

Die Kiemen der Serpulaceen und ihre morphologische Bedeutung¹.

Von
Dr. Ladislaus Örley
in Budapest.

Mit Tafel 12 u. 13.

Die nachfolgenden Untersuchungen sind während meines Aufenthaltes in der Zoologischen Station zu Neapel entstanden, wohin ich durch die Güte Seiner Excellenz des ungarischen Unterrichtsministers, Herrn Dr. AUGUST VON TREFORT, im Jahre 1882 zu meiner weiteren Ausbildung gesandt wurde. Ich nehme mir die Freiheit, Seiner Excellenz auch öffentlich für die Güte und Bereitwilligkeit meinen innigsten Dank auszudrücken, mit weleher er einen Arbeitsplatz an der genannten Station miethete, um mir und meinen Fachgenossen den Weg für weitere wissenschaftliche Forschungen auf dem Gebiete der Biologie zu eröffnen. Auch Herrn Prof. A. DOHRN, dem Director der Station, bin ich viel Dank schuldig sowohl für die mir zu Theil gewordenen Rathschläge als auch für die Güte, mit welcher er mir dieses Thema zum Ausarbeiten anempfahl.

Die Arbeit sollte anfänglich die ganze Ordnung der Polychaeten umfassen, doch hatte ich diesmal so viel mit der Erwerbung allgemeiner Kenntnisse zu thun, dass ich mich mit der speciellen Untersuchung einer kleinen Gruppe begnügen musste.

Vor Allem waren es die Serpulaceen, die durch ihre zierlichen

¹ Für die Familie der Serpulaceen wird neuerdings von LEVINSEN (Systematisk-geografisk Oversigt over de nordiske Annulata etc. — Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren. i Kjöbenhavn 1882 og 1883) der Name *Sabelliformia* vorgeschlagen. Dieselbe enthält die Gattungen *Sabella* und *Serpula*, welche sich auch im Bau der Kiemenfühler scharf von einander unterscheiden.

Kiemenfühler¹ mich zur Untersuchung anlockten. In der That zeigen uns diese Formen Gewebe von so hoher Stufe der Entwicklung und Differenzirung, dass dieselben sich würdig den Bildungen niederer Wirbelthiere anreihen. Doch muss ich gestehen, dass eine gewisse Ungleichheit in der Behandlung der einzelnen Themata sich nicht vermeiden ließ, und so habe ich besonders die physiologischen Vorgänge bei der Athmung sehr wenig berücksichtigt.

Die Kiemen wurden nicht nur im frischen Zustande untersucht und mit verschiedenen Reagentien behandelt, sondern auch in Hunderte von Serienschnitte zerlegt, welche den Gegenstand von jeder Seite beleuchtet haben. Sehr zweckmäßig fand ich es, den abgeschnittenen Kopfteil eine halbe Stunde in concentrirte Sublimatlösung zu legen und nach successiver Erhärtung theils mit Boraxcarmin, theils mit Pikrocarmin zu färben. Das letztere leistet vorzügliche Dienste beim Studium des sehr verbreiteten Bindegewebes, welches so intensiv gefärbt wird, dass es von allen anderen Geweben bis in die Detailverzweigungen gut zu unterscheiden ist. Das Tödteln in Sublimat hat nicht nur den bekannten Vorzug, dass sich die Gewebe vorzüglich erhalten, sondern auch den Vortheil, dass die Fühlerfäden sich ganz ausstrecken und keine Schrumpfung erleiden. Überhaupt ist Sublimat eine vorzügliche Conservirungsflüssigkeit für die Serpulaceen, weil sich die Thiere in ihrer natürlichen Lage, mit ausgebreiteten Kiemenfühlern erhalten.

Beim Verfertigen der Schnittserien kann ich nicht genug die GIESBRECHT'sche Methode² zur Anklebung der Schnitte empfehlen, da dieselben aus Hunderten von Theilchen bestehen, welche sonst leicht durch einander gerathen und das Bild verwirren würden.

Der äußere Bau der Kiemenfühler wird in den meisten systematischen Arbeiten ausführlich geschildert und zur Unterscheidung der Gattungen und Arten mit gutem Erfolge benutzt. Eine weitläufige Beschreibung dieser äußeren Verschiedenheiten habe ich mir desshalb erspart und mich mit einer allgemeinen Schilderung derselben begnügt. Über den feineren Bau ist jedoch weniger bekannt und von älteren For-

¹ Die am Kopfe angebrachten paarigen büschelförmigen Anhänge werden von SEMPER Kiemenkorb genannt. Da aber dieselben, wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, zu dem Kiemenkorb der Fische gar keine Homologie zeigen, im Gegentheil an complicirte Fühler erinnern, die wie alle Hautanhänge in gewisser Beziehung zur Athmung stehen, so ziehe ich vor diese Gebilde als Kiemenfühler zu bezeichnen.

² Zoologischer Anzeiger. IV. Jahrg. 1851. Nr. 92.

sehen nur das Knorpelgerüst der Sabellen so kurz besprochen worden, dass eine genauere Analyse ihrer Ergebnisse nicht nöthig erscheint.

Die erste eingehendere Arbeit hat KÖLLIKER¹ geliefert; sie ist jedoch nicht frei von Irrthümern. Er verkannte die Bindegewebssubstanz, welche das Knorpelgerüst umgiebt, und hielt sie für Längsmuskeln, trotzdem ihr schon QUATREFAGES² die Funktion eines Periostes zugeschrieben hatte (membrane remplissant les fonctions de périoste). Auch hielt KÖLLIKER vermuthlich das Blutgefäß für den Nervenstrang und deutete einen Blutsinus an, welcher gar nicht vorhanden ist. Auch QUATREFAGES giebt in seinem Werke nur eine sehr kurze Schilderung einer *Sabella*-Kieme. Ganz verfehlt sind aber die Ansichten von WILLIAMS³, dem zufolge sich auch die perienterische Flüssigkeit in die Kiemenfühler fortsetzt und arterielle und venöse Gefäße vorhanden sind. CLAPARÈDE⁴ sucht dann durch gründliche Untersuchungen theils unsere Kenntnisse über den feineren Bau der *Sabella*-Kieme zu vermehren, theils die vorhandenen Irrthümer zu corrigiren.

SEMPER⁵ war der Erste, der nach einer kurzen Schilderung eines Kiemenfühlers nach Verwandtschaftsbeziehungen zu den Wirbelthieren suchte. Bis in die neuere Zeit wusste man aber von dem Bau des Kiemenfühlers der Serpulen fast gar nichts, und nur die von LÖWE⁶ verfasste Arbeit gestattet uns einen Einblick darin. Auch LÖWE ist bestrebt die SEMPER'schen Anschauungen zu unterstützen, aber ohne positiven Erfolg.

Über die physiologische Bedeutung dieser Gebilde haben viele ältere Forscher Publikationen veröffentlicht, welche aus MILNE-EDWARDS⁷ physiologischen Vorträgen zu ersehen sind. Neuerdings war besonders KRUKENBERG⁸ bemüht, Einiges über den Athmungsprocess der Würmer festzustellen, und MEREJKOVSKY⁹ suchte das rothe Pigment

¹ Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre, angestellt in Nizza im Herbst 1856. p. 113.

² Histoire naturelle des Annelés. Paris 1865. p. 67.

³ Report of the Meeting of the British Association. London 1852. p. 192.

⁴ Recherches sur la Structure des Annélides sédentaires. Genève 1873. p. 110.

⁵ Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut in Würzburg Bd. III. p. 117.

⁶ Studien in der Anatomie der Athmungsorgane. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXXII. p. 158.

⁷ Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée. Paris 1857. II. p. 98.

⁸ Vergleichend-physiologische Vorträge. Heidelberg 1880. III. Abth. p. 66.

⁹ Sur la tetronérythrine. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. T. 93. 1881. p. 1029 und: Zoonérythriue, etc. Bulletin de la Société zoologique de France. Vol. VIII. 1883. p. 81.

im Kiemenfühler und Körper in nähere Beziehung zur Hautathmung zu bringen. Es freut mich auch in den Berichten der British Association for the Advancement of Science 1881 lesen zu können, dass Mr. HARKER seine diesbezüglichen Ergebnisse bald zu publiciren verspricht.

I. Anatomie und Histologie der Kiemenfühler der Serpulen.

Denkt man sich die zwei Seitentheile des Kopflappens einer *Serpula* zipfelförmig ausgezogen, den oberen Theil durch Einschnitte bis zu einer gewissen Tiefe in selbständige, jedoch an der Basis mit einander verbundene Fäden getheilt, welche seitlich gegen die Mundöffnung zu zwei Reihen kleine wimpernde Fiederchen tragen, so bekommt man das Bild der Kiemenfühler. Dieselben haben einen basalen Theil, in dem sich alle Kiemenfühlerfäden vereinigen und der gewöhnlich Kiemenlappen genannt wird, ferner mehrere an Zahl wechselnde Fäden, und diese wieder tragen zwei Reihen Fiederchen. Der Lappen ist ein directer seitlicher breiter Fortsatz des Kopflappens und spiralg oder kreisförmig umgebogen. Auf die Außen- und Seitentheile des Lappens der Fäden und Fiederchen setzt sich das Körperepithel fort, auf die innere, gegen die Körperachse zu stehende Fläche hingegen eine Art Sinnesepithel (Fig. 3, 5). Die Längs- und Quermuskeln des Körpers, das am Kopfe mannigfaltige Bindegewebe, die vom oberen Schlundganglion entspringenden Nerven und die zwei Körperven treten in den Lappen ein, in welchem dann Nerven und Gefäße sich den Fäden entsprechend verzweigen, die eingeschobenen Muskeln sich paarig anordnen und das von hier ab stark entwickelte Bindegewebe alle Lückenräume ausfüllt (Fig. 3, 6). Durch eine am Kopflappen sich befindende, hufeisenförmige Einbuchtung werden die Kiemenfühlerlappen vom Kopfe theilweise abgelöst und stehen nur noch durch zwei halsförmige Theile mit ihm in Verbindung. Durch diesen Hals gehen alle die genannten Gewebe in den Lappen über (Fig. 4, 5). Er löst sich bei einigen Arten sehr leicht vom Körper, während bei anderen sein Zusammenhang viel fester ist. Die bisherige Auffassung, dass der Kiemenfühlerlappen zur Anheftung der Körperlängsmusculatur dienen soll, wurde mit Unrecht betont, denn dieselben gehen, ohne sich an jene zu inseriren, einfach in den Lappen weiter, um die paarigen Muskeln der Fäden zu bilden. Die Halstheile der Lappen hängen auf der Dorsalseite durch das sogenannte Verbindungsstück mit einander zusammen (Fig. 3 v.s). Auf der Innenseite der Halstheile befindet sich das zweite Paar Fühler,

welche kurze, zuweilen sich halbkreisförmig auf den Lappen schmiegende Fortsätze darstellen (Fig. 5 o).

