

## Inhaltsübersicht.

	Seite
Übersicht über den Verlauf der Versammlung . . . . .	3

### Erste Sitzung.

Eröffnung der Versammlung . . . . .	5
Geschäftsbericht des Schriftführers . . . . .	7
Referat: Ziegler, H. E., Über den derzeitigen Stand der Cöломfrage . . . . .	14
Vortrag: Korschelt, Über Regenerations- und Transplantationsversuche an Lumbriciden . . . . .	79

### Zweite Sitzung.

Vortrag: Häcker, V., Über vorbereitende Theilungsvorgänge bei Thieren und Pflanzen . . . . .	94
----------------------------------------------------------------------------------------------------	----

### Dritte Sitzung.

Wahl des nächsten Versammlungsortes . . . . .	119
Bericht über das »Tierreich« . . . . .	119
Vorträge: Dahl, Fr., Experimentell-statistische Ethologie . . . . .	121
Samassa, Über Furchung und Keimblätterbildung bei Amphioxus. . . . .	131
Brandes, G., Die Lorenzinischen Ampullen. . . . .	132, 179

### Vierte Sitzung.

Vorträge: Maas, Otto, Die Ausbildung des Canalsystems und des Kalkskelets bei jungen Syconen . . . . .	132
Discussion . . . . .	140
Zur Strassen, O. L., Über das Wesen der thierischen Formbildung. . . . .	142
Lauterborn, R., Über Variabilität und Saisonformen bei Räderthieren, speciell <i>Amurea cochlearis</i> GOSSE . . . . .	156
Bericht der Internationalen Nomenclatur-Commission . . . . .	156
Vorträge: Spuler, Arnold, Über die derzeitigen Aufgaben der Lepidopterologie und die Systematik der Tineen . . . . .	157

	Seite
Brandes, G., Zum Bau der Spermien. — Über den Legerüssel von <i>Ixodes</i> . . . . .	165, 183
Göppert, F., Erläuternde Bemerkungen zur Demonstration von Präparaten über die Amphibienrippen . . . . .	165
<b>Demonstrationen.</b>	
Bütschli, Schnittserien . . . . .	172
Derselbe, Mikrophotographien zur Structur des Protoplasmas und der Membranen . . . . .	172
Dahl, Apparat zur quantitativen Bestimmung des Blumenbesuchs aus der Classe der Insecten . . . . .	172
Escherich, <i>Thorictus forelii</i> . . . . .	172
Field, H. H., Zettelkatalog der laufenden zoologischen Litteratur . . . . .	173
Göppert, Mikroskopische Präparate von Amphibienrippen . . . . .	174
Häcker, Präparate der Geschlechtszellen von <i>Cyclops brevicornis</i> . . . . .	174
Derselbe, Polychätenlarven aus der Ausbeute der Plankton-Expedition . . . . .	174
Jameson, H. Lyster, Schutzgefärbte Mäuse . . . . .	174
Koch, Glasgefäße . . . . .	174
Korschelt, Regenerations- und Transplantationsvorgänge bei Regenwürmern . . . . .	175
Lauterborn, Lebende Exemplare von <i>Achromatium oxaliferum</i> . . . . .	175
Maas, O., Präparate zur <i>Sycandra</i> -Entwicklung . . . . .	175
Meisenheimer, Johannes, Über die Urniere der Süßwasserpulmonaten . . . . .	176
Samassa, Entwicklung von <i>Amphioxus</i> . . . . .	178
Spengel, Schnittserien durch das Subradularorgan von <i>Chiton siculus</i> . . . . .	178
Haller, Querschnitte durch das Subradularorgan von <i>Chiton siculus</i> . . . . .	178
Voeltzkow, Krallen, Unterkieferdrüse und Schuppenverschmelzung bei Krokodilembryonen . . . . .	179
Zur Strassen, Mikroskopische Präparate einiger Rieseneier und Riesenembryonen von <i>Ascaris megalocephala</i> . . . . .	179
<b>Nachtrag.</b>	
Brandes, Sinnesepithel der Lorenzinischen Ampullen . . . . .	179
Derselbe, Legerüssel von <i>Ixodes</i> . . . . .	179
<b>Anhang.</b>	
Verzeichnis der Mitglieder . . . . .	186

## Erste Sitzung.

Mittwoch den 1. Juni von 9 $\frac{1}{4}$  bis 1 Uhr.

Die Versammlung wurde vom Vorsitzenden der Gesellschaft, Herrn Prof. F. E. SCHULZE (Berlin), mit folgender Ansprache eröffnet:

Ich eröffne die achte Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft und begrüße Sie, hochgeehrte Mitglieder und Gäste, in dieser herrlich gelegenen Stadt, welche mit dem Zauber der Romantik den Ruhm einer 500jährigen Pflegestätte streng wissenschaftlicher Lehre und Forschung so glücklich vereint.

Wenn ich die Reihe der meiner Kenntnis zugängigen Heidelberger wissenschaftlichen Koryphäen überschaue, so bleibt der bewundernde Blick haften an zwei Namen, deren Träger für die Entwicklung der Zoologie in Deutschland von nicht geringer Bedeutung gewesen sind, TIEDEMANN und BRONN.

Ohne auf die bedeutenden, den meisten von Ihnen ja wohlbekannten wissenschaftlichen Einzelleistungen beider Forscher näher einzugehen, möchte ich heute nur ganz kurz ihre Arbeitsrichtung und Methode vergleichend gegenüberstellen.

Beide waren nicht ausschließlich und von Anfang an reine Zoologen. Während TIEDEMANN als Vertreter der menschlichen Anatomie vom descriptiv anatomischen Standpunkte aus, als echter Zootom, in die Thierkunde eindrang, wurde BRONN durch seine Hauptbeschäftigung mit der Paläontologie zum Studium der lebenden Thierwelt geführt. Schon hieraus, besser freilich noch aus der individuellen Eigenthümlichkeit und den daraus erwachsenen Neigungen beider wird man den so verschiedenen Charakter ihrer Arbeiten verstehen.

Während zu Anfang unseres Jahrhunderts in Deutschland im Allgemeinen die unfruchtbare speculative Naturphilosophie herrschte, sehen wir TIEDEMANN im Gegensatze dazu als bewußten Vertreter der empirischen organischen Naturforschung seinen eigenen Weg gehen. »Ich durchschaute bald,« so sagte er, »die Einseitigkeit und

Nichtigkeit der speculativen Lehren, denen ich von nun an bei meinen Studien abhold wurde, den Weg der Induction und der rationellen Erfahrung niemals verlassend.« Er rühmt die Anweisung des ARISTOTELES, daß man vor Allem die Naturerscheinungen klar auffassen und dann erst die Entstehung und Ursachen derselben zu erforschen suchen müsse. Mit bewunderungswürdiger Gründlichkeit, mit peinlicher Sorgfalt und Gewissenhaftigkeit hat er dementsprechend seine berühmten Zergliederungen und Organbeschreibungen ausgeführt. Ein hervorragendes Meisterwerk dieser Art besitzen wir in seiner Anatomie einiger vortrefflich ausgewählter Repräsentanten der zuvor in ihrer Organisation fast unbekanntem Echinodermen, eine Arbeit, die ein anderer zeitgenössischer Meister der vergleichenden Anatomie, CUVIER, als »l'une des plus belles monographies d'animaux sans vertèbres« bezeichnet hat.

Derartige tief eindringende anatomische Detailuntersuchungen einzelner Thierformen lagen BRONN fern. Sein Streben war vielmehr vorwiegend auf die Betrachtung des Naturganzen, auf die Feststellung ganz allgemeiner, auch die Pflanzen und sogar die leblose Welt umfassender Gesetze gerichtet. Ihm kam es vor Allem darauf an, durch Combination zahlreicher bekannter Thatsachen, unter möglichst umfassender und gleichmäßiger Berücksichtigung aller wichtigen Momente, eine Gesamtauffassung der Natur und ihres Waltens zu erringen. Daß dabei die Erfolge hauptsächlich auf dem Gebiete der allgemeinen Morphologie gewonnen wurden, lag theils an der Richtung seiner Zeit, theils an dem Umstande, daß ihm gerade hierin die ausgedehntesten eigenen Kenntnisse zu Gebote standen. Doch suchte er stets auch andere Gebiete zu berücksichtigen, wie das ja am Besten aus jenem uns allen so vertrauten Sammelwerke hervorgeht, welches mit Recht seinen Namen weiterführt, obwohl er selbst nur in wenigen Bänden die Grundlinien vorzeichnen konnte.

Begreiflicher Weise mußte es einem Manne, der stets bemüht war, möglichst weite Gebiete des Naturerkennens zu umfassen und daraus allgemein gültige Grundgesetze abzuleiten, schwer werden, sich ganz von den Banden der kaum überwundenen älteren Naturphilosophie und von gewissen halb mystischen Vorstellungen frei zu halten, welche so leicht durch den Schein tiefer Wahrheit oder unergründlicher Weisheit blenden. »Was giebt es Schöneres und Höheres für den menschlichen Geist,« sagt BRONN am Anfang seiner »Morphologischen Studien über die Gestaltungsgesetze der Naturkörper« — »als den großen Plan der Schöpfung noch einmal zu denken.« Doch hat auch er sich niemals leeren Speculationen hingegeben. Stets suchte er für seine Ideen die solide Basis sicher

festgestellter und leicht nachweisbarer Thatsachen zu gewinnen, wie dies wohl am deutlichsten in der von ihm begründeten wichtigen Lehre von den Achsenverhältnissen und Grundformen organischer Körper hervortritt.

Ohne hier die Frage erörtern zu wollen, welcher von beiden Heidelberger Zoologen unserer Wissenschaft mehr genützt hat, will ich mich begnügen, darauf hinzuweisen, daß, wenn in dem Lebenswerke des einen der Nachdruck vorwiegend auf Beobachtung und Untersuchung, in demjenigen des anderen mehr auf Reflexion und Abstraction gelegt erscheint, wir hierin überhaupt zwei verschiedene Grundrichtungen wissenschaftlicher Thätigkeit vor uns haben, welche in ganz gleichmäßiger Ausbildung und vollkommener Harmonie wohl selten vereint anzutreffen sind.

In der Vorliebe für die eine oder die andere dieser beiden Grundrichtungen spricht sich in der Regel das individuelle Gepräge des einzelnen Forschers am deutlichsten aus. Daß aber die Individualitäten verschieden seien, ist ja ein nicht zu unterschätzender Vortheil. Macht doch überall die Menge der Individualitäten den Reichthum aus.

Wie wir bei den Lebewesen die Höhe der Organisation nach dem Maße ihrer inneren Differenzirung abschätzen, und wie wir im staatlichen Leben die Gliederung eines Volkes in zahlreiche eigenartige Stämme — falls nur die einheitliche Macht nach außen gewahrt bleibt — für einen Gewinn halten, so wollen wir uns auch der Mannigfaltigkeit der Arbeitsrichtungen und der ausgesprochenen Verschiedenheit der Individualitäten innerhalb unserer Deutschen Zoologischen Gesellschaft freuen, insofern sie sich nur in dem gemeinsamen Streben nach dem Aufbau und Ausbau der wissenschaftlichen Thierkunde begeben und vereinigen.

#### Geschäftsbericht des Schriftführers.

Vom 9. bis zum 11. Juni 1897 wurde unter dem Vorsitz des 1. stellvertretenden Vorsitzenden, Herrn Prof. CARUS, und unter Theilnahme von 39 Mitgliedern und 8 Gästen die siebte Jahresversammlung im Zoologischen Institut der Universität Kiel abgehalten. Über die Verhandlungen ist ein Bericht in Gestalt eines stattlichen Bandes von 221 Druckseiten mit 85 Textabbildungen im Verlag von WILHELM ENGELMANN erschienen und statutengemäß allen Mitgliedern geliefert worden. Von jetzt ab werden die Berichte denjenigen Mitgliedern nicht mehr unentgeltlich geliefert werden, welche nur einen Jahresbeitrag von 5 *M* entrichten.

Der Mitgliederbestand, welcher am 31. März des Vorjahres 186 ordentliche und 2 außerordentliche Mitglieder aufzuweisen hatte, ist im laufenden Geschäftsjahre auf 205 gewachsen. Unter den ordentlichen Mitgliedern waren 28 (gegen 19 im Vorjahre), welche ihre Beiträge durch eine einmalige Zahlung von 100 *M* abgelöst hatten. Im Laufe des Jahres sind 2 Mitglieder ausgetreten. Eine reiche Ernte aber hat der Tod in unsern Reihen gehalten. Nicht weniger als 4 Mitglieder hat er uns entrissen, so daß die Zahl der Mitglieder auf 199 gesunken ist.

Am 20. Juni 1897 ist Prof. STEENSTRUP in Kopenhagen gestorben. JOHANNES JAPETUS SMITH STEENSTRUP, geb. am 8. März 1813 in Nordjütland, war von 1845—1885, wo er in den Ruhestand trat, Professor der Zoologie und Director des Zoologischen Museums in Kopenhagen. Sein Name ist untrennbar verknüpft mit dem Begriff des Generationswechsels, den er 1842, damals noch Lector der Mineralogie an der Academie zu Sorö, geschaffen. Weniger glücklich war er in einer zweiten, ebenfalls noch von Sorö aus veröffentlichten Schrift über das Vorkommen des Hermaphroditismus in der Natur. Dagegen ward ihm ein Feld erfolgreichster Wirksamkeit das Studium der Cephalopoden, namentlich ihrer Fortpflanzung und ihrer Systematik. In den spätern Jahren widmete er sich hauptsächlich archäologischen Forschungen. Unserer Gesellschaft hat er seit dem ersten Jahre ihres Bestehens angehört.

Am 21. October 1897 starb in Folge eines Unglücksfalles der a. o. Professor Dr. FRENZEL, Director der biologischen Station am Müggelsee, im Alter von kaum 39 Jahren. Er hat sich zuerst durch eine Reihe von Untersuchungen über die Mitteldarmdrüse der Mollusken und der Crustaceen bekannt gemacht. Dann ging er auf einige Jahre als Professor der Zoologie an die Universität Cordoba. Als Frucht dieses Aufenthalts sind verschiedene Beiträge zur Kenntnis der Fauna Argentinens, namentlich der Protozoen, erschienen. Nach seiner Rückkehr in die Heimat trat er im Jahre 1892 unsrer Gesellschaft bei.

Am 29. November 1897 starb in der Blüthe der Jahre der a. o. Professor Dr. v. ERLANGER in Heidelberg. RAPHAEL SLIDELL VON ERLANGER, im Jahre 1865 zu Paris geboren, war seit 1893 Privatdocent, seit 1897 a. o. Professor der Zoologie an der Universität Heidelberg. Nachdem er an einigen kleineren anatomischen Arbeiten seine Kräfte erprobt hatte, erkor er sich als Arbeitsfeld die Ontogenie, zuerst der Gastropoden, später der Tardigraden, und wandte sich in den letzten Jahren der im Mittelpunkte des Interesses stehenden

cytologischen Forschung zu, die er durch eine Reihe sorgfältiger Arbeiten erheblich gefördert hat. Unserer Gesellschaft ist er im ersten Jahre ihres Bestehens als Mitglied beigetreten.

Den schwersten Verlust hat unsre Gesellschaft durch den am 6. Februar 1898 erfolgten Tod ihres einzigen Ehrenmitgliedes Prof. Dr. RUD. LEUCKART erlitten. RUDOLPH LEUCKART, am 22. October 1822 zu Helmstedt geboren, habilitirte sich im Jahre 1847 als Privatdocent der Zoologie und Physiologie in Göttingen, ward 1850 außerordentlicher, 1855 ordentlicher Professor der Zoologie in Gießen und folgte 1869 dem Rufe an die Universität Leipzig. Was er während seiner mehr als 50jährigen Wirksamkeit als Forscher und Lehrer für unsre Wissenschaft geleistet hat, das wissen wir Alle. Die Deutsche Zoologische Gesellschaft hat es anerkannt, indem sie ihn bei ihrer ersten Vorstandswahl zum Vorsitzenden erwählte, ihre erste Jahresversammlung in Leipzig abhielt und ihn im Jahre 1895 aus Anlaß der Feier seines 50jährigen Doctorjubiläums zu ihrem einzigen Ehrenmitgliede ernannte. An seinem Sarge hat der Vorstand einen Lorbeerkranz niederlegen lassen mit der Aufschrift: »Die Deutsche Zoologische Gesellschaft ihrem Ehrenmitgliede RUDOLF LEUCKART«.

Und gestern, bei unsrer Ankunft, hat uns die Nachricht vom plötzlichen Tode unsres Mitgliedes des Herrn Prof. Dr. THEODOR EIMER in Tübingen überrascht und aufs tiefste ergriffen.

Aber auch freudiger Ereignisse haben wir zu gedenken. Zunächst habe ich einen durch einen bedauerlichen Irrthum verspäteten Bericht zu erstatten über eine Huldigung, welche unsre Gesellschaft durch ihren Vorstand am 21. August 1896 Herrn Geheimrath Prof. CARL GEGENBAUR dargebracht hat, indem sie ihm zu seinem 70. Geburtstag folgendes Glückwunschsreiben übersandt hat:

Herrn Geheimrath Professor Dr. CARL GEGENBAUR,

Der, wie Wenige, in unermüdlicher Forscher- und Denkerarbeit, seit vielen Jahrzehnten und auf fast allen Gebieten des Thierreichs, die zoologische Wissenschaft in hervorragendster Weise gefördert hat. Der durch sein Beispiel und durch seine vortrefflichen Lehrbücher der vergleichenden und menschlichen Anatomie als Lehrer nicht nur der deutschen, sondern aller jüngerer Zoologen und Anatomen höchsten und fruchtbringendsten Einfluß errungen, Der der vergleichend-anatomischen Forschung in genialer Weise, unter allseitiger und scharfsinniger Berücksichtigung der Thatsachen, neue Wege gewiesen und damit die Descendenzlehre siegreich befestigt hat, sendet zu seinem siebenzigjährigen Geburtstage die herzlichsten und verehrungs-

vollsten Glückwünsche im Namen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft deren Vorstand:

(gez.) Prof. Dr. O. BÜTSCHLI. Prof. J. VICTOR CARUS.

Prof. F. E. SCHULZE. Prof. E. EHLERS. Prof. J. W. SPENGLER.

Darauf ist dem Vorstande folgendes Dankschreiben zugegangen:

An den Vorstand der Deutschen Zoologischen Gesellschaft.

Es ward mir von der Deutschen Zoologischen Gesellschaft zum Tage der Vollendung meines 70. Lebensjahres ein Glückwunsch dargebracht, der mich in seiner äußeren Form ebenso freudig überraschte, als er durch seinen Inhalt mich hoch geehrt hat.

Dadurch ward ich zugleich an die Zeit erinnert, da ich vor mehr als vierzig Jahren der Zoologie näher trat. Obgleich für Anatomie und Physiologie in Würzburg habilitirt, wollte es ein, wie ich es nennen darf, freundliches Geschick, daß zoologische Vorlesungen meine erste academische Thätigkeit bilden sollten, und daß bald auch in Jena ein Theil meiner Aufgabe in Vertretung der Zoologie bestand. Diese hatte schon längst begonnen, sich aus den traditionellen Banden zu lösen und erschien bereits in einem neuen Gewande. Es war die Vertiefung sowohl, als auch die Erweiterung der Aufgaben, woraus der Fortschritt entsprungen war. Von der Zoologie lange Zeit hindurch getrennt bestehende, und von dem damaligen Zustande der Zoologie in der That unabhängigen Disciplinen, fanden an sie nicht nur Anschluß, sondern gingen auch mehr und mehr in sie auf, und wirkten befruchtend und neue Fortschritte erzeugend. Das ist eben die hohe Bedeutung der Wechselwirkung, auch auf wissenschaftlichem Gebiete, daß aus ihr Leben entspringt. Diese Bedeutung kam zum lebhaftesten Ausdruck, als DARWIN den in den organischen Naturwissenschaften mit der Erweiterung ihrer Aufgaben angesammelten reichen Erfahrungsschatz zur logischen Verwerthung brachte, und mit seiner Descendenzlehre auch der zoologischen Wissenschaft eine neue Richtung gab.

Die Verfolgung dieses von mir erlebten Entwicklungsganges mußte auch zu einer Umgestaltung des mir seit fast 40 Jahren zugeheilten Lehrgebietes die Impulse geben und in der Anatomie nicht bloß in deren vergleichender Sphäre, sondern auch in dem, was »beschreibende« Anatomie genannt ward, wirksam werden. Es wäre Vermessenheit, wollte man deshalb, weil die Anthropotomie die Grundlage der ärztlichen Bildung abgeben hilft, ihr die wissenschaftliche Gestaltung beschränken, indem man die Beziehungen des menschlichen Organismus zu anderen zu ignoriren für gut hielte! Es würde dabei gänzlich übersehen, welcher hohe didaktische Werth

in der maßvollen Darstellung des Zusammenhanges differenter Zustände liegt.

Es darf also auch die Zoologie im festen Unterbau der Anatomie des Menschen nicht fehlen, ja diese ist ein, wenn auch hochgradig differenzirter und zu bestimmten Zwecken ausgebildeter Theil der ersteren.

Auch dadurch darf ich mich Ihrer Wissenschaft enge verbunden betrachten, und das erhöht mir die Werthschätzung der mir von Ihnen zu Theil gewordenen großen Ehrung, die zugleich der Aufgabe meines Lebens wohlthuende und dankbarst empfundene Anerkennung giebt. Mit diesem meinem herzlichsten Danke verbinde ich die besten Wünsche für das fernere Gedeihen Ihrer Gesellschaft, welcher eine fruchtbringende Wirksamkeit nicht fehlen wird.

Gernsbach in Baden, 11. Sept. 1896.

(gez.) CARL GEGENBAUR.

Am 27. August 1897 hat Herr Geheimrath Prof. Dr. FRANZ LEYDIG die Feier seines 50jährigen Doctorjubiläums begangen. Dazu hat ihm die Gesellschaft durch ihren Vorstand die nachfolgende Glückwunschartikel übersandt:

Hochgeehrter Herr Geheimrath!

Wer wie Sie, in hohem Alter, ungebeugt, in ungeschwächter Begeisterung und Leistungsfähigkeit an der Spitze seiner Wissenschaft daherschreitet, eine verehrungswürdige und vorbildliche, aber auch seltene Erscheinung, Der mag wohl im berechtigten Gefühle innerer Befriedigung über das in einem halben Jahrhundert Geleistete kein hervorragendes Gewicht auf besondere Ehrungen durch die Zeit- und Fachgenossen legen.

Dennoch hoffen die Unterzeichneten, als die Vertreter einer großen Zahl Ihrer zoologischen Mitarbeiter, daß Sie unseren verehrungsvollsten und herzlichsten Glückwunsch zu dem am 27. August d. J. gefeierten fünfzigjährigen Doctorjubiläum gern annehmen werden, auch wenn widrige Umstände bedauerlichster Weise veranlaßten, daß dieser unser Glückwunsch erst post festum zu Ihnen gelangt.

Fast auf jedem Blatte der Geschichte unserer Wissenschaft in den verflossenen fünfzig Jahren sehen wir Ihren Namen rühmlichst verzeichnet! Fast über alle Gruppen des großen Thierreichs haben Ihr unermüdlicher Fleiß und Ihre meisterhafte Beobachtungsgabe neues Licht verbreitet! Mit gleicher Liebe und gleichem Verständnis haben Sie sich den Aufgaben der Systematik, Anatomie, Histologie, Entwicklungsgeschichte, Biologie und Faunistik gewidmet. Eine

Fülle neuer Thatsachen, von zum Theil höchster Bedeutung, verdankt unsere Wissenschaft Ihrem bewundernswerthen Forschungseifer, dessen erstaunliche und kaum zum zweiten Mal erreichte Erfolge auf einem innigen, liebevollen Interesse an der Thierwelt und ihren Geheimnissen beruhen dürften.

Es liegt uns hier fern, auf Einzelheiten Ihrer wissenschaftlichen Thaten einzugehen; doch können wir uns nicht versagen, unserer Bewunderung Ihrer glänzenden und vielfach bahnbrechenden Leistungen auf dem Gebiete der vergleichenden Histologie Ausdruck zu geben, mit welchem Zweige unserer Wissenschaft Ihr gefeierter Name stets auf das Innigste verknüpft bleiben wird.

Von Ihrer langjährigen, hervorragenden Thätigkeit als akademischer Lehrer bewahrten Alle eine begeisterte und dankbare Erinnerung, welche das Glück hatten, Ihren Vorträgen folgen zu dürfen und von den Schätzen Ihrer umfassenden Gelehrsamkeit Nutzen zu ziehen.

Nach allen diesen bewundernswerthen Leistungen erblicken wir Sie heute, wenn auch durch das Alter beschwert, so doch zu unserer herzlichsten Freude noch arbeitskräftig und von jugendlichem Interesse für unsere Wissenschaft beseelt! — Möge Ihnen, hochverehrter Herr College, noch lange Kraft und Freude zur wissenschaftlichen Arbeit ungeschwächt erhalten bleiben!

Unser Aller aufrichtigsten und verehrungsvollsten Dank für das, was Sie in unserer Wissenschaft geleistet haben und noch leisten werden, bitten wir Sie, bei Gelegenheit der fünfzigjährigen Wiederkehr des Tages, an dem Sie sich die erste akademische Würde errangen, freundlichst entgegennehmen zu wollen.

Im Namen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft zeichnet in hochachtungsvollster ergebenheit deren Vorstand:

(gez.) Prof. Dr. O. BÜTSCHLI. Prof. Dr. J. VICTOR CARUS.  
Prof. Dr. F. E. SCHULZE. Prof. Dr. E. EHLERS. Prof. Dr. J. W. SPENGLER.

Das Dankschreiben lautet:

An den Vorstand der Deutschen Zoologischen Gesellschaft.

Die Ehrung, mit welcher mich die Zoologische Gesellschaft anlässlich meines 50jährigen Doctorjubiläums überrascht hat, erfüllt mich mit wirklicher Freude. Eine größere Auszeichnung als diese ist, hätte mir von keiner Seite her zu Theil werden können. Denn mag man auch von den wohlgesetzten, schönen Worten das abziehen, was für Redeschmuck anzusehen ist, so bleibt doch die mich beglückende Empfindung, daß meine, wenn auch geringe Bethätigung am wissenschaftlichen Leben von den Kennern mit Nachsicht und nicht ganz ungünstig beurtheilt wird.

Ich bitte daher den Vorstand der Zoologischen Gesellschaft meinen tiefen und wärmsten Dank wohlwollend entgegenzunehmen.

In größter Verehrung ergebenst

Würzburg, 20. October 1897.

(gez.) Dr. FR. LEYDIG, em. Professor.

Am 1. Januar 1898 hätte statutenmäßig eine Neuwahl des Vorstandes erfolgen sollen. Da indessen durch einen Irrthum, den der Vorstand gütigst zu entschuldigen bittet, die Aufforderung dazu nicht rechtzeitig an die Mitglieder ergangen ist, so mußte der Termin auf den 31. Januar verschoben werden. Die Wahl, in der 102 Stimmzettel abgegeben worden sind, hat, nachdem Herr Prof. BÜTSCHLI gebeten hatte, von seiner Wiederwahl abzusehen, folgendes Ergebnis gehabt: Zum Vorsitzenden ist gewählt worden Herr Prof. Dr. F. E. SCHULZE, zu Stellvertretern desselben die Herren Prof. Dr. E. EHLERS, Prof. Dr. H. LUDWIG und Prof. Dr. J. V. CARUS, zum Schriftführer Prof. Dr. J. W. SPENGLER.

Dem Rechenschaftsbericht, den ich mit der Bitte, mir nach Prüfung desselben Entlastung ertheilen zu wollen, hier überreiche, entnehme ich folgende Zahlen:

die Einnahmen betragen	2856 <i>M</i> 94 <i>Sp</i>
die Ausgaben	2192 „ 06 „
bleibt Kassenvorrath	664 <i>M</i> 88 <i>Sp</i> .

Mit den in Obligationen des Deutschen Reiches angelegten 7000 *M* aus früheren Jahren und noch rückständigen Jahresbeiträgen im Belaufe von 336 *M* beträgt sonach das Vermögen der Gesellschaft am Ende des Jahres 1897/98: 8000 *M* 88 *Sp*.

Endlich ist zu berichten, daß am 29. März 1898 in Leipzig eine Vorstandsversammlung abgehalten worden ist, an der alle Mitglieder mit Ausnahme des durch eine Reise nach Neapel verhinderten Herrn Prof. LUDWIG Theil genommen haben. Den wichtigsten Gegenstand der Berathungen bildete die Stellung unserer Gesellschaft zum Internationalen Zoologischen Congreß.

Zu Revisoren der Rechnung werden auf Vorschlag des Vorsitzenden die Herren Prof. KORSCHIELT und ZIEGLER gewählt.

Referat des Herrn Prof. H. E. ZIEGLER (Freiburg i. B.):

### Über den derzeitigen Stand der Cöломfrage.

Als OSCAR und RICHARD HERTWIG im Jahre 1882 ihre Cöломtheorie<sup>1</sup> veröffentlichten, machte dieselbe ungewöhnliches Aufsehen. Obgleich man den Unterschied der primären und secundären Leibeshöhle schon kannte und die Begriffe des Schizocöls und des Enterocöls schon von den bedeutendsten englischen Morphologen der damaligen Zeit, HUXLEY, RAY LANKESTER und BALFOUR aufgestellt und erörtert worden waren, nahm doch die Cöломtheorie der Gebrüder HERTWIG das Interesse in besonderer Weise in Anspruch, nicht allein weil eine Fülle von Thatsachen zur Stütze derselben beigezogen war, sondern weil der Unterschied des Schizocöls und Enterocöls in den Mittelpunkt der ganzen Morphologie gestellt und die ganze Histologie und Histogenese auf denselben begründet wurde. Es ging ein genialer Zug durch diese Theorie, und dafür hatte man damals noch mehr Empfindung als in unserer Zeit, welche ja wieder eine Periode emsiger Detailforschung und theoretischer Skepsis ist, wie sie bekanntlich in fast gesetzmäßiger Reihenfolge mit den Perioden theoretischen Aufschwungs abwechseln. — Seit die Cöломtheorie der Gebrüder HERTWIG erschien, ist eine außerordentlich große Menge neuer Beobachtungen publicirt worden, und so erscheint es wohl passend, wieder einmal zu überlegen, wie weit man sich noch zu den damals von den Brüdern HERTWIG aufgestellten Ansichten bekennen kann und welches der jetzige Stand der einschlägigen Fragen ist.

Die Fülle der in Betracht kommenden Thatsachen ist so groß, daß man zur gründlichen Vorführung derselben nicht einen Vortrag von einer Stunde, sondern ein mindestens vierstündiges Colleg durch ein ganzes Semester hindurch halten müßte. Ich kann also nicht alle einschlägigen anatomischen, histologischen und embryologischen Thatsachen aufführen, und ich möchte in dieser Hinsicht wegen meiner voraussichtlichen Unterlassungssünden im Voraus um Absolution bitten. Nicht allein könnte es wohl geschehen sein, daß die eine oder die andere einschlägige Publication meiner Aufmerksamkeit entging, sondern ich muß auch manche mir bekannte Beobachtungen absichtlich bei Seite lassen, um nicht durch allzu viel Aufzählung von Detailangaben den Gedankengang des Vortrags aufzuhalten<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> OSCAR u. RICHARD HERTWIG, Die Cöломtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes, in: Jena. Z. Naturw. V. 15. 1882.

<sup>2</sup> Wie ich nicht alle zugehörigen Beobachtungen der Autoren aufnehmen

Was die Terminologie betrifft, so werde ich den Ausdruck Leibeshöhle in indifferentem Sinn gebrauchen und folglich zwischen primärer und secundärer Leibeshöhle unterscheiden. Für die primäre Leibeshöhle habe ich früher einmal (1859) das Wort *Protocöl* vorgeschlagen, und dementsprechend für die secundäre Leibeshöhle das Wort *Deuterocöl*. — Die primäre Leibeshöhle stammt von dem Hohlraum der Blastula, dem *Blastocöl*, oder entsteht später als Spaltraum zwischen dem Ectoderm und Entoderm oder zwischen mesenchymatischen Mesodermzellen; sie kann daher auch *Schizocöl* (nach HUXLEY) genannt werden. — Einige Autoren gebrauchen den Namen Leibeshöhle nur für die secundäre Leibeshöhle; da es aber in manchen Fällen strittig ist, ob eine primäre oder eine secundäre Leibeshöhle vorliegt, so ist zu empfehlen, den Ausdruck Leibeshöhle in seiner ursprünglichen indifferenten Bedeutung zu belassen. — Das Wort *Cölo*m wird gewöhnlich nur im Sinne von secundärer Leibeshöhle gebraucht. Da dieses Wort aber einfach eine griechische Übersetzung des Wortes Leibeshöhle ist, so halte ich diesen Namen nicht für bezeichnend genug und werde ihn daher nach Möglichkeit vermeiden. — Als *Enterocöl* (HUXLEY) bezeichnet man die secundäre Leibeshöhle dann, wenn sie durch Ausstülpung vom Urdarm aus entstanden ist. Es kann dies im ontogenetischen oder im phylogenetischen Sinne gemeint sein, oder in beidem Sinne zugleich. Ontogenetisch entsteht die secundäre Leibeshöhle nur in wenigen Fällen als Divertikel des Urdarms. Ob und wann aber die secundäre Leibeshöhle phylogenetisch als *Enterocöl* entstanden ist, das ist eben die Frage, welche wir zu discutiren haben. Selbstverständlich darf man die secundäre Leibeshöhle nur in denjenigen Fällen *Enterocöl* nennen, in welchen sie ontogenetisch als Divertikel des Urdarms auftritt oder in welchen man sie phylogenetisch von Urdarmdivertikeln ableitet.

Die theoretisch richtige Behandlungsweise des Themas wäre die inductive, d. h. es sollten zuerst die einzelnen Thatsachen angeführt, also die anatomischen, histologischen und embryologischen Verhältnisse in den verschiedenen Classen und Ordnungen des Thierreichs besprochen und dann daraus die allgemeinen Schlüsse gezogen werden. Ich will aber der Kürze der Zeit wegen den umgekehrten Weg

kann, so kann ich auch nicht alle einschlägigen Publicationen citiren. Ich werde hauptsächlich die neueste Litteratur berücksichtigen und verweise im Übrigen auf die großen Litteratur-Verzeichnisse, welche in der »Cölotheorie« der Brüder HERTWIG (l. c.), in dem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte von KORSCHULT u. HEIDER und in dem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie von A. LANG enthalten sind.

einschlagen, also die Resultate größtentheils an den Anfang stellen. Wie mir scheint, kann man nach dem jetzigen Stand der Kenntnisse zu den Streitfragen der Cölomtheorie die Stellung einnehmen, welche durch folgende Thesen charakterisirt ist.

1) Es ist streng zu unterscheiden zwischen der primären und der secundären Leibeshöhle; wo bei einer Thierclassen eine Leibeshöhle vorkommt, ist stets zu untersuchen, ob sie dem ersten oder dem zweiten Typus angehört.

2) Das wichtigste Merkmal der secundären Leibeshöhle ist dies, daß sie von einem Epithel begrenzt ist und durch offene Canäle nach außen mündet.

