (1891) betrifft *Nephelis*. Die Somatopleura und die Splanchnopleura sind anfänglich ganz dünne, zarte, einschichtige Epithelhäute, von denen die erstere sich dicht dem Ektoderm, die letztere dem Entoderm anschmiegt¹⁾. Diese beiden Lamellen wachsen rechts und links zwischen Ektoderm und Entoderm in die Höhe.

Da gegen den Rücken zu das Ektoderm dem Entoderm dicht genähert ist, so kleben die beiden mesodermalen Blätter hier aneinander und am Ekto- und Entoderm. Eine Leibeshöhle fehlt also hier. Ein weiteres Gewebe zwischen den Mesodermblättern und den beiden primären Keimblättern existiert nicht. Die Leibeshöhle wird nachher auch ventral (Bauchsinus) und seitlich (Seitenhöhlen) stark reduziert.

„Der Grund dieser Verkümmernng der Leibeshöhle beruht in der rapiden Vermehrung mesodermaler Gewebselemente.“ „Wir begegnen bei den Hirudineen gerade einem umgekehrten Entwicklungsgange wie bei den Anneliden, wo alles darauf hinzielt, eine einzige Leibeshöhle zu

1) Immerhin sehe ich auf den in Fig. 5 und 6 dargestellten Querschnitten durch den jungen Keimstreifen von *Nephelis* einen deutlichen Spaltraum zwischen Entoderm und Splanchnopleura. Wenn es sich nicht um ein Kunstprodukt handelt, so liegt hier offenbar in Form eines embryonalen Darmblutsinus der letzte Rest eines Blutgefäßsystems vor.

schaffen: die Auflösung der Mesenterien, die Durchlöcherung der Septen. Auch bei *Nephelis* sind im frühen Larvenstadium die Wände zwischen den Seitenhöhlen, die Septen, zarte Membranen, die nun aber nicht etwa schwinden oder wenigstens dünne Häute bleiben, sondern im Gegenteil fortgesetzt an Zellenmaterial zunehmen und so zu solch mächtigen Wänden heranwuchern, daß ihre Dicke in gar keinem Verhältnis steht zu der Größe der Höhlen, welche sie abkammern. Das Gewebe, welches die Fortentwicklung der Leibeshöhle hemmt, sich zwischen somatischem Blatt und Epithel und später auch zwischen den Leibeshohlräumen und dem Darm ausbreitet und die zuerst dünnwandigen Septen in mächtige Gewebspartien umbildet, ist ein Gallertgewebe, in das zahlreich große, kugelige Zellen eingestreut sind; wir bezeichnen es am besten . . . als ein Mesenchym. Eine Modifikation desselben ist das »botryoidal tissue«.

EDUARD MEYER bezeichnet dieses Mesenchym im Gegensatz zum primären, das aus den beiden primären Keimblättern hervorgeht, als sekundäres Mesenchym. Die Hauptsache für uns ist, daß es sich um exotropische Wucherungen der Cöllothelwand handelt, die als solche mit dem intravasalen Chloragogen des Herzkörpers, den Klappen etc. verglichen werden können. BÜRGER konstatiert übrigens auch das Auftreten endotropischer Wucherungen des Cölothels. An der Grenze zwischen Seitenhöhlen und Bauchhöhlen entstehen große kugelige Zellen, die ganz mit den exotropisch gebildeten übereinstimmen, die aber in das Cölom hineinwuchern und schließlich die innere Auskleidung der Seitenhöhlen liefern, deren Ähnlichkeit mit dem Botryoidalgewebe schon BOURNE dermaßen frappiert hatte, daß er annahm, die Seitenhöhlen seien im Botryoidalgewebe entstanden. BÜRGER gibt interessante Details über die Differenzierung dieses letzteren Gewebes, aus denen ich nur folgendes hervorhebe. Auf einem gewissen Stadium besteht die Anlage des Botryoidalgewebes aus segmental angeordneten Zellenballen zwischen Seitenhöhlen und Lateralgefäß. Diese Ballen von Mesenchymzellen (die also exotropisch aus der Cölomwand hervorgegangen sind)

„werden von vielfach verschlungenen, wie es scheint, aufgeknauelten Zellenreihen gebildet, ein unentwirrbares Durcheinander. Wären die Zellen desselben nicht so sehr charakteristisch, so könnte man die Zellenverbände, welche sie bilden, leicht mit den gewundenen Zellenreihen der Exkretionskanäle verwechseln. In der Folge lockern sich diese Zellenverbände: die Zellen rücken auseinander, viele sondern sich weit ab. Sie dringen aufwärts jederseits um den Darm herum. Reichliche Massen derselben liegen

auch, wie erwähnt, in den Septen. Die Fortentwicklung ist folgende: die Zellen, welche entweder den ursprünglichen Verband, die Anordnung in Reihen, bewahrt haben, bekommen Durchbohrungen, die bald hier, bald dort auf Kosten des Zelleibes in deren Verbande auftreten, es erscheinen viele Lücken, die endlich alle miteinander verschmelzen, ein Lumen bildend, das sich mehr und mehr ausweitet, zuerst unregelmäßig, bald eng, bald weit ist, aber bedeutend geräumiger als der scharf begrenzte, gleichmäßig enge, geringfügige Kanal im Schleifenteil der Nephridien, der doch in analoger Weise entstanden sein soll.“

BÜRGER hat auch die Entstehung des Blutgefäßsystems von Nephelis verfolgt. Rücken- und Bauchgefäß fehlen bei Nephelis. Das Gefäßsystem soll im wesentlichen durch zwei seitliche kontraktile Gefäßstämme repräsentiert sein. Diese treten nun nach BÜRGER

„zuerst, relativ spät, in der Schlundregion auf, gehen dort entweder aus Resten der primitiven Furchungshöhle hervor, welche sich nach vorn und hinten, die Gewebe auseinanderdrängend, aktiv fortpflanzen, oder sie entstehen in ihrer ganzen Länge durch Spaltung, welche in der Schlundregion beginnt. Mit dem Cölom oder dessen Blättern hat ihre Entwicklung nichts zu tun.“

Aus der detaillierten Darstellung ist noch zu entnehmen, daß das Gewebe, welches das Lumen der Gefäße von Anfang an umgibt, sekundäres Mesenchym ist.

Diese beiden Seitengefäße und ihr Bildungsmodus nach BÜRGER passen nun ganz und gar nicht in unsere Theorie hinein. Vom Standpunkte dieser Theorie aus ist es in der Tat schwer verständlich, daß die ältesten Teile des Blutgefäßsystems, Darm-sinus resp. Darmblutlakunennetz, Rückengefäß und Bauchgefäß vollständig verschwunden sein sollen, während sich zwei laterale und zwar kontraktile Gefäßstämme entwickelt oder erhalten haben. Dabei liegt eine weitere große Schwierigkeit für meine Theorie darin, daß die lateralen Blutgefäße, wenigstens beim erwachsenen Tiere, mit den Ampullen und dem Bauchsinus, also Abteilungen des Cöloms, in offener Kommunikation stehen. Die Theorie verträgt sich nicht mit solchen Kommunikationen zwischen eigenwandigen Gefäßen und eigenwandigen Körperhöhlen, also Cölomabschnitten. Es gereichte mir deshalb zu lebhafter Genugtuung, in der kürzlich durch die Güte des Verfassers in meine Hände gelangten vorläufigen Mitteilung von ASAJIRO OKA über das Blutgefäßsystem der Hirudineen (1902) den Nachweis erbracht zu sehen, daß die Seitengefäße überhaupt gar keine Blutgefäße, sondern wie der Bauchsinus

und die Ampullen Abschnitte des echten Cöloms sind. Die Gnathobdelliden besitzen überhaupt gar kein Blutgefäßsystem.

Bei den engen Beziehungen zwischen Bauchgefäß und ventralem Mesenterium ist es bedeutungsvoll, von BÜRGER (p. 707) zu vernehmen, daß die seitlichen Ursegmenthöhlen von Nephelis unter dem Darm sehr frühzeitig vollständig zur Bildung der Mittelhöhle (des Mediansinus) verschmelzen.

„Wenn dort je ein Mesenterium existiert hat, so war es von äußerst kurzer Dauer, vom Untersucher jedenfalls nicht festzustellen.“

Gewiß, das ist leicht verständlich, da ja nicht einmal der Teil des ventralen Mesenteriums zur bleibenden Ausbildung gelangt, der sich sonst ganz allgemein erhält, nämlich derjenige, welcher die Wandung des Bauchgefäßes bildet.

In seiner Untersuchung über die Entwicklung von *Hirudo medicinalis* und *Aulastomum gulo* (1894) gelangt BÜRGER zu ähnlichen Resultaten wie bei *Nephelis*. Auch hier ist zwischen dem Darm und dem Bauchmark eine Trennungsmembran, ein Mesenterium, zu keiner Zeit bemerkbar. Auch hier vollziehen sich exotropische Wucherungserscheinungen des embryonalen Cölothels in großem Maßstabe, die zu jener sehr starken Einengung des Cöloms führen, welche von den beiden Formen ja schon lange bekannt ist.

„Das splanchnische Blatt sowohl der Seitenhöhlen als auch der Bauchhöhle liegt anfangs dem Dotter (Entoderm) dicht an und läßt stets zwei Schichten erkennen, von denen die innere (dem Entoderm zunächst liegende) das Produkt der äußeren ist.“

Die Rückbildung des Cöloms ergreift nur die Seitenhöhlen, ist aber auch hier nicht eine ganz vollständige. Sie

„erfolgt durch verschiedene Vorgänge, die nebeneinander herlaufen. Erstens werden die Seitenhöhlen vor allem dadurch zusammengedrängt, daß sich zwischen ihnen und dem Entoderm eine starke Schicht von Körpergewebe entwickelt, die zweifelsohne von dem inneren, mehrfach erwähnten Zellblatte der Splanchnopleura abstammt. Zweitens werden sie durch Zellen, die in ihrem Aussehen mit denen des Botryoidalgewebes übereinstimmen und sich massenhaft außen an die Wand der Seitenhöhlen lagern, verstopft, indem diese Zellen sich in die Seitenhöhlen vordrängen und so ihre Wandungen zusammenpressen. Ferner findet, wenn auch in geringem Grade, eine Entwicklung von Zellen, die desgleichen sich wie die botryoidalen verhalten, in den Seitenhöhlen statt und trägt zu ihrer Verstopfung bei.“

Die beiden seitlichen Gefäßstämme von *Aulastoma* und *Hirudo* (die wohl in Wirklichkeit Cölomröhren sind)

entstehen nach BÜRGER wie bei Nephelis vollständig selbständig vom Cölom (d. h. Bauchhöhle und Seitenhöhle) als Spalten, die lateral in dem mesodermalen Zellmaterial „erst nach den Anlagen des Cöloms“ auftreten. Anhaltspunkte dafür, daß sie aus Resten der Furchungshöhle hervorgehen, hat BÜRGER nicht gefunden.

Es ist selbstverständlich, daß wir diese Verhältnisse jetzt etwas anders auffassen müssen, etwa so: von den verschiedenen Teilen des Cöloms, die als Spalten im Mesoderm auftreten, entstehen zuerst die gemeinsamen Anlagen von Bauchhöhle und Seitenhöhlen und erst später die Anlagen der Seitengefäße.

BÜRGER schildert eingehend die exotropische Bildung der verschiedenen Bestandteile des Botryoidalgewebes aus der Cölo-mwand, die an verschiedenen Orten vor sich geht. Das Botryoidalgewebe liefert schließlich folgende Bestandteile des Mesoderms: 1) Hüllen um die Seitenhöhlen und die Seitengefäße herum; 2) das Botryoidalgefäßsystem und auch die Unterhautdrüsenzellen. In Bezug auf diesen letzteren Punkt dürfte doch wohl noch ein leiser Zweifel erlaubt sein.

Nach Miss BUCHANAN (1895) lassen das Herz und später die großen dorsalen und ventralen Gefäßstämme von Magelona ihre Anlage durch die Ansammlung einer klaren Flüssigkeit zwischen Splanchnopleura und Hypoblast erkennen, welche die Splanchnopleura vorn ausbuchtet, die ihrerseits die Wandung des Herzens und der Gefäße liefert.

In der Mitteilung von N. N. MAKAROW über die Bildung neuer Segmente bei den Oligochäten (*Tubifex Bonneti*), die in deutscher Sprache 1895 im Zool. Anzeiger erschienen ist, wird im Anschluß an die schwer verständliche Darstellung des Mesoderms am Schwanzende auch das Auftreten des Blutgefäßsystems besprochen. Frühzeitig findet sich ventral und lateral ein breiter Sinus, welcher das Mesoderm vom Entoderm trennt. Gleichzeitig mit der Bildung der Körperhöhle (im Mesoderm) entsteht in einer Zellenmasse, welche sich vom oberen Teil des primären Darmes abgeschnürt hat,

„ein Raum, der mit dem obenerwähnten Sinus, welcher den Darm von unten und von den Seiten umgibt, zusammenfließt, so daß das Entoderm von allen Seiten von Sinus umgeben erscheint. Infolge Erscheinens von Septen differenziert sich der Sinus auf der Oberseite in das

Rückengefäß, an den Seiten und unten verwandelt es sich in die Kapillaren des Darmkanals. Was aber das Bauchgefäß anlangt, so trennt sich dieses vom unteren Teil des Sinus ab noch lange vor Auftreten der ersten Spuren der Körperhöhle. Die innere Auskleidung des Blutgefäßsystems stammt offenbar von den Zellen des primären Mesoderms her (das aus dem Entoderm entstand); während die sogenannten Chloragogenzellen aus der Peritonealschicht, d. h. aus dem sekundären Mesoderm (welches aus dem Ektoderm entstand), herrührten und nichts anderes vorstellen als ein verändertes Endothel der Körperhöhle.“

Im folgenden will ich versuchen, ein Excerpt aus den Beobachtungen zu entwerfen, die MICHEL 1898 bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über die Regeneration der Anneliden am Blutgefäßsystem angestellt hat. Nach MICHEL nehmen die Gefäße ihren Ursprung

„par la régularisation des lacunes du mésenchyme, relégué par l'envahissement des sacs coelomiques: — Chez *Allolobophora* cette origine est manifeste: le mésenchyme avec ses lacunes irrégulières et de tailles diverses est d'abord très abondant; puis progressivement par suite de son refoulement et de sa compression, ses lacunes réduites dans un sens se fusionnent et s'allongent dans un autre, et enfin, régularisées et limitées, deviennent des vaisseaux. Seulement il est difficile de dire d'où vient cette limite: à aucun moment il n'existe de revêtement net, mais en certains points on voit le long de cette limite des corps cellulaires en légère saillie, qui proviennent sans doute de cellules mésenchymateuses voisines, aplaties, et allongées en même temps que la lacune à laquelle elles confinaient et qu'elles vont border.“ „Chez *Cirratulus* on peut aussi facilement reconnaître les ébauches de vaisseaux latéraux dans les lacunes plus ou moins complètement circonscrites entre les sacs coelomiques successifs.“

Also im Innern der Septen! Bei den meisten Polychäten sei aber das Mesenchym sehr reduziert.

„Le mésenchyme lacuneux bien développé est refoulé surtout autour de l'intestin; de même, lorsque le mésenchyme est réduit, il y a au début une lacune périentérique, qui paraît le représenter en grande partie. Cette gaine plus ou moins lacunaire est ensuite divisée par l'envahissement mésodermique en deux sinus longitudinaux médians, l'un ventral, l'autre dorsal et en une suite d'anneaux métamériques les unissant.“ „Chez *Allolobophora* le processus de développement du système vasculaire est assez explicite. Dans le refoulement du mésenchyme lacuneux par les sacs coelomiques, la partie comprise entre l'intestin et ces deux séries de sacs, là où cesse leur contact médian, devient le vaisseau ventral, bordé

par les filaments venant des cloisons qui se recourbent autour du sac ou se réfléchissent longitudinalement, et la partie enclavée entre les sacs coelomiques successifs se localise en un vaisseau transverse compris dans l'épaisseur de la cloison, mais en saillie à la face antérieure.“

Die Bildung des Rückengefäßes und der Gefäßschlingen wird folgendermaßen geschildert:

„D'un côté ce vaisseau transverse se relie au vaisseau ventral. Quant à son autre extrémité, elle se perd d'abord dans les lacunes du mésenchyme: au sommet du bourgeon encore en biseau et réduit à la bande germinale avec ses sacs coelomiques encore étroits, les lacunes mésenchymateuses latérales, s'étendant parallèlement aux bords, établissent les ébauches de deux vaisseaux marginaux; puis progressivement pendant que le bourgeon s'accroît en un tube complet, les sacs coelomiques s'étendent, les vaisseaux transverses s'allongent en vaisseaux annulaires, et les vaisseaux marginaux se rapprochent en un vaisseau dorsal double, qui enfin par fusion devient le vaisseau dorsal médian.“

„En résumé on peut caractériser l'origine et la forme progressive du système vasculaire en disant qu'il représente les lacunes régularisées du mésenchyme intercoelomique.“

1901 untersuchte RABES bei seinen Transplantationsversuchen an Lumbriciden auch die Neubildung von Gefäßwänden, die bei den im Gefolge der Operationen eintretenden Regenerationen erfolgt. Bezüglich der Histologie der normalen Gefäßwand teilt RABES mit, daß er sich in allen Hauptpunkten in Uebereinstimmung mit BERGH'S Ergebnissen befindet.

RABES findet, daß da, wo 2 feinere Seitenäste des Gefäßsystems miteinander verwachsen, die dicht vom Wundgewebe eingehüllte Gefäßwand aus einer

„einfachen dünnen Membran besteht, der nach außen Zellen mit relativ großen Kernen aufliegen“.

Den eigentlichen Ursprung der Gefäßwand der Verwachsungsstelle hat RABES nicht ermittelt. Was die Verhältnisse am Hauptbauchgefäß anbelangt, so sind sie komplizierter. Seine Wand besteht aus 3 Schichten.

„Die strukturlose, homogene Membran finden wir als innerste Begrenzung auch hier wieder. Ihr liegen nach innen zu kleine, meist längliche Kerne an, die Kerne von anhängenden Blutkörperchen sind, was am deutlichsten dort hervortritt, wo der Inhalt der Gefäße von den Wandungen etwas zurückgetreten ist. Auf die innere helle Membran folgt nach außen eine stets dunkler gefärbte, ziemlich breite Schicht, die nach BERGH nicht aus Muskelfibrillen, sondern aus bandförmigen Lamellen der Bindegewebsgrundsubstanz zu-

sammengesetzt ist. Nach außen schließt eine Schicht Peritonealzellen mit großen, hellen Kernen die Gefäßbegrenzung ab.“

Ich habe schon früher mitgeteilt, daß ich, gestützt auf HESCHELERS Befunde, die erwähnten Fibrillen oder Bänder, im Gegensatz zu BERGH, für Muskelfibrillen halten muß. Wie ich aus der Figurenerklärung sehe, hat auch RABES sie anfänglich für Muskelfibrillen gehalten. Sie sind in Fig. 34a und Fig. 34b mit *gm* bezeichnet; in der Erklärung der Abbildungen heißt es, „*gm* mittlere Gefäßwand (Muskellage)“.

RABES konstatierte nun, daß 14 Tage nach der Operation sich die 3 Schichten der Gefäßwand schon wieder unterscheiden lassen. Wie das Zusammenwachsen erfolgt, d. h. wie die neue Vereinigung von zwei Bauchgefäßen sich bildet, hat Verf. nicht ganz genau feststellen können.

„Jedenfalls verdanken die Verbindungsstücke ihren Ursprung denselben Elementen, die das übrige Bindegewebe der Vereinigungsstelle liefern.“

Verf. bildet das Regenerat der wiederhergestellten Verbindung vom 12. Tage ab und sagt dazu:

„Der Verbindungsteil ist im Lumen noch bedeutend enger als die normalen Teile. Die Gefäßwände ließen nur zwei Schichten erkennen; eine Bindegewebsschicht um die innere, homogene Membran konnte ich in diesem Falle nicht konstatieren.“

Betrachtet man die Abbildung, Fig. 35, so überzeugt man sich in der Tat davon, daß die Wandung des Regenerates ausschließlich aus einem Epithel besteht, das zweifellos Peritonealepithel ist, und daß diesem Epithel innen, gegen das Lumen des Gefäßes zu, unmittelbar eine strukturlose Intima, nach meiner Auffassung die Basalmembran dieses Epithels, anliegt. Wenn nun nachher zwischen Intima und Peritonealepithel eine besondere muskulöse (nach BERGH bindegewebige) Zwischenschicht auftritt, so sehe ich bezüglich ihres Ursprunges keine andere Möglichkeit, als daß sie in irgend einer Weise, wahrscheinlich durch Delamination, exotropisch vom Cölothel aus gebildet wird.

