

Fünfundneunzig Thesen über den  
phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung  
der Centralteile des Blutgefäßsystems der Tiere.

Von  
Arnold Lang.

In einer ausführlichen, „Beiträge zu einer Trophocoeltheorie“ betitelten, Abhandlung, die in der „Jenaischen Zeitschrift“ erscheint, versuche ich unter anderem folgende Thesen, unter möglichst vollständiger Benutzung der umfangreichen Literatur, einlässlich zu begründen.

**A. Annelida.**

1.

Die metamer und paarig angeordneten Sackgonaden der Annelidenvorfahren erhielten, bevor sie zum typischen Gonocoel wurden, die erweiterte Bedeutung von Geschlechtszellen-Behältern; ihre Epithelwand wurde, vielleicht anfangs bloss zum Zwecke der Entleerung der Geschlechtsprodukte durch die Gonodukte, kontraktil.

2.

In dem Masse, als sich die Sackgonaden zu Gonocoelsäcken erweiterten, trat das primäre Trophocoel zurück, d. h. die metameren, zwischen die Gonocoelsäcke eingekeilten, Darmdivertikel des Gastrocoels verkürzten sich und schwanden, an ihrer Stelle einen Raum zurücklassend, der sich mit aus dem Darm diffundierender ernährender Flüssigkeit füllte. Dieser Raum war der erste Anfang des Blutgefäßsystems.

3.

Das Blutgefäßsystem bestand also in seinen ersten Anfängen a) aus dem Darmsinus, einem mit ernährender Flüssigkeit

sich füllenden Spaltraum zwischen der epithelialen Wand des röhrenförmig gewordenen Darmes und der kontraktilen Coelomwand, b) aus ringförmigen Septalsinussen, d. h. Spalträumen zwischen den Wänden der aufeinanderfolgenden Gonocoelsäcke. Dazu kamen noch hinzu c) Mesenterialsinusse, d. h. Verlängerungen des Darmsinus in sagittaler Richtung zwischen die Gonocoelsäcke der rechten und der linken Seite.

## 4.

Die weitere topographische Entwicklung des Gefäßsystems war beim ersten Auftreten desselben gleichsam vorgezeichnet. (E. Meyer)

## 5.

Das Blutgefäßsystem ist ein Schizocoel im Sinne Huxleys, das zuerst durch Auseinanderweichen der anfänglich nahe aneinanderliegenden Epithelwände des Gastrocoels und des Gonocoels auftrat. Es ist möglich, dass sich hierzu noch andere periphere Schizocoelräume in vom Darm und vom Gonocoel entfernten Geweben des Körpers hinzugesellten. Bei den Anneliden spielen sie jedenfalls kaum eine nennenswerte Rolle.

## 6.

Für die Annahme, dass das Blutgefäßsystem phylogenetisch ein Ueberrest des Blastocoels sei, liegen weder vergleichend anatomische noch hinreichende vergleichend ontogenetische Gründe vor.

## 7.

Ob und in welcher, jedenfalls sehr geringen, Ausdehnung sich zwischen den aufeinanderfolgenden und zwischen den beidseitigen Gonocoelsäcken und ferner zwischen diesen und dem Epithelrohr des Darmes Muskulatur und Bindegewebe der parenchymatösen Vorfahren (also primäres Mesenchym) erhielt, ist zur Zeit wegen der Discrepanz der ontogenetischen Befunde nicht zu entscheiden.

## 8.

Die Bildung der pericoelomatichen und periintestinalen Haemocoelspalten wurde wahrscheinlich durch die zunehmende Kontraktilität der Gonocoelwände bedingt und gefördert.

9.

Die Kontraktionen der Gonocoelwände, welche von Anfang an eine zunächst schaukelnde Bewegung der Haemolymphe hervorrufen mussten, konnten sich immer mehr und immer spezieller in den Dienst dieser Blutbewegung stellen.

10.

Die äussere Wand der Gonocoelsäcke blieb ab origine mit der Körperwand verwachsen. Durch zunehmende Verwachsung der Wandungen der aufeinanderfolgenden Coelomsäcke, der gegenüberliegenden Coelomsäcke der rechten und linken Seite (Bildung der Septen und Mesenterien), ferner durch Verwachsung der medialen Wand der Gonocoelsäcke mit dem Epithelrohr des Darms wurde die Flut der ernährenden Haemolymphe, welche die ganzen inneren Oberflächen der Gonocoelsäcke und die ganze äussere Oberfläche des Epithelrohres des Darms bespülte, eingedämmt, in bestimmte Bahnen gelenkt, kanalisiert. Diese Kanäle sind die Blutgefässe.

11.

Das erste Gefäss, das sich wahrscheinlich vom Darmblutsinus sonderte und selbständig wurde, war das im ventralen Mesenterium verlaufende Bauchgefäss. Mit dessen Sonderung wurde das Zurückströmen des im Bauchsinus nach vorn getriebenen Blutes und damit zum ersten Male eine Zirkulation ermöglicht.

12.

Die echten Blutgefässe haben ab origine keine anderen Wandungen als 1) die Gonocoelwandung und 2) die Epithelwand des Darmes.

13.

Die von der Gonocoelwandung oder der Darmwandung entlehnten Epithelien, welche die Blutgefässe begrenzen, kehren also der Blutgefässlichtung ihre Basis zu.

14.

