

- Marek, Josef, Das helvetisch-gallische Pferd. In: Abhdlg. d. schweiz. paläont. Gesellschaft. Vol. XXV. 1898.
- Nathusius, Simon v., Unterschiede zwischen der morgen- und abendländischen Pferdegruppe. Inaug.-Diss. Halle. Langensalza 1891.
- Naumann, Edmund H., Die Fauna der Pfahlbauten im Starnberger See. Arch. 1. Anthropologie. Bd. VIII. 1875.
- Nehring, Alfred., Fossile Pferde aus deutschen Diluvialablagerungen. Landw. Jahrbücher 1884.

3. Beobachtungen über den natürlichen Tod der Tiere.

Erste Mitteilung: Der Tod bei *Hydroides pectinata* Phil., nebst Bemerkungen über die Biologie dieses Wurmes.

Von W. Harms.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

(Mit 5 Figuren.)

eingeg. 2. Juni 1912.

Es gibt eine ganze Reihe von Spekulationen über den Tod selbst und die Notwendigkeit des Todes, über die Unsterblichkeit und über die Verlängerung des Lebens; so von Weismann, Metschnikoff, Ray-Lancaster, Minot, Driesch und andern, um nur einige Namen aus der großen Zahl zu nennen. Alle diese theoretischen Erörterungen, so logisch wohl begründet und ansprechend wie sie auch sein mögen, können erst Wert für die exakte Forschung gewinnen, wenn sie durch Tatsachen gestützt sind. Diese Tatsachen fehlen. Es kann daher auch nicht die Aufgabe vorliegender Abhandlung sein, das Todproblem zu diskutieren. Um den natürlichen Tod zu erforschen, ist es vielmehr nötig, die Beobachtung mit der kausal-analytischen Forschung zu kombinieren, und ein Objekt zu finden, das uns die Möglichkeit gewährt diese Forschungsmethode anzuwenden.

Die Einzelligen kommen vorerst für unsre Frage nicht in Betracht, da bei ihnen eine Differenzierung in somatische und Keimsubstanz in dem Sinne wie bei höheren Tieren noch nicht eingetreten ist; so gibt es bei ihnen noch keinen physiologischen Tod, wie das Weismann schon treffend ausgeführt hat. Bei jeder Fortpflanzungsform geht bei ihnen das Muttertier wieder in der neuen Generation auf, nur Verletzungen können bei ihnen den Tod herbeiführen, und selbst die nur in schweren Fällen, denn die Regenerationsfähigkeit der Tiere ist eine enorme. Wir wissen nun aus dem Gesetz der Teilbarkeit der Organismen (Nussbaum), daß diese Fähigkeit im umgekehrten Verhältnis zur Differenzierung von Soma- und Geschlechtszellen steht. Bei den Pflanzen ist diese Teilbarkeit z. B. eine sehr große, und so kommt es dann auch, daß manche Pflanzen, so weit wir das zu beurteilen imstande sind, in einzelnen Teilen unsterblich gemacht werden können. Man

braucht nur an die Vermehrung durch Stecklinge zu denken, die, selbst von tausendjährigen Pflanzen genommen, noch ein jugendliches Individuum hervorzubringen vermögen.

Bei teilbaren Metazoen sind ähnliche Zustände wenigstens denkbar, so könnte man aus einer erwachsenen *Hydra* viele kleinere Individuen durch Teilung erzielen. Ob damit auch eine Verlängerung des Lebens der Teilstücke wirklich eintritt, ist wahrscheinlich, jedoch bisher noch nicht auf diesen Umstand hin geprüft. Bedingung für derartige Forschungen überhaupt wäre die Feststellung der Lebensdauer der Tiere, eine Frage, die Korschelt schon einmal angeregt und durch einige Beobachtungen belegt hat und die neuerdings z. B. durch Hempelmann an *Nereis* durch Zuchtversuche direkt festgestellt worden ist.

Nehmen wir nun einmal an, der Tod wäre wirklich durch das Aufhören der Teilbarkeit der Organismen bedingt, so würde er sich auch hier nur auf die somatischen Zellen erstrecken können, und zwar auf die Gesamtheit derselben, denn in seinen Keimzellen lebt auch das nicht teilbare Tier weiter. Der Tod könnte also durch weitgehende Differenzierung der zu Organen zusammengefügtten Zellen sehr wohl bedingt sein und fiel damit in den Rahmen der Anpassungserscheinungen überhaupt. Tatsächlich gibt es ja nicht-teilbare Tiere, die ihre Fortpflanzung mit dem Tode ihrer somatischen Zellen besiegeln, es sind das eine Reihe von Würmern und Insekten. Hier liegen auch Beobachtungen über den Zeitpunkt des Absterbens nach der Eiablage vor. Auch experimentelle Untersuchungen sind ganz kürzlich von Ph. und N. Rau über das Verhalten von Copulation bzw. Eiablage und des Absterbens geliefert worden.

Da nun unsre Hauptaufgabe sein muß, die Art und Weise des physiologischen oder natürlichen Absterbens der Tiere zu studieren, so kommen die vorgenannten Fälle natürlich nicht in Betracht, da sie jedenfalls zu weit abgeleitete Zustände darbieten, die sich vorerst noch unsrer Forschungsmethode verschließen. Das Problem kann nur der Lösung näher gebracht werden an einem Objekt, das noch nahe Beziehungen zu teilbaren Tieren hat, das ferner noch wenige und einfach gebaute Organe besitzt und das auch in seinem zelligen Aufbau zu überschauen ist. Die Versuchstiere dürfen weiter keine zu lange Lebensdauer haben und nicht durch die immerhin etwas ändern Lebensbedingungen während der Beobachtungszeit beeinflußt werden. Ein derartiges Objekt bot sich mir in einem Röhrenwurm *Hydroides* dar, den ich an der zoologischen Station in Neapel Gelegenheit hatte zu beobachten. *Hydroides* schließt sich noch eng an teilbare Polychaeten an, ist aber selbst nicht mehr teilbar. Regenerationsversuche die Zeleny anstellte und die ich mit dem gleichen Erfolge wiederholte, haben

das erwiesen. *Hydroides* läßt sich auch, wie das Zeleny feststellte vom Ei bis zum ausgebildeten Wurm züchten, so daß man gegebenenfalls in der Lage ist, das Tier während seines ganzen Lebens zu beobachten. Die Tiere sind auch gegen äußere Einflüsse sehr widerstandsfähig, denn sie entwickeln sich regelmäßig in den Tanks der Station. Man findet sie häufig selbst in den Abflußbecken, wo keine sehr günstigen Bedingungen für sie obwalten. Sie können hier sogar geschlechtsreif werden, wie das mehrfach von mir beobachtet wurde. Die Entwicklung vom Ei bis zum jungen Wurm mit ausgebildeter Tube geht sehr schnell vor sich. Schon nach einigen Wochen werden nach Zeleny kleine zarte, Millimeter lange Röhren ausgebildet. Ich selbst habe einige Tiere bis zu der Größe von mehreren Millimetern herangezogen.

Im Golf von Neapel kommen zwei Species vor, *Hydroides pectinata* Phil. und *uncinata* Phil., die eine verschiedene Laichperiode haben (nach Lo Bianco). Die erstere Form hat ihre Hauptbrutzeit vom Juli bis September, die andre von Anfang April bis August. Dieses scheinen jedoch nur die Höhepunkte der Laichperiode zu sein, denn auch bei vielen *Pectinata*-Individuen konnten reife Geschlechtsprodukte im März-April festgestellt werden, die normalerweise entleert und auch zur Entwicklung gebracht werden konnten. Wichtig ist vor allen Dingen die Feststellung, daß in keinem Falle nach der Laichablagerung der Tod eines Tieres eintrat, das gilt besonders für *H. uncinata*.

Bevor ich auf das eigentliche Thema eingehe, möchte ich noch einige weitere biologische Beobachtungen vorausschicken. Was zunächst die Schalenbildung anbetrifft, so erfolgt diese, wie das Soulier eingehend beschrieb, durch Drüsenfelder die aus einzelligen mächtigen Drüsen bestehen, welche auf der ventralen Seite der Thoraxsegmente gelegen sind. Auch embryonal wird hier zunächst nach Zeleny ein kleiner Schalenring gebildet, der dann weiter vergrößert wird. Eigenartig ist, daß erwachsene Tiere, die ihrer Schale beraubt werden, nie mehr eine neue bilden können. Derartige nackte Tiere bilden zwar in Zeiträumen von mehreren Tagen zwei ventrale faltige Schalenplättchen von der Größe der Drüsenfelder, die durch ein medianes Balkengerüst miteinander verbunden sind. Von Zeit zu Zeit jedoch fallen diese Plättchen ab und werden neu gebildet; nur ein einziges Mal konnte ich beobachten, daß es einem Tier von mittlerer Größe, dem das Abdomen abgeschnitten und das infolgedessen in Regeneration begriffen war, gelang eine neue Schale zu bilden, und zwar auf die Weise, daß zunächst die beiden seitlichen Ränder der Schalenplättchen mit dem Glasboden der Schale verschmolzen wurden. So war eine halb kalkige, halb glasige Röhre geschaffen. Die Schale wurde auch auf dieselbe Weise zunächst noch vergrößert, bis das Tier darin Unterschlupf finden konnte. Auch

normale Tiere benutzen beim Schalenwachstum außerordentlich häufig den Boden des Glasgefäßes als unteren Abschluß ihrer Schale.

Die Ursache, daß es diesem Tiere ohne Abdomen gelang eine Schale zu bilden, liegt darin, daß nackte Tiere ihre hinteren Segmente stark nach der dorsalen Seite krümmen. Dadurch liegt das Tier stets auf der Seite, und infolgedessen berühren die Schalenplättchen nur mit einer Kante die Glasschale. In unserm Falle lag das Tier auf dem Rücken und war so imstande seine Schale an den Glasboden festzukleben.

Das normale Wachstum der Schale erfolgt so, daß das Tier ebenfalls mit Hilfe seiner ventralen Drüsen Schalensubstanz absondert und mit Hilfe seines Kragens (s. Fig. 1), die secernierte Masse verteilt, wie das auch Ed. Meyer beobachtet hat, wobei es sich in der Röhre langsam herumdreht. Auf diese Weise erfolgt eine gleichmäßige Wachstumszunahme der Röhren. Die Zunahme der Schale ist eine ziemlich beträchtliche. So hatte ein Tier in 10 Tagen, vom 19.—29. März, ein andres in 6 Tagen, vom 13.—19. März, acht Millimeter neue Röhre an die alte abgesondert. Ein Wachstum von zwei Millimetern Schalensubstanz konnte sehr häufig bei normalen Tieren beobachtet werden. Am schnellsten ist das Schalenwachstum naturgemäß bei kleineren, also wahrscheinlich jüngeren Tieren; bei den größten dagegen, also wahrscheinlich ältesten, ist oft überhaupt kein Schalenwachstum mehr festzustellen.