RABES' Beobachtungen über den Herstellungsmodus der Verbindung zwischen den beiden Rückengefäßen sind leider zu unvollständig, um zu Gunsten irgend einer theoretischen Auffassung gedeutet werden zu können. Doch dürfen sie der Vollständigkeit halber nicht übergangen werden. RABES sagt:

„Beim Rückengefäß habe ich mich oft überzeugen können, daß das Narbengewebe zunächst den Blutstrom eindämmt und begrenzt. Aus dem Narbengewebe treten dann einzelne Zellen heraus, ziehen sich lang aus und bilden Begrenzungslinien an dem verbindenden Teil. Auch schienen die Kerne dieser Zellen meist größer zu sein als die übrigen des Narbengewebes.“

Am deutlichsten traten dem Verf. die Verhältnisse auf einem dem 11. Tage angehörenden Stadium vor Augen.

„Die Gefäßwände des Rückengefäßes zeigen dort nur zwei Schichten, da die großen Peritonealzellen an der Operationsstelle wohl abgequetscht und in diesem Falle wohl nicht wieder ersetzt sind.“

Ich frage mich, ob die oben erwähnten Zellen mit den größeren Kernen nicht die neuen Peritonealzellen darstellen?

Ueber die Bildung der Blutgefäße bei *Polygordius neapolitanus* teilt E. MEYER (1901) folgendes mit:

„Mit der Entwicklung der Mesenterien und Dissepimente steht die Bildung der Blutgefäße im engsten Zusammenhange. Die beiden Längsstämme, nämlich das Rücken- und Bauchgefäß, entstehen durch Auseinanderweichen der beiden Peritonealblätter der Mesenterien oberhalb und unterhalb des Darmkanals. In ganz ähnlicher Weise rücken dann auch die vorderen und hinteren Blätter der Dissepimente rings um den Mitteldarm herum zur Bildung des Lumens der intersegmentalen Ringgefäße auseinander. Der Binnenraum des Gefäßsystems erscheint somit in diesem Falle als eine lokale Wiederherstellung gewisser Abschnitte der primären Leibeshöhle.“

An einer anderen Stelle bemerkt MEYER, daß auch er bei *Psymobranthus* und *Polymnia* (*Terebella*) gesehen habe, daß der Darmblutsinus in der Ontogenie ganz zuerst erscheine und dadurch entstehe, daß sich infolge von Flüssigkeitsansammlung die Splanchnopleura von dem Darmepithel einfach abhebt. Der von MEYER bei *Polygordius* beobachtete Bildungsmodus (Auftreten der Längs- und Ringgefäße) zeige bloß den Unterschied, daß sich das Peritoneum nur an denjenigen Stellen von der Darmoberfläche abhebt, die dem zukünftigen Verlauf der bezeichneten Gefäße entsprechen.

Dazu komme übrigens noch

„ein lokales Auseinanderweichen der beiden Epithelblätter der Mesenterien resp. der Dissepimente, so daß die im Entstehen begriffenen Gefäße anfangs die Gestalt von Rinnen haben, die gegen den Mitteldarm offen sind und sich

erst später durch Zusammenrücken ihrer Ränder in vollkommen abgeschlossene Röhren verwandeln.“

Bei seinen minutiösen Untersuchungen über die Entwicklung der *Polygordius*-Arten der Nordsee, die eben (1902) in extenso erschienen sind, bespricht WOLTERECK auch kurz die Entstehung der Blutgefäße. Ihre Ausbildung wird während des Larvenlebens nur begonnen.

„Schon ziemlich früh sieht man einen Spaltraum zwischen den Längsfasern des dorsalen Mesenteriums, später eine entsprechende, aber kleinere Spalte im ventralen Mesenterium auftreten, während die Seitengefäße, von denen jedem Segment eines zukommt, überhaupt erst während der Metamorphose sichtbar werden.“

Dieser Bildungsmodus des Gefäßes verträgt sich wohl mit der Theorie, im schrillen Gegensatz aber zu dem, was die Theorie verlangt, steht die Angabe von WOLTERECK, daß die Mesenterien nicht aus der embryonalen Cöломwand, sondern „ganz oder zum Teil“ aus dem larvalen Mesenchym hervorzugehen scheinen, wie sich WOLTERECK vorsichtig ausdrückt. Ich kann in der Tat schlechterdings nicht glauben, daß bei den *Polygordien* der Nordsee die Mesenterien, und gerade nur diese Teile der Cöломwandungen, sich so ganz anders bilden sollen als bei allen anderen bis jetzt daraufhin sorgfältig untersuchten Anneliden.

„Ob das Mesenchym sich auch an der Bildung der Dissepimente, sowie der Sphinkt. intersegment., M. intest. transversal. beteiligt, erscheint höchst unwahrscheinlich“

sagt WOLTERECK. Noch unwahrscheinlicher freilich erscheint es mir, daß die Mesenterien einen anderen Ursprung haben sollen als die Dissepimente und die Splanchnopleura! Gewiß muß man WOLTERECK recht geben, wenn er sagt:

„Natürlich sind für das Studium dieser Verhältnisse unsere Larven mit ihren gefalteten, gedehnten, zusammengedrückten Rumpfteilen sehr ungünstig, wir werden darauf bei Besprechung der Mittelmeerlarven zurückzukommen haben.“

Ich sehe dieser neuen Publikation mit Spannung entgegen.

Rückblick.

Ein Rückblick auf die Beobachtungen über die Ontogenie des Hämocöls der Anneliden ergibt, wie mir scheint, daß sie im allgemeinen eine gute Grundlage für die vorgetragene Hämocölothorie bilden, besonders für diejenigen Teile derselben, welche den Darm-

blutsinus, die Beziehungen der Hauptgefäße zu diesem, zu dem Darmfaserblatt, zu den Mesenterien und den Dissepimenten betreffen.

Hinsichtlich der von einzelnen Autoren beobachteten, soliden Anlage der Hauptgefäße will ich nur auf einen Umstand aufmerksam machen. Schon SALENSKY bemerkte (1883), daß der Darmsinus bei Terebellalarven nur am lebenden Objekt sichtbar ist, indem sich beim konservierten Tier die Splanchnopleura infolge der erfolgten Kontraktion dem Darmepithel dicht anschmiege. Ist das auch an der Stelle der Anlage des Rückengefäßes und des Bauchgefäßes der Fall, so wird man erwarten, dieselbe auf Schnitten als eine der Mittellinie des Darmepithelrohres anliegende Verdickung der Splanchnopleura, da, wo sich diese in das betreffende Mesenterium fortsetzt, anzutreffen. Bei erneuten Untersuchungen wird es sich auch hier empfehlen, die Beobachtungen am lebenden Objekt nicht zu vernachlässigen.

5. Die Entwicklung der Körper- und Darmmuskulatur der Anneliden.

Die Feststellung der Herkunft der Hauptmuskulatur des Annelidenorganismus ist für unsere Hämocöltheorie von der fundamentalsten Bedeutung, leitet doch diese Theorie (Thesen 9, 14, 15, 17, 20, 23, 28, p. 194—198) die Gefäßmuskulatur von der eigenen Muskulatur der Gonocölsäcke ab.

Was die Genese der Längsmuskulatur der Körperwand anbetrifft, so herrscht erfreuliche Uebereinstimmung unter den Autoren. Kein Zweifel, sie geht aus dem parietalen Cöllothel (aus der Somatopleura) hervor. Eine Anzahl schöner Untersuchungen haben uns einen genaueren Einblick in ihre Bildungsweise verschafft. Diese läßt sich vielleicht, wie folgt, ziemlich zutreffend schildern.

Das parietale, einschichtige Cöllothel wird zu einem Muskel-epithel, indem die Cöllothelzellen an ihrer nach außen gerichteten Basis longitudinale Fibrillen kontraktiver Substanz absondern.

Es scheint, daß die Cölomwand bei gewissen histologisch sehr einfachen Formen sich als Muskelepithel zeitlebens erhält, wobei die „Muskelkörperchen“ der Muskelzellen die Rolle von Peritoneal-endothelzellen spielen.

Bei der großen Mehrzahl der Formen aber differenziert sich das muskulöse parietale Cöllothel durch Delamination in zwei Schichten, 1) in eine basale (die Außenschicht der Cölomsackwand

darstellende) Muskelzellenschicht, welche die gesamte Längsmuskulatur der Körperwand liefert, und 2) in eine innere, dem Lumen des Cölomsackes zugekehrte Schicht von nicht muskulösen Epithelzellen, die das sogen. Peritonealendothel darstellt. Die näheren Einzelheiten über den Vorgang der Delamination müssen aber noch genauer ermittelt werden.

Eine nicht wesentlich verschiedene Modifikation dieser Bildungsweise ist die folgende. Das anfänglich einschichtige parietale Cöllothel wird mehrschichtig. Die äußere (basale) Zellenschicht oder die Schichten liefern die Längsmuskulatur, während aus der der Leibeshöhle zugekehrten inneren Zelllage das Peritonealepithel hervorgeht. Diese letztere Bildungsweise scheint besonders bei manchen Oligochäten (z. B. den Lumbriciden) vorzukommen. Eine meisterhafte Darstellung der Entwicklung der histologisch so interessanten Längsmuskulatur der Oligochäten, speziell auch der Lumbriciden, verdanken wir VEJDOVSKY (1888 — 1892).

So groß die Uebereinstimmung unter den Embryologen bezüglich der Entstehung der Längsmuskulatur (aus dem parietalen Cöllothel) ist, so sehr gehen die Angaben über die Entstehung der Ringmuskulatur, die zwischen Längsmuskulatur und Körperepithel liegt, auseinander. Bei den Hirudineen und Oligochäten dürfte als sicher gelten, daß die Ringmuscularis jederseits aus einer einfachen oder mehrfachen Reihe von Myoblasten hervorgeht, die von einem oder mehreren am Hinterende des Embryos gelegenen Teloblasten aus gebildet werden. Die Auffassung dieser Teloblasten aber ist bei verschiedenen Forschern eine verschiedene. Eine ausführliche Diskussion dieser Frage findet sich in der neuesten Arbeit von ED. MEYER (1901), der geneigt ist, in ihnen eine zusammengedrückte und auf früheste Entwicklungsstadien zurückverlegte Anlage aller derjenigen zerstreuten Ektodermelemente zu erblicken, aus denen nach seinen Beobachtungen bei den Chätopoden durch Loslösung und Auswanderung in das Blastocöl die mesenchymatösen Anlagen der Ringmuskulatur hervorgehen. Andere Forscher dürften eher geneigt sein, in den Teloblasten der Ringmuskulatur nächste Verwandte der Teloblasten der Mesodermstreifen zu erblicken. Diese hoffen, daß es einst gelingen möchte, die Ausbildung gesonderter Teloblasten der Mesodermstreifen und der Ringmuskulatur als einen sehr frühzeitigen Delaminationsprozeß nachzuweisen. Doch muß zugestanden werden, daß zur Zeit eine solche Auffassung auf große Schwierigkeiten stößt.

Während bei den Oligochäten und Hirudineen die Differenzen in der Hauptsache die morphologische Deutung betreffen — es gibt freilich noch manche Widersprüche in den Beobachtungen selbst — so handelt es sich bei den Polychäten um verschiedene Untersuchungsergebnisse. Die meisten Beobachter, und so jüngst noch EISIG (1898) in seiner „Entwicklungsgeschichte der Capitelliden“, leiten auch die Ringmuskelschicht vom parietalen Blatte der Mesodernblasen ab, während EDUARD MEYER behauptet, daß überhaupt nur die definitive Längsmuskulatur aus dem sekundären Mesoderm, d. h. aus der Wandung der embryonalen Cölomsäcke hervorgehe. Die ganze übrige Muskulatur stamme vom primären Mesenchym ab und speziell die Ringmuskulatur gehe aus zahlreichen Mesenchymzellen hervor, die sich vorwiegend von ektodermalen Neuromuskelanlagen, aber auch sonst aus dem Ektoderm der Larve, loslösen. Die ektodermale Herkunft der Ringmuskulatur wird auch von anderen neueren Forschern, wie HEPKE, MICHEL und RABES vertreten, welche Wundheilungsprozesse und Regenerationserscheinungen bei Anneliden, vorwiegend Oligochäten, studierten.

Ich kann trotzdem einige Bedenken hinsichtlich des mesenchymatösen Ursprungs der Ringmuskulatur aus einwandernden Ektodermelementen nicht unterdrücken. Diese Bedenken entspringen aus der Würdigung gewisser histologischer Verhältnisse der Körpermuskulatur. Es wird wiederholt und von den sorgfältigsten Beobachtern hervorgehoben, daß die Ringmuskulatur und die Längsmuskulatur denselben histologischen Charakter haben, was besonders bei Hirudineen und Oligochäten ersichtlich ist. VEJDOVSKY fand sogar (1888—1892),

„daß die Ringmuskelfasern von *Allolobophora foetida*, wenigstens in der vorderen Körperpartie, dieselbe gefiederte Anordnung wiederholen, wie sie für die Längsmuskeln der meisten Lumbriciden so charakteristisch ist, während die Faserbündel der Längsmuskulatur bei der genannten Art ebenso unregelmäßig angeordnet sind, wie die Ringmuskelbündel anderer Regenwürmer“.

Noch schwerer sind die Bedenken, die sich erheben, wenn man sich daran erinnert, daß die Ringmuskelfasern bei limicolen Formen und Enchyträiden einen durchaus nematoiden Charakter haben, wie er sonst nur der Epithelmuskulatur zukommt. Der Plasmakörper dieser Muskelzellen aber, der den Kern enthält, liegt nicht an der ektodermalen Seite der Ringmuskelfaser, sondern

an der dem Cölom zugekehrten Seite. Hier springt er, meist sogar durch einen Stiel von der Faser abgesetzt, ganz ähnlich wie die Plasmabäuche der Längsmuskelzellen der Nematoden, nach innen vor. Diese Muskelkörper liegen in zwei Längslinien etwa in der halben Höhe des Körpers, also in den Seitenlinien der Körperwand und stellen in der Tat die Zellen der von SEMPER entdeckten Seitenlinien dar, über deren Bedeutung früher so verschiedene Ansichten geäußert worden sind. Den Nachweis, daß diese Zellen nur die plasmatischen Muskelkörperchen der nematoiden Ringmuskelfasern sind, verdanken wir HESSE (1893, *Friedericia*), dessen Untersuchungen durch BRODE (1898, *Dero vaga*) und DE BOCK (1901, *Lumbriculus*) in der schönsten Weise bestätigt worden sind. Es ist nicht unwichtig, darauf hinzuweisen, daß die Plasmakörper der Ringmuskelfasern innen, gegen die Leibeshöhle zu, direkt vom Peritonealepithel überzogen werden. Bei *Dero* ragen sie sogar frei in den Hohlraum des Cöloms vor, so daß hier, wenn überhaupt die Ringmuskelfasern genetisch Cölomwandzellen sind, insofern ein primitiver Zustand vorliegen würde, als sich die Delamination des Cölothels in eine äußere Muscularis und ein inneres Peritonealendothel noch nicht vollzogen hat.

Alle diese Bedenken freilich müssen verstummen, wenn der positive Nachweis sicher geleistet wird, daß die Ringmuskulatur aus dem Ektoderm auswandernden Mesenchymzellen ihre Entstehung verdankt. So weit sind wir aber doch wohl noch nicht.

Die Frage nach dem Ursprung der Ringmuskulatur ist übrigens für unsere Hämocöltheorie auf dem jetzigen unvollkommenen Stadium, in dem sie sich befindet, noch keineswegs akut, denn solche periphere Elemente des Gefäßsystems, wie die in der Tiefe der Körperwand verlaufenden Gefäße der Anneliden, können zur Zeit noch nicht in ihren erklärenden Bereich gezogen werden, weil sie anatomisch, histologisch und entwicklungsgeschichtlich noch ganz ungenügend erforscht sind.

Ueber die Entwicklung der Längsmuskulatur des Bauchmarkes der Oligochäten sind wir durch VEJDOVSKYS Untersuchungen an *Rhynchelmis* (1888—1892) orientiert. Diese Muskulatur, die zweifelsohne einen Bestandteil des ventralen Mesenteriums ausmacht, dessen beide Cölothellamellen das Bauchmark einschließen, bildet sich nach VEJDOVSKY genau in derselben Weise, wie die Längsmuskulatur der Körperwand. Die Bildungszellen der Längsmuskelfasern sind Cölothel-

zellen des medialen Blattes der Mesodermblasen, die dem Bauchmark anliegen. In diesen Zellen treten die Muskelfibrillen in ihrem basalen, dem Bauchmark zugekehrten Teile auf. Später sollen das Bildungsplasma und der Kern der Muskelzellen degenerieren.

Was die anderweitig etwa noch vorkommende, aber in ihrem histologischen Verhalten und ihrer Anordnung durchaus ungenügend bekannte Muskulatur, z. B. die der Mesenterien und Dissepimente, anbetrifft, so zeigen bezüglich ihrer Genese die spärlichen Angaben der Forscher wieder dieselben Widersprüche wie diejenigen, die sich auf die Ringmuskulatur beziehen. Gewöhnlich wird sie auf die Wände der Mesodermblasen zurückgeführt, die, indem sie sich ausdehnen, zur Bildung der Mesenterien und Dissepimente zusammenstoßen. ED. MEYER aber hält auch die Mesenterial- und Dissepimentmuskulatur für hervorgegangen aus dem primären Mesenchym. Er sagt: Es wurde

„allgemein angenommen, daß die Septenmuskeln, die bei den ausgebildeten Ringelwürmern zwischen die beiden Peritonealblätter der Dissepimente eingeschlossen sind, auch von den Mesodermstreifen herrühren. Dagegen habe ich mich bei allen im Vorhergehenden angeführten Arten“

(— es handelt sich vor allem um die Polychäten *Psygmobranchus*, *Polygordius* und *Lopadorhynchus* —)

„davon überzeugen können, daß die Muskelemente der Septen der Kategorie der primären Muskeln angehören und schon vor dem Erscheinen der Cölomhöhlen da sind, sowie ferner, daß zwischen ihrem Auftreten und dem Zerfall der Mesodermstreifen in metamere Somite ein gewisser Zusammenhang bestehen muß.“

Daß WOLTERECK die Mesenterien aus dem larvalen Mesenchym hervorgehen läßt, während ihm ein solcher Ursprung der Dissepimente durchaus unwahrscheinlich erscheint, ist schon früher mitgeteilt worden.

Für unsere Hämocöltheorie von der größten Bedeutung ist die Genese der Darmmuskulatur, denn nach dieser Theorie ist die Darmmuscularis weiter nichts als die dem Darm zugekehrte, also mediale, muskulöse Wand der Cölomsäcke, welche ursprünglich einen Darmblutsinus von außen begrenzte. Indem die medianen Gefäßstämme nur abgeschnürte Rinnen dieses Darmblutsinus sind, ist ihre Muscularis nach der Theorie nur ein abgeschnürter Teil der Darmmuscularis und muß den gleichen Ursprung haben wie sie.

Daß dem in der Tat so ist, haben wir oben durch viele, wohl verbürgte Tatsachen belegt.

Es ist hier der Ort zu bemerken, daß die Theorie selbstverständlich keineswegs verlangt, daß in der Darmwand keine weiteren Elemente als solche entodermalen und cölothelialen Ursprungs vorkommen, vielmehr ist nach ihr zwischen Cölomwand und Darmepithelrohr, also im Darmblutsinus, recht wohl Platz für Elemente des primären Mesenchyms (Parenchym und dorsoventrale Muskelfasern der Platoden), die sich ja auch zwischen den beiden Cölothellamellen der Mesenterien und Septen erhalten haben können.

Bezüglich der ontogenetischen Herkunft der Darmmuscularis (Ring- und Längsfaserschicht) aus der medialen Wandung der Mesodermblasen, der klassischen Darmfaserplatte, würde fast vollständige Uebereinstimmung unter den Autoren herrschen, wenn nicht wiederum ED. MEYER auch für die Darmmuscularis den Ursprung aus dem primären Mesenchym der Larve behauptete.