3) Die secundäre Leibeshöhle hat stets eine excretorische Function<sup>3</sup>. In vielen Fällen hat sie nicht ausschließlich

<sup>3</sup> In der excretorischen Function kann zweierlei Excretion unterschieden werden. In der Niere der Vertebraten besteht ein physiologischer Unterschied zwischen den Malpighi'schen Körperchen einerseits und den Harncanälchen (Tubuli contorti) andererseits; die ersteren scheiden Wasser und leichtlösliche Salze aus, die letzteren den Harnstoff und vielleicht auch Harnsäure und deren Salze; bei Zufuhr von karminsaurem Ammon und Indigokarmin wird ersteres in den Malpighi'schen Körperchen, letzteres in den Harncanälchen ausgeschieden. A. KOWALEVSKY hat mit den eben genannten Reagentien bei verschiedenen Thieren Versuche gemacht. (Ein Beitrag zur Kenntniss der Excretionsorgane, in: Biol. Ctrbl. V. 9. 1889.) Da sich dabei deutliche Beziehungen zwischen dem physiologischen Verhalten und den morphologischen Homologien zeigen, führe ich einen Theil seiner Resultate in Form einer Tabelle an, wobei ich in die eine Rubrik diejenigen Organe stelle, welche durch karminsaures Ammon roth gefärbt werden, in die andere diejenigen Organe, welche durch das Indigokarmin blau gefärbt werden; die ersteren haben eine saure Reaction und lassen sich auch durch Lackmus roth färben; bei den letzteren ist zum Theil eine alkalische Reaction nachgewiesen.

	roth	blau
Vertebraten	Malpighi'sche Körperchen	Harncanälchen
Ascidien		Der neben dem Herzen liegende Harnsack (bei <i>Molgula</i> )
Cephalopoden	Kiemenherz (am Pericardium)	Venenanhänge in den Nierensäcken
Lamellibranchier	Pericardialdrüse	Nierenschlauch (Bojanusches Organ)
Sipunculiden	Peritoneum	Nephridien
Crustaceen	Endsäckchen der Antennen- und Schalendrüse	Ausführungsgänge der Antennen- und Schalendrüse

diese Function, sondern es entstehen in der Wand der secundären Leibeshöhle auch die Geschlechtszellen.

Die bisher ausgesprochenen drei Sätze stimmen mit der Theorie der Gebrüder HERTWIG überein; ebenso der folgende:

4) Wenn in einer Thierclassen eine secundäre Leibeshöhle vorhanden ist, und außerdem ein Blutgefäßsystem, so entstammt das Blutgefäßsystem nicht der secundären, sondern der primären Leibeshöhle.

Im Jahre 1883 hat BÜTSCHLI in einem besonderen Artikel darauf hingewiesen, daß das Blutgefäßsystem von der primären Leibeshöhle herzuleiten ist<sup>4</sup>. Auch die Brüder HERTWIG scheinen bei der Abfassung der Cöломtheorie diesen Gedanken gehabt zu haben, ohne ihn so deutlich auszusprechen<sup>5</sup>.

	roth	blau
Insecten	Pericardialzellen	[Malpighi'sche Gefäße]
Echinodermen	Ambulacralgefäßsystem, Tiedemann'sche Körperchen, ovoide Drüse am Steincanal der Echini- den	
Chätopoden	Segmentalorgane	Chloragogenzellen

Besonders bemerkenswerth ist, daß das Pericardium der Mollusken, das Peritoneum der Sipunculiden und das Endsäckchen der Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen die gleiche Reaction zeigen. Ferner ist interessant, daß bei den Insecten die Pericardialzellen, welche wahrscheinlich von den rudimentär gewordenen Cölösäcken herkommen, dieselbe Reaction zeigen. Aber natürlich ist es ohne morphologische Bedeutung, daß die Malpighi'schen Gefäße ebenso functioniren wie sonst die Nierenschläuche. Das Verhalten der Chätopoden ist auffallend, da man erwartet hatte, daß die Segmentalorgane in der dritten Columne ständen. — Beiläufig will ich erwähnen, daß nach den Untersuchungen von BOVERI auch die Segmentalröhrchen des Amphioxus durch Indigokarmin blau gefärbt werden (Th. BOVERI, Die Nierenanalchen des Amphioxus, in: Zool. Jahrb. V. 5. Anat. 1892, p. 458).

<sup>4</sup> O. BÜTSCHLI, Über eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefäßapparates eines Theiles der Metazoen, in: Morph. Jahrb. V. 18. 1883.

<sup>5</sup> Ich führe einige Stellen aus der HERTWIG'schen Cöломtheorie an. »Das Blutlymphgefäßsystem der Enterocölier ist ein System von Spalten und Röhren, welche sich in dem Mesenchym des Körpers ausbilden und ursprünglich gegen die Leibeshöhle geschlossen sind« (l. c. p. 110). »Die Leibeshöhle der Pseudocölier hängt ursprünglich mit dem Blutgefäßsystem zusammen, welches mit ihr eine gemeinsame Anlage hat und nur selten sich gegen sie vollkommen abschließt« (l. c. p. 110). »Bei den Plattwürmern beginnt sich eine primitive Art Gefäßsystem, ein System von Spalträumen bemerklich zu machen,

Diese Auffassung des Blutgefäßsystems wird von nahezu allen Zoologen getheilt und ist durch zahlreiche embryologische Arbeiten für die wirbellosen Thiere (Anneliden, Mollusken, Arthropoden) vielfach bestätigt. — Aber in Bezug auf die Wirbelthiere wird sie nur von einem Theil der Autoren vertreten, während manche Forscher, insbesondere einige Anatomen, eine mehr oder weniger abweichende Ansicht haben. Zunächst muß ich von denjenigen Autoren sprechen, welche das Herz und andere Theile des Blutgefäßsystems vom Entoderm ableiten; freilich hat keiner derselben gewagt, daraus den Schluß zu ziehen, daß der Hohlraum des Blutgefäßsystems phylogenetisch vom Darne herstamme. Die wichtigsten Angaben über die entodermale Entstehung des Herzens und der Blutanlagen beziehen sich auf die Amphibien und die Cyclostomen (GOETTE, SCHWINK, RABL u. A.). Zwar haben einzelne Autoren auch für Selachier, Teleosteer, Reptilien und Vögel die entodermale Entstehung des Herzens oder der Blutanlagen behauptet, aber ich kann auf diese Angaben keinen großen Werth legen, da ich von der Richtigkeit derselben nicht überzeugt bin. Wie in meinen früheren Publicationen, stehe ich auch jetzt noch auf der Seite derjenigen Autoren, welche bei diesen Thieren die Blutanlagen vom Mesoderm ableiten<sup>6</sup>. In Bezug auf die entodermalen Blut- und

---

in denen der ernährnde Gewebssaft zu circuliren vermag; bei den Nemeritinen kommt es zur Sonderung besonderer blutführender Canäle« (l. c. p. 87). Ferner wird in der Cölothorie die mit Blut erfüllte Leibeshöhle der Mollusken, also das Schizocöl derselben dem Blut- und Lymphgefäßsystem der Wirbelthiere homolog gesetzt (l. c. p. 87). Dazu paßt auch die Darstellung, welche dort von der ontogenetischen Entstehung des Blutgefäßsystems der Wirbelthiere gegeben wird. »Wenn auch noch viel über die histologischen Details gestritten wird, so ist doch das Eine klar, daß die Lymph- und Blutgefäße zuerst nur Lücken sind, welche sich in dem Mesenchym des stark verdickten Darmfaserblattes durch theilweise Verflüssigung des Gewebes und Umwandlung der Zellen zu Blutkörperchen gebildet haben; die Communicationen, welche beim entwickelten Thier zwischen dem Cölom und den Lymphgefäßen existiren, sind secundäre Bildungen« (l. c. p. 84).

<sup>6</sup> Meine eigenen Untersuchungen beziehen sich auf Teleosteer, Selachier und Vögel (H. E. ZIEGLER, Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen, in: Arch. mikr. Anat. V. 30. 1887, H. E. ZIEGLER u. F. ZIEGLER, Beitr. zur Entwickl. von Torpedo, ibid. V. 39. 1892. H. E. ZIEGLER, Die Entstehung des Blutes der Wirbelthiere, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg. V. 4. 1889. — Über die embryonale Anlage des Blutes bei den Wirbelthieren, in: Verh. D. zool. Ges. 1892). — Hinsichtlich der Selachier möchte ich erwähnen, daß RABL (C. RABL, Die Theorie des Mesoderms, in: Morph. Jahrb. V. 15. 1892. p. 113—115) es für wahrscheinlich hält, daß bei *Pristiurus* die Zellen, welche das Herzendothel bilden, von den visceralen Seitenplatten stammen. Bekanntlich hat RÜCKERT behauptet, daß die Zellen des Herzens und der Gefäße theils

Gefäßanlagen der Amphibien und Cyclostomen muß ich meine schon früher (1892) aufgestellte Hypothese wiederholen, daß diese Anlagen vom Mesoderm auf das Entoderm verschoben sein können.

Eine neue Theorie der Herleitung des Blutgefäßsystems der Vertebraten ist neuerdings von FELIX aufgestellt worden<sup>7</sup>; nach dieser Theorie stammt das Blutgefäßsystem von der secundären Leibeshöhle. FELIX beobachtete bei Knochenfischembryonen die Entstehung der Aorta und Stammvene und gelangte zu der Auffassung, daß das Lumen dieser Gefäße theoretisch vom Cölom abgeleitet werden könne. Er kam also in seinen Schlüssen zu einem ganz anderen Ergebnisse als ich, obgleich seine Befunde bei der Forelle und dem Lachs meinen Befunden beim Lachs sehr ähnlich sind. Der Unterschied zwischen meiner Auffassung und derjenigen von FELIX folgt daraus, daß FELIX die Befunde mehr vom histologischen Standpunkt beurtheilt, während ich mich bemüht habe, dieselben vom vergleichend-embryologischen Gesichtspunkt zu betrachten. Ich vermag der Auffassung von FELIX in Bezug auf die Stammvene und Aorta der Teleosteer nicht zuzustimmen und glaube, daß seine Ansicht durch keine anderweitigen Beobachtungen über die Entstehung der Gefäße gestützt werden kann. Außerdem führt die Theorie von FELIX zu dem befremdlichen Schluß, daß das Blutgefäßsystem der Wirbelthiere einen ganz anderen Ursprung habe als das Lymphgefäßsystem, wogegen sich mancherlei vergleichend-anatomische und physiologische Thatsachen anführen ließen<sup>7</sup>.

---

von den Seitenplatten, theils vom Entoderm herkämen (in: Biol. Ctrbl. V. 8. 1888). Dagegen ist PAUL MAYER für den mesodermalen Ursprung der Herz- und Gefäßzellen eingetreten (in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 7. 1887, Anat. Anz. V. 9, p. 185—192). Auch ich leite nach meinen Untersuchungen an *Torpedo* sowohl die Zellen der Aorta als auch die Herzendothelzellen von den visceralen Seitenplatten ab und habe nichts von einer Betheiligung des Entoderms bemerken können (in: Arch. mikr. Anat. V. 32. 1888, p. 389 und V. 39. 1892, p. 84 Anm.). Von den bezüglichen Beobachtungen C. K. HOFFMANN's spreche ich nicht, da mir dieselben wenig glaubwürdig erscheinen.

<sup>7</sup> Die Theorie von FELIX stützt sich auf die Entstehungsweise der Stammvene und der Aorta. Wie ich zuerst gezeigt habe (1882, 1887), entsteht die Stammvene (Vena cardinalis posterior) bei den Knochenfischen aus zwei seitlichen Zellensträngen (»intermediäre Zellmassen« ÖLLACHER 1872, »subchordale Mesodermmassen« SOBotta 1894, »Venenstränge« FELIX 1898), welche sich median vereinigen. Zur Zeit, wenn in den Mesodermstreifen die Ursegmente und die Seitenplatten erkennbar werden, bleiben zwischen ihnen diese Zellmassen übrig, und es ist schwer zu sagen, ob diese intermediären Zellmassen zu den Ursegmenten oder zu den Seitenplatten gerechnet werden sollen (ÖLLACHER, in: Z. wiss. Zool. V. 23, p. 77). Nach ÖLLACHER gehören sie zu den Ursegmenten, nach FELIX zu den Seitenplatten. Nach meiner

Ich glaube, daß man nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse durchaus an der Ansicht festhalten darf, daß das Blutgefäßsystem der Wirbelthiere von der primären Leibeshöhle abzuleiten ist und daß die Anlagen der Blutgefäße und die blutbildenden

Auffassung sind sie mesenchymatischer Natur, und ist es daher von untergeordnetem Interesse, ob man sie zu den Ursegmenten oder zu den Seitenplatten rechnet, denn als mesenchymatische Anlagen können sie ebenso gut vom Sklerotom wie von den Seitenplatten abstammen. Am ehesten möchte ich sie dem Sklerotom zuweisen, da sie mit diesem stellenweise zusammenhängen, wie nicht nur aus meinen Figuren (1887 fig. 24, 48—50), sondern auch aus einigen Bildern von FELIX (fig. 12, 13, 15) zu ersehen ist. Die Venenstränge sind compacte Zellenmassen, und FELIX betont, dass die Zellen an der Peripherie eine epitheliale Anordnung haben; eben daraus schließt er, daß das nachher auftretende Lumen einem Theil des Cöloms der Seitenplatten entspreche. Ich halte aber die compacte Anlage des Venenstranges für etwas Secundäres (d. h. etwas phylogenetisch relativ Junges) und kann daher FELIX nicht zustimmen, wenn er daraus so weitgehende Schlüsse zieht. Ich habe schon früher (1887) darauf hingewiesen, dass solche Venenstränge, wie man sie bei den Knochenfischen findet, bei anderen Wirbelthieren nicht vorhanden sind und daß offenbar die entsprechenden Gefäße phylogenetisch älter sind als die Einlagerung der Zellen. »Wenn das Gefäß ohne Inhalt angelegt würde, so müßte es ebenso wie die Aorta als ein Gebilde des Bildungsgewebes (Mesenchyms) erscheinen; die Einlagerung der Zellen zog die massige compacte und scheinbar selbständige Anlage des Organs nach sich, ist aber ohne principielle Bedeutung« (in: Arch. mikr. Anat. V. 30. 1887. p. 646).

Hinsichtlich der Aorta spricht sich FELIX in folgendem Sinne aus. RAEL hat die Ansicht aufgestellt, daß das Sklerotom der Selachier ein Divertikel des Ursegments sei, und FELIX überträgt diese Auffassung auf die Teleosteer. Da die Aorta als ein Hohlraum im Sklerotom auftritt, so glaubt er die Aorta als Theil der gedachten Sklerotomhöhle und folglich als Theil der secundären Leibeshöhle ansehen zu dürfen. Meine Ansicht differirt in jeder Beziehung. Erstens habe ich schon früher gesagt (in: Arch. mikr. Anat. V. 32. 1888, p. 384 u. 391), daß ich das kleine Divertikel, welches bei den Selachiern zu gewisser Zeit von der Segmenthöhle aus in das Sklerotom hineingeht, für eine secundäre Bildung, nämlich für die Folge der lebhaften Zellenauswucherung halte, da das Sklerotom nach meiner Ansicht ursprünglich lediglich durch herauswucherndes Mesenchym gebildet wurde; ich kann also den Gedanken nicht annehmen, daß das Sklerotom phylogenetisch als eine Ausstülpung des Epithels der Cölomhöhle entstanden sei (vgl. unten S. 25). Zweitens entsteht die Aorta weder bei den Teleosteern noch bei irgend welchen anderen Wirbelthieren aus der Sklerotomhöhle oder in Beziehung zu derselben, sondern es ist die Sklerotomhöhle, wenn sie überhaupt bestand (Selachier), jedenfalls zu der Zeit, wenn die Aorta sichtbar wird, schon verschwunden, und hat das Sklerotom in der Gegend der Aorta schon einen mehr oder weniger deutlich mesenchymatischen Charakter. — Schließlich möchte ich noch daran erinnern, dass bei den Teleosteern die Entstehung der Gefäße auf dem Dottersack deutlich zeigt, dass die Gefäße aus der primären Leibeshöhle hervorgehen (wie ich schon früher betonte, in: Arch. mikr. Anat. V. 30. 1887, p. 642.).

Organe dem Mesoderm, speciell dem Mesenchym zugehören und nur bei den Amphibien und Cyclostomen theilweise auf das Entoderm verschoben sind.

5) Wir kommen jetzt zu einem Punkte, bei welchem man geneigt sein kann, von den Ansichten der Gebrüder HERTWIG abzuweichen. Es erscheint fraglich, ob die secundäre Leibeshöhle in der phylogenetischen Entwicklung ihren Ursprung stets durch Divertikelbildung vom Urdarm aus genommen hat. Die secundäre Leibeshöhle braucht also nicht immer als Enterocöl aufgefaßt zu werden. — Nur bei wenigen Thieren sieht man in der Ontogenie die secundäre Leibeshöhle durch Divertikelbildung des Urdarms entstehen, und selbst in diesen Fällen ist es fraglich, ob dieser Bildungsmodus der ursprüngliche ist. Ich

komme auf die einzelnen Fälle später zu sprechen (S. 61). Wenn ein Organ bei manchen Thieren durch solide Wucherung, bei anderen durch Einstülpung entsteht, so darf man nicht von vorn herein annehmen, daß die Einstülpung der primäre Bildungsmodus sei; durch cänogenetische Abänderung kann ein ursprünglich solides Organ hohl angelegt werden, eben so gut wie eine ursprünglich hohle Anlage solid werden kann<sup>8</sup>. Ich führe dafür einige Beispiele an. Bei den Cölenteraten entsteht das Entoderm manchmal durch polare Einwucherung, manchmal durch Gastrulation, und METSCHNIKOFF hat besonders betont, daß man mit mindestens eben so viel Recht den ersten wie den zweiten Bildungsmodus für primär halten kann<sup>9</sup>. Bei manchen Mollusken werden die Cerebralganglien durch zwei Einstülpungen des Ectoderms gebildet (z. B. bei *Dentalium* nach KOWALEVSKY, bei *Vermetus* nach SALENSKY), während doch der primitive Bildungsmodus der Ganglien bei den Mollusken sicherlich die Abspaltung ist<sup>10</sup>. Bei der Insecten-

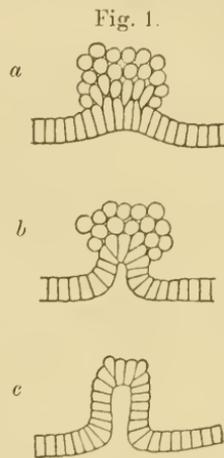


Fig. 1 a—c.  
Drei Stufen des phylogenetischen Überganges von einer Herauswucherung zu einer Ausstülpung.

<sup>8</sup> Wenn Zellen aus einem ebenen Cylinderepithel nach hinten herausrücken, so nehmen sie dabei eine keilförmige Gestalt an, wie obige Figur zeigt; schon allein deßhalb kann an der Vorderseite leicht eine Einsenkung entstehen, etwa so, wie man ein Gewölbe erhält, wenn man in eine Reihe von Backsteinen keilförmige Stücke einsetzt.

<sup>9</sup> E. METSCHNIKOFF, Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886.

<sup>10</sup> KORSCHULT u. HEIDER, Lehrbuch d. Entwicklungsgeschichte, p. 952 u. 1061.

entwicklung hat HEYMONS die Ansicht ausgesprochen, daß der bei manchen Insecten längs der sog. Primitivrinne stattfindende Einstülpungsvorgang von einer einfachen Herauswucherung abgeleitet werden kann<sup>11</sup>.

Es könnte Jemand sagen, daß diejenigen Fälle, in welchen ursprünglich solide Anlagen ontogenetisch als Einstülpungen entstehen, viel seltener sind als die entgegenstehenden Fälle, in welchen ursprünglich hohle Anlagen in Folge cänogenetischer Abänderung solid angelegt werden. Das ist nach der bisherigen Auffassung allerdings richtig; aber es ist dabei zu bedenken, daß man nach der bisherigen Auffassung, wenn die Anlage eines Organs bei nahe verwandten Thieren sowohl hohl als auch solid gefunden wird, immer die hohle Anlage für die phylogenetisch ursprünglichere hält, ohne erst über die Berechtigung dieser Anschauung sich Gedanken zu machen. Nach meiner Ansicht muß aber immer erst die Frage erhoben werden, ob die in der Ontogenie beobachtete Einstülpung in dem vorliegenden Falle wirklich als phylogenetisch ursprünglich anzusehen ist. Diese Frage ist auch dann berechtigt, wenn ein in der definitiven Organisation hohles Organ in der Ontogenie hohl angelegt wird. Zwar erscheint bei einem hohlen Organ die Entstehung durch Ausstülpung als die einfachste und natürlichste Bildungsweise und wird daher gern für palingenetisch gehalten; aber man muß bedenken, daß in dieser Entstehungsart auch eine Vereinfachung einer ursprünglich weniger einfachen Bildungsweise liegen kann. Man muß überhaupt in der phylogenetischen Verwerthung embryologischer Befunde von großer Vorsicht und ängstlicher Bedächtigkeit sein. Je mehr man die Embryologie der Thiere kennen gelernt hat, um so öfter hat man gesehen, daß die Entwicklung bei nahe mit einander verwandten Thieren sehr verschieden verlaufen kann; folglich ist man jetzt in der phylogenetischen Verwerthung

---

<sup>11</sup> »In denjenigen Fällen, in welchen das Mesoderm durch eine typische Einstülpung entsteht, erblicke ich in der Invagination keine Gastrulation, sondern einen einfachen mechanischen Vorgang, welcher durch eine localisirte massenweise Einwanderung von Zellen hervorgerufen wird. Analoge Prozesse können sich überall dort abspielen, wo neue Zellanlagen von einer schon vorhandenen Zellschicht aus angelegt werden sollen. Allein die Insectenembryologie liefert hierfür genug Beispiele; die Bildung der Geschlechtsorgane vom Blastoderm, die Entstehung der Muskelgruppen aus der Schicht der Cölomsäcke, die Anlage der visceralen Ganglien aus der Wand des Stomodäums kann bei manchen Insecten in Form einer Einstülpung oder Invagination, bei anderen in Form einer Wanderung oder Immigration vor sich gehen.« R. HEYMONS, Über die Bildung der Keimblätter bei den Insecten, in: SB. Akad. Wiss. Berlin 1894.

embryologischer Befunde viel vorsichtiger als vor fünfzehn oder zwanzig Jahren.

Die Bildung des Sklerotoms der Selachier gab mir zuerst Veranlassung die Frage zu erörtern, ob man den Ausstülpungsvorgang überall, wo man ihn in der Embryologie sieht, für etwas Primäres halten müsse<sup>12</sup>. Da, wo das Sklerotom aus dem epithelialen Ursegment herauswuchert, bildet sich eine kleine Ausstülpung, welche ich lediglich als die Folge der energischen Zellenauswanderung betrachtete, während RABL die Ausstülpung (»Sklerotomdivertikel«) in dem Sinne deutete, daß das Sklerotom durch einen Fältungsproceß der Ursegmente entstehe<sup>13</sup>. Es schien mir vom vergleichend-anatomischen und physiologischen Standpunkte aus schwer begreiflich, daß das Mesenchym, welches die Chorda umgibt und dann größtentheils zur Bildung der Wirbelsäule verwandt wird, ursprünglich ein Divertikel der Leibeshöhle enthalten habe; daher erklärte ich die Ausstülpung bei der Bildung des Sklerotoms für etwas Cänoogenetisches, obgleich die Ausstülpung nicht nur bei den Selachiern, sondern auch bei Amphioxus gefunden war<sup>14</sup>. Bei dieser Erörterung habe ich schon damals Gelegenheit genommen, in der Leibeshöhlenfrage gegenüber der allgemein herrschenden Enterocöltheorie auf die Möglichkeit der anderen Auffassung hinzuweisen, daß die Mesodermstreifen, in welchen die secundäre Leibeshöhle entsteht, primär nicht durch Divertikelbildung des Darmes sondern durch solide Wucherung entstanden seien<sup>15</sup>. Ich trete jetzt wieder für

<sup>12</sup> H. E. ZIEGLER, Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern, in: Arch. mikr. Anat. V. 32. 1888, p. 391—394.

<sup>13</sup> in: Verh. Anat. Ges. 1888, p. 141 (Anat. Anz. 1888 p. 668).

<sup>14</sup> B. HATSCHKE hat die Sklerotomfalte bei Amphioxus beobachtet, allerdings nicht bei ihrer Entstehung, sondern nur in einem schon weit vorgeschrittenen Entwicklungsstadium (Über den Schichtenbau des Amphioxus, in: Anat. Anz. 1888, p. 664). Wohl zeigt der Amphioxus in seiner Organisation manche primitive Eigenschaften der Wirbelthiere, und auch seine Entwicklungsgeschichte hat viel Uraltes bewahrt, aber selbstverständlich kann man nicht alle Züge seiner Organisation und Entwicklungsgeschichte für ursprünglich halten. Die Binde substanz ist bei Amphioxus spärlich und zellenarm. Die Mesodermsegmente sind zur Zeit der Bildung des Sklerotoms dünnwandig und bestehen aus einer einzigen Zellenlage; es ist fraglich, ob diese Zellenarmuth des Mesoderms welche vielleicht mit der raschen Entwicklung des Amphioxus zusammenhängt, etwas Ursprüngliches ist; folglich bleibt es auch fraglich, ob die Entstehungsweise des Sklerotoms, welche mit dieser Eigenschaft der Mesodermsegmente in Beziehung steht, etwas Palingenetisches ist.

<sup>15</sup> »Der primäre Ort dieser Wucherung wäre an der Blastoporuslippe rechts und links zu suchen; er würde aber bald auf das Entoderm, wie z. B. bei Amphioxus und den Ascidien, bald auf das Ectoderm verschoben; letzteres ist z. B. der Fall bei den Mesodermstreifen von *Lopadorhynchus* (»Muskel-

diese Auffassung ein. Die Bedeutung derselben sehe ich in Folgendem. Wenn man auf dem Standpunkt der Enterocöltheorie steht, muß man annehmen, daß es zwei Arten von Mesoderm giebt, welche ihrem phylogenetischen Ursprung nach ganz verschieden sind. Wenn aber gezeigt wird, daß die in der Ontogenie mancher Thiere beobachtete Divertikelbildung des Urdarmes ein secundär entstandener Bildungsmodus des Mesoderms sein kann, so wird dadurch für die einheitliche Auffassung des Mesoderms die Bahn frei gemacht.

6) Bei vielen Thieren enthält die secundäre Leibeshöhle die Gonaden, und die reifen Geschlechtsproducte fallen in die Leibeshöhle. Da die secundäre Leibeshöhle stets eine excretorische Function hat, so muß in diesem Fall in der phylogenetischen Entwicklung ein Functionswechsel stattgefunden haben. Es sind zwei Möglichkeiten denkbar: entweder war die secundäre Leibeshöhle ursprünglich ein excretorisches Organ und ist nachher mit dem Hohlraum der Gonaden zusammengeflossen, oder der Hohlraum der Gonaden hat sich zur secundären Leibeshöhle erweitert und die excretorische Function mit übernommen. Die erstere Möglichkeit kann vorläufig außer Acht gelassen werden, da sie in der Litteratur keine Rolle spielt; im Sinne der zweiten Annahme haben sich aber mehrere Forscher ausgesprochen (HATSCHEK, R. S. BERGH, EDUARD MEYER, GOODRICH). Wir haben also die Hypothese zu beachten, nach welcher die secundäre Leibeshöhle als eine erweiterte Genitalhöhle angesehen wird. Ich komme auf diese Hypothese am Schlusse zurück (S. 72).

7) Mag die secundäre Leibeshöhle phylogenetisch aus Urdarmdivertikeln entstanden sein oder als erweiterte Genitalhöhle oder sonst irgendwie ihren Ursprung gehabt haben, auf jeden Fall übernahm sie die excretorische Function und machte also die vorher bestehenden Excretionsorgane überflüssig; die letzteren konnten und mußten demnach verschwinden. Bei manchen Thieren ist uns dieser Vorgang in der Ontogenie erhalten, indem die Larve erst Protonephridien besitzt und diese dann atrophiren, wenn die secundäre Leibeshöhle mit den Metanephridien sich ausbildet. Am bekanntesten ist dies von der Trochophoralarve der Anneliden, bei welcher vergängliche Excretionsorgane, die sog. Urnieren (Protonephridien) vorhanden sind, welche in die primäre Leibeshöhle hineinragen und den Excretionsapparaten der Plattwürmer zu vergleichen sind, da

---

platten« KLEINENBERG'S. Auch konnte der Einwucherungsvorgang (nach dem Princip der vorzeitigen Sonderung) auf die Zeit der Furchung zurückverlegt und durch die Einwanderung einer einzigen Zelle (Urmesodermzelle) repräsentirt werden« (l. c. p. 393.)

sie gegen die primäre Leibeshöhle geschlossen sind (wie HATSCHEK neuerdings selbst angiebt). Ähnlich verhält es sich mit der Trochophora der Mollusken. Auch hier sind Urnieren vorhanden, welche atrophiren, wenn das Pericardium und die definitive Niere sich ausbilden. Die Urnieren der Mollusken sind gegen die primäre Leibeshöhle geschlossen und können Wimperflammen besitzen, wie sie z. B. vor Kurzem von MEISENHEIMER bei *Limax maximus* gefunden wurden<sup>16</sup>.

8) Wenn die secundäre Leibeshöhle die doppelte Function hatte die Geschlechtsproducte auszuführen und die Excretion zu besorgen, so konnten natürlich secundär bestimmte Theile für einzelne Functionen specialisirt werden. Z. B. bei den Mollusken haben sich wahrscheinlich die Gonaden allmählich von der secundären Leibeshöhle gesondert, und in dem Pericardium wurden bestimmte Theile besonders für die Excretion ausgebildet, die Pericardialdrüsen.

9) Die Gebrüder HERTWIG legen großen Werth auf die strenge Trennung zwischen mesenchymatischer und epithelialer Musculatur. Man wird den Brüdern HERTWIG darin zustimmen, daß es typisch mesenchymatische Muskelzellen und typisch epitheliale Muskelzellen giebt. Aber wie ich meine, kommen Übergänge zwischen diesen Typen der Musculatur vor und kann man nicht in jedem Fall aus der Beschaffenheit der Musculatur schon entscheiden, ob das Thier eine secundäre Leibeshöhle hat oder nicht. Zwar wird Jedermann die verzweigten dorsoventralen Muskeln der Plathelminthen als typische Mesenchymmuskeln bezeichnen, aber bei den Längs- und Ringmuskeln der Turbellarien und Trematoden, die ja auch mesenchymatischer Natur sind, liegen die Muskelfibrillen ganz regelmäßig parallel wie bei epithelialen Muskeln. Die Muskeln der Hirudineen sind Muskelröhren, bei denen der Kern im Innern der Röhre liegt; also könnte man dieselben für mesenchymatisch

---

<sup>16</sup> MEISENHEIMER, Organogenese einer Lungenschnecke. in: Z. wiss. Zool. V. 63. 1895. — Beiläufig will ich bemerken, dass STAUFFACHER von der Urniere von *Cyclas* neuerdings angegeben hat, daß sie gegen die primäre Leibeshöhle geöffnet sei (H. STAUFFACHER, Die Urniere bei *Cyclas cornea*, in: Z. wiss. Zool. V. 63. 1897). Es scheint mir aber, daß seine Darstellung nicht überzeugend ist. Es wurde auf einem Schnitt am oberen Ende der Urniere eine Zelle gefunden, die in mehrere Zipfel auslief; diese Zelle wird als Wimperzelle mit geöffnetem Lumen gedeutet, wozu nach meiner Ansicht kein Grund vorliegt. Ich halte es für wahrscheinlich, daß die Urniere von *Cyclas* gegen die primäre Leibeshöhle geschlossen ist. Ich habe überhaupt gegen STAUFFACHER'S Beschreibung der Urniere einige Bedenken, da sie sich nicht gut mit den Beobachtungen vereinigen lässt, die ich früher an der lebenden Larve gemacht habe.

halten<sup>17</sup>, aber offenbar ist die Musculatur der Hirudineen derjenigen der übrigen Anneliden homolog, welche als Typus epithelialer Musculatur gilt. Bei den Nemertinen, welche ja unzweifelhaft echte Schizocoelien sind, liegen die Längsmuskeln ebenso regelmäßig in der Längsrichtung des Körpers angeordnet wie bei den Hirudineen. Die einzelne Muskelzelle besteht nach BÜRGER (Monographie der Nemertinen p. 225) aus einer langen Muskelfibrille, welcher der spärliche Zellleib mit dem Kern anliegt. Bei vielen Nemertinen sind die Muskelzellen in der Weise zu Bündeln angeordnet, daß die Fibrillen nach außen, die Kerne nach innen liegen und die Fibrillen auf dem Querschnitt des Bündels einen Ring oder Kranz bilden. Wie O. und R. HERTWIG selbst sagen (Cöломtheorie p. 37), »erinnert das auf diese Weise entstehende Bild außerordentlich an die Fibrillenbündel, welche im Mesoderm mancher Medusen und Actinien beobachtet worden sind, und könnte daher zu Gunsten der epithelialen Natur der Muskelfasern verwerthet werden«. — Bei den Wirbelthieren entsteht das Mesenchym von den Ursegmenten und von den Seitenplatten aus, und es bilden sich an manchen Stellen (besonders im Kopf und in den Extremitäten) aus mesenchymatischem Gewebe quergestreifte Muskeln, welche histologisch den andern quergestreiften Muskeln ganz gleich sind. Dies ist schon von BALFOUR betont worden<sup>18</sup>.

Man kann also nach dem histologischen Bau der Muskeln nicht immer erkennen, ob die Muskeln epithelial oder mesenchymatisch sind. Wenn es sich darum handelt bei einem Thier zu entscheiden, ob eine secundäre Leibeshöhle vorhanden ist oder nicht, so wird man also das Merkmal der Musculatur oft erst in zweiter oder dritter Linie berücksichtigen und nur mit großer Vorsicht gebrauchen dürfen.

Ich gehe nun zum speciellen Theil über und werde erst am Schluß auf die allgemeinen theoretischen Erörterungen zurück-

<sup>17</sup> Die Muskelzellen der Hirudineen können auch an den Enden verzweigt sein, wie echte Mesenchymmuskeln (LANG, Lehrb. d. vergl. Anat. fig. 47).

<sup>18</sup> Bald nach dem Erscheinen der HERTWIG'schen Cöломtheorie hat BALFOUR darauf hingewiesen, daß die histogenetische Unterscheidung der epithelialen und mesenchymatischen Musculatur nicht streng durchzuführen ist. »In zahlreichen Fällen stammen Muskeln, die phylogenetisch unzweifelhaft epithelialen Ursprungs sind, ontogenetisch von Zellen ab, die man als Mesenchym bezeichnen muss; dahin gehören z. B. die Muskeln des Kopfes aller höheren Wirbelthiere, bei denen die Kopfhöhlen verschwunden sind; auch die Muskeln vieler Trachcaten, insbesondere der Araneinen müssen in diese Kategorie gestellt werden.« (BALFOUR, Handbuch der vergl. Embryologie, deutsch von VETTER. V. 2. Jena 1881, p. 322.)

kommen (S. 70). Ich will jetzt die einzelnen Classen des Thierreichs betrachten, um festzustellen, bei welchen Thieren es eine secundäre Leibeshöhle giebt. Wir können uns dabei meistens auf die anatomischen Thatsachen beschränken und brauchen die Embryologie nur in denjenigen Fällen zu berücksichtigen, in welchen sie für die Erkenntnis der Natur der secundären Leibeshöhle von Wichtigkeit sein kann, also besonders dann, wenn die secundäre Leibeshöhle durch Divertikelbildung vom Urdarm aus entsteht. — Ich werde die Stämme und Classen des Thierreichs nicht genau in der Reihenfolge des Systems vornehmen, sondern in folgender Ordnung:

1) Thiere, welche sicher Protocölier (Pseudocölier, Schizocölier) sind: Plathelminthen, endoprocte Bryozoen, Rotatorien, Gastrotreichen, *Echinoderes*.

2) Thiere, welchen zwar eine secundäre Leibeshöhle zugeschrieben wird, welche aber wahrscheinlich Protocölier (Pseudocölier, Schizocölier) sind: Nematoden, Gordiiden, Acanthocephalen.