Hydroides scheint normalerweise ihre Gehäuse zeitlebens nicht zu verlassen. Anders ist es dagegen bei Verletzungen. Schneidet man nämlich Tiere, die sich in der Röhre befinden, durch, oder verletzt sie sonst ziemlich stark, so verlassen sie in den weitaus meisten Fällen ihre Röhren, obwohl sie selten imstande sind, eine neue Röhre zu bilden, wie wir gesehen haben. Derartig verletzte Tiere beginnen normal zu regenerieren, verfallen dann aber trotzdem nach 20—30 Tagen, wie das auch Zeleny feststellte, dem Tode, da sie sich nicht gegen Bakterien und Pilze zu schützen vermögen, wahrscheinlich auch nicht genügend Nahrung aufnehmen können. Auch künstlich aus ihren Röhren herausgenommene unverletzte Tiere bleiben nur bis zu 30 Tagen am Leben. Bei einer ganzen Reihe derartig isolierter Nackttiere waren in einem Falle auch mehrere Tuben liegen geblieben. Zu meinem Erstaunen konnte ich schon am nächsten Tage feststellen, daß es einem Tiere gelungen war, wieder in eine leere Röhre hinein zuzuschlüpfen. Weitere Versuche ergaben, daß nackte unverletzte *Hydroides* sofort wieder in leere Tuben hineinschlüpfen, sobald die Spitze ihres Abdomens mit der Öffnung einer leeren Tube zusammen gerät. Bedingung ist, daß die Öffnung der Röhre einigermaßen ihrem Körper entspricht; in zu enge

oder zu weite Röhren können sie nicht hinein. Die Tiere vermögen ziemlich schnell in eine neue Röhre hineinzuschlüpfen; der ganze Prozeß dauert nur $\frac{1}{2}$ —1 Stunde. Interessant ist nun wie sich in Regeneration befindliche Tiere zu ihren Tuben verhalten. Stücke, die nur aus Abdominalsegmenten bestehen, können Aftersegmente neu bilden, in der vorderen Partie kommt es jedoch nur zu einer Wundheilung. Derartige Regenerate können nie veranlaßt werden, sich dauernd in einer Tube aufzuhalten. Sie sind zwar imstande, wenn man sie mit den Aftersegmenten in die Tube hineinlegt, vollends in die Tube hineinzuschlüpfen, wandern jedoch gewöhnlich am andern Ende derselben wieder heraus. Da es hier zu keiner Regeneration des Centralnervensystems gekommen ist, so sind diese Stücke in ihren Bewegungen vollständig directionslos und auf jeden Fall dem Untergange preisgegeben. Die Regeneration verloren gegangener Aftersegmente an derartigen Stücken ist also vollständig nutzlos, spricht aber für die Unabhängigkeit der Abdominalsegmente vom Centralnervensystem in bezug auf ihr Regenerationsvermögen.

Ganz anders verhalten sich isolierte Thoracalsegmente. Diese sind imstande, sowohl ein neues Abdomen als auch neue Kiemenfäden zu bilden, jedoch scheint nie eine Vermehrung der Thoraxsegmente selbst zu erfolgen, so daß also auch hier die Regeneration im gewissen Sinne einer unvollkommenen gleicht. Immerhin sind aber derartige Tiere nach vollendeter Regeneration zu bewegen, in Tuben hineinzuschlüpfen, sie zeigen dann ein ganz normales Verhalten. Die Regenerationsschnelligkeit ist eine recht beträchtliche. Ein Abdominalregenerat mit vollständiger Afterbildung kann nach 7 Tagen ausgebildet sein. Ein abgeschnittener Kopf mit Kiemenkranz regeneriert schon nach 5—6 Tagen, wobei, wie das Zeleny, dessen Befunde über die Regeneration ich durchaus bestätigen kann, feststellte, oft zwei Opercula auftreten.

Nachdem einmal beobachtet worden war, daß die Tiere auch in fremde Tuben hineinschlüpfen, wurden Versuche derart angestellt, die Tiere in möglichst durchsichtige Tuben hineinzubringen, um sie so bequemer beobachten zu können. Es wurden Glasröhrchen angefertigt, die dieselbe Weite hatten wie die Kalktuben. Die Hydroides schlüpfen nun auch sehr gern in die Glastuben hinein, verließen diese jedoch wieder innerhalb eines Tages, da sie offenbar nicht genügend darin respirieren können, während die porösen Kalktuben eine Atmung des Tieres auch in der Tube gewährleisten. Da außerdem die Glasröhrchen innen sehr glatt sind, so ist auch die Bewegungsfähigkeit der Tiere in denselben eine beschränkte. Häufig sind sie nicht imstande aus der Tube hinaus zugelangten, in die sie mit vieler Mühe hineingeschlüpft

waren. Es erfolgt dann innerhalb von 2—3 Tagen der Erstickungstod. Auch in Kollodiumröhren lassen aus demselben Grunde die Tiere sich nicht halten. Um also einen Erfolg zu erzielen, muß man poröse Tuben anwenden, die am besten so herzustellen sind, daß man die normalen Kalktuben ihres Kalkes mittels schwacher Salzsäure beraubt, worauf eine durchsichtige, allerdings nicht sehr widerstandsfähige organische Tube übrig bleibt. In derartigen Tuben halten sich die Tiere ganz gut. Allerdings liegen noch keine ausgedehnteren Versuche vor, da diese Methode erst in den letzten Tagen meines Aufenthalts in Neapel ausprobiert wurde.

Wie alle Serpuliden, so zeichnet sich auch *Hydroïdes* dadurch aus, daß sie außerordentlich empfindlich gegen äußere Reize sind. Schon bei der leichtesten Erschütterung, ferner bei plötzlicher Lichteinwirkung oder musikalischen Geräuschen ziehen sie sich sehr schnell in ihre Gehäuse zurück und kommen erst nach einiger Zeit wieder mit ihrem Kiemenkranze aus den Tuben hervor. Diese außerordentliche Reizbarkeit ist gleichzeitig ein sehr gutes Mittel, um den Zustand der Tiere zu erkennen. Nur ganz gesunde Tiere reagieren derartig blitzschnell auf die genannten Reize. Während bei den größten, wahrscheinlich ältesten Tieren, oft ein Zustand eintritt, wo diese Reizauslösung immer langsamer wird, um schließlich fast ganz aufzuhören. Derartige Tiere lassen sich oft ruhig mit der Pinzette an ihren Kiemenfäden berühren, ohne daß sie sich zunächst zurückziehen, schließlich erfolgt dann gewöhnlich ein ganz allmähliches ruckweises Hineinverlagern der Kiemen in die Tube. Am Abdomen oder auch am Thorax verletzte Tiere, deren Kiemen aber intakt geblieben sind, reagieren ebenso heftig wie normale.

Nach diesen Vorbemerkungen sei zunächst die Beobachtungsmethode der Tiere geschildert. Wenn man die letzten Lebensstadien eines Tieres studieren will, so kommt es vor allem auf die Auswahl des Materiales an. Vermutlich sind diejenigen Tiere die ältesten, die die maximale Körpergröße erreicht haben. Danach wurde auch von vornherein die Auslese eingerichtet. Es wurden diejenigen Tiere ausgesucht, die am kräftigsten und stärksten gebaut waren. Diese Tiere wurden dann sorgfältig von ihrer Unterlage (Ascidien, Pflanzenteile u. dgl.) auf der sie festgeheftet waren, losgelöst und dann in Glasschalen isoliert gehalten. Es wurde so ein großes Material gewonnen, das in kurzen Zeiträumen ständig der Kontrolle unterworfen wurde. Es sind auf diese Weise im ganzen 560 Tiere ständig beobachtet worden. Zunächst wurden die Tiere jeden Tag daraufhin untersucht, ob sie noch normal reagierten. Alle diejenigen Tiere, die in irgend einer Weise in der Reizfähigkeit nachgelassen hatten oder überhaupt nicht aus der

Tube herauskamen, wurden bezeichnet, um sie in den folgenden Tagen sofort einer genaueren Beobachtung unterziehen zu können. Überließ man diese Tiere sich selbst, so waren in den meisten Fällen schon nach einigen Tagen die Tuben leer, oder es war ein macerierter Inhalt in denselben. Derartige leere Tuben konnten auch an frisch aus dem Golf gekommenem Material aufgefunden werden. Es ist also vor allem die Frage zu entscheiden, ob wir es mit natürlich abgestorbenen Tieren oder mit accidentell oder an Krankheit zugrunde gegangenen Tieren zu tun haben. In den letzteren Fällen konnten namentlich Parasiten oder sonstige Feinde der Tiere die Todesursache gewesen sein. Darauf angestellte Untersuchungen blieben jedoch erfolglos. Es war also vor allen Dingen zu entscheiden, wie dieser Prozeß, der offenbar ein Absterben darstellt, abläuft und ob er einheitlich in seinen äußeren Erscheinungen auftritt.

Zu diesem Zweck wurden alle Stadien untersucht, die irgend etwas Anormales in ihren Lebensäußerungen zeigten. Derartige Tiere wurden genau während etwa eines Tages in ihren natürlichen Zuständen beobachtet, sie wurden dann vorsichtig aus der Tube herausgenommen und lebend unter dem Binocular betrachtet, erst dann erfolgte die Konservierung. Rein äußerlich zeigen alle diejenigen Tiere, die auf Reize nur schwach reagieren, d. h. ihre Kiemen erst auf sehr starke Reize hin ruckweise in ihre Röhren zurückziehen, einen matten Glanz der sonst intensiv leuchtendgefärbten Kiemenfäden, und während sonst die Kiemenstrahlen radially gleichmäßig strahlenförmig ausgebreitet sind, erscheinen sie jetzt mehr oder weniger ungleichmäßig verkrümmt, namentlich nach innen zu etwas verbogen. Eine gewebliche Veränderung läßt sich zunächst nicht feststellen. Das Operculum zeigt ebenfalls keine Veränderungen. Nimmt man jedoch die Tiere aus der Tube heraus, so sind in den weitaus meisten Fällen eine ganze Reihe von anormalen Befunden zu erheben, die immer in derselben gleichmäßigen Weise wiederkehren. Bei normalen Tieren ist die Pulsation der Gefäße in allen Teilen des Körpers sehr gut zu beobachten. Das Blut hat eine gelblichgrüne Färbung, wodurch es sich sehr gut von dem zarten weißen Körpergewebe abhebt. Auch der Darm der Tiere, ebenso die Bewegung des Darminhaltes in demselben, ist gut wahrzunehmen. Am lebenden Objekt kommen nun zuerst immer bei Tieren mit verminderter Reizfähigkeit, Veränderungen in der Pulsation des Abdominalsinus und der Abdominalgefäßschlingen zur Beobachtung, während im Thorax der Kreislauf vollständig dem normalen entspricht. Oft gehen diese Veränderungen so weit, daß das Blut in den Abdominalgefäßen vollständig stagniert und die Gefäße kaum noch eine Erweiterung oder Veränderung zeigen. Mit diesen Anormalitäten am Blutkreislauf laufen

stets auch solche am Darmkanal einher. Normalerweise ist der Darm prall gefüllt und zeigt lebhaft Kontraktionswellen, die eine geregelte Verlaung und Defäkation ermöglichen. Bei Tieren nun, wo der Blutkreislauf im Abdomen anormal geworden ist, treten auch stets Veränderungen am Darne auf. Die Peristaltik wird eine unregelmäßige, oft krampfhaft, in weiter fortgeschrittenem Stadium treten im hinteren Teile des Abdomens eigenartige graue bis schwarzgraue Stellen an dem sonst gelbbraun gefärbten Darne auf. Dabei hört die Nahrungszufuhr zunächst nicht auf, und da auch bei noch weiterer Degeneration des Darmes eine Defäkation nicht erfolgen kann, so gehen Teile des Darmes, namentlich die hinteren, in Maceration über, die auch auf sämtliche Gewebe der letzten Abdominalsegmente übergreift. Auf diesem Wege sterben die einzelnen Segmente des Abdomens von hinten nach vorn allmählich ab.

