

# Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und der phylogenetischen Beziehungen der Gordiiden.

Von

Dr. Max Rauther.

Hierzu Tafel I—IV.

---

Die hier mitgeteilten Untersuchungen sollen ein Versuch sein, der merkwürdigen Gruppe der Saitenwürmer (Gordiiden) auf Grund der Kenntnis ihres feineren Baues einen gesicherten Platz im natürlichen System der Wurmtiere zu verschaffen. Im Hauptabschnitt der nachfolgenden Ausführungen ist die histologische Struktur aller Organsysteme des ausgewachsenen *Gordius* behandelt; danach wird der vergleichenden Betrachtung in Hinsicht auf ähnliche Wurmtypen ein verhältnismäßig breiter Raum zuzumessen sein. — Im Wesen der so gestellten Aufgabe liegt es, daß ich Neues meist nur in Einzelheiten werde bringen können; denn mit den Grundzügen der Anatomie unserer Tiere haben uns die vortrefflichen Untersuchungen von MEISSNER, GRENACHER, CAMERANO, VEJDOVSKÝ u. a. hinreichend bekannt gemacht; und die Ausführlichkeit meiner Mitteilungen wird sich oft nach den Lücken richten müssen, welche die zahlreichen Vorarbeiten hinterlassen haben. Ich hoffe aber, daß neben diesen meine Ausführungen, die mehrfach zu neuen Gesichtspunkten in der Beurteilung der Gordiidenorganisation führten, nicht ganz ohne Wert erscheinen werden.

Für die erste Anregung zur Beschäftigung mit der Morphologie der Gordiiden bin ich Herrn Professor Dr. H. E. ZIEGLER zu Dank verpflichtet. Im Sommersemester 1901 unter seiner Leitung begonnene Untersuchungen über das Cölom derselben kamen leider nicht zum Abschluß; später gewann der Gegenstand durch die zufällige Auffindung des Samentrichters für mich neuen Reiz, und, von der Cölomfrage ausgehend, kam ich dazu, allmählich auch über die anderen Organisationsverhältnisse einige Beobachtungen zu

sammeln. Letztere wurden ausgeführt in den zoologischen Instituten zu Tübingen und Jena; den Leitern derselben, den Herren Professoren BLOCHMANN und HAECKEL, möchte ich für die freundliche Ueberlassung der Institutshilfsmittel auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank abstatten; ebenso danke ich allen denjenigen Herren, die meine Studien durch die Schenkung frischen oder in Alkohol konservierten Gordiidenmaterials förderten.

Zur Untersuchung kamen nur zwei Species, die ich nach der Tabelle von F. RÖMER (1896) als *Gordius tolosanus* BAIRD und *Gordius aquaticus* LINNÉ bestimmte. Von jeder Art lagen mir beide Geschlechter vor, aber nur in ausgewachsenen, meist freilebend im Wasser gefundenen Exemplaren. Einige wenige parasitisch in Laufkäfern gefundene Würmer zeigten sich in ihrer Organisation kaum von den freilebenden verschieden. Die hier geschilderten Befunde beziehen sich demnach nur auf die völlig geschlechtsreife Form der Gordiiden. Embryologische Beobachtungen habe ich nicht anstellen können; diese bleiben nach wie vor ein Desiderat, dessen Erfüllung allerdings schon von anderer Seite (MONTGOMERY) verheißen worden ist.

Mit einem Wort erwähnt seien noch die nicht unbedeutenden technischen Schwierigkeiten, die sich der histologischen Untersuchung darbieten und die manchen Wunsch, gewisse Strukturen mit größerer Genauigkeit darzulegen, vereitelten. Die Härte der Cuticula läßt nur Serienschnitte von mindestens 5—6  $\mu$  Dicke zu. Fixiert wurde meist in Sublimat mit Eisessig oder Alkohol (heiß), ausnahmsweise mit Chrom- oder Pikrinsäuregemischen. Von allen Färbemitteln lieferte das Eisenhämatoxylinverfahren nach HEIDENHAIN die besten Ergebnisse.

## I. Beschreibender Abschnitt.

### Epidermis.

Die äußerste, unter der Cuticula liegende Zellschicht wird meist als Hypodermis (oder Subcuticula) bezeichnet. Da sie durch ein einschichtiges Epithel repräsentiert wird, das, soweit sich dies topographisch und histologisch entscheiden läßt, als Produkt des äußeren Keimblattes aufzufassen ist, so darf sie, wie die entsprechende Zellschicht der Cölenteraten, Mollusken etc., als Epidermis bezeichnet werden; ich werde mich indessen im folgenden nicht streng an diesen Namen binden.

Die zellig-epitheliale Natur der Epidermis wurde zuerst von MEISSNER (1856)<sup>1)</sup> gesehen und abgebildet (l. c. Taf. V, Fig. 17).

1) MEISSNER nennt sie Perimysium (l. c. p. 74/75): „Obwohl diese Zellen ebensowohl der Ernährung der Haut, als den Muskeln

VEJDOVSKÝ (1886), CAMERANO (1888) und MICHEL (1889) haben diesen Befund ausführlich bestätigt. Infolgedessen können VILLOTS zu verschiedenen Zeiten (1881, 1887, 1889) sehr verschieden geäußerte Ansichten hier unerörtert bleiben, um so mehr als er sie 1891 (l. c. p. 356) zu Gunsten der vorgenannten größtenteils aufgibt.

Die Epidermis ist ein einschichtiges, gemischtes Epithel, in dem sich, außer den typischen Deckzellen, Drüsen-, Sinnes- und an gewissen Stellen Ganglienzellen finden.

Deckzellen. Die Funktion der Deckzellen ist die Erzeugung der Cuticula und deren Verbindung mit der Muskulatur. Sie sind im weitaus größten Teile des Wurmkörpers von kubischer bis flacher Gestalt; nur am Vorder- und Hinterende schlank prismatisch. Beide Formen gehen allmählich ineinander über. Es ist interessant zu beobachten, wie in der feineren Struktur beider Zelltypen der Einfluß funktioneller Reize (Muskelzug) zur Ausprägung kommt. Der erste Typus (vgl. Fig. 5, 23 *ep*), aus der Körpermitte, repräsentiert die normale Matrixzelle der Cuticula. Der Kern ist von ovalem Umriß, meist liegend orientiert, enthält ein lockeres Chromatingerüst. Das Protoplasma zeigt wabigen Bau, der bei noch parasitischen Stadien auch von VEJDOVSKÝ (1894) mit größter Deutlichkeit beobachtet und abgebildet wurde (vgl. seine Fig. 18 u. 27). Eine schwach ausgeprägte Streifung senkrecht zur Epitheloberfläche ist meist zu beobachten und auf eine Anordnung der Waben in vertikalen Reihen zurückzuführen. Die Grenze gegen die Cuticula (s. u.) ist scharf. — Ein Centrosoma wurde von VEJDOVSKÝ (1894, p. 653) bei jungen Stadien in der Nähe des Kernes, meist inmitten eines hyalinen Höfchens beobachtet. — Schlußleisten zwischen den peripheren Enden der Zellen konnte ich auf Querschnitten nicht beobachten. An Flächenschnitten sieht man ein polygonales Netzwerk wenig scharfer, dunkler Linien als Ausdruck der Zellgrenzen (Fig. 8 *s.l*)<sup>1</sup>).

dienen mögen, so will ich sie doch kurz als Perimysium bezeichnen, besonders da sie bei der Präparation stets mit der Muskelschicht in Verbindung bleiben.“ Auch GRENACHER (1868, p. 325 u. Fig. 5) und v. LINSTOW (1877, p. 3, Fig. 4, nicht 5!) haben die zellige Natur der Subcuticula betont und auf Querschnitten abgebildet.

1) Nach VEJDOVSKÝ (1894, p. 662) scheiden die Hypodermiszellen an ihrer Basis Muskelfibrillen ab, die im Sinne einer Ringmuskellage verlaufen und diese bei *Gordius* ersetzen sollen. Ich habe mich, obgleich es mir leicht gelang, die entsprechenden Dif-

Der zweite Typus, Zellen von schlank prismatischer Gestalt und oft beträchtlicher Höhe (Fig. 9, 14), zeigt eine kräftige Längsstreifung sehr deutlich ausgeprägt. Dieselbe rührt her von zahlreichen starren, der Zelllängsachse parallel verlaufenden, mit Eisenhämatoxylin kräftig sich schwärzenden Stützfibrillen. Die Ausbildung dieser letzten ist um so stärker, je mehr der Zug der Längsmuskeln in die Längsrichtung der Zelle fällt, am stärksten also an der Kopfkalotte und am Schwanzende<sup>1)</sup>. Die Fibrillen beginnen mit etwas verdickter Basis am proximalen Ende der Zelle und treten peripher in die Cuticula über. Gelegentlich kommen Verklebungen zu derberen Fasern vor, wobei dann die Fibrillen am äußeren und inneren Zellende büschelförmig auseinander weichen (Fig. 9 *st.f.*). Zwischen den benachbarten Fibrillen bestehen Querverbindungen, die jedoch auf Längsschnitten schwer wahrzunehmen sind. Auf Querschnitten (Fig. 7) zeigen diese Zellen ein zartes Gerüstwerk mit polygonalen Maschen als Ausdruck des wabigen Plasmabaues. Es zeigt sich übrigens an günstigen Stellen deutlich, daß die Fibrillen in die Knotenpunkte des Gerüsts, d. h. zwischen die aneinander stoßenden Wabenwände eingelagert sind.

Auffallend ist, daß zwischen je zwei dieser Zellen meist ein geräumiger Abstand bleibt, was sich für die Ermittlung der horizontalen Zellverbindungen günstig erweist. Während die Epidermiszellen des ersten Typus ein einfach polygonales Flächenbild aufweisen, sieht man an Flächenschnitten durch die hohen Stützzellen (besonders bei Eisenhämatoxylin schwärzung) radiär sich ausbreitende Verbindungsfäden (Zellbrücken) von jeder Epithelzelle in das Plasma der benachbarten Zelle übertreten (Fig. 7). Ähnliche Bilder sind schon von CAMERANO (1888, Tav. I, Fig. 17) gegeben worden.

ferenzierungen im Darmepithel mit großer Schärfe darzustellen, vergeblich bemüht, diese Muskelfibrillen zu finden. Vielleicht liegt also doch eine Verwechslung mit Nervenfasern vor, die in ähnlicher Lage (wenn auch nicht *intra cellular*) verlaufen (s. u. p. 735); dafür spricht auch der Umstand, daß VEJDOVSKÝ die Fasern nur an der Hypodermis der Bauchseite feststellen konnte.

1) Diese exquisiten Stützzellen scheinen es zu sein, die MONTGOMERY (1903) bei *Paragordius*, wo sie in ähnlicher Form und Lage vorkommen, für Sinneszellen gehalten hat: „In the head region these are exceedingly elongated and to a gradually diminishing degree in the medio-ventral line of the trunk also; such cells represent a particular modified sensory type of the cuticular cells . . .“ (p. 394).

Die Drüsenzellen scheinen in der Haut des erwachsenen *Gordius* an Zahl sehr reduziert zu sein. Ich vermochte (außer an der Innenfläche der Schwanzgabel des ♂ und in der Kloake) nichts von ihnen wahrzunehmen. Vermutlich führen sie ein sehr vergängliches Dasein, denn nach VEJDOVSKÝ (1894, p. 659) entstehen sie aus den normalen Hypodermiszellen durch Degeneration ihres Kernes. — Sinnes- und Ganglienzellen des Epithels sollen erst im Abschnitt über das Nervensystem betrachtet werden.

### Cuticula.

Die äußere Oberfläche der Epidermiszellen ist von einer mächtigen Cuticularschicht bedeckt. Bei den bisher untersuchten Gordiidenspecies werden von fast allen Autoren zwei Schichten der Cuticula unterschieden und, wenn auch verschieden benannt, meist übereinstimmend gekennzeichnet [MEISSNER, 1856, v. LINSTOW, 1889: „Epidermis“ und „Cutis“; SCHNEIDER, 1866, GRENACHER, 1868: „homogene“ und „Faserlage“; VILLOT, 1881: „Epiderme“ und „Derme“; VEJDOVSKÝ, 1894: „äußere“ und „faserige Cuticula“, ähnlich MONTGOMERY, 1903, CAMERANO, 1888<sup>1)</sup>]. — Nur diese beiden wesentlich verschiedenen Cuticularschichten kann auch ich bei *G. aquaticus* und *G. tolosanus* feststellen und bezeichne sie entsprechend dem Vorgange von GRENACHER und VEJDOVSKÝ als äußere (homogene) und innere oder faserige Cuticula. Die verschiedenen äußeren Cuticulaergebilde (Stacheln, Härchen, Sinnesborsten etc.) gehören der homogenen Cuticula an.

Die äußere oder homogene Cuticula (Fig. 2, 4 *cut.e.*) ist eine relativ dünne, ungeschichtete, im frischen Zustande helle und farblose Membran. Ihr strukturelles, genetisches und tinktorielles Verhalten unterscheidet sie scharf von der Faserschicht. VEJDOVSKÝ (1894, p. 660 ff.) gibt an, daß sie bei jüngeren Entwicklungsstadien des Wurms allein existiere, jedoch aus mindestens zwei Schichten bestehe und von der Oberfläche feine, unter 40° gekreuzte Fasern zeige. Ob ihm der ganz ursprüngliche Zustand vorgelegen hat, möchte insofern zweifelhaft erscheinen, als bei ausgewachsenen Gordien diese gekreuzten Fasern in der „homogenen“ Cuticula nicht bemerkbar sind; vielleicht waren hier doch schon die frühesten Schichten der faserigen Cuticula in der Bildung begriffen. — Die Beschaffenheit der äußeren Cuticula wechselt einesteils bei den

1) Auf p. 21 derselben Arbeit gibt CAMERANO zwischen dem „strato esterno“ und dem „strato fibrillare“ ein „straterello interrotto di sostanza granulosa“ an; es scheint, daß er hierbei die Körnerreihe (s. u.) der homogenen Cuticula im Auge hat.

verschiedenen Gordiusarten sehr bedeutend; anderenteils weisen auch die Geschlechter in diesem Punkte beträchtliche Verschiedenheiten auf, so daß sich die Darstellung nach diesen Gesichtspunkten gliedern muß.

*Gordius aquaticus*. Die Dicke der homogenen Cuticula beträgt durchschnittlich ca.  $0,6 \mu$ . Die äußere Oberfläche ist völlig glatt und eben (abgesehen von der bei weniger gut konservierten Exemplaren gefundenen Querrunzelung). Am Hinterende des ♂ zeigt die homogene Cuticula eine lokale Verdickung in Form einer halbmondförmigen postkloakalen Falte (Fig. 24 *p.f.*) mit scharfem nach rückwärts gerichteten Rande. Ihre Substanz schwärzt sich wie die der Areolen (s. u.) stark mit Eisenhämatoxylin und erscheint auf Querschnitten von zahlreichen vertikal aufsteigenden, vermutlich auf ihrer Oberfläche ausmündenden Porenkanälen durchsetzt. In der Kloake des ♂, wo die faserige Cuticula sich nach innen sehr rasch abflacht, bildet die homogene Cuticula starke, auswärts gerichtete Dornen, die bei der Ausstülpung als Widerhaken wirken und stumpfe Höcker, welche letztere von Drüsenkanälen durchbohrt sind. Andere Cuticularbildungen finden sich am Hinterende des ♀ auf der inneren Oberfläche der stumpfen Schwanzlappen bis zum Kloakeneingang in Gestalt feiner, radiär um den letzteren als Zentrum gruppierter Härchen.

*Gordius tolosanus*. Die Dicke der homogenen Cuticula ist ungefähr dieselbe wie bei *G. aquaticus*. Die freie Oberfläche ist hier in flach gewölbten, in der Aufsicht polygonal abgerundeten Buckeln („Areolen“) vorgetrieben. Letztere besitzen etwa die 6–8-fache Höhe der unverdickten Stellen. Streng genommen, stellen sie nicht einfach Verdickungen, sondern Unterlagerungen der homogenen Cuticula dar, welche letztere man an frischen Präparaten als stärker glänzende (Fig. 4 *cut.e.*), bei gefärbten (Fig. 12) als helle durch einen feinen blassen Strich begrenzte Membran über die Substanz der Areolen (*a*) hinwegziehen sieht. Der Ursprung der letzteren ist zweifelhaft; MONTGOMERY (1903), der bei *Paragordius varius* ähnliche „Areolen“ findet, hält sie für „masses of glandular secretion poured out by the hypodermical gland cells, after the homogeneous layer of the outer cuticle has been formed and before the development of the fibrous cuticle“. Eine Verbindung der Areolen mit Drüsenzellen ist aber nicht sichergestellt, und ich bezweifle auch, daß Drüsenergüsse eine so regelmäßige Skulpturierung der Oberfläche, wie sie bei *G. tolosanus* vorliegt, hervorbringen könnten. Vielleicht aber geht

die Bildung dieser Substanz von der zwischen homogener und faseriger Cuticula eingeschalteten Körnerreihe aus; ihre Bedeutung ist wohl in der vermehrten Widerstandsfähigkeit der Cuticula, bei trotzdem gewahrter Beweglichkeit, zu suchen.

Im Oberflächenbilde (Fig. 3a) sieht man die Areolen umringt von einem beim ♀ meist einfachen Kranz punktförmiger Gebilde (*h*), die dunkel inmitten einer hellen, stark lichtbrechenden Substanz erscheinen. Die Deutung derselben ist strittig; MEISSNER (1856) hielt sie für Fetttropfen oder Reste degenerierter Kerne seiner „Epidermis“, VEJDOVSKÝ (1886) für „Sinnesbörstchen“. Daß es sich um winzige Börstchen oder Härchen handelt, ist zu bestätigen, doch scheint mir die Deutung als Sinnesbörstchen nicht haltbar, einmal, weil sie wegen ihrer sehr geringen Größe die Höhe der Areolen nicht überragen, ferner wegen ihrer Beziehungen zu der unterliegenden Körnerreihe (s. u.) und weil hinzutretende Nervenfasern nicht nachzuweisen waren. Beim ♂ sind diese „Interareolarbörstchen“ nicht nur zahlreicher, sondern auch beträchtlich größer ausgebildet, aber sonst nicht wesentlich von obigen verschieden (s. Fig. 3b, *i*). Auch finden sich bei ihm in der Umgebung der Kloakenöffnung besondere, nicht sensible Papillen. Es sind schlanke, ca. 20  $\mu$  lange und 2,7  $\mu$  dicke Auswüchse der homogenen Cuticula (Fig. 6a u. b). Oft sind sie am freien Ende gegabelt; stets erscheinen sie gleichsam als hohle Röhrrchen und öffnen sich auch wohl mit einem der Weite des Lumens entsprechenden Porus nach außen. Sie dienen augenscheinlich, wie die halbmondförmige Leiste der anderen Species, als Hilfsorgane bei der Begattung. Obgleich ich es nicht sicher erweisen konnte, vermute ich, daß bei beiden die „Porenkanäle“ mit einzelligen Drüsen in Verbindung stehen, deren Sekret den Verband der kopulierenden Individuen befestigt. Mutmaßliche Reste von jenem bemerkt man gelegentlich (Fig. 6b, *s*) zwischen den Papillen.

Beim ♂ beteiligen sich, nach innen zu an Dicke abnehmend, beide Cuticularschichten an der Auskleidung der Kloake; die innere Oberfläche derselben trägt, ähnlich wie bei *G. aquaticus*, schlanke borstenförmige Fortsätze. In der Kloake des ♀ besteht der Cuticularüberzug des Cylinderepithels nur aus einer sehr dünnen homogenen Schicht, die unvermittelt an die typische Cuticula der Körperoberfläche stößt.

Die innere, faserige Cuticula (Fig. 2, 4 etc. *cut.i.*) zeigt in der Flächenansicht eine durch gekreuzte Faserzüge hervorgerufene fibrilläre Streifung. Auf Querschnitten erscheint sie aus

zahlreichen Schichten konzentrischer „Lamellen“ zusammengesetzt. Letztere lösen sich bei stärkerer Vergrößerung auf in parallele Lagen punktförmiger, einreihig angeordneter Bestandteile, die als Faserquerschnitte gedeutet werden (VILLOT, 1881; VEJDOVSKÝ, 1886; MONTGOMERY, 1903 u. a.). Andere als diese gekreuzten, in konzentrischen lamellosen Lagen zusammengeordneten Fasern werden von den meisten neueren Autoren geleugnet. In einer älteren Mitteilung (1877) erwähnt jedoch v. LINSTOW außer zirkulären noch radiäre Fasern; schon GRENACHER (1868, p. 325) erklärte allerdings beide für ein „bloß durch Interferenz der (diagonalen) Fasern bedingtes Phänomen“; ebenso urteilen VILLOT und VEJDOVSKÝ (l. c.). CAMERANO (1889, p. 762) jedoch kommt auf diese radiären, die Faserschichten durchsetzenden Linien zurück: „Forse si tratta di residui di prolungamenti proprii dello strato epidermico; forse, e ciò mi pare più probabile, essi sono residui di tubi escretori delle ghiandole unicellari dello strato epidermico, e quali non funzionano più dopo che la cuticula si è notevolmente inspessita.“

Im Flächenbilde (Fig. 1) beobachtete ich bei beiden Species eine Kreuzung der Fasern unter einem Winkel von  $120^{\circ}$ , der durch die Längsachse des Wurms halbiert wird. Der Faserverlauf ist bei *G. tolosanus* ein völlig geradliniger; bei *G. aquaticus* bemerkt man nicht nur bei der abgezogenen, sondern auch bei der in situ befindlichen Cuticula, daß in gewissen, nicht ganz regelmäßigen Abständen die Fasern von ihrer Richtung derart abweichen, daß sie sich auf eine kurze Strecke senkrecht zur Richtung des anderen Systems stellen. Da sich an den Umbiegungsstellen der gegenseitige Abstand der Fasern beider Systeme etwas vergrößert, das Gefüge somit lichter wird, so resultiert als optischer Effekt eine Zerteilung der Faserschicht in nicht ganz gleiche rhombische Felder (Fig. 1 r). Beim Zerzupfen der abgezogenen Cuticula zerfällt diese leicht in entsprechende Teilstücke. (Diese Rhombenzeichnung weicht also ihrem Wesen nach von der von VEJDOVSKÝ [1886, p. 372, Fig. 31 u. 32] bei *Gordius* sp. beschriebenen ab, bei welcher Rhomben von lichterem Gefüge durch Streifen von dichter gestellten Fasern voneinander getrennt werden.)

Nach CAMERANO (1897, p. 365) und MONTGOMERY (1903, p. 391) wechseln je zwei aufeinanderfolgende Fasersysteme miteinander in der Richtung ab, eine Tatsache, von der man sich schon durch Zupfpräparate leicht überzeugen kann. Das gleiche lehrt auch ein vertikaler Durchschnitt der Cuticula, der am instruktivsten ausfällt, wenn es gelingt, ihn annähernd parallel dem einen

Fasersystem zu führen (Fig. 2); denn in diesem Falle erscheinen die Fasern der einen Richtung (*l.*) mehr oder weniger genau längs (als homogene Streifen), die der anderen (*q.*) quer (als Punktreihen) getroffen. Schnitte senkrecht zur Längsachse des Wurms geben übereinandergeordnete Reihen ungefähr punktförmiger schräger Faserquerschnitte; beim Drehen der Mikrometerschraube verschieben sich je zwei benachbarte Reihen horizontal nach entgegengesetzten Richtungen. Die Fasern lassen sich sehr gut mit Teerfarbstoffen (Toluidinblau) in diffuser Färbung darstellen. Vorstehende Angaben gelten für *G. aquaticus* und *tolosanus*; Differenzen untergeordneter Art finden sich darin, daß bei diesem die Faserquerschnitte allgemein kreisförmig erscheinen, während bei dem ersteren die der äußeren Reihen eine aufrecht stäbchenförmige Gestalt haben.

Vermittelt der Eisenhämatoxylinfärbung gelingt es, innerhalb der gelblich tingierten homogenen Fasersubstanz schwärzbare Körner nachzuweisen, welche die Kreuzungspunkte der Fasern markierend, sehr regelmäßig in radiären Reihen angeordnet sind (Fig. 2). An Sublimatmaterial von *G. tolosanus* gelang es mir nach demselben Verfahren diese Körnersysteme so darzustellen, daß sie sich in radiärer und in der Richtung des Faserverlaufs spitz ausgezogen zeigten, gleichsam durch feinste Fibrillen horizontal und vertikal zusammenhängend erschienen (Fig. 5 *ch*).

CAMERANO (1889) sah wohl, wie oben bemerkt, die radiären Fäden des Netzwerks, blieb aber über die Deutung im unklaren; MONTGOMERY (1903) zeichnet die „Körner“ in den längsgetroffenen Fasern, deutete sie aber fälschlich als die Faserquerschnitte („finer fibrils“), während er die letzteren als „not continuous but irregularly disposed layers of fibrils“ in merkwürdig gestörter Anordnung abbildet. Die vorstehend von mir geschilderten Befunde lehren, daß die faserige Cuticula aus zwei Komponenten besteht: 1) einem nach drei Richtungen entwickelten Gerüst feinsten plasmatischer Fibrillen, deren Schnittpunkte als „Körner“-artige Verdickungen erscheinen; 2) einer „Kittsubstanz“, welche in der Richtung der horizontalen Fibrillenzüge, um die sie sich ablagert, zu mächtiger Entwicklung gelangt und auf diese Weise „Faserzüge“ bildet. Zwischen den Fasern ist eine „Grundsubstanz“ färberisch nicht nachweisbar.

Besondere Beachtung verdient die distale Begrenzungszone der „Faserschicht“ gegen die äußere Cuticula. Hier findet sich regelmäßig eine einfache Lage sehr intensiv mit Eisenhämatoxylin

schwärzbarer Körner, deren Nachweis jedoch auch an ungefärbten, mit starker Kalilauge behandelten Schnitten und Flächenpräparaten gelingt. Sie erscheinen in diesem Falle dunkel, inmitten eines Hofes stark lichtbrechender Substanz; von der Oberfläche zeigt diese Zone bei entsprechender Einstellung ein grobgekörntes Aussehen und bei *G. tolosanus* findet man außerdem, daß sie an den Rändern der Areolen mit den oben erwähnten, alleinartig angeordneten glänzenden Pünktchen (Härchen) zusammenfallen. Gleich behandelte grobe Querschnitte lassen erkennen, daß von jedem Korn, sowohl zentripetal als distalwärts, eine feine fadenförmige Fortsetzung ausgeht (Fig. 4). Die distale vermochte ich mit Eisenhämatoxylin nicht nachzuweisen, da dieses die Areolen intensiv schwärzt, oder, bei weitergehender Differenzierung, auch die Fibrille ungefärbt läßt, so daß im günstigsten Falle ein stumpfer nach außen gerichteter Fortsatz des betreffenden Kornes sichtbar wird. Die Körner schwärzen sich stets intensiv (Fig. 2 u. 5 *b.k.*), und es zeigt sich, daß sie in der Fortsetzung der oben beschriebenen Cuticularfibrillen liegen. MONTGOMERY (1903) hat diese Körner zwar auch dargestellt, hält sie aber für „a sculpturation of the inner surface“ der homogenen Cuticula. In Anbetracht ihrer bemerkenswerten Lagebeziehungen zu den Cuticular- resp. Epidermisfibrillen und den Interareolarbörstchen könnte man in ihnen wohl eine den Basalkörnern, den kinetischen Zentren der Flimmerhaare, verwandte Bildung sehen.

Die Grenze der faserigen Cuticula gegen die Epidermis (vgl. Fig. 5) hin wird gebildet von einer Körnerschicht, deren Elemente ebenso wie die der Basalkörnerschicht, keine so regelmäßig gradlinige Anordnung wie die der übrigen Schichten aufweisen; vermutlich weil sie nicht mehr unter dem richtenden Einfluß der Faserzüge stehen. Diese Körnerreihe hat auch VEJDOVSKÝ (1894) an der jugendlichen Cuticula der parasitischen Stadien beobachtet. Meist gelingt es, die Cuticularfibrillen in das Protoplasma der Epidermiszellen hinein zu verfolgen (Fig. 2 u. 5).

Die voraufgehende Schilderung zeigte uns in der Gordiuscuticula ein Gebilde von ebenso zweckmäßigem als kompliziertem Bau. Um so mehr erscheint es notwendig, diesen letzteren auf bekannte Strukturelemente zurückzuführen und die morphologischen und physiologischen Beziehungen der Cuticula zur Matrixzelle festzustellen. Eine für die Entscheidung dieser Fragen sehr wertvolle Angabe über die ontogenetische Entstehung der Cuticula verdanken wir VEJDOVSKÝ (1894); danach entsteht die Faserschicht

auf Kosten der ursprünglich sehr hohen, später immer mehr sich abflachenden Epidermiszellen durch chemische Veränderung ihres Spongioplasmas. Auf seinen Figuren 27—31 zeichnet dieser Forscher aufs deutlichste eine die Hypodermiszellen nach außen abgrenzende Alveolarschicht (im Sinne BÜTSCHLIS), durch deren substantielle Umwandlung die Anlage und das Wachstum der Faserschicht vor sich geht. Diese stellt also keine Abscheidung nach außen, sondern ein intracelluläres Produkt der Zelltätigkeit dar.

Schon früher ist diese Ansicht über die Entstehung zahlreicher Cuticularsubstanzen von LEYDIG in mehreren Schriften vertreten worden: „Nachdem aber die Zellensubstanz eine morphologische Zusammensetzung aus Spongioplasma und Hyaloplasma hatte erkennen lassen, erhob sich die Frage: geht die Cuticula bloß aus dem Hyaloplasma hervor oder ist auch das Spongioplasma hieran beteiligt? Ueber diesen schwierigen Punkt glaubte ich soviel ermitteln zu können, daß beide Substanzen des Zelleibes in Anspruch genommen werden, also sowohl das protoplasmatische Schwammwerk, als auch die homogene Zwischensubstanz. Der Kopfteil der Matrixzellen kann im ganzen zur Cuticula werden und in diesem Falle wäre zu folgern, daß man besagte Schicht nicht als Abscheidung schlechthin auffassen dürfe, da ja ein Abschnitt des Zellkörpers in ihre Bildung eingegangen ist“<sup>1)</sup>. Auch TULLBERG (1888) kam bezüglich des Hummerpanzers und der Molluskenschalen zu dem Schluß, daß sie die umgewandelten peripheren Zellteile der Epidermis repräsentieren. Stellt man sich auf den Standpunkt von BÜTSCHLIS Wabenlehre, so liegt es nahe, die oben beschriebenen netzförmigen plasmatischen Strukturen in der faserigen Cuticula von *Gordius* auf den Wabenbau des Protoplasmas der Matrixzellen zurückzuführen. BIEDERMANN kommt in seiner für das Problem der Cuticularbildung höchst wichtigen Schrift über „geformte Sekrete“<sup>2)</sup> hinsichtlich der Arthropoden zu dem Resultat, „daß die einzelnen Chitinschichten mit all ihren Eigentümlichkeiten entweder unmittelbar aus dem Protoplasma der Chitinogenzellen sich differenzieren oder daß dasselbe in einer zunächst homogenen Substanz geschieht, die dann aber ihrerseits notwendig als ein noch lebendiges Differenzierungs- oder, wenn man will, Absonderungsprodukt der Bildungszellen anzusehen wäre“.

In jedem Falle steht fest, daß die Struktur der inneren Cuticula der Gordien bedingt ist durch den Bau des Plasmas in den Matrixzellen, mit dem sie im Prinzip übereinstimmt; ja man wird behaupten dürfen, daß auch die fertige, in ihrer speziellen Gestaltung durchaus von der Anpassung an Zugreize bestimmte, Cuticula kein totes „Abscheidungsprodukt“, sondern einen wesentlichen Bestandteil der lebenden Epidermiszelle ausmacht. Eine einfache Ueberlegung

1) Altes und neues über Zellen und Gewebe. Zool. Anz., Bd. XI, 1888, p. 276.

2) Zeitschrift für Allgemeine Physiologie, Bd. II, 1903, p. 478.

zeigt schon, daß die Cuticularsubstanz keine starre Absonderung sein kann, sondern dauernd unter dem Einfluß des aktiven Zellplasmas bleibt, daß dieses also allenthalben die cuticulare Stützsubstanz organisierend durchdringen muß. Versuchen wir uns nur den Vorgang des Wachsens der Gordiuscuticula vorzustellen, so kommen wir keinesfalls ohne die Annahme aus, daß die äußersten, also zuerst gebildeten, Faserlagen sowohl in die Länge als in die Dicke an Masse zuzunehmen im stande sind; denn dadurch, daß sie von der Hypodermis ab an die Pheripherie rücken, bei gleichzeitiger Zunahme des Wurmquerschnittes, scheint ihre Verlängerung geboten; daß diese nicht durch bloße Dehnung erfolgte, ist evident, zumal die äußeren (älteren) Fasern die inneren bei weitem an Dicke übertreffen. Wenn wir also nicht eine Vergrößerung der Ausdehnung unter Abnahme der Dichte, also etwa durch Quellung annehmen wollen, was aber wohl auch normalerweise nur unter vitalen Einflüssen geschehen dürfte, so muß der Transport und die Anlagerung von Mikrosomen auch in den peripheren Schichten beständig fort dauern. Einerseits also auf Grund ihrer dem Wabenbau der Matrixzelle entsprechenden Struktur, andererseits auf Grund ihres physiologischen Verhaltens, darf man es für gerechtfertigt halten, die faserige Cuticula von Gordius als ein intracytäres Differenzierungsprodukt der Epidermis zu bezeichnen; wir schließen uns damit nur einer von zahlreichen Forschern an diesem und anderen Objekten<sup>1)</sup> gewonnenen Auffassung an.

In einem gewissen, von einigen Forschern allerdings nicht scharf formulierten Gegensatz zu dieser Auffassung der Cuticula als einer intracytären Bildung steht jene, welche, mehr oder minder entschieden, die Cuticula als homolog den Cilien-, Stiftchen- und Stäbchensäumen betrachtet. Auch diese Ansicht hat wohl in LEYDIG ihren ersten Vertreter gefunden, wofür folgende Stelle spricht: „Nach dem Vorgefundenen und zu der Annahme neigend, daß die weiten Kanäle und die Porenkanäle zu verwandter Natur sind, als daß sie einen wesentlich verschiedenen Ursprung haben werden, bin ich der Ansicht, daß die Zellen oder Zellbezirke (Protoplasma ohne Membran) in Härchen auswachsen wie die Flimmerzellen. Die sich absetzende Cuticularsubstanz kann nur zwischen den Härchen Platz nehmen und diese umschließen“<sup>2)</sup>. LEYDIG hat demnach wohl beide Formen der Cuticulargenese, extra- und intracytäre, gekannt, ohne meines Wissens ihre Gebiete scharf gegeneinander abzugrenzen. Neuerdings hat HOLMGREN<sup>3)</sup> die Homologie von Flimmer- und Cuticularsäumen zu erweisen gesucht: „Alle vertikal gestreiften Chitinbildungen, einschichtige wie mehrschichtige (wenigstens bei den Insekten) sind morphologisch und phylogenetisch nichts als starre

1) Eine sehr wertvolle Uebersicht über die einschlägigen Beobachtungen gibt die schon erwähnte Schrift von BIEDERMANN. Hier verbietet es sich, auf die umfängliche Literatur spezieller einzugehen.

2) Vom Bau des tierischen Körpers, 1864, p. 36.

3) Ueber die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insekten. Anat. Anz., Bd. XXI, 1902.

chitinisierte und verklebte Flimmerhaare.“ „Diese Behauptung findet in der Tat ihre beste Stütze in der Tatsache, daß ich bei allen Chitinmatrixzellen, welche ich in dieser Hinsicht untersucht habe, an dem Apicalende der Zelle eine Reihe von Blepharoblasten gefunden habe, mit welchen die Säulchen, welche die Chitinlage bilden, im Zusammenhang stehen.“

Wie gerade unser Fall zeigen könnte, schließen sich beide Erklärungsversuche nicht nur nicht aus, sondern müssen sich gegenseitig jeweils ergänzen; denn vermutlich wirken bei großen Abteilungen des Tierreichs beide Modi der Cuticularbildung nebeneinander. Die Beziehungen der härchenartigen Gebilde auf der Hautoberfläche von *G. tolosanus* je zu einem zugeordneten Basalkorn, das seinerseits im Zusammenhang mit den fibrillären Differenzierungen der Epidermiszelle steht, lehnen sich in bemerkenswerter Weise an die von den Flimmerepithelien her bekannten Befunde an. Man wird, um sich die Entstehung von Cuticularsäumen aus den letzteren glaubhaft zu machen, vielleicht am ehesten an die mehrfach nachgewiesenen dicken und unbeweglichen Basalstücke der Cilien zu denken haben. Unsere Meinung geht folglich dahin, daß in der homogenen Cuticula von *Gordius* eine Bildung zu erblicken sei, die ihren wesentlichen Bestandteilen nach und als extracytäre Differenzierung einem Ciliensaume für homolog zu erachten ist.

