

# Das Blutgefäßsystem der Oligochäten. Embryologische und histologische Untersuchungen.

Von

Stefan Sterling aus Warschau.

Hierzu Tafel 10—18 und 16 Figuren im Text.

„Celui qui voit avec un microscope aperçoit  
sans doute dans les choses plus de qualités“ . . .  
(VAUVENARGUES, Connaissance de l'esprit  
humain. VII. Du bon sens.)

„Die Anpassung der Gedanken an die Tat-  
sachen ist also das Ziel aller naturwissenschaft-  
lichen Arbeit.“  
(E. MACH, Analyse der Empfindungen, XIV, 5.)

## Einleitung.

Zu einer rein geistigen Arbeit muß man die feine und klare Trophocöltheorie von LANG zählen: aus vielen strittigen Ergebnissen, die über das Blutgefäßsystem der Anneliden angegeben worden sind, hat LANG eine einheitliche Theorie aufgebaut, die zuerst keine Gegner hatte; unlängst ist gegen sie der bekannte Kenner der Anneliden F. VEJDOVSKY (120) hervorgetreten. Nach der scharfen Kritik der BERGHschen Untersuchungen, welche eine der wichtigen Grundlagen der LANGschen Theorie bleiben, legt er seine „mehrjährigen Beobachtungen und Anschauungen über das Gefäßsystem der Oeffentlichkeit“ vor. In den Untersuchungen ist eine Anzahl von Oligochäten und Hirudineen in ihrem Gefäßbau behandelt. Der Autor hat aber — wie er behauptet — „alle möglichen Vertreter dieser Ordnungen einer Untersuchung unterzogen“, schließlich aber nur auf einige wenige Arten verschiedener Familien sich beschränkt, da er allmählich zur Ueberzeugung gelangt sei, daß die Unterschiede im Bau der niederen und höheren Vertreter nur quantitativer Natur sind, so nämlich, daß z. B. die intravasalen Gewebe bei den ersteren in einfacheren, bei den letzteren in komplizierteren Gestaltsverhältnissen vorkommen. Um seine Theorie mehr zu vertiefen, hat VEJDOVSKY zum Vergleiche die Gefäße von Gastropoden, Arthropoden und Vertebraten ausgewählt.

Das wichtigste Resultat aller Untersuchungen ist das, daß der Darmblutsinus den ursprünglichsten Bestandteil des Gefäßsystems vorstellt und entodermaler Herkunft ist, also nichts mit dem Cölothel zu tun hat. Das Darmepithel sondert nach außen eine cuticulaartige Membran ab; zwischen dieser und dem Darmepithel sammelt sich die Blutflüssigkeit. Von der Tatsache, daß diese Membran durch die Darmepithelzellen gebildet wird, kann man sich aus den langen Fortsätzen, mit welchen die einzelnen Zellen mit der Basalmembran in Verbindung stehen, überzeugen; auch sind sogen. Ersatzzellen, die besonders bei der Erweiterung des Blutsinus zum Vorschein kommen, zu finden — wobei sie auch als selbständige Komponenten der äußeren bindegewebigen ursprünglichen Basalmembran hervortreten können. Aber auch die Entodermzellen können mittels langer Fortsätze in Verbindung mit der Basalmembran bleiben. Natürlich ist diese bindegewebige Umhüllung, sogen. Vasotheil, welche entodermaler Herkunft und unter der Muskulatur des Darmes gelegen ist, die ursprünglichste Umhüllung der Blutbahnen. Da ferner die wichtigsten Bestandteile des Blutgefäßsystems, wie die Herzen, das Bauchgefäß u. s. w., nur Differenzierungen des Blutsinus vorstellen, so muß auch das Vasotheil an deren Bildung sich beteiligen, und zwar vermehren sich die Vasotheilzellen karyokinetisch. Auf diese Weise gehören die ursprünglichste Auskleidung und die Ernährungsflüssigkeit zum Entoderm — die weitere Verteilung dieser Flüssigkeit besorgt die aus dem äußeren Cölothel entstandene Muskulatur, wo sie in propulsatorischen Teilen des Gefäßsystems aus Ring- und Längsmuskeln, und in nicht kontraktiven Gefäßen nur aus den Längsmuskelfasern besteht. Den physiologischen Beschaffenheiten dieser Muskulatur paßt sich das innere Vasotheil an, und aus den ursprünglichen Bindegewebszellen bilden sich langgestreckte Muskelzellen, die als Antagonisten der äußeren cölothelialen Ringmuskulatur funktionieren. Der ganze Umbildungsprozeß der Vasotheilzellen von den amöboiden aus bis zu den stark differenzierten Myoblasten und sogar echten Muskelfasern ist bei den niederen Oligochäten und Hirudineen zu konstatieren. Es können auch weitere Differenzierungen und Veränderungen der Vasotheilzellen stattfinden, die zur Bildung des Vasochoords, der Herzklappen etc. führen. Daher müssen alle diese Gebilde aus dem Vasotheil abgeleitet werden.

Das alles ist die Grundlage, auf welcher die VEJDOVSKYSche

Theorie aufgebaut ist, und damit ist die theoretische Annahme von LANG, daß „die echten Blutgefäße ab origine keine anderen Wandungen als 1) die Gonocölwandung und eventuell 2) die Epithelwand des Darmes haben“, nicht vereinbar. Der Blutsinus ist nach außen gegen die Gonocölwandung (die Muskulatur des Darmes in diesem Falle) vom Vasotheil abgegrenzt; es gibt, nach VEJDOVSKY, keine Gefäße mit einfacher Peritonealwand, sei es nicht kontraktiler oder kontraktiler Natur. Die Vasotheilzellen resp. ihre Modifikationen können nicht mit den Thesen von LANG, nach welchen der Gefäßmuscularis nach innen nur eine homogene Intima LEYDIGS anliegen muß, in Einklang gebracht werden. Auch viele intravasale Bildungen, die teilweise als größere Zellenkomplexe, teilweise als vereinzelte Zellen hervortreten, sprechen nicht für „retroperitoneal“ (wie sie LANG nennt), also exotropisch entstandene Zellwucherungen. Nach VEJDOVSKY sind alle intravasalen Bildungen entodermalen Ursprunges. Aus Entoderm entstehen möglicherweise auch die Hämocyten — und in dieser Beziehung ist VEJDOVSKY ganz mit LANG einverstanden, daß zur Zeit keine Belege für die Annahme der Abstammung der Hämocyten von primären mesenchymatösen Wanderzellen existieren. Daß die Blutkörperchen schon vom Anfang isolierte entodermale Mesenchymzellen sind, hat sich VEJDOVSKY (bei Rhynchelmis) aus einigen Entwicklungsstadien des Bauchgefäßes und aus der Bildung des Herzens überzeugt: die in früheren Arbeiten angegebene Verdickung der Splanchnopleura, aus welcher das Bauchgefäß entstehen soll, stellt in Wirklichkeit eine ventrale splanchnische Falte dar, welche mit kleinen mesenchymatösen Elementen ausgefüllt ist, und diese letzteren können „nur aus dem Entoderm entstanden sein“. Und zwar stellen diese amöboiden Mesenchymzellen die ursprünglichsten Elemente vor, die sich teilweise in unveränderter Form als die frei in der Blutflüssigkeit flottierenden Blutkörperchen verhalten, teilweise aber dicht der splanchnischen Muskelschicht anliegen und das Vasotheil sämtlicher Gefäße bilden. Zuerst muß man dazu die merkwürdigen Zellen der *Aeolosoma*, die sedentären Blutzellen von *Enchytraeus* adr. und besonders die amöboid verzweigten sternförmigen Zellen im Rückengefäße und in den prägenitalen Segmenten des Bauchgefäßes derselben Art rechnen. Diese letzteren Zellen „bilden wohl den Ausgangspunkt zu theoretischen Betrachtungen über die phylogenetische Entstehung der Muskelzellen überhaupt. Es sind also uni-, bi- und multipolare

wandständige Muskelzellen, und als höchste Differenzierung — kleine spindelförmige, den Gefäßwandungen anliegende Zellen zu finden; in diesen letzteren Myoblasten kann sich die kontraktile Substanz bereits zu langen Längsmuskelfasern ausbilden, welche — in den Gefäßen der größeren Formen — dank großer Zahl eine geschlossene Längsmuskelschicht bilden. Die Sarkoplasmen dieser Zellen springen mit Kernen in das Lumen der Gefäße vor, und von einigen Forschern wurden sie als „der nur in der Phantasie existierenden ‚Cuticula‘ angeklebte Blutzellen gedeutet“. Endlich können sich die ursprünglichen Amöbocyten zu großen Zellenkomplexen, die man als Herzkörper oder Vasochoord bezeichnet, umbilden.

In dieser Weise sind nicht nur keine Unterschiede zwischen dem Hämocöl der Anneliden und dem von Arthropoden und Mollusken, sondern keine zwischen dem der Anneliden und Vertebraten zu finden; auch bezüglich der Entwicklung „wird den künftigen Untersuchungen möglich sein nachzuweisen, daß das Endothel in gleicher Weise vom Entoderm abzuleiten ist wie bei den Annelaten, und es dürfte sich als gleichgültig herausstellen, ob sich das Endocard durch Aneinanderlagerung ursprünglich zerstreuter Mesenchymzellen bildet oder als eine epitheliale Ausstülpung entsteht, die sich sekundär zum Endothelsäckchen schließt. In beiden Fällen entsteht das Endothel aus dem Entoderm, wie der Darmsinus, in welchem es liegt“. Nach all diesem will VEJDovsky die wichtigste theoretische Frage, ob das Hämocöl ein Rest der ursprünglichen Furchungshöhle oder eine extraintestinale mesoblastische Spaltenbildung wäre, in folgenden drei Thesen beantworten:

- „1) Das Gefäßsystem kann nicht auf das Blastocöl zurückgeführt werden, indem sein ursprünglichster Bestandteil, nämlich der Darmsinus, mit seiner äußeren zelligen Begrenzung, einen integrierenden Teil des Entoderms vorstellt.
- 2) Das Gefäßsystem kann nicht als Schizocöl im Sinne Huxleys gedeutet werden, weil es nicht im Mesoblast entsteht. Durch die Bildung der Blutflüssigkeit kommt zwar eine Spaltbildung, aber nur im Entoderm zustande, die Begrenzung ist entodermal, die mesodermalen Muskelschichten stellen eine sekundäre Umhüllung vor.

- 3) Das Gefäßsystem stellt einen Hohlraum *sui generis* vor, welcher weder vom Blastocöl noch Schizocöl abgeleitet werden kann und füglich als Hämocöl bezeichnet wird. Trotzdem kann man hier keine Neubildung erblicken, indem die ursprünglichen Bestandteile des Hämocöls, die Blutflüssigkeit und deren äußere Umhüllung, das Vasotheil, vom Entoderm herkommen.“

In einer zweiten vor kurzem erschienenen Arbeit will VEJDOVSKY noch mehrere Beweise, die für seine Theorie sprechen sollten, bringen. Zuerst bespricht er die von FREUDWEILER (34) angestellten Untersuchungen, wobei er zum Schluß kommt, daß man in den von FREUDWEILER beschriebenen „Blutzellen“ die verästelten intravasalen Muskelzellen erblicken muß. Weiter bespricht VEJDOVSKY den entodermalen Ursprung des Vasochoords, wonach das letztere Organ direkt aus dem Darmepithel entstehen soll, kommt noch einmal zur Histologie der Gefäße von Lumbriciden und bemerkt: „Ein Rückblick auf die Ergebnisse der Beobachtungen von mir, JOHNSTON und GUNGL über die Histologie des Gefäßsystems der Lumbriciden führt uns zum Schlusse, daß sich die Arbeiten im allgemeinen vervollständigen, und es bleiben nur wenige Punkte strittig übrig, namentlich wenn man bedenkt, daß JOHNSTON schon mit keinem einzigen Worte einer ‚Intima‘ Erwähnung tut.“ Wie wir weiter sehen werden, kann von dieser „Vervollständigung“ kaum die Rede sein.

Immerhin bleiben noch viele Probleme — wie das der Klappenentstehung etc. — ganz unberührt; auch histologische Verhältnisse bei einzelnen Oligochäten bieten viele strittige Punkte dar. Deswegen entschloß ich mich, noch einmal die Histologie des Blutgefäßsystems zu kontrollieren und seine ontogenetische Entwicklung, die bisher doch mangelhaft bearbeitet wurde, zu studieren. Und nur auf Grund der ontogenetischen Befunde wollte ich weitere phylogenetische Schlüsse ziehen.

Für die embryologischen Untersuchungen mußte ich mich mit Embryonen der höheren Lumbriciden begnügen, da die Enchyträidenkokons gar nicht leicht zu bekommen sind. Als erwachsene Formen untersuchte ich den wenig bekannten *Stercutus niveus*, eine neue Enchyträidenform — *Euenchytraeus bisetosus* BRETSCH., 2 Exemplare einer Enchytraeusart vom Schwarzen Meer und *Enchytraeus adriaticus*. Als höhere Formen benutzte ich hauptsächlich *Eisenia* (*Allolobophora*) *foetida* und *Pheretima*

rodericensis (2 Exemplare). Zum Vergleichen der Bauverhältnisse mit denen von Hirudineen benutzte ich *Pontobdella*, *Branchellion*, *Piscicola* und *Clepsine* (Arten s. im histologischen Teil<sup>1)</sup>).

### Untersuchungsmethoden.

In beiden Abschnitten der vorliegenden Arbeit — dem entwicklungsgeschichtlichen, der ein gewisses Licht auf die Entwicklung der Gefäße resp. das Entstehen der Gefäßwandungen werfen soll, und dem histologischen, dessen Zweck die genaue Beschreibung aller Komponenten dieser Wandungen ist — habe ich mich der Schnittmethode bedient und zwar an Längs- (Sagittal-, Horizontal-) und Querschnittserien.

In der embryologischen Technik kommen gewisse Schwierigkeiten vor. Die Dottermassen, mit welchen die Embryonen so reichlich gefüllt sind, zeigen beim Schneiden ein wirkliches und manchmal unüberwindliches Hindernis. Daher mußte ich mich der Doppeleinbettung bedienen, in manchen Fällen nach der JORDANschen Methode (Zeitschr. f. wissensch. Mikrosk., Bd. XVII, 1900), manchmal aber habe ich ganz einfach die Celloidinblöcke in Paraffin eingebettet und so in die Schnitte von 5—10  $\mu$  zerlegt, da für embryologische Zwecke Schnitte von dieser Dicke vollständig genügen. Nicht selten kam es vor, daß sich Embryonen einfach im Paraffin gut schneiden ließen, dann konnten Schnitte von 3  $\mu$  Dicke hergestellt werden, so daß sie mir zu genaueren histologischen Zwecken dienen konnten. Endlich hatte ich auch eine besondere Nelkenöl-Kollodiummethode angewandt, nach welcher die Embryonen — in beliebiger Flüssigkeit fixiert und allmählich durch alle Alkohole durchgeführt — aus absolutem Alkohol für ca. 2 Stunden in Nelkenöl eingelegt wurden (länger schädlich für Objekte!), dann in eine Mischung übertragen, die zur Hälfte aus Nelkenöl und Kollodium besteht. Hier bleiben die Objekte 1—3 Tage je nach der Größe; nachher werden sie aus der Mischung

1) Ich muß meinen verbindlichsten Dank aussprechen: Herrn Prof. Dr. F. VEJDOVSKY für die geschickten *Pheretima*exemplare, Herrn Prof. Dr. K. CORI für das *Enchyträiden*material, welches er mir aus der zoologischen Station Triest gesandt hat, Herrn Prof. Dr. A. LANG für *Stercutus niveus* und Herrn Privatdozent Dr. K. BRETSCHER für die von ihm beschriebene *Euenchytraeus*form.

auf ein kleines Stück Glas übertragen, im Tropfen des Nelkenöl-Kolloidium orientiert (unter der Lupe oder Mikroskop) und so (mit einem Tropfen der Mischung) ins Xylol eingelegt, wo sie so lange gelassen werden, bis die schwache Trübung des Nelkenöl-Kolloidiums schwindet (ca. 2 Stunden). Dann schneidet man einen ziemlich kleinen Block aus und legt ihn mit dem Glas ins Paraffin bis zur definitiven Einbettung (immer mit dem Glas); nachdem das Objekt auf dem Glas schon im Paraffin eingeschlossen ist, schneidet man vom unteren Teile das Paraffin vom Glas ab und legt den Block in kaltes Wasser; nach einiger Zeit — 2—3 Stunden, manchmal nach einem Tag — läßt sich das Glas abheben — das Objekt ist zum Schneiden fertig. Diese Methode ist besonders dann zu empfehlen, wenn es sich um eine ganz genaue Orientierung der Objekte handelt.

Die Embryonen wurden, nachdem der Kokonstiel mittels der Schere abgeschnitten war, vorsichtig auspräpariert, gewöhnlich mit PERENYISCHER Flüssigkeit oder Eisessig-Sublimat fixiert; auch die beiden BERGHschen Methoden — die eine mit FLEMMINGScher Flüssigkeit und Platinchlorid und die andere berühmte mit Versilberung (das Gemisch mit der Ameisensäure gab bessere Resultate) — wurden angewandt. Die Chromsublimatmischung, welcher ich mich für jüngere wie für ältere Exemplare bedient habe, ergab überhaupt nicht die besten Resultate, trotz der Aufmerksamkeit, die ich den VEJDOVSKYSchen Bemerkungen gewidmet habe. Das angegebene Rezept (1 pro Mille) ist nicht genau, weil die Konzentration der Chromsäure verschieden sein kann; es hat schon SCHOEBEL darauf aufmerksam gemacht (Zeitschr. f. wissensch. Mikrosk., Bd. XXIII, 1906: „Da Verf. seine Resultate nur dieser ‚Fixierungsmethode‘ verdankt, ist diese Ungenauigkeit kaum entschuldbar“); die Methode gibt, meiner Ansicht nach, überhaupt keine befriedigenden Resultate, und für die Nachfärbung mit VAN GIESON zeigt sie sich als ganz ungeeignet.

Als Färbungsmittel der Embryonen wurden BÖHMERS Hämatoxylin oder Hämalaun mit Nachfärbung von Eosin (resp. Erythrosin) angewandt; seltener wurde E.-Hämatoxylin, Saffranin (nach Osmiumsäuregemischen, nicht immer mit befriedigenden Erfolgen), Boraxkarmin (in toto) mit Pikrinsäure- oder Bleu de Lyon-Nachfärbung benutzt. VAN GIESONSches und EHRLICH-BIONDISches Gemisch zeigten sich als wenig geeignet.

Hingegen dort, wo es sich um genaue histologische Verhältnisse — also bei erwachsenen Tieren — handelt, erzielte ich

mit der VAN GIESONSchen Methode und vorhergehender Kernfärbung mit Hämalaun oder Hämatoxylin ganz gute Resultate. Besonders ist sie für die größeren Gefäße zum Nachweis der Intima zweckmäßig. Um den Verlauf der Muskelbündel und einzelnen Muskelfasern wie auch die Struktur der Sarkoplasmen näher zu bestimmen, wurde die E.-Hämatoxylin (Eosin, Erythrosin, Lichtgrün, Rubin) angewandt; auch Hämatein-ΑΡΆΤΗΥ und Gemisch von EHRLICH-BIONDI gibt nicht selten schöne Präparate. Für Elastica wurde das Orcein benutzt.

Bei den Exemplaren, welche ich schon im fixierten Zustande bekommen hatte, mußte ich natürlich solche Färbungsmethoden anwenden, welche nach entsprechenden Fixierungsmitteln die besten Resultate ergeben konnten.

Mit der Imprägnationsmethode wurden bei größeren Formen die Gefäße (am häufigsten das Rückengefäß) auspräpariert; kleinere Formen wurden in toto behandelt.

Vor der Fixierung wurden die Tiere mit Alkohol verschiedenster Konzentration (je nach der Größe des Tieres) betäubt.

Endlich ist zu erwähnen, daß auch lebende Objekte sorgfältig beobachtet wurden. Besonders wichtig ist es für ältere Embryonen, wo durch den fast durchsichtigen Körper die Gefäße und die Blutzirkulation deutlich zu sehen sind; manche Objekte wurden gezeichnet, und die Richtigkeit wurde nachher mit den Schnittserien kontrolliert.

## Embryologischer Teil.

### Literaturübersicht.

#### a) Oligochäten.

Ueber die Entwicklung des Gefäßsystems der Oligochäten liegen bisher nur spärliche Mitteilungen vor. Die ersten Angaben haben wir KOWALEWSKY (64) zu verdanken. Er sagt namentlich: „Der Embryo bildet sich weiter aus, indem er den Rückenteil umwächst und auch die Gefäße erscheinen. In Betreff des ersten Punktes sehen wir auf der Fig. 23 einen Lumbricus, dessen Keimstreifen schon mehr als die Hälfte des Dottersackes umwachsen hat und dessen vorderer Teil, der den Oesophagus einschließt, schon vollständig gebildet ist. Bei diesem Embryo ist das Gefäßsystem schon da und besteht aus einem Bauchgefäß (Fig. 24 b)



und den seitlichen Schlingen (*g*), welche den Dissipimenten entlang nach oben gehen, ferner aus zwei seitlichen Gefäßstämmen, welche sich an den Grenzen des auf dem Dottersacke ausgebreiteten mittleren Blattes hinziehen und nach vorn in das Rückengefäß, welches auf dem Oesophagus liegt, übergehen. Bei der Ausbreitung des mittleren Blattes und seinem Zusammentreten auf der Rückenseite, welche vom vorderen Ende beginnt, schmelzen diese beiden gewissermaßen den Sinus terminalis bildenden Gefäßstämme zusammen, und es entsteht somit das Rückengefäß. Was den Ort anbetrifft, wo sich die Gefäße anlegen, so ist es nicht schwer, für die Hauptstämme zu beweisen, daß sie aus den Zellen entstehen, welche sich zwischen dem Darmdrüsen- und dem Darmfaserblatte ansammeln und von einem dieser Blätter abstammen (Fig. 25). Die Querstämme bilden sich an den Stellen, wo die beiden Dissipimentwandungen an das Darmdrüsenblatt anstoßen; von hier stülpen sich die Gefäßanlagen des Darmfaserblattes zu einer Falte aus, welche, das Gefäß umgebend, sein Muskelsystem bildet. Ich muß hier noch erwähnen, daß von dem als Sinus terminalis bezeichneten Gefäße noch kleine Stämme nach unten sich fortsetzen, die meiner Ansicht nach als Auswüchse des schon gebildeten Gefäßes anzusehen sind, weil das mittlere Blatt noch nicht so weit ausgebreitet ist. Obgleich ich das Epithelium in den Gefäßstämmen der Lumbricineen nicht beobachtet habe, so ist doch seine Anwesenheit kaum zu bezweifeln, wie auch die beschriebene Bildung der größeren Stämme, welche so vollständig mit demselben Prozesse bei den Wirbeltieren übereinstimmt.“

Die Untersuchungen von VEJDOVSKY (119a) bestätigen die Angaben von KOWALEWSKY, nach welchen sich das Bauchgefäß als solider Zellstrang („als eine Verdickung der Splanchnopleura längs der Mediallinie des embryonalen Hypoblastes“) anlegt; erst sekundär wird dieser Zellstrang zum hohlen Bauchgefäße umgebildet, und zwar in sehr frühem Stadium, namentlich bei den Embryonen mit terminaler Mundöffnung. Auch das Rückengefäß soll aus zwei getrennten Anlagen entstehen, und diese lateralen Gefäßstämme werden ziemlich früh angelegt, lassen sich aber in lebendem Zustande nicht weiter verfolgen; an Querschnitten gelang es VEJDOVSKY nicht, diese Verhältnisse genau zu ermitteln. Mehr nach vorn verwachsen die beiden lateralen Gefäße (bei etwas älteren Embryonen) und bilden die Rückengefäßampullen. „Das Bauchgefäß ist in jedem Segmente mittels eines Seitenbogens sowohl mit den lateralen Gefäßstämmen, als auch mit dem Rücken-

gefäße verbunden. Ueber den Ursprung dieser Gefäße habe ich keine speziellen Beobachtungen angestellt, glaube aber, daß sie sich gleichzeitig mit den lateralen Seitengefäßstämmen aus einem gemeinschaftlichen Sinus herausdifferenzieren. In dem hintersten Körperende der beschriebenen Embryonen von *Allolobophora foetida* (Taf. XXVIII, Fig. 2) sieht man nämlich, daß das Bauchgefäß in einen Darmsinus (*S*) übergeht, aus dem teils die lateralen Längsstämme, teils die Seitenbogen durch die Bildung selbständiger Wandungen zustande kommen. Im Mangel an hinreichendem Materiale habe ich leider die Querschnitte durch diese Stadien nicht herstellen können, um die ausgesprochene Vermutung von dem gemeinschaftlichen Ursprunge der genannten Gefäße unterstützen zu können.“

Die doppelte Anlage des Rückengefäßes bestätigt auch WILSON (126). Die Art und Weise des Entstehens gleicht der vom Bauchgefäß wahrscheinlich, und diese Bauchgefäßbildung weicht von den VEJDVSKYSCHEN Angaben vollständig ab: es soll „as a space lying between the wall of the archenteron and the mesoblast“ (Fig. 72)“ entstehen und darum „it would seem to represent a part of the original cleavage cavity“. Es besitzt zuerst keine eigentlichen Wandungen, nur „here and there along its course, however, a single cell can be seen on its dorsal side applied to the entoblast“; später „these cells increase in number, so that the vessel becomes enclosed in a distinct wall of its own and appears to lie in the splanchnic mesoblast as figured in Fig. 25a, Pl. XI of KLEINENBERG'S paper“. Ein ähnlicher Vorgang findet auch für das Rückengefäß statt: „they develop in precisely the same way as the ventral vessel first appearing as spaces between the splanchnic mesoblast and the archenteric wall, but ultimately acquiring walls of their own.“

Den WILSONSCHEN Angaben steht ganz nahe die von ROULE (103) in seinen Untersuchungen über die Entwicklung des *Enchytraeoides Marionii* ausgesprochene Ansicht. Der genannte Autor sagt: „Le vaisseau ventral prend naissance un certain temps après le vaisseau dorsal [diese Angabe scheint im grellen Gegensatze zu den Ergebnissen der anderen Forscher zu stehen!] et tous deux apparaissent sous forme de tronçons qui se soudent les uns aux autres. Chaque ébauche de ces tronçons consiste en un espace vide, percé par la séparation, en un point donné, sur les lignes médianes dorsale et ventrale de l'intestin, de l'endoblaste et de la splanchnopleure; ces vides correspondent, étant donnée leur

situation, à des espaces blastocœliens. Ensuite, des cellules de la splanchnopleure se mettent en rapport avec les cavités vasculaires, prolifèrent, et leur forment une paroi propre. — Les vaisseaux possèdent donc une paroi particulière, qui leur est fournie par le feuillet viscéral du mésoblaste. Leur cavité grandit et se remplit d'un plasma coloré en rouge brun, dépourvu de globules; leur paroi augmente de même en surface, tout en s'amincissant et subissant une sorte de kératinisation.“ Ueberzeugend ist die Fig. 120, Taf. XIX.

#### b) Polychäten.

Für diese Abteilung finden wir wieder dieselbe Kontroverse. Zu den Autoren, bei welchen über solide Gefäßanlage die Rede ist, gehören HATSCHKE und KLEINENBERG.

Andererseits soll der Darmblutsinus, welcher in der Ontogenese zuerst erscheint, dadurch entstehen, daß sich infolge von Flüssigkeitsansammlung die Splanchnopleura von dem Darmepithel einfach abhebt. Die älteren Angaben (GIARD, 42; SALENSKY, 105—107; FRAIPONT, 32; ED. MEYER, 73; und WOLTERECK, 128) wollen wir beiseite lassen, da sie schon mehrfach besprochen wurden; hier sollen nur einige der wichtigsten Zitate aus der letzten Zeit angeführt werden.

WOLTERECK behauptet in den neueren Untersuchungen (129) (für *Polygordius*): „Das Cölothel bezeichnet zwar durch die Spalträume, die es für das Blastocöl übrig läßt, die Bahnen für die meisten Blutgefäße, deren Wandungen aber liefern Mesenchymzellen, die sich zu dünnwandigen Röhren zusammenschließen.“ Vorher bei der Beschreibung der Rumpfhautregion sagt der genannte Autor, daß das „Cölothel nicht die Wandung der Längsgefäße abgibt; auch von einer Abspaltung oder Auswanderung von Cölothelementen in das Spaltblastocöl war niemals eine Spur zu bemerken, so daß in der Tat nur die Entstehung der Längsgefäße aus den von vornherein im Blastocöl vorhandenen Mesenchymelementen übrig bleibt.“

HEMPELMANN'S Befunde (49) (bei *Polygordius lacteus* und *triestinus*) bestätigen WOLTERECK'S Annahme, daß das Mesenchym am Aufbau der Gefäße beteiligt sei. Er konnte auch das Vorhandensein eines Endothels konstatieren. Sehr interessant ist die Art und Weise des Auftretens eines Darmblutsinus, der nur zur Zeit der Geschlechtsreife auftritt; dieser Darmblutsinus ist lediglich auf die Segmente lokalisiert, in denen die Keimzellen produziert werden. „Sobald sich die Gonaden zu entwickeln anfangen“, schreibt HEMPELMANN, „tritt das Blut des Rückengefäßes dadurch, daß sich in jedem Segment hinter dem dorsal gelegenen Septum die Gefäßwand auflöst, aus dem Gefäßlumen heraus in den Raum zwischen Darmepithel und Muscularis. Der so entstandene Sinus reicht ventral etwa bis zur Mitte der Drüse.“

Diese interessante Erscheinung könnte vielleicht als eine cäno-genetische Verschiebung in der Ontogenese oder noch besser als zeitlicher Schwund der betreffenden Komponente des Blutgefäßsystems aufgefaßt werden.

LILLIE (68) (bei *Arenicola cristata*): „This (ventral) vessel, as will be seen from Fig. 9, Plate 22, early appears as a well defined channel extending almost to the posterior extremity; it arises as a space between the intestinal wall and the mesoderm and soon becomes enclosed on all sides by the extension of the mesoderm cells.“

SCHILLER (109) (bei Arenicoliden): Die Entwicklung des dorsalen Gefäßes vollzieht sich in folgender Weise:

„1) Es werden Mesodermzellen an Stelle des zukünftigen Gefäßes angesammelt.

2) Sie differenzieren sich in die Elemente des dorsalen Mesenteriums.

3) Die Lamellen dieser Mesenterien werden zu den eigentlichen Wandungen des Gefäßes.“ „Das ventrale Gefäß wird von den Lamellen des ventralen Mesenteriums gebildet. Der Prozeß vollzieht sich in derselben Weise, wie bei Entstehung des dorsalen Gefäßes.“

Noch bei der Zusammenfassung sagt der genannte Autor:

„1) Alle Hauptgefäße haben die gleichen Wandungen wie diejenigen der Lamellen der Mesenterien und der entsprechenden Septen und bestehen aus dem Peritoneum, der Muskulatur und der Intima.

2) Die Wandungen sind mesodermaler Natur. Das Peritoneum und die Intima sind von Anfang an miteinander verbunden und repräsentieren ein netzartiges Embryonalgewebe, welches sich erst später differenziert.“

## Eigene Beobachtungen.

### Vorbemerkungen.

Bevor wir zu den eigentlichen Beobachtungen übergehen, müssen wir uns notwendigerweise über die Definition einiger Begriffe, welche die verschiedensten Auslegungen erfahren, ganz klar werden, um jedes Mißverständnis zu vermeiden.

#### 1. Das primäre und sekundäre Mesenchym.

Es ist bekannt, daß bei einigen Anneliden das Mesoderm keinen einheitlichen Ursprung hat, sondern aus einer doppelten Anlage besteht: es besteht aus Urmesodermzellen (oder meso-epithelialer Anlage) und aus Zellen, die aus dem Ektoderm in die

primitive Leibeshöhle einwandern, welcher Vorgang in sehr frühen Entwicklungsstadien stattfindet. Diese immigrierten Zellen bilden das sogen. primäre Mesenchym. Im Gegensatz zum letzteren steht das sekundäre Mesenchym, welches nur einzelne von dem schon ganz ausgebildeten und differenzierten Mesodermverbände sich loslösende Elemente darstellt. Sekundäres Mesenchym tritt in etwas älteren Stadien auf, wo die Umwachsung des Darmes dorsalwärts immer mehr vor sich geht und die Spaltung der Mesodermstreifen in die Splanchno- und Somatopleura im ventralen Teile manchmal schon stattgefunden hat. Der Prozeß des Loslösens ist oft ganz genau und deutlich zu beobachten, so daß auch im dorsalen Körperteile des Embryo der Ursprung der einzelnen zwischen den zwei Keimblättern sich befindenden Zellen keinem Zweifel unterliegen kann. Da wir nur mit sekundärem Mesenchym zu tun haben, wollen wir es kurz als „Mesenchym“ bezeichnen.

## 2. Der primäre und sekundäre (Darm-)Blutsinus.

Bei Polychäten hat QUATREFAGES den sogen. Darmblutsinus entdeckt, welchen nachher viele andere Autoren beschrieben haben und der ontogenetisch zuerst erscheint. Auch bei Oligochäten hat man den differenzierten Darmblutsinus, als sogen. Darmgefäßnetz, und sogar einen wirklichen Darmblutsinus konstatiert. Diese wichtige Komponente des Zirkulationsapparates wollen wir als primären Blutsinus bezeichnen, da wir aus phylo- und ontogenetischen Betrachtungen gewisse Berechtigung dazu zu haben glauben. VEJDOVSKY (119 a) hat in seinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen auch einen Darmblutsinus bei *Allolobophora foet.* abgebildet, in welchen das Bauchgefäß übergeht und „aus dem teils die lateralen Längsstämme, teils die Seitenbogen durch die Bildung selbständiger Wandungen zustande kommen“. Die entsprechende Abbildung, welche uns die Profillage des Embryo veranschaulicht (Taf. XXVIII, Fig. 2 s) zeigt ganz am hintersten Ende des jungen Tieres den sogen. Sinus. Da aber die ganze Blutgefäßentwicklung bei *Allolobophora foet.* auf ganz andere Weise vor sich geht, so daß man den von VEJDOVSKY beschriebenen Blutsinus als Ausgangspunkt für die weitere Gefäßbildung nicht annehmen kann, so muß ich ihn — wenn so ein Blutsinus überhaupt existiert — als sekundären bezeichnen. Ich muß offen gestehen, daß es mir nicht gelungen ist, bei *Allolobophora foet.* einen Blutsinus am Schwanzende zu beobachten. In einem solchen Stadium, wie es VEJDOVSKY

darstellt, ist der ganze Embryo — und besonders bei der genannten Art — so mit undurchsichtigem Dotter vollgestopft, daß fast keine Gefäße zu beobachten sind. Ich hatte sehr viele Individuen umsonst durchmustert, nirgends konnte ich aber etwas von dem Sinus finden, welcher so schön in der Figur abgebildet ist. Bei anderen Arten sieht man die Gefäße schon viel deutlicher — darauf wollen wir aber unten noch einmal zurückkommen. Es ist nur möglich, daß in späteren Stadien beide laterale Gefäße und das Bauchgefäß am hintersten Körperende zusammen verschmelzen und auf diese Weise einen gemeinschaftlichen „Sinus“ bilden; diese Stadien habe ich aber nicht untersucht — und im Falle so etwas vorkäme, müßte ich diese Bildung als einen sekundären Blutsinus bezeichnen, auch aus dem Grunde, weil die ganze Körperdifferenzierung (also auch Gefäßentwicklung) von vorn nach hinten vor sich geht. Wenn wir also über den „Darmblutsinus“ (resp. Blutgefäßnetz) sprechen werden, so haben wir nur den primären Darmblutsinus im Auge.

### Beobachtungen an lebenden Embryonen.

Die jüngeren Stadien, bei welchen das Blut noch ungefärbt bleibt, zeigen sich als ziemlich ungeeignet. Die Gefäße sind mit Schwierigkeit von den umgebenden Organen zu unterscheiden, besonders wenn die Blutzirkulation wegen der Kleinheit des Embryo nicht ganz deutlich wahrzunehmen ist. Dagegen sind die etwas älteren Embryonen mit schon genügend ausgebildeten Blutgefäßen für das Studium des Zirkulationsapparates ein gutes Objekt; aber auch in diesen Stadien hat man viele Exemplare zu durchmustern, um sich eine — wenn auch nicht vollständige — Vorstellung von dem Blutsystem zu machen. Die mit Dotter gefüllten Embryonen weisen nicht viel von Gefäßen auf — darum muß man solche Arten auswählen, bei welchen die Verhältnisse am günstigsten erscheinen.

Bei *Helodrilus* (calig.?) (Fig. 1) finden wir in ziemlich jungem Stadium ein stark ausgebildetes Bauchgefäß, welches, wie bekannt, zuerst erscheint und im Mittelkörper seine größte Dicke erreicht — mehr nach vorn nimmt es an Umfang ab, bis es im dritten Segment als dünnes Röhrchen mit dem Rückengefäß in Verbindung tritt. Dieses dorsale Gefäß ist im Vergleich mit dem Bauchgefäß ziemlich eng und zeigt — wie wir es auch später sehen werden — keine doppelte Anlage. Nach hinten sieht man noch keine

Gefäße, was von den am hinteren Ende lange Zeit bleibenden kompakten Keimstreifen herrührt. Das Rücken- und Bauchgefäß sind durch intersegmentale Seitenschlingen verbunden. Es sind auch Spuren von dem Dorsoextraösophagealgefäß wahrzunehmen, von welchem kleine, in die Seitenschlingen einmündende, ziemlich regelmäßig angeordnete Gefäßchen ausgehen; dieses ganze System findet man nur im dorsalen Körperteile, während man im ventralen nur einzelne aus den Seitenschlingen entspringende — wahrscheinlich zu den Nephridien führende — Gefäße beobachten kann.

In der entsprechenden Profilansicht könnte man auch in der vorderen Körperregion die Gefäße — welche auf der Abbildung nur angedeutet sind — beobachten; von den Herzen sieht man aber noch nichts. Diese sieht man schon deutlich auf der Fig. 2; sie sind nicht mehr gewöhnliche Anschwellungen, sondern funktionieren als wirkliche Pericorden. In diesem Stadium sieht man auch eine breite das Gehirn umgebende Schlinge, welche wahrscheinlich zwei Seitengefäßäste verbindet und welche besonders bei Kontraktion deutlich zum Vorschein kommt, wie wir es auf Fig. 3 dargestellt sehen. Eine weitere Differenzierung können wir auch bei *Eisenia* (*Allolobophora*) foet. konstatieren, da diese Form im entsprechenden Stadium schon fast den ganzen Dotter resorbiert hat und die Gefäße, mit farbigem Blut gefüllt, zu weiteren Beobachtungen dienen können. Die Gefäße im hinteren Körperteile hat VEJDOVSKY in seinen Untersuchungen (119a) (Taf. XXVIII, Fig. 5) schön abgebildet und beschrieben; in der vorderen Region findet man ähnliche den oben von Helodrilus geschilderten Verhältnisse: in der Fig. 4 wurde ein älterer Embryo (*Allolobophora* foet.) von oben gesehen dargestellt. Das Rückengefäß zeigt einen großen Querschnitt und steht in 5 Segmenten mit Pericorden in Verbindung; in den vordersten Segmenten wird es immer dünner, gibt rechts und links in 3 Segmenten seitliche Aeste ab, im dritten Segmente ist es schon schwierig zu beobachten. Auf der Abbildung sieht man noch kaudalwärts von den Pericorden das Bauchgefäß mit einigen Seitenschlingen — die Lage des Embryo erlaubte aber nicht, das Vas ventrale besser darzustellen. Bei den fast ganz erwachsenen Embryonen — obschon aus den Kokons herauspräpariert — kann man mit genügend starker Vergrößerung das feine Gefäßsystem unterscheiden, welches in ganz regelmäßiger Weise angeordnet den Magen umgibt und als endgültige Differenzierung des Blutzirkulationsapparates aufzufassen ist. Dieses

Magengefäßsystem habe ich auf Fig. 5 — wo nur die 3 (XVII—XIX) Segmente abgebildet sind — dargestellt.

Natürlich kann diese Darstellung nicht als eine vollständige aufgefaßt werden; die Beobachtung an lebenden Embryonen ist imstande, als ein gewisser Hinweis in der Orientierung bei erwachsenen Tieren große Dienste zu leisten. Die Art und Weise der Gefäßentwicklung muß notwendigerweise in jüngeren Stadien studiert werden, und zwar mit Hilfe der Schnittmethode. Wie oben schon erwähnt wurde, findet man bei *Helodrilus* auch einen Blutsinus, während in der Entwicklung von *Eisenia* (*Allolobophora*) keiner zu beobachten ist; da ich aber wegen der Reichlichkeit des Materials junge Stadien von *Eisenia* (*Allolob.*) foet. untersuchen konnte, während *Helodrilus*sexemplare mir nicht so reichlich und in entsprechenden Stadien zur Verfügung standen, will ich mit der Darstellung der Entwicklung der Gefäße bei *Eisenia* beginnen.

### Die Entwicklung der Gefäße bei *Eisenia foetida*.

Die ganze Körperentwicklung schreitet bei Oligochäten, wie bekannt, von vorn nach hinten fort, und zwar auf solche Weise, daß, wenn in den vordersten Segmenten schon alle Organe vollständig ausgebildet sind, sie in den hinteren erst auf frühesten Entwicklungsstadien stehen. Wenn man kaudalwärts mit der Untersuchung der Schnitte vorschreitet, so bekommt man aufeinander folgende Stadien der Entwicklung; auf diese Weise ist es möglich, alle Uebergangsformen entweder an demselben oder an verschiedenen Exemplaren zu studieren.

#### Das Bauchgefäß.

Am Hinterende findet man gewöhnlich in dem für uns wichtigen Stadium, welches wir als Ausgangspunkt für unsere Betrachtungen annehmen wollen, noch deutlich Teloblasten; auch die Mesodermstreifen sind nicht immer differenziert. In der Fig. 6 sehen wir schon eine deutliche Anlage des Bauchgefäßes. Es ist eine Spalte zwischen dem Darmepithel (Entoderm) und dem Mesoderm, welches sich hier noch nicht in seine charakteristischen zwei Blätter geteilt hat.

Diese Lücke ist das primitive Bauchgefäß, welches auch im folgenden Stadium, wenn sich das Mesoderm in Splanchno- und Somatopleura gespalten hat, in derselben Gestalt erhalten bleibt.



Auf der Fig. 7 ist die Spalte etwas größer (was wahrscheinlich von den individuellen oder manchmal topographischen Verhältnissen abhängig ist). Die Mesodermstreifen sind im ventralen Körperteile in Differenzierung begriffen — mehr lateralwärts stellt das Mesoderm noch eine einheitliche Masse vor; an der dorsalen Seite besteht der embryonale Körper nur aus 2 Keimblättern — aus dem Ektoderm und aus dem dicht anliegenden Entoderm. Die halbkreisförmige Lücke unterliegt weiter gewissen Umbildungen in dem Sinne, daß sie von der umgebenden Splanchnopleura umwachsen wird. Auf der Fig. 8 sieht man den Prozeß schon teilweise durchgeführt: statt der Spalte findet man ein röhrenförmiges Gefäß, welches auch schon eigene Wandungen zu besitzen scheint. Die beiden Mesodermblätter sind deutlich voneinander getrennt, links sieht man auch ein Nephridium sich bilden. Das Bauchgefäß, welches von der (ventralwärts manchmal zweischichtigen) Splanchnopleura allmählich umgeben wird, zeigt nach rechts mehr primitive Verhältnisse, während links schon einzelne mesodermale Zellen zwischen das sich bildende Gefäß und das Entoderm mit gleichzeitiger Bildung der Gefäßwandung eingedrungen sind. Wenn dieser Vorgang weiter vor sich geht, so kommt das Stadium zustande, welches ich auf der Fig. 9 abgebildet habe: die einschichtige Splanchnopleura trennt das selbständige mit eigenen Wandungen versehene Bauchgefäß vom Entoderm; die Wandungen besitzen manchmal nur wenige Zellen, öfters aber sind sie von einer mehrfachen Schicht gebildet, was auf der Fig. 10 veranschaulicht wurde. Es ist ein Teil der ventralen Seite eines Querschnittes aus den vorderen Segmenten, wo die Splanchnopleura gewöhnlich mehrschichtig hervortritt: das ovale, etwas abgeplattete Bauchgefäß ist durch eine Verdickung der Splanchnopleura, die nicht selten oben am Gefäß zu sehen ist, vom Darmepithel getrennt. Diese Verdickung scheint keine große Bedeutung zu haben, da sie bei anderen Arten nicht zu beobachten ist; auch bei *Eisenia foet.* ist sie oft von der ihr benachbarten Splanchnopleura in ihrer Ausbildung nicht zu unterscheiden; sie ist wahrscheinlich nur durch das Eindringen vieler Zellen verursacht; möglicherweise nimmt sie auch bei der Blutkörperbildung einen gewissen Anteil — darauf wollen wir noch einmal bei der Hämocytenentstehung zurückkommen. Was die Wandungen betrifft, so bestehen sie — an den Stellen, wo sie als dünne Membran wahrzunehmen sind — wahrscheinlich aus bindegewebigen Fasern, welche als Grundlage für die künftige Intima aufzufassen sind. Ihrem Aussehen nach

erinnern sie an das sogen. embryonale Mesenterium, welches VEJDOVSKY (119a) bei Rhynchelmis in seinen Untersuchungen (Taf. XXI, Fig. 8 m) beschrieben hat. Ueber das Entstehen dieses Mesenteriums sagt der genannte Autor folgendes: „In späteren Stadien berühren sich beide Lamellen zwischen den Cölomsäckchen (Taf. XXI, Fig. 7) und erinnern dadurch an das Bauchmesenterium von Polygordius. Bald aber tritt eine Degeneration beider Lamellen ein und man trifft an Querschnitten nur dessen Spuren in Form von bindegewebigen Fasern, die man zwischen der Splanchno- und Somatopleura in der Mediallinie der Bauchhöhle findet (Taf. XXI, Fig. 8 m).“ Dieser mediale Hohlraum, welcher von VEJDOVSKY als Spuren der degenerierten Mesoderm lamellen aufgefaßt wurde, scheint vielmehr eine wirkliche Anlage des Bauchgefäßes zu sein, wofür auch der Umstand spricht, daß man auf der (VEJDOVSKYSchen) Abbildung kein Bauchgefäß findet; und in diesem Stadium, wo sich schon die beiden Mesodermplatten differenziert haben, müßte ein Bauchgefäß notwendigerweise vorhanden sein. Auch die WILSONSchen Untersuchungen sprechen gegen die von VEJDOVSKY (was letzterer selbst konstatiert hat).

Was uns die Querschnitte gezeigt haben, bestätigen auch die Längsschnitte (Horizontalschnitte eignen sich in diesem Falle nicht so gut). Man muß natürlich eine Anzahl von nacheinander folgenden Schnitten durchmustern, um sich eine Vorstellung von der Bauchgefäßanlage zu machen. Ich habe auf Fig. 11—12 zwei Schnitte aus derselben Serie reproduziert, welche beweisen, wie die Anlage von hinten nach vorn fortschreitet und in den vorderen Körperpartien ein schon ganz abgeschlossenes Gefäß darstellt (auf den Abbildungen nicht zu sehen). Fig. 11 zeigt eine Lücke zwischen dem Darmepithel und der ihm anliegenden Splanchnopleura vom hintersten Körperteile, Fig. 12 ähnliches Bild etwas weiter vorn, wo man schon zwei Dissepimente sieht. Das Bauchmark, welches am hinteren Ende noch nicht differenziert ist, kommt in der zweiten Abbildung deutlich zum Vorschein. Natürlich konnte die ganze lückenförmige Anlage auf einem Schnitt nicht getroffen werden, da sie nicht genau in der Medianlinie verläuft, sondern von ihr nach den Seiten abweicht.