Während nun dieser Prozeß des segmentalen Absterbens sich abspielt, setzen Vorgänge ein, um dem nahenden Tode Einhalt zu tun. Wir hatten vorher schon gesehen, daß der Thorax imstande ist ein neues Abdomen zu bilden, und diese Fähigkeit wird nun dazu benutzt, das zugrunde gegangene zu ersetzen. Mit Erfolg ist das nur möglich, wenn das Tier noch so viel Kraft hat, die in Degeneration übergegangenen Abdominalteile abzustößen. Es gelingt dieses den Tieren nur noch in den seltensten Fällen, und zwar stets an der Grenze von Thorax und Abdomen. Nur einmal konnte auch beobachtet werden, daß das hinterste Stück des Abdomens, bestehend aus 5—6 Segmenten, ebenfalls für sich erhalten geblieben war. Der Darm dieser letzten Segmente war vollständig frei von Nahrungsbestandteilen, welchem Umstande es wohl zu verdanken war, daß diese Segmente noch erhalten geblieben waren. An den proximalen Teilen war hier lediglich eine Wundheilung eingetreten. Da eine Regeneration an den Abdominalstücken nicht erfolgt, so ist dieser ganze Prozeß als zwecklos anzusehen.

Wie schon bemerkt wurde, verlassen Tiere, die durchschnitten worden sind, ihre Tuben. Genau so verhalten sich auch Tiere, deren Abdominalsegmente dem Untergange anheimgefallen sind. Auch sie verlassen in diesem Stadium ihre Röhre und liegen dann frei im Beobachtungsgefäß. Es sind das immer solche Tiere, bei denen eine Regeneration des Abdomens sich wenigstens noch anbahnt. In der Natur werden diese Tiere wohl fast nie sich noch erholen können, da sie leicht die Beute von andern Meerestieren werden. Aber selbst wenn eine Regeneration des Abdomens vollständig gelingen sollte, so bleibt immer noch die Schwierigkeit der Bildung einer neuen Tube. Wir müssen diesen Prozeß als eine Abwehr der Gewebe gegen das hier allmählich

erfolgende segmentweise Absterben auffassen, wodurch sich uns weitere Perspektiven auf das Wesen der Regeneration und der Autotomie eröffnen.

Zuweilen werden auch noch bei Thoraxstücken, die die Tuben verlassen haben, die Kiemen abgeworfen und in sehr kurzer Zeit regeneriert. Auch das Operculum wird neu gebildet. Während nun aber bei den normalen Tieren ein funktionelles und ein rudimentäres Ersatzoperculum vorhanden sind, werden bei der Regeneration zwei gleichartig ausgebildete Opercula angelegt. Bemerkt sei hier noch, daß das Operculum in gewissen Zeiträumen abgeworfen wird, um durch das rudimentäre Operculum ersetzt zu werden. Unter 100 Tieren werfen täglich 1—2 Tiere ihre Opercula ab. Diese Beobachtung sei hier angeführt, da Zeleny diese Frage offen läßt.

Obwohl nun nach der Degeneration des Abdomens eine kleine Pause einsetzt, geht der Prozeß des Absterbens in den meisten Fällen auch kontinuierlich auf den Thorax über. Der Prozeß spielt sich im allgemeinen genau so ab, wie im Abdomen, nur verläuft er viel langsamer und ist infolgedessen nicht so klar zu verfolgen. An den Gefäßen und an dem Darne treten die gleichen Veränderungen auf. Außerdem aber macht sich eine von hinten nach vorn vorschreitende Degeneration an der Thoracalmembran und an den Parapodien und Borstenhäkchenreihen bemerkbar.

Namentlich an den Parapodien ist die Maceration ungemein charakteristisch ausgeprägt. Sie führt zu einer sehr schönen Isolation der Borsten und Muskeln. Ist der Prozeß einmal so weit fortgeschritten, so reagiert das Tier eigentlich nur noch auf ziemlich kräftige Berührungsreize und auch dann nur sehr langsam. Es sind gewissermaßen nur noch Zuckungen an den überlebenden Muskelementen auszulösen. Einen eigentlichen Todesmoment gibt es also bei diesen Tieren nicht. Die Segmente haben ja bei den Würmern eine gewisse Autonomie bewahrt, und das prägt sich auch noch im Absterben aus. Besonders deutlich ist der segmentale Tod bei den Abdominalsegmenten ausgeprägt. Im Thorax dagegen ist es zu einer Centralisation der einzelnen Segmente gekommen, womit auch eine Verminderung ihrer Autonomie eingetreten ist. Infolgedessen ist auch das segmentale Absterben hier mehr verschleiert und ähnelt in mancher Weise dem Tod der höheren Tiere. Hier sind dann auch die letzten Phasen des Todes schon verwischt, da die einzelnen Elemente nicht so scharf voneinander gesondert sind. Das Moment also, was uns den Tod im Abdomen so klar vor Augen führt und gewissermaßen erst sichtbar macht, nämlich der Kampf der proximalen gegen die gleichartig gebauten distalen absterbenden Segmente, fällt im Thorax fort. Hier tritt mehr der Kampf der einzelnen Organe gegen das Absterben in Erscheinung. Der Prozeß wird

dadurch gerade hier sehr viel interessanter, wie gleich gezeigt werden soll, wenn ich auf die histologischen Befunde an absterbenden Tieren eingehe. Es kann hier allerdings nur ein kurzer orientierender Abschnitt gegeben werden, da das umfangreiche Material noch weiterer Detailarbeiten bedarf. Namentlich sollen diese Befunde nach der experimentellen Seite erweitert werden, denn nur so können die sich abspielenden histologischen Prozesse einwandfrei geklärt werden.

Ich gebe zunächst einen kurzen Überblick über den normalen Bau von *Hydroides*. Äußerlich kann man schon eine aus 7 Segmenten bestehende thoracale Region unterscheiden, in der vorn die Kiemen und die Opercula stehen. Die Kiemenstrahlen sind in einer halbkreisförmigen Reihe angeordnet und liegen an jeder Seite des Mundes (Fig. 2). Sie dienen sowohl der Respiration als auch zur Herbeistrudelung der Nahrung vermittels ihrer Cilien. Die Kiemenstrahlen selbst stehen auf zwei halbkreisartigen blattartigen Hautfalten. Die Zahl der Kiemenstrahlen nimmt mit dem Alter der Tiere zu, ältere Tiere haben 14 an jeder Seite. Jeder Kiemenstrahl besteht aus einer Längsachse, die zwei Reihen von sekundären Fortsätzen trägt. Sämtliche Kiemenstrahlen haben auf ihrer Innenseite eine Flimmerrinne, die sich an der Innenseite der beiden Kopfkienträger zu einer gemeinsamen größeren Rinne vereinigen und nun direkt in die Mundöffnung hineinführen. Die sekundären Strahlen oder Pinnulae sind mit Sinnesorganen, den Tasthärchen, ausgestattet. Zwischen den Wurzeln der Kopfkienträger liegt dorsal auf einem erhöhten Wulst der unpaare Nephridialporus. Jederseits ist ein oberster Kiemenstrahl zu einem Operculum umgewandelt, der als Deckelapparat die Schale verschließt. Das eine funktionelle Operculum besteht aus einem nackten, langen Stab, der etwas nach hinten zu aus der Reihe der übrigen Kiemenstrahlen heraustritt (Fig. 1). Auf dem Stiel sitzt der Deckelapparat auf. Nach Eduard Meyer, dem ich in dieser Beschreibung hauptsächlich folge, haben wir in dem Operculum einen umgewandelten Kiemenstrahl zu sehen, an dem die Pinnulae rückgebildet worden sind. Der Bau der Achse stimmt noch mit dem der Kiemenstrahlen überein. Am Stiel des Operculums wie auch an den Kiemenstrahlen, ist häufig zur Stütze Kalk angelagert. Der eigentliche Deckelapparat ist keulenförmig gestaltet und trägt an seinem äußersten Ende zwei Reihen von ausgezackten Falten. Die Enden dieser so entstandenen ringförmig angeordneten Zacken sind hakenartig gestaltet, wodurch sie befähigt sind, alle möglichen im Wasser vorhandenen Substanzen zu ergreifen und mit in die Tube hineinzuziehen. In der Keule des Deckelapparats findet sich ein Blutschwellkörper, wodurch ein außerordentlich fester Verschluß der Röhre herbeigeführt werden kann.

Der Thorax trägt eine Reihe von Bildungen, die hier ebenfalls kurz beschrieben werden sollen. Etwa in der Transversalebene, wo sich die Kopfkriemenstützen befinden, erhebt sich am Vorderende des Thorax zu beiden Seiten, sowie neural umfassend der sogenannte Halskragen oder das Collare (Fig. 1—2). Man kann an ihm untere und seitliche Teile, den neuralen und lateralen Kragenlappen unterscheiden; letztere inserieren hinter den Kopfkriemenstützen und haben ein Paar breiter flügelartiger Fortsätze, die stets mehr oder weniger nach hinten umgeschlagen sind. Sie stehen in Verbindung mit der von beiden Seiten des Körpers von vorn nach hinten verlaufenden Thoracalmembran, in die sie kontinuierlich übergehen. Die Lappen stellen eine Hautduplicatur dar, in welcher sich ein dichtes Gefäßnetz befindet. Der neurale Kragenlappen inseriert am Vorderrande des ersten Somiten und ist nach hinten zu umgeschlagen. Bemerkenswert ist, daß in dem unteren Hautblatt sich mächtige, in das Innere des Körpers hineinragende Drüsenkörper befinden, die die vorderste Partie der noch zu besprechenden Bauchdrüsen bilden. Die Thoracalmembranen stellen zwei flügelartig ausgespannte Häute dar, die an der ganzen Reihe der Thoraxsegmente hinziehen, im Bau ähneln sie dem lateralen Teil des Halskragens. Bemerkenswert ist, daß die sehr reichlichen Blutgefäße und Nerven metamer angeordnet sind. Wie die Rückenhaut des Thorax, so ist auch die hämale Oberfläche der Brustmembran mit Flimmerhaaren dicht bedeckt.