Das Verhalten der Cuticula gegenüber verschiedenen Reagentien lehrt, daß sie aus einem chemisch von Chitin wohl ziemlich differenten Körper besteht. Schon MEISSNER (1856) betont ihre Löslichkeit in KOH; CAMERANO (1889, p. 766) beobachtete die gleiche Wirkung von Salpeter-, Salz- und Schwefelsäure. Nach Behandlung mit Jodjodkalium erzeugt 50-proz. Schwefelsäure keinen Umschlag in Blau oder Violett, sondern die Faserschicht nimmt einen leuchtend hellgelben Ton an, während die homogene Lage blaß bleibt. Diese Befunde stimmen mit dem gut überein, was über die Cuticularsubstanzen der Anneliden und Nematoden bekannt ist<sup>1)</sup>. Uebrigens lehrt die morphologische Betrachtung, daß eine chemische Untersuchung so zusammengesetzter Bildungen, wie es vermutlich die meisten Cuticulae sind, als Ganzes nicht wohl so ohne weiteres angeht.

Die homogene Cuticula von *Gordius* verhält sich gegen die meisten Farbstoffe ablehnend, mit Ausnahme des WEIGERTSchen Resorcin-Fuchsins. Die Fasern färben sich intensiv mit verschiedenen Anilinfarbstoffen; mit dem VAN GIESON-Gemisch werden sie lebhaft rot gefärbt.

1) Vgl. REICHARD: Ueber Cuticular- und Gerüstsubstanzen bei wirbellosen Tieren. Diss. Heidelberg 1903.

### Nervensystem.

Das Nervensystem der Gordiiden steht in seiner ganzen Ausdehnung in der innigsten Beziehung zur Epidermis; seine peripheren Teile — Sinneszellen, sensible und motorische Nerven — liegen intra- bzw. basiepithelial. Als Zentralorgane sind zu beschreiben das Cerebralganglion und das Bauchmark; beide Teile bewahren treuestens den Zusammenhang mit dem genannten Mutterboden durch Vermittelung eines ektodermalen Stützgewebes, dessen Herkunft von epithelialen Deckzellen uns noch der erwachsene Gordius in überzeugender Weise vor Augen führt.

A. Zentralnervensystem. — Das Bauchmark („Bauchstrang“, MEISSNER, 1856) durchzieht die ganze Länge des Wurms in der ventralen Mittellinie, in Form eines ungegliederten Stranges von ovalem bis herzförmigen Querschnitt (Fig. 23, 27, 30 *b.m.*). Obgleich der Bauchstrang in seinen größeren morphologischen Verhältnissen schon älteren Forschern (BERTHOLD, DUJARDIN, v. SIEBOLD, MEISSNER u. a.) mehr oder weniger gut bekannt war, wurde seine nervöse Natur doch erst spät mit Sicherheit festgestellt. Selbst LEYDIG erklärte noch 1861 die Gordiiden nebst den übrigen „Nematoden“ für nervenlose Tiere. Aber schon MEISSNER (1856, p. 76) beschrieb den Uebergang des Bauchstranges in die Epidermis am Vorder- und Hinterende; GRENACHER (1868, p. 328) wies den kontinuierlichen Zusammenhang des Bauchstranges mit der Epidermis mittelst der später (1886, VEJDOVSKÝ) so genannten Neurallamelle nach, beobachtete die Spaltung des Stranges vor der Kloake und betonte die Homologie der ganzen Bildung mit der ventralen Medianlinie der Nematoden. Wir übergehen hier die bei VEJDOVSKÝ (1886) zitierten älteren irrtümlichen Deutungen des Organs (A. SCHNEIDER u. a.). VILLOTS Untersuchungen (1874, 1881) stellten die nervöse Natur des Bauchstranges unzweifelhaft fest; er beschrieb eine vordere Verdickung des Bauchstranges als „ganglion céphalique“. Genauere histologische Angaben über die Differenzierungen des vorderen Bauchstranges („Peripharyngealganglion“) verdanken wir VEJDOVSKÝ (1886). Im Auftreten querer Kommissuren zwischen lateral gelegenen Ganglienzellen des Bauchstranges glaubte VEJDOVSKÝ (1888, p. 195) eine regelmäßig segmentale Ordnung zu erkennen; er beobachtete wohl zuerst das Durchtreten von Ganglienzellfortsätzen durch die Neurallamelle; endlich wies derselbe Forscher (1894, p. 677 ff.) nach, daß die

Anlage des Bauchstranges in der Epidermis unabhängig von der des larvalen Nervensystems erfolgt.

MONTGOMERY (1903), dessen Untersuchung wir zum Teil ziemlich wertvolle Aufschlüsse über die Struktur des Nervensystems von *Paragordius* verdanken, tut eines Stützgewebes in demselben mit keinem Worte Erwähnung. Jedoch bin ich überzeugt, daß der größte Teil derjenigen Elemente, die er als „chromophile“ Nervenzellen und Nervenfasern beschreibt, mit dem Gewebe identisch ist, das ich nach seiner Struktur, seiner Anordnung in den nervösen Organen, seinen Beziehungen zu den mehr oder minder modifizierten Stützzellen der Epidermis und endlich wegen seiner fast vollkommenen Uebereinstimmung mit dem ektodermalen Stützgewebe im Bauchmark der Anneliden (vgl. Teil II) als echtes Gliagewebe in Anspruch nehmen zu dürfen glaube. Auf den weiteren Inhalt der umfangreichen Arbeit MONTGOMERYS werde ich jeweils bei der Mitteilung meiner eigenen Befunde noch zurückzukommen haben.

Auch meine hier mitgeteilten Beobachtungen vermögen nicht, den feinsten Bau des Nervensystems von *Gordius* restlos klarzulegen; ich behalte mir darum vor, diese Verhältnisse bei günstigerer Gelegenheit mit vollkommeneren Methoden nachzuprüfen und zu vervollständigen. Einige Versuche, die nervösen Strukturen durch spezifische Färbungen nach der vitalen Methylenblau- und der Hämatäinkupfermethode nach VIALLANES darzustellen, blieben ohne Erfolg. Die Tatsachen, die ich den Beschreibungen der früheren Autoren hinzuzufügen habe, und deren Kenntnis vorwiegend durch das Studium von Eisenhämatoxylinpräparaten gewonnen wurde, betreffen, von Einzelheiten abgesehen, hauptsächlich den Bau des Gehirns, die Struktur des Gliagewebes und das Verhältnis des Nervensystems zur Epidermis, wie es uns besonders die Befunde am Vorder- und Hinterende enthüllen; endlich den Nachweis verschiedener Arten von Sinneszellen.

Das Bauchmark besitzt in seiner ganzen Ausdehnung etwa den gleichen Durchmesser; nur am Vorderende, dicht hinter dem Nervenring, wo die Längsmuskulatur noch äußerst spärlich ist, erfährt es eine gewisse Verschmälerung, während andererseits das Hinterende, welches das Innervationszentrum für die ansehnliche Muskulatur des Begattungsapparates enthält, ganglienartig verdickt ist; es findet sich damit die bekannte Tatsache der Korrelation zwischen der Masse der nervösen und der zu innervierenden Substanz bestätigt. Die nervösen Komponenten des Bauchstranges, Ganglienzellen und „Punktsubstanz“, sind meist so angeordnet, daß erstere die medioventrale und laterale Region einnehmen,

während diese in drei Hauptfeldern auf den dorsalen und zentralen Teil beschränkt bleibt. Die gegen die Neurallamelle sich zuspitzende Basis enthält die Zellkörper der Gliaelemente, deren faserförmige Fortsätze die nervöse Substanz reich um- und durchflechten; meist differenzieren sich zwei schräg aufsteigende, die drei Stränge der Punktsubstanz scheidende Gliasepten (Fig. 23 *gl.s.*). Von den drei Hauptnervensträngen des Bauchmarks ist der mittlere am reichsten an longitudinalen Gliafasern.

Die Ganglienzellen sind, wie MONTGOMERY<sup>1)</sup> (1903) es bereits für *Paragordius* beschrieben hat, in zwei auffallend voneinander unterschiedenen Größen vorhanden (Fig. 22 *n.z.*, *n.z'*). Die kleineren und bei weitem zahlreicheren finden sich sowohl in den lateralen Gruppen, als in der medialen; auch die Zellen des Cerebralganglions stimmen mit ihnen der Größe nach überein. Sie haben zwischen 4 und 6  $\mu$  im Durchmesser, ihr chromatinarmer, aber mit einem großen Nucleolus ausgestatteter Kern ca. 1,5—2  $\mu$ . Die Zellen erscheinen meist birnförmig und gehören dem uni- bzw. bipolaren Typus an; doch ließ sich die Zahl ihrer Fortsätze nicht immer mit Sicherheit bestimmen. Ihr verjüngtes Ende ist meist den Fasersträngen zugekehrt und ihre Axone scheinen, soweit sie in die letzteren eintreten, dem Verlauf der schrägen Gliastränge (Fig. 23 *gl.s.*) zu folgen. Die großen Ganglienzellen erreichen ca. 10—14  $\mu$  im Durchmesser, ihr Kern ca. 5  $\mu$ . Sie finden sich in kurzen, unregelmäßigen Abständen stets nur in der medialen Zellgruppe des Bauchmarkes, entweder einzeln oder zu zweien nahe beieinander. Nach MONTGOMERY (1903) sind sie bipolar.

Die Nervenfasern bilden den wesentlichsten Bestandteil der Punktsubstanz. Ihre Hauptverlaufsrichtung entspricht der Längsachse. Der Bauchstrangquerschnitt zeigt meist scharf gesondert drei Längsfaserbündel (Fig. 23), deren Selbständigkeit nur gegen das vordere und hintere Bauchstrangende hin etwas undeut-

---

1) Es sind hier nur die „chromophobic nerve cells“ dieses Autors berücksichtigt. Seine „chromophilic nerve cells“, deren Homologie mit den Gliazellen anderer Evertibraten er ausdrücklich bestreitet und für welche er irrtümlich eine Verbindung mit den sensorischen Elementen der Epidermis annimmt (l. c. p. 406: „they must be ascribed a sensory function in addition to one of mere support“), halte ich nach Bau, Lage und färberischen Eigenschaften für echtes ektodermales Stützgewebe und werde sie erst als solches (p. 18) berücksichtigen.

lich wird. In kurzen Abständen finden sich quer zur Längsrichtung verlaufende Faserstränge, die VEJDOVSKÝ entdeckte und als Andeutung eines metameren Baues auffaßte (Fig. 20 *q.f.*). Den Verlauf individueller Neurone zu verfolgen war ohne spezifische Färbung natürlich nicht möglich. Ich glaube aber, daß man durch die Berücksichtigung der Gliaverteilung ein nicht eben falsches Bild des nervösen Faserlaufs gewinnt; denn überall wo dies durch die angewandte Doppelfärbung kontrollierbar war, fand sich, daß Nervenfasern von gleichlaufenden Gliafasern begleitet wurden; über deren Anordnung orientieren die Figuren 20—23 (Taf. II) und die diesen beigegebenen Erklärungen.

Ein Teil der Fasern verläßt den Bauchstrang durch die sogen. Neurallamelle, die aus Nerven- und Gliafasern besteht, und vermittelt welcher das Bauchmark seinen Zusammenhang mit der Hypodermis bewahrt. Sie ist um so höher und schmaler, je mächtiger die Muskulatur in der betreffenden Körperregion entwickelt ist; ihre Bedeutung erklärt sich daher am besten aus den Stellen, wo, wie am Vorderende, nicht nur Fasern, sondern auch Nervenzellen in die hier ziemlich breite Verbindungsleiste verlagert sind. Wahrscheinlich verlassen die Axone der Ganglienzellen den Bauchstrang nicht sämtlich sofort, sondern folgen wenigstens zum Teil mehr oder minder weit der Längsfaserrichtung, ehe sie in die Neurallamelle eintreten. In dieser sind, je nach ihrer Breite die Fasern ein- oder mehrreihig angeordnet (Fig. 21, 23).

Die *Glia* tritt auf Eisenhämatoxylinpräparaten durch die Schwärzung ihrer fibrillären Bestandteile klar hervor. Ihre Existenz wurde von VEJDOVSKÝ (1894) zuerst behauptet, nachdem schon ROHDE (1892) die „Neurallamelle“ mit dem „Subcuticularfaserewebe“ der *Chaetopoden* verglichen, das Vorhandensein eigentlich nervöser Elemente in ihr aber in Abrede gestellt hatte. VEJDOVSKÝ bezeichnet die äußere Bauchstrangumhüllung, das Neurilemm, und die „bindegewebigen Züge“, welche die Punktsubstanz in drei Felder scheiden, als Produkt der *Glia*. MONTGOMERY (1903) hat zwar die Gliaelemente im Bauchmark zum Teil gesehen, sie jedoch durchweg als chromophile Nervenfasern beschrieben und ihnen infolgedessen auch Beziehungen zugeschrieben, die ich für die schwärzlichen Fasern der von mir untersuchten Arten nicht bestätigen kann. K. C. SCHNEIDER<sup>1)</sup> endlich bildet einen Querschnitt des *Gordius*-Bauchmarkes ab, dessen ventralen Teil eine

1) Lehrbuch der vergleichenden Histologie, Jena 1902, p. 55/56.  
Bd. XL. N. F. XXXIII.

einzig reich verästelte Gliazelle einnimmt, die mit einem Fortsatz die Epitheloberfläche erreichen soll.

Die Kerne der Gliazellen liegen zumeist im basalen Teil des Bauchstranges; sie werden bei Eisenhämatoxylinfärbung leicht durch die Masse der geschwärzten Fibrillen verdeckt, sind aber durch ihre ansehnliche Größe und ihren Chromatinreichtum von denen der Ganglienzellen leicht zu unterscheiden (Fig. 23 *gl.z.*). Ich fand an der bezeichneten Stelle meist mehrere gleichartige Kerne auf dem Querschnitt, glaube demnach, daß hier nicht nur eine einzige Zellreihe vorhanden ist. Das Protoplasma des zugehörigen Zellkörpers ist in ein reich verzweigtes Maschenwerk aufgelöst, das sich allenthalben zwischen den Ganglienzellen ausbreitet (Fig. 22); ist dies plasmatische Reticulum zwischen den Zellen leicht zu bemerken, so gelingt dies schwerer in der Punktsubstanz; doch auch hier ist es wahrscheinlich zwischen den Fasern reich entwickelt. Dieses plasmatische „Gliareticulum“, wie ich es nennen möchte, bildet also das Substrat, in das die nervösen Elemente eingebettet sind.

In dem plasmatischen Gliagerüst bilden sich in den Richtungen stärkerer funktioneller Beanspruchung Fibrillen und Fibrillenbündel (Fasern) aus, welche die Glia als Stützgewebe vornehmlich charakterisieren. Die Ausbildung der Gliafasern ist durch den Verlauf der Nervenfasern bestimmt; meist fallen beide der Richtung nach zusammen (z. B. in den Längsbündeln, den Querkommissuren etc.). In der Neurallamelle dagegen sind die Fasern senkrecht zu den vertikal herabsteigenden Achsencylindern ausgebildet (Fig. 20 und 21 *gl.f.*); stets aber sind sie eng dem Verlauf der Achsencylinder angeschlossen. Durch zwei von der Basis schräg aufsteigende stärkere Faserzüge (Fig. 23 *gl.s.*) wird die „Punktsubstanz“ in drei Bündel geteilt. Auch die äußere Begrenzung des Bauchstranges wird von einem dichten Gliageflecht gebildet. Um die großen Ganglienzellen, welche der Schlundfasermasse bei *G. aquaticus* aufliegen (s. u.), bilden Gliafasern ein körbchenartiges Flechtwerk.

Die Gliafasern der Neurallamelle setzen sich nicht direkt bis zur Epidermisoberfläche fort. Querschnitte zeigen, daß sie in tangentialer Richtung dem basiepithelialen Verlauf der Nervenfasern folgen. Insbesondere weist die verbreiterte Basis der Neurallamelle sehr kräftige quergestellte Stützfasern auf (Fig. 23 *gl.f.*).

Das sogen. Kloakalganglion des Männchens. Am Hinterende des ♂ erfährt der Bauchstrang eine beträchtliche Ver-

dickung (Fig. 25a, *cl.g.*), die, unmittelbar vor der Kloake liegend, ventral zwei dünne Stränge aussendet, welche jederseits an der Kloake vorbeiziehen (Fig. 25a u. b, *bm.*) und sich, immer mehr abflachend, bis an das Ende der Schwanzgabeläste erstrecken. Die bezeichnete Verdickung verdient den Namen eines Ganglions um so weniger, als ja diesem Begriffe hier sein notwendiges Gegenstück, die Konnektive, vollständig fehlt; versteht man darunter aber nichts als eine Anhäufung von Ganglienzellen, so müßte man mit VEJDOVSKÝ dem ganzen zelligen Bauchstrang einschließlich dieser Verdickung den Wert eines einzigen Ganglions zuerkennen. Am besten aber wird man, meines Erachtens den Verhältnissen gerecht, wenn man in dem Bauchstrang von *Gordius* potentiell die Gesamtheit der Bauchganglien der Anneliden sieht; da aber der Begriff des Ganglions erst eine wirkliche Bedeutung erlangt, sobald eine mehr oder minder ausgesprochene Neuromerie vorliegt, so wird man es lieber vermeiden, denselben auf den unsegmentierten Bauchstrang von *Gordius* überhaupt anzuwenden. Die Kaudalverdickung desselben erweist sich nach dem Querschnittsbilde als lediglich durch eine Vermehrung der Bestandteile des Bauchstranges gebildet, die darin durchaus die gleiche Anordnung wie in diesem bewahren.

Wichtiger sind die Veränderungen, welche die von dieser Kaudalverdickung ventral ausgehenden Gabeläste aufweisen. Von einer „Neurallamelle“ ist hier kaum noch zu reden, sondern es besteht eine breite Verbindung zwischen dem Nervenaste und der Hypodermis. Jener enthält außer Fasern auch zahlreiche Ganglienzellen, die jedoch, je mehr man sich dem Schwanzende nähert, desto tiefer in das Gliageflecht des Verbindungsstückes und zuletzt in das Niveau der Hypodermis selbst verlagert werden. Die zelligen Elemente des Nervensystems zeigen demnach hier eine durchaus primitive Lagerung, in Form eines intraepithelialen Plexus; (durch diesen wird der zellige, im Bauchmark verlötet zu denkende nervöse Ring, der Mund- und Afteröffnung, sowie den beide verbindenden hypothetischen Blastoporusschlitz umgibt, geschlossen).

Dasselbe Gebiet ist bemerkenswert, weil sich hier die Umbildung der epithelialen Stützzellen zu typischen Gliazellen verfolgen läßt. Dieser Prozeß beginnt damit, daß durch die reichliche Einlagerung von Nerven- und Sinneszellen zwischen den basalen Teil der Epithelzellen dieser letztere eine unregelmäßig zerklüftete Gestalt erhält; wofern sie noch mit ihrer Oberfläche im Niveau der Epidermis liegen, zeigt sich auf einem weiteren Sta-

dium ihre Basis in verästelte fibrilläre Fortsätze aufgelöst; sobald aber der Nervenstrang weiter vom Epithel abgedrängt wird, vollzieht sich die Umwandlung der Stützzellen zu typischen multipolaren Gliazellen, deren Fortsätze in ein kompliziertes fibrilläres Netzwerk aufgelöst erscheinen. Bei diesen lassen sich, wie es in der Natur der Sache liegt, die Zellregionen nicht mehr abgrenzen.

Die Veränderungen des Bauchstranges am Hinterende des Weibchens sind, da die Kloakenöffnung fast terminal liegt, nur unbedeutende; eine Kaudalanschwellung ist nur schwach ausgeprägt. Nichtsdestoweniger findet auch bei *G. tolosanus* ♀ eine Spaltung des Bauchstranges vor der Kloake statt, unter ganz ähnlichen Erscheinungen wie beim ♂.

Das Cerebralganglion. Wie aus der gegebenen Literaturübersicht (S. 14) bereits hervorging, ist ein eigentliches Cerebralganglion bei *Gordius* bisher nicht gefunden worden. Denn das von VEJDOVSKÝ (1886) beschriebene „Peripharyngealganglion“ besteht fast lediglich aus Nervenfasern. Auch in seiner letzten Abhandlung (1894, p. 682) betont dieser Forscher das Fehlen einer Ganglienzellenschicht dorsal vom Oesophagus und kommt zu dem Schluß: „... es gibt kein morphologisch definierbares Gehirnganglion, keine Schlundkommissuren, welche das erstere mit dem Bauchstrange verbinden würde.“ VILLOT bildete 1881 (l. c. Fig. 3—7) eine vordere Bauchstranganschwellung bei *G. aquaticus* ab, die fast ganz aus Ganglienzellen bestehen sollte. Derselbe Autor bemerkt 1887 (l. c. p. 196): „La partie dorsale de l'anneau nerveux des larves et des jeunes adultes, que VEJDOVSKÝ prend pour une commissure, est constituée, comme la partie ventrale, par des cellules ganglionnaires, ainsi que je l'ai figuré en 1881.“ Diese Zeichnungen sind jedoch so schematisch und ungenau, daß sich ihnen wenig zur Bekräftigung der Ansichten des Autors entnehmen läßt; VILLOT hat aber das Verdienst, auf die engen Beziehungen des „ganglion céphalique“ zur Hypodermis richtig hingewiesen zu haben. Diesem Punkte zwar widersprechend, scheint im übrigen doch CAMERANO (1888) der Erkenntnis des vorliegenden Gegenstandes am nächsten gekommen zu sein. Er findet die den Oesophagus umgebenden Nervenfasersstränge in Verbindung mit zwei in der dorsalen Mittellinie verschmolzenen „Ganglienmassen“. Auch v. LINSTOW (1889) nimmt eine Teilung der cerebralen Nervenmasse in zwei seitliche Hälften an, über deren Bestandteile aber aus seiner Abbildung nichts zu entnehmen ist (op. cit. Taf. XIV, Fig. 2). Gerade von dieser symmetrischen Teilung habe ich in meinen

Präparaten nie etwas bemerken können. Die von MONTGOMERY (1903) für *Paragordius varius* beschriebenen Tatsachen sind nicht ohne weiteres mit unseren Befunden vergleichbar, da dort die Anordnung der nervösen Elemente des Kopfabchnittes durch die Ausbildung eines lichtempfindenden Organs weitgehend modifiziert ist und die homologen Teile infolgedessen nicht leicht zu bestimmen sind. Sicher im Rechte aber ist MONTGOMERY, wenn er das von ihm „cephalic ganglion“ genannte Gebilde nur für ein „anterior enlargement“ (p. 408) des Bauchstranges, keineswegs aber für ein Cerebralganglion gelten läßt.

*Gordius aquaticus* ist, wie mir scheint, ein günstiges Objekt, um sich von der Existenz eines Cerebralganglions bei den Gordiiden, das im Prinzip dem der Anneliden sehr wohl vergleichbar ist, zu überzeugen. Am leichtesten orientiert man sich vermittelt eines medianen Sagittalschnittes (Fig. 18). Dieser zeigt schon ziemlich deutlich, in welchem Maße die Epidermis einerseits, der Bauchnervenstrang andererseits an der Bildung des Gordiusgehirns beteiligt sind: wir sehen, daß der Bauchstrang am vorderen Ende zwar in eine „Anschwellung“ übergeht, daß jedoch die letztere keineswegs durch eine Vermehrung seiner zelligen Bestandteile bewirkt wird, sondern lediglich aus der Auffaserung und Verflechtung seiner Faserstränge mit den aus dem eigentlichen, sogleich zu besprechenden, Ganglion herkommenden Axonen hervorgeht. Dieses erkennen wir in einer Anhäufung von Ganglienzellen, die, dorsal über der von dem Fasergeflecht gebildeten Anschwellung liegend, von demselben durch ein dichtes Gliageflecht geschieden, auf der anderen Seite unmittelbar von den stützenden und sensiblen Elementen der Epidermis berührt wird. Im Sagittalschnitt nimmt sich diese Zellgruppe (*n.z.*) ziemlich unscheinbar aus gegenüber der mächtigen zentralen Fasermasse (*z.f.*). Betrachten wir aber einen Querschnitt, der etwa in der Höhe des Pfeiles in der Fig. 18 durch die Kopfkalotte gelegt ist, so erkennen wir, daß es sich um einen vielschichtigen Ring von Ganglienzellen handelt, der in subepithelialer Lage die vordere Bauchstrangauffaserung umgibt (Fig. 19 *n.z.*). Man findet die Zellen durch schräg nach vorn und außen verlaufende Gliasepten (*gl.f.*) in radiäre Fächer eingeteilt; nur auf der Ventralseite ist der Ring durch eine dichtere Gliascheidewand (*s*) unterbrochen, welche sich direkt in die sogen. Neurallamelle des Bauchstranges fortsetzt.

Außer diesem subepithelialen Zellenring beteiligen sich noch einige andere zellige Bestandteile am Aufbau des Gehirnganglions,

deren Herkunft weniger offenkundig ist. Das gilt zunächst von den vier großen Ganglienzellen, die sich regelmäßig der Hinterfläche der zentralen Fasermasse angelagert finden (Fig. 18 *n.z'*); ob diese dem Bauchstrang oder dem Cerebralganglion im engeren Sinne zuzurechnen sind, muß noch unentschieden bleiben. Dagegen gibt sich die Zugehörigkeit zu dem ersteren für die ventral in die Fasermasse vorgeschobene Zellgruppe (Fig. 18, 19 *s.z.*) leichter zu erkennen; sie bilden eine direkte Fortsetzung der medioventralen Zellreihe im Bauchstrang.

Ganz entsprechende Verhältnisse begegnen uns auch bei *G. tolosanus*, nur ist das subepitheliale Ganglion (Fig. 15, 16 *n.z.*) hier weniger mächtig entwickelt, ein Umstand, der vielleicht darauf zurückzuführen ist, daß bei dieser Form der Kopfabschnitt keine lichtperzipierende Funktion hat (?), demnach auch funktionell eine geringere Rolle spielt; denn in der Erhaltung des Schlundes kann wohl eher eine Folge, als die Ursache der weniger ansehnlichen Ausbildung des Gehirnganglions gesucht werden.

Wir haben also hier ein nervöses Organ vor uns, das uns gewissermaßen ein Cerebralganglion „in statu nascendi“ vor Augen führt, insofern als es sich uns in primitivster Form, in engster Beziehung zu den physiologischen Ursachen seiner Entstehung darstellt: in unmittelbarer Verbindung mit den sensiblen Organen des Kopfabschnittes, offenbart es aufs schönste seine ursprüngliche Bestimmung als Schaltapparat zwischen den sensiblen (Sinneszellen) und motorischen Elementen des Nerv-Muskelsystems.

Eine eigentliche Schlundkommissur zwischen Gehirn und Bauchmark fehlt bei *Gordius* aus dem einfachen Grunde, daß der Zellenring des Gehirns an der Stelle, wo er sich ventral zusammenschließt, sich in den Zellenstrang des Bauchmarkes direkt fortsetzt. Die Abgrenzung beider Teile des Zentralnervensystems ist deshalb eine unvollkommene.

Periphere Nerven. Entsprechend dem engen Anschluß an die Epidermis, die das Nervensystem von *Gordius* auch in seinen Zentralorganen bewahrt, finden wir das periphere Nervensystem strengstens an das Epithel, resp. die Derivate desselben, die Gliafasern, gebunden; nirgends durchsetzen Nervenfasern frei die mesodermalen Gewebsschichten. Der Nachweis der intraepithelial verlaufenden Nerven ist ohne Anwendung spezifischer Färbemethoden sehr schwierig, und es ist wenig, was ich darüber ermitteln konnte.

Daß die Achsencylinder der Ganglienzellen den Bauchstrang nur auf dem Wege der Neurallamelle verlassen, ist schon von zahlreichen Forschern erkannt worden und wurde oben bestätigt (vgl. Fig. 20). VILLOT gab wohl zuerst (1881, Fig. 9) eine allerdings stark schematisierte und nicht ganz richtige Abbildung hiervon; desgleichen ist eine Zeichnung (Fig. 11) von den Zellen des peripheren Plexus und ihren Verbindungen mit den Sinnesorganen und den Muskeln übertrieben schematisch, wo nicht konstruiert.

Am distalen (äußeren) Ende der Neurallamelle angekommen, stehen den Nervenfasern zweierlei Wege offen: die einen biegen in der gleichen Transversalebene seitwärts nach rechts oder links aus (Fig. 23 *n.f.*), verlaufen basal zwischen den Epidermiszellen über eine mehr oder weniger große Strecke der gleichseitigen Wurmhälfte und erreichen so direkt ihre zugehörigen Endstätten (Muskeln). In ihrer Begleitung bemerkt man feine Gliafasern, die ihren Verlauf andeuten, ohne daß man denselben allerdings bei dem Mangel färberischer Differenzierung genau bis zur Endigung feststellen könnte. Der andere Teil lenkt, ebenfalls in Gemeinschaft reichlicher Gliafasern, in die longitudinale Richtung ein (Fig. 20, 23 *h.n.*), verläuft so ebenfalls in basiepithelialer Lage eine unbestimmte Strecke weit, bis er vermutlich sich auch seinerseits dem Verlaufe der vorigen Gruppe anschließt. Diese Fasern, die wohl nirgends vermißt werden, bilden in ihrer Gesamtheit den hypodermalen Längsnerven („Neurochord“), wie ihn VEJDOVSKÝ (1894) und MONTGOMERY (1903) beschrieben.

Den Verlauf der lateralen, intraepithelialen Nervenfasern konnte ich auch gelegentlich an günstigen Flächenschnitten (Fig. 17 *n.f.*) deutlich wahrnehmen; sie markieren sich dann als helle, bei Nachfärbung mit Bordeaux als leuchtend rote Linien in einer dunkleren körnigen Masse, dem Protoplasma der Epidermiszellen, deren Fibrillen als punktförmige Querschnitte erscheinen. Ich glaube, daß es so zum erstenmal, wenn auch nur in primitiver Weise, gelungen ist, diese Seitennerven von *Gordius* zur Anschauung zu bringen; denn auch VEJDOVSKÝ (1894, p. 681) bemerkt: „Seitliche Nervenäste aus dem Neurochord gelang es mir nicht zu finden.“ Von ROHDE (1892) wurden solche in *Abrede* gestellt. Intraepitheliale Nervenzellen habe ich, außer am kaudalen Ende, nie beobachten können.

**Sinnesorgane.** Die Gordiiden sind mit reizperzipierenden Organen reicher versehen, als man angesichts ihres halb parasitisch, halb im schlammigen Grunde der Gewässer scheinbar höchst anspruchslos sich abspielenden Lebens von vornherein ver-

muten möchte. Bedenkt man jedoch, daß schon bei der Reise ins Wasser der Wurm sich schwerlich ganz passiv verhalten wird, daß er ferner darauf angewiesen ist, Individuen des anderen Geschlechts, die der Zufall etwa in die Nähe geführt haben könnte, aufzuspiüren, so erscheint der Besitz von Organen, die dem Wurm eine gewisse Kenntnis der Außenwelt vermitteln, wohl gerechtfertigt. Ich habe nie Gelegenheit gehabt, einen Gordius beim Verlassen seines Wirtes und die begleitenden Umstände zu beobachten. Meine gelegentlichen Funde lebender Gordien (meist nur vereinzelte Exemplare, in einem Falle aber mehr als 20 Stück) machte ich meist in Bächen oder kleinen stehenden Wasserbecken, die unmittelbar am Fuße eines ziemlich steilen Bergabhanges lagen; Käferleichen konnte ich in der Nähe nicht auffinden. Ich vermute nun, daß die Gordien bei starken Regengüssen ihr Wirtstier irgendwo mehr oder weniger hoch an dem betreffenden Abhang verlassen haben und von dem hier mit besonders starkem Gefälle abfließenden Regenwasser mitgespült worden sind<sup>1)</sup>. Nun ist aber begreiflich, daß ein langer, fadendünner Wurm leicht im Laufe durch kleine Unebenheiten aufgehalten werden kann, wofern er nicht die Wirkung der Strömung durch passende Bewegungen unterstützt. In der Tat findet man im Wasser die Gordien stets in einförmig schlängelnder Bewegung. Zur Auslösung dieser zweckmäßigen motorischen Reaktionen wird die Perzeption taktiler Reize erforderlich sein. In der Tat finden wir auch über den ganzen Körper bei beiden Geschlechtern Sinnesorgane verstreut, die wir kaum anders denn als primitive Tastapparate (I) deuten können. Ihrer wird zuerst von VILLOT (1874) gedacht. Aehnliche, aber kräftiger ausgebildete Organe (II) finden sich in der Umgebung der männlichen Kloakenöffnung. Dienen die des I. Typus mehr zur Erzeugung der normalen Schlängelbewegungen, so vermitteln diese die besonderen beim Begattungsakte notwendigen koordinierten Muskelaktionen. Drittens finden sich bei beiden untersuchten Arten besondere Organe, die nur dem ♂ eigen sind und deren Bau sie am ehesten als Organe eines chemischen Sinnes (III) möchte deuten lassen. Sie dienen vermutlich zum Auffinden des ♀. Sehr reich mit Sinneszellen ver-

1) Diese Annahme kollidiert allerdings mit gewissen Beobachtungen v. LINSTOWS (1889, p. 249), der, ohne daß heftige Regenfälle vorangegangen wären, mit Gordien behaftete Käfer an und in einem Bache teils tot, teils sterbend fand, von denen es unklar bleibt, wie sie an diesen Ort gelangt sind.

sorgt ist endlich die sogenannte Kopfkalotte (IV) unserer Würmer bei beiden Geschlechtern.

Von den freilebenden Gordien werden fast ständig, auch während der übrige Körper in Ruhe ist, mit dem Vorderende pendelnde, „orientierende“ Bewegungen ausgeführt. Ob dieselben tatsächlich der Reizperzeption dienen, ist mir nicht ganz klar geworden. Vor längerer Zeit schon ist (von VILLOT, 1881, p. 31) die Vermutung ausgesprochen worden, daß die Beschaffenheit der Cuticula am Kopfende unserer Würmer (über der unten zu beschreibenden Sinneszellenschicht) zur Lichtempfindlichkeit derselben in besonderer Beziehung stände. Dieselbe ist nämlich bei *G. aquaticus* auf der stumpf gerundeten Vorderseite verdünnt und hell weiß; diese Stelle ist umgeben von einer besonders dunkel, fast schwarz gefärbten Zone. Bestärkt wird die Wahrscheinlichkeit dieser Ansicht durch die Befunde MONTGOMERYS (1903, p. 428 ff.), der die Kopfkappe bei *Paragordius varius* von einem Organ ausgefüllt findet, das nach seiner Darstellung einem ziemlich hochorganisierten „Auge“ entspricht; wahrscheinlich aber besteht zwischen diesem und dem „Gehirn“ unserer Species eine vollkommene Homologie, indem nämlich wohl die „Retinazellen“ bei *Paragordius* dem cerebralen Zellenring bei *Gordius* verglichen werden können.

Ich habe festzustellen versucht, ob die Gordien auf einseitig aus einer bestimmten Richtung einfallendes Licht durch eine entsprechende Einstellung ihrer Körperlängsachse reagieren. Der Versuch, in einer ziemlich kleinen Glasschale angestellt, führte zu keinem sicheren Ergebnis; es schien mir allerdings, als ob stets der größere Teil der Würmer mit ihrem Vorderende der Lichteinfallöffnung zugekehrt wäre. Auffallend war mir aber besonders, daß die Belichtung an sich erregend auf die Tiere wirkt. Hält man sie nämlich einige Zeit im Dunkeln, so findet man sie fast bewegungslos daliegen. Sobald man jedoch dem Lichte wieder Zutritt gewährt, beginnen sie sich zu rühren, und schon nach einer Minute sieht man sie sämtlich in der typischen rastlos schlängelnden Bewegung. Das Eintreten dieser Reaktion konnte ich auch an einem Individuum konstatieren, dem ich das Kopfende abgeschnitten hatte<sup>1)</sup> und das mehrere Tage, ohne an Lebhaftigkeit einzubüßen,

1) Dieser Umstand beweist natürlich nichts gegen die Inanspruchnahme der Kopfkalotte als spezifisches lichtempfindendes Organ. Auch LOEB (s. Einleitung in die vergl. Gehirnphysiologie etc., 1899) fand an Planarien, die er der Augen und des Ganglions beraubt hatte, diese allgemeine Lichterregbarkeit erhalten.

am Leben blieb. — Alle Sinneswerkzeuge von *Gordius* sind von sehr einfachem Bau, meist solitäre Sinneszellen. Diese können stellenweise sehr dichte Gruppen bilden, ohne daß es aber zur Bildung wirklicher „Organe“ käme (außer beim *Paragordius*-auge?). Der Bau der Sinneszellen und ihrer perzeptorischen Apparate ist wenig genau bekannt. Auch die nachfolgenden Mitteilungen werden diese Lücke nicht endgültig ausfüllen; diejenigen Strukturen, die uns hier, wie auch beim Zentralnervensystem noch unbekannt blieben, werden erst einer weiteren Untersuchung mit speziellen neurohistologischen Methoden zugänglich sein.