Die Muskelemente sind zu dieser frühen Entwicklungszeit noch nicht vorhanden und nur im vorderen Körperteile kommen sie allmählich zur Ausbildung, und zwar durch Differenzierungen der Wandungszellen; genauere histologische Verhältnisse des funktionierenden Bauchgefäßes werden im zweiten Teile angegeben.

Wir haben keine Schwierigkeiten in der Entwicklung des Bauchgefäßes getroffen. Die lückenähnliche Anlage, welche bei sehr jungen Exemplaren (von 0,75 mm Größe) — also wo die Segmentation erst angedeutet ist und der Embryo noch eine terminale Mundöffnung besitzt — in den vorderen Segmenten schon zu beobachten ist, schließt sich in der Medianlinie und bildet auf diese Weise ein röhrenförmiges selbständiges Organ. Der ganze Prozeß schreitet von vorn nach hinten vor, was natürlich mit der gesamten Körperentwicklung im Einklang steht.

Noch ein Wort über die sogen. „solide Anlage“ des Bauchgefäßes, welche bei vielen Autoren eine so wichtige Rolle gespielt hat. Ich konnte auch ein solches Bild konstatieren, und zwar in den vordersten Segmenten, wie auch von den Autoren angegeben wurde. Aber nach sorgfältigster Durchmusterung der entsprechenden Serien, auf welchen mir diese „Anlage“ aufgefallen ist, muß ich der Annahme, daß es sich in diesem Falle um eine wirkliche solide Bauchgefäßanlage handle, ganz entschieden entgegenreten. Auf der Fig. 13 habe ich drei Schnitte aus derselben Serie reproduziert. Der erste Schnitt zeigt ein Bild, nach welchem man an eine solide Anlage denken könnte. Dieses Bild stimmt mit den z. B. von VEJDOVSKY abgebildeten Figuren (Taf. XXI, Fig. 15, Taf. XXII, Fig. 6 u. 10) fast vollständig überein. Aber schon zwei Schnitte weiter hinten (der zweite von den abgebildeten drei Schnitten) wie auch zwei Schnitte mehr nach vorn (die dritte Abbildung) sieht man ein kleines Lumen im Gefäß. Die „solide Anlage“ könnte man also durch ein gewöhnliches Zusammenfallen der Gefäßwandungen erklären: das enge Gefäßlumen wird dadurch ganz geschlossen und es macht den Eindruck, daß man eine solide Anlage vor sich habe; doch ein genauerer Vergleich der benachbarten Schnitte bringt den Irrtum deutlich zutage. Nicht ohne gewisse Bedeutung sind dabei auch die Blutzellen, welche in diesem Stadium als große Zellen an der Gefäßverstopfung Anteil nehmen können. Auf diese doppelte Weise — infolge der Kontraktion der Gefäßwandungen und der Teilnahme der Blutzellen an der Verstopfung — dürfte diese vielfach angegebene Solidität der Bauchgefäßanlage zu erklären sein.

#### **Die lateralen Gefäße (die das Rückengefäß bilden).**

Die Entwicklung der lateralen Gefäße findet auf dieselbe Weise statt wie die des Bauchgefäßes. Das Abheben der Splanchnopleura vom Entoderm bei gleichzeitiger Bildung einer lateralen

Spalte für das zukünftige Gefäß stellt den Ausgangspunkt dar. Nur setzt dieser Prozeß zeitlich ein wenig später ein als die Anlage des Bauchgefäßes und etwas weiter vorn. Einen einheitlichen Sinus — aus welchem alle 3 Gefäße (das Bauch- und die beiden lateralen Gefäße) ihren Ursprung nehmen sollten — konnte ich kein einziges Mal beobachten. Das jüngste Stadium, welches alle drei Komponenten deutlich darstellt, habe ich auf der Fig. 14, die der Fig. 72 bei WILSON ungefähr entspricht, abgebildet. Der dorsale Körperteil ist noch zweischichtig und hie und da findet man einzelne mesenchymatöse Elemente, welche zwischen die beiden dicht aneinander liegenden Keimblätter eingedrungen sind. Dagegen sieht man an der Bauchseite schon die Bauchmarksanlagen ziemlich weit differenziert, die ausgebildeten Nephridien, eine vollständige Trennung der beiden Mesodermblätter und die für uns so wichtigen Gefäßanlagen. An der Medianlinie und an beiden Seitenlinien (und zwar fast immer ungefähr an der Stelle, wo der ventrale Körperteil in den dorsalen übergeht) findet man lückenförmige Hohlräume, welche schon von WILSON richtig als Bluträume aufgefaßt wurden. Durch das Zusammenschmelzen dieser 3 Spalten könnte man sich wohl einen wirklichen Blutsinus (sekundären) vorstellen, welcher auch später durch die Verschiebung der lateralen Gefäße nach unten zustande kommen müßte. Einen solchen Sinus aber, welcher entweder den Ausgangspunkt oder das Produkt der Verschmelzung darstellen sollte, konnte ich nicht konstatieren. Diese doppelte Anlage der lateralen Gefäße — die, wie bekannt, weiter nach vorn zum Rückengefäß zusammentreten — unterliegt weiteren Veränderungen ganz auf dieselbe Weise, wie die Spalte für das Bauchgefäß. Die Spalten werden (Fig. 15) von der Splanchnopleura von oben nach unten umwachsen; doch auch von unten dringen einzelne Zellen hinein (Fig. 16), so daß allmählich der Spaltraum gegen den Darm zu eigene Wandungen bekommt, wenn er auch — wie auf der Fig. 16 zu sehen ist — noch nicht ein vollständig geschlossenes Rohr darstellt. In der Fig. 17 ist der Prozeß beendet: die Splanchnopleura hat die Spalte allerseits umwachsen, so daß das laterale Gefäß, welches dorsal verschoben ist, ein ovales verschiedenes großes Lumen zeigt. Weiter vorn werden die lateralen Gefäße breiter und deutlicher (Fig. 18); es sind manchmal auch zellige Blutkomponenten zu finden, die — wie aus der Fig. 18 hervorgeht — von den Elementen abstammen, welche sich von der Splanchnopleura loslösen.

Das Mesoderm, welches im hinteren Körperabschnitt nur ein

wenig nach oben die Spalten für die lateralen Gefäße umgab, breitet sich in den vorderen Körperabschnitten immer mehr dorsalwärts zwischen den beiden Keimblättern aus, so daß man in Fig. 19 das Mesoderm schon fast die Medianlinie an der Dorsalseite erreichen sieht. Die lateralen Gefäße ändern damit auch ihre topographischen Beziehungen, sie nähern sich einander immer mehr, bis sie endlich in den vordersten Segmenten ein einheitliches (in späteren Stadien) oder ein doppeltes aus zwei nebeneinander laufenden Gefäßen bestehendes Organ bilden. Den letzteren Fall stellt Fig. 19 A vor. Dem Pharynx sitzt ein mehrschichtiges, dichtes, mit stark sich färbenden kleinen Kernen versehenes Mesenchym auf; letzterem liegt ein doppeltes Gefäß an. Gewöhnlich ist das Rückengefäß (und die lateralen Gefäße) mit einem Chloragogengewebe — über welches unten spezielle Angaben angeführt werden — umgeben; doch sind manchmal einzelne Stellen zu finden, wo das Chloragogen vollständig fehlt; eine solche Stelle habe ich für die Fig. 19 A ausgewählt, um das Gefäß besser zur Darstellung zu bringen.

Die Wandungen bestehen nicht immer aus einer so schön angeordneten Zellschicht, wie man auf den oben angeführten 5 Figuren sehen kann. In einigen Fällen kommen wir denselben Verhältnissen, welche wir bei der Entwicklung des Bauchgefäßes kennen gelernt haben, nahe, namentlich dann, wenn die Wandungen aus bindegewebigen Fasern bestehen. Dies ist teilweise in Fig. 21 und ganz überzeugend in Fig. 20 zu beobachten. Die letztere ist aus dem hintersten Körperteile entnommen und zeigt, wie die mehrschichtige Splanchnopleura in die Lücke, resp. in das laterale Gefäß, welches dünne bindegewebige Wandungen besitzt, einzelne Zellen entsendet. Fig. 21, die einen weiter vorn liegenden stärker differenzierten Körperabschnitt reproduziert, stellt die typische Spalte schon mit einer Blutzelle im Innern vor. Die weitere Differenzierung der peritonealen Zellen besteht in der Ausbildung einer Gefäßintima, der Längs- und Ringmuskulatur und des Chloragogengewebes, welche Verhältnisse wir bei den ausschlüpfenden Tieren finden können. Die genauen histologischen Einzelheiten werden im histologischen Teile angegeben.

#### Das Darmgefäßnetz.

Das genaue Studium des Gefäßnetzes in seiner Entwicklung bietet große Schwierigkeiten, und zwar dadurch, daß das Herausfinden des geeigneten Stadiums selten gelingt. Die Anlagen treten

erst nach der Ausbildung des Bauchgefäßes und der beiden lateralen Gefäße auf; wählt man aber ein etwas älteres Stadium, so findet man das Gefäßnetz, welches überhaupt nicht so leicht zu beobachten ist, schon beinahe ausgebildet. Aus den Querschnitten kann man sich nur eine unklare Vorstellung von dem Bildungsprozeß machen; besser eignen sich in diesem Falle die Längsschnitte, wie z. B. der aus dem vorderen Körperteile in der Laterallinie durchführte, auf der Fig. 22 reproduzierte Schnitt. Man sieht zwischen dem Darmepithel und der ihm anliegenden Splanchnopleura an drei Stellen kleine Lücken, welche die Anlage für das zukünftige Darmgefäßnetz darstellen; in gewissen Fällen sind sie ganz regelmäßig angeordnet — je zwei in jedem Segment, gewöhnlich aber scheinen sie mehr spontan aufzutreten.

Das weitere Schicksal der Spalten ist schon leicht vorauszusehen nach alledem, was oben für die Entwicklung der Hauptgefäße erwähnt wurde. Die Lücken vergrößern sich immer mehr nach der Peripherie zu, die Splanchnopleura wird sie allmählich umwachsen, bis die wirklichen Darmnetzgefäße zustande kommen. Für Fig. 23 konnte ich ein etwas späteres Stadium auswählen, welches einige wichtige Momente in dem Prozeß zeigt. Der Schnitt, welcher aus dem mittleren Körperabschnitte entnommen ist, zeigt mehr nach hinten kleinere Lücken, nach vorn etwas größere; eine von diesen hat sich sogar vom Darmepithel abgeschnürt und stellt ein selbständiges Gefäßchen vor; mit einer Seitenschlinge — welche gerade vor dem Dissepiment gelegen ist — hat das Gefäß in diesem Falle nichts zu tun.

Am hinteren Körperende des Embryos, wo also die typischen Anlagen des Bauchgefäßes und der lateralen Gefäße zu beobachten sind, findet man die Spalten für das Darmgefäßnetz niemals. Im vorderen Körperteile, wo sie zum Vorschein kommen, sind schon die Hauptgefäße so weit differenziert, daß eine Verwechslung resp. Täuschung in der Bestimmung der entsprechenden Anlagen ganz ausgeschlossen bleibt.

Die Wandungen des Netzes, wie aller anderen Gefäße, unterliegen weiteren Differenzierungen, die aber hier unberücksichtigt bleiben müssen.

#### Die Septalgefäße.

Das Erscheinen wie die weitere Entwicklung der Septalgefäße steht in engem Zusammenhange mit der definitiven Differenzierung der Mesodermstreifen, eventuell mit der Ausbildung der Cölom-

säcke. Leider stimmen die bisherigen Angaben in Bezug auf diesen Punkt gar nicht überein. Gewöhnlich nimmt man an, daß die in die Länge auswachsenden Mesodermstreifen zunächst sich in paarige metamere Somiten teilen, welche sich weiter durch Delamination in hohle Säcke verwandeln. Die Wandungen der aneinander stoßenden Säcke bilden die Septen oder Dissepimente; doch muß man unbedingt annehmen, daß die hohlgewordenen Somiten vorher vollkommen voneinander getrennt waren. Dieser Bildungsmodus, welchen ich hier in diesen wenigen Worten knapp geschildert habe, wurde von sehr vielen Autoren — mit verschiedenen Modifikationen — beobachtet (KOWALEWSKY, HATSCHEK, SALENSKY, BERGH, KLEINENBERG, VEJDOVSKY, WILSON u. v. a.); aber es wurden auch andere Angaben darüber ausgesprochen (GIARD, ROULE u. a.). Die hier in Betracht kommende Frage ist lange Zeit strittig gewesen und ist noch heute nicht vollständig gelöst. Auch ich konnte das Hohlwerden der abgegliederten Abschnitte der Mesodermstreifen am Schwanzende des Körpers konstatieren; doch muß ich gestehen, daß auch mir manchmal ähnliche, wie die von ROULE dargestellten und von MEYER scharf kritisierten Bilder im vorderen Körperteile zu Gesicht gekommen sind. Die genauere Betrachtung dieser Verhältnisse, die ich noch einmal an anderer Stelle darzustellen beabsichtige, wollen wir hier beiseite lassen und uns nur mit der oben angegebenen Schilderung begnügen. Sie wird auch von gewisser Wichtigkeit für endgültige theoretische Schlüsse.

Es ist leicht zu ersehen, daß die ganze Entwicklung der Septalgefäße mit dem Zustandekommen der Septen in Verbindung steht. Bei der Betrachtung der Entstehung des Bauchgefäßes wurde erwähnt, daß die erste Anlage des Bauchgefäßes vor der Differenzierung der Mesodermstreifen zu beobachten ist; in dem Stadium kann also von den Septalgefäßen noch keine Rede sein; sie treten erst mit der Differenzierung der Mesodermstreifen auf, als ein Hohlraum, der zwischen den zusammenstoßenden hinteren und vorderen Epithelwänden zweier benachbarter und hohlgewordener Somiten entstanden ist. Dieser intersegmentale Hohlraum muß notwendigerweise mit dem anderen, für die Blutzirkulation bestimmten Hohlraum, d. h. mit der Bauchgefäßanlage, kommunizieren; es ist in der Tat klar, daß „die prädestinierten Stellen für die Hauptgefäßschlingen die intersegmentalen Septen sind“ (LANG, These 30). Diese Kommunikation aufzufinden ist aber keine leichte Aufgabe. Trotz aller

Bemühungen ist es mir nicht gelungen bessere als die auf der Fig. 24 reproduzierten Abbildungen auszuwählen. Fig. 24 zeigt, wie die Septenwandungen direkt in die des Bauchgefäßes übergehen, anders ausgedrückt: wie der von den Septenwandungen umschlossene Hohlraum mit dem Gefäßlumen in Verbindung steht; es ist ein Horizontalschnitt. Noch deutlicher ist die betreffende Kommunikation auf der Fig. 25 zu sehen, welche einen Querschnitt des Bauchgefäßes mit dem einmündenden Septalgefäß darstellt. Die Querschnitte eignen sich für die Untersuchung der Septalgefäße nicht sehr, aus dem Grunde, weil die Septen immer schief durchschnitten werden, was bei der Orientierung störend einwirkt. Fig. 25 stellt, wie gesagt, einen solchen Querschnitt vor, dabei sieht man oben noch einige dem Septum angehörende, dicht aneinander liegende Kerne. Dieser Hohlraum unterliegt gleichzeitig mit dem Zusammenstoßen der Wandungen je zweier benachbarter Somiten selbstverständlich weiteren Veränderungen, und zwar auf diese Weise, daß er — von der lateralen Seite gesehen — ungefähr in der Mitte des Dissepiments als ein kleines Lumen für das Septalgefäß erhalten bleibt. Dieses Gefäß bleibt entweder in den Dissepimentwandungen geschlossen oder aber es kann in seinem peripherwärts gerichteten Verlaufe das Septum verlassen und sich der vorderen Wandung des Septums anlegen. Manchmal stellt es auch ein ganz selbständig verlaufendes Gefäß vor; in einem solchen Falle ist eine gewöhnliche Abschnürung vorausgegangen; die Wandungen werden sich — wie bei allen schon erwähnten Gefäßen — allmählich differenzieren. Alle diese Stadien sind in den Abbildungen reproduziert, und zwar den Längsschnitten entnommen. In der Fig. 26, welche ein Dissepiment in sehr jungem Entwicklungsstadium darstellt, sehen wir die Spalte, welche das zukünftige Septalgefäß repräsentiert, bis an die Splanchnopleura sich fortsetzen; in späteren Stadien — Fig. 27 — ist sie ein ovales oder rundliches Lumen, dessen Wandungen aus einer Zellschicht oder aus einer bindegewebigen Membran bestehen; auf der uns schon bekannten Fig. 22 sieht man auch ein Dissepiment, an dessen vorderer Seite ein Gefäß (auf der Abbildung sein Querschnitt) wie angeklebt sitzt. Endlich kann sich das Gefäß ganz vom Septum loslösen, welchen Zustand wir bei den ganz ausgewachsenen Tieren finden.

Diese Angaben bestätigen am schönsten die überzeugende Zeichnung von WILSON (in seiner „Embryology“ — Fig. 88); dagegen können sie in keinen Einklang mit der Erklärung von



VEJDOVSKY gebracht werden, denn der letztere sagt: „Ueber den Ursprung dieser (der Seitenbogen) Gefäße habe ich keine speziellen Beobachtungen angestellt, glaube aber, daß sie sich gleichzeitig mit den lateralen Seitengefäßstämmen aus einem gemeinschaftlichen Sinus hinausdifferenzieren.“

Was die

#### Nephridialgefäße

betrifft, so konnte ich ihre Entwicklung nicht vollständig verfolgen; doch scheinen sie mit den intraseptalen Räumen in engster Verbindung zu stehen. Höchst wahrscheinlich geht die Entwicklung auf eine ganz analoge Weise vor sich, wie es für *Arenicola cristata* R. LILLIE (68) klar geschildert hat. „The nephrostomial vessel“ sagt er „is thus directly continuous with the segmental vessel and is formed in essentially the same manner as this latter, representing in reality a space between the posterior septal lamella (represented by the peritoneum) and the anterior lamella at the region where the latter joins the funnel-epithelium with which it is continuous.“ „At the inner (future posterior) angle of the nephrostome the vessel passes on to the body of the nephridium and gradually extends backwards to form the nephridial vessel. This vessel also represents a space between the peritoneum and the nephridial epithelium, and is formed as a simple continuation of the nephrostomial vessel.“

#### Die Entwicklung der Gefäße bei *Helodrilus caliginosus*.

Die Untersuchungen an dieser Form konnte ich leider erst mit etwas späteren Stadien anfangen, obwohl sich diese Species zu den mikroskopisch-embryologischen Zwecken viel besser eignet als die *Eisenia foetida*.

Die Entwicklung des Bauchgefäßes vollzieht sich auf dieselbe Weise wie bei *Eisenia foetida*. Der ganze Unterschied besteht darin, daß sich bei *Helodrilus* die Mesenterien deutlich ausbilden, wodurch auch das Bauchgefäß mehr nach unten (gegen das Bauchmark) sinkt; solche Verhältnisse findet man übrigens in der vorderen Körperregion, während die hintere ungefähr denselben Zustand zeigt wie bei *Eisenia* (*Allolobophora*) *foetida*. In der Fig. 28 sieht man ein solches Gefäß an den Mesenterien hängen. Es sind dünne Lamellen, welche in der weiteren Entwicklung

allmählich degenerieren und entweder als bindegewebige Fasern bestehen bleiben oder aber vollständig schwinden. Die die Mesenterien bildenden Zellen unterscheiden sich von den Zellen der benachbarten Splanchnopleura; sie sind klein, mit stark sich färbenden Kernen und besitzen alle charakteristischen Merkmale des Mesoderms. Die sich umbildenden Splanchnopleurazellen dagegen sind viel umfangreicher, größer, die Kerne färben sich schwächer. Die das Gefäß bildenden Zellen sind von demselben Charakter wie die mesenterialen; in den jüngeren Stadien bilden sie eine breite Schicht, welche sich in der weiteren Entwicklung in die eigentlichen Wandungen differenziert. Die Mesenterien sind wahrscheinlich auf eine analoge Weise zustande gekommen wie die Verdickung der Splanchnopleura bei *Eisenia foetida*. Die Blutzellen sind seltener zu beobachten als bei der oben beschriebenen Form.

Das Rückengefäß entsteht bei *Helodrilus caliginosus* nicht aus einer doppelten Anlage (der beiden lateralen Gefäße), welche durch Zusammenschmelzen das eigentliche dorsale Gefäß darstellt, sondern aus einer einfachen Anlage. Ich konnte wenigstens in keinem einzigen Falle diese Verdoppelung beobachten; sollte sie in der Entwicklung von *Helodrilus caliginosus* in der Tat auftreten, so müßte sie in den von mir untersuchten Stadien einmal zum Vorschein gekommen sein. Das Gefäß befindet sich topographisch in richtiger Lage, d. h. ganz an der dorsalen Körperfläche. Es steht in den mittleren Körpersegmenten mit dem

#### Darmblutsinus

in direkter Verbindung. Das Entstehen des letzteren konnte ich leider aus Mangel an Material nicht verfolgen. Und es wäre gerade interessant zu konstatieren, ob dieser Bestandteil auch bei *Helodrilus* in der Ontogenese zuerst erscheint; dann hätten wir eine Uebereinstimmung mit den entwicklungsgeschichtlichen Prozessen bei den Polychäten und einen Widerspruch mit dem Entstehen des Darmgefäßnetzes bei *Eisenia foetida*, welches letztere dem differenzierten Darmblutsinus entsprechen soll. Ich glaube einmal den Prozeß der Sinusbildung bei *Helodrilus* gesehen zu haben; er hat nach der Bildung des Rücken- und des Bauchgefäßes stattgefunden. Aus dem Grunde bin ich mehr geneigt, den Darmblutsinus nicht als erste in der Ontogenese hervortretende Zirkulationskomponente anzunehmen.

Der Sinus stellt eine gewöhnliche Spalte zwischen dem Darmepithel einerseits und der Splanchnopleura andererseits vor (Fig. 29); in späteren Stadien besitzt er doch seine eigene Membran auch von der Seite des Darmepithels, was besonders beim Aufheben (durch gewisse mechanische Ursachen, auch durch das Fixieren) deutlich wird. Von der Seite des Darmes ist diese Membran wahrscheinlich von den Ersatzzellen gebildet, deren Kerne wir in der Fig. 30 sehen; nach außen ist sie von Peritonealzellen ausgetrennt. Das Rückengefäß steht mit dem Darmblutsinus — wie gesagt — in einer offenen Kommunikation, doch kann es durch die eindringenden splanchnischen Zellen vom Sinus abgetrennt werden; den Anfang des Prozesses sieht man auf der Fig. 29 reproduziert.

Das Rückengefäß geht auch in das

### Typhlosolisgefäß

über. Unter Typhlosolis versteht man eine in der Rückenmittellinie des Magendarmes verlaufende Rinne, die physiologisch als Vergrößerung der resorbierenden Fläche zu erklären ist (CLAPARÈDE, nachher DE RIBAU COURT). Sie kommt als gewöhnliche Duplikatur der Magendarmwand zustande, was schon QUATRE-FAGES richtig angegeben hat. Die Typhlosolis erscheint in der Entwicklung an der dorsalen Seite des Darmes zuerst als eine seichte Rinne, die sich immer mehr nach unten vertieft, bis sie als eine mächtige, oft verzweigte Röhre erscheint. Die Wand besteht aus einem Cylinderepithel, dessen Zellen etwas höher sind als die des übrigen Darmepithels; sonst sieht man keine Unterschiede; während der gauzen Ontogenese bleiben die Zellen mit Kernen versehen, welche aber bei erwachsenen Tieren in gewissen Körperabschnitten fehlen sollen. Am Grunde dieser Typhlosolisgrube verläuft ein Gefäß, welches bald ein rundes Lumen hat, bald einige Zweige (gewöhnlich drei in der Zahl) abgibt. Dieses Gefäß ist an vielen Stellen in seinem Verlaufe mit dem Rückengefäß verbunden. Auf der Fig. 31 sieht man das Rückengefäß mit Hilfe einer langen Schlinge mit dem Typhlosolisgefäß, welches dreiästig verläuft, in Verbindung stehen; an dieser Stelle findet sich keine Kommunikation zwischen dem Rückengefäß und dem Darmblutsinus. Die in der Typhlosolis liegenden Gefäße sind, wie das Rückengefäß, mit umgebildeten Peritonealzellen umgeben. Diese Zellen dringen gleichzeitig mit der Ausbildung der Typhlosolisrinne in die letztere hinein; am Anfange des Prozesses sieht man an der Rückenseite unter dem dorsalen Gefäße Zellen

in mehreren Schichten liegen, die vom Mesoderm stammen und seinen primitiven Charakter auch dann noch besitzen, wenn die ganze Splanchnopleura gewisse Veränderungen durchgemacht hat: ihre Zellen sind größer, umfangreicher geworden, die Kerne färben sich nicht mehr so intensiv. Diese Peritonealzellen dringen in die Rinne hinein und stellen den Ueberzug für das künftige Gefäß vor. In dem Stadium besitzt die Typhlosolis noch kein Gefäß; ich konnte ein Uebergangsstadium, wo man die Gefäßbildung beobachten könnte, nicht finden — es ist mir nur das Stadium zu Gesicht gekommen, wo das Typhlosolisgefäß mit dem Rückengefäße in Verbindung steht (Fig. 31); wahrscheinlich ist das Gefäß so zu stande gekommen, daß der sich bildende Sinus in die Typhlosolisgrube mit hineingezogen wurde und auf diese Weise das Rückengefäß, der Darmblutsinus und das Typhlosolisgefäß ein einheitliches System darstellten, welches erst später — in den von mir untersuchten Stadien — sich allmählich zu differenzieren angefangen hat.

#### Das Subneuralgefäß.

Dieses Gefäß verläuft auf der ventralen Seite des Bauchmarks. Das letztere besteht ontogenetisch, wie bekannt, aus zwei Hälften — und eine feine Rinne, welche nach der Verschmelzung beider Hälften geblieben ist, zeigt sich als eine prädestinierte Stelle, in welcher sich später das Blutgefäß befinden wird. Wenn das Bauchmark sich allmählich differenziert hat, wird es von der Somatopleura umwachsen und auf diese Weise entsteht die äußere (peritoneale) Schicht des Bauchstrangs. Aber während dieses Prozesses wandern einzelne Mesodermzellen in die Rinne hinein, umgeben sie von allen Seiten und bilden die Wandungen des künftigen subneuralen Gefäßes: „In dem eben geschilderten Stadium“, erwähnt auch VEJDOVSKY in der „Morphologie“ (119) (S. 93), „erscheint in der zwischen beiden Hälften der fibrillären Substanz hinziehenden Furche eine Anhäufung der Mesoblastzellen, die sich etwas schwächer färben als die seitlichen Zellgruppen; aus den letzteren bilden sich die Längsmuskelbänder des Bauchstranges, die ersteren sind die erste Anlage des Neurochords, dessen Bildung ich genauer in dem sich regenerierenden hinteren Körperende von *Criodrilus* verfolgt habe.“ Wenn wir über die Gefäßbildung keine Angabe finden, so ist es wahrscheinlich nur dadurch zu erklären, daß der genannte Autor „in sehr späten

Stadien“ die angeführten Beobachtungen gemacht hat; sie stehen aber in keinem Widerspruche mit dem von mir beschriebenen Bildungsmodus.

Ich habe vier entsprechende Stadien ausgewählt, von welchen die zwei ersteren *Eisenia foet.*, die zwei letzteren *Helodrilus cal.* entnommen sind. Das Gefäß erscheint ziemlich spät in der Entwicklung, so daß ich die Anfangsstadien nur bei der einen, die definitiven Stadien nur bei der anderen Art untersuchen konnte. In der Fig. 32 sieht man zwischen den beiden Bauchmarkshälften eine feine Furche; sie ist aber noch frei von den zwischen das Ektoderm und das Bauchmark eingewanderten splanchnischen Zellen. — In der zweiten Phase sieht man diese Furche sich schon in das Gefäßlumen umwandeln; die splanchnischen Zellen behalten noch vollständig ihren mesodermalen Charakter (Fig. 33). In der Fig. 34 ist schon das Gefäß ausgebildet, wenn auch die selbständigen Wandungen noch nicht deutlich wahrnehmbar sind; dagegen ist im folgenden Stadium das subneurale Gefäß vollständig ausgebildet und besitzt seine eigenen Wandungen; das ganze Bauchmark ist schon in einer peritonealen Scheide eingeschlossen (Fig. 35). Selbstverständlich geht die von VEJDOVSKY beobachtete Bildung der Längsmuskelbänder und des Neurochords wahrscheinlich auf diese Art vor sich, wie es von ihm beschrieben wurde; ich habe den Prozeß nicht genauer untersucht.

Nachdem wir mit der Entstehung der einzelnen Komponenten des Gefäßsystems zu Ende gekommen sind, wollen wir noch einige damit zusammenhängende Verhältnisse besprechen.

### Der Ursprung des Chloragogengewebes.

Bei Oligochäten ist das ganze Rückengefäß (wie die mit ihm in Verbindung stehenden Dorso-Intestinalia und Typhlosolaria), besonders seitlich, und der Magendarm ringsherum mit sogen. Chloragogengewebe resp. Chloragogendrüsen bekleidet. VEJDOVSKY (119) behauptet, daß diese Drüsen „einzig und allein als modifizierte Peritonealzellen anzusehen sind“ und in seinen späteren embryologischen Untersuchungen kommt er noch einmal auf diese Angabe zurück und sagt: „Die embryologischen Tatsachen zeigen uns weiter, daß diese (modifizierte Peritoneal-)Zellen von Anfang an die Magendarmwandungen bedecken und erst mit dem Erscheinen des Blutgefäßsystems als „Chloragogendrüsen“ funktionieren.“ Auch ROSA (101) behauptet: „Il cloragogo tipico (MORREN 1826, defin.

emend. CLAPARÈDE 1869) è un peritoneo modificato.“ Ich konnte die Ausbildung des Chloragogen bei *Eisenia foetida* um das Rückengefäß und bei *Helodrilus caliginosus* um den Magendarm besonders gut verfolgen, und muß die VEJDOVSKYSche Angabe bestätigen.

Bei *Eisenia foetida* findet man, daß die die lateralen Gefäße umgebenden Zellen voluminöser werden, sobald sich diese Gefäße angelegt haben; die zu ihnen gehörenden Kerne sind viel größer im Vergleich mit denen der benachbarten Splanchnopleurazellen, auch färben sie sich intensiver, wenn auch überhaupt alle mesodermalen Zellkerne nukleinreich sind. Diese Verhältnisse kann man teilweise auf den drei ersten für die Entwicklung der lateralen Gefäße bestimmten Abbildungen (Fig. 15—17) ersehen: drei direkt dem Gefäßlumen anliegende ventralwärts gerichtete Kerne unterscheiden sich durch ihre Größe und Färbungsfähigkeit von den anderen benachbarten mesodermalen Elementen. Der Prozeß ist aber deutlich in zwei neuen Figuren (Fig. 36 und 37) dargestellt: in der ersten sieht man zwei lateral gelegene, das Gefäßlumen umschließende Zellen etwas voluminöser werden; die Kerne sind noch verhältnismäßig klein geblieben; im folgenden Stadium — die zweite Abbildung — ist schon der ganze Prozeß weiter vorgeschritten. Es sind 3 große mit 4 Kernen versehene Zellen, die das künftige Chloragogen darstellen werden; sie sind durch ihre Größe, durch intensiv färbare Kerne von den Splanchnopleurazellen leicht zu unterscheiden. Der dunkle, körnige, für das Chloragogen charakteristische Inhalt ist noch nicht zur Ausbildung gekommen: weiter nach vorn aber mit allmählicher Differenzierung des Chloragogen tritt er deutlich in Form von schwarzen Pünktchen hervor; in den vordersten Körperabschnitten findet man schon die typischen keulen- und birnförmigen Chloragogendrüsen um die lateralen Gefäßen liegen.

Auf ganz ähnliche Weise — nur in einem viel ausgedehnteren Maßstabe — vollzieht sich die Chloragogenbildung um den Magendarm herum bei *Helodrilus*. Bei der Beschreibung des Bauchgefäßes bei *Helodrilus* wurde oben erwähnt, daß die die ventralen Mesenterien und die Gefäßwandungen bildenden Zellen sich durch ihre Kleinheit von den Splanchnopleuraelementen unterscheiden und als primitive Mesodermzellen anzusehen sind; die ganze Splanchnopleura ist schon in dem von mir untersuchten und beschriebenen Stadium in der allmählichen Umwandlung ins Chloragogengewebe begriffen (Fig. 28). Die in früheren Stadien kleineren

nicht ganz regelmäßig in einer Schicht gelegenen mesodermalen (splanchnischen) Zellen nehmen in ihrem Volumen zu, bilden eine schöne Epithelschicht, welche aus fast kubischen Zellen besteht. Die Kerne sind ganz rundlich, nukleinreich geworden und gewöhnlich in der Mitte der Zelle gelegen. Zu dieser Zeit sieht man in dem Zellplasma, welches ein helles Netzwerk darstellt, noch keine typischen Chloragogenkörnchen vorhanden; sie treten erst in etwas späteren Stadien auf, namentlich wenn die Zellen eine mehr cylindrische Gestalt annehmen; sie erscheinen als feine dunkle Granulationen, die sich dicht hauptsächlich dem Zellkern anlegen (Fig. 38); nachher sind sie im ganzen Plasma zerstreut. Sie entstehen sicher im Zellprotoplasma selbst, welche Ansicht ROSA (101) und DE BOCK (11) ausgesprochen haben.

Auf Grund der embryologischen Tatsachen hat LILLIE (68) die Bildungsweise des Chloragogen bei Polychäten (*Arenicola cristata*) ganz ähnlich, wie ich, aufgefaßt: „Mesoderm cells remain applied to the wall of this vessel, and as development proceeds they acquire a voluminous and vacuolated appearance, and pigment or excretory granules become deposited in their interior. These cells constitute the chloragogen cells; they are thus in reality modified peritoneal cells, which throughout life coat the ventral bloodvessel and play an important part in the process of excretion (cf. ROSA, 1903).“

Nach SCHILLER (109) vollzieht sich der Prozeß (bei *Arenicola Grubei*) etwas anders: „Der Unterschied besteht nur darin, daß das netzartige Embryonalgewebe sich, anstatt ins Peritoneum, ins Chloragogenewebe differenziert. Dies geschieht in der Weise (Fig. 38), daß in dem äußeren Embryonalgewebe des Gefäßes kleine runde Zellen sich bilden, die schnell wachsen und sich mit einer körnigen Substanz überfüllen. Die so ausgebildeten Zellen legen sich anfangs locker aneinander; später, beim Auswachsen, werden sie ganz dicht gelagert. Woher die körnige Substanz rührt, konnte ich nicht beobachten.“

Was die physiologische Funktion des Chloragogen anbetrifft, so wurde diesem Gewebe Exkretionsfähigkeit zugeschrieben; nur in letzterer Zeit (seit MICHAELSEN, SCHÄPPI etc.) hat man die Chloragogendrüsen als Reservebehälter angesehen. Gegen ROSA (101), der behauptet: „Il cloragogo è essenzialmente un organo di escrezione“, betont FREUDWEILER (34): „Es ist diese Vorratsspeicherung sicherlich die Hauptfunktion des Enchyträiden-Chloragogens.“

## Exotropische, aus der Cöломwand hervorgehende Bildungen.

Im Gefäßlumen der Oligochäten finden sich freie Zellen und geformte Zellgebilde. Die ersteren kommen bei allen Formen vor, sie sind aber spärlich im Lumen verteilt, dringen auch in den Sinus und selten in das Bauchgefäß ein. Diese Zellen wollen wir für

### Hämocyten

halten und ihre Entwicklungsweise in kurzem darstellen.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß im embryonalen Zustande in allen Gefäßen — besonders in den besser zur Beobachtung geeigneten, wie das Bauchgefäß und die lateralen Gefäße — im Innern des Gefäßes Elemente zu finden sind, welche nichts mit den Wandungszellen zu tun haben und daher als Blutzellen aufzufassen sind. Diese Zellen sind in jüngeren Entwicklungsstadien von den anderen Mesodermzellen fast gar nicht zu unterscheiden: sie stellen ziemlich kleine Zellen vor, welche sich nur durch etwas größere Kerne von den anderen mesodermalen Elementen auszeichnen. Der Zelleib ist im Vergleich mit dem Kern ganz unbedeutend und die Amöbocytenform tritt noch nicht zutage. Die Blutzellen im Lumen des Gefäßes sind gewöhnlich rundlich oder oval, an den Wandungen sieht man bei ihnen manchmal kurze, pseudopodienartige Fortsätze. Diese Zellen vermehren sich mitotisch, welchen Vorgang ich in zwei Abbildungen dargestellt habe. Fig. 39 reproduziert das Bauchgefäß; seine Wandungen bestehen aus einer deutlichen Zellschicht; im Gefäßlumen sieht man eine Blutzelle, die schon ein Diasterstadium darstellt. Mit Immersion zeigt diese Zelle (Fig. 39 b), daß die Kernteilung eben zu Ende kommt; das den Kernen anliegende Plasma färbt sich deutlich und besteht aus etwas größeren Körnern, während das an der Grenze der beiden Zellen liegende Plasma sehr feine Granulationen zeigt. Fig. 40 bildet auch das Bauchgefäß ab; nur bestehen die Wandungen des Gefäßes nicht mehr aus einer dichten Zellschicht, sondern aus einzelnen Zellen, die wahrscheinlich ihren spezifischen Differenzierungen unterliegen (Muskelbildung).

Im Innern des Gefäßes sieht man außer zwei der Gefäßintima ansitzenden Zellen (von welchen die eine pseudopodienähnliche Fortsätze auszusenden scheint) noch zwei andere Zellen; sie sind mit Immersion untersucht und daneben abgebildet. Die eine (Fig. 40b) ist rundlich, ungewöhnlich groß (ca.  $37 \mu$  bei 600 Vergr., also  $0,61660 \mu$ ), färbt sich intensiv mit den Kernfarb-



stoffen und läßt das Plasma von dem Kernteil deutlich unterscheiden. Im Kern haben sich möglicherweise gewisse Degenerationsprozesse abgespielt, wofür die etwas hellere Zone spricht, die des Nukleins ganz entbehrt, so daß die „Keimplasmarelation“ (HERTWIG-BOVERI) etwas gestört zu sein scheint; der protoplasmatische Zelleib ist fast homogen. Andererseits ist aber auch möglich, daß es sich um eine Zellveränderung handelt, die jeweilen vor dem Vermehrungsprozeß stattfindet. Es hat schon EISIG (30) seinerzeit die Aufmerksamkeit darauf gerichtet: „Worauf die so auffallende Vergrößerung der sich zur Teilung anschickenden Blutzelle beruhte: ob sie durch eine mit dem Vermehrungsprozesse einhergehende Aufquellung, oder aber durch vorübergehende Substanzzunahme bedingt wurde, vermag ich, da mir leider nur dieser einzige so prägnante Fall zu Gesicht kam, nicht zu entscheiden.“ Als dritte Möglichkeit könnte man in diesem Falle die Amitose annehmen, bei welcher die eigentümliche Tätigkeit einiger Zellsphären („Ring- und Lochkerne“ — GURWITSCH) in letzter Zeit beobachtet wurde (BALLOWITZ, NEMILOFF). Die andere Zelle (Fig. 40 c) ist im Stadium des Muttersternes; es sind deutlich feine Strahlen wahrzunehmen, die von der Ebene des Spindeläquators gegen die Enden der Spindel verlaufen; die Centrosomen aber sind nicht nachweisbar, wenn auch das Plasma sich an den beiden Spindelenden intensiver färbt als der fein granulierte Inhalt in der Mitte der Zelle. Die Zahl der Chromosomen, wie überhaupt eine gewisse Anordnung der letzteren, kann man — wie schon aus der Abbildung folgt — nicht genau bestimmen. Die Hauptsache an allen diesen Teilungsfiguren besteht darin, daß sich die im Innern der Blutgefäße befindlichen Blutzellen auf karyokinetischem Wege vermehren; sollte man diese Vermehrung als ein Analogon mit der Neubildung der roten Blutkörperchen bei Wirbeltieren, welche durch mitotische Teilung kernhaltiger Jugendformen erfolgt (BIZZOZERO, FLEMMING, NEUMANN, ZIEGLER), betrachten? Was für eine Rolle die großen runden Zellen spielen, welche man auf der Abb. 40 b sieht und welche ich nur zweimal (immer im Bauchgefäße) gefunden habe, kann ich nicht angeben. Ob es sich in diesem Falle bei den Blutkörperchen um rote und weiße Blutscheiben handelt, welche EISIG bei Capitelliden so schön beschrieben und vergleichend zusammengestellt hat, ist sehr zweifelhaft. Doch stimmen die Untersuchungen von EISIG mit den von mir in der Hinsicht überein, daß auch dieser Autor die mitotische Blutzellenteilung beobachtet hat, während in bezug auf die Oligo-

chäten bisher die Meinung herrschte, es handle sich um eine amitotische Teilung. EISIG betont namentlich: „Notomastus seinerseits hat mir aber den Beweis geliefert, daß eine Vermehrung der Blutelemente, speziell der gefärbten, auch durch Teilung, und zwar durch sogen. indirekte oder mitotische Teilung, zustande kommen könne. In einem Blutpräparate begegnete mir nämlich eine durch ihren bedeutenden Durchmesser ( $30 \mu$ ) sowie ihr aufgedunsenes Ansehen ausgezeichnete Scheibe, welche in aller Deutlichkeit die so charakteristischen Kernteilungsfiguren erkennen ließ.“ . . . „Aber das ist wenigstens sicher: die roten Blutkörper der Capitelliden können sich durch mitotische Teilung vermehren.“ VEJDovsky (119) dagegen sagt: „Immer war es nur die einfache allmähliche Einschnürung, wodurch der ursprüngliche Kern in zwei neue Kerne zerfiel“; auch DE BOCK (11) bestätigt diese Angabe: „En ce qui concerne l'origine et la reproduction des amibocytes du sang, j'ai observé leurs noyaux à tous les stades de la division, ce qui ne permet pas de doute à cet égard“; nur ein einziges Mal hat er die Karyokinese gefunden: „Mais cette observation n'est pas assez certaine pour que je puisse prétendre que cette forme de division nucléaire existe chez les amibocytes du sang, comme elle se trouve, quoique très rarement, chez les lymphocytes coelomiques.“

Jetzt handelt es sich noch um die Frage, auf welche Weise die Blutzellen entstehen. Sie sind gewöhnlich Elemente, welche sich bei der Bildung der Gefäßwandungen von der Splanchnopleura resp. vom Mesoderm loslösen, also Elemente rein mesenchymatöser Natur. Den Prozeß des Loslösens kann man auf den oben für die Bildung der lateralen Gefäße angegebenen Figuren 16 u. 20 deutlich verfolgen; die losgelösten Zellen unterscheiden sich von den mesodermalen Zellen noch in keiner Hinsicht; erst später treten allmählich die schon oben angeführten Differenzierungen auf, die bis zur definitiven Ausbildung der wirklichen Blutzellen führen. Die anderen exotropischen Gebilde, welche sich im Gefäßlumen (und zwar nur im Rückengefäße) befinden, spielen dabei keine Rolle. — Der Umstand, daß nur die embryonal losgelösten mesodermalen Zellen zu Blutzellen werden, erklärt auch die uns bekannte Tatsache, warum in den Gefäßen der erwachsenen Tiere so spärliche Blutzellen zu finden sind. — Diese Bildungsweise ähnelt weder den älteren Angaben (LEYDIG, KUPFFER, VEJDovsky) noch den neueren Anschauungen über den Ursprung der Blutzellen. Die Autoren,

welche sich in letzter Zeit mit dieser Frage beschäftigt haben, sind DE BOCK und ROSA (101). Der erste glaubt „l'endroit où les amibocytes du sang prennent naissance, ou quelque chose de semblable à un organ lymphoïde“ gefunden zu haben; dieses blutbildende Organ liegt im Blutsinus; doch konnte DE BOCK „la nature de cette formation singulière“ nicht bestimmen. Nach ROSA „lo strato che può aver dato origine ad essi (amebociti) non può essere stato lo strato esterno peritoneale, ma invece lo strato interno, quello stesso, ch  da origine alla cuticola“. Richtig ist nur das Resultat, zu welchem DE BOCK gekommen ist, da  „les amibocytes du sang et ceux du coelome se ressemblent sous tous les rapports“. Es h tte uns zu weit gef hrt, wenn wir hier auch die Bildung der C lomocyten besprechen wollten; doch m ssen wir betonen, da  die freien Elemente der Leibesh hle und des Zirkulationsapparates f r uns unbedingt desselben mesenchymat sen Ursprungs sind.

Zu den geformten Zellgebilden, welche man im Blutseptum der Oligoch ten findet, geh ren auch sogen.

#### Klappen,

gewisse Gebilde, welche im R ckengefa  und in den einm ndenden Seitenschlingen bei der Blutzirkulation die Regulierungsfunktion  bernehmen, weswegen sie mit dem Namen „Klappen“ bezeichnet wurden. Ueber die Entstehung dieser Gebilde wissen wir bisher soviel wie gar nichts. BEDDARD (5) hat sie als „proliferations of the lining membrane of the blood-vessel“ aufgefa t; JOHNSTON findet den Ursprung der Klappen in den verl ngerten Zellen des Bindegewebes, die im Lumen der Gefa e vom Endothel bedeckt sein sollen. Erst vor einigen Jahren hat ROSA (100)  ber ihren Ursprung einige Vermutungen ausgesprochen. Zuerst hat er auf die gro e Aehnlichkeit der H mocyten und der Klappenzellen hingewiesen: „Colpisce poi l'assoluta identit  dei nuclei; non descrivo qui i nuclei degli amebociti sanguigni, perch  dovrei non far altro che ripetere quanto ho detto dei nuclei delle cellule valvolari. Di fatto riesce impossibile distinguere i nuclei degli uni da quelli delle altre; mentre invece si distingeroero immediatamente i nuclei delle cellule cloragoge (maggiori e con nucleolo anche proporzionalmente pi  grande), senza parlare dei grandissimi nuclei chiari ad enorme nucleolo delle cellule muscolari (cfr. i nuclei delle cellule valvolari e delle chloragoge (Fig. 9).“

Dann hat er auch ganz junge Exemplare untersucht und gefunden, daß die Klappen „gruppi di tre e quattro cellule al più“ sind; „erano cellule“ fährt er fort: „con nucleo relativamente grandissimo (quasi  $3 \mu$ ) rivestito da poca quantità di citoplasma; questo non aveva ancora struttura vescicolare, era solo finamente granuloso“. Natürlich sind diese „cellule iniziali“ von den „giovani amebociti“ gar nicht „indistinguibili“; doch ihren Ursprung hat er nicht untersucht, ihm scheint aber „tale questione“ nicht von „estrema importanza“. Vielleicht daher ist er zu der oben bei der Besprechung über die Herkunft der Blutzellen angegebenen Anschauung gekommen.