Am Thorax sowohl wie am Abdomen befinden sich hämale und neurale Chätopodien, die sich aber vollständig verschieden verhalten: am Thorax sind die oberen Fußstummel mit Pfriemenborsten, die unteren dagegen mit Hakenborsten versehen, am Abdomen ist es gerade umgekehrt. Die hakenartigen Borsten treten in schmalen Flößchen auf und dienen zum Festhaften des Wurmes innerhalb der Röhre, die Pfriemenborsten sind namentlich am Thorax sehr stark ausgebildet (Fig. 1—2), der erste Somit bleibt frei von ihnen.

Auf der Unterseite des Körpers, zwischen den beiderseitigen Parapodien, sind polsterartige Segmentverdickungen bekannt, die als Bauchschilde bezeichnet werden. Charakteristisch für diese Gebilde ist ihr Zusammenhang mit einer unzähligen Menge von Drüsenschläuchen, die mehr oder weniger weit in die Leibeshöhle hineinragen und durch die Hypodermiszellen nach außen münden. Sie erstrecken sich über alle Thoraxsegmente, mit Ausnahme des ersten, und stellen scharf konturierte Polster von unregelmäßig sechseckiger Form dar, die durch intersegmentäre Querrinnen voneinander geschieden sind. Der Bauchschild dient zur Absonderung der Schale.

Von den inneren Organen sind besonders der Darm, das Gefäß-

system, die Nieren und Genitalorgane und das Nervensystem zu erwähnen. Über die beiden ersten Organsysteme kann kurz hinweggegangen werden. Der Darm beginnt mit einer Mundöffnung, die nach vorn zu gelegen ist und von einer oberen und unteren Lippe begrenzt wird. Letztere setzt sich seitlich, dort, wo sie mit den oberen medialen Kanten der Basalstücke der Kopfkien zusammenhängt, in ein Paar kurze, dicke Zapfen fort: die fühlerartigen Lippenfortsätze. Die Mundhöhle ist von einem Flimmerepithel ausgekleidet, das sich von dem Oesophagus bis in den Darm hinein erstreckt und auch auf die Innenseite der Lippen und Lippenzapfen und die Kopfkien übergreift. Der Darm ist von einem außerordentlich hohen Cylinderepithel (Fig. 3) ausgekleidet, das bei normalen Tieren dicht mit Secretkörnchen angefüllt ist. Er ist, wie das auch sonst bei Anneliden der Fall ist, an den Durchtrittsstellen durch die Dissepimente verengt.

Das Gefäßsystem ist von Claparède, Eduard Meyer und Haßwell genau untersucht. Es ist ein mächtiger Darmsinus vorhanden, der sich von hinten bis an die Grenze zwischen Mitteldarm und Oesophagus erstreckt. Das Blut wird aus ihm von hinten nach vorn in ein kräftiges Rückengefäß getrieben, dessen Wandungen in diejenigen des Sinus übergehen. Dicht hinter dem Hirn gabelt sich das Vas dorsale und bildet den Gefäßschlundring, dessen beide Äste an der Bauchseite in das Vas ventrale übergehen. Der obere Teil des Schlundringes gibt zwei große Gefäßstämme für die Kopfkien ab, die blind in den Pinulae endigen. Vom Vas dorsale und vom hämalen Abschnitte des Darmsinus gehen rechts und links intersegmentale Queräste ab, die in das Bauchgefäß einmünden. Unter sich sind diese metameren Gefäße mit longitudinalen Seitengefäßen verbunden. Dort wo im Thorax die metameren Gefäße in die Seitengefäße einmünden, entspringen wiederum kräftige, paarige metamere Gefäße, die in die Thoracalmembran übergehen. Die sich hier reich verzweigenden Gefäßästchen münden in Ampullen ein, die bei erfolglicher Systole das Blut wieder denselben Weg zurücktreiben. Alle Gefäße sind durchweg mit contractiven Wandungen versehen.

Ein besonderes Interesse verdienen die Excretionsorgane dieser Tiere. Hier tritt so recht die primitive Organisation des Abdomens gegenüber dem höher differenzierten Thorax hervor. Im Abdomen sind noch typische metamer angeordnete Segmentalorgane vorhanden, und zwar in allen denjenigen Segmenten, die Geschlechtsdrüsen, männliche oder weibliche, besitzen. Sie dienen zum Ableiten der reifen männlichen oder weiblichen Geschlechtsprodukte, haben also eigentlich mit Excretion nichts mehr zu tun.

Die eigentlichen Excretionsorgane sind im Thorax gelegen. Es

sind zwei mächtige Nierenschläuche vorhanden, die durch ein unpaares ectodermales Rohr durch den Excretionsporus nach außen münden. Die eigentlichen Nieren stellen paarige schleifenartige Schläuche dar, die vermittelt eines Flimmertrichters mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen.

Das Nervensystem besteht aus einem mächtigen oberen Schlundganglion, dem Hirn, dem unteren Schlundganglion und dem sehr zart ausgebildeten Strickleiternnervensystem. Das Hirn befindet sich zwischen den Wurzeln der beiden Kopfkienträger. Die Form ist im allgemeinen eine quergestreckte, die Hauptfasermasse stellt ein ziemlich breites, kurzschenkeliges, beinahe vertikal stehendes Hufeisen dar. Diese Fasermasse ist rings herum von verschiedenen starken Zellbelägen, den Ganglienzellen, umgeben. In den dicht gelegenen Ganglienzellen der unteren Teile des Darmes liegen seitlich die beiden Augengruppen dicht unter dem Hypoderm. Sie bestehen aus mehreren kleineren, je eine Linse enthaltenden Pigmenturnen. Vorn und median entspringen vom Gehirn die mittleren und äußeren Stirnnervenpaare, etwas mehr auswärts die äußeren Nervenstämmе der Kopfkien. Hinter der Augenregion liegt ein seitliches Hauptganglienpaar, das beiderseits drei Nerven aussendet: die inneren Nervenstämmе der Kopfkien, die Mund- und Oesophagealnerven. Die mittlere Partie der oberen Ganglienzellmasse wird nach hinten zu immer mächtiger und bildet die großen oberen und hinteren Gehirnlappen: von hier geht ein Nervenpaar aus, das sich gleich nach seinem Austritt zu einem dicken Stamme vereinigt, der den Gefäßnerven darstellt. Das untere Schlundganglion ist durch eine Schlundcommissur mit dem Hirn verbunden. Die Schlundcommissuren stellen eine direkte Fortsetzung der Hirnfasermasse dar. Sie treten aus den hinteren Seitenteilen der letzteren schräg nach unten und hinten aus. Ihre Außenseite ist von einer dünnen Ganglionzellschicht bedeckt.

Für das Bauchmark der Serpulaceen überhaupt ist charakteristisch, daß dasselbe aus zwei gesonderten Hälften oder Strängen besteht. In jedem Segment sind zwei Paar durch eine Quereommissur verbundene Ganglien vorhanden. Ihnen entsprechen zwei Paar Hautnerven. Der Abstand der beiden Stränge ist ein recht bedeutender. Namentlich im Thorax gehen sie von hinten nach vorn immer mehr auseinander. Die vorderen und hinteren Bauchmarksganglien des zweiten Segments sind auf beiden Seiten so zusammengezogen, daß keine Connective mehr zu sehen sind, so daß sie also jederseits eine kontinuierliche Ganglienneasse darstellen, die nur durch eine breite Quereommissur im hinteren Abschnitt des zweiten Segments miteinander verbunden sind. Die vom Bauchmark abgehenden Nerven gehen hauptsächlich an die Chaetopo-

dien, an den Bauchschild, das Collare und die Thoraxmembran, worauf hier jedoch nicht näher eingegangen werden soll.

Nachdem wir so im allgemeinen über den Bau von *Hydroides* orientiert sind, soll versucht werden, einen kurzen Abriss der histologischen Befunde an den sterbenden Tieren zu geben. Zunächst möge hier eine Reihe von Protokollen folgen über die wichtigsten und charakteristischsten Stadien des Absterbens.

Nr. 32. Am 2. April 1912 zeigt sich aus der Serie Nr. 2 ein Tier sehr schlaff. Die Kiemenstrahlen kommen nur außerordentlich langsam aus der Tube hervor und reagieren nur sehr schwach auf direkte Berührung. Im Abdomen ist eine Gefäßpulsation nicht mehr vorhanden. Auch die Bewegung des Darminhaltes stagniert vollständig. Im Thorax ist die Pulsation im Rückengefäß eine sehr unregelmäßige und

Fig. 1.

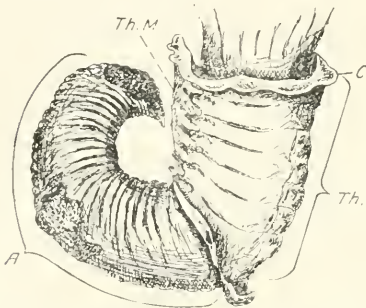


Fig. 3.

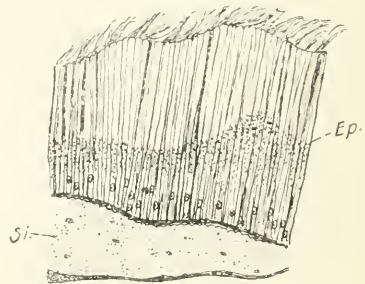


Fig. 1. *Hydroides pectinata* mit zwei Degenerationsstellen am Abdomen. Näheres s. Prot. Nr. 32. A, Abdomen; C, Collare; Th.M., Thoracalmembran. Vergr. Oc. 4. Obj. a*o.

Fig. 3. Normales Darmepithel aus dem Anfangsteil des Abdomens und Abdominalsinus, der mit Blut angefüllt ist. Ep., Epithel; Si, Sinus. Vergr. Oc. 4. Obj. E. (vergleiche Prot. Nr. 20*).

kaum wahrnehmbare. Am Abdomen fällt schon, äußerlich betrachtet, deutlich auf, daß die Segmentgrenzen sehr undeutlich geworden sind, namentlich in der hintersten Partie. In den letzten Abdominalsegmenten zeigt sich am Darm eine sich über drei Segmente erstreckende schwärzliche Verdickung; ein ebensolcher, aber nicht so starker Degenerationsherd findet sich einige Segmente weiter nach vorn (Fig. 1). Das Epithel über den Degenerationsstellen ist noch erhalten. Das Tier wird aus der Tube befreit, in Zenkerscher Lösung konserviert und in eine lückenlose Serie zerlegt. Die Untersuchung ergibt, daß der Blutsinus weitgehend degeneriert ist, namentlich die ihn gegen das Abdomen abgrenzende Wand ist an manchen Stellen vollständig verfallen (Fig. 5), an andern Stellen ist die Zellstruktur durchaus undeutlich geworden. In den Thoracalgefäßen sind noch keine nennenswerten Ver-