I. Die Tastbörstchen und Papillen. — Als Tastorgane sind diejenigen börstchen-, stab- oder zapfenförmigen Gebilde von nach Species und Geschlecht mannigfach wechselnder Gestalt anzusprechen, deren gemeinsames Kennzeichen darin besteht, daß sie Hervorragungen über die Oberfläche der homogenen Cuticula, resp. der Areolen und Interareolarbörstchen bilden und demgemäß Berührungsreizen leicht ausgesetzt sind. In jedem Falle stehen sie durch sogen. „Porenkanäle“ mit Sinneszellen in Verbindung, die in der Hypodermis zwischen den Deckzellen zahlreich gefunden werden. Die Form dieser Zellen unterliegt je nach der Körpergegend geringen Schwankungen; sie haben sehr schlanke Spindelform an den Stellen, wo die Epidermis und ihre stützenden Elemente sehr hoch sind, wie am Vorderende (Fig. 18) und auf der Innenfläche der Schwanzgabel beim ♂ (Fig. 14 s.z.); wo die Epidermis flach ist, sind sie meist gedrungener gestaltet und mehr oder weniger schräg orientiert (Fig. 12 s.z.). Von den Hypodermiszellen, besonders denen von ausgeprägt fibrillärer Struktur, heben sie sich leicht durch ihr helles Protoplasma ab; der Kern ist oval, bedeutend kleiner als die Hypodermiskerne.

Schwierig ist es, das Verhalten dieser Zellen zum zentralen Nervensystem festzustellen. Sicher ist es, daß sie einen zentripetalen Fortsatz abgeben, den man gelegentlich basiepithelial ein kurzes Stück weit verfolgen kann. Sie gehören also zu dem bei Wirbellosen allgemein verbreiteten Typus der „primären Sinneszellen“. Das distale Ende der Zelle ist in einen dünnen Strang ausgezogen, der durch einen „Porenkanal“ der faserigen Cuticula tritt und mit der Borste endet. Wenn, wie bei *G. tolosanus* ♀, dieser Porenkanal in der Mitte bauchig erweitert ist (Fig. 12), sieht man in der Achse desselben deutlich eine mit Eisenhämatoxylin sich schwärzende Fibrille, die bis in die Borste zu ver-

folgen ist, über deren Verbleib in der Zelle mir jedoch keins meiner Präparate Aufschluß gab.

Die Verteilung der Tastbörstchen etc. ist bei beiden untersuchten Arten eine ganz diffuse, bei *G. tolosanus* jedoch so, daß die Borsten stets in den Interareolarfurchen stehen (Fig. 3a s.b.), was schon dadurch bedingt ist, daß die Areolen je dem Bezirk einer Epidermiszelle entsprechen, zwischen welche ja die Sinneszellen eingeschaltet sind.

Die Form der Börstchen ist bei *G. tolosanus* ♀ schmalkegelförmig, abgestumpft (Fig. 12 s.b.), beim ♂ etwas schlanker und spitzer. Bei *G. aquaticus* sind sie beträchtlich länger und haben eine stabförmige Gestalt mit stumpfem Ende (Fig. 18 s.b.).

II. Als Genitalpapillen unterscheide ich von den vorgenannten Gebilden diejenigen, welche beim ♂ die Umgebung der Kloake sowie die Innenseite der Schwanzgabel in reicher Zahl bedecken. Sie sind nicht zu verwechseln mit den dort sich findenden langen, röhrenförmigen, oft gegabelten Cuticularbildungen, die oben (p. 7) beschrieben wurden und die es wohl sind, von denen VILLOT (1891, p. 378) glaubt, daß sie „jouent le rôle d'organes excitateurs (brosses copulatrices etc.)“. Die Genitalpapillen von *G. aquaticus* ♂ weichen von den übrigen Taststäbchen hauptsächlich durch ihre gedrungene, zapfenähnliche Gestalt (Fig. 14 g.b.) und durch ihre gehäufte Anordnung ab. Ein wichtigerer Unterschied gegenüber den Rumpfpapillen macht sich bei *G. tolosanus* ♂ darin bemerkbar, daß die Genitalpapillen, von plumper Form mit leicht verjüngter Basis (Fig. 11a), oft zu Gruppen von 2—3 miteinander verschmolzen sind (Fig. 11 b u. c), so daß hier zuerst ein sehr einfacher Verband mehrerer Sinneszellen zustande kommt. Die Binnenräume der Papillen, in denen je eine Fibrille endet (Fig. 11a), bleiben durch cuticulare Scheidewände getrennt. — Die zugehörigen Sinneszellen (Fig. 14 s.z.) sind schlanke, spindelförmige Elemente, deren proximaler Fortsatz zum Bauchmark, resp. zu einem von dessen Gabelästen zieht.

III. Geruchsorgane. Oben schon wurde erwähnt, daß die Organe, denen wir die Funktion der Perzeption chemischer Veränderungen zuschreiben, nur den Männchen zukommen. Auf diese Tatsache gründet sich die Annahme der Homologie der beiden Gebilde, die im folgenden zu beschreiben sind, und die äußerlich bei den beiden Arten sich wenig ähnlich sehen.

Bei *G. aquaticus* ♂ kennt man seit CAMERANO (1888, p. 20) eigentümliche Hypodermiswülste („coni epidermici“), die, fast die

ganze Dicke der Cuticula durchsetzend, bis dicht unter die homogene Außenschicht reichen. Sie sind in der Flächenansicht von ovalem Umriß und bestehen aus zwei Hypodermiszellen, die eine zentral gelagerte Sinneszelle umschließen (Fig. 13 *s.z.*). Das Protoplasma der beiden Hüllzellen, welche die normalen Epidermiszellen sehr beträchtlich an Höhe überragen, zeigt eine längsfädig-grobwabige Struktur. Zwischen ihnen gewahrt man den hellen Plasmakörper einer etwa birnförmigen Zelle, deren verschmälerter Fortsatz gegen die Peripherie gerichtet ist. Wie er dort endet, ob er auf einen Porus trifft (was wahrscheinlich und hier und da auch andeutungsweise zu sehen ist) oder ob er blind vor der homogenen Cuticula endigt, konnte ich nicht genau ermitteln. Im übrigen verhalten sich diese Zellen ebenso wie die Tastsinneszellen. CAMERANO, der die Existenz der Sinneszelle in diesen mutmaßlichen Geruchsorganen nicht kannte, verglich sie mit Vorbehalt gewissen von VEJDOVSKÝ („System und Morphologie der Oligochäten“) beschriebenen Sinnesorganen der Naïden.

Bei *G. tolosanus* ♂ kennt man auch schon lange die „großen Areolen“, die aus mehreren kleinen, deren Grenzen oft noch durch Börstchenreihen angedeutet sind, verschmolzen zu denken sind. Ueber ihre Verteilung wurde am genauesten von CAMERANO (1888, p. 13) berichtet, der sie jedoch für der Begattung rein mechanisch dienstbare Hautemergenzen hält. Er fand sie reichlicher am Bauch und den Seiten als dorsal, auf der hinteren Körperhälfte und besonders in der Nähe der Kloake. Alle tragen in der Mitte eine helle Oeffnung, gelegentlich auch deren zwei oder drei. Diese führen — wie die kreuzförmige Figur, die man beim Senken des Tubus auf Flächenpräparaten (Fig. 3b *p'*) in jeder Höhe der faserigen Cuticula bemerkt, lehrt — in einen „Porenkanal“. Auf Querschnitten (Fig. 10) ist dieser kaum zu bemerken, nie schwärzt sich darin eine Faser oder dergleichen, so daß ich zweifle, ob er von einem protoplasmatischen Fortsatz der unterliegenden Sinneszelle ausgefüllt ist. Letztere ist stets vorhanden, mit einem Sinnesorgan hat man es also bestimmt zu tun. Da nun aber jede Andeutung eines Tasthärchens oder ähnlichen Gebildes fehlt, dem äußeren Medium hingegen durch den äußeren Porus eine innige Berührung mit dem nervösen Endorgan ermöglicht ist — was beides auch für das oben beschriebene entsprechende Organ von *G. aquaticus* zutrifft — so halte ich die Deutung als Organ des chemischen Sinns für die

plausibelste. Allerdings glaubt W. A. NAGEL<sup>1)</sup>, daß *Gordius* der chemische Sinn im geschlechtsreifen Zustande vollkommen fehle und gibt als Erklärung hierfür an, daß ja die dicke Cuticula, die auch den Mund verschließe, den Wurm vor schädigenden Agentien genügend schütze; daß er ferner als Parasit auch keines Geschmacksvermögens bedürfe. Mir scheint diese Argumentation doch unzureichend; ich habe oben schon erwähnt, daß ein chemischer Sinn dem *Gordius* im Geschlechtsleben unentbehrlich sein dürfte; es entspricht dies durchaus der wichtigen Rolle, die Geruchsperzeptionen überhaupt im Tierreiche beim Auffinden der Geschlechter und den Vorbereitungen zur Begattung spielen. Bei den meisten wirbellosen Tieren dürften sie in dieser Hinsicht fast ausschließlich in Betracht kommen.

IV. Sinneszellen der Kopfkalotte. Diese Zellen scheinen den *Gordius*-Forschern bis jetzt ganz entgangen zu sein, wie denn die histologische Entwirrung des Kopfabschnittes mit der Karminfärbung allein nicht zu leisten sein dürfte. Zwar sprechen schon VILLOT und CAMERANO von in die Hypodermis ausstrahlenden sensiblen Fasern des Kopfnervensystems, und ersterer knüpft daran die oben berührte Hypothese bezüglich des Sehvermögens der Gordiiden. Genauere Angaben über ihre Endigungen fehlen bislang.

Bei beiden von mir untersuchten Species finden sich im Bereich der verdünnten Cuticula an der Kopfkalotte dichtgestellte Sinneszellen (Fig. 18, 19 *s.z.*). Bei *G. tolosanus* verursacht natürlich die Mundöffnung eine Lücke in dieser Schicht; bei *G. aquaticus* ist gleichfalls der Scheitel der Wölbung frei von Sinneszellen; hier finden sich nur sehr lange Stützzellen, deren Fasern als kegelförmige Bündel (Fig. 18 *st.z.*) proximalwärts ziehen und wahrscheinlich einen großen Teil des die Vorderseite der zentralen cerebralen Fasermasse bedeckenden und durchflechtenden Gliagewebes bilden. Die Hauptmenge der Sinneszellen folgt demnach in ihrer Verteilung ziemlich genau den durch den versenkten Ganglienzellenring vorgeschriebenen Grenzen. Die Sinneszellen (Fig. 18 *s.z.*) haben, ähnlich wie diejenigen von der Innenfläche der männlichen Schwanzgabel (vergl. Fig. 14 *s.z.*), eine sehr schlanke spindelförmige Gestalt und enthalten in der etwas verdickten Mitte

---

1) Vergl. -physiolog. und anatom. Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmacksinn und ihre Organe. Bibliotheca zoologica, Bd. VII, Heft 18, 1894.

den kleinen ovalen Kern. Der zentripetale Fortsatz tritt in die Fasermasse des Cerebralganglions ein. Ich habe mich nicht mit Sicherheit überzeugen können, daß der distale Fortsatz der Sinneszellen die Cuticula mit einem Porenkanal durchbohrt, auch war, abgesehen von einigen mehr am Rande befindlichen Tastborsten (Fig. 18 s.b.), auf zahlreichen durchmusterten Längsschnitten nie etwas von zugehörigen äußeren Integumentbildungen (Börstchen oder dergl.) zu beobachten. Aus diesem Grunde möchte ich den Sinneszellen der Kopfkalotte eine spezifische, von jener der Tastensillen qualitativ verschiedene Funktion (Lichtempfindung?) zuschreiben. Morphologisch können sie vielleicht mit den Sinneszellen auf den Tentakeln von *Polygordius* verglichen werden.

### Muskulatur.

Das Muskelgewebe ist bei *Gordius* vertreten durch einen mächtigen, über fast den gesamten Körper sich erstreckenden Längsmuskelschlauch; es zeigt ferner im Anschluß an die Gonodukte und die Begattungsorgane eine reiche Entwicklung (über die Topographie der Genital- und Kloakenmuskulatur siehe bei den einzelnen Abschnitten des Kapitels: Generationsorgane). Ueber die von VEJDOVSKÝ (1894) beschriebenen zirkulären Muskelfibrillen im Basalteil der Epidermiszellen habe ich mich schon oben (p. 3, Anm. 1) geäußert; die Darmmuskulatur wird weiter unten (p. 42) behandelt werden.

Die Längsmuskulatur, der außer in den Arbeiten von VILLOT, VEJDOVSKÝ u. a. in mehreren Einzelabhandlungen (von GRENACHER, SCHNEIDER, BÜTSCHLI, ROHDE) ausführliche Beachtung geschenkt worden ist, darf als das bestgekante Gewebe unserer Würmer gelten. Ich werde daher in der Hauptsache bekannte Tatsachen kurz zu bestätigen, nur in wenigen Fällen Zusätze und Korrekturen zu machen haben. — Von A. SCHNEIDER (1866, 1869) wurde *Gordius* den „Holomyariern“ zugerechnet. GRENACHER (1869) und BÜTSCHLI (1873) gelang es dagegen, selbständige Muskelzellen zu isolieren, bandförmige, aufrecht gegen die Epidermis gestellte, beiderseits spitz auslaufende Elemente (vergl. Fig. 32), an denen sie ein zentrales Sarkoplasma und eine fibrilläre Rinde unterschieden, den Kern aber noch nicht nachweisen konnten.

Die noch hinsichtlich des feineren Baues der Muskelzelle von *Gordius* schwebenden Fragen betreffen hauptsächlich: erstens die Ausdehnung der kontraktilen Rinde im Verhältnis zum Sarko-

plasma; ferner die Zuleitung nervöser Reize zur Muskelzelle; endlich die Bedeutung der die Muskelzellen verbindenden homogenen Zwischensubstanz und die Beziehungen der Muskulatur zu den übrigen mesodermalen Geweben.

Der erste Punkt gibt Veranlassung, zunächst noch der feineren Struktur der kontraktile Rinde einige Bemerkungen zu widmen. VEJDOVSKÝ (1894) bezeichnet sie als zwei glänzende Platten, die gelegentlich auf dem Querschnitt eine Einschnürung in Knötchen erkennen lassen. Erst MONTGOMERY (1903) gelang es, in dieser Rinde mit Eisenhämatoxylin schwärzbare Fibrillen nachzuweisen. Er erwähnt jedoch nicht, daß diese Fibrillen durch eine weniger intensiv sich schwärzende Kittsubstanz miteinander vereinigt seien, was sich an gut differenzierten Präparaten deutlich beobachten läßt (Fig. 34 *m.f.*, *ki.*). Die Fibrillen bedingen die Längsstreifung der Muskelzelle; eine Querstreifung derselben, wie sie VEJDOVSKÝ (1894, p. 666, Fig. 47 u. 66) behauptete, muß ich mit MONTGOMERY (l. c. p. 399) in Abrede stellen.

Bezüglich der Ausdehnung der kontraktile Rinde wird angegeben: von ROHDE (1892), daß sie bei *G. tolosanus* nach innen offen, gegen die Subcuticula hin dagegen geschlossen sei — von VEJDOVSKÝ (1894), daß sie nach außen stets offen — von MONTGOMERY (1903), daß sie nur im mittleren Teile der Zelle nach außen und innen offen, an den sich verjüngenden Enden der Zelle dagegen rings geschlossen sei. Nach meinen Beobachtungen an *G. tolosanus* und *aquaticus* ist die fibrilläre Rinde nach der Peripherie hin mit verschwindenden Ausnahmen stets offen, nach innen jedoch nur eine kurze Strecke weit, etwa in der Mitte der Zelle, wo sie ihre größte Dicke erreicht. Dabei ist noch darauf hinzuweisen, daß die spitz auslaufenden Enden der Muskelfasern nie mitten zwischen den Muskelzellen liegen, sondern, wie diese auf ihrem ganzen Verlaufe, sich dicht an die Hypodermis anlegen. Der kernhaltige Teil der Zelle ist stets einwärts gekehrt (Fig. 33, 34).

Bezüglich der Innervation der Muskelzellen ist von BRANDES (1899) die Vermutung geäußert worden, daß die motorischen Nerven von der Hypodermis her ins Sarkoplasma einträten<sup>1)</sup>.

---

1) Vermutlich analog dem Verhalten bei *Polygordius*; FRAIPONT (Le genre *P.*, 1887) aber berichtet, daß der motorische Plexus intermuskulär, also zwischen je zwei benachbarten Zellen, sich ausbreite.

MONTGOMERY (1903) teilt diese Ansicht. CAMERANO (1888, p. 35) bemerkte zwischen der Epidermis und den Muskelfasern „uno strato sottilissimo nel quale sono, per dir così, impiantate le fibre. In questo strato corrono i filamenti nervosi, che discendono dalla lamina mediana del cordone ventrale e che si portano ai muscoli stessi.“ — So wenig aber wie meinen Vorgängern auf diesem Gebiet ist es mir bis jetzt gelungen, in oder an der Muskelzelle Neurofibrillen nachzuweisen. Sicher ist nur die Existenz peripherer, basal in der Subcuticula verlaufender Nervenfasern, wie ich sie oben beschrieben habe. Ueber ihre näheren Beziehungen zur Muskelzelle geben die von mir angewandten Methoden keinen Aufschluß<sup>1)</sup>.

Wie man sich an jedem gut gefärbten Präparat leicht überzeugen kann, ist jede Muskelzelle allseitig von einer dünnen homogenen Lamelle umgeben, deren Verwandtschaft mit der Zwischensubstanz des perienterischen Zellgewebes schon von BÜTSCHLI (1873) betont wurde.

Da zwischen den Muskeln und der Epidermis gar kein Raum für andere zellige Elemente vorhanden ist, welche diese Lamelle hätten liefern können, sich auch nie zugehörige Kern- oder Protoplasmareste nachweisen lassen, so muß dieselbe notwendig eine Abscheidung der Muskelzelle selbst (Zellmembran, Sarkolemma) sein (Fig. 33—35 m.). So naheliegend dieser Schluß scheint, und obgleich auch schon VILLOT (1881)<sup>2)</sup> die Sache so beurteilt hatte, macht doch MONTGOMERY (1903) den Vorbehalt, daß die „intermuscular substance“ auch ein „degenerate parenchym layer“ sein könnte (?). VEJDOVSKÝ (1894) scheint die Existenz einer solchen Intercellularsubstanz zwischen den Muskeln überhaupt zu bestreiten; die dunkle, zwischen je zwei benachbarte Platten (bei G. Preslii) sich einschiebende Linie deutet er als einen Hohlraum, den er gelegentlich durch Querverbindungen zwischen den Knötchen benachbarter Platten überbrückt findet. Daß hier kein Hohlraum besteht, zeigen besonders solche Präparate, bei denen die intermuskuläre Substanz durch Fuchsin-Pikrinsäure oder Bordeaux-R.

1) Auf einigen Präparaten bemerkte ich zwar in der Grundsubstanzlamelle zwischen Epidermis und Myoplasma unregelmäßig verästelte, durch Eisenhämatoxylin dunkel gefärbte Gebilde, von deren Identität mit Nervenzellen ich mich jedoch nicht hinreichend überzeugen konnte.

2) Nach der jetzt geltenden Nomenklatur ist nur der von ihm gebrauchte Name „Perimysium“, der eine von Bindegewebszellen gelieferte Hülle bezeichnet, zu verwerfen.

leuchtend rot gefärbt ist. Es mir aber auch nicht gelungen, Querbrücken zwischen den Fibrillenleisten auf irgend eine Weise zur Anschauung zu bringen.

Die intermuskuläre Substanz verhält sich ihrer Struktur nach und Farbstoffen gegenüber genau so wie die „Grundsubstanz“ des sogleich zu besprechenden blasigen Bindegewebes (Parenchym). Von dieser ist sie durch eine feine Linie abgesetzt (s. Fig. 36 *l*). Solche feine Grenzlinien lassen sich auch in der Lamelle zwischen je zwei Muskelzellen und gelegentlich zwischen den Parenchymzellen untereinander mehr oder weniger deutlich erkennen.

Was endlich noch den Muskelkern und das Sarkoplasma angeht, so wüßte ich hierzu wenig nachzutragen. Ersterer hat die öfter abgebildete sehr langgestreckte Gestalt (Fig. 35 *k*); auf Querschnitten erscheint er meist als kleines helles Bläschen. Das Sarkoplasma zeigt wabig-alveolären Bau, ist jedoch bei völlig ausgebildeten Fasern meist auf ein spärliches, weite Vakuolen einschließendes, blaß färbbares Netzwerk reduziert.

Es ist von einigen Theoretikern<sup>1)</sup> viel Gewicht auf die Unterscheidung von mesenchymatischer und epithelialer Muskulatur gelegt worden. Nach Querschnittbildern aus der mittleren Körperregion würde man *Gordius* unzweifelhaft dem letzteren Typus anreihen müssen. Doch schon BÜTSCHLI (1873) hat darauf hingewiesen, daß am Vorderende diese regelmäßig epitheloide Ordnung verloren geht; ich möchte hier nicht unterlassen, diese Verhältnisse noch etwas genauer zu erörtern. Die Veränderungen sind folgende: Unter den das Vorderende erfüllenden Parenchymzellen finden sich peripher solche, die zunächst sich nur durch ihre mehr gestreckte Form auszeichnen. Etwas weiter rückwärts sieht man dann im Sarkoplasma solcher Zellen, der Membran dicht angelegt, spärliche schwarze Fibrillen auftreten, zunächst immer nur am auswärts gekehrten Rande der Zelle. Hier kommen nun solche Formen vor, bei denen die Fibrillenschicht vom distalen Rande her sich auf die seitlichen Flächen der Zelle, bis etwa zur halben Höhe, fortsetzt. ROHDE'S Angabe (1892), wonach sie sich beim ausgebildeten *Gordius tolosanus* neben den normalen noch „massenhaft, in den meisten Gegenden sogar in überwiegender Menge“ finden, kann ich mich nicht anschließen. Hier am Vorderende fällt noch auf, daß die Muskellage vom Parenchym nicht scharf abgesetzt ist, sondern daß sich die inneren Konturen der ungleich hohen Muskelzellen un-

1) Vgl. O. u. R. HERTWIG, Die Cöломtheorie. Jen. Zeitschr. f. Nat., 1882.

regelmäßig zwischen die Parenchymzellen einschieben. Ganz entsprechende Verhältnisse zeigen sich auch am Hinterende. Es weist diese Tatsache darauf hin, daß die regelmäßig einschichtige Anordnung der Muskulatur nicht notwendig durch eine epitheliale Anlage derselben erklärt werden muß, sondern wohl mit mehr Wahrscheinlichkeit als durch die mechanischen Bedingungen, unter denen sie in Wirksamkeit tritt, vorgeschrieben gelten kann. Die Muskulatur von *Gordius* ist so wenig in toto aus einem epithelialen Blatte hervorgegangen, wie das Parenchym.

Die nahen Beziehungen zwischen Parenchym- und Muskelzelle erhellen ferner aus der Betrachtung der im Dienste des Geschlechtsapparates stehenden Muskulatur. Die kontraktile Fasern derselben zeigen alle Uebergänge von der plumpen zur langgestreckten Spindelform, von der Einlagerung weniger Fibrillen bis zur Erwerbung einer ansehnlichen kontraktile Rinde. Dabei erweist sich die Struktur ihres Protoplasmakörpers, des Kernes und der Membran durchaus als vermittelnd zwischen den Verhältnissen, die einerseits für die Längsmuskelzellen, andererseits für die typischen Parenchymzellen (s. u.) gelten. Solche zu Muskelfasern umgewandelten Parenchymelemente finden sich allenthalben in der Umgebung der Gonodukte, der Kloake, des Uterus etc. (Fig. 24, 25). Ihre fibrilläre Rinde ist nach Art der Muskeln vom mesenchymatischen Typus rings geschlossen (Fig. 29 m).

Diese Befunde sind um so weniger auffällig, als schon von VILLOT (1891, p. 361) betont worden ist, daß die Längsmuskulatur (und natürlich ebenso die übrige) aus den peripheren Zellen eines das Blastocöl verdrängenden und erfüllenden mesodermalen Gewebes ihren Ursprung nimmt. Nach allem darf man behaupten, daß zwischen der typischen Parenchymzelle und der extrem ausgebildeten Muskelzelle bei *Gordius* alle Uebergänge existieren, und darf mit gutem Recht vermuten, daß die embryonale Mesenchymzelle je nach ihrem Platz im Gesamtorganismus bald die kontraktile, bald die nutritorische oder rein stützende Funktion zur Geltung zu bringen vermag<sup>1)</sup>.

1) In phylogenetischer Hinsicht hat es am meisten Wahrscheinlichkeit für sich, daß die zahlreichen Verrichtungen eines hochdifferenzierten Mesenchyms ursprünglich in der Muskelzelle vereinigt gewesen seien, daß die „Bewegungszelle“ überhaupt (abgesehen von den Keimzellen) das erste aus dem epithelialen Verbände sich lösende Element gewesen ist, das sekundär, unter Aufgabe der Kontraktilität, rein nutritorischen oder neuen mechanischen Aufgaben dienstbar wird.

### Parenchym und Schizocöl.

Als Zellkörper bezeichnet man seit MEISSNER (1856) bei Gordiiden ein sehr charakteristisches Füllgewebe („Parenchym“), das, bis auf gewisse, unten näher zu kennzeichnende Hohlräumssysteme, den Leibesraum dieser Würmer zwischen Muskalatur, Darm und Geschlechtsorganen allenthalben erfüllt. Es findet sich demgemäß am reichsten dort entwickelt, wo der Geschlechtsapparat fehlt oder weniger Raum beansprucht, am Vorder- und Hinterende.

VEJDOVSKÝ (1886, 1894) hält den Zellkörper (mit Ausnahme des „hypodermalen Parenchyms“, welches wahrscheinlich mit dem von uns als Cerebralganglion gedeuteten Gewebe identisch ist), für gewuchertes Peritonealgewebe, also für ursprünglich epithelialen Charakters. VILLOT (1881, 1887) berichtet, daß bei der Larve das Parenchym durch die Vermehrung mesodermaler Zellen entsteht, deren epitheliale Herkunft und Beschaffenheit er mit v. LINSTOW (1889, p. 257) bestreitet. Dasselbe scheint aus Angaben von TRETIAKOW (1901) hervorzugehen, nach denen schon auf dem 16-zelligen Blastulastadium eine Einwanderung von Zellen („Urmesodermzellen“) in die primäre Leibeshöhle stattfindet, durch deren rasche Vermehrung dieselbe ganz erfüllt wird. Ich bin nicht imstande, eigene ontogenetische Beobachtungen gegen VEJDOVSKÝ'S Ansicht vorzubringen; allerdings habe ich nach den histologischen Befunden den Eindruck gewonnen, daß der Zellkörper von Gordius unter die Gewebe mesenchymatösen Charakters zu rechnen ist.

Die Anordnung der Parenchymzellen läßt auf dem Querschnitt keine Gesetzmäßigkeit erkennen. Eine polare Ausbildung der Zellen ist nirgends bemerkbar, alle Flächen sind gleichwertig, sie besitzen weder Basis noch freie Oberfläche. Die Hohlräume, an die sie gegebenenfalls grenzen, sind lediglich ein sogen. Schizocöl; nie zeigt die begrenzende Zellschicht streng epitheliale Anordnung. Bei voll entwickelten weiblichen Geschlechtsorganen wird eine epitheliale Anordnung dadurch vorgetäuscht, daß in der Umgebung der Ovarien der Parenchymmantel bis auf eine einzige flache Zelllage verdrängt wird; wo diese mechanische Beeinflussung nicht stattfindet, hört auch die epitheloide Ordnung der Parenchymzellen auf. Ob der Schluß, den VEJDOVSKÝ (1894) aus der Anhäufung des Chromatins am proximalen Rande der Kernmembran in den Parenchymelementen eines in starkem (90-proz.) Alkohol konservierten *G. pustulosus* auf eine „centrale Orientierung der Peritonealzellen“ zieht, berechtigt ist, muß auch fraglich erscheinen.

Auf Längsschnitten (oder an aufgehellten ganzen Wurmstücken) fällt ins Auge, daß die Parenchymzellen im mittleren Körperabschnitt in sehr regelmäßigen Querscheiben von je einer Zelle Dicke zusammengeschichtet sind, derart, daß v. LINSTOW (1889, p. 257) von einer „segmentierten Anordnung“ sprechen konnte. Wie mir scheint, kann diese Gruppierung der Zellen nur unter dem Einfluß ihrer mechanischen Beanspruchung sich vollzogen haben; man möchte hierin einen Fingerzeig sehen, daß auch aus rein mechanischen Ursachen, unabhängig von der Metamerie der Zeugungsorgane, sich eine Gliederung der mesenchymatischen Bestandteile des Wurmkörpers quer zur Längsrichtung angebahnt haben könnte.

Form und Struktur der Parenchymzellen. Die Elemente des Zellkörpers sind bei unregelmäßiger Lagerung runde bis polyedrische, in der mittleren Region meist parallel der Längsachse des Wurmes prismatisch verlängerte Zellen; im letzteren Falle greifen ihre flach zugespitzten Enden sehr regelmäßig und lückenlos ineinander. Ihre Form wechselt übrigens sehr mannigfaltig je nach dem Orte und ihrer physiologischen Beanspruchung. Allen ist gemeinsam ein saftreicher, den Kern enthaltender Protoplastkörper und eine mehr oder weniger ansehnliche membranöse Umhüllung (Grundsubstanz). Sie erinnern infolgedessen im Habitus mehr an die Knorpel- und Chordazellen der Vertebraten, als an die typischen Bindegewebszellen, insbesondere des faserigen Bindegewebes; auch der Vergleich mit Pflanzenparenchym, den schon MEISSNER anstellte, liegt nahe. Dazu trägt, neben der Membran, am meisten die vakuoläre Beschaffenheit des Zellinhaltes bei. Auf Schnittpräparaten (Fig. 37, 38) scheint das Protoplasma (*pl.*) gewöhnlich weite, meist kugelförmige Hohlräume zu umschließen; wahrscheinlich sind diese im Leben mit Reservestoffen erfüllt, die im Laufe der Reagentienbehandlung größtenteils entfernt werden oder bei freilebenden Tieren, wie sie mir vorlagen, zum größten Teile schon verbraucht sind; ich habe versäumt, diesen Punkt an lebendem Material zu kontrollieren. Oft aber bemerkt man auch auf Schnitten granuläre Einlagerungen im Protoplasma in verschiedener Zahl und Größe, die durch Eisenhämatoxylin schwärzbar sind; bald verteilen sie sich in Form kleinerer Körnchen über die ganze Zelle, bald finden sich nur wenige größere Einschlüsse. Auch das spärliche, faserige Protoplasma der von größeren Inhaltmassen freien Zellen zeigt meist am Rande, an der Grenze gegen die Grundsubstanz, zahlreiche feingranuläre Einlagerungen (Fig. 29, 37). Der Kern ist kugelförmig bis eiförmig.

Die chromatische Substanz ist in einem lockeren Gerüstwerk verteilt; selten fehlen ein oder mehrere Nukleolen.

**Grundsubstanz.** Die Parenchymzellen produzieren eine ansehnliche Hülle einer, wie es scheint, homogenen Grundsubstanz, nach der Art einer Zellcuticula (Membran). Ihr färberisches Verhalten (Rotfärbung nach der VAN GIESON-Methode) kennzeichnet sie als echte Bindesubstanz. Sie erscheint fast stets strukturlos, bisweilen mit schwacher fibrillärer Streifung; selbst konzentrische Schichtungslinien sind nur selten wahrzunehmen. Meist findet sich eine feine Grenzkontur zwischen den Membranen zweier benachbarter Zellen, am deutlichsten da, wo die Grundsubstanz der Muskelzellen an die des eigentlichen Parenchyms stößt. Dort fand sich auch oft in letzterer eine körnig-faserige Struktur (Fig. 36) ausgeprägt, welche jedoch wohl nur vom flächenhaften Anschnitt der peripheren körnchenreichen Protoplasmazone (s. o.) herrührt. Positives über die Genese der Bindesubstanz konnte am erwachsenen Tier nicht ermittelt werden.

Die Parenchymzellen sind nach Größe und Form sehr veränderlich, ohne daß hierdurch tiefer gehende Unterschiede in Struktur und Funktion bedingt würden. Zur Bekleidung flächenhafter Bildungen (Bauchstrang, Darm, Genitalorgane) nimmt die Zelle mehr flache oder spindelförmige Gestalt an. Hier findet man auch die kleinsten Zellformen verwendet. Besonders große dagegen treten unmittelbar hinter dem periösophagealen Nervenring bei *G. tolosanus* (Fig. 16 *par.*) auf; bei *G. aquaticus* findet sich an der gleichen Stelle eine Vermehrung der Grundsubstanz gegenüber dem Zellkörper (Fig. 18 *par.*). Wichtiger jedoch ist es, daß spindelförmige Parenchymzellen sich an bestimmten Stellen zu kontraktile Faserzellen umzuwandeln vermögen, die insbesondere die Kloake und den Ausführungsapparat der Geschlechtsorgane mit starken Muskelwandungen versehen (s. p. 49, 50).

**Funktion.** Die Aufgabe des Zellkörpers (abgesehen von den kontraktile Elementen) ist zweifellos zunächst eine mechanische. Wie das Pflanzenparenchym und die Zellen der Chorda dorsalis könnte man ihn als Turgorgewebe bezeichnen. Ganz analog der letzteren muß der Zellkörper für sich allein (durch den Druck innerhalb der Bindegrenzmembranen) und in Wechselwirkung mit der elastischen Cuticula (entsprechend den Chordascheiden) als wichtiges Stützorgan dienen, das z. B. eine Knickung des Körpers bei der engen Aufrollung im Insektenleibe leicht verhindert. Die

oben erwähnten körnigen Einschlüsse des Protoplasmas beweisen jedoch, daß ihm auch eine wichtige nutritorische Rolle durch die Aufspeicherung von Reservestoffen (Fett?) zufällt. Ob ihm etwa auch die Speicherung dissimilatorischer Stoffwechselprodukte zukommt, ob er demnach die Funktion eines Exkretionsorganes (Speicherniere) zum Teil ersetzt, vermag ich gegenwärtig nicht sicher zu entscheiden<sup>1)</sup>. Auf jeden Fall ist beachtenswert, daß dem Parenchym, dem sich der Struktur nach die Muskelzellen eng angliedern, zahlreiche heterogene Funktionen zuerteilt sind. Hierin darf man wohl primitive Zustände erblicken.

Schizocöl. Im Zellkörper treten gewisse Hohlräume auf, deren morphologische und physiologische Bedeutung sehr verschieden beurteilt worden ist. In ersterer Hinsicht erscheinen sie lediglich als Lücken innerhalb des Parenchyms oder zwischen diesem und epithelialen Organen (Darm, Ovar); ihre physiologische Rolle ergibt sich aus ihren Beziehungen zum Darm und Geschlechtsapparat etwa als die eines primitiven Blutgefäßsystems.

1) Der Darmsinus (Fig. 24, 27, 30 *int.s.*) begleitet bei beiden Geschlechtern den Mitteldarm fast in seiner ganzen Ausdehnung; er stellt einen meist ziemlich weiten Hohlraum dar, der einerseits unmittelbar von der basalen Fläche des Epithels, andererseits vom Parenchym begrenzt wird (beim ♀ nimmt er auch das Receptaculum seminis auf). Nur selten wird er, bei sehr praller Füllung des Darmes (Fig. 38), völlig verdrängt. Am vorderen und hinteren Ende ist das Lumen des Sinus bisweilen nicht einheitlich, sondern hier und da durch bindegewebige Lamellen über-

---

1) Bekanntlich ist ein morphologisch selbständiges Exkretionsorgan bei *Gordius* nicht nachgewiesen. Es leuchtet aber ein, daß ein solches für das kurze Freileben des Wurmes nur geringe Bedeutung haben kann, denn während des parasitischen Lebens spielen die dissimilatorischen Vorgänge vermutlich eine ganz untergeordnete Rolle. Von dem „Supraintestinalorgan“, das MONTGOMERY (1903, p. 439) bei einem einzigen, zudem von Coccidien befallenen ♀ von *Paragordius varius* fand und das er für einen „new type of excretory organ“ erklärt, vermag ich bei meinen Species nichts zu entdecken. Nach der Beschreibung des Autors bleibt nicht nur seine Funktion als Exkretionsorgan rätselhaft, sondern man darf es auch nicht einmal als irgend eine normale Organbildung gelten lassen, da es sich in nichts als seiner absonderlichen Gestalt von den Sekretkoagulaten zu unterscheiden scheint, die MONTGOMERY am gleichen Orte einiger ebenfalls von den Parasiten befallenen Männchen vorfand.

brückt. VILLOT (1887, 1889) und CAMERANO (1888) glauben, daß die Degeneration des Darmes den unmittelbaren Anlaß zur Bildung dieses Hohlraumes gebe, der dann durch die Zerstörung („dégénérescence graisseuse“) der umgebenden Parenchymzellen sich vergrößere. VEJDOVSKÝ (1894, p. 676) nennt ihn Periintestinalhöhle und schreibt ihm den Charakter einer primären Leibeshöhle zu. Meist sieht man den Darmsinus mit körnigen Gerinnseln (s. Fig. 30) von vermutlich aus dem angrenzenden Parenchym diffundierter Flüssigkeit erfüllt. Gegen die anderen intraparenchymatischen Hohlräume ist der Darmsinus vollständig geschlossen; ebenso entbehrt er einer Oeffnung nach außen. Die Bezeichnung „Exkretionsröhre“ (VEJDOVSKÝ, 1886) ließe sich darum höchstens in dem oben für den gesamten Zellkörper angedeuteten Sinne verteidigen; denn daß der Darm gelöste Exkretionsstoffe aus dem Sinus resorbieren und ausscheiden sollte (MONTGOMERY), ist bei der regenerierten Beschaffenheit des ersteren wenig wahrscheinlich.

