

Ueber den feineren Bau der Blutgefäße der Rhynchobdelliden

mit besonderer Berücksichtigung des Rückengefäßes und
der Klappen.

Von

Emily Arnesen.

Hierzu Tafel XXVI—XXVIII.

Das obige Thema empfing ich gleich nach meiner Ankunft in Zürich Juni 1902 von meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. LANG.

Das Material wurde mir teils durch Herrn Prof. LANGS Vermittlung von der zoologischen Station in Neapel zugesandt (*Branchellion torpedinis* und *Pontobdella muricata*), zum Teil wurde es durch die Fürsorge des Herrn Dr. C. HESCHELER, Assistenten am zoologischen Laboratorium, aus der Umgegend von Zürich verschafft (*Glossiphonia marginata*, *heteroclitica*, *complanata* und *Piscicola geometrica*). Eine Form — junge Exemplare von *Hämenteria Ghiliani* — stammt aus Herrn Prof. LANGS eigener Sammlung. Diese aber — alte Spiritusexemplare — eigneten sich weniger zu histologischen Untersuchungen. Immerhin waren sie doch brauchbar.

Das aus Zürich gebrachte Material wurde von mir selbst fixiert teils in kaltem, teils in heißem wässerigen oder alkoholischen Sublimat, was in sämtlichen Fällen guten Erfolg erzielte.

Die lebhaften *Glossiphonien* wurden in der Regel zuerst mit kohlen saurem Wasser betäubt, wenn sie in kaltem Sublimat fixiert wurden. Wurden sie dagegen mit heißem Sublimat fixiert, war dies kaum nötig, denn das Reagens tötete momentan, so daß sie keine Zeit hatten, sich zu kontrahieren.

Von dem aus Neapel erhaltenen Material waren die größeren Formen sehr schön in Sublimat, die kleineren in FLEMMINGScher Flüssigkeit fixiert. Von sämtlichen Formen wurden mehrere Serien von Sagittal-, Horizontal- und Querschnitten angefertigt. Unter den Färbungsmethoden gab VAN GIESONS Bindegewebsfärbung (nach HANSEN) mit Hämatoxylin oder Hämalaun als Kernfärbung gute Resultate, weshalb diese Methode sehr oft angewandt wurde.

Außerdem wurden Eisenhämatoxylin, die Doppelfärbungen Borax-karmin-Pikrinsäure, Hämatoxylin-Eosin etc. auch viel verwandt. Für die in FLEMMINGScher Flüssigkeit fixierten Objekte wurde Safranin gebraucht.

Einige spezielle Nervenfärbungsmittel wurden versucht, aber ohne großen Erfolg.

Von Pontobdella konnten nur Präparate von den kleinsten Exemplaren angefertigt werden, da der Darminhalt der größeren zu einer so harten Masse koaguliert war, daß sie sich nicht, ohne zu zerreißen, mit dem Mikrotommesser schneiden ließen.

Für wertvolle Ratschläge in Betreff des technischen Teiles meiner Arbeit bin ich Herrn Dr. CARL HESCHELER zu großem Dank verpflichtet. Besonderen Dank schulde ich Herrn Prof. LANG für die vielfache Förderung und gütiges Interesse, das er meiner Arbeit zu teil werden ließ.

Zuletzt sei es mir auch gestattet, an dieser Stelle dem akademischen Kollegium in Kristiania für das Stipendium, welches es mir im vorigen Jahre für zoologische Studien an einer ausländischen Universität gewährte, meinen Dank auszusprechen.

Literaturangaben früherer Untersuchungen über das Blutgefäßsystem der Hirudineen.

Die gefäß- oder lakunenartige Entwicklung der Leibeshöhle hat den Forschern große Schwierigkeiten geboten, ins Klare über die Verhältnisse derselben zu dem Blutgefäßsystem zu kommen.

Teile cölomatischer Natur sind für echte Gefäße gehalten worden — oder die beiden Systeme sind im großen und ganzen verwechselt worden, bis schließlich vornehmlich durch WHITMANS, OKAS und JOHANSSONS Arbeiten alle Teile cölomatischer Natur vom Blutgefäßsystem scheinbar endgültig eliminiert worden sind.

Oefters ist eine Kommunikation zwischen Zirkulationssystem und Leibeshöhle behauptet, bestritten und wiederum behauptet worden, bis die erwähnten Verfasser wieder zuletzt eine solche Kommunikation in Abrede stellen.

Ich gehe näher auf die Literaturübersicht ein:

Die ältesten Beschreibungen stammen aus den 30—40er Jahren. Die wichtigsten sind von LEO, dem Entdecker der Klappen (1835) von FILIPPI, LEYDIG und BUDGE. Die Arbeiten der drei letzten erschienen alle 1849. FILIPPI behandelt Hämenteria,

LEYDIG *Piscicola* und *Glossiphonia* (*Clepsine*) — später, 1851 behandelt er auch *Branchellion* und *Pontobdella* — und BUDGE behandelt *Clepsine bioculata*.

Von diesen Arbeiten ist die von LEYDIG die für spätere Forschungen grundlegende, indem er der erste ist, der ein Lakunensystem von einem Blutgefäßsystem bestimmt unterschieden hat. Nach ihm soll das Lakunensystem aus einer Medianlakune bestehen, welche durch Queranastomosen mit zwei seitlichen Lakunen verbunden ist. Er läßt aber das Rückengefäß sich frei in die Medianlakune öffnen.

BUDGE, dessen Arbeit kurz nachher erschien, verwechselte wieder die beiden Systeme und hat keine Medianlakune beobachtet (s. seine Fig. 24, Taf. II op. cit.). Er hat aber seine Aufmerksamkeit mehr auf die Verhältnisse in der Intestinalregion gelenkt als die früheren, wie später zu erörtern sein wird.

In den 50er und 60er Jahren haben QUATREFAGES (1852), KUPFFER (1864), LEUCKART (1863) und BIDDER (1868) Beiträge auf diesem Gebiete geliefert.

Von spezieller Bedeutung sind KUPFFERS Beobachtungen über die Klappen (bei *Piscicola*), die er für blutbereitende Organe hält. LEUCKART berücksichtigt die Histologie der Gefäße mehr als die früheren Forscher außer LEYDIG.

In Betreff der Frage über die Kommunikation zwischen Gefäß- und Leibeshöhlensystem kommt er zu keinem bestimmten Resultate. BIDDERS Untersuchungen liefern nichts Neues — ja kommen nicht einmal so weit wie LEYDIG und BUDGE.

Es war erst WHITMAN (1878), der unsere Kenntnisse wieder einen bedeutenden Schritt weiter führte. Wie man an seiner Fig. 56, Taf. XIII op. cit. sieht, gibt das Dorsalgefäß im Vorderkörper drei paarige Aeste und einen unpaarigen pharyngealen Ast ab. Letzterer gabelt sich gleich vor den Augen in 2 Cephaläste. Hinten bildet das Dorsalgefäß einen Anlring, von dem aus das Blut durch 7 Saugnapfschlingen in das Bauchgefäß hineinströmt. WHITMAN ist der erste, der mit Bestimmtheit hervorgehoben hat, daß das Blutgefäßsystem geschlossen ist. Die Verhältnisse des Dorsalgefäßes in der Intestinalregion hat er aber nicht berücksichtigt — er läßt das Rückengefäß einfach über den Darm hinziehen.

In den 80er Jahren erschienen mehrere Arbeiten über Hirudineen: HOFFMANN (1880), BOURNE (1884), SAINT LOUP (1885), JAQUET (1886), NUSBAUM (1886), APATHY (1888), SHIPLEY (1888) und BOURNE (1888).

Von diesen Verfassern hat HOFFMANN (1880) wiederum das Blutgefäßsystem mit dem Lakunensystem verwechselt. Den „median Sinus WHITMANS“ hat er nicht finden können — und kann überhaupt mit WHITMANS Beschreibung des Lakunensystems nicht enig gehen. Er kann nämlich nicht die Seiten„gefäße“ und „die in jedem Körpersegment vorhandenen transversalen Aeste“ zu dem Lakunensystem rechnen, da sie eigene Wandungen haben. In histologischer Hinsicht hat er nur die Klappen beobachtet und hat WHITMANS Beschreibung derselben „nichts beizufügen“ (p. 56). Das Lakunensystem kann er außerdem noch nicht als Reste der Leibeshöhle ansehen, denn als solche kann er nur „die Höhlen betrachten, welche durch Spaltung der Dissepimente entstehen“.

BOURNE, der Pontobdella, Piscicola, Glossiphonia (Clepsine) und Branchellion beschrieb, stimmt in seinen Hauptresultaten mit WHITMAN überein. Er hat seine Aufmerksamkeit mehr als letzterer auf die Intestinalregion gelenkt, ist aber zu keinem positiven Resultate gekommen.

Trotzdem er keine direkte Verbindung zwischen Blutgefäßsystem und Sinussystem hat nachweisen können, ist er doch geneigt zu glauben, daß eine solche existiere, denn „the blood presents similar characters in vessels and sinuses“.

SAINT LOUP (1885), der Hirudo medicinalis, Aulostoma, Clepsine (Glossiphonia), Batrachobdella, Astacobdella untersucht hat, hat weder die Verhältnisse des Dorsalgefäßes in der Intestinalregion noch die Histologie desselben berücksichtigt. Seine Befunde über Clepsine (Glossiphonia) resumiert er folgendermaßen: „Chez les clepsines, les vaisseaux latéraux sont des sinus en communication par des canaux anastomiques transverses. Le système dorso-ventral est complètement différencié du premier. Il n'y a pas de réseau variqueux, les éléments caractéristiques de ce réseau ou globules jaune brun sont disséminés dans le parenchyme du corps.“

Nous avons donc, dans certains cas, un système circulatoire-lacunaire représenté simplement par la cavité du corps qui contient le liquide sanguin; dans d'autres cas, une différenciation tendant à constituer à la fois un appareil de circulation et un appareil à respiration; enfin, des exemples de la formation d'un système circulatoire seul, l'appareil de respiration n'étant pas différencié de la cavité du corps“ (p. 75).

JAQUET (1886) hat durch seine Injektionsversuche viel mehr

Verwirrung als Klarheit in das Verhältnis zwischen Blutgefäßsystem und Sinussystem von neuem hereingebracht.

NUSBAUM (1886) ist der einzige, welcher genauere Untersuchungen über die Entwicklung des Blutgefäßsystems der Hirudineen angestellt hat.

Er beschreibt seine Befunde folgendermaßen: „Les deux vaisseaux apparaissent sous forme de deux cordons cellulaires pleins, impairs, l'un situé au milieu de la paroi ventrale du tube digestif, l'autre au milieu de sa paroi dorsale. Le vaisseau dorsal représente la partie différenciée du feuillet splanchnique du mesoderme; quant au vaisseau ventral, je ne le peux dire avec certitude . . .“ (p. 27).

Er scheint der Ansicht zu sein, daß das Gefäßsystem aus einer soliden Anlage entsteht, denn er sagt: „Dans chaque cordon plein, apparu de cette manière, il se différencie ensuite un cordon cellulaire central et une couche externe de cellules, séparée du cordon par une membrane sans structure, mince, mais distinctement visible. La couche externe de cellules forme la paroi du vaisseau, après qu'elles se sont fusionnées en une seule couche protoplasmique pourvue des noyaux; les cellules du cordon central en partie se désagrègent, en partie se transforment en corpuscules sanguins, qui remplissent la cavité du tube“ (p. 27).

SHIPLEY (1888) scheint BOURNES Vermutung, daß eine Kommunikation zwischen beiden Systemen existiere, für zutreffend zu halten. Er sagt nämlich: „Besides the direct communications which exist in the Rhynchobdellidae there is a communication by means of the botryoidal tissue, which is seen at its best in the Gnathobdellidae“ (p. 215).

Von den neueren Arbeiten sind die wichtigsten die von BÜRGER (1894), OKA (1894 u. 1902), BOLSIUS (1896), JOHANSSON (1896 u. 1898), KOWALEVSKY (1896, 1897 u. 1899), CUÉNOT (1891 u. 1897), GOODRICH (1899) und A. GRAF (1899).

Durch OKAS und JOHANSSONS Arbeiten werden die früheren Angaben — hauptsächlich so wie sie von BUDGE, BOURNE und speziell WHITMAN vorliegen — bestätigt oder korrigiert. Der Hauptsache nach werden WHITMANS Beobachtungen bestätigt. Was neu hinzukommt, ist die von OKA gemachte Entdeckung eines Paares von Schlundgangliongefäßen. Das Wichtigste aber, was diese Verfasser konstatiert haben, ist, daß es in der Intestinalgegend einen „Blutsack“ (OKA) oder eine „Darmlakune“ (JOHANSSON) gibt. In betreff der Frage, ob eine Kommunikation

zwischen Gefäß- und Sinussystem bestehe, sprechen beide bestimmt die Ansicht aus, daß keine solche vorhanden ist; denn, wie OKA sagt, der Umstand, „daß die Blutflüssigkeit von der Lakunenflüssigkeit durch die verschiedene Färbung zu unterscheiden ist, spricht für die Unwahrscheinlichkeit einer solchen Kommunikation“.