Die Kiemenfühler der Serpulaceen werden also von zwei gebogenen Blättern getragen, welche an den Seitentheilen des Kopfes eingesenkt, durch ein Verbindungsstück in Zusammenhang treten. Der keilförmige untere Theil des Lappens — der sogenannte Hals — geht allmählich in den Kopf über, während der obere verbreiterte Theil sich nach außen rampenförmig erhebt und Kiemenfühlerfäden entsendet. Der längste Faden ist immer derjenige, welcher der Mittellinie des Rückens am nächsten steht. Es giebt also einen rechten und linken längsten Faden, welche den beiden Lappen entsprechen. An der Stelle dieses längsten Fadens finden wir bei den Serpulen mit Ausnahme zweier Gattungen — *Protula* und *Psygmorebranchus* — einen gestielten Deckel, der meistens nur auf der einen, zuweilen aber auf beiden Seiten vorhanden ist. SAVIGNY nennt ihn »la division imberbe« und bezeichnet ihn als den ersten der ganzen Reihe.

Die Kiemenfühlerfäden, welche nach den Arten an Zahl wechseln, entspringen successive von dem Lappen und verdünnen sich ohne Ausnahme gegen die Spitze hin. Sie sind kreisförmig um den Mund angeordnet und bilden im ausgestreckten Zustande immer einen Trichter. An der Basis, wo sie sich in dem Lappen vereinigen, kann man zwischen ihnen sackförmige Vertiefungen erkennen, welche von SEMPER (l. c.) als Kiemenspalten gedeutet wurden (Fig. 2, 3 und 6). Auf der Innenseite des Lappens sieht man gegen die Mundhöhle zu sich vereinigende, seichte Furchen oder Falten, welche in die Flimmerrinne des Fadens übergehen, ohne mit den sogenannten SEMPER'schen Kiemenspalten in Zusammenhang zu treten (Fig. 3, 6).

Nachdem wir so im Allgemeinen den Bau der Kiemenfühler erkannt haben, gehen wir zur Erklärung der Bildungs- und Lagerungsverhältnisse über.

Betrachten wir zuerst Querschnitte von *Serpula contortoplicata*, welche von der Mitte des oberen Schlundganglions an nach vorn zu gefertigt wurden.

Der Querschnitt Figur 1 hat die Gestalt eines Sechseckes, an dem die Ecken abgerundet und die Seiten eingebogen sind. Wir können eine dorsale und eine ventrale Hälfte, so wie eine dorsale, zwei dorso-laterale, eine ventrale und zwei ventrolaterale Flächen unterscheiden. Eine gleichmäßig dicke Cuticula und eine ungleich hohe Hypodermis bilden die Kopfwandung. Die Ringmuskelschicht des Körpers hat sich in beinahe selbständige Muskeln umgebildet. Auch diagonale Mus-

kelbündel sind vorhanden. Die Längsmuskeln sind in die vier hervorragenden Ecken zurückgedrängt. Ungefähr in der Mitte des Querschnittes, etwas zur Dorsalseite hin, befindet sich das gut entwickelte obere Schlundganglion mit dem bekannten Kranz von Ganglienzellen, darunter, nahe der Bauchfläche, die Mundhöhle. Der ganze innere Raum wird von einem lockeren Bindegewebe erfüllt, welches an der Dorsalseite ein mehr knorpeliges Aussehen gewinnt. Zwischen dieser knorpeligen Platte und dem oberen Schlundganglion liegt der Ausführungsgang der tubiparen Drüsen; zwischen dem Ganglion und der Mundhöhle sieht man die Durchschnitte von der sich nach hinten fingerförmig vertiefenden Einbuchtung, welche, wie schon erwähnt, den Kiemenlappen vom Kopfe trennt.

Der Querschnitt Figur 2, welcher mehr nach vorn zu verfertigt wurde, zeigt wie durch diese Einbuchtung (*k. ei*) die Mundhöhle mit den ventralen Längs- und Ringmuskeln von der Dorsalseite einerseits und durch zwei von dieser Fläche ausgehende dorsoventrale Einbuchtungen andererseits von den Seitentheilen allmählich abgeschnürt wird. Durch dieselben wird sich der sich nach oben allmählich zuspitzende Kragentheil mit dem Ausführungsgange der tubiparen Drüsen abschnüren und werden die zwei seitlichen Kiemenlappen sich vom Kopfe trennen. Das noch übriggebliebene Verbindungsstück wird nun durch je eine seitliche Einschnürung (Fig. 3 *ei*) von den beiden Lappen getrennt. Das Mundepithel geht nach der Dorsal- und Ventralseite zu allmählich ohne Grenzen in das Körperepithel über, während es sich nach den beiden Seiten zu auf die innerste Wand des Lappens fortzusetzen scheint. Es entstehen hierdurch die zwei seitlichen länglichen Mundfalten, welche SEMPER als gegen den Schlund zustrebende Canäle bezeichnet hat.

Aus den geschilderten Thatsachen ist aber auch zu ersehen, dass zur Bildung des Kiemenfühlers nur die dorsalen und ventralen Seitentheile beitragen, während die dorsale und ventrale Fläche daran nicht Theil nehmen; mit anderen Worten, die Kiemen liegen weder dorsal noch ventral; sondern an den Seitentheilen des Körpers. Zur Bildung der Kiemenfühlermuskeln werden aber nur die dorsalen Längsmuskeln des Körpers verwendet, welche, nachdem sie sich im Lappen verbreitet haben, die Bildung der paarigen Fadenmuskeln bezwecken.

Das obere Schlundganglion sendet auch zwei Nervenstämme schräg nach vorn (Fig. 2 *n*), welche gleich den Muskeln und Kiemenvenen den Fäden entsprechend sich verästeln.

Die Bildung der Kiemenfäden vom Lappen aus geschieht durch

successive Einstülpungen des Epithels. Durch dieselben scheinen die in den Lappen vorhandenen Gewebe in Abtheilungen zerlegt zu werden (Fig. 3, 6) und die einzelnen Fäden sich durch weiteres Wachstum zu differenzieren. Das Epithel auf der Innenseite des Lappens setzt sich auf eine schmale Fläche des Fadens fort (Fig. 6 *me*). Eben so wie sich die Fäden vom Lappen aus zu bilden scheinen, entstehen auch wahrscheinlich die Fiederchen an den Seitentheilen der Fäden. Fäden und Fiederchen haben an der inneren Fläche in ihrer ganzen Länge eine Vertiefung, welche schon seit lange als Flimmerrinne bezeichnet worden ist.

Lappen, Fäden und Fiederchen haben alle dieselben Gewebe, nur finden wir sie in den Letzteren schon gruppiert. Der Faden wird von einer an Dicke schwankenden Cuticula umgeben, darunter liegt die leicht nachweisbare Hypodermis, deren bald mehr cylindrische bald mehr plattgedrückte Zellen in einfacher Schicht angeordnet sind und durch ihre Pigmentkörner die Farbe der Fäden bedingen. Im Inneren finden wir ein Bindegewebscentrum, welches von einer eigenen Membran umgeben die Muskeln, Nerven und Gefäße in sich enthält (Fig. 7, 8, 9, 10). Den eben geschilderten Bau haben auch die Kiemenfiederchen, nur sind ihre Muskeln sehr schwach entwickelt und auf Querschnitten kaum nachzuweisen. Betrachten wir nun genauer die Bildung der Kiemenfäden und den feineren Bau des ganzen Kiemenfühlers. Zu dem ersteren Zwecke hatte ich die Kiemenfühler von *Protula intestinum* sorgfältig ausgerissen und nach den bekannten Methoden in Schnittserien zerlegt.

Der Querschnitt durch den hintersten Theil des Lappens zeigt den Einschnitt des Nerven und des Gefäßes, und das reichlich entwickelte Bindegewebe, das mit Muskelfasern durchwebt ist (Fig. 4). Die Seite *cf* auf Figur 5 entspricht der Außen-, die Seite *ao* der Innenfläche. Bei *f* finden wir einen Theil der dorsalen Längs- und Ringmuskeln, welche ohne sich zu zerfasern den Lappen begleiten, während der andere Theil bei *c* schon im Begriffe steht, sich zu zerfasern und noch weiter nach vorn durch eine besondere Gruppierung die paarigen Muskeln der Fäden bilden wird (Fig. 7 *m*). Je mehr nach vorn wir die Schnitte führen, desto mehr finden wir die geschilderten Verzweigungen vorhanden und die durch die paarige Anordnung der Muskeln hervorgerufenen Falten des inneren Epithels entwickelt (Fig. 3, 6). In Fig. 5 sieht man, wie sich der Nerv theilt und in Fig. 6, dass die Flimmerrinne (*m.e*) mit der sogenannten Kiemenspalte (*k.s*) nie in Verbindung tritt.

Die Zahl der Falten am Lappen entspricht immer der Zahl der Fäden. Mit den Faltenbildungen und der Anordnung der Gewebe in Gemeinschaft finden wir jene Einstülpungen am Lappen, welche als Scheidewände die schon angeordneten Gewebe in Partien theilen und so die Bildung der Fäden erleichtern (Fig. 2, 3). So bilden sich die Fäden hinter einander, und je höher man Schnitte durch den rampenförmig sich erhebenden Lappen verfertigt, desto mehr Fäden trifft man an. Die Einstülpungen an dem Kiemenlappen sind ziemlich tief, wie aus den Querschnitten zu ersen ist.

Die Kiemenfäden, welche nach den Arten an Zahl von 4—50 wechseln, entspringen successive von dem Lappen und verdünnen sich ohne Ausnahme gegen die Spitze. Schon mit der Lupe lassen sich vier Flächen unterscheiden: eine äußere convexe, eine innere concave und zwei seitliche plattgedrückte. An den Rändern der inneren Fläche befinden sich die kleinen Fiederchen, welche als knospenförmige Auswüchse unweit von der Basis des Fadens beginnen, nach der Mitte zu an Länge zunehmen und gegen die Spitze sich wieder verkürzen, ohne sie zu erreichen. Die Spitze ist gewöhnlich abgerundet und mit protoplasmatischen Fortsätzen, mit den sogenannten Tasthaaren versehen. An den Fiederchen, welche rechtwinkelig an den Faden angeheftet sind, lassen sich dieselben Flächen unterscheiden. An den gegenüberstehenden inneren Flächen derselben lässt sich auch eine Rinne wahrnehmen, deren Ränder wulstig hervorstehen und von LÖWE als secundäre Fiederchen bezeichnet wurden (Fig. 11).

Ein Querschnitt durch den Kiemenfühlerfaden einer *Serpula* zeigt, dass die Cuticula an der Basis der Außenseite am dicksten ist und sowohl nach der Innenseite zu, als auch an den zwei seitlichen Stellen, wo die später zu besprechende seitliche Zellsäule verläuft (Fig. 10), sich allmählich verdünnt. Diese Partie ist auch wegen der großen Porenkanäle, welche dort vorhanden sind, erwähnenswerth, da dieselben den Augen aller Forscher entgangen sind (Fig. 17). Schon bei schwacher Vergrößerung kann man dieselben als nach unten sich verengende Ausführungsgänge wahrnehmen. Bei tiefer Einstellung erscheint die glänzende Öffnung und der ovale Hof recht deutlich (Fig. 16). Es ist seltsam, dass LÖWE von ihnen nichts wahrnahm; wahrscheinlich liegt es daran, dass er nur Schnittserien studirte, ohne durch Maceration dem wahren Sachverhalt nachzugehen.