2) Der R ü c k e n k a n a l (Rückengefaß), (Fig. 30 *d.s.*) ist auf das weibliche Geschlecht beschränkt. Er verläuft dorsal zwischen den beiden Uteri und vermittelt augenscheinlich die Ernährung der darin eingeschlossenen reifenden Eier. VEJDOVSKÝ (1894, p. 676) leitet ihn von der „Leibeshöhle“ durch Spaltung der „Mesenterien“ her. VILLOT (1887) und v. LINSTOW (1889, 1891) schreiben diesem Kanal besondere morphologische Beziehungen zu den Ovarien zu; letzterer bildet (Fig. 7 u. 8 der 2. Arbeit) sogar eine vordere Kommunikation desselben mit den Längsgängen („Eiersäcken“), eine hintere mit den Ovarialdivertikeln ab. Ich vermag dies nicht zu bestätigen. Der Kanal endet an beiden Enden blind im Zellkörper, er ist rings von Parenchymzellen ziemlich unregelmäßig begrenzt. Sein Lumen ist selten einheitlich, sondern wird oft durch Bindegewebslamellen in 2—3 Abteilungen geschieden. Nicht selten hatte ich auch den Eindruck, daß die Binnenräume benachbarter Parenchymzellen in offener Verbindung mit dem Kanallumen ständen. In einem Falle fand sich in dem letzteren selbst ein blaß gefärbter Kern. Aus solchen Bildern habe ich den Eindruck gewonnen, daß der Kanal (besser wohl: „Sinus“) nicht aus der Erweiterung i n t e r c e l l u l a r e r Spalten, sondern aus der Verschmelzung mehrerer Zellbinnenräume, unter Degeneration ihres Inhaltes, entstanden ist, also nach einem Modus, den man in der Botanik als den lysigenen bezeichnen würde. Ob dies für alle parenchymatösen Hohlräume von Gordius gilt, kann ich zur Zeit nicht entscheiden.

3) Die Ovarialsinus (Fig. 30 o.s.) kommen natürlich ebenfalls nur dem weiblichen Geschlechte zu. In ihrer Anordnung sind sie bestimmt durch die segmentalen seitlichen Wucherungen der Genitalrohrwand (Ovarialdivertikel). Sie sind begrenzt einerseits (distal) vom Parenchym, andererseits vom Keimepithel resp. den reifenden Eiermassen. Wo letztere in großer Zahl vorhanden sind, pflegt das Lumen des Sinus zu obliterieren. Man studiert sie deshalb besser am Vorder- und Hinterende der Gonade, wo die einzelnen segmentalen Sinus ganz selbständig und voneinander durch mehr oder weniger dünne Parenchymscheidewände getrennt sind. Ihre Funktion stimmt mit der des Rückenkanals überein.

Bei geschlechtsreifen Männchen bemerken wir nichts, weder von dem dorso-medianen, noch von diesen lateralen Schizocölräumen. Statt dessen durchzieht ein Paar langgestreckter, röhrenförmiger Gebilde, in denen die Samenzellen reifen, den Wurmkörper (Fig. 24, 25 s.s.). Diese „Samensäcke“ (VEJDOVSKÝ) kennzeichnen sich ebenfalls als Schizocöl dadurch, daß sie einer epithelialen Auskleidung fast ihrer ganzen Länge nach entbehren und statt dessen rings von Parenchym umgeben sind. Wie unten zu zeigen ist, verdanken sie ihre Entstehung der Auflösung der epithelialen Wandung der männlichen Gonade, so daß sie im Grunde dem Binnenraum der letzteren + einem möglicherweise vorhanden gewesenen lateralen, aber nicht segmental zerfallenen, Blutsinus entsprechen. Es besteht also zwischen den Ovarialsinus und den Samensäcken nur eine unvollkommene Homologie.

Im vorderen Abschnitt des Darmsinus eines ♀ von *G. tolosanus* fand ich eine große Anzahl freier Zellen von runder Gestalt mit vakuolenreichem Protoplasma (Fig. 31). Sie dürften wohl als Blutzellen zu betrachten sein; ihre Herkunft ist ungewiß.

### Darmkanal und Kloake.

Der Darm verläuft geradegestreckt durch die ganze Länge des Körpers. Man unterscheidet an ihm einen kurzen (ektodermalen) Schlund, einen langen Mitteldarm und die (ebenfalls ektodermale) Kloake. Schon den älteren Forschern war bekannt, daß die Verdauungsorgane der Gordien einer weitgehenden Rückbildung unterliegen. Ueber den Grad der letzteren gingen allerdings die Meinungen auseinander, was sich zum Teil wohl daraus erklärt, daß dieser Prozeß bei den einzelnen Arten verschieden

weit fortschreitet. In jedem Falle hat sich die Ansicht MEISSNERS (1856), daß der geschlechtsreife Wurm des Afters entbehre, und daß der Vorderdarm in das Parenchym übergehe, als unrichtig erwiesen. Die Rückbildung des Mundes und des Schlundes finde ich bei *G. tolosanus* und *G. aquaticus* beträchtlich verschieden.

Die Mundöffnung liegt bei *G. tolosanus* fast terminal am Vorderende, ein wenig auf die Ventralseite verschoben. Sie besteht in einem engen, die Cuticula durchbohrenden, sich einwärts rasch erweiternden Porus (Fig. 15 o). Der Schlund (*oes.*) ist ziemlich umfangreich erhalten, von bauchiger Gestalt, durch den Nervenring in eine vordere und eine kleinere hintere Anschwellung geteilt. Ein Lumen ist, außer ganz nahe am Mundporus, nicht zu bemerken; statt dessen findet man eine kompakte Masse regellos gehäufter Zellen mit meist noch deutlichen Kernen, aber von blasigem Aussehen (Fig. 15, 16 *oes.*). Nur an der Peripherie ist die epitheliale Ordnung noch angedeutet. Der erste Eindruck läßt diese Zellmasse dem mesodermalen Parenchym nicht unähnlich erscheinen, und hieraus erklärt sich vielleicht der MEISSNERSche Irrtum. Kurz nach dem Durchtritt durch den periösophagealen Nervenring (Fig. 15 *c.g.*) verjüngt sich der Umfang des Schlundes zu einem dünnen, nur wenige Zellen im Querschnitt enthaltenden Strange, durch den meist der Zusammenhang mit dem Mitteldarm bewahrt wird; in anderen Fällen ist dieser völlig unterbrochen, es scheint also der Grad der Degeneration auch individuellen Schwankungen zu unterliegen.

Bei *G. aquaticus* gelingt es zwar meist, die Mundöffnung als ein chitinöses Röhrchen noch aufzufinden; der Schlund jedoch ist völlig atrophiert, was natürlich die Ausbildung des Nervenrings und des Cerebralganglions nicht unwesentlich beeinflusst.

Wollen wir das Epithel des Mitteldarms studieren, so gehen wir am vorteilhaftesten von dem hinteren Körperende aus; denn da die Degeneration des Verdauungskanal von vorn nach hinten fortschreitet, so dürfen wir erwarten, dort noch eine dem normalen, tätigen Zustande am meisten entsprechende Beschaffenheit der Zellen anzutreffen. Und in der Tat findet man hier schöne regelmäßige Cylinderzellen mit ovalem Kern und meist zart längsgestreiftem Protoplasma (Fig. 39). Man überzeugt sich leicht, daß diese Struktur einer regelmäßigen Anordnung der Waben in Längsreihen entspricht. In der kaudalen Darmregion von *G. tolo-*

sanus war auch deutlich zu beobachten, daß die freie innere Oberfläche des Epithels einen sehr regelmäßigen fibrillär struierten Saum trägt, der offenbar aus kurzen Cilien besteht. An der Basis dieser letzteren bemerkt man eine dunkle Randzone, die die Basalkörnerreihe enthält. Nicht überall ist der Cilienbesatz kontinuierlich, sondern bisweilen durch die Sekretporen einzelliger Drüsen unterbrochen. Wie es scheint, sind hier sämtliche Zellen sekretorisch tätig und tragen dann nur peripher Cilien (Fig. 40). Das Protoplasma erscheint in der Umgebung des Kernes durch Sekreteinschlüsse aufgehell.

Gegen den vorderen Körperteil hin verlieren die Darmzellen zunächst ihren Cilienbesatz; die feinwabige Struktur des Protoplasmas verwandelt sich allmählich in eine grob-vakuoläre; ganz vorn stellt der Darm oft nur einen dünnen Strang aus kümmerlichen Zellresten dar. Die speziellen Vorgänge der Degeneration dürfen wohl hier, als für unseren Zweck unwesentlich, übergangen werden.

Als Differenzierungsprodukt des Darmepithels ist aber noch zu erwähnen eine Schicht zirkulärer Muskelfibrillen, welche von VILLOT 1874 (l. c.) entdeckt, 1887 zu elastischen Fasern umgedeutet, von VEJDOVSKÝ (1894, p. 685) aber als kontraktile Fasern bestätigt wurden; dieselben gelangen im Basalteil der Darmzellen, die demnach echte Epithelmuskelzellen sind, zur Ausbildung. Fig. 38 zeigt die mit Eisenhämatoxylin intensiv geschwärmten Fibrillen (*m.f.*) auf dem Querschnitt, Fig. 37 auf dem Längsschnitt des Darmes. Lage, Anordnung und Form der Fibrillen lassen kaum einen Zweifel, daß es sich um kontraktile Elemente handelt. Außerhalb dieser (nicht streng einreihigen) Lage von Muskelfibrillen findet sich eine dünne homogene Lamelle (*b*), die ebenfalls dem Darmepithel zugehört. An Fuchsin-Pikrinsäurepräparaten hebt sie sich deutlich gelb von der benachbarten rot gefärbten bindegewebigen Grundsubstanz ab. Auch dort, wo der Darm frei im ventralen Sinus liegt, scheint die „Basalmembran“ seine einzige Umhüllung zu sein. Meist liegt er ventral dem Parenchym auf, das sich auch seitlich eine Strecke weit an ihm hinaufziehen kann, ohne ihn ganz zu umschließen, oder das sich sogar zu einer Art ventralen Mesenteriums auszieht.

Eine Kloake, im Sinne eines Anal- und Genitalöffnungen vereinigenden ektodermalen Hohlraums, existiert, wie schon CAMERANO (1888, p. 41) einwandfrei bewies, bei beiden Geschlechtern von *Gordius*. Die Kloake von *G. aquaticus* ♂ ist ein vertikal

orientierter, verkehrt flaschenförmiger Hohlraum, in dessen weiten inneren Abschnitt dorsal der Darm, lateral die Vasa deferentia einmünden (Fig. 24 *cl.*). Der äußere, halsartig verschmälerte Teil führt zu der ziemlich engen ventral gelegenen Mündung, die nach hinten von der Schwanzgabel noch weit überragt wird. Die epitheliale Auskleidung der Kloake, in der zahlreiche Drüsenzellen vorkommen, stammt vom Ektoderm, wofür auch beim erwachsenen Tier der starke, mit Höckern und Borsten besetzte Cuticularüberzug Zeugnis ablegt.

Eine Streitfrage bildet noch die Verwendung der männlichen Kloake als Begattungsorgan. Die erste Behauptung, daß der Endteil derselben als „Bursa copulatrix“ ausgestülpt werden könne, rührt von VEJDOVSKÝ (1886) her. Seinen Angaben wurde aber von CAMERANO, v. LINSTOW und VILLOT (1891) entschieden widersprochen. Obgleich ich die Vorgänge bei der Kopulation nicht aus eigener Anschauung studieren konnte, glaube ich ebenso entschieden an der VEJDOVSKÝschen Ansicht festhalten zu müssen, und zwar aus folgenden Gründen. Einmal spricht dafür die Oberflächenstruktur der Cuticula in der Kloake, die zahlreiche kräftige Borsten und Haken aufweist, die in der Ruhelage gegen die Öffnung hin gerichtet sind. Diese Bewaffnung hat in solcher Lage gar keinen zweckmäßigen Sinn, und ohne diesen würde sie schwerlich entstanden sein. Sie könnte höchstens das Eindringen eines Gegenstandes von außen in die Kloake verwehren, doch ist gar keine solche Gefahr abzusehen. Denkt man sich dagegen die Kloake ausgestülpt, wobei die Samenleitermündungen in die Nähe der Spitze des nun etwa plump-zapfenförmigen Organs geraten, so hindern die Stacheln nicht, daß dieses als Penis in die weibliche Kloake eingeführt werde, wirken dagegen als Widerhaken. Solche aber sind an Begattungsorganen ein keineswegs seltenes Vorkommnis. Der gemutmaßten Verwendung dieses Apparates entspricht sehr gut die Anordnung der Kloakenmuskulatur (Fig. 25a u. b, 24 *cl.m.*). Die mächtigen, von der Kloake radiär ausstrahlenden Muskelbündel (auf dem Querschnitt oft von Flügelform) können allerdings nur zum Zurückziehen derselben dienen, sichern aber, wenn das Begattungsorgan ausgestülpt ist, den innigen Verband der kopulierenden Individuen, indem sie die Widerhaken fest ziehen, und befördern mit ihrem auf das Parenchym ausgeübten Zug (und damit dem Druck auf die Samensäcke) vielleicht auch die Energie der Ejakulation. Die Ausstülpung der Kloake, zu der sicherlich viel weniger Kraft erforderlich ist, wird wahrscheinlich

von den spärlichen tangentialen Muskelfasern mit Unterstützung des Zellkörperurgors bewirkt.

Beim ♀ (*G. tolosanus*) existiert auch als Ausführungsweg des Darmes und der Geschlechtsorgane nur eine fast terminal gelegene, ein wenig auf die Bauchseite verschobene Oeffnung (Fig. 27a). Der Raum, in den diese führt, kann daher mit demselben Rechte wie beim ♂ als Kloake (*cl.*) bezeichnet werden. Die weibliche Kloake ist ähnlich orientiert wie beim ♂ und erhält von vorn her die Mündung des Atriums, das durch eine Epithelduplikatur von ihr geschieden wird. Oberhalb dieser Mündung setzt sie sich noch ein Stück weit in vertikaler Richtung fort und geht dorsal in den Darm über. Sie ist von einschichtigem Epithel, wie es scheint ohne cuticulare Bekleidung, überzogen.

### Generationsorgane.

Die Gordiiden sind getrenntgeschlechtlich. Ein Vorherrschen des einen Geschlechts an Zahl ist nicht beobachtet worden. Sekundäre Geschlechtscharaktere fanden sich in der Struktur des Integuments und der Sinnesorgane ausgesprochen und wurden an den entsprechenden Stellen erwähnt. Meist übertreffen die ♀♀ die ♂♂ etwas an Länge und Dicke. Das bequemste äußere Kennzeichen der letzteren bietet das bei unseren Arten stets tief gespaltene Schwanzende, das beim ♀ höchstens flach eingekerbt (*G. tolosanus*), meist aber einfach abgerundet ist. Wie es bei parasitischen Organismen die Regel ist und auch bei den Gordiiden wegen der schwierigen Wirtswechselverhältnisse zu erwarten steht, sind bei diesen in beiden Geschlechtern die Zeugungsorgane äußerst mächtig entwickelt. Alle freilebend im Wasser angetroffenen Gordiiden sind geschlechtsreif. Die kurze Zeit des freien Lebens ist ausschließlich dem Geschäft der Begattung und der Eiablage gewidmet.

**A. Die weiblichen Geschlechtsorgane.** Ihre Teile sind:

- 1) zwei den Wurmkörper symmetrisch längs durchlaufende epitheliale Röhren: Eierstockschläuche, MEISSNER 1856; Ovidukte, GRENACHER 1868; Eibehälter, VEJDOVSKÝ 1888; tubes ovariens, VILLOT 1890; Uteri, MONTGOMERY 1903;
- 2) metamer sich folgende seitliche Ausstülpungen der Längsröhren, welche die Keim- und Reifestätten der Eier sind: Ovarien, GRENACHER 1868, VEJDOVSKÝ 1888, 1894, MONTGOMERY 1903; grappes ovigères, VILLOT 1889

3) enge schlauchförmige Verlängerungen der Längsröhren nach hinten, welche die Ausführung der reifen Eier besorgen: Tuben, MEISSNER 1856; Ovidukte, GRENACHER 1868, VILLOT 1887, VEJDOVSKÝ 1888 („Eileiter“), MONTGOMERY 1903;

4) ein unpaarer Abschnitt mit drüsiger Wandung, in den die Eileiter einmünden: vorderer Abschnitt des Uterus von MEISSNER 1856 und GRENACHER 1868; Uterus, VILLOT 1887; Atrium, VEJDOVSKÝ 1888, MONTGOMERY 1903;

5) die Samentasche (Receptaculum seminis), die ebenfalls dorsal in den eben genannten Abschnitt mündet;

6) ein geräumiger kaudaler unpaarer Abschnitt, mit dem unter No. 4 genannten durch eine von einer Ringfalte eingeengte Oeffnung kommunizierend; ebenfalls mit drüsiger Wandung, am kaudalsten Ende sich mit dem dorsal einmündenden Darm zu einer kurzen Kloake vereinigend: von MEISSNER und GRENACHER zum Uterus, von VEJDOVSKÝ (1888) zum Atrium gerechnet; Vestibulum<sup>1)</sup> VILLOT 1887; Kloake, MONTGOMERY 1903.

Man erkennt, daß die Namen der einzelnen Abschnitte des weiblichen Genitaltrakts von *Gordius* grobenteils der Wirbeltieranatomie entlehnt und nach der annähernden Uebereinstimmung der Lagebeziehungen an den Wurm vergeben sind. Bei der morphologischen Vielgestaltigkeit der Zeugungsorgane im Tierreiche wird man sich bei der begrifflichen Abgrenzung ihrer Teile vornehmlich an ihre physiologischen Merkmale halten müssen. Ovarium bezeichnet in diesem Sinne stets die Keimstätte der Eier, den epithelialen Mutterboden der Keimzellen; doch können auch zahlreiche lokalisierte Keimstätten, dann meist unter Bildung eines mehr oder weniger reich gegliederten Hohlorganes, zu einem zusammengesetzten Ovarium sich vereinigen (wie z. B. bei den Insekten, wo man dann die einzelnen Keimstätten als Eiröhren unterscheidet). Unter Ovidukten versteht man gewöhnlich röhrenförmige, nur zu kürzerem Verweilen der Eier beim Durchtritt aus dem Ovarium nach außen dienende Gebilde. Uterus bedeutet dagegen einen mehr oder weniger geräumigen Abschnitt des Genitalsystems, der zum vorläufigen Aufenthalt befruchteter Eier, eventuell während des Ablaufs der ersten Entwicklungsvorgänge, bestimmt ist; von einem Uterus kann man darum nur bei solchen Tieren sprechen, bei denen eine innere Befruchtung und eine mehr oder weniger weit fortschreitende Entwicklung der Eier innerhalb des mütterlichen Organismus stattfindet. Uneigentlich gibt man diesen Titel aber auch solchen Organen, die dem Ei gewisse schützende oder ernährende

1) Allerdings schreibt V. dem Vestibulum eine cuticulare Auskleidung zu.

Zutaten (Schale etc.) liefern (wie bei Gastropoden, Amphibien u. a.).

Wir bezeichnen demzufolge die unter No. 1 und 2 genannten Gebilde bei *Gordius* zusammen als Ovarium und unterscheiden sie als Ovariallängsgänge und Ovarialdivertikel; No. 3 mit GRENACHER und den späteren Autoren als Ovidukte; No. 4 als Uterus, aber nur im weiter gefaßten Sinne, insofern als dort zwar die Eier befruchtet werden und eine gallertige Hülle erhalten, ohne jedoch länger zu verweilen; die Embryonalentwicklung vollzieht sich außerhalb des mütterlichen Organismus. Bezüglich des Receptaculum seminis bestehen keine Zweifel. Die Namen Atrium und Kloake werden dagegen in sehr schwankendem Sinne gebraucht; ich behalte den ersteren ausschließlich dem unter No. 6 bezeichneten Raum vor. Die Ausdehnung der Kloake ist durch die Einmündungsstelle des Darmes und des Atriums und durch die kaudale Körperöffnung (Anogenitalporus) gekennzeichnet (Fig. 27 *cl.*).

Die Ovariallängsgänge (Fig. 30 *ov.l.*) sind geräumige Röhren, die sich von der Oesophagealregion bis zum Hinterende erstrecken und deren Lumen nur gelegentlich durch reife Eiermassen in den Divertikeln verdrängt wird. Sie sind in mehr oder weniger dünnen Membranen (sogen. „Mesenterien“) des parenchymatösen Bindegewebes aufgehängt und grenzen dorsal an den Rückenkanal, ventral an den Darmsinus. Sie besitzen eine selbständige, einschichtig-epitheliale Wand, deren Zellen im größten Teile des Körpers sehr flach, nur im kaudalen höher sind. Dieses begrenzende Epithel entspricht einem Keimepithel, d. h. aus ihm nehmen lokal die Keimzellen ihren Ursprung, während der Rest steril bleibt und ein Behältnis der freien Eier bildet. Ausgezeichnet und als echtes Epithel aufs deutlichste charakterisiert ist dies Gonothel durch den Besitz einer Cilienbekleidung auf der freien Oberfläche des kaudalsten Abschnittes, die sich rückwärts in die Ovidukte fortsetzt, nach vorn ein Stück weit über die hintersten Ovarialdivertikel hinausgeht.

Die einzige positive Beobachtung über die ontogenetische Entstehungsart der Längsröhren rührt von VEJDOVSKÝ (1888) her, der das Auftreten derselben zeitlich vor den Mesenterien konstatierte. Da wir aber wissen, daß epitheliale Organe nur aus epithelialembryonalem Gewebe ihren Ursprung nehmen und daß sich dieser Prozeß stets unter dem mehr oder minder deutlichen Bilde einer Faltung (Ausstülpung, wobei auf das Vorhandensein des Divertikellumens am wenigsten Gewicht fällt) abspielt, nie auf eine solide Einwucherung zurückzuführen ist<sup>1)</sup>, so dürfen wir

1) Aus phylogenetischen und ontogenetischen Beobachtungen erhellt, daß alle Zellen des Metazoenkörpers einst zweipolig differen-

schließen, daß auch das epitheliale Gonadenrohr von *Gordius* als Divertikel eines epithelialen Embryonalorgans entstanden ist, und daß noch seine Ausmündung in die Kloake die Stelle bezeichnet, von der diese Ausstülpung ausgegangen ist.

Die Ovarialdivertikel (Fig. 30 *div.*) sind seitliche (distale) Wucherungen des Keimepithels, die eine Strecke hinter dem vorderen blinden Ende des Längsganges beginnen und sich in ununterbrochener Folge bis zum kaudalen Ende (Beginn der Ovidukte) fortsetzen. Ihre ansehnlichste Entwicklung erfahren sie im mittleren Körperabschnitt; gegen die beiden Enden nimmt ihr Umfang und die Zahl der in ihnen produzierten Keimzellen ab. Die Ovarialdivertikel sind die eigentlichen Bildungs- und Reifestätten der letzteren. Der Name wurde mit Rücksicht darauf gewählt, daß die Ovarien sich meist unter dem Bilde einer lateralen Ausstülpung des Keimepithels darstellen, in die sich das Gonocöl selbst fortsetzt. Betrachtet man jedoch die ersten Ovarien im vordersten Teil des Längsganges, so findet man zwar die Eizellen peripher gruppiert, die Mitte der „Ausstülpung“ aber von einem lockeren Gewebe erfüllt, dessen Zellen eine epitheliale Anordnung nicht zeigen, sondern durch unregelmäßige Fortsätze netzig miteinander verbunden erscheinen (ähnlich, wie es etwa in der Schmelzpulpa der Fall ist). Das Divertikellumen scheint demnach erst sekundär durch teilweise Resorption dieses Zwischengewebes, das sich nur spärlich als verbindendes Element zwischen den Eizellen erhält, zu entstehen. Die Herkunft desselben erklärt sich aus der Betrachtung des Längsgangepithels im vordersten, engen, noch divertikkelosen Abschnitt. Hier zeigen sich nämlich die Zellen mit großen, hellen Vakuolen erfüllt deren Vermehrung und Vergrößerung dann in den Divertikeln eine sternförmige Gestalt des Protoplasmakörpers bedingt. — Die Eizellen wölben sich in den reifen Ovarien gegen das Parenchym, resp. den zwischen der Divertikelwand und dem Parenchym bleibenden Spaltraum vor, fallen jedoch zur Entleerung

---

ziert und zu epitheliale Verbande vereinigt gewesen sind. Wichtig ist, daß alle Epithelien sich in Kontinuität voneinander herleiten. Es scheint, daß Zellen, die einmal aus dem epithelialen Verbande ausgetreten sind, ihre bipolare Struktur zugunsten einer multi- oder apolaren aufgegeben haben, nie wieder echte Epithelien bilden können; allen sekundär aus mesenchymatischen Zellen erzeugten flächenhaften Bildungen (Endothelien etc.) fehlt das Vermögen zur Erzeugung spezifisch epitheleigener Oberflächenstrukturen (Cuticula, Cilien, Stäbchen).

in den Binnenraum des Blindsackes und gelangen aus diesem in den Längsgang. Bei voller Entwicklung verdrängen die Eiermassen das Parenchym bis auf eine dünne, zwischen jene und die Muskelschicht eingeschobene Zelllage. Die öfters betonte mehr oder weniger regelmäßig fächerförmige Anordnung der Eier, der wenig allgemeine Bedeutung zukommt, ist lediglich durch die Bildung sekundärer Lappchen an dem ursprünglichen Ovarialwulst zu erklären.

Die Eier erscheinen in den Divertikeln kugelförmig. In dem grobvakuolären Protoplasma sind reichliche Dottermengen aufgespeichert. Eine eigene Membran existiert nur als zarte Verdichtungszone des peripheren Plasmas; von Hilfszellen gelieferte Hüllen scheinen zu fehlen. Der kreisrunde Kern zeigt feinwabige Struktur und großen Nucleolus. Im Ovariallängsgang liegen die Eier eng zusammengedrängt und erscheinen gegeneinander abgeplattet.

Die Ovidukte sind direkte Fortsetzungen der epithelialen Ovariallängsgänge, die sich ihnen kaudalwärts unter rasch zunehmender Verengerung ihres Durchmessers angliedern. Von ihrer Ursprungsstelle aus den Längsgängen ziehen die Ovidukte als dünne Kanäle zunächst ventralwärts, biegen sich dann wieder aufwärts und münden beiderseits in hornförmige Divertikel des Uterus (Fig. 27 *ovd.*). Ihre Wandung besteht aus einem einschichtigen, Cilien tragenden Epithel. Nach außen ist dasselbe umhüllt von einer aus der Umwandlung der benachbarten Parenchymelemente zu kontraktile Fasern (vergl. p. 37) hervorgegangenen zirkulären und teilweise auch longitudinalen Muskelhülle.

Das Receptaculum seminis (Fig. 27, 30 *rec.s.*) ist ein beutelförmiges Organ, das seine größte Weite in demjenigen Teile erlangt, wo es seitlich neben dem Darmsinus eingebettet liegt. Gegen die (mediane) Einmündungsstelle in den Uterus hin zieht es sich in einen schlauchförmigen Hals aus. Bei geschlechtsreifen Weibchen ist es meist prall mit Sperma angefüllt; vor der Begattung (bezw. nach der Entleerung) ist seine Wand schlaff und vielfach gefaltet (wie auf Fig. 27 *rec.s.*). Letztere besteht aus einem einschichtigen Cylinderepithel; die Zellen desselben sind höher im ausleitenden Abschnitt (Hals), im übrigen ziemlich flach, derart, daß der Protoplasma-körper der Zelle durch den großen rundlichen Kern vorgewölbt wird, was dem Epithel eine unebene innere Oberfläche verleiht. Das Protoplasma zeigt die „grobgranuläre“ (großwabige) Beschaffenheit sekretorischer Zellen. Ob die durch Eisenhämatoxylin stark

geschwärzte Basis der Zellen Muskelfibrillen enthält, wie es mir an manchen Stellen sehr wahrscheinlich wurde, kann ich nicht sicher entscheiden. Der Halsteil ist von einem starken Ringmuskel mesenchymatischer Fasern umgeben.

Der Uterus ist ein plump-spindelförmiges Organ mit drüsigen Wandungen, in welches vorn, medioventral, die Samentasche, seitlich die Ovidukte in zwei hornförmige Fortsätze einmünden (Fig. 27 *ut.*). Der Hohlraum des Organs ist kaudal durch einen von der ventralen Fläche sich erhebenden Parenchymwulst gegen das Atrium abgesetzt, von dem er sich auch durch die Beschaffenheit seiner Wandung leicht unterscheidet. Das Uterusepithel sendet zahlreiche, weit in das Lumen vorspringende Zellbüschel aus; an den Zellen dieser letzteren sowohl, wie an denen des wandständigen Epithels fällt die Tendenz auf, pseudopodienartige Fortsätze („Zotten“) zu bilden, die sich beträchtlich über die freie Oberfläche gegen das Lumen erheben (Fig. 28). Das Protoplasma der Zellen, ebenso die dichtgedrängten rundlichen Kerne zeigen einen grobwabigen Bau. Seine muskuläre Umkleidung verdankt auch der Uterus den in longitudinalen und zirkulären Zügen angeordneten kontraktilen Mesenchymzellen.

Das Atrium (Fig. 27 *atr.*) schließt sich dem Uterus, von dem es gewissermaßen nur einen kaudalen Abschnitt darstellt, unmittelbar mit geräumiger Kommunikationsöffnung an. Seine Wandung bezeichnet v. LINSTOW (1889, p. 260) als ein „Netzwerk einzelliger Drüsen“. Allerdings zeigt das drüsige Epithel eine eigenartige Entwicklung. Günstig orientierte Schnitte zeigen, daß das Lumen des Atriums durch radiär angeordnete Epithelvorsprünge eingeengt wird. Ein senkrecht zu deren Längsrichtung geführter Schnitt zeigt aber, daß es sich nicht um isolierte zottenartige Vorstülpungen handelt, sondern daß seitliche Verbindungen zwischen den einzelnen Leisten bestehen, so daß hier in der Tat das Bild eines Netzwerkes vorgetäuscht wird. Aus dem Vergleich mit dem Längsschnitt ergibt sich jedoch, körperlich gedacht, ein System gegen die Peripherie blind geschlossener, gegen das Zentrum offener Radialtuben, im ganzen also annähernd das Bild einer sehr regelmäßigen zusammengesetzten tubulösen Drüse. Ein wichtiger Unterschied jedoch gegenüber den normalen Drüsentubuli (etwa der Vertebraten) besteht hinsichtlich der Orientierung der secernierenden Zellen. Die Zelleisten, welche in unserem Falle die Lumina der einzelnen Blindröhren voneinander scheiden, sind keine Epithelduplikaturen, der freien, nach innen gekehrten

Zellfläche liegt nicht die basale diametral gegenüber; vielmehr liegen die Basen sämtlicher Zellen in einer Fläche, nämlich am äußersten Umfang der Atriumwand (Fig. 29 *f.*). Demzufolge ist der Basalteil der am weitesten gegen das zentrale Lumen vorspringenden Zellen in einen langen, schmalen Fortsatz ausgezogen, der, wie die anderen, mit mehr oder weniger breiter Basis aufsitzenden Zellen, bis zur Grenze gegen die mesodermale Hülle reicht. Der abgebildete Schnitt (Fig. 29) ist zwar nicht sehr übersichtlich orientiert, bietet aber den Vorteil, die radialen Tubuli sowohl im Längs- (*a*), als im Querschnitt (*b*) zu zeigen. Das Protoplasma der Zellen zeigt eine großwabige Struktur, wie sie sekretorisch tätigen Zellen eigentümlich ist. Fibrilläre Differenzierungen der Wabenwandungen endigen basal mit schwärzbaren Verdickungen, durch deren horizontale Verbindungen eine dem Epithel zugehörige Basalmembran gebildet wird. Die muskulöse Umhüllung des Atriums wird wie beim Uterus von zirkulär und longitudinal verlaufenden mesenchymatischen Faserzellen geliefert (Fig. 29 *m.*).

Die morphologische Bedeutung des „Uterus“ und des „Atrium“ ist noch nicht völlig klargelegt. CAMERANO (1888, p. 42) äußert sich hierüber folgendermaßen: „A mio avviso l'atrium di VEJDOVSKÝ (l'uterus di VILLOT) è da considerarsi come una dilatazione a mo' di diverticolo laterale dell' ultimo tratto del canal digerente; dilatazione che accoglie le aperture degli ovidotti e quella del receptaculum seminis.“ Wir haben die Kloake des ♀ schon oben (p. 44) morphologisch abzugrenzen versucht und sie der des ♂ völlig homolog gefunden; wie diese als Penis, dient jene wahrscheinlich als Vagina. Homolog sind demnach ferner die äußeren Mündungen der Samenleiter mit der unpaaren Mündung des Atriums in die Kloake; dagegen entsprechen also die Mündungen der Ovidukte in den Uterus den äußeren Stomata der Spermadukte nicht. Es wird aus diesen Gründen sehr wahrscheinlich, daß der gesamte accessorische Apparat der weiblichen Generationsorgane von Gordius ein Produkt der kaudalen Enden der Genitalröhren selbst ist. Danach sind das Receptaculum seminis sowohl als Uterus und Atrium entstanden zu denken als eine Fortbildung der drüsige Wandungen gewinnenden, zunächst selbständig sich erweiternden, dann median verschmelzenden Endabschnitte der Ovidukte. Besteht diese Deutung zu Recht, so ergibt sich sogleich die vollkommene Homologie im Bau der männlichen und weiblichen Genitalorgane.

**B. Die männlichen Geschlechtsorgane.** Der männliche Geschlechtsapparat von *Gordius* erscheint bei weitem einfacher gebaut als der weibliche. Bei reifen Tieren findet man nur zwei ungliederte, langgestreckte, mit Spermien erfüllte Hohlräume (Fig. 24, 25 s.s.), die nach Lage und Ausdehnung ziemlich genau den Eiröhren entsprechen und die am Hinterende mit engen Ausführungskanälen (*v.d.*) unmittelbar in die Kloake, etwas ventral und seitlich vom Darm, einmünden. Diese Hohlräume wurden von VILLOT (1891) als „tubes testiculaires“, von VEJDOVSKÝ (1886), der den Ausdruck „Hoden“ der eigentlichen Keimzone (s. u.) vorbehielt, sehr glücklich als „Samensäcke“ bezeichnet. Schon MEISSNER (1856, p. 104) betonte, daß diese Säcke nicht nur Lücken im Zellkörper wären, sondern selbständige, wenn auch sehr flache und oft nur einer äußerst dünnen homogenen Membran mit vereinzelt eingestreuten Kernen gleichende Wandungen besäßen. Ähnliches berichtet MONTGOMERY (1903, p. 453) für *Paragordius varius*; der ganze Samensack sei „lined by a thin epithelium with much flattened and sparsely distributed nuclei“. Ich habe ein derartiges Epithel, das den ganzen Samensack auskleidet, nie beobachten können; nur bei einigen Individuen von *G. tolosanus* hatte es sich, im Anschluß an das Vas deferens, noch eine beträchtliche Strecke weit im kaudalen Abschnitt erhalten. Die Regel scheint aber für beide von mir untersuchte Species zu sein, daß dieses Epithel, ausgenommen am Vorderende des Samensackes (s. u.), zu Grunde geht. VEJDOVSKÝ (1886) bemerkt hinsichtlich der Begrenzung der Samensäcke: „Die Zellen der Samensackwandungen sind meist schön epithelartig angeordnet und lassen sich als eine Fortsetzung am Mesenterium verfolgen.“ Die Zellen, die VEJDOVSKÝ im Auge hat, unterscheiden sich, wie sowohl des genannten Forschers Fig. 96 und 97 als meine Präparate zeigen, in ihrem Habitus durchaus nicht von den übrigen Parenchymzellen und es ist auch nur natürlich, daß die einen Hohlraum begrenzenden Parenchymzellen eine ziemlich regelmäßig schichtartige Anordnung annehmen müssen; um ein Epithel handelt es sich aber nicht. Daß diese zellige Umkleidung des Samensackes nicht einem Keimepithel entspreche, wurde auch von VEJDOVSKÝ scharf erkannt.

Die ersten genaueren Angaben über den keimproduzierenden Abschnitt der männlichen Organe, den eigentlichen Hoden, von *Gordius* verdanken wir v. LINSTOW (1889), der bei jüngeren Larven eine epitheliale Auskleidung des ganzen späteren Samensackes vorfand, das Fortschreiten des Spermabildungsprozesses in

der Richtung von hinten nach vorn konstatierte und der auch das Fehlen des Keimepithels in denjenigen Abschnitten des Samensackes, die flottierende Spermien enthalten, betonte. Die Elemente des Keimepithels bezeichnet er als spindelförmig; er beobachtete ihre Vergrößerung, Teilung und die Umwandlung der Teilstücke in Spermatozoen. Diese Angaben über das Schicksal des Hodenepithels wurden von VEJDOVSKÝ (1894) im wesentlichen bestätigt; er fand dasselbe im vorderen Drittel des Samensackes, das demnach den eigentlichen Hoden darstellt, erhalten und beschrieb ausführlich die Entwicklung der Samenfäden.