3) Thiere, welche eine secundäre Leibeshöhle besitzen (Deuterocölier). Zuerst werden die Mollusken behandelt, dann die Anneliden, Gephyreen, *Phoronis*, ectoprocte Bryozoen, Brachiopoden, *Rhabdopleura*, *Cephalodiscus* und Enteropneusten. Darauf folgen die Arthropoden (bei welchen ein segmentirtes Deuterocöl angelegt, aber dann mehr oder weniger rückgebildet wird). Schließlich wird von den Echinodermen, Chätognathen, Vertebraten und Ascidien die Rede sein. Die embryologischen Befunde, auf welche die Enterocöltheorie sich gründet (also die Divertikelbildung des Urdarmes, welche bei Brachiopoden, Enteropneusten, Arthropoden, Echinodermen, Chätognathen und Vertebraten beobachtet ist) werden bei den letztgenannten Stämmen besprochen (S. 61).

Als Pseudocölier werden in der Cölomtheorie der Gebrüder HERTWIG folgende Stämme und Classen betrachtet: Die Plathelminthen, die Rotatorien, die Bryozoen und die Mollusken. Hinsichtlich der Plathelminthen und Rotatorien ist diese Auffassung durch alle seitherigen Untersuchungen durchaus bestätigt worden, ebenso hinsichtlich der endoprocten Bryozoen — von den Mollusken und ectoprocten Bryozoen aber habe ich später zu reden.

Die einzigen Plathelminthen, die in den Verdacht kommen könnten eine secundäre Leibeshöhle zu haben, sind die Nemertinen; dieselben erweisen sich aber auch in dieser Hinsicht als echte Plathelminthen, indem eine secundäre Leibeshöhle fehlt. Ich verweise auf die gründlichen Studien von BÜRGER<sup>19</sup>. Das sog. Rhynchocöлом

<sup>19</sup> O. BÜRGER. Die Nemertinen. in: Fauna Flora Golf Neapel. Monogr. 22. 1895.

der Nemertinen ist keine secundäre Leibeshöhle. Von besonderem Interesse ist der Excretionsapparat der Nemertinen, welcher im Princip dem Wassergefäßsystem der übrigen Plathelminthen ganz ähnlich ist<sup>20</sup>. Die Publicationen von MONTGOMERY über die Leibeshöhle der Nemertinen zeigen nur so viel, daß bei manchen Nemertinen (*Carinella*, *Cerebratulus* u. A.) eine mehr oder weniger enge Schizocölnöhle vorhanden ist, welche von Mesenchymzellen durchsetzt wird<sup>21</sup>.

Wie ich schon vorhin sagte, sind die Bryozoen von den Gebrüdern HERTWIG zu den Pseudocöliern gestellt worden. Die Gebrüder HERTWIG gingen dabei von den Endoprocten aus und stützten sich hauptsächlich auf den mesenchymatischen Charakter der Musculatur. Man muß auch nach dem jetzigen Stand der Kenntnisse den Verfassern der Cölmtheorie in ihrer Auffassung der Endoprocten durchaus zustimmen. Man wird aber nicht nur auf den mesenchymatischen Charakter der Musculatur und das Verhalten der Geschlechtsorgane hinweisen (welche kleine, mit der Leibeshöhle nicht zusammenhängende Schläuche darstellen), sondern man wird auch die neuerdings bekannt gewordene Beschaffenheit der Excretionsorgane betonen, welche nach HARMER, EHLERS und DAVENPORT geschlossene Enden haben und den Excretionsorganen der Plattwürmer ähnlich sind<sup>22</sup>. In dem R. HERTWIG'schen Lehrbuche ist dieses

<sup>20</sup> Die Enden der Zweige sind geschlossen und enthalten eine Wimperflamme, welche von mehreren Zellen ausgeht. STILLMAN, Beobachtungen über Süßwasserturbellarien Nordamerikas, in: Z. wiss. Zool. V. 41. 1885. BÜRGER Die Enden des excretorischen Apparates bei den Nemertinen, *ibid.* V. 53. 1891.

<sup>21</sup> TH. H. MONTGOMERY, On the connective tissue and body cavity of the Nemerteans, in: Zool. Jahrb. V. 10. Anat. 1897.

<sup>22</sup> Zwar haben HATSCHKE für *Pedicellina* und PROUHO (in: Arch. Zool. exp. V. 9 u. 10) für *Loxosoma* angegeben, daß die Nephridien mit offenem Trichter in der Leibeshöhle beginnen, aber es haben HARMER bei *Loxosoma* und DAVENPORT bei *Urnatella* die oberen Enden der Excretionscanäle geschlossen gefunden und Wimperflammen beobachtet wie bei den Plattwürmern. (HARMER. On the structure and development of *Loxosoma*, in: Quart. J. micr. Sc., V. 25. 1885. — On the nature of the excretory processes in marine Polyzoa, *ibid.* V. 33. 1891. C. B. DAVENPORT, On *Urnatella gracilis*, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. V. 21. 1893.) Ferner hat EHLERS gezeigt, daß bei *Pedicellina* die beiden Excretionscanälchen oben geschlossen und im Innern mit Flimmerepithel versehen sind. »Das Bild einer Wimperflamme entsteht allerdings auf doppeltem Wege leicht; im lebenden Thier erscheint die Gesamtheit der bewegten Flimmerhaare als ein einheitliches, in wogender Bewegung begriffenes Band, und bei Behandlung mit gewissen Reagentien verschmelzen die Flimmerhaare leicht zu einem einheitlichen Strang, der als Wimperflamme gedeutet werden kann.« (E. EHLERS, Zur Kenntnis der *Pedicellinen*, in: Abh. Ges. Wiss. Göttingen, V. 36. 1890.)

letztere Argument auch gebührend erwähnt. Von den Ectoprocten wird später die Rede sein (S. 52).

Die Rotatorien, die Gastrotrichen und *Echinoderes* können an die Plathelminthen angeschlossen werden. Die Rotatorien sind schon in der Cölomtheorie der Gebrüder HERTWIG mit den Plathelminthen zusammengestellt. Das Wassergefäßsystem der Rotatorien erinnert sowohl in seinem Verlauf wie in seinen Endapparaten an die Plathelminthen. Die geräumige Leibeshöhle ist ein Schizocöl, und die Gonaden haben keine Beziehung zur Leibeshöhle. — Die Gastrotrichen (*Chaetonotus*, *Ichthydium* u. A.), deren Organisation hauptsächlich durch die Studien von BÜTSCHLI, LUDWIG und ZELINKA bekannt geworden ist, sind in Bezug auf die Verhältnisse der Leibeshöhle, des Wassergefäßsystems und der Geschlechtsorgane den Rotatorien durchaus ähnlich<sup>23</sup>; besonders interessant ist das Vorhandensein einer langen Wimperflamme in dem Endtheil des langen Wassergefäßschlauches. Über die Ausführungsgänge der Gonaden besteht unter den Autoren keine Übereinstimmung, aber es ist wahrscheinlich, daß die Geschlechtszellen nicht in die Leibeshöhle fallen. — *Echinoderes* (dessen Organisation hauptsächlich durch REINHARD und ZELINKA erforscht wurde) schließt sich in manchen Merkmalen den Rotatorien und Gastrotrichen an<sup>24</sup>. Die Leibeshöhle ist offenbar ein Schizocöl. Die Gonaden sind Schläuche, die keine Beziehung zur Leibeshöhle haben und selbständig am Hinterrande ausmünden, die Excretionsorgane sind jederseits durch einen kurzen Schlauch dargestellt, der im Innern bewimpert ist und mit der Leibeshöhle nicht zusammenhängt.

An die Plathelminthen reihe ich auch die Nematoden an. O. und R. HERTWIG haben die Nematoden zu den Enterocöliern gestellt<sup>25</sup>. Aber dazu liegt nach meiner Ansicht kein genügender Grund vor. Betrachten wir zunächst die Embryologie, so ist aus den Untersuchungen von BOVERI, SPEMANN, ZUR STRASSEN und mir zu ersehen<sup>26</sup>,

<sup>23</sup> C. ZELINKA, Die Gastrotrichen, in: Z. wiss. Zool. V. 49. 1889.

<sup>24</sup> W. REINHARD, Kinorhyncha (*Echinoderes*), in: Z. wiss. Zool. V. 45. 1887.  
C. ZELINKA, Über die Organisation von *Echinoderes*, in: Verh. D. Zool. Ges. V. 4. 1894.

<sup>25</sup> R. HERTWIG schreibt auch in der neuesten Auflage seines Lehrbuchs (4. Aufl. 1897), daß die Nematelminthen »den Besitz einer Leibeshöhle mit den meisten Anneliden theilen«.

<sup>26</sup> BOVERI, Über die Entstehung der Geschlechtszellen bei *Ascaris nigrovosa*, in: SB. Ges. Morph. Physiol. München, V. 8. 1892. SPEMANN, Zur Entwicklung des *Strongylus paradoxus*, in: Zool. Jahrb. V. 8. Anat. 1895. H. E. ZIEGLER, Untersuch. über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden,

daß das Mesoderm von zwei Urmesodermzellen seinen Ursprung nimmt, welche vor den Urentodermzellen gelegen sind; die Urmesodermzellen theilen sich in der Blastula in acht Zellen, und diese sinken dann in das Innere ein, nachdem durch das Einsinken der vier Entodermzellen die Gastrulation vollzogen ist. Die weitere Entwicklung des Mesoderms ist nicht genau festgestellt, aber es ist durchaus nichts davon bekannt, daß in den Mesodermstreifen ein Cölom entstehe. Die Embryologie giebt also keine Veranlassung, die Nematoden für Enterocölier zu halten. Es waren auch weniger embryologische als vielmehr histologische Gründe, welche die Gebrüder HERTWIG veranlaßten, die Nematoden zu den Enterocöliern zu stellen. Sie betonten vor Allem die Beschaffenheit der Musculatur, welche bekanntlich aus einer einschichtigen Lage langgestreckter und parallel gerichteter Muskelzellen besteht, deren contractile Fibrillen außen nahe an der Hautschicht und deren Zellkörper innen liegen. Da die Cuticula der Nematoden ziemlich starr ist, so meine ich, daß weder eine Ringmusculatur noch eine dorsoventrale Musculatur einen Nutzen hätte, so daß also schon daraus das alleinige Vorhandensein einer Längsmusculatur erklärt werden kann. Ich habe schon früher (S. 25) darauf hingewiesen, daß es in manchen Fällen sehr schwierig ist nach dem Aussehen der Musculatur zu entscheiden, ob eine epitheliale oder eine mesenchymatische Musculatur vorliegt. Sehr oft sind bei mesenchymatischen Muskeln die Fibrillen parallel gelagert, und sehr oft liegt der Zellkörper einseitig den Fibrillen an<sup>27</sup>. Es ist also zulässig, die Muskelzellen der Nematoden als mesenchymatisch anzusehen; HATSCHKE hat sie in seinem Lehrbuch in der That unter den Mesenchymmuskeln aufgeführt und betont, daß die Nerven an die freie Fläche der Muskelzellen herantreten, was bei keinem echten epithelogenen Muskel der Fall sei (B. HATSCHKE, Lehrbuch der Zoologie p. 126). Es kann also aus der Beschaffenheit der Musculatur schwer-

in: Z. wiss. Zool. V. 60. 1895. ZUR STRASSEN, Embryonalentwicklung von *Ascaris megalcephala*, in: Arch. Entw. Mech. V. 3. 1896.

<sup>27</sup> Wenn bei mesenchymatischen Muskelzellen nur eine einzige Fibrille gebildet ist, so liegt meistens der Zellkörper einseitig der Fibrille an; z. B. berichtet FERDINAND SCHMIDT (in: Z. wiss. Zool. V. 46. 1888, p. 164) von den dorsoventralen Muskelfasern des *Bothriocephalus latus*, daß der große Zellkörper einseitig außen an der Faser sitzt. Wenn bei mesenchymatischen Muskelzellen mehrere Fibrillen zu einer Zelle gehören, so können die Fibrillen parallel verlaufen und der Zellkörper ihnen einseitig angelagert sein, wofür die neue von BETTENDORF gegebene Beschreibung der Trematodenmuskeln zahlreiche Beispiele bietet (Über Musculatur und Sinneszellen der Trematoden, in: Zool. Jahrb. V. 10. Anat. 1897).

lich der Schluß gezogen werden, daß die Nematoden eine secundäre Leibeshöhle haben, besonders da die übrigen Organsysteme dazu gar keinen Anhalt geben. Das Excretionssystem besteht aus den beiden Längscanälen, welche in den Seitenlinien verlaufen und bei welchen niemals ein Zusammenhang mit der Leibeshöhle nachgewiesen wurde<sup>28</sup>. Die Geschlechtsorgane sind geschlossene Schläuche, welche zu der Leibeshöhle gar keine Beziehung haben. Der Darm entbehrt der Splanchnopleura. In Anbetracht aller dieser embryologischen und histologischen Thatsachen ist es mir also am wahrscheinlichsten, daß die Leibeshöhle der Nematoden kein Deuterocöl, sondern ein Schizocöl ist. — Man könnte nun hier auf die Chätognathen verweisen und von diesen aus einen Schluß auf die Nematoden machen wollen. Ich werde von den Chätognathen später sprechen (S. 65) und möchte vorläufig nur betonen, daß die Ähnlichkeit der Nematoden und der Chätognathen nur eine Habitusähnlichkeit ist und nicht auf einer Übereinstimmung der Organisation beruht. Der Organisation nach kann man die Nematoden eher an manche Pseudocölier, nämlich an die Gastrotrichen und *Echinoderes* anreihen als an die Chätognathen<sup>29</sup>.

<sup>28</sup> R. HERTWIG schrieb in den früheren Auflagen seines Lehrbuchs, daß die Excretionsgefäße der Nematoden »wahrscheinlich in die Leibeshöhle mündende Nephridien« seien. In der neuesten (vierten) Auflage steht aber »vielleicht in die Leibeshöhle mündende Nephridien«. Es scheint also hier nur eine aus theoretischen Gründen folgende Vermuthung, nicht eine Beobachtung vorzuliegen. — Die excretorische Function der beiden Längscanäle kann nicht bezweifelt werden; METALNIKOFF hat bei *Ascaris megalcephala* nach Injection von ammoniakalischem Karmin in die Leibeshöhle beobachtet, daß der Farbstoff in zahlreichen kleinen Vacuolen in der Wandung der Seitencanäle erschien (in: Zool. Ctrbl. V. 5. 1898, p. 325). — Vier sternförmige (büschelförmige) Organe, welche aus je einer Zelle bestehen, sind im vorderen Körpertheile bei *Ascaris megalcephala* und *lumbricoïdes* gefunden und neuerdings als Excretionsorgane bezeichnet worden. Jedoch ist keine excretorische sondern nur eine phagocytäre Function dieser Organe nachgewiesen (Publicationen von N. NASSONOW und J. W. SPENGLER in: Zool. Anz. 1897, Nr. 533, 536, 544 und 545).

<sup>29</sup> DELAGE u. HÉROUARD betonen, daß *Echinoderes* in mancher Hinsicht den Nematoden ähnlich ist (>Cuticula, Fehlen äußerer Cilien, Schlund und Darm, Lage des Afters und der männlichen Geschlechtsöffnung, Copulationsorgane; Segmentringel und Hautstacheln kommen auch bei einem Nematoden vor, *Desmoscolex*). Aber wegen der Verschiedenheit des Nervensystems und der Excretionsorgane glauben sie nicht an eine nahe Verwandtschaft. (DELAGE et HÉROUARD, Traité de zoologie concrète. V. 5. Vermidiens, Paris 1897, p. 242.) Die Beziehungen der Nematoden zu den Gastrotrichen und Echinoderen würden vielleicht deutlicher hervortreten, wenn man den Bau der mit Borsten und Stacheln versehenen freilebenden Nematoden der Gattungen *Desmoscolex*, *Trichoderma*, *Eubostrichus* und *Nectomera* besser kennen würde. (R. GREEFF,

Den Nematoden schließen wir die Gordiiden an. Ich halte es für wahrscheinlich, daß die Gordiiden eben so wenig wie die Nematoden eine secundäre Leibeshöhle haben. Freilich ist diese Frage nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse nicht definitiv zu entscheiden, und die Ansichten der Forscher gehen aus einander<sup>30</sup>. Der Hohlraum, welcher den Darm umgiebt, die Periintestinalhöhle, ist eine primäre Leibeshöhle, und dem entsprechend entbehrt der Darm eines peritonealen Epithelbelags; darin stimmen alle Beobachter überein. Aber VEJDOVSKY behauptet, daß gewisse seitlich von der Periintestinalhöhle gelegene Räume oder Spalten als »echte Leibeshöhle« aufzufassen seien. So bezeichnete er früher als Leibeshöhle zwei große Räume, in welchen die Eier reifen; nach LINSTOW sind dieselben Ovarialhöhlen zu nennen<sup>31</sup>. VEJDOVSKY faßt jetzt (1894) diese Räume nicht mehr als Leibeshöhle auf. Er sagt, daß das »splanchnische Peritoneum« außen an denselben gelegen sei; es besteht aber bei den betreffenden Weibchen kein

---

Unters. über einige merkwürdige Formen des Arthropoden- und Wurm-Typus, in: Arch. Naturg. Jg. 35. V. 1. 1869. O. BÜRGER, Zur Kenntnis von *Nectonema agile*, in: Zool. Jahrb. V. 4. Anat. 1891. H. B. WARD, *Nectonema agile*, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. V. 23. 1892.)

<sup>30</sup> VEJDOVSKY, Gordiiden, in: Z. wiss. Zool. V. 43, 46 und 57. v. LINSTOW, *Mermis*, in: Arch. mikr. Anat. V. 34. 1890. — *Gordius tolosanus*, ebenda. — *Mermis nigrescens* ibid. V. 40. 1892. A. VILLOT, Anatomie des Gordiens, in: Ann. Sc. nat. (7 Sér.) V. 2, 1857.

<sup>31</sup> Es sind diejenigen Räume, welche LANG in seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie bei fig. 171 nach einer älteren Abbildung von VEJDOVSKY als Leibeshöhle bezeichnet hat. — Man hat einige Schwierigkeit die Resultate von VEJDOVSKY in Bezug auf den weiblichen Genitalapparat mit denen von LINSTOW in Beziehung zu setzen, da VEJDOVSKY in seiner neuen Publication (1894) mit auffallender Kürze über die Beobachtungen von LINSTOW hinweggegangen ist. Nach LINSTOW liegen die Ovarien an der medianen Wand der Ovarialhöhlen; letztere gehen an ihrem Hinterende in einen median dorsal gelegenen Gang (>Rückencanal«) über; dieser theilt sich vorn in die zwei Eiersäcke (Eileiter), die wieder nach hinten gehen und durch das Atrium (>Uterus«) ausmünden. Zeitweilig bestehen Verbindungen zwischen den Ovarialhöhlen und den Eiersäcken, so daß die Eier direct von jenen in diese gelangen; darin stimmt LINSTOW einer früheren Beobachtung von VEJDOVSKY bei. VEJDOVSKY ist der Ansicht, daß die Röhren, welche später die Eiersäcke (Eibehälter) bilden, ursprünglich das Keimlager enthielten, und daß die Eizellen von da in die Ovarialhöhlen heraustraten; später kehren die reifen Eier in die Eiersäcke (Röhren, Eibehälter) zurück und werden durch dieselben entleert. — *Mermis* erinnert in Bezug auf die Geschlechtsorgane offenbar an die Nematoden; nach LINSTOW sind beim Weibchen zwei lange Ovarien vorhanden, welche in zwei Uteri übergehen, die durch eine Vagina nach außen münden. Der Innenraum des Körpers ist bei *Mermis* wie bei den jungen Exemplaren von *Gordius* mit einem Parenchym (>Fettkörper«) erfüllt.

Hohlraum zwischen den beiden Zellenlagen, welche VEJDOVSKY »splanchnisches und somatisches Peritoneum« nennt; folglich ist hier das Cölom nur theoretisch gedacht, und es bleibt fraglich, ob man mit VEJDOVSKY von einem »Peritoneum« reden darf. Auch bei jüngeren Weibchen fand VEJDOVSKY »die echte Leibeshöhle nur sehr reducirt«; sie ist ein schmaler Spalt, den man nach meiner Ansicht eher als Schizocöl auffassen kann. Bei den Männchen hat VEJDOVSKY größere deutliche Räume als echte Leibeshöhle beschrieben (l. c. fig. 79, 96 u. 97); trotzdem dieselben ringsum einen Zellenbelag haben, scheint es mir doch fraglich, ob sie als secundäre Leibeshöhle aufgefaßt werden dürfen. Der Körper der Gordiiden ist in der Jugend mit einer großzelligen Masse erfüllt, welche dem Parenchym der Plathelminthen verglichen werden kann. Alle die Hohlräume, welche VEJDOVSKY als echte Leibeshöhle bezeichnet, können als Spalträume in dem parenchymartigen Gewebe, folglich als Schizocöl, aufgefaßt werden. Ausführungsgänge oder Nephridien besitzen diese Räume nicht.

Was die Acanthocephalen betrifft, so mag zunächst darauf hingewiesen werden, daß die Musculatur ähnlich beschaffen ist wie bei den Nematoden<sup>32</sup>. Es sind zahlreiche Fibrillen in einer Zelle ausgebildet, und der Zellkörper liegt seitlich an dem Fibrillenbündel an; es giebt aber auch Muskelzellen, bei welchen die contractilen Fibrillen den Zellkörper in ähnlicher Weise umschließen wie bei den Röhrenmuskeln der Hirudineen; häufig umfassen die Fibrillen den Zellkörper in der Weise, daß sie im größten Theil der Muskelzelle eine Röhre bilden, aber an einer Stelle eine Spalte frei lassen, durch welche der kernhaltige Theil des Zellkörpers (»Kernbeutel«) aus der Muskelröhre heraustritt. Wir können bei den Acanthocephalen eben so wenig wie bei den Nematoden den Charakter der Leibeshöhle aus der Beschaffenheit der Musculatur erschließen, sondern wir müssen die übrige Organisation in Betracht ziehen. Da ist es von besonderer Wichtigkeit, daß KAISER (l. c. 2. Theil, p. 47 u. 88) bei beiden Geschlechtern eigenthümliche Excretionsorgane gefunden hat (»Flockenbüschel«), welche zahlreiche Wimperflammen enthalten und somit genau an die Excretionsorgane der Plathelminthen sich anreihen. Daher halte ich die Leibeshöhle der Acanthocephalen für eine primäre Leibeshöhle. Es paßt dazu, daß die männlichen Geschlechtsorgane keinerlei Verbindung mit der Leibeshöhle haben. Allein beim weiblichen Genitalapparat zeigt sich eine

<sup>32</sup> HAMANN, Monographie der Acanthocephalen, in: Jena. Z. Naturw. V. 25, 1891. J. KAISER, Beiträge zur Kenntnis der Acanthocephalen, in: Bibl. zool. V. 2, Heft 7, 1892.

Schwierigkeit dadurch, daß bei manchen Arten die Eier von den am Ligament befindlichen Keimstätten in die Leibeshöhle fallen und von da durch einen complicirten glockenähnlichen Apparat in die Oviducte aufgenommen werden. Aber nicht bei allen Echinorhynchen gelangen die Eier in die Leibeshöhle; bei *Ech. gigas*, *moniliformis* und Anderen verbleiben die Eier in einem am Ligament befindlichen Raume, nämlich dem dorsalen Ligamentschlauche, welcher mit der Glocke des Oviducts direct zusammenhängt; »die Glocke bildet gewissermaßen das umgewandelte und peristaltischer Bewegungen fähige untere Endstück des Ovarialschlauches« (KAISER l. c. p. 87). Somit sind hier die weiblichen Genitalorgane gegen die Leibeshöhle abgeschlossen, und es steht nichts im Wege, die letztere für eine primäre Leibeshöhle zu halten. Es ist dann immerhin eine merkwürdige Thatsache, daß die Eier bei den anderen Echinorhynchen in die Leibeshöhle fallen, aber sie kann ganz leicht durch die Hypothese erklärt werden, daß der Ligamentschlauch sich in die primäre Leibeshöhle geöffnet habe.

Wir kommen jetzt zu denjenigen Thieren, welche eine secundäre Leibeshöhle haben (Deuterocölier). Da betrachten wir zuerst die Mollusken. Dieselben sind von den Gebrüdern HERTWIG als Typus der Schizocölier hingestellt worden, da die Musculatur einen ausgeprägt mesenchymatischen Charakter hat und die große Leibeshöhle ein mit Blut erfülltes Schizocöl ist. Aber es darf nicht außer Acht gelassen werden, daß den Mollusken außer der primären Leibeshöhle auch eine echte secundäre Leibeshöhle zukommt, nämlich die Pericardialhöhle. Ich muß die Cöломverhältnisse der Mollusken eingehend erörtern, da sie in den einzelnen Classen verschieden sind<sup>33</sup>.

---

<sup>33</sup> Beiläufig will ich mit einigen Worten erwähnen, was die Lehrbücher über die Leibeshöhle der Mollusken sagen. Die beste und ausführlichste Darstellung findet man in dem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie von ARNOLD LANG. In dem Lehrbuche von R. HERTWIG (4. Aufl. 1897 p. 316) wird der secundären Leibeshöhle in correcter Weise Erwähnung gethan: »Das Molluskenherz ist in einen Herzbeutel eingeschlossen, welcher fast ausnahmslos durch einen flimmernden Canal, die Nierenspritze, mit der Niere in Verbindung steht und bei manchen Mollusken (Cephalopoden und einigen Muscheln) außerdem auch mit der Geschlechtsdrüse zusammenhängt; man erklärt diese Beziehungen aus den Verhältnissen der Plathelminthen, besonders aus denen der Anneliden.« Dann fährt der Verfasser fort: »Wichtig würde es für die Begründung dieser Ansicht sein, wenn es sich bestätigen sollte, was allerdings bestritten wird, daß bei *Paludina vivipara* sich eine Leibeshöhle (Enterocöl) durch Divertikelbildung des Darmes anlegt.« R.

Bei den Muscheln ist das Pericardium beiderseits symmetrisch ausgestaltet. Es entsteht ontogenetisch aus zwei Bläschen, welche in den Mesodermstreifen gebildet werden<sup>34</sup>. Bei einigen Muscheln bleiben die beiden Pericardialhöhlen getrennt, z. B. bei *Arca noae*; demgemäß sind auch zwei Herzen vorhanden, in jeder Pericardialhöhle liegt eine Kammer und eine Vorkammer<sup>35</sup>. Bei den meisten Muscheln sind aber die Pericardialblasen median zur Verschmelzung gekommen, sie haben den Darm zwischen sich gefaßt, und es kam derselbe in den Innenraum des Herzens zu liegen; das Herz hat eine Kammer und zwei Vorkammern; die vordere Aorta liegt über dem Darm, die hintere unter demselben<sup>36</sup>. — Die Pericardialdrüse kommt bei den Muscheln in mannigfacher Form vor, gewöhnlich ist sie entweder am Epithel des Vorhofs gelegen, dessen Wandung zur Vergrößerung der Oberfläche Faltungen oder knopfförmige

HERTWIG scheint also das Pericardium der Mollusken nur dann als sekundäre Leibeshöhle anerkennen zu wollen, wenn es embryologisch als Divertikel des Darmes entsteht. In der That ist aber nirgends sicher erwiesen, daß die Mesodermstreifen der Mollusken durch Divertikelbildung vom Urdarm gebildet werden; dennoch müssen wir die Pericardialhöhle der Mollusken als eine sekundäre Leibeshöhle ansehen. — In dem neuen Lehrbuche von FLEISCHMANN (Lehrbuch der Zoologie, Specieller Theil, 2. Abth. 1898, p. 246) lesen wir über die Mollusken Folgendes: »Die Leibeshöhle durchzieht die ganze Körpermasse, bildet jedoch selten größere Räume, sondern ein unregelmäßiges System von schmalen Spalten — Spaltleibeshöhle, Schizocöloim. Nur in der dorsalen Körperzone ist sie (!) zu einem weiteren Raume — Herzbeutel — oder Pericardialhöhle erweitert (!), welcher das Herz umschließt. Ein anderer Abschnitt des Cöloims dient als Bildungsstätte der Geschlechtszellen — Gonadenraum, die ebenso wie bei den Würmern und Wirbelthieren aus Wandzellen der Leibeshöhle entstehen.« Hier ist also die wichtige Unterscheidung zwischen der primären und der sekundären Leibeshöhle gar nicht beachtet.

<sup>34</sup> H. E. ZIEGLER, Die Entwicklung von *Cyclas cornea*, in: Z. wiss. Zool. V. 41. 1885.

<sup>35</sup> C. GROBEN, Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten, in: Arb. zool. Inst. Wien. V. 7. 1888.

<sup>36</sup> Nur bei wenigen Muscheln mit einheitlichem Pericardium umschließt das Herz den Darm nicht (*Ostrea, Teredo*). Bei *Pinna marina* liegen das Herz und die hintere Aorta unter dem Darm, die vorderen Aorten sind kurz und dick, umgreifen den Darm und vereinigen sich über demselben. Darin kann man also eine Übergangsstufe sehen zu *Arca noae*, wo die Herzen getrennt sind, aber doch die vorderen Aorten über dem Darm, die hinteren unter dem Darm sich vereinigen (H. MILNE-EDWARDS, Leçons sur la physiol. et l'anat. comp., V. 3, p. 104). — Beiläufig mag erwähnt werden, daß die Herzwand bei Muscheln und Schnecken nur aus dem Pericardialepithel und aus innerhalb desselben liegenden verzweigten mesenchymatischen Muskelzellen besteht. (R. S. BERGH, Beiträge zur vergl. Histologie, I. Über die Gefäßwand der Mollusken. in: Anat. Hefte, V. 10, 1898.)

Fortsätze zeigen kann, oder sie ist durch Ausstülpungen dargestellt, welche vom vordersten Theile des Pericardialraumes ausgehen und sich mannigfach verzweigen (GROBEN l. c.). Bei den Unioniden ist die Pericardialdrüse in beiderlei Form vorhanden, am Vorhof sind drüsige Erhebungen vorhanden (Fig. 2), und am vorderen Ende des Pericardiums bilden die Pericardialdrüsenschläuche eine große grau-braune Masse, das sog. KEBER'sche Organ. — Die

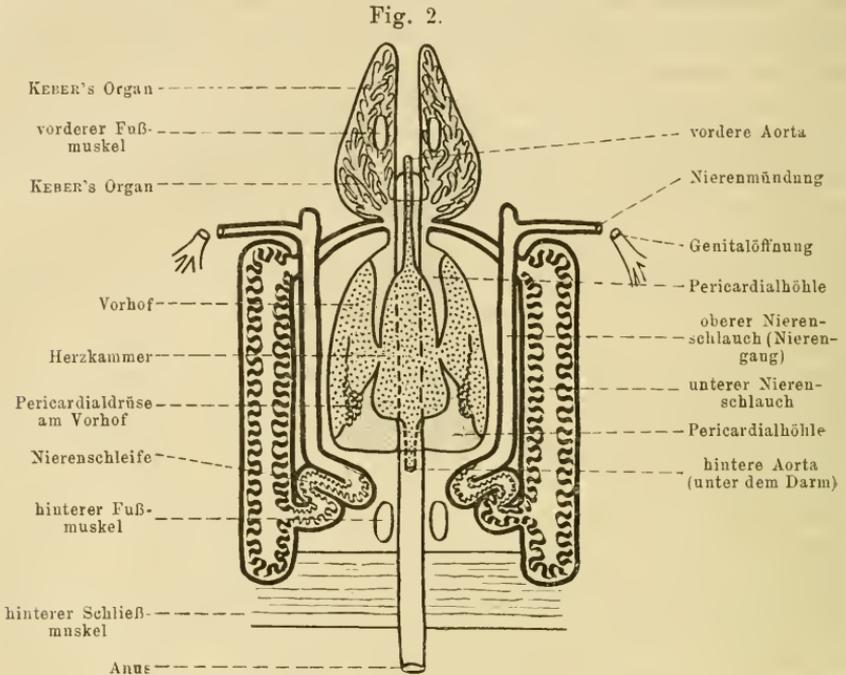


Fig. 2. Schema des Herzens, des Pericardiums und der Niere der Unioniden combinirt nach den Figuren von GROBEN (l. c.) u. RANKIN (Jena. Z. Naturw. V. 24, 1888).

Muscheln besitzen jederseits einen Nierenschlauch (BOJANUS'sches Organ), welcher mit flimmerndem Eingang (Nephrostoma, Nierenspritze) im Pericardium beginnt und gewöhnlich mehrere Schleifen bildet (Fig. 2 u. 3). Der Nierenschlauch hat eine drüsige, oft durch Faltungen vergrößerte Oberfläche und die Epithelzellen enthalten braune oder dunkelgrüne Concremente; nur der letzte Abschnitt des Nierenschlauches ist gewöhnlich glatt und erscheint lediglich als Ausführungsgang.

Was die Geschlechtsorgane der Muscheln und ihr Verhältnis zum Pericardium betrifft, besteht embryonal eine deutliche Lagebeziehung, denn die Urogenitalzellen liegen in den Mesodermstreifen

gerade unter den Pericardialbläschen, und die Gonaden befinden sich zur Zeit ihrer ersten Ausbildung gerade unter dem unteren Theil des Epithels des Pericardiums (s. Fig. 3). In der definitiven

Organisation der Muscheln zeigen die Geschlechtsorgane bei manchen Muscheln immer noch einige Beziehung zu dem Pericardium und der Niere: Bei den Unioniden liegt die Geschlechtsöffnung ganz nahe bei der Nierenmündung, bei *Arca*, *Ostrea*, *Cyclas* und *Montacuta* besteht eine gemeinsame Mündung der Niere und der Geschlechtsorgane, bei den Pectiniden und Anomiiden mündet die Gonade in die Niere, nahe deren äußerer Mündung, bei *Nucula*, *Leda* und *Solenomya* mündet die Gonade ebenfalls in die Niere, nahe der Pericardialöffnung. Diese That-

sachen führen schon auf die Vermuthung, dass bei den Mollusken die Gonaden ursprünglich mit der secundären Leibeshöhle in Zusammenhang standen und daß sich die Gonaden vom Pericardium und ihre Ausführungsgänge von den Nierenschläuchen successive abtrennten.

Was die Gastropoden betrifft, ist der Körper bei den meisten ganz asymmetrisch gebaut, wobei das Herz nur einen einzigen Vorhof hat und die Niere nur einseitig entwickelt ist. Das einheitliche Pericardium nimmt aber, wie ERLANGER bei *Paludina* und *Bithynia* zeigte, embryonal aus zwei Bläschen seinen Ursprung, die (in ganz ähnlicher Weise, wie ich es bei *Cyclas* sah) als Hohlräume in den Mesodermstreifen entstehen und dann verschmelzen<sup>37</sup>. Also wird das Pericardium bei ganz asymmetrischen Gastropoden symmetrisch angelegt. Auch die vergleichend-anatomische Betrachtung zeigt, daß Pericardium, Herz und Nieren der Gastropoden ursprünglich symmetrisch waren. Von besonderem Interesse sind die wenigen

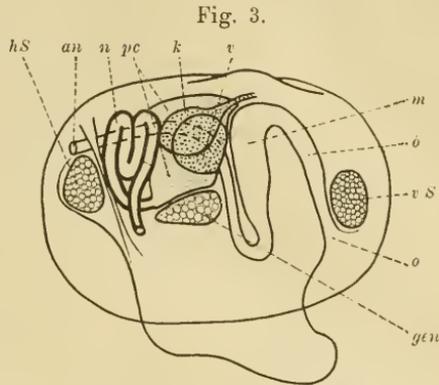


Fig. 3. Embryo von *Cyclas cornea*, halb schematisch.

an Anus, gen Genitalanlage, k Herzkammer, v Vorhof, pc Pericardialhöhle, n Niere, m Magen, o Mund, ö Oesophagus, hS hinterer Schließmuskel, vS vorderer Schließmuskel.

<sup>37</sup> R. v. ERLANGER, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*, in: Morph. Jahrb. V. 17. 1891. — Beitr. zur Entwicklungsgesch. d. Gastropoden (*Bithynia*), in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 10. 1892.