Die Cuticula ist geschichtet und, wie bei Lumbricinen nachgewiesen, aus einem System sich kreuzender Fasern gebildet. An der Innenfläche ist sie so dünn, dass sie eher den Eindruck eines etwas stärker

ausgeprägten Zellsaumes als einer Schicht macht. Diese Verhältnisse stimmen auch mit dem Verhalten der Kiemenfühler überein. Werden dieselben nämlich in die oft sehr enge Röhre zurückgezogen, so sind hauptsächlich die Basaltheile den Reibungen ausgesetzt, sind sie hingegen ausgestreckt, so nehmen besonders die Seitentheile und die Endspitzen die Empfindungen auf, während die Innenseite den Gasaustausch zu fördern berufen ist. Beim Zurückziehen der Fühler krümmen sich die Fäden im oberen Drittel hakenförmig um, und so ist dieser Theil von den Reibungen verschont. Dem entsprechend ist auch die Cuticula unten am dicksten und verdünnt sich gegen das Ende, besonders um den Terminalfaden, der die Tastfunction hauptsächlich vollführt. Der Fühlerfaden wird von einer überall einschichtigen Epithel-*lage* überzogen, deren Zellen aber von sehr variirender Beschaffenheit sind. Im Allgemeinen lassen sich zwei Arten unterscheiden, die nicht nur durch ihre Lage, sondern auch Gestalt und Beschaffenheit als Ecto- und Endoepithelien charakterisirt werden. Letztere sind mit Flimmer- oder Tasthaaren versehen und färben sich im Gegensatz zu den ersteren in Carminlösungen sehr intensiv. Am besten lässt sich diese Sonderung am Kiemenlappen durchführen, während an den Fäden und Fiederchen beide continuirlich in einander übergehen. Obschon die Hypodermis an verschiedenen Stellen einen verschiedenen Anblick gewährt, so kann ihre Structur doch auf einen einheitlichen Typus zurückgeführt werden. Ihre Zellen erscheinen mit scharfen Grenzen gesondert, ohne Intercellularsubstanz.

Um aber zu einem Verständnisse ihrer Structur zu gelangen, bedarf es eines eingehenden Studiums von Schnitten und Macerationspräparaten. Leider hatte LÖWE, welcher diese Schicht der Fühler zuerst genauer studirte, keine Gelegenheit, auch macerirte Objecte durchzusuchen, und so müssen seine diesbezüglichen Beobachtungen ergänzt werden. Zur Maceration habe ich die HERTWIG'sche Osmiumsäure-Methode mit zweckentsprechender Modification angewandt.

Es würde mich zu weit führen, wollte ich die bekannten Formen der Hypodermis der Würmer aufführen oder kritisch durchgehen; darum begnüge ich mich mit der einfachen Schilderung der hier vorkommenden.

Im Allgemeinen müssen wir drei Zellarten unterscheiden, nämlich die Hypodermiszellen des Basaltheiles, der Seitentheile und der Innenseite (Fig. 7—10). Die Zellen der beiden letztgenannten gehen ohne scharfe Grenzen in einander, während die ersteren entweder durch die seitliche Zellsäule oder durch zwei Bindegewebsstränge begrenzt werden.

Die neuen und schönen Untersuchungen von EISIG¹ haben uns darüber belehrt, dass bei vielen Würmern, besonders an Stellen, wo Drüsenzellen den Hauptbestandtheil der Hypodermis bilden, dem forschenden Auge oft entgehende zellige Gebilde (sogenannte Fadenzellen) vorkommen, welche die mannigfaltigste Anordnung und Gestaltsverhältnisse darbieten. Ich war aber nicht wenig verwundert, als ich hier umsonst nach denselben suchte, während ich bei den Sabellen und im Deckel der Serpulen ähnliche Gebilde auffinden konnte.

Der epitheliale Überzug des Basaltheiles besteht aus sehr langen, sich allmählich verdünnenden Zellen, welche gegen das Bindegewebe zu sich besenartig ausfasern (Fig. 13). Ihr Protoplasma ist blass, mit glänzenden kleinen Fettmoleculen, ihr Kern nahe der Cuticula gelegen, ziemlich viereckig und wandständig. Nach den Arten findet man mehr oder weniger Pigmentkörner in ihnen angehäuft, besonders viele bei *Protula*, wo sie einen weißen Streifen auf der Basis der Fäden hervorrufen (Fig. 8). Der Hals der Zellen ist sehr verdickt und ihr Inhalt sehr oft in Sekretkügelchen umgewandelt. Hier und da habe ich auch eine Spur von Riffzellenbildung beobachtet, indem die Zellen an ihren Längskanten mit den Nachbarzellen durch wellenförmige Zähnelungen in Verbindung zu stehen schienen. Der Basaltheil wird aus wenigen (durchschnittlich 15), jedoch sehr hohen Zellen gebildet, welche sich alle gegen die Längsachse des Fadens neigen. Die längsten findet man in der Mitte, die kürzesten an der Grenze (Fig. 7, 8). Nach unten sind sie sehr oft gegen einander gebogen und in den so verursachten Zwischenräumen liegen langhalsige birnförmige Zellen von einer ganz anderen Beschaffenheit (Fig. 15). Ihr Inhalt ist gleichmäßig feinkörnig und färbt sich im Vergleich zu den Nachbarzellen intensiv roth; der Kern ist groß, rund und mit einem deutlichen Kernkörperchen versehen. Ihr ausgezogener oberer Theil reicht manchmal bis zum Halse der besenförmigen Zellen.

Die Zellen der Seitentheile unterscheiden sich hauptsächlich von den eben beschriebenen durch eine schmale und niedrigere Gestalt. Zwischen ihnen sind aber nie die eben erwähnten birnförmigen Elemente vorhanden. Auch hier sind die Mittelzellen die längsten, denn Anfangs sind sie wegen des einspringenden Winkels, den die seitliche Zellsäule mit der Cuticula des Seitenrandes macht, sehr klein. Gegen die Flimmerrinne zu nehmen sie an Höhe ab, bis sie allmählich den Charakter niedriger Würfeleithelien annehmen. Ihre besenartigen

¹ Mittheilungen aus der Zool. Station zu Neapel. I. Bd. p. 300.

unteren Fortsätze verlieren sie aber nirgend, nur die Anordnung ihres Inhaltes in Kügelchen wird vermisst. Alle sonstigen vorhandenen Lückensysteme, welche besonders von LÖWE beschrieben wurden, sind als Kunstproducte seiner Schnittmethode aufzufassen.

Die Außen- und Seitentheile des Lappens zeichnen sich durch ein sehr hohes Epithel aus, dessen Zellen schmale, lange Schläuche darstellen, meistens erfüllt mit den schon erwähnten Secretkügelchen (Fig. 12). Sie verkleinern sich nach den bekannten Einstülpungen oder Kiemensäcken zu, deren Wandung durchaus von einem niedrigeren Epithel ausgekleidet ist.

Der innere Theil oder das Endoepithel des Fadens ist auf den Schnitten äußerst niedrig, die Zellen breit, da hier der Ort ist, wo dem Gasaustausch von Seite des Epithels der allergeringste Widerstand geleistet werden darf (Fig. 14). Indessen wird man bei einer günstigen Maceration dieser Schicht gewahr, dass diese Zellen äußerst feine und lange Ausläufer besitzen, welche mit kernartig anschwellenden Nervenfasern in Verbindung sind. Die Zellen sind von der verschiedensten Gestalt, und man findet beinahe alle Formen, die in den Fühlern und im Mantelrande der Mollusken aufgefunden wurden. Wir treffen außer den großen Flimmerzellen auch die als Becher- und Pinselzellen beschriebenen Elemente an, welche außer einem Cuticularsaum auch mit Cilien oder Flimmerhaaren besetzt sind. Sie bilden das sogenannte Sinnesepithel des Kiemenfühlers, welches bald als Endoepithel, bald als Mundepithel bezeichnet wurde. Leider habe ich diese Verhältnisse erst dann genauer untersucht, als meine Tafeln schon lithographirt waren und so konnte ich keine Abbildungen mehr beifügen. Auf ihre nähere Beschreibung kann ich um so leichter verzichten, als sie von FLEMMING¹, Gebr. HERTWIG² und Anderen neuerdings sehr genau beschrieben wurden.

Es ist aber höchst wichtig, dass dieser Theil der Hypodermis, welcher nach SEMPER dem ausgestülpten Schlunde der Anneliden entsprechen soll, sich in histologischer Beziehung so eng an das Epithel der Molluskenfühler anschließt.

Ich gehe nun zur Betrachtung der seitlichen Zellsäule über, welche von LÖWE entdeckt und beschrieben wurde (Fig. 7—10). Die Zellsäule, welche nur im Faden vorhanden ist und nach oben und unten

¹ Die haartragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. Archiv f. mikr. Anat. Bd. V. 1869. p. 415.

² Die Actinien. Jena. 1879.

spitz endigt, besteht aus sehr großen sackähnlichen Drüsenzellen (Fig. 18), welche in eigenen Höhlungen liegen (Fig. 20). Jede von ihnen hat einen sehr kurzen spitzen Ausführungsgang (Fig. 18), welcher in die schon beschriebenen Canäle der Cuticula mündet (Fig. 16). Ihr Inhalt ist schleimig und dient wahrscheinlich zur Absonderung jener Schleimmassen, welche der Faden nöthig hat, um nicht zu sehr abgerieben zu werden. Sie fehlt an Stellen, die keinen Reibungen ausgesetzt sind, z. B. an den Enden der Fäden, so wie bei Arten, wo die Röhre sehr weit ist und demnach die Fäden nicht abgerieben werden, z. B. bei *Protula*. Hier wird sie durch Bindegewebsstränge ersetzt (Fig. 8).

Bei sehr jungen Exemplaren, wo die Basementmembran durch ihre Fortsätze noch keine Höhlungen gebildet hat, liegen diese Zellen eng neben einander in einem Niveau mit den Nachbarzellen, welchen sie sehr ähneln. Sie scheinen daher ganz der Hypodermis anzugehören. Zur Bildung der Zellsäule dient hauptsächlich die Basementmembran, welche die Seitentheile der Hypodermis abschließt. Anordnung und Verlauf dieser seitlichen Zellsäule hat LÖWE genau beschrieben, daher ich auf eine Wiederholung derselben verzichte und nur noch erwähne, dass sie nach den Arten theils rudimentär, theils auch enorm entwickelt ist (Fig. 7—10).

Die Basementmembran, welche die Hypodermis von dem centralen Theile des Fadens abschließt, sendet nach innen wie nach außen seitliche Fortsätze ab, welche theils als Stütze der einzelnen Organe dienen, theils zur Sonderung der Muskel- und Nervenfasern führen. Ihr gegen den Basaltheil zu gelegener Theil gewinnt oft das Aussehen einer knorpeligen Platte (Fig. 10), welche dann schräg nach unten zu zwei Fortsätze absendet, die sich gewöhnlich gabelförmig öffnen und zugleich zur Bildung der Lückenräume für die Drüsen der seitlichen Zellsäule dienen. Dort, wo eine ausgeprägte Zellsäule fehlt, wie z. B. bei *Protula intestinum*, wird dieselbe durch ein faseriges Bindegewebe ersetzt (Fig. 8). Die Basementmembran sendet auch einen gabelförmigen Strang zum Gefäß, welcher als Stütze desselben dient, so wie Fasern zur Muskel- und Nervenmasse, welche zur Isolirung einzelner Bündel dienen.