Ich glaube, daß eine allgemein geltende Angabe über die Ausdehnung des männlichen Keimepithels nicht gegeben werden kann, daß sich diese vielmehr durchaus nach dem Alter der Larve richtet. Die ursprüngliche Sackgonade muß wohl in toto als Hoden bezeichnet werden (wie es auch MONTGOMERY tut). Die Zellen der Gonadenwand liefern wahrscheinlich ausnahmslos Spermatoγονien; eine Sonderung der Keimepithelzellen in ein steriles Gonothel und Samenmutterzellen hat also entweder überhaupt noch nicht stattgefunden, oder das erstere wird bei der Geschlechtsreife aus besonderen Ursachen rückgebildet. Da mir fast nur freilebende Individuen zur Untersuchung vorlagen, so fand ich die Auflösung des Keimepithels meist noch viel weiter gegen das vordere blinde Ende des Samensackes vorgeschritten, als VEJDOVSKÝ angibt. Hier fanden sich meist, neben fast reifen Spermatischen, kompakte Zellmassen (Spermatocyten?); die Wandung wurde von einem sehr niedrigen Epithel gebildet, das weiter kaudalwärts nur noch von wenigen flach der parenchymatösen Wandung angelegten Zellen repräsentiert und bald danach völlig vermißt wurde. Meine Beobachtungen zur Spermatoγονese sind so geringfügig, daß ich diesen schwierigen Gegenstand hier lieber ganz übergehe, bis sich mir Gelegenheit bietet, diese Lücke durch die Untersuchung eines größeren Larvenmaterials auszufüllen.

Das fertige Spermatozoon ist durch seine ungewöhnliche Form, die zunächst an die der Ascaridenspermien erinnert, bemerkenswert. Es besitzt einen langgestreckten Kopfteil, der den stabförmigen Spermakern (Fig. 26b *k*), umgeben von einem ansehnlichen Protoplasmanmantel, enthält. Der Querschnitt ist kreisförmig. Die hintere, etwa gleich lange Hälfte ist gegen die vordere etwas verbreitert und endet stumpf zugespitzt. Ein beweglicher Schwanzfaden fehlt bei unseren Arten (wogegen *Paragordius varius* nach MONTGOMERY ein „long, cytoplasmatic flagellum“ zukommt).

Dicht hinter dem Kern finden sich nebeneinander zwei durch Eisenhämatoxylin schwärzbare Punkte (Fig. 26a—c), mit denen in Zusammenhang sich gelegentlich eine unscharfe dunkle Linie in den Schwanzteil hinein erstreckt. Oft scheinen sie durch eine unscharf begrenzte dunkle Zone derart miteinander verbunden, daß man sie für das optische Durchschnittsbild eines Ringes halten kann. Je nach dem Grade der Schwärzung läßt sich auch noch in dem Schwanzteil ein unscharf begrenztes rundliches Gebilde sichtbar machen (Fig. 26c). Ueber die Bedeutung des letzteren habe ich keine Vermutung. Der hinter dem Kern sich findende doppelpunkt- oder ringförmige Körper dürfte wohl nach Form und Lage dem distalen Centrosoma der geschwänzten Spermatozoon entsprechen und würde demnach das „Mittelstück“ bezeichnen.

Die Ausführungsgänge der Samenbehälter fand MEISSNER (1856) unweit vor der Geschlechtsöffnung zu einem unpaaren Vas deferens vereinigt. GRENACHER (1868) gab eine gute Abbildung von zwei getrennt in die Kloake mündenden Samenleitern. Diese entstehen nach VEJDOVSKÝ (1886) aus den Wandungen der Samensäcke als enge Kanäle und münden nach kurzem Verlauf in die Kloake. Die Beziehungen dieses unzweifelhaft epithelialen Rohres zu den parenchymatösen Wänden des Samensackes blieben jedoch undeutlich. Man kann aber an günstigen Schnitten beobachten, daß der Samenleiter ein dem Parenchym und damit der Wand des Samensackes gegenüber völlig selbständiges Gebilde ist (Fig. 25a v.d.). Oft ragt er mit seinem inneren Stoma, daß sich in diesem Falle trichterförmig erweitert zeigt, ein kurzes Stück weit frei in das Lumen des Samensackes hinein (*Gordius aquaticus*). Ich habe hierdurch den Eindruck gewonnen, daß dieser epitheliale Samenleiter der Rest des, wie eben gezeigt, ursprünglich wahrscheinlich in größerer Erstreckung vorhandenen männlichen Gonadenrohres sein muß. Daß dieser Rest bald mehr, bald weniger ansehnlich erhalten ist, liegt im Wesen des oben erörterten Prozesses, der zur Auflösung des männlichen Gonothels führt. Der Samenleiter wäre also völlig homolog dem weiblichen Gonodukt: das verjüngte kaudale Ende des epithelialen Genitalrohres. Weniger leicht ist es sich zu überzeugen, daß auch der trichterförmige Rest des männlichen Genitalrohres Flimmerepithel trägt. Unter den sehr zahlreichen Schnittserien durch die entsprechende Region sind nur wenige Präparate, welche das freie trichterförmige Ende des Gonoduktes deutlich zeigen und etwas von dem Cilienbesatz erkennen lassen. Trotzdem glaube ich an dem geschilderten Verhalten nicht

zweifeln zu dürfen. — Die Wandung des kurzen und engen Spermaduktes besteht aus hohen, sehr schmalen Cylinderzellen, an denen ich Spuren sekretorischer Tätigkeit (*Paragordius*, MONTGOMERY) nicht wahrnahm. Auf die epitheliale Wand folgt nach außen eine dicke, aus kleinen, spindelförmigen Fasern gebildete zirkuläre Muskelschicht.

Bei einigen Individuen von *Gordius tolosanus* ♂ zeigten sich die kaudalen Oeffnungen der Spermadukte einander bis zur Verschmelzung genähert, (ohne daß ich indessen ein so langes unpaares Vas deferens gefunden hätte, wie es MEISSNER (1856, Fig. 21) zeichnet). Bei dieser Art scheint auch gelegentlich das Epithel des inneren Stoma weniger abrupt zu endigen, sondern sich noch eine geraume Strecke, der Wand des Samensackes eng angeschlossen, in diesen fortzusetzen.

Ueber die Verrichtungen der Kloake als Begattungsorgan s. o. p. 43.

### Zur morphologischen Deutung der Körperhöhlen.

Eine besonders noch zu beleuchtende Schwierigkeit in der Morphologie der Gordiiden bietet die Frage, ob man ihnen eine echte sekundäre Leibeshöhle zuschreiben dürfe oder nicht. VEJDOVSKÝ kommt in seinen Arbeiten zu einer bejahenden Beantwortung dieser Frage. Die Zulässigkeit seiner Anschauung wird jedoch von ZIEGLER (1898) in Zweifel gezogen. Bevor wir unsere eigene Auffassung entwickeln, müssen wir demnach noch den hierher gehörenden Literaturangaben, besonders den Ausführungen VEJDOVSKÝS unsere Aufmerksamkeit zuwenden.

Nach VILLOT (1887 etc.) existiert bei Embryonen von *Gordius* „une véritable cavité du corps (Blastocoele)“, die später durch die Entwicklung der mesodermalen Gewebe völlig verdrängt wird. Der Perintestinalraum (Darmsinus) ist eine sekundäre, durch Resorption des Parenchyms entstandene Bildung. Eine Anordnung der mesodermalen Elemente zu epithelialen Blättern (Peritonealmembran, Mesenterien) wird bestritten.

v. LINSTOW (1889, p. 257) erklärt ohne nähere Begründung den Darmsinus für eine „Leibeshöhle“.

Eine gründliche Untersuchung hat nur VEJDOVSKÝ (1894) der Leibeshöhlenfrage bei *Gordius*, gewidmet und wir müssen seinen Gedankengang hier ausführlicher rekapitulieren.

Als erstes bekanntes ontogenetisches Stadium des Mesoblasts

fand er, „zwei Zellschichten, welche . . . sich unterhalb der Hypodermis erstrecken, . . . . Bei den erwachsenen Gordien entsteht aus der einen Zellenlage die Längsmuskelschicht, die andere wird noch heute von den meisten Autoren als ‚Parenchym‘ oder ‚Zellgewebe‘ bezeichnet, während ich sie schon vor Jahren als echtes, die Leibeshöhle auskleidendes Peritoneum bezeichnet habe“ (l. c. p. 663). Die Leibeshöhle selbst demonstriert VEJDOVSKÝ zuerst an seiner Fig. 79, einem Querschnitt durch die Mitte eines jungen Exemplares von *Gordius pustulosus* ♂; dieser zeigt dorsal einen weiten unpaaren, ventral einen kleineren Hohlraum, in dem der Darm verläuft<sup>1)</sup>; diese Räume sind gegeneinander sowie gegen die Muskelschicht durch einschichtig aber unregelmäßig angeordnete flache Zellen, die „somatische Peritoneallamelle“, begrenzt, von denen der Autor selbst sagen muß, „daß sie eher als eine die Muskelschicht bedeckende Bindegewebsschicht erscheinen“ (p. 670). Ein splanchnisches Peritonealblatt fehlt vollkommen, dagegen wird die horizontale Lamelle, die beide Hohlräume scheidet und den Darm dorsal tangiert, befremdenderweise, aber mit dem Hinweis auf das Fehlen der Geschlechtsorgane, als Mesenterium gedeutet. Auf diese Grundlage, die Bekleidung der Innenfläche der Muskelschicht mit einer Gewebsschicht von höchst zweifelhaftem epithelialen Charakter, baut VEJDOVSKÝ seine Folgerung, „daß man es bei Gordiiden mit der echten Leibeshöhle zu tun hat, auch wenn kein Darmperitoneum vorhanden ist, daß somit die epitheliale Bedeckung der Muskelschicht ursprünglicher ist als die Zellen, welche in gewissen Körperregionen und zu gewissen Zeiten als das sogen. Parenchym oder das Zellgewebe die Leibeshöhle erfüllen“ (p. 671). Ich kann aber der Beschreibung nichts anderes entnehmen, als daß die Zellen des primären Mesoblasts, soweit sie nicht zu Längsmuskelzellen umgewandelt sind, anfangs spärlich sind und dann bei Lagerung in dünnen Schichten gelegentlich (wie VEJDOVSKÝ es von der vorderen Körpergegend desselben Stadiums berichtet) epithelähnliche Anordnungen annehmen können. Außerdem: eine epitheliale Cöloanlage ohne splanchnisches Blatt ist doch theoretisch ganz undenkbar.

1) Warum VEJDOVSKÝ die „Periintestinalhöhle“ wenig älterer Stadien, die doch augenscheinlich auf diesen Raum zurückgeht, „nach allen Gestaltsverhältnissen“ als primäre Leibeshöhle bezeichnet, scheint unverständlich. Sie verdiente den Titel einer echten Leibeshöhle mindestens mit demselben Rechte wie der Rückenkanal.

Willkürlich ist es auch, wenn VEJDOVSKÝ am äußersten Vorderende, wo der „Zellkörper“ schon bei den jungen Stadien als eine kompakte Masse auftritt, und wo auch die Muskelschicht von gleichwertigen „Parenchym“-Zellen vertreten wird, diejenigen mesoblastischen Zellen, die unmittelbar den Oesophagus umlagern, als „splanchnisches Peritoneum“ bezeichnet. Dabei scheint mir nichts gewonnen, wenn man hier sowohl, wie am Hinterende, wo auch schon auf den frühesten Stadien die Leibeshöhle durch das kompakte Parenchym verdrängt ist, also der epitheliale Charakter des Peritonealgewebes fehlt, diesen Umstand auf die Tätigkeit von Lymphoidzellen zurückführt. Daß den Mesoblastzellen, besonders den embryonalen, amöboide Beweglichkeit zukommt, scheint sehr plausibel, aber gerade dieser Umstand zwingt uns, die epitheliale Natur der Cölobbegrenzung in Zweifel zu ziehen, womit wir uns dann der allerdings nicht eben präzis formulierten, im Prinzip wohl nicht ganz verfehlten, von VEJDOVSKÝ aber etwas zu sehr unterschätzten Ansicht VILLOTS um ein Stück nähern würden.

Ist nun bei diesen Stadien die Existenz des splanchnischen Peritoneums im größten Teil des Körpers überhaupt nicht nachzuweisen und auch im vordersten Abschnitt mindestens zweifelhaft, so überrascht es uns, auf p. 674 zu lesen, daß bei jungen Weibchen „das splanchnische Peritoneum durch die mächtig wuchernden Eierstöcke an das somatische Blatt verdrängt wird, so daß die eigentliche Leibeshöhle ganz verschwindet und man leicht zu der Ansicht verführt werden kann, daß das somatische Peritoneum aus zwei Zellschichten gebildet wird“. Woher also jetzt das splanchnische Peritoneum? Hier findet sich offenbar ein Sprung im Gedankengang wie in der Beobachtungsreihe. Denn Fig. 96 und 97 zeigen in der Tat das auffallende Bild, daß die paarige Leibeshöhle von einem äußeren und einem inneren Blatte epithelähnlicher Zellen begrenzt wird, ein Bild, das bis zu einem gewissen Grade an das spaltförmige Auftreten der Leibeshöhle in den Mesodermstreifen der Anneliden erinnert. Daß ein solcher Zustand vorübergehend auch beim ♂ auftritt, ist gewiß interessant, ich kann diesem Hohlraum jedoch keine andere Rolle einräumen, als dem der Ovarialsinus beim ♀, und seiner ziemlich unregelmäßigen zelligen Umgrenzung ebensowenig den Wert eines echten Peritonealepithels beimessen. Echt epitheliale Gebilde entstehen, allen histologisch-embryologischen Erfahrungen nach, stets nur in Kontinuität mit anderen epithelialen Anlagen durch Faltung, Ausstülpung u. dgl. Diese Entstehungsweise muß

demnach unzweifelhaft auch den wahren Epithelien der Körperhöhlen zukommen. Es sei noch bemerkt, daß VEJDOVSKÝ für die anfängliche Existenz des der Leibeshöhle des ♂ (Fig. 96 *lh*) entsprechenden Raumes beim ♀ und seine nachträgliche Verdrängung durch die eng sich aufeinander lagernden „Peritoneallamellen“ keinen direkten Beweis erbracht hat; ich möchte dagegen den der männlichen Leibeshöhle homologen Raum beim ♀ in den Ovarialsinus erkennen, die VEJDOVSKÝ selbst früher als Leibeshöhle in Anspruch nahm (1886).

Wenn VEJDOVSKÝ die von ihm auf Fig. 96, 97 (*lh*), 14 (*c*) und 79 abgebildeten Hohlräume als echte Leibeshöhle bezeichnet, so dachte er dabei sicherlich an eine Vergleichbarkeit mit der sogen. sekundären Leibeshöhle der Anneliden und anderer Deuterocölier. Daß ihnen diese Aehnlichkeit in der Tat teilweise zukommt, werden wir weiter unten sehen, aber doch eigentlich nur auf Kosten der Existenz der sekundären Leibeshöhle bei den Anneliden selbst.

Problematisch bleibt aber überhaupt die Existenz des Hohlraumes zwischen den mutmaßlichen Peritonealblättern des ♀. An erwachsenen Exemplaren läßt sich übrigens absolut nichts davon erkennen, daß an der betreffenden Stelle zwei ursprünglich gesonderte Zellschichten vorhanden gewesen seien. Die Begrenzung des Ovarialsinus gegen die Muskulatur ist da, wo die Ovarien klein sind, mehrschichtig, bei deren voller Entwicklung aber einschichtig, wie auch VEJDOVSKÝ angibt (p. 696), ein Spaltraum an letzterer Stelle also auch nicht einmal theoretisch denkbar; VEJDOVSKÝ glaubt, daß es sich bei diesen Stadien um eine Degeneration des splanchnischen Peritoneums handle, das nur noch durch vereinzelte Lymphoidzellen repräsentiert würde.

Ueber die Berechtigung der VEJDOVSKÝschen Deutung hat sich schon ZIEGLER (1898, p. 22) ziemlich skeptisch geäußert, ohne indessen seine abweichenden Ansichten näher zu begründen. MONTGOMERY (1903) hat sich auf eine kritische Erörterung der Cölofrage nicht eingelassen. Er unterscheidet bei *Paragordius* ein Paar „lateral body cavities“, „the medio-dorsal“ und „the medio-ventral cavity“, deren Homologa bei unserer Form sogleich zu erkennen sind. Eine Beziehung dieses Leibeshöhlensystems zu dem der Nematoden und Anneliden wird gleichermaßen zurückgewiesen.

Indem ich meine Beobachtungen über das Verhalten der

Körperhöhlräume von *Gordius* zusammenfasse, komme ich zu folgenden Sätzen:

1) *Gordius* besitzt im weiblichen Geschlecht ein typisches Gonocöl von epithelialem Charakter (das man im Sinne gewisser Theoretiker als „sekundäres Cölom“ bezeichnen kann).

2) Alle übrigen Körperhöhlen — die Samensäcke des ♂, der Darm- und die Ovarialsinus, der Rückenkanal, — sind ihrem histologischen (und ontogenetischen) Verhalten nach Proto- oder Schizocölräume, sei es nun, daß man sie direkt vom Blastocöl<sup>1)</sup> oder (nach VILLOT) indirekt durch Regression des primären mesoblastischen Gewebes (Parenchym + Muskulatur) ableiten will.

## II. Vergleichender Abschnitt.

Im nachfolgenden Abschnitt sollen der Reihe nach die Organsysteme von *Gordius* mit den funktionell gleichwertigen anderer Tiergruppen verglichen werden; es soll untersucht werden, inwieweit sich wahre Homologien zwischen denselben aufdecken lassen. Diese, im phylogenetischen Sinne aufgefaßt, geben uns ein zuverlässiges Mittel an die Hand, die natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen unserer Würmer, ihre Stellung im System, genauer zu bestimmen.

Unser Verfahren bedarf noch eines Wortes der Rechtfertigung. Das Wissen über die Stammesgeschichte eines Tieres stammt bekanntlich vorwiegend aus drei Quellen: der Paläontologie, der vergleichenden Anatomie und der Embryologie. Die erste und die letzte können für uns hier kaum in Betracht kommen; die vergleichend-anatomische Untersuchung von *Gordius* hat ihrerseits bis jetzt zu keinem sicheren phylogenetischen Resultat geführt und neben allgemeinen Aehnlichkeiten hier scheinbar unüberbrückbare Gegensätze dort aufgezeigt. Wenn wir es nun, trotz der Resignation namhafter Forscher dieser Methode gegenüber, unternehmen, die Frage nach der Blutsverwandtschaft der Gordiiden von neuem aufzurollen, so ermutigt uns hierzu zweierlei: einerseits konnten wir hinsichtlich des Nervensystems und der Leibeshöhle einige neue Tatsachen beschreiben, die vielleicht für neue Vergleiche eine günstige Basis darbieten; andererseits glaube ich, daß

---

1) Nach der VEJDOVSKÝSchen Darstellung scheint mir diese Möglichkeit nicht ausgeschlossen.

sich durch ausführliche Heranziehung des histologischen Details einige Vorteile gewinnen lassen. Die phylogenetische Morphologie hat sich stets vorwiegend an organologische Befunde gehalten; sicherlich werden diese auch immer den Ausgangspunkt für alle einschlägigen Erwägungen zu bieten haben. Nun ist aber jedem Histologen bekannt, daß nicht nur die relativen Lagebeziehungen der Organe für eine gewisse natürliche Tiergruppe konstant sind, sondern daß auch im feineren Bau derselben gewisse Strukturverhältnisse mit größter Regelmäßigkeit auftreten. Gewisse Zellformen, gewisse Gewebsmodifikationen sind den einzelnen Phylen mehr oder weniger ausschließlich eigentümlich, so daß sie sehr wohl als Kennzeichen der verwandtschaftlichen Zusammengehörigkeit ihrer Glieder benutzt werden können. Diese Kennzeichen können selbstverständlich nur zur Abgrenzung größerer Bezirke Wert haben, denn ihr Wesentliches liegt gerade darin, daß sie viel weniger als alle äußeren Merkmale, auch weniger als der relative Ausbildungsgrad und die wechselseitigen Lageverhältnisse der Organe durch die züchtenden Einflüsse der Außenwelt abgeändert werden. Der histologische Typus gibt in Zweifelsfällen phylogenetischer Zusammenordnung ein sichereres Kriterium ab als der organologische (architektonische), da er aus der Prüfung der Elementarteile — der Bausteine und des Prinzips ihrer Verbindung — resultiert, während dieser auf die Vergleichung der bald bei gleichem Konstruktionsprinzip höchst mannigfaltigen, bald andererseits aus verschiedenem Material sehr ähnlich zu errichtenden Bauwerke gegründet ist. Die Histologie wird demnach phylogenetische Beziehungen auch da noch nachweisen können, wo beträchtliche organologische Divergenzen vorliegen oder wo jene aus irgend einem anderen Grunde undeutlich sind; sie wird hingegen phylogenetische Fäden, die nur auf Grund äußerer Merkmale und grob-anatomischer Befunde geknüpft sind, zerstören müssen, wenn sie die Elementarbestandteile der verglichenen organischen Bauten durchaus unähnlich findet.

Durch diese Ueberlegung motivieren sich die folgenden Betrachtungen, welche vornehmlich auf die feineren Strukturen im Bau der mit *Gordius* zu vergleichenden Tiere Bezug nehmen. Als solche berücksichtigen wir hauptsächlich die Nematoden und die Anneliden, sowie deren hypothetische Voreltern, insbesondere die Plathelminthen.

An dieser Stelle muß zunächst der Meinungen derjenigen Forscher, die über die systematische Stellung und die verwandt-

schaftlichen Beziehungen von Gordius sich geäußert haben, gebührend gedacht werden.

Wir beginnen diese Reihe schicklich mit CUVIER; denn LINNÉ<sup>1)</sup> hat in seiner 1. Ordnung der Vermes („Intestina“) so heterogene Formen (Lumbricus, Ascaris, Fasciola, Myxine, Teredo etc.) mit Gordius zusammengestellt, daß seine Anordnung hier nicht ernstlich in Frage kommen kann. Die Ansicht CUVIERS<sup>2)</sup> ist insofern interessant, als danach der Gattung Gordius vorbehalten gewisse Beziehungen zu den Ringelwürmern eingeräumt werden; dabei ist zu betonen, daß schon CUVIER die letzteren scharf von den übrigen Würmern („Intestina“) getrennt und als erste Klasse dem Reiche der Gliedertiere einverleibt hatte. CUVIER begründete seine Ansicht mit dem Auftreten schwacher, allein die Gelenke andeutender Querfalten bei Gordius und mit der Ausbildung des Nervensystems in Form eines „knotigen Stranges“; sie beruht also zum Teil auf einer ganz zufälligen Erscheinung, zum Teil auf Irrtum.

Hier mag sich dann sogleich das Urteil des größten modernen Systematikers, HAECKELS<sup>3)</sup>, anschließen. Dieser stellt die „Ascarideen“ und die „Gordiaceen“ als Subklassen der Nematoden nebeneinander. Den Gordiaceen schreibt er, hauptsächlich in Bezug auf Form und Ursprung der Gonaden, die primitiveren Bauverhältnisse zu. Für das ganze Klodom der Strongylarien, zu welchem er außer den Nematoden noch die Echinocephalen, Acanthocephalen und Chätognathen zählt, bestreitet er allerdings die Verwandtschaftsbeziehungen zu den Anneliden, und das, wie wir glauben, mit alleiniger Ausnahme der Gordiaceen, mit vollem Recht.

Die sehr wichtigen Organisationsdifferenzen zwischen den „Ascarideen“ oder typischen Nematoden und den Gordiaceen waren schon den älteren Forschern, besonders seit MEISSNER, hinreichend bekannt, und sicherlich ist der Gewohnheit und der Verlegenheit um eine bessere als die altbestehende Unterbringung ein guter Teil der Schuld beizumessen, daß die „Saitenwürmer“ bis heute noch immer als Nematoden mitgeschleppt werden. So betonte VILLOT in seinen Arbeiten, daß die Gordiiden

1) Caroli Linnaei Systema Naturae, Ed. X, 1758. Wiederabdruck der Deutsch. Zool. Ges., Leipzig 1894, p. 647.

2) Das Tierreich, übers. von VOGEL, Bd. IV, 1836, p. 61.

3) Systematische Phylogenie, Bd. II, 1896, p. 300.

in ihrer Organisation mindestens ebensowohl von den Nematoden abwichen wie etwa die Acanthocephalen, und BRANDES (1899) suchte für die zahlreichen als Nemathelminthen zusammengefaßten Wurmtypen die Unnatürlichkeit ihrer Vereinigung auf Grund des Nervensystems nachzuweisen.

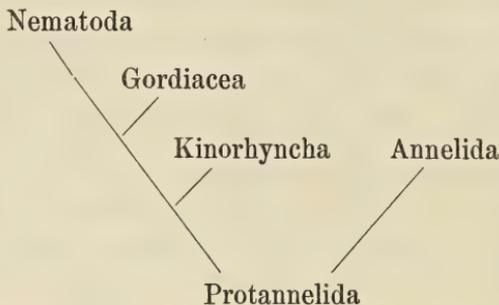
Diejenigen Forscher, die noch heute an der Nematodenzugehörigkeit des Gordius festhalten, sind wohl alle mehr oder weniger beeinflusst durch die Aehnlichkeit seiner Lebensverhältnisse mit denen von Mermis. Daß diese sowohl, wie auch die Darmrückbildung bei Mermis bloße Konvergenzerscheinungen sind, braucht kaum weiter bewiesen zu werden, da man längst weiß, daß Mermis sonst in keinem wesentlichen Punkte eine echte Nematodennatur verleugnet, zu der Gordius auch nicht die geringsten Beziehungen hat, wenn man sich nicht durch eine ganz oberflächliche Bewertung der äußeren Körperform irreführen läßt. Aus demselben Grunde ist auch der Versuch von WARD<sup>1)</sup> und CAMERANO (1898), Beziehungen zwischen Gordius und Nectonema zu konstruieren, durchaus zu verwerfen. Denn wenschon unsere Kenntnisse der Anatomie von Nectonema noch recht unvollkommene sind, so genügen sie doch, wie schon BÜRGER<sup>2)</sup> dartat, um dieser Form mit Sicherheit ihren Platz unter den Nematoden anweisen zu können. In Anbetracht dessen beweist das Fehlen der Seitenlinien und die terminale Ausmündung auch der weiblichen Geschlechtsgänge für die Verwandtschaft mit Gordius gar nichts. Sehr konservativ beharrt auch v. LINSTOW bei der Zugehörigkeit von Gordius zu den Nemathelminthen, indem er ihn (1897) mit Trichocephalus, Mermis, Echinorhynchus u. a. in einer Gruppe „Pleuromyariier“ zusammenzutut.

Es würde zu weit führen, die Ansichten aller derjenigen Forscher im einzelnen kritisch durchzugehen, die sich begnügten, zwar einerseits gewisse morphologische Aehnlichkeiten mit den Nematoden, andererseits mit Anneliden oder anderen Vermaliden zu konstatieren, ohne darum die Gordiiden in eine dieser Gruppen einzubeziehen, die sie vielmehr, als eigene Ordnung von zur Zeit unbekannter stammesgeschichtlicher Herkunft, in einer ganz isolierten Stellung ließen. In solchem Sinne sprachen sich

1) On *Nectonema agile* VERR. Bulletin of the Museum of comp. Zool., Vol XXIII, 1892.

2) Zur Kenntnis von *Nectonema agile* VERR. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. IV, 1891.

aus v. SIEBOLD<sup>1)</sup>, VILLOT, GRENACHER (1868), VEJDOVSKÝ (1894), TRETIAKOW (1901), MONTGOMERY (1903); über diesen Standpunkt sind also auch die neuesten Bearbeiter der Frage nicht hinweggekommen, so daß man ihn wohl als den gegenwärtig maßgebenden bezeichnen darf. Denn auch diejenigen Aeußerungen, die sich auf die Beziehungen zwischen *Gordius* und den *Anneliden* richten, sind weder zahlreicher noch schwerwiegender als die gegenteiligen; es sei aber VEJDOVSKÝ erwähnt, der 1888 von *Gordius* als einem „degenerierten *Anneliden*“ sprach, und CAMERANO, der gleichzeitig (Rech. sur l'anatomie et l'histologie des Gordiens, Arch. Ital. de Biol., T. IX) folgenden (bezüglich der *Nematoden* allerdings sehr anfechtbaren) Stammbaum aufstellte:



**Epidermis.** Der Besitz eines einschichtigen äußeren Epithels scheint im Tierreiche die größte Verbreitung zu haben. Doch gerade die *Nematoden* nehmen in dieser Hinsicht eine bemerkenswerte Sonderstellung ein, insofern als die Subcuticula entweder syncytialen Charakter zeigt, oder bis auf 2—3 zellige Längswülste ganz verdrängt wird; zudem wird diesen subcuticularen Geweben von einigen Autoren eine mesodermale Abkunft zugeschrieben. Bei den *Anneliden* andererseits finden wir in der Epidermis ein sehr charakteristisches Strukturelement in Form starrer, senkrecht gegen die Oberfläche gerichteter Stützfibrillen<sup>2)</sup>, das „Subcuticularfasergewebe“ ROHDES. In der Fähigkeit zur Ausbildung solcher fibrillärer Differenzierungen zeigt *Gordius* volle Uebereinstimmung mit den *Chätopoden*.

1) Helmintholog. Beitr. IV. Arch. f. Naturgesch., Bd. IV, 1838.

2) Ueber Beschaffenheit und Verbreitung derselben bei *Chätopoden* vgl. JOSEPH, Untersuchungen über die Stützsubstanzen des Nervensystems etc. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. XIII, 1902.

Cuticula. Wenn es befremden sollte, daß ich ein teils scheinbar so einförmig fast allen Tierklassen zukommendes, andererseits aber dem Einflusse äußerer Faktoren so unmittelbar unterworfenes Gebilde, wie die „Cuticula“, im Rahmen dieser vergleichenden, d. h. auf die Aufstellung gewisser natürlicher Verwandtschaftsbeziehungen hinzielenden, Betrachtungen überhaupt berücksichtige, so mag die nachfolgende kurze Uebersicht zeigen, daß für sämtliche Chätopoden (und Archianneliden) und die ihnen stammverwandten Arthropoden und Mollusken ein besonderer, sowohl morphologisch durch die Struktur als physiologisch durch den besonderen Modus der mechanischen Beanspruchung wohl gekennzeichneter Typus der Cuticula besteht und daß die äußerste Hautschicht von *Gordius* unzweifelhaft diesem Typus angehört. Wenn der nachfolgende Versuch zur Begründung dieser Behauptung zu dürftig erscheinen sollte, so wolle man mir zu gute halten, daß unsere Kenntnisse vom feineren Bau der Cuticularsubstanzen noch recht unvollkommene und wenig gesicherte sind, so daß ich mich auch im Hinblick auf die Anneliden vielfach nur auf subjektive Beobachtungen stützen kann (über die ich gelegentlich in einer speziell diesem Gegenstand gewidmeten Studie zu berichten gedenke).

Die übereinstimmenden Merkmale der Chätopoden-, resp. Archiannelidencuticula lassen sich kurz folgendermaßen zusammenfassen:

1) Die äußere Hautdecke besteht, abgesehen von den kernhaltigen Epidermiszellen, aus zwei cuticularen Schichten, von welchen die äußere (auswärts von einer Basalkörnerreihe gelegene), extracelluläre, einem Ciliensaum homolog zu erachten ist, wogegen die innere, intracelluläre als ein Umwandlungsprodukt (sogen. „innere Abscheidung“) des peripheren Teiles der Epidermiszellen zu gelten hat. Nie geht auch der kernhaltige Teil der Zelle in die Bildung der Cuticularsubstanz ein.

2) Die intracelluläre Cuticula besteht aus mehr oder weniger zahlreichen Lagen paralleler, den Umfang des Wurmkörpers spiralig umlaufender Fasern; je zwei aufeinander folgende Lagen wechseln in der Richtung miteinander ab, so daß im Flächenbilde gekreuzte Liniensysteme erscheinen.

3) Diese „apoplasmatischen“ Fasern werden in radiärer Richtung durch plasmatische Fibrillenzüge verbunden, die sich in die Stützfasern der Epidermis fortsetzen, in ihrer regelmäßigen An-

ordnung innerhalb der Cuticula aber durch den Verlauf der Fasern bedingt sind. Diese Struktur entwickelt sich auf der Grundlage eines in drei aufeinander senkrechten Ebenen ausgebildeten protoplasmatischen Wabengerüsts.

4) Die mechanische Aufgabe der Annelidencuticula ist vornehmlich die einer elastischen Stütze (analog etwa den Chordascheiden); ihre Elemente (Fasern) entsprechen daher nach Form und Anordnung hauptsächlich den Anforderungen hinsichtlich der Zugfestigkeit.

Diese Punkte stellen die Möglichkeiten dar, in deren Grenzen sich die Ausbildung cuticularer Organe bei den Anneliden bewegt. Ohne deren Bestimmtheit zu gefährden, kann gelegentlich der eine oder andere Charakter ausfallen. So konnte ich mich an der dünnen Cuticula von *Lumbricus* von dem Vorhandensein eines homogenen Außensaumes nicht überzeugen, finde auch in der Literatur keine Angaben darüber. *Hirudo* andererseits scheint der intracellulären Cuticula zu entbehren; nach C. SCHNEIDER (Lehrbuch, p. 429) findet man unter der Cuticula „eine feine schwarze Punktreihe (äußere Körner), von welcher Fäden abwärts verlaufen, die sämtlich in den aufsteigenden Zellteil eindringen und hier zur abgerundeten Basis an besonders günstigen Präparaten, wenn auch undeutlich, zu verfolgen sind.“ Des umständlichen Nachweises der Verbreitung des unter 2) genannten Befundes bei Anneliden darf ich mich um so eher für enthoben erachten, als EISIG in seiner bekannten Monographie der Capitelliden eine Fülle von literarischen Belegen zusammengestellt hat (p. 318 ff.). Für *Polygordius* ist die Zusammensetzung der Cuticula aus gekreuzten Fasern durch FRAIPONT<sup>1)</sup> bestätigt. Ich selbst untersuchte *Polygordius*, *Eunice*, *Euphrosyne* und einige andere Polychäten auf die Cuticularstruktur und fand sie in allen wesentlichen Punkten nach dem oben entworfenen Schema gebaut. Daß dieses in vollem Umfange auch für *Gordius* gilt, ergibt sich ohne weiteres aus den im speziellen Teil aufgezählten Befunden. — Wenn bei Nematoden<sup>2)</sup> gekreuzte Faserlagen gefunden werden, ist ihre Zahl auf 2—3 und ihre Lage nur auf eine gewisse Schicht der Cuticula beschränkt.

1) Le genre *Polygordius*. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd. XXIV, 1887.

2) VAN BÖMMEL, Arb. a. d. Zool. Inst. Würzburg, Bd. X, 1895; L. CAMERANO, Atti della R. Accad. delle Scienze di Torino, Vol. XXIV, 1889.

Die wesentlichsten Züge dieses Typus — nämlich die meist gleichzeitige Beteiligung intra- und extracellulärer Elemente am Aufbau der Cuticula und die Ablagerung der das intracytäre Cuticularskelett bildenden Substanz auf der Grundlage eines in drei senkrechten Ebenen sich ausbreitenden protoplasmatischen Wabenwerkes — erhalten sich nicht nur bei allen Articulaten, sondern auch bei den mit ihnen wurzelverwandten Mollusken. Auch hier ist unser Wissen über das feinere Detail noch beschränkt. Auf LEYDIGS Verdienst um die Förderung der Frage wurde schon oben (p. 11) hingewiesen. Die Tatsache der Umwandlung peripheren Zellplasmas in Cuticularsubstanz ist dann unter anderem von TULLBERG<sup>1)</sup> für Muschel- und Gastropodenschalen, von demselben und von BÜTSCHLI<sup>2)</sup> für den Krebspanzer, von HOLMGREN<sup>3)</sup> für Insekten nachgewiesen worden. Dieser letztere Autor zeigte andererseits für die Insekten die Vergleichbarkeit gewisser Cuticulae mit Ciliensäumen und ihre homologen Beziehungen zur Epithelzelle.

Ueber die morphologischen Beziehungen der Nematodencuticula zum Epithel darf man sich vorerst nur mit Vorbehalt aussprechen. Das völlige Schwinden der „zelligen Matrix“ auf einem Teil des Leibesschlauches bzw. möglicherweise ihr Ersatz durch ein sekundäres (mesodermales) Subcuticulargewebe<sup>4)</sup> in vielen Fällen, lassen vermuten, daß auch hier Zellteile in die Bildung der Cuticularsubstanz eingegangen sind, daß aber im übrigen diese Würmer, in diesem wie in vielen anderen Punkten, eigenartige, von den Gordiiden wie von den Anneliden gleich unabhängige Wege gewandelt sind.

Auch bei den parasitischen Platyden ist das Verhältnis der Cuticula zur Matrix noch keineswegs endgültig aufgeklärt. Die von BÜTSCHLI<sup>5)</sup> abgebildete schöne Wabenstruktur in der Cuticula von *Distomum hepaticum* beweist jedoch, daß auch

1) Studien über den Bau u. das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen, Stockholm 1882.

2) Untersuchungen über Strukturen, insbesondere über Strukturen nichtzelliger Erzeugnisse des Organismus etc., Leipzig 1899.

3) Ueber das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebsarten bei Insekten. Anat. Anz., Bd. XX, 1902.

4) Vgl. ZUR STRASSEN, *Bradynema rigidum*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LIV.