BOLSIVS (op. cit.) beschreibt ein neues Organ bei *Hämenteria officinalis*, „glande impaire“, das später von KOWALEVSKY (1899) als Herz gedeutet worden ist. KOWALEVSKY (op. cit.) beschreibt außerdem noch eine Glande lymphatique bei *Hämenteria costata*. Dies ist ein „ganglienförmiges“ Gebilde am Rückengefäß, welches oberhalb des Rüssels zwischen 3. und 4. Ganglion liegt. Nach vorn gibt es 3 Aeste ab. Hinten mündet das aus dem Herzen kommende Rückengefäß hinein. (In betreff seiner Ansichten über die Verhältnisse in der Intestinalgegend siehe p. 797/798.) Schon 1896 war KOWALEVSKYS Arbeit über *Acanthobdella pelidina* erschienen. Das Blutgefäßsystem dieser Form, findet er, nähert sich sehr demjenigen der Oligochäten. In seinen biologischen Studien über *Clepsine* (*Glossiphonia*, 1897) konstatiert er nach seinen Injektionen mit alkoholischem Karmin, daß der Inhalt in den Blutgefäßen sich stark rot tingiert, während der Inhalt im Lakunensystem sich entweder gar nicht oder schwach färbt. Weiter bestätigt er, daß der Inhalt des letzteren stark alkalisch reagiert. Schließlich unterscheidet er bestimmt zwischen zweierlei Zellenformen, welche sich im Lakunensystem finden, nämlich les leucocytes und les cellules acides; letztere bilden ursprünglich eine Cölo-epithelbekleidung, während erstere frei beweglich sind.

1891 und 1897 macht CUÉNOT Studien über das Blut, die Blutkörperchen und Lymphdrüsen der Hirudineen.

Die letzte Arbeit (vorläufige Mitteilung) meines Wissens über das Blutgefäßsystem der Hirudineen ist die 1902 von OKA erschienene. Hier vergleicht er das Blutgefäßsystem von 12 Gattungen der 4 Familien: *Glossiphonidae*, *Ichtyobdellidae*, *Gnathobdellidae* und *Herpobdellidae* und kommt zu dem Resultat: „Ein eigentliches Blutgefäßsystem besitzen nur die *Glossiphoniden* und *Ichtyobdelliden*. Dasselbe ist vollkommen geschlossen und ist im allgemeinen wie das Blutgefäßsystem der Chätopoden gebaut. Was man bei *Gnathobdelliden* und *Herpobdelliden* Blutgefäße nannte, ist bloß gefäßartige Teile der Leibeshöhle.“

Er bestätigt so die schon von CUÉNOT (1897) ausgesprochene

Meinung. CUÉNOT hat sich nämlich schon 1897 diesbezüglich geäußert: „Chez les Hirudinées supérieures (Hirudo, Aulostoma, Nephelis), toute trace du système vasculaire a absolument disparu chez l'adulte; par contre, les sinus cavitaires se sont multipliés, ont pris tout à fait une allure de vaisseaux . . .“ „on trouve un sinus dorsal, un sinus ventral, enclavant la chaîne nerveuse, deux sinus latéraux contractiles jouant le rôle de cœurs, et de petits sinus renfermant les ovaires, les testicules, les entonnoirs néphridiens etc. Ces sinus ont acquis une paroi disséquable, parfois munie de muscles; les capillaires eux-mêmes ont une parois contractile; enfin c'est tout un vrai appareil vasculaire qui s'est constitué, ne l'oublions pas, tout entier aux dépens du coelome“ (p. 459).

Wie aus dieser Uebersicht hervorgeht, sind die Anstrengungen der Forscher wesentlich darauf gerichtet gewesen, dieses Organ-system in allen seinen Teilen — sozusagen — zu entdecken und seinen gröberen anatomischen Bau zu beschreiben. Nur gelegentlich hat man (LEYDIG, LEUCKART, JOHANSSON, OKA) seine Aufmerksamkeit auf die Histologie desselben gelenkt.

Meine Untersuchungen sind dagegen mit spezieller Rücksicht auf letztgenannte Verhältnisse angestellt worden. Besonders ist die feinere Struktur des Rückengefäßes und der Klappen Gegenstand meiner Aufmerksamkeit gewesen. Von den anatomischen Verhältnissen ist nur denjenigen in der Intestinalgegend ein genaueres Studium gewidmet worden, da diese am wenigsten untersucht sind und eine große Bedeutung und aktuelles Interesse gewonnen haben durch LANGS soeben erschienene Hämocöltheorie.

Die Histologie der Gefäßwandungen.

LEYDIG (1849) ist der erste gewesen, welcher histologische Beobachtungen über das Zirkulationssystem gemacht hat. Er sagt, die Wandung des Dorsalgefäßes von *Clepsine* (*Glossiphonia*) bestehe aus „einer inneren scharf konturierten Membran, einer kontraktilen Haut und einer zarten, mit nicht eben zahlreich eingelagerten Zellen versehenen Hülle“. In ähnlicher Weise äußert er sich über die Verhältnisse bei *Piscicola* (p. 117, 1849).

Nach LEUCKART bestünden die Gefäße aus „einer scharf gezeichneten *Tunica propria*, einer bindegewebigen zarten Außenhaut, zwischen denen an dem kontraktilen Rücken-

stamme noch eine vermutlich muskulöse, feinkörnige Zwischenlage hinzieht.“

Die nächste Angabe von Wichtigkeit stammt von OKA (1894) und lautet: „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“ (p. 114). Seine Fig. 29 stellt einen Schnitt durch die Wand einer Kammer dar. Er erklärt die Figur folgendermaßen: „Nach außen sieht man eine dünne Schicht von bindegewebiger Natur, 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“ (p. 114—115 op. cit.).

JOHANSSON (1890a) ist der erste, welcher mit Bestimmtheit angibt, daß die Wandungen des Dorsal- und Bauchgefäßes von Ringmuskelfasern (Ringmuskeltrådar) umfaßt sind, doch ohne näher die Struktur dieser Fasern zu erwähnen. Auch sagt er wenig über die genauere Anordnung dieser Fasern.

1899 hat GRAF in seinen Hirudineenstudien, welche Arbeit mir nur in einem Auszug und mit Kopien von den Figuren 3A, 3B und 4 von Herrn Prof. LANG zugänglich gewesen ist — die Histologie der Wandung beschrieben. In diesem Auszug heißt es diesbezüglich: „Die Aufeinanderfolge der Schichten im Dorsalgefäß ist die folgende:

„Zu äußerst eine homogene kutikuläre Schicht, in welche die Ringmuskeln eingebettet sind. Darauf folgt eine fibrilläre Schicht, bestehend aus Längsfibrillen, und zu innerst treffen wir die Epithelzellschicht.“ Dies sind die wichtigsten Literaturangaben über die Histologie des Gefäßes.

Meine Untersuchungen ergeben folgendes:

Die Wandung der Gefäße besteht aus einer inneren muskulösen und einer mittleren bindegewebigen Schicht, welche nach außen von Cölomepithel (*Cellules acides*, KOWALEVSKY) bekleidet ist.

Oft ist aber die Muskelschicht in gewissen Teilen des Gefäßsystems nicht zur Ausbildung gelangt. So ist z. B. im Rückengefäß eine Muskelschicht in der Testisregion kaum nachzuweisen. In der Intestinalregion desselben und im Bauchgefäße treten die Muskelzellen diffus auf; letzteres ist nicht, wie so oft von Autoren angegeben wird, ganz unkontraktile. In den Gefäßschlingen kann man die Muskulatur nur an den Ursprungsstellen beobachten.

Das die Außenschicht bildende Cölomepithel ist stellenweise oft ganz verschwunden. Es sieht aus, als ob diese Zellen sich leicht von den Wandungen loslösen, wie schon von BOURNE und KOWALEVSKY beobachtet worden ist. Natürlich tritt diese Außenbekleidung besonders zurück bei denjenigen Formen, wo der Ventral- und Dorsalsinus sehr reduziert ist, also wo die Gefäßwandungen den respektiven Sinuswandungen dicht anliegen, wie z. B. bei *Piscicola*, *Pontobdella* und *Branchellion*. Sie läßt sich jedoch in der Regel in den — stellenweise zwischen Gefäß- und Sinuswandungen ausgesparten — Lücken nachweisen.

Dies Epithel ist bis jetzt nur von KOWALEVSKY (1897) als Außenbekleidung der Gefäße erkannt worden. Er sagt: „... sur les troncs nerveux, sur le vaisseau dorsal, sur l'entonnoir etc. elles (*cellules acides*) se trouvent quelques fois en assez grands nombres les unes auprès des autres et forment un vrai epithelium; ordinairement elles sont isolées comme si une partie de ces cellules était tombée ou détruite.“

Hieraus geht hervor, daß die Gefäßwandung gelegentlich auch nur aus einer Schicht bestehen kann, nämlich aus der bindegewebigen Schicht. Zuweilen habe ich aber auch beobachtet, daß, wo die Muskellage besonders dick ist, wie im vorderen Teil des Rückengefäßes, oft streckenweise kein anderes Element bindegewebiger Natur als die bindegewebige Muskelhülle selbst nachgewiesen werden kann. In diesem Falle besteht dann die Wandung nur aus einer Muskelschicht.

OKAS (1894) Angabe, daß „es keine besondere bindegewebige Muskelhülle gibt“, kann ich nicht beipflichten. Denn an den meisten Schnitten, welche nach v. GIESONS Färbmethode behandelt wurden, ließ sich deutlich eine lebhaft rot tingierte Linie als innere Begrenzung der *Muscularis* wahrnehmen, welche von der

gelb gefärbten kontraktile Rinde der Muscularis scharf zu unterscheiden war.

Es ist aber selten der Fall, daß die Wandung nur aus der Muscularis besteht. Die Bindegewebsschicht ist ziemlich konstant und scheint bei den verschiedenen Formen wesentlich gleichartig ausgebildet zu sein.

Sie besteht aus faserbildenden Bindegewebszellen, deren Fasern einen ziemlich regelmäßigen Längsverlauf haben und so dicht zusammengeflochten sind, daß die ganze Schicht eine ziemlich homogene Struktur bekommt, in welcher sich nur wenige, kleine Kerne zerstreut befinden.

Bei denjenigen Formen, wo die Gefäßwandungen den Sinuswandungen hart anliegen, ist sie doch in den meisten Fällen von dem Bindegewebe der Sinuswandungen deutlich zu unterscheiden. Denn dieses hebt sich sofort durch seine heterogene Struktur ab, welche erstens durch den unregelmäßigen Verlauf der sich nach allen Richtungen hin kreuzenden Bindegewebsfasern und zweitens durch das Vorhandensein anderer als nur faserbildender Bindegewebszellen bedingt wird.

Die Muskelschicht besteht aus Muskelzellen von ursprünglich demselben Typus wie diejenigen im übrigen Körper, d. h. aus großen, röhren- oder spindelförmigen Zellen mit einer dicken, protoplasmatischen Achse und einer verhältnismäßig dünnen Rindenschicht von kontraktile Substanz. Die Protoplasmaachse besteht (wie bei den Zellen der übrigen Körpermuskulatur) aus sehr feinen körnig-faserigen Längsfäden. Die kontraktile Substanz bildet auf dem Querschnitt dicht stehende, feine Leisten, welche von der Peripherie eine kurze Strecke radiär gegen das Centrum hineinstrahlen. Der rundliche oder ovale Kern ist sehr groß und hat einen meist länglichen, oft gastrulaförmig eingestülpten, sehr bedeutenden Nucleolus, welcher etwas exzentrisch gelegen ist. Der Kern liegt in der Regel in der Mitte der Zelle, welcher Teil gewöhnlich sehr angeschwollen ist und weit ins Lumen des Gefäßes hineinreicht. Oft ist die kontraktile Substanz an dieser angeschwollenen Stelle schwach entwickelt (Fig. 4 u. 5), an einigen Schnitten ist sie sogar kaum zu entdecken. Dagegen gegen die beiden Enden der Zelle zu werden die kontraktile Leisten dicker, und in den äußersten Spitzen ist kaum eine Protoplasmaachse mehr zu beobachten. Oft ist jede einzelne Muskelzelle von ihrer eigenen Bindegewebshülle umgeben. Oefter aber sind größere oder kleinere

Gruppen oder Reihen von Muskelzellen von einer gemeinsamen Bindegewebshülle eingefasst, die sich rings um die in der Gruppe zu äußerst gelegenen Zellen zuweilen eine Strecke weit hineinfaltet. Bei den in der Gruppe einander direkt angrenzenden Zellen ist die kontraktile Substanz nicht immer im ganzen Umkreis der Rinde der einzelnen Zellen zur Entfaltung gelangt. Oft sieht man deshalb, daß benachbarte Zellen entweder mit ihrer Protoplasmaachse aneinander anliegen oder nur durch die kontraktile Rinde der einen Zelle voneinander abgegrenzt sind — ganz wie man es in der übrigen Körpermuskulatur wahrnehmen kann (Fig. 2).