Gastropoden, welche noch wie die Muscheln zwei Vorhöfe des Herzens und ein bilateral angelegtes Pericardium mit zwei Nierenschläuchen besitzen; sie werden bekanntlich als Diotocardier zusammengefaßt. Bei manchen derselben geht der Darm durch das Herz, so daß sie auch in dieser Hinsicht an die Muscheln erinnern. Jedoch sind die Nierenschläuche nie auf beiden Seiten gleichmäßig ausgebildet. Bei *Haliotis*, *Turbo* und *Trochus* communicirt nur der linke Nierenschlauch (Papillensack) mit dem Pericardium, bei *Fissurella* nur der rechte (HALLER)<sup>38</sup>. Besonders beachtenswerth ist es, daß bei *Fissurella*, *Patella*, *Haliotis*, *Trochus* u. A. die Gonade in den rechten Nierenschlauch mündet<sup>39</sup>; denn erstens wird man sich dabei der obenerwähnten Muscheln erinnern, bei welchen die Gonaden ebenfalls in die Nierenschläuche münden, und zweitens ergibt sich daraus ein Grund, bei denjenigen Gastropoden, welche nur einen Nierenschlauch besitzen, ein Homologon des andern Nierenschlauches in dem Ausführungsgang der Gonade zu suchen (PELSENEER, PLATE); demnach entspräche hier der Nierenschlauch der linken, der Ausführungsgang der Gonade der rechten Niere der Diotocardier<sup>40</sup>. — Bei verschiedenen Gastropoden kommen Pericardialdrüsen vor; bei den Diotocardiern bestehen sie in drüsigen Ausstülpungen der Vorhöfe, ähnlich wie bei vielen Muscheln; bei den Opisthobranchiern befinden sich die Pericardialdrüsen an der Aorta oder an der dorsalen, ventralen oder seitlichen Wand der Pericardialhöhle (C. GROBEN, Die Pericardialdrüse der Gastropoden, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 9, 1891).

Ganz symmetrisch ist die Niere bei den Chitoniden entwickelt, und die Verhältnisse des Pericardiums erinnern hier sehr an die Muscheln<sup>41</sup>. Das Pericardium enthält die median gelegene Herz-

<sup>38</sup> Nach ERLANGER haben *Patella* und *Fissurella* überhaupt keine Renopericardialöffnung. (R. v. ERLANGER, On the paired nephridia of Prosobranchs, in: Quart. J. micr. Sc. V. 33. 1892.)

<sup>39</sup> Auch bei *Dentalium* werden die Genitalproducte durch den rechten Nierenporus entleert. Die Gonade liegt den Nierensäcken an, es ist fraglich ob sie mit denselben verwachsen ist; beim Austritt der Geschlechtszellen platzt wahrscheinlich die Wand zwischen der Gonade und dem rechten Nierensack. Die beiden Nierensäcke sind symmetrisch entwickelt, aber Renopericardialöffnungen sind nicht aufgefunden worden; wahrscheinlich sind sie rudimentär. (L. H. PLATE, Über den Bau etc. der Solenoconchen, in: Zool. Jahrb. V. 5. Anat. 1892.)

<sup>40</sup> Diese Auffassung unterliegt aber noch der Controverse, und ich selbst will in dieser Streitfrage keine Stellung nehmen.

<sup>41</sup> Ich verweise auf die neue eingehende Beschreibung von PLATE (Die Anatomie und Phylogenie der Chitoniden, in: Zool. Jahrb. Suppl. Fauna Chil. 1897).

kammer und die beiden Vorhöfe (Fig. 4 u. 5). Zwei Paare von Ostien verbinden die Vorhöfe mit der Kammer; die Vorhöfe haben mehrere

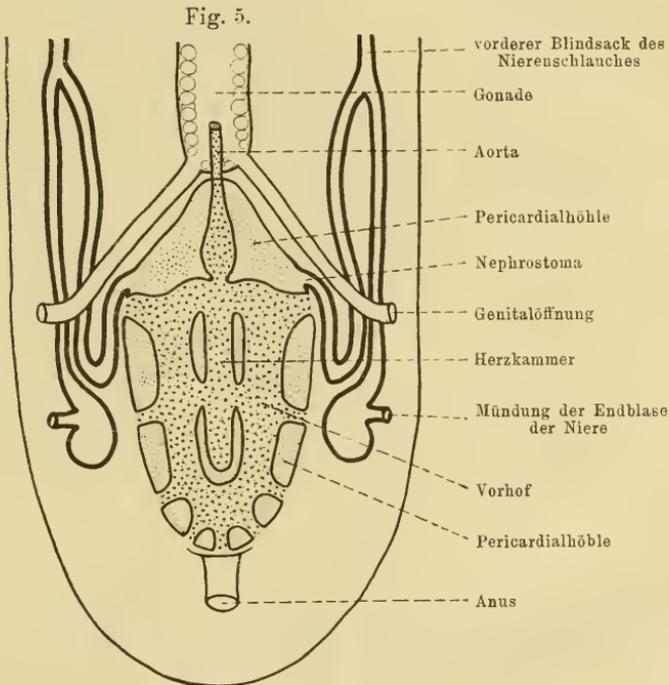
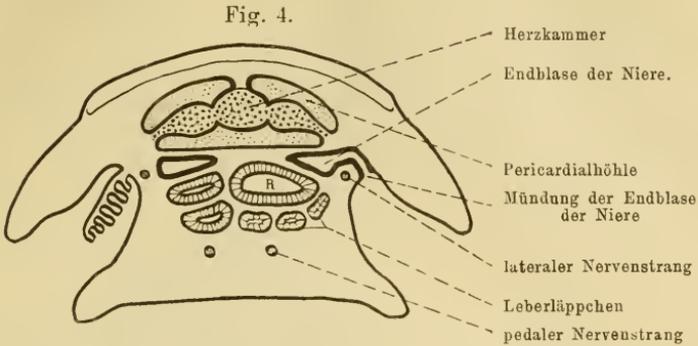


Fig. 4. Schematischer Querschnitt durch *Chiton* (construiert nach PLATE I. c. tab. 7, fig. 5). *R* Rectum.

Fig. 5. Schema des Herzens, des Pericardiums und der Niere von *Chiton*. Nach den Abbildungen von PLATE. Die Seitenäste des Nierenschlauches sind weggelassen.

Einströmungsöffnungen, durch welche das Blut aus der Kiemenvene und den Venen des Mantels herzufließt. Im Pericardium ist jederseits ein Porus vorhanden, welcher in den Nierenschlauch führt

(Nephrostoma). Der Nierenschlauch geht zuerst nach vorn, giebt nach

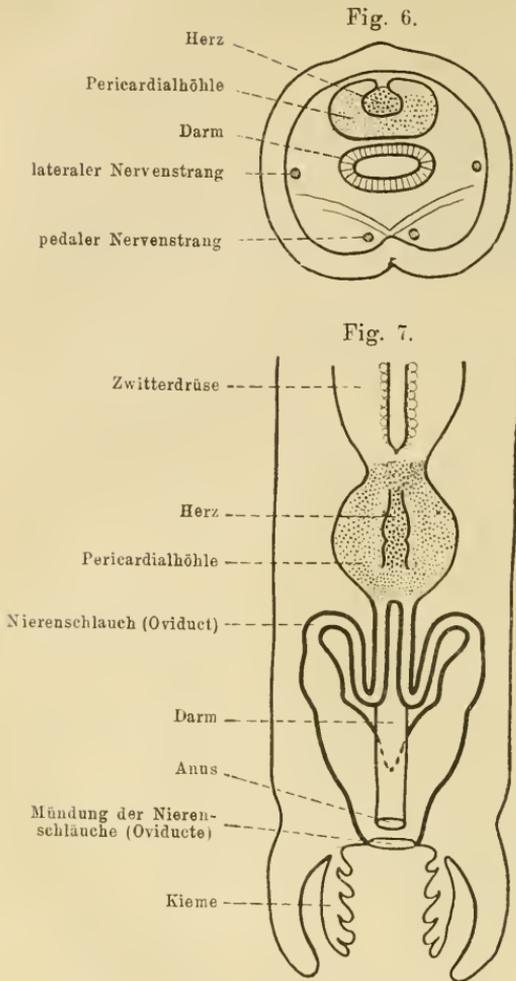


Fig. 6 u. 7. Schemata der Organisation der Solenogastres. Fig. 6. Schematischer Querschnitt auf der Höhe des Herzens (vgl. PRUVOT l. c. Fig. 26). Fig. 7. Schema des Urogenitalapparats (in Anlehnung an *Pronomenia sluiteri*, *Paramenia* und *Chaetoderma*).

vorn einen blind endigenden langen Schlauch ab, wendet sich nach hinten und erweitert sich neben dem Pericardium zu einer Endblase (Nierensack), die dann durch einen kurzen Ausführungsgang mündet. Der Nierenschlauch hat zahlreiche Seitenzweige, und auch von der Endblase gehen einige lange verzweigte Schläuche aus. Nicht weit von der Mündung der Niere liegt jederseits die Geschlechtsöffnung, während die Gonade median gelagert ist und mit ihrem blindsackartigen Hinterende die vordere Wand des Pericardiums berührt<sup>42</sup>.

Die Chitoniden werden bekanntlich mit den Solenogastres als Amphineuren zusammengefaßt. Bei den Solenogastres (*Neomenia*, *Pronomenia*, *Chaetoderma* u. A.) sind die Verhältnisse noch viel interessanter als bei den Chitoniden und um so wichtiger, da die Solenogastres den Übergang von

<sup>42</sup> Man könnte die Hypothese machen, daß die Geschlechtszellen früher durch das Pericardium und den Nierenschlauch entleert wurden. Dafür könnte man vielleicht auch anführen, daß nach der Beobachtung von PLATE (l. c. p. 92) bei *Acanthopleura echinata* die Gonade und ihre Ausführungsgänge bei jungen Thieren noch nicht mit einander in Verbindung stehen, sondern sich erst secundär verbinden.

den Würmern zu den Mollusken vermitteln<sup>43</sup>. Zwei lange Zwitterdrüsen ziehen sich durch den Körper hin, jederseits der Länge nach in unvollkommener Weise in einen Hodenschlauch und einen Ovarialschlauch abgetheilt. Die Zwitterdrüsen münden in das Pericardium, einen weiten Raum, in dessen obere Wand median das schlauchförmige Herz sich einsenkt (Fig. 6 u. 7). Vom Pericardium geht jederseits ein Nierenschlauch (Oviduct) aus, welcher erst nach hinten geht, aber

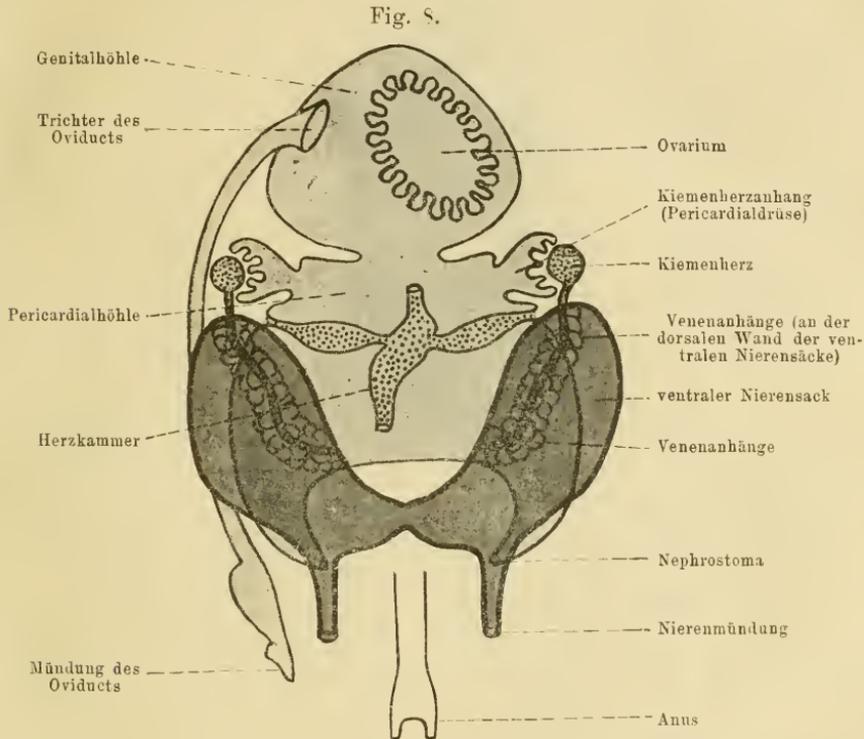


Fig. 8. Schema der Nieren, des Deuterocöls und der Genitalhöhle von *Sepia*, Weibchen, von der Ventralseite gesehen. Der dorsale Nierensack ist weggelassen. Schematisirt nach Abbildungen von GROBBEN l. c.

bald nach vorn umbiegt und sich dann (gewöhnlich nach Bildung eines drüsigen Divertikels, welches als Samenblase gedeutet wird) wieder nach hinten wendet; die beiden Nierenschläuche vereinigen sich unter dem Enddarm und münden in einer unter dem After gelegenen

<sup>43</sup> HUBRECHT, Contrib. to the morphology of the Amphineura, in: Quart. J. micr. Sc. V. 22, 1882. — PRUVOT, Organisation de quelques Néoméniens, in: Arch. Zool. expér. V. 9, 1891. — HEUSCHER, Zur Anatomie u. Histol. der *Proneomenia* Sluiteri, in: Jena. Z. Naturw. V. 27, 1892.

Öffnung aus<sup>44</sup>; sie werden gegen das Ende hin sehr dick, da sie mit einem hohen, aus langen Drüsenzellen bestehenden Epithel ausgekleidet sind. Das Wichtigste ist hier der directe Zusammenhang der Gonade und des Pericardiums. Es spricht dies dafür, daß die Ge-

Fig. 9.

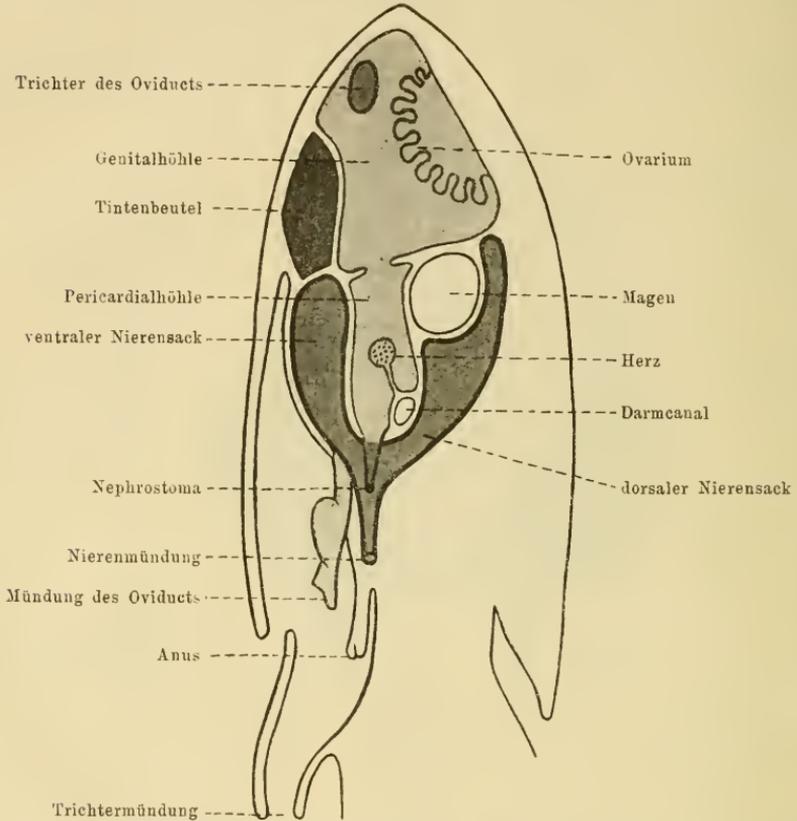


Fig. 9. Schematischer Längsschnitt durch *Sepia*, Weibchen. Etwas vereinfacht nach einer Figur von GROBBEN (l. c).

schlechtsproducte bei den Mollusken ursprünglich in das Pericardium entleert und durch den Nierenschlauch nach außen geführt wurden.

<sup>44</sup> Der Raum, in welchen der After und die Ausführungsgänge des Urogenitalapparats münden, wird Kloake genannt; ich meine aber, daß man diesen Raum sehr wohl als Kiemenhöhle bezeichnen könnte, da er ja bei mehreren Arten die Kiemen enthält (Fig. 7). Es hätte diese Benennung vielleicht auch einen morphologischen Werth, da man bekanntlich annimmt, daß bei den Urformen der Gastropoden die Kiemenhöhle am Hinterende gelegen war.

Bei den Cephalopoden besteht ebenfalls ein directer Zusammenhang der Genitalhöhle und der Pericardialhöhle. Ich schließe mich hier an die schöne und klare Darstellung von GROBBEN an<sup>45</sup>, welche theils auf GROBBEN's eigenen Untersuchungen theils auf den Studien von VIGELIUS, HANCOCK, BROCK u. A. beruht. Bei *Sepia* (Fig. 8 u. 9) ist eine geräumige Leibeshöhle vorhanden, welche durch eine Ringfalte der Wand in zwei mit einander zusammenhängende Theile getrennt wird. Der eine Theil (Geschlechtshöhle) enthält die Gonade, der andere Theil (Pericardialhöhle) umschließt das Herz, und entsendet nach den Seiten hin zwei divertikelartige Fortsätze, welche über dem Kiemenherzen eine stark gefaltete drüsige Oberfläche haben (Kiemenherzanhang, Pericardialdrüse). Derjenige Theil der Leibeshöhle, welcher die Gonade enthält, besitzt einen eigenen Ausführungsgang (Oviduct oder Samenleiter). Der Pericardialtheil der Leibeshöhle hat zwei Öffnungen (Nephrostomata), durch welche er mit den Nierensäcken communicirt. Die Nierensäcke sind groß, weit ausgebreitet und jederseits abgetheilt in einen ventralen und einen dorsalen Sack; die dorsalen Säcke sind median in großer Ausdehnung zusammengefloßen, die ventralen besitzen nur eine schmale mediane Verbindung. Die ventralen Nierensäcke enthalten die sogenannten Venenanhänge; es ist nämlich das Epithel an der dorsalen Wand derselben über den Venen zum Zweck der Vergrößerung der secernirenden Fläche in vielfache Falten gelegt. Jederseits mündet der Nierenschlauch durch einen kurzen Ureter nach außen.

Bei *Eledone* sind die Verhältnisse im Princip dieselben, aber die Theile haben andere Form und anderes Ansehen (Fig. 10 u. 11). Der eine Theil der Leibeshöhle, die Geschlechtshöhle, enthält die Gonade und entläßt die Geschlechtsproducte durch zwei Ausführungsgänge. Der andere Theil der Leibeshöhle ist räumlich sehr reducirt, er besteht nur aus zwei gangartigen Räumen (Deuterocöcanälen), welche von der Geschlechtshöhle ausgehen und an ihrem oberen Ende eine Erweiterung bilden; in dieser findet man über dem Kiemenherzen ein gefaltetes Drüsenepithel (Kiemenherzanhang, Pericardialdrüse). Der erweiterte Theil des Leibeshöhlecanals hat jederseits eine Verbindung mit der Niere, ein Nephrostom. Jederseits liegt ein Nierensack, welcher über den Venen eine gefaltete drüsige Wandung hat (Venenanhang) und durch einen kurzen Ureter nach außen mündet<sup>46</sup>.

<sup>45</sup> C. GROBBEN, Morpholog. Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat der Cephalopoden, in: Arb. Zool. Inst. Wien. V. 5, 1884.

<sup>46</sup> Die Verhältnisse der secundären Leibeshöhle der Cephalopoden sind in manchen Büchern nicht richtig beschrieben. In dem neuen Lehrbuche von

Als Endresultat der vergleichend-anatomischen Betrachtung der Mollusken können wir feststellen, daß eine secundäre Leibeshöhle vorhanden ist, repräsentirt durch das Pericardium mit den Nierenschläuchen, und daß wahrscheinlich die Gonaden ursprünglich auch dieser secundären Leibeshöhle angehörten (wie wir es bei den Cephalopoden sehen), und die Genitalhöhle sich successive von derselben abtrennte. Es entspricht also die secundäre Leibeshöhle der Mollusken der Leibeshöhle eines einzigen Segments der Anneliden, oder

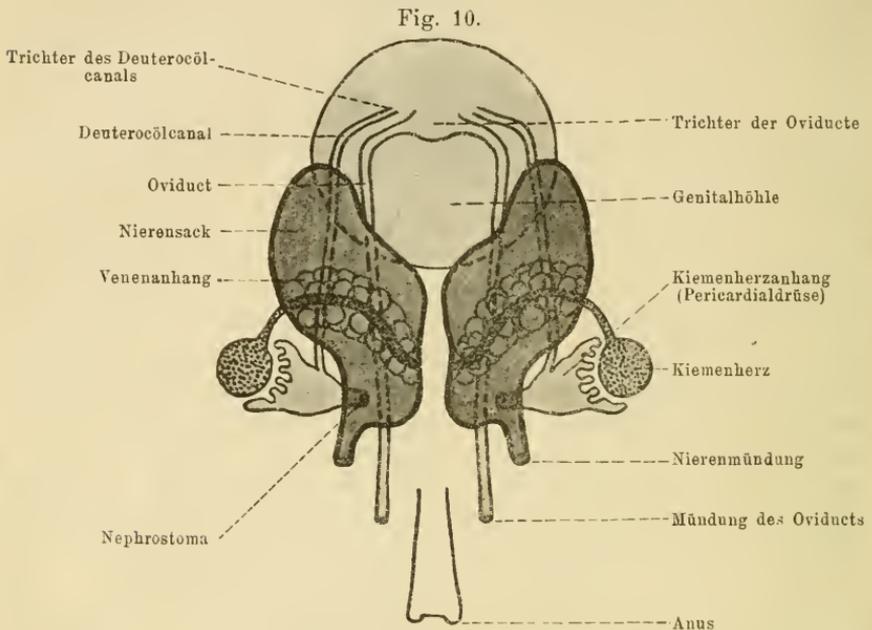


Fig. 10. Schema der Nierensäcke, des Deuterocöls und der Genitalhöhle von *Eledone moschata*, Weibchen, von der Ventralseite gesehen. Construiert nach den Abbildungen von GROBBEN (l. c.).

wenn man will, der ganzen Leibeshöhle der Anneliden vor der Segmentirung.

FLEISCHMANN wird bei den Cephalopoden (p. 256) Folgendes gesagt: »Die Leibeshöhle ist unregelmäßig durch Bindegewebszüge und Membranen in größere Hohlräume geschieden, birgt den Magen, das Herz und communicirt mit den Nierensäcken. Das Epithel eines unpaaren dorsalen in das Pericard fortgesetzten Abschnittes reift zu Geschlechtszellen (deßhalb wird derselbe als unpaare Gonade bezeichnet).« »Das Blut fließt durch die Spalten der Leibeshöhle, theilweise sogar durch geschlossene Bahnen: Arterien, Capillaren und Venen.« Wie bei der obenerwähnten Stelle (S. 35, Anm.) ist also auch hier wieder der Unterschied der primären und der secundären Leibeshöhle ganz verwischt; denn in dem ersten Satze bedeutet das Wort Leibeshöhle die secundäre Leibeshöhle, in dem zweiten die primäre.

Da die secundäre Leibeshöhle bei den Mollusken ihre hauptsächlichste Bedeutung durch die excretorische Function hat, so kann man sich darüber wundern, daß bei den allermeisten Mollusken und ebenso auch bei den Solenogastres das Herz in die secundäre Leibeshöhle eingelagert ist. Ich erkläre dies durch folgende Hypothese: die Pulsationen des Herzens bringen fortwährend Druckschwankungen in dem Pericardialraume und Bewegungen der Pericardialflüssigkeit hervor; dadurch kann die excretorische Function des Pericardialepithels begünstigt und außerdem der Abfluß der Flüssigkeit aus der Pericardialhöhle erleichtert werden. Durch die Ein-

Fig. 11.

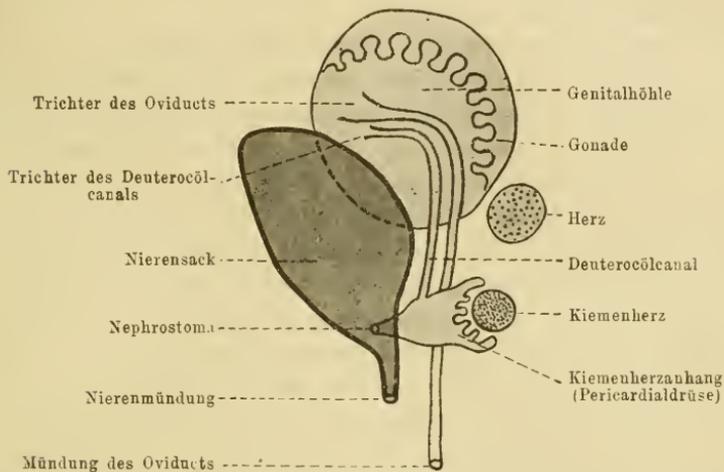


Fig. 11. Schema der Nierensäcke, des Deuterocöls und der Genitalhöhle von *Eledone moschata*, Weibchen, von der Seite gesehen. Nach einer Figur von GROBBEN (l. c.).

lagerung des Herzens in das Pericardium wird also functionell dasselbe erreicht wie durch die Wimperflammen in den Protonephridien der Plathelminthen.

Ich darf die Mollusken nicht verlassen ohne noch ein Wort über die embryonale Entstehung des Mesoderms zu sagen. Bei den meisten beobachteten Mollusken sind zwei Urmesodermzellen nachgewiesen, von welchen die beiden Mesodermstreifen abstammen. Die beiden Urmesodermzellen entstehen am Übergang zwischen Ectoderm und Entoderm und treten am Blastoporusrande in das Innere der Gastrula ein. Die Zeit ihrer Entstehung und die Art ihrer Bildung sind aber nicht bei allen Mollusken gleich. Eine von sorgfältigen Beobachtern öfters festgestellte Bildungsweise ist folgende: In einem

gewissen Furchungsstadium (oft im vierundzwanzigzelligen Stadium), in welchem vier Makromeren vorhanden sind, schnürt sich von dem hinten links gelegenen Makromer eine Zelle ab, welche sich in die beiden Urmesodermzellen theilt oder aus welcher erst noch eine oder mehrere Entodermzellen und dann erst die beiden Urmesodermzellen den Ursprung nehmen<sup>47</sup>. Auf jeden Fall stehen die Urmesodermzellen ihrer Abstammung nach in enger Beziehung zum Entoderm. Aber das Mesoderm, welches von den Urmesodermzellen aus entstanden ist, kann vom Ectoderm aus Nachschub erhalten, oder es können sogar Organe, welche sonst in den Mesodermstreifen gebildet werden, nämlich Pericardium, Herz und Niere, aus dem Ectoderm gebildet werden. Letztere Beobachtung wurde von MEISENHEIMER bei *Limax maximus* gemacht<sup>48</sup>.

Wie diese verschiedenartigen Entwicklungsweisen aus einander abzuleiten sind, darauf brauche ich hier nicht einzugehen. Es genügt darauf hinzuweisen, daß die bisher erwähnten Entwicklungsvorgänge keinen Anhaltspunkt geben, um die secundäre Leibeshöhle der Mollusken als Divertikel des Urdarms, also als Enterocöl aufzufassen. Es giebt nur eine einzige Beobachtung, welche für letztere Auffassung spricht, nämlich diejenige von ERLANGER bei *Paludina vivipara*. Danach entsteht das Mesoderm durch eine ventrale hohle Ausstülpung des Urdarms. Das ursprünglich einheitliche Divertikel legt sich nach beiden Seiten um den Urdarm herum, so daß es dem Anschein nach in zwei Cölomtaschen zerfällt, aber bald löst sich das ganze Epithel auf; es ist dann nur noch ein Mesenchym vorhanden, und in diesem entstehen als Neubildungen zwei Zellenhaufen, aus welchen (durch Bildung eines Hohlraums im Innern) die Pericardialbläschen hervorgehen<sup>49</sup>. Wenn die beiden Bläschen zu dem

---

<sup>47</sup> R. HEYMONS, Zur Entwicklungsgeschichte von *Umbrella mediterranea* in: Z. wiss. Zool. V. 56. 1893, p. 253. — E. G. CONKLIN, The embryology of *Crepidula*, in: J. Morph. V. 13. 1897. — C. A. KOFOID, On the early development of *Limax*, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard College V. 27. 1895. — J. MEISENHEIMER, Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus* in: Z. wiss. Zool. V. 62. 1896. — A. WIERZEJSKI, Über die Entwicklung des Mesoderms bei *Physa fontinalis*, in: Biol. Ctrbl. V. 17. 1897.

<sup>48</sup> J. MEISENHEIMER, Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*, 2. Theil in: Z. wiss. Zool. V. 63. 1898. Beiläufig will ich erwähnen, daß nach der Beschreibung von MEISENHEIMER der Herzschlauch und die Herzhöhle bei *Limax* früher entstehen als die Pericardialhöhle, doch kann ich darin nur eine zeitliche Verschiebung, also eine cänogenetische Abänderung sehen.

<sup>49</sup> Es ist wohl zu beachten, daß nach der Darstellung von ERLANGER die Pericardialbläschen nicht direct aus der Höhle der Cölomtasche sich herleiten, sondern ein mesenchymatisches Stadium des Mesoderms dazwischen liegt, in

einheitlichen Pericardium verschmolzen sind, so entsteht an demselben eine kleine Ausstülpung, welche sich abschnürt und aus welcher die Gonade wird, eine Beobachtung, welche, wenn sie richtig ist, ebenfalls dafür spricht, daß die Geschlechtszellen der Mollusken früher in der Wand der secundären Leibeshöhle entstanden. — Jedoch ist der Beobachtung von ERLANGER noch eine neuere Darstellung gefolgt<sup>50</sup>. TÖNNIGES hat im Berliner Institut dasselbe Object von Neuem studirt und fand kein Urdarmdivertikel, sondern sah die Mesodermbildung in ähnlicher Weise, wie sie schon früher BÜTSCHLI beobachtet hat; es wandern nämlich nach der Gastrulation Zellen aus dem äußeren Keimblatt aus; dies geschieht an einem beschränkten Orte der ventralen Ectodermwand, nämlich an der Verschlusßstelle des Blastoporus. Nehmen wir diese Beobachtung mit den früher erwähnten Feststellungen über die Entstehung des Mesoderms der Mollusken zusammen, so können wir sagen, daß das Mesoderm der Mollusken nirgends durch Divertikelbildung vom Urdarm aus entsteht.

Gehen wir nun zu den Anneliden über. Bei den Chätopoden ist die secundäre Leibeshöhle bekanntlich in schönster Entwicklung vorhanden; in jedem Segment besteht eine geräumige Cölomhöhle, in welcher jederseits ein Segmentalorgan (Nephridium) mit flimmerndem Trichter beginnt. Die Geschlechtsproducte entstehen an der Wand der Segmente und fallen in die Cölomhöhle. Sie werden bei den Polychäten und manchen limicolen Oligochäten durch die Segmentalorgane nach außen gebracht, bei den andern Oligochäten durch besondere Ausführungsgänge, welche vielleicht Segmentalorganen homolog sind. Das Epithel der Leibeshöhle hat sicherlich eine excretorische Function, wie die Chloragogenzellen beweisen, welche die Blutgefäße und den Darm umgeben und farbige Concremente excretorischer Art enthalten<sup>51</sup>. Die Cölomhöhlen entstehen embryologisch als Spalten in den segmentirten Mesoderm-

---

welchem der Hohlraum der Cölomtasche verschwunden ist. Man mag diese Einschiebung des mesenchymatischen Stadiums für etwas Cänogenetisches halten, aber andererseits kann man ebensowohl die hohle Anlage des Mesoderms für etwas Cänogenetisches ansehen.

<sup>50</sup> C. TÖNNIGES, Die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara* in: Z. wiss. Zool. V. 61. 1896, p. 590. »Urmesodermzellen sind bei *Paludina* nicht nachgewiesen, wie meine Beobachtungen und die früherer Autoren gezeigt haben; das Mesoderm entsteht aus dem äußeren Keimblatt durch allmähliche Zellauswanderung.«

<sup>51</sup> C. GROBBEN, Die Pericardialdrüse der chätopoden Anneliden in: SB. Akad. Wien., math.-naturw. Cl. V. 97. 1888, p. 250—263.

streifen. Das Blutgefäßsystem nimmt seinen Ursprung aus Resten der primären Leibeshöhle.

Einige Schwierigkeit machen die Hirudineen; wir haben hier zwei Typen der Ausbildung des Cöloms; den einen vertritt *Clepsine*, den andern zeigen uns die Kieferegeln. Bei *Clepsine* ist nach den Untersuchungen von OKA die secundäre Leibeshöhle wohl entwickelt, aber sie ist nicht einheitlich, sondern besteht aus einem sog. Lacunensystem; die größte Lacune ist die ventrale, welche das Bauchmark umschließt; dazu kommt eine dorsale Lacune, welche das Rückengefäß enthält, dann die Zwischenlacunen, die Seitenlacunen und das Röhrensystem der hypodermalen Lacunen<sup>52</sup>. In der ventralen Lacune liegen die flimmernden Trichter der Schleifenorgane (Segmentalorgane). Die Gonaden sind von der Leibeshöhle abgetrennt und haben ihre besonderen Ausführungsgänge. Das Blutgefäßsystem ist geschlossen und besteht aus einem ventralen und einem dorsalen Längsgefäß und zahlreichen Verbindungsästen<sup>53</sup>.

Bei den Kieferegeln aber ist das Cölom nur in reducirter Form vorhanden; die Verhältnisse sind daher schwieriger zu verstehen<sup>54</sup>. Aus den embryologischen Beobachtungen von BÜRGER geht hervor, daß das Cölom in den Mesodermstreifen als ein breiter Spaltraum sich anlegt; der mediane Theil der Cölomspalte umgreift das Bauchmark und bildet die Bauchhöhle, welche das Bauchmark einschließend bis in die definitive Organisation sich erhält. Die segmentirten Seitentheile der Cölomspalte aber werden auf kleine Hohlräume beschränkt, in welchen die Trichter der Segmentalorgane ihre innere Mündung haben<sup>55</sup>. Diese kleinen Reste der Seitenhöhlen

<sup>52</sup> A. OKA, Beiträge zur Anatomie der Clepsine. in: Z. wiss. Zool. V. 58. 1894. C. O. WHITMAN, A contribution to the history of the germ-layers in Clepsine, in: J. Morph. V. 1. 1887.

<sup>53</sup> Bei Injection von ammoniakalischem Carmin färbt sich das Blut roth, die Leibeshöhlenflüssigkeit bleibt ungefärbt. Letztere ist alkalisch und enthält freie Zellen, welche als Phagocyten Bacterien und andere kleine Fremdkörper fressen. (AL. KOWALEVSKY, Études biologiques sur les Clepsines, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg [S. Sér.] phys.-math. Cl. V. 5. 1897.)

<sup>54</sup> Trotzdem mehrere schöne Publicationen über die Embryologie und Anatomie der Kieferegeln vorliegen, scheinen mir doch manche Punkte noch nicht genügend aufgeklärt zu sein, insbesondere die Function der Botryoidalgefäße und ihr Verhältnis zum Blutgefäßsystem, die Beziehung der Bauchhöhle zum Blutgefäßsystem und der angebliche Zusammenhang des Blutgefäßsystems mit den Ampullen oder dem Perinephrostomialsinus. Es scheint, daß bei den Kieferegeln das Blutgefäßsystem secundär mit den Cölomräumen in Verbindung tritt.