Es ist mir gelungen, die Bildungsweise der Klappen — wenn auch nicht in allen Einzelheiten — bei *Helodrilus* entwicklungsgeschichtlich zu untersuchen. In sehr jungen Embryonen erscheinen in jedem Segment in der vorderen Körperregion exotropische Wucherungen, welche in das Gefäßlumen eindringen. In ihrem Anfangsstadium bestehen sie nur aus einzelnen Zellen, aus 2 z. B., wie es bei dem von mir auf der Fig. 41 abgebildeten Falle deutlich zu sehen ist. Diese klappenbildenden Zellen unterscheiden sich von den benachbarten splanchnischen Elementen in keiner Hinsicht; die einen wie die anderen bestehen aus einem mesodermalen Gewebe, in welchem sich rundliche oder ovale, ziemlich chromatinreiche, stark tingierbare Kerne befinden. Die dem Gefäße anliegenden Zellen, welche seine Wandungen bilden, befinden sich schon im Differenzierungsstadium, aber Muskelfasern sind noch nicht wahrzunehmen; im Inneren des Gefäßes sieht man allein die deutliche Intima, die an der Seite gegen den Darm hin dünner, dorsalwärts etwas dicker zu sein scheint; an der Stelle der Einstülpung der mesodermalen Zellen (die zu den Klappen werden) fehlt sie vollständig. Diese Zellen dringen immer an den lateralen Seiten von unten hinein, so daß ihre Lage der späteren Klappenanordnung entspricht; als die prädestinierten Stellen zeichnen sich die Septen aus. Durch solches exotropisches Hineinwachsen entstehen alle Arten von Klappen, welche wir nach ROSAScher Systematik als doppelte, einfache und rundliche (valvole doppie, semplici, a cerchio) bezeichnen wollen; ich konnte nur die Entstehung der zwei ersten Arten beobachten. Das nächstfolgende Stadium ist in der Fig. 42 reproduziert, welche einen schiefen Horizontalschnitt wiedergibt. Man sieht 3 Segmente durchschnitten — das Rückengefäß ist in seinem unteren, d. h. dem

Darmepithel anliegenden Teile getroffen. Die Klappen, die in diesem Falle dem Typus „valvole doppie“ entsprechen, bestehen aus einigen (gewöhnlich nur 3—4) Zellen (also ein Stadium, welches ungefähr dem von ROSA beschriebenen entspricht); die zu den Zellen gehörenden Kerne sind klein, chromatinreich, färben sich sehr intensiv; das Plasma zeigt noch keine Granulationen, welche später zum Vorschein kommen. Aus der Abbildung kann man auch die Klappenwirkung ersehen: nachdem das Blut in das nächst-vordere Segment getrieben ist, schließen sie den Hohlraum des nächsthinteren Segmentes ab; aus diesem Grunde sind sie kopf-wärts gerichtet. Wenn also die Klappe das hintere (erste) Segment abgeschlossen hat, wird die vordere durch den Blutdruck geöffnet, das Blut strömt in die nächstvordere Kammer hinein und die zweite vordere Klappe (No. 2) wird durch die veränderten Druckverhältnisse nun ebenfalls geschlossen. Dann wird die Klappe des vordersten (dritten) Segmentes sich öffnen, das Blut in dieses Segment hineinfließen, die entsprechende Klappe sich wieder schließen u. s. w. u. s. w.; in jedem Segmente wird sich derselbe Vorgang abspielen, welchen wir soeben geschildert haben. Die Klappeneinrichtung wie auch die Blutmengen, welche die Wirkung zu erklären imstande sind, können deutlich auf der Fig. 42 wahrgenommen werden.

Die Verbindung der Klappen mit dem umgebenden äußeren (schon definitiv ausgebildeten Chloragogen-)Gewebe bleibt auch manchmal in späteren Stadien bestehen, was uns die Fig. 43 überzeugend beweist. Hier bestehen die Klappen aus mehreren Zellen, so daß auf einem Schnitt nicht die ganze Klappe getroffen sein konnte. Die rechte Klappe steht mit dem Chloragogen in Verbindung, oder besser, geht direkt in das letztere über, wenn sich auch histologisch gewisse Unterschiede zwischen diesen beiden Gebilden nachweisen lassen. Das Chloragogengewebe besitzt seine charakteristischen körnigen Einschlüsse, welche sich hauptsächlich um den Kern herum ansammeln; auch die Klappenzellen zeigen feine Granulationen, die aber niemals solche Größe erreichen wie die Chloragogenkörner. Ueberhaupt sind die Klappenzellen an Plasma viel ärmer als das Chloragogen; dagegen findet man in den Klappen sehr zahlreiche Kerne, kleiner als die des Chloragogen und nicht sehr reich an Nuklein. Wenn also auch gewisse histologische Unterschiede in späteren Differenzierungsstadien zwischen den Chloragogen- und den Klappenzellen zu beobachten sind, so

steht ja doch nichts im Wege, nach der oben geschilderten Bildungsweise der Klappen diese beiden Gebilde für solche, die einen gemeinsamen ontogenetischen Ursprung haben, zu halten. Uebrigens unterliegen auch die Klappenzellen weiteren Differenzierungen. Auf der Fig. 44, die eine unpaarige Klappe aus der Perivisceralschlinge eines jungen auspräparierten Tieres darstellt, kann man das Aussehen beobachten, welches für die Klappen bei erwachsenen Tieren typisch ist: man findet feine Granulationen („piccoli granuli“ ROSA) im netzartigen Gewebe zerstreut, die Kerne sind mittelgroß, sehr reich an Chromatin, färben sich intensiv. Die Klappe hat die Schlinge in der Kontraktionsphase vom Rückengefäß abgeschlossen.

Die Beziehungen der Klappen zu den Septen (da die Klappen immer so schön septal angeordnet im Rückengefäß vorkommen) konnte ich nicht verfolgen; es scheint mir aber aus gewissen Gründen sehr wahrscheinlich, daß die einzelnen Septenzellen in das Rückengefäß sich hineinproduzieren und später durch Vermehrung die eigentlichen Klappen bilden.

Bei einigen Oligochätenformen (Enchyträiden — MICHAELSON, VOIGT, VEJDOVSKY; Tubificiden — DE BOCK) hat man einen sogen. Herzkörper beschrieben, ein Organ, welches sich nur im Rückengefäß befindet und wahrscheinlich zu einer gewissen mechanischen Funktion dient. — Auf die Aehnlichkeit dieses Herzkörpers mit dem Chloragogen hat man schon öfters hingewiesen. VOIGT (124) sagt namentlich (für Branchiobdella var.): „Die Zellen, welche dasselbe (Organ) bilden, gleichen den Chloragogenzellen, welche den Darm außen bekleiden“; und DE BOCK betont: „Il est impossible de ne pas comparer le corps cardiaque aux cellules chloragogènes qui revêtent l'intestin et le vaisseau dorsal, comme tant d'auteurs l'ont déjà fait depuis CLAPARÈDE. EISIG, dans sa belle monographie des Capitellides, lui donne même le nom de „intra-vasale Chloragogendrüsen“; besonders aber betont der genannte Autor „l'identité presque complète de la structure histologique des éléments du corps cardiaque avec les cellules chloragogènes“. Doch über den Ursprung des Vasochoords ist man ganz im Dunkeln. DE BOCK ist nach gewissen „observations“ zum Schlusse gekommen, „que les éléments du corps cardiaque des Oligochètes ne sont que des cellules du sang métamorphosées, et qui, se plaçant dans le vaisseau dorsal, y forment l'organe en question“. Jüngst hat VEJDOVSKY (121) einen „strikten Beweis des entodermalen

Ursprungs des Vasochoords“ (bei *Mesonchytraeus moravicus*), d. h. der Verbindung des Herzkörpers mit dem Darmepithel bei erwachsenen Tieren zu erbringen geglaubt. Es mag wohl sein, daß diese Verbindung im erwachsenen Zustande existiert, wenn auch das ganze Gebilde histologisch mit dem Darmepithel nichts zu tun hat; doch ist damit die entodermale Herkunft gar nicht bewiesen. Man müßte natürlich diese Verhältnisse embryologisch untersuchen; leider ist es mir trotz aller Bemühungen nicht gelungen, das passende Material zu bekommen. Doch bin ich geneigt auf Grund der Befunde in bezug auf die Klappenbildung anzunehmen, daß der Herzkörper ontogenetisch auf dieselbe Weise wie bei der Klappenbildung entstanden und erst sekundär mit dem Darmepithel in Verbindung getreten ist. Auf eine ganz analoge Weise wie bei der Klappenbildung, dringen in das Rückengefäß, wenn das letztere noch keine eigentlichen Wandungen besitzt, von der ventralen Seite entweder einzelne (später verschmelzende) [segmental angeordnete (?)] Zellen oder eine Zellreihe. Die Klappenanlagen waren lateral gelegen, die Herzkörperanlagen können mehr ventralwärts gerichtet sein; sie unterliegen — wie die Klappen — weiteren histologischen und morphologischen Modifikationen und können im ersten Falle (einzelne [segmental angeordnete] Zellen) zu kleinen Gruppen vereinigt bleiben (der Herzkörper, z. B. bei *Tubifex rivulorum*) oder auch (im zweiten Falle — eine Zellreihe) ein solides Organ bilden, wie man es z. B. bei *Stercutus niveus* sieht. — Natürlich schwindet in späteren Stadien die Verbindung mit der äußeren peritonealen Schicht vollständig (wie auch bei den Klappen); dagegen kann eine Verbindung des Herzkörpers mit dem Darmepithel sekundär zustande kommen, was übrigens mit dem Verhalten des Rückengefäßes (event. des Herzens) zum Darmblut-sinus (also mit der Möglichkeit des direkten Kontaktes mit dem Darmepithel) im Einklang steht. Diese Vermutung müßte selbstverständlich embryologisch bestätigt werden. — Auf das Vasochoord bei erwachsenen Tieren wollen wir noch einmal im histologischen Teile zurückkommen.

Es erübrigt noch die Frage, über die Bedeutung der Klappen zu sprechen. — Die Meinung, es handle sich um blutbildende Organe u. s. w., wollen wir ganz übergehen, und uns nur mit der Auffassung beschäftigen, welche schon COLLIN (27) ganz deutlich ausgesprochen hat: „Somit wären die Klappen . . . als wahre Klappen anzusehen, welche bei der Kontraktion des Gefäßes zwei

benachbarte Kammern gegeneinander abschließen und das Zurückfließen des Blutes aus einer Kammer in die dahinter liegende verhindern. Leider konnte wegen der Undurchsichtigkeit des Objektes ihre Funktion an lebenden Tieren nicht beobachtet werden.“ War aber das letztere möglich — wie es mir einige Mal ganz deutlich zu beobachten gelungen ist — so muß man unbedingt zur Ansicht kommen, daß die Klappen einzig und allein als gewisse der mechanischen Funktion dienende Gebilde aufzufassen sind.

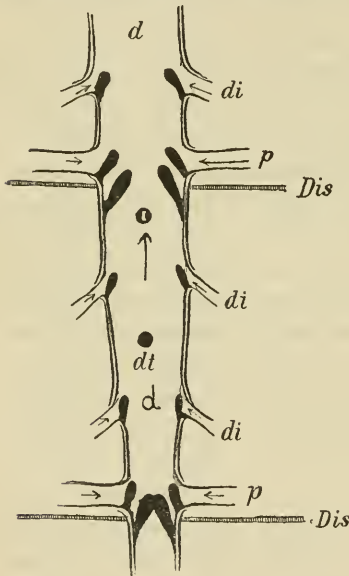


Fig. 1. Schema des Klappenmechanismus im Rückengefäß und in den Seitengefäßen. Die Pfeile geben die Stromrichtung an. *d* Vas dorsale, *di* Vas dorso-intestinalis, *Dis* Dissepiment, *dt* Vas dorso-typhlosis.

Jetzt wird diese Ansicht kaum mehr bestritten und man hat in den letzten Jahren einige Schemata der Wirkungsweise der Klappen angegeben. JOHNSTON (59) hat eine ganz richtige Auffassung über die Art der Klappenfunktion veröffentlicht, die weiter unten mit gewissen Modifikationen auch von mir angegeben werden soll. Die nachher erschienene Beschreibung von GUNGL (44) gibt keine eigentliche Vorstellung, besonders da die Klappen nach dem von ihm geschilderten Schema kaum funktionieren könnten; die Hauptklappen (also im Rückengefäße selbst) sind in keiner Weise imstande, sich nach hinten zu bewegen, wenn das Blut nach vorne getrieben ist. VEJDOVSKY hat in letzter Zeit eine klare Beschreibung geliefert, nur konnte ich niemals die von ihm erwähnte Um-

kehrung der Klappenenden konstatieren. Dieser komplizierte Vorgang soll bei der Kontraktion der Ringmuskelschicht der Gefäßwand zufallen, „während die Verkürzung und Anschwellung der Klappen auf deren Muskeltätigkeit zurückzuführen ist“. Ich kann aber die Existenz der Muskelemente in den Klappen auf keine Weise annehmen; es ist mir niemals gelungen, mit verschiedenen Färbungsmethoden in den Klappen Muskelfasern nachzuweisen; die Histologie der Klappenzellen wurde oben kurz



dargestellt — und von Muskelfasern ist darin nichts erwähnt worden.

Nach den Angaben anderer Autoren und nach meinen eigenen Beobachtungen kann man sich nach dem auf der Textfig. 1 dargestellten Schema den Klappenmechanismus vorstellen; die Art und Weise der Wirkung wurde schon oben angegeben — wir wollen sie hier nicht wiederholen. Die Pfeile, die die Stromrichtung des Blutes angeben sollen, mögen die Orientierung erleichtern.

Was die Funktion des Vasochoords anbetrifft, so wurde dieses Organ fast von allen Autoren als ein der mechanischen Tätigkeit bei der Blutzirkulation dienendes Gebilde oder als Stützorgan des Herzens aufgefaßt.

Noch ein Wort über den Herzkörper bei Polychäten, der vielfach von verschiedenen Autoren beschrieben wurde (Literatur bei LANG [65]). Man war lange Zeit im Unklaren, was für eine Bedeutung diese Organe besitzen, und wenn sie jetzt als Klappen angesehen werden, so ist doch damit die Sache noch nicht vollständig gelöst. Wichtig für uns sind nur einige Ergebnisse, die uns über den Ursprung dieser Gebilde belehren. KENNEL (61) sagt (für *Ctenodrilus pardalis*): „Daß das Organ ein Mesodermgebilde ist, unterliegt keinem Zweifel, und leicht verständlich ist es, wie es bei *Ctenodrilus*, aus Mesodermzellen bestehend und am Darm festsitzend durch die Kontraktionen des Herzens in dieses hineingezogen wird und dort seine normale Lage findet; bei Weiterentwicklung der Kreislauforgane kann es nun ganz wohl auch im geschlossenen Gefäßsystem diesen Ort behalten, sich selbst aber umgebildet haben.“ Interessant ist auch die Angabe von FL. BUCHANAN (19) (bei *Hekaterobranchnus Shrubsolei*), daß der Herzkörper „is formed by the tucking-in of the coelomic epithelium which lies outside the sinus on either side“. Von großer Wichtigkeit sind die Beobachtungen von PICTON (86) (für *Polymnia nebulosa*): „The exact moment at which the heart-body forms is difficult to determine. In a larva about 1,5 cm in length it has appeared as a cluster of cells with large nuclei in the dorsal vessel. From the first it shows signs of pigmentation. Even in the living state a cavity can be recognised in it, whilst sections show that part at least of this cavity opens directly into the coelom on the ventral side of the heart just anterior to its origin. In other words, the heart-body is an in-pushing of the heart-wall (Fig. 36). It shows no connection whatsoever with the hypoblast. Later (Fig. 35) the open connection with the coelom appears to be narrowed, and finally obliterated.“ . . . „The mesoblastic origin being established, the organ may be regarded, as EISIG suggests, as of the nature of intra-vascular chloragogen.“ Von Bedeutung ist folgender Passus von GAMBLE and ASHWORTH (41): „In A. (*Arenicola*)

Grubii, 140 mm long, the first traces of the heart-body are found as a few short and apparently solid ingrowths of the muscular and peritoneal layers of the heart wall (Fig. 38). These ingrowths occur on the posterior (and to some extent outer) surface of the heart, where the muscular layer is specially developed; elsewhere it is indistinct. The granular chloragogenous bodies are in this way carried in to the cavity of the heart.“ „In *A. ecaudata* the appearance of the heart-body is very similar to that of *A. Grubii*.“ Jüngst hat SCHILLER (109) einige Angaben über den Herzkörper gebracht: „Der eigentliche Herzkörper wird aus der Bildung dieser drei Schichten (des Peritoneum, der Muskulatur und der Intima) in das Lumen des Herzens gebildet.“ „Betrachten wir den Herzkörper, so sehen wir, daß er aus Zellen verschiedener Größe und Gestalt besteht. Die Zellen sind alle rundlich; die größten von ihnen tragen in ihrer Mitte einen schwarzen Kern. Dann kommen etwas kleinere, ganz dunkel gefärbte, mit einer feinkörnigen Substanz im Protoplasma. Zwischen diesen zwei Arten von Zellen befinden sich noch ganz kleine, die die Räume zwischen den beiden ersten vollständig ausfüllen und in das Peritoneum allmählich übergehen. Diese Zellen wurden von GAMBLE and ASHWORTH in der schönen Monographie über die Arenicoliden untersucht, und ich glaube ihnen wohl zustimmen zu dürfen, wenn sie dieselben als Umbildungsprodukte des Peritoneums auffassen.“ — Da wir nun einmal bei den SCHILLERSchen Untersuchungen sind, so wollen wir auch noch seine Auffassung über die Herkunft der Blutzellen angeben. Direkt die Entstehung dieser Zellen zu verfolgen, ist ihm nicht gelungen: „Da aber vor der Bildung des Lumens nur Muskulatur und netzartiges Embryonalgewebe — beide mesodermaler Natur — vorhanden waren, so glaube ich mit Recht vermuten zu können, daß die Blutkörperchen aus mesodermalem Embryonalgewebe sich differenzieren. Das würde bedeuten, daß die Blutkörperchen, sowie alle Bestandteile des Blutgefäßes nur mesodermaler Natur sind.“ Es sind alles Angaben, die für unsere Beobachtungen sprechen.

### Die Umbildung der Splanchnopleura (Entwicklung der Darmmuskulatur).

Die Differenzierung der Splanchnopleura besteht, wie bekannt, darin, daß sich die splanchnischen Zellen in die Darmmuskeln und Peritoneal- resp. Chloragogenzellen umwandeln. In Bezug auf diese ontogenetische Herkunft der Darmmuskulatur herrscht fast vollständige Uebereinstimmung; ich muß mich auch an diejenigen Autoren — wenn auch gegen ED. MEYER, welcher den Ursprung der Darmmuskulatur im primären Mesenchym suchte —

anschließen, die die mesodermale Herkunft der Darmmuscularis nachgewiesen haben wollen.

Die wichtigsten Momente aus der Entwicklung der Darmmuskulatur habe ich in fünf Abbildungen dargestellt. Die drei ersten sind einer Serie entnommen, wo man — an einem sehr jungen Embryo — den Uebergang von rein splanchnischen Zellen im hinteren Körperabschnitte zu den sich in die Muskelzellen und den peritonealen Ueberzug (Chloragogen) umbildenden Zellen in vorderer Körperregion beobachten kann. In der Fig. 46 a sieht man typische mesodermale Zellen, die in einer Schicht um den Darm angeordnet liegen; sie färben sich intensiv mit Kernfarbstoffen, sind von ovaler Gestalt; in der zweiten Abbildung (Fig. 46 b) ist die Splanchnopleura zweischichtig, die ovalen Kerne der tieferen, dem Darmepithel anliegenden Schicht haben sich bedeutend verlängert, wenn sie auch wie früher chromatinreich geblieben sind, nur sind statt großer Nukleolen mehrere kleinere zum Vorschein gekommen. Dieser Schicht sieht man eine andere mit unklaren Zellkonturen nach außen anliegen. Die Kerne dieser Schicht sind ziemlich groß, rund, färben sich schwach; im Zellplasma sieht man auch keine Granulationen; im ganzen bekommt man den Eindruck von typischem undifferenzierten Embryonalgewebe. Auf dem noch mehr nach vorn liegenden Schnitte (Fig. 46 c) sieht man ein weiteres Umbildungsstadium: die tiefere, dem Darm anliegende Schicht zeigt deutliche Muskelfasern und die Sarkoplasmen nehmen allmählich ihre typische Form an; auch die andere Schicht bekommt mehr regelmäßige epithelähnliche Konturen, die Kerne ändern ihre Gestalt (mehr oval, manchmal bohnenförmig, auch rundlich), wenn auch die wirkliche Peritoneal- resp. Chloragogenschicht noch nicht vollständig zur Ausbildung gekommen ist. Die Vermehrung der splanchnischen Zellen vollzieht sich auf mitotischem Wege, wie die Fig. 45 beweist: zwischen den dem Darmepithel anliegenden Zellen sieht man eine sich im Dispiremstadium befindende Zelle; die Teilung in der Querrichtung zur Darmepitheloberfläche habe ich niemals beobachtet. Als endgültiges Stadium kann man Fig. 38 ansehen, wo die Chloragogenzellen ganz ausgebildet sind und die Muscularis eine vollständig differenzierte, aus feinen Muskelfasern bestehende Schicht darstellt, in welcher nur selten feine Kerne zu finden sind. — In alle Feinheiten kann ich nicht eingehen; mit dem Obengesagten soll nur ein Beweis für die mesodermale Herkunft der Darmmuskulatur angegeben sein.

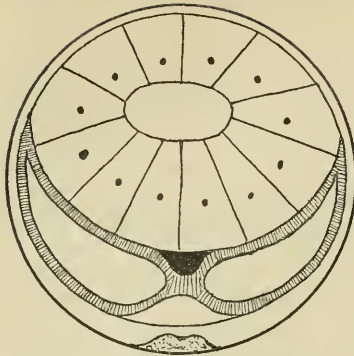


Fig. 2.

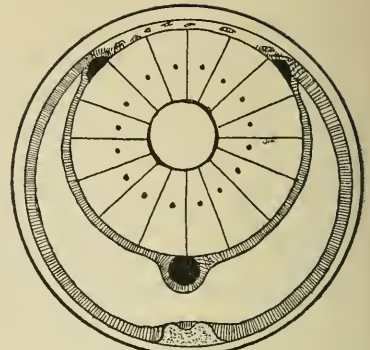


Fig. 3.

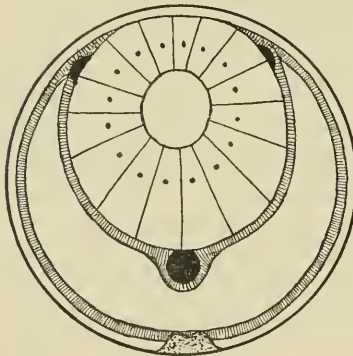


Fig. 4.

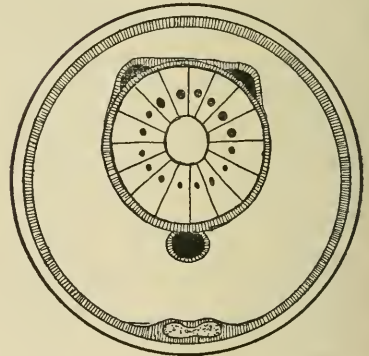


Fig. 5.

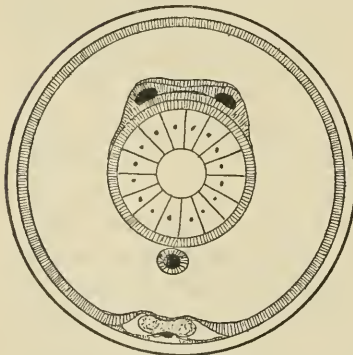


Fig. 6.

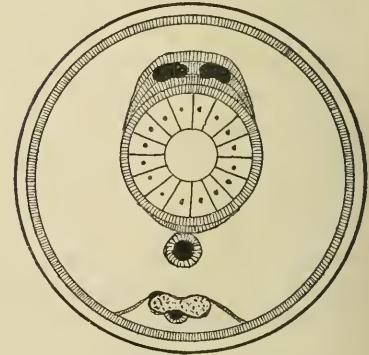


Fig. 7.

Fig. 2—8. Schematische Querschnitte zur Illustrierung der Entwicklung des Bauchgefäßes, der lateralen Gefäße (= des Rückengefäßes) und des subneuralen Gefäßes.

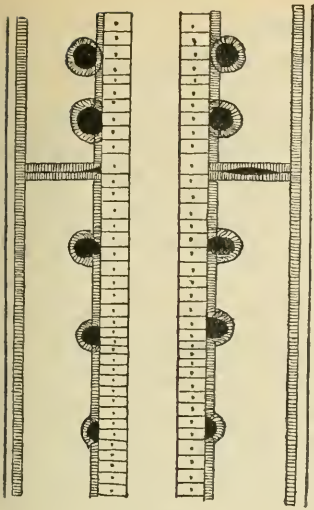


Fig. 9.

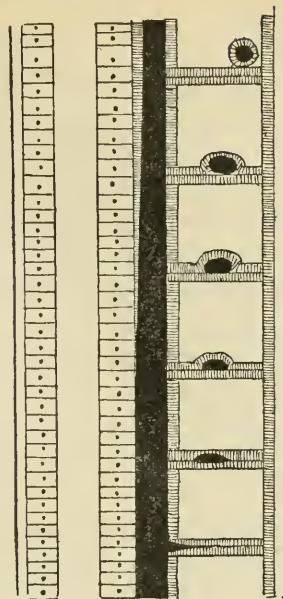


Fig. 11.

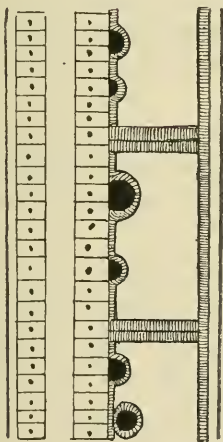


Fig. 10.

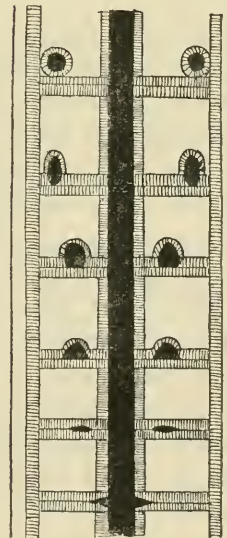


Fig. 12.

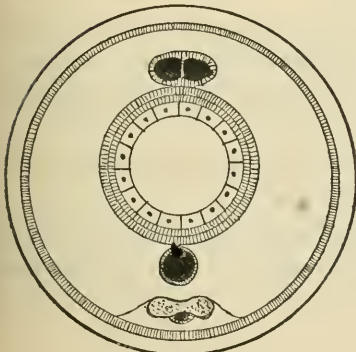


Fig. 8.

Fig. 9 u. 10. Schematischer Horizontal- und Längsschnitt zur Illustrierung der Bildung des Darmgefäßnetzes.

Fig. 11 u. 12. Schematischer Längs- und Horizontalschnitt zur Illustrierung der Entstehung der Septalgefäße.

### Zusammenfassung der wichtigsten embryologischen Befunde.

1) Entwicklungsgeschichtlich erscheint zuerst das Bauchgefäß an der ventralen Seite des Körpers als Lücke zwischen dem Entoderm und dem noch nicht gespaltenen Mesoderm. Bei der weiteren Differenzierung des letzteren wird die Lücke allmählich von Splanchnopleurazellen umwachsen; diese mesodermalen Zellen liefern die künftigen Gefäßwandungen.

2) Die beiden lateralen Gefäße entstehen auf dieselbe Weise wie das Bauchgefäß, nur als laterale Spalten und in etwas späterem Stadium. Und auch sie werden von der Splanchnopleura umwachsen, wodurch sie eigene Wandungen bekommen. — Die lateralen Gefäße nehmen weiter nach vorne eine mehr dorsalwärts gerichtete Lage ein und bilden gemeinsam das Rückengefäß.

3) Das Darmgefäßnetz (= Darmblutsinus) legt sich in späteren ontogenetischen Stadien an, als viele längs und zirkulär verlaufende Spalten, die wie die oben angeführten Gefäße durch Umwachsung von seiten der Splanchnopleura ihre eigenen Wandungen bekommen.

4) Die Septalgefäße liegen zuerst in den intersegmentalen Hohlräumen, welche mit der Bauchgefäßspalte kommunizieren. Die Wandungen der Gefäße werden von den aneinander stoßenden Lamellen gebildet. Auch die

5) Nephridialgefäße stehen wahrscheinlich in ihrer Ausbildung mit den interseptalen Hohlräumen in engster Verbindung.

6) Das Typhlosolisgefäß steht mit dem Rückengefäße (und dem Darmblutsinus) in Verbindung, so daß man sich das ganze System als einen einheitlichen Komplex vorstellen muß, der nur in späteren entwicklungsgeschichtlichen Stadien gewisse Differenzierungen durchmacht (Näheres oben).

7) Das Subneuralgefäß entsteht als eine Lücke zwischen den beiden Bauchmarkshälften an der ventralen Seite, und seine Wandungen gehen aus den dahin eingewanderten Mesodermzellen hervor.

8) Das Chloragogen bildet sich aus den Splanchnopleurazellen durch gewisse Differenzierungen.

9) Die in den Gefäßen befindlichen Zellen sind als Hämocyten aufzufassen, stellen mesenchymatöse Elemente vor und vermehren sich auf mitotischem Wege.

10) Die in den (Rücken-)Gefäßen sich befindenden geformten Zellkomplexe — Klappen, Herzkörper — sind exotropische Bildungen, die sich in jungen Stadien in die Gefäßlumina hineinproduzieren. Sie sind nichts anderes als gewisse bei der Gefäßkontraktion eine wichtige mechanische Rolle spielende Gebilde.

11) Die Splanchnopleura liefert die Darmmuskulatur und den peritonealen Ueberzug resp. das Chloragogen.

Die ganze Gefäßentwicklung ist in einigen beigelegten Schemata dargestellt. Die sieben Querschnitte sollen uns die Entwicklung des Bauchgefäßes, der beiden lateralen Gefäße (= das Rückengefäß) und des subneurales Gefäßes illustrieren. Auf der Textfig. 9 (Horizontalschnitt) und Textfig. 10 (Längsschnitt) sieht man die Bildung des Darmgefäßnetzes. Endlich sollen die Textfig. 11 (Längsschnitt) und Textfig. 12 (Horizontalschnitt) die Entstehung der Septalgefäße erklären.

Damit wollen wir den embryologischen Teil dieser Untersuchungen schließen. Es wurden viele, wenn auch interessante, doch für uns nicht so wichtige Probleme gar nicht berücksichtigt; wir mußten uns nur mit den das Blutgefäßsystem betreffenden Fragen beschäftigen.

Leider ist es mir nicht gelungen, mir eine gewisse Vorstellung von den Beziehungen der Innervation zum Zirkulationsapparate zu machen, was mit den technischen Schwierigkeiten im engsten Zusammenhange steht. Die Tatsachen, die ich in Bezug auf die Innervation gefunden habe, bedürfen noch vieler Vervollkommnungen; dann werden sie vermutlich an einer anderen Stelle geschildert; die Frage ist aber von großer Wichtigkeit.

Nach den embryologischen Untersuchungen können wir zum histologischen Teile übergehen, wobei die ontogenetischen Data uns oftmals behilflich sein werden.

## Histologischer Teil.

### Ueber den feineren Bau der Blutgefäße bei niederen Oligochäten.

Es soll die histologische Uebersicht mit dem Bau der niederen Oligochäten (Enchyträiden) beginnen, und zwar mit einer Form — Stercutus — die wenig bekannt ist auch in Bezug auf das Blutgefäßsystem

***Stercutus niveus***

gehört zu den sehr wenig beschriebenen Formen; er wurde zum ersten Male von MICHAELSEN (77) untersucht, welcher ihn in Fischdünger gefunden und als neues Genus angenommen hat. Die genaue anatomische Organisation wollen wir nur insofern in Betracht ziehen, als sie mit dem Blutgefäßsystem in Verbindung steht.

Der Darmblutsinus ist bei *Stercutus* deutlich ausgebildet und die Wandungen des Sinus sind leicht zu beobachten, da das Darmepithel aus lockeren Zellen besteht, welche sich an gewissen Stellen fast vollständig vom Darmblutsinus loslösen. Dieses Verhalten des Darmepithels ist eines der am meisten charakteristischen Merkmale von *Stercutus*, welcher auch in anderen Beziehungen interessante Einzelheiten der Organisation aufweist. Im 9. Segment entspringt aus dem Darmblutsinus das Rückengefäß; in verschiedenen Segmenten des Körpers zeigt es ein verschieden weites Lumen, nur am Anfang, an seiner Ursprungsstelle, ist es in einigen Segmenten bedeutend kräftiger ausgebildet, so daß man hier von Herzen sprechen könnte; in der vorderen Region wird es von einem Vasochoord (Herzkörper) durchzogen. An der ventralen Seite finden wird das Bauchgefäß, welches zum Bauchmark in veränderlicher topographischer Beziehung steht: es nimmt einen unsymmetrischen Verlauf, indem es bald nach links, bald nach rechts von der Mittellinie abweicht und deshalb in größerer oder kleinerer Entfernung von ihm liegt. Diese Verhältnisse werden besonders bei den geschlechtsreifen Exemplaren, wo die Geschlechtsprodukte — Ovarien (hauptsächlich die wohlentwickelten Eier) und Testen — fast die ganze Leibeshöhle erfüllen, am deutlichsten zum Vorschein kommen; dort ist das Bauchgefäß auch verhältnismäßig kräftig entwickelt; dagegen in der hinteren Körperregion wird es von ganz geringem Querschnitte. Rücken- und Bauchgefäß sind mit Blutschlingen verbunden; dort aber — wo noch kein Rückengefäß differenziert ist, namentlich in den vorderen Körpersegmenten — nehmen die Schlingen ihren Anfang aus dem Darmblutsinus. Diese ekto- und entosomatischen Schlingen und das subneurale Gefäß habe ich nicht näher untersucht.

Der Darmblutsinus ist im allgemeinen in Form eines Dreieckes ausgebildet, dessen größte Seite dorsal gerichtet ist, wie man in Abb. 58 sieht; dorsal wird auch der Sinusraum seine größte Ausdehnung erreichen. Selten ist er auf allen Seiten gleichmäßig entwickelt. Seine ganze Länge hindurch bis zur



Afteröffnung<sup>1)</sup> ist der Sinus außen wie innen mit einer kontinuierlichen, in die Gefäßwände übergehenden Membran ausgekleidet; manchmal ist diese Membran ziemlich dünn, öfters aber stark ausgeprägt. Es wurden auch Falten der Basalmembran von Innen zur Außenseite und in umgekehrter Richtung beobachtet, so daß der Darmblutsinus an manchen Stellen wie aus kleineren Kanälen resp. Kapillaren zu bestehen scheint, was ihm ein perlschnurartiges Aussehen verleiht. Diese Basalmembran wird auf den mit Eisenhämatoxylin-Eosin eventuell Erythrosin gefärbten Präparaten schwach rosa, auf den mit VAN GIESON tingierten Präparaten nimmt sie eine violette Nuance an. Der ganze Darmkanal mit dem ihn umgebenden Darmblutsinus ist mit stark ausgebildeter Ring- und Längsmuskulatur bedeckt, welche auf den Längsschnitten ein schönes gitterförmiges Aussehen annimmt; besonders deutlich ist es auf den mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten, wo die Muskeln stark differenziert werden, zu beobachten. Die Exemplare, die mir zur Verfügung standen, habe ich schon fixiert bekommen (wahrscheinlich mit einem Osmiumsäuregemisch); daher ergab auch die VAN GIESONSche Färbungsmethode nicht so genaue Resultate wie in allen anderen Fällen; doch auch bei dieser Methode sind die Muskeln nicht gerade schlecht differenziert, die Basalmembran tritt auf den Quer- (und Längs-)Schnitten deutlich hervor. Die innere, der Basalmembran anliegende Ring- und die äußere Längsmuskulatur besteht aus den Muskelfaserbündeln, wie es die Fig. 47 u. 48 darstellt; die einzelnen Fasern sind gewöhnlich auf den Längsschnitten zu beobachten (Fig. 50), wenn sie auch in einzelnen Fällen auf den Querschnitten deutlich zu sehen sind (Figg. 49, 51, 58). Die Ring- und Längsmuskulatur ist im allgemeinen ziemlich gleichmäßig; nur in der vorderen Körperregion ist die Ringmuskulatur vielleicht etwas stärker entwickelt.

Was die Herkunft der Basalmembran betrifft, so bleibt sie mir ganz dunkel; weder innen noch außen vom Darmblutsinus findet man Zellen, welche ein Licht auf diese Frage werfen könnten, von Zeit zu Zeit sieht man nur die Kerne, welche den Muskelzellen angehören; es wurden keine anderen Elemente gefunden. Die Basalmembran geht deutlich in das

---

1) Diese soll nach MICHAELSEN in Wirklichkeit nicht existieren, da der Darm am Hinterende mit gelben Fäkalmassen gestopft ist. FREUDWEILER meint dagegen, daß der Darm selbst hinten verschlossen sei, wo die ektodermale Einstülpung des Afters nicht zum Durchbruch kommt; meiner Ansicht nach ist aber die Oeffnung zu beobachten.

Rückengefäß über, welches — wie überall — den kontraktilen Teil des Blutgefäßsystems darstellt. Die Basalmembran besitzt dieselbe Beschaffenheit wie im Darmblutsinus, nur ist sie nicht immer so deutlich wahrzunehmen wie in dem letzteren, besonders an der Innenseite, wo die vereinzelt Darmepithelzellen ganz losgelöst waren. Im Rückengefäße im Gegenteil ist sie (auf den Längsschnitten) mit dünnen Längsmuskelfasern bedeckt, so daß sie nur mit sehr starker Vergrößerung (Immersion, keine Apertur) zu unterscheiden ist. In Fig. 48 sehen wir bei solcher Vergrößerung einen Teil des Rückengefäßes aus einem Segmente dargestellt; hier ist auch die Längsmuskelzelle abgebildet, mit dem in die Länge gestreckten, dicht granulierten Kerne; mehr nach außen findet man schräg abgeschnittene Ringmuskeln; durch das Gefäß zieht das Vasochoord. Auf den Querschnitten dagegen, besonders an den Stellen, wo sich die Ringmuskelzellen mit den angehörenden Muskelfasern abgehoben haben (Fig. 49 u. 50a) kommt die Intima (= die Basalmembran des Darmblutsinus) deutlich zum Vorschein.

Die Anordnung der Muskulatur — wie es schon aus dem oben Erwähnten hervorgeht — ist eine andere als am Darmblutsinus; nach innen tritt die Längsmuskulatur, nach außen die Ringmuskulatur vor. Ob die im Lumen des Gefäßes und manchmal auch im Blute flottierenden Zellen wirklich intravasale Myoblasten sind, ob sie wirklich mit der Längsmuskulatur des dorsalen Gefäßes resp. in gewissem Grade mit der Ursache der Gefäßkontraktilität im Zusammenhang stehen, kann ich nicht definitiv entscheiden. FREUDWEILER, welche mit derselben Form gearbeitet hat und deren Zeichnungen mit den meinigen ganz übereinstimmen, faßt diese Zellen als Blutelemente auf. VEJDOVSKY aber sieht in diesen als Blutzellen („von den meisten Verfassern irrtümlich als der nur in der Phantasie existierenden „Cuticula“ angeklebte Blutzellen“) gedeuteten Elementen diejenigen Zellen, welche er als dem Vasotheil angehörend bezeichnet hat. Die Endothelfrage will ich hier vorläufig beiseite lassen: die Zellen kommen sehr selten vor ohne irgendwelche Anordnung und hauptsächlich im vorderen Körpertheile, namentlich in der Region, wo das Vasochoord verläuft; weiter nach hinten sind sie gar nicht oft zu finden. Es bleibt immerhin die Frage offen, ob wir es hier nicht mit den verästelten intravasalen Muskelementen zu tun haben. Ich habe diese Elemente mit sehr starker Vergrößerung untersucht: das Plasma der Zellen ist sehr feinkörnig, dagegen der rundlich-ovale oder bohnenförmige Kern zeigt ziemlich grobe Chromatinkörner; in manchen Kernen

findet man Nukleolen, wenn auch nicht immer gleich deutlich ausgeprägt. Nur selten erreichen diese Zellen bedeutende Größe, wobei der Kern die ganze Zelle ausfüllt und das Plasma nur am Rande erhalten wird; ihrem ganzen Aussehen nach ähneln sie den gewöhnlichen Sarkoplasmen oder noch mehr den auf der Fig. 42 (*Mb*) („Zur Hämocöltheorie“) von VEJDOVSKY dargestellten Myoblasten, aber der Kern ist in diesem Falle unvergleichlich größer und das ganze Gebilde nimmt eine rundliche Gestalt an; in den meisten Fällen jedoch sind es amöboide Gebilde mit sehr kurzen dicken Fortsätzen, die nicht immer scharf hervortreten. Dünne verästelte Dendriten, die teilweise an der Gefäßwand ansitzen sollen konnte ich trotz genauester Untersuchung nicht finden; auch auf den Präparaten, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren, sind keine feinen Ausläufer wahrzunehmen; die Myofibrillen, die nach VEJDOVSKY „aus dem feinkörnigen und klaren Cytoplasma sehr scharf hervortreten“, sind nicht zu beobachten. Vielleicht wird dies letztere noch dadurch erschwert, daß das Blut im Rückengefäße sich intensiv (mit Eisenhämatoxylin-Eosin) dunkel färbt, so daß in manchen Zellen bei sehr starken Immersionsvergrößerungen die Zellkonturen (die Fortsätze) und die strukturellen Verhältnisse nicht immer so klar zum Vorschein kommen. Nach all diesem scheint mir die Annahme, daß diese Zellen Muskelgebilde seien, als ziemlich ungerechtfertigt, wahrscheinlich haben wir es hier mit den Blutzellen zu tun (Fig. 47).

Bei der Besprechung der histologischen Komponenten des Rückengefäßes will ich noch einige Worte über das schon oben erwähnte Vasochoord, ein Herzorgan, sagen. Es ist ein ziemlich dicker, aus hyalinen Zellen bestehender Strang; die Zellen — zwischen denen keine deutlichen Grenzen zu erkennen sind — sind gewöhnlich in einer Reihe angeordnet. Das Zellplasma ist hyalinartig, färbt sich sehr schwach, zeigt ein cytoplasmatisches, nicht immer stark entwickeltes fädiges Gerüst; man findet auch Körnchen, welche denen der Chloragogenzellen sehr ähnlich sind; die Kerne sind gewöhnlich oval oder bohnenförmig; gelappte kommen etwas seltener vor. Mit Eisenhämatoxylin z. B. färben sich diese Kerne sehr intensiv, viel dunkler als die Kerne anderer Zellen (z. B. der Darmepithelzellen, was für uns, wie wir nachher sehen werden, von Wichtigkeit ist), so daß es mit großen Schwierigkeiten verbunden ist, eine genauere Struktur anzugeben. Mit Hämatoxylin dagegen bleiben sie manchmal ziemlich hell (die Kerne anderer Zellen weisen eine feine Differenzierung auf) und zeigen

eine grobkörnige Struktur. Das ganze, mit einer dicken homogenen Membran unhüllte stabförmige Gebilde liegt an der Basis des Rückengefäßes, doch es kann sich im Zustande der Dilatation ein wenig nach oben erheben; ob es mit der Elastizität des Herzkörpers oder mit dem Zustande der dilatierten Gefäßwänden in Verbindung steht, kann ich nicht bestimmt sagen; wahrscheinlich hängt es von beiden Faktoren ab. Für die Elastizität sprechen die Formveränderungen des Herzkörpers; aber auch das zuströmende Blut, welches eine Vergrößerung des Gefäßlumens zur Folge hat, muß die Gefäßwänden vom Herzkörper entfernen.

Viel wichtiger ist das Entstehungsproblem des Vasochoords, welches bis jetzt noch ungelöst ist. VEJDOVSKY hat in seinem zweiten Beitrag zur Hämoöcoltheorie nachgewiesen, daß der Herzkörper mit dem Darmepithel in Verbindung steht. Bei einer, vom erwähnten Autor beschriebenen Form — *Mesenchytraeus moravicus* — soll das Vasochoord direkt aus dem Darmepithel seinen Anfang nehmen, wo die kleinen Zellen im 15. Segment sich am äußeren Rande des Epithels einlagern und eine entodermale Verdickung verursachen — diese soll dem Vasochoord den Ursprung geben. Ich habe einige lückenlose Serien von *Stercutus niveus* ganz sorgfältig revidiert, konnte aber die direkte Ausgangsstelle, d. h. die Verbindung mit dem Darmepithel, nicht konstatieren — wie die Fig. 50 beweist, gibt es keinen Zusammenhang zwischen den Vasochoord- und den Darmepithelzellen; man hat den Eindruck, als ob das Gebilde im Gefäße seinen Anfang nehme, wofür auch der Unterschied in der cytologischen Struktur der Vasochoord- und Darmepithelzellen spricht. Vor allem ein großer Unterschied in der Färbung: die Epithelzellen färben sich immer viel intensiver als die Herzkörperzellen, welche fast untingiert bleiben, und zeichnen sich durch ihr glänzendes Aussehen aus. Sie bilden, wie erwähnt, einen kompakten Strang mit fädigem Gerüste, wo die Kerne sich stark (und ähnlich den Kernen der umgebenden Chloragogenzellen) färben; das Darmepithel hingegen besitzt bei *Stercutus niveus* eine durchaus charakteristische morphologische Form. Auf den Längs- und Querschnitten (Fig. 51 u. 60) haben die Zellen eine dendritische Gestalt und sind durch die Fortsätze miteinander verbunden; seltener nehmen sie die auf der Fig. 61 dargestellte Form an, in welchem Falle sie in Gruppen zu je 2—3 Zellen verbunden bleiben. Wollen wir solche Darmepithelzellen mit den Zellen aus dem Vasochoord vergleichen (Fig. 53 u. 54), so finden wir — abgesehen von der Gestaltung des Vasochoords und des Darm-

epithels — in den strukturellen Verhältnissen der wichtigsten Zellkomponenten in beiden Organen unbestrittene Unterschiede, welche uns vorläufig die Annahme des entodermalen Ursprungs des Herzkörpers nicht erlauben, besonders wenn man in Betracht zieht, daß die abgebildeten Verhältnisse einem jungen geschlechtlich unreifen Exemplar entnommen sind, wo die Verbindung kaum so früh und schnell schwinden könnte.

Es bleibt uns noch mit wenigen Worten der Bau des Bauchgefäßes zu erwähnen. In seiner ganzen Länge findet man stark ausgebildete Ringmuskulatur (Fig. 55 u. 56), welche der Intima anliegt. Diese letztere ist deutlich und anschaulich zu beobachten an den Stellen, wo die Muskelschicht mitsamt den Sarkoplasmen von ihr abgehoben ist. Ob eine (äußere) Längsmuskelschicht existiert, kann ich nicht ganz bestimmt behaupten; sie scheint manchmal doch vorhanden zu sein (Fig. 58), bleibt aber sehr schwach entwickelt und kann deshalb natürlich keine wichtige Rolle spielen. Die intravasalen Zellen, von welchen oben die Rede war, findet man hier nicht; nur ein einziges Mal habe ich einen rundlichen Kern im Lumen des Gefäßes gesehen, da aber die Gefäßwandung etwa beschädigt war, bin ich mehr der Meinung, es handle sich vielleicht um ein künstliches Produkt bei der Präparatanfertigung.

Am Ende ist noch zu bemerken, daß im Bauchgefäße das Blut stärker gefärbt wird als in anderen Teilen des Gefäßsystems; es steht sicher mit der Sauerstoffmenge des arteriellen Blutes im Bauchgefäß in Verbindung.