Die zwei Muskelstränge, welche im obersten Theile des Fadens symmetrisch angelegt sind, dienen hauptsächlich zur Zurückführung des Blutes. Durch ihre Contractionen wird das zwischen ihnen liegende Gefäß comprimirt und sein Inhalt so hinaus befördert. Ihre Bewegungen sind peristaltisch, beginnen an den Lappen und setzen sich gegen die Spitze fort. Davon kann man sich am besten bei erblassten *Spirogra-*

phis-Kiemenfühlern überzeugen, wenn man sie lebendig beobachtet. Dieselben haben vom Blute eine grünliche Färbung, welche sich sofort verliert, wenn dasselbe hinaus befördert wird. Zuerst enttärbt sich immer der Basaltheil und erst später, den peristaltischen Bewegungen folgend, die obere Partie der Fäden. Ist das Blut so hinaus befördert, so stoßen die Kiemenherzen nach einigen Secunden ein neues Quantum desoxydirtes Blut in die Kiemenvenen, welches einige Zeit dort verharret und Sauerstoff anzieht.

Ein und dasselbe Gefäß dient zur Zu- und Rückfuhr des Blutes. Dasselbe endet, ohne in Capillarnetze sich aufzulösen, spitz im Terminalfaden und sendet Seitenzweige, den Fiederchen entsprechend, nach rechts und links. Auch die Muskeln und der Nervenstrang verdünnen sich allmählich gegen die Spitze und senden auch Seitenästchen in die Fiederchen.

Die Fiederchen sind ziemlich einfach gebaut (Fig. 11), ganz nach dem Muster der Fäden. Eine einschichtige, aus platten Epithelien bestehende Hypodermis mit einer dünnen Cuticula umgiebt sie. Das Sinnesepithel, welches den Fiederchencanal auskleidet, geht ohne feste Grenzen in das andere über. Eine zarte Basementmembran umgiebt das Bindegewebscentrum, welches ein spitz endigendes Gefäß in sich enthält. Die Musculatur besteht aus einigen langen platten Muskelzellen, welche sich um das Gefäß winden und durch ihre Contractionen das Hinausbefördern des Blutes bewerkstelligen. Unter dem Sinnesepithel finden wir einige, zu großen Nerven anschwellende Nervenfasern, welche ich schon oben erwähnt habe. Dieselben sind auch hier im Zusammenhang mit den Fortsätzen der flimmernden Sinneszellen. Die Cilien dieser Zellen sind sehr lang und dicht, ihre Bewegungen pendelförmig.

Einen sehr interessanten Theil des ganzen Kiemenfühlerapparates bildet der Deckel der Serpulen, welchen wir an der Stelle des längsten Fadens finden. Seine Gestalt ist ziemlich mannigfaltig und bietet zur Unterscheidung der Gattungen und Arten sichere Anhaltspunkte, wie aus den Arbeiten von PHILIPPI¹, SCHMARDA² und GRUBE³ hervorgeht. Bei *Filograna* und *Apomatus* giebt der erste Faden seine Function nicht auf, indem sein Stiel regelmäßig gefedert ist und nur durch eine am

¹ Archiv für Naturgeschichte. X. Jahrgang. 1844. Bd. I. p. 186.

² Neue wirbellose Thiere. II. Theil. p. 27.

³ Mittheilungen über die Serpulen. Sitzung der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur, am 19. Juni 1861. p. 53.

freien Ende vorhandene Blase auch die Function eines Deckels übernimmt (Fig. 29). Bei den übrigen Serpulen jedoch scheint die Athmungsfähigkeit des ersten Fadens durch die Bildung eines Deckels zu Grunde zu gehen, denn das erste Bedürfnis des Deckels ist die Bildung einer dicken und starken Cuticula, die den äußeren Einflüssen gut zu widerstehen vermag. Schon bei *Apomatus* wird die kugelige Blase von einer ziemlich festen und resistenten Cuticula überzogen, wodurch das feine Tastvermögen des Fadens verloren ging. Bei den meisten Arten aber vermisst man auch die Fiederchen im Stiele, wodurch alle die bekannten Functionen eines Fadens verloren zu sein scheinen. Doch nimmt der Deckel außer den Schutz des Thieres auch andere ganz eigenthümliche Verrichtungen an, wie z. B. bei *Spirorbis*, wo er als Eibehälter fungirt.

Wie aus den voranstehenden Daten die physiologische Bedeutung ziemlich klar wird, so ist auch seine morphologische bereits vor längerer Zeit außer Zweifel gestellt. Ich citire hierfür nur FRITZ MÜLLER¹. Dieser fand drei Wurmrohren, deren Bewohner drei Paar Kiemenfäden ohne Deckel besaßen; später hatte sich einer der Kiemenfäden in einen keulenförmigen Deckel verdickt. Nach weiteren 3 Tagen, während deren ein neues Paar Kiemenfäden herausgesprosst war, hatte der Deckelstiel seine seitlichen Fäden verloren. Offenbar ist also der Stiel sammt Deckel einem der anderen Fäden gleichwerthig, es handelt sich daher für mich nur um eine genauere Darstellung der histologischen Structur, um auch aus ihr die erwähnte Homologie zu begründen.

Trotz der zierlichen Gestalt des Deckels wurden wenige Forscher zu ihrer Untersuchung angelockt, denn außer der citirten Arbeit von GRUBE, in welcher sehr wenig Anatomisches zu finden ist, weiß ich keine zweite zu nennen, die den Deckel morphologisch behandelte.

Von den bekannten Serpulen hatte ich hauptsächlich drei Repräsentanten zur Untersuchung gewählt, deren Deckel auch äußerlich kurz beschrieben sei.

Bei *Serpula vermicularis* L. ist der Deckel trichterförmig, mit gezähneltem Rande, und wird von einem rundlichen Stiele in der Mitte unterstützt. Die obere Fläche des Trichters ist vertieft, mit concavem Boden, und dieser strahlenartig von Furchen durchzogen, welche von den Randeinschnitten ausgehen, aber das Centrum nicht erreichen. Die Zahl der durch Randeinschnitte hervorgerufenen Randzähne variirt zwischen 50—70 (Fig. 21 und 25).

¹ »Für Darwin«. Leipzig 1864. p. 76.

Eupomatus uncinatus Phil. hat einen ähnlichen Deckel, nur trägt die Innen- oder Endfläche des Trichters einen Kranz von Stäbchen (Virgulae) (Fig. 26 und 27).

Vermilia infundibulum Phil. besitzt einen annähernd sichelförmigen Trichter, dessen obere Hälfte verkalkt ist und der unteren Hälfte förmlich aufsitzt. Der Stiel ist drehrund und unterstützt den Deckel nicht in der Mitte, sondern unter der Rückenhälfte (Fig. 28).

Bei Allen lassen sich äußerlich zwei Theile unterscheiden, der Stiel und der Trichter, welche auch morphologisch verschieden sind. Beide Theile haben mit den Fäden gleiche Gewebe, doch ist die Anordnung derselben sehr verschieden. Die im Lappen vorhandenen Gewebe setzen sich auch im Stiele weiter fort, welcher außer einem Gefäßast auch einen Nerven und ein Muskelbündel bekommt. Das Gefäß läuft genau in der Mitte des Stieles und sendet in einer gewissen Höhe Seitenzweige ab (Fig. 21).

Legt man nun einen Quer- oder Längsschnitt durch den Stiel oder Trichter, so findet man Folgendes: Eine geschichtete Cuticula, eine aus einzelligen Drüsen bestehende Hypodermis, welche die erstere ausscheidet, eine centrale Bindegewebsmasse mit zwei Nervenstämmen und ein Gefäß. Muskeln kommen nur im Stiele vor (Fig. 21, 22).

Um von dem feineren Bau des Deckels eine leichtere Übersicht zu gewinnen, werde ich im Nachfolgenden nur den Deckel von *Serpula vermicularis* eingehender beschreiben und erst nachher einige Unterschiede im Bau der erwähnten Arten vorführen. Macht man einen Querschnitt durch den untersten Theil des Stieles, so sieht man, dass die Wandung im Verhältnis zum Centrum sehr dick, und dass die Bindegewebssubstanz, welche das letztere ausfüllt, sehr schwach entwickelt ist und ein mehr knorpeliges Aussehen besitzt (Fig. 22, 23). Das Centrum wird meist von dem Gefäß und den Muskeln ausgefüllt, während die Nervenstränge zwischen die Epidermiszellen eingeschoben sind. Je weiter nach aufwärts man die Schnitte verfolgt, um so stärker sieht man das Bindegewebe auf Kosten der genannten Gebilde entwickelt (Fig. 24, 25). An der Stelle, wo der Stiel sich erweitert, beginnt der Trichter, der von jenem sich durch Folgendes unterscheidet: Die Nerven verzweigen sich und treten mehr in das Centrum zurück und das Gefäß sendet Seitenzweige aus, die alle ampullenförmig endigen, ohne sich in Capillarnetze aufzulösen (Fig. 21). Je mehr man zum Boden kommt, desto mehr Nervenäste und Ampullen trifft man an. Die Hypodermis des Bodens ist etwas dünner, als die der übrigen Theile.

Die homogene Cuticula besteht aus mehreren über einander liegen-

den Schichten, welche ihr eine wellenförmige Streifung verleihen. Sie dringt am Boden, den Furchen entsprechend, etwas nach innen und verursacht das Bild einer radiären Kammerung (Fig. 25). Sie verleiht dem Deckel Elasticität und Festigkeit, durch welche er den äußeren Einwirkungen so wie den Reibungen gut zu widerstehen vermag. In der Cuticularschicht des Stieles lassen sich dieselben großen Poren zerstreut nachweisen, welche ich in der Cuticula der Fäden nachgewiesen habe.

Während, wie schon CLAPARÈDE hervorhebt, die Cuticula der sedentären Anneliden sehr zart ist, da der Körper durch die Röhre geschützt wird, muss an dieser Stelle, die immer den äußeren Einflüssen ausgesetzt ist, sich eine starke Cuticula entwickeln. In dieselbe findet man sehr oft Kalkkörner eingebettet (Fig. 30).