5) Untersuchungen über mikroskop. Schäume u. das Protoplasma, 1892, Taf. VI, Fig. 1.

hier die äußere Hautdecke kein homogenes „Sekret“ der (versenkten) mutmaßlichen Matrixzellen sein kann, sondern durch die chemische Umwandlung wabig gebauten Protoplasmas erzeugt sein muß<sup>1)</sup>. Jedoch zeigt dieses Wabengerüst weder die für die Articulaten typische Orientierung, noch ist über die Beteiligung extracytärer Elemente an der Cuticula etwas bekannt, noch endlich ist, wie es den mechanischen Anforderungen bei den Anneliden entspricht, die Cuticularsubstanz in Form sich kreuzender Faserlagen ausgebildet.

**Nervensystem.** Die Versuche, Beziehungen zwischen dem Bauplan der nervösen Apparate der Gordiiden und denen anderer Wurmtypen aufzudecken, haben bisher zu wenig positiven Resultaten geführt. Sehen wir von flüchtigen Andeutungen VILLOTS ab, so treffen wir beachtenswerte Angaben erst bei CAMERANO (1888, p. 248), der auf die Formverwandtschaft des Nervensystems von Gordius mit dem der Archianneliden (*Polygordius*) hinwies — eine Tatsache, die neuerdings von BRANDES (1899, p. 24) wieder entdeckt wurde. — VEJDOVSKÝ (1894) verglich den hypodermalen Längsnerven von Gordius dem „Neurochord“ der Oligochäten; er wies auch auf die Möglichkeit hin, daß der Bauchstrang von Gordius wegen seines unpaarigen Baues<sup>2)</sup>

1) BÜTSCHLI hat für die Entstehung der Wabenstruktur in tierischen Cuticulae etc. später eine andere Deutung gegeben: „Vielmehr läßt sich die Entstehung der fraglichen Strukturen ebenso wohl oder meiner Ansicht nach noch besser und ungezwungener begreifen, unter der Voraussetzung, daß das Plasma nur eine Lösung des membranbildenden Stoffes hervorbringt, welche dann an der Oberfläche des Plasmas (resp. auch gelegentlich in dessen Innerm), in Berührung mit dem umgebenden Medium gerinnt oder ausgefällt wird, eventuell auch einfach wegen Uebersättigung zur Ausscheidung des Gelösten kommt“ (Vorläuf. Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen etc., Heidelberg 1894, p. 58). Da jedoch für viele Tiere eine Umwandlung von Plasma in Cuticularsubstanz direkt erwiesen ist, so glauben wir diesen Befund als die Regel auch für diejenigen Fälle, in denen der entwickelungsgeschichtliche Nachweis noch aussteht, das Ergebnis aber ein sehr ähnliches ist, betrachten zu dürfen.

2) Diesem Argument kann ich kein großes Gewicht beilegen; denn auch bei zahlreichen Anneliden (*Polygordius*, *Nereis*, *Lumbricus* u. a.) finden wir, daß die Faserstränge in der Dreizahl ausgebildet sind. Wo sich eine Sonderung der Ganglien und Konnektive in zwei symmetrische Hälften schärfer ausgesprochen findet, können wir die Erklärung hierfür wohl in der zunehmenden Komplikation der lokomotorischen Koordinationen (besonders bei

homolog einer (symmetrischen) Hälfte des Annelidenbauchmarkes sei, ließ es aber dahingestellt, ob „der ganze Bauchstrang von Gordius nur einem Ganglion oder der ganzen Ganglienketten der Annelaten und Arthropoden entspricht“. Auf dieser Basis konnten die phylogenetischen Beziehungen der nervösen Zentralorgane von Gordius natürlich nicht schärfer definiert werden; insbesondere erwies sich der vermeintliche Mangel des Cerebralganglions bei Gordius als ein Stein des Anstoßes für alle weitergehenden Kombinationsversuche. So kommt auch MONTGOMERY (1903, p. 460) bezüglich des Nervensystems zu dem Schluß: „and in general it may be considered unique, and not referable to that of Annelida or Nematoda.“

Da nun aber festgestellt ist, daß ein Cerebralganglion bei Gordius unzweifelhaft existiert, wenn auch in einer so primitiven Form, wie sie dem histologischen Charakter dieses Wurmes nur entspricht, so haben wir die Hauptschwierigkeit beiseite geräumt, die sich vordem einer Annäherung an die Anneliden widersetzte. Die wichtigsten Gründe für die Homologie des Cerebralganglions der letzteren mit dem von Gordius mußten schon im beschreibenden Abschnitt dargelegt werden. Sieht man von den Bereicherungen ab, die das Gehirn der Anneliden durch die Erwerbung höherer Sinneswerkzeuge (Tentakel, Augen) erfährt, so leuchtet die prinzipielle Gleichartigkeit beider Bildungen ohne Schwierigkeit ein. Ebenso bedürfen die grundsätzlichen Abweichungen der Befunde an Nematoden und Platoden kaum

Anwesenheit seitlicher segmentaler Kriech- und Ruderwerkzeuge) suchen. Bei Gordius sowohl, wie bei den Archianneliden und anderen, finden wir jedoch einen sehr primitiven Bewegungsmodus, dürfen also auch wohl schließen, daß der morphologische Typus ihres Nervensystems primitive Zustände versinnbildlicht, die zu denen der höheren Articulaten hinführen, aber nicht zu ihnen in einem wesentlichen Gegensatze stehen. Es entsteht also phylogenetisch das „Strickleiternnervensystem“ nicht durch eine Verdoppelung der Bestandteile, die in dem „unpaaren“ Bauchmark z. B. von Polygordius gegeben sind, sondern durch eine Verselbständigung seiner symmetrischen Hälften. (Dabei gehen in die letzteren wohl sicher die Elemente des dritten mittleren Faserstranges je zur Hälfte über, und es sind die paarigen Konnektive nicht zu identifizieren mit den beiden die sensitive Ventralrinne begleitenden Marksträngen von Protodrilus; letztere entsprechen den seitlichen Faserzügen der unpaarigen Bauchstränge, für den medianen dürften sich wohl Beziehungen zu der genannten Ventralrinne ergeben).

einer schärferen Beleuchtung, um als solche erkannt zu werden. Schon die ohne weiteres ersichtliche Tatsache, daß *Gordius* ein medio-ventrales, seiner ganzen Erstreckung nach zellig-faseriges Bauchmark besitzt, genügt, um ihn in die Reihe der Articulaten zu verweisen; denn es gibt ja keinen anderen Stamm, der dieselbe Grundform des Zentralnervensystems besitzt. Abgesehen von der abweichenden Zahl und Lage der Längsnervenstämme bei den Platoden und Nematoden, spielen diese nur die Rolle peripherer Nerven, verhalten sich also prinzipiell ganz anders als das Bauchmark der Anneliden, das Rückenmark der Chordaten.

Die vollendete Sonderung des Bauchmarkes höherer Articulaten in Ganglien, Konnektive und Kommissuren stellt einen sekundären Charakter dar, der durch alle Uebergänge mit dem von *Polygordius* repräsentierten Zustand verknüpft ist, bei dem der zellige Belag auf den ganzen Nervenstrang gleichmäßig verteilt ist. Ihm reihen sich die Befunde an *Gordius* ungezwungen an. Zudem beweisen die Erfahrungen über die Entstehung der Metamerie bei Anneliden, daß der gegliederte Bau des Nervensystems sich aus dem ungegliederten genau so allmählich entwickelt, wie die Metamerie aller übrigen Organe aus dem unsegmentierten Zustand, nicht aber durch Multiplikation einer präformierten Einheit, hier also des „Ganglions“.

Außer in der Gesamtanlage findet man auch im feineren Bau des Nervensystems zahlreiche Einzelheiten, welche die große Ähnlichkeit der Elementarbestandteile desselben bei Gordiiden und Anneliden dartun. Ektodermales Stützgewebe im Nervensystem dürfte zwar den meisten wirbellosen Tieren zukommen; doch ist der enge Anschluß, den *Gordius* auch im Habitus und der Verteilung dieser Elemente an das „Subcuticularfasergewebe“ (vergl. ROHDE, SCHNEIDERS Zool. Beitr., Bd. II) der Polychäten bekundet, evident. Auch der Umwandlungsmodus der epithelialen Stütz- in Gliazellen ist im wesentlichen durchaus den von JOSEPH<sup>1)</sup> für *Sigalion* gegebenen Schilderungen analog. Auch der Dimorphismus der Ganglienzellen bei *Gordius* findet bei den Chätopoden seine Parallele, über deren „Riesenzellen“ ROHDE<sup>2)</sup> ausführlich berichtet hat. Bei der Einförmigkeit der histologischen Elemente des Nervensystems niederer Tiere verlohnt es sich in-

1) Untersuchungen über die Stützsubstanzen des Nervensystems. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. XIII, 1902.

2) Histolog. Untersuchungen über das Nervensystem der Polychäten. Zool. Beitr., Bd. II, p. 24.

dessen nicht, den mannigfach hier auftauchenden Aehnlichkeiten zwischen Gordius und den Anneliden, die aber keine ausschließenden Eigentümlichkeiten beider sind, weiter nachzuforschen.

**Muskulatur.** Schon oben wurde bemerkt, daß die allgemeine Anordnung des Muskelgewebes (epithelial oder mesenchymatisch) kein systematisch-phylogenetisch verwertbares Kennzeichen abgibt. Neben den meist epithelähnlich angeordneten Längsmuskelzellen fanden sich bei Gordius Elemente, die sich mehr dem mesenchymatischen Typus anschließen. Auch die schrägen Muskelsepten, welche die Leibeshöhle der Anneliden durchqueren, würde man diesem zurechnen müssen.

Im Besitze eines Hautmuskelschlauches aus einschichtig angeordneten, nur longitudinalen Fasern stimmt Gordius sowohl mit den Nematoden (CAMERANO 1888, p. 36), als mit den Archanneliden<sup>1)</sup> überein. Sieht man jedoch den Bau der Muskeln bei diesen Tieren genauer an, so scheidet zunächst schon die eigentümliche Innervation die Nematoden- von den Gordiusmuskeln. Infolge derselben ist auch die kontraktile Rinde der ersteren nie nach außen offen; bei letzteren vermißt man dagegen den proximalen Nervenfortsatz. Bei Polygordius andererseits begegnet man einer überraschenden Uebereinstimmung mit Gordius: flache, senkrecht gegen die Epidermis gestellte Muskelzellen, an beiden Längsseiten von kontraktilem Rinde eingefaßt, wahrscheinlich von der Epidermis her innerviert; die Myofibrillen in einfacher Reihe angeordnet und durch Kittsubstanz verbunden. Bei beiden ist der Muskelschlauch nur ventral durch den Nervenstrang unterbrochen. Eine bessere Uebereinstimmung, die gleichzeitig die Nematoden durchaus ausschließt, läßt sich nicht wünschen.

**Füllgewebe.** Das Parenchym von Gordius stellt einen höchst auffallenden Typus des Bindegewebes dar; von Hypothesen über die Beziehungen desselben zum Füllgewebe anderer Wurm-tiere ist nur eine Bemerkung ZIEGLERS (1898, p. 33) zu erwähnen, der das „Parenchym der Plathelminthen“ zum Vergleich heranzieht. Die Aehnlichkeit beider Gewebe schwindet jedoch bei

---

1) Die letztere Tatsache ist wohl zuerst von A. SCHNEIDER (Ueber Bau und Entwicklung von Polygordius, Arch. f. Anat. und Phys., 1868) hervorgehoben worden. Es sei hier noch bemerkt, daß auch für Polygordius (Villoti) von PERRIER (Comptes rendus de l'Ac. des Sc. Paris, 1875, T. LXXX) zirkuläre Muskelfibrillen zwischen Hypodermis und Längsmuskulatur beschrieben, von FRAIPONT aber an den Neapler Species nicht bestätigt wurden.

näherer Prüfung; denn statt der polyedrischen, sich gegenseitig mit vollen Flächen berührenden Zellen hier finden wir dort<sup>1)</sup> verästelte Elemente, deren feine protoplasmatische Ausbreitungen in einer gerüstartig entwickelten Grundsubstanz verlaufen; der „blasige“ Habitus beider Gewebe ist bei *Gordius* durch die saftreichen Binnenräume der membranösen Zellkapseln selbst, bei den Plattwürmern durch mit hyalinem Enchym gefüllte Lücken in der Grundsubstanz bedingt. Man muß also beide Gewebe für fast extrem entgegengesetzte Ausbildungsarten des mesenchymatischen Füllgewebes halten.

Sehen wir uns dagegen bei den Anneliden nach ähnlichen Bildungen um, so scheint auch hier zunächst kaum ein Anknüpfungspunkt gegeben. In Bezug auf *Polygordius* bemerkt K. C. SCHNEIDER (l. c. p. 363), daß er sich durch „weitgehenden Mangel an Bindegewebe“ auszeichne. FRAIPONT („Le genre *Polygordius*“) erwähnt es als solches garnicht. Betrachtet man aber die unregelmäßige Zellschicht, die auf seinen Abbildungen die Muskellage gegen die Leibeshöhle hin bedeckt (im Text, p. 22 ff., als „péritoine“ bezeichnet), so wird man einerseits diese Bedeckung schwerlich für ein echtes Epithel halten, andererseits eine gewisse Ähnlichkeit mit dem *Gordius*parenchym nicht verkennen können. Diese Zellschicht ist von wechselnder Dicke; an gewissen Stellen nur niedrig, kann sie gelegentlich die ganze laterale Kammer der Leibeshöhle erfüllen. Die freie Oberfläche ist meist uneben, da die Zellen von unregelmäßig polyedrischem Bau sind; das Protoplasma ist reich an körnigen Einschlüssen (Reservestoffe, Pigment). Diese Beobachtungen, die ich auf Schnitten durch den Neapler *Polygordius* bestätigt finde, bestärken mich in der Ansicht, daß das Parenchym von *Gordius* nichts anderes ist als ein solches, durch die höhere Beanspruchung der Stützfunktion modifiziertes, zelliges Füllgewebe, wie wir es bei *Polygordius* finden. — Das spärliche und kernlose Bindegewebe der Nematoden dürfte wohl kaum zur Vergleichung mit dem Zellkörper von *Gordius* in Betracht kommen.

Genitalsystem und Cölom. Der Bau des Genitalapparates von *Gordius* ist oft zusammen mit dem der Nematoden als „röhrenförmiger Typus“ gekennzeichnet worden. Diese

---

1) Als Quellen dienten: BLOCHMANN, Die Epithelfrage der Cestoden und Trematoden. Hamburg 1896. — K. C. SCHNEIDER, Lehrbuch d. vergl. Histologie, 1902.

Vereinigung möchte allenfalls für die männlichen Organe zulässig erscheinen; wichtige Unterschiede der weiblichen aber bestehen darin, daß im Gegensatz zu *Gordius* bei Nematoden nur eine terminale Keimstätte vorhanden und außerdem die Geschlechtsöffnung in die Körpermitte verschoben ist. Nun könnte man ja zwar die metameren Keimstätten von *Gordius* als sekundär aus einer einzigen (terminalen?) hervorgegangen denken und brauchte in dieser Differenz kein allzu schwerwiegendes trennendes Moment zu sehen; die Aehnlichkeit aber, die hiernach zwischen beiden Organen bestehen bleibt, ist nicht größer als die zweier beliebiger sack- oder schlauchförmiger Gonaden, die nichts als eine oft im Tierreich wiederkehrende Grundform dieser Organe repräsentieren.

Aber gerade der Umstand, daß die Keimstätten im weiblichen Genitalrohr von *Gordius* metamer und lateral sich finden, eröffnet deutlichere Beziehungen zu den Anneliden. Bei Archanneliden und Polychäten ist es ein ganz allgemeiner Befund, daß die Keimlager der Geschlechtszellen an der die Lateral- von der Intestinkammer der Leibeshöhle trennenden transversalen Muskellamelle entstehen, und zwar auf der Seite der Intestinkammer, also an deren ventro-lateraler Wand. In jedem Segment findet sich beim ♀ eine solche Keimzone. Beim Wachstum dieser Ovarien scheint sich nun ganz derselbe Vorgang abzuspielen wie bei *Gordius*: sie stülpen sich gegen die Podialkammer hin aus, so daß die Eier nun zum Teil in dieser, zum Teil in der Intestinkammer liegen<sup>1)</sup>. Die männlichen Organe von *Polygordius* bedingen nur insofern eine Modifikation, als die Keimlager hier mehr eine zerstreute Anlage haben, so daß zwischen der Lateral- und der Intestinkammer zahlreiche schlitzförmige Kommunikationsöffnungen bestehen bleiben (vergl. FRAIPONT l. c., Pl. 9, Fig. 7 u. 8).

1) So konnte ich es an Schnitten durch eine norwegische *Polygordius*-art beobachten, und so zeichnet es auch C. SCHNEIDER in seinem Lehrbuch, p. 363, Fig. 352, wo man auf der Innenseite der Intestinkammer deutlich eine Art Hilus bemerkt, der die Stelle, an der das Ovarium durch die transversale Scheidewand gestülpt ist, bezeichnet. FRAIPONT („Le genre *Polygordius*“) nimmt wohl an, daß die Eizellen auf beiden Seiten der schrägen Muskellamelle entstehen. Ueber die Verbreitung dieses Vorganges habe ich keine Erfahrung, glaube aber, daß dem Ausstülpungsprozeß, wie er sich bei *Gordius* und *Polygordius* beobachten läßt, palingenetische Bedeutung für die gegliederten Würmer zukommt.

Sehen wir hier also merkwürdige Uebereinstimmungen in den Lagebeziehungen der Keimstätten, so erhebt sich andererseits die Frage, wo wir bei Anneliden das Homologon des bei *Gordius* ♀ vorhandenen epithelialen Genitalrohres finden? Wichtig ist von vornherein, daß bei jenen die Gonade durch ihre ausführenden Teile keine Beziehungen zum Proktodaeum hat (1.), daß ferner die Cölomkammern, die den Keimstätten und den reifen Geschlechtszellen zur Aufnahme dienen, gegeneinander durch bindegewebige Dissepimente abgeschlossen sind (2.) und daß endlich in vielen Fällen eigentümliche Cölomodukte („Segmentalorgane“) die Funktion der Gonadenentleerung übernommen haben (3.). Wir hatten der Gonocölwandung bei *Gordius* echt epithelialen Ursprung und Charakter zuerkennen müssen; die Auskleidung der Leibeshöhle bei *Polygordius* und den meisten Anneliden wird dagegen von endothelial geordneten Bindegewebszellen geliefert. Bei *Polygordius* müssen wir ein echt epitheliales Peritoneum, daß einem Gonothel ursprünglich gleichwertig, durchaus in Abrede stellen<sup>1)</sup>. Die Antwort auf die oben gestellte Frage kann also nur lauten, daß von dem epithelialen Genitalrohr von *Gordius* ♀ beim erwachsenen Annelid in den meisten Fällen nichts erhalten ist als die Keimlager selbst, die den metamer-lateralen Keimlagern in jenem entsprechen (4.). Daß die vier genannten Tatsachen in einem ursächlichen Zusammenhang miteinander stehen, ist außer Zweifel; welches aber das primäre Moment und welches die Folgeerscheinungen sind, ist schwieriger zu entscheiden. Als sicher darf gelten, daß

1) So verhält es sich wahrscheinlich auch bei vielen Chätopoden. Eine Ausnahme machen die Aphroditinen und Glyceriden, bei denen nach CLAPARÈDE (*Les Annelides Chétopodes du Golfe de Nâples*) die Leibeshöhle mit Flimmerepithel ausgekleidet ist. Eine solche Oberflächendifferenzierung ist natürlich nur bei einem echten Epithel denkbar. Aber: „Il est même permis de se demander, si ce péritoine existe bien dans toute la classe des Annelides. Pour ma part, j'en doute fort. Souvent il est impossible de démonstrer son existence. En tout cas, il ne présente point habituellement la structure que nous lui trouvons chez les Aphrodités“ (CLAPARÈDE, l. c. p. 44). Bemerkenswert ist übrigens, daß nach GOODRICH diesen Formen verzweigte und gegen das Cölom geschlossene Nephridien zukommen. Derselbe Forscher fand bei *Nereis* im hinteren Teile jedes Segments zwei durch Verdickung und Wimperbesatz gekennzeichnete Epithelstreifen (dorsale Wimperorgane), die wohl auch theoretisch als Reste einer epithelialen Cölomauskleidung aufzufassen sind, jedenfalls aber nicht von dem mesenchymatischen Anteil des Peritonealendothels hergeleitet werden können.

die vollendete Gonomerie der Anneliden von der angebahnten des Gordius, bezw. dessen freilebender Vorfahren, herzuleiten ist, daß also auch jene einst ein kontinuierliches Genitalrohr mit metameren Keimstätten besessen haben<sup>1)</sup>. Vielleicht war es die Umständlichkeit des Eitransportes durch das lange Ovarialrohr, was zunächst zu dem bei Polygordius realisierten rohen Mittel führte, die Geschlechtsprodukte durch Ruptur der Leibeshöhle zu befreien. Wurde so der Längsgang mit dem terminalen Gonodukt und ihre epithelialen Wandungen funktionslos, so stand der vollständigen Verselbständigung der einzelnen Gonomeren nichts mehr im Wege; entweder gewannen sie sekundäre segmentale Geschlechtsgänge (*Dasybranchus*), oder es konnten die ursprünglich exkretorischen Segmentalorgane die Erbschaft der primären Gonodukte antreten, im Interesse einer verlängerten Lebensdauer des Tieres (Mehrzahl der Polychäten).

Aus dem Dargelegten ergibt sich ein Hinweis, wie die Cölomverhältnisse der Anneliden im Vergleich mit Gordius zu beurteilen sind. Man wird in der Podialkammer der ersteren das Homologon des Ovarialsinus von Gordius, in der Intestinalkammer aber einen Hohlraum erblicken können, der dem des Ovariallängsganges von Gordius entspricht, aber dessen ursprünglicher epithelialer Bekleidung (Gonothel) in der Regel verlustig gegangen ist. Der Versuch, ein etwa bestehendes Deuterocöl der Anneliden auf eine erweiterte Genitalhöhle und seine Auskleidung auf ein modifiziertes Keimepithel zurückzuführen, muß also für die Mehrzahl der Fälle ausgeschlossen werden. Es ist demnach durchaus berechtigt die Frage aufzuwerfen, ob denn die Leibeshöhle der Anneliden von der „primären Leibeshöhle“ der niederen Würmer überhaupt durch wesentliche Unterschiede gesondert ist, so daß man Grund hätte, bei ihnen von einer „sekundären Leibeshöhle“ zu sprechen. In der Beantwortung dieser Frage können wir uns an J. THIELES<sup>2)</sup> Ansicht anschließen: „Sekundär ist am Cölom der Anneliden weiter nichts als seine Beziehungen zu den Geschlechtsprodukten, im übrigen ist es dem Schizocöl homolog.“ Ich möchte namentlich betonen, daß zwar in der Tat die Leibeshöhle der Anneliden der epithelialen Auskleidung ent-

1) Ueber verwandte Ansichten von E. MEYER und J. THIELES s. p. 79.

2) Zur Cölomfrage. Zool. Anz., Bd. XXIV, 1902. — Die systematische Stellung der Solenogastren etc. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXII, 1902, p. 448—453.

behrt (was aber nach H. E. ZIEGLER [1898, p. 16] zum unerläßlichen Kennzeichen eines „Deuterocöls“ gehört), daß sie auch streng morphologisch kein Gonocöl sein kann, daß sie aber ihrem Ursprung und ihrer besonderen Ausbildung nach von vornherein vom Genitalsystem abhängig ist, und zwar sowohl die Intestinal- wie die Podialkammer, diese als Ernährungsorgan, jene als Behältnis der reifenden Eier. Wenn sie also auch prinzipiell von den Proto- oder Schizocölbildungen nicht zu trennen ist, so nimmt sie unter diesen doch eine Sonderstellung ein. Erst sekundär gewinnt sie bei manchen Formen auch unabhängig vom Genitalapparat, so in sterilen Segmenten, eine selbständige Existenz, vermutlich in Folge ihrer exkretorischen Funktion.

Auch ontogenetisch bildet sich dann ein Voreilen der Cölo-entwicklung heraus, bevor, bzw. ohne daß ein Gonothel noch zur Entstehung gelangt. Die Anlagen des sekundären Mesoderms<sup>1)</sup> begegnen uns bei den Anneliden in Form der beiden Mesodermstreifen, in denen sekundär die spaltförmige Leibeshöhle auftritt.

---

1) In dem Gonadengewebe, welches bei *Gordius* das epitheliale Genitalrohr liefert, einerseits, in dem Füllgewebe (Muskulatur und Parenchym) andererseits erkennen wir bei *Gordius* wie bei den Anneliden zwei prinzipiell verschiedene Arten mesoblastischer Gewebe. KLEINENBERG kommt in seiner berühmten *Lopadorhynchus*-arbeit (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLIV) bekanntlich zu dem Schluß, es sei „das Mesoderm nicht als Keimblatt, sondern als eine Bildung aufzufassen, in welcher genetisch ungleichwertige Bestandteile nur scheinbar in eine einheitliche Masse vereinigt sind“ (p. 10). Insbesondere nehmen die Genitalanlagen der Cölo- maten innerhalb dieser „Masse“ eine selbständige Stellung ein, so daß von Forschern wie ED. MEYER das Mesoderm in ein „primäres“ (Mesenchym) und in ein sekundäres oder cölo- matisches Mesoderm, das sich mutmaßlich von den Urgeschlechtszellen herleitet, geschieden wird. „Aehnlich, wie KLEINENBERG will, ist das gesamte Mesoderm nicht als eine einheitliche, den beiden primären Keimblättern gleichwertige Bildung, sondern als ein Anlagenkomplex sehr verschiedener, einst ganz unabhängig voneinander entstandener Organe zu betrachten, dagegen kommt aber einem Hauptbestandteile desselben, dem sog. sekundären cölo- matischen Mesoderm oder dem peritoneogenitalen Embryonalgewebe, wie ich es nennen möchte, im Gegensatz zum embryonalen Mesenchym, die Bedeutung eines Primitivorganes, nämlich eines ursprünglichen Geschlechts- oder Gonadengewebes zu, welches aus den keinem Keimblatt angehörigen Urgeschlechtszellen der ältesten vielzelligen Tiere hervorgegangen ist.“ (E. MEYER, Die Abstammung der Anneliden etc. Biol. Centralbl., Bd. X, 1890.)

Divertikelbildung des Urdarmes und damit ein primärer Zusammenhang des Cöloms mit jenem ist nirgends beobachtet. Es liegen indessen keine zwingenden Beweise vor, daß die Wand der embryonalen Mesodermtaschen einem Gonadenepithel gleichwertig ist; es ist nichts erwiesen, als daß sie die spätere pseudoepitheliale Auskleidung der „Leibeshöhle“ und einen Teil der Muskulatur liefern. Man darf es aus diesen Gründen für nicht unwahrscheinlich halten, daß auch die „cölomatischen Mesodermanlagen“ MEYERS (s. d. Anmerkung p. 74) zu den primären in keinem prinzipiellen Gegensatz stehen, sondern als ein durch die sekundär erworbenen Beziehungen zu den Genitalanlagen seiner Form und seinem Anlagebezirk nach bestimmter Komplex mesenchymatischen Gewebes (+ Genitalanlage) zu betrachten sind. Ein Gonocöl kommt bei den typischen Anneliden in der Regel weder zur Anlage noch zur Ausbildung; es wird gewissermaßen ersetzt durch die schizogenen Cölobildungen, deren metamere Anlage wieder auf die vorausgehende Metamerie einer Saccogonade zurückgeführt werden muß.

Die Frage ob sich Beziehungen des Schizocöl systems bei Gordius zum Blutgefäßsystem der Anneliden denken lassen, darf wohl zum Teil in bejahendem Sinne beantwortet werden. Zur Beurteilung des letzteren hat A. LANG im III. Abschnitt seiner Trophocöltheorie<sup>1)</sup> die leitenden Gesichtspunkte und eine ausgedehnte Uebersicht des Materials gegeben. Wir begnügen uns, auf eine für ein theoretisches Stadium gedachte, auf den Zustand bei Gordius jedoch sehr wohl anwendbare Bemerkung dieses Werkes (p. 183) hinzuweisen: „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.“ Man darf wohl annehmen, daß sich im Darmsinus der Gordiiden ein ehemals in ähnlicher Ausbildung bei den Anneliden verbreiteter Befund erhalten hat. Ob der Rückenkanal von Gordius mit dem Rückengefäß der Anneliden (das nach LANG sich vom Darmsinus differenziert) verglichen werden darf, muß dahingestellt bleiben.

Der Darmkanal von Gordius besitzt in seiner Cilienauskleidung ein gewichtiges trennendes Merkmal gegenüber den

1) ARNOLD LANG, Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. XXXVIII, 1903.

aller Bewimperung entbehrenden Nematoden, wengleich im Stäbchensaum ihres Darmes eine nicht durchaus verschiedene Bildung gesehen zu werden braucht. Epithelogene Muskelfibrillen in der Darmwand finden sich unter den Anneliden vielleicht nur bei *Polygordius*; bei den übrigen herrscht bezüglich der Herleitung der Darmmuskulatur — ob vom splanchnischen Cölothel oder vom primären Mesenchym (ED. MEYER) — unter den Autoren nicht völlige Einigkeit.

### III. Theoretischer Abschnitt.

#### Verwandtschaftsbeziehungen der Gordiiden.

Im Voraufgehenden habe ich mich bemüht, das vorhandene Material von Erfahrungen über den gröberen und feineren Bau derjenigen Tierformen, die auf Grund allgemeiner übereinstimmender Merkmale zunächst für eine Vergleichung mit *Gordius* in Frage kamen, zu sichten; es hat sich dabei eine weitgehende und überraschende Uebereinstimmung der Gordiiden mit den Archianneliden ergeben, mit solcher Unzweideutigkeit, daß der Systematiker gezwungen wäre, den Gordiiden einen Platz in nächster Nähe der genannten Würmer einzuräumen. Uns bleibt hier als letzter Teil unserer Aufgabe noch übrig, die morphologisch-systematischen Beziehungen beider Gruppen durch eine phylogenetische Hypothese als Ausdruck wahrer Stammverwandtschaft begreiflich zu machen.

Ein wesentlicher Unterschied in der Organisationshöhe der beiden fraglichen Gruppen ist nicht festzustellen. Der Körpergröße nach übertrifft *Gordius* alle Archianneliden; doch erklärt sich dies vielleicht aus der parasitischen Lebensweise; diese macht aber auch wahrscheinlich, daß der vollständige Mangel der Nephridien, der kümmerliche Zustand des Verdauungsapparates und die eigenartige Ausbildung des Bindegewebes Rückbildungserscheinungen, bezw. Anpassungen an die Besonderheiten der Ernährungsbedingungen, sind. Diejenigen Verhältnisse bei *Gordius*, die als Merkmale einer primitiveren Organisation aufzufassen sind, betreffen vor allem den Geschlechtsapparat. Es scheint, daß in der Ausbildung, wie dieser sich bei *Gordius* ♀ findet, die ursprüngliche Form des Organs bei den gegliederten Würmern gegeben ist. Weder die Ontogenese noch die Anatomie des ausgebildeten *Gordius* liefert den geringsten Anhalt dafür, daß dessen zusammengesetztes Ovar sekundär durch die Vereinigung zahlreicher

selbständiger metamerer Ovarien mit segmentalen Gonodukten hervorgegangen sei<sup>1)</sup>. — Weniger leicht ist zu entscheiden, ob auch der Mangel der äußeren Gliederung und der Tentakel, die regelmäßig ringförmige Gruppierung der das Gehirn repräsentierenden Ganglienzellmasse und der ungegliederte Bau des Bauchstranges ursprüngliche Charaktere sind. Da wir theoretisch sowohl die symmetrische Duplizität des Cerebralganglions in Wechselwirkung mit der höheren Ausbildung symmetrischer Sinnesorgane (Tentakel etc.), als die Auflösung des Bauchstranges in metamer geordnete Zentren, und endlich auch die Ringelung der bei den freilebenden und beweglicheren Formen starrer Hautdecke nur als sekundäre Differenzierungen ursprünglich einheitlicher Gebilde zu denken vermögen, so werden wir, wie ich schon in meinem provisorischen Bericht (1904) bemerkte, diese Zustände bei *Gordius* eher als wenig fort, denn als rückgebildet, also im ganzen als „paläophyletisch“ bezeichnen dürfen. Sie bilden die logisch unerläßlichen Durchgangsstufen zum Typus des segmentierten Wurmes.

Nur in einem Punkte scheint mir die Archiannelidengattung *Protodrilus* ursprünglichere Verhältnisse bewahrt zu haben als *Gordius*, im Besitz der Bauchfurche und der dadurch bedingten Spaltung des Bauchstranges in zwei seitliche Hälften. Auf die mutmaßliche phylogenetische Bedeutung dieses Befundes komme ich im weiteren Verlaufe noch zurück (p. 86).

Geben wir den Schluß aus den morphologischen Beziehungen auf stammesgeschichtliche Verwandtschaft als berechtigt zu und benutzen wir die Hinweise, die uns einerseits von den Gordiiden, andererseits von den Archianneliden bezüglich der Urform der wichtigsten Organsysteme bei den Ahnen der segmentierten Würmer gegeben werden, so gelangen wir zu etwa folgendem Bilde einer

1) LANG (Trophocöltheorie, p. 163—164) hat die Abhängigkeit des Bauplanes des Genitalapparates von der Existenz eines Kopulationsorgans betont: „Auf der einen Seite, bei den Formen ohne Kopulationsapparat . . . 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 bildet jeder seinen eigenen Gonodukt. . . Auf der anderen Seite, bei den Formen mit Kopulationsapparat . . . die Tendenz der Gonodukte der einzelnen Gonaden, sich miteinander zu vereinigen, Sammelkanäle, Längskanäle zu bilden, die schließlich in den Kopulationsapparat ausmünden.“ Welcher Zustand für den ursprünglicheren zu halten sei, entscheidet LANG nicht. Beide treten abwechselnd bei verschieden hoch organisierten Gruppen auf. Für *Gordius* scheint jedenfalls der letztgenannte der primäre zu sein.

gemeinsamen Stammform, einer Art Protannelid: der mäßig langgestreckte Körper entbehrt der äußeren Ringelung (und der Parapodien?); die Ventralseite ist zu einer vorn mit der Mundbucht kommunizierenden flimmernden Rinne eingezogen; das Zentralnervensystem besteht aus einem subepithelialen Zellenring um den Mundeingang, der sich ventral in zwei ungegliederte, die Bauchfurche begleitende Zellfaserstränge fortsetzt; unter der Haut ein Längsmuskelschlauch; der bedeutungsvollste Zug ist die unvollkommene Gliederung der kaudal in den Enddarm ausmündenden Saccogonade in metamere Keimstätten, durch die auch das Mesenchym (Bildung metamerer Trophocölien) beeinflusst wird.

Die Gattung *Gordius* hält die wesentlichsten Momente dieses Organisationsplanes unverwischt fest. Die Entwicklung des Annelidenstammbaumes aber verlief in dieser Richtung: In engster Abhängigkeit von der zuerst, aus „inneren“ Ursachen (Vermehrung der Keimstätten) auftretenden Gonomerie gelangt die fortschreitende metamere Differenzierung des Mesenchyms (Dissepimente, Cölom, Nephridien, Blutgefäßsystem) zur Ausbildung; weiterhin vollzieht sich — vielleicht aus eigenen Ursachen, aber doch im Einklang mit der inneren Metamerie — die äußere Gliederung in der cuticularen Bekleidung; die Neuromerie ist bedingt durch die funktionelle Verselbständigung der somatischen Segmente und nach dem Grade ihrer Ausbildung direkt abhängig von der zunehmenden Differenzierung des lokomotorischen Apparates; sie wird noch bei den Archianneliden vermißt, ist dagegen bei den mit Parapodien versehenen Polychäten am eklatantesten, bei Oligochäten (*Lumbricus* z. B.) wieder mehr verwischt.

Es gehört nicht in den Rahmen dieser Betrachtungen, die phyletische Differenzierung der Articulaten weiter auszumalen. Dagegen muß auf eine Tiergruppe hier noch hingewiesen werden, die mit den Gordiiden in einen gewissen Zusammenhang gebracht worden ist, die Solenogastren. J. THIELE schließt seine Ausführungen über „Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken“<sup>1)</sup> mit der Behauptung: „Die Solenogastren sind eine mit Gordiiden und Anneliden nächst verwandte Gruppe von Würmern, welche durch die Beziehung, in welche der Uterus zum Herzen getreten ist, sowie durch Anfänge einer Radulabildung zu den Mollusken hinüberführen etc.“ (p. 458). Die Beziehungen zu den Gordiiden

1) Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXII, 1902.

stützen sich hauptsächlich auf den Geschlechtsapparat: „Bei *Neomenia* und Gordiiden (♀) sind die Keimdrüsen einander ganz ähnlich, indem sie aus zwei Reihen von Säcken bestehen, deren jede in einen dorsalen, zu einer hinteren Oeffnung hinziehenden Längsgang mündet“ (p. 451). Auch die Anneliden seien durch ein ähnliches Stadium hindurchgegangen<sup>1)</sup>. Andererseits treten im Bau des Nervensystems bedeutsame Parallelen mit den Anneliden auf: „die Cerebralganglien (der Solenogastren) sind vollkommen ähnlich, wenn man von der Komplikation durch die Cirren bei Anneliden absieht, die beiden seitlichen Stränge des Bauchmarkes und die sensitive Flimmerrinne sind ganz übereinstimmend, etc.“ Die Solenogastren haben demnach Züge konserviert, in denen sich einerseits *Gordius*, andererseits *Protodrilus* gerade am konservativsten unter allen segmentierten Würmern zeigten. Wir sind aus den angeführten Gründen (weitere Nachweise sind von THIELE l. c. p. 418—431 zusammengestellt) fest überzeugt, daß sich die Solenogastren aus denjenigen Annelidenabnaben, welche die genannten primitiven Merkmale noch vereint besaßen, abgezweigt haben, daß diese Stammformen selbst aber nicht von Turbellarien abzuleiten sind, wie auch THIELE (p. 434) es will (s. u.).