Ich will auf eine ausführliche Zusammenstellung der Beobachtungen über die Genese der Darmmuskulatur verzichten und nur das anführen, was derjenige Forscher gesehen hat, der diesem Punkte bei den Oligochäten die größte Aufmerksamkeit geschenkt hat. VEJDOVSKY (1888—1892) sagt:

„Aus dem Gesagten geht hervor, daß das einschichtige Splanchnopleuraepithel von Rhynchelmis nicht nur die Muscularis des Magendarmes, sondern auch die dem Peritonealepithel der Leibesmuskelschicht entsprechende Ausstattung bilden muß. Tatsächlich war ich nicht im stande, besonders differenzierte Muskelzellen am Magendarm von Rhynchelmis zu finden. Im jungen, 3 mm langen Würmchen besteht die äußere Umkleidung des Magendarms aus großen, kubischen Zellen mit klarem Inhalte und runden Kernen. In weiten Abständen voneinander erscheinen an der Basis einzelner Zellen punktförmige, intensiv rot sich färbende Querschnitte der Längsmuskelfasern, die sich also nach meiner Ansicht aus einem winzigen Plasmateil der Splanchnopleurazellen differenziert haben, während der übrige Teil der Zellen unverändert persistiert und später sich zur Substanz der Chloragogenzellen modifiziert. Auch die Ringmuskeln des Magendarmes bilden sich nur aus einem Teile des basalen Plasmateiles der Splanchnopleurazellen. Dasselbe sieht man auch in späteren Stadien, wo die Chloragogenzellen deutliche charakteristische Gestalt annehmen.“

Wir hätten also hier den interessanten Fall, daß die Muscularis des Darmes bei Rhynchelmis noch in postembryonalen Stadien durch das als Muskel-

epithel entwickelte Peritonealepithel der Leibeshöhle repräsentiert wird. VEJDOVSKY fährt fort:

„Bei den Lumbriciden differenzieren sich aber die Splanchnopleurazellen sehr frühzeitig, bereits im einschichtigen Stadium, indem einzelne Zellen im Wachstum zurückbleiben, sich weiter nicht vermehren und schließlich von den Nachbarzellen unwachsen werden, so daß sie sich schließlich zwischen der Darmwandung und den späteren Chloragogenzellen befinden, um sich teils zu Quer-, teils zu Längsmuskelfasern zu differenzieren.“

Das wäre also ein Vorgang der Delamination des splanchnischen Cölothels in ein cölomwärts gerichtetes inneres Chloragogen-Peritonealepithel und eine basale, intestinalwärts gerichtete Muscularis.

Zum Schlusse will ich noch an eine Beobachtung erinnern, die mir unter allen den größten Wert zu haben scheint, die schon früher mitgeteilt, von HATSCHKE an der Rumpfanlage der lebenden Polygordiuslarve angestellte Beobachtung, daß das Darmfaserblatt schon zu einer Zeit, wo es „aus einer einfachen Lage dünner, abgeplatteter Zellen besteht“, kontraktile ist und bei seinen Kontraktionen die zwischen ihm und dem Entoderm befindliche Flüssigkeit der primären Leibeshöhle (Blut des embryonalen Darmblutsinus, mibi) in die Kopfhöhle treibt, wobei es sich vollkommen an das Darmdrüsenblatt (Entoderm) anlegt.

6. Das Fehlen eines Blutgefäßsystems und das Auftreten von gefärbten Blutkörperchen im Cölom bei gewissen Anneliden.

Bei gewissen Polychäten, den Capitelliden, Glyceriden und Polycirriden, fehlt ein gesondertes Blutgefäßsystem. Dieses Fehlen halte ich mit der großen Mehrzahl der Autoren für sekundär. Interessant ist die Tatsache, daß bei diesen Formen neben den gewöhnlichen Cölomkörperchen hämoglobinhaltige, gefärbte auftreten, wie sie sonst nur im Blutgefäßsystem vorkommen. Diese Tatsache ruft natürlich verschiedenen Reflexionen. Wenn die Cölomkörperchen sowohl wie die Blutkörperchen (auch die gefärbten) vom Cölothel abstammen, die einen endotropisch, die anderen exotropisch, so brauchen wir uns nicht über ihre oft so sehr weitgehende Uebereinstimmung zu wundern, auch nicht darüber, daß beim Vorhandensein eines die Kiemen bedienenden Blutgefäßsystems Hämocyten zu respiratorischen

Blutkörperchen werden, während, wenn das Cölom die Atmungsorgane bedient, Cölomocyten diese Rolle übernehmen. Es ist aber auch möglich, daß die gefärbten Blutkörperchen in vorübergehend sich bildenden Anlagen eines Hämocöls exotropisch gebildet werden und sich erst nachträglich durch Resorption gewisser Cölomwände mit den Cölomocyten mischen. Wir wissen aber überhaupt noch nicht, ob die gefärbten Blutkörperchen von den Cölomwänden abstammen, also ob sie dem sekundären Mesenchym im Sinne MEYERS angehören oder ob sie primäre Mesenchymelemente sind.

7. Kontraktile Abschnitte des Cöloms.

Wenn die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß große Abschnitte der Muskulatur des Annelidenkörpers aus der Cölothelwand ihren Ursprung nehmen, was von EDUARD MEYER und mir so gedeutet wird, daß die Vorläufer des Cöloms, die Gonadensäcke, eine muskulöse Wandung besaßen, so ist es interessant, festzustellen, daß bei den Hirudineen gewisse Abschnitte des Cöloms, nämlich die sog. Seitengefäße und Ampullen, außer ihrem Cölothel noch eine eigene ihnen nicht entfremdete Muskulatur besitzen, die denselben histologischen Charakter wie die Körpermuskulatur aufweist. Diese Cölomabschnitte sind wegen ihrer Kontraktilität als Teile des Blutgefäßsystems betrachtet worden. Vergleiche besonders BÜRGER und OKA.

Es scheint auch, daß bei gewissen niederen Oligochäten die Cölomwand zeitlebens den Charakter eines Muskelepithels beibehält.

Weitere Thesen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der Hauptteile des Blutgefäßsystems der Tiere. (Vergl. p. 192—200.)

Prosopygia.

40.

Alle Prosopygier, mit Ausnahme der Bryozoa, besitzen ein echtes Hämocöl, dessen allgemeine Morphologie, abgesehen von der fehlenden oder stark reduzierten Metamerie, mit der des Hämocöls der Anneliden übereinstimmt.

41.

Bei den Sipunculacea ist das Hämocöl nur durch den Darmblutsinus repräsentiert. Die sog. Gefäße der Schlundgegend der Sipunculaceen (Rückengefäß, Bauchgefäß, Ringgefäß, Tentakelgefäße), die mit einem echten, wimpernden Epithel ausgekleidet sind und eine äußere Muscularis besitzen, gehören nicht zum Hämocöl, sondern sind, ähnlich wie die Seitengefäße der Hirudineen, kontraktile, kanalartige Bildungen des echten Cöloms. Mit dem Hämocöl (Darmblutsinus) stehen sie nicht in offener Kommunikation. Sie sind den cölomatischen Tentakelsinussen der Bryozoa, Phoronidea und Brachiopoda homolog.

42.

Die Verhältnisse der Phoronidea zeigen auf das schönste daß alle Hauptgefäße nur Ausfaltungen der Muskel- und Peritonealwand des Darmes (genauer des Darmblutsinus) sind, die sich vollständig oder unvollständig abschnüren können. Die beiden Hauptgefäße zeigen dieselben Beziehungen zu den Mesenterien und zum Darmblutsinus (Darmgefäßnetz) wie das Rücken- und das Bauchgefäß der Anneliden. Auch das Rückengefäß der Brachiopoden wird als ein zwischen den beiden Blättern des Mesenteriums (Cölomsackwandungen) gelegener Spalt-raum betrachtet.

43.

Die Wandungen der größeren Gefäße der Brachiopoden sind durch eine relativ dicke Intima (Stützlamelle) ausgezeichnet. Diese ist nur eine lokale Differenzierung des Stützgewebes von knorpelartiger Konsistenz, das überall, wo die Cölomwandungen aneinander oder an das Darmepithel oder an das Körperepithel anstoßen, stark entwickelt ist und den Grenz- und Basalmembranen anderer Tiere entspricht.

44.

Die Brachiopoden sind für unsere Theorie von ganz besonders hervorragender Bedeutung, weil 1) ihr Cöllothel noch beim erwachsenen Tier ein aus Epithelmuskelzellen bestehendes, zugleich bewimpertes Muskelepithel ist, und 2) weil die Muskelfasern der Herzwand Platten oder Fasern kontraktiler Substanz sind, die zu Cölomepithelzellen gehören. In beiden Fällen gehören die Fasern kontraktiler Substanz der, mit Bezug auf die Lichtung des Cöloms, nach außen gerichteten Basis der Cölothel-

zellen an, sind jedoch vielfach in die verdickte Basalmembran (Stützlamelle) selbst verlagert.

45.

Es ist, gestützt auf Beobachtungen verschiedener Autoren, die Vermutung zulässig, daß das in den Hauptgefäßen von *Brachiopoda* und *Phoronidea* an der Innenseite der Intima (Stützmembran) beschriebene Endothel ein diskontinuierliches Pseudoendothel und nicht ein ununterbrochenes, echtes Gefäßepithel ist.

Arthropoda. (Taf. III, Fig. 28, 29; Taf. IV, Fig. 30 u. 31.)

46.

Gegenüber den Anneliden zeigt die Entwicklung der wichtigsten Bestandteile des Mesoderms, wie es scheint, bei den meisten Arthropoden den wichtigen Unterschied, daß das Geschlechtszellen-Mesoderm sich sehr frühzeitig vom somatischen Mesoderm sondert und daß seine Anlagen bisweilen schon vor der Anlage der Keimblätter im embryonalen Zellenmaterial unterscheidbar sind. Es ist dieser Bildungsmodus als ein exquisit teloblastischer aufzufassen, immerhin in dem Sinne, daß, entsprechend dem Grundgedanken der Gonocöltheorie, das Geschlechtszellen-Mesoderm gegenüber dem somatischen das primäre, das ursprüngliche ist, aus welchem heraus in der Phylogenese wiederholte Evolutionen von somatischen Geweben (Abortiveier, Nährzellen, Dotterzellen, Wandzellen, Endothelzellen, Epithelien der Geschlechtsleiter, Chloragogenzellen, Botryoidalzellen, Cölomocyten, Hämocyten, Cölomuscularis, Körpermuskulatur, Darmmuskulatur, Gefäßmuskulatur etc.) stattfanden. Von diesem Gesichtspunkt aus ist es unrichtig, z. B. von den Anneliden, zu sagen, daß ihre Geschlechtszellen (das Primäre) aus dem somatischen Peritonealendothel (einem Sekundären) hervorgehen.

47.

Das somatische Mesoderm tritt bei den Arthropoden auf frühen Embryonalstadien im wesentlichen in derselben Form auf wie bei den Anneliden, welche allgemein und mit Recht als die nächsten Verwandten ihrer Stammformen gelten, nämlich in Form von paarig und segmental angeordneten Mesodermblasen, die rechts und links von der ventralen Mittellinie zwischen Entoderm und Ektoderm liegen. Diese Cöloblasen liefern dieselben

oder ähnliche Derivate wie die der Anneliden: die gesamte Körpermuskulatur, die Muskulatur des Darmes, die muskulösen oder nicht muskulösen Wände des Gefäßsystems, die Wände der Perikardialscheidewand und den Suspensorialapparat des Herzens, den Fettkörper (und das verwandte Pericardialgewebe), das ich dem Chloragogen- und Botryoidalgewebe der Anneliden homolog erachte, und wahrscheinlich auch die Blutkörperchen.

48.

Man findet in der ontogenetischen Literatur mehrere Anhaltspunkte für die Annahme, daß sich bei Arthropoden zwischen Splanchnopleura und Entoderm oder dessen Aequivalenten ein vorübergehender embryonaler Darmblutsinus ausbildet, in welchen von der Splanchnopleura cölexotropisch Blutkörperchen einwandern, die sich sodann vornehmlich in demjenigen mediodorsalen Raume ansammeln, der sekundär von den Herzwandungen eingerahmt wird.

49.

Das Herz, resp. die von ihm ausgehenden mediodorsalen Gefäßstämme (Aorta, Arteria abdominalis) und das Bauchgefäß, wo es vorkommt, entstehen aus medialen Darmblutlakunen, die von den beiden Lamellen der Mesenterien eingefast werden, welche die ganze Gefäßwand bilden.

50.

Derjenige Teil der beiden Mesenteriallamellen, welcher die muskulöse Herzwand bildet, tritt sehr frühzeitig am oberen Rande der Mesodermblasen, da, wo die Splanchnopleura in die Somatopleura übergeht, als eine longitudinale Reihe oder Leiste von besonders differenzierten Zellen, von Kardioblasten, auf, die an dieser Stelle ausschließlich die einschichtige Cöломwand bilden. Diese Kardioblasten sind halbringförmige Zellen, oder sie setzen halbringförmige Spangen zusammen, die ihre Konvexität dem Cöломraum, ihre Konkavität dem dorsalen Schizocöl zwischen Entoderm und Ektoderm zukehren. (Es handelt sich hier um einen exquisiten Fall teloblastischer Bildungsweise.) Die Reihe oder Leiste von Kardioblasten bildet jederseits einen gegen das dorsale Schizocöl (das mit dem Darmblutsinus kommunizieren kann) offenen Trog, der an den Grenzen der aufein-

ander folgenden Cölomblasen, an der Stelle der späteren Ostien, offen ist. Indem sich die Mesodermblasen dorsalwärts ausdehnen und indem sie den Darm von beiden Seiten her umwachsen, nähern sich die beiden Herztröge in der dorsalen Mittellinie, bis sie schließlich zusammenstoßen und vereint das röhrenförmig geschlossene Herz bilden. (Taf. III, Fig. 28 u. 29.)

51.

Das Zusammenwachsen der beiden Tröge erfolgt nicht gleichzeitig mit ihrem dorsalen und ihrem ventralen Rand, sondern es tritt zunächst die Verlötung der beidseitigen dorsalen Ränder ein. Auf diesem Stadium ist das Herz ein rinnenförmiger mediodorsaler Darmblutsinus, dessen Boden vom Darmepithel, dessen Decke von den als Kardioblasten bezeichneten Bestandteilen der Lamellen des dorsalen Mesenteriums gebildet wird. (In diesem Zustande verharret bekanntlich das Rückengefäß bei gewissen einfach organisierten Anneliden.) Indem dann auch die ventralen Ränder der beiden Kardioblasten-Tröge zusammenwachsen, schnürt sich das Herz röhrenförmig ab und entzieht sich der ventralen Begrenzung durch das Darmepithel. (Taf. III, Fig. 29.)

52.

Die beiden Kardioblastenreihen oder -leisten entsprechen genau den paarigen Anlagen des Rückengefäßes bei Oligochäten (Lumbriciden) (vergl. Taf. III, Fig. 21—25) und verdanken ihr langes Getrenntbleiben derselben Ursache, nämlich der starken Ausbildung von Nahrungsdotter. Bei gewissen Arthropoden scheinen die Kardioblasten-Tröge nicht gegen das dorsale Schizocöl hin offen zu sein, sondern ihre Oeffnung dem Entoderm zuzukehren, wie die paarigen und kontraktilen Anlagen des Vas dorsale der Lumbriciden. Das würde die wiederholt beobachtete Kontraktilität der paarigen Anlagen des Arthropodenherzens verständlich machen.

53.

Gefäße, welche das Rückengefäß (Herz, Aorta) mit dem Bauchgefäß verbinden (wo ein solches existiert), bilden sich zwischen den beiden Lamellen der die aufeinander folgenden Cölomsäcke vorübergehend trennenden Dissepimente, und man kann sagen, daß sich Reste der Dissepimente in solchen Gefäßschlingen erhalten.

54.

Während die Cölomblasen zwischen Entoderm und Ektoderm in die Höhe wachsen und sich zu differenzieren beginnen, tritt zugleich der für die Arthropoden, und in erster Linie für die Insekten, charakteristische Vorgang der Lockerung der Zellen der Cölomwand auf großen Strecken ein, der zu einem fast vollständigen Zerfall führen kann. Von diesem dialytischen Vorgang werden vor allem auch die vorderen und hinteren Wände der aufeinander folgenden Cölomblasen ergriffen, er berührt hauptsächlich diejenigen Komponenten der Cölomwand, die bei den Anneliden das Endothel liefern. Die dissoziierten Elemente liefern Bindegewebe, Fettkörper und (?) Blutzellen.

55.

Infolge der Dialyse der Cölomwandungen setzt sich der Hohlraum des Cöloms mit extracölomatischen Schizocölräumen, auch mit dem Herzraum und eventuell mit dem Darmblutsinus, in offene Kommunikation. Es entsteht ein gemischter Körperhohlraum, von gemischter Hämolymphe und Cölomlymphe und ihren Elementen erfüllt, ein Mixocöl.

56.

Die Arthropoden stammen von Formen ab, bei denen in Darmvenen das Blut aus dem Darmgefäßnetz (resp. dem Darmsinus) in das Rückengefäß floß. Diese Darmvenen waren Bildungen der an den Darm angrenzenden Ränder der Dissepimente, ihre Lichtung ein Spaltraum zwischen den beiden Lamellen der Dissepimente, die ihre Wand bildeten. Aehnliche Verhältnisse finden sich tatsächlich bei Anneliden.

Indem die, die Dissepimente bildenden, Cölomwandlamellen ebenfalls der vollständigen Dialyse verfielen, wurden diese Darmvenen zum vollständigen Schwunde gebracht. Ihre Einmündungsstellen in das Rückengefäß erhielten sich als die in der Tat intersegmental auftretenden Ostien, intersegmentale Lücken in den beidseitigen Kardioblastenreihen. Die Ostien sind die vornehmsten Kommunikationen zwischen Hämocöl (Herzröhrchen) und Cölom. (Taf. IV, Fig. 30 und 31.)

57.

Da die Wandungen der echten Gefäße von den Cölo-
wandungen gebildet werden, so ist zu erwarten, daß bestimmte
Beziehungen zwischen dem Grade der Ausbildung des eigen-
wandigen Gefäßsystems und dem Grade der Dialyse der Cölo-
blasenwandungen vorhanden sind. Solche Beziehungen scheinen
in der Tat zu existieren, indem unter allen Arthropoden die dia-
lytischen Vorgänge bei den Hexapoden am frühesten einzutreten
und den größten Umfang zu erreichen scheinen. Es ist dies die-
jenige Abteilung, bei der das Gefäßsystem am meisten reduziert
ist. Bei Crustaceen, Myriapoden und Arachnoiden mit reicher
entwickeltem Blutgefäßsystem hingegen bewahren die Mesoderm-
blasen länger ihre Selbständigkeit.

58.

Da die Ostien, abgesehen von ihrer Rolle als Eingangspforten
des aus den Atmungsorganen in das Herz zurückströmenden Blutes,
auch die Hauptaufgabe haben, die ernährende Blutlymphe des
Mixocöls aufzunehmen, die sich im resorbierenden Abschnitt des
Darmkanals mit gelösten ernährenden Substanzen bereichert hat,
so erscheint die Frage der Untersuchung wert, ob nicht bei der
Lokalisation der Ostien auf bestimmte exquisit kontraktile und
angeschwollene Abschnitte des Rückengefäßes (des Herzens) die
Lage des resorbierenden Abschnittes des Darmes ebenso be-
stimmend ist wie die Lage der Atmungsorgane am Körper. Bei
den Decapoden beispielsweise liegen nicht nur die Kiemen, sondern
auch der einzige resorbierende Abschnitt des Darmes, die „Leber“,
im Thorax, in welchem auch das lokalisierte Herz liegt. Die die
Leber umgebende Höhle ist gewissermaßen auch ein Darmblutsinus,
aus dem das Blut durch die Ostien in das Herz strömt.

59.