Nicht selten sind die Zellen gegen die Enden zu gespalten, in ähnlicher Weise, wie man es in der Regel auch bei der dorso-ventralen Muskulatur trifft (Fig. 11d). Die Spaltung kann mehr oder weniger tief sein. Häufig greift sie zu dem angeschwollenen Teil der Zelle hinein, wie es Fig. 11 zeigt. Zuweilen sieht man die Zelle in 2, 3—4 lange Zipfel an jedem Ende ausgezogen. In den äußersten Spitzen dieser Zipfel ist keine Protoplasmaachse zu beobachten. Die Zipfel der verschiedenen Zellen flechten sich oft ineinander und verlaufen oft in der Längsrichtung des Gefäßes, so daß man glauben könnte, man hätte es mit einer selbständigen Längsmuskelfaserlage zu tun — möglicherweise sind auch diese Zipfel der Ringmuskelzellen die „Längsfibrillen“ von GRAF. Besonders charakteristisch für die Gefäßmuskelzellen ist, daß sie durch Anpassung an ihre Funktion eine abgeflachte, bandförmige Gestalt angenommen haben — eine Modifikation, wodurch sie sich am meisten von den ausgeprägt cylinderförmigen Muskelzellen des übrigen Körpers abheben.

Was LEYDIG als „innere, scharf konturierte Membran“ und LEUCKART als „eine scharf gezeichnete Tunica propria“ bezeichneten, scheint mir nach meinen Untersuchungen nichts anderes als die kontraktile Rindenschicht der Muskelzellen selbst zu sein. LEYDIGS „kontraktile Haut“ und LEUCKARTS „vermutlich muskulöse, feinkörnige Zwischenlage“ wären dann die Protoplasmaachse der betreffenden Muskelzellen.

OKAS angebliches Epithel kann ich nur als Muscularis verstehen. Seine Auffassung von dieser Schicht scheint mir überhaupt sehr unbestimmt (conf. obiges Citat p. 778) zu sein. Seine Fig. 29 wäre nach meiner Ansicht folgendermaßen zu deuten: Der Schnitt habe eine Reihe von dicht nebeneinander liegenden Zellen quer-schief getroffen, welche weder durch eine Bindegewebs-

hülle, noch durch eine ringsum entwickelte kontraktile Rindenschicht deutlich voneinander getrennt sind, so wie ich es an vielen Schnitten in meinen Präparaten gesehen habe. Man versteht am besten, was ich meine, durch den Vergleich mit meinen Fig. 1, 2, 3, 7 u. 8, wo ich speziell Schnitte herausgesucht habe, an welchen die Zellengrenzen einigermaßen nachzuweisen sind.

Die Angabe von OKA (1894), daß ein Epithel als Innenauskleidung der Gefäßwandungen vorhanden sei, ist meines Wissens die einzige derartige Angabe, welche in der Literatur vorliegt, außer GRAFS Untersuchungen (1899). Aber, wie schon erwähnt, kann ich das, was OKA (Fig. 29) als Epithel abbildet, nur als Muscularis auffassen. In betreff GRAFS Untersuchungen muß ich gestehen, daß seine Angaben (s. p. 778) mir schwer zu deuten sind; denn die Abbildungen, die er in Fig. 3A (Schnitt durch Rückengefäß von Clepsine (*Glossiphonia*) und Fig. 4 (Oberflächenschnitt durch das Ventralgefäß von Clepsine (*Glossiphonia complanata*) gibt, entsprechen meinen Beobachtungen durchaus nicht. Weder JOHANSSON noch KOWALEVSKY erwähnen ein solches Epithel.

Da die Frage von prinzipieller Bedeutung ist für die Auffassung von der Entwicklung des Blutgefäßsystems, wie es aus LANGS Theorie über die Phylogenese des Blutgefäßsystems hervorgeht, habe ich den Rat meines hochverehrten Lehrers befolgt und eine konzentrierte Aufmerksamkeit diesem Punkte gewidmet.

Es ist mir mit den verschiedenen angewandten Reagentien nicht möglich gewesen, ein Epithelium nachzuweisen. Wohl sieht man hier und da innerhalb der Muscularis kleine Zellen mit Kernen, die ein Epithelium vortäuschen könnten. Das scheinen aber bei genauerer Untersuchung an die Wand dicht angeschwemmte Blutkörperchen zu sein.

Was die Anordnung der Muskelzellen betrifft, so gestalten sich die Verhältnisse bei den verschiedenen Formen etwas verschieden. Doch im großen und ganzen kann man sagen, daß sie als Ringe oder Halbringe das Gefäß umfassen. Die Ringe scheinen schief zur Achse des Gefäßes zu stehen (Fig. 12).

Ich gehe des näheren auf die speziellen Fälle ein:

Bei *Glossiphonia* sind im vorderen Abschnitt des Rückengefäßes die Verhältnisse folgende:

An jeder Kammereinschnürung umgreifen stark entwickelte Ringmuskelzellen das Gefäß. Oft bilden an diesen Stellen auch

die Muskelzellen größere Gruppen und nicht selten sieht man sogar, wie in Fig. 2, Fig. 1, daß die Muskulatur der Septen sich dicht an die Gefäßeinschnürungen anlegt, um, wie es scheint, die Kontraktion des Gefäßes an dieser Stelle zu verstärken.

An den erweiterten Stellen der Kammerwände dagegen tritt der Muskelbelag bedeutend zurück (Fig. 1), erstens indem die einzelnen Zellen nicht so dicht aneinanderliegen, zweitens indem die Zellen selbst viel kleiner werden — oft so schmal, daß es schwer ist, ihre protoplasmatische Achse wahrzunehmen. Zuweilen scheint es auch, als ob die von den an den Einschnürungsstellen liegenden großen Zellen ausgehenden langen Zipfel diesen Gefäßteil schräg umschlingen.

Die Ringmuskelzellen scheinen bei *Glossiphonia* teils ganz, teils nur halb das Gefäß zu umfassen.

Bei *Pontobdella* und *Piscicola* ist der Muskelbelag gleichmäßiger verteilt (Fig. 3, 7). Die Kammereinschnürungen sind bei diesen Formen weniger ausgeprägt oder gar nicht vorhanden und infolgedessen findet man an diesen Stellen nicht die auffallende Verdickung der Muscularis wie bei *Glossiphonia*.

Im ganzen vorderen Teil des Rückengefäßes ist die Muscularis bei diesen Formen ziemlich stark und gleichmäßig entwickelt. Die einzelnen Zellen liegen in der ganzen Länge des Gefäßes dicht nebeneinander, und ihre Grenzen sind zumeist nicht wahrnehmbar. Der rings um den Kern angeschwollene Teil ragt, speziell bei *Pontobdella*, auffallend weit ins Lumen des Gefäßes hinein.

Bei diesen Formen scheinen die Reifen alle das Gefäß ganz zu umspannen (Fig. 12a). Die Kerne der Reifen trifft man in der Regel an den lateralen Wandungen des Gefäßes und gewöhnlich alternierend rechts und links, wenn man eine Querschnittserie verfolgt. Die Ringe müssen deshalb so angeordnet sein, wie das Schema (Fig. 12a) es darstellt.

Bei *Branchellion* kommt wiederum eine andere Anordnung der Muskelzellen zur Geltung. Hier ist wohl die Muscularis wie bei *Pontobdella* und *Piscicola* in der ganzen vorderen Partie auch gleichmäßig entwickelt — trotz der hier deutlich ausgesprochenen Kammerung — aber die Reifen sind immer nur Halbreifen, welche in der dorsalen und ventralen Wand des Gefäßes in der Regel nicht zusammenstoßen. Außerdem folgen die Ringe nicht dicht aufeinander wie bei den erwähnten Formen, sondern stehen in ziemlich regelmäßigen und verhältnismäßig großen Abständen voneinander entfernt, wie es Fig 8 zeigt. Die Figur

stellt einen sagittalen, allerdings schief getroffenen Schnitt des Rückengefäßes unmittelbar vor der Testisregion dar. Die einzelnen Muskelzellen sind quer (schief) getroffen und eine derselben, welche sich stark kontrahiert zeigt, ist tangential getroffen.

Fig. 9 zeigt das Verhältnis im Querschnitt: Die in feine, kontraktile Fäden ausgezogenen Spitzen der halbreifförmigen Zellen berühren sich in diesem Schnitte fast ganz, was aber sonst selten der Fall ist.

Bei *Hämenteria*, wo ein Teil des vorderen Abschnittes von Rückengefäß außerordentlich dickwandig ist und von KOWALEVSKY als Herz — dem Herzen der Lumbriciden gleich zu stellen — in Anspruch genommen wird, scheint die Muscularis als eine in der ganzen Länge des Gefäßes kontinuierliche Schicht entwickelt zu sein, obwohl nicht überall gleich dick.

Die Grenzen der einzelnen Muskelzellen ist mir bei dieser Form zu entdecken nirgends möglich gewesen, außer an ein paar Stellen im Herzen (Fig. 10). Die ganze Muscularis sieht im Querschnitt (sagittalem Schnitt des Gefäßes) aus wie ein feinkörniger Protoplasmastreifen, von dessen beiden Längsseiten dichtstehende, feine Stäbchen (die kontraktile Substanz) mehr oder weniger rechtwinklig gegen die Achse des Streifens verlaufen. Oft verschmelzen die Stäbchen in der Achse, und man bekommt dann das Bild von einem quergestreiften Band — so wie es auch KOWALEVSKY in seinen Fig. 86 und 87 von der Herzmuskulatur abgebildet hat. Ich habe zur Vergleichung einen Schnitt abgezeichnet (Fig. 10), an welchem die Stäbchen nicht die ganze Breite der Zelle durchsetzen. Hier sieht man deutlich den zentralen protoplasmatischen Teil der Zellen und erkennt sogleich, daß die Stäbchen der beiden Seiten ungleich entwickelt sind.

Wenn man das, was über die Muscularis der vorher beschriebenen Formen gesagt worden ist, in Betracht zieht, darf man ja wohl mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, daß die Muscularis der *Hämenteria* als eine weitere Modifikation der Muscularis dieser Formen aufzufassen ist, indem die Grenzen der dicht aneinander stehenden Zellen ganz verschwunden sind dadurch, daß die kontraktile Substanz an den Grenzflächen nicht entwickelt worden ist. Durch diese Modifikation ist die Gefäßmuscularis in den Stand gesetzt worden, sich viel energischer zu kontrahieren als bei denjenigen Formen, wo die einzelnen Zellen ihre Individualität beibehalten haben.

So liegen die Verhältnisse im vorderen Teil des Rückengefäßes bei den verschiedenen Formen. In den übrigen Abschnitten desselben sind die Verhältnisse gleichmäßiger ausgestaltet. So ist, wie schon erwähnt, bei allen untersuchten Formen die Muscularis in der Testisregion kaum nachweisbar. In der Anal- und Intestinalregion dagegen tritt sie wiederum deutlich auf. In dem letztgenannten Gefäßabschnitte ist sie speziell im vorderen Teil, wo noch das Gefäß seine Selbständigkeit bewahrt hat, am deutlichsten.

An gewissen Schnitten in der Intestinalregion beobachtet man außerdem, daß die dorsoventrale Muskulatur, die sich häufig an den Darm anschmiegt und seinen Muskelbelag verstärkt, auch das Rückengefäß und zumal auch oft das Bauchgefäß umfaßt — doch ohne die eigentlichen Gefäßwandungen selbst zu bilden. Wie diese Muskulatur ganz gewiß dazu mithilft, die Darmwandkontraktion zu befördern, so scheint sie auch diejenige des Gefäßes in diesem Teile zu unterstützen — und die physiologische Leistung des Gefäßes wird hier, wie man sich denken kann, stark in Anspruch genommen, wo es gilt, einen Druck zu schaffen, der das Blut durch das Gefäß- oder Lakunensystem des Darmes treiben kann. Mir scheint, es seien dies die Muskeln, welche JOHANSSON meint, wenn er sagt, „die Ringmuskelzellen erstrecken sich hier und da auch um das eigentliche Rückengefäß“ (p. 321).