#### **Enchytraeus adriaticus.**

Zwar wurden schon bei *Stercutus niveus* die wichtigsten Komponenten des Zirkulationsapparates histologisch untersucht, doch zeigt diese Form solche Abweichungen, besonders in Bezug auf das Verhalten des Darmepithels — welches ja doch auch theoretisch eine so wichtige Rolle spielen soll — daß sie in keinem Falle als Vertreter der niederen Oligochäten dienen kann. Darum wollen wir *Enchytraeus adriaticus*, bei welchem der Darmblutsinus und andere Gefäße typisch ausgebildet sind, als den Repräsentanten der Enchyträiden auswählen; vorher aber müssen wir die neueren Angaben anderer Autoren über die Histologie des Blutsystems bei niederen Oligochäten kurz anführen, die älteren sind schon an einern anderen Stelle (LANG, 65) angeführt worden.

Wir wollen mit dem Darmblutsinus anfangen. NUSBAUM (und RAKOWSKI) (82) bestätigen die Angaben von UDE (116) über die

Existenz des Endothels. Die neueren Untersuchungen von FREUDWEILER (34) stimmen aber damit gar nicht überein. Aus ihren Befunden ergeben sich die histologischen Verhältnisse bei Enchyträiden folgendermaßen: Am Mitteldarm kann man das drüsige bewimperte Darmepithel finden, dessen hohe zylindrische Zellen noch amöboiden Charakter haben und lange Fortsätze nach außen schicken, worauf der den Darm umspülende Sinus folgt, sein Inhalt dringt auch zwischen die Darmepithelzellen ein. Der Blutsinus ist gegen außen hin mit einer strukturlosen Membran begrenzt, ein Endothel ist aber nirgends vorhanden. Wenn die Darmepithelfortsätze bis zur entgegengesetzten Seite des Sinus gelangen, dann teilen sie den Sinus in viele Kanäle, was als Anfang eines Darmgefäßplexus aufgefaßt werden kann, wie man es tatsächlich bei höheren Anneliden an Stelle des Sinus vorfindet. Der Basalmembran des Peritoneums lagert sich Ring- und Längsmuskelschicht des Darmes auf, beide aus Peritonealhülle des letzteren hervorgegangen. Dieser sogenannten Darmmuskulatur sitzt dann die Schicht der Chloragogenzellen an, und zwar so, daß diese Zellen der Basalmembran in den weiten Lücken, die von der gitterförmig angeordneten Darmmuskulatur freigelassen werden, direkt anliegen. Auf diese Weise können sie ganz leicht Stoffe aus dem Blutsinus aufnehmen. Was die Abgrenzung des Sinus in Kanäle anbetrifft, so „kann die Begrenzung dieser Perlen nicht als von einem besonderen Vasothel gebildet aufgefaßt werden. Es sind vielmehr auch hier die Basalmembran des Cölothels einer- und der Darmzellen andererseits, die ihre Entstehung verursachen.“ Bei *Stercutus niveus* haben wir tatsächlich gesehen, daß es sich bei diesen Sinussepten nur um die Membranbildungen handelt. Der Sinus kann aber auch durch die Fortsätze der Darmepithelzellen in gesonderte Kanäle geteilt werden. Schon HESSE (53) hat die fortsatzbildenden Zellen als besonderes Vasothel aufgefaßt („doch fand ich, daß es Zellen sind, welche die Trennung in Kanäle bewirken“) und dieselben Fortsätze bilden auch die von PIERANTONI (87) beschriebenen Gefäße um den Darm von *Michaelsonia macrochaeta*. Auf diese Fortsätze ist auch VEJDOVSKY (120) noch einmal bei der ausführlichen Besprechung des Darmblutsinus zurückgekommen. „Der Darmblutsinnus besteht aus zwei bilateral-symmetrischen Hälften.“ „Auf der ganzen Peripherie des Blutsinus ist leicht ein zartes, glänzendes cuticulaartiges Häutchen wahrnehmbar, das namentlich auf den Stellen klar zum Vorschein kommt, wo Darmmuskelschicht vom Blutsinus abgehoben ist.“ Den Ursprung dieses Häutchens muß man in den Zellen des Darmepithels, welche „durch lange wenn auch zarte Plasmazüge mit dem äußeren Häutchen in Verbindung stehen und sich offenbar an dessen Bildung beteiligen“, suchen. Bei *Enchytraeus adriaticus* „kommen innerhalb des Blutsinus noch selbständige, vom Darmepithel ganz unabhängige Zellen vor (Fig. 11, 15 u. 16 ix), die namentlich in den bauchständigen Sinuspartien (Fig. 16 ix) häufiger vorkommen und der erwähnten äußeren Grenzmembran des Sinus dicht aufliegen. Es ist kaum zu bezweifeln, daß diese wandständigen Zellen von den Entodermzellen

abzuleiten sind, indem sie sich frühzeitig von dem Epithelverbande abgelöst haben und sich schließlich nur an der Bildung der äußeren Sinusumhüllung beteiligen. Nach den dargestellten Tatsachen kann das Vasotheil das Darmblutsinus nur als von einem Teile des Darmepithels hergestellte bindegewebige Membran aufgefaßt werden. Die innere Wand des Darmblutsinus wird von dem Darmepithel, speziell von dessen basalen, amöboiden Zellen gebildet.“

Bei FREUDWEILER (34) finden wir in Bezug auf das Rückengefäß folgende Angaben: die Rückengefäßwandung erweist sich mit Deutlichkeit als Fortsetzung der Darmperitonealhülle: „das Gefäß“ sagt sie, „öffnet sich von Stelle zu Stelle in den Sinus, und dann geht seine Wandung einfach in die Muskel- und Chloragogenschicht des Darmes über. Daß das Lumen ebenfalls je als Ausbuchtung des Sinus auftritt, ist ein neuer Beweis gegen die Existenz eines Endothels“; durch das Zusammenschließen der Ausbuchtungsrän der wird das Rückengefäß ein abgetrennter Teil des Sinus sein, so daß die innere Begrenzung wieder die Basalmembran der Cölomsäcke wird; dann kommt die Ringmuskelschicht mit denselben bandförmigen Fasern, wie sie die Darmmuskulatur kennzeichnen. Nach außen sind Längsfasern nur „ausnahmsweise zu sehen. Die Fasern nehmen gegen vorne ab, um nach einigen Segmenten überhaupt zu fehlen“.

Neuerdings hat VEJDovsky (120) die Histologie des Blutgefäßsystems bei verschiedenen Formen beschrieben, inter cetera auch bei *Enchytraeus adriaticus*. Die Anlage der sogenannten „Herzkammern“, gewisser Anschwellungen an dem Rückengefäß, verdankt ihren Ursprung „den Wandzellen des Darmblutsinus“ und es „ist ersichtlich, daß das Herz ursprünglich aus Entodermzellen gebildet wird und von jetzt an eine selbständige Röhre vorstellt, die sich bald mehr über den Magendarm hervorwölbt, wenn sie auch noch eine Strecke nach vorn unter dem Einflusse der Darmmuskulatur steht (Fig. 4). Schließlich schnürt sich das Herz unter der Bildung selbständiger äußerer Muskulatur vom Magendarm ab und verläuft frei in der Leibeshöhle“. Das Herz kleiden viele Zellen aus, welche Myoblasten vorstellen. Bei jungen Exemplaren von *Fridericia* hegemon ist „das Lumen nicht mit einer „Cuticula“ ausgestattet, sondern es trägt große, locker verteilte elliptische, ovale und birnförmige Vasotheilzellen, die in dem besprochenen Stadium so dicht aneinander gruppiert sind, daß sie das eigentliche Lumen sozusagen verstopfen“. „Die Vasotheilzellen vermehren sich durch kinetische Teilung.“ Diese birnförmigen Zellen, welche lang ausgezogene Elemente darstellen und aus „nur bei starken Vergrößerungen erkennbaren Fibrillen“ bestehen, sind als endocardiale Myoblasten aufzufassen, und „bei keiner anderen Art sieht man so große, in das Gefäßlumen hineinragende, wenn auch noch voluminöse und drüsenartige Sarkoplasmen, die endocardialen Myoblasten, wie bei der genannten Art“. Bei *Enchytraeus adriaticus* sind „die endocardialen Myoblasten der vorderen Herzkammern nur in geringer Anzahl vorhanden: zuweilen trifft man an einem Schnitte nur einen einzigen Myoblasten, nicht selten fehlen sie gänzlich, so daß das Lumen nur von

der Ringmuskelschicht begrenzt ist. Wenn man die Eisenhämatoxylin-Methode zur Färbung der Serien nicht anwendet, erscheint die Struktur der Myoblasten sehr undeutlich und die Zellen selbst erscheinen meist als stern- oder amöbenförmig verästelte Elemente mit zentralem Kern.“ Mit Eisenhämatoxylin sieht man eine besondere Struktur. „In Fig. 24 ist ein Teil der vorderen Herzkammer im Längsschnitt reproduziert. Innerhalb der Blutflüssigkeit erstreckt sich in der dorsoventralen Richtung eine große amöbenartige Zelle mit fünf Fortsätzen, die sich offenbar an die muskulösen Wandungen ansetzen. Das Cytoplasma ist überall gleichmäßig verteilt und führt im Zentrum einen elliptischen Kern mit ziemlich großem Nucleolus und fein granuliertem Inhalt. Was nun diese Zellen auffallend macht, sind die intensiv schwarz sich färbenden Fibrillen, die in der Achse eines jeden Fortsatzes verlaufen. Ihr Ursprung ist in der Nähe des Kernes, ihre Konturen sind scharf; die Fasern sind schwach geschlängelt und bis zum Ende des Fortsatzes verlaufend. In dem unteren Ausläufer (rechts) scheint es, daß die Hauptfibrille in feine Seitenfibrillen verzweigt ist.“ „Meiner Ansicht nach handelt es sich in den intravasalen Zellen doch um Muskelzellen . . .“ und „Enchytraeus adriaticus bietet die wichtigsten Gesichtspunkte zur theoretischen Auffassung der endocardialen Zellelemente“. Diesen inneren Fibrillenapparat findet man auch bei *Enchytraeus humiculator* VEJDOVSKY, z. B. in der mit *f* bezeichneten intravasalen Zelle (VEJDOVSKY, 120): „Der Zellkörper ist im großen Ganzen spindelförmig und entsendet seitlich noch einen kurzen, in vier feine, der Fibrillen entbehrenden Dendriten auslaufenden Fortsatz. Der große, bläschenförmige Kern mit deutlichen Körperchen (welcher sonst in allen bisher besprochenen Muskelzellen überzeugend hervortritt), liegt etwas seitlich, da in der Achse der Zelle wieder drei scharf konturierte Myofibrillen verlaufen, aber nicht in die feinen Endverzweigungen der Zelle sich fortsetzen. Man sieht nämlich, daß die polaren Fortsätze der besprochenen Zelle in äußerst feine Dendriten sich verästeln, die, sich zu wiederholten Malen verzweigend, auf den Gefäßwandungen sich ansetzen, aber keine Myofibrillen führen.“

Auch im Bauchgefäße, in den postgenitalen Segmenten, findet man, „daß die ganze Oberfläche des Bauchgefäßes mit langen Fasern belegt ist, von denen jede das nach außen vorspringende Sarkoplasma mit Kern führt (Fig. 43 *lmf*). Die Querschnitte durch das Bauchgefäß z. B. von *Fridericia hegemon* geben nun den interessanten Aufschluß über die Anordnung und Anzahl dieser Längsmuskelfasern. Man findet symmetrisch links und rechts gelagerte Querschnitte der Längsmuskelfasern (Fig. 44—47).“ Diese Längsmuskelfasern sind durch eine intermuskuläre Bindesubstanz voneinander getrennt. „Wir haben diese Substanz überall zwischen den Muskelfasern des Rückengefäßes, namentlich auch in dessen vorderem Abschnitte sichergestellt und glauben, daß sie der sogenannten Cuticula der BERGHschen Auffassung entspricht“ und wir können „die Intermuskulärsubstanz theoretisch nur als von den Muskelzellen



abgesondert annehmen“. „Bei *Fridericia hegemon* findet man spärlich auch einzelne intravasale Zellen, die sich direkt auf die Muskelwände anlegen und den Vasothezellen im vorderen Teile des Rückengefäßes entsprechen.“ Bei *Enchytraeus adriaticus* in dem Geschlechtssegmente sind gewisse Modifikationen wahrzunehmen: „Wenn man nämlich das Bauchgefäß des 10., 11. u. 12. Segments auf den Längsschnitten beobachtet, so sind die reifenartigen Fibrillen auffallend, die an die Ringmuskelfasern des Rückengefäßes bezüglich des Verlaufes erinnern. Sie unterscheiden sich aber von denselben dadurch, daß sie nur als einzelne Fibrillen hervortreten und daß sie nicht kernführend sind. Sie sind in ziemlich gleichen Abständen voneinander entfernt (Fig. 50 u. 51 f) und scheinen in gewissen Beziehungen zu den großen randständigen Sternzellen zu stehen, die in Fig. 50 u. 51 abgebildet und als *sz* bezeichnet sind.“ Diese Sternzellen sind sehr auffallend. „In Fig. 51 sieht man auf der Wandung des Gefäßes des 12. Segments einen großen runden, mit klarem Plasma und ziemlich großem Nucleolus versehenen Kern, der auf seinem Umkreise nicht von dem gewöhnlichen Cytoplasma umgeben ist, sondern äußerst merkwürdige Differenzierung des letzteren aufweist. Unmittelbar von der Peripherie des Kerns gehen radienartige Züge, die auf allen Seiten regelmäßig ausstrahlen, nach und nach sich verengen und mit der Gefäßwandung verschmelzen“ . . . „Was nun die Deutung dieser merkwürdigen Sternzellen anbelangt, so glaube ich hier mit eigentümlich modifizierten Muskelementen es zu tun zu haben.“

Ich bedaure sehr, die schönen Angaben von VEJDOVSKY aus der letzten Zeit nicht bestätigen zu können. Zuerst in Bezug auf den Darmblutsinus wurde von ihm besonders die Bedeutung und Häufigkeit des Vorkommens der Ersatzzellen überschätzt. Man unterscheidet — wie bekannt — im Darne der Oligochäten zweierlei Zellen: die Nährzellen („*cellules ciliées*“ von WILLEM et MINNE, 12, 5) und Drüsenzellen („*cellules sécrétoires*“). „Die Nährböden sind schlanke zylindrische Gebilde, die an der ventralen Darmseite die geringste Länge besitzen.“ „Die Zellen der eigentlichen Darmwand sind, wie es scheint, immer bewimpert; an der Typhlosolis werden Wimpern oft vermißt. Der Kern liegt in mittlerer Zellhöhe, ist oval oder gestreckt, reich an Nucleom und läßt einen kleinen Nucleolus unterscheiden.“ „Das Sark ist deutlich längsfädig struiert“ (K. C. SCHNEIDER, 114). „*Granulations des cellules ciliées sont constituées principalement par de l'oléine*“ (WILLEM-MINNE). Die Drüsenzellen sind von wechselnder Form; ihr Sark ist regelmäßig wabig struiert. „In den Waben liegen helle Körner, distal oft in Menge dicht gehäuft.“ „Der Kern liegt gewöhnlich basalwärts und ist im dunklen Sark nur schwer unterscheidbar. Er färbt sich dunkel und enthält einen großen Nucle-

olus.“ Sie sind nach SCHNEIDER als Eiweißzellen aufzufassen; nach WILLEM-MINNE hat man es hier mit „cellules glandulaires qui sécrètent un liquide digérant la fibrine et agissant surtout en milieu alcalin“ zu tun.

Diese zwei Zellarten können wir bei höheren Oligochäten ganz deutlich unterscheiden; und die für *Pheretima rodericensis* von VEJDOVSKY angegebenen Ersatzzellen sind ohne Zweifel nichts anderes als Drüsenzellen — man sieht ja sogar auf der Abbildung die charakteristischen Granulationen. Bei niederen Oligochäten — *Enchytraeus adriaticus*, z. B. — sind sie viel seltener, aber auch hier zu treffen und sie stellen wahrscheinlich die VEJDOVSKYSCHEN „Ersatzzellen“ oder mindestens die „Basalzellen“ dar; der Kern färbt sich dunkel, der Nucleolus tritt deutlich vor, das Sark ist nicht ganz klar zu sehen. Fig. 68 stellt uns einen runden, helleren Kern von einer Nährzelle und einen ovalen, etwas bohnenförmigen Kern der „Ersatzzelle“ vor. In keiner Weise kann ich aber für diese Zellen die Rolle annehmen, die ihnen VEJDOVSKY zugeschrieben hat. In der Auskleidung des Blutsinus mit einer Membran nehmen sie bei *Enchytraeus adriaticus* keinen Anteil; ich habe keine einzige solche Zelle innerhalb des Sinus gesehen, auch keine Fortsätze aus den basalen Zellen auslaufen; wir haben also keinen Grund, diese Gebilde als endothelbildende Elemente aufzufassen. Die Fortsätze, welche man ganz richtig auf den Figg. 1 u. 2 der VEJDOVSKYSCHEN Arbeit (120) aus den Darmepithelzellen auslaufen sieht und welche in Wirklichkeit im Blutsinus vorkommen, sind (bei *Enchytraeus adriaticus*) sehr kurze Ausläufer der Darmepithelzellen, die aber niemals die Außenseite des Sinus erreichen; man findet (auf den Querschnitten) große Sinusabschnitte, wo von den Fortsätzen keine Spuren zu finden sind, und auf den Längsschnitten sind sie überhaupt fast gar nicht zu beobachten. In Fig. 64 sieht man von innen wie von außen eine feine Membran den Sinus auskleiden; das Darmepithel ist schön angeordnet und man findet keine Spuren von den Ersatzzellen; wie Fig. 64 u. 67 beweisen, ist auch von einem Endothel keine Rede. Der ganze Sinus — wie von außen, so auch von innen — ist mit einem Häutchen ausgekleidet, welches manchmal von scharf konturiertem Darmepithel mit Blut und äußerer Schicht abgehoben wird (Fig. 67) — da kann man an der Existenz der Membran nicht mehr zweifeln. Auch auf den Präparaten, die mit EHRlich-BIONDIS oder VAN GIESONS Methode behandelt wurden (Fig. 64), tritt diese Cuticula deutlich hervor. Der Membran liegt von außen die Ringmuskulatur an,

dann folgt die Längsmuskulatur und gegen die Leibeshöhle Peritoneum resp. Chloragogen; aber auch bei *Enchytraeus adriaticus*, wie bei anderen Enchyträiden, können die Chloragogenzellen nicht selten direkt der Basalmembran des Sinus ansitzen, was mit der Ernährungstätigkeit resp. der resorbierenden Funktion des Chloragogens in Verbindung steht.

Auch im Rückengefäße ist es mir nicht gelungen, alle diese Gebilde zu finden, welche VEJDOVSKY auf den Abbildungen dargestellt hat. Es ist wahr, daß die Gefäßwandung aus den Längs- (der Cuticula anliegenden) und Ringmuskelfasern, die nach außen gerichtet sind, besteht; es sind auch Zellen im Innern des Gefäßes zu beobachten, die manchmal auch gewisse kurze Ausläufer besitzen; doch konnte ich in diesen Zellen — welche den VEJDOVSKYschen Myoblasten mit den Muskelfibrillen entsprechen sollen —, niemals, auch mit Anwendung der Eisenhämatoxylinfärbung, welche, wie bekannt, eine feine Methode für die Muskelfaserdifferenzierung darstellt, die Muskelfibrillen zum Vorschein bringen. Damit soll gar nicht gesagt werden, es existierten solche Myoblasten überhaupt nicht; vielleicht sind sie nur bei der von mir untersuchten Art nicht zu beobachten, was schon VEJDOVSKY selbst behauptet, wenn er sagt, daß sie nicht immer mit unseren Methoden zum Vorschein kommen. Theoretisch aber, auf Grund der embryologischen Tatsachen, ist die Existenz solcher für uns ganz zulässig: die mesenchymatösen, in das Gefäßlumen hineingedrungenen Elemente, welche sich von den umgebenden mesodermalen Wandungen loslösen, können sich so gut in die Myoblasten umwandeln, wie sich die Wandungszellen in die Muskelzellen differenzieren; doch kann ich in keiner Weise zugeben, daß diese Gebilde „nur von entodermalen Elementen, den basalen Zellen, oder sogenannten Ersatzzellen des Darmepithels herkommen können“ (VEJDOVSKY). Damit ist aber die Existenz der Intima nicht im Geringsten ausgeschlossen; und wenn die Gebilde, welche ich als Blutzellen bezeichne, da sie sich im Gefäßlumen finden, in Wirklichkeit — mit Hilfe anderer Methoden und bei geeigneteren Arten — den Myoblasten entsprechen sollten, so steht ja doch nichts im Wege, auch in diesem Falle die Existenz der Cuticula anzunehmen. Diese Cuticula ist bei *Enchytraeus adriaticus* gleich der von *Stercutus niveus*, homogen, schwach tingierbar. Dieser Intima liegt eine Schicht feiner Längsmuskelfasern an, deren Kerne in die Länge gezogen, chromatinreich sind, manchmal unter der Intima in das Gefäßlumen hineinragen. Die Längsmuskulatur bedecken ziemlich starke, aus schönen

Bändern bestehende Ringmuskeln; nach außen findet man das Chloragogen. Auf der Fig. 66 sieht man fast alle diese Verhältnisse auf einem Längsschnitt zutage treten. Die Intima ist, natürlich, nicht wahrnehmbar; die Längsmuskulatur besteht an einigen Stellen aus feinen Fibrillen, die Ringmuskulatur dagegen ist ganz deutlich ausgebildet. Die Kerne, die auf der Abbildung zu sehen sind, gehören — wie uns die benachbarten Schnitte belehren — teilweise zu der Längs-, teilweise zur Ringmuskulatur.

Auf das Bauchgefäß habe ich ein viel größeres Gewicht gelegt, da es für weitere theoretische Schlüsse von Bedeutung wird. Die innere Auskleidung des Gefäßes stellt die Intima vor, welche auf der Abb. 64 direkt aus dem Darmblutsinus in das Bauchgefäß überzugehen scheint. Ontogenetisch sind natürlich diese Verhältnisse klar, aber bei erwachsenen, wenn auch sehr jungen Exemplaren habe ich sie zum ersten Male getroffen. Im Bauchgefäß ist diese Cuticula von demselben Charakter wie im Darmblutsinus. Ihr liegt im hinteren Körperabschnitt nur die Ringmuskulatur an (Fig. 62), in der vorderen Körperregion sieht man aber noch eine — manchmal ziemlich stark entwickelte, wie uns Fig. 63 beweist — Längsmuskulatur, die zwischen der Cuticula und den Ringmuskelfasern gelegen ist. Die Ringmuskulatur erscheint hier nicht in Form von solchen Bändern, wie am Rückengefäß — es sind vielmehr einzelne Fasern, die gewöhnlich in Gruppen zu je 2—3 hervortreten. Diese Fasern hat auch VEJDOVSKY (in dem Geschlechtssegment) beobachtet, nur konnte er nicht entscheiden, „ob sie echte Muskelfibrillen vorstellen oder elastischen Elementen entsprechen“; es scheint mir, wir haben es in diesem Falle mit Muskelfasern zu tun, die ziemlich regelmäßig in ungefähr gleichen Abständen voneinander angeordnet sind. Die zu ihnen gehörenden Kerne konnte ich nicht nachweisen, doch scheinen mir diese Fibrillen zu den großen Sternzellen, welche ich eben beschreiben werde, in keiner Beziehung zu stehen, wenn auch die beiden Elemente von VEJDOVSKY in einen gewissen Zusammenhang gebracht wurden. — Dagegen scheint es mir höchst wahrscheinlich, daß die Längsmuskelfasern in einer gewissen Abhängigkeit von diesen Sternzellen sind. Die Sternzellen bestehen aus einem großen Kern, welcher einen deutlichen Nucleolus und feine, im ganzen Kernleibe zerstreute Körner besitzt. Von dem Zellleibe strahlen viele feine Fäden aus, und zwar nur in der Längsrichtung des Gefäßes; diese Fäden färben sich gleich, wie die Muskelfasern, so daß man eine solche Zelle — welche ich auf

Fig. 65 abgebildet habe — nur als eine Muskelzelle mit ausgebildeten Muskelfasern auffassen kann. Auch VEJDOVSKY, nach welchem die Strahlen in verschiedenen Richtungen auslaufen sollen (Fig. 51 seiner „Z. Hämocöltheorie“), glaubt es hier mit eigentümlich modifizierten Muskelementen zu tun zu haben.

Diese wandständigen Sternzellen sind sehr selten, auf die vordere Körperregion beschränkt, und zwar in einigen Segmenten (ich glaube, in einer größeren Anzahl von Segmenten, als es VEJDOVSKY angegeben hat) zu finden. Die ganz symmetrische Lage der Längsmuskelfasern auf dem Querschnitte, auch immer eine bestimmte Anzahl von ihnen (drei jederseits) ist etwas schwer zu konstatieren, mir wenigstens ist das niemals gelungen; diese Anordnung ist übrigens nicht von großer Bedeutung. Dagegen etwas wichtiger bleibt die Frage, ob das Gewebe, in welchem die Längsmuskelfasern eingebettet sind, in der Tat von den Muskelzellen abgesondert ist, wie es VEJDOVSKY beweisen will; wir sind — auf Grund der embryologischen Tatsachen und der Verhältnisse, denen man bei höheren Oligochäten begegnet, wie auch infolge der Resultate durch Anwendung der Färbungsmethoden — mehr geneigt, diese Substanz für bindegewebig zu halten.

Mit dieser knappen histologischen Darstellung des Baues der wichtigsten Komponenten des Blutgefäßsystems wollen wir uns in bezug auf die Histologie bei *Enchytraeus adriaticus* begnügen; es sollen noch in einigen Worten die Verhältnisse bei zwei Formen — wieder unter spezieller Berücksichtigung des Darmblutsinus — erwähnt werden.

#### **Enchytraeus (vom Schwarzen Meer).**

Da die Exemplare nicht geschlechtsreif waren, konnte ich keine genauere Bestimmung der Art vornehmen; der Größe aber und der Zahl der Segmente nach u. s. w. ist es wahrscheinlich, daß es sich um *Enchytraeus lacteus* handelt.

Besonders schön kommen bei dieser Form die Beziehungen des Darmblutsinus zu der Darmmuskulatur zum Ausdruck. Ich habe sie in drei Abbildungen (69—71) dargestellt, die alle Längsschnitten entnommen sind. Auf allen liegt der Darmblutsinus als eine Spalte zwischen dem Darmepithel und den äußeren Darmmuskelschichten. Der Sinus ist von außen wie von innen mit einer homogenen feinen Basalmembran ausgekleidet; in der Fig. 71 sieht man sogar an einer Stelle diese Membran von der Seite des Darmepithels ein wenig ins Innere des Darmblutsinus hineinragen;

wahrscheinlich durch gewisse mechanische Einwirkungen ist diese Membran hier vom Darmepithel abgehoben; das Bild ist aber eine vollauf überzeugende Tatsache, daß die Basalmembran auch von Seite des Darmepithels in Wirklichkeit existiert. Diese Basalmembran wird kaum von den speziellen Ersatzzellen gesondert; bei *Enchytraeus* vom Schwarzen Meer findet man die letztgenannten Elemente sehr selten; auf den angeführten Abbildungen sieht man auch keine Fortsätze der Darmzellen. Das Darmepithel stellt eine schöne Schicht von zylindrischen Zellen dar, zwischen welchen die Grenzen ziemlich deutlich wahrnehmbar sind und deren Kerne runde oder ovale Gestalt besitzen, meistens in der Mitte der Zellen gelegen sind, können sich doch den äußeren oder inneren Grenzen der Zellen nähern. An der äußeren Seite des Darmblutsinus sieht man die Darmmuskulatur: die innere Ringmuskulatur, welche aus dicken Muskelfaserbündeln besteht, und ihr anliegende Längsmuskulatur. Auf der Fig. 70 sind keine Kerne der Muskelfasern zu finden, aber auf der Fig. 71 sieht man zwei typische Sarkoplasmen, die den Längsmuskeln angehören. Der Muskulatur sitzt typisches Chloragogen an; wenn aber die Muskulatur schwach ausgebildet ist, bekommt man den Eindruck, als ob die Chloragogendrüsen der Basalmembran des Darmblutsinus direkt aufsäßen; dies ist der Fall, wenn die Muskelemente des Darmes vollständig fehlen.

Was das Rücken- und Bauchgefäß dieser Form anbetrifft, so findet man bei ihr nichts Besonderes; von den intravasalen Myoblasten konnte ich niemals etwas beobachten; die Blutzellen sind ziemlich selten zu sehen und besitzen einfache runde Form — manchmal sind sie amöboid, mit kurzen Fortsätzen. Die innere Auskleidung der Gefäße ist wieder die Intima, welcher die Muskulatur anliegt. Die Schichtenfolge ist ungefähr dieselbe wie bei *Enchytraeus adriaticus*, also im Rückengefäß: innere, dem Gefäßlumen zugewandte Längs- und äußere Ringmuskulatur; im Bauchgefäß konnte ich auf den Querschnitten ziemlich starke Ringmuskulatur beobachten, dagegen war ich nur einmal imstande, Spuren von Längsmuskeln in der vorderen Körperregion nachzuweisen; leider war es mir infolge des Mangels an Material unmöglich, neue Präparate anzufertigen.

#### ***Euenchytraeus bisetosus.***

Das Genus wurde zum ersten Male von BRETSCHER (18) vor zwei Jahren beschrieben; es ist eine Bergform und stammt aus

der Höhe etwas über 2300 m; die Segmentzahl beläuft sich auf 55—65, die Länge beträgt 25—30 mm; das Blut ist hell, farblos. Das Rückengefäß entspringt im Segment 14, 15 oder 16; weiter nach hinten findet man den Darmblutsinus. Die Auskleidung dieses Sinus besteht, wie bei allen anderen Formen, aus einer homogenen Membran, doch ist die letztere feiner als bei den oben besprochenen Formen, so daß ich lange Zeit nicht imstande war, sie zum Vorschein zu bringen; das steht wahrscheinlich damit in Verbindung, daß von den Darmepithelzellen lange, manchmal ziemlich dicke Fortsätze entspringen, die bis zur äußeren Sinuswand ziehen; auf diese Weise wird an gewissen Stellen der Blutsinus in viele, manchmal fast abgeschlossene Kanäle geteilt. Es ist mir aber gelungen, auch bei *Euenchytraeus bisetosus* die Membran nachzuweisen. Die Ersatzzellen sind öfters zu finden als bei anderen Arten; es sind ovale, stark tingierbare Kerne, welche gewöhnlich ziemlich dicht der inneren Basalmembran anliegen; das Merkwürdigste ist aber, daß ich solche Kerne auch an der äußeren, der Darmmuskulatur anliegenden Seite getroffen habe. Das Darmepithel zeigt keine so schöne Anordnung, wie wir es bei der eben besprochenen Art gesehen haben; die Zellgrenzen sind gewöhnlich verschwunden, aber von besonderem Interesse sind die breiten Fortsätze. Die Darmmuskulatur ist sehr schwach, besonders die Längsmuskulatur, so daß man sehr selten kräftige Faserbündel findet; auch die Ringmuskulatur ist im Vergleich mit der von anderen Arten viel geringer entwickelt; die zur Muskulatur gehörenden Kerne sind auch seltener vorhanden. — Der ganze Darmtractus trägt (vom Segment 4 an) eine Auskleidung von Chloragogenzellen. Diese zeigen bei *Euenchytraeus bisetosus* einen speziellen Bau: im deutlich wabigen Zellinhalt sieht man feine Granulationen zerstreut; um den Kern herum sind die Körner viel größer, färben sich sehr intensiv, so daß der Kern ziemlich schwierig zum Vorschein kommt; und ich glaube, einige Male gewisse eigentümliche Körperchen, welche VEJDOVSKY für die Chloragogenzellen von *Dendrobaena octaedra* beschrieben hat, beobachtet zu haben; nur besitzen sie keine so regelmäßige Gestalt, wie es VEJDOVSKY dargestellt hat, es sind vielmehr feine pseudopodienartige Fortsätze, die aus einem sich dunkel färbenden Leibe (Vakuole!) auslaufen. Ob es sich um durch die Fixierung verursachte Kunstprodukte handelt, oder ob es wirkliche Chloragogengebilde sind, die sich aus dem Chloragogenzellplasma differenzieren, kann ich nicht entscheiden; wegen Mangel an Material konnte ich

keine neuen Präparate herstellen, um mich definitiv von der Richtigkeit dieser Angabe zu überzeugen.

Das Rückengefäß zeigt im ganzen Verlaufe die Längsmuskulatur, die der Intima anliegt, und die Ringmuskulatur — also ganz genau dieselben Verhältnisse, wie bei allen anderen Arten; leider konnte ich die für uns so wichtige Frage über die Existenz der endocardialen Myoblasten nicht genauer verfolgen.

Das Bauchgefäß zeigt dagegen etwas andere histologische Einzelheiten, welche es demjenigen der höheren Oligochäten mehr nähern; es handelt sich namentlich um die Reihenfolge der Muskelschichten. Bei *Euenchytraeus* (Fig. 74) findet man die Ringmuskulatur dicht der Intima anzusetzen; es sind gewöhnlich 3—4 Muskelfasern, die fast kontinuierliche Ringe bilden; die Längsmuskeln bestehen aus zahlreichen, auf dem Querschnitte feinen Fasern, welche in einem Bindegewebe wie eingebettet liegen. Das Bindegewebe ist in einer mächtigen Schicht ausgebildet, welche aber an gewissen Stellen fast auf Null reduziert ist; die dazu gehörenden Kerne sind ziemlich selten zu beobachten, haben keine regelmäßige Form, tingieren sich mit Kernfarbstoffen nicht besonders stark. Auch bei *Euenchytraeus* findet man Zellen, die den wandständigen Sternzellen ähnlich sind, nur statt vieler feiner Fortsätze event. Muskelfibrillen sieht man einige pseudopodienartige Ausläufer (in der Fig. 73 in der Zahl von 4), welche manchmal in einer Zelle in etwas größerer Zahl vorhanden sein können; der Kern ist mehr lappig, stark färbbar, auch das Plasma tingiert sich viel dunkler als bei anderen Zellen; es ist etwas wie eine feine Granulation. Seinem äußeren Aussehen nach gleichen solche Zellen der von VEJDOVSKY (120) in der Fig. 51 abgebildeten und als „Endothelzelle“ (aus einer Seitenschlinge) bezeichneten; sonst kommen sie sehr selten zum Vorschein.

### Ein Wort über Tubificiden.

Um mir von dem histologischen Bau der Gefäße auch bei dieser Oligochätenfamilie eine Vorstellung zu machen, habe ich *Tubifex rivulorum* und *Limnodrilus* (? Art) untersucht, und zwar die Aufmerksamkeit hauptsächlich auf das Vorhandensein des Endothels gerichtet. Auch bei Tubificiden konnte VEJDOVSKY (120) — im Gegensatz zu den BERGHschen Angaben — „bei *Potamothele* eine mehr ausgeprägte endocardiale Myoblastenlage als bei den Enchyträiden sicherstellen“. Auf einem Querschnitt durch eine der hinteren Herzkammern von *Potamothele* sieht man das Gefäß wie mit einem „kubischen Epithel“ ausgestaltet „so hoch und dicht nebeneinander



die Sarkoplasmen mit den Kernen in das Gefäßlumen vorspringen. Indessen mit der Eisenhämatoxylin-Methode gefärbt, zeigen sie an ihrer Basis Querschnitte von bandförmigen Längsmuskeln, die auch an Längsschnitten einer Herzkammer tatsächlich dicht parallel nebeneinander verlaufen (Fig. 53 *mb*)“. Vergeblich habe ich in den vorderen wie in den hinteren Abschnitten der Gefäße (hauptsächlich des Rückengefäßes) eine Vasotheleischicht auffinden wollen; ich konnte nicht nur keine kontinuierliche Schicht, sondern nicht einmal einzelne Myoblasten beobachten, so daß ich bei Tubificiden eine Endothel-existenz in Abrede stellen muß. Und gerade in den stark ausgebildeten voluminösen Herzkammern müßte eine solche Schicht schlechterdings zum Vorschein kommen. Also die innere Längsmuskelschicht (die von der Existenz der intravasalen Myoblasten ganz abhängig ist) muß selbstverständlich bei unseren Untersuchungen wegfallen; die Gefäßwandung besteht aus der Ringmuskulatur, die aus feinen Muskelfasern zusammengesetzt ist. Ob dieser Ringmuskulatur nach innen, d. h. gegen das Gefäßlumen zu, noch eine Membran — Intima — anliegt, kann ich nicht mit Sicherheit behaupten; es scheint aber der Fall zu sein. Die Präparate wurden angefertigt, hauptsächlich um die Muskeln nachzuweisen; die dazu angewandten Methoden bringen die Intima kaum zum Vorschein. Doch scheinen mir hier diese letzteren Verhältnisse nicht von solcher Wichtigkeit — die Hauptsache ist das, daß von einem Endothel in den Gefäßen der Tubificiden keine Rede sein kann.

### Zusammenfassung der Resultate für die niederen Oligochäten.

1) Der Darmblutsinus stellt eine Spalte zwischen dem Darmepithel und der Darmmuskulatur vor. Er ist in seinem ganzen Umfang von einer homogenen Membran ausgekleidet. Der Membran liegt direkt die Ringmuskelschicht des Darmes, der letzteren die Längsmuskulatur an; nach außen findet man Chloragogen. Es ist sehr zweifelhaft, ob in der Bildung der Basalmembran die gewöhnlich sehr spärlichen „Ersatzzellen“ einen Anteil nehmen.

2) Das Rückengefäß besitzt im Innern eine Intima, die der Basalmembran des Darmblutsinus vollständig gleicht; der Intima liegt eine Schicht von Längsmuskelfasern an, diesen die starke Ringmuskulatur; nach außen hin findet man gewöhnlich das Chloragogen, welches an gewissen Stellen fehlen kann.

Die Herzen zeigen quantitative Unterschiede; auch findet man im Innern oft Zellen, die von Autoren als Muskelemente aufgefaßt werden. Es sind amöboide Gebilde, deren Fortsätze aber keine Muskelfibrillen besitzen. — Wahrscheinlich sind es Blutzellen.

3) Das Rückengefäß ist in seiner vorderen Körperregion (bei einigen niederen Oligochätenformen) von einem Herzkörper (Vaso-

chord) durchzogen. Das Vasochoord zeigt in seinem Bau keine Aehnlichkeit mit dem Darmepithel, auch steht es mit dem letzteren bei den untersuchten Arten in keinem Zusammenhang. Es spielt wahrscheinlich eine mechanische Rolle bei der Blutzirkulation.

4) Das Bauchgefäß zeigt im allgemeinen in bezug auf die histologischen Verhältnisse keine großen Unterschiede von dem Rückengefäß. Auch das Bauchgefäß besitzt Intima, welcher die Muskelschichten (bei verschiedenen Arten) in verschiedener Reihenfolge ansitzen: bald ist es die Längs-, bald die Ringmuskelschicht, die der Intima direkt anliegt. Im Bauchgefäß sind die Blutzellen seltener als im Rückengefäß.

5) Die Seitenschlingen und das Subneuralgefäß besitzen ebenfalls die Intima, welcher die Muskelfasern anliegen. Näher habe ich hier die myologischen Verhältnisse nicht verfolgt.

## Höhere Oligochäten.

### Die Topographie des Blutgefäßsystems.

Das Blutgefäßsystem der höheren Oligochäten (als Beispiel nehmen wir *Eisenia foetida*) ist stark differenziert und ziemlich kompliziert. Das wichtigste propulsatorische Gefäß ist das dorsale, in welchem das Blut von hinten nach vorn getrieben wird. Das Rückengefäß gibt in jedem Segment (die vordere Pericardialkörperregion ausgenommen) zwei Paar gewundene Schlingen an den Darm ab (*Vasa dorsointestinalia*)<sup>1)</sup>, welche in die Darmwand eintauchen, um das Darmgefäßnetz zu bilden; vom Rückengefäß gehen auch zur Typhlosolis dünne Gefäße — zwei oder drei in jedem Segment — *Vasa dorsotyphlosolaria*. Ein sehr wichtiges Gefäß ist das *Vas dorso-extraoesophageale*, welches auch mit der MORRENSchen (Kalk-) Drüse in Verbindung steht; da aber der letzteren in neuester Zeit eine wichtige Rolle zugeschrieben wird, so will ich den Gefäßverlauf ganz genau (nach FUCHS, 35) beschreiben: Es liegt eng dem Oesophagus an und verläuft zwischen Peritoneum und Darmmuskulatur. Man kann an diesem Gefäße 2 Queräste (*Ramus transversus anterior* und *Ramus transversus posterior*), welche aus dem Rückengefäß entspringen, und einen horizontalen, mehr dem Bauchgefäß genäherten, welcher die beiden Queräste verbindet, unterscheiden. Der longitudinale Ast bildet gegen die vorderste MORRENSche Drüse hin im 10. Segment einen Bogen, welcher an sie 3 starke Aeste abgibt und welcher in demselben Segment den in der Segmentmitte auf dem Darm hinziehenden Querast aufnimmt. „Beim Uebertritt auf den Pharynx“, sagt FUCHS, „d. h. vorn am Dissepiment 6/7, teilt sich der Längsast und schickt einen ästigen Zweig schief über

1) Nomenklatur nach FUCHS.

den Pharynx; der zweite Teilzweig folgt noch auf ein kurzes Stück dem Dissepiment eng anliegend, um sich dann der Körperwand zuzuwenden, wo er sich unter dem Cölothel reich verästelt. Also das Dorso-extraoesophageale versorgt sowohl Körperwand wie Pharynx.“

Die dritte wichtige Komponente des Blutgefäßsystems ist das im ventralen Mesenterium hängende Bauchgefäß. Es ist sehr wenig kontraktile (trotz der Angaben von HARRINGTON und SCHNEIDER — auch das Studium ganz junger durchsichtiger Embryonen erlaubte mir nicht, die Kontraktilität deutlich zu beobachten), das Blut wird von vorn nach hinten getrieben (nach BOURNE und JOHNSTON wird in der vorderen Körperregion — vor den Pericorden — das Blut von hinten nach vorn, in der Pericordialregion von vorn nach hinten getrieben). — Vom Ventrale laufen von Darm in jedem Segment 3 dünne Gefäße — Vasa ventrointestinalia — und zur Körperwand — Septale ventroparietalia — hin.

Als Verbindungszellen zwischen Rücken- und Bauchgefäßen dienen die in 6 Segmenten (6—12) immer präseptal liegenden stark entwickelten Pericorde, welche das Blut vom Dorsale ins Ventrale treiben, also mit dem Rückengefäß den Propulsionsapparat bilden.

Am Bauchmark findet man 3 Gefäße: das eine, welches medioventral von einem Ende des Bauchmarkes zum andern verläuft (Subneurale), dann zwei dünne, die lateralwärts verlaufen (Vasa extraneuralia); sie geben dabei zu dem an die Körperwand abgehenden Nervenpaar in der Mitte jedes Segmentes ein Paar kleiner Zweigchen ab (Vasa extraneuroparietalia).

Zwischen diesen größeren Gefäßen bestehen folgende kleinere Verbindungsschlingen: im hinteren Körperteil solche, die hinten am Septum halbkreisförmig das Rückengefäß mit dem Subneurale verbinden (sog. Dorso-subneuro-commissuralia) und die 5—6 einfache oder ästige Zweige (Commissura parietalia) abgeben, welche unter das peritoneale Cölothel in die Grenzlamelle treten, wo sie sich verästeln (ektosomatische Schlingen — K. C. SCHNEIDER). — Im vorderen Körperteile von den schon oben erwähnten Vasa dorso-extraoesophagealia gehen Schlingen zum Subneurale (Vasa dorso-extraoesophageo-subneuro-commissuralia), auf dem Wege 3—4 Aeste an die Körperwand abgebend; von demselben Gefäß ziehen verästelte Zweige zum Septum (Dorso-extraoesophageo-septale), endlich kurze Aeste zum Darm (Dorso-extraoesophageo-intestinales); es sind also wichtige Gefäße, weil sie sich auch mit den Dorso-extraoesophageo-subneuro-commissuralia an der Blutversorgung der Nephridien und Geschlechtsorgane beteiligen.

Aus dem Bauchgefäß, genau an der Durchtrittsstelle dieses Gefäßes durch das Septum, geht vorn am Septum ein Ast ab, das sog. Vasa ventroparietale, welches nach unten bogenförmig bis zur Körperwand verläuft, im Vorbeigehen ein Gefäß ans Nephridium abgebend (Vas ventroparieto-nephridiale). Die zweite Gruppe von Nephridialgefäßen — sogen. Dorso-subneuro-commissuro-parietonephridialia — gehen aus den Aesten der Verbindungsschlingen

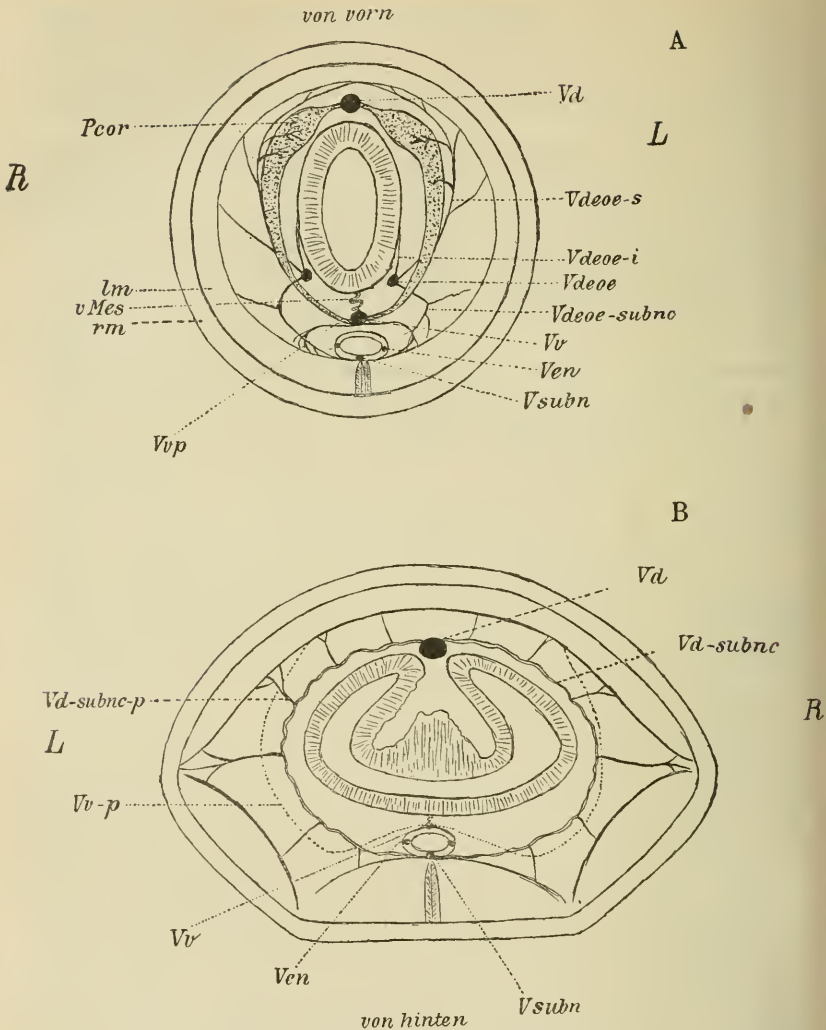


Fig. 13. *Lumbricus terrestris* L.<sup>1)</sup> Optische Querschnitte: A aus der Pericordal-, B aus der mittleren Körperregion. A ist Vorderansicht, B Ansicht von hinten, da die Pericorda vorn den Dissepimenten anliegen, die übrigen Commissuralia aber hinten. *Pcor* Pericorda, *Vd* Vas dorsale, *Vdeo-s* Vas dorso-extraesophageale, *Vdeo-i* Vas dorso-extraesophageo-intestinale, *Vdeo* Vas dorso-extraesophageo-septale, *Vdeo-subnc* Vas dorso-extraesophageo-subneurocommissurale, *Vv* Vas ventrale, *Ven* Vas extraneurale, *Vsubn* Vas subneurale, *Vd-subnc* Vas dorso-subneurocommissurale, *Vd-subnc-p* Vas dorso-subneurocommissuro-parietale, *Vv-p* Vas ventroparietale, *vMes* ventrales Mesenterium, *lm* Längsmuskelschicht, *rm* Ringmuskelschicht. (Nach FUCHS.)