Mit den Ergebnissen der Ontogenie stimmt auch das überein,
was durch nunmehr zahlreiche Untersuchungen über den histo-
logischen Bau des Gefäßsystems ermittelt worden ist. Hierüber
erteile ich am besten dem neuesten Forscher auf dem Gebiete,
R. S. BERGHI (1902), das Wort:

„Das kontraktile Zentralorgan, das Herz oder Rückengefäß,
besteht in seiner primitivsten Form, sowohl bei Crustaceen, wie
bei Myriapoden und Insekten“ (und ich füge hinzu, auch bei
Arachnoideen) „aus zwei symmetrischen Reihen von halbring-
förmigen oder hufeisenförmigen Zellen, welche in den dorsalen und

ventralen Medianlinien miteinander verlötet sind. Diese Schicht ist der einzige essentielle Bestandteil des Rückengefäßes; dieselbe sondert innen (und jedenfalls oft auch außen) eine dünne und feine Haut, eine Art Sarkolemma ab, welche von den Autoren meistens als „Intima“ bezeichnet wird, aber keine selbständige Schicht ist, und es können sich an der Außenseite der muskulösen Zellen Bindegewebsschichten auflagern und eine Adventitia bilden; sie fehlen aber in sehr vielen Fällen, besonders bei kleinen Tieren.“

„Wenn (bei Crustaceen) kleinere und kleinste Gefäße vorkommen, so zeigt sich dasselbe histologische Verhalten wie bei Anneliden und Mollusken; in den kleineren und kleinsten Gefäßen kommt ein der ‚Intima‘ anliegendes Epithel vor; dasselbe fehlt aber in den zentralen Abschnitten (jedenfalls im Herzen, vielleicht auch in den großen Arterien). Die Arterien enthalten keine Muskelfasern.“ Hierzu eine Ergänzung und eine genauere Interpretation. Das Epithel der nicht kontraktile Gefäße liegt an der Außenseite der Intima. Dieses Epithel ist in den nicht kontraktile Gefäßen das genaue Aequivalent der Muskelzellen oder kontraktile Zellen des Herzens. In dem einen wie in dem anderen Falle handelt es sich um Cölothelzellen, die ihre Basis (mit der Intima, Basalmembran) dem Lumen des Gefäßes zukehren. Das Epithel der nicht kontraktile Gefäße ist also kein Endothel, denn ein echtes Endothel kehrt der Lichtung des Organes, das es auskleidet, die freie Oberfläche zu.

Mollusca. (Taf. IV, Fig. 32—42; Taf. V, Fig. 43—45.)

Wir lassen in den folgenden Thesen die Cephalopoden und Scaphopoden außer Betracht, da uns die Beobachtungsgrundlagen noch allzu unsicher erscheinen. Was aber bekannt ist, schließt die Hoffnung keineswegs aus, daß die Verhältnisse des Blutgefäßsystems auch dieser Mollusken einst mit denen der übrigen in morphologischen Einklang gesetzt werden können.

60.

Unsere morphologische Auffassung des Zentralteils des Hämocöls der Mollusken ist nach den über das Hämocöl der Anneliden und Arthropoden aufgestellten Thesen ohne weiteres gegeben. Seine ursprüngliche Form ist die eines den Enddarm allseitig umgebenden kontraktile Blutsinus, dessen Innenwand vom Epithelrohr des Darmes, dessen Außenwand von der Muscularis der Splanchnopleura zweier seitlicher Cölomsäckchen

gebildet wird. Diese stoßen über und unter dem Darm in der Mittellinie zusammen und bilden ein schmales dorsales und ventrales Mesenterium, das aber immer rasch resorbiert wird, so daß das rechte und das linke Cölom über und unter dem Blutsinus miteinander in offene Kommunikation treten.

Der erwähnte Darmblutsinus wird bei den Mollusken als Herz bezeichnet, und von dem Herzen wird dann gesagt, daß es vom Enddarm durchbohrt werde. Das ist bekanntlich bei fast allen Lamellibranchiern und den primitivsten Gastropoden (den Rhipidoglossa) der Fall. Der Cölomabschnitt, der den Blutsinus umgibt, wird Perikard genannt. (Taf. IV, Fig. 32 u. 33.)

61.

Wir bekommen so auf dem Querschnitt drei ineinander geschachtelte Röhren: zu äußerst die parietale Epithelwand des Cöloms (parietales Endothel des Perikards), die keine Muscularis differenziert; in der Mitte die viscerele oder splanchnische Wand des Cöloms, zugleich die äußere Wand des Darmblutsinus (des Herzens), diese ist durch Delamination in eine gegen die Lichtung des Cöloms gerichtete Epithel- (Endothel-)Wand und eine gegen die Lichtung des Blutsinus gerichtete Muscularis differenziert. Innerhalb des Blutsinus (des Herzens) liegt das Epithelrohr des Darmes. (Taf. IV, Fig. 32 u. 33.)

62.

Wenn innerhalb des Blutsinus das Darmepithelrohr noch von einer besonderen ihm anliegenden, mesodermalen Schicht ausgekleidet ist, so ist diese letztere (ontogenetische Beobachtungen scheinen das zu bestätigen) sekundär von benachbarten Geweben aus hinzugekommen.

63.

Die beiden, ursprünglich paarigen, den Darmblutsinus umschließenden Cölomsäcke (das Perikard) entwickeln sich mit den Geschlechtsdrüsen (Gonadensäcken) aus einer und derselben paarigen Anlage. Es handelt sich um eine Sonderung des ursprünglichen Gonocöls in einen fast rein exkretorischen und einen rein geschlechtlichen Abschnitt. Beide setzen sich durch gewöhnlich gesonderte Leitungswege mit der Außenwelt (Mantelhöhle) in Verbindung. Die des ersteren (des Perikards) sind die Nieren, die des letzteren die Geschlechtsleiter. Die Endothelwand des Perikards bildet an bestimmten Stellen drüsige exkretorische Wucherungen,

die Pericardialdrüsen, die ähnlichen Wucherungen bei Annulaten entsprechen. So bilden Perikard, Pericardialdrüsen, Herzwand, Geschlechtsdrüsen, Nieren und Gonodukte einen Komplex von Derivaten einer einheitlichen paarigen Anlage, der *grosso modo* an den ähnlichen Komplex der Annulaten erinnert. Es fehlt in dem Konzert die Körpermuskulatur, deren genetische Beziehungen zu den Cölomwänden durch die neueren Forschungen sehr zweifelhaft geworden sind. Vielleicht handelt es sich um die primäre Körpermuskulatur der acölomatischen Vorfahren.

64.

Da die Wand des Darmblutsinus (d. h. des Herzens) von der Splanchnopleura der beiden perikardialen Cölomblasen gebildet wird, speziell die dem Sinus zugekehrte Muscularis von der dem splanchnischen Cöllothel außen anliegenden Muskelschicht der Perikardblasen, so muß, wenigstens ursprünglich, die Muskelwand des Darmblutsinus an der Austrittsstelle des Darmes aus diesem letzteren, vorn und hinten, d. h. mit dem vorderen und hinteren Ende der sie erzeugenden Perikardwand, aufhören, was auch bei vielen Formen tatsächlich der Fall zu sein scheint. (Taf. V, Fig. 43.)

65.

Dem vom Darne durchbohrten Herzen setzt man das suprainestinale und das infrainestinale Herz gegenüber. Ein suprainestinales Herz findet sich bei den Amphineuren, Scaphopoden, unter den Lamellibranchiern bei *Arca*, *Anomia* und Arten der Gattung *Nucula*, ferner bei den Cephalopoden. Ursprünglich war jedenfalls auch das undurchbohrte Herz der *Monotocardia*, *Opisthobranchia* und *Pulmonata* in suprainestinaler Lage.

Eine infrainestinale Lage hat das Herz bei einigen Muscheln wie *Malletia*, *Ostrea*, *Meleagrina*.

Das suprainestinale Herz kommt dadurch zu stande, daß die beiden perikardialen Cölomblasen nur über dem Darm zusammenstoßen. Bevor sie zusammenstoßen, stülpt sich die mediale Wand jeder Blase in die Richtung derselben so zurück, daß sie einen medialwärts offenen Trog bildet. Wenn die beiden Blasen in der Medianebene über dem Darm zusammenstoßen, so legt sich der rechte Trog mit seiner Oeffnung auf die des linken Troges, so daß beide zusammen ein Rohr, das Herztrohr, bilden, dessen dem Lumen zugekehrte

Muskelwand von der medialen Cölomwand geliefert wird. (Taf. IV, Fig. 34—36.)

66.

Es bildet sich dabei über und unter dem Herzen, wo die beidseitigen Cölomwände zusammenstoßen, je eine Naht, ein schmales Mesocardium. Die beiden Mesokardien werden frühzeitig resorbiert, nur bei den Chitonen erhält sich das dorsale, vielleicht auch Spuren des ventralen, so daß das Herz durch ein dorsales, schmales Mesokard an der mediodorsalen Wand des perikardialen Cöloms aufgehängt erscheint. (Taf. IV, Fig. 41.)

67.

Das subintestinale Herz kommt in derselben Weise zu stande, nur stoßen dabei die beiden perikardialen Cölomblasen unter dem Enddarm zusammen. (Taf. IV, Fig. 37 u. 38.)

68.

Bei *Arca Noae* kommen zwei getrennte laterale perikardiale Cölomblasen vor und zwei getrennte laterale Herzen. Die Verhältnisse sind so entstanden zu denken, daß die mediane Vereinigung der beiden Cölomblasen unterbleibt. Dabei schließt sich jede trogförmige Herzeinstülpung der medialen Cölomwand für sich vollständig zu einem Rohr, das also in Wirklichkeit nur einer Herzhälfte entspricht. Das Vorkommen eines einzigen Herzens bei zwei getrennten Perikardien ist undenkbar, denn die Herzwand ist ja nur die eingestülpte mediale Wand der beiden Perikardblasen. (Taf. IV, Fig. 39 u. 40.)

69.

Die Vermutung ist durchaus gerechtfertigt, daß das supra-intestinale Herz nur ein abgeschnürter mediodorsaler, das infra-intestinale ein abgeschnürter medioventraler Darmblutsinus und die Lateralherzen vielleicht abgeschnürte laterale Darmblutsinuse, lauter Bestandteile des ursprünglich einheitlichen kompletten Darmblutsinus (des vom Enddarm durchbohrten Herzens) sind.

70.

Das paarige Herz von *Arca* ist unter den Mollusken ein Analogon zu den beiden vollständig oder unvollständig getrennten Rückengefäßen gewisser erwachsener Oligochäten, zu der paarigen Anlage des einfachen

Rückengefäßes bei den Embryonen vieler Oligochäten und zu der paarigen Herzanlage vieler Wirbeltiere.

71.

Am wenigsten ursprünglich ist die Form des Herzens bei den Solenogastres, wo seine Lichtung zwischen den beiden Lamellen des Mesocardiums, die seine Wand bilden, bis an das dorsale Integument hinaufgerückt ist, wo die beiden divergierenden Lamellen in die parietale Wand der Perikard-Cölomblase umbiegen. Das Herz stellt hier eine mediodorsale Einbuchtung der Perikardwand in die Perikardhöhle hinunter dar, die vom Rückenintegument verschlossen wird. Das ventrale Mesocardium ist resorbiert. (Taf. IV, Fig. 42.)

72.

Bis jetzt haben wir die Vorkammern außer acht gelassen, deren morphologische Deutung auf Schwierigkeiten stößt. Sie legen sich ontogenetisch entweder als rinnenförmige transversale Einstülpungen der Perikardwand an, die von außen in den Herztrog hineinleiten, oder als Einstülpungen der parietalen Wand der perikardialen Cölomblasen, die, durch die Lichtung des Perikards hindurch medialwärts vorwachsend, sich schließlich in das Herz, eine laterale Ausstülpung der medialen Cölomwand, öffnen. Dieser Bildungsmodus kann nicht ursprünglich sein, denn ein mit der Herzkammer nicht in Verbindung stehender Vorhof ist funktionell undenkbar. Es ist die Vermutung erlaubt, daß der Vorhof jederseits ein Rest eines vertikalen oder horizontalen hohlen Dissepimentes ist, also einer Gefäßschlinge von Articulaten entspricht. In diesem Falle müßte die Perikard-Cölomblase ursprünglich in zwei Paaren vorhanden gewesen sein, wofür gewisse ontogenetische Befunde zu sprechen scheinen.

73.

Ein Vorhof außerhalb des Perikards, getrennt von ihm, ist undenkbar. Der Vorhöfe (schwach entwickelte) Muskulatur muß nach der Theorie an der Innenseite ihrer Wand, ihrer Lichtung zugekehrt, liegen, was den Tatsachen entspricht.

74.

Das Herz (inklusive Vorhöfe) ist ursprünglich der einzige eigenwandig-muskulöse Bestandteil des Blutgefäßsystems der Mollusken. Alle übrigen Teile

sind ursprünglich lakunäre Kanäle des zwischen den Organen, in der Muskulatur und im Bindegewebe des Körpers auftretenden Schizocöls. Um sie herum kann das umgebende Bindegewebe eine Art eigene Wand bilden. Die Aorta scheint bei Amphineuren ähnliche Beziehungen zu der Wand der in der Medianebene zusammenstoßenden Gonadensäcke zu zeigen, wie das Herz zu der Wand der in der Medianebene zusammenstoßenden Perikardialblasen; doch bildet die Gonadenwand keine Gefäßmuskulatur.

75.

Wenn in den größeren Arterienstämmen eine innere Muskulatur und in den kleinen Arterien ein deutliches Epithel vorkommt, so ist das von unserem Standpunkte aus schwer zu erklären. Es ließe sich folgendes denken: Die die Herzwand bildende mediane Wand der embryonalen Perikardialbläschen wird zweischichtig. Die eine der beiden Schichten, nämlich die mit Bezug auf die Perikardwand außen, für die Herzwand innen liegende, wuchert aus dem Herzen in die arteriellen Schizocölkanäle hinaus, dieselben innen auskleidend. Sie kehrt also als ursprünglich äußere Schicht der perikardialen Cölomwand dem Lumen der Gefäße ihre Basalmembran (Intima) zu, wenn eine solche überhaupt zur Ausbildung gelangt. In den kleineren Arterien behält diese das Lumen auskleidende Zellschicht ihren nicht muskulösen Charakter bei und wird endothelähnlich; in anderen Arterien werden ihre Zellen zu kontraktile Zellen ohne Muskelfibrillen, in den großen Arterien aber differenziert sich die Schicht wie im Herzen zu einer echten Muskulatur. (Taf. V, Fig. 43—45.)

Tunicata. (Taf. V, Fig. 46—49.)

76.

Bei den Tunicata scheint ein ähnlicher Gegensatz zwischen Herz und Perikard einerseits und peripherem Gefäßsystem andererseits zu existieren, wie bei den Mollusken.

77.

Ontogenetische, histologische und anatomische Befunde lassen folgende Auffassung von der ursprünglichen Morphologie des Herzens als einstweilen zulässig erscheinen.

Der Ventralseite des Darmepithelrohres liegen zwei perikardiale Cölomblasen an, die, aneinander

stoßend, durch eine aus zwei Lamellen bestehende Scheidewand getrennt sind. Diese beiden Lamellen weichen jedoch an der dem Darne zugekehrten Seite auseinander, so daß zwischen ihnen und dem Darne ein ventraler Darmblutsinus, das primitive Tunicatenherz, entsteht. Die doppellamellige Scheidewand unter diesem Herzen (das ventrale Mesocardium) verschwindet frühzeitig, so daß das Kardio-Perikard einen Trog mit doppelter Wand darstellt, dessen Oeffnung dem Darm zugekehrt ist, während der Hohlraum zwischen den beiden Wänden die Leibeshöhle des Perikards darstellt. Die innere Wand ist die Herzwand; sie geht am Rande des Troges in die äußere Wand, die Perikardialwand, über. (Taf. V, Fig. 48 u. 49.)

78.

Die Wand des Perikards besteht aus einem einschichtigen Epithel, das im einfachsten Falle an dem die Herzwand bildenden Bezirk den Charakter eines Muskelepithels annimmt. Der Entstehung entsprechend sind die meist quergestreiften Muskelfibrillen der Muskelzellen der Herzwand der Lichtung des Herzens, ihre kernhaltigen Plasmakörperchen der Lichtung des Perikards zugekehrt.

79.

Das Perikard mit dem eingestülpten Herztrog entfernt sich meist vom Darm, und der Herztrog wird dann von Bindegewebe oder anderen Organen zugedeckt.

80.

Meist wachsen die seitlichen Ränder des in die Perikardblase eingestülpten Herztroges vollständig oder unvollständig, unter Bildung einer Naht oder Rhapshe, zusammen. Dann ist das Herzrohr im Perikardialrohr eingeschlossen, doch gehen die Wandungen der beiden an der Rhapshe, ferner vorn und hinten, ineinander über. (Taf. V, Fig. 46 u. 47.)

81.

Am vorderen und hinteren Ende des Perikards öffnet sich das Herzrohr in die Hauptkanäle des dem Schizocöl oder Blastocöl angehörigen peripheren Hohlraumsystems.

82.

Es wird vielfach angegeben, daß sich das Herz in folgender Weise entwickelt. Es existiert anfangs eine einzige, geschlossene

Epithelblase unter dem Darm, die gemeinsame Anlage von Herz und Perikard. Dann stülpt sich die splanchnische oder viscerale Wand der Blase in ihren Hohlraum ein und bildet die Herzanlage. Ich vermute, daß diese Befunde so zu deuten sind, daß die aus zwei Lamellen bestehende Scheidewand zwischen zwei anfänglich getrennten Cölombläschen sehr rasch verschwindet, mit Ausnahme der darnwärts gerichteten Teile, die durch Auseinanderweichen — die vermeintliche Einstülpung — den Herztrog bilden.

83.

Ein anderer Modus der Entwicklung, der sich leicht von dem von mir als ursprünglich betrachteten ableiten läßt, ist der, daß die beiden Blätter der die beiden perikardialen Cölombläschen trennenden Scheidewand in der Mitte auseinanderweichen und zwischen sich das ab origine geschlossene Lumen des Herzens entstehen lassen. Die schmale dorsale Scheidewand (Mesokard) bleibt als Rhapsie erhalten, die ventrale wird resorbiert.

Enteropneusta. (Taf. V, Fig. 50.)

In dieser Abteilung scheint sich der heuristische Wert des einheitlichen Gesichtspunktes, den wir in die Morphologie des Hämocöls einzuführen versuchen, in besonders interessanter Weise zu bewähren.

84.

Die sogen. Herzblase in der Eichel von *Balanoglossus* hat mit einem Herzen nichts zu tun, sondern ist eine unpaare (ursprünglich paarige?) Cölomblase, die durchaus dem Perikard der Mollusken und Tunicaten entspricht.

85.

Diese perikardiale Cölomblase liegt über dem Eicheldivertikel des Darmes, sie entwickelt, wie die übrigen Abschnitte der Cölomwandungen, Muskulatur, aber nur an der dem Darmdivertikel zugekehrten Seite. Diese Seite ist dorsalwärts in den Hohlraum der perikardialen Cölomblase eingestülpt, so daß zwischen dieser letzteren und dem Eicheldivertikel des Darmes (*Chorda* der Autoren) ein Spaltraum entsteht, ein dorsaler Darmblutsinus, der das wirkliche Herz darstellt. Dieses entspricht durchaus dem Herzen resp. überhaupt den zentralen Teilen des Hämocöls der Anneliden, Prosopygier, Arthro-

poden, Mollusken, Tunicaten und Vertebraten, nur hat es, verglichen mit den Tunicaten und Vertebraten, das umgekehrte, d. h. das Articulatenlagerungsverhältnis zum Darm. Einzig dastehend ist seine so weit nach vorn gerückte Lage. (Taf. V, Fig. 50.)

86.

Das übrige Blutgefäßsystem ist bekanntlich ein System von Lücken zwischen den beiden Lamellen der Grenzmembranen des Körpers, welche ausgesparte Reste der larvalen Furchungshöhlen oder des Blastocöls darstellen. Das Rückengefäß liegt im dorsalen, das Bauchgefäß im ventralen Mesenterium. Die Lichtung dieser Gefäße kommt durch Auseinanderweichen der beiden Blätter der Mesenterien (der Grenzlamellen, Basalmembranen) zu stande.

Diese Hauptgefäße haben muskulöse Wandungen, die ihnen aber nicht zu eigen gehören, sondern den anliegenden Wänden des Mesenterialteiles der Cölomsäcke entlehnt sind.

Immer liegt die (vom Mesenterialepithel gelieferte) Muskulatur auf der der Leibeshöhle zugekehrten Seite der die Gefäße umgebenden Grenzmembran. Ein endothelartiger Ueberzug an der Innenseite der Grenzmembran konnte nur bei *Ptychodera* und an vereinzelt Stellen bei *Schizocardium* und *Glandiceps* erkannt werden. Bei *Balanoglossus* wurde nichts dergartiges beobachtet. (SPENGL.)

Vertebrata. (Taf. V, Fig. 51—53; Taf. VI.)

Wir beschränken uns vorläufig darauf, die allgemeine Morphologie des Herzens mit derjenigen der Zentralteile des Hämocöls der Wirbellosen in Vergleich zu stellen.