Was darf man aus dem anatomischen Bau des Rückengefäßes auf die physiologische Leistung desselben schließen?

Wie man also gesehen hat, ist die Wandung in den verschiedenen Gefäßabschnitten ungleich entwickelt: vorn dickwandig, mit stark ausgebildeter Muscularis und Bindegewebsschicht. In der Testisregion sehr dünnwandig, in der Regel nur aus einer feinen Bindegewebsschicht bestehend. In der Intestinal- und Analregion wiederum etwas muskulös.

Der vordere Teil muß natürlich als der propulsatorische Hauptapparat — als Gefäßherz — in Anspruch genommen werden. Der hintere Teil (die Anal- und Intestinalregion) steht wohl auch im Dienst der Propulsation, indem er das vom Bauchgefäß durch die Saugnapfgefäße kommende Blut an und um die Darmwand zu treiben hat.

Der mittlere, dünnwandige Teil scheint mir höchst wahrscheinlich die Funktion zu haben, welche JOHANSSON demselben zumutet.

JOHANSSON meint, daß das Blut, welches mit Gewalt durch die Kontraktion der Darmlakune in diesen Gefäßteil eingetrieben

wird, hier durch die dünne Wandung mit der im Dorsalsinus befindlichen Flüssigkeit in osmotische Verbindung trete. „Diese Anordnung ist einer derartigen Kommunikation so augenscheinlich angepaßt, daß es keinen Zweifel an der Richtigkeit meiner Auffassung gibt“, sagt JOHANSSON (p. 327, 1896).

Das in dieser Weise in den Dorsalsinus hineingelangte Blut schaffe sich durch die vom Dorsalsinus ausgehenden Kommunikationen mit dem übrigen Leibeshöhlensystem den Weg weiter in dies System hinein. Bald wird aber durch Kontraktionen im Leibeshöhlensystem neue Flüssigkeit in den Dorsalsinus hineingetrieben, wobei das Dorsalgefäß stark zusammengepreßt und infolgedessen sein Inhalt in das Gefäßherz hineingetrieben wird. In der Weise würde also ein Teil des eigentlichen Blutgefäßsystems auch als propulsatorischer Apparat für die Leibeshöhlensflüssigkeit dienen.

Ueber die Histologie des Bauchgefäßes ist nichts Besonderes zu sagen. Es ist in der ganzen Länge mit spärlich und gewöhnlich diffus auftretenden Muskelzellen versehen, deren Zellen viel kleiner sind als diejenigen des Rückengefäßes.

Die Klappen.

Der Entdecker der Klappen bei den Hirudineen ist LEO (1835, p. 421). Er beschreibt sie folgendermaßen: „An einer Seite der Gefäßwand befindet sich eine wenig hervorragende, halbmondförmige Falte, an der anderen Seite an derselben Stelle aber ein birnförmiger, fast bis an die entgegengesetzte Seite des Gefäßes reichender fleischiger Anhang mit kolbigem, frei beweglichem Ende und einer schmäleren Basis.“

LEYDIG (1849), welcher der nächste ist, der diese Gebilde etwas genauer behandelt hat, charakterisiert sie bei *Glossiphonia* (*Clepsine*) und *Piscicola* als „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“.

Spätere Rhynchobdellidenforscher haben sie immer beobachtet und ihnen eine mechanische Funktion zugeschrieben, indem sie dazu dienen, die normale Blutrichtung (von hinten nach vorn) zu sichern.

Erst durch KUPFFER (1864) sind sie Gegenstand eines intimeren Studiums geworden. Er hat sie nicht nur histologisch, sondern auch physiologisch untersucht. Er beschreibt sie als bestehend „aus einem Agglomerat rundlicher Zellen, deren Gesamtheit von einer durchsichtigen, dünnen Hülle umgeben ist. Die Zellen platten sich nicht gegeneinander ab, sondern bewahren in der Vereinigung ihre Form, so daß die zu äußerst gelegenen bucklig hervorragen. Das Ganze sieht traubenartig aus“.

Ueber die Zellen selbst sagt er, sie „sind rundlich bis birnförmig, prall gewölbt, von blasser, wenn auch bestimmter Grenzlinie umschrieben, leicht granuliert und lassen einen runden Kern meistens nur matt durchscheinen“.

Der wichtigste Punkt in KUPFFERS Untersuchungen ist, daß er zu dem Schlusse gekommen ist, die Klappen haben außer ihrer mechanischen Funktion noch diejenige eines blutbereitenden Organes.

Die späteren Forscher haben keine neuen Data in betreff der Klappen gegeben.

Eigene Beobachtungen: Bei den von mir untersuchten Formen zeigen sich die Klappen bei allen ungefähr gleich. Es sind kleinere oder größere — je nach den verschiedenen Spezies — traubenartige Gebilde, welche mit einem bindegewebigen Stiel an der Wandung des Dorsalgefäßes in ziemlich regelmäßigen Abständen festsitzen.

Die äußere Form dieser traubenartigen Gebilde ist bald kugelig, bald birnförmig. Am distalen Teile sind sie oft zerschlitzt. Die Zerschlitzung kann oft bis an den Stiel hineingreifen. Es sieht dann aus, als ob die Klappe aus 2—3 „Träubchen“ bestehe — je nach der Anzahl der Zerschlitzen — von denen jedes zuweilen eine eigene Richtung einnimmt. So habe ich z. B. oft beobachtet, daß eins sich nach hinten, eins nach vorn kehrt, während noch ein drittes sogar quer im Lumen stehen kann.

Die Zellen selbst sind bei den verschiedenen Formen von höchst verschiedener Größe. Bei Branchellion und Piscicola sind sie besonders groß, während sie bei Hämenteria, Pontobdella und Glossiphonia relativ klein sind.

Die Anzahl der Zellen in jeder Klappe schwankt beträchtlich sowohl innerhalb derselben Spezies als bei den verschiedenen Spezies. Doch kann man die gewöhnlichste Zahl für *Glossiphonia* und *Hämenteria* — also diejenigen Formen, wo die Zellen relativ klein sind — zu etwa 30—40 ansetzen. Bei *Brancheillon* und *Piscicola*, deren Zellen größer sind, kann man dagegen nur die Durchschnittszahl 10—15 angeben. Bei *Pontobdella*, deren Klappenzellen relativ klein sind, können einige Klappen bis zu 50 Zellen enthalten, andere nicht einmal die Hälfte oder ein Drittel davon.

Die Form der Zellen ist in der Regel birnartig — gegen das proximale Ende der Klappe gewöhnlich in einen langen, dünnen Zipfel ausgezogen, welcher allmählich sich in einen sehr feinen Bindegewebsfaden fortsetzt. Alle Bindegewebsfäden nehmen ihren Ursprung vom Klappenstiel. Oft scheint ein Teil der Fäden zusammengeflochten zu sein um einen dickeren Faden zu bilden, an dem streckenweise die Zellen regelmäßig aufsitzen wie auf einer Membran. Man bemerkt zuweilen auch, daß die Bindegewebsfäden die einzelnen Zellen sozusagen umspinnen und sie in der Weise an ihrem Platz festhalten — etwa so wie ein *Capitium* die Sporen eines Pilzsporangiums umspinnt, jedoch mit dem Unterschiede, daß die Zellen auch wirklich an den Fäden festsitzen können, während das bei den Sporen nicht der Fall ist.

Nirgendwo habe ich eine kontinuierliche Umhüllungshaut entdeckt, „wovon die Zellen bucklig hervorragen“, wie LEUCKART angibt. KUPFFER drückt sich in diesem Punkte etwas unbestimmt aus. Er sagt, es sei eine „Hülle“. Diese „Hülle“ aber will er nicht als „Membran“ aufgefaßt haben, „obgleich man Erscheinungen begegnet, die sich durch Annahme einer Membran am leichtesten deuten ließen“ (p. 431, op. cit.).

Die Erscheinungen, worauf KUPFFER hindeutet, nämlich daß, wenn „die Zellenmasse sich vollständig in zwei und mehr Portionen geteilt hat“, die einzelnen Portionen dann doch „durch engere Stellen“ zusammenhängen, „die durchsichtig sind, keine Struktur zeigen und der Länge nach gestrichelt erscheinen“ etc., ließen sich nach meiner Auffassung dieser Verhältnisse sehr gut erklären: Die „engeren Stellen“, die die einzelnen Portionen zusammenhalten, sind nichts anderes als die feinen, elastischen Bindegewebsfäden, die sich in der Länge ausgedehnt haben und die einzelnen Portionen zusammenhalten.

Bei sämtlichen untersuchten Formen sind die Zellen ohne

scheinbare Ordnung an und zwischen den Fäden der Bindegewebsbündel befestigt. Nur bei *Glossiphonia heteroclita* (es waren jüngere Tiere) habe ich eine einigermaßen regelmäßige Anordnung beobachten können (Fig. 2). Hier zeigen sich an den meisten Schnitten die Klappen als zirkelförmige oder oblonge Gebilde, deren Peripherie durch eine ziemlich regelmäßig geordnete Reihe von Zellen gebildet wird, die alle ihre Basis nach außen wenden und hier scheinbar eine Basalmembran bilden. Im zentralen Teil des Schnittes ist in der Regel eine feine Lichtung zu sehen und einige unregelmäßig gelegene Zellen. Letztere scheinen offenbar sich aus der peripheren Zellenreihe losgelöst zu haben und ins Lumen hineingefallen zu sein.

Die Klappenzellen aller Formen zeigen durchgehend den Typus einer Primordialzelle: sie haben ihre sphärische Form beibehalten und sind nirgends nennenswert gegeneinander abgeplattet, obwohl sie zuweilen direkt nebeneinander liegen. Die Zellkonturen sind sehr oft nicht scharf und eben. Speziell bei *Piscicola* (Fig. 2) und *Branchellion* (Fig. 17) mit ihren großen Zellen sind sie am Rande sehr uneben, gelappt oder oft geschlitzt bis tief in den Zelleib hinein. Der Zellinhalt ist locker granuliert. Der Kern ist gewöhnlich verhältnismäßig sehr groß — in den meisten Fällen kugelig und scharf umschrieben und mit reichlicher Kromatinsubstanz versehen, welche sich an Schnitten bald als Stäbchen und Schleifen, bald als über den ganzen Kern gleichmäßig zerstreute Pünktchen zeigt.

Ob die Klappen in regelmäßigen oder unregelmäßigen Abständen voneinander entfernt sind, darüber scheinen die Meinungen sehr geteilt zu sein. Ich erwähne nur Folgendes: LEO zeichnet sie in regelmäßigen Abständen ab. LEUCKART sagt 1863 über *Branchellion*, daß die Klappen im allgemeinen die Segmentierung des Körpers wiederholen, später sagt er aber (1886—1901), sie stehen in keinerlei regelmäßigen Abständen. KUPFFER sagt: „Diese Körper stehen nicht in gleichen Intervallen voneinander“, sondern sind im hinteren Teile seltener, nach vorn zu, namentlich in dem wellenförmig verlaufenden Teile des Rückengefäßes, viel dichter. Im ganzen habe ich ihrer 15—20 gezählt.“ Weder JOHANSSON noch OKA und KOWALEVSKY äußern sich hinsichtlich dieses Punktes. JOHANSSON sagt nur: „Detta organ förekomma till et växlande antal i hela ryggekärlets längd, där det er odeladt, äfven i de partier därpå, som ligga emellan de i framkroppan utgående grenarne“ (p. 91—92, 1896a).

Meine Untersuchungen diesbezüglich ergeben Folgendes: Die Klappen sind insofern regelmäßig geordnet, als sie septal stehen. Daß sie aber gelegentlich nicht an allen Septenstellen zur Ausbildung gelangt sind — wie dies speziell im hinteren Teil der Fall sein kann — macht leicht den Eindruck, als ob sie nach keinem bestimmten Prinzip geordnet seien.

Da die Septen die Einschnürungen des Gefäßes aller Wahrscheinlichkeit nach bedingen, kommen die Klappen — wie schon von den meisten Autoren nachgewiesen ist — eben an diese Einschnürungsstellen zu stehen. (Das Verhältnis bei Pontobdella, wo das Gefäß nicht eingeschnürt ist — oder höchstens sehr undeutlich eingeschnürt — ist später zu erwähnen).