Die Hypodermis besteht aus langen flaschenförmigen Zellen, deren Länge nach den Örtlichkeiten verschieden ist. Gewöhnlich sind sie langgezogen, unten besenförmig, mit einem großen Kerne im Halse. Die Kerne stehen meistens in gleicher Höhe und bilden knapp unter der Cuticula eine gut markirte Linie. Die Zellmembran ist zwar dünn, jedoch sehr resistent und widersteht den Einwirkungen der Reagentien sehr gut. Die Zellen heften sich meist gruppenweise zusammen und scheinen eine einzige Zelle mit großem Bauche darzustellen. Bei einer längeren Maceration jedoch in RANVIER'schem Alkohol zerfallen sie in lange cylindrische Zellen. Ihr Protoplasma wird durch eine Reihe dicht anliegender Secretkügelchen verdrängt, welche sehr leicht mit selbständigen Gebilden verwechselt werden können. Die Kügelchen, welche auf mit Boraxcarmin gefärbten Schnitten sich vorzüglich erhalten, zerfließen im Halse der Zellen und machen diese Gegend oft unklar. In vielen Fällen kann man das Zellplasma kaum nachweisen und nur der große Kern spricht für die Zellnatur der großen Schläuche. Es ist aber höchst interessant, dass diese Zellen an verschiedenen Stellen ihrer Länge Ausläufer besitzen, welche mit Gebilden, die EISIG¹ als Fadenzellen bezeichnet hat, in engster Verbindung sind. Diese Fadenzellen haben ihren Kern bald näher bald ferner ihrer Anhaftungsstelle, und daher finden wir dieselben in der Hypodermissschicht überall zerstreut (Fig. 30). Höchst wahrscheinlich sind diese fadenförmigen Gebilde die Endigungen von unter der Hypodermis liegenden Nervenfasern, welche zu einem Kerngebilde anschwellen und mit den Ausläufern dieser Zellen in Verbindung treten. Leider konnte ich aus den

¹ l. c. p. 301.

schon erwähnten Gründen keine Zeichnungen zur Erklärung beilegen, muss aber erwähnen, dass ich nachträglich, da ich durch die Güte von Dr. EISIG auf ähnliche Endigungen aufmerksam gemacht wurde, einen Zusammenhang dieser Fadenzellen mit den Nerven auch constatirt habe. Außer diesen beschriebenen Zellen finden wir noch schlauchförmige mit granulirtem Inhalte am Boden des Deckels (Fig. 31).

Beide Arten von Zellen, die ich nur auf diesem Theil des Deckels vorfand, wurden von MCINTOSH¹ auch bei *Magelone* gefunden, wenigstens scheinen jene ihnen sehr ähnlich zu sein, denn ihr Inhalt soll entweder aus hellen oder granulirten Kügelchen bestehen. MCINTOSH fasst die letzteren nach CLAPARÈDE als stäbchenerzeugende Zellen auf, welche besonders bei Spioniden vorkommen. Ob nun meine grobkörnigen Zellen jenen entsprechen, muss ich dahin gestellt lassen, da ich in ihnen nie Stäbchen finden konnte.

Zwischen der Hypodermis und dem Bindegewebscentrum finden wir die Basementmembran, welche sich wie ein feiner Saum an den Grenzen kundgiebt.

Der ganze innere Raum wird von einer Art Bindegewebe ausgefüllt, das auch in die Lücken der Hypodermis einzudringen scheint.

Dieses Gewebe erinnert an den hyalinen Knorpel, gehört jedoch zu dem bei wirbellosen Thieren so sehr verbreiteten Gallertgewebe. Nach RAY LANKESTER'S² neuer Eintheilung wird es wohl zu den »ectoplastic connective tissues« gehören, da die Metamorphose des Protoplasmas der embryonalen Zellen wesentlich an der Oberfläche vor sich geht.

Wir finden eine homogene Grundsubstanz mit eingelagerten Zellen, die bald mehr, bald weniger zahlreiche Ausläufer entsenden, welche netzartig unter einander in Verbindung treten. Diese Ausläufer sind äußerst fein und lang, so dass man in der Intercellularsubstanz oft feine Fasern antrifft, die ein selbständiges Netzwerk zu bilden scheinen, ähnlich wie bei Coelenteraten, wo dies oft beschrieben wurde. Die Ausläufer sind immer solid ausschende Fasern, und die Intercellularsubstanz nimmt bald zu bald ab. Das Protoplasma dieser Zellen ist feinkörnig, mit einem großen Kern, der sich in Carminlösungen sehr intensiv färbt. Diese Zellen trifft man entweder einzeln oder zu mehreren verschmolzen in der Grundsubstanz (Fig. 32) an. Auf Längs-

¹ Anatomie von *Magelona*. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXI. Bd. p. 411.

² On the Connective and Vasifactive Tissues of the Medicinal Leach. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XV. New ser. 1850. p. 307.

schnitten wird man öfters gewahr, dass sie parallel der Achse des Stieles sich anordnen und das Aussehen von Lamellen bekommen. Auf den ersten Blick würde man glauben, hier wären Nerven vorhanden, bei denen die Fasern (Ausläufer) mit Ganglienzellen in Verbindung ständen, besonders ähnlich den Nerven der Plathyelminthen (Fig. 34).

Die Modificationen dieses Bindegewebes sind nach den Ortsverhältnissen sehr verschieden. Im untersten Theile des Stieles, wo dieser mit dem Kiemenlappen zusammenhängt, findet man kleine, weniger verzweigte Zellen in der sehr spärlichen Intracellulärsubstanz. Es ähnelt sehr der embryonalen Form. Etwas höher trifft man bereits Zellen an, die sich durch Größe und durch die Zahl ihrer Ausläufer auszeichnen und eine gut entwickelte Intercellulärsubstanz haben. Besonders verbreitet ist dieses Bindegewebe im Deckel, wo die Zellen in großer Menge bald einzeln bald vereinigt vorkommen und durch ihre Ausläufer ein äußerst feines Netzwerk bilden (Fig. 28 und 32). Dieselben Zellen findet man aber besonders dicht neben einander um das Blutgefäß, welches durch sie in den Besitz eines Bindegewebs Schlauches gelangt (Fig. 33). Dieser Schlauch verzweigt sich den Gefäßästen folgend und umgibt auch die Ampullen. Das Bindegewebe im Centrum wird von einer Basementmembran umgeben, welche sich zwischen die Epidermiszellen und die Nervenstränge drängt (Fig. 22, 28). Dieses eben beschriebene Gewebe ist unter den Evertebraten besonders bei vielen Würmern und im Mantel der Tunicaten verbreitet. In dem Kragen der Sabelliden und Terebelliden scheint es nach den Untersuchungen von CLAPARÈDE sehr gewöhnlich zu sein.

Das einfachste Verhalten im Stiele zeigen die Muskeln. Es ist nur ein einziger, aber sehr starker Muskelschlauch vorhanden, der bis zur Grenze des Trichters reicht (Fig. 28). Hier heftet er sich mit sehnförmigen Ausläufern theils an die Intercellulärsubstanz, theils an die Epidermiszellen an. Die Muskelfibrillen sind ziemlich stark, färben sich sehr intensiv und sind durch diese Merkmale von den Nervenfasern leicht zu unterscheiden.

Ein sehr interessantes Verhalten zeigen die Nerven. Wie bekannt treten zwei Nervenstränge in den Kiemenfühlerlappen ein, einer für den rechten, der andere für den linken Lappen. Jeder dieser Stränge theilt sich gleich beim Eintritt in zwei Äste, von denen der eine direkt in den Stiel eintritt, der andere hingegen, der Zahl der Kiemenfühlerfäden entsprechend, sich verzweigt. Der erstere, der am Grunde des Stieles sich vielfach verästelt, liegt auf der Innenseite zwischen Epidermis und Bindesubstanz. In seinem Verlaufe theilt er

sich bald wieder in zwei Äste, welche sich dann in die Epidermis einschieben (Fig. 30 und 22, 23). Wir finden daher an den Querschnitten diese Stränge, von einer Bindegewebskapsel umgeben, an den Seitentheilen des Stieles tief in der Hypodermis. Das Neurilemm, welches den Nervenstrang umgibt, theilt den ganzen Strang in mehrere Partien. In der Nähe des Deckels jedoch beginnen sich diese Stränge dichotomisch zu verzweigen, zuerst in 2, dann in 4 Äste etc., der Zahl der Deckelzähne entsprechend (Fig. 24, 25). Die letzten Äste sind aber schon so fein, dass man sie kaum noch auffinden kann. In der Nähe des Deckels treten, wie schon erwähnt, die Nerven aus der Hypodermis in das Centrum zurück, senden aber zahlreiche Äste in dieselbe, welche mittels der beschriebenen Fadenzellen zu endigen scheitern und mit den Ausläufern der Epidermiszellen in Verbindung treten.

Das Gefäß läuft immer in der Mitte des Stieles und wird nach außen von seiner zarten Wandung mit Muskelzellen und einem Bindegewebs Schlauch umspinnen. Wo sich der Stiel zu erweitern beginnt, sendet es mehrere Nebenäste aus, welche alle in kolbenförmigen oder runden Erweiterungen endigen. Auch diese Blasen oder Ampullen werden von den bekannten Muskelzellen umspinnen, contrahiren sich in großen Pausen ziemlich schwach und treiben so das oxydirte Blut nach den Kiemenherzen (Fig. 21, 26—28).

Dieses im Deckel vorhandene Gefäßnetz erinnert sehr an jene, welche HUXLEY, LEUCKART, HERTWIG und Andere im Mantel der Tunicaten gefunden haben, wo die peripherischen Gefäße sich auch kolbenförmig erweitern.

Äußerst zahlreich treffen wir diese Ampullen knapp unter der Epidermis, besonders am Boden des Deckels, welcher, wie bekannt, aus einer dünneren Wand besteht als die übrigen Theile derselben. Es ist gar nicht unwahrscheinlich, dass bei einer eventuellen Trockenlegung — bei welcher Gelegenheit die Röhre mit dem Deckel fest verschlossen wird, damit der Körper theils seine Feuchtigkeit behält, theils vor dem Eindringen der Feinde geschützt sei — der Deckel in einem gewissen Grade die Respiration vollführt, indem der Boden, wo äußerst viele und große Ampullen vorhanden sind, allein mit der Außenwelt in direkter Verbindung steht und so die Gasdiffusion bewerkstelligen kann. Auch im Wasser kann das Blut in diesen Räumen leichter Sauerstoff anziehen, als wenn sie tiefer im Centrum sich befinden würden. Ähnliche Blutgefäßendigungen in für Athmung differenzirten Organe finden wir auch bei *Hermella* und *Eunice*, so wie in den wahrscheinlich als Kieme fungirenden Rückencirren von *Psammathe cirrata* etc.

Vergleicht man nun den Stiel mit dem Trichter, so findet man, dass zwischen beiden kleine Unterschiede obwalten. Während wir im Stiel einen Muskel, zwei Nervenstränge und ein Blutgefäß auffinden, vermischen wir den ersteren im Trichter und finden die Nerven und Gefäße den am Deckelrand vorhandenen Zähnen entsprechend verzweigt.

Werfen wir auch einen Blick auf den Durchschnitt eines Kiemenfühlerfadens. Außer der Cuticula, der Epidermis und dem centralen Bindegewebe finden wir noch einen Nervenstrang, zwei Muskelbündel und ein Gefäß, also dieselben Theile wie im Stiele. Die Anordnung der Muskeln und Nerven ist zwar eine andere und auch die Zahlenverhältnisse sind nicht die gleichen, aber alle diese Unterschiede sind nur den Localverhältnissen zuzuschreiben. Es scheint mir jedoch, dass auch im Kiemenfaden zwei Nervenstränge vorkommen, die sehr nahe neben einander gelegen sind. Die seitliche Zellsäule des Fadens fehlt.

Die Kiemenfiederchen haben bekanntlich keinen selbständigen Muskel und ihr Gefäß endet blind. Nehmen wir eine dem Randzahn des Trichters entsprechende Partie, so finden wir dieselben Verhältnisse. Natürlich ist die dicke Cuticula und die chitinogene Hypodermis beim Fiederchen durch eine zartere Membran und eine niedrige, theilweise flimmernde Epidermis ersetzt, da beiden Gebilden verschiedene Functionen zukommen. Denken wir die Fiederchen wären an der Spitze des Fadens im Kreise angeordnet und den Verhältnissen entsprechend verschmolzen, so käme der gestielte Deckel heraus.