Nach den vorausgehenden Betrachtungen gewinnt die Kenntnis der feineren Organisation von *Gordius* eine erhöhte Bedeutung, insofern als wir in dieser ein in zahlreichen Punkten getreues Spiegelbild eines phylogenetischen Stadiums erblicken, aus dem die mächtigen Stämme der Glieder- und der Weichtiere einst entsprossen sind. Wir müssen daher noch einige Erörterungen der Frage widmen, wie die nach dem Muster der Gordiiden von uns konstruierte Stammform der Anneliden sich gegenüber den geltenden Theorien über die Herkunft der gegliederten Würmer zu behaupten vermag, und inwieweit die hier gewonnene Auffassung einiges Licht auf das Metamerieproblem zu werfen im stande ist. Unter den Versuchen, den Ursprung der Anneliden klarzulegen kommen vor allem die Trochophora- und die Plathelminthentheorie, sowie die Versuche zu ihrer Fortbildung in Betracht; ferner

---

1) Ein verwandter Gedanke, daß nämlich die (allerdings Planarien-ähnlich vorgestellten) Vorfahren der Anneliden ein einheitliches Genitalrohr mit kaudaler Mündung (vgl. auch *Dinophilus*!) besessen hätten, das erst sekundär in metamere Einzelgonaden zerfallen sei, wurde zuerst von E. MEYER (Biolog. Centralbl., Bd. X, 1890) ausgesprochen, später (1901) aber leider aufgegeben.

werden wir der SEDGWICKSchen Hypothese besondere Beachtung zu schenken haben.

a) Die Trochophoratheorie, heute wohl noch die verbreitetste, stützt sich vornehmlich auf die Gültigkeit des biogenetischen Grundgesetzes für die Larvenentwicklung, indem sie in der Trochophora eine palingenetische Rekapitulation der Annelidenvorfahren sieht. Auf Grund der morphologischen Beziehungen dieser Larve zu den Rädertieren, die durch die SEMPERSche Entdeckung der Trochosphaera eine überzeugende Bestärkung erhielten, schließt sie auf eine nahe Verwandtschaft zwischen Rotatorien und Anneliden in dem Sinne, daß jene im wesentlichen noch heute die Organisation der Anneliden nahen zur Schau tragen. Die Schwierigkeit und große Unwahrscheinlichkeit der Trochophorahypothese ist neuerdings von LANG<sup>1)</sup> in extenso dargelegt worden, so daß ich hier auf die ausführliche Wiederholung der Einwände verzichten kann. Jene scheidet an der Erkenntnis, daß die Trochophora zwar eine sehr alte Larvenform, aber keine Stammform, sondern aus der Anpassung an ein pelagisches Jugendleben hervorgegangen ist; daß ferner die Rotatorien ebensowenig wie gewisse andere „primitive“ Annelidenformen (Dinophilus, Ophryotrocha u. a.) der Ahnenform der Anneliden nahe stehen, sondern durch verfrühte Geschlechtsreife (Neotenie) sich von höheren Vertretern ihrer Gruppe, unter mehr oder weniger ausgedehnter Benutzung ihrer Larvenorganisation, herleiten.

Ich möchte, auf den Darlegungen des hochgeschätzten Autors fußend, noch betonen, daß eine Ableitung der Trochophoraorganisation von Cölenteraten, Gasträaden her, die doch immer das Ziel bleiben muß, auf viel größere Schwierigkeiten stößt, als die des Annelids. Die neuen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von WOLTERECK<sup>2)</sup> an Polygordiuslarven der Nordsee haben in Bestätigung mancher älterer Beobachtungen dargetan, daß der Larvenkörper eine provisorische, dem Plankton-

1) Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XXXVIII, 1903, p. 3—13.

2) Trochophorastudien, I. Bibl. Zool. CHUN., Bd. XIII, H. 34, 1902. — Neuere Ausführungen WOLTERECKS (Wurm„kopf“, Wurm-rumpf und Trochophora. Zool. Anz., Bd. XXVIII), die sich gerade mit den Beziehungen der Trochophora zu den Cölenteraten und ihrer Bedeutung für die Phylogenie der Anneliden beschäftigen, konnten, da sie erst während des Druckes erschienen, hier leider nicht mehr berücksichtigt werden.

leben angepaßte Bildung ist, von welcher der Wurm wenig mehr als den Darm übernimmt. Insbesondere ist das Zentralnervensystem (Scheitelorgan) der Larve gewissermaßen eine Neuschöpfung, hervorgegangen aus der überstürzten Entwicklung nur eines Teiles des von den Cölenteraten ihnen überlieferten Anlagenkomplexes, dessen übrige Bestandteile erst später, bei der Ausbildung des Wurmkörpers zur Geltung gelangen. Wir können darum die *Trochophora* nicht für ein zuverlässiges Dokument der Annelidenabstammung halten, wohl aber scheint sie den Ausgangspunkt für eine ganze Reihe anderer Wurmformen, nicht nur der Rotatorien, sondern auch der Plathelminthen und Ctenophoren geboten haben, worüber unten. Hier sei nur noch bemerkt, daß auch diejenigen Organe von *Gordius*, die wir für Zeugen der Urformen derselben bei den segmentierten Würmern hielten (Nervensystem, ♀ Genitalapparat), nicht die geringste Anlehnung an die entsprechenden Verhältnisse bei den Rotatorien aufweisen.

Die Entstehung der Metamerie bei den Anneliden vermag die Trochophoratheorie nicht zu erklären. Sie wird in diesem Punkte unterstützt durch die sog. „Kormentheorie“, welche die Segmente des Annelidenkörpers als ungeschlechtlich (durch unvollkommene Teilung) erzeugte Individuen eines kettenförmigen Tierstockes auffaßt; ihre Begründer und bedeutendsten Verteidiger sind HAECKEL, GEGENBAUR und HATSCHKE. Auch ihr erklärender Wert ist von LANG (l. c. p. 13—59) sehr eingehend gewürdigt worden. Ich vermag dieser Kritik, welche die Unhaltbarkeit der Hypothese in vollkommenster Weise dartut, nichts, was unser spezielles Problem, das Verhältnis der Gordiiden zum Stammbaum der Anneliden angehe, hinzuzufügen. Für die Erklärung der Pseudometamerie, wie sie bei *Gordius* und gewissen Plathelminthen vorliegt, vermag die Kormentheorie natürlich nichts zu leisten, ja einer phylogenetischen Verknüpfung der Gonomerie von *Gordius* mit der „echten“ Segmentation der Anneliden müßte sie sich durchaus widersetzen. Wenn sie beide nicht in einen prinzipiellen Gegensatz bringen will, so bliebe ihr nur die rückläufige Ableitung der pseudometameren von den typisch segmentierten Tieren übrig.

b) Die Plathelminthentheorie besitzt ihre bedeutendsten Vertreter in A. LANG, ED. MEYER u. a.; der erstere hat sie auch neuerdings (1903) zur Grundlage seiner Erörterungen über den Ursprung der Leibeshöhle und des Blutgefäßsystems der höheren

Würmer etc. gemacht. Den Kernpunkt dieser Lehre bildet die Ableitung der echten Metamerie der Annulaten von der Pseudometamerie, wie sie im Bau des Genitalapparates gewisser Plathelminthen, vor allem bei *Gunda segmentata*<sup>1)</sup> zu Tage tritt. Man darf nun keineswegs die vielen guten Gründe übersehen, mit denen diese Lehre gestützt ist; man könnte sogar, soweit nur die Pseudometamerie des Genitalsystems in Frage kommt, im Bau dieses letzteren bei *Gordius* eine direkte Bestätigung der LANGSchen Ansicht erblicken: auch hier findet sich noch die „partielle“ Segmentation wie bei den Platoden, während andererseits die Anschlüsse nach der Seite der total segmentierten Würmer unzweifelhaft sind. Da aber nach LANG der phylogenetische Pfad der Anneliden von den pseudometameren Platoden über die Hirudineen zu den Chätopoden führt und die Archianneliden sich demzufolge nicht als die ursprünglichste, sondern als eine rückgebildete Gruppe offenbaren würden, so müßten die Anklänge in der Organisation von *Gordius* gerade an die der Archianneliden als sehr überraschend erscheinen.

Obgleich auch seinerseits von dem phylogenetischen Zusammenhang von Ctenophoren, Platoden, Hirudineen, Chätopoden und Archianneliden überzeugt, hat neuerdings A. A. W. HUBRECHT<sup>2)</sup> die LANGSche Lehre angegriffen und zahlreiche Gründe gegen die Wertung der Platoden (resp. Ctenophoren) als Stammgruppe der übrigen beigebracht; es sind, kurz resümiert, folgende:

1) Die hohe Komplikation des Genitalapparates bei Platoden erscheint „eher als ein Grund, sie weit von der Wurzel entfernt, inmitten der terminalen Ramifikationen zu stellen“ (l. c. p. 163).

2) Das Auftreten von Cirrus und Samenblase bei *Saccocirrus* dient als Hinweis auf die entsprechenden Bildungen der Platoden, die von solchen primitiven Annelidenformen etwa abgeleitet werden müßten.

3) Ontogenetische Tatsachen beweisen, daß Homologa der Cölomanlagen (Polzellen des Mesoderms) auch bei den Platoden nachzuweisen sind, daß sie demnach keine Neuerwerbungen der

---

1) Vergl. A. LANG, Der Bau von *Gunda segmentata* und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölenteraten und Hirudineen. Mitteil. d. Zool. St. Neapel, Bd. III, 1881.

2) Die Abstammung der Anneliden und Chordaten und die Stellung der Ctenophoren und Plathelminthen im System. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXIX, H. 1, 1904.

Cölhelminthen gegenüber den Plattwürmern sind, sondern daß sie bei diesen noch vorhanden sind, aber im Verlauf der Ontogenese unterdrückt werden.

Unter Berücksichtigung besonders dieser letzten Tatsachen kommt HUBRECHT zu folgendem Resultat: „Es scheinen mir also diese ontogenetischen Befunde in ganz zwingender Art dafür zu sprechen, daß wir die Plathelminthen als die am weitesten degenerierten Cölomatenabkömmlinge zu betrachten haben“ (p. 169). Und vorher mit Bezug auf Punkt 2, p. 164: „Es braucht also die von mir im umgekehrten Sinne aufgefaßte Phylogenese der Plathelminthen nicht einmal eine so ungemein lange zu sein, via Polychaeta, Oligochaeta und Hirudinea, sondern es kann der Plathelminthentypus eine verhältnismäßig frühe Abweichung von der ursprünglich cölomaten Stammform darstellen, während im Laufe des Hervorbildungsprozesses jenes Typus die jetzigen Oligochäten und Hirudineen gleichfalls seitlich abzweigten.“

Es sei mir gestattet, die Einwände HUBRECHTS um einen vierten zu vermehren (dem sich wohl noch weitere anreihen ließen); dieser betrifft die tiefgehenden Differenzen des Nervensystems bei Platoden und Anneliden (inkl. Gordiiden). Sehen wir bei diesen mit größter Konstanz ein dorsal vor dem Schlunde liegendes Cerebralganglion auftreten, das bei *Gordius* noch in durchaus altertümlicher Weise durch einen den Schlund umschließenden Ganglienzellenring repräsentiert wird, dieses ferner durch eine den Schlund umgreifende Kommissur (bei *Gordius* noch durch Kontinuität des Zellmantels) in Zusammenhang mit einem medio-ventralen Nervenstrange von ursprünglich seiner ganzen Ausdehnung nach zellig-faserigem Bau — so finden wir bei Platoden stets ein Dorsalganglion, das nie direkte Beziehungen zum Schlunde (ringförmige Umlagerung oder Schlundkommissur) besitzt, nie ein medianes Bauchmark, sondern, vom Dorsalganglion austrahlend, Nervenfasernstränge, die mit einem peripheren Plexus in Verbindung treten<sup>1)</sup>. Als der ursprüngliche Platz des Gan-

1) Daß die von LANG (l. c. 1903, p. 79) angezogenen Fälle, in denen die ventralen Längsnerven „in ihrem ganzen Verlaufe mit Ganglienzellen ausgerüstet sind“, die für die Platoden typischen und ursprünglichen seien, scheint nicht bestimmt erwiesen. Ontogenetisch besteht jedenfalls der Unterschied, daß sich Oberschlundganglion und Bauchmark (inkl. sog. Unterschlundganglion) der Anneliden völlig selbständig anlegen (KLEINENBERG, EISIG, MEYER u. a.), während die Längsnerven der Platoden vom Dorsalganglion auswachsen (resp. aus einer gemeinschaftlichen Anlage mit letzterem

glions (sog. Gehirns) muß die Mitte der Rückenfläche angesehen werden; hier findet es sich bei den Polycladen; andererseits legen die Zwischenformen der Coeloplana und Ctenoplana es nahe, in den nervösen Organen der Ctenophoren homologe Bildungen zu sehen. Bei den Tricladen ist es sekundär nach dem „vorderen“ Ende verlagert worden (während die Mundöffnung diese Verschiebung in wechselndem Maße mitmachte). Diesen Befunden entspricht es, daß das periphere Nervensystem der Tricladen bald in Form gerader Längsstämme (in wechselnder Zahl), bald als ein vielfach anastomosierendes Netzwerk von Faserzügen auftritt. Jeder Versuch aber, das in seinen Hauptzügen so scharf charakterisierte Nervensystem der Anneliden aus dem der Platoden konstruieren zu wollen, muß als aussichtslos bezeichnet werden.

Ist denn nun aber — da wir uns mit HUBRECHT zu der umgekehrten Reihenfolge bekannt haben — das Nervenzentrum der Platoden und Ctenophoren von dem der Anneliden ableitbar? Soweit es sich als Ausgangspunkt um das fertige Bauchmark-Cerebralganglion handelt, nein! Dagegen wissen wir, daß ontogenetisch bei den Anneliden ein sekundär in der Anpassung an die Form (Orientierung) und die Aufgaben des Larvenleibes erworbenes Nervenzentrum auftritt, die Scheitelplatte der Trochophora, die durch radiäre Längsnerven mit einem diffusen Ganglienzellplexus in Verbindung steht, ein Bild, das in allen wesentlichen Punkten die Anordnung der nervösen Elemente bei den Platoden vorzeichnet; völlig unabhängig von jenem entsteht das definitive Nervensystem des Annelids, unter Degeneration des peripheren Plexus, der Radiärnerven und gelegentlich teilweise auch der Scheitelplatte<sup>1)</sup>.

hervorgehen). Sicherlich ist LANG im Recht, wenn er die Diskontinuität der Anlage von Gehirn und Bauchmark der Anneliden als eine sekundär erworbene ansieht; aber gerade die Möglichkeit dieser Diskontinuität enthält einen Hinweis auf die Gleichwertigkeit und ontogenetische Unabhängigkeit beider Teile des Zentralorgans voneinander, wie sie dem Dorsalganglion und den Längsnerven der Platoden wohl nicht zuzuschreiben ist.

1) Zum Belege dienen die Schriften von HATSCHKE, KLEINENBERG, FRAIPONT, WOLTERECK (1902) u. a. Nach dem letztgenannten Autor liegen bei der Trochophora von Polygordius der Scheitelplatte die Augen seitlich an; von ihr gehen 8 vergängliche radiäre Nerven aus, die mit dem gleichfalls vergänglichen peripheren Plexus in Verbindung treten. WOLTERECK weist mit Recht auf die Ähnlichkeit dieser Anordnung mit dem Befund bei den Ctenophoren hin; (man denke auch an die rückenständigen Tentakel

Auf Grund dieser Tatsachen erscheint es geboten, die Verwandtschaft der Anneliden und Platoden zwar auch anzuerkennen, jedoch in dem Sinne, daß der letztgenannte Stamm sich durch verfrühte Geschlechtsreife (Neotenie) unter Vermittlung pelagischer Formen von Annelidenlarven oder doch von der Larvenorganisation sehr nahestehenden Anneliden hergeleitet hat. Seine Abzweigungsstelle wäre demnach nicht bei immerhin „typischen“ Vertretern der Anneliden (*Saccocirrus*), sondern schon auf einem ursprünglich provisorischen Stadium von deren Ontogenese zu suchen. Aehnlich mag es sich auch mit dem Ursprung der Rotatorien verhalten. Endlich auch ist es sehr wahrscheinlich, daß die Ctenophoren, vermutlich koordiniert mit den Platoden, aus trochophoraähnlichen Ahnenformen entsprangen. Leiten wir die Platoden von solchen pelagisch spezialisierten Jugendformen der Anneliden ab, so verlieren auch die (von HUBRECHT, l. c. p. 162 zitierten) Einwände, die LANG in seiner *Polycladen*-Monographie gegen die Auffassung der Plathelminthen als „degenerierter“ Anneliden anführt, an Gewicht. Es ist dann von vornherein ausgeschlossen, daß in der Ontogenie der Plathelminthen eine segmentierte Leibeshöhle, Parapodien, Kiemen, Kiefer etc. vorübergehend auftreten könnten.

Haben wir nun die Versuche, die Anneliden von den pseudometameren Plathelminthen oder, durch Multiplikation ihrer Abdominalabschnitte, von trochophoraartigen Stammformen abzuleiten, den Tatsachen gegenüber als unzureichend erkannt, so bleibt uns als letzter Teil unserer Aufgabe, der Frage näher zu treten, wie denn anders, unter Berücksichtigung eines gordiusähnlichen Zwischengliedes, die Vorfahren der Anneliden zu denken sind. HUBRECHT sieht sie unmittelbar in cölenteratenartigen Tieren (natürlich mit Ausschluß der Ctenophoren!), über das Wie erhalten wir von ihm nur spärliche Auskunft. Auf p. 153 seiner Abhandlung heißt es: „Es würde eine freilebende anthozoenartige Stammform, gleich jener, welche ich für die Chordaten anzunehmen geneigt bin, auch für ein hypothetisches Urannelid genügen, nur daß eben die Ausbildung eines Stomodaeums (und infolgedessen des Vorläufers einer Chorda) noch nicht eingesetzt zu haben braucht,

der *Polycladen* etc.). Auch LANG (1903, l. c. p. 81) erwähnt eine Mitteilung von ED. MEYER über die Aehnlichkeit, „die in der paarigen Anordnung mehrerer Längsnervenstämme und ihren wiederholten Querverbindungen zwischen der Trochophora und den Plattwürmern besteht“.

und wir somit auf noch primitivere schwimmende hydrozoenartige Stammformen zurückgreifen können, deren Orientation im Wasser, ob medusenartig, ob anthozoenartig, zunächst noch in der Schwebelage gelassen werden kann, obgleich eben diese Orientation für die weitere Lage des Zentralnervensystems in Bezug auf den Darm von wesentlicher Bedeutung geworden sein kann.“

Ein ausführlicherer Versuch in ähnlicher Richtung ist bereits von A. SEDGWICK<sup>1)</sup> unternommen worden; er beabsichtigt die direkte Zurückführung der metameren Gliederung der Artikulaten auf die radiär-symmetrische („Cyklomerie“ HESCHELER-LANG) der Anthozoen. Nach SEDGWICK kann das Annelid aus korallenähnlichen Stammformen in der Weise abgeleitet werden, daß man Zwischenformen annimmt, die, zur kriechenden Lebensweise übergehend, eine zunehmende Längsstreckung des Körpers in der Richtung des Mundschlitzes aufweisen, bei denen ferner die Ränder des letzteren in der Mitte, nunmehr der ventralen Mittellinie, verwachsen, während am Vorder- und Hinterende je eine als Mund resp. After funktionierende Oeffnung bestehen bleibt. Mit den Urmundlippen ist gleichzeitig der den Urmund bei den Cölenteraten umringende Ganglienzellplexus zu einer medianen Annäherung (event. Vereinigung) gelangt und bildet so den Bauchstrang, während der vor der (sekundären) Mundöffnung liegende Teil des Plexus zum Gehirn wird.

Soweit glauben wir uns der SEDGWICKSchen Hypothese durchaus anschließen zu müssen. Die Annahme, daß eine einfache Hohltierform von der ursprünglichen festsitzenden Lebensweise zum Kriechen auf der Mundscheibe übergegangen sei, entbehrt auch unter den heute lebenden Anthozoen nicht der Analogien und ist im stande, die wesentlichsten Züge im Organisationsplan der Artikulaten zu erklären. Sie wird zudem durch ontogenetische Befunde gestützt, welche lehren, daß die ventral gelagerten Körperöffnungen (Mund und After) des Annelids hervorgehen aus den beiden Ecken des langgestreckten, in der Mitte (also entlang der späteren Bauchseite) zum Verschuß gelangenden Blastoporuschlitzes. Eine Andeutung dieser Nahtlinie ist nicht nur bei *Protodrilus* in Gestalt der Bauchfurche (vergl. auch *Neomenia*!), sondern auch bei anderen Anneliden (z. B. *Sigalion*) in Form ventral einspringender cuticularer Leisten erhalten. Von diesem Gesichtspunkt aus ist ferner der Bauplan des Zentral-

1) On the origin of metameric segmentation and some other morphological questions. Quart. Journ. Mic., Sci. N. Ser. Vol. XXIV, 1884.

nervensystems leicht zu verstehen. Aus Gründen der unmittelbaren Zweckdienlichkeit dürfte die Konzentration aller zelligen nervösen Elemente im Bauchstrang nicht zu erklären sein; historische sind maßgebend. Durch neuere Arbeiten<sup>1)</sup> haben wir die Verteilung der nervösen Elemente im Körper der fest-sitzenden Cölenteraten genauer kennen gelernt. Bei Hydrozoen wie bei Scyphopolypen erwies sich der Plexus der Mundscheibe gewissermaßen als Zentralorgan. Es ist klar, daß diese Bedeutung nach der Verwachsung der Urmundlippen auf den Plexus der Ventralseite des wurmförmigen Körpers übergehen und so, nach dem mehr oder weniger vollständigen Schwund der Bauchfurche, zur Bildung eines medianen Bauchmarkes führen mußte. Man könnte diese Vergleichung sogar vom Zentralorgan auf die von hier zur Muskulatur ziehenden peripheren „Bahnen“ mit ähnlichem Erfolge ausdehnen; doch würde das hier zu weit führen.

Die weiteren Kombinationen SEDGWICKS — soweit sie auf die Erklärung der Metamerie abzielen, für uns die wichtigsten — besitzen in geringerem Grade den Charakter hoher Wahrscheinlichkeit. Es soll die Cyklomerie der Scyphozoen nach der Veränderung der Achsenorientierung übergehen in die Metamerie der Bilaterien, radiär geordnete Darmtaschen sollen sich verselbständigen und in metamere Enterocölblasen verwandeln. Es wäre also die Metamerie nicht erst bei wurmartigen Tieren entstanden, sondern sie wird, als radiäre Gliederung schon bei polypoiden Formen vorgebildet, von diesen als gegeben übernommen und nur den neuen Symmetrieverhältnissen angepaßt. Nun bestehen aber bemerkenswerte Unterschiede in der Art, wie die Darmtaschen der Scyphozoen und die Cölomkammern der Anneliden sich bilden. Sicher ist, daß die letzteren ontogenetisch nicht auf Enterocölbildungen zurückzuführen sind und daß sie keine Beziehungen zu der Vermehrungsart der Gastraldivertikel durch Interkalation aufweisen. Dazu kommt, daß letztere meist der Zahl nach fixiert, die Segmente der Anneliden aber keinen Anklang an die numerischen Gesetze jener zeigen, und daß zudem die unpaaren Gastral-taschen in der Richtung der Symmetrieebene unbequem im Wege stehen, (denn das unpaare „Kopfcölom“ vieler Anneliden ist doch sicher am wenigsten ein Enterocöl).

Besteht aber unsere Annahme zu Recht, daß der weibliche Genitalapparat von *Gordius* — ein Gonocöl, das höchst wahr-

1) Vergl. u. a. M. WOLFF, Das Nervensystem der polypoiden Hydrozoa und Scyphozoa. Zeitschr. f. allg. Phys., Bd. III, 1903.

scheinlich ontogenetisch und phylogenetisch als Ganzes durch eine Enterocölbildung entstanden ist — den ursprünglichen Zustand dieses Organs bei den segmentierten Würmern repräsentiert, so kann deren Metamerie unmöglich an eine schon vollendete Cyklomerie anknüpfen; höchstens dürfte man zugeben, daß die Lokalisation der Keimstätten in bestimmten Radien bei Anthozoen Beziehungen zu jener in bestimmten Transversalebene bei den Würmern hat; doch ist andererseits nicht auszuschließen, daß sich bei den letzteren die lokalisierte aus der diffusen Keimzellenentstehung selbständig herausgebildet hat, nun aber unter dem Einfluß einer grundverschiedenen Achsenorientierung.

Fassen wir kurz zusammen, was wir nach den vorstehenden Ausführungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Gordiiden und die Bedeutung der letzteren für das phylogenetische Verständnis der Annelidenorganisation mit Sicherheit behaupten können, so gelangen wir zu folgenden Sätzen:

1) Die Gordiiden erweisen sich auf Grund ihres Gesamtbauplanes, sowie ihrer Gewebsstrukturen als nahe Verwandte der Anneliden, mit denen sie den Ursprung gemein haben; in vielen Punkten schließen sie sich der hypothetischen gemeinsamen Ahnenform (vgl. p. 78) enger an als diese; die Organisation der Gordiiden liefert den Schlüssel zum Verständnis insbesondere des Cölo- und Genitalsystems der Anneliden.

2) Die Organisation der Gordiiden schließt eine Ableitung derselben von Plathelminthen oder Trochozoen aus, fügt sich dagegen sehr wohl einer Angliederung an skyphozoenartige Ahnenformen, ungefähr in dem Sinne, wie dies in der SEDGWICKschen Hypothese für die Anneliden gedacht ist.

3) Von der Plathelminthentheorie halten wir den Grundgedanken fest, daß die echte (totale) Segmentation aus der „Pseudometamerie“ (und zwar der Gonomerie) hervorgegangen sei. Diese entstand zuerst bei den gemeinsamen wurmförmigen Vorläufern der Gordiiden und der freilebenden Anneliden — ob unabhängig oder in direkten Beziehungen zu den cyklomeren Keimstätten der Skyphozoen, bleibt dahingestellt; in Abhängigkeit von der Gonomerie bildet sich die Segmentierung des Mesoderms aus; Neuromerie und äußere Segmentierung sind als „lokomotorische Gliederung“ zu betrachten.

Berlin, im November 1904.

---

## Verzeichnis der im speziellen Teil benutzten Schriften.

(Die mit \* bezeichneten Publikationen haben nicht im Original vorgelegen.)

- BERTHOLD, Ueber den Bau des Wasserkalbes. Abhdlg. d. Königl. Gesellsch. Göttingen, Bd. I.
- BRANDES, G., Das Nervensystem der als Nematelminthen zusammengefaßten Wurmtypen. Abhdlg. Nat. Gesellsch. Halle, Bd. XXI, 1899.
- BÜTSCHLI, O., Gibt es Holomyarier? Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIII, 1873.
- CAMERANO, L., Ricerche intorno alla anatomia ed istologia dei Gordii, 1888.
- \*— Sull' integumento dei Gordius. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino, T. IV, 1889.
- \*— I primi momenti della evoluzione dei Gordii. Mem. Reale Accad. Scienze Torino, Ser. 2, T. XL, 1889.
- \*— Ricerche intorno al parasitismo ed allo sviluppo del Gordius pustulosus. Atti Accad. Scienze Torino, 1892.
- Monografia dei Gordii. Mem. Accad. Reale Scienze Torino, Anno 1896—97, (2) T. XLVII, 1897.
- DUJARDIN, Sur le Mermis et les Gordius. Ann. des Sciences nat., Sér. 2, T. XVIII, 1842.
- GRENACHER, Zur Anatomie der Gattung Gordius. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XVIII, 1868, p. 322—344.
- Ueber die Muskelelemente von Gordius. Ebenda, Bd. XIX, 1869, p. 287—88.
- HERTWIG, O. u. R., Die Cölomtheorie. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XV, 1882.
- LEYDIG, F., Haben die Nematoden ein Nervensystem? Arch. f. Anat. u. Physiol. (REICHERT-DU BOIS REYMOND), 1861.
- LINSTOW, O. v., Helminthologica. Arch. f. Naturgesch., 1877.
- Ueber die Entwicklungsgeschichte und Anatomie von Gordius tolosanus. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXIV, 1889. Mit Nachtrag, ebenda p. 390.
- Weitere Beobachtungen an Gordius tolosanus und Mermis. Ebenda, Bd. XXXVII, 1891.
- Zur Systematik der Nematoden. Ebenda, Bd. XLVII, 1897.
- Helminthologische Beobachtungen. Zur Entwicklungsgeschichte von Gordius aquaticus GMEL. Arch. mikr. Anat., Bd. LI, 1898.
- MEISSNER, G., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gordiaceen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. VII, 1856.

- MICHEL, A., De l'existence d'un véritable épiderme cellulaire chez les Nématodes et spécialement les Gordiens. C. R. Acad. Sc. Paris, T. CVII, 1888.
- \*— Sur l'épiderme des Gordius. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino, T. IV, 1889.
- MONTGOMERY, THOS. H., The adult organisation of Paragordius varius LEIDY. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XVIII, 1903.
- RAUTHER, M., Das Cerebralganglion und die Leibeshöhle der Gordiiden. Zool. Anz., Bd. XXVII, 1904.
- ROEMER, Fr., Beiträge zur Systematik der Gordiiden. Abhdlg. d. Senckenberg. naturf. Ges., Bd. XXIII, H. 2, 1896.
- ROHDE, E., Muskel und Nerv. III. Gordius. Zoolog. Beiträge (SCHNEIDER-ROHDE), Bd. III, 1892.
- Gibt es Holomyarier? Sitzgsber. K. Akad. Wiss. Berlin, 1892.
- SCHNEIDER, A., Monographie der Nematoden, Berlin 1866.
- Noch ein Wort über die Muskeln der Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIX, 1869.
- THIELE, J., Zur Cölomfrage. Zool. Anz., Bd. XXIV, 1902.
- TRETIKOW, D., Trav. Soc. Imp. Natur. St. Pétersbourg, T. XXXII, Livr. I. Comptes rendus des séances, No. 1, 1901 (russisch). Ref. im Zool. Centralbl., Bd. X, 1903. (Entwicklung von Gordius.)
- VEJDOVSKÝ, F., Zur Morphologie der Gordiiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLIII, 1886.
- Studien über Gordiiden. Ebenda, Bd. XLVI, 1888.
- Organogenie der Gordiiden. (Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Metamorphose u. Biologie d. Zelle.) Ebenda, Bd. LVII, 1894.
- Bemerkungen zu den Gordiidenarbeiten v. LINSTOWS. Zool. Anz. Bd. XXI, 1898.
- VILLOT, A., Monographie des Dragonneaux. Arch. de Zool. exp. et gén., T. III, 1874.
- Nouvelles recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens. Ann. Sc. nat. Sér. 6, Zool., T. XI, 1881.
- Revision des Gordiens. Ann. Sc. nat., Zool., Sér. 7 T. I, 1886.
- Sur l'anatomie des Gordiens. Ebenda, Sér. 7, T. II, 1887.
- Sur l'hypoderme et le système nerveux périphérique des Gordiens. C. R. de l'Acad. des Sc., T. CVIII, 1889.
- Sur la signification histologique, le mode de formation et l'usage de la cavité périntestinale des Gordiens. Ebenda, 1889.
- Sur l'ovogénèse, la structure de l'ovaire et la régression du parenchyme des Gordiens. Ebenda, T. CIX, 1889.
- Evolution des Gordiens. Ann. Sc. nat., Zool., (7) T. XI, 1891.
- \*— Le polymorphisme des Gordiens. C. R. Assoc. Franç. Ac. Sc. 23. Sess., 1895.
- ZIEGLER, H. E., Ueber den gegenwärtigen Stand der Cölomfrage. Vhdlg. d. Deutsch. Zool. Ges., 1898.

**Erklärung der Abbildungen.**

Allgemeine Bezeichnungen:

<i>bm</i> Bauchmark	<i>lm</i> Längsmuskulatur
<i>cut</i> Cuticula, <i>e</i> äußere, <i>i</i> innere	<i>m.f</i> Muskelfibrille
<i>ep</i> Epidermis	<i>n.z</i> Ganglienzelle
<i>gl.f</i> Gliafasern	<i>par</i> Parenchym (Zellkörper)
<i>gl.z</i> Gliazelle (Kern)	<i>s.b</i> Sinnesborste
<i>int</i> Darm	<i>s.z</i> Sinneszelle
<i>k</i> Kern	

Tafel I (Fig. 1—17).

Cuticula; Epidermis; Nervensystem.

Fig. 1. *Gordius aquaticus* ♂ (Alkohol), Flächenpräparat der Cuticula zur Erläuterung des Faserverlaufs. Vergr. 820fach. *r* Rhombus, *z* helle Zwischenstreifen.

Fig. 2. *Gordius aquaticus* ♂ (Alkohol), Querschnitt der Cuticula parallel der Richtung des einen Fasersystems. Vergr. 1350fach. *b.k* Basalkörnerreihe, *l* längs-, *q* quergetroffene Cuticularfasern; in letzteren sind dunklere Körner sichtbar.

Fig. 3a. *Gordius tolosanus* ♀, Flächenpräparat der Cuticula in Glycerin: äußere Oberfläche bei ganz hoher Einstellung. Vergr. 1350fach. *a* „Areolen“, *i* interareoläre Felder, *h* Cuticularhäuschen, *s.b* Sinnesborste in der Aufsicht.

Fig. 3b. *Gordius tolosanus* ♀, dasselbe. LEITZ, Obj. 7, Zeichenok. Bezeichnungen wie bei der vorigen Figur. *a'* „große Areolen“, *p* Porenkanal bei hoher, *p'* bei tieferer Einstellung.

Fig. 4. *Gordius tolosanus* ♀, Querschnitt der Cuticula in Glycerin: zeigt die Basalkörnerschicht (*b.k*) mit fibrillären Fortsätzen in die Areolarsubstanz (*a*). Vergr. 800fach.

Fig. 5. *Gordius tolosanus* ♀, Querschnitt der Cuticula (Eisenhämatoxylin). *ck* körnerartige Kreuzungspunkte des Fibrillengerüsts der inneren Cuticula. Die Epidermis (*ep*) ist distal durch eine Körnerreihe (s. Text, p. 10) begrenzt. Die übrigen Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren. Vergr. 1350fach.

Fig. 6. *Gordius tolosanus* ♂, Papillen des äußeren zirkanalen Kranzes; auf Fig. 6b *s* Sekret. Vergr. 700fach.

Fig. 7. *Gordius aquaticus* ♂, Epithelzellen aus der Kopfkalotte in schrägem Flächenschnitt zur Demonstration der Zellbrücken. Gegen *b* hin ist der Schnitt der Basis, gegen *a* der Zelloberfläche genähert. Vergr. 1200fach.

Fig. 8. *Gordius tolosanus* ♀, Epidermiszellen im Flächenschnitt (oberflächlich). *d.z* Deckzellen, *s.l* dunkel markierte Zellgrenzen (Schlußleisten?), *s.z* Sinneszellen. LEITZ, Immers.  $\frac{1}{12}$ , Zeichenok.

Fig. 9. *Gordius aquaticus* ♂, Epithelzellen vom Hinterende. *st.f* Stützfibrillen, *g* bindegewebige Grundsubstanz. Vergr. 1200 fach.

Fig. 10. *Gordius tolosanus* ♂, „große Areole“ mit Kanalporus. LEITZ, Immers.  $\frac{1}{12}$ , Zeichenok.

Fig. 11. *Gordius tolosanus* ♂, Tastpapillen aus der Kloakengegend, a im Längsschnitt, b Doppelpapille, c Querschnitte. Vergr. 800 fach.

Fig. 12. *Gordius tolosanus* ♀, Tastborste mit zugehöriger Sinneszelle. LEITZ, Immers.  $\frac{1}{12}$ , Zeichenok.

Fig. 13. *Gordius aquaticus* ♂, Sinnesorgan (Geruchsorgan?). *k'* Hüllzellenkern. LEITZ, Immers.  $\frac{1}{12}$ , Zeichenok.

Fig. 14. *Gordius aquaticus* ♂, Stütz- und Sinneszellen vom hypodermalen Nervenstreifen der rechten Schwanzgabel. *k* Kerne der epithelialen Stützzellen, *g.b* Genitalpapillen. LEITZ, Immers.  $\frac{1}{12}$ , Zeichenok.

Fig. 15. *Gordius tolosanus* ♂, Frontalschnitt durch das Kopffende. *n.z* zelliger Mantel des Cerebralganglions (*c.g*), *o* Mundöffnung, *oes* Schlund, *s.z* Sinnesepithel der Kopfkalotte. Vergr. 260 fach.