Bei Hämenteria und Glossiphonia, wo das Körperparenchym nicht in dem Grade zur Entwickelung gelangt ist, wie bei den übrigen Formen, ist die septale Stellung der Klappen leicht zu konstatieren; denn hier lassen sich sowohl die intersegmentalen als die intrasegmentalen Septen ziemlich gut nachweisen. In vielen Fällen sind sie allerdings durch die lokalen Verhältnisse etwas schwer zu verfolgen. Am leichtesten findet man ihre Reste an den Einschnürungsstellen des Rückengefäßes, wo sie gewöhnlich direkt inseriert sind und so als Aufhängebänder des Dorsalgefäßes im relativ weiten Dorsalsinus dienen, wie man es an den Figuren (Fig. 25) von Hämenteria und den zwei Glossiphoniaarten (Fig. 1 und 2) sehen kann.

Man sieht sie nicht nur an der dorsalen Seite des Gefäßes, sondern auch zuweilen auf der ventralen, wenn nicht das Gefäß gerade dem Darm dicht anliegt wie in der Intestinalregion (Fig. 25).

Bei denjenigen Formen, wo das Körperparenchym dagegen stark entwickelt ist, sind in der Regel die intrasegmentalen Septen fast spurlos verschwunden oder nicht von dem umgebenden Körperparenchym zu unterscheiden. Nur die intersegmentalen haben sich erhalten mit ihrer wohlentwickelten Muskulatur. Sie haben aber hier ihre Funktion als Aufhängebänder des Dorsalgefäßes im Dorsalsinus verloren. Denn der durch das Körperparenchym eingeeengte Dorsalsinus liegt hier mit seinen Wänden dem Dorsalgefäß dicht an und hindert dadurch das Gefäß aus seinem Platze zu weichen. Daß aber auch hier die Klappen septal angeordnet sind, läßt sich trotzdem nachweisen; denn ihre Ansatzstellen entsprechen immer den Einkerbungen der Körperringe — die Einkerbungen der Körperringe entsprechen aber den Ursprungsstellen der Septen.

Bei *Pontobdella*, wo das Rückengefäß der ganzen Länge nach nicht gekammert ist — oder höchstens sehr undeutlich — ist es mir nicht gelungen, zu einem bestimmten Resultate über die Anordnung der Klappen zu kommen; denn hier, wo die äußere Ringelung aus kleineren und größeren Ringen besteht, deren Grenzen undeutlich sind, konnte ich nicht sicher feststellen, ob die Ansatzstelle der Klappe der Einkerbung eines Ringes entspräche.

Die allgemeine Meinung ist, daß die Klappen sich nicht in der Anal- und Intestinalregion vorfinden, und daß das Gefäß hier nicht gekammert sei. Wohl ist die Kammerung hier nicht so ausgesprochen wie im vorderen Teil, sie läßt sich aber doch gewöhnlich verfolgen, und bei *Hämenteria* ist sie sogar ebenso deutlich hier wie im Vorderteil (Fig. 25). Was das Vorkommen der Klappen in dieser Region betrifft, so habe ich immer 4—5 (bei *Pontobdella* nur 2) in der Intestinalregion und bei *Hämenteria* auch ein paar in der Analregion nachweisen können. Diese stehen in der Intestinalregion — bei denjenigen Formen, wo noch das Rückengefäß einigermaßen seine Selbständigkeit bewahrt hat — vorzugsweise an den Stellen, wo das Gefäß einen Ast an den Darm abgibt (Fig. 25—27) — also hauptsächlich an den Stellen der intersegmentalen Septen. Wenn sich aber hier keine Klappe findet — was auch zuweilen vorkommen kann — dann steht gewöhnlich eine an der nächsten nach vorn oder hinten folgenden intrasegmentalen Septenstelle (Fig. 25—27).

In der Regel sind die Klappen in der ganzen Länge des Gefäßes an der Wandung alternierend inseriert — was aus mechanischen Gründen leicht erklärlich ist.

Wie entstehen die Klappen? Das ist eine offene Frage und sie ist meines Wissens bei Hirudineen bis jetzt nicht gestellt worden.

Da ich keine embryologischen Untersuchungen gemacht habe, habe ich sie in statu nascendi natürlich nicht beobachten können. Dagegen habe ich aber versucht, die hier gewonnenen morphologischen Befunde zu Schlüssen über die Entstehungsweise dieser Gebilde zu verwerten.

Es ist mir auffallend gewesen, daß die Klappen immer septal stehen. Es wäre denkbar, die Septen hätten etwas mit ihrer Entstehungsweise zu tun, aber in welcher Weise ist schwer mit Bestimmtheit zu sagen. Daß die Septen früher gebildet sein möchten als das Rückengefäß und die Klappen sich von dem Teil des Septums gebildet hätten, welcher während der Entstehung des

Gefäßes darin eingeschlossen zu denken wäre, darauf könnte ein beobachteter — allerdings scheinbar abnormer — Fall bei Branchellion deuten (Fig. 17). Wie die Fig. 17 zeigt, überspannt hier die Klappe wie eine Brücke quer das Lumen des Gefäßes und ist an beiden Gefäßwandungen befestigt. Die Klappenzellen sind ziemlich regelmäßig an beiden Seiten des bindegewebigen Stranges geordnet. Es wäre in der Konstruktion dieser Klappe nichts, welches gegen die Vermutung sprechen würde, daß diese Klappe aus dem im Gefäßlumen eingeschlossenen Teil des Septums gebildet wäre. (Der an der rechten Seite der Figur befindliche Vorsprung läßt sich ohne Schwierigkeit als durch eine Hervorwucherung von Zellen entstanden denken.) Das ganze Gebilde war so locker gebaut, daß es kaum als ein Hindernis für den Blutstrom angesehen werden konnte.

Dieser Fall ist aber, wie gesagt, exceptionell. In den meisten Fällen, speziell bei älteren Tieren, sind die Zellen der Klappe ganz ohne Ordnung in einem Büschel vereinigt, so daß man von ihrem Bau auf ihre Entstehungsweise nichts schließen kann. Bei jüngeren Formen dagegen — so wie ich sie speziell bei *Glossiphonia heteroclita* beobachtet habe, scheinen die Verhältnisse deutlich dafür zu sprechen, daß die Klappe durch eine Einstülpung der Gefäßwand im Winkel zwischen letzterer und dem Septum entstanden sei. Wie Fig. 2 zeigt, erscheint die Klappe von *Glossiphonia heteroclita* an einem Querschnitt als ein ringförmiges Gebilde, dessen regelmäßig geordneten Zellen ihre Basis nach außen kehren und durch eine periphere Basalmembran zusammenhängen. In der Lichtung des Ringes liegen einige Zellen frei, die sich augenscheinlich von dem Zellenverband losgerissen haben.

Alle meine Präparate von *Glossiphonia heteroclita* sprachen so deutlich für die Meinung, daß die Klappen von außen eingestülpt seien, daß ich sofort — ganz unbefangen, ohne von LANGS Theorie über die Entstehung derartiger Gebilde etwas zu wissen, vermuten mußte, diese Bildungsweise sei die wahrscheinlichste.

Wenn man nun außerdem noch die große Uebereinstimmung der Klappenzellen mit den Cölomepithelzellen, worauf schon mehrere Forscher aufmerksam gemacht haben, in Betracht zieht, wird die Wahrscheinlichkeit dafür noch größer. Nimmt man nämlich nicht an, daß die Klappen von außen eingestülpt sind, so ist es schwer zu erklären, woher sie stammen. Denn es gibt inner-

halb der Gefäßwand keine Zellelemente von gleichem Bau, woraus diese Gebilde ihren Ursprung genommen haben könnten.

Allerdings wäre eine Möglichkeit dafür vorhanden, daß sie innerhalb des Gefäßes gebildet wären, wenn es sich herausstellte, daß das Gefäßsystem aus einer soliden Anlage entstanden wäre, was auch wirklich NUSBAUMS Untersuchungen (1886) (p. 778—779) zu konstatieren scheinen.

Die Klappen könnten dann als Reste dieser soliden Anlage innerhalb des Gefäßes erklärt werden.

Es scheint mir aber doch, daß diese Verhältnisse nicht genügend erörtert sind, um mit Bestimmtheit annehmen zu dürfen, daß die Anlage des Gefäßsystems solid ist.

Ich stehe also nach dem hier erörterten nicht an auszusprechen: Meine Befunde deuten darauf hin, daß die Klappen als taschenförmige Einstülpungen der Ecken zwischen den Lamellen der Septen und der Gefäßwandung selbst entstanden sind.

An diesem Einstülpungsprozeß können die Lamellen des Septums und die Gefäßwandung in verschiedenem Grade sich beteiligt haben, — so daß man in dem speziellen Fall eine Klappe haben kann, die entweder fast ausschließlich von der oder den Lamellen des Septums, oder fast ausschließlich von der Gefäßwandung selbst gebildet ist, — oder beide Teile können sich gleichmäßig beteiligt haben. Die früher beschriebene „zerschlitzte“ Form, die man bei einigen Klappen findet — und die ich mir nicht durch mechanische Eingriffe entstanden denken kann, läßt sich gut verstehen, wenn man sich vorstellt, daß die eingestülpten Ecken der zwei aneinander stoßenden Cölomsackwandungen, welche die Klappen bilden, nicht zu einem einheitlichen Gebilde zusammengesmolzen sind, wie dies in der Regel der Fall zu sein scheint, wenn die beiden Ecken sich an der Klappenbildung beteiligt haben. Häufiger scheint aber der Fall zu sein — wie ich speziell von den Präparaten von *Glossiphonia heteroclita* vermuten darf — daß nur oder fast ausschließlich die Ecke des einen Cölomsackes an ihrer Bildung teilnimmt.

Die Klappen als blutbereitende Organe.

Trotz der großen Aufmerksamkeit, die ich der Sache gewidmet habe, ist es mir nicht gelungen, über die Entstehung der Blutkörperchen zu einem bestimmten Resultate zu kommen.

Ich finde es mit KUPFFER wahrscheinlich, daß sie von den Klappen gebildet werden. Eine Bemerkung von HOFFMANN (1880) diesbezüglich spricht auch für die Richtigkeit dieser Annahme, nämlich „daß bei den Embryonen mit dem Auftreten der Klappen auch die ersten Blutkörperchen sich zeigen“ (p. 57). In welcher Weise sie aber entstehen, kann ich nicht bestimmt sagen. Teilungsstadien habe ich nämlich nicht direkt beobachten können — wohl aber habe ich Klappenzellen mit 2 Kernen angetroffen, woraus zu schließen wäre, es habe eine Teilung stattgefunden.

An mehreren Stellen habe ich beobachtet, daß einige Klappenzellen frei in der Nähe der Klappe sich befinden. Diese haben sich wahrscheinlich in der von KUPFFER beobachteten Weise aus dem Zellenverband der Klappe losgelöst.

Bei den Formen mit kleinen Klappenzellen sind die Blutkörperchen nicht so viel kleiner als die Klappenzellen, und da gradweise Größenunterschiede zwischen letzteren und den Blutkörperchen zu entdecken sind, so halte ich es für wahrscheinlich, daß die Blutkörperchen nur losgerissene Klappenzellen sind, welche durch Protoplasmaverlust immer kleiner werden — bis schließlich nur ein kleiner Protoplasmarest rings um den Kern übrig bleibt.

Einen Kern haben nämlich die Blutkörperchen — was aber KUPFFER verneint. Da außerdem dieser Kern denjenigen der Klappenzellen ganz gleich ist, finde ich meine oben ausgesprochene Vermutung noch wahrscheinlicher.

Bei den Formen mit großen Klappenzellen halte ich es nicht für unmöglich, daß die Blutkörperchen, die hier sehr klein sind im Verhältnis zu den Klappenzellen (ja sogar 3—4 mal kleiner als der Kern derselben) durch irgend eine simultane Teilung entstehen, was wohl auch KUPFFER (1864) gemeint hat, wenn er sagt: „Ich muß nach allem annehmen, 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“ (p. 343).

Allerdings ist diese Teilungsweise früher nur bei Protozoen beobachtet worden — das ganze Aussehen der Zellen spricht aber wirklich zu Gunsten einer solchen Annahme. Erstens einmal ist die Kernmembran in sehr vielen Fällen ganz undeutlich und die Form des Kernes sehr variabel. Die Kromatinsubstanz ist häufig als feine Körner regelmäßig durch den ganzen Kern zerstreut (die Körner haben dieselbe Größe wie der Kern der Blutkörperchen). Das Protoplasma der Zellen sieht aus, als

ob es aus kleinen Kügelchen bestände. Ich bin aber trotz eifriger Beobachtungen nicht im stande gewesen, Kromatinkörnchen in den Kügelchen mit Bestimmtheit nachzuweisen — so bleibt es noch problematisch, ob eine Zerfallteilung vorliegt oder nicht.

Das Dorsalgefäß in der Intestinalregion.