Den geschilderten Verhältnissen zufolge dürfte der Stiel morphologisch dem Kiemenfühlerfaden, der Trichter den Kiemenfühlerfiederchen entsprechen, das heißt, er hat den morphologischen Werth eines Fadens des Kiemenfühlers.

Die Function des gestielten Deckels ist einfach. Durch den Stielmuskel wird der feste Verschluss der Röhre ermöglicht und so der weiche Körper vielseitig geschützt. Die starke Cuticula und die dicke Epidermis können den äußeren Einwirkungen gut widerstehen. Er besitzt noch alle Functionen des Fadens, jedoch weniger gut entwickelt. Die Verzweigungen der Nerven im Epithel ermöglichen sein Tastvermögen und die unter ihr vorhandenen Ampullen in gewisser Beziehung die Athmungsfunction.

Der eben beschriebene Bau des Deckels von *Serpula vermicularis* kommt auch den anderen beiden aufgeführten Arten zu, nur mit einigen Modificationen.

Bei *Eupomatus* sind die Deckelstäbchen von derselben Beschaffenheit wie der Trichter, dessen Gewebe sich einfach in ihn fortsetzen.

Besonders groß und zahlreich sind die Ampullen im Trichter, die auch in den Stäbchen vorzufinden sind (Fig. 26).

Bei *Vermilia* ist der Stiel sehr biegsam und contractil, was einer schwachen Cuticula und einem großen Muskelbündel zuzuschreiben ist. Im Trichter hingegen wird Cuticula und Hypodermis sehr dick, so dass das centrale Bindegewebe auf einen kleinen Raum beschränkt ist. Auf dem Trichter sitzt eine Chitinmütze, welche im Innern in mehrere Etagen getheilt ist (Fig. 28). Die einzelnen Chitinmembranen sind porös und gestatten das Eindringen von Wasser in diese Räume, die ich als Wasserräume bezeichnen will. Dieser Mütze sitzt eine zweite, kalkige Mütze auf, welche dem Deckel nebst ihrer Elasticität noch eine gewisse Härte gewährt. Legt man sie in Säuren, so löst sich der Kalküberzug ab. Es ist daher der Deckel nicht verkalkt, wie man gewöhnlich annimmt, da nur einfache Kalkablagerungen vorhanden sind. Dass die Wasserräume Beziehungen zur Athmung haben, ist kaum zu bezweifeln.

II. Über die Kiemenfühler der Sabellen. Die Kiemenfühler der Sabellen sind durch das Vorhandensein eines Knorpelgerüsts von denen der Serpulen sofort zu unterscheiden. KRUKENBERG hat in seinen physiologischen Vorträgen zuerst diese Substanz chemisch untersucht und sie von eigentlichem Knorpel sehr verschieden gefunden. Ohne mich in dieses chemische Detail einzulassen, werde ich den Kiemenfühler nur von dem Standpunkte der Histologie betrachten. Auch kann ich mich recht kurz fassen, da eine genaue Schilderung derselben von CLAPARÈDE¹ schon existirt, der ich aber nur da erwähnen werde, wo sie mit den von mir gefundenen Ergebnissen nicht in Einklang steht.

Die Bildung des Lappens und der Kiemenfühlerfäden geschieht in ähnlicher Weise, wie ich es bei den Serpuliden geschildert habe, mit dem Unterschiede jedoch, dass hier ein Theil der Körperlängsmuskeln sich an die knorpelige Platte anheftet.

Ein Querschnitt durch den Kopf geführt zeigt, wie die beiden Kiemenlappen mit einander an der Dorsalseite verbunden sind. Diese huf-förmige Knorpelplatte sendet nach unten zu einen spitzen Fortsatz, der zur Anheftung jener Muskeln dient, welche die Annäherung der beiden Hälften bewerkstelligen. Hat diese Platte einmal den Rückentheil ganz in Anspruch genommen, dann finden wir diese Muskeln zwischen Nervenstrang und Kiemengefäß eingeschoben (Fig. 35).

Der Kiemenlappen wird von einer Cuticula und einer Hypodermis

¹ Recherches sur la Structure des Annélides sédentaires. Genève 1873. p. 105.

bekleidet, welche den mit einem festen Perichondrium versehenen Knorpel umgeben. In dem mit Bindegewebe spärlich erfüllten Centrum finden wir Muskeln, Nerven und Gefäße. Die einzelnen Fäden sind an ihrer Basis mit separaten Muskeln versehen, welche den trichterförmig ausgebreiteten Fühler zusammenlegen können (Fig. 36).

Eine seitliche Zellsäule, welche nach EHLERS' mündlicher Mittheilung an LÖWE (l. c.) auch bei Sabelliden vorkommen soll, habe ich nicht wieder gefunden und muss daher ihre Existenz dahingestellt sein lassen.

Die Hypodermis besteht aus chitinogenen Drüsenzellen, deren Inhalt aber nie zu Kugeln gruppirt ist. An Querschnitten sieht man bei starken Vergrößerungen zwischen ihnen andere, den Spermazellen ähnliche Gebilde, die vielleicht den Fadenzellen entsprechen mögen (Fig. 41).

Das Knorpelgewebe hat eine frappante Ähnlichkeit mit jenem, welches aus dem Zungenknorpel der Gastropoden beschrieben wurde. Es besteht aus verschieden geformten, meist abgerundeten oder polygonalen Zellen mit rundlichem Kern (Fig. 38, 39). Die Zellen sind durch doppelt conturirte Wände getrennt, die aus der Verschmelzung der Membranen hervorgegangen sind, welche auf und von den einzelnen, ursprünglich bloß aus Kern und Protoplasma bestehenden Zellen allnählich abgelagert wurden und sich verdickten. Die Ähnlichkeit mit einem Pflanzengewebe, wie schon Viele hervorgehoben, ist sehr groß. Die Zellen geben den Geweben ein blasiges Aussehen. Die Hohlräume sind mit Flüssigkeit angefüllt, und manchmal ist nur ein Häufchen Protoplasma darin, welches aber öfters unregelmäßige Ausläufer entsendet. Die Zellen sind kaum zu isoliren, und diese Thatsache bekräftigt die Anschauung, dass die Zellwände eigentlich intercellulare Bildungen sein könnten. Die knorpeligen Ausläufer in den Kiemenfäden werden von einer faserigen Membran umgeben, die der ganzen Länge nach an einer Stelle eine Falte bildet (Fig. 40).

III. Verwandtschaftsbeziehungen. Die große Verwandtschaft zwischen Anneliden und Wirbelthieren wird durch neue Thatsachen mehr und mehr bekräftigt. Seit DOHRN'S Vorgang sind von verschiedenen Seiten sehr werthvolle Zeugnisse beigebracht worden, welche auf die Chaetopoden oder überhaupt auf gegliederte Würmer als die gesuchten Vorfahren der Chordaten hinzuweisen scheinen. Leider werden aber zu Gunsten dieser Verwandtschaft auch solche Be-

ziehungen herangezogen, welche nicht die geringste Beweiskraft haben, im Gegentheil die Lösung von phylogenetischen Problemen erschweren. Ein Beispiel hierfür werden wir gleich zu besprechen haben.

Für die Zwecke der Respiration können dem morphologischen Principe nach verschiedene Einrichtungen bestehen, die aber in einem Umstand, dem der Flächenvergrößerung der respirirenden Körperstelle, mit einander harmoniren. GEGENBAUR hebt richtig hervor, dass bei Annulaten sich diese Gebilde als aus mannigfaltigen Anpassungszuständen hervorgegangen ergeben, so dass verschiedene Gebilde Umwandlungen zu Athemorganen eingingen.

Im Allgemeinen lassen sich zwei verschiedene Formen von Kiemenbildungen unterscheiden. Entweder treten diese als Anhangsgebilde der einzelnen Körpersegmente auf, so dass an den dorsalen Parapodien der verschiedensten Körperabschnitte eine Kiemententfaltung stattfindet, oder sie bilden sich in Folge der bekannten Lebensweise der Serpulaceen am Kopfe aus und bestehen aus solchen Organen, die auf den übrigen Körperabschnitten nicht wiederkehren und somit mit den Segmentalkiemen nichts zu schaffen haben. Weder die Entwicklungsgeschichte der Serpulaceen, noch die heute noch existirenden Formen dieser Gruppe zeigen irgend welche Spuren dieser Anhänge an ihren Segmenten. Diejenigen, welche am ersten Metamer, dem sogenannten Kopflappen, sitzen und dessen directe seitliche Fortsätze bilden, entsprechen nach Lage und Beschaffenheit den Fühlern der Glieder- und Weichthiere und können keineswegs als Überreste jener paarig angeordneten Kiemenanhänge betrachtet werden, welche man an jedem Segmente einer typischen Urform supponirt. Es war auch bisher Niemand, der Anhaltspunkte zur Homologisirung dieser vom Hautmuskelschlauch ausgehenden Bildungen suchte, im Gegentheil wurden dieselben als in morphologischer Hinsicht verschiedene Organe betrachtet, die auch in functioneller Hinsicht verschieden sind.

Aber obwohl beide Bildungen verschiedenen Ursprunges sind und auch im Plane nicht Vieles gemeinsam haben, so wurden doch Versuche gemacht, sie mit den Kiemen der Chordaten zu homologisiren. Die Segmentalkiemen der Würmer wurden mit den Kiemenblättchen der Fische, die Kopfkriemen aber mit dem ganzen Kiemenapparat derselben verglichen.

In Bezug auf erstere hebt BALFOUR in seiner weitbekannten Arbeit »On the Development of Elasmobranch fishes« p. 211 hervor, dass beide Anhänge nur dann als homologe Gebilde betrachtet werden dürften, wenn es sicher nachgewiesen wäre, dass die Kiemenblättchen der

Fische vom Epiblast gebildet werden. Gehören sie aber dem Hypoblast an, so ist ihre Homologie höchst unwahrscheinlich.

Dagegen sucht DOHRN in seiner neuen und höchst interessanten Arbeit »Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers« die Frage in einem anderen Lichte darzustellen. Seines Erachtens sind die Kiemenblättchen weder ecto- noch entodermal und gehören durchaus dem Mesoderm an; er findet daher in der Homologisirung der Fisch- und Annelidenkieme keine unübersteiglichen Schranken. Die Frage, sagt er, liegt viel complicirter, als dass sie mit einer so simplen embryologischen Beobachtung entschieden werden könnte, zugleich bietet sie so weittragende Gesichtspunkte, dass er ihrer ausführlichen Erörterung erst später näher treten wird.

Obschon beide Forscher nicht direct angeben, auf welche Kiemenanhänge der Würmer sie die Homologie beziehen, so bleibt nach ihren Schilderungen kaum ein Zweifel übrig, dass sie bei ihren Vergleichen nur die Segmentkiemen in Betracht zogen.

Ich will es hier weder bejahen noch bestreiten — da meine Untersuchungen auf dieses Gebiet nicht reichen — ob es gelingen wird, Anhaltspunkte für die Homologisirung dieser Segmentanhänge zu finden, und gehe daher zur Erörterung der zweiten Frage über, ob die Kopfkkiemen oder besser gesagt die Kiemenfühler der Serpulaceen eine Verwandtschaft mit den Fischkiemen aufweisen?