änderungen wahrzunehmen. Der Darm zeigt an den schwärzlich verfärbten Stellen weitgehende Zerfallsstadien, die lang cylindrischen Epithelzellen sind nicht mehr gegeneinander abgegrenzt. Sie sind mit klumpigem Detritus angefüllt, während sie sonst normalerweise feinkörnige Sekretkörnchen (Fig. 3) in sich bergen. Bemerkenswert ist, daß an der Basis der zerfallenen Epithelzellen sich eine dünne Lage sehr niedriger Zellen erhalten hat (Fig. 5), die einen embryonalen Zustand aufweisen und offenbar eine Regeneration anbahnen: eine Beobachtung, die noch eklatanter bei den folgenden Stadien aufgefunden wurde. Die Niere ist in ihrer vorderen Partie noch anscheinend normal gebaut. An dem auf die hinten gelegene Umschlagsstelle folgenden verdickten Schlauch sieht man schon Veränderungen auftreten, die aber erst bei weiteren Stadien deutlicher werden und dort besprochen werden sollen. Besonders auffällig sind nun die Veränderungen, die am Nervensystem auftreten. Die ersten Anormalitäten treten im Hirn und im unteren Schlundganglion auf, und zwar sind es besonders die sehr starken oberen und hinteren Hirnlappen, die in ihrem mächtigen Ganglienzellenbelag weitgehende Veränderungen aufweisen. Sie sind schon vorhanden bei Tieren, die nur insofern anormal sind, als sie schwach reagieren. Man kann im Verlauf der einzelnen Stadien eine ganze Reihe von vollständig zerfallenen oder in Zerfall begriffenen Ganglienzellen antreffen. Bemerkenswert ist, daß von dieser Partie des Hirnes gerade die Nerven für die Versorgung der Nieren und der Gefäße ausgehen. Auch im vorderen mediären Ganglienpaar, von dem die Nerven zu den Kopfkienmen ausgehen, befinden sich derartige Degenerationsherde, die gewöhnlich schon früher und noch stärker ausgeprägt sind. Auch bei unserm Tier sind diese beiden Degenerationsherde in ausgedehntem Maße zu konstatieren. In der centralen Fasermasse sind jedoch noch keine Veränderungen nachzuweisen.

Nr. 20x. Das Tier wird am 18. März außerhalb seiner Tube aufgefunden. Kiemenstrahlen und Thorax sind äußerlich normal, wenn auch die Reaktionsfähigkeit eine schwache ist. Das Abdomen ist jedoch nur noch zur Hälfte erhalten. Das Gefäßsystem arbeitet nur noch im Thorax einigermaßen normal. Ein eigentlicher Darminhalt ist nicht mehr vorhanden, jedoch scheint das Lumen, äußerlich betrachtet, von einer halbdurchsichtigen Degenerationsmasse erfüllt zu sein. Das Tier wird in Flemming konserviert. Die Schnittserie ergibt, daß der gesamte noch erhaltene Darm mächtige Umwandlungen erlitten hat. Das Darmepithel ist flach (Fig. 5), zum Teil kubisch geworden und erstreckt sich in dieser Form bis in den Oesophagus hinein. Im hintersten Teil des noch erhaltenen Abdomens liegen Detritusmassen, die sein Lumen fast vollständig anfüllen, jedoch noch eine teilweise Zellstruktur erkennen

lassen. Je weiter wir nun in der Serie nach vorn kommen, um so mehr erkennen wir, daß es sich hier um abgestoßene Darmzellen handelt. Etwa am Übergang vom Abdomen zum Thorax bekommt man Bilder, wo die gesamten Darmzelllagen in continuo sich ablösen (Fig. 4) und in das Lumen vorgeschoben werden. Gleichzeitig bahnen übrig gebliebene Epithelzellen die Bildung einer neuen Epithellage an. Wir haben also hier eine direkte Fortsetzung der bei Nr. 32 sich anbahnenden Erscheinungen vor uns. Daß vom Darmsinus hier nicht viel erhalten ist, ist nach vorigem selbstverständlich. Die Wände des Sinus sind collabiert, Blut ist kaum noch in ihm vorhanden. Die Nieren weisen namentlich in den hinteren Schleifen, vom Trichter an gerechnet, typische Zelldegeneration auf, die aber ebenfalls noch durch eine Regeneration kompensiert zu werden scheint. Die proximale Partie mitsamt dem ecto-

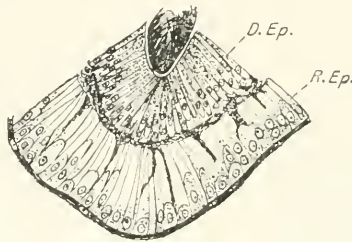


Fig. 4. Darmepithel aus derselben Region wie das vorige. Die cylindrischen Epithelzellen sind in der Mitte der Längsachse quer durchgetrennt. Der ins Lumen zugeschobene Teil degeneriert, die Cilien sind schon abgestoßen und verklebt. Der basale Epithelteil ist in Regeneration begriffen. *D.Ep.*, Degenerierendes Epithel; *R.Ep.*, Regenerierendes Epithel. Vergr. Oc. 4. Obj. E.

dermalen unpaaren Ausführungsgang ist anscheinend noch normal. Besonders deutlich prägen sich wieder die schon vorher erwähnten Degenerationsherde im Centralnervensystem aus. Hier sind aber auch schon deutliche Degenerationsherde in der centralen Fasermasse aufzufinden. Die Herde fallen sofort auf durch die Veränderung der Fasermasse in bräunliche bis schwarz-bräunliche Körnchenmassen, die unregelmäßig in der Faserpartie zerstreut liegen. Die bei dem Tier gewonnenen histologischen Befunde lassen den Eindruck aufkommen, daß das segmentale Absterben durch einen kräftig einsetzenden Regenerationsprozeß zum vorläufigen Stillstand gekommen ist.

Nr. 26 c. Das Tier wurde in der Serie Nr. I am 25. März aufgefunden. Es fiel durch seine außerordentlich schwache Reizfähigkeit auf, und die Untersuchung ergab dann auch, daß nur noch 19 Abdominalsegmente vorhanden waren, von denen die letzten aber schon in Degeneration übergegangen waren. Etwa in der Mitte des Abdomens zeigte sich am Darm ebenfalls noch ein kleiner Degenerationsherd.

(Konservierung: Flemmingsche Lösung.) Die Befunde sind im allgemeinen dieselben wie bei dem Tiere Nr. 20, wenn auch die Degeneration im Nervensystem noch eine weiter fortgeschrittene ist. Im Darm machen sich nur hier und da Epithelabstoßungen bemerkbar, die aber nicht immer von Regenerationsprozessen gefolgt werden.

Nr. 26 a. Das Tier wurde ebenfalls am 25. März in Serie I aufgefunden und lag außerhalb der Tube. Vom Abdomen sind nur noch 9 Segmente erhalten, in denen keine Circulation mehr zu beobachten ist (Fig. 2). Die Segmente machen auch in bezug auf ihren Epithelbelag einen degenerierten Eindruck, wie aus der Figur ersichtlich ist. Der Thorax jedoch macht äußerlich noch einen durchweg normalen Eindruck, nur das Collare und die Thoraxmembran sind ein wenig deformiert. Die Kiemenstrahlen jedoch und die Pulsation der Gefäße zeigen keine Anormalitäten, wenn man von der schwachen Reizbarkeit der Strahlen absieht. Das Interessante an diesem Tiere ist, daß es gerade in dem Moment beobachtet wurde, wie es im Begriff ist, seine schon im Absterben begriffenen Abdominalsegmente durch Autotomie abzuwerfen, wie das in der Fig. 2 zum Ausdruck kommt. Daß dieses tatsächlich eine Autotomie ist, wurde an andern Tieren bestätigt, wo dieser Prozeß schon abgelaufen war. Im übrigen gelten in bezug auf die histologischen Details die Befunde, die wir schon bei Nr. 26 c erhoben haben.

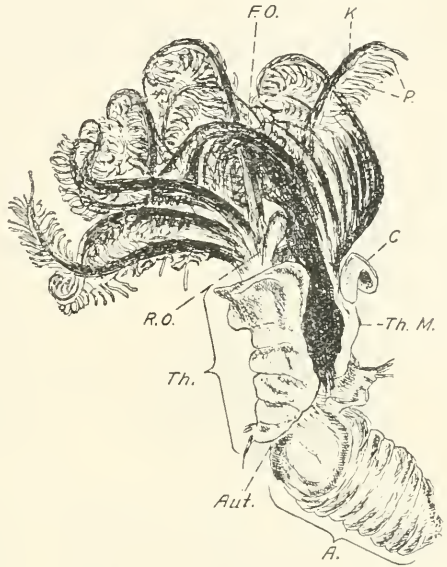


Fig. 2. *Hydroides pectinata* in Autotomie begriffen. Näheres s. Prot. Nr. 26 a. A. Abdomen; Aut. Autotomiestelle; C. Collare; K. Kiemenstrahl; F.O. Funktionelles Operculum; R.O. Rudimentäres Operculum; P. Pinnula; Th. Thorax; Th.M. Thoracalmembran. Vergr. Oc. 4. Obj. a*1.

Unmittelbar im Anschluß an das vorhergehende Stadium sei auch ein weiteres erwähnt, das am gleichen Tage konserviert wurde.

Nr. 26 b. Das Tier besaß etwa nur noch $3\frac{1}{2}$ Abdominalsegmente und hatte schon die Tube verlassen. An dem distalen Abdominalsegment hatte sich ein vollständiger Wundverschluß gebildet, so daß hier offenbar eine Regeneration angebahnt ist. Die Befunde an der Schnittserie fügen sich den vorher geschilderten Beobachtungen ein. Der

Darm zeigt gerade in den Abdominalpartien ein außerordentlich flaches Epithel, das aber eine stattgefundene Zellvermehrung anzeigt. Das Hirn weist bei diesem Tier starke und besonders gut ausgeprägte Degenerationszustände auf.

Nr. 28. Das Tier gehört wieder Serie I an und kam am 27. März zur Beobachtung. Es befand sich außerhalb der Tube und bestand nur noch aus 5—6 Thoraxsegmenten, von denen aber schon die letzten in Maceration übergegangen waren. Der Kreislauf ist außerordentlich schwach und nur noch eben wahrnehmbar. Die Kiemen sind, am lebenden Objekt betrachtet, histologisch noch gut erhalten. Die Form dagegen ist deformiert, die Kiemenstrahlen sind nach innen stark

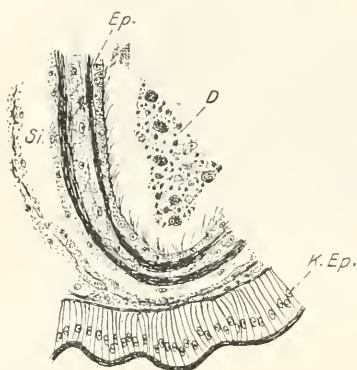


Fig. 5. Desgleichen (vgl. Prot. Nr. 28). Es ist nur noch ein sehr dünner Belag von Epithelzellen vorhanden. Im Lumen liegt Detritus, in dem noch einige Kerne zu erkennen sind. Der Abdominalsinus ist zusammengefallen und blutleer (vgl. Fig. 3). Die Wände sind degeneriert. *D.* Detritus; *Ep.* Epithel; *K.Ep.* Körper-epithel; *Si.* Sinus. Vergr. Oc. 4. Obj. E.

gekrümmt, die Pinnulae schlaff und mehr in parallelen Zügen zueinander angeordnet. Das Tier wird in Flemmingscher Lösung konserviert. Die Durchsicht der Schnittserien ergibt, daß der Darm in den letzten Segmenten vollständig zugrunde gegangen ist, es ist hier nur noch eine zerfallene Zellmasse vorhanden, in der noch einige Kerne wahrnehmbar sind. Im Oesophagealteile des Darmes ist ein ganz dünner Belag von Epithel noch vorhanden (s. Fig. 5), im Lumen liegen zerfallene Massen von Darmepithelzellen. In den vorderen Segmenten sind die Blutgefäßwände noch erhalten, doch ist die Struktur der zelligen Elemente verwischt.