<sup>55</sup> O. BÜRGER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von Nephelis in: Zool. Jahrb. V. 4. Anat. 1891. — Neue Beiträge

bilden bei *Nepheleis* die sog. Ampullen, bei *Hirudo* die sog. Perinephrostomialsinuse (mit dem »Trichterorgan« oder »Hodenlappen«). Hoden und Ovarien legen sich in der Wand des Cöloms an, aber bilden später separate Organe mit besonderen Ausführungsgängen. Das Blutgefäßsystem entsteht unabhängig von der secundären Leibeshöhle und nimmt seinen Ursprung von Resten der Furchungshöhle (so wahrscheinlich bei *Nepheleis*) oder von Spalträumen im Mesoderm (bei *Aulastomum* und *Hirudo*). Außer den Blutgefäßen giebt es noch die sog. Botryoidalgefäße, deren Bedeutung weder in morphologischer noch in physiologischer Hinsicht sicher bekannt ist; sie sind umgeben von Botryoidzellen; diese sind von GRAF (l. c.) als Chloragogenzellen aufgefaßt worden, da sie gelbe und braune Concremente enthalten.

Nach dem Gesagten können die Verhältnisse der Leibeshöhle der Hirudineen von denen der Chätopoden abgeleitet werden. Mit Recht sagt OKA (l. c.): »*Clepsine* stellt dasjenige Glied der Hirudineen dar, welches den Oligochäten am meisten ähnelt, wie *Branchiobdella* ein hirudineenähnliches Oligochät ist; diese Thiere stellen so zu sagen die Verbindungskette zwischen den Oligochäten und den Gnathobdelliden dar, welche letztere durch weitere Veränderungen sich mehr und mehr von den Oligochäten entfernt haben.«

Den Anneliden reihe ich die merkwürdige Gattung *Dinophilus* an, obgleich dieselbe eher zu den Protocöliern gehört und nur in einer Species eine gewisse Beziehung zu den Deuterocöliern zeigt. »*Dinophilus* entspricht seiner Gestalt und Organisation nach einer sog. polytrochen Annelidenlarve« (KORSCHULT). Die Leibeshöhle des *Dinophilus* ist eine primäre Leibeshöhle. Was die Excretionsorgane betrifft, hat KORSCHULT bei *Din. apatris* ein an die Plathelminthen erinnerndes Wassergefäßsystem mit Wimperflammen gefunden und EDUARD MEYER bei *Din. gyrotiliatus* fünf Paare von Protonephridien beschrieben<sup>56</sup>. Allein nach der Darstellung von SCHIMKEWITSCH über den *Dinophilus* vom weißen Meere ist bei dieser Species jedes Segmentalorgan aus einem kleinen Bläschen und einem Ausführungsgang zusammengesetzt, so daß man dann die Bläschen als kleine

---

zur Entwicklungsgeschichte bei Hirudineen. Zur Embryologie von *Hirudo* und *Aulastomum* in: Z. wiss. Zool. V. 58. 1894. — H. BOLSIVS, Organes ségmentaires des Hirudinées, in: La Cellule V. 5. u. 7. 1889-1891. — A. GRAF, Zur Kenntnis der Excretionsorgane von *Nepheleis vulgaris*, in: Jena. Z. Naturw. V. 25. 1894.

<sup>56</sup> KORSCHULT, Über Bau und Entwicklung des *Dinophilus apatris*, in: Z. wiss. Zool. V. 37. 1882. — EDUARD MEYER, Studien über die Anneliden, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 7 u. 8. 1886—87. tab. 27, fig. 9 u. 10.

Cölohmöhlen auffassen kann; demnach wären also mehrere auf einander folgende Paare von secundären Leibeshöhlen und Nephridien vorhanden<sup>57</sup>. Nach SCHIMKEWITSCH ist das fünfte Nephridienpaar beim Männchen durch die Genitalgänge vertreten und beim Weibchen das sechste Nephridienpaar durch die Eileiter. Die Genitalhöhle wird von SCHIMKEWITSCH als secundäre Leibeshöhle angesehen.

Wir kommen jetzt zu denjenigen Würmern, bei welchen die secundäre Leibeshöhle nur in wenige Segmente zerfällt oder ganz unsegmentirt ist.

Da sind zunächst die Echiuriden, also die borstentragenden Gephyreen zu nennen (*Echiurus*, *Bonellia*, *Thalassema*, *Sternaspis* u. A.). Dieselben leiten sich offenbar von chätopoden Anneliden her. Da von *Echiurus* die Larve bekannt ist, welche eine Trochophoralarve mit segmentirten Mesodermstreifen ist (HATSCHKE), so hat man guten Grund anzunehmen, daß die Echiuriden von Würmern mit wohlsegmentirter Leibeshöhle abstammen. Aber die Dissepimente sind verloren gegangen, und die Segmentalorgane sind nur in einem Paar oder in zwei oder drei Paaren vorhanden. Die Geschlechtszellen fallen in die Leibeshöhle und werden durch die Segmentalorgane entleert. Wahrscheinlich sind die beiden Analsäcke, welche mit zahlreichen Wimpertrichtern versehen sind und in das Rectum ausmünden, auch einem Paare von Segmentalorganen homolog<sup>58</sup>. — *Sternaspis* nimmt den übrigen Echiuriden gegenüber in verschiedener Hinsicht eine selbständige Stellung ein. Die Gonaden haben hier besondere Ausführungsgänge, welche aber wahrscheinlich einem Paar von Segmentalorganen homolog sind; denn neuerdings wurde nachgewiesen, daß diese Ausführungsgänge durch

<sup>57</sup> WL. SCHIMKEWITSCH, Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des *Dinophilus* vom weißen Meere, in: Z. wiss. Zool. V. 59. 1895. — Mit Indigocarmin konnte SCHIMKEWITSCH den Ausführungsgang blau färben, das Bläschen nicht; das Organ verhielt sich also ebenso wie die Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen (vgl. S. 16 Anm.).

<sup>58</sup> Sie haben ursprünglich nur einen einzigen Wimpertrichter, der am oberen Ende liegt. Sie entstehen nicht vom Darm aus. HATSCHKE giebt an, daß sie bei *Echiurus* vom somatischen Blatt des Mesoderms stammen (in: Arb. zool. Inst. Wien. V. 3. 1880, p. 61); CONN<sup>1</sup> läßt sie bei *Thalassema* aus ectodermalen Einstülpungen neben dem After entstehen (H. W. CONN, Life history of *Thalassema*, in: Studies biol. Lab. John Hopkins Univ. Baltimore V. 3. 1886, p. 393). — Eine excretorische Function kommt sowohl manchen Stellen des Peritonealepithels als auch den Segmentalorganen und den Analsäcken zu DELAGE et HÉROUARD, *Traité de zool. concrète*, V. 5. Vermidiens. Paris 1897, p. 34).

eine am Grund eines Flimmerbandes gelegene Öffnung mit dem Cölom in Verbindung stehen<sup>59</sup>.

Die Gattungen *Priapulid*, *Priapuloides* und *Halicryptus* werden herkömmlicher Weise zu den Gephyreen gestellt, aber es ist sehr fraglich, ob sie nahe Verwandte der übrigen Gephyreen sind. Daher halte ich es für zweifelhaft, ob die geräumige Leibeshöhle dieser Arten eine secundäre Leibeshöhle ist wie bei den anderen Gephyreen. Die Entwicklungsgeschichte ist nicht bekannt, Segmentalorgane sind nicht vorhanden und die Geschlechtszellen entstehen in Follikeln, welche dem Oviduct ansitzen, und kommen nie in die Leibeshöhle. Die beiden Oviducte münden am Hinterende des Körpers neben dem After; sie erscheinen in jungen Exemplaren als die Ausführungsgänge eines Excretionsapparats, der durch das Vorhandensein von Wimperflammen an den Excretionsapparat der Plathelminthen erinnert<sup>60</sup>. Diese merkwürdigen Verhältnisse sind uns zur Zeit noch nicht ganz verständlich, aber gerade deßwegen können sie vielleicht einmal eine große Bedeutung für die vergleichende Anatomie der Würmer bekommen.

An die borstentragenden Gephyreen (Echiuriden) pflegt man die borstenlose Gephyreenfamilie der Sipunculiden anzuschließen. Die Verhältnisse des Cöloms sind nahezu dieselben wie bei den ersteren; es ist eine große unsegmentirte Leibeshöhle vorhanden, welche durch zwei Nephridien nach außen mündet. Die Gonade befindet sich an der Wand der Leibeshöhle, die Geschlechtsproducte fallen in die Leibeshöhle und werden durch die Nephridien entleert, die ebenso wie bei den Echiuriden mit einem Blindsack versehen sind, in dem die Geschlechtszellen einige Zeit verweilen. Die Entwicklung der secundären Leibeshöhle geht einfacher vor sich als bei den Echiuriden, denn die Mesodermstreifen werden nicht segmentirt; die Mesodermstreifen nehmen ihren Ursprung von zwei Urmesodermzellen, und früh schon erscheint in ihnen die secundäre Leibeshöhle, darauf bilden sich ebenfalls sehr früh die beiden definitiven Nephridien (HATSCHKE). Es ist also wahrscheinlich, daß die Sipunculiden gar nicht von segmentirten Würmern abstammen und folglich mit den Echiuriden nicht nahe verwandt sind. — Zur Schwellung der Tentakel ist ein besonderer Apparat vorhanden, der abgesehen von den Ästen, welche in die Tentakel

<sup>59</sup> E. L. GOODRICH, Notes on the anatomy of *Sternaspis*, in: Quart. J. micr. Sc. V. 40. 1898.

<sup>60</sup> W. APEL, Beitr. zur Anat. des *Priapulid* und *Halicryptus*, in: Z. wiss. Zool. V. 42. 1885. — SCHAUINSLAND, Die Excretions- und Geschlechtsorgane der *Priapuliden*, in: Zool. Anz. V. 9 u. 10, 1886 u. 1887.

gehen, aus einem den Schlund umfassenden Ring besteht und einem Divertikel, welches an der Dorsalseite des Ösophagus eine Strecke weit nach hinten läuft. Ob man diesen Apparat eher als Blutgefäßsystem oder als Wassergefäßsystem bezeichnen soll, bleibt fraglich<sup>61</sup>.

Von *Sipunculus* zu *Phoronis* ist kein weiter Schritt, und an *Phoronis* kann man dann die ektoprokten Bryozoen anreihen. In den Grundzügen der Organisation sind alle diese Thiere gleichzeitig, und da bei allen der After am Vordertheile des Körpers in der Nähe des Mundes sich befindet, kann man sie nach dem Vorschlage von LANG (Vergl. Anatomie p. 182) als Prosopygier zusammenfassen. Sie alle besitzen eine geräumige secundäre Leibeshöhle.

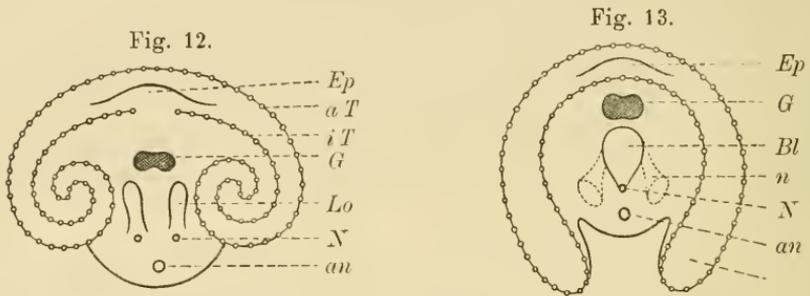


Fig. 12. Schematischer Grundriß der oberen Fläche von *Phoronis*.

Fig. 13. Schematischer Grundriß der oberen Fläche von *Cristatella*.

an Anus, Ep Epistom, aT äußerer Tentakelkranz, iT innerer Tentakelkranz, G Ganglion, L Lophophor, Lo »Lophophororgan«, N Nierenmündung, n Nephridium, Bl Endblase der Nephridien.

Es ist jedoch zu beachten, daß *Sipunculus* eine unsegmentirte Leibeshöhle hat, während die Leibeshöhle bei *Phoronis* und den ektoprokten Bryozoen durch ein horizontales Septum in einen kleineren oberen Theil, die Lophophor- oder Prosomhöhle, und in einen größeren unteren Theil, die Metasomhöhle, getheilt wird (Fig. 14), wobei die beiden Nephridien ihre Mündung in der letzteren haben<sup>62</sup>. Die Ge-

<sup>61</sup> DELAGE u. HÉROUARD (Traité de Zoologie, Vermidiens p. 15) weisen auf die Ähnlichkeit hin, welche dieser Apparat mit dem Wassergefäßsystem der Synapten besitzt; das dorsale Divertikel von *Sipunculus*, welches contractil ist, würde der POLI'schen Blase entsprechen.

<sup>62</sup> In Betreff der Nephridien der Ektoprokten, welche früher schon von VERWORN, BRAEM und OKA gesehen wurden, halte ich mich an die neue und eingehende Beschreibung von C. J. CORL. (Die Nephridien der *Cristatella*, in: Z. wiss. Zool. V. 55. 1893.) Die Nephridien sind nur bei *Phylactolämen* nachgewiesen. An derselben Stelle, an welcher die Nephridien der *Phylactolämen* münden, findet man bei eierbildenden Exemplaren mancher *Gymnolämen* einen Ausführungsgang, das »organe intertentaculaire«, durch welches die Eier aus

schlechtsproducte fallen bei allen diesen Thieren in die Leibeshöhle und werden bei *Phoronis* wie bei *Sipunculus* durch die genannten Nephridien entleert. Bei *Phoronis* ist ein Blutgefäßsystem vorhanden, welches gegen die Leibeshöhle abgeschlossen ist; bei den Bryozoen existirt ein solches nicht.

Über die ektoprokten Bryozoen haben sich die Gebrüder HERTWIG in der Cölomtheorie in folgendem Sinne geäußert. Da die Entwicklung nur in unzureichender Weise bekannt ist, kann man über die Natur ihrer Leibeshöhle schwer urtheilen. Für eine Verwandtschaft mit den Pseudocöliern spricht der Charakter ihrer Musculatur. Aber die geräumige Leibeshöhle, in welche die Geschlechtszellen hineinfallen (die an der Außenwand der Leibeshöhle

Fig. 14.

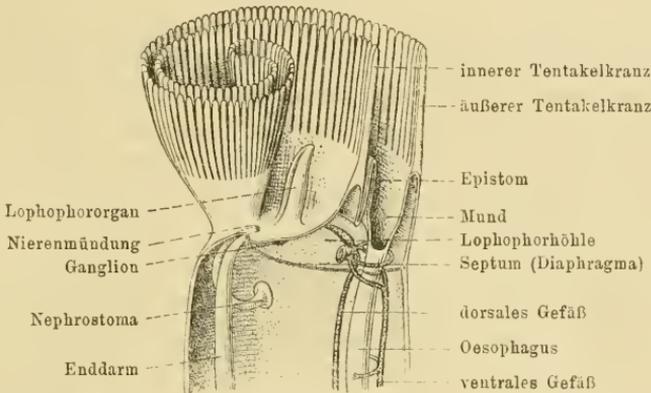


Fig. 14. *Phoronis*, Vorderende des Körpers, neben der Medianebene aufgeschnitten (nach DELAGE u. HÉROUARD).

oder am Funiculus entstehen), legt die Hypothese nahe, dass die Leibeshöhle der Ektoprokten vielleicht eine ausgedehnte Genitaldrüse sei. Hier haben also die Gebrüder HERTWIG einen Gedanken ausgesprochen, welcher von anderen Autoren in Bezug auf andere Abtheilungen der Deuteroceclier geäußert wurde und welcher vielleicht für die Ableitung der secundären Leibeshöhle eine viel weitergehende Anwendung finden kann, als die Gebrüder HERTWIG dachten (vgl. S. 72).

Die Brachiopoden stehen den Prosopygiern sehr nahe, können aber denselben nicht kurzweg zugezählt werden, besonders da ein After meistens fehlt oder, wenn er vorhanden ist, nahe am Hinter-

der Leibeshöhle, ausgeführt werden und welches vielleicht den Nephridien homolog ist. (H. PROUHO, Contribution à l'histoire des Bryozoaires, in: Arch. Zool. exp. [2 Sér.] V. 10. 1893.)

ende des Körpers (z. B. bei *Crania*) oder seitlich gelegen ist (z. B. bei *Ligulu*). In Bezug auf die Verhältnisse der Leibeshöhle stimmen die Brachiopoden mit den Prosopygiern im Wesentlichen überein<sup>63</sup>. Sie besitzen eine geräumige, mit Flimmerepithel ausgekleidete Leibeshöhle, von welcher gewöhnlich ein Paar (bei *Rhynchonella* zwei Paar) weitmündige Nephridien ausgehen. Durch die Arme erstrecken sich zwei Höhlen, der kleine und der große Armsinus, welche wahrscheinlich separirte Theile der Leibeshöhle sind; vielleicht entspricht der kleine Armsinus der Lophophorhöhle (Prosomhöhle) von *Phoronis* und den Bryozoen. Die Gonaden der Brachiopoden stammen wahrscheinlich vom Epithel der Leibeshöhle. Die Geschlechtszellen fallen in die Leibeshöhle und werden durch die genannten Nephridien entleert. Von der Entwicklung der Brachiopoden wird später die Rede sein (S. 62).

Ich muss hier auch die beiden merkwürdigen Würmer *Rhabdopleura* und *Cephalodiscus* erwähnen, welche offenbar einerseits Beziehungen zu den Prosopygiern haben, andererseits zu den Enteropneusten<sup>64</sup>. Die Leibeshöhle darf wohl als ein Deuterocöl angesehen werden und zerfällt in drei Abschnitte, welche wahrscheinlich als drei Segmente aufzufassen sind: erstens das einheitliche Cölom der Mundscheibe, welches dem Eichelcölom der Enteropneusten entspricht und bei *Cephalodiscus* durch zwei Eichelpforten nach außen mündet, zweitens das paarige Kragencölom mit zwei Kragenfporten, welches einerseits der Lophophorhöhle der Prosopygier, andererseits dem Kragencölom der Enteropneusten homolog gesetzt werden kann, drittens das paarige Rumpfcölom. Die Geschlechtsorgane von *Rhabdopleura* und *Cephalodiscus* sind unvollkommen bekannt, doch weiß man, daß bei letzterem die Ovarien geschlossene Säcke sind, deren Ausführungsgänge hinter dem Tentakelkranze münden.

<sup>63</sup> Die Verwandtschaft der Brachiopoden mit *Phoronis* ist von CALDWELL dargelegt und neuerdings auch von BLOCHMANN betont worden. (F. BLOCHMANN, Über die Anatomie und die verwandtschaftlichen Beziehungen der Brachiopoden, in: Arch. Freunde Naturw. Rostock 1892. — Anatomische Untersuchungen über Brachiopoden. Jena 1892.)

<sup>64</sup> G. HERBERT FOWLER, The morphology of *Rhabdopleura*, in: Festschr. LEUCKART 1892. — W. C. M'INTOSH u. SIDNEY P. HARMER, *Cephalodiscus dodecalophus*, in: Report Voyage Challenger V. 20. 1887. — Was über *Rhabdopleura* und *Cephalodiscus* bekannt ist, findet man in dem Lehrbuche der vergleichenden Anatomie von ARNOLD LANG, p. 1191—1197, zusammengestellt. — EHLERS hat eingehend dargelegt, daß man *Cephalodiscus* und *Rhabdopleura* an die Bryozoen anreihen kann. (E. EHLERS, Zur Kenntnis der Pedicellinen, in: Abh. Ges. Wiss. Göttingen. V. 36. 1890, p. 164—173.)

Vor Kurzem hat MASTERMAN sowohl die *Phoronis*-Larve (*Actinotrocha*) als auch den *Cephalodiscus* von Neuem untersucht und das Gemeinsame dieser beiden Formen betont<sup>65</sup>. Er unterscheidet in der *Actinotrocha* erstens ein Protomer, welches im Kopflappen liegt und dem Eichelcölo von *Cephalodiscus* und *Balanoglossus* homolog gesetzt wird, zweitens ein paariges Mesomer, welches dem Kragencölo, und drittens ein paariges Metamer, welches der Rumpfhöhle von *Cephalodiscus* und *Balanoglossus* entspricht. Er giebt ferner an, daß das Protomer durch zwei Poren, das Mesomer und das Metamer jederseits durch je ein nephridienähnliches Canälchen nach außen münden. Genauer kann ich hier auf die Beobachtungen von MASTERMAN nicht eingehen; wenn sie richtig sind, so stehen in der That *Cephalodiscus* und die Enteropneusten zu *Phoronis* in viel näherer Beziehung, als man bisher annahm.

Wie ich schon oben andeutete, vermitteln *Rhabdopleura* und *Cephalodiscus* den Übergang von den Prosopygiern zu den Enteropneusten. Es ist dabei zu bemerken, daß die ersteren auch einen Eicheldarm haben, welcher in ähnlicher Weise wie bei den Enteropneusten vom Vorderdarm ausgeht; *Cephalodiscus* besitzt ferner ein Paar Kiemenspalten und ist also der einzige Wurm, welcher sich in dieser Beziehung den Enteropneusten nähert. — Was die Leibeshöhle der Enteropneusten anlangt, so sind folgende Räume zu unterscheiden<sup>66</sup>. In der Eichel befindet sich das Eichelcölo und die Herzblase; BOURNE und SPENGL sprachen vermuthungsweise aus, daß diese beiden Organe vielleicht ursprünglich gleichwerthig gewesen sind<sup>67</sup>. Das Eichelcölo mündet durch einen oder (bei manchen Arten) durch zwei Eichelporen nach außen. Im Kragen liegt das Kragencölo,

<sup>65</sup> MASTERMAN, On the Diplochorda, in: Quart. J. micr. Sc. V. 40. 1898.

<sup>66</sup> J. W. SPENGL, Die Enteropneusten des Golfes von Neapel, in: Fauna Flora Golf. Neapel. Monogr. 18. 1893.

<sup>67</sup> Die Herzblase der Enteropneusten ist nicht mit Blut erfüllt und sollte eher Pericardialblase heißen. Ihre muskulöse Wand bildet auf einer Seite die Wand des Herzens. SPENGL (l. c. p. 418—420) hat beobachtet, daß die Herzblase vom Ectoderm aus entsteht, und vermuthet, daß dasselbe auch mit dem Eichelcölo der Fall sein könnte (l. c. p. 683). GOETTE leitete das Eichelcölo durch Ausstülpung vom Vorderdarm her, BATESON durch Ausstülpung vom Urdarm. Da Eichelcölo und Herzblase der Enteropneusten so eigenartige Gebilde sind, daß sie für die Cölofrage im Allgemeinen keine große Bedeutung haben können, so werde ich von der Entstehung dieser Organe nicht weiter sprechen. Wohl aber muß ich später noch auf die Entstehungsweise der Kragen- und Rumpfhöhlen zurückkommen (S. 63). Die Blutgefäße der Enteropneusten entstehen aus Resten des Blastocöls (SPENGL l. c. p. 439). Die Gonadenanlagen entstehen nicht in der Wand des Cöloms, sondern außerhalb derselben (SPENGL l. c. p. 445).

welches durch die beiden Kragenpforten nach außen, d. h. in die erste Kiementasche mündet. Das Rumpfcöloim erstreckt sich vom Kragen an durch die ganze Länge des Leibes, es besitzt ein dorsales und ein ventrales Mesenterium, ist aber nicht segmentirt und entbehrt der Nephridien. Die Geschlechtsorgane hängen mit dem Cöloim nicht zusammen; sie liegen in der vorderen Rumpfreion und bilden zahlreiche Säcke, welche jederseits in einer Längsreihe sich befinden und von denen jeder durch einen oder mehrere Ausführungsgänge nach außen mündet. GOODRICH faßt die Genitalsäcke der Enterozneusten als Cöloimsäcke auf; er meint also, daß auf die beiden ersten Segmente der Mesodermstreifen, welche Kragencöloim und Rumpfcöloim liefern, noch eine weitere Reihe von Segmenten folge, nämlich die Cöloimsäcke<sup>68</sup>. Ich erwähne diese Auffassung, aber ich verkenne nicht, daß man verschiedene anatomische und embryologische Thatsachen gegen dieselbe anführen könnte.

Wir sind jetzt mit den Würmern beinahe zu Ende gekommen, und es bleiben uns davon nur noch die Chätognathen übrig; ich verschiebe aber die Besprechung dieser Classe auf später (S. 65). Ich wende mich jetzt zu den Arthropoden und nehme natürlich den *Peripatus* zu denselben hinzu. Betrachtet man die Leibeshöhle der Arthropoden zunächst nur vom anatomischen Standpunkte, so scheint einfach eine primäre Leibeshöhle vorzuliegen. Die Leibeshöhle ist mit Blut erfüllt. Es giebt keine Nephridien, welche gegen die Leibeshöhle geöffnet sind; aber bei den Crustaceen findet man ein oder zwei Paare von Bläschen mit Nierenschläuchen (Antennendrüse und Schalendrüse). Diese dünnwandigen, von der Leibeshöhle völlig abgeschlossenen Bläschen kann man nach dem anatomischen Befund als secundäre Leibeshöhle, ihre Ausführungsgänge als Nephridien ansehen. Entsprechend verhalten sich die segmentalen Nephridien des *Peripatus*<sup>69</sup>. Die Geschlechtsorgane der Arthropoden haben keine Verbindung mit der Leibeshöhle und besitzen stets ihre be-

<sup>68</sup> E. G. GOODRICH, On the coelom, genital ducts and nephridia, in: Quart. J. micr. Sc. V. 37. 1895, p. 501: »The posterior region contains a series of fertile coelomic follicles, the gonads, each provided with a peritoneal funnel leading to the exterior«.

<sup>69</sup> In dem Lehrbuch von KORSCHULT u. HEIDER (l. c. p. 713) wird das Säckchen bei den Segmentalorganen des *Peripatus* dem Säckchen der Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen und gleichzeitig der Leibeshöhle der Anneliden und dem Pericardium der Mollusken homolog gesetzt. Ich darf vielleicht bei dieser Gelegenheit daran erinnern, daß ich vor 14 Jahren schon darauf hinwies, daß die beiden Pericardialbläschen des *Cyclus*-Embryos den Endsäckchen einer Antennen- oder Schalendrüse eines Krusters ähnlich sind (l. c. p. 556).

sonderen Ausführungsgänge. — Nach den anatomischen Verhältnissen wird man also die Leibeshöhle der Arthropoden als eine primäre Leibeshöhle ansehen; aber die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß außer der primären Leibeshöhle, die vom Blastocöl stammt oder als Spaltraum auftritt, bei den meisten Arthropoden auch eine segmentirte secundäre Leibeshöhle angelegt wird; es entsteht jederseits eine Reihe von Ursegmenten, welche zur Bildung der Excretionsorgane, der Geschlechtsorgane, der Musculatur und des Fettkörpers Verwendung finden und deren Hohlraum gewöhnlich mit der primären Leibeshöhle zusammenfließt. Obgleich also die definitive Leibeshöhle der Arthropoden gewissermaßen einen gemischten Ursprung hat, so möchte ich sie doch als primäre Leibeshöhle ansehen; denn es scheint, daß die Ursegmente nur deswegen ihren Hohlraum mit der primären Leibeshöhle verschmelzen lassen, weil sie in gewissem Sinn rudimentär geworden sind; wahrscheinlich waren die Ursegmente der Arthropoden früher in ausgedehnterem Maße an der Bildung der Genitalorgane und Segmentalorgane betheilig; insbesondere ist zu vermuthen, daß sie bei den Insecten segmentale Excretionsorgane gebildet haben, welche dann im Lauf der phylogenetischen Entwicklung allmählich ganz verschwunden sind. — Wird die Leibeshöhle der Arthropoden als primäre Leibeshöhle aufgefaßt, so paßt dazu die Thatsache, daß sie mit Blut erfüllt ist, da wir ja das Blutgefäßsystem überhaupt von der primären Leibeshöhle ableiten<sup>70</sup>. Bei der Bildung des Herzens der Arthropoden zeigt sich auch oft sehr deutlich, daß die Herzhöhle ein Theil der primären Leibeshöhle ist; denn das Herz entsteht bei manchen Arthropoden zu der Zeit, wenn die Ursegmente vorhanden sind, und bildet sich aus einem Theil der primären Leibeshöhle, welcher zwischen den oberen Enden der Ursegmente, also so zu sagen im dorsalen Mesenterium eingeschlossen wird, so daß seine Entstehung im Wesentlichen ähnlich verläuft wie bei den Anneliden.

Was die Verwendung der Ursegmente bei den Arthropoden betrifft, so muß ich darauf bei den verschiedenen Classen ein wenig genauer eingehen. Die Ursegmente des *Peripatus* bilden die Genitalorgane und die segmentalen Excretionsorgane. Man kann an jedem Segment zur Zeit seiner besten Ausbildung drei zusammen-

<sup>70</sup> Auch R. HERTWIG fasst die Leibeshöhle der Arthropoden als primäre Leibeshöhle auf. »Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Gründe machen es wahrscheinlich, daß das Cölon der Arthropoden bis auf kleine Reste rückgebildet ist, daß die sogenannte Leibeshöhle dagegen ein Theil der sinuös erweiterten Blutbahn ist« (R. HERTWIG. Lehrbuch der Zoologie Aufl. 1897. p. 364).

hängende Theile unterscheiden, einen oberen, einen unteren inneren und einen unteren äußeren. Das Schicksal dieser Theile gestaltet sich nach SEDGWICK bei *Peripatus capensis* etwas anders als nach KENNEL bei *P. edwardsi*<sup>71</sup>. Nach SEDGWICK erzeugen in jedem Segment die unteren Theile desselben den Nierenschlauch und das Bläschen, welches den Nierenschlauch nach innen abschließt. In dem Segment der Analpapillen aber wird der dem Nierenschlauch entsprechende Theil zum Ausführungsgang der Gonaden verwandt. Die oberen Theile der Segmente fließen im größten Theil der Länge des Körpers jederseits zur Gonade zusammen. Nur in den vordersten Metameren gehen diese oberen Theile der Segmente verloren, indem sie sich zu Mesenchym auflösen. — Die Darstellung von KENNEL weicht für die von ihm untersuchte Species hauptsächlich in so fern von derjenigen von SEDGWICK ab, als nach KENNEL bei jedem Ursegment nur ein kleiner Theil (nämlich der untere innere) zur Bildung des Segmentalorgans Verwendung findet und aus demselben nur der Anfangstheil des Nierenschlauches entsteht. Die definitive Leibeshöhle des *Peripatus* ist aus der primären Leibeshöhle abzuleiten, welche ursprünglich zwischen den Ursegmenten und dem Entoderm aufgetreten ist; freilich fließt nach KENNEL's Darstellung der größte Theil der Segmenthöhlen mit der primären Leibeshöhle zusammen, aber KENNEL betont doch ausdrücklich (l. c. 1886 p. 86), daß die Leibeshöhle des *Peripatus* derjenigen der Anneliden nicht homolog sei und nicht als secundäre Leibeshöhle gelten könne.

Bei den Crustaceen dienen die Ursegmente hauptsächlich zur Bildung von Musculatur und Bindegewebe. Man könnte erwarten, daß die Antennendrüse und die Schalendrüse aus je einem Ursegment hervorgingen. ALLEN hat versucht seine Befunde bei *Palaeomonetes* mit den Verhältnissen bei *Peripatus* in Beziehung zu setzen; er führt sowohl die Antennendrüse und die Schalendrüse als auch die Geschlechtsorgane mit ihren Ausführungsgängen auf die Ursegmente zurück<sup>72</sup>. — Übrigens ist die Bildung der Ursegmente bei den Crustaceen im Allgemeinen viel undeutlicher und unvollkommener als bei den anderen Arthropoden; insbesondere besitzen die Ursegmente nur in wenigen Fällen eine Cölohmöhle.

Bei den Arachnoiden, Myriapoden und Insecten sind die Urseg-

<sup>71</sup> J. v. KENNEL, Entwicklungsgeschichte von *Peripatus Edwardsii* u. *P. torquatus* I u. II, in: Arb. zool. Inst. Würzburg. V. 7 u. 8. 1885 u. 1886. — A. SEDGWICK, A monograph of the development of *Peripatus capensis*, in: Studies morph. Labor. Cambridge V. 4. 1888; Quart. J. micr. Sc. V. 28. 1888.

<sup>72</sup> E. J. ALLEN, Nephridia and body cavity of Decapod Crustacea. in: Quart. J. micr. Sc. V. 34. 1893.

mente wohl ausgebildet. Bei manchen Arachnoiden werden sie ziemlich groß, zerfallen aber schließlich doch, indem ihre Wand Musculatur und Bindegewebe liefert. Bei den Scorpionen sowie bei *Limulus* geht von den Ursegmenten, wie es scheint, auch die Bildung der Coxaldrüsen aus, welche wahrscheinlich den Segmentalorganen des *Peripatus* homolog sind. In wie weit die Ursegmente der Arachnoiden an der Bildung der Genitalorgane beteiligt sind, ist noch im Unsicheren. — Bei den Chilopoden sind die Ursegmente nach den Beobachtungen von HEYMONS an der Bildung der Genitalorgane in ähnlicher Weise beteiligt wie bei *Peripatus*; bei der Auflösung der Ursegmente bleiben die an das Herz anstoßenden Theile erhalten und reihen sich jederseits zu einer gekammerten Röhre an einander, worauf die beiden Röhren zu der unpaaren und unsegmentirten Genitalhöhle verschmelzen; die in den beiden primären Genitalsegmenten (29. und 30. Segment) befindlichen Ursegmente werden zur Bildung der Ausführungsgänge der Gonaden verwandt<sup>73</sup>. — Bei den meisten Insecten bemerkt man die Genitalzellen in der Wand der Ursegmente<sup>74</sup>; die Genitalanlagen treten dann jederseits aus mehreren Segmenten zur Bildung des Hodens oder Ovariums zusammen. Aus der übrigen Wand der Ursegmente gehen Musculatur, Fettkörper, Blut- und Gefäßzellen hervor, während der Hohlraum der Ursegmente mit der primären Leibeshöhle zusammenfließt. Auch an der Bildung der Ausführungsgänge der Gonaden sind die Ursegmente beteiligt; WHEELER zeigte bei *Xyphidium*, daß der Ausführungsgang des Hodens aus einem Fortsatz des zehnten, derjenige des Ovariums aus einem Fortsatz des siebenten Ursegments entsteht<sup>75</sup>. In ähnlicher Weise leitet HEYMONS bei *Lepisma* die Ausführungsgänge von den Ursegmenten her<sup>76</sup>.

Ich muß nun auch die Frage berühren, ob bei den Arthropoden das Mesoderm durch Divertikelbildung vom Urdarm aus entsteht. Bei den Crustaceen ist ein solcher Vorgang nirgends zu finden; bei

<sup>73</sup> R. HEYMONS, Zur Entwicklungsgeschichte der Chilopoden, in: SB. Akad. Wiss. Berlin. Phys.-math. Cl. 1898, p. 249.

<sup>74</sup> Es giebt aber einige Insecten, bei welchen sich die Genitalzellen sehr früh differenzieren und folglich nicht in die Wand der Ursegmente zu liegen kommen.

<sup>75</sup> WHEELER, Contribution to Insect embryology, in: J. Morph. V. 8. 1893.

<sup>76</sup> »Die Geschlechtsgänge entstehen wie bei den Orthopteren aus den median gelegenen Abschnitten der dorsalen Ursegmentwände. Die Genitalgänge reichen beim Männchen ursprünglich bis ins zehnte, beim Weibchen bis in das siebente Abdominalsegment. In diesen Segmenten gestalten sich die Cölomsäckchen zu den bekanntlich auch bei Orthopteren entwickelten Terminalampullen um.« (R. HEYMONS, Entwicklungsgeschichtl. Untersuchungen an *Lepisma saccharina* L., in: Z. wiss. Zool. V. 52. 1897.)