Fig. 16. *Gordius tolosanus* ♀, Kopffende im Querschnitt. Bezeichnungen wie in der vorigen Figur. Vergr. 320 fach.

Fig. 17. *Gordius aquaticus* ♂, Basis der Neurallamelle mit austretenden Nervenfasern (*n.f*) in der flächenhaft getroffenen Epidermis. Vergr. 1300 fach.

## Tafel II (Fig. 18—23).

### Nervensystem.

Fig. 18. *Gordius aquaticus* ♂, Sagittalschnitt durch das Kopffende. *int* Anschnitt des Darmrudiments, *s.z* Sinneszellen der Kopfkalotte, *st.z* Stützzellen, *n.z* zelliger Teil des Cerebralganglions, bzw. des Bauchmarkes (*bm*), *n.z'* „Riesenzellen“, der Rückseite der zentralen Fasermasse (*z.f*) angelagert, *z.z.* zentrale Ganglienzellen. Vergr. 320 fach.

Fig. 19. *Gordius aquaticus* ♂, Querschnitt durch das Cerebralganglion in der durch den Pfeil auf Fig. 18 bezeichneten Höhe. Bezeichnungen wie in der vorigen Figur. Dieselbe Vergr.

Fig. 20. *Gordius aquaticus*, Sagittalschnitt durch das Bauchmark und die Neurallamelle. *gl.f* quer- und schräggetroffene Gliafasern der Neurallamelle; zwischen ihnen verlaufen (in der Schnittebene) die Achsencylinder der Ganglienzellen (*n.z*) des Bauchmarkes; *h.n* hypodermaler Längsnerv, *k* Kerne der epithelialen Stützzellen, *l.f* longitudinale, *q.f* transversale Faserzüge. Die dunkler hervorgehobenen Fasern sind Gliafasern, sie bezeichnen jedoch auch die Richtung der nervösen Fasern. Vergr. 500 fach.

Fig. 21. *Gordius aquaticus* ♂, Frontalschnitt der Stützlamelle aus dem vorderen Körperabschnitt. *ax* Achsencylinder, *n.z* in die Stützlamelle verlagerte Ganglienzellen, *gl.f* quer- bzw. längsgetroffene Gliafasern. Vergr. 1300 fach.

Fig. 22. *Gordius aquaticus*, Frontalschnitt des Bauchmarkes. *n.z* Ganglienzellen, *n.z'* „Riesenzellen“, *l.f* longitudinale Faserzüge. Zwischen den Zellen bemerkt man das sie umspinnende Glianetz mit seinen Stützfasern. Der Schnitt ist in der Höhe der medialen Zellgruppe geführt. Vergr. 1000 fach.

Fig. 23. *Gordius aquaticus*, Querschnitt des Bauchmarkes. *gl.s* Gliasepten, *gl.z* Kerne der Gliazellen, *n.z* mediale, *n.z'* laterale Ganglienzellgruppen, *n.l* Neurallamelle, *n.f* periphere Nerven- und Gliafasern, *h.n* Gliafasern des hypodermalen Längsnerven; Parenchym (*par*) und Muskulatur (*m*) schematisch. Vergr. 700 fach.

### Tafel III (Fig. 24—31).

#### Genitalsystem.

Fig. 24. *Gordius aquaticus* ♂, admedianer Sagittalschnitt durch das Hinterende; der rechte Samensack ist längsgetroffen, der Darm (an zwei Stellen angeschnitten) und die Schwanzgabelhälfte der Gegenseite sind nach den benachbarten Schnitten eingetragen. *cl.g* Anschnitt der kaudalen Bauchstrangverdickung (sog. Kloakalganglion), *cl* Kloakenmündung, *p.f* postkloakale („halbmondförmige“) Cuticularleiste, *s.s* Samensack, *v.d* Vas deferens, *s.g* linker Schwanzgabelast, *cl.m* Kloakenmuskulatur, *int.s* Darmsinus. Vergr. 100 fach.

Fig. 25. *Gordius aquaticus* ♂, Querschnitte durch die Kloakenregion; a die inneren Stomata der Samenleiter (*v.d'*), b (halbschematisch) die Mündungen der Samenleiter (*v.d*) in die Kloake (*cl*) treffend, *b.m* kaudale Gabeläste des Bauchmarkes (ihre Verbindung mit der Kaudalanschwellung ist auf Fig. 25a angedeutet), *s.z* Sinnesepithel. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 24. Vergr. 130 fach.

Fig. 26. *Gordius tolosanus* ♂, Spermatozoen aus der Mitte des Samensackes; a—c ausgebildete, d unreife Spermatide; *k* Spermakern, dahinter das Centrosoma. LEITZ, Immers.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 3.

Fig. 27. *Gordius tolosanus* ♀, medianer Sagittalschnitt durch das Hinterende. *a* Kloakenöffnung, *b.m* kaudales Bauchmarkende, *cl* Kloake, *atr* Atrium, *int.s* Darmsinus, *ovd* Ovidukt, *ov.l* Ovariallängsgang (nach benachbarten Schnitten schematisch eingetragen), *rec.s* Receptaculum seminis, *ut* Uterus. Vergr. 100 fach.

Fig. 28. *Gordius tolosanus* ♀. Zellen des (wandständigen) Uterusepithels. LEITZ, Immers.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 3.

Fig. 29. *Gordius tolosanus* ♀, Atriumepithel; Drüsentubuli bei a im Längsschnitt, bei b im Querschnitt. *f* Fortsätze der Epithelzellen zur Basis, *m* längs- und quergetroffene Muskelzellen der parenchymatösen Wandung, *par* normale Parenchymzellen, *gr* Grundsubstanz. Vergr. 760 fach.

Fig. 30. *Gordius tolosanus* ♀, Querschnitt aus der hinteren Körperregion. *d.s* Rückenkanal, *div* Ovarialdivertikel, *int.s* Darmsinus, *ov.l* Ovariallängsgang, *o.s* Ovarialsinus, *rec.s* Receptaculum seminis. Vergr. 130fach.

Fig. 31. *Gordius aquaticus* ♀, Blutzelle aus dem vorderen Teile des Darmsinus. Vergr. 2000fach.

## Tafel IV (Fig. 32—40).

## Muskulatur; Parenchym; Darm.

Fig. 32. *Gordius tolosanus* ♂, Muskelzelle aus dem vorderen Körperabschnitt, durch Kalilauge isoliert. Vergr. 80fach.

Fig. 33. *Gordius tolosanus* ♂, Längsmuskelzellen im Querschnitt. *gr* bindegewebige Grundsubstanz, *m* Membran der Muskelzellen (Sarkolemma), *pl* Sarkoplasma. LEITZ, Immers.  $\frac{1}{12}$ , Zeichenok.

Fig. 34. *Gordius tolosanus* ♂, *ki* Kittsubstanz, *m.f* Myofibrillen; die übrigen Bezeichnungen wie in der vorigen Figur. Vergr. 2500fach.

Fig. 35. *Gordius aquaticus* ♀, Muskelzelle im Längsschnitt. Vergr. 750fach.

Fig. 36. *Gordius tolosanus* ♂, bindegewebige Grundsubstanz mit fein fibrillärer Struktur (*gr*). *pl* flächenhafter Anschnitt der Parenchymzellwand (s. Text); *l* feine Grenzkontur zwischen der Grundsubstanz des Parenchyms und der Muskulatur. Vergr. 3000fach.

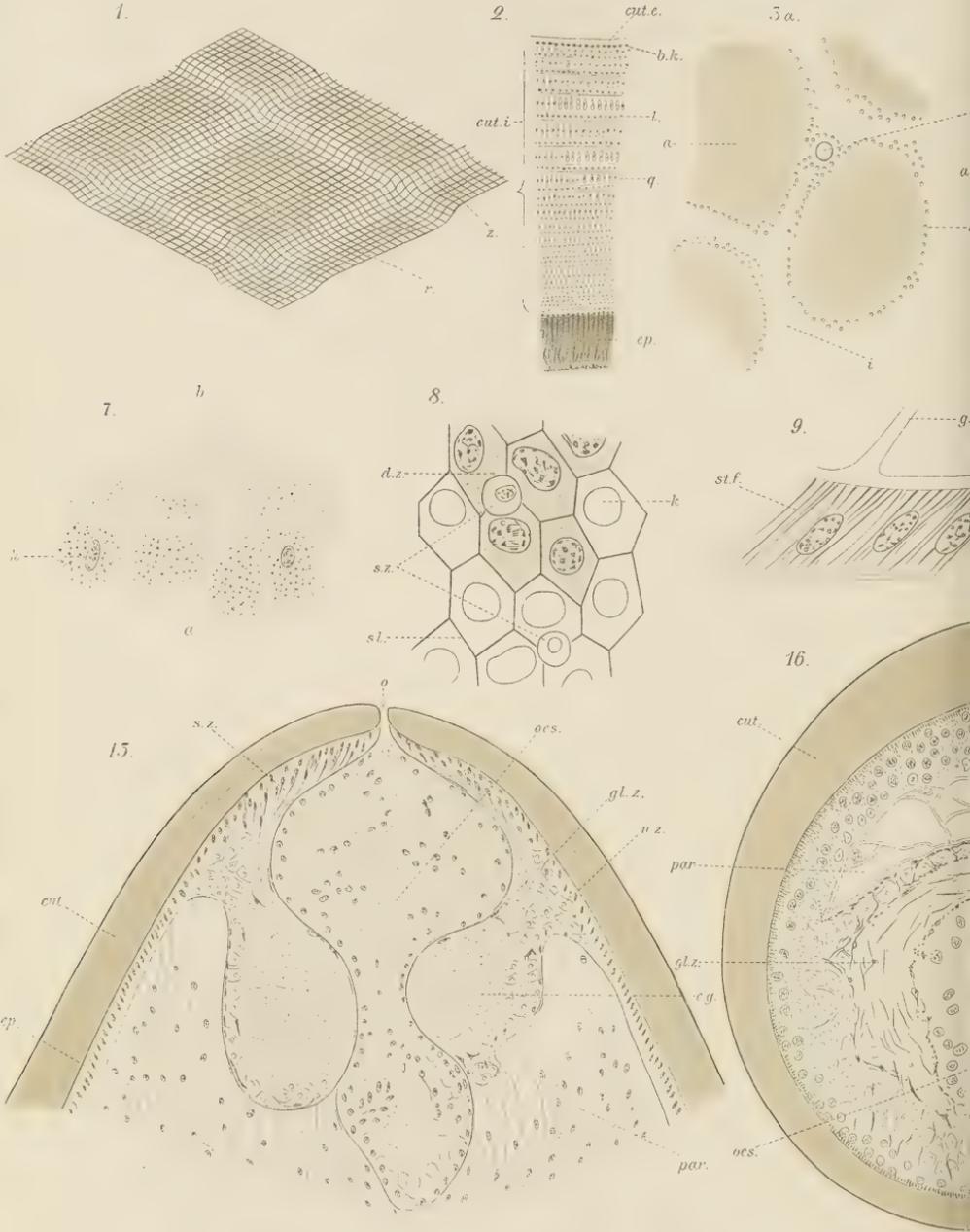
Fig. 37. *Gordius tolosanus* ♀, frontaler Längsschnitt, Darmepithel (*int*) mit zirkulären Muskelfibrillen (*m.f*). *k'* Darmzellenkern, *b* Basalmembran, *gr* bindegewebige Grundsubstanz, *pl* Protoplasma der Parenchymzellen. Vergr. 1500fach.

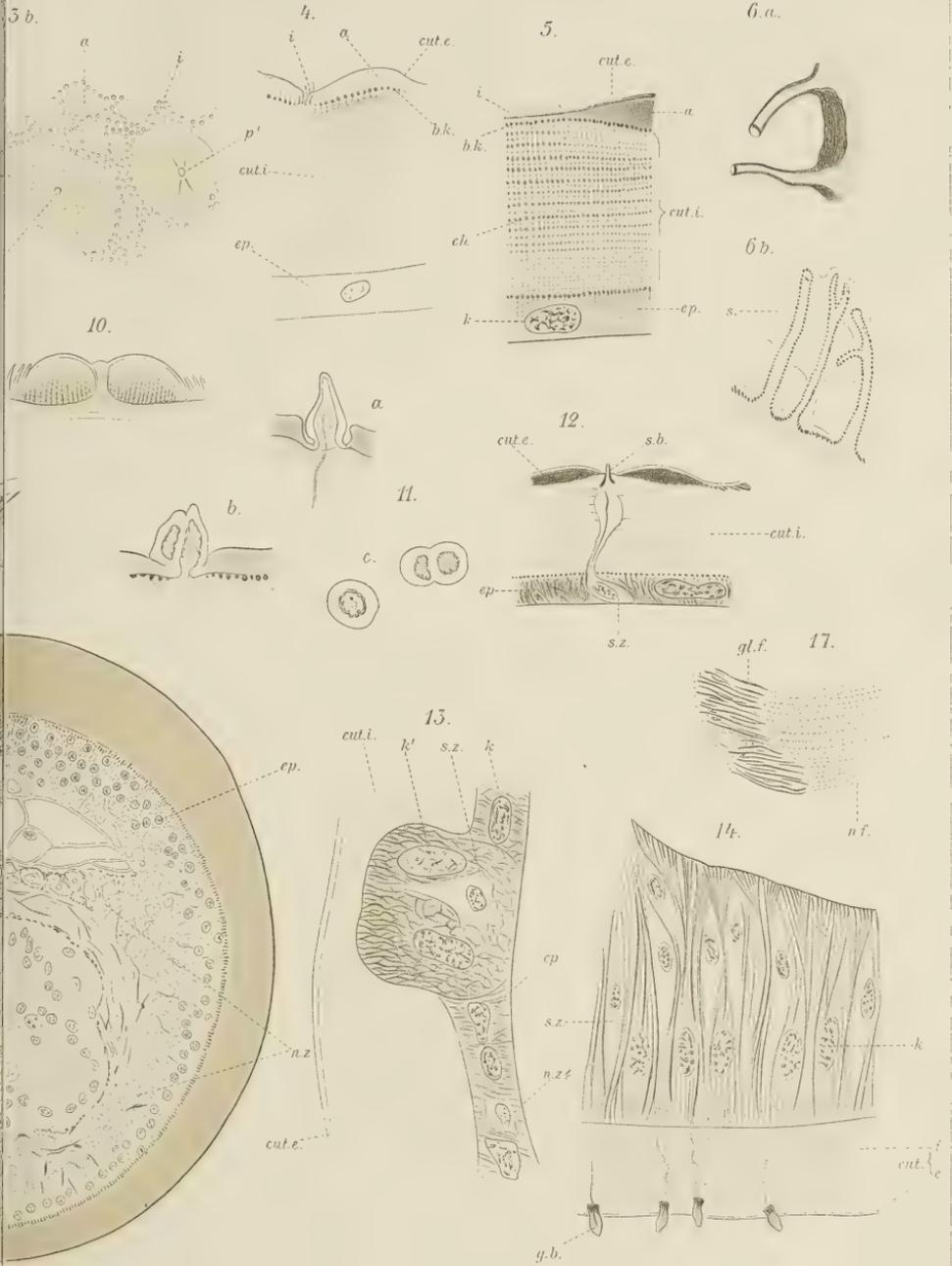
Fig. 38. *Gordius tolosanus* ♂, Darmquerschnitt aus der vorderen Region. Bezeichnungen wie in der vorigen Figur. LEITZ, Obj. 7, Zeichenok.

Fig. 39. *Gordius tolosanus* ♀, Darmepithelzellen aus der hinteren Körperregion. LEITZ, Immers.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 3.

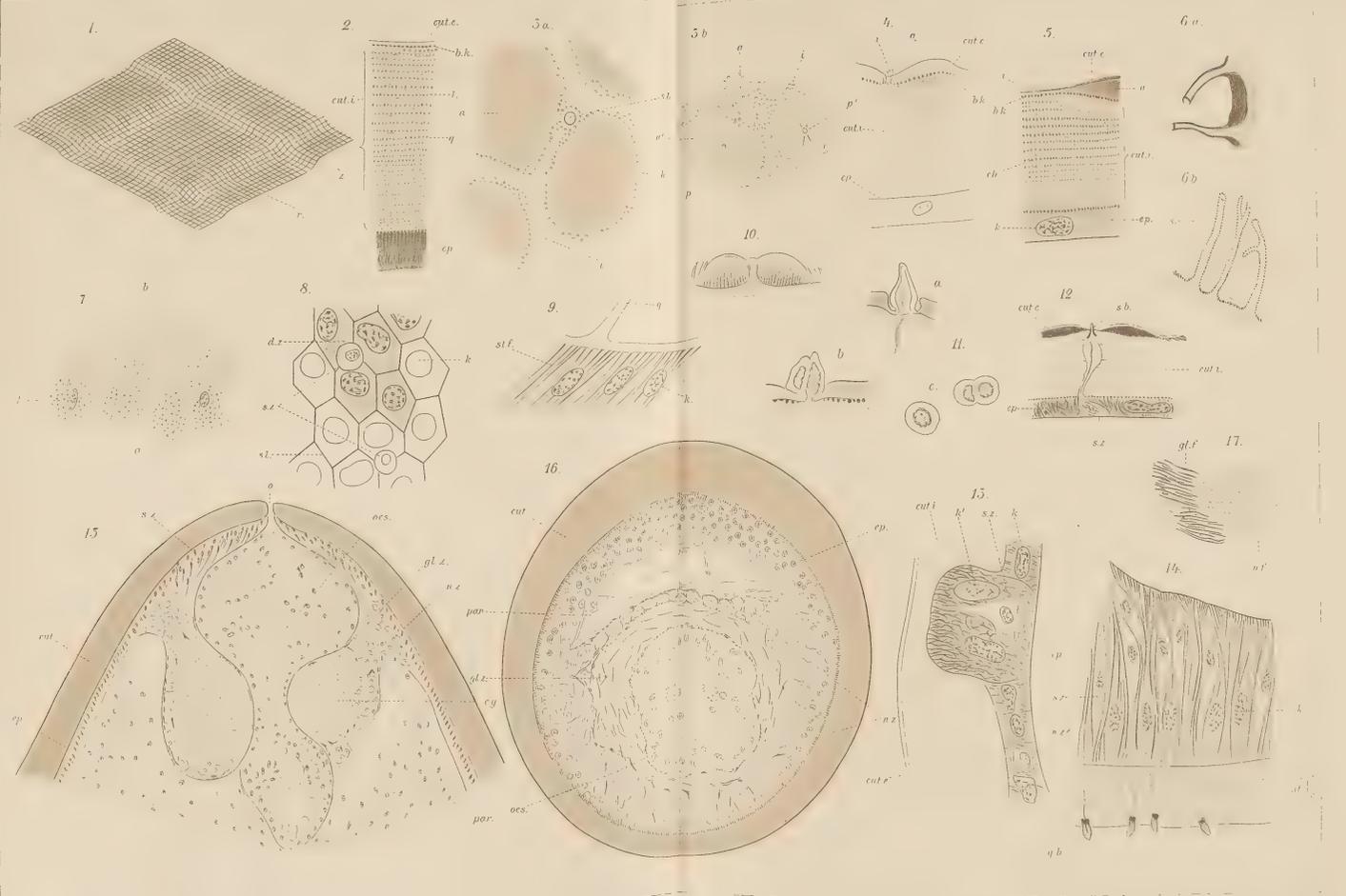
Fig. 40. *Gordius tolosanus* ♀, Darmepithelzellen, etwas weiter oralwärts als die vorigen, mit Sekrethöfen. LEITZ, Immers.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 3.















18.

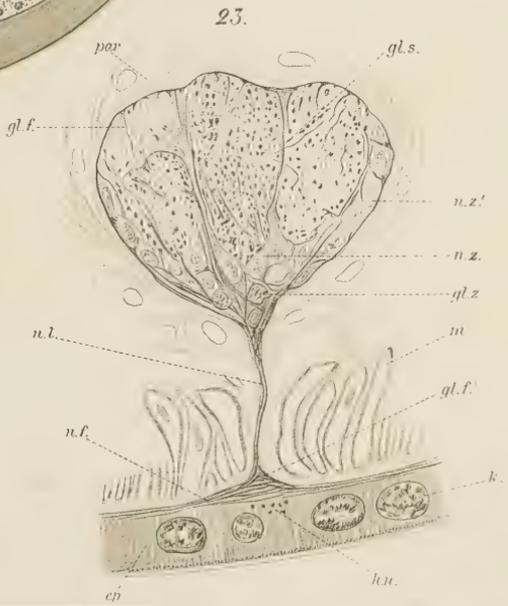
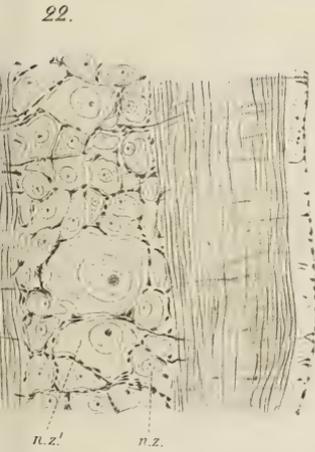
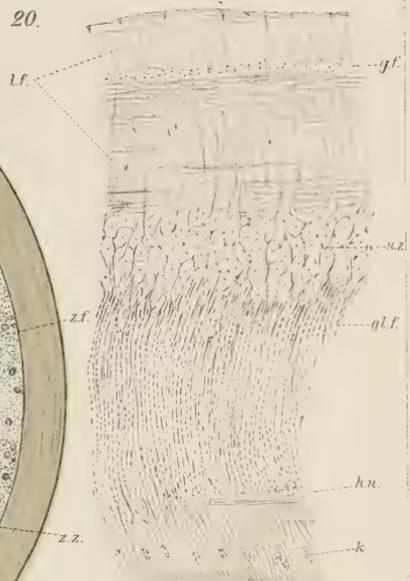
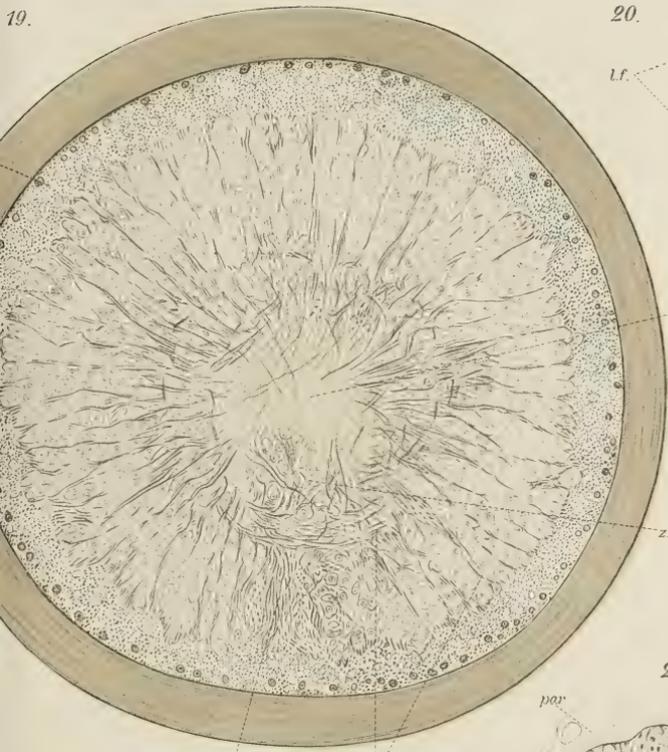


21.

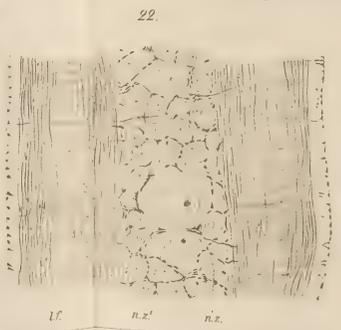
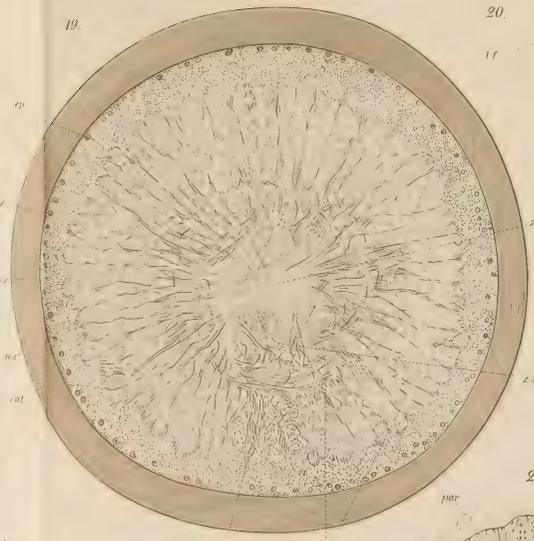


Ranther gez.

Verl v. Gust



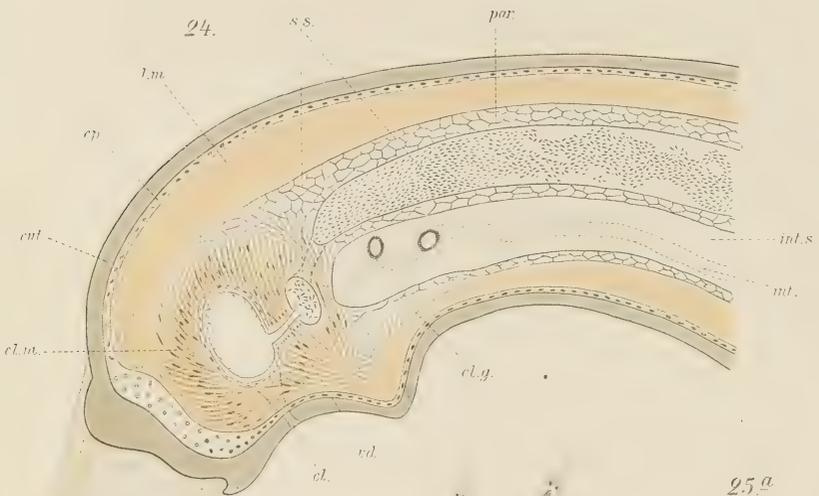








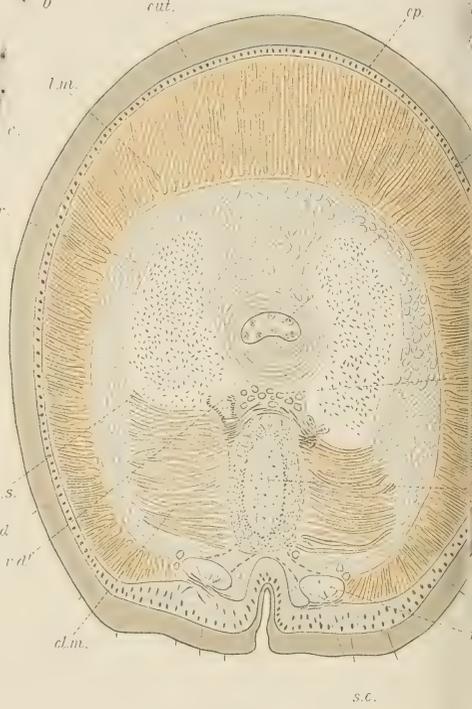
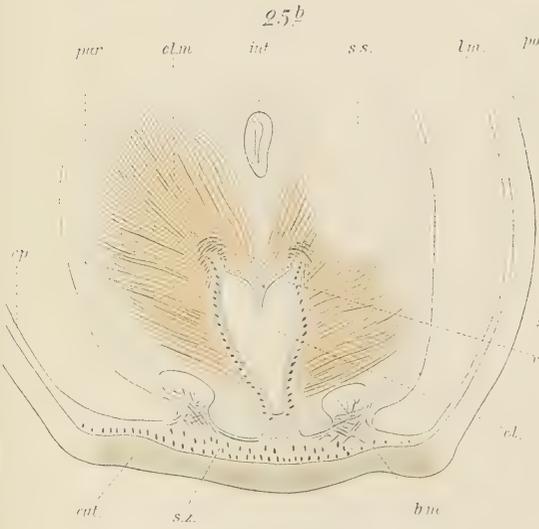
24.

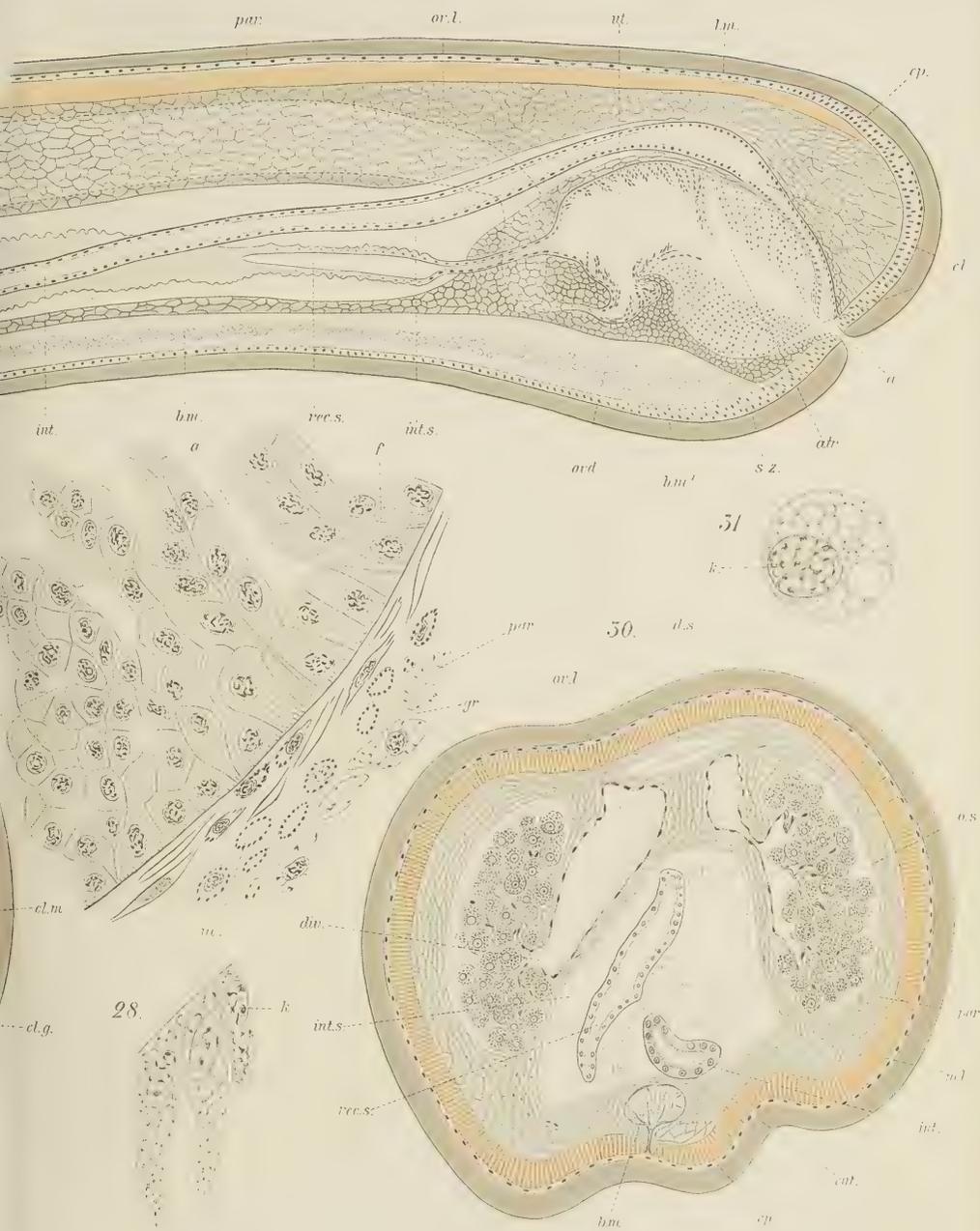


25.a

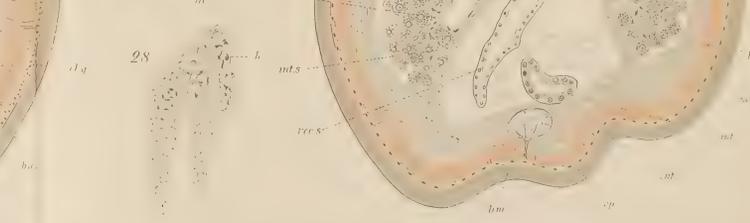
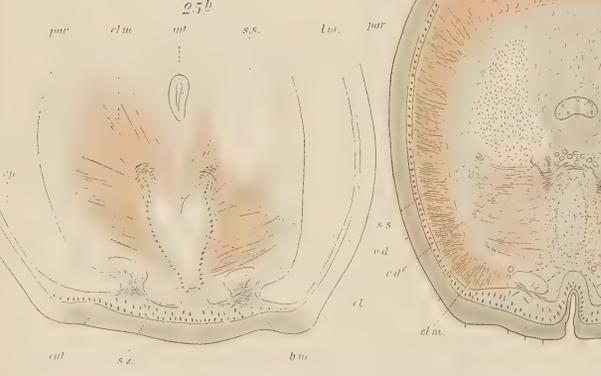
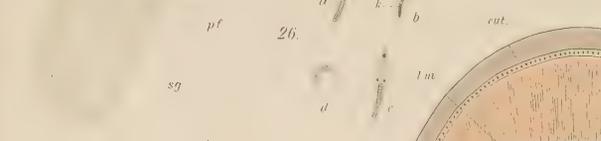
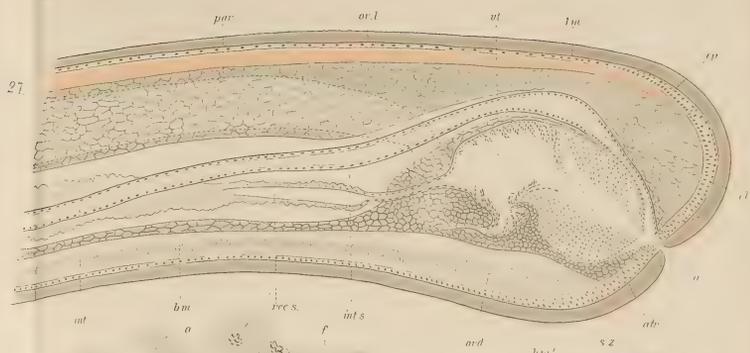
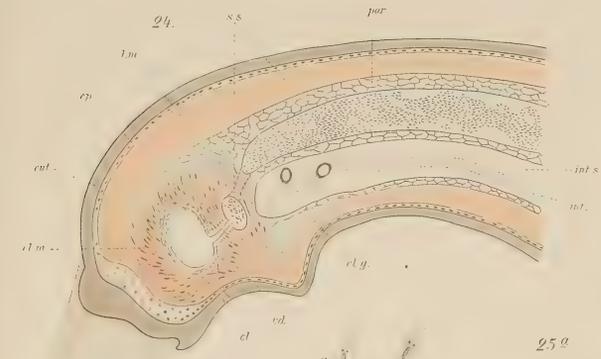


25.b



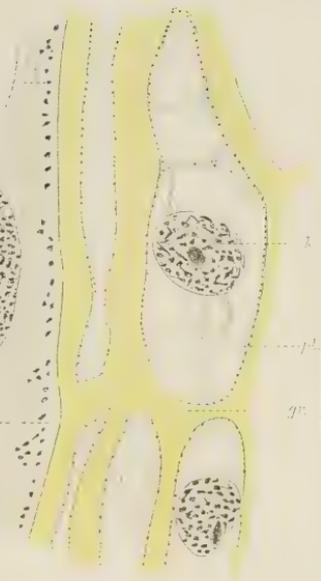




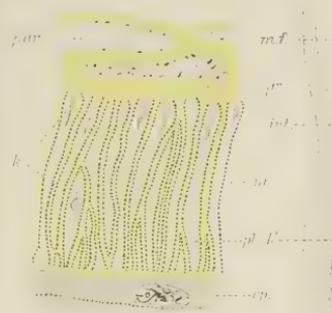




57



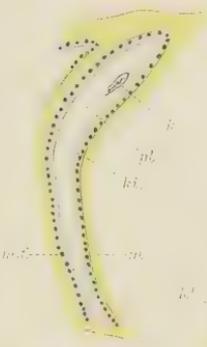
35



52



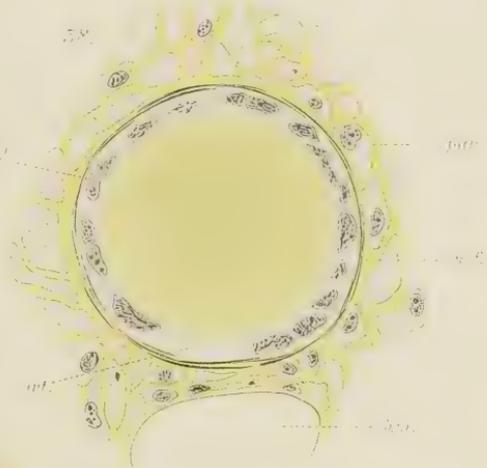
34



55



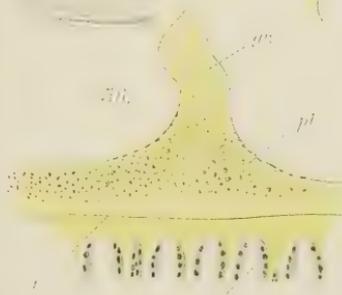
58



59



36



40