Die Nieren sind ihrer Form nach noch normal, die Epithelauskleidung ist jedoch an sehr vielen Stellen vollständig zerfallen, im Lumen liegen dichte, schwarze Ballen von Detritus, die offenbar nicht mehr nach außen geschafft werden können, da der ectodermale unpaare Ausführungsgang ebenfalls schon an manchen Stellen zerfallen und zum Teil collabiert ist. Die Ganglienzellmassen am Hirn, an den größeren Nervenzügen, z. B. Schlundcommissur, und am unteren Schlundganglion zeigen alle Stadien des körnigen Zerfalls. Die Ganglienzellen erscheinen zuerst in bezug auf ihre Begrenzung geschrumpft, der Kern ist bläschenartig aufgetrieben, das Chromatin ballt sich unregelmäßig zusammen. Das Protoplasma zerfällt dann zuerst körnig, worauf

sich dann auch der Kern in seine Bestandteile auflöst. Die centrale Fasermasse, wie auch die größeren Nervenstämme, zeigen alle Stadien von mehr oder weniger weit fortgeschrittenen Degenerationsherden. Der Zerfall ist hier ebenfalls ein körniger. Mit diesem Tiere haben wir ein Stadium erreicht, wo der Zerfall, also der Tod, die lebenswichtigsten Segmente ergriffen hat und wo die gänzliche Auflösung unmittelbar bevorsteht. In der Regel ist die Lebensfähigkeit der Thoraxsegmente keine so große wie in dem eben beschriebenen Falle. Gewöhnlich findet schon mit der Degeneration der letzten übrig gebliebenen Abdominalsegmente der Tod und die gänzliche Auflösung der Thoraxsegmente statt, wie der folgende und letzte Fall darstellt.

Nr. 29. Vom Abdomen sind noch eine Reihe von Segmenten erhalten, deren Abgrenzung aber vollständig undeutlich geworden ist, so daß die Zahl nicht festgestellt werden konnte. Eigentliche Lebenserscheinungen waren an diesen Segmenten nicht mehr festzustellen. Selbst auf ziemlich starke Nadelstiche hin fand keine Kontraktion der Gewebelemente statt. Als lebend, im Sinne von schwach reaktionsfähig, konnten nur noch die Kiemenstrahlen und die Thoraxsegmente bezeichnet werden. Aber auch hier waren äußerlich schon Degenerationsanzeichen vorhanden. Die sonst beim lebenden normalen Objekt gut erkennbare Struktur der Strahlen mit den Pinnulae ist vollständig verloren gegangen. Letztere sind miteinander verklebt und hängen schlaff herunter. Am Thorax sind das Collare und die Thoracalmembran vollständig zerfallen. Von Darmbewegung und Gefäßpulsation ist keine Rede mehr. Diese Organe sind am lebenden Objekt in ihrer Struktur überhaupt nicht mehr zu erkennen. Trotzdem reagieren Thorax und Kiemenstrahlen noch auf starke Berührungsreize hin durch ganz schwache Zuckungen.

Das Tier wird in Eisessigsublimat konserviert und in Serien zerlegt. Der Befund ist ein überraschender. Ich schildere die Organe, soweit sie noch als solche bezeichnet werden können, in derselben Reihenfolge wie bei den vorigen Fällen. Der Darm ist, wenn man seine Lage nicht kennen würde, überhaupt nicht mehr als solcher zu erkennen. Er stellt einen dicken, unförmigen, cylindrischen Strang dar, der aus zerfallenen Zellelementen besteht, die die frühere Darmwand gebildet hatten. An Zellelementen sind darin nur noch wenige Kerne zu erkennen. Von Blutgefäßen ist überhaupt nichts mehr aufzufinden. Ebenso ist es mit den Nieren. Vom Hirn ist nur noch ein Teil der resistenteren Fasermasse zu erkennen. Deutlich ausgeprägt sind noch die ziemlich starken Muskelzüge, deren Struktur auch noch einigermaßen erhalten ist. Vom Epithel ist keine Spur mehr anzutreffen.

Bei einem derartigen histologischen Befund muß es wundernehmen,

daß überhaupt noch Reize auszulösen sind, eine schwache Spur von Leben also noch vorhanden ist. Offenbar haben wir hier das allerletzte Stadium der Auflösung vor uns, so daß mit diesem Befunde, der mir allerdings nur in einem Falle geglückt ist, die Serie der Todesphasen lückenlos geschlossen ist.

Der Befund gewinnt noch an Bedeutung, wenn ich bemerke, daß der Tod dieses Tieres vorausberechnet war. In den letzten Wochen der Beobachtungsperiode war ich imstande, Tiere nach ihrer Reizfähigkeit und ihrem äußeren Aussehen so weit zu beurteilen, um die Zeit ihres voraussichtlichen Absterbens genau angeben zu können. So war das Tier Nr. 29 am 29. März mit einigen andern isoliert worden. Schon am nächsten Tage war ein Tier davon fast vollständig aufgelöst, das andre dagegen ist das soeben geschilderte. Am letzten Beobachtungstage wurden noch im ganzen 21 Tiere isoliert, die meiner Beurteilung nach Todesanzeichen aufweisen mußten. Die Beobachtung am Totalobjekt ergab dann auch, daß 11 Tiere deutlich die vorhin geschilderten segmentalen Auflösungszeichen aufwiesen. An 10 Tieren jedoch ließ sich äußerlich nichts wahrnehmen. Einige der schon in Schnittserien zerlegten Tiere zeigten jedoch, daß auch hier schon typische Degenerationszustände vorhanden waren, die sich durchaus den beobachteten Befunden, namentlich in bezug auf die Degeneration des Nervensystems, einfügten. Daß die vorerwähnten Fälle nur besondere prägnante Fälle einer einheitlich abgelaufenen Beobachtungsserie darstellen, zeigt die folgende tabellarische Übersicht der beobachteten Tiere überhaupt.

Aus den nachstehenden Tabellen ergibt sich, daß im ganzen 560 Tiere beobachtet worden sind. Davon starben in Serie I pro Tag 0,2 % in Serie II 0,13 %, in Serie III 0,38 %, in Serie IV 0,34 %. Die Prozentzahlen dagegen der gesamten alternden Individuen, einschließlich der Toten, ergibt entsprechend 0,8, 0,44, 0,9 und 1,04 %. Es stirbt also im Durchschnitt bei *Hydroides pectinata* von 100 ausgesucht großen alten Tieren an jedem Tage etwa ein Individuum. Die Lebensdauer der Tiere läßt sich allerdings aus dieser Beobachtung nicht genau ersehen oder berechnen, jedoch können wir schließen, daß *Hydroides* weit über 1 Jahr alt wird. Das würde auch mit der Hauptfortpflanzungszeit, die nur einmal im Jahre ihren Höhepunkt erreicht, übereinstimmen.

Überblicken wir die gewonnenen morphologischen und histologischen Befunde bei den Todesstadien, so erhellt ohne weiteres, daß die erste Ursache des Absterbens in der beginnenden Degeneration des centralen Nervensystems zu suchen ist. Denn hier werden bei äußerlich sonst noch histologisch normalen Tieren die ersten Veränderungen angetroffen. Aus dieser Tatsache erklären sich auch zwanglos die wei-

Serie I. 150 Exemplare. Isoliert am 6. März. 1912.

Datum	Allgemeines	Leere Tuben	Befund am		Gesamt- zahl	Toten- zahl
			Thorax	Abdomen		
7. III. 12.	4 Tiere reag. auf äuß. Reiz schwach	—	Kiemcn einge- rollt, Mantel et- was zerknittert	—	4	—
8. III. 12.	desgl.	1 Tier maceriert	—	—	5	1
9. III. 12.	1 T. nahezu reizlos; 2 T. wenig reaktf.	1 Tier ohne Rest	—	—	4	1
11. III. 12.	2 T. schlaff	2 Tiere ohne Rest 1 Tier maceriert	—	—	5	3
12. III. 12.	3 - -	—	Teil mit Kranz abgeschnürt, aus der Tube ge- fallen	Abdominal- rest in der Tube	3	—
13. III. 12.	—	1 leere Tube 1 Tub. m. Rest	—	—	2	2
14. III. 12.	1 T. zieml. schlaff	—	—	—	1	—
15. III. 12.	—	—	—	—	—	—
16. III. 12.	Tier reagiert ganz schwach, liegt außer- halb der Tube	—	erhalten	maceriert	1	—
18. III. 12.	—	—	—	—	—	—
19. III. 12.	—	—	—	—	—	—
20. III. 12.	Tier reag. sehr schw. halb außerhalb der Tube	—	—	—	1	—
21. III. 12.	—	—	—	—	—	—
25. III. 12.	—	—	erhalten, bei ei- nem Tier Kie- menfäden ver- klebt	mehr oder weniger weit degeneriert	3	—
27. III. 12.	1 T. außerhalb der Tube. Nur 5—6 Thoraxsegmente erhalten	2 leere Tub. ohne Rest	5—6 Seg. erhal- ten, das letzte macer., Kreislauf ganz schwach wahrnehmbar, Kiemcn noch intakt	ganz abge- stoßen	3	2
31. III. 12.	—	1 leere Tube mit mace- riert. Inhalt	—	—	1	1
2. IV. 12.	3 T. schlaff	—	—	2 T. vorge- schritt. Ab- dominal- degeneration	3	—
9. IV. 12.	14 T. schlaff	—	—	—	14	—
Sa.: 40					10	

Anmerkung: Vom 29. III.—4. IV. 1912 6 Tiere schlaff, isoliert und getrennt beobachtet.

Serie II. 200 Exemplare. Isoliert am 8. März 1912.