*Cetochilus* geht das Mesoderm aus zwei Urmesodermzellen hervor, die im Blastulastadium schon einsinken (GROBBEN), bei *Moina* aus mehreren Zellen der Blastula, welche die Urogenitalzellen umgeben und zur Zeit der Gastrulation einsinken (GROBBEN); bei den übrigen Crustaceen ist die Anlage des Mesoderms eine vielzellige Zellmasse, welche durch Einwucherung im Blastulastadium in der Nähe der Entodermanlage entsteht oder während der Gastrulation durch Einwucherung am vorderen Blastoporusrande sich bildet. — Bei *Peripatus* nimmt das Mesoderm seinen Ursprung in ähnlicher Weise wie bei den meisten Crustaceen, nämlich durch Einwucherung; die Wucherungszone liegt am Hinterende des Blastoporus und erstreckt sich von hier längs der Ränder des Blastoporus nach vorn. — Bei den Arachnoideen, Myriapoden und Insecten entsteht das Mesoderm gewöhnlich längs des Keimstreifs durch eine Einwucherung, welche unter dem Ektoderm nach den Seiten sich ausbreitet und meistens sowohl dem Entoderm als dem Mesoderm den Ursprung giebt. Es werden so zwei seitliche Mesodermstreifen gebildet, in welchen segmentale Höhlen, die Cölohmöhlen, erscheinen. Anstatt der erwähnten Einwucherung kann die Einfaltung einer Zellenplatte auftreten oder das Einsinken und die Überwachsung einer Zellenplatte; die eingefaltete oder eingesunkene Platte erzeugt dann die beiden Mesodermstreifen. Da bei der Einfaltung oder bei dem Einsinken der Platte median längs des Keimstreifs eine Rinne oder Vertiefung entsteht, so kann dieser Hohlraum seitlich in die Mesodermstreifen sich fortsetzen; demnach ist dann von Anfang an ein Spalt in den Mesodermstreifen vorhanden, und das Lumen der Ursegmente kann aus diesem Spalt abgeleitet werden. So erscheinen die Ursegmenthöhlen als Divertikel der genannten medianen Rinne, welche als Urdarmrinne (Blastoporus) gedeutet wird<sup>77</sup>. Hält man diesen Bil-

<sup>77</sup> Nach HEIDER wird bei *Hydrophilus* längs des Keimstreifs eine Zellenplatte (die Mittelplatte) eingefaltet; sie breitet sich nach den Seiten hin aus, indem das eingefaltete Rohr so zu sagen breitgedrückt wird, wobei natürlich das Lumen des Rohres nach den Seiten gezogen wird; das Lumen wird dabei spaltförmig und verschwindet; aber an der Stelle desselben treten dann die Höhlen der Ursegmente auf, so daß HEIDER die Überzeugung gewann, daß sie durch Wiedererweiterung jener Spalte entstehen (K. HEIDER, Die Anlage der Keimblätter von *Hydrophilus*, in: Abh. Akad. Wiss. Berlin, Phys. Abth. 1885). — Die Untersuchung von CARRIÈRE, welche von BÜRGER vollendet und publicirt wurde, hat in Bezug auf die Mesodermbildung bei *Chalicodoma* Folgendes ergeben. Wenn längs des Keimstreifs die Mittelplatte von den Seitenplatten überwachsen wird, bleibt zwischen dem unteren Blatte der Seitenplatten und der Mittelplatte ein Spalt bestehen, dessen Verbindung mit der Außenwelt man gelegentlich während der Gastrulation deutlich con-

dungsmodus für palingenetisch, so kommt man zu der Ansicht, welche die Gebrüder HERTWIG in ihrer Cölomtheorie aufgestellt haben, daß nämlich die Mesodermstreifen als seitliche Falten des Entoderms und die Segmenthöhlen als Divertikel des Urdarms aufzufassen sind. Die Richtigkeit dieser Deutung kann angezweifelt werden, und auf jeden Fall ist diese Auffassung der Thatsachen nicht die einzig mögliche. Denn erstens ist es nicht ganz sicher, ob die mediane Rinne wirklich als Urdarmrinne aufgefaßt werden darf, und zweitens ist es fraglich, ob der erwähnte Bildungsmodus des Mesoderms als palingenetisch anzusehen ist; man kann sehr wohl die Herauswucherung solider Zellenmassen für den primitiveren Bildungsmodus der Mesodermstreifen halten<sup>78</sup>. Auch scheint die Ableitung der Segmenthöhlen von der medianen Rinne streng genommen mehr eine Sache der Auffassung und Interpretation, als eine Sache der Beobachtung zu sein, da die Divertikelbildung selbst bei den günstigsten Objecten nicht recht deutlich zu sehen war.

Wir sind hier wieder auf die Frage gekommen ob die Enterocölbildung als ein palingenetischer Vorgang anzusehen ist. Es wurde schon früher (S. 21—24) über diese Frage im Allgemeinen gesprochen, und an ihre Entscheidung können wir erst am Schluß herantreten (S. 77). Ich will aber jetzt die verschiedenen Fälle zusammenstellen, in welchen die Enterocölbildung (Divertikelbildung des Urdarms), beobachtet wurde. Es mag dazu im Voraus bemerkt werden, daß die Enterocölbildung nur bei relativ wenigen Thieren in der Ontogenie gefunden wurde<sup>79</sup> und daß in beinahe allen Classen, in welchen die Enterocölbildung auftritt, auch noch eine andere Bildungsweise des Deuterocöls angetroffen wird, so daß es stets fraglich bleibt, welche Entstehungsweise die primitivere ist. So fanden wir es schon bei den Arthropoden, von welchen

---

statiren kann; der Spaltraum ist segmental erweitert, und von ihm nehmen die segmentalen Hohlräume des Mesodermstreifen ihren Ursprung. Das Entoderm stammt bei *Chalicodoma* nicht von der Mittelplatte her, sondern entsteht vor und hinter derselben durch selbständige Wucherungen, nämlich dem »vorderen Entodermkeim« und dem »hinteren Entodermkeim«. (J. CARRIÈRE und O. BÜRGER, Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene, in: Nova Acta Acad. Leop. V. 69. 1898, p. 291 u. 377).

<sup>78</sup> Auch HEYMONS ist dieser Ansicht, wie seine auf S. 22 Anm. citirten Äußerungen zeigen.

<sup>79</sup> Insbesondere ist es bemerkenswerth, daß bei den Anneliden, welche doch als die typischen Deuterocölier gelten, niemals die Enterocölbildung gefunden wurde. Bekanntlich geht die Bildung des Mesoderms bei den Anneliden meistens von zwei Urmesodermzellen aus.

soeben gesprochen wurde. Dann ist unter den Mollusken der vereinzelte und zweifelhafte Befund bei *Paludina* zu erwähnen, welcher früher schon discutirt wurde (S. 46). Ferner kommen Beobachtungen bei Brachiopoden, *Phoronis* und Enteropneusten in Betracht.

Eine sehr deutliche Enterocölbildung ist von KOWALEVSKY bei einem Brachiopoden, nämlich bei *Argiope*, gefunden worden; es werden vom Urdarm durch zwei von hinten her einspringende Falten zwei seitliche Theile abgetrennt, die Cölomtaschen<sup>80</sup>). Jedoch wird das Cölom nicht bei allen Brachiopoden in dieser Weise gebildet. Bei *Thecidium* findet keine Gastrulation statt, sondern es wuchern Zellen in die Furchungshöhle hinein und füllen dieselbe aus; in dieser inneren Zellmasse entstehen dann drei Hohlräume, nämlich die Darmhöhle und die beiden Cölomhöhlen<sup>81</sup>.

Bei der Entstehung des Mesoderms von *Phoronis* hat CALDWELL auch von Divertikelbildung gesprochen<sup>82</sup>. CALDWELL nimmt zweierlei Ursprung des Mesoderms an; erstens wuchern am vorderen Theil des Urdarms seitlich einzelne Zellen aus demselben hervor, und es zeigt sich während dessen am Urdarm jederseits eine kleine Ausbuchtung, wie sie ja leicht entsteht, wenn Zellen aus einem epithelialen Blatt nach hinten heraustreten; die betreffenden Zellen bilden jederseits ein kleines Säckchen, und aus diesen beiden »vorderen Cölomsäcken« wird die Lophophorhöhle des erwachsenen Thieres hergeleitet. Der zweite Theil der Mesodermanlage ist eine Aussackung am hinteren Ende des Urdarms, welche nach beiden Seiten wächst und so die beiden »hinteren Cölomsäcke« liefert, welche die Körperhöhle der *Phoronis* erzeugen. Es scheint mir, daß die Anhänger der Enterocöltheorie in diesen Beobachtungen von CALDWELL keine große Stütze ihrer Auffassung finden können; denn die vordere Auswucherung ist keine richtige Ausstülpung und kann höchstens als Rest einer solchen gedeutet werden; die hintere Aussackung aber liegt gerade an der Blastoporuslippe, so daß es fraglich ist, ob man sie als Darmdivertikel ansehen darf.

<sup>80</sup> Siehe bei O. u. R. HERTWIG, Cölomtheorie tab. 2 Fig. 15. Einen Auszug der russisch geschriebenen Publication von KOWALEVSKY findet man in: Arch. Zool. exp. (2 Sér.) V. 1. 1883. — SHIPLEY bestätigte die Beobachtung von KOWALEVSKY; wenn er aber nur so viel gesehen hat, wie seine Abbildungen zeigen, so hat er nichts Sicheres gesehen, und ist seine Bestätigung von geringem Werth. (ARTHUR SHIPLEY, On the structure and development of *Argiope*, in: Mitth. zool. Stat. Neapel. V. 4. 1883.)

<sup>81</sup> KORSCHULT u. HEIDER, l. c. p. 1235.

<sup>82</sup> W. H. CALDWELL, Preliminary note on *Phoronis* in: Proc. Roy. Soc. London. V. 34. 1882—1883. — Blastopore, mesoderm and metameric segmentation, in: Quart. J. micr. Sc. V. 25. 1885.

Unter den Enteropneusten ist von BATESON bei *Balanoglossus kowalevskii* eine Divertikelbildung des Urdarms beschrieben worden; es sollen dreierlei Ausstülpungen des Urdarmes entstehen, eine vordere, welche die Eichelhöhle erzeugt, ein mittleres Paar, welches der Kragenhöhle und ein hinteres Paar, welches der Rumpfhöhle den Ursprung giebt<sup>83</sup>. Hinsichtlich derjenigen Enteropneusten, welche sich durch eine Tornaria-Larve entwickeln, verweise ich auf die Darstellung von SPENDEL (Monographie der Enteropneusten p. 425—433). Wie METSCHNIKOFF und BOURNE leitet SPENDEL die Cölomanlagen vom Enddarm ab und zeigt, daß sie als bald hohle, bald als solide Auswüchse seitlich am Vorderrand des Enddarms hervortreten; wenn die Anlagen hohl sind, haben sie das Aussehen von Divertikeln, wenn sie solid sind, so erscheinen sie als kleine herauswuchernde Zellenplatten. Wieder eine andere Bildungsweise der Cölomanlagen hat T. H. MORGAN bei der Bahama-Tornaria gefunden: Das Kragencölom und das Rumpfcölom entstehen getrennt von einander; beide erscheinen jederseits als eine kleine Gruppe von Zellen, welche von den zu dieser Zeit im Körper zerstreuten Mesenchymzellen herkommen<sup>84</sup>. — Da in der morphologisch so einheitlichen Gruppe der Enteropneusten die Cölome (Kragen- und Rumpfcölom) bei den verschiedenen Arten auf so verschiedenartige Weise entstehen, so ist daraus zu erkennen, wie sehr die embryologischen Vorgänge cänogenetisch verändert sein können und wie vorsichtig man sein muß, wenn man aus einem ontogenetischen Entwicklungsmodus auf die Art der phylogenetischen Entstehung schließen will.

Es sind jetzt noch diejenigen Thiere auf den Schluß aufgespart, bei welchen man die besten Beispiele der Enterocölbildung findet, nämlich die Echinodermen, Chätognathen und Vertebraten. Die Echinodermen haben eine secundäre Leibeshöhle, welche meistens durch Divertikelbildung vom Urdarm aus entsteht. Freilich fehlen die Nephridien, wenn man nicht vielleicht den Rückenporus der Larve und den Steincanal des erwachsenen Echinoderms als ein Nephridium ansehen will (da ja das Wassergefäßsystem ein abgeschnürter Theil der secundären Leibeshöhle ist). Die Geschlechts-

<sup>83</sup> W. BATESON, The early stages in the development of *Balanoglossus Kowalevski*, in: Quart. J. micr. Sc. V. 24—26. 1884—1886.

<sup>84</sup> T. H. MORGAN, The development of *Balanoglossus* in: J. Morph. V. 9. 1894. Da MORGAN nicht constataren konnte, wo die Mesenchymzellen der Tornaria entstanden sind, ist es vorläufig nicht möglich seine Darstellung der Entstehung des Kragen- und Rumpfcöloms mit den Beobachtungen der anderen Forscher in Beziehung zu setzen.

organe haben beim ausgebildeten Thier keine Beziehungen zur secundären Leibeshöhle, aber es wird berichtet, daß sie embryonal von dem Epithel derselben ihren Ursprung nehmen<sup>55</sup>. Bei allen Classen der Echinodermen ist constatirt worden, daß sich nach der Gastrulation vom Urdarm ein oder zwei Divertikel abschnüren, welche den beiden Cölomhöhlen und dem Hydrocöl den Ursprung geben (AGASSIZ, SELENKA, METSCHNIKOFF, GREFF, GOETTE, LUDWIG u. A.). Dieser Vorgang ist immer für palingenetisch gehalten worden und bildet eine der hauptsächlichen Stützen der Enterocöltheorie. Doch ist diese Auffassung nicht die einzig mögliche. Es könnte auch hier die Divertikelbildung ein cänogenetischer Vorgang sein. Ich habe vor zwei Jahren in diesem Sinn eine Hypothese aufgestellt. Demnach wäre das Cölom der Echinodermen ursprünglich eine Höhle in einem Haufen von Mesenchymzellen gewesen, die ihren Ursprung am vorderen Ende des Gastruladarmes hatten<sup>56</sup>. Das vordere Ende des Urdarmes ist ja auch jetzt noch bei den Seeigeln ein Ort der Mesenchymbildung; DRIESCH hat die während der Gastrulation da austretenden Mesenchymzellen das secundäre Mesenchym genannt (in: Arch. Entw.-Mech. V. 3. 1896 p. 366 u. 369). Bei *Antedon* findet am vorderen Ende des Urdarmes während der Gastrulation eine sehr lebhaftes Mesenchymbildung statt und dauert noch fort, während der oberste Theil des Urdarmes sich als Peritonealblase abschnürt<sup>57</sup>. Man kann sich also denken, daß die Vasoperitonealblasen der Echinodermen ursprünglich kleine Bläschen in dem vom Urdarm stammenden Mesenchym waren. Als die Blasen an Größe zunahmten und eine höhere entwicklungsgeschichtliche Bedeutung erhielten, traten die zugehörigen Zellen gleichzeitig aus dem Darmepithel heraus und brachten so das Bild einer Ausstülpung hervor; so konnten ein oder zwei kleine Divertikel mit kleinem Lumen entstehen, die sich abschnürten, wie man den Vorgang bei *Echinus* sieht. Dann kann man sich leicht denken, daß danach bei einigen

<sup>55</sup> E. W. MACBRIDE, The development of genital organs in Amphiuira squamata, in: Quart. J. micr. Sc. V. 24. 1892—93. — The organogeny of *Asterina gibbosa*, in: Proc. Roy. Soc. London 1893.

<sup>56</sup> Ich wurde zu dieser Hypothese dadurch veranlaßt, daß bei *Ophiothrix fragilis* die beiden Cölomanlagen Anfangs kein Lumen haben und ursprünglich nur aus ganz wenigen Zellen bestehen (links drei, rechts fünf); die Entstehung einer solchen kleinen compacten Zellengruppe kann ebenso gut als Auswucherung wie als reducirte Ausstülpung aufgefaßt werden (H. E. ZIEGLER, Einige Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen, in: Verh. D. zool. Ges. 1896, p. 142).

<sup>57</sup> O. SEELIGER, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoiden, in: Zool. Jahrb. V. 6. Anat. 1893.

Echinodermen auch die Abschnürung eines großen Divertikels sich ausbilden konnte, wie man sie z. B. bei *Asterina gibbosa* beobachtet (LUDWIG).

Wir kommen nun zu den Chätognathen. Sie sind (mit den Echinodermen) die festeste Stütze der Enterocöltheorie. Sehr deutlich bilden sich zwei Divertikel des Urdarms (KOWALEVSKY, BÜTSCHLI, O. HERTWIG). Die Beobachtungen müssen als richtig gelten, allein es ist doch fraglich, ob die beobachteten Thatsachen die große phylogenetische Bedeutung haben, die man ihnen zugeschrieben hat. Zunächst ist daran zu erinnern, daß die Sagitten pelagische Eier haben, welche sich sehr rasch entwickeln; bekanntlich kann schon die Geschwindigkeit der Entwicklung cänogenetische Veränderungen nach sich ziehen. So ist das Verhalten der Genitalzellen offenbar ein sehr merkwürdiges und schwerlich ursprüngliches. Sie differenzieren sich nämlich nicht in den Urdarmdivertikeln, sondern im Grunde des Urdarms; sie treten auffallender Weise aus dem Entoderm in die Gastralhöhle heraus, werden dann median in der Gastralhöhle nach hinten geschoben und gelangen dann erst seitlich in die Gastraldivertikel hinein. Bei keinem anderen Wurme ist ein ähnliches Verhalten der Genitalzellen beobachtet, und da ich dieses Verhalten der Genitalzellen nicht für palingenetisch halten kann, so bezweifle ich auch die palingenetische Bedeutung der Entstehungsweise der Leibeshöhle. — Es darf wohl auch daran erinnert werden, daß bei den von O. HERTWIG beobachteten Species die Höhle der Urdarmdivertikel nicht direct in die Leibeshöhle übergeht, sondern ein Stadium mit ganz compactem Mesoderm dazwischen liegt. — Die Entwicklungsgeschichte der Chätognathen ist in so fern unvollständig, als der Übergang von den embryonalen zu den definitiven Verhältnissen weder für die Leibeshöhle noch für die Gonaden genügend klargestellt ist. Insbesondere weiß man nicht, wie die Leibeshöhle in die drei Abtheilungen (Segmente?) zerfällt: Kopfhöhle, Rumpfhöhle und Schwanzhöhle. Man setzt diese Höhlen den Segmenthöhlen der Anneliden homolog; aber es kann diese Auffassung nicht als völlig gesichert gelten. Der Vergleich passt am besten bei der Schwanzhöhle, wo die männlichen Geschlechtszellen in die Höhle fallen und das Vas deferens als modificirtes Segmentalorgan aufgefaßt werden kann. Aber bei der Rumpfhöhle ist die Ähnlichkeit mit einem typischen Anneliden-Segment viel geringer, da das Ovarium sich direct in den Oviduct fortsetzt<sup>88</sup>, die Eier also

<sup>88</sup> Wenigstens berichten DELAGE u. HÉROUARD (l. c. p. 247), daß GOURRET dies festgestellt habe; die Abhandlung von GOURRET (in: Ann. Mus. Marseille V. 2, Nr. 2) ist mir leider nicht zugänglich.

nicht in die Leibeshöhle fallen und die Leibeshöhle nicht durch einen offenen Gang nach außen mündet, den man als Nephridium ansehen könnte.

Ich komme also zu der ketzerischen Ansicht, daß die Chätognathen weder in entwicklungsgeschichtlicher noch in anatomischer Hinsicht ganz ursprüngliche und typische Verhältnisse zeigen; ich kann daher nicht damit einverstanden sein, daß man sie für die ganze Betrachtung der Leibeshöhlenfrage zum Ausgangspunkt nimmt.

Mit den Vertebraten und Tunicaten will ich jetzt den speciellen Theil der Erörterung beschließen. Es ist bekannt, wie bei *Amphioxus* die Ursegmente durch Divertikelbildung vom Urdarm aus entstehen (KOWALEVSKY, HATSCHEK); es bildet sich längs des Urdarms auf jeder Seite eine Längsfalte des Entoderms, die Mesodermfalte; diese wird von vorn nach hinten in die Ursegmente zerlegt; die Hohlräume der einzelnen Segmente sind Anfangs noch mit der Darmhöhle in Verbindung, so daß die einzelnen Segmente als Urdarmdivertikel erscheinen.

Bei den Petromyzonten, Selachiern, Ganoiden, Teleosteern und Amphibien kann man zwischen dem axialen (gastralen) und dem peripheren (peristomalen) Mesoderm unterscheiden; das axiale Mesoderm entspricht dem Mesoderm des *Amphioxus*, das periphere Mesoderm ist eine Fortsetzung des ersten, welche am Blastoporusrande (Umwachsrunde) entlang zieht; das axiale Mesoderm bildet die beiden Mesodermstreifen. — Bei den Amphibien hat bekanntlich O. HERTWIG gezeigt, daß seitlich von der Chorda jederseits eine Verbindung des Mesoderms mit dem Entoderm besteht, die sich durch die ganze Länge der Mesodermstreifen verfolgen läßt<sup>89</sup>. Die Linie dieses Zusammenhangs nenne ich die

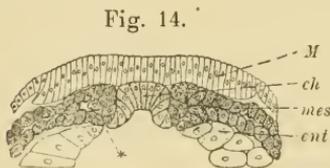


Fig. 14. Querschnitt durch einen Embryo von *Triton*; nach OSCAR HERTWIG. *M* Medullarplatte, *ch* Chorda, *mes* Mesoderm, *ent* Entoderm. Bei \* sieht man die Mesodermbildungsrinne.

Mesodermbildungslinie, und die Rinne, welche gewöhnlich längs dieser Linie vorhanden ist, die Mesodermbildungsrinne<sup>90</sup>. Ein Hohl-

<sup>89</sup> O. HERTWIG, Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Amphibien, in: Jena. Z. Naturw. V. 15. 1882.

<sup>90</sup> Die Existenz der Mesodermbildungsrinne ist nicht nur aus der genannten Publication von O. HERTWIG zu ersehen, sondern wird bestätigt durch die für die Keimblätter der Amphibien wichtige Arbeit von F. SCHWINK, Über die Entwicklung des mittleren Keimblatts und der Chorda dorsalis der Amphibien, München 1859.

raum ist in den Mesodermstreifen der Amphibien Anfangs nicht vorhanden, aber OSCAR HERTWIG legte dar, daß man die Mesodermstreifen der Amphibien theoretisch als Längsfalten des Urdarms auffassen kann, deren gedachter Hohlraum längs der Mesodermbildungsrinne mit der Gastralhöhle zusammenhängt, so daß also die Mesodermbildung auf eine Divertikelbildung des Urdarms zurückgeführt erscheint<sup>91</sup>.

Bei den Selachiern zeigt sich die Mesodermbildungslinie in ähnlicher Weise wie bei den Amphibien; die Mesodermbildungsrinne ist am hinteren Theil der Mesodermstreifen und im Bereich des

Fig. 15.

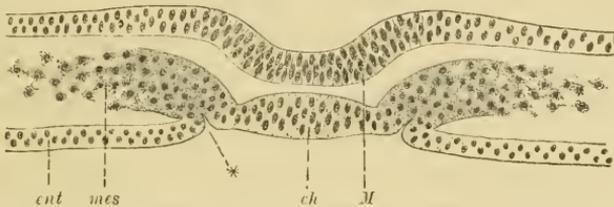


Fig. 15. Querschnitt durch das Hinterende eines Selachierembryos (Stadium C). Bildung des axialen Mesoderms (vgl. RABL, Theorie des Mesoderms, 1882, Fig. 2, H. E. ZIEGLER u. F. ZIEGLER l. c. Textfigur 6). — Bezeichnungen wie bei Fig. 14).

peripheren Mesoderms sehr deutlich<sup>92</sup>. Bei der Betrachtung der Mesodermbildung der Selachier ist es unverkennbar, daß das axiale und das periphere Mesoderm aus dem Entoderm herauswuchern,

<sup>91</sup> GOETTE ist in Bezug auf die Entstehung des Mesoderms der Amphibien ganz anderer Ansicht. Als er vor einigen Jahren die Entwicklung von *Petromyzon* beschrieb, sprach er sich von Neuem über die Mesodermbildung bei den Amphibien aus und betonte, daß sie ganz ähnlich verläuft wie bei den Petromyzonten. Chorda und Mesoderm werden aus dem Entoderm der Gastrula in folgender Weise gebildet. Der mediane Theil der dorsalen Urdarmwand erzeugt die Chorda; seitlich an die Chorda sich anschließend werden die Mesodermstreifen durch eine vom Urdarm ausgehende und annähernd horizontal verlaufende Spalte vom übrigen Entoderm abgetrennt. Das Mesoderm entsteht also nicht durch eine divertikelartige Faltung des Entoderms, sondern durch einfache Abspaltung vom Entoderm. GOETTE kann daher die bei *Amphioxus* vorkommende Divertikelbildung nicht als das Grundsche ma der Mesodermbildung der Wirbelthiere betrachten und bekämpft die von O. HERTWIG auf die Wirbelthiere angewandte Enterocöl-Theorie. (AL. GOETTE, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere, Heft 5, Entw. des Flußneunauges, Hamburg u. Leipzig 1890, p. 8—35.)

<sup>92</sup> J. RÜCKERT, Über die Anlage des mittleren Keimblatts bei *Torpedo*, in: Anat. Anz. 1887 u. 1889. — C. RABL, Theorie des Mesoderms, in: Morph. Jahrb. V. 15. 1889. — H. E. ZIEGLER und F. ZIEGLER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Torpedo*, in: Arch. mikr. Anat. V. 39. 1892.

und daß die Mesodermbildungsrinne an dem Ort der lebhaftesten Zellenauswanderung auftritt und als die Folge dieses Vorgangs aufgefaßt werden kann (Fig. 15). — Von der Mesodermbildung bei den Amnioten brauche ich hier nicht zu sprechen, da dort diese Verhältnisse sicherlich mehr abgeändert sind als bei den niederen Wirbelthieren.

Für die Deutung und theoretische Auffassung der Mesodermbildung der Wirbelthiere giebt es offenbar zwei Möglichkeiten. Bei der gewöhnlichen Auffassung geht man von Amphioxus aus, hält die Divertikelbildung für palingenetisch und sieht die Vorgänge bei den Amphibien und den Selachiern als stufenweise Abänderungen jenes primitiven Vorgangs an. Es ist aber auch zu bedenken, daß umgekehrt die Auswucherung des Mesoderms das phylogenetisch Primäre gewesen sein kann. Denn selbst die Divertikelbildung bei Amphioxus kann als cänogenetische Abänderung aufgefaßt werden, besonders wenn man den sehr raschen Verlauf der Entwicklung des Amphioxus und die relative Zellenarmuth der Blätter in Betracht zieht. Es wurde schon oben gesagt (S. 23), daß bei Amphioxus auch das Sklerotom durch Ausstülpung entsteht und daß man diesen Vorgang eher für cänogenetisch als für palingenetisch halten wird. Nach LWOFF<sup>93</sup> wird die Bildung der Mesodermfalten bei Amphioxus nur dadurch bewirkt, daß die Medullarplatte sich median herabsenkt und das Chorda-Entoderm nach unten drückt. Wenn dies richtig ist, so hat man um so mehr Grund, den Modus der Mesodermbildung des Amphioxus nicht als das ursprüngliche Schema der Mesodermentwicklung der Wirbelthiere anzusehen. Ferner berichtet LWOFF, daß das Lumen in den Urdarmdivertikeln verschwindet, so daß die Ursegmente solid werden, worauf dann erst die secundäre Leibeshöhle gewissermaßen als Neubildung in ihnen entsteht. Wenn man die Divertikel für palingenetisch hält und das Cölom von denselben herleitet, muß man dieses Solidwerden der Ursegmente für cänogenetisch ansehen. Man kann aber ebenso gut die hohle Anlage (also die Divertikelbildung) für etwas Cänogenetisches halten. — Viele Forscher sind der Ansicht, daß der Blastoporusrand der ursprüngliche Ort der Mesodermbildung war; dann erscheint es natürlich als etwas Secundäres, daß die Mesodermbildung sich bei Amphioxus längs des Urdarms so weit nach vorn erstreckt und daß die Ursegmente der Reihe nach als Divertikel des Urdarms entstehen<sup>94</sup>.

<sup>93</sup> B. LWOFF, Entwicklung des Amphioxus, in: Biol. Ctrbl. V. 12. 1892, p. 739. — Die primären Keimblätter bei den Wirbelthieren, Bull. de Moscou 1894, p. 21—29.

<sup>94</sup> So schreibt RABL (Vorwort zu der Theorie des Mesoderms, 1896 p. 19):

Es scheint mir also, daß uns Amphioxus nicht den primitiven Bildungsmodus des Mesoderms der Wirbelthiere zeigt. Ich glaube vielmehr, daß das Mesoderm der Wirbelthiere jederseits durch eine Einwucherung am Blastoporusrand entstand, welche sich nachher in der dorsalen Urdarmwand nach vorn erstreckte.

Wir dürfen für die Urformen der Wirbelthiere auch die Tunicaten zum Vergleich beiziehen. Nach der Darstellung von VAN BENEDEEN u. JULIN (welche die Entwicklung von *Clavellina rissoana* und anderen Ascidien studirt haben) würde die Bildung des Mesoderms im vorderen Theil der Larve ähnlich wie bei Amphioxus durch Divertikelbildung vom Urdarm aus geschehen. Es wäre jederseits eine Mesodermfalte des Entoderms vorhanden wie bei Amphioxus, an welcher freilich keine Segmentirung auftritt und deren Lumen bald verschwindet. Jedoch ist es fraglich, ob diese Darstellung richtig ist, denn kein anderer Beobachter der Ascidienentwicklung konnte sie bestätigen (SEELIGER, DAVIDOFF, WILLEY, SAMASSA). Die anderen Autoren leiten das Mesoderm entweder durch einfache Ausschaltung vom Entoderm der Gastrula her (SEELIGER) oder von einigen besonderen am Blastoporus gelegenen Entodermzellen (DAVIDOFF).

Die neueste Darstellung der Ascidienfurchung ist die allem Anschein nach recht genaue Beschreibung von CASTLE, welche sich auf *Ciona intestinalis* bezieht<sup>95</sup>. Danach kann man die Zellen, aus welchen das Mesoderm entsteht, schon im Blastulastadium im Umkreis der Entodermzellen erkennen. CASTLE unterscheidet zweierlei Mesoderm. Den ersten Theil bildet eine Reihe von Zellen, welche im Blastulastadium neben den Entodermzellen gelegen sind und bei der Gastrulation mit den Entoderm- und Chordazellen ins Innere der Gastrula treten; sie erzeugen dann eine compacte Mesodermmasse, welche später als Mesenchym verwendet wird. Der zweite Theil des Mesoderms stammt von einer andern Zellenreihe, welche sowohl die Medullarplatte als auch eine zur Bildung der Schwanzmuskulatur dienende Mesodermmasse erzeugt (»Neuro-Muskelring«). Ich fasse

---

»Ich bin immer der Überzeugung gewesen, daß die Bildung des Mesoderms vom Urmundrande als der primitivste Bildungsmodus dieses Keimblattes anzusehen sei; dieser Bildungsmodus muß schon bei den gemeinsamen Stammformen der Wirbelthiere und Tunicaten eine Modification erfahren haben, insofern sich die Bildungszone des Mesoderms auf die dorsale Wand des Urdarms ausdehnte; nur so glaube ich die Thatsache verstehen zu können, daß bei allen Wirbelthieren ein Theil des Mesoderms vom Urmundrand, ein anderer von der dorsalen Darmwand den Ursprung nimmt« (peristomales und gastrales Mesoderm).

<sup>95</sup> W. E. CASTLE, The early embryology of *Ciona intestinalis*, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. V. 27. 1-96.

die Befunde von CASTLE in folgender Weise auf<sup>96</sup>. Der erste Theil des Mesoderms entspricht den Mesodermstreifen des Amphioxus und entsteht durch Ausschaltung einiger Entodermzellen aus dem Entoderm, wie es auch nach den Querschnittsbildern des Gastrulastadiums

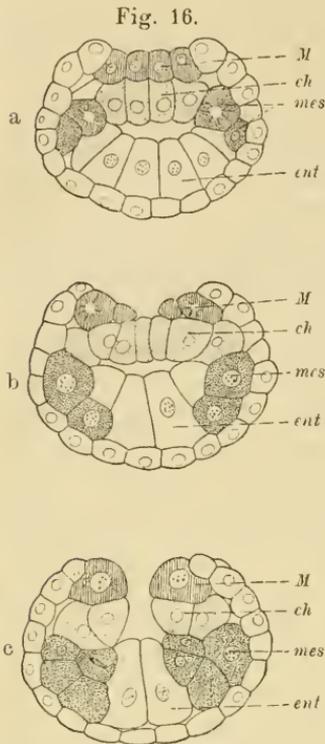


Fig. 16. Drei Querschnitte der Gastrula von *Ciona intestinalis*: a u. b vor dem Blastoporus, c durch den Blastoporus. Nach CASTLE. *M* Medullarrohranlage, *ch* Chorda, *mes* Mesoderm, *ent* Entoderm.

Blastoporusrand ausgehend, sich in der dorsalen Urdarmwand nach vorn erstreckte.

Zum Schluß mögen jetzt noch einige theoretische Erörterungen Platz finden. Es ist noch eine offene Frage, ob die secundäre Leibeshöhle bei allen Thieren, bei welchen sie vorkommt, dasselbe

<sup>96</sup> Mit der Interpretation, welche CASTLE seinen Befunden giebt, bin ich nicht einverstanden, und meine Auffassung weicht also von der seinigen ab.

den Anschein hat (Fig. 16); es ändert an dieser Auffassung nichts, daß man die Zellen, welche das Mesoderm liefern, schon im Blastulastadium neben dem Entoderm erkennen kann; denn dies ist lediglich eine etwas verfrühte Differenzierung (precocious segregation). Was den zweiten Theil der Mesodermanlagen, den »Neuro-Muskelring«, betrifft, so ist zu beachten, daß diejenigen Zellen, welche die Muskeln erzeugen, bei der Gastrulation an dem hinteren Rand des Blastoporus und hinter demselben liegen; es ist eine von den Wirbelthieren (z. B. Selachiern) wohlbekannt Thatsache, daß hinter dem Canalis neurentericus die Medullarplatte mit dem Mesoderm und Entoderm zusammenhängt, also ist es nicht so befremdlich, wenn dort Muskelanlagen und Neuralanlagen aus denselben Zellen hervorgehen.

Man kann also die Tunicaten nicht zur Stütze der Enterocöltheorie der Wirbelthiere verwenden. Die Befunde bei den Tunicaten sind eher in dem Sinne zu verwerthen, daß das Mesoderm der Wirbelthiere ursprünglich durch eine Ausschaltung oder eine Auswucherung aus dem Entoderm entstand, welche, vom

Blastoporusrand ausgehend, sich in der dorsalen Urdarmwand nach vorn erstreckte.

Gebilde ist, also gleichen phylogenetischen Ursprung hat, oder ob sie in den verschiedenen Stämmen und Classen ungleichartiger Herkunft ist. Es sind folgende drei Möglichkeiten des Ursprungs der secundären Leibeshöhle in Betracht zu ziehen, von denen entweder nur eine einzige als allgemein gültig angesehen werden kann oder bei verschiedenen Stämmen und Classen verschiedene für zutreffend gehalten werden mögen.