Das Vorhandensein des bekannten knorpligen Gerüstes in den Kiemenfühlern der Sabelliden hat besonders dazu bewogen, Verwandtschaftsbeziehungen zwischen beiden zu suchen. LEYDIG¹ war der Erste, welcher eine Ähnlichkeit in dem Knorpelgerüst beider vorfand, ohne irgend welche Verwandtschaft hervorzuheben. Er sagt nämlich auf p. 328 seiner eifirten Arbeit: »Bemerkenswerth ist der feinere Bau dieser Kiemen: sie besitzen in den Stämmen eine Art Skelett, das von Kalilösung nicht angegriffen wird und in seinem Aussehen sehr an den Knorpel erinnert, welcher bei den Fischen die Kiemenblättchen stützt.«

Die Bildung dieses Stützorganes kann man nur aus dem Bedürfnisse erklären, dass die feinen Fäden ziemlich fest und sicher um den Mund zu stehen haben. Wir finden ja solche knorplige Gewebe auch

¹ Anatomische Bemerkungen über *Carinaria*, *Firola* und *Amphicora*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III. p. 328.

bei den Mollusken sehr verbreitet, ohne dass man durch ihr Vorhandensein oder ihre zweckentsprechende Bildung gleich darauf gekommen wäre, nach Verwandtschaftsbeziehungen zu suchen. Wie wenig Bedeutung aber dieses Gewebe zur Beantwortung der phylogenetischen Fragen hat, das zeigt das Fehlen desselben bei einer ganzen Gruppe dieser Familie, nämlich den Serpulen.

Den Gedanken, die Kiemen der Serpulaceen mit denen der Vertebraten zu homologisieren, finden wir zuerst bei SEMPER, der in seiner Arbeit »Über die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere« durch einen Querschnitt einer *Sabella*-Kieme dazu verleitet wurde. Auch ich wurde durch das eigenthümlich schöne Bild, welches ein Querschnitt darbietet, besonders wegen des Vorhandenseins des knorpeligen Stützgerüsts, dazu gebracht, die SEMPER'sche Anschauung für recht wahrscheinlich zu halten. Doch schon bei der Untersuchung der *Serpula*-Kieme, wo wie bekannt das Knorpelgerüst fehlt, wurde meine Ansicht sehr schwankend. Und je mehr ich mich in die Detailuntersuchung einließ, desto klarer wurde mir die Unwahrscheinlichkeit dieser Anschauung, in welcher ich zuletzt eine gezwungene Heranziehung zur Lösung dieser Frage erblicken musste. Während aber SEMPER sich damit begnügte, Anhaltspunkte zur Homologisirung mit den Fischkiemen zu suchen, ging LÖWE noch weiter und verglich den Querschnitt des Kiemenfühlers mit einem Querschnitt des Kopfes eines Kaninchenembryo! Da aber LÖWE am Ende seiner Speculationen dieselben selbst als rein hypothetisch erklärt, so kann ich ihre Darlegung dem Leser ersparen.

Bevor ich nun auf die Widerlegung der SEMPER'schen Ansichten eingehe, erlaube ich mir kurz den Plan der Fischkieme mit dem der Kiemenfühler zu vergleichen.

Bekanntlich finden wir bei den Fischen von der Schädelbasis ausgehende Bogensysteme, welche hinter der Mundöffnung liegenden Metameren angehören und den Stützapparat der Kiemen bilden. Die zwischen ihnen befindlichen Spalten leiten das durch den Mund aufgenommene Wasser an den Kiemen vorüber nach außen. Die Kiemen selbst bestehen mit wenigen Ausnahmen aus Blättchen oder büschelförmigen Fortsätzen und liegen immer an den Bogen, also hinter dem Eingange des Nahrungscanals, aber immer so, dass die Mundhöhle zugleich zur Athemböhle wird. Zu jedem Blättchen tritt ein Ästchen der in der Furchen der Kiemenbogen verlaufenden Kiemenarterie, die sich darin in ein Capillärnetz anflöst, aus welchem am entgegengesetzten Rande des Blättchens der Ast einer Epibranchialarterie sich entwickelt,

deren Stamm wiederum in der Furche an der Basis der Blättchen verläuft.

Bei den Serpulaceen liegen dagegen die Kiemenbogen (die sogenannten Fühlerfäden), welche manchmal in großer Zahl vorhanden sind, am Kopfe selbst und entbehren bei den Serpulen des knorpeligen Stützapparates ganz. Die zwischen ihnen vorkommenden Höhlungen, welche man mit den Kiemenspalten der Wirbelthiere verglichen hatte, liegen am Grunde (an der Verwachungsstelle der Fäden) und zwar in Kreisen oder Spiralen vor der Mundhöhlung, mit welcher sie nie in Verbindung treten. Das Wasser wird nicht durch den Mund den Kiemen zugeführt, sondern diese führen Wasser dem Munde zu. Sie liegen immer vor und nie hinter dem Eingange des Nahrungscanales. Die Kiemen- und Epibranchialarterien werden hier durch ein einziges Gefäß ersetzt, welches das Blut zur und von der Kieme leitet, und sich niemals in Capillarnetze auflöst. Einzig und allein in der Anordnung der Blättchen (der sogenannten Kiemenfederchen) finden wir eine Übereinstimmung, indem dieselben auch in zwei Reihen mit ihrer Basis an die Fäden angeheftet sind, aber anstatt nach außen zu sitzen, sind sie nach innen gegen die Mundöffnung zu gerichtet. Der ganze Apparat betheiligt sich sowohl an der Athmung als auch an der Tastfunction und Herbeischaffung der Nahrung.

Trotz der geschilderten Verschiedenheiten behauptet SEMPER mit Sicherheit die Homologie beider Organe, und LÖWE schließt sich in seiner erwähnten Abhandlung diesen Anschauungen, ohne die besprochenen Verhältnisse in Betracht zu ziehen, mit folgenden Worten an: »Die Identität zwischen der Beschreibung SEMPER's und der meinigen wird dadurch nicht gestört, dass bei der von mir untersuchten *Spirorbis* die Knorpelstränge fehlen, während sich SEMPER hauptsächlich auf die *Sabella*-Kieme stützt, der bekanntlich ein Knorpelgerüst zukommt.

In seiner schon erwähnten Arbeit über die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere meint SEMPER, dass die Kiemengänge und Kiemenspalten der Wirbelthiere sich in Bezug auf ihre Lage denen der Sabelliden aufs engste anschließen. Seine Annahme beruht auf einer äußerst kurzen Schilderung einer *Sabella*-Kieme, welche aber für seine Zwecke vollkommen ausreichen soll. Er sagt nämlich: »Dort wo diese [nämlich der Kiemenfühlerlappen] in die Knorpelstrahlen übergeht, treten zwischen den letzteren verschiedene große, den Kopfumfang einnehmende

Hohlräume auf, welche sich zuerst auf der Cardialseite, nahe der Mittellinie nach außen hin öffnen. Das Epithel dieser Hohlräume, welche nach vorn direct in die Spalten oder Furchen zwischen den Kiemenstrahlen übergehen, wimpert stark. Mit ihnen verbindet sich ein System gleichfalls wimpernder, bald mehr, bald minder stark verästelter spaltförmiger Canäle, welche sich jederseits in jeder Körperhälfte zu einem ganz gegen den Schlund zustrebenden Canal vereinigen. Dieser letztere ist geradezu ein Abschnitt des Kopfdarmes, welcher sich auf der Neuralseite nach außen im Munde öffnet. Der Mund liegt also auch bei dieser Annelidengattung an seiner normalen Stelle an der Neuralseite; der Schlund theilt sich in zwei Kiemengänge, diese wieder in zahlreiche Nebenkiemengänge; die letzteren setzen sich an die peripherischen Kiemensäcke und öffnen sich zuerst an der Cardialseite in echte Kiemenpalten; der ganze Apparat ist endlich gestützt durch einen stark entwickelten knorpligen Kiemenkorb.«

Diese kurze Schilderung ist, abgesehen von der schematischen Abbildung, die ihr beigelegt wird, nicht ganz richtig. Wir wissen nach meiner Beschreibung, dass zwischen den Fühlerfäden kleine seichte Höhlungen vorhanden sind, welche von dem Körperepithel — und nicht von Flimmerepithel, wie SEMPER angiebt — ausgekleidet werden. Die Flimmerriemen der Fäden laufen neben diesen Höhlungen vorbei, gerade auf die innere Fläche des Lappens zu, in die durch die paarige Anordnung der Muskeln hervorgerufenen Falten, welche SEMPER als bald mehr, bald minder stark verästelte spaltförmige Canäle bezeichnet. Die Höhlungen nimmt er als Kiemensäcke, ihre Öffnungen als Kiemenpalten, die erwähnten Falten als Kiemengänge in Anspruch, welche den eigentlichen Kiemenpalten und Kiemenbögen der Wirbelthiere zu vergleichen wären. Schon der Nachweis, dass die Canäle nie mit den Höhlungen in Verbindung stehen, und dass letztere mit Körperepithel ausgekleidet sind, genügt, um diesen Vermuthungen eine geringe morphologische Bedeutung zuzuerkennen. Die zwei sogenannten seitlichen Kiemengänge entstehen durch die Abschnürung der Lappen vom Kopfe. Wir haben es hier nur mit Faltenbildungen und Zwischenhöhlen zu thun, welche die Bildung der Lappen und Fäden bezwecken.