Datum	Allgemeines	Leere Tuben	Befund am		Gesamt- zahl	Toten- zahl
			Thorax	Abdomen		
9. III. 12.	1 T. schlaff	3, schwarz- brauner De- tritus 1 ohne Rest	Bei 1 Tier er- halten	etwas macer.	5	4
11. III. 12.	1 T. wird bezeichnet, weil es schwach reagiert	1 - -	1 Tier ohne Kranz, auch sonst deformiert	maceriert, je- doch noch fast erhalten	6	1
12. III. 12.	Bezeichnetes Tier halbtot, fast reak- tionslos	—	erhalten	vollständig maceriert	2	—
13. III. 12.	1 T. schlaff	—	—	—	—	—
14. III. 12.	1 T. schlaff, Kiemen engerollt, Darm leer	1 ohne Rest	—	Darm leer, anormal	2	1
15. III. 12.	1 T. reagiert gar nicht, lebt noch ganz schwach	—	—	—	1	—
16. III. 12.	desgl.	—	normal	hinterer Teil des Abdomen geschwunden	1	—
18. III. 12.	1 T. außerhalb der Tube	—	—	desgl.	1	—
19. III. 12.	1 T. halb aus d. Tube, nur Kopf u. Thorax normal erhalten. Darmperistaltik u. Circul. nur im Tho- rax normal	—	—	Abdomen stark macer.	1	—
20. III. 12.	—	—	—	—	—	—
21. III. 12.	—	1 ohne Rest	—	—	2	1
24. III. 12.	—	1 - -	—	—	1	1
27. III. 12.	—	—	—	—	—	—
29. III. 12.	—	—	—	—	—	—
31. III. 12.	—	—	—	—	—	—
2. IV. 12.	Darm zeigt im Ab- domen kranke Stellen	—	—	—	2	—
4. IV. 12.	Darmruptur in der Mitte d. Abdomen	—	—	—	1	—
9. IV. 12.	3 T. schlaff	—	—	—	3	—

Sa.: 28 8

Anmerkung: Vom 29. III.—4. IV. 1912 5 Tiere (schlaff) isoliert und ge-
trennt beobachtet.

Serie III. 160 Tiere (besonders groß!). Isoliert am 14. März 1912.

Datum	Allgemeines	Leere Tuben	Befund am		Gesamt- zahl	Toten- zahl
			Thorax	Abdomen		
15. III. 12.	1 T. schlaff	9 ohne Rest	1 T. Kiemen- involution	—	10	8
16. III. 12.	2 - -	1 - -	1 T. Kopf-Th.- Rest außerhalb d. Tube	Abdominal- rest macer.	3	1
18. III. 12.	—	2 mit Kiemen- kopf-Thorax- Rest	—	—	2	2
19. III. 12.	—	—	—	—	—	—
20. III. 12.	1 T. liegt außerhalb d. Tube, reagiert sehr schwach	—	—	—	1	—
21. III. 12.	—	2 ohne Rest	—	—	—	2
25. III. 12.	1 T. schlaff	1 - -	—	—	2	1
27. III. 12.	—	—	—	—	—	—
30. III. 12.	—	1 mit Rest	—	—	1	1
2. IV. 12.	—	1 ohne Rest	—	—	1	1
9. IV. 12.	17 T. schlaff	—	—	—	17	—
Sa.:					37	16

Serie IV. 50 Exemplare (besonders groß). Isoliert am 17. März 1912.

Datum	Allgemeines	Leere Tuben	Befund am		Gesamt- zahl	Toten- zahl
			Thorax	Abdomen		
18. III. 12.	1 T. gelb-bräunlich verfärbt, Borsten isoliert	2 ohne Rest	ohne Tentakel	hinterer Teil fehlt	3	2
19. III. 12.	—	1 mit macer. Inhalt	—	—	1	1
20. III. 12.	—	—	—	—	—	—
21. III. 12.	—	1 ohne Inh.	—	—	1	1
25. III. 12.	1 T. schlaff	—	—	—	1	—
27. III. 12.	1 T. schwach be- zeichnet	—	—	—	—	—
29. III. 12.	obiges Tier isoliert	—	—	—	—	—
31. III. 12.	1 Tier schlaff	—	1 T. nur Kopf, Teil des Thorax stark macer.	Abdomen wurde in der zugehörenden, sonst leeren Tube gefunden. Hinterer Teil noch am besten erhalten	2	—
2. IV. 12.	—	—	—	—	—	—
4. IV. 12.	—	—	—	—	—	—
9. IV. 12.	4 Tiere schlaff	—	—	—	4	—
Sa.:					12	4

Anmerkung: 1 Tier isoliert und getrennt beobachtet.

teren, schon äußerlich sichtbaren Todesphasen, die ihren Ausdruck im segmentalen Absterben finden.

Betrachten wir zuerst den Tod der Abdominalsegmente. Wir müssen hier zwei Tatsachen berücksichtigen, zunächst die, daß den einzelnen Abdominalsegmenten eine große Selbständigkeit zukommt, dann aber auch, daß die Funktion der einzelnen Organe in den Segmenten in ihrer Koordination dennoch bei diesen Tieren von dem centralen Nervensystem abhängt. Nehmen wir nun einmal an, daß die Centren des Hirns, die die Gefäße innervieren, einer Degeneration unterliegen, so wird natürlich die Funktion der Gefäße zunächst eine anormale und damit die Blutzufuhr eine unregelmäßige. Davon werden in erster Linie die Abdominalsegmente getroffen, denn hier ist nur ein großer segmental eingeteilter Blutsinus vorhanden, der zu dem thoracalen Gefäße in direkter Beziehung steht. Wird also dieses thoracale Gefäß durch die Nervendegeneration geschwächt, so wird, da dieses Gefäß den Hauptanteil an der Pulsation hat, das Blut nur ungenügend in die entfernteren Partien des Abdominalsinus hineingetrieben. Mit dieser Blutumspülung des Darmes hängt aber dessen Funktion unmittelbar zusammen, und es ist daher erklärlich, daß der Darm in den abdominalen Partien in seiner Funktion gestört wird.

Diese Annahme wird tatsächlich gestützt durch die in den medianen und dorsalen Gehirnlappen zuerst auftretenden Degenerationsprozesse, und gerade von diesen Gehirnlappen geht auch der mächtige Gefäßnerv zu den thoracalen Blutbahnen ab. Gestützt wird die Annahme ferner dadurch, daß die Blutcirculation zuerst im Abdomen eine immer unregelmäßigere und schwächere wird und daß damit im Zusammenhange bald Darmdegenerationen auftreten. Diese Degenerationsprozesse gehen auch auf die Gewebe der einzelnen segmentalen Organe über, und so verfällt von hinten nach vorn her ein Abdominalsegment nach dem andern kontinuierlich dem Tode.

Aus der Degeneration der vorderen seitlichen Hirnteile erklärt sich auch die verminderte Reizfähigkeit der sehr sensiblen Kiemenstrahlen, denn sie werden von hier aus durch die Kiemennerven innerviert. Daß durch den Degenerationsprozeß im Hirn auch die gesamten übrigen Lebensfunktionen beeinträchtigt werden, ist selbstverständlich, kommt aber nicht äußerlich so klar zum Ausdruck. So ist uns also in der Degeneration des Hirns erstens ein Mittel in die Hand gegeben, das Absterben des Tieres von seinen ersten Phasen an verfolgen zu können, zweitens aber gibt es uns auch die Erklärung für den Prozeß des Absterbens. Wir haben also in der Möglichkeit, den Tod in seinen Einzelheiten zu verfolgen, zugleich ein wichtiges Hilfsmittel, seine Endursachen, soweit das in unsern Mitteln steht, kennen zu lernen. Dazu

muß uns das Experiment verhelfen, dem sich hier weite neue Perspektiven eröffnen. Vor allen Dingen ist es uns so möglich, den Tod in seinem Ablauf aufzuhalten, wie ich am Schluß durch einige Belege darzutun werde.

Durch das Experiment können wir also auch den Endursachen des Todes nahe kommen. Wenn wir nun auch in diesem Falle wissen, daß der Tod seine ersten Anzeichen in der Degeneration des Nervensystems hat, ein Befund, der vielleicht insofern nicht unwichtig ist, als auch bei senilen Menschen Atrophie der Ganglienzellen eine ständige Erscheinung ist, so ist doch nur das Problem damit weiter hinausgeschoben, wie wir das immer wieder in dem Streben nach der Naturerkenntnis erfahren müssen. Wohl können wir uns vorstellen, daß das am höchsten differenzierte Organ am ersten einer Abnutzung unterliegt und damit das Zugrundegehen des gesamten Organismus verursacht; einzusehen ist jedoch nicht, weshalb eine Regeneration hier nicht einsetzen sollte, wo wir doch sonst bei vielen Würmern wissen, daß ein abgeschnittener Kopf mit einem neuen Hirn regeneriert wird.

Eine immer wieder beobachtete Erscheinung ist, daß die Regenerationskraft der einzelnen Gewebelemente mit allen Mitteln dem Tode entgegen arbeitet. Wie wir gesehen haben, ist das Abdomen von *Hydroïdes* in hohem Maße regenerationsfähig; gehen nun die letzten Abdominalsegmente für sich zugrunde, so bahnen die vorhergehenden eine Regeneration an, die in den Fällen Erfolg haben kann, wenn die Degeneration im Gehirn einen Stillstand erfährt. Wird jedoch die Funktion der einzelnen Organe durch weitergehende Auflösung des Hirns immer mehr beeinträchtigt, so kann auch die angebaute Regeneration den Tod nicht aufhalten. Jedes Abdominalsegment ist nun gewissermaßen ein Individuum für sich, es hat eigne somatische sowohl wie Propagationszellen. Trotzdem ist es nur ein Teil des Ganzen, denn die Koordination der Funktionen seiner Organe erfolgt vom centralen Nervensystem aus. Ein Teil eines Abdomens kann seinesgleichen neu bilden, ein Kopf jedoch kann von einem Abdominalsegment nicht erzeugt werden. In gewissem Sinne haben die Abdominalsegmente daher ein eignes Leben, unabhängig vom Leben des gesamten Organismus. Auch ihr Tod ist daher ein selbständiger, ohne das Leben des gesamten Tieres zu gefährden.

Der Tod der thoracalen Segmente ist nicht mehr in dem Sinne segmental wie bei den Abdominalsegmenten. Der Thorax ist als solcher ein einheitliches Gebilde, wenn er auch äußerlich noch segmental gegliedert ist. Das zeigt sich schon darin, daß sämtlichen Thoracalsegmenten eine einheitliche Niere zukommt. Außerdem haben sie ein selbständiges Rückengefäß, das unabhängig vom Darm ist. Die

Auflösung geht auch hier noch im hinteren Teil schneller vor sich als im vorderen, jedoch ist der Prozeß ein vollständig einheitlicher, der auch ziemlich schnell abläuft.

Schon mehrfach wurde betont, daß die Regeneration namentlich im Abdomen dem Tode entgegenarbeitet. Mit einigem Erfolge geschieht das namentlich dann, wenn der vordere Teil des Individuums so reaktionsfähig geblieben ist, daß er die absterbenden Teile durch Autotomie abwerfen kann. Dadurch wird uns auch die weitverbreitete Erscheinung der Autotomie gerade bei Würmern erklärlich. Wenigstens können wir uns so diesen Vorgang entstanden denken. Bei vielen Würmern z. B. ist mit der Produktion und der Entleerung der Keimprodukte auch der Tod des ganzen Tieres verbunden, obwohl die vorderen Segmente für die Erzeugung dieser Produkte gar nicht in Betracht kommen. Eine Reihe von Würmern hat nun diesen Tod in der Weise überwunden, daß die Geschlechtssegmente, sobald sie reife Keimprodukte gebildet haben, einfach durch Autotomie abgeworfen werden, während die vorderen Segmente durch Regeneration die verlorenen ersetzen. Die abgeworfenen hinteren Geschlechtssegmente treiben sich noch einige Zeit im Meere herum (Palolowurm), entleeren dann ihre Geschlechtsprodukte und erleiden den Tod, dem sonst das ganze Tier unweigerlich verfallen war.