In betreff dieses Abschnittes des Dorsalgefäßes stimmen OKA und JOHANSSON, die die neuesten und detailliertesten Untersuchungen diesbezüglich angestellt haben, darin überein, daß die intestinale Partie des Verdauungsorganes von einem „Blutsack“ (OKA) oder einer „Darm-lakune“ (JOHANSSON) umgeben ist.

OKAS (1894) Untersuchungen umfassen Repräsentanten der Glossiphonidae (Glossiphonia [Clepsine] complanata, heteroclitia, bioculata, marginata und tessellata), während JOHANSSONS Untersuchungen sich auf Ichtyobdelliden beziehen (Pontobdella, Callobdella, Piscicola, Cystobranthus, Abranhus, Platybdella).

OKA beschreibt die Verhältnisse bei Clepsine (Glossiphonia) folgendermaßen: „Die 15. Kammer steht mit einer Reihe von geräumigen Blutsäcken in Zusammenhang, welche die Darm-aussackungen sowie den ganzen Darm umfassen (Fig. 25 dg). 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“ (p. 111 op. cit.). Weiter sagt er (p. 111): „Der Blutsack liegt bei vielen Spezies, z. B. Cl. complanata, heteroclitia, bioculata dem Bindegewebe der Leibeshaut eng an, bei anderen aber, wie bei Cl. marginata und tessellata, ist er von letzterer durch eine Lakune (Fig. 18 i) geschieden. Die Wand des Blutsackes ist nicht vollständig von der des Darmes getrennt, sondern sie steht mittelst vieler Bindegewebsstränge oder -balken mit derselben in Verbindung, so daß die Oberfläche ein unebenes Aussehen zeigt“ (Fig. 15).

In ungefähr gleicher Weise beschreibt JOHANSSON die Verhältnisse bei den Ichtyobdelliden (speziell erwähnt er Piscicola, Callobdella und Abranhus). In der Blinddarmregion steht das Rückengefäß, sagt er, „durch zahlreiche bald weite, bald enge Oeffnungen in Verbindung mit einer um den Darm liegenden Blutlakune, die ich deshalb die Darm-lakune genannt habe. Diese

breitet sich zwischen dem Epithel des Darmes und seiner Muskulatur aus und ist aus weiten Kanälen gebildet, die so miteinander zusammengeschmolzen sind, daß das Muskellager des Darmes nur an zerstreuten Stellen durch feinere und gröbere Stränge von Bindegewebe mit dem Darmepithel zusammenhängt“ (Fig. 9).

Die Verbindung dieser Darmlakune und des Rückengefäßes ist an gewissen Stellen so weit, daß dieses seine Selbständigkeit gänzlich verliert und in solchem Falle scheint es, als ob der Darm im Rückengefäß eingeschlossen sei. Mir scheint es auch einigermaßen berechtigt zu sein, die Darmlakune als wenigstens teilweise von den Ausbuchtungen des Rückengefäßes gebildet aufzufassen, wenn sie auch durch mehr oder weniger selbständig gebildete Lücken des Bindegewebes entstanden ist. Indes zeigt sich das Rückengefäß zum größeren Teil an der Rückenseite der Darmlakune von dieser differenziert, und wo dieselbe im 5. Segmente der Blinddarmregion aufhört, geht das Rückengefäß weiter nach hinten . . .“ (p. 321 op. cit.).

Von früheren Autoren, die diesen Verhältnissen ihre Aufmerksamkeit gewidmet haben, sind speziell BUDGE und BOURNE zu erwähnen.

In seiner Arbeit über „*Clepsine bioculata*“ hat BUDGE keine Darmlakune beobachtet, wohl aber ein „Ringgefäß“ rings um jede Darmaussackung (später zu erwähnen).

BOURNE äußert sich unter den von ihm beschriebenen Formen (*Piscicola*, *Branchellion*, *Pontobdella* und *Clepsine* [*Glossiphonia*]) nur über die Intestinalregion von *Piscicola* und zwar folgendermaßen, nachdem er über BUDGES „Ringgefäße“ gesprochen hat: „I cannot speak positively regarding these branches („Ringgefäße“) of which WHITMAN makes no mention. My sections show that such branches exist, but I cannot trace their distribution, and I have not had an opportunity of examining the transparent species, *C. bioculata* used by BUDGE; that they supply the intestinal walls is probable enough, but that they open directly into the lateral sinuses I very much doubt“ (op. cit., p. 462—63).

Eigene Beobachtungen: Es ist mir vom Anfang meiner Untersuchungen an auffallend gewesen, wie verschieden das Rückengefäß sich in der Intestinalgegend verhielt — selbst bei Spezies derselben Gattung (*Glossiphonia*). Bald verlief es als ein deutlich isoliertes Gefäß dem ganzen Darm entlang — allerdings an die Wandung desselben dicht angeklebt — und nur stellenweise durch sehr enge, gefäßartige Gebilde Blut in das Bindegewebe des

Darmes hineinrieseln lassend, ohne eine eigentliche Darmlakune zu bilden (Fig. 25—27). In einem Falle war sogar keine Verbindung zu beobachten (Fig. 30). Bei anderen Formen hingegen war die dem Darm zugekehrte Seite der Gefäßwandung mehr oder weniger unvollkommen ausgebildet, so daß das Blut hier durch sehr große Lücken an den Darm heranströmte und sich zwischen das Bindegewebe und Epithel desselben hineindrängte, um einen echten Blutsack zu bilden, wie man es am deutlichsten an der Fig. 29 von *Piscicola* sieht.

Letztere Verhältnisse sind schon, wie in der Literaturübersicht erwähnt, von OKA und JOHANSSON beschrieben worden.

Diese Verfasser haben aber wahrscheinlich keine Formen zur Untersuchung gehabt, bei denen ein Blutsack nicht zur Ausbildung gelangt ist, und haben diese Verhältnisse nicht von einem vergleichend-anatomischen Gesichtspunkt aus betrachtet.

Ich glaube aber, daß sie sich ohne Schwierigkeit unter einen solchen Gesichtspunkt bringen lassen.

Wie die schematischen Fig. 25—29 zeigen, lassen sich die Umbildungen des Rückengefäßes stufenweise verfolgen. Betrachten wir zuerst den Fall, wie wir ihn bei *Hämenteria* finden, so beobachten wir, daß das Rückengefäß hier der ganzen Intestinalgegend entlang als ein selbständiges, deutlich gekammertes Gefäß verläuft — und zwar im letzten Segment dieser Region oft deutlicher als im vorletzten zu erkennen ist. An jedem intersegmentalen Septum gibt es feine Zweige an die Wand der Darmaussackungen ab, welche sich in das sehr lockere Bindegewebe öffnen, wodurch das Blut dasselbe durchrieselt oder gelegentlich feine Spalträume darin aushöhlt (Fig. 25).

Daß es wirkliche Gefäße (also Zweige vom Rückengefäß) sind, die hier im Bindegewebe der Darmaussackungen verlaufen, und daß es sich nicht um Spalträume in demselben handelt, zeigt zur Genüge der Querschnitt durch eine Darmaussackung — und zwar an deren ziemlich distalen Teile — wo man deutlich eine eigene Gefäßwandung wahrnehmen kann (Fig. 15). Aber nicht nur an den Stellen der intersegmentalen Septen, sondern auch gelegentlich an den intrasegmentalen Septenstellen, wie Fig. 25—28 zeigen, beobachtet man, daß Intestinalgefäße vom Rückengefäß sich abzweigen.

Diese Verhältnisse des Rückengefäßes in der Intestinalregion von *Hämenteria* sind früher nicht beobachtet worden, denn KOWALEVSKY, der einzige, der die Anatomie von *Hämenteria* (*costata*) etwas genauer studiert hat, sagt: „Je ne possède pas

beaucoup d'observations sur ce sujet et je reproduis ici quelques photographies Fig. 81, 82 et 83 qui ont l'intérêt de documents exacts" (op. cit. 31). Er glaubt aber, die Verhältnisse seien so wie von OKA bei *Glossiphonia* beschrieben. Sie liegen aber bei *Hämenteria*, wie meine Untersuchungen zeigen, den Verhältnissen bei *Acanthobdella pelidina* (KOWALEVSKY 1896a) viel näher.

Betrachten wir zunächst, wie die Verhältnisse bei *Branchellion* (Fig. 16 u. 26) liegen. Ein Blick auf Fig. 26 ergibt sofort, daß diese hier ungefähr so sind wie bei *Hämenteria*. Der wesentlichste Unterschied ist nur der, daß das Rückengefäß im hinteren Teil viel schmaler und nicht so deutlich gekammert ist, wie im vorderen Teil.

Bei *Glossiph. complanata* (Fig. 27, 18, 19, 20) hat gleichfalls das Rückengefäß noch seine Wände in der ganzen Länge beibehalten. Die Kammerung aber ist noch undeutlicher geworden als bei *Branchellion*. Die Verbindungen mit der Darmwand sind hier spärlicher vorhanden, — sie kommen nur hinten und vorn vor. Vorn scheint eine Verbindung schon an der Stelle des intra-segmentalen Septums zu sein, welches gleich vor dem ersten Intestinalsegmente liegt.

Erst bei *Gl. marginata* (Fig. 28) merkt man einen erheblichen Unterschied. Hier ist die am Darne anliegende Gefäßwand sehr unvollständig ausgebildet. Hier kann man nicht mehr von Gefäßen sprechen, denn hier fließt das Blut durch große Lücken in der ventralen Wand des Rückengefäßes an die Darmwand heran. Allerdings sieht man noch an der Grenze des ersten und des letzten Intestinalsegmentes gefäßartige Verbindungen, so wie bei den früheren Formen. Bei *Gl. marginata* scheinen noch die Lücken einigermaßen regelmäßig geordnet zu sein, indem sie nämlich vorzugsweise an einer septalen Stelle sich finden. Wenn OKA sagt: „Auf Schnitten sieht man hier und da das Dorsalgefäß durch eine Scheidewand von dem übrigen Teil des Blutsackes getrennt, größtenteils steht es doch in offener Kommunikation mit dem letzten“, so kann diese Scheidewand nur der Rest der ventralen Wandung des Rückengefäßes selbst sein, wie aus seiner Fig. 25 hervorgeht. Bei *Gl. heteroclitia* sind die Verhältnisse ungefähr so wie bei *Gl. marginata*.

In ihrer extremsten Umformung sieht man aber die Verhältnisse bei *Piscicola* (Fig. 21, 22, 29). Hier ist die ganze ventrale Wand des Rückengefäßes von kleineren und größeren Lücken durchbohrt und jede Spur von gefäßartigen Gebilden fehlt. Die Lücken scheinen aber — insofern man noch darüber urteilen kann —

vorzugsweise die Ursprungsstelle ihrer Durchbrechung an septalen Stellen gehabt zu haben.

Eigentümlich sind die Verhältnisse bei *Pontobdella* (Fig. 23, 24, 30). Hier verläuft das Gefäß der ganzen Länge nach, ohne in scheinbar direkte Verbindung mit der Darmwand zu treten. Es buchtet sich nur stellenweise gegen die rings um die Darmwand gelegenen Lücken hin, über deren Ursprung gleich zu sprechen ist.

Da, wie gesagt, das Rückengefäß durch keine Oeffnungen in direkter Verbindung mit der Darmwand steht, so findet sich bei *Pontobdella* infolgedessen kein eigentlicher Blutsack, so wie dieser von JOHANSSON und OKA definiert ist als eine Lakune zwischen Bindegewebe und Epithel des Darmes, welche mit dem vom Rückengefäß durch engere oder weitere Oeffnungen hineinströmenden Blut gefüllt wird. Trotzdem sieht man doch rings um den Darm herum große Lücken mit scheinbar demselben Inhalte wie in den Gefäßen. Diese liegen aber außerhalb des Bindegewebes und der Muscularis des Darmes (Fig. 23, 24, 30) und können nur als Reste eines Darmsinus aufgefaßt werden. Mit Darmsinus meine ich dasselbe wie JOHANSSON, nämlich eine Fortsetzung des Dorsalsinus. Wie man an Fig. 30 sieht, spaltet sich gleich am Uebergang zur Intestinalregion der Dorsalsinus in zwei Teile, von welchen der eine sich zwischen den Darm und die direkte Fortsetzung des sehr engen Dorsalsinus einkeilt (Fig. 30).

Während aber dieser Dorsalsinus bei JOHANSSONS *Callobdella* (Fig. 4, 1896b) sich nur zwischen Darm und Blinddarm befindet, geht sie bei *Pontobdella* rings um den Darm. Die Wände des Darmsinus sind so dünn (Fig. 24), daß ohne Zweifel sein Inhalt durch Osmose in das Bindegewebe des Darmes hineinströmen kann, wo er dasselbe durchrieselt oder gelegentlich feine Spalträume aushöhlt. Die Wände des Rückengefäßes sind gleichfalls sehr dünn (Fig. 23), so daß auch hier augenscheinlich ein osmotischer Austausch zwischen dem Inhalte des Dorsalgefäßes und demjenigen des Dorsal- und Darmsinus stattfindet. Es würde dann in der Intestinalregion eine osmotische Kommunikation zwischen Blut und Leibeshöhlenflüssigkeit stattfinden.