Aber auch mit Bezug auf den Ort ihres Auftretens soll die *Sabella*-Kieme Übereinstimmungen mit den Kiemenpalten der Wirbelthiere

verrathen, denn sie sollen sich an der Cardialseite und zu den beiden Seiten des Kopfes öffnen. Allerdings sitzen die Lappen, von welchen aus die Fäden gebildet werden, weniger an der Cardialseite als an den Seitentheilen des Kopfes, aber die Höhlungen oder Kiemenspalten liegen halbkreisförmig oder spiralg um den Mund, so dass manchenmal deren fünfzig in der ganzen Peripherie des Kopflappens sich öffnen. Es fragt sich wohl auch, in wie fern SEMPER die Kiemensfühler als Kiemenkorb bezeichnet. Das Argument dafür giebt er im folgenden Satze: »Wesentlich ist eben für einen Kiemenkorb die Ausmündung symmetrischer Anhangsorgane des Schlundes in einer oder mehreren Kiemenspaltenpaaren auf der Cardialseite oder an den Seiten des Kopfes; dies ist aber auch der Typus im Bau des hier nur kurz beschriebenen Kiemenkorb der *Sabella*.« Obwohl SEMPER den Ursprung des Epithels der inneren Fläche nicht nachgewiesen hat, welches nach meinen Untersuchungen wahrscheinlich dem Ectoderm angehört, so kann diese Definition durchaus nicht ausreichen, da die Lagerungsverhältnisse von jenen der Wirbelthiere sehr abweichen. Doch glaubt SEMPER dieses Hindernis mit folgender Annahme überwinden zu können: »Denkt man sich den Halskragen der Sabelliden weit nach vorn über den Kopf hin vorgezogen, so würden diese äußeren Öffnungen des Kiemenkorbessich genau wie bei Knochenfischen in eine von der Hautduplicatur gebildete äußere Kiemenhöhle öffnen.«

Durch dieselben Vermuthungen suchten einst VAN BENEDEN und GEGENBAUR die Fühler der Bryozoen mit dem Athemsack der Tunicaten zu verknüpfen. Es heißt in den Grundrissen zur vergleichenden Anatomie von GEGENBAUR auf p. 251:

»In der That könnte man sich die Einrichtungen der Tunicaten von jenen der Bryozoen ableiten. Denkt man sich nämlich die freien Tentakel eines Bryozoon durch Querverbindungen unter einander verwachsen, so dass nur spaltartige Öffnungen zwischen den einzelnen bestehen, und stellt man sich ferner vor, dass die allgemeine Körperhülle über diese Gerüste bis zum vorderen Ende sich fortsetze, so erhält man eine Athemhöhle, die jener der Ascidien entspricht.« »Eine derartige Vergleichung, die ich selbst früher vertrat, muss ich jedoch jetzt für eine irrige erklären. Sie setzt nämlich Vorgänge voraus, die nicht nur nicht nachgewiesen sind,

sondern sogar den Bildungsvorgängen bei der Entstehung der Athemhöhle geradezu widersprechen.«

Diesen von GEGENBAUR schon vor 25 Jahren zurückgewiesenen Vergleich sucht SEMPER wieder aufzunehmen, ohne im geringsten die Bildungsvorgänge der Athemhöhle in Betracht zu ziehen. Soll überhaupt ein Vergleich mit Wirbelthieren gerechtfertigt sein, so müssen die Kiemenspalten von außen her in Canäle leiten, welche in den Schlund führen; jedoch, wie ich schon erwähnt habe, setzen sich die Canäle am Lappen in die Flimmergruben der Fäden fort, ohne mit den Höhlungen oder Kiemensäcken in Verbindung zu kommen.

Es sei noch erwähnt, dass die Kiemenspalten bei den Wirbelthieren am Halse, also hinter dem Vorderende des Gehirns und des Mundes angelegt sind, während sie, selbst wenn der Halskragen nach oben zu in eine Hautduplicatur übergegangen wäre, immer vor dieselbe zu liegen kommen würden. Diese Verhältnisse zieht aber SEMPER kaum in Betracht, sondern erwähnt nur, dass das Schlundganglion bei den Anneliden an kein bestimmtes Segment gebunden ist.

Eine andere Vermuthung von SEMPER, die Annahme nämlich, dass die Kiemen der Sabelliden nur ein metamorphosirter, hervorgestülpter Annelidenschlundkopf seien, ist allein durch das Fehlen des Vagus nicht zu bestätigen, vielmehr kann diese Frage nur durch die bis jetzt völlig unbekannte Entwicklung der Kiemenfühler bestätigt werden. Doch sprechen weder die bekannten morphologischen noch physiologischen Eigenthümlichkeiten dafür.

Während die Kiemen der Fische ausschließlich zur Athmung eingerichtet sind, vollführen die Kiemen der Serpulaceen verschiedene Functionen.

DOHRN hebt in seiner schon erwähnten Arbeit mit Recht hervor: »Das, was die Kieme zur Kieme macht, ist ein Blutgefäß, — keine noch so verzwickte Falten- oder Fadenbildung des Ectoderms oder des Darms ist dadurch allein eine Kieme. Von Hause aus mag sowohl die ganze Haut eines Thieres oder auch der ganze Darm respirirend sein: das mag man halten wie man will. Localisirte Athmung ist aber vor allen Dingen an Blutgefäße gebunden, welche durch irgend eine Veranstaltung in möglichst unmittelbarem Contact mit Wasser zu gerathen haben. Wo dieser Contact am leichtesten zu haben ist, da wird eine Kieme entstehen, d. h. es wird ein Blut-

strom die Körperwandung, oder die Darmwandung, oder irgend welche andere Canalwand, welche respirables Wasser enthält, vor sich herschieben, um von allen Seiten dem Gasaustausch vorzuarbeiten.«

In diesem Sinne müssen wohl auch die Fühler der Serpulaceen als Kiemen bezeichnet und als den Kiemen der Fische analoge Organe betrachtet werden. Doch können sie das Wort Kieme nur theilweise beanspruchen, da nur der innerste Theil der Fäden sich dazu entwickelt hat. Der innere schmale Saum mit den zahlreichen Fiederchen vergrößert wohl die athmende Fläche, jedoch kann durch diese Einrichtung sowohl Wasser wie Nahrung herbeigeschafft werden. Das unvollkommen angeordnete Gefäß, welches das Blut in die und aus den Kiemen schafft, bezweckt auch die Ernährung der dortigen gut entwickelten Gewebe. Das gänzliche Fehlen von Capillarnetzen und zurückführenden Gefäßen stellt die dort stattfindende Athmung sehr niedrig. Betrachten wir ferner die Anordnung der Fiederchen, welche bei dem ausgebreiteten Kiemenfühler immer als Anhänge gegen die Mittellinie des Trichters gerichtet sind, um einen Wirbel zu erzielen, der frisches Wasser dem Darm zuführt, so können wir diesen Theil der Fühlerkieme auch als einen die Darmathmung fördernden Nebenapparat betrachten. Durch diese Kiemenfühler wird sich aber das Thier ein Bewusstsein von der Umgebung verschaffen, theils durch die in ihrer Epidermis vorhandenen Nerven, theils durch die Augen, die dort manchmal sehr verschwenderisch angebracht sind. Ihrem Sitze und ihrer Structur nach müssen sie als Fühler aufgefasst werden, welche durch die Verrichtung mehrerer Functionen complicirter als die gewöhnlichen gebant sind, und durch eine Vergrößerung der athmenden Hautfläche auch die Respiration befördern, theils direct, theils indirect, durch Zufuhr von frischem Wasser zu dem Darmcanale. Aus diesen Gründen möchte ich sie lieber Kiemenfühler als einfach Kiemen oder Kiemenkörbe nennen.

Außer allen diesen erwähnten Einrichtungen kommen bei den Serpulen noch Nebenapparate vor, welche den Kiemenfühlern theils Schutz geben, theils sie vor einer eventuellen Trockenlegung eine Zeit hindurch bewahren. Der erste Kiemenfaden entwickelt sich zu dem schon beschriebenen Deckel, welcher dem Kiemendach der Crustaceen oder dem Kiemendeckel der Fische analog sein dürfte.

Wir können daher die Kiemen der Vertebraten und die Kiemenfühler der Serpulaceen weder als homologe noch als ganz analoge Organe betrachten und müssen alle Möglichkeiten, welche von SEMPER und LÖWE zur Bestätigung einer Homologie herangezogen wurden, als

unbewiesene und ganz unwahrscheinliche fallen lassen. Beiderlei Organe sind verschiedenen Ursprungs und haben kein nachgewiesenes morphologisches Moment gemein.

Es wäre doch bedenklich, einen zweckentsprechend modificirten Fühler mit den complicirt gebauten Vertebratenkiemen wegen scheinbar vorhandener geringer Ähnlichkeit im Bau zu homologisiren!

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 12.

Fig. 1—3. Querschnitte durch Kopf und Kiemenfühlerlappen einer *Serpula contortuplicata*.

- C* Cuticula,
hp Hypodermis,
rm Ringmuskelschicht,
alm dorsale Längsmuskeln,
vln ventrale Längsmuskeln,
o.s.g oberes Schlundganglion,
dm diagonale Muskeln,
kp knorpelige Platte,
t.d Ausführungsgang der tubiparen Drüsen,
m.h Mundhöhle,
f, e, k, ei fingerförmige Endigungen der Kopfeinstülpung,
n Nerv,
k.h Kiemenvenen,
k.s Höhlungen zwischen den Fäden, welche SEMPER als Kiemensäcke bezeichnete,
k.ei die vom Kopfe angehende Einbuchtung,
ei seitliche Einschnürung, welche zum Abheben des Lappens vom Kopfe dient,
vs Verbindungsstück,
me Mundepithel, besser Sinnesepithel.

Fig. 4 und 5. Querschnitte durch den Kiemenfühlerlappen von *Protula intestinum*.
g Kiemenvene,

Fig. 6. Querschnitt durch einen Theil des Kiemenfühlerlappens von *Serpula contortuplicata*, wo sich die Fäden gerade differenziren.

Fig. 7—10. Querschnitte durch Kiemenfäden verschiedener Serpulen.

Fig. 11. Längs- und Querschnitt des Kiemenfiederchen einer *Serpula*.

Fig. 12. Hypodermiszellen des Lappens der Serpulen, nach Schnitten isolirt.

Fig. 13. Dieselben von den Fäden, auch nach Schnitten isolirt.

Fig. 14. Flimmerzellen der Fiederchen nach Schnitten.

Tafel 13.

- Fig. 15. Zwischenzellen der Hypodermis der Fäden.
 Fig. 16 und 17. Cuticula der seitlichen Zellsäule.
 Fig. 18. Isolierte Zellen der seitlichen Zellsäule.
 Fig. 19. Optischer Querschnitt durch die Zellsäule.
 Fig. 20. Die von der Basementmembran gebildeten Hohlräume, in denen die Zellen der sog. seitlichen Zellsäule sich befinden.
 Fig. 21. Längsschnitt durch den Trichter des Deckels von *Serpula contortuplicata*.
ga Gefäßampullen.
 Fig. 22—24. Querschnitte durch den Stiel derselben.
 Fig. 25. Querschnitt durch den Trichter des Deckels derselben.
 Fig. 26. Längsschnitt durch den gestielten Deckel von *Eupomatus uncinatus*.
 Fig. 27. Querschnitt durch den obersten Theil derselben.
 Fig. 28. Längsschnitt durch den Deckel von *Vermilia infundibulum*.
m Stielmuskel,
lr Wasserräume.
 Fig. 29. Gestielter Deckel von *Apomatus*.
 Fig. 30. Längsschnitt des Deckelstieles in der Nähe des Kiemenlappens der *Serpula contortuplicata*.
c.k Körner in der Cuticula,
n.e Nervencomplex.
 Fig. 31. Querschnitt durch den Bodentheil des Trichters von *Serpula*.
 Fig. 32. Bindegewebe im Trichter der Serpulen.
 Fig. 33. Bindegewebskapsel um das Gefäß des Deckels.
 Fig. 34. Bindegewebe im Stiele.
 Fig. 35. Querschnitt durch den Kopfappen von *Branchiomma Köllikeri*.
kg Knorpelgerüst,
p Periost-Basementmembran,
g Kiemenvene.
 Fig. 36. Querschnitt durch den untersten Theil der Kiemenfäden desselben Thieres.
 Fig. 37. Querschnitt durch die Mitte des Fadens.
 Fig. 38. Einzelne knorpelähnliche Zellen.
 Fig. 39. Eine derselben stark vergrößert.
 Fig. 40. Knorpelzellstab im Fiederchen mit Periost.
 Fig. 41. Längsschnitt durch den Faden, stark vergrößert.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel](#)

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Örley Ladislaus

Artikel/Article: [Die Kiemen der Serpulaceen und ihre morphologische Bedeutung. 197-228](#)