87.

Die Herzwand besteht von außen nach innen aus folgenden Schichten: 1) Das Epikard, es entspricht dem visceralen oder splanchnischen Peritoneum des perikardialen Abschnittes des Cöloms. 2) Das Myokard bildet die Muskelschicht des Herzens. 3) Das Endokard ist eine innere bindegewebige Haut, die an der dem Herzlumen zugekehrten Seite von einem nie fehlenden Endothel ausgekleidet ist. Dieses Endothel, das auch in allen Gefäßen vorkommt, scheint den wichtigsten Unterschied des Hämocöls der Wirbeltiere dem der Wirbellosen gegenüber zu bedingen, bei welchen es meistens fehlt.

88.

Abgesehen vom Endokard (als dessen morphologischen Hauptbestandteil wir das Endothel betrachten), herrscht zwischen dem subintestinalen Wirbeltierherzen und den kontraktile Zentralteilen des Herzens der Wirbellosen morphologisch eine fundamentale Uebereinstimmung. Das Herzlumen ist ein Spaltraum zwischen den beiden Blättern des ventralen Mesenteriums, das die beiden lateralen Cölomabschnitte der vordersten Rumpfregion (die beiden sogen. Parietalhöhlen, die später die Perikardhöhle liefern) unterhalb der Epithelwand des Darmes voneinander trennt. In diesem Lumen zeigt sich aber sehr frühzeitig ein Epithelbläschen, die Anlage des Endokards. Die den Herzraum begrenzenden Blätter des Mesenteriums liefern, wie bei den Wirbellosen, das Myokard und Epikard. Der über und unter dem Herzen liegende Teil des Mesenteriums stellt das Mesocardium dar. Das untere Mesokard wird rasch resorbiert, so daß sich das rechte parietale Cölom mit dem linken unter dem Herzen zur Bildung der einheitlichen Perikardhöhle in Verbindung setzt. (Taf. V, Fig. 51—53.)

89.

Wenn die beiden seitlichen Abschnitte des parietalen Cöloms unter dem Darm in der Medianebene zusammenwachsen, um das ventrale Mesenterium zu bilden, so treffen sie sich oft an dieser Stelle zuerst ventral und erst später auch dorsal, so daß eine Zeitlang das zukünftige Lumen des Herzens dorsalwärts, gegen das Entoderm zu, noch nicht abgeschlossen ist. Auf diesem Stadium, das bei Wirbellosen so oft vorübergehend oder dauernd auftritt, stellt das Herz der Wirbeltiere einen Darmblutsinus dar, und zwar einen ventralen. Dieser ventrale Darmblutsinus verschließt sich zum Herzrohr durch Zusammenwachsen seiner dorsalen, dem Darm zugekehrten Ränder, wobei auch das dorsale Mesocardium zu stande kommt. (Taf. V, Fig. 51—53.)

90.

Schon im embryonalen Darmblutsinus liegt das Endothelbläschen, die Anlage des Endokards. Ueber seinen ersten Ursprung gehen die Ansichten weit auseinander. Die einen lassen es entstehen durch Aneinanderlagerung ursprünglich getrennter und zerstreuter Mesenchymzellen, die entweder aus der Cölomwand der Parietalhöhle oder aus dem Entoderm in den

Darmblutsinus auswandern. Der letztere Ursprung scheint bei Amphibien sichergestellt zu sein. Die anderen lassen das Entoderm sich in den embryonalen Darmblutsinus ventralwärts ausbuchten und die Ausbuchtung sich zu dem Endothelbläschen abschnüren, das bei der Bildung des dorsalen Mesokards mit in das gesonderte Herzlumen eingeschlossen wird. (Taf. VI, Fig. 54 u. 55.)

91.

Es ist jedenfalls im höchsten Grade unwahrscheinlich, daß das Endothel bei verschiedenen Wirbeltieren einen so ganz verschiedenen Ursprung nimmt. Sollte sich aber diejenige Ansicht bestätigen, die das Endothel durch Ausbuchtung oder Ausfaltung und Abschnürung des Entoderms in das Lumen der mesodermalen Herzanlage hinein entstehen läßt, so würde der Gegensatz zwischen Wirbeltieren und Wirbellosen verständlich werden. Das Endothel der Wirbeltiere wäre dann ein echtes Gefäßepithel, das dem Lumen des Hämocöls ganz in derselben Weise die freie Oberfläche, die eventuell bewimpert sein könnte, zukehrt, wie das Endothel der Leibeshöhle dem von ihm umschlossenen Hohlraum seine freie Oberfläche darbietet.

92.

Wir haben bis jetzt nur den zweifellos ursprünglichen Bildungsmodus des Herzens ins Auge gefaßt, der bei den Wirbeltieren mit relativ nahrungsdotterarmen Eiern vorkommt, nämlich die Bildung des Herzens aus einer einheitlichen Anlage, wobei selbstverständlich die mesodermalen Bestandteile der Wand der paarigen Cöloblasten entstammen. Bei den Wirbeltieren mit nahrungsdotterreichen Eiern (z. B. bei den Haifischen, Reptilien und Vögeln) und bei den Säugetieren (deren Eier ursprünglich dotterreich waren und die in ihrer Entwicklung noch die augenfälligsten Reminiszenzen an den früheren Dotterreichtum zeigen) bildet sich bekanntlich das Herz aus zwei getrennten Anlagen. Es ist unmöglich, hier die weitgehende Uebereinstimmung mit der doppelten Anlage des Rückengefäßes resp. des Herzens der Lumbriciden und der Arthropoden zu verkennen, die dotterreiche Eier besitzen. Der Unterschied beruht lediglich darin, daß bei den Articulaten die Embryonalanlage den Dotter umwächst und ihn in situ bewältigt, während bei den Vertebraten die Em-

bryonalanlage sich von der Hauptmasse des Dotters, dem Dottersack, abschnürt. Ueberall ist das Herz an seinen Hauptbildungsherd, die zukünftige Mesenterialwand der Mesodermbblasen oder Cölomsäcke, gebunden, bei den Wirbeltieren speziell an denjenigen Abschnitt des vordersten Rumpfcöloms, der als Parietalcölom die Anlage des zukünftigen Perikards bildet. Anfänglich erstreckt sich nun das Parietalcölom (wie auch das übrige) nur wenig weit lateralwärts von der Mittellinie in der flachen, dem Dotter aufliegenden Embryonalanlage. (Taf. VI, Fig. 56.)

93.

Wenn wir von der Anlage des Endocardiums (des Endothels) zunächst absehen, so legt sich nun bei diesem zweiten Bildungsmodus das Herz jederseits in den Seitenteilen des parietalen Mesoderms als eine rinnenförmige Einfaltung der Splanchnopleura in die Parietalhöhle an, wodurch zwischen ihr und dem Entoderm jederseits ein embryonaler Darmblutsinus entsteht. Diese Einfaltung entspricht der Kardioblastenrinne der Arthropoden. (Taf. VI, Fig. 56.)

94.

Jederseits wächst nun, von der Herzfalte der Splanchnopleura gefolgt, eine Leiste des Entoderms medialwärts in den Dotter vor, immer weiter, bis sich schließlich die beiden Leisten in der Mittellinie nähern und der Dotter in eine kleinere obere, in dem zum fast geschlossenen Darmrohr eingekrümmten Entoderm enthaltene, und eine größere untere, den Dottersack erfüllende Portion geteilt wird. Schließlich begegnen sich die beiden Leisten in der Medianebene, und es wird der Darmdotter oder der ihm entsprechende Raum vollständig von dem Dottersack getrennt. Die Verwachsungsstelle hat folgenden Bau: in der Mediane liegt eine doppelte Entoderm lamelle, gleichsam ein Entodermmesenterium, rechts und links davon die Herzfalte der Splanchnopleura (Kardioblastenfurche), die Einfaltungsöffnung dem Entodermmesenterium zugekehrt und einen embryonalen Darmblutsinus begrenzend. Das Entodermmesenterium wird nun resorbiert und es legen sich die beiden Herzfalten (die Kardioblastenfurchen) mit ihrer Oeffnung in der Mediane aneinander und bilden zusammen das geschlossene Herzrohr unter Bildung eines oberen und unteren Mesocardiums. Das letztere wird resorbiert, so daß sich die rechte Parietal- (Perikard-)Höhle mit der linken

unter dem Herzen in Verbindung setzt. Die aus den verdickten Herzfalten der Splanchnopleura hervorgegangene Herzwand liefert durch Delamination das dicke, mit Bezug auf das Herz innere Myokard (die Muscularis) und das dünne, mit Bezug auf das Herz äußere, der Perikardhöhle zugekehrte Epikard (Peritonealendothel). Die Bildung eines vorübergehenden Entodermmesenteriums wird nur durch die besondere Form des Verschlusses der Körperwand (Abschnürung des Körpers vom Dottersack) bedingt. Sie hat keine über die Grenze des Wirbeltierstammes hinausreichende vergleichend-morphologische Bedeutung. (Taf. VI, Fig. 57—59.)

95.

Was die Abstammung des Herzendothels (des Endocardiums) anbetrifft, so findet man auch bei diesem zweiten Modus der Herzbildung (aus getrennten Anlagen) sehr frühzeitig in jeder Herzeinfaltung der Splanchnopleura (in jedem lateralen Darmblutsinus) ein Endothelbläschen. Ueber dessen Herkunft herrschen wieder dieselben widersprechenden Ansichten, wie beim ersten Bildungsmodus. Die einen halten es für mesenchymatösen Ursprungs, die anderen für entodermaler Herkunft, für durch Ausfaltung und Abschnürung des Entoderms in die Herzeinfaltungen der Splanchnopleura, durch die letzteren gewissermaßen verschluckt; entstanden. Wenn sich die paarigen Herzanlagen unter dem geschlossenen Darmrohr vereinigen, so verschmelzen nach erfolgter Resorption des Entodermmesenteriums zunächst die beiden Endothelbläschen miteinander, bevor sich die sie enthaltenden Herzfalten der Splanchnopleura zur Bildung des Herzrohres aneinander legen. (Taf. VI, Fig. 59.)

Ich muß zum Schlusse gestehen, daß ich zur Zeit keine Möglichkeit einsehe, die in den vorstehenden Thesen entwickelten einheitlichen Gesichtspunkte für die Beurteilung der kontraktile Teile des Blutgefäßsystems der Nemertinen zu verwenden, die wohl zweifellos ein der Gefäßmuscularis innen anliegendes Epithel besitzen. Diese Gefäße lassen sich nicht als abgeschnürte Teile eines Darmblutsinus, und nicht als exotropische Bildungen von den Cölomsäcken der Cölomaten entsprechenden Organen (es kommen die Gonadensäcke in Betracht) auffassen. Die medialen Gonocölwände bilden hier eben noch kein Darmfaserblatt und noch keine Mesenterien. Daß die Theorie für die Nemertinen versagt, bildet gewiß unter ihren vielen schwachen Punkten einen der schwächsten.

Was die Echinodermen anbetrifft, so sind unsere Kenntnisse von dem, was man als ihr Blutgefäßsystem bezeichnet, noch so ungenügend, daß dieses System zur Zeit, wie mir scheint, einer vergleichend-morphologischen Betrachtung überhaupt noch nicht zugänglich ist. Ein propulsatorischer Zentralteil ist ja bei den Echinodermen überhaupt noch nicht bekannt.

Schlußbemerkung.

Wie ich schon in der Vorbemerkung mitgeteilt habe, werde ich die Zusammenstellung und Diskussion der Beobachtungsgrundlagen, auf denen diese weiteren Thesen ruhen, in besonderen Nachträgen sukzessive publizieren.

Mag das Schicksal aller dieser Thesen sein, welches auch immer, mag auch keine einzige einen dauernden Wert behalten, so hege ich doch die Hoffnung, daß die vorliegende Arbeit dadurch, daß sie die große Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse an das helle Licht gezogen hat, zu neuen Untersuchungen auf einem etwas vernachlässigten Gebiete anregen wird.

Zürich, den 1. November 1902.

Literaturverzeichnis.

Das nachfolgende Verzeichnis enthält, abgesehen von der im ersten und zweiten Hauptabschnitt benutzten Literatur, nur noch die von mir verwerteten Schriften über das Hämocöl der Anneliden. Die Literatur über das Hämocöl der übrigen Abteilungen wird in den „Nachträgen zur Hämocöltheorie“ angeführt werden.

- 1901 ASHWORTH, J. H., The Anatomy of *Scalibregma inflatum* RATHKE. Quart. J. Micr. Sci., v. 45.
- 1880 BALFOUR, FRANCIS M., Handbuch der vergleichenden Embryologie. 1. Bd. 1880, 2. Bd. 1881. Uebersetzt von B. VETTER.
- 1888 BEDDARD, FRANK E., On the Occurrence of numerous Nephridia in the same Segment in Certain Earthworms, and on the Relationship between the Excretory System in the Annelida and in the Platyhelminths. Quart. J. Micr. Sci., v. 28.
- 1889 — On Certain Points in the Structure of *Urochaeta*, E. P., and *Dichogaster*, nov. gen., with further Remarks on the Nephridia of Earthworms. Quart. J. Micr. Sci., v. 29.
- 1890 — On the Anatomy, Histology and Affinities of *Phreoryctes*. Tr. R. Soc. Edinburgh, v. 35, part 2, 1887—89.
- 1892 — Researches into the Embryology of the *Oligochaeta*. No. I. On certain Points in the Development of *Acanthodrilus multiporus*. Quart. J. Micr. Sci., v. 33.
- 1892 — Anatomical Description of Two New Genera of Aquatic *Oligochaeta*. Tr. R. Soc. Edinburgh, v. 36, part 2, 1890—91.
- 1895 — A monograph of the order of *Oligochaeta*. Oxford.
- 1886 BENHAM, WILLIAM BLAXLAND, Studies on Earthworms. Quart. J. Micr. Sci., v. 26.
- 1891 — The Nephridium of *Lumbricus* and its Bloodsupply; with Remarks on the Nephridia in other Chaetopoda. Quart. J. Micr. Sci., v. 32.
- 1893 — A New English Genus of Aquatic *Oligochaeta* (*Sparganophilus*) belonging to the Family *Rhinodrilidae*. Quart. J. Micr. Sci., v. 34.
- 1896 — Fission in *Nemertines*. Quart. J. Micr. Sci., v. 39.
- 1896 — The Blood of *Magelona*. Quart. J. Micr. Sci., v. 39.
- 1901 — The Coelomic Fluid in *Acanthodrilids*. Quart. J. Micr. Sci., v. 44.

- 1885 BERGH, R. S., Die Exkretionsorgane der Würmer. Eine Uebersicht. Kosmos, Z. f. d. ges. Entwicklungslehre, Jahrg. 1885, v. 2.
- 1890 — Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. I. Zur Entwicklung und Differenzierung des Keimstreifens von *Lumbricus*. Z. wiss. Zool., v. 50.
- 1891 — Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. II. Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Hirudineen. Z. wiss. Zool., v. 52.
- 1899 — Nochmals über die Entwicklung der Segmentalorgane. Z. wiss. Zool., v. 66.
- 1902 — Gedanken über den Ursprung der wichtigsten geweblichen Bestandteile des Blutgefäßsystems. Anat. Anz., v. 20.
- 1898/1902 — Beiträge zur vergl. Histologie. I. Ueber die Gefäßwandung bei Mollusken. Anat. Hefte, 1. Abt., v. 10, 1. Heft (31. Heft, 1898). II. Ueber den Bau der Gefäße bei den Anneliden. Ibid., v. 14, 2. Heft, und v. 15, 3. Heft (45. u. 49. Heft, 1900). III. Ueber die Gefäßwandung bei Arthropoden, v. 19, 2. Heft (62. Heft, 1902).
- 1900 BERNARD, H. M., A suggested Origin of the Segmented Worms and the Problem of Metamerism. Ann. Nat. Hist. (7. ser.) v. 6.
- 1892 BLES, E., Report on the Occupation of the Table of the Naples Station. Rep. 61. Meet. Brit. Ass. Adv. Sci.
- 1896 BLOCHMANN, F., Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden. Hamburg.
- 1896 BOAS, J. E. V., Ueber Neotenie. Festschr. für CARL GEGENBAUR.
- 1900 BOCK, M. DE, Le corps cardiaque et les amibocytes des Oligochètes limicoles. Rev. suisse Zool., v. 8.
- 1901 — Observations anatomiques et histologiques sur les Oligochètes, spécialement sur leur système musculaire. Rev. Suisse Zool., v. 9.
- 1897 BÖHMIG, L., Vorläufige Mitteilung über die Exkretionsorgane und das Blutgefäßsystem von *Tetrastemma graecense* BÖHMIG. Zool. Anz., v. 20.
- 1898 — Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nemertinen. [*Stichostemma graecense* (BÖHMIG), *Geonemertes chalicophora* (GRAFF).] Z. wiss. Zool., v. 64.
- 1896 BOLSIUS, H., La glande impaire de l'*Haementeria officinalis*. „La Cellule“, v. 12.
- 1893 BONNIER, J., Sur l'appareil maxillaire des Euniciens. C. R. Ac. Paris, v. 116.
- 1893 — Notes sur les Annélides du Boulonnais. I. *Ophryotrocha puerilis* (CLAP. et METSCHN.) et son appareil maxillaire. Bull. Sci. France Belgique, v. 25.
- 1883 BOURNE, ALFRED GIBBS, Contributions to the Anatomy of the Hirudinea. P. R. Soc. London, v. 35. (Vorläufige Mitteilung)
- 1884 — Contributions to the Anatomy of the Hirudinea. Quart. J. Micr. Sci., v. 24.

- 1886/1901 BRANDES, GUSTAV, in LEUCKART, RUDOLF, Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. 2. Aufl. 1. Band, 2. Abt. Zu Ende geführt von GUSTAV BRANDES. Leipzig.
- 1898 BRODE, HOW. S., A contribution to the morphology of *Dero v. v. a. g. a.* J. Morph. Boston, v. 14.
- 1888 BRUNOTTE, C., Recherches anatomiques sur une espèce du genre *Branchiomma* Trav. Stat. Zool. Cette.
- 1890 BUCHANAN, FLORENCE, *Hekaterobranchnus Shrubsoleii*. A new Genus and Species of the Family Spionidae. Q. J. Micr. Sci., v. 31.
- 1895/96 — On a Blood-forming Organ in the Larva of *Mage-lona*. Rep. 65. Meet. British Ass. Adv. Sci.
- 1891 BÜRGER, OTTO, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von *Nephelis*. Zool. Jahrb., Anat., v. 4.
- 1894 — Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von *Hirudo medicinalis* und *Aulastomum gulo*. Z. wiss. Zool., v. 58.
- 1895 — Die Nemertinen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna Flora Golf. Neapel, 22. Monographie, Berlin.
- 1870 BÜTSCHLI, O., Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Z. wiss. Zool., v. 20.
- 1883 — Ueber eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefäßapparates eines Teils der Metazoen. Morphol. Jahrb. GEGENBAUR, v. 8.
- 1897 CANTACUZÈNE, J., Organes phagocytaires observés chez quelques Annélides marines. C. R., v. 125.
- 1879 CATTANEO, GIACOMO, Le individualità animali. Studio morfologico. Atti Soc. Italiana Sci. nat., v. 22, Milano.
- 1882 — Sull'origine della metameria. Napoli.
- 1882 — Le colonie lineari e la morfologia dei Molluschi. Estratto. Zool. Anz., v. 5.
- 1883 — Le colonie lineari e la morfologia dei Molluschi. Bibl. Sci. internaz., v. 33, Milano.
- 1895 — Delle varie teorie relative all'origine della metameria, e del nesso fra il concetto aggregativo e differenziativo delle forme animali. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Università Genova, nr. 28.
- 1869 CLAPARÈDE, ÉDOUARD, Histologische Untersuchungen über den Regenwurm (*Lumbricus terrestris* L.). Z. wiss. Zool., v. 19.
- 1873 — Recherches sur la structure des Annélides sédentaires. Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève, v. 22.
- 1869 — und MECZNIKOW, ELIAS, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Chätopoden. Z. wiss. Zool., v. 19.
- 1873 CLAUS, C., Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von *Branchipus stagnalis* und *Apus cancriformis*. Abh. Ges. Wiss. Göttingen, v. 18.