Erste Theorie (Enterocöltheorie). Die erste Möglichkeit ist in der Cölomtheorie der Gebrüder HERTWIG dargelegt. Die secundäre Leibeshöhle ist ein Enterocöl, sie entstand phylogenetisch durch Divertikelbildung vom Urdarm aus. Dem Urdarmdivertikel wird eine excretorische Function zugeschrieben, und in seiner Wand entstanden auch die Geschlechtszellen<sup>97</sup>. Die Abführung ging ursprünglich durch den Darm; die Bildung der Nephridien ist secundär und hängt damit zusammen, daß die Urdarmdivertikel sich vom Urdarm ablösten. Bei manchen Enterocöliern entstehen die Genitalzellen noch jetzt aus der Wand der secundären Leibeshöhle und fallen in die Höhle hinein (Anneliden, Gephyreen, Chätognathen, Cephalopoden, Vertebraten), bei andern sind die Genitalorgane ganz von dem Enterocöl getrennt worden (Echinodermen, Gastropoden, Lamellibranchier, Enteropneusten, Amphioxus). — Entsteht die secundäre Leibeshöhle ontogenetisch durch Divertikelbildung vom Urdarm aus (Chätognathen, Brachiopoden, Echinodermen, Enteropneusten, Amphioxus), so ist dieser Vorgang als palingenetisch aufzufassen. Cänogenetische Abänderungen desselben giebt es verschiedener Art: solide Anlage der Divertikel, Herauswuchern der Mesodermstreifen aus dem Entoderm der Gastrula oder am Blastoporusrand, Auftreten von Urmesodermzellen, welche die Mesodermstreifen erzeugen. Die Entstehung der Urmesodermzellen ist in folgender Weise zu erklären; die Zellen, welche die Urdarmdivertikel erzeugten, differenzirten sich successive früher, es traten also successive weniger Zellen aus dem Entoderm heraus, bis schließlich die Entstehung des Mesoderms auf zwei am Blastoporusrand austretende Urmesodermzellen zurückging (vorzeitige Sonderung, precocious segregation). So einfach diese Ableitung der Urmesodermzellen erscheint, so ergiebt sich doch daraus der befremdliche Schluß, daß die Urmesodermzellen der Enterocölier denjenigen der Pseudocölier

<sup>97</sup> Die Gebrüder HERTWIG vergleichen die Urdarmdivertikel der Enterocölier den Gastralaschen der Anthozoen und weisen speciell auf die Actinien hin, bei welchen die Gonaden in den Septen, also an der Wand der Gastralaschen liegen. Es kann sich bei dieser Vergleichung schwerlich um Homologie, sondern nur um Ähnlichkeit handeln (S. 76).

nicht kurzweg homolog gesetzt werden dürfen, da sie ja phylogenetisch eine andere Vergangenheit haben. Nach der Enterocöltheorie müssen das Mesoderm der Enterocölier und das Mesoderm der Pseudocölier streng aus einander gehalten werden. Überhaupt ist nach der Enterocöltheorie eine sehr tiefe Trennung der Enterocölier und der Pseudocölier zu denken, wie man sie bei der vergleichend-anatomischen Betrachtung der betreffenden Stämme und Classen kaum annehmen möchte.

Zweite Theorie (Gonocöltheorie). Die secundäre Leibeshöhle war ursprünglich eine Genitalhöhle (HATSCHEK, R. S. BERGH, EDUARD MEYER, GOODRICH). Die excretorische Function ist secundär dazugekommen (vgl. S. 24). Wenn die secundäre Leibeshöhle segmentirt ist, wie z. B. bei den Anneliden, so kann sie von den metamer sich wiederholenden Genitalsäcken der Tricladen und Nemertinen abgeleitet werden. Wenn die secundäre Leibeshöhle die Gonaden nicht enthält, so muß man entweder annehmen, dass in diesen Fällen die secundäre Leibeshöhle derjenigen der übrigen Deuterocölier nicht homolog ist, oder, was wahrscheinlicher ist, daß die Gonaden sich nachträglich von der übrigen Höhle getrennt haben; zerfällt die secundäre Leibeshöhle in mehrere Segmente, so besteht auch die Möglichkeit, daß nur einige Segmente die Gonaden beibehalten haben, andere steril geworden sind. — Wenn die secundäre Leibeshöhle ontogenetisch durch Divertikelbildung vom Urdarm aus entsteht, so ist dieser Entwicklungsmodus nicht für palingenetisch zu halten, da ja die Genitalhöhlen der Schizocölier nirgends auf diese Weise ihren Ursprung nehmen. Wenn die Mesodermstreifen durch Einwucherung am Blastoporusrand, oder durch Einwucherung vom Entoderm oder Ektoderm entstehen, so kann die Einwucherung (abgesehen von kleinen Verschiebungen des Ortes derselben) als palingenetisch gelten, da ja die Genitalzellen bei Spongien und Cnidariern meistens zwischen die beiden primären Keimblätter hineinwandern und bei den Schizocöliern in dem zwischen die primären Keimblätter eingewanderten Mesoderm sich differenziren oder am Blastoporusrand ins Innere der Gastrula einsinken. Wenn die Mesodermstreifen aus zwei Urmesodermzellen ihren Ursprung nehmen, so kann dieser Vorgang nach dem Princip der vorzeitigen Sonderung aus der Einwucherung am Blastoporusrand abgeleitet werden, oder man kann ihn direct mit der Bildung von Urmesodermzellen bei Schizocöliern homologisiren. — Diejenigen Thiere, bei welchen die anatomischen Verhältnisse am meisten zu Gunsten der Gonocöltheorie sprechen, sind die Solenogastres. Ferner können für dieselbe alle diejenigen Thiere angeführt werden, bei welchen die Gonade in der

Wand der secundären Leibeshöhle liegt, besonders die Anneliden, Gephyreen, Cephalopoden, Brachiopoden, ektoprokten Bryozoen und Vertebraten.

Wenn man die secundäre Leibeshöhle als erweiterte Genitalhöhle auffasst, so ergibt sich daraus, daß man die Ausführungsgänge derselben aus den Genitalgängen ableiten kann. In der That ist GOODRICH<sup>98</sup> der Ansicht, daß die Nephridien der Mollusken und des *Peripatus*, die Vornieren- und Urnierenanälchen der Vertebraten und der Stein canal der Echinodermen von Genitalgängen abstammen, zu welchen dann meist noch eine Einstülpung des Ektoderms hinzukommt. Aber bei den Chätopoden und Hirudineen hält GOODRICH die Nephridien für etwas ganz Anderes, indem er sie auf Protonephridien zurückführt, deren oberes Ende mit der Cöломwand sich verschmolzen und deren Lumen sich in die Cölohmöhle geöffnet habe<sup>99</sup>. Bei den Oligochäten und Hirudineen meint er, daß die ursprünglichen Genitalgänge in den jetzigen Ausführungsgängen der Genitalorgane erhalten seien. Auch bei gewissen Capitelliden (*Dasybranchus* und *Tremomastus*) seien die Genitalgänge selbständig geblieben<sup>100</sup>. Aber in Bezug auf die andern Polychäten ist er der Ansicht, daß die Segmentalorgane aus der Verschmelzung der Genitalgänge mit Protonephridien entstanden seien. Ich kann mich diesen Ausführungen von GOODRICH nicht ganz anschließen, es würde mich aber zu weit führen, sie hier zu discutiren.

Im Anschluß an die Gonocöltheorie muß ich die Auffassung von RABL anführen<sup>101</sup>. Dieser Forscher hält die Urmesodermzellen phylogenetisch für die ursprüngliche Anlage des Mesoderms. Er denkt sich die ersten Bilaterien als »ungemein einfach gebaute und daher auch sehr zellenarme Geschöpfe«, bei welchen das Mesoderm aus

<sup>98</sup> E. S. GOODRICH, On the coelom, genital ducts and nephridia, in: Quart. J. micr. Sc. V. 37. 1895.

<sup>99</sup> E. MEYER bringt die Segmentalorgane der Anneliden in etwas anderer Weise mit den Protonephridien in Beziehung; er leitet dieselben zum Theil von den Längscanälen der Protonephridien her, wie sie bei Turbellarien und Trematoden vorkommen; er meint, daß diese Längscanäle sich segmentirt hätten und dann mit den Ausführungsgängen der Geschlechtssäcke verschmolzen wären. (EDUARD MEYER, Die Abstammung der Anneliden, der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms, in: Biol. Ctrbl. V. 10. 1890, p. 303.)

<sup>100</sup> EISIG leitet aber die Ausführungsgänge der Genitalorgane bei den Capitelliden von Nephridien ab und äußert in Bezug auf die Oligochäten eine ähnliche Ansicht. (H. EISIG, Monographie der Capitelliden, in: Fauna Flora Golf. Neapel 1887.) Die Auffassung von EISIG erscheint mir einleuchtender als die Meinung von GOODRICH.

<sup>101</sup> C. RABL, Theorie des Mesoderms I, in: Morph. Jahrb. V. 15. 1892.

zwei symmetrisch am Urmundrande gelegenen Entodermzellen entstand; »wenn dieselben nicht geradezu Geschlechtszellen waren, so haben sie doch die Geschlechtszellen geliefert«<sup>102</sup>. Mit der Vermehrung der Zahl der Zellen der primären Keimblätter nahm auch die Zellenzahl des Mesoderms zu. Dabei konnte in der Ontogenie entweder die ursprüngliche Bildungsweise des Mesoderms in Form der Urmesodermzellen erhalten bleiben, oder aber das Mesoderm trat ontogenetisch als vielzellige Anlage am Blastoporusrande auf, als zwei Zellenstreifen, welche von da zwischen die primären Keimblätter hineinwucherten. Es war aber noch eine andere Möglichkeit der ontogenetischen Entstehung des Mesoderms vorhanden, indem die für das Mesoderm bestimmten Zellen gleichzeitig mit dem Entoderm eingestülpt wurden und einen Theil der Urdarmwand bildeten; so mussten dann die Mesodermzellen nach der Gastrulation aus der Urdarmwand hervortreten; »diese Sonderung der beiden Mesodermplatten vom Entoderm wird am einfachsten dadurch bewerkstelligt werden, daß sich rechts und links eine Falte der Darmwand bildet, deren Rand der Grenze zwischen Entoderm und Mesoderm entspricht«; so entsteht die Enterocölbildung, wie sie bei *Sagitta*, *Argiope* u. s. w. beobachtet ist. — Diese Darstellung von RABL darf offenbar mit der Gonocöltheorie zusammengestellt werden, da RABL phylogenetisch die erste Entstehung des Mesoderms auf das Einrücken der Urgeschlechtszellen zurückführt und die Enterocölbildung für einen secundär entstandenen Bildungsmodus des Mesoderms hält. Aber über die Frage nach dem phylogenetischen Ursprung der secundären Leibeshöhle hat sich RABL nicht ausdrücklich ausgesprochen.

Eine Vereinigung der Gonocöltheorie und der Enterocöltheorie findet man bei HAECKEL<sup>103</sup>. Die secundäre Leibeshöhle wird von der Gonadenhöhle abgeleitet. »Die Cölomtaschen der Cölomarien waren ursprünglich Geschlechtsdrüsen und sind identisch mit den einfachen Saccogonaden (sackförmigen Geschlechtsdrüsen) ihrer älteren Platodenahnen (Platodarien und primitive Turbellarien).« HAECKEL stellt aber ferner die Ansicht auf, daß die Gonaden der Plattwürmer

<sup>102</sup> Wie RABL, so führt auch HATSCHKE den Ursprung des Mesoderms phylogenetisch auf zwei Zellen (Urmesodermzellen) zurück und sieht dieselben als Genitalzellen an: »Ich zweifle daran, daß die zwei ursprünglichen Zellen des Mesoderms andere Functionen als die der Fortpflanzung gehabt haben: ich glaube vielmehr, daß erst im weiteren Verlaufe der Stammesgeschichte Abkömmlinge dieser Mesodermzellen zu contractilen Elementen umgewandelt wurden und ihre Bedeutung als Fortpflanzungszellen verloren.« (In: Z. wiss. Zool. V. 29. 1877, p. 544.)

<sup>103</sup> ERNST HAECKEL, Systematische Phylogenie der wirbellosen Thiere, Berlin 1896, p. 279.

von Darmtaschen herstammen. »Die ursprüngliche Verbindung dieser Sexual-Taschen mit ihrem Mutterorgan, dem Urdarm, war schon bei den Platoden durch Abschnürung aufgehoben.«

Dritte Theorie (Nephrocöltheorie). Die dritte Möglichkeit ist die, daß die secundäre Leibeshöhle ursprünglich ein Excretionsorgan war, bestehend aus einem Bläschen (Nephrocöl) und einem Ausführungsgang (Nephridium)<sup>104</sup>. Das Organ war folglich ähnlich den Pericardialbläschen des Molluskenembryos, der Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen, den Segmentalorganen des *Peripatus* und den segmentalen Excretionsorganen des *Dinophilus* vom weißen Meere. Dieses Excretionsorgan stammte nicht von einem Urdarmdivertikel ab, sondern war auf irgend eine andere Art entstanden<sup>105</sup>, vielleicht aus einem Protonephridium. Der excretorischen Function wegen gewann das Bläschen enge Beziehungen zu den Muskeln und zu den Genitalorganen. Daher dehnte sich das Bläschen beträchtlich aus, berührte die Gonade und bildete eine Communication mit ihr, worauf die Ausfuhr der Genitalzellen durch das Nephridium der secundären Leibeshöhle erfolgen konnte. Bei der großen Ausdehnung der Blase kamen Organe in ihre Wand zu liegen, die ursprünglich nur benachbart lagen, so Theile der Körpermusculatur oder die Gonade selbst. — Nach dieser Theorie wird man die Bildung der secundären Leibeshöhle durch Divertikelbildung des Urdarms (Enterocölbildung) nicht für palingenetisch halten; man

<sup>104</sup> Wahrscheinlich bestand das Bläschen ursprünglich nur aus wenigen Zellen und der Ausführungsgang nur aus einer großen durchbohrten Zelle; aus dieser Hypothese könnte man erklären, daß bei manchen Chätopoden, Hirudineen und *Sipunculus* die erste Anlage des Nephridiums von einer einzigen großen Zelle gebildet wird. Das nephrocöle Organ war demnach so gebaut, wie EDUARD MEYER das erste Somit mit der zugehörigen Nephridialschlauchanlage von der Larve von *Psymmbranchus* abgebildet hat (in: Mitth. zool. Stat. Neapel V. 8. 1888, Tab. 23, Fig. 8). Das Organ war also auch der von GROBBEN abgebildeten Antennendrüse einer *Estheria*-Larve sehr ähnlich in: Arb. zool. Inst. Wien. V. 3. 1880).

<sup>105</sup> Über den ersten Ursprung kann man verschiedene Meinungen haben; man kann die Ableitung von einem Protonephridium versuchen oder an eine Drüse denken oder an einen abgekapselten Theil der primären Leibeshöhle. Die Ableitung von einem Protonephridium, dessen Anfangstheil sich blasig erweitert hat, ist mir am wahrscheinlichsten. Die Excretionsorgane des *Dinophilus* vom weißen Meere sind sicherlich homolog mit den Protonephridien des *Dinophilus vorticoides*, und doch wurden oben die Bläschen des ersteren als kleine Cölmhöhlen gedeutet (S. 49). Wenn man die Protonephridien von *Dinophilus vorticoides* oder die ebenfalls von EDUARD MEYER abgebildeten larvalen Nieren von *Nereis* betrachtet (in: Mitth. zool. Stat. Neapel. V. 7, tab. 27, fig. 10, 2 u. 3), so kann man sich den obersten Theil des Schlauches blasig erweitert denken und erhält so das Nephrocöl.

wird eher erwarten, daß die Wand der secundären Leibeshöhle denselben Ursprung hat wie die übrigen Mesoderm- und Mesenchymzellen; man wird also die Einwucherung vom Blastoporusrand oder die Einwucherung vom Entoderm als primitive Bildungsarten des Mesoderms ansehen; daraus kann dann einerseits die Enterocölbildung, andererseits das Auftreten von Urmesodermzellen abgeleitet werden.

Die Entscheidung zwischen diesen drei Theorien wird schwerlich durch die Embryologie gegeben werden, da die embryologischen Thatsachen, wie wir gesehen haben, bei der vorliegenden Frage ganz verschieden aufgefaßt werden können. Insbesondere die Enterocölbildung kann sowohl als cänogenetischer wie als palingenetischer Vorgang gedacht werden. Die Entscheidung ist eher aus der vergleichend-anatomischen Betrachtung zu ziehen und hängt davon ab, welche Vorstellung man sich überhaupt über die phylogenetische Verwandtschaft der Thiere und speciell über die Abstammung der Deuterocölier gemacht hat.

Es ist in jeder Hinsicht wahrscheinlich, daß alle höheren Würmer und höheren Thiere überhaupt von Plathelminthen und verwandten Formen abstammen. Aber bekanntlich sind die Gebrüder HERTWIG von ihren Studien an den Actinien ausgegangen und haben die Gastraldivertikel der Anthozoen mit der secundären Leibeshöhle der höheren Thiere verglichen. Ich meine, man kann hier nur vielleicht eine Analogie, aber schwerlich eine Homologie annehmen. Es ist nicht sicher zu erkennen, ob die Gebrüder HERTWIG an eine wirkliche phylogenetische Beziehung gedacht haben. Auf jeden Fall wäre es ein gewagtes Unternehmen, die deuterocölen Würmer unter Umgehung der Plathelminthen von Actinien oder andern hochentwickelten Cölenteraten ableiten zu wollen. Es ist zu vermuthen, daß der von den Cölenteraten höher aufsteigende Ast des Stammbaums nicht von den hochspecialisirten Cölenteraten, also von Anthozoen oder Ctenophoren, seinen Ursprung nahm, sondern von einer planulaähnlichen oder gastrulaähnlichen Urform der Cölenteraten<sup>106</sup>. Dann entstanden wahrscheinlich zuerst Plathelminthen und andere Schizocölier; nachher erst kam in einigen Ästen des Stammbaums die secundäre Leibeshöhle zur Ausbildung. Das Vorkommen der Protonephridien bei den Larven der Deuterocölier weist bestimmt

<sup>106</sup> A. LANG hat versucht die Polycladen durch Vermittlung der *Coeloplana* und *Ctenoplana* mit den Ctenophoren in Verbindung zu bringen. Aber es scheint mir, daß *Coeloplana* und *Ctenoplana* kriechende Ctenophoren sind und den Polycladen in der Organisation nicht sehr nahe stehen; es ist daher wahrscheinlicher, daß die Polycladen von niederen Turbellarien abstammen.

darauf hin, daß die Deuterocölier von Protocöliern abstammen und nicht direct mit den höheren Cölenteraten in Verbindung gesetzt werden dürfen.

Wenn man im Sinne der Enterocöltheorie die secundäre Leibeshöhle von Urdarmdivertikeln herleiten will, so kann also diese Ansicht in dem Hinweis auf die Anthozoen, Medusen und Ctenophoren nur eine schwache Stütze finden; die vergleichend-anatomische Motivirung der Enterocöltheorie müßte vielmehr bei den Plathelminthen gegeben werden. Hält man mit GRAFF (*Turbellaria acoela*, Leipzig 1891, p. 49) die acölen Turbellarien (und *Trichoplax*) für die niedersten Plathelminthen, so geht daraus hervor, daß das Mesoderm ursprünglich vom Entoderm nicht gesondert war; man kann dabei an die Thatsache denken, daß das Mesoderm in der ganzen Thierreihe (von den Plathelminthen aufwärts) bei seinem ontogenetischen Auftreten fast immer mehr Beziehung zum Entoderm zeigt als zum Ektoderm. Man mag also das Mesoderm in letzter Linie vom Entoderm ableiten, aber die Enterocöltheorie ergibt sich daraus noch nicht. Bei den Rhabdocölen, Tricladen und Polycladen ist das Mesoderm deutlich vom Entoderm geschieden, und die Gonaden gehören dem Mesoderm an; die Gonaden besitzen (wie schon bei den Acölen) ihre besonderen Ausführungsgänge; es liegt, wie mir scheint, kein anatomischer oder entwicklungsgeschichtlicher Grund vor, diese Gonaden als abgeschnürte Theile des Urdarms zu betrachten. Es ist also bei den Turbellarien kein Enterocöl in irgend einer Form vorhanden. Ferner ist wohl zu beachten, daß bei allen Plathelminthen, welche ein gesondertes Mesoderm haben, die Sexualzellen nicht im Darmepithel, sondern im Mesoderm entstehen; es ist also kaum denkbar, daß die Sexualzellen bei einer etwaigen späteren Bildung von Darmdivertikeln (Enterocöl) in dem Epithel derselben erscheinen könnten.

Wenn man die höheren Würmer und überhaupt die Deuterocölier von den niederen Würmern und Schizocöliern ableitet, so wird man es nicht für wahrscheinlich halten, daß die secundäre Leibeshöhle in der Phylogenie durch Divertikelbildung des Darmes entstand. Wenigstens dürfte diese Auffassung zur Zeit schwerlich durch irgend welche vergleichend-anatomische Thatsachen gestützt werden können. Man muß also die Gonocöltheorie oder die Nephrocöltheorie für annehmbarer halten als die Enterocöltheorie.

Schließlich möchte ich bemerken, daß wenn wir heute über manche Fragen anders denken, als die Gebrüder HERTWIG vor sieben Jahren gedacht haben, dies dem Ruhme der Bearbeiter der Cölomtheorie keinen Eintrag thut, denn diese sieben Jahre sind

eine Zeit gewaltigen Fortschritts in der morphologischen Erkenntnis der Thierwelt gewesen, und so lange die Wissenschaft fortschreitet, müssen auch die Theorien einer ständigen Umgestaltung unterworfen sein.

#### Discussion.

Herr Prof. SAMASSA (München) bemerkt, daß bei Amphioxus das Cölomepithel zweifellos als Derivat des Urdarmepithels aufzufassen ist; da dieses Verhalten bei allen anderen Wirbelthieren cänogenetisch unterdrückt ist, so stützt sich die Auffassung der Wirbelthiere als Cölomier wesentlich auf das Verhalten des Amphioxus. Wenn wir annehmen, daß die Verhältnisse bei Amphioxus in dieser Beziehung palingenetische sind, so beweist das Verhalten des Amphioxus mehr als das aller übrigen Wirbelthiere. Die Vereinzeltheit der Befunde einer directen Abstammung der Cölomsäcke vom Urdarm kann also keinen Einwand gegen die Cölomtheorie bilden.

Herr Prof. HERTWIG (München), Herr Prof. BÜTSCHLI (Heidelberg), Herr Prof. SCHULZE (Berlin) und der Vortragende.

#### Geschäftliches.

Der Vorsitzende übergibt den in englischer und deutscher Sprache abgefaßten »Bericht über Regeln der zoologischen Nomenclatur, dem Vierten Internationalen Zoologischen Congresse in Cambridge vorgelegt von der Internationalen Nomenclatur-Commission«.

Eine Discussion darüber soll in der Sitzung am 3. Juni stattfinden.

Derselbe macht alsdann die Mittheilung, daß am nächsten Tage um 11 Uhr Vormittags die Verbrennung der Leiche des Herrn Prof. EIMER im Crematorium auf dem Heidelberger Friedhof erfolgen soll, und fordert die anwesenden Mitglieder auf, dem Verstorbenen das letzte Geleit zu geben. Die morgige Sitzung soll deswegen um 10<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Uhr geschlossen werden.

Derselbe richtet ferner im Namen des Vorstandes die Bitte an alle Mitglieder der Gesellschaft, sich möglichst zahlreich an dem im August zu Cambridge in England abzuhaltenden Vierten Internationalen Zoologen-Congreß zu betheiligen. Es wird beschlossen, eine Eingabe an den Reichskanzler zu richten und darin diesen für den Fall, daß beschlossen werden sollte, den fünften Congreß in Deutschland abzuhalten, dies durch Gewährung von Geldmitteln zu ermöglichen. An der Discussion betheiligen sich die Herren Prof. SPENGLER, Prof. HERTWIG und der Vorsitzende.

Vortrag des Herrn Prof. KORSCHULT (Marburg):

## Über Regenerations- und Transplantationsversuche an Lumbriciden.

### I. Regenerationsversuche.

Die im vergangenen Jahr gemachten Angaben über das Regenerationsvermögen der Regenwürmer (Sitz.-Ber. Naturforsch. Ges. Marburg 1897) bezogen sich nur auf wenige Versuche. Ich habe seither eine größere Anzahl von Versuchen an verschiedenen Lumbriciden, hauptsächlich aber an *Lumbricus rubellus*, *Allolobophora terrestris* und *foetida*, angestellt, durch welche die damaligen Mittheilungen bestätigt und in mancher Hinsicht erweitert wurden. Darüber gedenke ich an anderer Stelle ausführlich zu berichten, hier soll nur die früher angegebene Thatsache, daß Theilstücke aus allen Körpergegenden bis zu einem gewissen Grade regenerationsfähig sind, durch Vorlegen der Objecte selbst erläutert werden. Es ist daher eine größere Anzahl regenerirter Theilstücke der oben genannten drei Arten im lebenden und conservirten Zustande aufgestellt. Erwähnt seien davon die folgenden.

1) Eine Partie lebender, aus 6—10 Segmenten bestehender Theilstücke aus der vorderen Körperhälfte von *All. terrestris*. Die Stücke sind vor 18 Tagen hergestellt und zeigen über den vernarbten Wunden kurze, breite Regenerationskegel, an denen äußerlich eine Segmentirung noch nicht wahrzunehmen ist.

2) Eine Anzahl ebenfalls lebender Theilstücke aus derselben Körpergegend der gleichen Art im Alter von 5 Wochen. An den plumpen, tonnenförmigen Theilstücken sitzen die langen, segmentreichen Regenerate als zarte Anhängsel von großer Durchsichtigkeit an (Fig. 2 und 3). Das pulsirende Rückengefäß tritt sehr deutlich hervor und verleiht dem Regenerat eine röthliche Färbung, wie dieses überhaupt von dem pigmentirten, undurchsichtigen Hauptstück stark unterschieden ist.

3) Eine Partie lebender Theilstücke vom gleichen Umfang und aus derselben Körpergegend wie 1) und 2) im Alter von  $2\frac{1}{2}$  Monaten. Die Regenerate sind länger und stärker geworden; ihre Durchsichtigkeit haben sie fast ganz verloren, und wenn sie auch noch weit heller erscheinen als das Hauptstück, so nähern sie sich diesem doch schon mehr in ihrem ganzen Habitus.

4) Einige Kopfstücke von *All. foetida* von 6, 7, 8 und 9 Segmenten, mit segmentirten Regenerationskegeln am Hinterende; davon sei ein aus 6 unverletzten und 3 angeschnittenen Segmenten be-

stehendes Stück erwähnt, welches an dem angeschnittenen Hinterende ein Regenerat von 7 Segmenten neu gebildet hat (Fig. 8). Etwas längere Kopfstücke regeneriren leichter, so wird ein solches vorgelegt, welches aus 16 unverletzten und 5 stark angeschnittenen Segmenten besteht und ein Regenerat von 15 Segmenten am Hinterende aufweist.

5) Ein Schwanzstück von *All. terrestris*, welches 19 Segmente umfaßt und an welchem ein vorderes Regenerat von 14 Segmenten gebildet wurde. Solche kurze Schwanzstücke regeneriren nur selten; ein anderes, aus 14 Segmenten bestehendes Schwanzstück derselben Art mit einem Regenerat von 18—20 Segmenten beschrieb ich bereits in der früheren Mittheilung.

6) Stücke aus der Gegend der Genitalorgane und des Clitellums mit langen segmentreichen hinteren und kürzeren vorderen Regeneraten (*All. terrestris* und *foetida*).

7) Theilstücke aus der mittleren Körpergegend von *All. terrestris* mit vorderem und hinterem Regenerat (ähnlich der Fig. 4). Ihre Segmentzahlen sind folgende:

Hauptstück	12 Segm.,	vorderes Regenerat	28 Segm.,	hinteres Reg.	38 Segm.
»	13	»	»	32	»
»	14	»	»	43	»
»	15	»	»	56	»
»	20	»	»	ca. 60	»
»	18	»	»	20	»
»	16	»	»	82	»
»	20	»	»	ca. 65	»
»	15	»	»	20	»
»	15	»	»	78	»
»	16	»	»	ca. 40	»
					31
					65
					69
					ca. 30
					58
					49
					25
					20
					62
					56

Hierzu kommt noch ein Theilstück aus der hinteren Körperhälfte, welches 10 Segmente umfaßt und ein vorderes Regenerat von 32, ein hinteres Regenerat von 22 Segmenten aufweist (Fig. 6). Es wird deshalb besonders erwähnt, weil es in verschiedenen Stadien der Regeneration in meiner früheren Mittheilung abgebildet wurde (Fig. 2 und 5). Während der 5 Monate, die es am Leben erhalten wurde, erfuhren die Regenerate eine sehr beträchtliche Verstärkung. Eine Vermehrung der Segmentzahl hat übrigens nicht stattgefunden, wie das Regenerat überhaupt, wenn es eine gewisse Ausbildungsstufe erreicht hat, seine Segmentzahl zunächst nicht mehr vergrößert. Es erfolgt nunmehr ein Ausbau der inneren Theile. Eine abermalige Neubildung von Segmenten, wie sie das Heranwachsen zum normalen Wurm erfordern würde, dürfte, wenn überhaupt, erst

später wieder eintreten. Dagegen sind die beiden Regenerate in Umfang und Färbung dem Hauptstück nunmehr weit ähnlicher geworden.

Die betreffenden Stücke wurden zur Demonstration ausgewählt, weil an ihnen die Regenerate besonders lang und daher sehr instructiv sind. An anderen derartigen, vorn und hinten regenerirten Stücken pflegen die vorderen Regenerate kürzer zu sein, doch sind immerhin diejenigen Fälle, in denen die Anzahl der am Vorderende neu gebildeten Segmente die Genitalregion mit umfaßt, nicht allzu selten, d. h. also vordere Regenerate von etwa 12 bis 15 oder mehr Segmenten.

Zwei der aufgeführten Stücke haben die Zahl ihrer Segmente von 15 auf 140 und 155, zwei andere von 16 auf 112 und 147 und eines von 14 auf 122 Segmente ergänzt; man sollte meinen, daß derartige Stücke unter geeigneten Lebensbedingungen zu vollständigen Würmern heranwachsen könnten, eine Vermuthung, welche ich zwar schon in meinen früheren Mittheilungen aussprach, die als richtig zu erweisen jedoch große Schwierigkeit darbietet, wie ich dort des Näheren ausführte.

Ein Theilstück, welches fast die Normalzahl der Segmente des ausgebildeten Wurms erreichte, beschrieb ich früher von *L. rubellus*. Es hatte sich von 23 Segmenten durch ein vorderes Regenerat von 25 und ein hinteres Regenerat von 62 Segmenten auf 110 Segmente ergänzt, war also von der Normalzahl 120 nicht weit entfernt. Seither konnte ich einen ähnlichen Fall bei derselben Species beobachten (Fig. 5). Ein Theilstück von 18 Segmenten bildete ein vorderes Regenerat von 53 und ein hinteres Regenerat von 52 Segmenten, so daß also im Ganzen 123 Segmente vorhanden waren. Die (übrigens nicht ganz constante) Normalzahl der Segmente der Species war also in diesem Fall erreicht.

Bei den vorn und hinten regenerirten Stücken ist noch ein anderer Punkt erwähnenswerth, nämlich die Art und Weise ihres Wachsthums. Die hinteren Regenerate verhalten sich so, wie dies aus der Embryonalentwicklung oder vom normalen, weiter wachsenden Schwanzende bekannt ist, d. h. je weiter nach hinten die Segmente liegen, desto unentwickelter sind sie. Findet man am Grunde des Regenerats die Dissepimente durch größere Zwischenräume getrennt, so nähern sie sich einander, je weiter man nach hinten geht, um gegen das Ende hin ganz dicht zusammen zu rücken. Hierdurch gewinnt das Regenerat an dieser Stelle eine Art blättriger Structur, die sich schließlich an der Spitze in eine gleichartige Zellenmasse verliert. Dieselbe Bauart besitzen die vorderen Regenerate,

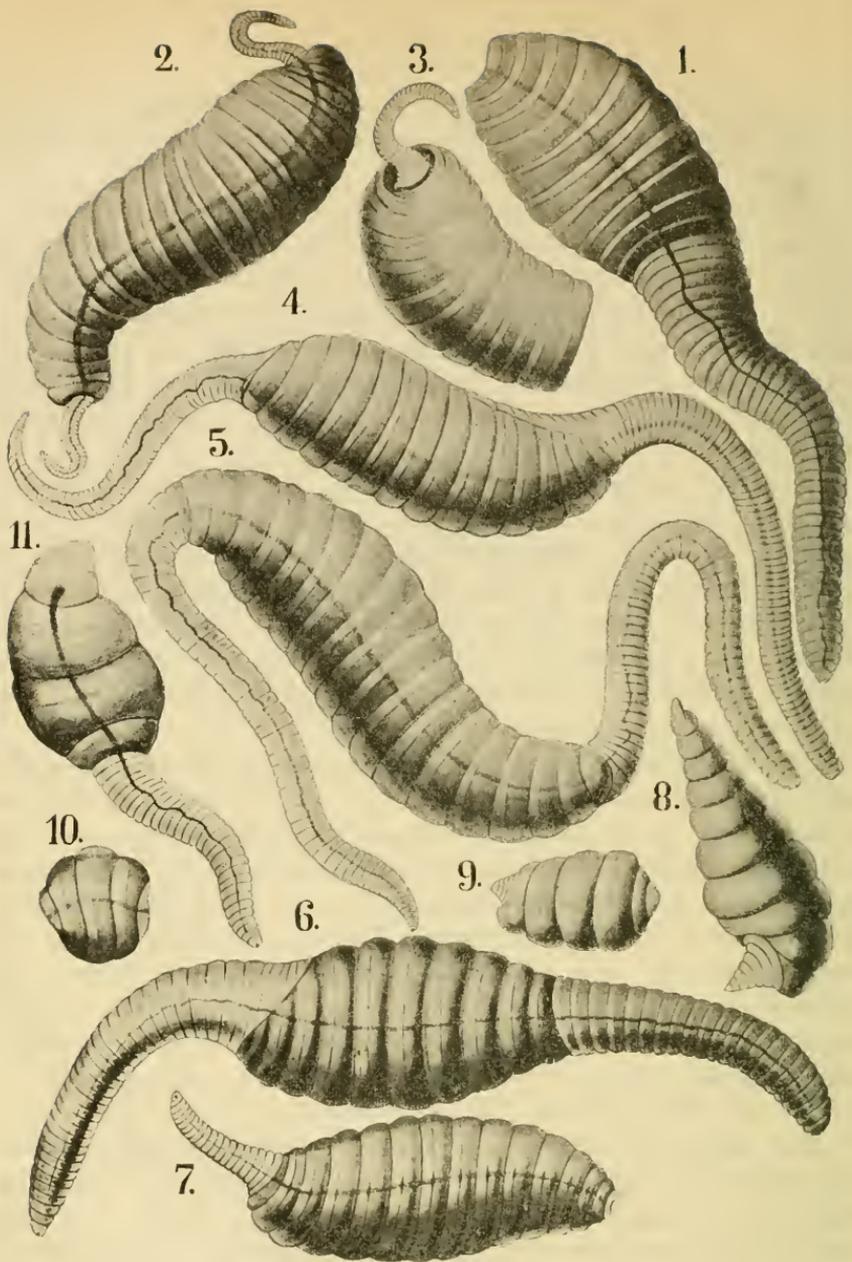


Fig. 1—11.

Fig. 1. *L. rubellus*, Stück aus der Körpermitte mit hinterem Regenerat, 55 Tage nach der Operation. Fig. 2. *All. terrestris*, Stück aus der Körpermitte mit vorderem und hinterem Regenerat, 20 Tage. Fig. 3. *L. rubellus*, Stück aus der Körpermitte bei etwas stärkerer Vergrößerung mit vorderem Regenerat. Am hinteren Ende dieses Theilstückes befindet sich ein langes, segmentreiches, schon älteres Regenerat, 45 Tage. Fig. 4. *All. terrestris*, Stück aus der Körpermitte mit vorderem und hinterem Regenerat, 96 Tage. Fig. 5. *L. rubellus*, Stück aus der Körpermitte mit vorderem und hinterem Regenerat, 61 Tage. Fig. 6. *All. terrestris*, Stück aus der hinteren Körperhälfte mit vorderem und hinterem Regenerat, 131 Tage. Fig. 7. *All. terrestris*, Schwanzstück mit vorderem Regenerat, 31 Tage. Fig. 8. *All. foetida*, Kopfstück mit hinterem Regenerat, 36 Tage. Fig. 9 u. 10. *L. rubellus*. Stücke aus der vorderen Körperhälfte mit und ohne Regenerationskegel, 16 Tage u. 77 Tage. Fig. 11. *L. rubellus*, Stücke aus der hinteren Körperhälfte mit hinterem Regenerat, 26 Tage nach der Operation. Die Stücke sind größtentheils vom Rücken gesehen, so daß das Rückengefäß deutlich an ihnen hervortritt. (Nach einer Photographie der beim Vortrag zur Erläuterung dienenden Wandtafel.)

d. h. auch bei ihnen liegen am Grunde die breiten, weiter ausgebildeten und nach der Spitze hin die schmälere Segmente, deren Dissepimente auch hier so nahe wie bei den vorderen Regeneraten an einander rücken und schließlich in die Zellenmasse an der Spitze übergehen. Nach der Entwicklungsweise, wie sie sonst bei den Anneliden die Regel bildet, würden gerade umgekehrt vorn die älteren, weiter entwickelten und hinten die jüngeren und schmälere Segmente zu suchen sein. Ein vorderes Regenerat bietet somit das gleiche histologische Bild dar wie ein hinteres Regenerat, so daß also die fortschreitende Ausbildung bei beiden in umgekehrter Richtung erfolgt. Die äußere Betrachtung bestätigt diese vom inneren Bau gegebene Schilderung, indem man bei den vorderen wie bei den hinteren Regeneraten die Segmente von der Basis nach der Spitze zu an Breite abnehmen und kleiner werden sieht (Fig. 1—5).