Dies ist nicht nur der Fall bei *Pontobdella*, sondern scheint auch speziell bei den Formen mit reichlicher Parenchymentwicklung der Fall zu sein.

Bei diesen habe ich nämlich öfters beobachtet, daß Lücken unzweifelhaft colomatischer Natur sich zwischen die echten Blutsacklücken einkeilen, ja sogar dem Epithel des Darmes selbst anliegen — wie ich es speziell bei *Branchellion* gesehen habe. In

der Weise gelangt die resorbierte Darmflüssigkeit auch zuweilen direkt in eine Cömlücke hinein.

Aus letzterem geht hervor, daß die im Darmbindegewebe befindlichen Lücken von dreierlei morphologischem Werte sind. Erstens sind es gefäßartige Einkeilungen vom Rückengefäß — was JOHANSSON anzunehmen scheint, indem er wie zitiert (p. 51) sagt, die Darmlakune sei „als wenigstens teilweise von den Ausbuchtungen des Rückengefäßes aufzufassen“.

Zweitens sind es größere und kleinere Spalträume ohne eigene Wandungen im Darmbindegewebe selbst oder zwischen Darmepithel und Darmbindegewebe, welche in direkter Kommunikation mit dem Dorsalgefäß stehen.

Drittens sind es Lücken cöломatischer Natur, welche sich, wie gesagt, speziell bei den mit reichlichem Parenchym versehenen Formen entweder direkt an das Bindegewebe des Darmes anlegen oder sich darin einkeilen.

Ueber das Bauchgefäß in dieser Gegend ist wenig zu sagen. Es verläuft teils näher, teils ferner vom Darm (Fig. 25—30). Eine direkte Verbindung zwischen Bauchgefäß und Darmlakune habe ich nicht beobachten können — wohl aber, daß das Gefäß sich mit seinen Wandungen in der von OKA beschriebenen Weise direkt dem Blutsack anlegt (Fig. 31). Zuweilen habe ich auch bemerkt, daß, wo das Gefäß in einiger Entfernung vom Darm verläuft, es sich dann oft gabelt — aber wie es scheint ganz unregelmäßig.

Allgemeines. Wie diese Befunde zu deuten sind, kann fraglich sein. Ob hier eine Rückbildung oder Entwicklung vorliegt, ist schwer zu sagen. Ist die Darmlakune sekundär oder primär entstanden?

Falls sie sekundär entstanden wäre, müßte das Gefäßsystem der Rhynchobdelliden ursprünglich so gewesen sein, wie bei *Acanthobdella pelidina*, wo es nach KOWALEVSKYS (1896a) Beschreibung aus einem ventralen und einem dorsalen Gefäß besteht, „qui donnent des vaisseaux capillaires aux parois de l'intestin“, und die Darmlakune wäre dann durch Reduktion der Intestinalgefäße zu stande gekommen. Die beschriebenen Gefäßzweige und Lücken in der ventralen Wand des Dorsalgefäßes wären dann als rudimentäre Intestinalgefäße zu betrachten. Ebenso möglich ist aber auch, daß die Darmlakune primär entstanden ist und Formen wie *Piscicola* die ursprünglicheren sind, wo das Rückengefäß sich noch nicht vollständig von der Blutlakune isoliert hat.

Literatur.

- APATHY, ST. (1888a), Analyse der äußeren Körperform der Hirudineen. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. VIII, 1888.
- (1888b), Süßwasserhirudineen. Ein System. Essay. Zool. Jahrb., Abt. System., Bd. III, 1888.
- (1897), Elemente des Nervensystems und seine topographische Beziehung zu den Zellen. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. XII, 1897.
- BERGH, R. S. (1900), Beiträge zur vergleichenden Histologie. II. Ueber den Bau der Gefäße bei den Anneliden. Anatom. Hefte, erste Abteilung, XLV. Heft (Bd. XIV, H. 2). Wiesbaden 1900.
- BIDDER (1868), Untersuchungen über das Blutgefäßsystem einiger Hirudineen, Dorpat 1868.
- BLANCHARD, R. (1892), Description de la *Glossiphonia tessellata* etc. Mém. Soc. Zool. France, 1892.
- (1893a), Not. sur les Hirudinées. Extra Bull. Soc. Zool. France, T. XVIII, 1893.
- (1893b), Revision des Hirudinées du Musée de Turin. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Univers. Torino, No. 145, 1893.
- BOLSIUS, H. (1896), La glande impaire de l'*Haementeria officinalis*. „La Cellule“ publiée par CARNOY, T. XII, Fasc. 1, 1896.
- BOURNE, A. G. (1884), Contribution to the Anatomy of the Hirudinea. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. XXIV, 1884.
- (1888), The vascular System of the Hirudinea. Zool. Anz., 11, 1888.
- BUDGE, JULIUS (1849), *Clepsine bioculata*. Verh. Nat.-Hist. Verein d. preuß. Rheinlande u. Westphalen, 1849.
- BÜRGER, O. (1894), Neue Beiträge zur Entwicklung der Hirudineen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Vol. LVIII, 1894.
- (1902), Weitere Beiträge zur Embryologie bei *Clepsine*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXII, H. 2/3, 1902.
- BÜTSCHLI, O. (1883), Ueber eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefäßapparates eines Teiles der Metazoen. Morph. Jahrb., Bd. VIII, 1883.
- CASTLE, W. E. (1900), Metamerisme of the Leech. Abstr. Sci. N. S., Vol. XI, No. 266, 1900.
- CHWOROSTANSKY, C. (1887), Entwicklungsgeschichte des Eies bei den Hirudineen. Zool. Anz., 10. Jahrg. (51), 1887.
- DUTILLEUL, GEO, Sur quelques points de l'anatomie des Hirudinées rhynchobdellides. Compt. Rend., T. CV (51).
- (1887), Recherches anat. et histol. sur la *Pontobdella muricata*. Nancy 1887 (Février 1888). Extr. de l'assoc. franç. avanc. Sc. Congrès Nancy, T. XV, 1887.
- FILIPPI, FILIPPO DE (1849), Sopra un nuovo genere (*Haementeria*) di annelidi della famiglia delle Sanguisughe. Mem. Real. Acad. Sci. Torino, X, 1849.

- GOODRICH, EDW. (1899), On the communication between the Cölom and the vascular System in the Leech. *Quart. Journ. Micr. Sci.*, Vol. XLII, 1899.
- GRAF, ARN. (1899), *Hirudineenstudien*. *Nova Acta acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur.*, Bd. LXXII, Nr. 2, 1899.
- HOFFMANN, C. K. (1880), *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Hirudineen*. *Naturkund. Verhandl. d. holl. Maatsch. d. Witsensk.*, Bd. IV, 1880.
- JAQUET, M. (1886), *Recherches sur le système vasculaire des Annelides*. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, Bd. VI, 1887.
- JOHANSSON, LUDW. (1896a), *Bidrag till kännedomen om Sveriges Ichtyobdellider* (Akad. Afh.), Upsala 1896.
- (1896b), *Ueber den Blutumlauf bei Piscicola und Callobdella*, Upsala 1896.
- (1898), *Einige system. wichtige Teile der inneren Organisation der Ichtyobdelliden*. *Zool. Anz.*, Bd. XXI, 1898.
- KORSCHULT u. HEIDER (1890), *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere*, 1890.
- KOWALEVSKY, A. (1890a), *Etude sur l'anatomie de l'Acanthobdella pelidina*. *Bull. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg*, T. V, No. 4, 1896, Novem.
- (1896b), *Etude sur l'anatomie de l'Archoeobdella Esmonitii de O. GRIMM*. *Bull. Acad. Sci. St. Pétersbourg*, T. V, No. 5, 1896, Novem.
- (1897), *Etudes biologiques sur les Clepsines*. *Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg*, sér. VIII, T. V, No. 3, 1897.
- (1899), *Etude biologique de l'Haementeria costata MÜLLER*. *Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg*, sér. VIII, T. XI, No. 1, 1899.
- KUPFFER, C. (1864), *Blutbereitende Organe bei den Rüsselegeln*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XIV, 1864.
- LANG, A. (1881), *Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölateraten und Hirudineen*. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, Bd. III, 1881.
- (1890), *Ueber die äußere Morphologie von Haementeria Ghiliani*. *Festschr. zum 50jähr. Doktorjubil. von NÄGELI und KÖLLIKER*, Zürich 1890.
- (1902), *Fünfundzwanzig Thesen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der Centralteile des Blutgefäßsystems der Tiere*. *Sonderabdruck Vierteljahrsschr. Naturf. Gesellschaft Zürich*, Jahrg. XLVII, 1902.
- LEO, J. (1835), *Ueber einige ausgezeichnete anatomische und physiologische Verhältnisse der Piscicola geometra*. *Archiv f. Anat. Physiol.*, herausgeg. v. JOHANNES MÜLLER, Berlin 1835.
- LEUCKART, R. (1863), *Die menschlichen Parasiten*, Bd. I, 1863.
- (1886—1901), *Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten*. Bd. I, 2. Aufl., Leipzig 1886—1901.
- LEYDIG, F. (1849), *Zur Anatomie von Piscicola gemetrica mit teilweisem Vergleich anderer einheimischer Hirudineen*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. I, 1849.
- (1851), *Anatomisches über Branchellion und Pontobdella*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. III, 1851.

- MOORE, J. PERCY (1900a), Description of *Microbdella biannulata* with regard to the constit. of Leech-Somite. Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia 1900.
- (1900b), Note on OKAS biannulate Leech (*Ozobranchus*). Zool. Anz., Bd. XXIII, No. 623, 1900.
- MOQUIN-TANDON (1827), Monographie de la famille des Hirudinées, 1827.
- NUSBAUM, J. (1886), Recherches sur l'organogénèse des Hirudinées. Arch. slave de Biologie, 1886.
- ORLEY, L. (1886), Les Hirudinées de Hongrie, 1886.
- OKA, ASAJIRO (1894), Beiträge zur Anatomie der Clepsine. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LVIII, H. 1, 1894.
- (1895), Description d'une espèce d'*Ozobranchus*. Zool. Mag., T. VII, 1895.
- (1902), Ueber das Blutgefäßsystem der Hirudineen (vorläufige Mitteilung). Reprint. from Annotationes zoologicae Japonensis, Vol. IV, Part. 2, 1902.
- QUATREFAGES, M. A. DE (1852), Etudes sur les Types inférieurs de l'embranchement des annelés. Ann. Sci. nat. Zool., sér. III, T. X, XIV, XVIII, 1852.
- SAINT-LOUP, R. (1885), Recherches sur l'organisation des Hirudinées. Thèses présentées à la faculté de Sciences de Paris. Paris 1885.
- SHIPLEY, A. E. (1888), On the Existence of Communications between the Bodycavity and the Vascular System. Proc. Cambridge Phil. Soc., Vol. VI, 1888.
- SUBATSCHOFF, B., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Auszug v. BERGH, R. S., in Zool. Centrbl., 8. Jahrg., No. 2.
- VAILLANT, LÉON (1870), Contribution à l'Etude anat. du Genre Pontobdelle. Ann. d. Sci. Nat. Zool., sér. V, B, 1870.
- WHITMAN, C. O. (1878), The embryology of Clepsine. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. XVIII, 1878.
- (1886), The Leeches of Japan. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. XXVI, 1886.
- (1884), The external morphology of the Leech. Proc. Americ. Acad. Arts and Sci., N. S. XII, 1884.
- (1892), The metamerisme of Clepsine. Festschrift zum 70. Geburtstag RUD. LEUCKARTS, Leipzig 1892.

Nachdem meine Arbeit geschrieben war, ist noch folgende Literatur erschienen:

- LANG, A. (1903), Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Abdruck Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXVIII, N. F. XXXI, 1903.

Figurenerklärung.