- 1899 COGNETTI, L., Ricerche intorno alla struttura dell'apparato circolatorio degli Oligocheti. L'apparato valvolare nel vaso dorsale degli Enchitreidi. Atti Acc. Torino, v. 34.
- 1892 CORI, C. J., Ueber Anomalien der Segmentierung bei Anneliden und deren Bedeutung für die Theorie der Metamerie. Z. wiss. Zool., v. 54.
- 1891 CUENOT, L., Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2. partie: Invertébrés. Arch. Zool. expér. génér., 2. sér., v. 9.
- 1897 — Études physiologiques sur les Oligochètes. Arch. Biol., v. 15.
- 1897 — Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des Invertébrés. (Revue critique et nouvelles recherches.) Arch. Anat. Micr. Paris, v. 1.
- 1888 CUNNINGHAM, J. T., On some Points in the Anatomy of Polychaeta. Quart. J. Micr. Sci., v. 28.
- 1896/97 DOFLEIN, FRANZ J. TH., Die Eibildung bei Tubularia. Z. wiss. Zool., v. 62.
- 1866/67 EBERTH, Ueber den Bau und die Entwicklung der Blutkapillaren. II. Würzburger Nat. Z.
- 1895/96 EISEN, GUSTAV, Pacific coast Oligochaeta. I. *Phoenicodrilus taste*; *Pontodrilus michaelsoni*, *Eclipsoidrilus frigidus*. Mem. California Ac. Sci., v. 2, 1895. II. *Benhamia*, *Acanthodrilus*, *Aleodrilus*, *Sparganophilus*, *Deltania*, *Phoenicodrilus*. Ibid., v. 2, 1896.
- 1887 EISIG, HUGO, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna Flora Golf. Neapel, 16. Monographie, Berlin.
- 1898 — Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mt. Zool. Station Neapel, v. 13.
- 1900 EMBLETON, ALICE L., On the Structure and Affinities of *Echiurus uncinatus*. Tr. Linn. Soc. London, 2. ser., v. 8.
- 1883 EMERY, CARLO, Colonie lineari e Metameria. A proposito di un recente libro del Dott. CATTANEO. Riflessioni. Giorn. internaz. Sci. med., ann. 5, Napoli.
- 1886 — La régénération des segments postérieurs du corps chez quelques Annélides Polychètes. Arch. Ital. Biol., v. 7.
- 1900 FAUSSEK, VICTOR, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Mt. Zool. Station Neapel, v. 14.
- 1897 FAUVEL, PIERRE, Recherches sur les Ampharétiens, Annélides polychètes sédentaires, morphologie, anatomie, histologie, physiologie. Bull. Sci. France Belgique, v. 30.
- 1898 FLENNER, SIMON, The regeneration of the nervous system of *Planaria torva* and the anatomy of the nervous system of double-headed forms. J. Morphol., v. 14.
- 1887 FRAIPONT, JULIEN, Le genre *Polygordius*. Une monographie. Fauna Flora Golf. Neapel, 14. Monographie.
- 1900 GAMBLE, F. W., and ASHWORTH, J. H., The Anatomy and Classification of the Arenicolidae, with some Observations on their Post-larval Stages. Quart. J. Micr. Sci., v. 43.

- 1901 GARBE, AUG., Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsorgane bei den Ctenophoren. Z. wiss. Zool., v. 69.
- 1853 GEGENBAUR, CARL, Ueber die sogen. Respirationsorgane des Regenwurms. Z. wiss. Zool., v. 4.
- 1870 — Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. umgearbeitete Auflage. Leipzig.
- 1898/1901 — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. 1. Bd. 1898, 2. Bd. 1901.
- 1876 GIARD, A., Note sur le développement de la Salmacina Dysteri. C. R. Ac. Sci., v. 82.
- 1895 GILSON, G., The Nephridial Duct of Owenia. Anat. Anz., v. 10.
- 1895 GOODRICH, EDWIN S., On the Coelom, Genital Ducts and Nephridia. Quart. J. Micr. Sci., v. 37, n. ser.
- 1897 — Notes on Oligochaetes, with the Description of a New Species. Quart. J. Micr. Sci., v. 39.
- 1899 — On the Communication between the Coelom and the Vascular System in the Leech, *Hirudo medicinalis*. Quart. J. Micr. Sci., v. 42, n. ser.
- 1898/1900 — On the Nephridia of the Polychaeta. Part I, II, III. Quart. J. Micr. Sci., v. 40, 41, 43, n. ser., 1898, 1899, 1900.
- 1901 — On the Structure and Affinities of Saccocirrus. Quart. J. Micr. Sci., v. 44, n. ser.
- 1899 GRAF, ARNOLD, Hirudineenstudien. Nov. Act. Ac. Leop. Car., v. 72.
- 1892/93 GRAFF, L. VON, Pelagische Polycladen. Z. wiss. Zool., v. 55.
- 1900 GRAVIER, CHARL., Contribution à l'étude des Annélides polychètes de la mer rouge. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris, 4. sér. v. 2 u. 3.
- 1896 — Recherches sur les Phyllodociens. Bull. Sci. France Belgique, v. 29.
- 1888 GROBBEN, CARL, Die Perikardialdrüse der chätopoden Anneliden, nebst Bemerkungen über die perienterische Flüssigkeit derselben. S.B. Ak. Wien, v. 97.
- 1888 — Die Perikardialdrüse der Lamellibranchiaten. Ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie dieser Molluskenklasse. Arb. Zool. Inst. Wien, v. 7.
- 1897 GRÖNBERG, GÖSTA, Beiträge zur Kenntnis der Gattung Tubularia. Z. Jahrb., Abt. Morphol., v. 11.
- 1866 HAECKEL, ERNST, Generelle Morphologie der Organismen. 2 Bände. Berlin.
- 1896 — Systematische Phylogenie der wirbellosen Tiere (Invertebrata). Berlin.
- 1899 HARRINGTON, NATHAN RYSSSEL, The calciferous glands of the Earthworm [*Lumbricus terrestris*] with Appendix on the circulation. J. Morphol., v. 15.
- 1884 HASWELL, WILL. A., The Marine Annelidés of the order Serpulea. Some observations on their anatomy, with the characteristics of the australian species. P. Linn. Soc. N. S. Wales, v. 9.

- 1900 HASWELL, WILLIAM A., On a new Histriobdellid. Quart. J. Micr. Sci., v. 43.
- 1878 HATSCHKE, BERTHOLD, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Ein Beitrag zur Morphologie der Bilaterien. Arb. Zool. Inst. Wien, v. 1.
- 1880 — Ueber Entwicklungsgeschichte von Echiurus und die systematische Stellung der Echiuridae (Gephyrei chaetiferi). Arb. Zool. Inst. Wien, v. 3.
- 1881 — Protodrilus Leuckartii. Eine neue Gattung der Archianneliden. Arb. Zool. Inst. Wien, v. 3.
- 1888/91 — Lehrbuch der Zoologie. Jena.
- 1897/98 HEPKE, PAUL, Ueber histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprozessen der Naiden. Z. wiss. Zool., v. 63.
- 1881 HERTWIG, OSCAR u. RICHARD, Die Cölomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena.
- 1898 HESCHELER, KARL, Ueber Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. 2. Teil. Jena. Z. Naturw., v. 31.
- 1900 — Mollusca, in LANGS Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl., 1. Lieferung.
- 1893 HESSE, R., Beiträge zur Kenntnis des Baues der Enchyträiden. Z. wiss. Zool., v. 57.
- 1865 HIS, W., Die Häute und Höhlen des Körpers. Basel.
- 1885 HORST, R., Ueber ein räthselhaftes Organ bei den Chlorämidem QFG. (Pherusea Gr.). Zool. Anz., v. 8.
- 1883 HUBRECHT, A. A. W., On the ancestral form of the Chordata. Quart. J. Micr. Sci., n. ser., v. 33.
- 1855 HUXLEY, TH., On a hermaphrodite and fissiparous species of tubicular Annelid. Edinburgh N. Phil. J., v. 1.
- 1875 — On the Classification of the Animal Kingdom. Quart. J. Micr. Sci., v. 15.
- 1899 JAMESON, H. LYSTER, Contributions to the Anatomy and Histology of *Thalassema neptuni* GÄRTNER. Zool. Jahrb. Anat., v. 12.
- 1902 JANDA, VIKTOR, Ueber die Regeneration des Centralnervensystems und Mesoblastes bei Rhynchelmis. S.B. Böhm. Ges. 1902.
- 1884 JIJIMA, JSAO, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocölen (Tricladen). Z. wiss. Zool., v. 40.
- 1901 JKEDA, IWAJI, Observations on the Development, Structure and Metamorphosis of *Actinotrocha*. J. Coll. Sci. Imper. Univ. Tokyo, v. 13.
- 1896 JOHANSSON, LUDWIG, Ueber den Blutumlauf bei *Piscicola* und *Callobdella*, in Festschr. LILLJEBORG Upsala.
- 1896 — Bidrag till Kännedomen om Sveriges Ichthyobdellider. Akademisk Afhandling, Upsala.
- 1898 — Einige systematisch wichtige Theile der inneren Organisation der Ichthyobdelliden. Zool. Anz., v. 21.

- 1887 JOURDAN, ÉT., Étude anatomique sur le *Siphonostoma diplochaetos* OTTO. Ann. Mus. Hist. nat. Marseille, Zool., v. 3, Mém. 2.
- 1887 — Études histologiques sur deux espèces du genre *Eunice*. Ann. Sci. Nat., sér. 7, v. 2.
- 1895 KENG, LIM, BOON., On the Coelomic Fluid of *Lumbricus terrestris* in Reference to a Protective Mechanism. Phil. Tr., v. 186 B.
- 1882 KENNEL, J. VON, Ueber *Ctenodrilus pardalis* CLAP. Ein Beitrag zur Kenntniss der Anatomie und Knospung der Anneliden. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, SEMPER, v. 5.
- 1888 — Ueber Theilung und Knospung der Thiere. Festsede. Dorpat.
- 1886 KLEINENBERG, NICOLAUS, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. Nebst Bemerkungen über die Entwicklung anderer Polychäten. Z. wiss. Zool., v. 44.
- 1894 KORSCHULT, EUGEN, Ueber *Ophryotrocha puerilis* CLAP., MECZN. und die polytrochen Larven eines anderen Anneliden (*Harpochaeta cingulata* nov. gen. nov. spec.). Z. wiss. Zool., v. 57.
- 1890/93 — und HEIDER, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Spezieller Teil. 1. Heft 1890, 2. Heft 1892, 3. Heft 1893.
- 1902 — — Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. 1. Lieferung. 1. und 2. Auflage.
- 1871 KOWALEVSKY, A., Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Ac. St. Pétersb., sér. 7, v. 16.
- 1896 — Étude sur l'anatomie de l'*Acanthobdella peledina*. (Communication préliminaire.) Bull. Ac. St. Pétersb., v. 5.
- 1897 — Études biologiques sur les Clepsines. Mém. Ac. Imp. Sci. Pétersbourg, 8. sér., v. 5.
- 1900 — Étude biologique de l'*Haementeria costata* MÜLLER. Mém. Ac. Imp. Sci. St. Pétersbourg, 8. sér., v. 11.
- 1885 KÜKENTHAL, WILLY, Ueber die lymphoiden Zellen der Anneliden. Jena. Z. Naturw., v. 18.
- 1864 KUPFFER, C., Blutbereitende Organe bei den Rüsselegeln. Z. wiss. Zool., v. 14.
- 1858 LACAZE-DUTHIERS, H., Recherches sur la Bonellie (*Bonellia viridis*). Ann. Sci. nat., sér. 4, v. 10.
- 1879/81 LANG, ARNOLD, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. I—V. Mt. Zool. Stat. Neapel, v. 1—3.
- 1881 — Der Bau von *Gunda segmentata* und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölenteraten und Hirudineen. Mt. Zool. Stat. Neapel, v. 3.
- 1883/84 — Referat über die von GRAFFSche Rhabdocölidenmonographie. Biol. Centralbl., v. 3.
- 1884 — Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Eine Monographie. Leipzig. (Fauna Flora Golf. Neapel, v. 11.)

- 1887 LANG, ARNOLD, Mittel und Wege phylogenetischer Erkenntnis. Rede, gehalten in der Aula der Universität zu Jena. Jena.
- 1888 — Ueber den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere und über den Ursprung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung und Knospung. Jena.
- 1888/94 — Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 1. Abteilung 1888, 2. Abteilung 1889, 3. Abteilung 1892, 4. Abteilung 1894. Jena.
- 1900 — Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. 1. Lief. Mollusca, bearbeitet von KARL HESCHELER. Jena.
- 1902 — Fünfundneunzig Thesen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der Zentralteile des Blutgefäßsystems der Tiere. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, Jahrg. 47.
- 1864/65 LANKESTER, E. RAY, The Anatomy of the Earthworm. Part I. Quart. J. Micr. Sci., n. ser., v. 4, 1864. Part II u. III. Ibid., v. 5, 1865.
- 1870 — A contribution to the knowledge of the lower Annelids. Tr. Linn. Soc. London, v. 26.
- 1873 — On the primitive Cell-layers of the Embryo as the Basis of genealogical Classification of Animals and on the Origin of Vascular and Lymph Systems. Ann. Nat. Hist., v. 11.
- 1877 — Notes on the Embryology and Classification of the Animal Kingdom, comprising a Revision of Speculations relative to the Origin and Significance of the Germ-layers. Quart. J. Micr. Sci., v. 17.
- 1880 — On the Connective and Vasifactive Tissues of the Medicinal Leech. Quart. J. Micr. Sci., n. ser., v. 20.
- 1900 — A Treatise on Zoology. Part II. The Porifera and Coelentera. Chapter II. The Enterocoela and the Coelomocoela. London.
- 1835 LEO, F., Ueber einige ausgezeichnete anatomische und physiologische Verhältnisse der *Piscicola geometra*. MÜLLERS Arch. Anat.
- 1884 LESSONA, Sull'anatomia dei Polioftalmi. Mem. R. Ac. Torino, (2), v. 35.
- 1879/86 LEUCKART, RUDOLF, Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. 2. Aufl. 1. Band. 1. Abt.
- 1849 LEYDIG, FRANZ, Zur Anatomie von *Piscicola geometrica* mit teilweiser Vergleichung anderer einheimischer Hirudineen. Z. wiss. Zool., v. 1.
- 1849 — Zum Zirkulations- und Respirationssystem von *Nephelis* und *Clepsine*. Berichte von der Kgl. zoot. Anst. Würzburg.
- 1850 — Ueber *Paludina vivipara*. Ein Beitrag zur näheren Kenntnis dieses Tieres in embryologischer, anatomischer und histologischer Beziehung. Z. wiss. Zool., v. 2.
- 1857 — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt.

- 1864 LEYDIG, FRANZ, Vom Bau des tierischen Körpers. Handbuch der vergleichenden Anatomie. 1. Band. Tübingen.
- 1865 — Ueber *Phreoryctes Menkeanus* Hofm. nebst Bemerkungen über den Bau anderer Anneliden. Arch. mikr. Anat., v. 1.
- 1889 — Ueber *Argulus foliaceus*. Neue Mitteilung. Arch. mikr. Anat., v. 33.
- 1882 LUDWIG, HUBERT, Entwicklungsgeschichte der *Asterina gibbosa* Forbes. Z. wiss. Zool., v. 37.
- 1901 LÜHE, M., Ueber einen eigentümlichen Cestoden aus *Acanthias*. Zool. Anz., v. 24.
- 1902 — *Urogonoporus armatus*, ein eigentümlicher Cestode aus *Acanthias* mit anschließenden Bemerkungen über die sogen. Cestodarien. In: Arch. Parasitolog., v. 5.
- 1895 MAKAROW, N. N., Ueber die Bildung neuer Segmente bei den Oligochäten. Zool. Anz., v. 18.
- 1893 MALAQUIN, A., Recherches sur les Syllidiens. Morphologie, Anatomie, Reproduction, Développement. Mém. Soc. Sci. Arts, Lille.
- 1866 MECZNIKOW, EL., *Apsilus lentiformis*, ein Rädertier. Z. wiss. Zool., v. 16.
- 1870 METSCHNIKOFF, ELIAS, (Kurze Notiz über *Polygordius*larven). Bull. Ac. St. Petersburg, v. 15.
- 1875 — Embryologisches über *Geophilus*. Z. wiss. Zool., v. 25.
- 1882 MEYER, EDUARD, Zur Anatomie und Histologie von *Polyophthalmus pictus* Cl. Arch. mikr. Anat., v. 32.
- 1887/88 — Studien über den Körperbau der Anneliden. Mt. Zool. Stat. Neapel, v. 7 u. 8.
- 1890 — Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms. Biol. Centralbl., v. 10.
- 1901 — Studien über den Körperbau der Anneliden. Mt. Zool. Station Neapel, v. 14.
- 1886 MICHAELSEN, W., Untersuchungen über *Enchytraeus Möbii* und andere Enchyträiden. Dissertation. Kiel.
- 1886 — Ueber Chylusgefäßsysteme bei Enchyträiden. Arch. mikr. Anat., v. 28.
- 1887 — Enchyträiden-Studien. Arch. mikr. Anat., v. 30.
- 1888 — Beiträge zur Kenntniss der deutschen Enchyträiden-Fauna. Arch. mikr. Anat., v. 31.
- 1897 — Organisation einiger neuer oder wenig bekannter Regenwürmer von Westindien und Südamerika. Zool. Jahrb., Abt. Morphol., v. 10.
- 1898 MICHEL, A., Recherches sur la régénération chez les Annelides. Bull. Sci. France Belgique, v. 31.
- 1894 MONTGOMERY, T. H., *Stichostemma eilhardi* nov. gen. nov. spec. Ein Beitrag zur Kenntnis der Nemertinen. Dissertation. Berlin.
- 1896 — Preliminary Note on the Histology of *Cerebratulus lacteus* Verrill. Zool. Anz., v. 19.

- 1896 MONTICELLI, FR. SAV., Contribuzioni allo studio degli Anellidi di Porto-Torres (Sardegna). Boll. Soc. Nat. Napoli, v. 10.
- 1892 MORGAN, T. H., Spiral Modification of Metamerism. J. Morphol., v. 7.
- 1895 — A Study of Metamerism. Quart. J. Micr. Sci., v. 37.
- 1902 — Experimental Studies of the internal Factors of Regeneration in the Earthworm. Arch. Entwicklungsmech. Roux, v. 14.
- 1886 NUSBAUM, J., Recherches sur l'organogenèse des Hirudinées. Arch. Slaves Biol., v. 1.
- 1895 — Zur Anatomie und Systematik der Enchyträiden. Biol. Centralbl., v. 15.
- 1897 — und RAKOWSKI, J., Ein Beitrag zur näheren Kenntnis der Anatomie des Rückengefäßes und des sog. Herzkörpers bei den Enchyträiden. Biol. Centralbl., v. 17.
- 1894 OKA, ASAJIRO, Beiträge zur Anatomie von Clepsine. Z. wiss. Zool., v. 58.
- 1902 — Ueber das Blutgefäßsystem der Hirudineen. Vorläufige Mitt. Annot. Zool. Japonenses, v. 4, part 2, Tokyo.
- 1874 PERRIER, EDMOND, Études sur l'organisation des Lombriciens terrestres. Arch. Zool. expér., v. 3.
- 1881 — Études sur l'organisation des Lombriciens terrestres. IV. Organisation des Pontodrilus. Arch. Zool. expér., v. 9.
- 1881 — Les colonies animales et la formation des organismes. Paris.
- 1898/99 PICTON, LIONEL JAMES, On the Heart-body and Coelomic Fluid of certain Polychaeta. Quart. J. Micr. Sci., v. 41.
- 1897/1901 PLATE, LUDWIG H., Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. A. Zool. Jahrb., Suppl. IV, 1897. B. Ibid. 1899. C. Ibid., Suppl. V, 1901.
- 1878 POWER, D'ARCY, On the Endothelium of the Body Cavity and Blood-Vessels of the Common Earthworm, as demonstrated by Silver-staining. Quart. J. Micr. Sci., v. 18.
- 1850 QUATREFAGES, A. DE, Sur la circulation des Annélides. Ann. Sci. nat., sér. 3, v. 14.
- 1865 — Histoire naturelle des Annélés marins et d'eau douce. Tome 2, 2. partie. Paris.
- 1901 RABES, OTTO, Transplantationsversuche an Lumbriciden. Histologie und Physiologie der Transplantationen. Arch. Entwicklungsmech., v. 13.
- 1894 RACOVITZA, E. G., Sur les amibocytes, l'ovogénèse et la ponte chez la *Micronereis variegata* (CLAPAREDE). C. R. Ac. Sci. Paris, v. 118.
- 1895 — Sur le rôle des amibocytes chez les Annélides polychètes. C. R. Ac. Sci. Paris, v. 120.
- 1896 — Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides polychètes (Anatomie, Morphologie, Histologie). Arch. Zool. expér. et génér., 3. sér., v. 4.
- 1871 RAJEWSKI (Ueber eine Polygordiuslarve). Ber. Ges. Freunde Naturk. Moskau, v. 10 (russisch).