Einige Schnittserien, welche Theilstücke mit jungen, im Innern bereits segmentirten Regeneraten zeigen, werden demonstirt, um die hier besprochenen Organisationsverhältnisse der Regenerate, die Fortsetzung der hauptsächlichsten Organe, z. B. des Darmcanals und Bauchmarks und der Blutgefäße sowie deren Endigung an der noch nicht ausgebildeten Spitze des Regenerats und die Bildung von Mund und After zu erläutern. Bezüglich der Entstehung dieser Öffnungen demonstiren die Präparate ein bemerkenswerthes, hier nur kurz zu erwähnendes Verhalten. Mund und After können nämlich bereits sehr früh auftreten und nehmen dann an dem jungen, erst zur Ausbildung gelangenden Regenerat eine dorsale Lage ein, so daß an diesem, ähnlich wie in der Embryonalentwicklung durch den Keimstreifen, zuerst die Ventralseite angelegt wird. Erst später wird die Öffnung an die Spitze des Regenerats verlagert und dadurch die Ausbildung der Rückenseite ermöglicht. Derartige Anklänge der Regenerationsprocesse an die Embryonalentwicklung der Lumbriciden treten verschiedentlich auf; ich erinnere an die in meiner früheren Mittheilung erwähnte paarige Anlage des Rückengefäßes, das dann erst später unpaar wird.

8) Mehrere Würmer (*L. rubellus*), denen 30 und mehr vordere Segmente abgeschnitten wurden und die kurze Regenerate von 4 bis 12 Segmenten am Vorderende gebildet haben. Diese Würmer sollen zur Erläuterung der Thatsache dienen, daß auch bei Verlust von mehr als 10 vorderen Segmenten gelegentlich eine Regeneration eintritt.

9) Kleine nur aus wenigen Segmenten bestehende Theilstücke von längerer Lebensdauer, z. B. ein solches von 2,5 mm Länge aus der hinteren Körperhälfte von *L. rubellus*. Dieses aus nur 3 un-

verletzten Segmenten bestehende Stück lebte  $2\frac{1}{2}$  Monat, ohne zu regeneriren (Fig. 10). Ein anderes, ebenfalls aus 3 Segmenten zusammengesetztes Stück von 4 mm Länge lebte ebenso lange und bildete vorn einen kurzen, segmentirten Regenerationskegel, hinten eine unsegmentirte kegelförmige Erhebung (Fig. 9). Aufgestellt ist ferner ein aus nur 2 vollständigen Segmenten bestehendes Theilstück von 3 mm Länge (Fig. 11), welches am vorderen Stumpf einen unsegmentirten Regenerationskegel, am hinteren Stumpf ein langes, dünnes Regenerat von 29 Segmenten zeigt (*L. rubellus*).

10) Theilstücke aus der vorderen und hinteren Körperhälfte ohne Mund und vorderes Regenerat, aber mit einem langen segmentreichen hinteren Regenerat (Fig. 1). Derartige Stücke lassen sich ganz besonders leicht herstellen. Die vorgelegten Stücke von *L. rubellus* und *All. terrestris* besitzen Regenerate, welche das ganze Theilstück mehrfach an Länge übertreffen und ihm an Umfang sehr nahe kommen. Da diese langen und starken Regenerate gebildet wurden, ohne daß irgend welche Nahrungsaufnahme stattfinden konnte, so muß nothwendiger Weise eine Auflösung und ein Verbrauch zelliger Elemente in den Geweben und Organen des Hauptstücks stattgefunden haben, worauf ich schon früher hinwies. Auf diese Vorgänge sowie auf die Entstehung und histologische Beschaffenheit der Regenerate selbst soll erst in der ausführlichen Veröffentlichung eingegangen werden, da meine Untersuchungen hierüber noch nicht abgeschlossen sind.

## II. Transplantationsversuche<sup>1</sup>.

BORN's Verwachsungsversuche an Amphibienlarven haben gezeigt, daß sich deren Theilstücke dauernd vereinigen lassen und daß durch Verheilung der vorderen Hälfte der einen und der hinteren Hälfte einer anderen Larve ein neues Individuum hervorgebracht werden kann. Diese Versuche wurden mit ganz jungen, noch in der Entwicklung begriffenen Thieren vorgenommen; in den bekanntlich sehr regenerationsfähigen Lumbriciden schien sich ein Object darzubieten, bei dem es möglich war, mit ausgebildeten Thieren zu experimentiren. Man durfte erwarten, daß sich auch mit ihnen dauernde Verbindungen erzielen lassen würden, und diese Vermuthung

---

<sup>1</sup> Obwohl die Bezeichnung Transplantation für diese Versuche nicht besonders geeignet ist und man sie vielleicht besser Verwachsungsversuche nennen würde, wie BORN dies gethan hat, so möchte ich doch den bereits von verschiedenen Autoren im gleichen Sinne gebrauchten Namen zunächst beibehalten.

bestätigte sich durch die von E. JOEST angestellten Transplantationsversuche. Leider konnten die so erfolgreich unternommenen Versuche von ihm nicht fortgesetzt werden, so daß ich mich genöthigt sah, dieselben weiter zu führen. Da ich nun zur Zeit über ein umfangreiches Material zusammengesetzter Würmer im lebenden und conservirten Zustande verfüge, die später größtentheils zur histologischen Untersuchung verwendet werden sollen, so lassen sich die bisher angestellten Verwachsungsversuche augenblicklich in ziemlicher Vollständigkeit demonstrieren. Dies bestimmte mich, sie hier vorzuführen, obwohl ich von dem Abschluß der recht zeitraubenden Untersuchung noch ziemlich weit entfernt bin.

Die größere Zahl der Versuche betrifft solche Vereinigungen, die auch bereits von JOEST vorgenommen wurden, so daß ich auf seine ausführliche Schilderung verweisen kann (in: Arch. Entw.-Mech. V. 5 1897). Ebenso darf ich Technik und Hauptergebnisse als aus dieser Arbeit bekannt voraussetzen.

Der einfachste und leicht auszuführende Verwachsungsversuch besteht in der Vereinigung einer vorderen und hinteren Hälfte desselben Wurms oder verschiedener Individuen in normaler Stellung, wodurch also ein von einem normalen Wurm kaum abweichendes Individuum erzeugt wird. Die Vereinigung gelingt so gut, daß an den lebend vorgelegten Würmern (*L. rubellus* und *herculeus*, *All. terrestris* und *foetida*) die Verwachsungsstelle kaum mehr bemerkbar ist. Es sind dies Würmer, die vor 5–6 Monaten operirt wurden. Zum geringeren Theil sind sie aus Stücken desselben Individuums (autoplastische Vereinigung), zum größeren Theil aus Stücken verschiedener Individuen derselben Art hergestellt (homoplastische Vereinigung).

Die Verheilung erfolgt so rasch, daß man z. B. auf der vorgelegten Schnittserie einer autoplastischen Vereinigung von *All. terrestris* den Darm bereits nach 9 Tagen wieder durchgängig sieht (Fig. 12), so daß die Nahrung die Verwachsungsstelle passieren kann. Die beiden Bauchmarkenden sind verwachsen, doch kann man die Berührungsstelle in Folge der hier etwas unregelmäßigen Structur noch deutlich wahrnehmen. Aus der Figur ist dies ohne Weiteres zu erkennen. Noch nicht ausgebildet ist die Rings- und Längsmuskelschicht; auch das Körperepithel hat auf eine ziemlich beträchtliche Entfernung seinen normalen Zustand noch nicht wieder erreicht (Fig. 12).

Bei der anderen, ebenfalls in der Schnittserie vorgelegten Vereinigung, die nach 25 Tagen conservirt wurde, haben sich die Körperschichten bereits besser ergänzt (Fig. 13). Immerhin erkennt man

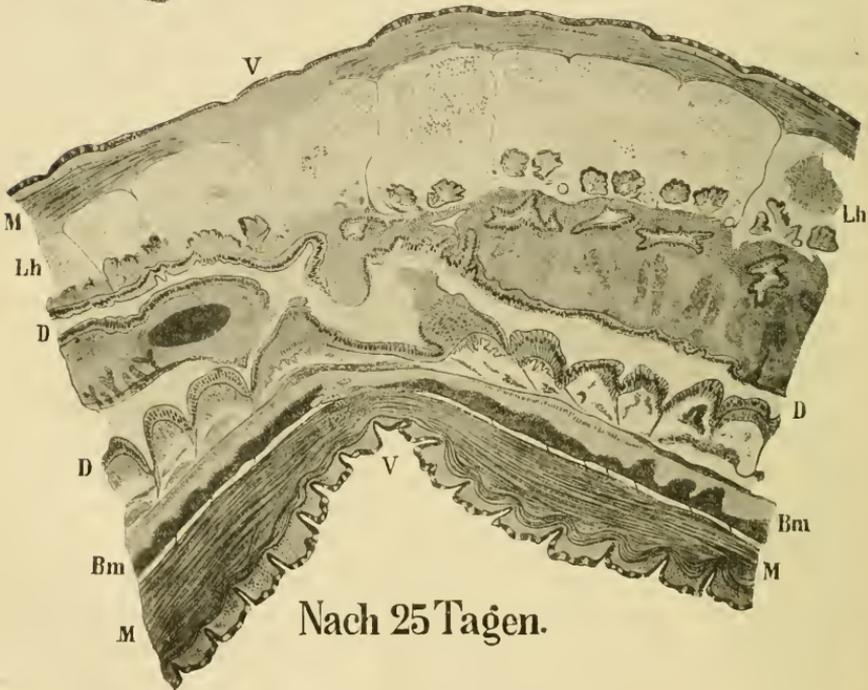
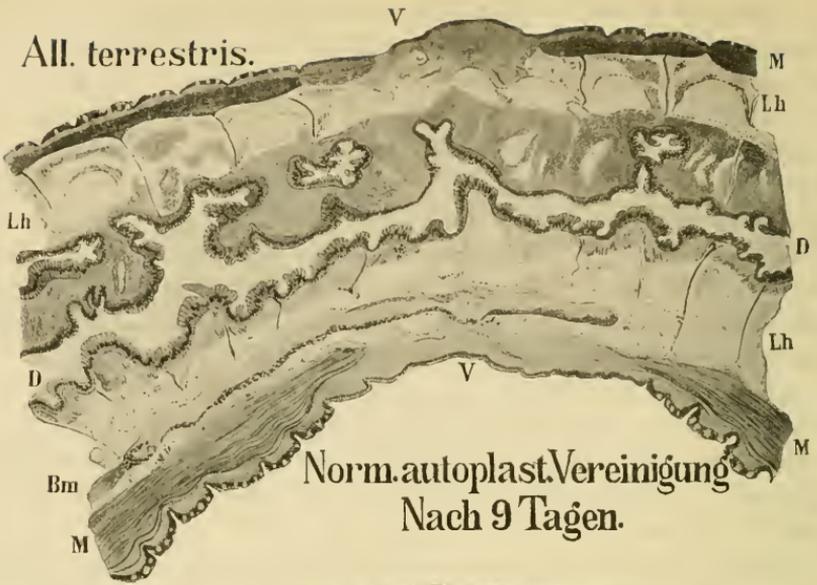


Fig. 12 u. 13. Sagittalschnitte.

*Bm* Bauchmark, *D* Darm, *Lh* Leibeshöhle, *M* Körpermusculation. *V* die Vereinigungsstelle beider Stücke. In der ersten Figur ist das Bauchmark rechts nur theilweise getroffen. (Nach einer Photographie der beim Vortrag benutzten Wandtafel.)

auch hier noch, zumal am Rücken, die Verwachungsstelle ohne Weiteres aus der Beschaffenheit des Epithels und der Körpermusculatur. An der Bauchseite ist die Ausbildung des Epithels und der Muskeln schon weiter fortgeschritten, doch macht sich hier die Verbindungsstelle durch die noch nicht vollständige Ausbildung des Bauchmarks bemerkbar. Ebenso zeigt sich in diesem Falle das Darmepithel noch nicht völlig regenerirt, obwohl seit der Operation eine etwas längere Zeit verstrichen war. Überhaupt erfolgt die Verheilung und völlige Wiederherstellung der Organe bei den einzelnen Versuchen zeitlich nicht durchaus übereinstimmend; im einen Fall verläuft sie rascher, im anderen langsamer. Jedenfalls hängt dies davon ab, wie die Organe an einander zu liegen kommen.

Derartig vereinigte Würmer sind zur Zeit in großer Zahl im Alter von  $\frac{1}{2}$  Jahr und darüber lebend vorhanden und werden in Erde gehalten. In ihren Lebensgewohnheiten weichen sie von normalen Würmern in keiner Weise ab. Auch von den seinerzeit durch JOEST hergestellten Vereinigungen werden noch einige weiter gehalten, und diese sind wegen ihres größeren Alters besonders erwähnenswerth:

1) Eine homoplastische Vereinigung von *L. herculeus*, die am 18. Juli 1895 vorgenommen wurde und somit fast das Alter von 3 Jahren erreicht hat.

2) Zwei Würmer (homoplastische Vereinigung von *All. terrestris*) operirt am 19. Nov. 1895, Alter über  $2\frac{1}{2}$  Jahr.

3) Autoplastische Vereinigung von *All. terrestris* unter Drehung des einen Theilstücks um  $180^\circ$ , operirt am 23. März 1896, Alter ungefähr 2 Jahr 2 Monate<sup>2</sup>.

Dieser letztere Wurm ist in so fern von besonderem Interesse, weil bei ihm eine directe Vereinigung einzelner Organe, wie des Bauchmarks und Rückengefäßes, ausgeschlossen ist und trotzdem eine so lange Lebensdauer erreicht wird.

Ähnliche Ergebnisse wie mit zwei lassen sich auch durch die Vereinigung dreier Theilstücke erzielen. Ein auf diese Weise vor ungefähr 5 Monaten aus einem Kopf-, Mittel- und Schwanzstück von *All. terrestris* hergestellter Wurm wird lebend, ein anderer in

<sup>2</sup> Bei Vornahme der Correctur Anfang November 1898 sind die erstgenannten 3 Würmer noch in voller Frische vorhanden, so daß sich ihr Alter seit der Operation auf  $3\frac{1}{4}$  und fast 3 Jahre erhöht, während der vierte Wurm am 20. September matt erschien und Anfang November nicht mehr aufzufinden, also wohl gestorben war, er hatte ein Alter von  $2\frac{1}{2}$  Jahren nach der Operation erreicht.

conservirtem Zustande vorgezeigt. Letzterer wurde von JOEST operirt und  $1\frac{1}{4}$  Jahr lebend gehalten, sodann abgetödtet.

Entschieden schwieriger ist es, Theilstücke verschiedener Arten zu vereinigen und längere Zeit am Leben zu erhalten; trotzdem konnten vereinigte Vorder- und Hinterhälften von *L. rubellus* und *All. terrestris* 8—9 Monate gehalten werden, und die Befunde sind im Ganzen dieselben wie bei der Vereinigung von Vorder- und Hinterenden derselben Art. Daß die Artmerkmale dabei unverändert erhalten bleiben, wurde bereits von JOEST entsprechend hervorgehoben.

Um die Unterschiede der Theilstücke recht deutlich hervortreten zu lassen, verwandte ich zu diesen Versuchen möglichst different gefärbte Arten, z. B. *L. rubellus* und *All. caliginosa*, *All. foetida* und *caliginosa*, *All. subrubicunda* und *foetida*, *All. chlorotica* und *foetida*, *All. foetida* und *terrestris*. Es wurde eine große Zahl solcher Versuche ausgeführt, doch erwiesen sich die Verbindungen als wenig dauerhaft. Entweder lösen sich die vereinigten Stücke schon nach wenigen Tagen wieder von einander, oder sie bleiben eine Zeit lang vereinigt, um sich dann doch wieder zu trennen. Auffallend ist das Verhalten einiger solcher Vereinigungen, die sehr gut gelungen waren und eine glatte Verwachsung der Verbindungsstelle zeigten, so daß beide Stücke ohne erhebliche Unterbrechung in einander übergingen. Da das Vorderstück sehr verschieden von dem Hinterstück gefärbt ist, so bieten diese Würmer ein höchst eigenthümliches Aussehen dar. Ein solcher, aus dem Vorderende von *All. caliginosa* und dem Hinterende von *All. foetida* hergestellter Wurm zeigte, nachdem schon in kurzer Zeit die Nähte abgestoßen waren, eine glatte Verwachsungsstelle, und die Vereinigung schien allem Anschein nach sehr gut gelungen zu sein. Trotzdem fanden sich nach Verlauf von 5 Wochen beide Hälften getrennt vor, und zwar hatte keine allmähliche Lösung stattgefunden, sondern sie schienen an der Verwachsungsstelle gewaltsam aus einander gerissen zu sein. Ganz Ähnliches beobachtete ich bei einer Vereinigung von *All. subrubicunda* und *foetida*. Eine ebenfalls sehr gut gelungene Vereinigung von *All. terrestris* und *foetida* löste sich nach reichlich 6 Wochen, und bei einer anderen begann das Hinterende nach Verlauf derselben Zeit abzusterben. Bei einer Vereinigung von *L. rubellus* und *All. terrestris* zeigte sich nach 7—8 Wochen das Vorderende krankhaft verändert. Eine Vereinigung von *All. chlorotica* und *foetida*, die durch das grüngefärbte Vorderende und rothe Hinterende ein besonders merkwürdiges Aussehen darbot, wurde etwa 9 Wochen gehalten, obwohl in diesem Fall die Verwachsung nicht besonders gut gelungen schien, wenigstens setzte sich äußerlich das

Vorderende durch eine Wulstung vom Hinterende ab. Nach Verlauf der angegebenen Zeit fanden sich die beiden Stücke getrennt vor; sie waren genau an der Verwachsungsstelle durchgerissen, was sich bei diesen so verschiedenartig gefärbten Stücken besonders leicht feststellen ließ.

Aus diesen und anderen noch weniger gelungenen Versuchen geht hervor, daß einer dauernden Vereinigung der genannten Arten recht große Schwierigkeiten entgegen stehen. Daß sich wie in diesen Fällen anscheinend sehr gut gelungene Vereinigungen nach so langer Zeit wieder lösen, habe ich bei meinen Versuchen mit Theilstücken derselben Art niemals bemerkt.

Trotz der ungünstigen Erfahrungen mit den genannten, different gefärbten Species konnten doch einige solche Vereinigungen lebend demonstriert werden; da sie recht gut verwachsen erscheinen und den Transport überstanden haben, so ist anzunehmen, daß sie sich auch länger halten werden<sup>3</sup>. Auf die Verbindungen zwischen *L. rubellus* und *All. terrestris*, die sich bis zu  $\frac{3}{4}$  Jahr am Leben erhalten ließen, wurde oben bereits hingewiesen.

Bisher handelte es sich um solche Versuche, bei welchen durch die Zusammensetzung ein Wurm ungefähr von der normalen Gestaltung erzielt wird, abgesehen von den soeben geschilderten Differenzen der Artmerkmale. Bei diesen Versuchen wurden ungleichnamige Enden zur Verwachsung gebracht. Die bereits von JOEST eingehend beschriebene Vereinigung gleichnamiger Enden nahm ich vor Allem mit Hinterstücken vor, weil diese wegen der in umgekehrter Richtung erfolgenden Reizleitung von Interesse sind. Über solche am Vorderende vereinigte Hinterstücke verfüge ich zur Zeit in größerer Zahl. Mehrere von ihnen werden im lebenden, andere im conservierten Zustande vorgelegt. Ihre Länge ist sehr verschieden, denn man kann sowohl kürzere Schwanzstücke wie auch solche vereinigen, die kurz hinter oder vor dem Clitellum abgeschnitten wurden; im letzteren Fall sind also zwei Clitellarregionen vorhanden. Die Versuche lassen sich noch erfolgreich mit zwei solchen Stücken vornehmen, denen vorn nur 4 Segmente fehlen, die also fast die Länge des ganzen Wurmes besitzen. Diese Verbindungen bieten ein höchst sonderbares Aussehen dar; eine derselben, im Alter von 6 Wochen, kann lebend vorgelegt werden.

Obwohl bei den vereinigten Hinterstücken von einer Nahrungsaufnahme nicht die Rede sein kann, lassen sie sich monatelang,

---

<sup>3</sup> Beim Niederschreiben, Ende Juni, haben diese Vereinigungen ein Alter von zwei bis drei Monaten erreicht und werden bereits in Erde gehalten.

bis zu  $\frac{3}{4}$  Jahr, am Leben erhalten, wie schon von JOEST nachgewiesen wurde und wie ich auf Grund meiner eigenen Erfahrungen bestätigen kann.

Daß zwischen den mit den gleichnamigen Polen vereinigten Stücken eine Verbindung der Organe und speciell des Bauchmarks eingetreten ist, ließ sich auf den Schnittserien nachweisen, konnte aber außerdem durch Reizversuche schon am lebenden Object gezeigt werden. Diese wurden durch Berühren des einen Endes mit irgend einem Gegenstand, eventuell nur mit dem Finger, durch

Fig. 14.

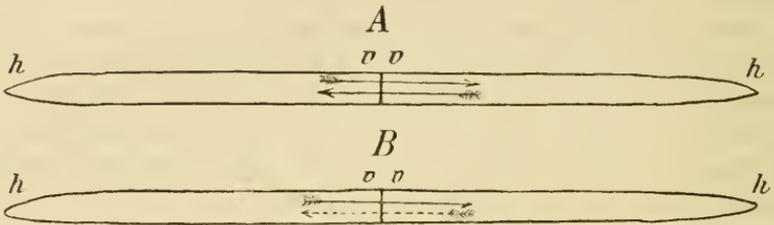


Fig. 14. Schema für 2 vereinigte Hinterstücke. Die Pfeile geben die Richtung der Reizleitung an; die punktierten Pfeile bezeichnen die Richtung, in welcher eine Reizübertragung nicht erfolgt. *v* vorn, *h* hinten.

leichtere oder stärkere Berührung mit einer Präparirnadel oder mit den Elektroden eines Schlitteninductoriums vorgenommen. Hierbei zeigte sich, daß am Anfang eine Reizübertragung von einem End-

Fig. 15.

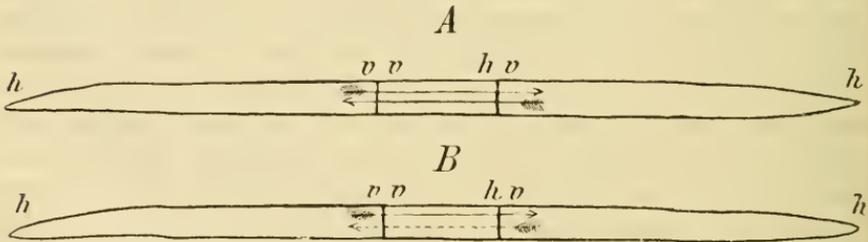


Fig. 15. Schema für zwei mit einem Mittelstück vereinigte Hinterstücke, im Übrigen wie Fig. 14.

stück zum anderen nicht vorhanden war und daß sie in einigen Fällen auch dauernd ausblieb, in anderen hingegen und zwar in der größeren Mehrzahl der Fälle ergab sich eine Reizübertragung. Dieselbe konnte entweder von jedem der beiden Enden zum anderen Ende erfolgen (Fig. 14 A) oder aber nur von dem einen zum anderen Ende, nicht aber in umgekehrter Richtung (Fig. 14 B).

Wegen der Reizleitung schien es mir von Interesse, zwischen die beiden Hinterenden noch ein Mittelstück einzuschalten, was sich bei einer größeren Zahl (zum Theil ebenfalls lebend vorliegender) Stücke unschwer erreichen ließ. Die Verwachsung ist bei diesen Verbindungen also eine derartige, daß einmal ein Vorderende mit einem Hinterende und außerdem ein Vorderende mit einem Vorderende verbunden erscheint (Fig. 15). Es liegt demnach gleichzeitig eine Vereinigung ungleichnamiger und gleichnamiger Enden vor. Wenn an den so vereinigten Stücken nach 2 bis 3 Monaten die nervöse Verbindung hergestellt war, zeigten sie bei Reizversuchen dasselbe Ergebnis wie die vereinigten Hinterenden, d. h. es fand eine Reizleitung von einem Ende durch das Mittelstück hindurch zu dem anderen Ende statt. Dies konnte nun sowohl von beiden Enden aus der Fall sein (Fig. 15 A) oder auch nur von einem, nicht aber vom anderen Ende her (Fig. 15 B). Auch fand unter Umständen die Reizleitung nur von dem einen Ende zum Mittelstück, nicht aber bis zum anderen Ende statt. Bei manchen Vereinigungen blieb die Reizleitung von dem einen zum anderen Theilstück gänzlich aus.

Von Bedeutung erscheint mir sowohl bei diesen dreitheiligen Vereinigungen wie auch bei den vereinigten Hinterstücken ein Vergleich derjenigen Fälle, in denen eine beiderseitige Reizübertragung vom einen zum anderen Ende stattfindet (Fig. 14 A und 15 A), mit denen, bei welchen sie nur in der einen, nicht aber in der anderen Richtung vorhanden ist (Fig. 14 B und 15 B). Dieses Verhalten dürfte jedenfalls darin seine Erklärung finden, daß die Verwachsung der LEYDIG'schen Fasern theilweise unterblieben oder aber in differenter Weise erfolgt ist, wobei ein verschiedenartiges Leitungsvermögen der durch die abweichende Lagerung ihrer Ganglienzellen unterschiedenen mittleren und seitlichen Fasern in Betracht zu ziehen ist. Speciell im Hinblick auf die Art und Weise der Reizleitung in verwachsenen Theilstücken und die dabei in Betracht kommende Structur des Bauchmarks sollen erst noch weitere Untersuchungen ausgeführt werden.

Zwei Hinterenden lassen sich auch dann vereinigen, wenn sie verschiedenen Arten angehören z. B. wird eine solche, in ihren beiden Hälften sehr verschieden gefärbte Vereinigung von *All. terrestris* und *foetida* (im Alter von fast 2 Monaten) lebend vorgelegt.

Ähnliche Ergebnisse der Reizversuche wie bei vereinigten Schwanzenden werden bei seitlichen Einpflanzungen von Vorder- und Hinterstücken, sowie durch Vereinigung eines Kopfstücks mit zwei Hinterstücken erzielt, wovon ebenfalls eine größere Zahl ge-

lungener Versuche durch Vorlegen der lebenden oder conservirten Stücke erläutert werden kann. Davon seien die folgenden hier erwähnt:

Vers. No. 332<sup>a</sup> u. <sup>b</sup>, operirt 20. Dec. 1897. 2 nicht geschlechtsreife Würmer (*All. foetida*), denen hinter dem Clitellum linksseitig ein mit dem normalen ungefähr gleich langes Hinterstück eingepflanzt wurde. Die Reizleitung zeigt, daß eine nervöse Verbindung nicht

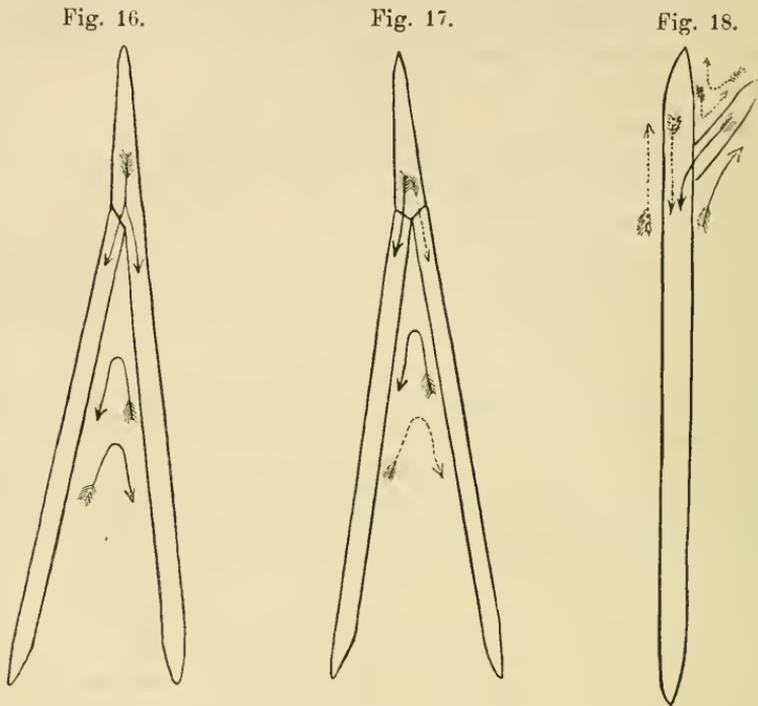


Fig. 16—18. Schemata für die linksseitige Einpflanzung eines Hinter- und Kopfstückes (Fig. 16 u. 18), sowie für die Vereinigung eines Kopfstückes mit 2 Hinterstücken (Fig. 17).

nur mit dem eingepflanzten Stück von vorn her, sondern auch zwischen den beiden Hinterstücken eingetreten ist (Fig. 16).

Vers. No. 345 u. 349<sup>a</sup>, *All. terrestris*, operirt 10. u. 11. Januar 1898. Rechtsseitige und linksseitige Einpflanzung eines Hinterstückes; Reizleitung wie Fig. 16.

Vers. No. 328, *All. foetida*, operirt 17. December 1897. Linksseitige Einpflanzung eines Hinterendes. Die Reizversuche ergeben eine nervöse Verbindung des eingepflanzten mit dem Vorderstück, nicht aber zwischen diesem und seinem normalen Hinterstück. Hier wurde offenbar durch das Einschneiden die Verbindung unterbrochen

und später nicht wieder hergestellt. Dagegen erfolgt eine Reizübertragung vom rechten zum linken Hinterstück, nicht aber umgekehrt (Fig. 17).

Vers. No. 349<sup>b</sup>, *All. terrestris*, operirt 11. Januar 1898. Rechtsseitige Einpflanzung eines Hinterstücks vor dem Clitellum. Eine Reizübertragung findet nur vom rechten zum linken Hinterstück, nicht aber umgekehrt, und eben so wenig zwischen Vorder- und Hinterstücken statt.

Vers. No. 363, operirt 19. Februar 1898. Linksseitige Einpflanzung eines Hinterstücks von *All. foetida* zwischen dem 14. und 15. Segment einer *All. terrestris*. Reizübertragung nur vom Vorderstück zu dem eingesetzten Hinterstück.

Vers. No. 341, *All. terrestris*, operirt 3. Januar, conservirt 26. April 1898. Vereinigung eines Kopfstückes mit 2 Hinterstücken. Reizübertragung von vorn nach dem rechten Hinterstück, sonst keine vorhanden.

Vers. No. 353, *All. terrestris*, operirt 14. Januar 1898. Linksseitige Einpflanzung eines Vorderstücks vor dem Clitellum. Reizübertragung nur zwischen dem eingepflanzten Vorderstück und dem Hinterstück (Fig. 18, von der Ventralseite). Die nervöse Verbindung zwischen dem normalen Vorderstück und dem Hinterstück wurde bei der Operation unterbrochen und nicht wieder hergestellt.

Vers. No. 341, *All. terrestris*, operirt 3. Januar, conservirt 14. April 1898. Ein Kopfstück von 14 Segmenten vor dem Clitellum eingepflanzt. Zwischen ihm und dem Hauptwurm fand keine Reizübertragung statt.

Vers. No. 361, *All. terrestris*, operirt 18. Februar 1898. Zwei Vorderstücke ohne Clitellum vereinigt mit einem Hinterstück ohne Clitellum. Das linksseitige Vorderstück zeigt sich nervös mit dem Hinterstück verbunden; im Übrigen fehlt die Reizübertragung.

Ferner seien hier die folgenden gelungenen Versuche der Vereinigung zweier Würmer in paralleler Lage erwähnt:

Vers. No. 357<sup>a</sup>, *All. terrestris*. Zwei geschlechtsreife Würmer durch eine seitliche Wunde in gleicher Richtung vereinigt, operirt 31. Januar, conservirt 28. März 1898.

Vers. No. 357<sup>b</sup>, *All. terrestris*. Vereinigung wie bei Vers. 357<sup>a</sup>, operirt 31. Januar 1898.

Die Thiere sind sehr frisch und kräftig, können also voraussichtlich noch lange am Leben erhalten werden.

Vers. No. 358, *All. terrestris*. Vereinigung wie bei Versuch No. 357, operirt 3. Februar; auch diese Würmer sind völlig lebensfrisch.

Das Bauchmark ist bei diesen Parallelvereinigenungen nicht in Mitleidenschaft gezogen, und eine nervöse Verbindung zwischen den beiden vereinigten Würmern ist nicht vorhanden.

Wie die Versuche mit der Vereinigung zweier Schwanzenden oder der Einschaltung eines Mittelstückes zwischen dieselben, so zeigen auch die zuletzt besprochenen Versuche, daß der Eintritt einer Reizleitung zunächst von der Vereinigung der Ganglienketten abhängt, daß aber auch bei vollzogener Vereinigung derselben doch noch ein anderes Moment hinzukommt, welches die Möglichkeit der Reizübertragung bedingt, und das ist jedenfalls die geeignete Zusammenfügung und Verwachsung der LEYDIG'schen Fasern.

An der Discussion beteiligten sich Herr Dr. BRANDES (Halle) und der Vortragende.

## Zweite Sitzung.

Mittwoch den 1. Juni von 5 bis 6 Uhr Nachmittags.

Herr Prof. BÜTSCHLI (Heidelberg) führte eine Anzahl mikroskopischer Präparate, theils lebende Objecte, theils Schnitte, mit dem elektrischen Projectionsapparat im verdunkelten Hörsaal vor und erläuterte die Einrichtung des Apparats, des Hörsaals und die Präparate.

Vortrag des Herrn Prof. V. HÄCKER (Freiburg i. B.):

### Über vorbereitende Theilungsvorgänge bei Thieren und Pflanzen.

Die Untersuchung der Reifungstheilungen hat sich, wie bekannt, in den letzten Jahren im Wesentlichen um die ganz bestimmte Frage gedreht: giebt es Reductionstheilungen, d. h. Theilungsvorgänge, bei welchen die Chromatinschleifen, ohne vorhergehende Längsspaltung, sich in zwei Gruppen scheiden, von denen jede einen der beiden Tochterkerne bildet<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Vgl. A. WEISMANN, Über die Zahl der Richtungskörper und ihre Bedeutung für die Vererbung, Jena 1887: »Wenn aber die postulirte Reductionstheilung wirklich existirt, dann muß noch eine andere Art der Karyokinese vorkommen, bei welcher die primären Kernschleifen des Äquators nicht gespalten werden, sondern ungetheilt sich in zwei Gruppen scheiden, von denen jede einen der beiden Tochterkerne bildet« (Aufsätze über Vererbung, Jena 1892, p. 431).

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s):

Artikel/Article: [Erste Sitzung 5-94](#)