1) Zwar stellt diese Abbildung die Verhältnisse bei *Lumbricus terrestris* dar, doch kann sie auch der Hauptsache nach für die anderen Formen (*Allolobophora*, *Helodrilus* etc.) gelten.

zwischen das Vas dorsale und Vas subneurale (als sogen. Vasa dorso-subneuro-commissuro-parietalia) gewöhnlich in der Zahl 3 ab, manchmal aber direkt aus den Commissuralia (nicht aus ihrem Ast — in dem Falle haben wir es mit der Vasa dorso-subneuro-commissuro-nephridialia zu tun).

Was endlich die Geschlechtsorgane anbetrifft, so wollen wir, da die Verhältnisse sehr kompliziert sind, betonen, daß alle direkt an die Sexualorgane gehenden Zweige von 2 Gefäßen abstammen: vom Vas dorso-extraoesophageo-subneuro-commissurale einerseits, vom ventro-parietalen andererseits; jedes dieser beiden Gefäße liefert an eine einzelne Gonade einen Zweig, so daß jede von ihnen im ganzen 2 Gefäße bekommt.

### Zirkulation des Blutes.

Nach dieser kurzen Darstellung des ganzen Gefäßsystems können wir in knappen Worten auch den Kreislauf darstellen. Den wichtigsten Bestandteil stellen das Rückengefäß und die Herzen dar, weil durch ihre Kontraktionen und peristaltischen Bewegungen das Blut von hinten nach vorn getrieben wird, und dafür, daß es nicht zurückkehre, sorgen Klappen und spezielle Einrichtungen (RIBAUCOURT, DAN. ROSA). Das im Rückengefäß kopfwärts getriebene Blut kommt aus den Darmgefäßen und wird dadurch rein mit Kohlensäure und Nährstoffen gesättigt (also ist es venöses Blut). Von hier aus geht das Blut in die Kapillaren der Commissuro-parietalia (sogen. arterielle ektosomatische Schlingen — K. C. SCHNEIDER), gibt dort seine Kohlensäure ab und geht sauerstoffreich durch Kapillaren in die Ventro-parietalia resp. in das Bauchgefäß (venöse ektosomatische Schlingen), wohin auch das Blut von den Nephridien und vom Bauchmark gelangt. Das ist das eine (integumentale — GUNGL, 44) System, wo das Blut mit Sauerstoff versorgt wird. Vom Bauchgefäß tritt das Blut in den Darm durch die schon oben erwähnten 3 Venen (nicht 2, wie es K. C. SCHNEIDER beschreibt), welche sich in die Kapillarnetze auflösen, aus denen dorsal 2 Paar in das Rückengefäß einmündende Gefäße entspringen (entosomatische Schlingen); dieses zweite System nimmt also vom Darm Nahrungssubstanzen auf und daher ist das Blut im Rückengefäß etwas dunkler (venös) als im Bauchgefäß. So wird das Blut im Rückengefäß nach vorn getrieben, das Rückengefäß verliert in der Gegend der MORRENSchen Drüsen seine Klappen und wird bedeutend enger, da fast der ganze Blutinhalte in diese Organe wie auch in die Pericorda hineingeht. Aus den letzteren wird ein Teil des Blutes in das Bauchgefäß gehen, der andere aber wieder in das Rückengefäß zurückkehren; deshalb wird das letztere ein größeres Lumen besitzen, doch immer nicht zu vergleichen sein mit dem aus der Mittelkörperregion; dagegen finden wir in der vorderen Region das paarige Vas dorso-extraoesophageale, welches mit den Pericorden (resp. ihren tegumentalen Kapillaren) in Verbindung steht und von ihnen das Blut bekommt, weshalb auch in

diesen Seitengefäßen das Blut von hinten nach vorn getrieben und die Kopffregion mit Blut versorgt wird. Ob dabei die MORRENSche Drüse eine wichtige Rolle spielt („le sang circule donc d'arrière en avant dans les vaisseaux latéraux, probablement poussé par les contractions péristaltiques de l'organe de MORREN" . . . COMBAULT, 28 e), ist schwer zu behaupten. Nach COMBAULT ist diese Drüse nichts anderes als „branchies internes“ (ähnlich dem, was BEDDARD über Eudrilidendrüsen bemerkt hat); ihrer Herkunft nach ist sie wahrscheinlich mesodermalen Ursprungs: „L'histologie de l'adulte et de l'embryon me semble montrer que le tison de glandes de MORREN est d'origine mésodermique vasculaire.“ Die mesodermale Herkunft der Kalkdrüsen will ich vorläufig beiseite lassen, da ich hoffe, sie in der nächsten Arbeit an Hand sehr reichen Materials eingehend bearbeiten zu können; in erwachsenem Zustande zeigt

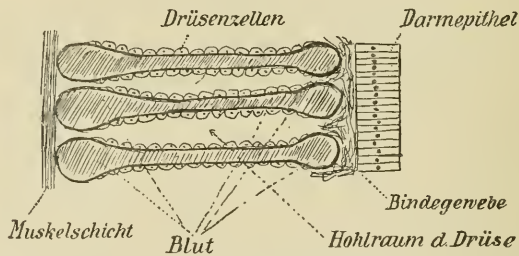


Fig. 14. Der feinere Bau der MORRENSchen Drüse.

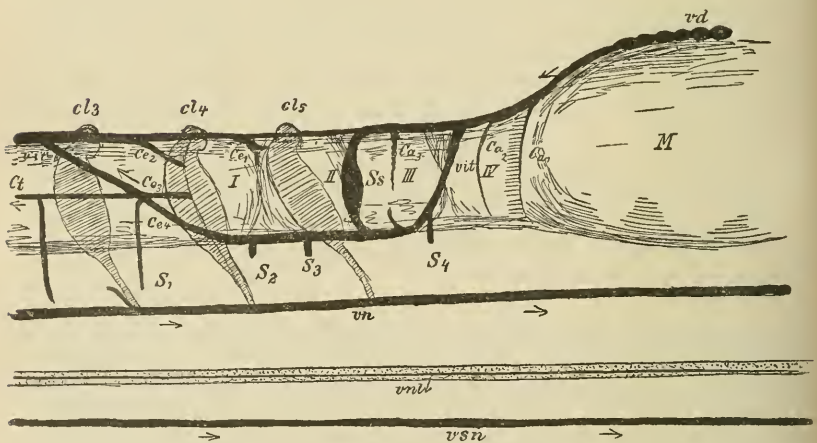


Fig. 15. Schema der Blutzirkulation in der Region der MORRENSchen Drüse. *M* Magen, *I, II, III, IV* Lappen der Kalkdrüsen, *vd* Rückengefäß, *vn* Bauchgefäß, *Ca<sub>1</sub>-Ca<sub>3</sub>* „branches afférentes“ zu den Kalkdrüsen, *vit* Vas dorso-extraesophageale (V. l'intestino-tégumentaire de JACQUET), *S<sub>1</sub>-S<sub>4</sub>* Blutsinus, *S<sub>1</sub>-S<sub>4</sub>* Vasa zu den Geschlechtsorganen, *Ce<sub>1</sub>-Ce<sub>3</sub>* „branches efférentes“, *Cl* Ast der V. dorso-extraesophageale (branche tégumentaire), *v'i't'* Vas dorso-extraesophageale, *cl<sub>3</sub>-cl<sub>5</sub>* Seitenherzen (Pericorda). (Nach COMBAULT.)

aber die Drüse stark ausgeprägten vaskulierenden Charakter, wie es die Abbildung erklärt (Textfig. 14).

Ein Schema (von COMBAULT) kann also die Blutzirkulation in dieser Körperregion so illustrieren, wie es Textfig. 15 zeigt, nur hat COMBAULT einige topographische Verhältnisse etwas geändert.

## Der histologische Bau der Gefäße bei höheren Oligochäten.

### *Eisenia foetida*.

Was die Histologie des Blutgefäßsystems der Lumbriciden betrifft, so herrscht bis jetzt volle Verwirrung, wenn auch seit 50 Jahren auf diesem Gebiete (hauptsächlich in bezug auf das Rückengefäß) immer gearbeitet wurde. Und doch sind die ersten Angaben, welche wir LEYDIG (67) zu verdanken haben, richtig geblieben, wenn man, natürlich, unter Adventitia die äußere Peritonealhülle verstehen will. RAY LANKESTER (66) sagt wenig über die histologischen Verhältnisse, wenn auch dieser Autor behauptet: „The vessels . . . may be considered as possessing an internal tunic of more or less modified connective tissue; between these two are longitudinal and transverse muscular fibres, in some of the smaller as in the large vessels.“ Fast zu denselben Resultaten ist auch PERRIER (84/5) gelangt, wenn er in den kontraktilen Ampullen des Rückengefäßes und in den Herzen eine äußere Ringmuskelschicht und eine innere diskontinuierliche Längsmuskelschicht beschrieben hat. Auch VOGT und JUNG (123): „Les vaisseaux sanguins ont une double paroi conjunctive (intima et adventitia de LEYDIG), renfermant de nombreux noyaux qui se colorent vivement dans les réactifs. Dans les portions contractiles s'intercalent entre ces deux lamelles une couche interne de muscles longitudinaux et une couche de fibrilles musculaires. L'intima ou lamelle conjonctive interne se plisse en certains points et constitue çà et là des sortes de valvules, mais nous n'avons pas réussi à en constater l'existence d'une manière certaine.“ Bisher ist noch keine Rede über Endothel — nur VEJDOVSKY in seinen Untersuchungen findet, daß „das Lumen des Rückengefäßes wird von einer epithelartigen Lage ausgestattet, deren Elemente an gut tingierten Präparaten runde, 0,001 mm große Kerne und feine Membranen erkennen lassen.“

Die Existenz von Endothel wurde von BEDDARD (3/4) noch stärker betont, da er (für *Phreodrilus* und *Phreoryctes*) ein Würfel-epithel abgebildet hat; und sogar in neuerer Zeit hat JOHNSTON (59) das Endothel beobachtet (bei Lumbriciden): „The wall of the

dorsal vessel consists of a lining endotheliums of very thin cells whose nuclei alone are usually visible; a connective tissue layer containing a few longitudinal (muscle?) fibers, and a well developed layer of circular muscle fibres. Outside these are chloragogue cells“; ja, „the subneural consists of only the endothelium and connective tissue layer, outside of which is the sheath of the nerve cord. This is the structure of the lateral neurals also, and of all the smaller vessels.“

Noch vor den JOHNSTONSchen Untersuchungen, um die Frage der Endothelexistenz zu entscheiden, hat BERGH (8) die Versilberungsmethode angewandt, deren schon früher EBERTH, D'ARCY POWER und JOURDAN sich bedient hatten. Wenn einerseits BERGH viel interessante und wichtige Tatsachen dargestellt hat, so hat er doch wieder Konfusion in bezug auf den Bau des Blutgefäßsystems hineingebracht. Ueber Intima sagt er: „Die innere homogene Membran ist sowohl bei Betrachtung der optischen Längsschnitte wie beim Untersuchen wirklicher Quer- und Längsschnitte außerordentlich deutlich erkennbar und von relativ bedeutender Mächtigkeit. Durch die VAN GIESON-HANSENSche Färbung mit Hämatoxylin-Säurefuchsin-Pikrinsäure erscheint sie, wie die Grundsubstanz des Bindegewebes überhaupt, scharf rot, während die ihr anliegenden Muskelfasern schön gelb hervortreten (Fig. 6, 7 u. 8). Sie erscheint oft in Falten gelegt, und sie steht, jedenfalls in dem vorderen, mächtiger entwickelten Abschnitt des Rückengefäßes mit äußeren Bindegewebsschichten innerhalb des Peritoneus durch Längssepta in Verbindung, was sehr deutlich in Fig. 6 hervortritt: man sieht in diesem Schnitt verschiedene solche quer durchschnittenen Septa, welche die homogene LEYDIGSche Intima mit einer äußeren dicht innerhalb des Peritonealepithels gelegenen Bindegewebslamelle verbinden; in den von den Septa umgebenen Räumen erblickt man mehrere Kerne von Bindegewebszellen. Ebenso ersieht man aus Fig. 7, wie die bindegewebige Grundmembran eines Dissepiments in die Innenmembran des Rückengefäßes sich unmittelbar fortsetzt. Diesem ganzen anatomischen und chemischen Verhalten nach kann kaum ein Zweifel darüber bestehen, daß die LEYDIGSche Intima als eine verdichtete Bindegewebsmembran zu betrachten ist; sie verdankt wohl jedenfalls den Bindegewebszellen ihren Ursprung.“

Auch GUNGL (44) nimmt in den Gefäßen „eine nach innen wie nach außen scharf konturierte Bindegewebsmembran“ an, aber er fügt noch zu: „Gegen das Lumen zu sitzen langgestreckte Bildungszellen an, die jedoch nie eine epithelartige Auskleidung bilden, da ihre Zelleiber nicht zusammenstoßen.“



Ueber diese Zellen sagt BERGH nichts, er behauptet nur: „was die Autoren sonst als „Endothel“ beschrieben, ist weiter nichts als einige der homogenen Membran innen anliegende Kerne. Dieselben sind aber — wie schon LEYDIG in seiner Histologie (1857) richtig aussprach — weiter nichts als Kerne adhärirender Blutkörperchen.“ Dieser Intima liegt nach außen ein Bindegewebe auf, das von seinen eigenen Zellen gebildet wird, und in dies Bindegewebe sind spezielle Muskelzellen (Wandungszellen, K. K. SCHNEIDER, 1902, 114, p. 424), welche die dicke und gewöhnlich schön ausgebildete Ringmuskulatur liefern, eingelagert. Im Bauchgefäße (und in anderen Gefäßen) wird die Intima und das Bindegewebe sehr stark, die Muskulatur dagegen unterliegt im Vergleich mit der vom Rückengefäß einer starken Reduktion. Ueber die Längsmuskulatur sagt BERGH: „Was verschiedene Autoren (RAY LANKESTER, PERRIER, VOGT und JUNG) als innere Längsmuskeln dieser Gefäße beschrieben haben, sind keine solchen; diese Angaben beruhen einfach auf Täuschungen, indem die Autoren durch die an der Intima zu beobachtende Längsstreifung sich haben irre führen lassen. In der Tat tritt eine solche oft mit großer Deutlichkeit hervor (Fig. 1 unten); indessen beruht diese Streifung theils auf Falten der Membran, theils auf den soeben erwähnten Längssepta von Bindegewebsgrundsubstanz. Nirgends findet man wirkliche Längsmuskeln . . .“ Und bei der Zusammenfassung seiner Ergebnisse betont er noch einmal: „von der von mehreren Autoren behaupteten Existenz von Längsmuskeln in den kontraktilem Gefäßen ist nirgendwo die Rede.“ Auch GUNGL stellt das Vorhandensein der Längsmuskulatur im Rückengefäße in Abrede. „In diesen Falten (der Intima)“, sagt er, „lassen sich an der Außenseite der Intima Fasern nachweisen, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen und ihrem Verhalten nach Längsmuskelfasern entsprechen“, aber einige Zeilen weiter spricht er: „Ich bin wie BERGH der Meinung, daß das, was verschiedene Autoren (RAY LANKESTER, PERRIER, VOGT und JUNG), als Längsmuskulatur beschrieben haben, nichts anderes war, als die Intimafalten. Auch an den von mir gesehenen Fasern konnte ich direkt keine Kerne sehen, doch scheint es mir, als ob Muskelzellen, die zwischen denen der Ringmuskulatur liegen, zu ihnen in Beziehung stünden.“

Alles, was BERGH über die Intima sagt, ist vollständig richtig, nur muß ich bemerken, daß die Längssepta, welche die Intima mit dem äußeren Bindegewebe in Verbindung setzen, gar nicht so häufig sind, wie es aus der BERGHschen Beschreibung scheinen

könnte; manchmal kommen sie gar nicht zum Vorschein. Diese Intima tritt als mit VAN GIESON intensiv rot sich färbende homogene Schicht hervor (Fig. 75, 76, 79, 81 u. 82), welche einmal eine größere, einmal eine geringere Dicke besitzt. In Fig. 75, welche dem Darmgefäßnetzteil entspricht, sieht man sie sehr stark gebildet; besonders kräftig ist sie an der äußeren, den Muskelfasern zugewandten Seite; an der inneren, dem Darmepithel anliegenden Seite ist sie schwach und zart. In Fig. 76 sehen wir im Gegenteil, daß sie fast überall gleichmäßig ausgebildet und ziemlich dünn ist. In Fig. 79, 81 u. 82, welche die Rückengefäßwandungen im Querschnitt darstellen sollen, ist sie verhältnismäßig kräftig, und auf Fig. 81 u. 82 in kleine Falten gelegt. Der Intima liegen von innen die Zellen an. Daß man wirklich irren und an Endothel denken kann, ist nichts Wunderbares, wenn man z. B. so einen Schnitt — wie die im Text gegebene Fig. IV (Textfig. 16) darstellt — betrachten und herausgreifen will, ohne dabei der Schnittfolge Aufmerksamkeit zu widmen. Betrachtet man aber Schnitt um Schnitt, so sieht man, daß diese Zellen den Klappen angehören (was schon BERGH richtig bemerkt hat: „Nur in der Region der Klappen kommen innerhalb derselben [LEYDIGScher Intima] Zellen vor; eine innere Epithel- oder Endothelschicht existiert nicht“). Ich habe 5 Schnitte abgebildet, welche zeigen können, wie die Zellenzahl allmählich zunimmt und das Gefäßlumen immer größer wird. Im Stadium I (Textfig. 16) finden wir nur 3 Zellen, während im Stadium V das Gefäß mit Zellen ganz wie ausgestopft ist. Aber nicht um solche Zellen handelt es sich. In allen größeren Gefäßen (Kapillaren habe ich nicht untersucht) finden sich an den Gefäßwandungen Kerne, welche den Intimabildungszellen nach GUNGL angehören sollen. Diese Kerne sind viel kleiner als die umgebenden Bindegewebszellen, färben sich viel intensiver als diese, haben auch nicht so dicke äußere Membran wie die letzteren (vielleicht scheint diese Membran feiner zu sein im Vergleich zu dem dunkel sich färbenden Kernkörper, während bei den Bindegewebskernen der Kernkörper ziemlich hell ist und die Nukleolen scharf hervortreten). Nachdem ich die Anwesenheit und die Lage dieser Kerne in allen größeren Gefäßen sehr sorgfältig revidiert habe und dabei diese Kerne nicht vereinzelt, sondern zu zwei, drei und sogar mehr auch in der Mitte des Gefäßlumens im Blute flottierend gesehen habe (wenn auch VEJDOVSKY behauptet, „daß die vermeintlichen Blutkörperchen nur dicht an der innersten Gefäßschicht anliegen sollten, während man sie in der Blutflüssigkeit selbst nicht findet“), bin ich eher geneigt,

sie für adhärierende Blutzellen, welche aus den mesenchymatösen Elementen während der Ontogenese entstanden sind, als für die fest der Membran anliegenden Intimabildungszellen (welche natürlich desselben Ursprungs sein müßten) anzusehen. Ich habe noch das Bauchgefäß vom *Lumbricus herculeus*, bei welchem es

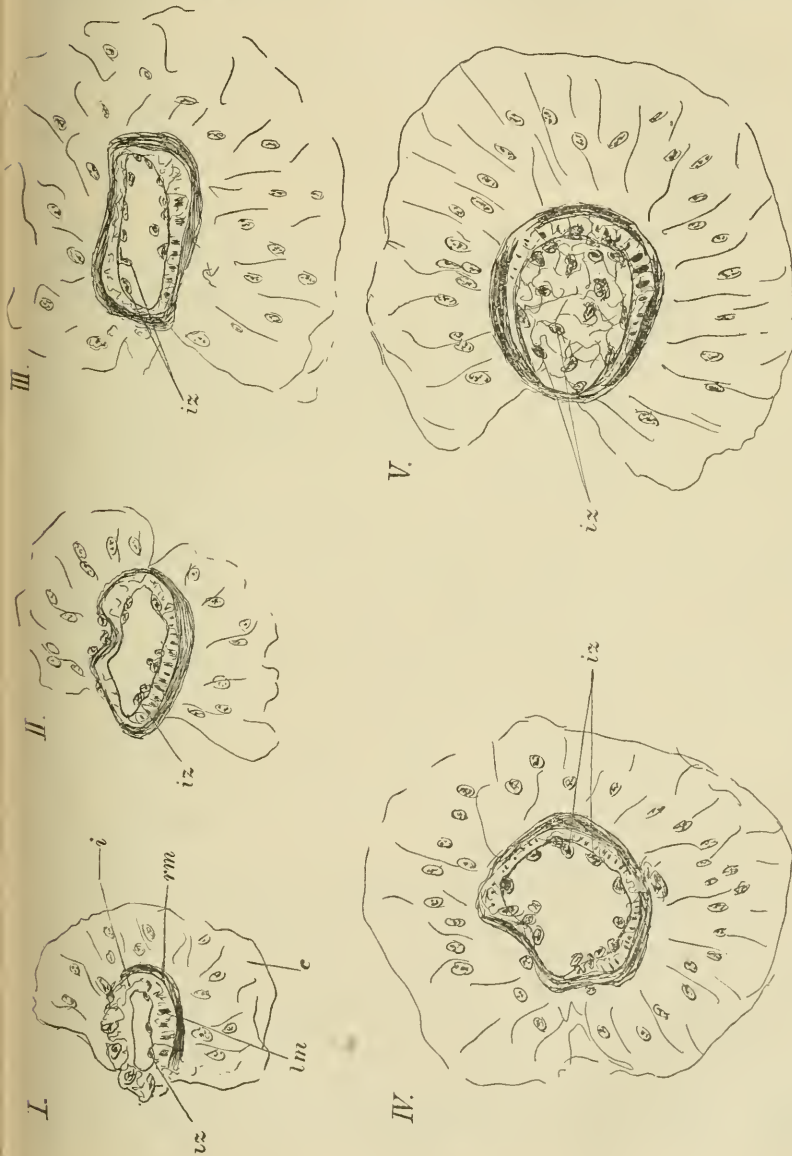


Fig. 16. 5 Schnitte aus derselben Serie (PERENYI-HÄMALAN-VAN GIESSEN). I—II nacheinander, zwischen II—III 2 Schnitte gelassen, zwischen III—IV 3 Schnitte gelassen, zwischen IV—V 2 Schnitte gelassen, *i* Intima, *iz* Zellen, die der Intima von innen anliegen (in Wirklichkeit Zellen der Klappen), *mm* Ringmuskulatur, *lm* Längsmuskulatur, *c* Chloragogenschlucht.

zur bedeutenden Größe gelangt, untersucht und fand im Lumen des Gefäßes eine große Anzahl von diesen Zellen (manchmal bis 15); es sind zwei Arten von Kernen zu unterscheiden: solche, die den an den Gefäßwandungen ansitzenden sowohl in Gestalt als auch in cytologischer Struktur ganz ähnlich sind, und andere, die viel größer, heller, mit deutlicheren Nukleolen versehen sind. Die Intima ist bei *Lumbricus herculeus* ganz scharf gegen das Gefäßlumen konturiert, so daß man sich leicht überzeugen kann: die Kerne sind nichts anderes als die der Intima anliegenden Blutzellen. Auf der Quermuskulatur erstreckt sich eine schwache Schicht der Längsmuskelfasern, welche wie Ringmuskeln in dem Bindegewebe eingebettet sind.

Dieser Intima liegt nach außen — wie schon oben erwähnt wurde — ein Bindegewebe auf, welches im Bauchgefäße und in anderen Gefäßen sehr stark wird; die Ringmuskelschicht dagegen, welche in dieses Bindegewebe eingelagert ist, unterliegt — das Vas dorsale ausgenommen — einer starken Reduktion. Ich muß aber gestehen, daß im Rückengefäße die Ringmuskulatur viel mächtiger entwickelt ist, als sie GUNGL in seiner Arbeit abgebildet hat: es sind keine vereinzelter Zellen mit Muskelfasern (seine Fig. 6 u. 8), sondern mächtige Bänder, wie wir es in der Textfigur überall oder in den Figg. 79, 81 u. 82, welche Rückengefäßteile im Querschnitte darstellen, sehen. In Fig. 79 liegen der nicht gefalteten Intima die Ringmuskelfasern einfach an, nur an einer Stelle sieht man einen quer durchschnittenen Muskel; in Fig. 81 u. 82 ist aber die Intima abgehoben und gefaltet und die Muskelschichten kommen noch deutlicher zum Vorschein, und zwar der Intima liegt direkt eine Längsmuskelfaserschicht an, noch mehr nach außen die Ringmuskulatur, endlich kommt das Chloragogen. Die zu den Ringmuskelzellen gehörenden Kerne sind auch nicht in so großer Zahl zu treffen, wie es bei GUNGL dargestellt wurde; sehr selten kann man auch die Sakoplasmen von Längsmuskelfasern beobachten: in Fig. 80 ist ein kleines Stückchen des Rückengefäßquerschnittes abgebildet, wo der Intima zwei Längsmuskelfasern mit deutlichen Kernen anliegen; es ist also nach alledem gar nicht zu bezweifeln, daß die Längsmuskeln — contra viele Autoren — im Rückengefäße existieren, und das Entstehen dieser Elemente wird in einer anderen Arbeit bei anderen Verhältnissen erklärt. Und gerade auf den Präparaten, die mit Eisenhämatoxylin-Eosin gefärbt sind, sind sie so evident, daß man kaum zweifeln kann, es handle sich um Muskeln — das hat ja doch GUNGL selbst beobachtet;

ebenso deutlich sind sie auf den Präparaten, die mit der so oft von BERGH gebrauchten VAN GIESONschen Methode tingiert wurden. Weshalb sie BERGHs Aufmerksamkeit entgangen sind, kann ich nicht sagen. Vielleicht war auch hier etwas ähnliches im Spiel, wie im Falle der Muskulatur des Bauchgefäßes, wo BERGH sagt: „die bandartigen Gebilde färben sich bei Anwendung der VAN GIESON-HANSENSchen Methode ganz hellrosa, sind also wohl nicht protoplasmatischer Natur, wie auch ihrem morphologischen Verhalten nach kaum zu vermuten wäre“; und doch fand HESCHELER im Gegenteil: „in allen Fällen färbten sich diese bandförmigen Elemente deutlich intensiv gelb. Sie verhielten sich genau so wie die unzweifelhaften Muskelfasern“. Mit VAN GIESON ruft die kleinste Verlängerung der Reaktionszeit — manchmal um einige Sekunden — ganz andere Resultate hervor und die gewünschte Differenzierung kommt nicht zustande („es wird nämlich alles rot“, wie es ganz richtig VEJDOVSKY bemerkt hat); natürlich muß diese Zeitdauer jedesmal ausprobiert werden, da sie von sehr vielen technischen Bedingungen abhängig ist. Tatsache ist aber, daß auf den mit VAN GIESON gefärbten und gelungenen Präparaten die Längsmuskulatur so deutlich wie die Ringmuskulatur hervortritt. Am besten ist sie da zu sehen, wo sich die Intima von der Gefäßwandung abgehoben hat, wie es auf der Fig. 81 u. 82, die schon oben besprochen wurden, abgebildet ist; da kann man gar nicht zweifeln, daß es sich um keine Intimafalten handelt, sondern um wirkliche Muskelemente, welche schon mit schwacher Vergrößerung der Farbe nach zu beobachten sind. Demnach besteht das Rückengefäß seinem histologischen Bau nach aus: Intima, Längsmuskelschicht, Ringmuskelschicht, Bindegewebe und Chloragogen. Diese Reihenfolge kann manchmal dadurch etwas geändert werden, daß an gewissen Stellen, wo die Längsmuskeln fehlen oder selten sind, die Ringmuskulatur direkt der Intima anliegen kann. Auch im Bauchgefäße — wenn nur die Längsmuskulatur existiert — ist die Muskelschichtenfolge umgekehrt als im Rückengefäße: hier liegt der Intima die Ringmuskulatur direkt an, nach außen findet man einzelne Längsmuskelfasern. In Fig. 77 ist ein Querschnitt von einem Bauchgefäße reproduziert: im Innern sieht man eine sehr dünne Intima, besonders an der Stelle, wo der Intima kein Blut anliegt, nur daß diese Präparate, mit HEIDENHAIN-Hämatoxylin gefärbt, für das Studium der Intima überhaupt nicht vorteilhaft sind; der Intima liegt nach außen Ringmuskulatur an, welche gewöhnlich aus zwei, selten aus drei Schichten besteht; dann sieht man der

Ringmuskulatur die Längsmuskelfasern anzuliegen (auf unserer Figur in der Zahl 3); die äußere Bekleidung wird wieder aus Peritonealzellen gebildet. In anderen Gefäßen fehlt die Längsmuskulatur vollständig.

Die Histologie der Klappenzellen wollen wir hier beiseite lassen, da sie schon am anderen Orte besprochen wurde, hier ist nur zu erwähnen, daß die Klappenzellen mit den Muskeln nichts zu tun haben, trotz der VEJDVOSKYSchen Behauptung, er hätte keinen Grund, zu bezweifeln, daß die Klappen aus wirklichen Muskelzellen bestehen, daß sie also eigentlich spezielle Muskelbündel vorstellen. Die Klappen sind nur als passiv wirkende Organe aufzufassen.

Die Zusammenfassung der Resultate für die Histologie des Gefäßsystems der höheren Oligochäten wollen wir erst nach der Betrachtung des zweiten Repräsentanten — *Pheretima rodericensis* — anführen.

***Pheretima rodericensis* (GRUBE).**

(*Perichaeta* v. GRUBE; *Megascolex* v. VAILLANT; *P. monilicystis* MICHAELSEN).

Im allgemeinen ist das Gefäßsystem bei dieser Form ungefähr gleich dem von *Eisenia* (*Allolobophora*). Nur haben wir es hier mit einem wohlentwickelten Darmblutsinus zu tun, welcher sich als das Darmgefäßnetz gestaltet, indem er in einzelne längs- und ringsverlaufende Kanäle, die untereinander kommunizieren, abgeteilt ist. Dann stellen das Bauchgefäß und das Rückengefäß, welches letzteres in den vorderen Körpersegmenten viel schlanker als in postgenitalen Abschnitten ist und dessen Schichten in den Gefäßwandungen einfacher gebaut sind als weiter nach hinten, die wichtigste Komponente dar.

Was den Darmblutsinus anbetrifft, so muß ich gestehen, daß ich eine dem Darmepithel anliegende Membran beobachtet habe, die, wie immer, sich mit VAN GIESON hellrosa färbt und ganz strukturlos ist; dagegen konnte ich kein Vasotheil finden — wie überall, auch hier findet man selten nur vereinzelt Kerne; ich halte sie, wie immer, für Blutkörperchen. — Auch im Rückengefäß muß ich das Vorhandensein einer — manchmal kräftigen — Intima annehmen. In seiner Fig. 67 gibt VEJDVOSKY einen Quadranten des Querschnittes von dem Rückengefäß aus einem postgenitalen Segment. Hier sieht man die Gruppen der Längsmuskelfasern

förmliche Kästchen bilden („wie die Längsmuskeln des Leibes-schlauches“). In Wirklichkeit scheinen bei der in die vielen Falten sich legenden Intima die Längsmuskeln wie in die letztere eingebettet zu sein (was auch bei *Eisenia* zu sehen ist. Ueberhaupt bekommt, man solche Bilder bei der ungenügenden Fixierung, wie z. B. mit Chromsublimat). — Auch hier sehen wir angeklebte Blutkörperchen, welche VEJDOVSKYSchen Sarkoplasmen dieser Muskelkästchen entsprechen. „Die Kerne liegen so dicht nebeneinander, daß es scheint, als ob hier eine selbständige Epithelmembran vorhanden wäre, namentlich, wenn sie sich von der Muskulatur abhebt, oder bei der Koagulation des Blutes dem letzteren adhärirt.“ Und in so großer Anzahl sind sie auch auf der Abbildung dargestellt; in Wirklichkeit aber habe ich auf einem Querschnitt, welcher ungefähr so viele Längsmuskelkästchen besitzt als in der Abbildung angegeben sind, nur zwei solche Kerne gefunden; ähnliches auf anderen Schnitten. Auch gehören diese Kerne nicht den Kästchen, sondern hängen der scharf konturierten Intima deutlich an. Am besten sieht man dieses ganze Verhalten auf der Fig. 83, wo die Intima streng gefaltet bleibt — das Präparat ist, wie das VEJDOVSKYS, mit Eisenhämatoxylin gefärbt und zeigt überzeugend die (nur ziemlich schwach entwickelte) Längsmuskulatur nach außen von der kräftigen Intima liegend; hier kann von Kästchen keine Rede sein. In anderen Fällen ist diese Intima viel schwächer ausgebildet, wie man es am Querschnitt aus der vorderen und hinteren Körperregion ansehen kann<sup>1)</sup>. Die Ringmuskelschicht, welche sich aus einigen Schichten zusammensetzt, ist in eine deutlich fädige, kräftig ausgebildete (Fig. 83) Binde-substanz eingebettet. In dieser Binde-substanz kommen selten große, mit ausgeprägten Nukleolen, schwach sich färbende, rundliche Kerne mit schöner fädiger Struktur vor; nach außen ist das Bindegewebe von einer schon von VEJDOVSKY beschriebenen homogenen Substanz begrenzt, welche aber nicht „immer farblos“ bleibt und dadurch „offenbar der Elastica der Vertebratengefäße“ entspricht, sondern sich lilarot färbt, etwas heller als die Intima, immerhin aber in demselben Grundton wie die ganze Binde-substanz event.

1) Unsere Abbildungen zeigen große Aehnlichkeit mit dem auf der Fig. 5 bei GUIDO SCHNEIDER (113) abgebildeten Rückengefäß einer jungen *Perichaeta*. Leider hat der Autor nicht angegeben, ob es sich um die Ringmuskulatur, die in das Bindegewebe eingebettet ist, handelt und ob die schwarzen Pünktchen Querschnitte der Längsmuskelfasern sein sollen.

das Bindegewebe. (Die Orceinfärbung für die Elastica gibt keine entsprechenden Resultate.) Dieser Membran liegt die Peritonealschicht, d. h. die Chloragogenzellen, in geringer Anzahl an. Es ist noch zu beachten, daß im Lumen des Gefäßes viele Kerne (Fig. 84) zu treffen sind.

Das Bauchgefäß zeigt — wie schon erwähnt — dieselben histologischen Verhältnisse, wie das Rückengefäß, mit dem Unterschied, daß die Ringmuskulatur die innere, der Intima anliegende, die Längsmuskulatur die äußere Muskelschicht (Fig. 86) darstellt. In den hinteren Segmenten fehlt die Bindesubstanz total (Fig. 86), in den vorderen dagegen ist sie gleich stark, wie beim Rückengefäß, ausgebildet (Fig. 85). Die Peritonealschicht gleicht der vom Rückengefäß. Die Blutkörperchen sind im Bauchgefäß nicht nur an den Gefäßwandungen, sondern auch im Lumen selbst wahrzunehmen.

Was die anderen Gefäße anbetrifft, so konnte ich — bis zu den Kapillaren — überall eine deutliche Intima konstatieren; auf den größeren Gefäßen war auch die Bindesubstanz mit den charakteristischen Kernen wahrzunehmen; auf den extraoesophagealen paarigen Gefäßen ist auch eine dünne Ringmuskulatur zu beobachten.

Ganz ähnliche Verhältnisse, wie bei *Pheretima*, hat VEJDOVSKY auch bei *Dendrobaena octaedra* gefunden. Die Schichten der Herzkammern bestehen aus einer äußeren Chloragogenschicht, darunter einer Ringmuskelfaserschicht und intravasaler Längsmuskelschicht. Dasselbe gilt für das Rückengefäß (nur kommt die Chloragogenschicht nicht überall zum Vorschein) — „die innere Ausstattung des Rückengefäßes bildet einzig und allein nur die Längsmuskelschicht“, auch hier sind die Muskelkästchen, welche durch Intermuskularsubstanz getrennt sind, deutlich, aber eine Intima kommt nicht vor, „indessen in den dilatierten Abschnitten erscheint das Gefäß wie mit einer scharf umschriebenen, scheinbar gezackten Cuticula — kurz als die „Intima“ LEYDIGS. — Aber die Einkerbungen der vermeintlichen Cuticula lassen bei der sorgfältigeren Betrachtung mit starken Vergrößerungen vermuten, daß hier Verdickungen vorliegen, welche nur als Querschnitte der Muskelfasern zu denken sind.“ Auch bei *Dendrobaena* gibt es keine Intima (nach VEJDOVSKY) — also eine „bindegewebige, scharf konturierte Intima existiert überhaupt nicht“. Ich bedauere, daß ich diese Angabe bestreiten muß, denn diese Intima kommt auf den gelungenen und gut mit VAN GIESON gefärbten Präparaten schön und leicht zum Vorschein, obwohl man „sie doch mit keiner der modernen



Untersuchungsmethoden nachzuweisen vermag“. — Diese so oft von VEJDOVSKY erwähnte „grüne Intermuskularsubstanz“ (der Längsmuskelfasern) ist eben diese Intima; wenn aber BERGH auch in den Längsmuskeln die Intimafalten sehen wollte, so will VEJDOVSKY in keiner Weise wirkliche Intimafalten anerkennen und sie von den Längsmuskelfasern unterscheiden. — Näheres wurde schon oben angegeben.

In den Wandungen des Bauchgefäßes vom *Dendrobaena* finden wir denselben Bau wie bei *Pheretima*, d. h. die Peritonealschicht, Längsmuskelfasern, Quermuskulatur und Vasotheilschicht (VEJDOVSKY). (Auch hier handelt es sich wahrscheinlich um die der Intima anliegenden Blutkörperchen.) Ich muß noch bemerken, daß ich die Existenz einer Bindesubstanz, welche VEJDOVSKY so stark gegen BERGH bestreitet, nicht verneinen kann; VEJDOVSKY nimmt ja doch eine Intermuskularsubstanz (der Ringmuskelfasern) an, und sie ist manchmal sogar sehr kräftig entwickelt (vergl. Fig. 83); da sie aber auch Kerne besitzt und fädige Struktur aufweist und sich mit Orcein nicht charakteristisch färbt, so bin ich geneigt, diese Substanz als Bindegewebe anzusehen. Uebrigens hat VEJDOVSKY selbst auf seiner Fig. 67 (auch 68 u. a.) diese „Intermuskularsubstanz“ sehr schön dargestellt.

Resumieren wir in kurzen Worten die wichtigsten Resultate für die höheren Oligochäten:

1) Wo der Darmblutsinus vorhanden ist, ist er mit einer Membran (Basalmembran) ausgekleidet; es ist kein Vasotheil wahrzunehmen. Wo sich statt des Sinus ein Gefäßnetz ausgebildet hat, besitzen die Gefäße dieselben Wandungen wie andere Blutssystemkomponenten.

2) Das (kontraktile) Rückengefäß ist mit einer Intima ausgekleidet, der oft die Blutkörperchen anliegen (diese Blutkörperchen können auch im Lumen des Gefäßes sich befinden). Der Intima liegt die Längsmuskelschicht an, weiter nach außen folgt die Ringmuskelschicht, die äußere Begrenzung bildet die Peritonealschicht (Chloragogen).

Der Bau der Seitenherzen ist derselbe, so können nur quantitative Unterschiede in bezug auf die Muskelschichten in Betracht kommen.

3) Das (sehr wenig kontraktile) Bauchgefäß ist auch mit einer Intima ausgestattet (welcher Blutkörperchen anliegen können), auf welcher eine kräftige Ringmuskelschicht gelagert ist. Bei einigen

Arten existiert auch eine schwach ausgebildete äußere Längsmuskelschicht.

4) Wie im Rückengefäß, so auch im Bauchgefäß (und in allen größeren Gefäßen, wo nur die Muskulatur vorkommt) ist die Muskulatur in eine Bindegewebeschicht eingebettet, welche manchmal sehr kräftig entwickelt ist, manchmal aber vollständig fehlt.

5) Alle anderen Gefäße besitzen die innere Membran (Intima), bei größeren (V. subneurale, Vasa dorsoextraoesophagalia) findet man auch eine Ringmuskelschicht in das Bindegewebe eingelagert.

6) In den Gefäßen gibt es kein Vasotheil; es sind nur in allen größeren Gefäßen die Blutkörperchen, die an den Gefäßwandungen sitzen bleiben oder sich im Gefäßlumen selbst finden.

### Vergleiche mit Hirudineen.

Die große Verwirrung, welche bisher in bezug auf die Topographie des Blutgefäßsystems bei Hirudineen herrschte, wurde durch die Annahme verursacht, daß das Leibeshöhlensystem und der Zirkulationsapparat in engem Zusammenhange stehen. Erst in der letzten Zeit hat OKA (83) ganz entschieden eine Kommunikation zwischen den beiden Systemen abgewiesen und sogar die lateralen gefäßartigen Lakunen (bei Ichtyobdelliden) dem Lakunensystem zugerechnet. Demnach besteht der Zirkulationsapparat bei Hirudineen nur aus zwei Gefäßen: einem dorsalen und einem ventralen. Dies entspricht auch den embryologischen Befunden, nach welchen „les deux vaisseaux apparaissent sous forme de deux cordons cellulaires pleins etc.“ (NUSBAUM<sup>1</sup>) oder durch das Zusammenschmelzen spezieller Mesodermzellen, sogen. Cardioblasten (BÜRGER [22]). Auch der histologische Bau wurde infolge einer falschen Orientierung unrichtig aufgefaßt; noch OKA behauptet, daß die Wandung des Gefäßes da, wo es frei in einer Lakune liegt, aus zwei Schichten bestehe, einer äußeren bindegewebigen und einer inneren epithelialen, „während an solchen Stellen, wo das Gefäß der Bindegewebsmasse eingelagert ist, die erste Schicht natürlich wegfällt“. Erst ARNESEN (1) hat die richtigen, wenn auch unvollkommenen Angaben von JOHANSSON bestätigt. Sie sagt namentlich: „Die Wandung der Gefäße besteht aus einer inneren muskulösen und einer mittleren bindegewebigen Schicht, welche nach außen von Cölomepithel (cellules acides, KOWALEWSKY)

1) NUSBAUM, J., Recherches sur l'organogénèse des Hirudinées. Arch. slave de Biologie 1886.

bekleidet ist.“ „Die Muskelschicht besteht aus Muskelzellen von ursprünglich demselben Typus wie diejenigen im übrigen Körper, d. h. aus großen, röhren- oder spindelförmigen Zellen mit einer dicken protoplasmatischen Achse und einer verhältnismäßig dünnen Rindenschicht von kontraktile Substanz. Die Protoplasmaachse besteht (wie bei den Zellen der übrigen Körpermuskulatur) aus sehr feinen körnig-faserigen Längsfäden. Die kontraktile Substanz bildet auf dem Querschnitt dichtstehende feine Leisten, welche von der Peripherie eine kurze Strecke radiär gegen das Zentrum hineinstrahlen. Der rundliche oder ovale Kern ist sehr groß und hat einen meist länglichen, oft gastrulaförmig eingestülpten, sehr bedeutenden Nucleolus, welcher etwas exzentrisch gelegen ist. Der Kern liegt in der Regel in der Mitte der Zelle, welcher Teil gewöhnlich sehr angeschwollen ist und weit ins Lumen des Gefäßes hineinreicht.“ „Was LEYDIG als „innere, scharf konturierte Membran“ und LEUCKART als „eine scharf gezeichnete Tunica propria“ bezeichneten, scheint mir nach meinen Untersuchungen nichts anderes, als die kontraktile Rindenschicht der Muskelzellen selbst zu sein.“ „Es ist mir mit den verschiedenen angewandten Reagentien nicht möglich gewesen, ein Epithelium (d. h. Endothelium) nachzuweisen.“ Durch die Untersuchungen von ARNESEN schien die Endothelfrage bei Hirudineen vollständig gelöst zu sein. Doch ist VEJDOVSKY (120) noch einmal auf sie zurückgekommen, da er ausdrücklich sagt: „Kurzum, im Bau der Gefäße stimmen die Glossiphonien mit Oligochäten in bezug auf die äußere Ringmuskelschicht und die innere Myoblastenlage überein.“ Diese Myoblastenlage soll die innere Ausstattung sein und „konnte leicht zur Ansicht von OKA u. s. w. führen, daß innerhalb des Rückengefäßes der Glossiphonien ein Endothel existiert.“ „Die Muskelzellen werden von ARNESEN in übereinstimmender Weise dargestellt, wie ich schon angegeben habe.“ Die bindegewebige Schicht konnte VEJDOVSKY an seinen Präparaten nicht direkt nachweisen.

Um die Frage des Endothels noch einmal zu revidieren, habe ich eine große Anzahl von Präparaten<sup>1)</sup> von Rhynchobdelliden (Pontobdella mur., Branchellion torped., Piscicola geometr. und Clepsine sexoc.) durchmustert, doch niemals ist es mir gelungen, ein Endothel zu beobachten. Die Zellen, welche nach ARNESEN „ein Epithelium vortäuschen könnten“, kommen so selten zum

1) Die Präparate, die mir in freundlicher Weise von H. DES ARTS zur Verfügung gestellt wurden, sind mit Hämatoxylin (event. Hämalaun) VAN GIESON, Eisenhämatoxylin, Hämatein-APATHY, Rubinrot etc. gefärbt.

Vorschein, daß sie in keiner Weise als Endothelzellen aufgefaßt werden dürfen. Weder auf den Längsschnitten, noch auf den Querschnitten sind solche Bilder, wie es VEJDOVSKY in Fig. 94 a u. b dargestellt hat, zu beobachten. Die Wandungen der Gefäße bestehen immer aus einer Muscularis und oft aus einer ihr nach außen anliegenden bindegewebigen Schicht; die letztere fehlt aber — besonders am Bauchgefäße — sehr häufig vollständig. Die Muskelzellen sind von ARNESEN ausgezeichnet beschrieben, nur könnte man vielleicht noch zufügen, daß die Muskelfasern nicht nur quer zur Gefäßachse stehen, sondern oft auch in der Längsrichtung des Gefäßes verlaufen, so daß man es mit einem Fasergeflecht zu tun hat. Die Muskelzellen der Gefäße (das Bauchgefäß unterscheidet sich in bezug auf die Muscularis von dem Rückengefäß gar nicht) sind aber mit den Muskeln der gefäßartigen seitlichen Lakunen bei *Ichtyobdelliden* (z. B. bei *Pontobdella*) nicht zu vergleichen: die muskulösen Elemente der lateralen Sinusen stellen kurze, ziemlich dünne Muskelfasern dar, die mit den Muskeln des übrigen Körpers keine Aehnlichkeit besitzen. Auch dieser Umstand spricht für die OKASche Annahme, daß die lateralen Gefäße von Lakunennatur sind. — Es soll nur noch bemerkt werden, daß man in den Seitengefäßen an der inneren bindegewebigen Wandung oft große Zellen findet, die pseudopodienartige Fortsätze entsenden (Muskelfibrillen konnte ich in diesen letzteren nicht beobachten); diese Gebilde erinnern stark an die von VEJDOVSKY für *Enchytraeiden* beschriebenen verästelten Myoblasten.