Für alle Figuren geltende Benennungen:

<i>b</i> Bindegewebe des Gefäßes.	<i>klf</i> Bindegewebsfaden der Klappe.
<i>bl</i> Blutkörperchen.	<i>klz</i> Klappenzelle.
<i>bl.d</i> Blinddarm.	<i>ktr</i> Kontraktsubstanz der Muskelzelle.
<i>bl.s</i> Blutsack.	<i>m</i> Muskelzelle.
<i>bk</i> Bindegewebe des Körperparenchyms.	<i>ma.e</i> Magendarmepithel.
<i>c</i> Cölomepithel („Cellules acides“).	<i>n</i> Nervenstrang.
<i>d</i> Darm.	<i>pr.a</i> Protoplasmaachse der Muskelzelle.
<i>da</i> Darmsinus.	<i>r</i> Ringmuskelzelle.
<i>dg</i> Dorsalgefäß.	<i>r.dm</i> Rest der Darmmuskulatur.
<i>dg.w</i> Wandung des Dorsalgefäßes.	<i>s</i> Septum.
<i>dl</i> Darmlakune.	<i>Ss</i> intersegmentales Septum.
<i>ds</i> Dorsalsinus.	<i>i.s</i> intrasegmentales Septum.
<i>ds.w</i> Wandung des Dorsalsinus.	<i>l</i> Lumen des Gefäßes.
<i>e</i> Enddarm.	<i>zw</i> Intestinalzweig.
<i>k</i> Kern.	
<i>kl</i> Klappe.	

Tafel XXVI.

Fig. 1. Horizontaler Längsschnitt durch das Rückengefäß von *Glossiphonia complanata* an der Stelle einer Kammer-einschnürung (Konturen aller Figuren mit Camera gezeichnet). Zeiß, Linse D, Ok. 4.

Fig. 2. Sagittaler Schnitt durch das Rückengefäß von *Glossiphonia heteroclitia*. Fig. 2a. Querschnitt durch eine Klappe derselben. Zeiß: Linse D, Ok. 4.

Fig. 3. Sagittaler Längsschnitt durch das Rückengefäß von *Pontobdella muricata* gleich im Anfang der Testisregion. Zeiß: Linse D, Ok. 4.

Fig. 4. Tangentialer (teilweise) Schnitt durch *Pontobdella muricata* im vorderen Teil unmittelbar vor der Testisregion. Zeiß: Linse D, Ok. 2.

Fig. 5. Querschnitt durch das Rückengefäß von *Pontobdella muricata* (stark kontrahiert). *d* dorsale, *v* ventrale Seite des Gefäßes. Zeiß: Linse D, Ok. 2.

Fig. 6. Querschnitt durch das Bauchgefäß von *Pontobdella muricata*. (Der Kern liegt ausnahmsweise nicht in dem angeschwollenen Teil der Zelle.) Zeiß: Linse D, Ok. 2.

Fig. 7. Teils Tangential-, teils Sagittalschnitt (etwas schräg) durch das Rückengefäß von *Piscicola geometrica*. Zeiß: Linse D, Ok. 2.

Fig. 8. Sagittaler Längsschnitt durch das Rückengefäß von *Branchellion torpedinis* im Anfang der Testisregion. An einer Stelle hat der Schnitt die Wandung tangential getroffen; hier sieht man eine stark kontrahierte halbreiförmige Zelle. Zeiß: Linse D, Ok. 2.

Fig. 9. Querschnitt durch das Dorsalgefäß von *Branchellion torpedinis*. *d* dorsale, *v* ventrale Seite des Gefäßes. Zeiß: Linse D, Ok. 2.

Fig. 10. Sagittaler Längsschnitt durch das Herz von *Haementeria Ghiliani*. Zeiß: Linse 4 mm, Tubusl. 160 mm, Apert. 0,95, Ok. 4.

Fig. 11. Verschiedene Modifikationen von Muskelzellen.

Fig. 12. Schema der wichtigsten Anordnungsweise der Muskelzellen.

Tafel XXVII.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch das letzte Intestinalgsegment von *Haementeria Ghiliani*: Zeiß: Linse D, Ok. 1. (Das Tier war stark gekrümmt.)

Fig. 14. Querschnitt durch die Intestinalregion von *Haementeria Ghiliani*. Zeiß: Linse 4 mm, Apert. 0,95, Tubusl. 160 mm, Ok. 2.

Fig. 15. Querschnitt durch den distalen Teil einer Darmaussackung in der Intestinalregion von *Haementeria Ghiliani*. Zeiß: Linse D, Ok. 4.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch das erste Intestinalgsegment von *Branchellion torpedinis*. Zeiß: Linse A, Ok. 2.

Fig. 17. Klappe von *Branchellion torpedinis*. Zeiß: Linse D, Ok. 2.

Fig. 18. Sagittalschnitt durch das erste Intestinalgsegment von *Glossiphonia complanata*. Zeiß: Linse A, Ok. 2.

Fig. 19. Querschnitt durch die Intestinalgegend von *Glossiphonia complanata* an einer Stelle, wo Gefäße an die Darmwand abgehen.

Fig. 20. Do. an einer Stelle, wo kein Gefäß an die Darmwand geht.

Tafel XXVIII.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch einen Teil der Intestinalregion von *Piscicola geometrica*. Zeiß: Linse A, Ok. 2.

Fig. 22. Querschnitt durch die Intestinalregion von *Piscicola geometrica*. Zeiß: Linse 16 mm, Apert. 0,30, Ok. 4.

Fig. 23. Sagittalschnitt durch einen Teil der Intestinalregion von *Pontobdella muricata*. Zeiß: Linse D, Ok. 1.

Fig. 24. Querschnitt durch die Intestinalregion von *Pontobdella muricata*. Zeiß: Linse A, Ok. 2.

Fig. 25. Schematischer Sagittalschnitt durch die ganze Intestinalgegend von *Haementeria Ghiliani*.

Fig. 26. Do. von *Branchellion torpedinis*.

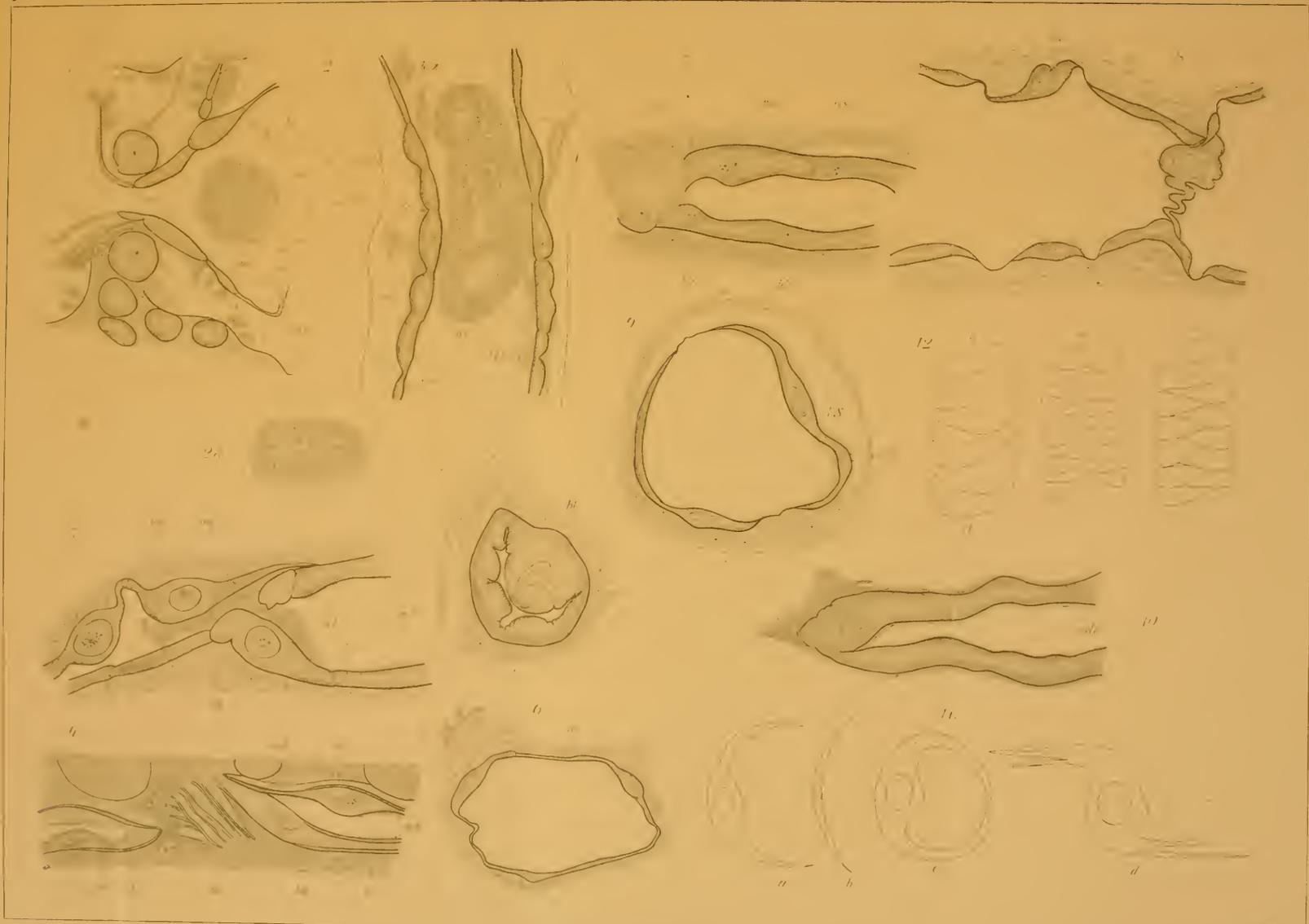
Fig. 27. Do. von *Glossiphonia complanata*.

Fig. 28. Do. von *Glossiphonia marginata*.

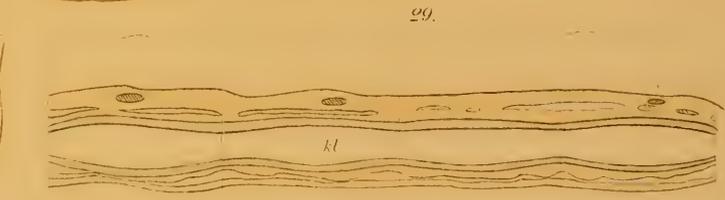
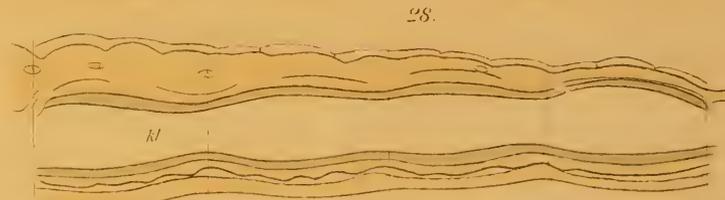
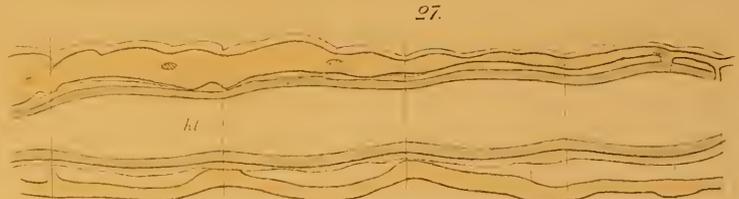
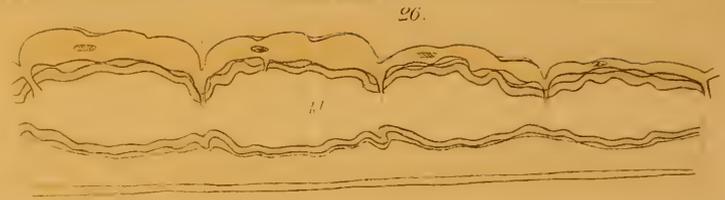
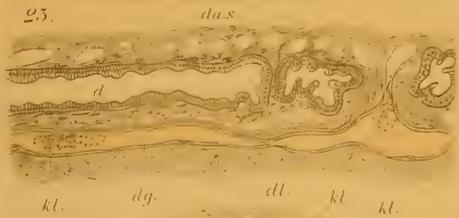
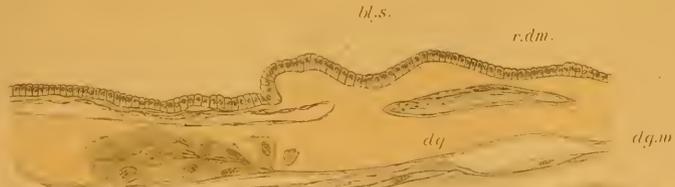
Fig. 29. Do. von *Piscicola geometrica*.

Fig. 30. Do. von *Pontobdella muricata*.

Fig. 31. Längsschnitt durch einen Teil des Bauchgefäßes und des Blutsackes, um die Verbindung des Bauchgefäßes mit dem Blutsack zu zeigen.







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [NF_31](#)

Autor(en)/Author(s): Arnesen Emily

Artikel/Article: [Ueber den feineren Bau der Blutgefäße der Rhynchobdelliden mit besonderer Berücksichtigung des Rückengefäßes und der Klappen. 771-806](#)