- 1892 RANDOLPH, HARRIET, The Regeneration of the tail in *Lumbri- culus*. J. Morphol., v. 7.
- 1891 RETZIUS, GUSTAF, Ueber Nervenendigungen etc. und über die Muskelzellen der Gefäßwände bei den polychäten Anneliden. Verh. biol. Ver. Stockholm, v. 3.
- 1901 RIBAUCOURT, ED. DE, Étude sur l'anatomie comparée des Lombricides. Rev. Sci. France Belg., v. 35.
- 1882 RIETSCH, MAXIMILIEN, Étude sur le *Sternapsis scutata*. Ann. Sci. nat., sér. 6, v. 13.
- 1886 — Étude sur les Géphyriens armés ou Échiuriens. Recu. zool. Suisse, v. 3.
- 1896 ROSA, DAN., I linfociti degli Oligocheti. Ricerche istologiche. Mem. Acc. Torino, 2. ser., v. 46.
- 1898 — I pretesi rapporti genetici tra i linfociti ed il cloragogeno. Atti Acc. Torino, v. 33.
- 1889 ROULE, LOUIS, Études sur le développement des Annélides et en particulier d'un Oligochaete limicole marin. Ann. Sci. nat., sér. 7, v. 7.
- 1882/83 SALENSKY, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Biol. Centralbl., v. 2.
- 1883 — Étude sur le développement des Annélides. Arch. Biol. VAN BENEDEN, VAN BAMBEKE, v. 4.
- 1894 SCHÄPPI, TH., Das Chloragogen von *Ophelia radiata*. Jena. Z. Naturw., v. 28.
- 1887 SCHARFF, ROBERT, On *Ctenodrilus parvulus* n. sp. Quart. J. Micr. Sci., v. 27.
- 1885 SCHIMKEWITSCH, WLADIMIR, Ueber die Identität der Herzbildung bei den Wirbel- und wirbellosen Tieren. Zool. Anz., 8. Jahrg.
- 1885 — Noch etwas über die Identität der Herzbildung bei den Metazoen. Zool. Anz., 8. Jahrg.
- 1896 — Studien über parasitische Copepoden. Z. wiss. Zool., v. 61.
- 1902 SCHNEIDER, KARL CAMILLO, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.
- 1896 SCHNEIDER, GUIDO, Ueber phagocytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten. Z. wiss. Zool., v. 61.
- 1897 — Ueber die Segmentalorgane und den Herzkörper einiger Polychäten. Arb. K. Nat. Ges. St. Petersburg, v. 27.
- 1898 — Zu Prof. CUÉNOTS Études physiologiques sur les Oligochètes. Zool. Anz., v. 21.
- 1899 — Ueber Phagocytose und Exkretion bei den Anneliden. Z. wiss. Zool., v. 66.
- 1902 SCHULTZ, EUGEN, Aus dem Gebiete der Regeneration. II. Ueber die Regeneration bei Turbellarien. Z. wiss. Zool., v. 72.
- 1854 SCHULTZE, MAX, Bericht über einige im Herbst 1853 an der Küste des Mittelmeeres angestellte zootomische Untersuchungen. Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, v. 4.
- 1884 SEDGWICK, ADAM, On the Origin of metameric Segmentation and some other morphological questions. Quart. J. Micr. Sci., n. ser., v. 24.

- 1896 SEELIGER, O., Natur und allgemeine Auffassung der Knospenfortpflanzung der Metazoen. Verh. D. Zool. Ges. 6. Vers.
- 1876/77 SEMPER, C., Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. III. Strobilation und Segmentation, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, v. 3.
- 1880 SOMMER, FERDINAND, Die Anatomie des Leberegels *Distomum hepaticum* L. Z. wiss. Zool., v. 34.
- 1879 SPENGLER, J. W., Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. I. Die Eibildung, die Entwicklung und das Männchen von *Bonellia*. Mt. Zool. Station Neapel.
- 1880 — Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. II. Die Organisation des *Echiurus Pallasii*. Z. wiss. Zool., v. 34.
- 1881/82 — *Oligognathus Bonelliae*, eine schmarotzende Eunicée. Mt. Zool. Stat. Neapel, v. 3, 1882.
- 1893 — Enteropneusten. Fauna Flora Golf. Neapel, 18. Monogr.
- 1883 STEEN, JOHANNES, Anatomisch-histologische Untersuchung von *Terebellides Stroemii* M. Sars. Jena. Z. Naturw., v. 16.
- 1891 THIELE, JOHANNES, Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Ein Beitrag zur Phylogenie der Tiere. Jena. Z., v. 25.
- 1902 — Zur Cölomfrage. Zool. Anz., v. 25.
- 1883 TIMM, R., Beobachtungen an *Phreoryctes Menkeanus* HOFFM. und *Nais*, ein Beitrag zur Kenntnis der Fauna Unterfrankens. Arb. zool. Inst. Würzburg, v. 6.
- 1895/96 UDE, H., Beiträge zur Kenntnis der Enchyträiden und Lumbriciden. Z. wiss. Zool., v. 61.
- 1863 UDEKEM, J. D', Mémoire sur les Lombriciens. I. Mém. Ac. R. Belgique, v. 35.
- 1879 VEJDOVSKY, FRANZ, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Anneliden. I. Monographie der Enchyträiden. Prag.
- 1882 — Untersuchungen über die Anatomie, Physiologie und Entwicklung von *Sternaspis*. Denks. Ak. Wien, v. 43.
- 1884 — System und Morphologie der Oligochäten. Prag.
- 1888/92 Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Mit Atlas von 32 Taf. und 10 Holzschnitten. Prag.
- 1892 — Zur Entwicklungsgeschichte des Nephridialapparates von *Megascolides australis*. Arch. mikr. Anat., v. 40.
- 1900 — Noch ein Wort über Entwicklung der Nephridien. Z. wiss. Zool., v. 67.
- 1888/91 VOGT, CARL, et YUNG, ÉMILE, Traité d'anatomie comparée pratique. v. 1 1888, v. 2 1894.
- 1888 VOGT, WALTER, Beiträge zur feineren Anatomie und Histologie von *Branchiobdella varians*. Arb. Inst. Würzburg.
- 1891 WAGNER, FRANZ VON, Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Microstoma* nebst allgemeinen Bemerkungen über Teilung und Knospung im Thierreich. Zool. Jahrb., Abt. Anat., v. 4.
- 1901 WALLENGREN, HS., Zur Kenntnis des peripheren Nervensystems der Proboscis bei den Polychäten. Jena. Z. Naturw., v. 36 (N. F. v. 29).

- 1902 WEBER, MAX, Siboga-Expeditie. Introduction et Description de l'Expédition. Monographie I.
- 1858 WILLIAMS, T., Researches on the Structure and Homology of the Reproductive Organs of the Annelids. Phil. Tr.
- 1899 WILLEM, VICTOR, Observations sur l'excrétion chez l'Arénicole. Trav. Stat. Z. Wimereux, v. 7.
- 1899 — et MINNE, ACHILLE, Recherches sur la digestion et l'absorption intestinale chez le Lombric. Livre Jubil. Ch. VAN BAMBEKE. Bruxelles.
- 1899/1900 — — Recherches sur l'excrétion chez quelques Annelides. Mém. cour. et Mém. Sav. étr. Ac. R. Belgique, v. 58.
- 1900 WILSON, CHAS. B., The habits and early development of *Cerebratulus Lacteus* (VERRILL). A contribution to physiological morphology. Quart. J. Micr. Sci., n. ser., v. 43.
- 1889 WILSON, EDM. B., The Embryology of the Earthworm. J. Morphol., v. 3.
- 1898 — Considerations on Cell-Lineage and ancestral Reminiscence, based on a Re-Examination of some Points in the early Development of Annelids and Polyclades. Ann. New York Ac. Sci., v. 11.
- 1885 WIREN, AXEL, Om Circulations- och Digestions-Organen hos Annelider af Familjerna Ampharetidae, Terebellidae och Amphictenidae. K. Svenska Vetensk. Ak. Handl., v. 21.
- 1887 — Beiträge zur Anatomie und Histologie der limivoren Anneliden. K. Svenska Vetensk. Ak. Handl., v. 22.
- 1901 WOLTERECK, R., Ueber den feineren Bau der Polygordius-Larve der Nordsee und die Entstehung des Annelids in derselben. Habilitationsschrift Leipzig.
- 1902 — Trochophora-Studien. I. Ueber die Histologie der Larve und die Entstehung des Annelids bei den Polygordius-Arten der Nordsee. In: Bibl. Zool. CHUN, v. 13, Heft 34.
- 1902 — Ueber zwei Entwicklungstypen der Polygordius-Larve. Verh. 5. internat. Zool.-Kongr. Berlin, 1901.
- 1886/88 ZELINKA, CARL, Studien über Rädertiere. I. Ueber die Symbiose und Anatomie von Rotatorien aus dem Genus *Callidina*. Z. wiss. Zool., v. 44, 1886. II. Der Raumparasitismus und die Anatomie von *Discopus synaptae* n. g. n. sp. Ibid., v. 47, 1888.
- 1883 ZEPPELIN, MAX Graf, Ueber den Bau und die Teilungsvorgänge des *Ctenodrilus monostylos* n. sp. Z. wiss. Zool., v. 39.
- 1889 ZIEGLER, HEINRICH ERNST, Die Entstehung des Blutes der Wirbeltiere. Ber. Ges. Freiburg, v. 4.
- 1890 — Die Entstehung des Blutes der Wirbeltiere. Humboldt, v. 9.
- 1898 — Ueber den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verh. D. Zool. Ges., ann. 1898.

Tafel- und Figurenerklärung.

Schematische Abbildungen zur Erläuterung der entwickelten Ansichten über die phylogenetische Entstehung und die morphologische Bedeutung des Blutgefäßsystems der Tiere. Das Gefäßendothel ist nur bei den Wirbeltieren berücksichtigt.

Bedeutung der Farben:

grün: Darmepithel;

karmiroth: Hohlraum des Hämocöls, resp. Blutflüssigkeit;

blau: Hohlraum des Cöloms oder Perikards, resp. Cölomlymphe;

gelb: Cöllothel resp. Perikardepithel und seine Derivate;

orange: aus dem Cöllothel hervorgegangene Muskulatur (in den Figuren meist Herzmuskulatur).

Die dickeren schwarzen Linien bedeuten die Basalmembran (Grenzmembran) des Cölothels = Intima des eigenwandigen Hämocöls

Tafel I.

Schematische Horizontalschnitte durch einen Abschnitt des Rumpfes zur Erläuterung der phylogenetischen Entstehung des Hämocöls und Gonocöls der Annelida.

Fig. 1. Turbellarienähnliche Stammform mit segmentalen Gonadenblasen und segmentalen Gastrocöldivertikeln. In den Gonaden je zwei Verdickungen des Gonadenepithels, die eine Ei-, die andere Dotterzellen liefernd.

Fig. 2. Anschwellung der Gonadenblasen zu Sackgonaden mit kontraktile Wand. Reduktion der Gastrocöldivertikel. Auftreten des Hämocölspaltraums.

Fig. 3. Die Sackgonaden zum Gonocöl differenziert. Durch Delamination der Gonocölwandung hat sich eine äußere Muscularis von einem inneren Cölomepithel gesondert. Darmsinus und Septalsinusse des Hämocöls deutlich unterscheidbar. An Stelle der Dotterzellendrüse eine cytogene Lymphdrüse.

Fig. 4. Annelidenschema. Entstehung, Umbildung und teilweise oder gänzliche Reduktion der Dissepimente. Bildung von Blutgefäßschlingen aus Resten der Septalsinusse. Bildung des Blutgefäßnetzes des Darmes aus Resten des Darmblutsinus. Die intestinale Muskulatur der Gonocölwand wird zur Darmmuskulatur, die somatische zur Körpermuskulatur.

Tafel II.

Annelida. Verschiedene Formen des Hämocöls.
Verschiedene Differenzierung seiner Wandungen.

Fig. 5. Querschnitt durch die mediane Körperpartie. Darmblutsinus, außen begrenzt von der Muscularis der intestinalen Gonocölwand. Dorsales und ventrales Mesenterium mit kleinen, durch Auseinanderweichen ihrer beiden Cölothellamellen gebildeten Blutgefäßen. Die Muscularis der parietalen Cölomwand bildet die Längsmuskulatur des Körpers.

Fig. 6. Beginnende Sonderung des Rückengefäßes aus dem Darmblutsinus, der auf ein Lakunennetz reduziert ist. Bauchgefäß schon gesondert und ins ventrale Mesenterium abgerückt. Die Muscularis der intestinalen Cölomwand wird zur Darmmuskulatur, diejenige der hämalen Cölomwände zur Gefäßmuskulatur.

Fig. 7. Rückengefäß gesondert und in das dorsale Mesenterium eingeschlossen, mit dem Darmgefäßnetz durch eine paarige Gefäßschlinge (Darmvene) in Zusammenhang.

Fig. 8—11. Schematische Längsschnitte durch Gefäße. Vier Stadien der histologischen Differenzierung ihrer Wand (= hämale Cölomwand).

Fig. 12, 13, 14, 15, 17. Querschnitte durch verschiedene Formen von Septal- und Mesenterialgefäßen.

Fig. 16. Querschnitt durch ein unvollständig vom Darm gesondertes Rückengefäß mit nematoiden Gefäßmuskelzellen.

Tafel III.

Annelida und Arthropoda.

Fig. 18—20. Querschnitte. Drei Stadien der ontogenetischen Entwicklung der Mesodermblasen (Gonocölsäcke), der Mesenterien und der medianen Hauptgefäße der Anneliden. Einheitliche Anlage der letzteren.

Fig. 21—25. Querschnitte des Rückens. Bildung des Rückengefäßes aus zwei getrennten Anlagen bei Lumbriciden. Eiweiß im Darmlumen.

Fig. 26. Schema des Herzkörpers von polychäten Anneliden. Längsschnitt.

Fig. 27. Schema einer Klappe im Rückengefäß von oligochäten Anneliden. Längsschnitt.

Fig. 28 u. 29. Querschnitte des Rückens. Schemata der ontogenetischen Bildung des Herzens der Arthropoden aus zwei getrennten Anlagen (den beiden Kardioblastenreihen). Vorübergehende Bildung eines mediodorsalen Darmblutsinus.

Tafel IV.

Arthropoda und Mollusca.

Fig. 30. Einmündung der Darmvenen (innere Septalgefäße) in das Rückengefäß (Herz) der Stammformen der Branchiaten und Tracheaten. Horizontalschnitt.

Fig. 31. Schwund der Darmvenen durch vollständige Dialyse ihrer (cölothelialen) Wand; Entstehung der venösen Östien am Rückengefäß (Herzen) der Arthropoden. Horizontalschnitt.

Fig. 32. Querschnitt. Schema des ursprünglichen Verhaltens des eigenwandigen Hämocöls der Mollusken. 2 paarige perikardiale Cöloblases, die über und unter dem Darmblutsinus (dem vom Darm durchbohrten Herzen) je ein Mesenterium bilden. Die Vorhöfe Reste von Septalsinussen. Angedeutet sind auch Schale, Mantelfalte, Kiemen, Nieren, Pedalstränge und Fuß.

Fig. 33—42. Verschiedene Herzformen bei Mollusken und ihre supponierte Entstehung. Schematische Querschnitte. Die Beziehungen des Perikards zu der Niere sind nicht berücksichtigt.

Fig. 33 schließt an Fig. 32 an. Die Mesenterien sind verschwunden. Herz der meisten Lamellibranchier und der Rhipidoglossa.

Fig. 34, 35, 36. Drei Stadien der Ausbildung der suprainestinalen Lage des Herzens und Perikards. Herz von Anomia, Nucula und der Cephalopoden.

Fig. 37 u. 38. Zwei Stadien der Ausbildung der infraintestinalen Lage des Herzens und Perikards. Herz von Malletia, Ostrea, Meleagrina.

Fig. 39 u. 40. Zwei Stadien der Ausbildung des paarigen (lateralen) Herzens und Perikards. Herz von Arca noae.

Fig. 41. Schema des Herzens der Chitoniden.

Fig. 42. Schema des Herzens der Solenogastres.

Tafel V.

Mollusca. Tunicata. Enteropneusta. Vertebrata.

Fig. 43—45. Schematische Horizontalschnitte durch Herz, Vorhöfe, Perikard und Hauptgefäßstämme von Mollusken.

Fig. 43. Bildung der inneren Schicht der Herzwand durch Delamination der medialen Cölothelwand der Perikardialblasen.

Fig. 44. Hinauswuchern dieser Schicht in die Hauptgefäße.

Fig. 45. Hinauswuchern derselben in weitere Gefäße. In Fig. 44 ist diese innere Schicht nur im Herzen, in Fig. 45 auch in den Hauptarterien zu einer Muscularis differenziert, während sie in Fig. 45 in den weiteren Gefäßzweigen ein nicht kontraktiles Pseudoendothel darstellt.

Fig. 46. Stadium der Entwicklung des Ascidienherzens nach WILLEY.

Fig. 47—49. Verschiedene Herzformen erwachsener Tunicaten.

Fig. 50. Herz der Enteropneusten. Schematischer Querschnitt durch die Eichelbasis.

Fig. 51—53. Drei Stadien der Herzentwicklung des Frosches. Querschnitte. Einheitliche Herzanlage. Nach MORGAN. Die in Fig. 51 zerstreut in der Herzanlage (medioventraler Darmblutsinus) liegenden Mesenchymzellen haben sich auf dem Stadium der Fig. 52 zum Endothelbläschen aneinander gereiht.

Tafel VI.

Vertebrata.

Fig. 54 u. 55. Schema der Bildung des Endothelbläschens in der einheitlichen Herzanlage durch Ausbuchtung des Entoderms.

Fig. 56—59. Vier Stadien der Herzentwicklung aus paarigen getrennten Anlagen bei Amnioten. Schematische Querschnitte durch die Embryonalanlage in der vordersten Rumpfreigion.

Berichtigung einiger Druckfehler.

- p. 105, Zeile 17 von unten lies 1898 statt 1893.
 p. 127, " 4 " " " Anat. " Zool.
 p. 135, " 9 " oben " 1896 " 1876.
 p. 177, " 10 " unten " „ernährendes“ statt „erährendes“.
-

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Vorbemerkung	1
I. Hauptabschnitt. Ueber die Abstammung der Anneliden	2
Die Trochophoratheorie	3
Die Kormentheorie	13
ADAM SEDGWICKS Theorie	59
KLEINENBERGS Medusentheorie	62
EDUARD MEYERS ältere Ansichten	63
Die Ableitung der Metamerie von dem terminalen Wachstum der Scoleciden	67
Meine eigene Theorie der Ableitung der Metamerie (speziell der Hirudineen) von der Cyklomerie der Cölenteraten (speziell der Ctenophoren) durch Vermittelung der „Pseudometamerie“ der Turbellarien (speziell von gundaähnlichen Tricladen), Korrektur und Ausbau derselben	68
1. Das Darmsystem der Platoden	77
2. Die Ableitung des Articulatennervensystems	79
3. Das Nephridialsystem der Platoden und Anneliden	90
4. Annelidenlarve und Annelid	112
II. Hauptabschnitt. Die Gonocöltheorie	125
Historisches	125
Uebersicht der Beobachtungen über den Ursprung der Cölomocyten und über das Chloragogengewebe	136
Uebersicht der fixen und der freien, endotropisch erzeugten Bestandteile der Cölomsäcke der Anneliden	150
1. Die Cölomwand (Peritoneum, Cöllothel, Endothel der Leibeshöhle)	151
2. Der Inhalt der Cölomsäcke	152
Die Rolle der verschiedenen Komponenten der Cölomsäcke	153
Die Cölomsäcke der Anneliden und die Sackgonaden der niederen, acölomen Metazoen	155
Das Gonocöl und die Gonodukte	160

Das Auftreten eines Kopulationsapparates und seine Rückwirkung auf das System der Gonodukte	163
Die Gonocöltheorie und die Keimblättertheorie	165
Die Nephrocöltheorie	167
Die Gonocöltheorie und die frühzeitige Sonderung der Keimzellen	169
Rückblick	175
III. Hauptabschnitt. Die Hämocöltheorie	177
Historisches	179
Thesen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der Hauptteile des Blutgefäßsystems der Anneliden	192
Die Beobachtungsgrundlagen für eine Hämocöltheorie der Anneliden	201
1. Der Darmblutsinus und das Blutgefäßnetz des Darmes	201
A. Polychaeta (inkl. Archanneliden und Sternaspiden)	201
B. Oligochaeta	210
C. Hirudinea	219
D. Echiuridea	220
E. Rückblick	221
2. Die histologische Struktur der Gefäßwandungen, besonders der Hauptgefäße. Beziehungen der Hauptstämme zum Darmblutsinus und zu den Mesenterien	222
A. Polychaeta	222
B. Oligochaeta	235
C. Hirudinea	253
D. Echiuridea	260
3. Ueber Bildungen, die vermutlich aus der Cölonwand hervorgehen und sich exotropisch in das Hämocöl hinein produzieren: Klappen, Klappenzellen, Herzkörper, Blutdrüsen, Hämocyten	261
A. Hirudinea	261
Rückblick	267
B. Oligochaeta	268
Rückblick	282
C. Polychaeta	282
Rückblick	305
D. Echiurida	306
4. Ontogenie des Blutgefäßsystems der Anneliden, Regenerationserscheinungen	306
5. Die Entwicklung der Körper- und Darmmuskulatur der Anneliden	329
6. Das Fehlen eines Blutgefäßsystems* und das Auftreten von gefärbten Blutkörperchen im Cölon bei gewissen Anneliden	335

	Seite
7. Kontraktile Abschnitte des Cöloms	336
Weitere Thesen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Be- deutung der Hauptteile des Blutgefäß- systems der Tiere	336
Prosopygia	336
Arthropoda	338
Mollusca	343
Tunicata	348
Enteropneusta	350
Vertebrata	351
Schlußbemerkung	356
Literaturverzeichnis	357
Tafel- und Figurenerklärung	370
Druckfehler	373

Fig. 1.