Auf nähere histologische Details können wir hier nicht eingehen (s. STERLING 114 b).

### Theoretische Schlüsse.

Aus den embryologischen Befunden, welche im ersten Teile der Arbeit besprochen und rekapituliert wurden, kann man auch gewisse theoretische Schlüsse ziehen. Das ganze Blutgefäßsystem ist als ein spezieller Hohlraum entstanden, nämlich entweder zwischen dem Darmepithel und der Splanchnopleura (für größere Gefäße) oder zwischen einzelnen Mesodermbestandteilen (für die Septalgefäße). Alle Gefäßwandungen wie intravasale Gebilde sind entweder rein mesodermalen oder (sekundär-)mesenchymatischen Ursprungs. Das Hämocöl — wie man es aus dem Obengenannten schließen kann — hat mit dem Darmepithel eventuell mit dem Entoderm in seinem Entstehen wie in der Ausbildung der

Wandungen nichts zu tun, so daß es mit den von VEJDOVSKY ausgesprochenen theoretischen Auffassungen (s. Einleitung) in keinen Einklang gebracht werden kann. In bezug auf die Gefäßlumina ist die Vermutung, es handle sich um einen Blastocölrest, für Oligochäten unzulässig. Allenfalls noch in bezug auf das Bauchgefäß und die lateralen Gefäße (das Rückengefäß) könnte man gewisse Anhaltspunkte dafür herausfinden, da die ganz ersten Stadien (also ob die Lücke schon beim Wachsen der Mesodermstreifen vorhanden war oder erst sekundär durch Auseinanderweichen der anfänglich nahe aneinander liegenden Entoderm- und Mesoderm-schichten auftrat) nicht beobachtet werden konnten; ich halte den letzteren Bildungsmodus für wahrscheinlicher. Dagegen bleibt die Annahme für die Septalgefäße, daß sie einen Rest der Furchungshöhle darstellen, nach der Art ihrer Entstehung ganz ausgeschlossen.

Es wurde namentlich oben nachgewiesen, daß die Septalgefäße erst sekundär in Hohlräumen zwischen den Wandungen je zweier benachbarter Somiten nach ihrer Trennung voneinander entstanden sind. Also die Septalgefäße sind in keiner Weise als Blastocölreste aufzufassen. Da aber keine Gründe zu der Annahme vorliegen, daß der eine Teil des Zirkulationsapparates auf eine, der andere auf ganz andere Weise entstanden sein sollte, so muß man sich das Gefäßsystem als einen Hohlraum *sui generis* vorstellen. HUXLEY (55) hat diesen Hohlraum „Schizocöl“ genannt und seine Entstehungsweise so ausgedrückt: „A perivisceral cavity is formed by the splitting of the mesoblast.“ Dieser Bildungsmodus entspricht den Verhältnissen, den man bei Oligochäten ontogenetisch begegnet; demnach ist das Blutgefäßsystem als spezieller Hohlraum, welcher für die Zirkulation bestimmt ist, aufzufassen. Natürlich ist auch in diesem Falle das Lumen der Gefäße das Primitive, ähnlich dem, was BÜTSCHLI (23) für seine Blastocölhypothese annehmen mußte; erst nachher entstehen allmählich die Gefäßwandungen, auch stellt das embryologische Blutsystem einen einheitlichen Hohlraum dar, welcher erst später sich allmählich differenziert. Nur ist dieser Hohlraum kein Rest der Furchungshöhle, sondern eine sekundär entstandene Lücke.

Zwischen Schizocöl und Cölom existiert keinerlei Zusammenhang, was schon die Brüder HERTWIG (52) behaupteten, nur sind sie der Ansicht, daß die Leibeshöhle der Enterocölrier „früher als das Blutgefäßsystem erscheint, daß das letztere sich unabhängig von ihr aus Spalten und Lücken des Mesenchyms entwickelt und daß die Anwesenheit von Kommunikationen zwischen beiden Hohlraumssystemen bei den Arthropoden erst sekundär“ erworben wurde.

Bei den Oligochäten aber ist ontogenetisch die Bauchgefäßlücke etwas früher entstanden als die Differenzierung der Mesodermstreifen, d. h. die Spaltung der letzteren mit gleichzeitiger Cölobildung. Dieser Umstand spricht aber nicht gegen, sondern vielmehr für die ursprüngliche Unabhängigkeit der beiden Organisationsbestandteile, welche natürlich sekundär sich verwischen kann.

Andere theoretische Punkte wurden seinerzeit bei Besprechung der embryologischen Data angegeben: hier sei noch die interessante Erscheinung erwähnt, daß sich an den Wandungen der Gefäße die nämlichen Etappen wiederholen, wie überhaupt an der gesamten Cöloiwand (TH. LANG, 15), d. h. zuerst besitzen die Gefäße eine einfache nicht kontraktile Cölothelwand; diese unterliegt allmählich Differenzierungen, wird kontraktil, bis sie endlich nach außen — gegen die Leibeshöhle hin — eine epithelartige Auskleidung gebildet hat.

Auch für andere Tierkreise wurden zugunsten der Trophocötheorie sprechende Ergebnisse erhalten, wenn sie auch gewisse Modifikationen hineinbringen. So hat FERNANDEZ (31) auf Grund seiner Untersuchungen über Tunicaten eine Bemerkung zur Phylogenie der Gefäße im allgemeinen gemacht, indem er behauptet: „Das Blutgefäßsystem aller Cöloimtiere besteht aus zwei heterogenen Teilen, von welchen der zweite den ersten teilweise umfaßt:

- 1) dem primären oder leitenden Apparat „mesenchymatischer“ Herkunft;
- 2) dem sekundären (zum großen Teil propulsatorischen) Apparat, der ein Differenzierungsprodukt der Cöloiwand ist“.

Der primäre Apparat „ist ein Lückensystem im Körperparenchym, dessen dem Lumen zunächst liegende Zellen sich zu einem Vasotheil anordneten, um welches die ausgeschiedene Parenchymgrundsubstanz eine geschlossene homogene Membran bildet. Die in der Nähe der Gefäße verlaufende („mesenchymatische“) Körpermuskulatur legt sich den Gefäßen an und bildet die Gefäßmuskulatur“. „Auch innerhalb der umschlossenen Teile erhält sich mindestens die homogene Verdichtungsmembran der Mesenchymgrundsubstanz. Die ihr innen anliegenden Mesenchymzellen können entweder sehr weit zerstreut sein, oder sie liegen sich näher, ohne daß ihre Plasmakörper sich gegenseitig abplatteten (sog. „diskontinuierliches Pseudoendothel“) oder sie liegen eng und stoßen aneinander (sog. „wirkliches Gefäßendothel“). Andererseits können sie auf weiten Strecken überhaupt fehlen.“

GADZIKIEWICZ, welcher bei den Malakostraken kein Endothel gefunden hat (36) und diesen Umstand — da er von Wichtigkeit für die Hämocötheorie sein soll — noch einmal in seiner polnischen Arbeit (37) betont („niniejsza oraz poprzednia praca moja wykazały zupełny brak „śródbłonku“ w sercu malakostraków“), hat sich in letzter Zeit (38) der FERNANDEZschen Anschauung angeschlossen.

THEILER (115a) gibt der LANGSchen Trophocöltheorie den Vorzug gegenüber den vorher aufgeführten Theorien verschiedener Forscher in bezug auf die Phylogenie des Herzens von Arca.

Endlich MARCINOWSKI (70) sagt (für Amphibien): „Daß die Ontogenie des Gefäßsystems der Amphibien alle Verhältnisse zeigt, die für LANGS Trophocöltheorie überzeugend sprechen, braucht nach dem Vorausgegangenen kaum noch hervorgehoben zu werden. Es findet sich zur Zeit der Loslösung der Blutinseln ein deutlicher Darmblutinus, es vollzieht sich die Pericardbildung genau so, wie die Abschnürung eines Gefäßes aus einem solchen Sinus.“

Wenn auch die angeführten embryologischen Befunde in keinem direkten Zusammenhang mit der Gonocöltheorie stehen, so erlaube ich mir doch zwei Bemerkungen in bezug auf die letztere zu machen, unter Berücksichtigung einzig und allein der Mesodermstreifen. Diese entstehen, wie bekannt, nur aus den Teloblasten; wenn aber die Teloblasten den Geschlechtszellen entsprechen sollen, so ist die Frage, aus welchen Keimblättern die einen wie die anderen entstanden sind, ganz überflüssig (worauf schon MEYER und EISIG aufmerksam gemacht haben). Dann stellen die Geschlechtszellen wie die Teloblasten spezielle von den Blastomeren direkt stammende Elemente dar, welche weiteren Differenzierungen unterliegen werden.

Der zweite Punkt besteht darin, daß — wenn auch die Mesodermstreifen vom Anfang an solide langgestreckte Gebilde sind, welche erst in späteren ontogenetischen Stadien in einzelne Somiten zerfallen — wir doch keine genügenden Gründe zur Annahme haben, daß ein solcher Prozeß auch phylogenetisch notwendigerweise existieren müßte. Wie wir die Leibeshöhle durch Schwinden der Septen aus vielen metameren Abschnitten sekundär einen einheitlichen Körperbestandteil bilden sehen, so können wir uns wohl vorstellen, daß die metamere geordneten soliden Mesodermabschnitte (gleich den Sackgonaden) zusammengeschmolzen sind, um später wieder in einzelne Cölomabschnitte zu zerfallen. Als ein analoges Beispiel könnte man die Leibeshöhle der Wirbeltiere anführen: die zuerst auftretende einheitliche Leibeshöhle wird allmählich metamere geteilt und in späteren Stadien wird durch das Verlorengehen dieses metameren Charakters wieder einheitliches Cölom gebildet.

An dieser Stelle möchte ich meinen hochverehrten Lehrern, den Herren Prof. Dr. ARNOLD LANG und Prof. Dr. KARL HESCHELER, für die mannigfachen Ratschläge meinen besten Dank aussprechen.

Zürich, Februar 1906 bis Februar 1908.

### Literaturverzeichnis.

- 1) ARNESEN, E., Ueber den feineren Bau der Blutgefäße der Rhyngobdelliden. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. XXXVIII, 1904.
- 2) BALFOUR, FR. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie, 1880/1.
- 3) BEDDARD, FRANK E., On the anatomy, histology and affinities of Phreoryctes. *Trans. R. Soc. Edinburgh*, Vol. XXXV, p. 1887—9, 1890.
- 4) — Researches into the Embryology of the Oligochaeta. No. 1. On certain points in the development of *Acanthodrilus multiporus*. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, Vol. XXXIII, 1892.
- 5) — A monograph of the order of Oligochaeta, Oxford 1895.
- 6) BENHAM, WILLIAM BL., Studies on Earthworms. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, Vol. XXVI, 1886.
- 7) BERGH, R. S., Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. I. Zur Entwicklung und Differenzierung des Keimstreifens von *Lumbricus*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. L, 1890.
- 8) — Beiträge zur vergleichenden Histologie. Ueber den Bau der Gefäße bei den Anneliden. Erste Mitteilung. *Anat. Hefte*, H. 45 (Bd. XIV, H. 2), 1900.
- 9) — Ueber den Bau der Gefäße bei den Anneliden. Zweite Mitteilung. *Anat. Hefte*, H. 47—49 (Bd. XV), 1900.
- 10) — Gedanken über den Ursprung der wichtigsten geweblichen Bestandteile des Blutgefäßsystems. *Anat. Anz.*, Bd. XX, 1902.
- 11) BOCK, M. DE, Le corps cardiaque et les anibocytes des Oligochètes limicoles. *Revue Suisse Zool.*, T. VIII, 1900.
- 12) — Observations anatomiques et histologiques sur les Oligochètes, spécialement sur leur système musculaire. *Revue Suisse Zool.*, T. IX, 1901.
- 13) BOURNE, ALFR. G., Contributions to the anatomy of the Hirudinea. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, Vol. XXIV, New Series, 1884.
- 14) BOVERI, TH., Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena 1904.
- 15) — Zellen-Studien. Heft 5, Ueber die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl, Jena 1905.



- 16) BRETSCHER, K., Die Oligochäten von Zürich. *Revue Suisse Zool.*, T. III, Fasc. 4, 1896.
- 17) — Oligochäten der Schweiz.
- 18) — Ueber ein neues Enchyträidengenus. *Zool. Anz.*, Bd. XXIX, No. 21/22, 1906.
- 19) BUCHANAN, FL., *Hekaterobranchus Shrubsolei*. A new genus and species of the family Spionidae. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, Vol. XXXI, 1890.
- 20) BÜRGER, OTTO, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von *Nepheleis*. *Zool. Jahrb., Anat.*, Bd. IV, 1891.
- 21) — Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von *Hirudo medicinalis* und *Aulostomum gulo*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LVIII, 1894.
- 22) — Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von *Clepsine*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LXXII, 1902.
- 23) BÜTSCHLI, O., Ueber eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefäßapparates eines Teiles der Metazoen. *GEGENBAURS Morph. Jahrb.*, Bd. VIII, 1883.
- 24) CLAPARÈDE, E., Histologische Untersuchungen über den Regenwurm (*Lumbricus terrestris* L.). *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XIX, 1869.
- 25) — Recherches sur la structure des Annélides sédentaires. *Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, T. XX, 1873.
- 26) COGNETTI, L., Ricerche intorno alla struttura dell'apparato circolatorio degli Oligocheti. L'apparato valvolare nel vaso dorsale degli Enchitreidi. *Atti Acad. Torino*, Vol. XXXIV, 1899.
- 27) COLLIN, A., *Criodrilus lacuum*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XLVI, 1886.
- 28) COMBAULT, A., a) Quelques expériences pour déterminer le rôle des glandes calcifères des Lombrics. *Comptes rendus de la Soc. biol.*, T. LXII, No. 10, 1907.  
 b) Sur l'histologie des glandes calcifères des Lombrics. *Ibid.*, T. LXII, No. 12, 1907.  
 c) Recherches sur le développement des glandes calcifères des Lombrics. *Ibid.*, T. LXII, No. 14, 1907.  
 d) Recherches sur la circulation des „glandes calcifères“ des Lombrics. *Ibid.*, T. LXII, No. 16, 1907.  
 e) Du cours du sang chez l'*Heliodrilus calignosus*. *Ibid.*, T. LXII, No. 19, 1907.
- 29) EBERTH, Ueber den Bau und die Entwicklung der Blutkapillaren. II. *Würzburger Nat.-Z.*, 1866/7.
- 30) EISIG, H., Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, Mon. XVI, 1887.
- 31) FERNANDEZ, M., Zur mikroskopischen Anatomie des Blutgefäßsystems der Tunicaten. Nebst Bemerkungen zur Phylogenie des Gefäßsystems im allgemeinen. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, N. F. Bd. XXXII, 1904.

- 32) FRAIPONT, JUL., Le genre *Polygordius*. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Mon. XIV.
- 33) FRANZ, VICT., Ueber die Struktur des Herzens und die Entstehung von Blutzellen bei Spinnen. Zool. Anz., Bd. XXVII, 1904.
- 34) FREUDWEILER, H., Studien über das Gefäßsystem niederer Oligochäten. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XL, 1905.
- 35) FUCHS, K., Die Topographie des Blutgefäßsystems der Chätopoden. Inaug.-Diss. Jena, 1907.
- 36) GADZIKIEWICZ, WIT., Ueber den feineren Bau des Herzens bei Malakostraken. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXIX, 1905.
- 37) — O histologicznej budowie serca u dziesięcionogich skorupiaków. Rozprawy wydz. mat-przyrodn. Akad. Um. w Krakowie, T. XLIV, Serya B, 1905.
- 38) — Zur Phylogenie des Blutgefäßsystems bei Arthropoden. Zool. Anz., Bd. XXIX, No. 1, 1905.
- 39) GALVAGNI, E., Histologie des Genus *Ctenodrilus* CLAP. Arb. Zool. Inst. d. Univ. Wien, Bd. XV, 1904.
- 40) GAMBLE, F. W., and ASHWORTH, J. H., The habits and structure of *Arenicola marina*. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XLI, 1899.
- 41) — — The anatomy and classification of the Arenicolidae, with some observations on their postlarval stages. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XLIII, 1900.
- 42) GIARD, A., Note sur le développement de la *Salmancina Dysteri*. Compt. Rend. de l'Ac. Sc., Vol. LXXXII, 1876.
- 43) GOODRICH, EDW. S., Notes on Oligochaetes. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXIX, 1897.
- 44) GUNGL, O., Anatomie und Histologie der Lumbricidengefäße. Arb. aus d. zool. Inst. Wien, 1904.
- 45) GURWITSCH, ALEXANDER, Morphologie und Biologie der Zelle, Jena 1904.
- 46) HARRINGTON, N. R., The calciferous glands of the Earthworm, with appendix on the circulation. Journ. of Morph., Supplem., Vol. XV.
- 47) HATSCHKE, B., Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. aus d. Zool. Inst. d. Univ. Wien, Bd. I, 1878.
- 48) — Ueber Entwicklungsgeschichte von *Echiurus* etc. Arb. aus d. Zool. Inst. d. Univ. Wien u. Stat. Triest, Bd. III, 1881.
- 49) HEMPELMANN, Zur Morphologie von *Polygordius lacteus* SCHN. und *Polygordius triestinus* WOLTERECK nov. spec. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXIV, H. 4, 1906.
- 50) HERTWIG, OSCAR, Die Zelle und die Gewebe, Bd. II, Jena 1898.
- 51) — RICH., Ueber Korrelation von Zell- und Kerngröße etc. Biol. Centralbl., Bd. XXVIII, 1903.
- 52) — OSC. u. RICH., Die Cölomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes, Jena 1881.

- 53) HESSE, R., Beiträge zur Kenntnis des Baues der Enchyträiden  
Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LVII, 1894.
- 54) HOFFMANN, R. W., Entwicklungsgeschichte der Oligochäten.  
Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXVI, 1899.
- 55) HUXLEY, TH., On the classification of the animal Kingdom.  
Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XV, 1875.
- 56) JAQUET, MAURICE, Recherches sur le système vasculaire des  
Annélides. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. VI, 1886.
- 57) JOHNSTON, J. B., and JOHNSON, SARAH W., The course of the  
blood flow in Lumbricus. American Naturalist, Vol. XXXVI,  
No. 424, 1902.
- 58) JOHNSON, SARAH WANGH, The course of blood flow in Lumbricus.  
Science, N. S., Vol. XV, 1902.
- 59) JOHNSTON, J. B., On the blood-vessels, their valves and the  
course of the blood in Lumbricus. Biolog. Bulletin, Vol. V,  
1903.
- 60) KENG, LIM BOON, On the coelomic fluid of Lumbricus terrestris  
in reference to a protective mechanism. Philos. Trans.,  
Vol. CXXXVI B, 1895.
- 61) KENNEL, J. v., Ueber Ctenodrilus pardalis CLAP. Arb. Zool.-  
zoot. Inst. Würzburg, SEMPER, Bd. V, 1882.
- 62) KLEINENBERG, NIK., The development of the Earth-worm,  
Lumbricus trapezoides DUGÈS. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol.  
XIX, New Ser., 1879.
- 63) KORSCHULT, E., und HEIDER, K., Lehrbuch der vergleichenden  
Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena 1902.
- 64) KOWALEWSKI, AL., Embryologische Studien an Würmern und  
Arthropoden. Mémoires de l'Acad. Imp. de Sc. de St. Péters-  
bourg, Sér. 7, T. XVI, 1871.
- 65) LANG, ARNOLD, Beiträge zu einer Trophocöltheorie, Jena 1903.
- 66) LANKESTER, E. RAY, The anatomy of the Earthworm. a) Part I.  
Quart. Journ. Micr. Sc., New Ser. Vol. IV, 1864. b) Part II,  
III. Ibid., Vol. V, 1865.
- 67) LEYDIG, FR., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der  
Tiere, Frankfurt 1857.
- 68) LILLIE, R. S., The structure and development of the Nephridia  
of Arenicola cristata. Mitt. Zool. Station Neapel, Bd. XVII,  
H. 3, 1905.
- 69) LIVANOW, N., Darmmuskulatur der Oligochäten und Hirudineen.  
Zool. Anz., Bd. XXVII, 1904.
- 70) MARCINOWSKI, K., Zur Entstehung der Gefäßendothelien und  
des Blutes bei Amphibien. Jenaische Zeitschr. f. Naturw.,  
Bd. XLI, 1906.
- 71) MARTIN, PAUL, Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, Stutt-  
gart 1902.
- 72) MAYER, SIGMUND, Die Muskularisierung der kapillaren Blut-  
gefäße. Anat. Anz., Bd. XXI, 1902.
- 73) MEYER, EDUARD, Studien über den Körperbau der Anneliden.  
Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. XIV, H. 2, 1901.

- 74) MICHAELSEN, W., Untersuchungen über Enchytraeus Möbii MICH. und andere Enchyträiden. (Aus dem Zool. Institut zu Kiel.) Kiel 1886.
- 75) — Ueber Chylusgefäßsysteme bei Enchyträiden. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. XXVIII, 1886.
- 76) — Enchyträiden-Studien. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. XXX, 1887.
- 77) — Beiträge zur Kenntnis der deutschen Enchyträiden-Fauna. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. XXXI, 1888.
- 78) — Terricolen der Berliner zoologischen Sammlung II. Arch. f. Naturgeschichte, 58. Jahrg., Bd. I, 1892.
- 79) — Oligochaeta, Berlin 1900.
- 80) NEMILOFF, ANT., Zur Frage der amitotischen Kernteilung bei Wirbeltieren. Anat. Anz., Bd. XXIII, 1903.
- 81) NUSBAUM, J., Zur Anatomie und Systematik der Enchyträiden. Biol. Centralbl., Bd. XV, 1895.
- 82) — und RAKOWSKI, J., Ein Beitrag zur näheren Kenntnis der Anatomie des Rückengefäßes und des sogenannten Herzkörpers bei den Enchyträiden. Biol. Centralbl., Bd. XVII, 1897.
- 83) OKA, ASAJIRO, Ueber das Blutgefäßsystem der Hirudineen. Vorl. Mitt. Annot. zool. Japon., Vol. IV, P. 2, 1902.
- 84) PERRIER, EDMOND, Études sur l'organisation des Lombriciens terrestres. Arch. Zool. expér., Vol. III, 1874.
- 85) — Études sur l'organisation des Lombriciens terrestres. IV. Organisation des Pontodrilus. Arch. Zool. expér., Vol. IX, 1881.
- 86) PICTON, J. L., On the heart-body and coelomic fluid of certain Polychaeta. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XLI, 1898/9.
- 87) PIERANTONI, UMBR., Studii anatomici su Michaelsona Macrochaeta. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. XVI, 1904.
- 88) POWER, D'ARCY, On the endothelium of the body cavity and blood-vessels of the common Earthworm as demonstrated by silver-staining. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XVIII, 1878.
- 89) QUATREFAGES, A. DE, Sur la circulation des Annélides. Ann. Sc. natur., Sér. 3, T. XIV, 1850.
- 90) RABL, C., Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb., Bd. XV, 1889 (oder Separatausgabe 1897).
- 91) RATZEL, FR., Beiträge zur Anatomie von Enchytraeus vermic. HENLE. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XVIII, 1868.
- 92) — Beiträge zur anatomischen und systematischen Kenntnis der Oligochäten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XVIII, 1868.
- 93) — und WARSCHAWSKY, M., Zur Entwicklungsgeschichte des Regenwurms. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XVIII, 1868.
- 94) RETZIUS, GUSTAF, Ueber Muskelzellen an den Blutgefäßen der Oligochäten. Biol. Untersuchungen, N. F. Bd. XII, 1905.
- 95) RIBAUCCOURT, ED. DE, Études sur l'anatomie comparée des Lombricides. Rev. sc. de France et Belgique, T. XXXV, 1901.

- 96) ROSA, DAN., Revisione dei Lumbricidi, Torino 1893.
- 97) — I linfociti degli Oligocheti. Ricerche istologiche. Mem. Accad. Torino, Ser. 2, Vol. XLVI, 1896.
- 98) — I pretesi rapporti genetici tra i linfociti ed il cloragogeno. Atti Acad. Torino, Vol. XXXIII, 1898.
- 99) — Le valvole nei vasi dei Lombrichi. Bollet. dei Mus. di Zool. et Anat. compar. d. R. Univers. di Torino, Vol. XVIII, 1903.
- 100) — Le valvole nei vasi dei Lombrichi. Archivio zoologico, Vol. I, Fasc. 2, 1903.
- 101) — Il cloragogo degli Oligochaeti. Mem. Accad. Torino, 1903.
- 102) RÖTHIG, PAUL, Handbuch der embryologischen Technik, Wiesbaden 1904.
- 103) ROULE, L., Études sur le développement des Annélides et en particulier d'un oligochaete limicole marin. Ann. Sc. nat., Sér. 7, T. VII, 1889.
- 104) RÜCKERT, J., und MOLLIER, S., Die Entstehung der Gefäße und des Blutes bei Wirbeltieren. (Handb. der vergl. und experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere von O. HERTWIG.) Jena 1906.
- 105) SALENSKY, W., Études sur le développement des Annélides. Arch. de Biol., T. III, 1882.
- 106) — Études sur le développement des Annélides. V. Terebella Meckelii. Arch. de Biol., T. IV, 1883.
- 107) — Études sur le développement des Annélides. Arch. de Biol., T. VI, 1887.
- 108) SCHÄPPI, TH., Das Chloragogen von Ophelia radiata. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXVIII, 1894.
- 109) SCHILLER, IGNAZ, Ueber den feineren Bau der Blutgefäße bei den Arenicoliden. Inaug.-Dissert. Jena, 1907.
- 110) SCHIMKEWITSCH, W., Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des Dinophilus vom Weißen Meere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LIX, 1895.
- 111) SCHNEIDER, GUIDO, Ueber phagocytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXI, 1896.
- 112) — Ueber die Segmentalorgane und den Herzkörper einiger Polychäten. Arbeiten Kais. Nat. Ges. St. Petersburg, Bd. XXVII, 1897.
- 113) — Ueber Phagocytose und Exkretion bei den Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXVI, 1899.
- 114) SCHNEIDER, KARL CAMILLO, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena 1902.
- 114a) SPENGLER, Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. Die Eibildung, die Entwicklung und das Männchen von Benellia. Mitt. Zool. Stat. Neapel, 1879.
- 114b) STERLING, STEFAN, Przyczynek do histologii naczyń krwionośnych u Rhynchobdellidae. (Ein Beitrag zur Histologie des Blutgefäßsystems bei Rhynchobdelliden.) Kosmos, Bd. XXXIII.

- 115a) THEILER, ALFRED, Zur Anatomie und Histologie des Herzens von *Arca*. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLII, 1906.
  - 115) TIMM, R., Beobachtungen an *Phreoryctes Menkeanus* HOFFM. und *Nais*, ein Beitrag zur Kenntnis der Fauna Unterfrankens. Arb. Zool. Inst. Würzburg, Bd. VI, 1883.
  - 116) UDE, H., Beiträge zur Kenntnis der Enchyträiden und Lumbriciden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd LXI, 1895/6.
  - 117) UDEKEM, J. D', Mémoire sur les Lombriciens. I. Mém. Acad. R. Belgique, T. XXXV, 1863.
  - 118) VEJDOVSKY, FR., Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Anneliden. Monographie der Enchyträiden, Prag 1879.
  - 119) — System und Morphologie der Oligochäten, Prag 1884.
  - 119a) — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, 1888—1892.
  - 120) — Zur Hämocöltheorie. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXII, 1905.
  - 121) — Zweiter Beitrag zur Hämocöltheorie. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXV, H. 1, 1906.
  - 122) VIGNON, P., Recherches de Cytologie générale sur les épithéliums. Arch. de Zool. expér. et générale, Sér. 3, T. IX, 1901.
  - 123) VOGT, C., et YUNG, E., Traité d'anatomie comparée pratique, 1888—1894.
  - 124) VOIGT, W., Beiträge zur feineren Anatomie und Histologie von *Branchiodella varians*. Arb. Inst. Würzburg, 1888.
  - 125) WILLEM, V., et MINNE, A., Recherches sur la digestion et l'absorption intestinale. (Livre jubilaire dédié à CHARLES VAN BAMBEKE, Bruxelles 1899.)
  - 126) WILSON, E. B., Embriology of the Earthworm. Journ. of Morph., Vol. III, 1889.
  - 127) — The origin of the mesoblast-bands in Annelids. Journ. of Morph., Vol. IV, 1890.
  - 128) WOLTERECK, R., Trochophora-Studien. I. Ueber die Histologie der Larve der Nordsee und die Entstehung des Annelids bei den *Polygordius*-Arten der Nordsee. Bibl. zool. CHUN, Bd. XIII, H. 34, 1902.
  - 129) — Zur Kopffrage der Anneliden. Verhandl. der Deutschen zool. Gesellsch., 1905.
  - 130) ZIEGLER, H. E., Ueber den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verhandl. der Deutschen zool. Gesellsch., 1898.
-

## Figurenerklärung.

## Allgemeine Buchstabenbezeichnung.

<i>bg</i> Bauchgefäß	<i>lm</i> Längsmuskeln
<i>bga</i> Bauchgefäßanlage	<i>m</i> Muskelfasern
<i>bgw</i> Bindegewebe	<i>mz</i> Muskelzelle
<i>bl</i> Blut	<i>mf</i> Muskelfibrille
<i>bm</i> Bauchmark	<i>mest</i> Mesenterien
<i>chl</i> Chloragogen	<i>mesz</i> Mesodermzellen
<i>dfs</i> Darmblutsinus	<i>rg</i> Rückengefäß
<i>dga</i> Anlage des Darmgefäßnetzes	<i>rm</i> Ringmuskeln
<i>dgn</i> Darmgefäßnetz	<i>Schl</i> Seitenschlinge
<i>dm</i> Darmepithel	<i>Sg</i> Septalgefäße
<i>dmz</i> Darmmuskelzellen	<i>Sng</i> Subneuralgefäß
<i>ds</i> Dissepiment	<i>Snga</i> Subneuralgefäßanlage
<i>h</i> Hämocyten	<i>Snp</i> Somatopleura
<i>Hz</i> Herzen	<i>Splp</i> Splanchnopleura
<i>i</i> Intima	<i>t</i> Typhosolisepithel
<i>kl</i> Klappen, Klappenzellen	<i>tg</i> Typhosolisgefäß
<i>lga</i> Lateralgefäßanlage	<i>vd</i> Vasochoord.

Alle Abbildungen sind mit dem ABESCHEN Zeichenapparat von C. ZEISS entworfen.

## Tafel 10.

Fig. 1—3. *Helodrilus* (*caliginosus* [?]). Lupe-Vergr.

Fig. 1. Ein junger Embryo. Profillage.

Fig. 2. Ein junger Embryo, etwas älteres Stadium. Kopfregion.

Fig. 3. Kopf von einem Embryo auf demselben Stadium, wie in Fig. 2, von oben gesehen mit einer breiten, das Gehirn umgebenden Schlinge.

Fig. 4—5. *Eisenia* (*Allolobophora*) *foetida*. Lupe-Vergr.

Fig. 4. Ein Embryo auf einem vorgerücktem Stadium, kurz vor dem Ausschlüpfen, von oben gesehen.

Fig. 5. Feines Magengefäßsystem in 3 (XVII—XIX) Segmenten, von der Seite dargestellt. (Ungefähr dasselbe Stadium wie beim Embryo auf der Fig. 4.)

## Tafel 11.

*Eisenia* (Allolob.) foetida.

## Entwicklung des Bauchgefäßes.

Fig. 6. Querschnitt. Ein sehr junges Stadium. Die erste Anlage des Bauchgefäßes. Vergr. Ok. 1, Obj. 7 L. PERENYISCHE Flüss., Hämal.-Eosin.

Fig. 7—10. Vier Querschnittete aus derselben Serie. Vergr. Ok. 1, Obj. 7 L. PER. Hämal.-Erythr. Junger Embryo. Die Spaltung der Mesodermstreifen hat schon stattgefunden. Fig. 7. Schnitt vom hinteren Ende. Große Bauchgefäßspalte wird in Fig. 8 allmählich vom Mesoderm umwachsen, (Fig. 9) in der vorderen Körperregion vom Darmepithel durch eine Mesodermzellenschicht getrennt; (Fig. 10) in den vordersten Segmenten findet man noch eine mesodermale Verdickung an der Gefäßwandung unter dem Darmepithel.

Fig. 11—12 Zwei Längsschnitte (aus derselben Serie) durch die Anlage des Bauchgefäßes: Fig. 11 am hintersten Körperende des Embryo, Fig. 12 weiter vorn. Vergr. Ok. 3, Obj. 7 L., PERENYISCHE Flüss., Boraxkarmin-Bleu de Lyon.

Fig. 13. Drei benachbarte Schnitte aus den vordersten Segmenten eines jungen Embryo. Der Schnitt *b* um  $10\ \mu$  mehr nach hinten, der Schnitt *c* um  $10\ \mu$  weiter vorn getroffen, als der Schnitt *a*, auf welchem das Gefäß ohne Lumen zu sein scheint. Vergr. Ok. 3, Obj. 7 L., Eisessig-Sublimat-Hämatoxylin-Eosin.

## Tafel 12.

Fig. 14. Querschnitt durch das Hinterende eines jungen Embryo (Eis. foet.) PER., Hämalaun-Eosin. Vergr. Ok. 5, Obj. C, Zeiß.

## Entwicklung des lateralen Gefäßes.

Fig. 15—19. Fünf Querschnitte aus derselben Serie. (PERENYISCHE Flüss., Boraxkarmin-Bleu de Lyon. — Celloidineinbettung. Vergr. Ok. 1, Obj. 7 L.). Fig. 15 am hinteren Körperende, Fig. 16—19 immer weiter nach vorn.

Fig. 19 a. Das Rückengefäß (= d. lateralen Gefäßes) in den vordersten Segmenten (in der Oesophagusgegend, *oes* Oesophagus). PER.-Boraxkarmin-Bleu de Lyon. Ok. 3, Obj. 7 L. Querschnitt.

Fig. 20—21. Zwei Querschnitte aus derselben Serie durch die Anlage des lateralen Gefäßes. Sublimat. Hämalaun-Erythrosin. Vergr. Ok. 3, Obj. 7 L. Fig. 20 mehr nach hinten, Fig. 21 mehr nach vorn.

## Tafel 13.

Fig. 22. Sagittaler Längsschnitt durch die vordere Körperregion eines ziemlich jungen Embryos. Anlage des Darmgefäßnetzes. PER.-Boraxkarmin-Bleu de Lyon. Ok. 3, Obj. 7 L.



Fig. 23. Sagittaler Längsschnitt durch die mittlere Körperregion eines etwas älteren Embryo als in der Fig. 22. Weitere Entwicklung des Darmgefäßnetzes. PER.-Boraxkarmin-Bleu de Lyon. Ok. 1, Obj. 7 L.

Fig. 24. Horizontaler Längsschnitt aus dem hinteren Körpertheile eines Embryo. Uebergang der Septenwandungen in die Wandungen des Bauchgefäßes. PER.-Hämal.-Erythr. Ok. 3, Obj. 7 L.

Fig. 25. Querschnitt durch das Bauchgefäß mit dem einmündenden Septalgefäß von einem Embryo. PER.-Hämatox.-Eosin. Ok. 3, Obj. 7 L.

Fig. 26. Längsschnitt (horizontal) durch das Dissepiment eines sehr jungen Embryo mit der Spalte für das zukünftige Septalgefäß. PER.-Hämal.-Eosin. Ok. 3, Obj. 7 L.

Fig. 27. Längsschnitt durch zwei Septa mit Septalgefäßen (die im Querschnitte getroffen sind). PER.-Hämal.-Erythr. Ok. 3, Obj. 7 L.

Entwicklung der Gefäße bei *Helodrilus caliginosus*.

Fig. 28. Querschnitt durch das Bauchgefäß mit dem ventralen Mesenterium aus der mittleren Körperregion eines Embryo. PER.-Hämatein-APATHR. Ok. 3, Obj. 7 L.

Fig. 29. Querschnitt durch das Rückengefäß und den Darmblutsinus. Mittlere Körperregion. PER.-Boraxkarmin-Pikrinsäure. Vergr. Ok. 3, Obj. CC. Zeiß.

Fig. 30. Ein Teil des Blutsinus im Querschnitte, vom Darmepithel abgehoben. Mittlere Körperregion. PER.-Boraxkarmin-Pikrinsäure. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 1 Zeiß.

Fig. 31. Querschnitt durch das Rückengefäß und das Typhlokolisgefäß. Mittlere Körperregion. PER.-Boraxkarmin-Pikrinsäure. Ok. 0, Imm.  $\frac{1}{12}$  Zeiß ( $\frac{1}{2}$  der ursprüngl. Größe).

#### Tafel 14.

Fig. 32—35. Entwicklung des Subneuralgefäßes. Querschnitte.

Fig. 32. Erste Anlage des Subneuralgefäßes zwischen den Bauchmarkshälften — ein sehr junger Embryo (Eis. foet.). PER.-Hämal.-Eosin. Vergr. Ok. 1, Obj. 7 L.

Fig. 33. Etwas älteres Stadium. Das Gefäß ist schon fast differenziert (Eis. foet.). Sublimat-Boraxkarmin-Bleu de Lyon. Ok. 1, Obj. 7 L.

Fig. 34. Sehr junges Subneuralgefäß (*Helodr. calig.*). Subl.-Boraxkarmin-Bleu de Lyon. Ok. 1, Obj. 7 L.

Fig. 35. Das Subneuralgefäß aus einem jungen *Helodrilus caliginosus*. ZENKERSCHE Flüss., Boraxkarmin.

Fig. 36—37. Entwicklung des Chloragogens. Zwei Querschnitte durch das Lateralgefäß (aus derselben Serie). PER.-Hämat.-Eosin. Vergr. Ok. 3, Obj. 7 L. Fig. 36 mehr nach hinten, Fig. 37 weiter vorn.

Fig. 38. Das Chloragogen beim jungen Wurm aus den vorderen Körpersegmenten. PER.-Boraxkarmin-Bleu de Lyon. Vergr. Ok. 4, Obj. DD. Zeiß.

Fig. 39. a) Querschnitt durch das Bauchgefäß mit einem im Innern liegenden Hämocyten. Sehr junges Stadium (Eis. foet.). Vergr. Ok. 3, Obj. 7. b) Hämocyt im Diasterstadium bei starker Vergrößerung. PER.-Boraxkarmin-Bleu de Lyon. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 5, Zeiß.

Fig. 40. a) Querschnitt durch das Bauchgefäß eines Embryo von *Eisenia foetida* mit 2 Hämocyten im Innern. b) Große runde Zelle. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 5, Zeiß. c) Hämocyt im Muttersternstadium. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 5, Zeiß. PER.-Hämal.

### Klappenbildung.

Fig. 41. Erste Anlage der Klappe. Querschnitt durch das Rückengefäß von einem Embryo (*Helodr. calig.*). Mittlere Körperregion. Vergr. Ok. 3, Obj. 7 L. Hämatein.

Fig. 42. Längsschnitt (horizont.) durch den unteren Teil eines jungen Rückengefäßes (3 Segmente) mit Klappen. Der Schnitt ist etwas schief getroffen. Versilberung (BERGH), Hämalau-Eosin. Vergr. Ok. 3, Obj. 7 L.

Fig. 43. Querschnitt durch das Rückengefäß mit Klappen (von einem ausschlüpfenden Tiere). Rechte Klappe steht noch in Verbindung mit der äußeren Chloragogenschicht. Vergr. Ok. 5, Obj. C, Zeiß. PER.-Hämatox.-Rubin.

Fig. 44. Horizontaler Längsschnitt durch eine einfache Klappe (in der Seitenschlinge). PER.-Boraxkarmin-Pikrinsäure. Vergr. Ok. 1, Obj. 7 L.

Fig. 45. Mitotische Teilung der splanchnischen Zellen. Stück aus einem Querschnitte durch den Darm mit der innen anliegenden Splanchnopleura. Vergr. Ok. 4, Imm.  $\frac{1}{12}$ , Zeiß. PER.-Boraxkarmin.

### Tafel 15.

Fig. 46. Umwandlung der Splanchnopleurazellen in die Darmmuskelzellen. 3 Querschnitte durch den Darm mit der ihm anliegenden Splanchnopleura: a) am hinteren Körperteile; b—c) immer weiter vorn. In c sind schon die Muskelfasern zu beobachten. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 5, Zeiß.

### *Stercutus niveus.* (Histologie.)

Fig. 47. Längsschnitt durch das Rückengefäß. Mittlere Körperregion. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, Zeiß. Hämal.-VAN GIESON.

Fig. 48. Längsschnitt durch das Rückengefäß (1 Segment) mit dem im Inneren liegenden Vasochord. Hämal.-VAN GIESON. Vergr. Ok. 3, Obj. 7 L.

Fig. 49. Querschnitt durch das Rückengefäß mit dem Vasochord. Hämal.-VAN GIESON. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4.

Fig. 50. Längsschnitt (sagit). Uebergangsstelle des Darmblutsinus in das Rückengefäß, zugleich Ursprungsstelle des Vasochords. Hämal.-VAN GIESON. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 2.

Fig. 50a. Querschnitt durch den Darmblutsinus und das Rückengefäß. Hämal.-VAN GIESON. Vergr. Ok. 3, Obj. 7 L.

Fig. 51. Querschnitt durch das Rückengefäß mit Vasochord und durch den Sinus. Eisenhämat.-Eosin. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 2.

Fig. 52. Darmmuskulatur, Längsschnitt. Eisenhämat.-Eosin. Vergr. Ok. 3, Obj. 7 L.

Fig. 53—54. Zwei Längsschnitte durch das Vasochord. Vergr. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4. Fig. 53 Hämal.-VAN GIESON. Fig. 54 Eisenhämat.-Eosin (Anfangsstelle des Vasochords).

Fig. 55. Querschnitt durch das Bauchgefäß. Mittlere Körperregion. Eisenhämat.-Eosin. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4.

#### Tafel 16.

Fig. 56. Querschnitt durch den unteren Teil des Blutsinus und das Bauchgefäß (jung. Exemplar). Ringmuskulatur deutlich. Eisenhämat.-Eosin. Ok. 3, Obj. 7.

Fig. 57. Querschnitt durch einen Blutsinusteil. Längsmuskelfasern deutlich. Eisenhämat.-Eosin. Ok. 3, Obj. 7 L.

Fig. 58. Querschnitt durch das Bauchgefäß und den Blutsinus. Eisenhämat.-Eosin. Ok. 3, Obj. 7 L.

Fig. 59. Querschnitt durch das Bauchgefäß und den Blutsinus. Hämal.-VAN GIESON. Ok. 3, Obj. 7 L.

Fig. 60—61. Darmepithelzellen. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, Zeiß. Fig. 60 — im Längsschnitte. Hämal.-VAN GIESON. Fig. 61 — im Querschnitte. Eisenhämat.-Eosin.

#### Enchytraeus adriaticus.

Fig. 62—63. Zwei Längsschnitte (sagit.) durch das Bauchgefäß. Eisenhämat.-Eosin. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4. Fig. 62 weiter hinten, Fig. 63 mehr nach vorn.

Fig. 64. Querschnitt durch das Bauchgefäß und einen Teil des Sinus. Hämat.-VAN GIESON. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 2.

Fig. 65. Eine (Muskel-?) Zelle aus dem Bauchgefäße. Hintere Körperregion. Eisenhämat.-Eosin. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4.

Fig. 66. Längsschnitt durch das Rückengefäß. Mittlere Körperregion. Eisenhämat.-Eosin. Ok. 6, Obj. C, Zeiß.

Fig. 67. Querschnitt durch den Darm und den Sinus, welcher sich vom letzteren abgehoben hat. Eisenhämat.-Eosin. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4.

Fig. 68. Zwei Kerne von verschiedenen Darmepithelzellen: a) einer „Ersatzzelle“, b) einer Nährzelle. Eisenhämat.-Eosin. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4.

#### Enchytraeus vom Schwarzen Meer.

Fig. 69—71. Drei Längsschnitte durch den Darmblutsinus. Die zwei ersten Abbildungen mehr nach vorn, die letztere nach hinten. Eisenhämat.-Erythr. Ok. 3, Obj. 7 L.

*Euenchytraeus bisetosus.*

Fig. 72. Querschnitt durch einen Teil des Darmblutsinus. Hämal.-VAN GIESON. Ok. 3, Obj. 7 L.

Fig. 73. Eine (Muskel-?) Zelle aus dem Bauchgefäß. Hinteres Segment. Eisenhämat.-Erythr. Ok. 3, Obj. 7 L.

Fig. 74. Querschnitt durch das Bauchgefäß. Mittlere Körperregion. Eisenhämat.-Eosin. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4.

## Tafel 17.

*Eisenia foetida.*

Fig. 75—76. Querschnitte durch den Darmblutsinus und das Darmgefäßnetz (d. Typhlosolisregion). Hämal.-VAN GIESON. Fig. 75 Imm.  $\frac{1}{2}$ , Ok. 4 Z. Fig. 76 Ok. 3, Obj. 7 L.

Fig. 77. Querschnitt durch das Bauchgefäß. Mittlere Körperregion. Chromsubl. (VEJDovsky)-Eisenhämat.-Eosin. Ok. 3, Obj. 7 L.

Fig. 78. Querschnitt durch das Rückengefäß mit der einmündenden Seitenschlinge (im Längsschnitte getroffen) und den Klappenzellen. Hämal.-VAN GIESON. Ok. 3, Obj. 7 L.

Fig. 79. Ein Stück der Rückengefäßwandungen im Querschnitte. Die Ringmuskeln direkt der Intima anliegend. Hämal.-VAN GIESON. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, Zeiß.

Fig. 80. Bildung der Längsmuskeln im Rückengefäße (aus einem Querschnitte). Hämal.-VAN GIESON. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, Zeiß.

Fig. 81—82. Querschnitte durch das Rückengefäß. (Vordere Körperregion.) Fig. 81 ein kleiner Teil des Gefäßes, Fig. 82 fast das ganze Gefäß mit Klappenzellen. Hämal.-VAN GIESON. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, Zeiß.

## Tafel 18.

*Pheretima rodericensis.*

Fig. 83—84. Zwei Querschnitte durch das Rückengefäß. Fig. 83 durch die vordere Körperregion, Fig. 84 durch die mittlere Körperregion. Eisenhämat.-Eosin. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4.

Fig. 85—86. Zwei Querschnitte durch das Bauchgefäß: Fig. 85 durch die vordere Körperregion, Fig. 86 durch die hintere Körperregion. Hämal.-VAN GIESON. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4.

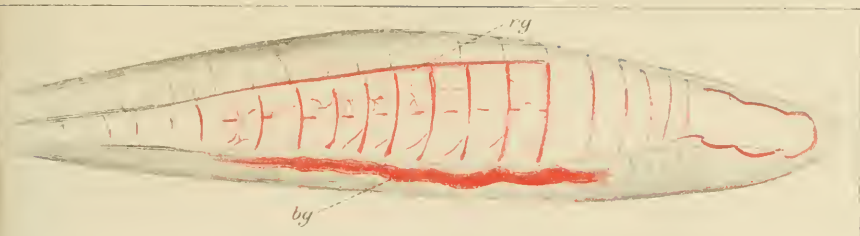


Fig. 1.

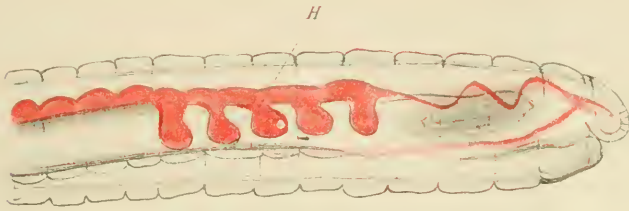


Fig. 2.