Wenn die abdominalen Segmente dagegen absterben, ohne daß sie abgestoßen sind, so werden auch natürlicherweise eine ganze Reihe von Zellgiften gebildet, die bei so wie so schon geschwächten Individuen sehr schwer ausgeschieden werden können und so den Tod beschleunigen. Viele Tiere helfen sich ohne Zweifel gegen diese tödlichen Wirkungen durch Autotomie, wie das z. B. bei *Hydroides* beobachtet wurde und wie man das auch beim Regenwurm häufig wahrnehmen kann. Sind bei letzterem z. B. die hinteren Körpersegmente durch tiefgehende Verletzungen oder sonst wie geschädigt, so findet stets eine Autotomie statt. Unterstützt man nun das Bestreben der Tiere, geschädigte Körperteile abzustoßen, indem man sie ihnen abschneidet, so müßte man bei *Hydroides* in vielen Fällen wenigstens noch das Leben verlängern können. Derartige Experimente wurden ausgeführt, indem im Absterben begriffene Abdominalsegmente, die ziemlich weit vorn in der noch gesunden Region lagen, abgetrennt wurden. Es trat dann in vielen Fällen eine Wundheilung und Regeneration ein, so daß in einem Falle das Tier noch 10 Tage die Operation überlebte und ein schönes, mehrere Segmente langes Abdominalregenerat gebildet hatte. Da dieses Tier bei der Operation nur noch die Hälfte seiner Abdominalsegmente besaß, so hätte es im Maximum nur noch etwa 3 Tage leben können. Einige weitere gleichartige Experimente bestätigten diesen Befund.

Der Versuch konnte jedoch der Kürze der Zeit halber nicht weitergeführt werden, da natürlich derartige Experimente erst am Schluß meines Aufenthaltes in Neapel, nachdem genügende Beobachtungstatsachen gesammelt waren, ausgeführt werden konnten.

So sehen wir also, daß ursprünglich Regeneration und Autotomie in inniger Beziehung zueinander stehen. Beide können bei niederen Tieren, und in gewissem Sinne auch bei höheren, als lebensverlängerndes Moment in Betracht kommen und sind insofern wichtig für die Erhaltung der Art, wie denn auch die Regeneration in sehr enger Beziehung zur Reproduktion steht.

Weitere interessante Ergebnisse werden sich ohne Zweifel ergeben, wenn man nachweislich dem Tode verfallene Tiere durch junges Gewebe oder Organe zu beeinflussen versucht. Das kann bei Würmern z. B. sehr einfach in der Art gemacht werden, daß man ein soeben in Degeneration begriffenes Gehirn mitsamt den ersten Segmenten entfernt und den Kopf eines jungen Tieres aufpfropft. Derartige Experimente sind natürlich nicht an *Hydroides* auszuführen, da die Tiere zu klein sind. Trotzdem habe ich es in der Weise versucht, daß die Stücke durch feine Glasfädchen in Kontakt miteinander gebracht wurden. Der Heilungsprozeß ist jedoch ein so langsamer, daß ein derartiges Experiment mir nicht vollständig geglückt ist, wenn auch die ersten Stadien der Anheilung beobachtet werden konnten. Es ergab sich hier ein günstiges Objekt in *Protula*, ein nahe verwandter Röhrenwurm, der sehr viel größer ist. Hier können exakte Nähte angelegt werden, und wie Vorversuche ergaben, erfolgt hier auch Heilung.

Obwohl ich mir vollkommen bewußt bin, daß das Todesproblem noch vollständig in seinen ersten Anfängen steckt, so ist doch wohl so viel sicher, daß es sich in gewissen Fällen als lösbar erwiesen hat. Vor allem sind hier weitere ausgedehnte Versuche nach allen Richtungen nötig. Für die gewonnenen Resultate, die ich in der Kürze dargetan habe, sprechen eine Reihe von Beobachtungen, die in andern Arbeiten auf ganz andern Gebieten und in vollständig andern Zusammenhänge, dennoch als vollständig mit meinen Befunden übereinstimmend, verwertet werden können. So teilte mir z. B. Herr Professor Eisig persönlich mit, daß er oft Würmern, an denen er experimentierte und ihm sehr viel lag, dadurch längere Zeit am Leben erhielt, daß er die schadhafte Stellen herauschnitt. In einer beträchtlichen Anzahl von histologischen Arbeiten findet man gelegentlich eine ganze Reihe von Angaben über anormale Zustände, namentlich soweit es sich um niedere Tiere handelte. Viele dieser Erscheinungen sind ohne weiteres als durch das natürliche Absterben bedingte Veränderungen aufzufassen. Genauer werde ich diese weit verstreuten Befunde, so weit sie mir in der

Literatur auffallen, bei weiteren ausführlicheren Arbeiten berücksichtigen.

Eine wichtige Bestätigung meiner Befunde liegt auch darin, daß die geschilderten Absterbestadien auch im soeben aus dem Golf heringebrachten Material gefunden wurden, und zwar sowohl bei *Hydroides pectinata*, deren Laichperiode erst in einigen Monaten normal eintrat, als auch bei *Hydroides uncinata*, die im April schon zu laichen begann.

So verlockend es auch ist, schon jetzt theoretische Erörterungen an die Befunde anzuknüpfen, so möchte ich doch diese vorläufig in den Hintergrund stellen. Unsre wichtigste Aufgabe wird sein, noch mehr Tatsachenmaterial anzusammeln. Vor allem müssen noch niedriger organisierte Tiere, etwa primitive Anneliden oder auch Nematoden, herangezogen werden. Als ein höher organisiertes Tier würde sich vielleicht *Ciona* eignen, ein Tier, das im Aquarium sich außerordentlich gut hält und sich auch dort gut fortpflanzt. Ein Hauptgewicht muß immer darauf gelegt werden, daß die Objekte klein genug sind, um eine bequeme Zerlegung in Schnittserien zu erlauben, anderseits müssen sie auch wieder groß genug sein, um sie für experimentelle Untersuchungen verwerten zu können. Durch die erstere Bedingung, die Kleinheit des Objekts, werden vorläufig unsre Studien auf Wirbellose beschränkt bleiben müssen, bis wir genug Anhaltspunkte gewonnen haben, um auch die Wirbeltiere heranziehen zu können. Ohne Zweifel wird es unter den Fischen, und namentlich unter den Amphibien, Formen geben, die keinen allzu langen Lebenscyclus haben. Vielleicht wäre hier in erster Linie an die tropischen Formen zu denken. Aber selbst wenn es nicht gelingen sollte, bei Wirbeltieren ein genügend kurzlebiges Tier aufzufinden, so ließe sich doch bei genügender Vorarbeit dieses Hindernis dadurch beseitigen, daß man ein sehr großes Beobachtungsmaterial zur Verfügung hätte. Eine weitere Schwierigkeit werden die mannigfach auftretenden krankhaften Veränderungen darbieten, die oft sehr schwer von wirklichen Alterserscheinungen zu trennen sein werden. Alle diese Hindernisse können nur dadurch behoben werden, daß wir genügend Richtlinien gewinnen, um auch ein an und für sich ungünstiges Objekt erfolgreich bearbeiten zu können.

Betrachten wir das Todesproblem vom rein biologischen Standpunkt, so wird natürlich die Kardinalfrage sein, welche Rolle das Absterben im Lebenscyclus der Organismen spielt. Die bisherige Forschungsrichtung hat sich hauptsächlich damit beschäftigt, die Organismen in ihrer Entwicklung, in ihrem Bau und in ihren Lebenserscheinungen kennen zu lernen. Alles das sind in letzter Linie Mittel zur Erkenntnis des Lebens. Die Methode dieser Forschung in bezug auf

das Lebensproblem ist im großen und ganzen die der Synthese, abgesehen von der experimentellen Morphologie oder der Entwicklungsmechanik, die schon mit Erfolg die analytische Methode angebahnt hat. Auch die Erforschung des Todes kann nur durch die kausal-analytische Methode befördert werden. In dem allmählichen Verfall eines Organismus, der zum Tode führt, haben wir ohne weiteres eine fertige Analyse schon vor uns. Es bleibt uns nur noch übrig, ihre Resultate für unser Problem auszuschöpfen, d. h. durch die Synthese die gewonnenen analytischen Einzeltatsachen wieder aufzubauen, um so über das Todesproblem hinaus weitere Grundlagen für das Verständnis des Lebens oder wenigstens der Lebensprozesse zu gewinnen.

Literaturverzeichnis.

- Ausgedehntere Literaturangaben werden in den ausführlichen Arbeiten folgen.)
 Claparède, E., »Les annélides chétopodes du Golfe de Naples.« Mém. Soc. Physiq. H. N. Genève. Tom 17. 1864. Suppl. ibid. 20. 1870.
 —, Recherches sur la structure des annélides sédentaires. Genève 1873.
 Hempelmann, »Nereis dumérlii«. Zoologica 25 Bd. Heft 62.
 Korschelt, E., Versuche an Lumbriciden und deren Lebensdauer im Vergleich mit andern wirbellosen Tieren. Verh. d. Deutsch. Zool. Gesell. 1906.
 Lancaster-Ray, »Comparative Longevity.« 1870.
 Metchnikoff, E., »Prolongation of Life.« 1908.
 —, »Studien über die Natur des Menschen.« Leipzig 1904.
 Meyer, Eduard, »Studien über den Körperbau der Anneliden.« Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. VII. 1886—87, Bd. VIII. 1888.
 Minot, Ch. S., »The Problem of Age, Growth and Death.« 1908.
 Morgan, Evolution and Adaptation. 1908.
 Rau, Phil. and Nellie, »Longevity in Saturniid Moths: An experimental Study. The Journ. of Exp. Zool. Vol. 12. No. 2. 1912.
 Soulier, Etudes sur quelques points de l'anatomie des Annélides tubicoles de la région de Cette.« Travaux Inst. Zool. de Montpell. 1891. Mém. No. 2. 310/11.
 Weismann, A., »Aufsätze über Vererbung.« Jena 1892.
 —, Über die Dauer des Lebens. Jena 1882.
 Zeleny, Ch., »Compensatory Regulation.« Jour. of Exp. Zool. Bd. II. 1905.

4. Beiträge zur Hydracarina-Fauna der Umgebung von Lunz (Niederösterreich) III.

Von Dr. C. Walter.

(Zoologische Anstalt der Universität Basel.)

eingeg. 3. Juni 1912.

6. *Lebertia cognata* Koen.

Verschiedene Exemplare dieser Species konnten mit solchen von mir im Partnunersee erbeuteten verglichen werden. Sie stimmten miteinander gänzlich überein und wichen vom Typus¹ nur in wenigen Punkten ab. Die Linierung der Haut, von der der Autor spricht, ist

¹ Koenike, F., Acht neue *Lebertia*-Arten usw. Zool. Anz. XXV. 1902. S. 612.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Harms W.

Artikel/Article: [Beobachtungen über den natürlichen Tod der Tiere.
117-145](#)