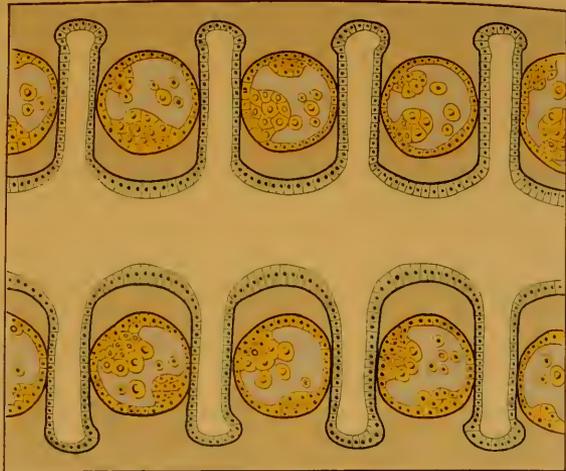
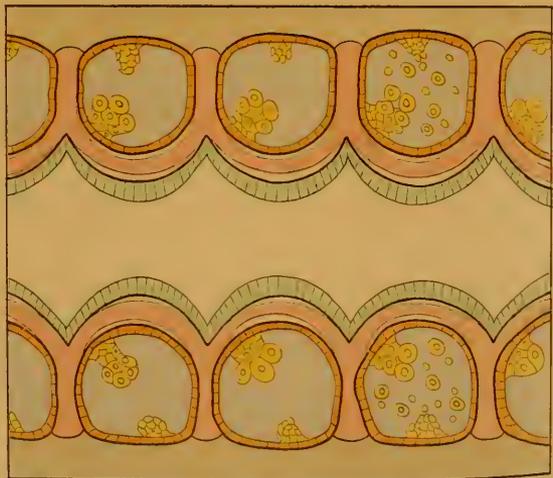


Fig. 2.



Lang 16.

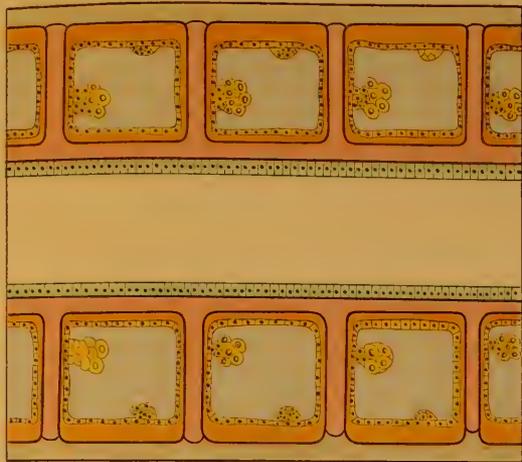


Fig. 3.

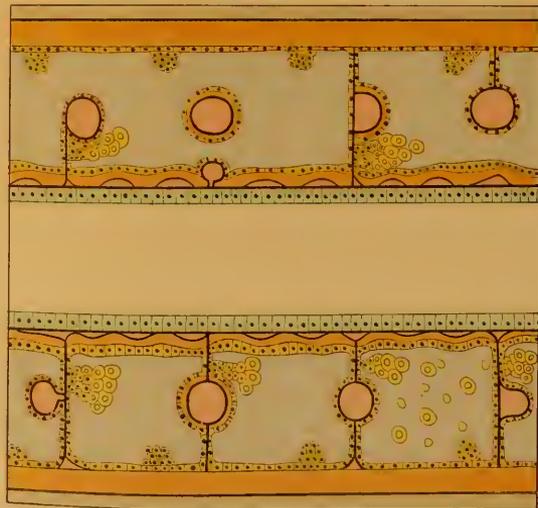


Fig. 4.

Fig. 5

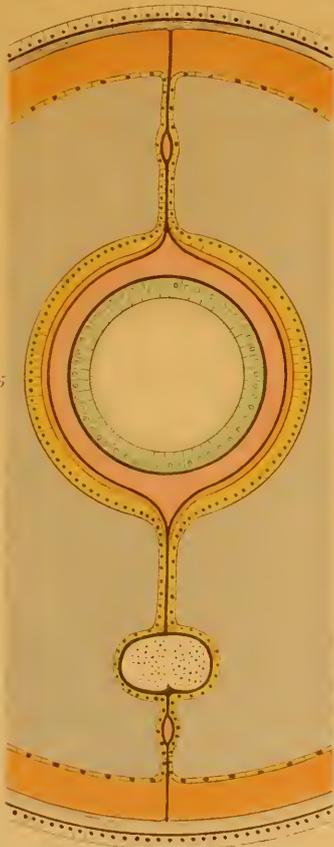


Fig. 12

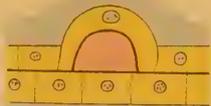


Fig. 6

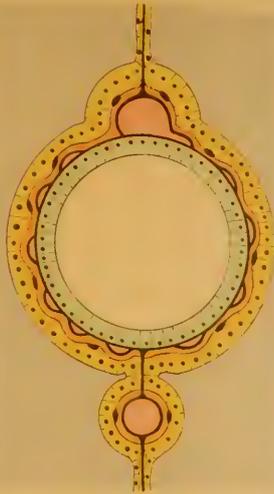


Fig. 13

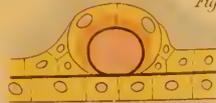


Fig. 14

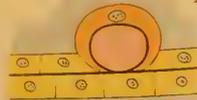


Fig. 7

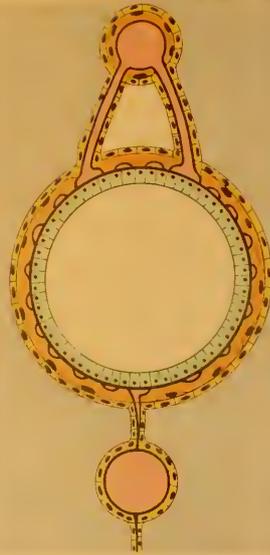


Fig. 15

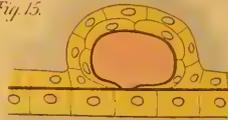


Fig. 16

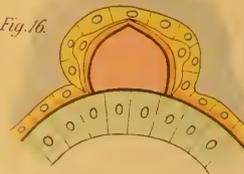


Fig. 8

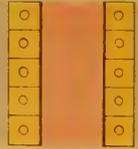


Fig. 9

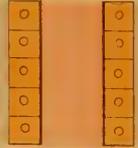


Fig. 10

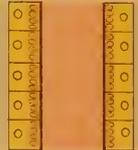


Fig. 11

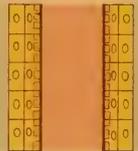
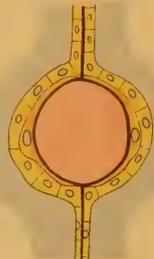


Fig. 17



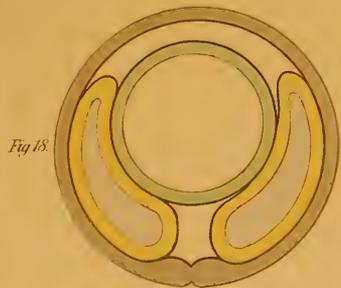


Fig. 18.

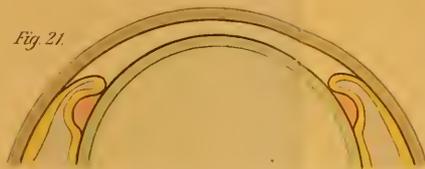


Fig. 21.

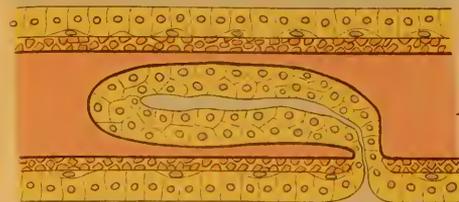


Fig. 26.

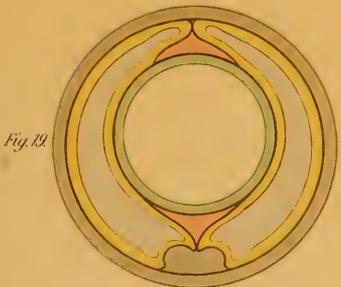


Fig. 19.



Fig. 22.

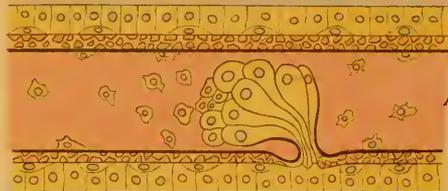


Fig. 27.

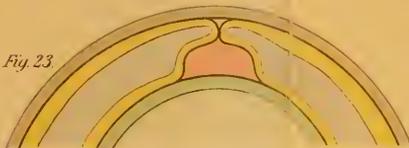


Fig. 23.

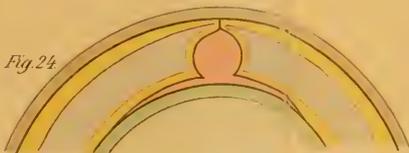


Fig. 24.

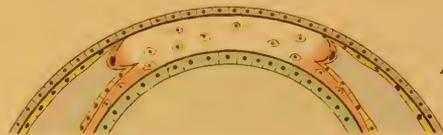


Fig. 28.

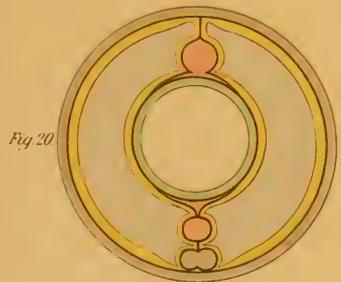


Fig. 20.

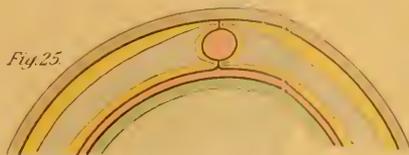


Fig. 25.

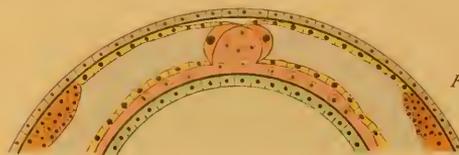


Fig. 29.

Fig. 30

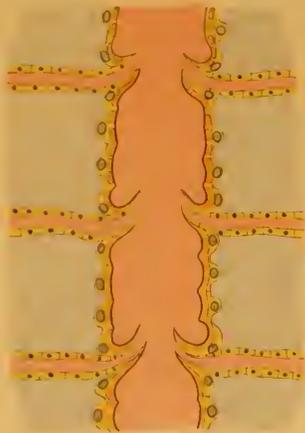


Fig. 33

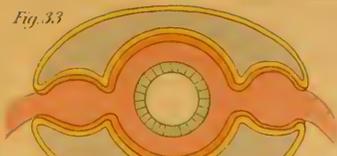


Fig. 34

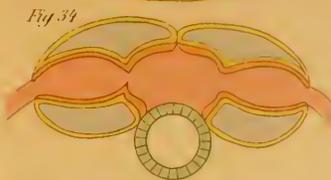


Fig. 35

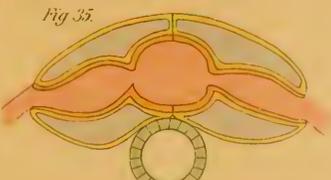


Fig. 36

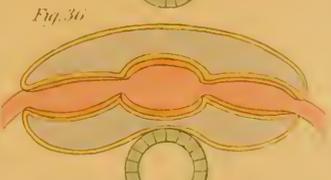


Fig. 37

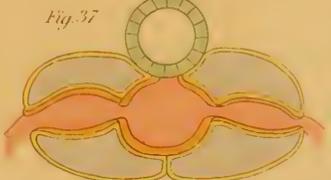


Fig. 31

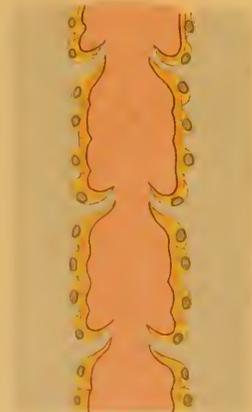


Fig. 32



Fig. 41

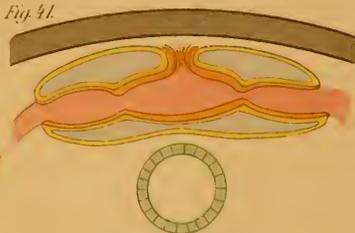


Fig. 38

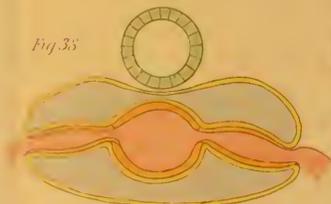


Fig. 39

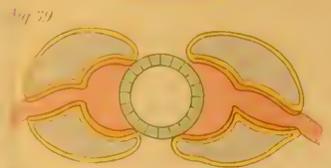


Fig. 40

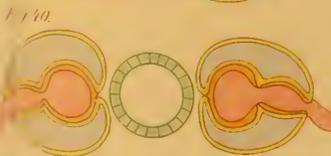
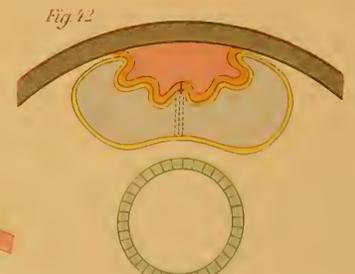


Fig. 42



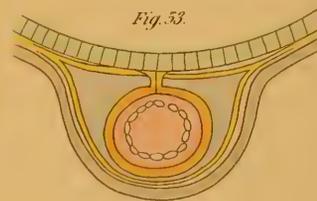
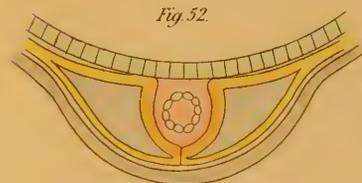
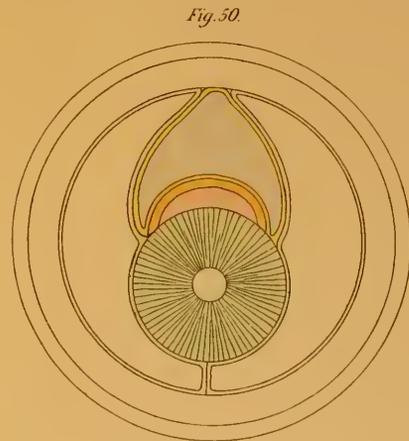
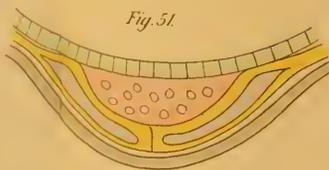
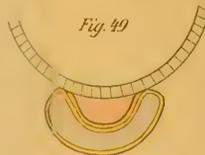
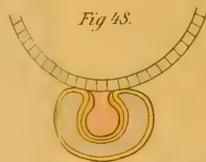
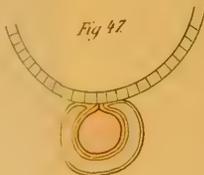
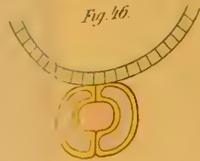
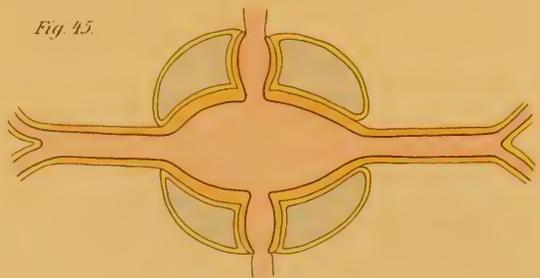
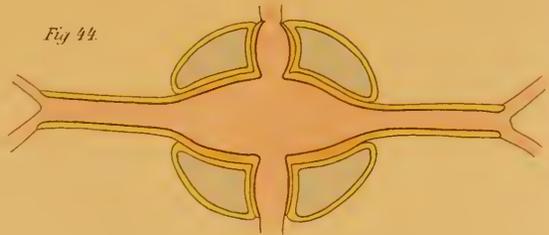
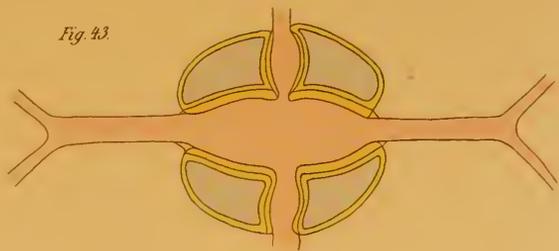


Fig. 56.

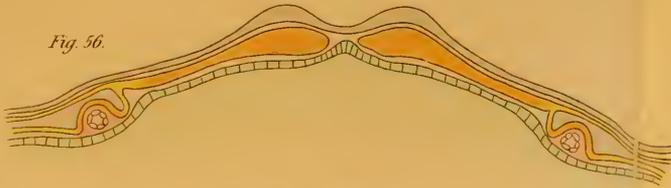


Fig. 57.

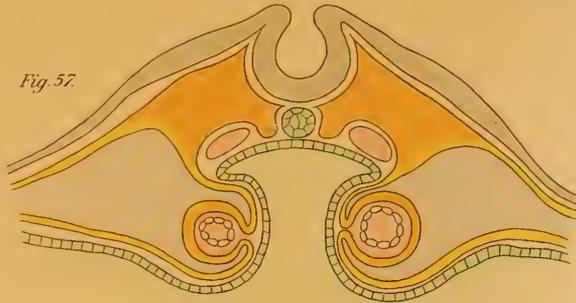


Fig. 58.

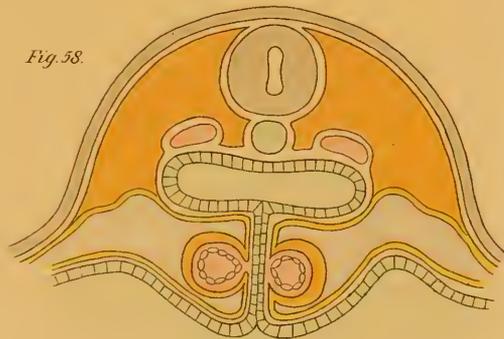


Fig. 54.

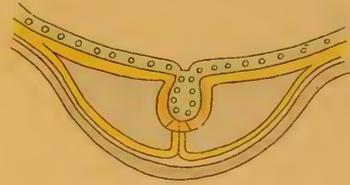


Fig. 55.

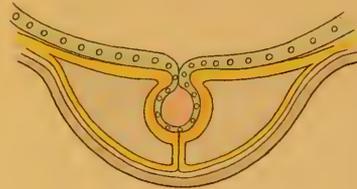


Fig. 59.