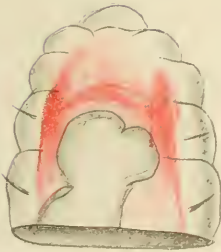


Fig. 3.

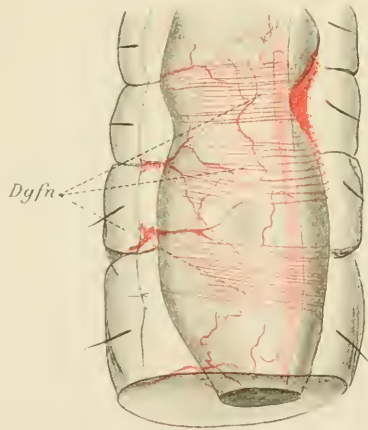


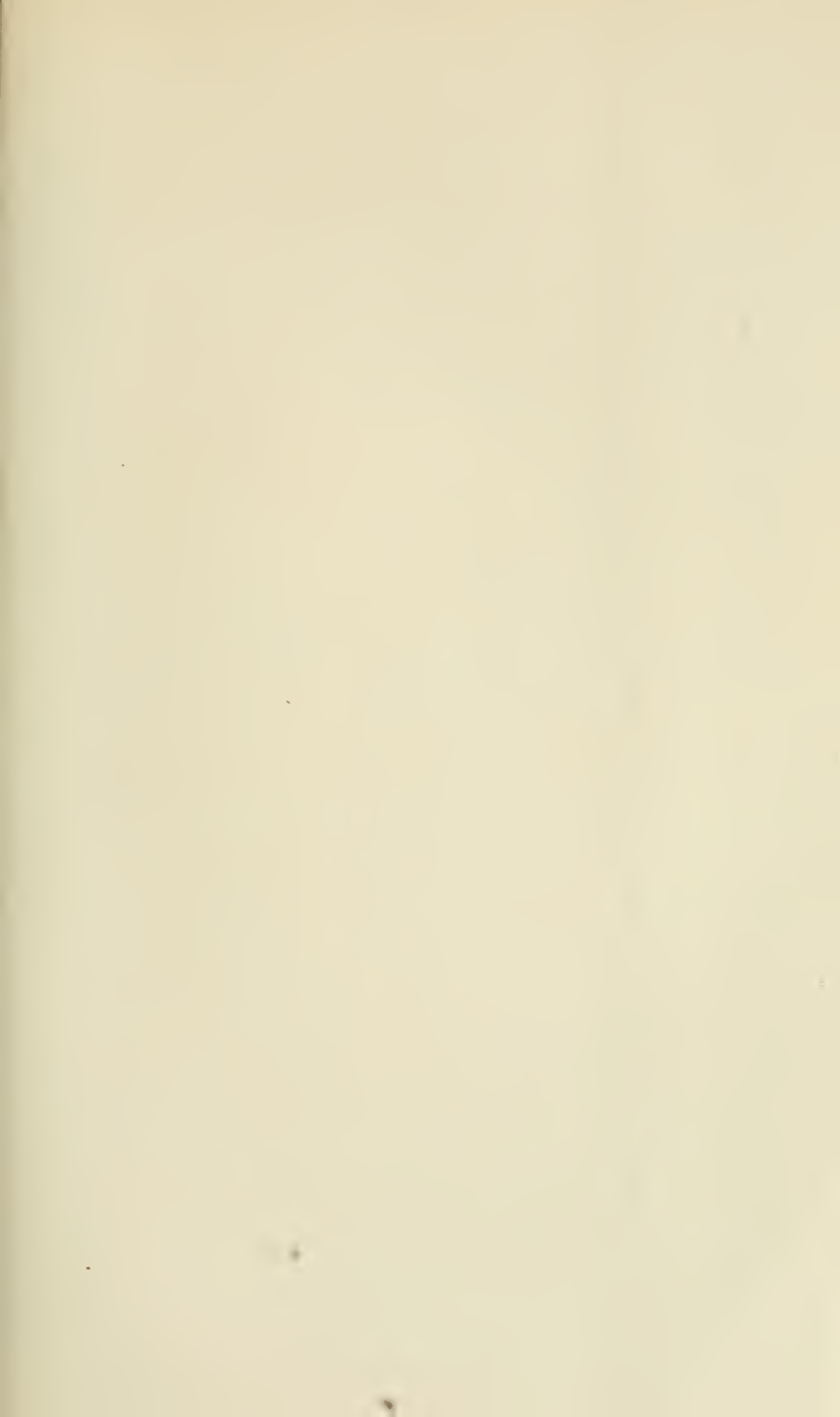
Fig. 5.

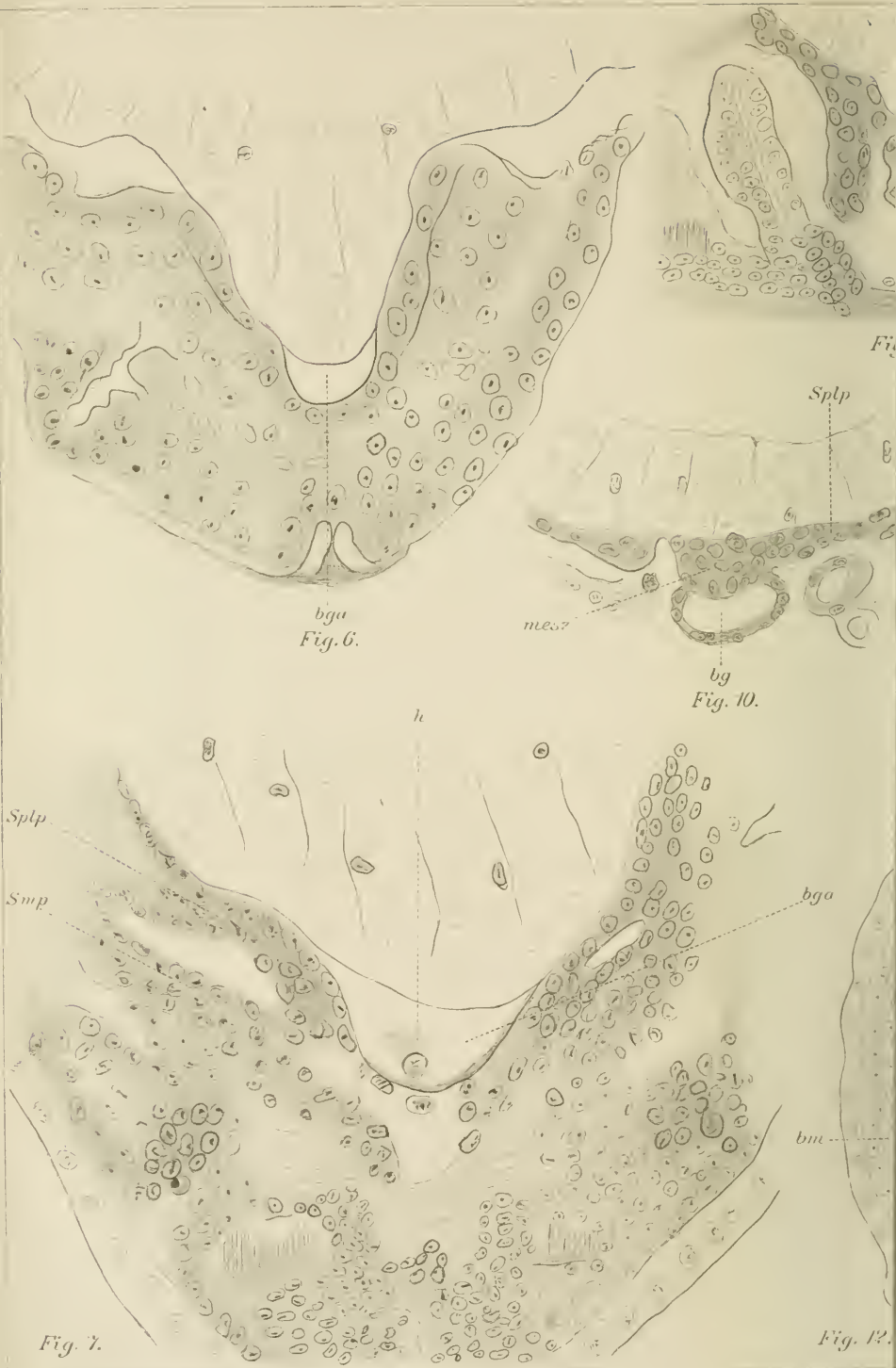


Fig. 4.

H







*bga*  
Fig. 6.

*bg*  
Fig. 10.

Fig. 7.

Fig. 12.



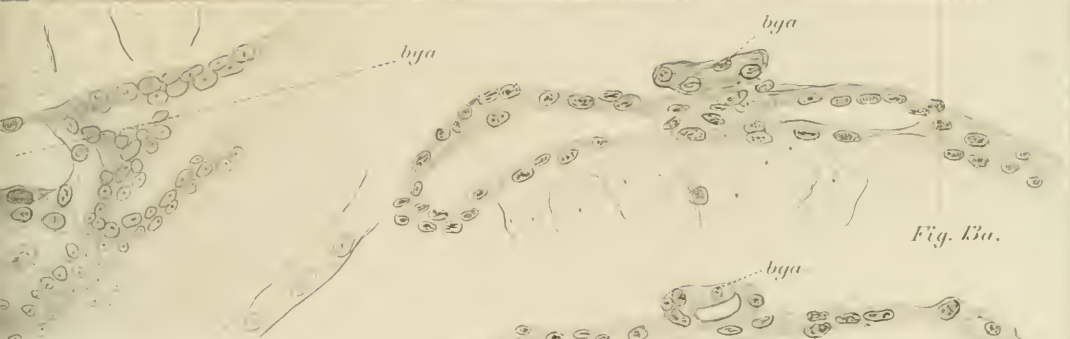


Fig. 13a.

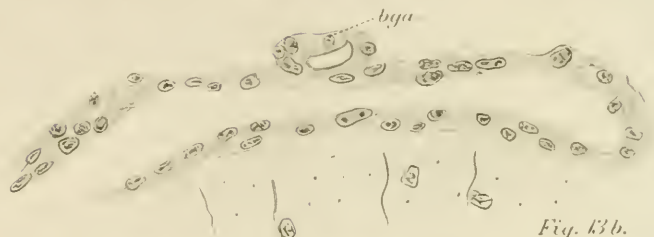


Fig. 13b.

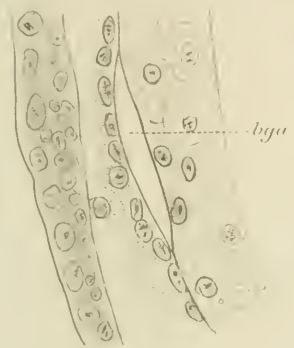


Fig. 11.



Fig. 13c.

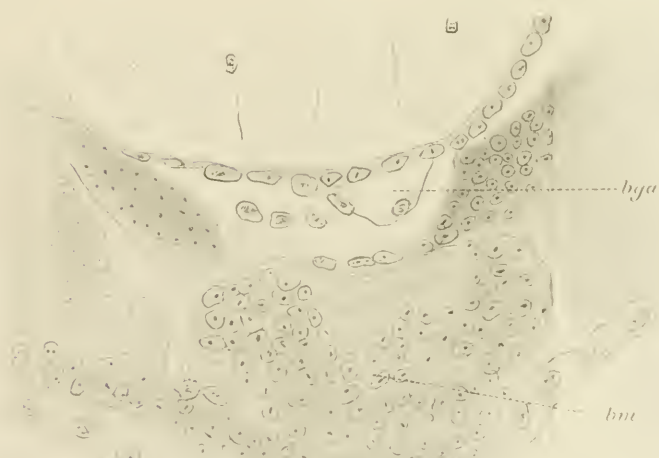
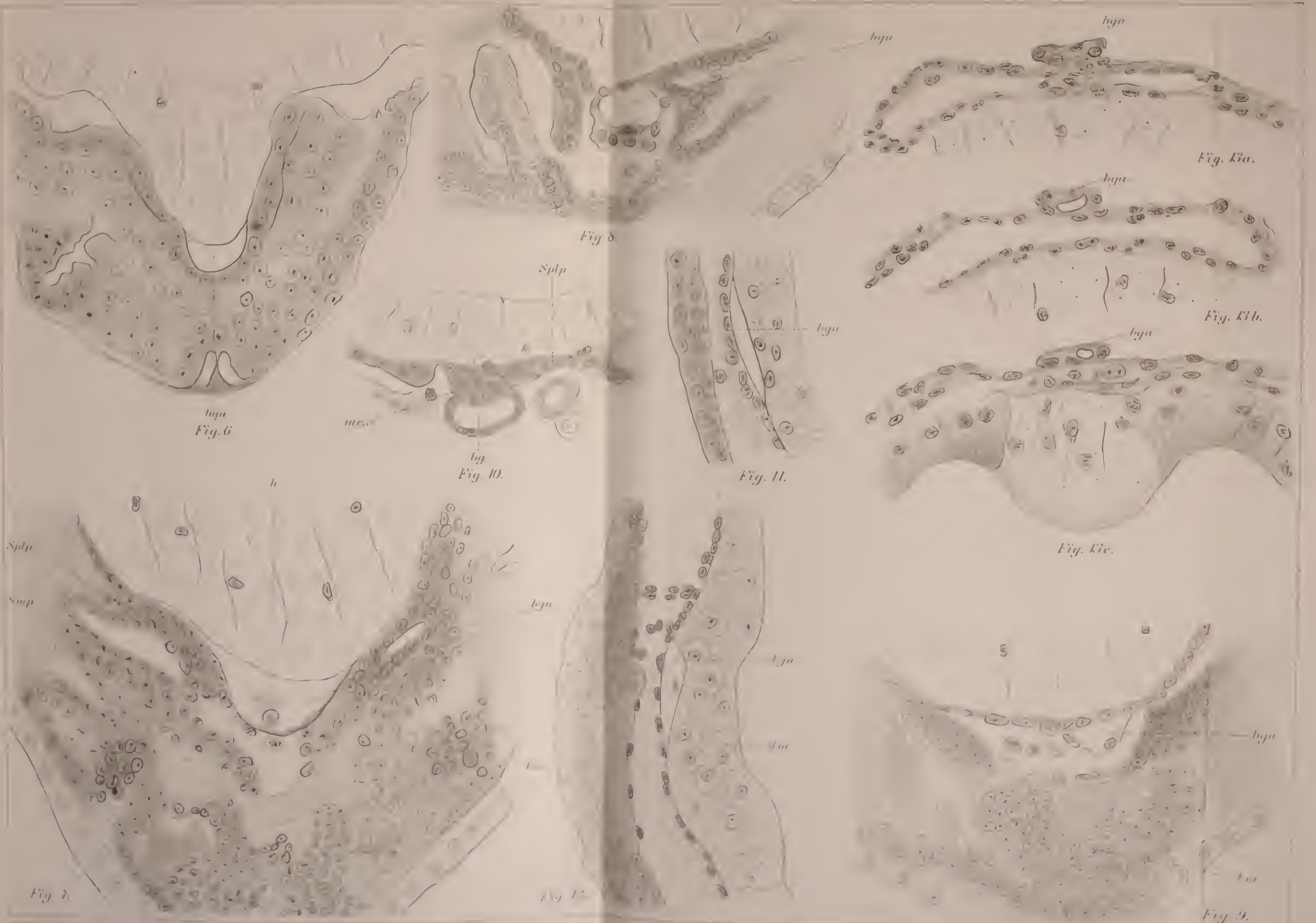


Fig. 9.





*hju*  
Fig. 6

Fig. 8.

*Spip*

*me.*

*hju*  
Fig. 10.

Fig. 11.

*hju*

Fig. 12a.

Fig. 12b.

Fig. 12c.

*Spip*

*Snp*

Fig. 7.

Fig. 9.

*lmu*

*lmu*

Fig. 13.

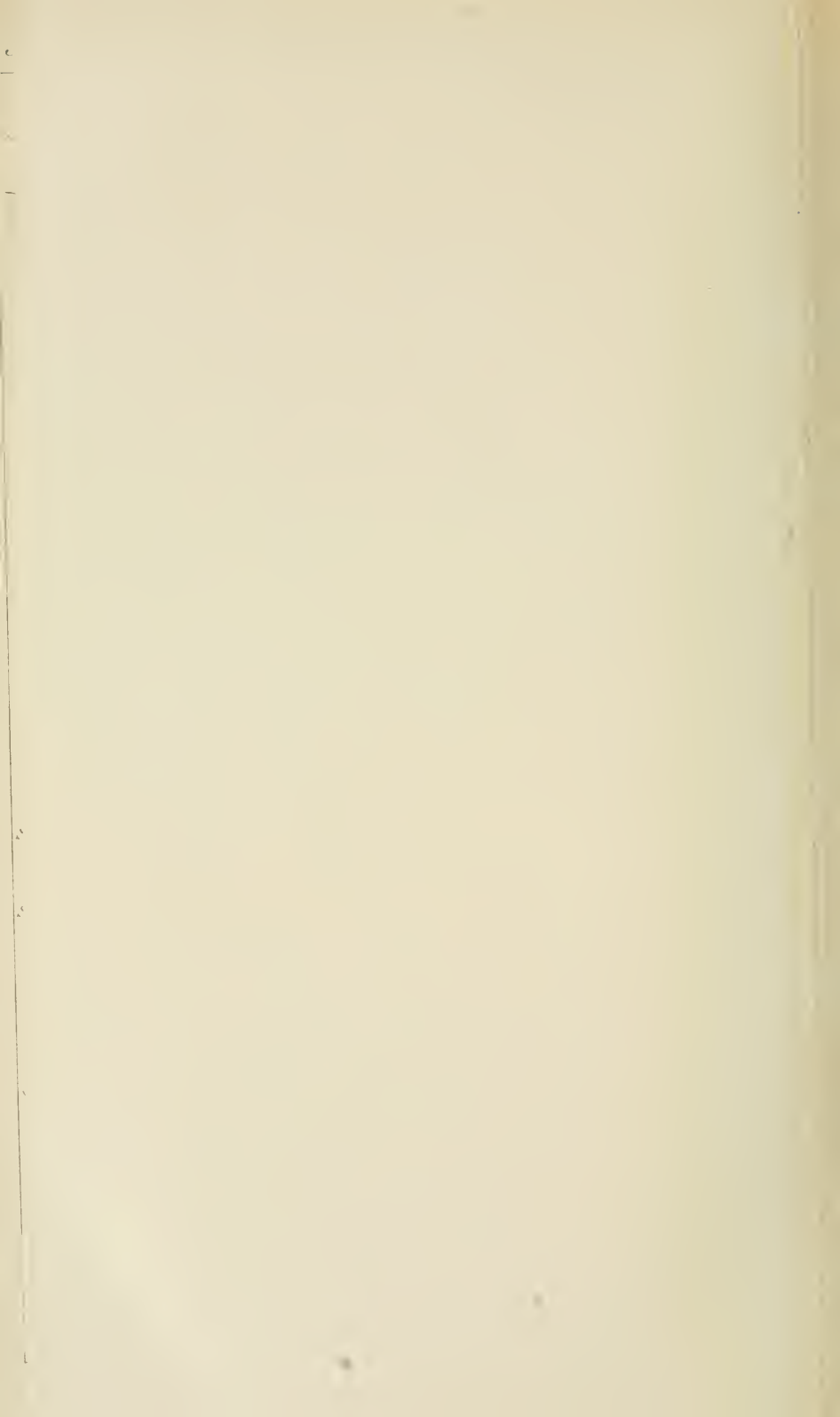






Fig. 14.

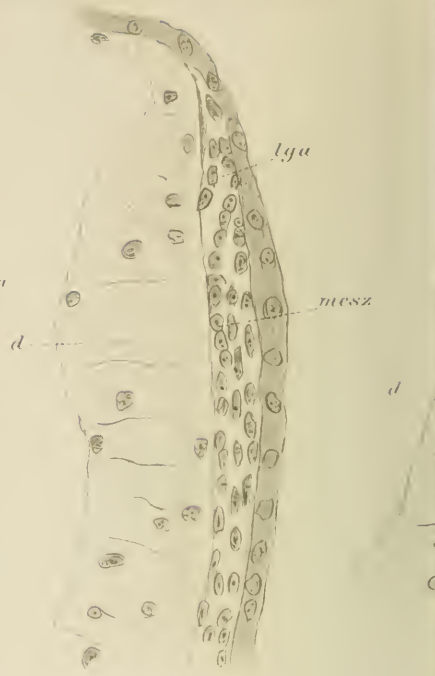


Fig. 15.

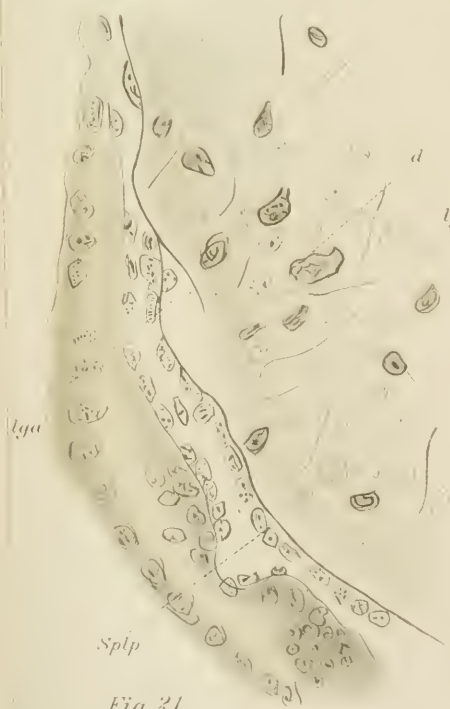


Fig. 16.

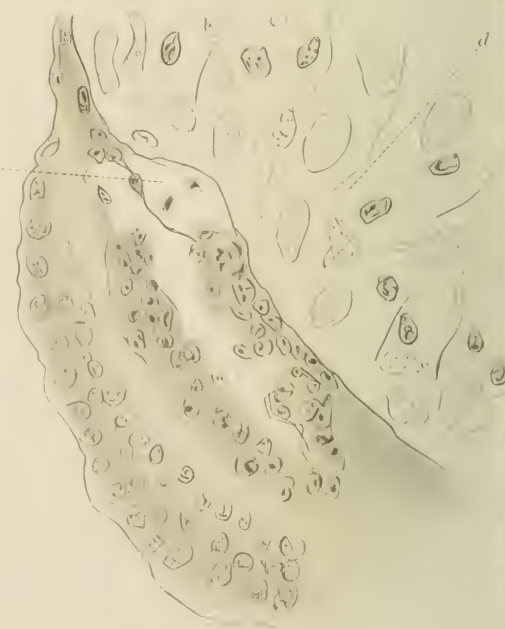


Fig. 17.

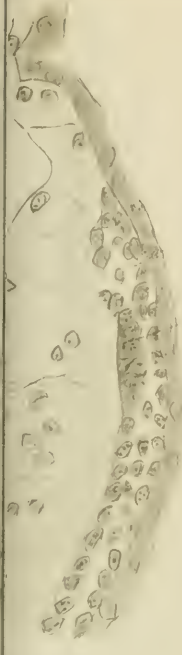


Fig. 16.



Fig. 17.

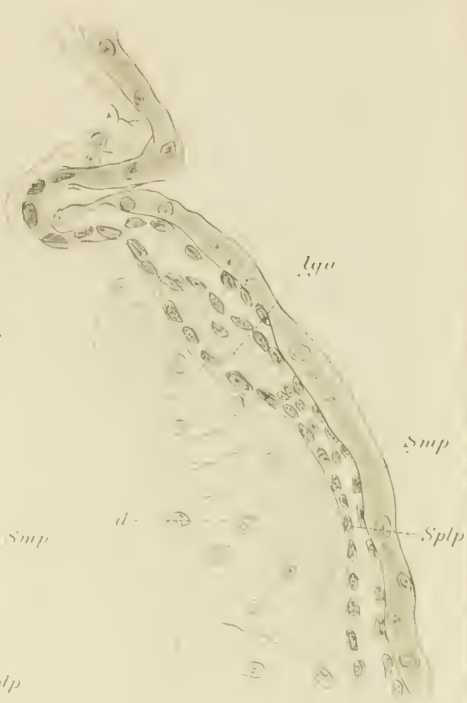


Fig. 18.



Fig. 19

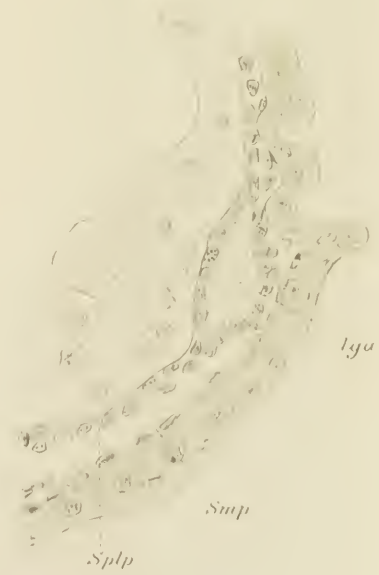


Fig. 19





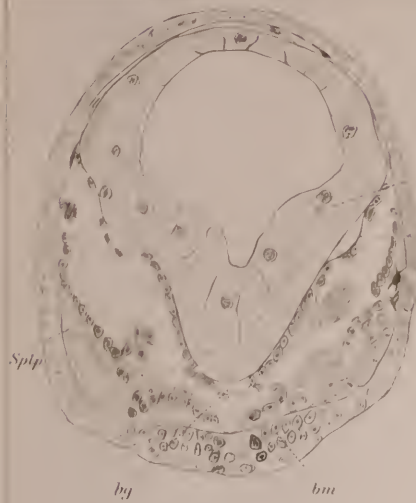


Fig. 14.

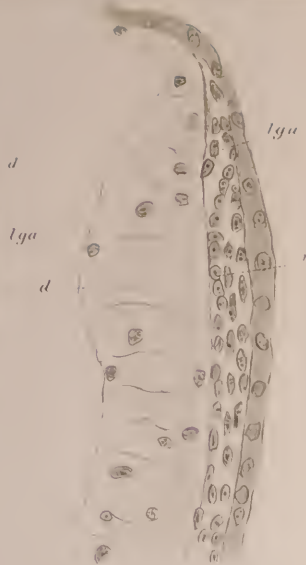


Fig. 15.

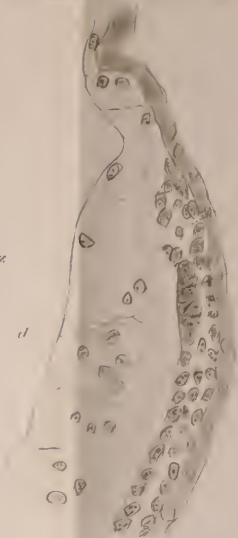


Fig. 16.

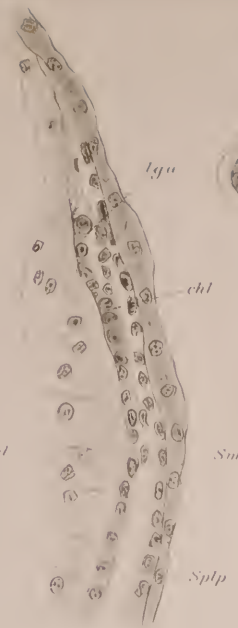


Fig. 17.



Fig. 18.

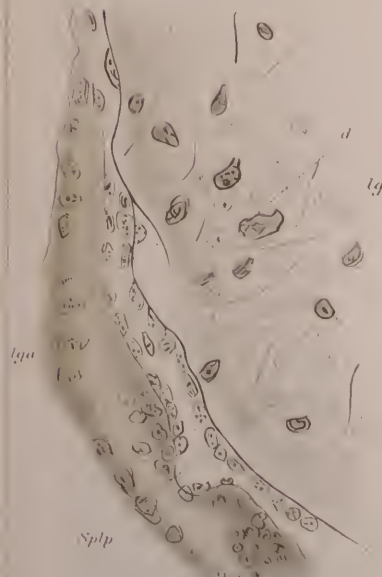


Fig. 19.



Fig. 20.



Fig. 19.

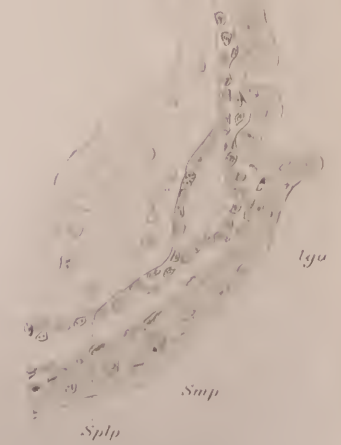
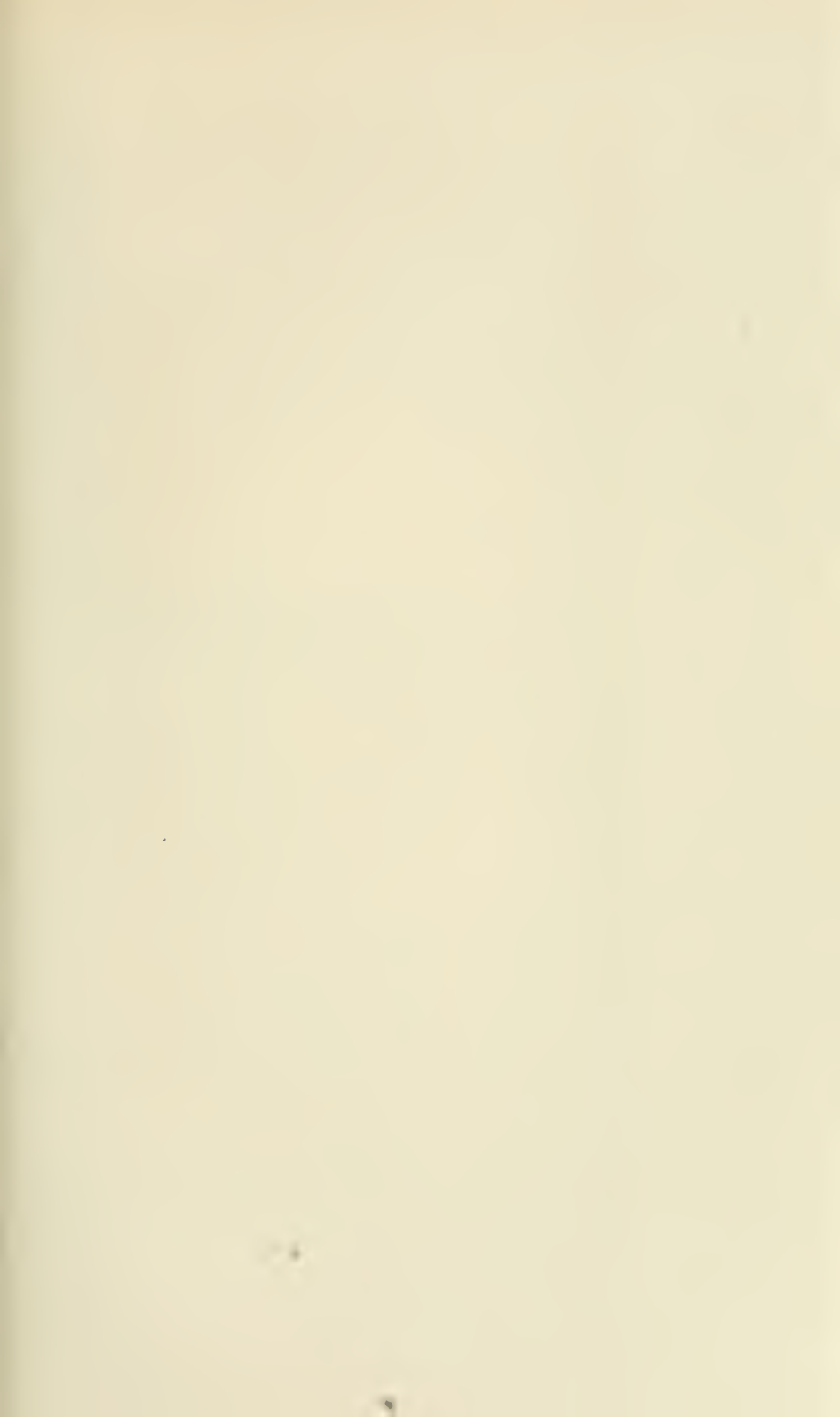


Fig. 19.





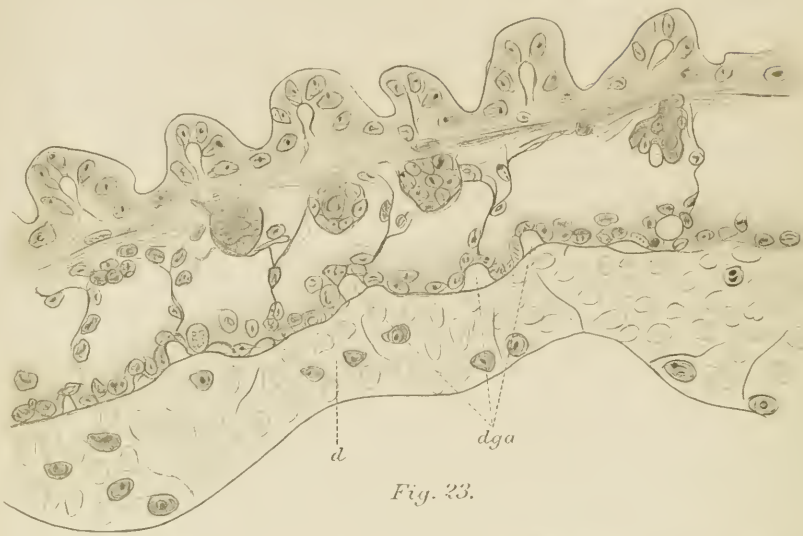


Fig. 23.

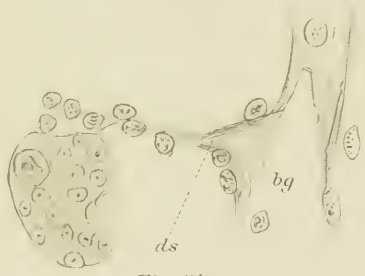


Fig. 24.

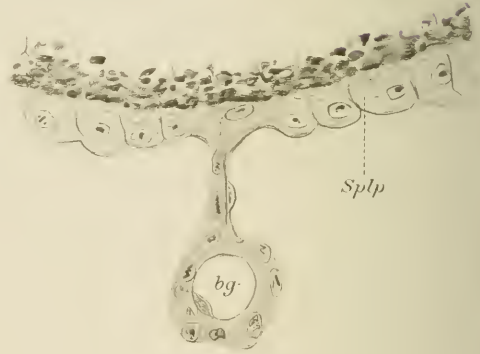


Fig. 28.



Fig. 22.

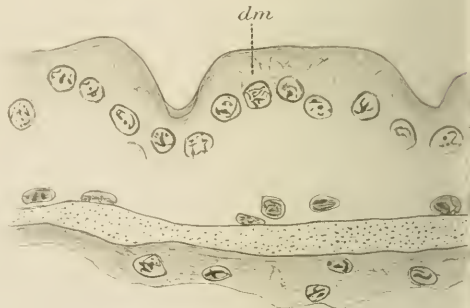
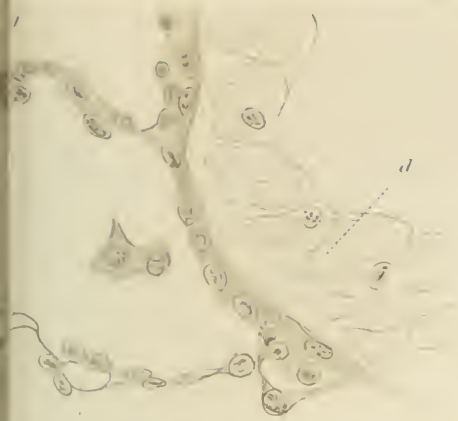


Fig. 30.



sg  
Fig. 27.



Fig. 29.

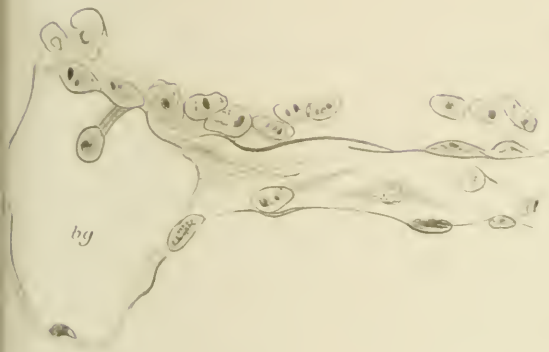


Fig. 25.

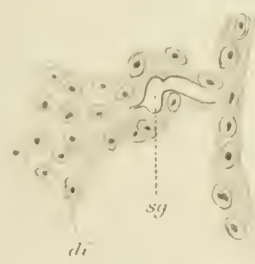
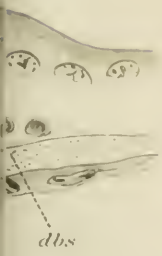


Fig. 26.



dbs

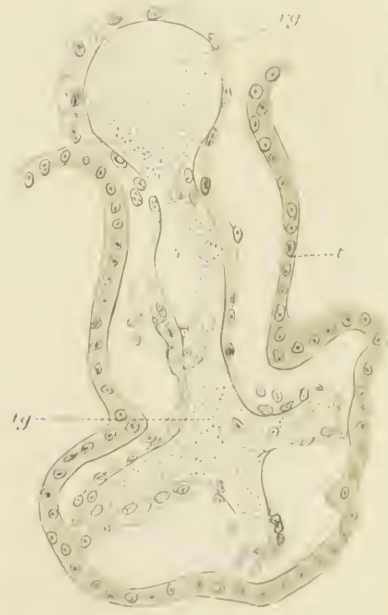


Fig. 31.



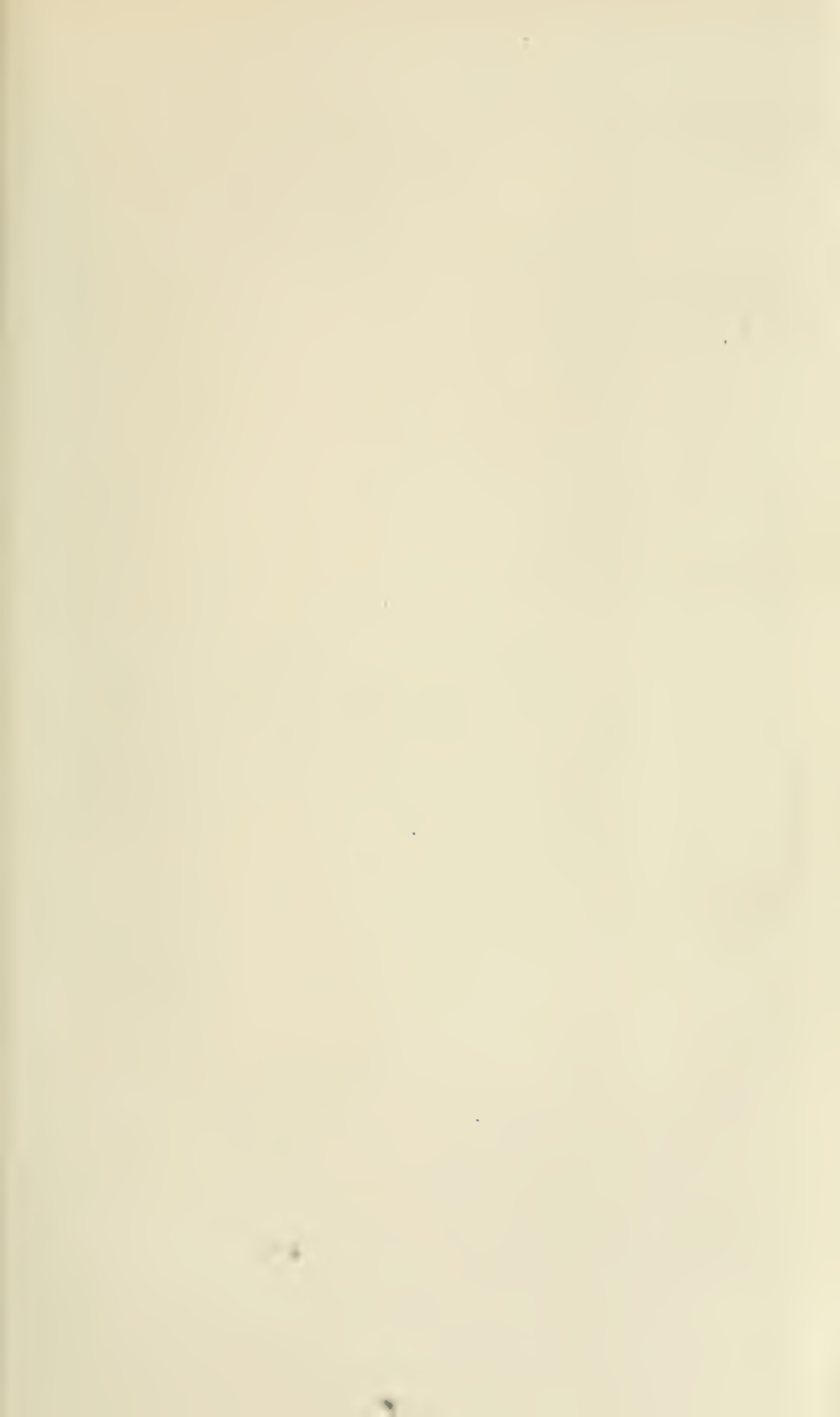








Fig. 23.

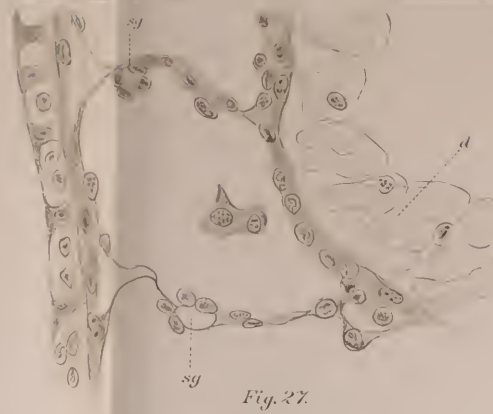


Fig. 27.

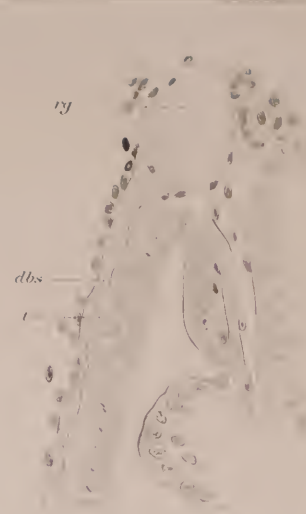


Fig. 29.

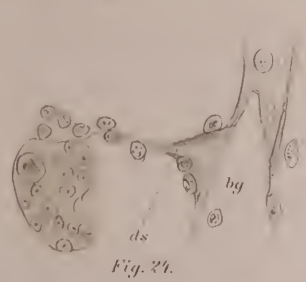


Fig. 24.

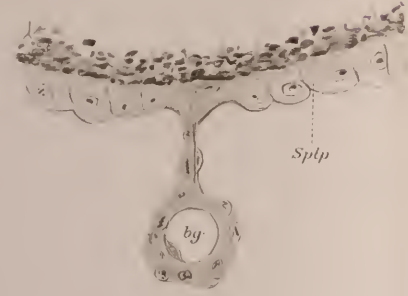


Fig. 28.

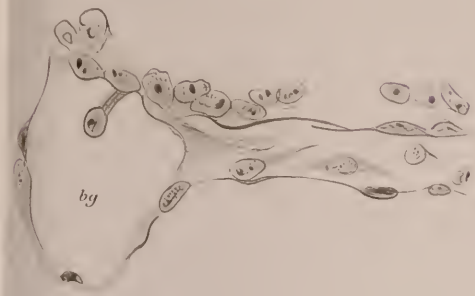


Fig. 25.



Fig. 22.

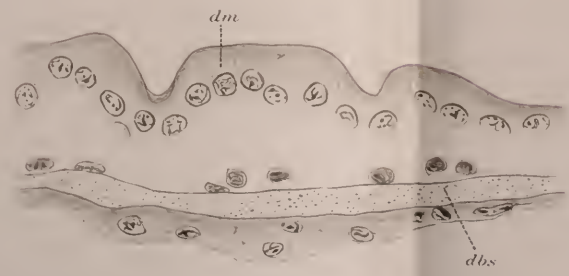


Fig. 30.

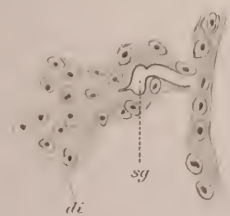


Fig. 26.

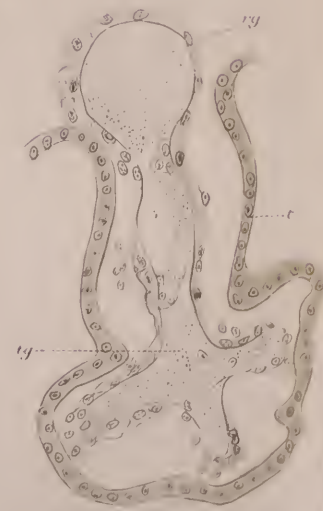


Fig. 31.





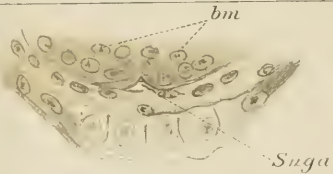
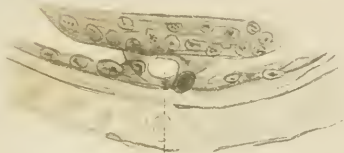
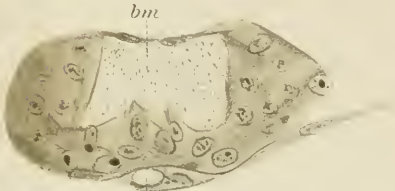


Fig. 32.



Sug  
Fig. 33.



Sug  
Fig. 34.



Sug  
Fig. 35.

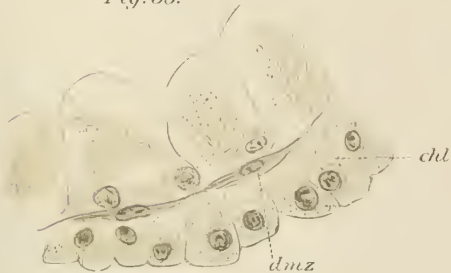


Fig. 38.

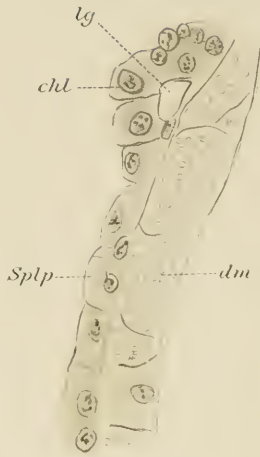


Fig. 36.

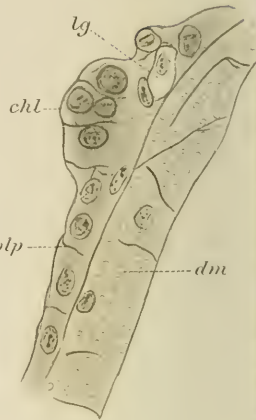


Fig. 37.

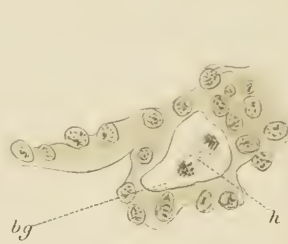


Fig. 39a.

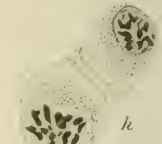


Fig. 39b.



Fig. 40a.

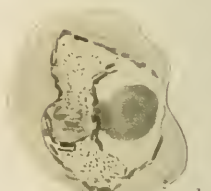


Fig. 40b.



Fig. 40c.

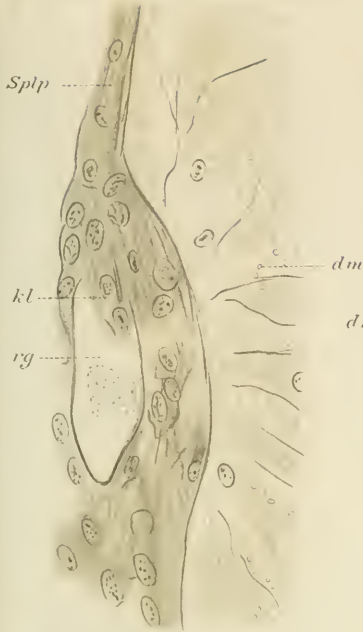


Fig. 41.

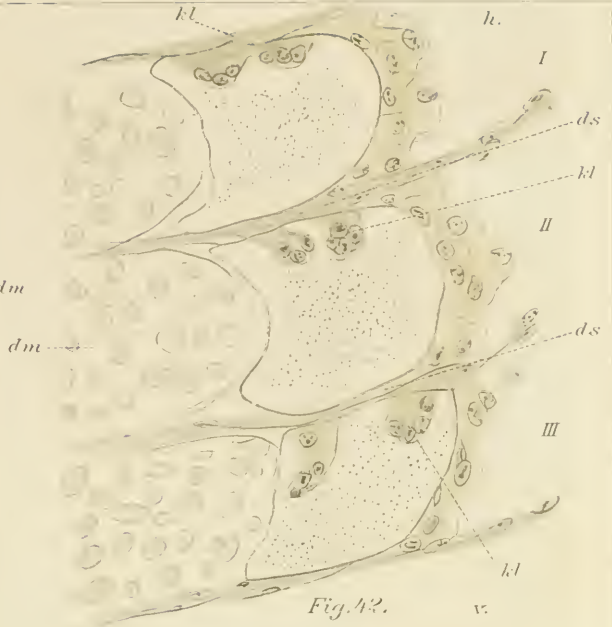


Fig. 42.



Fig. 45.



Fig. 44.



Fig. 43.



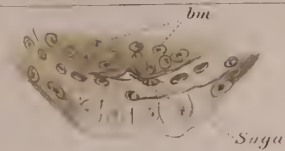


Fig. 32.



Fig. 33.

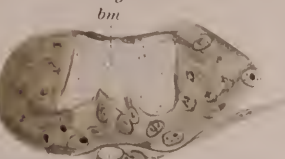


Fig. 34.



Fig. 35.

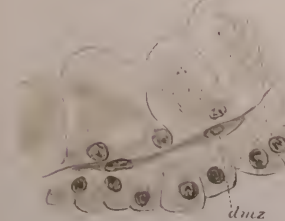


Fig. 38.

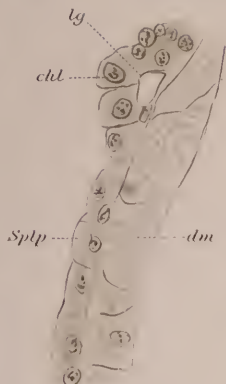


Fig. 36.

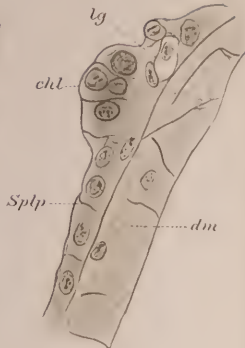


Fig. 37.

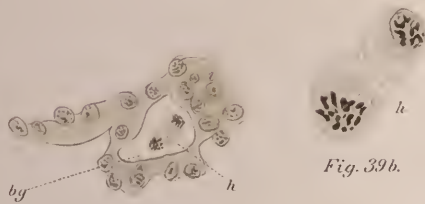


Fig. 39a.



Fig. 39b.



Fig. 40a.



Fig. 40b.



Fig. 40c.



Fig. 41.

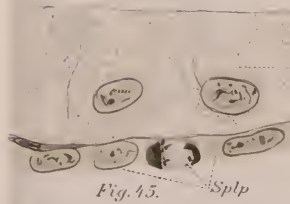


Fig. 45.

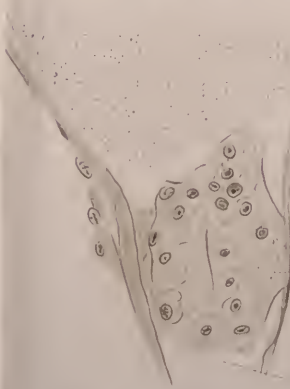


Fig. 44.

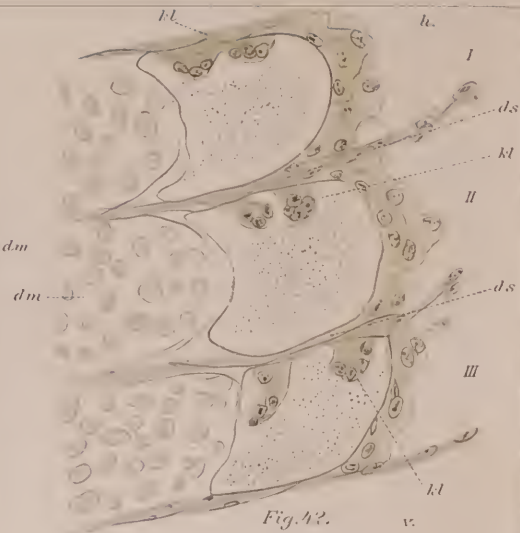


Fig. 42.

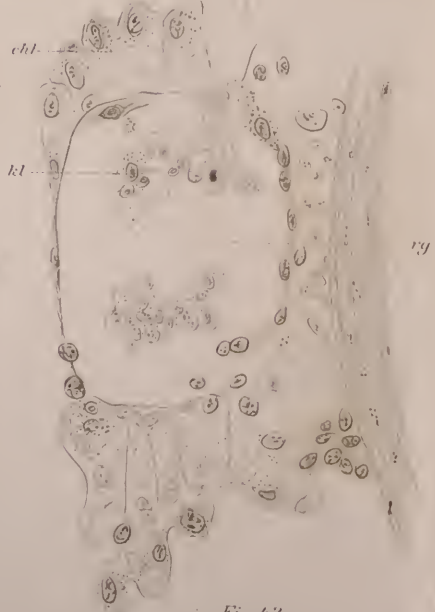
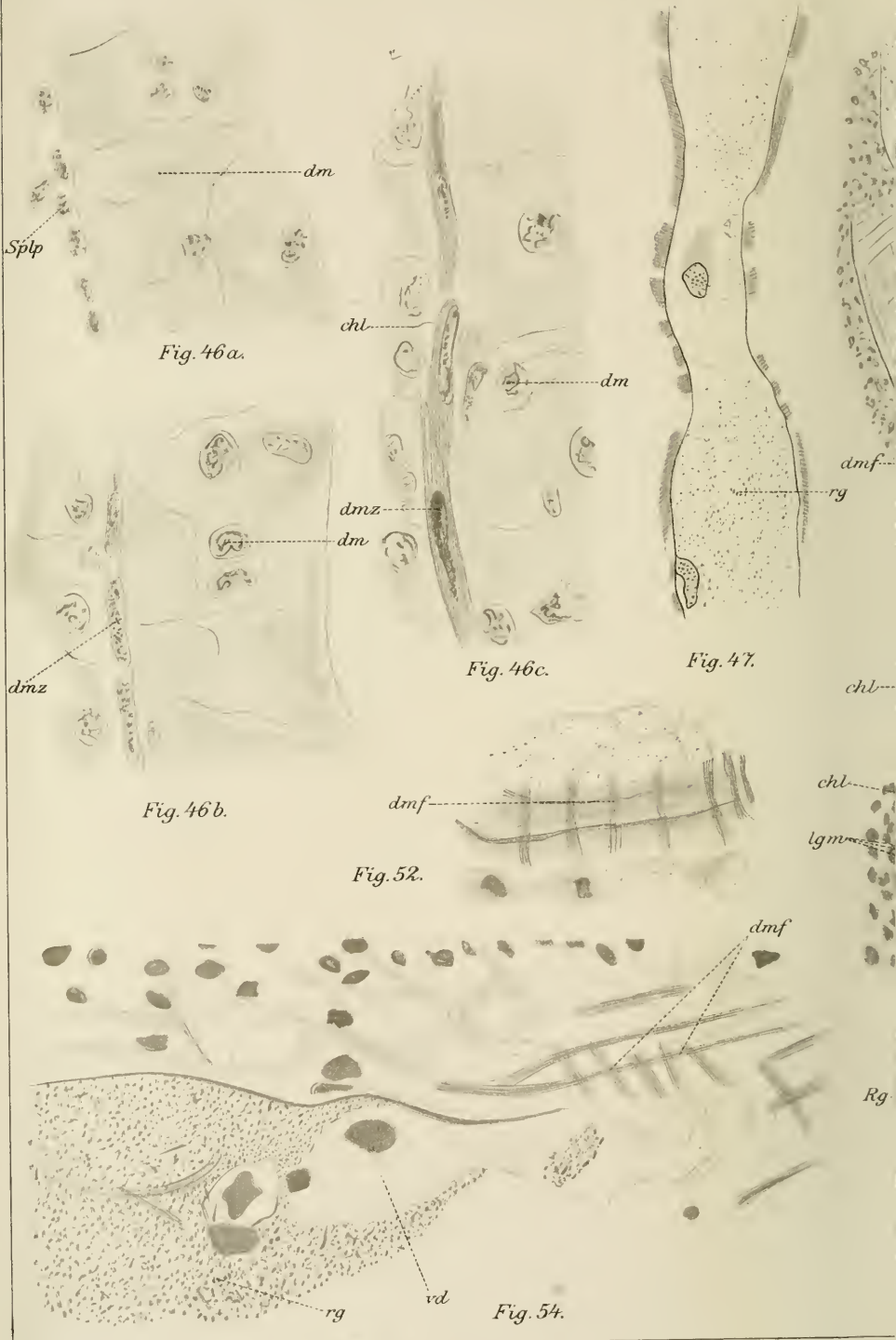


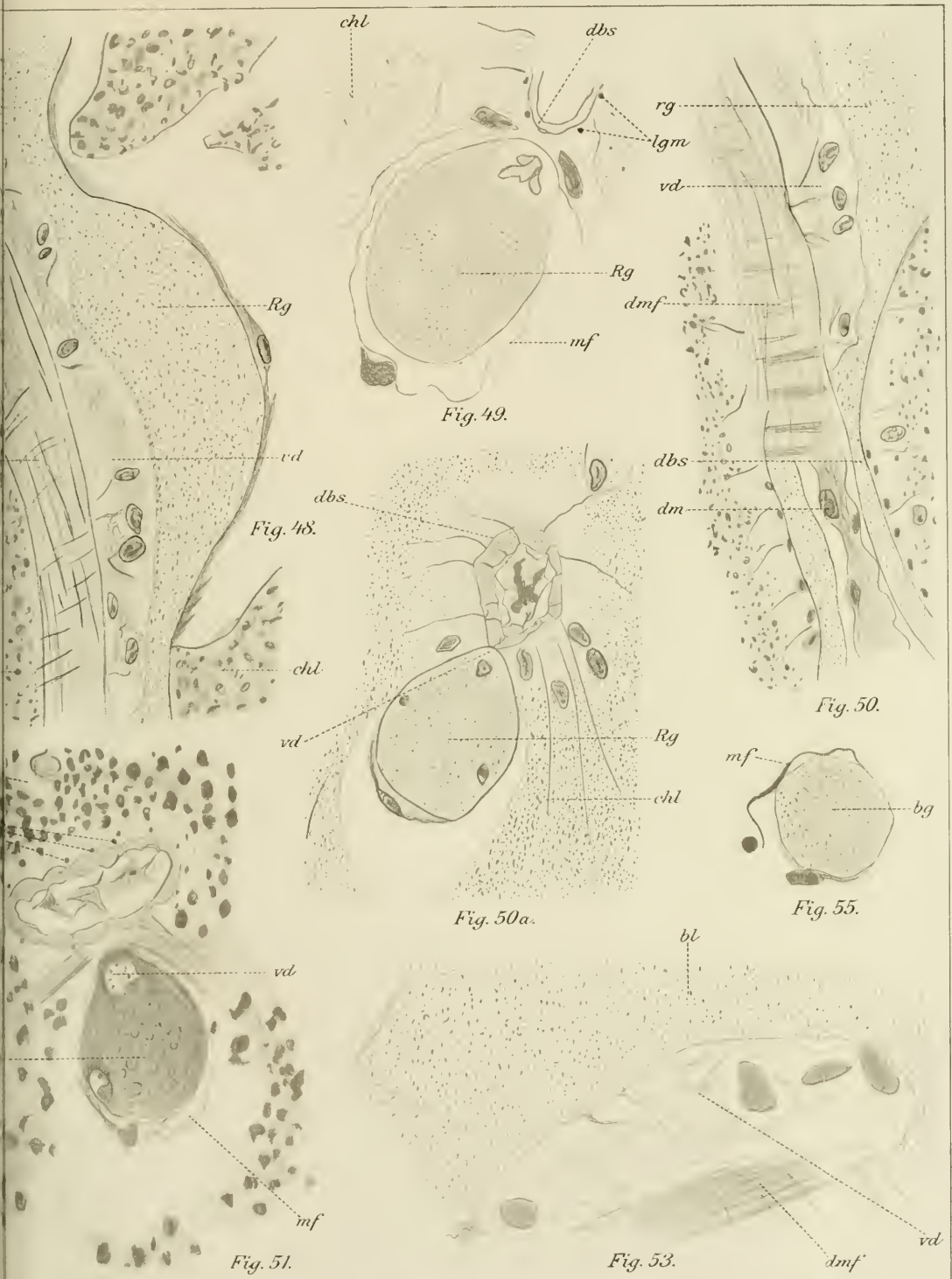
Fig. 43.



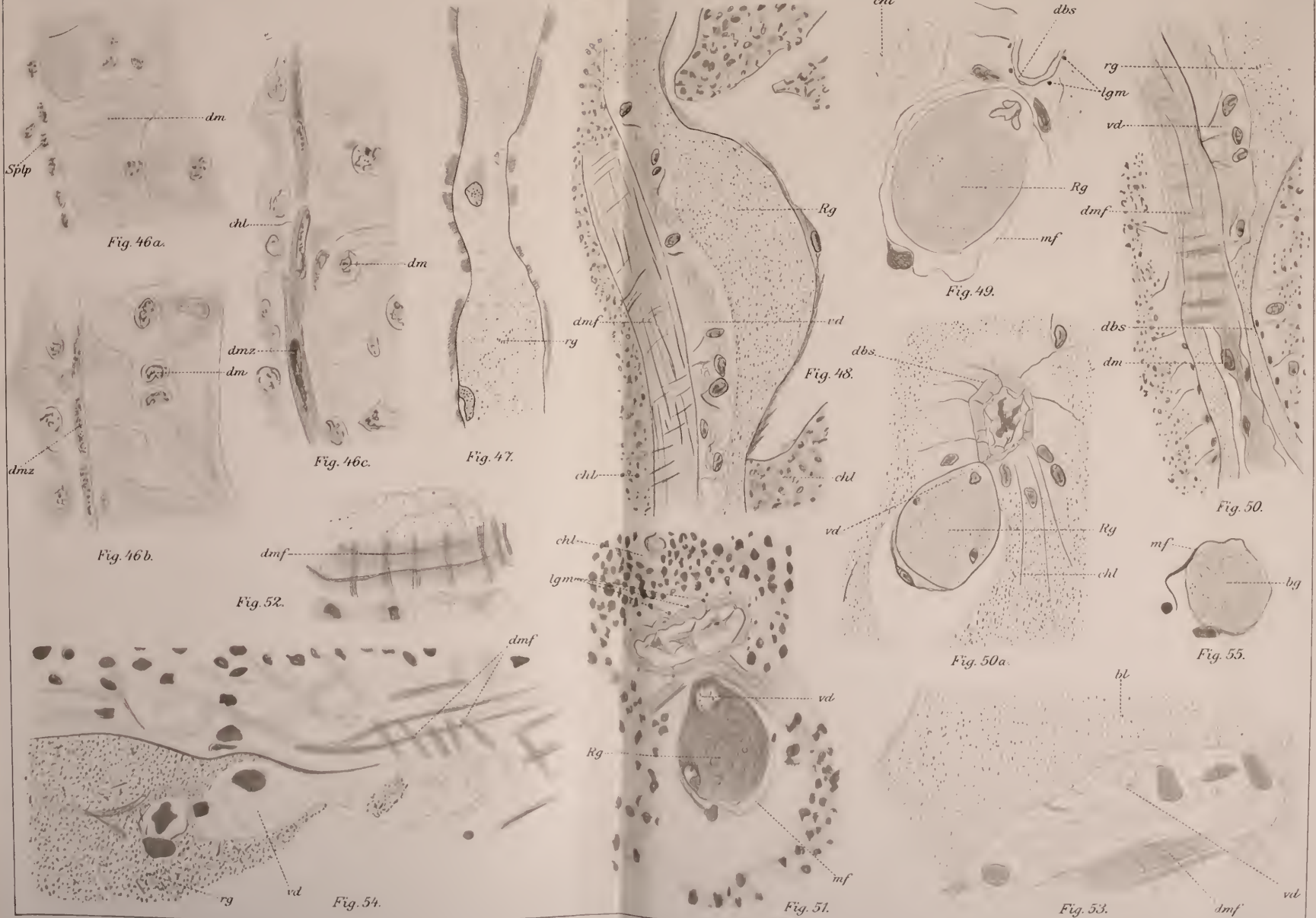
















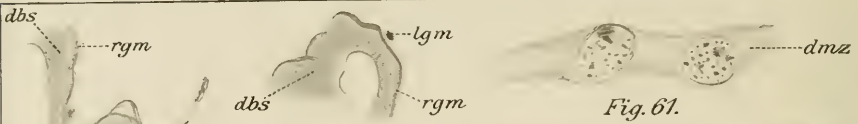


Fig. 57.

Fig. 61.

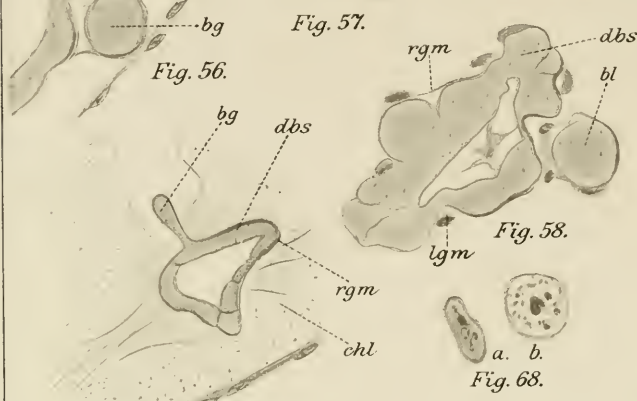


Fig. 56.

Fig. 58.

Fig. 68.

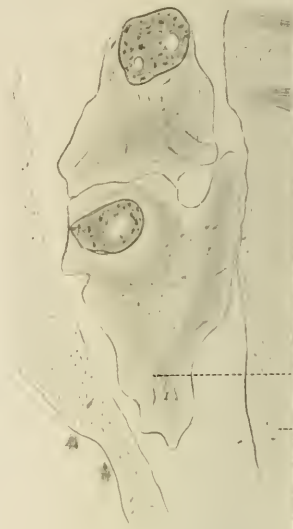


Fig. 60.

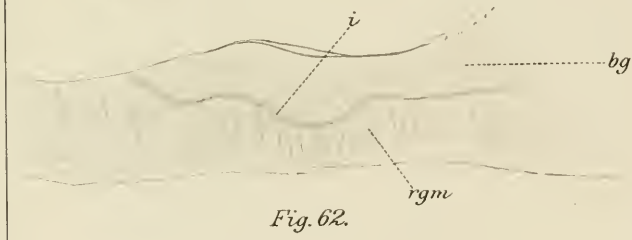


Fig. 62.

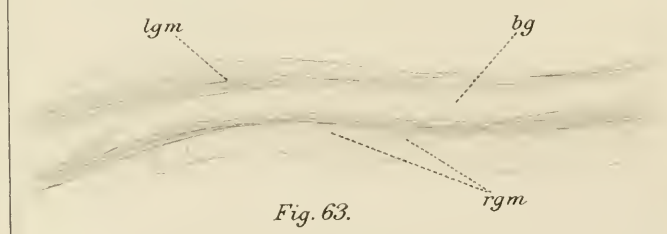


Fig. 63.

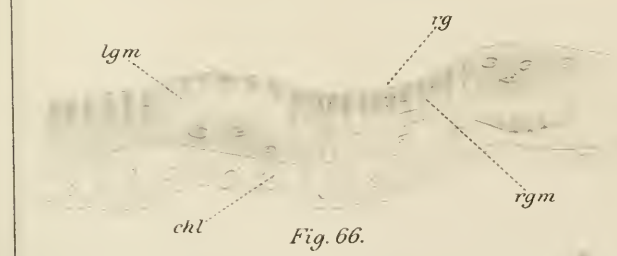


Fig. 66.

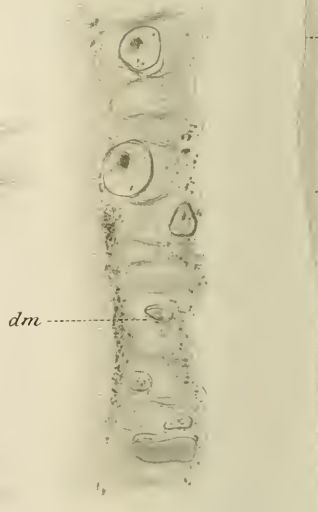
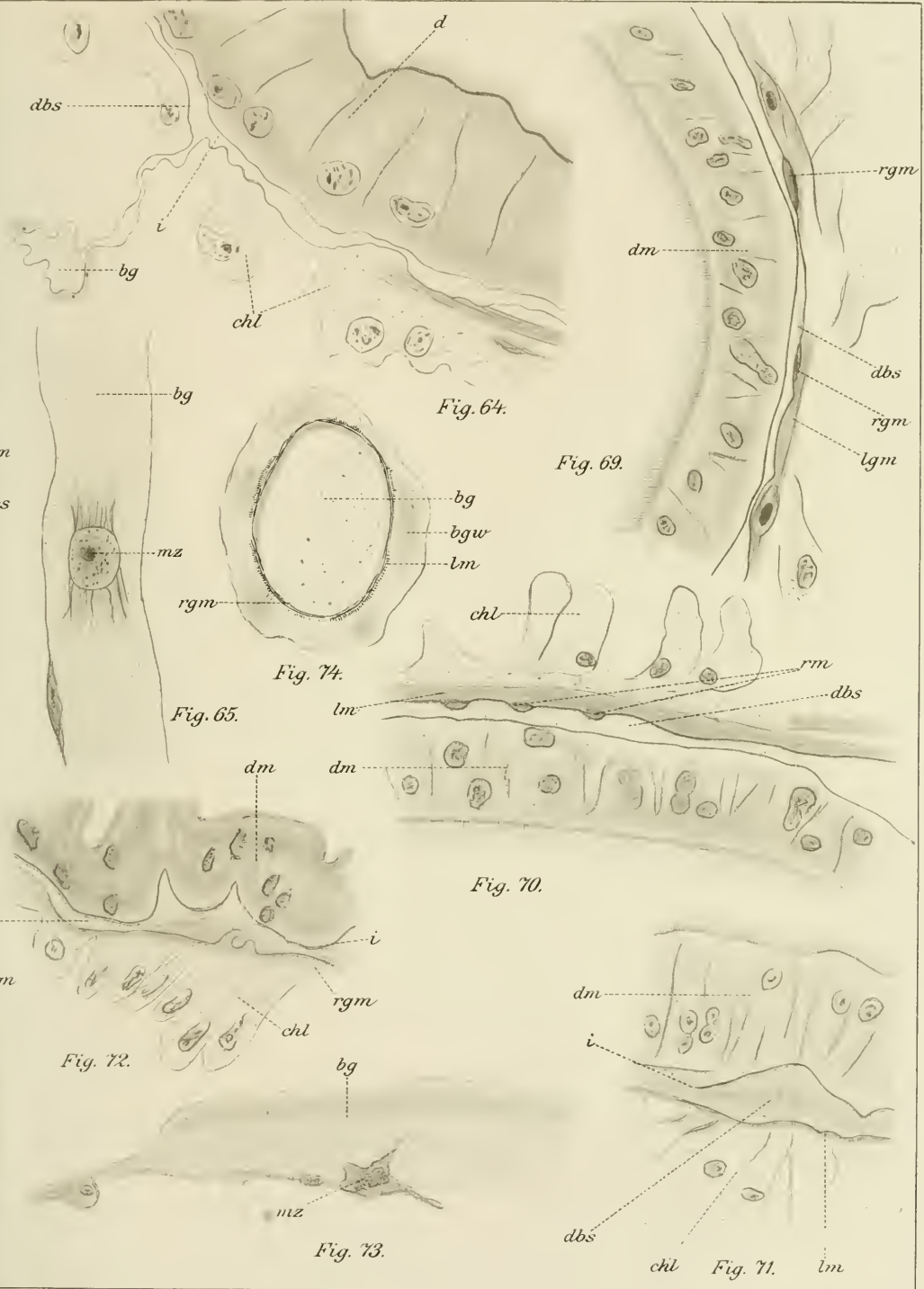
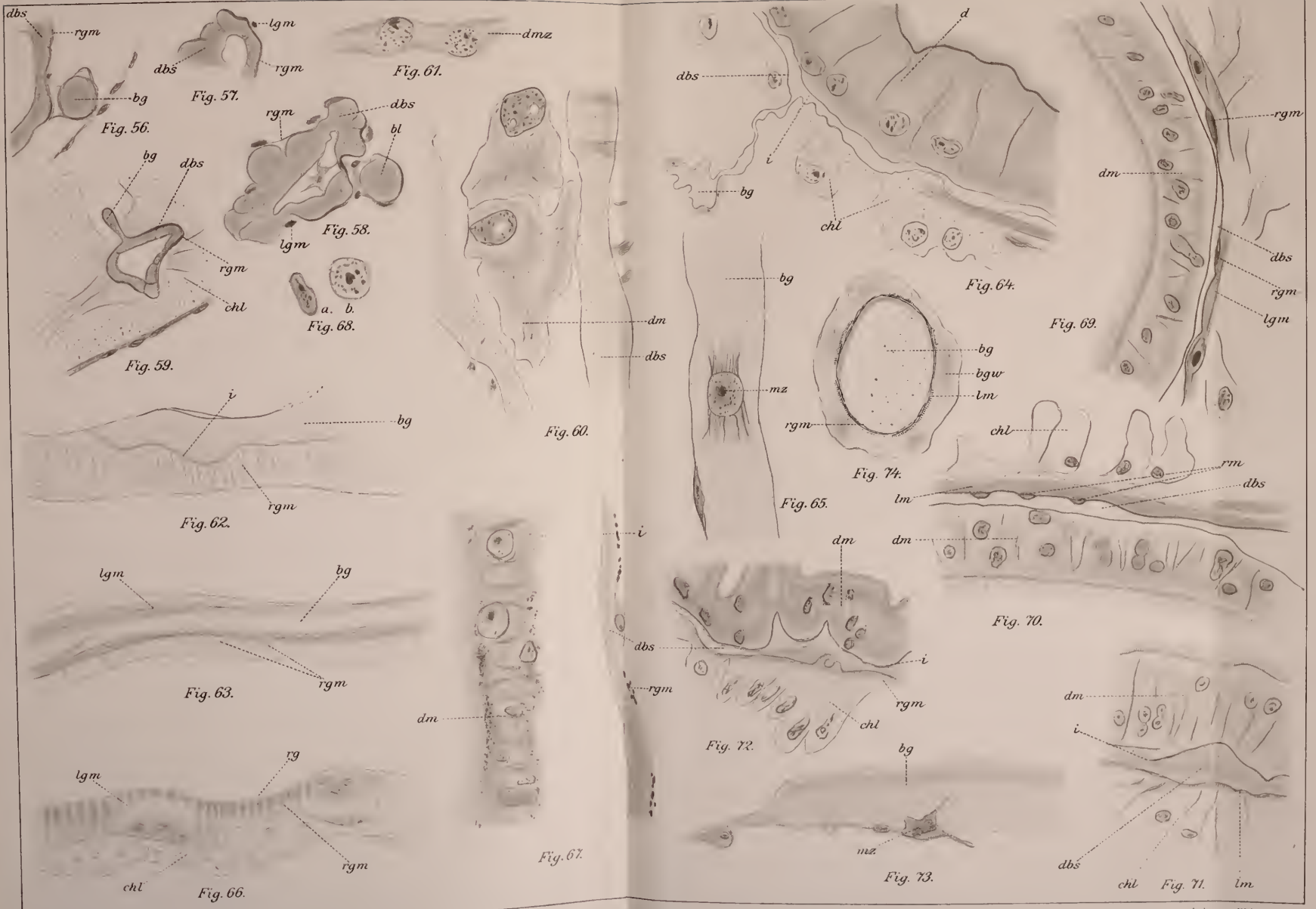


Fig. 67.









a

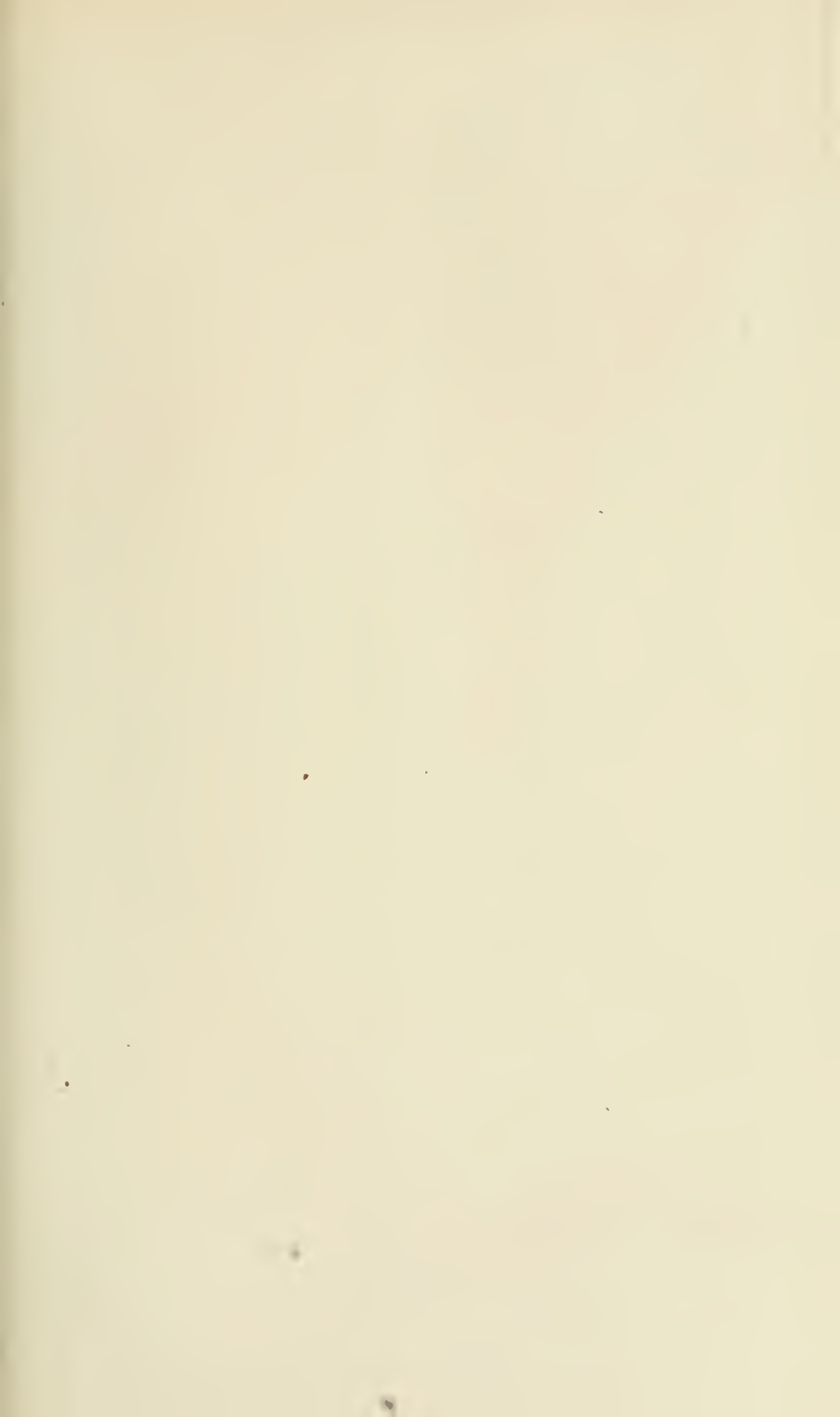




Fig. 75.

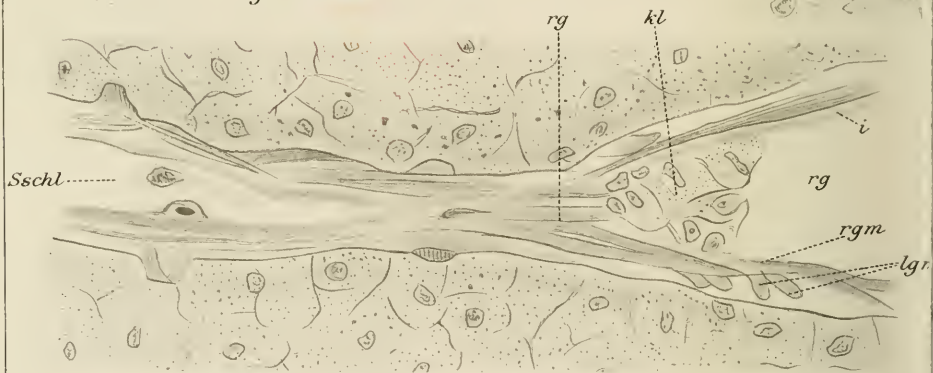


Fig. 78.



Fig. 79.



Fig. 80.

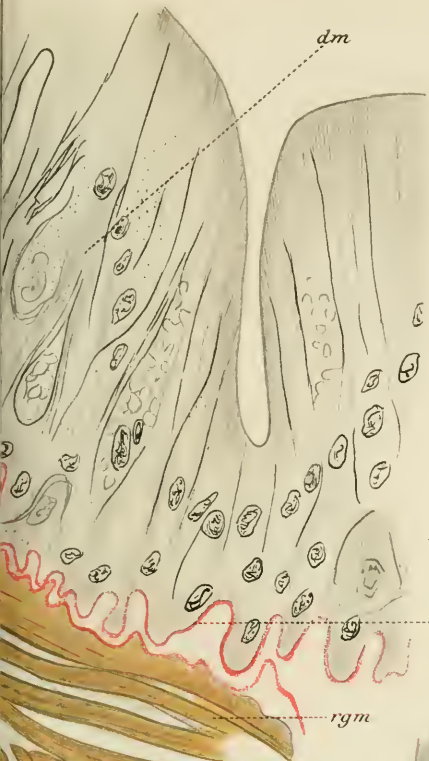


Fig. 76.

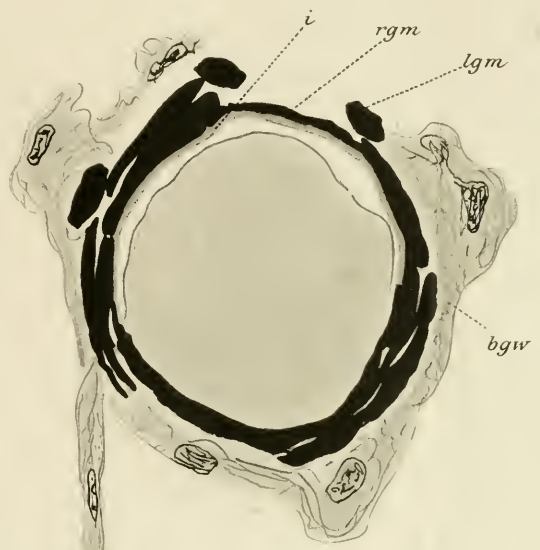


Fig. 77.

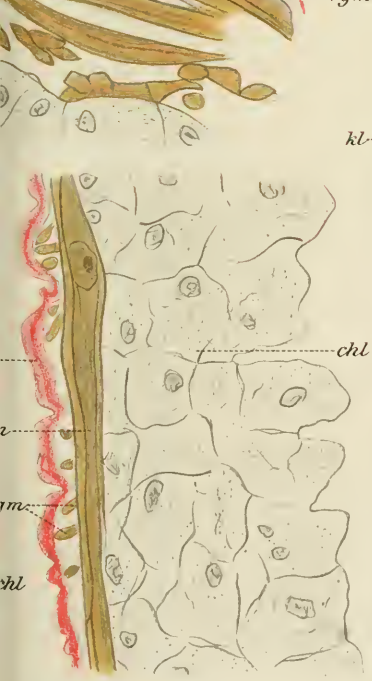


Fig. 81.

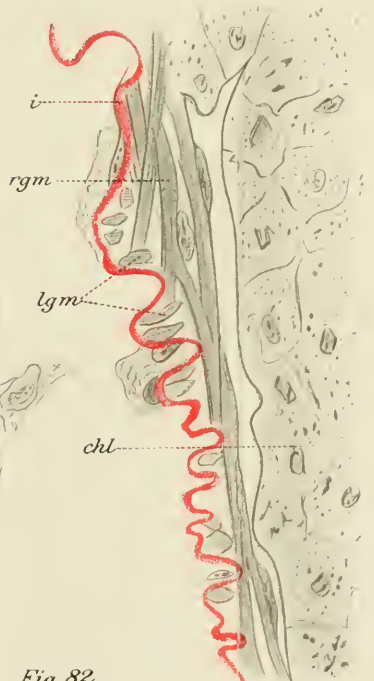
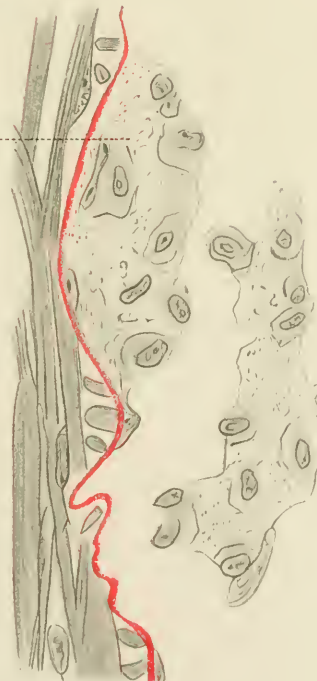


Fig. 82.







Fig. 75.

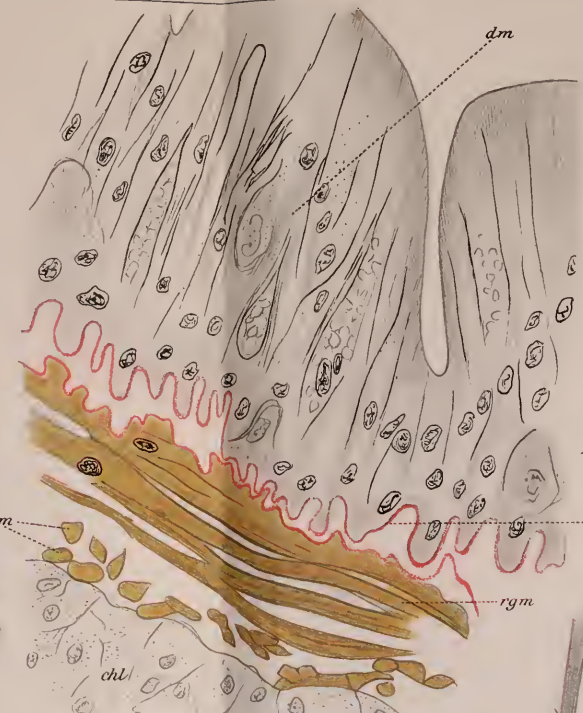


Fig. 76.

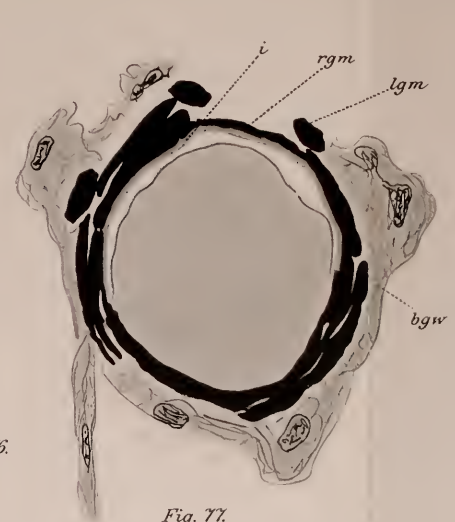


Fig. 77.

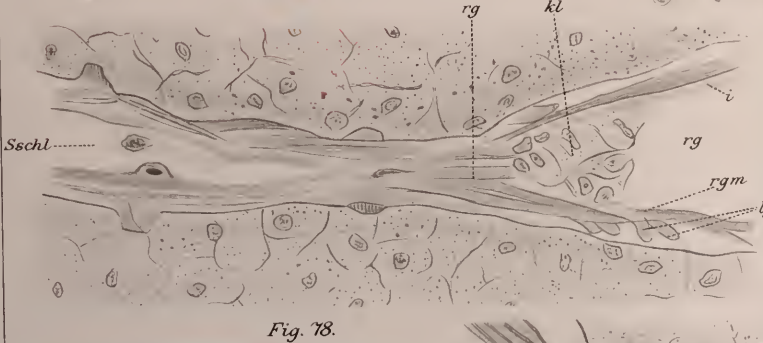


Fig. 78.



Fig. 79.

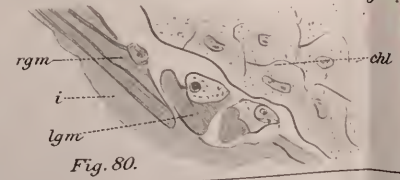


Fig. 80.



Fig. 81.

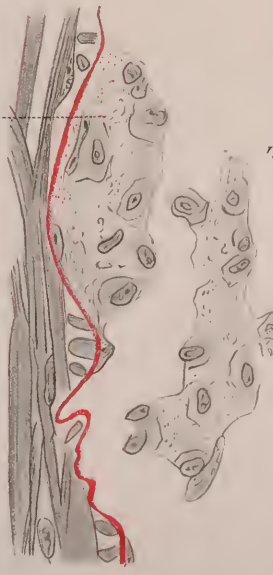
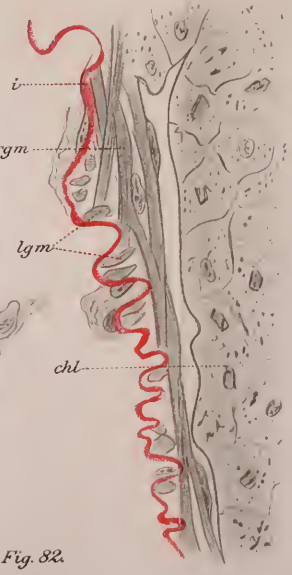


Fig. 82.



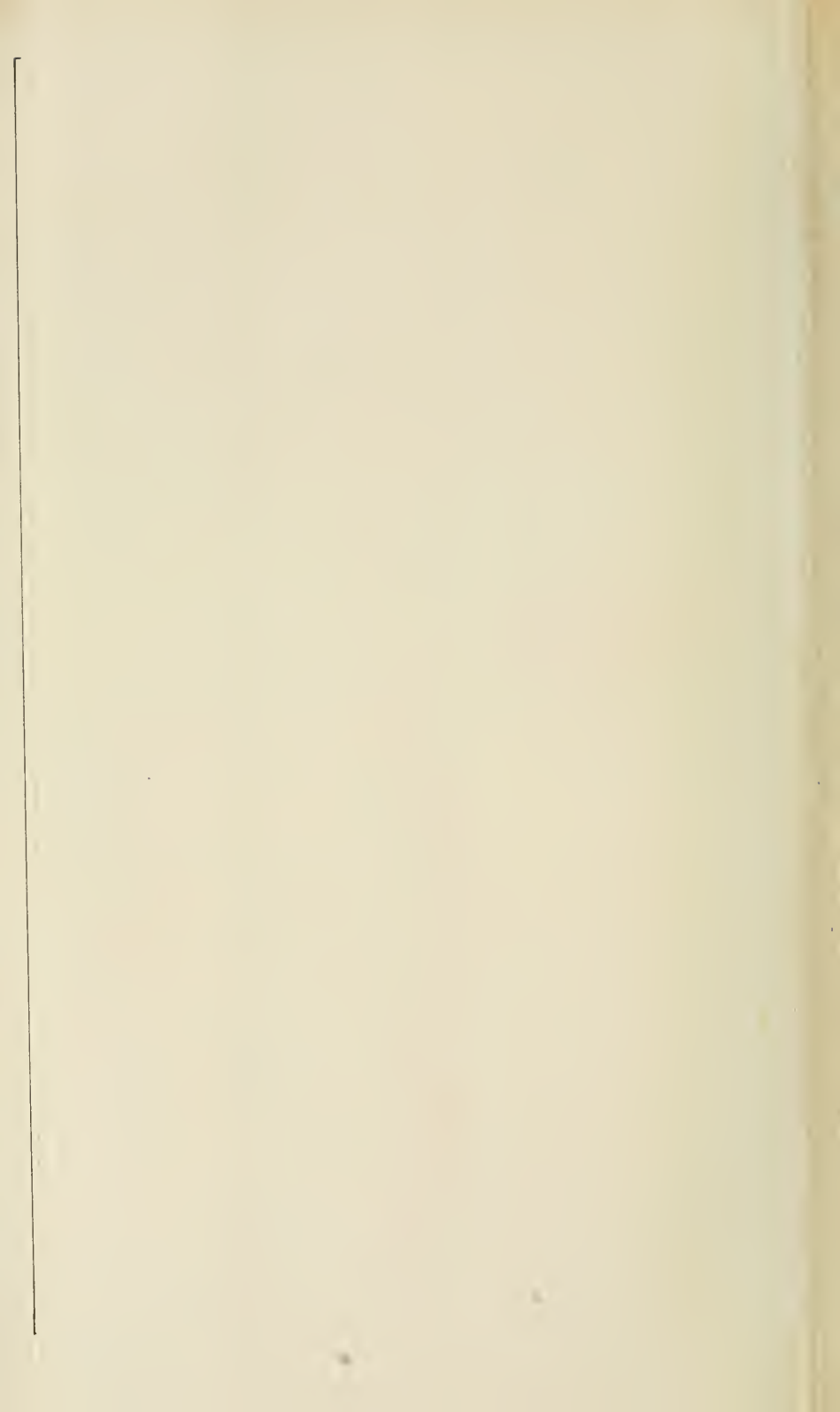




Fig. 83.



Fig. 86.





Fig. 83.



Fig. 84.

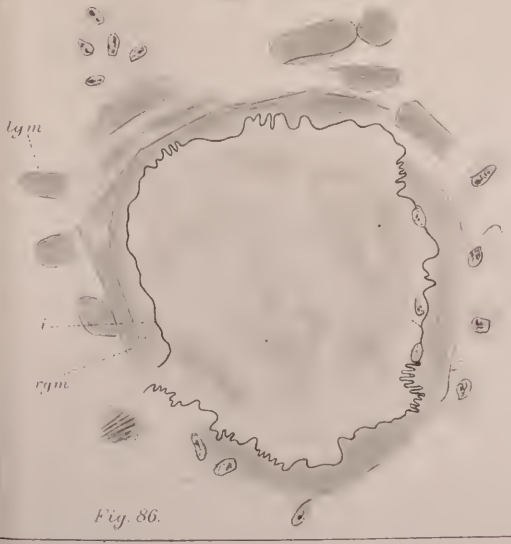


Fig. 86.



Fig. 85.