Die histologische Differenzierung der Coelomwand erfolgte, soweit nur ihre Kontraktilität in Betracht kommt, wahrscheinlich in folgenden Hauptetappen:

a) Anfänglich waren die somatischen Coelothelzellen in grosser Ausdehnung selbst kontraktile, ähnlich wie dies bei den Endothelzellen des embryonalen Herzens und der Hauptgefässe bei Wirbeltieren der Fall ist.

b) Dann differenzierten sich die kontraktile Muskelzellen zu Epithelmuskelzellen, deren kontraktile Fibrillen wahrscheinlich ursprünglich, wie das bei den Muskelfasern in der Wand von Blasen so häufig der Fall ist, nach den verschiedensten Richtungen angeordnet waren. Bei einseitiger Differenzierung der kontraktile Substanz, wie sie in einem Muskelepithel meist stattzufinden pflegt, wurden die Muskelfibrillen selbstverständlich an der Basis des Epithels gebildet.

c) Es trat dann vielfach der Vorgang der Delamination ein. Die anfänglich einschichtige Coelothelwand spaltete oder differenzierte sich in zwei Lamellen 1) die innere, das sogenannte Endothel der Leibeshöhle mit seinen verschiedenartigen Bestandteilen und 2) die äussere, das Muskelepithel oder die Muskelschicht. Im Muskelepithel verharren die kontraktile Fibrillen selbstverständlich an der Basis.

## 15.

Da die Coelomwand, da wo nicht auch das Darmepithel beteiligt ist, ausschliesslich die Wand der Blutgefässe bildet, deren Lichtung sie ihre Basis zukehrt, so wäre zu erwarten, dass sich speziell an der Wand der Blutgefässe, die nämlichen Etappen wiederholen, wie überhaupt an der gesamten Coelomwand. Wir hätten dann

1) Gefässe mit einfacher nicht kontraktile Coelothelwand, die Basal- oder Grenzmembran des Epithels dem Lumen zugekehrt;

2) Gefässe mit kontraktile Coelothelwand, wobei die Epithelzellen selbst kontraktile sind;

3) Gefässe mit zweischichtiger Coelothelwand in folgender Schichtenfolge a) aussen das Endothel der Leibeshöhle und b) innen die Muskelschicht oder das Muskelepithel mit der der Gefässlichtung zugekehrten Basalmembran. Bei einseitiger Differenzierung der kontraktile Substanz entwickelte sie sich selbstverständlich an der der Lichtung der Gefässe zugekehrten

Basis der Zellen, d. h. unmittelbar ausserhalb der Basalmembran. Tatsächlich zeigt die Wand der verschiedenen Gefässe der Annelida diese drei Hauptformen ihrer histologischen Differenzierung.

16.

Unsere Haemocoeltheorie hat somit für ein eigenes und echtes, der Gefässmuseularis innen anliegendes Gefäss epithel (Endothel) keinen Platz. Wenn endothelartige Bildungen vorkommen, so handelt es sich um ein diskontinuierliches Pseudoepithel, dessen Ursprung noch ganz dunkel ist. Vielleicht stellt es als primäres Mesenchym einen Rest des ursprünglichen parenchymatösen Füllgewebes dar, vielleicht ist es sekundäres Mesenchym.

17.

Die Bildung der kontraktiven Gefässwände ist nur ein spezieller Fall der allgemeinen exotropischen Entfremdung der gesamten Muskelsehieht der Gonocoelsäcke, welche zum grossen Teil durch die in These 10 erwähnten Verwachsungen hervorgerufen wurde, die den Gonocoelsäcken den Stempel der sekundären Leibeshöhle aufdrückten.

18.

Die äussere parietale Muskelsehieht der Coelomsäcke wurde, indem die Hautmuskulatur der parenchymatösen Stammform immer mehr zurücktrat, zur Körpermuskulatur der Anneliden, mindestens zur Längsmuskulatur.

19.

Die innere viscerale Muskelsehieht der Coelomsäcke wurde, indem sie mit der Epithelwand des Darmes verwuchs, wobei vom ursprünglich trennenden Darmsinus das Darmgefässnetz erhalten blieb, zur Muskulatur des Darmes.

20.

Dass die Darmmuseularis ursprünglich dem Darmepithelrohr fremd ist, erhält eine interessante Illustration durch die vielfach beobachtete Tatsache, dass ihre Kontraktionswelle bei den mit einem Darmblutsinus ausgestatteten Polychaeten antiperistaltisch verläuft. Sie dient hier nur als propulsatorischer Apparat des vom Darmsinus in das Rückengefäss strömenden Blutes.

## 21.

Die antiperistaltische Bewegung der Muskelwand des Darmblutsinus (der visceralen Muskelschicht der Gonocoelsäcke), die sich in die von hinten nach vorn verlaufende Kontraktionswelle des Rückengefässes fortpflanzt, welches selbst nur eine vordere medio-dorsale Fortsetzung des Blutsinus ist, hatte vielleicht ursprünglich den Sinn, die im resorbierenden hinteren Abschnitt des Darmes gewonnene ernährende Flüssigkeit auch dem vorderen Körperteile zu gute kommen zu lassen. Das innere Flimmerkleid des Darmes besorgte allein die analwärts gerichtete Fortbewegung des Darminhaltes.

## 22.

Die medioventrale Muskelwand der Coelomsackpaare erhielt sich bei gewissen Anneliden partiell als Muskulatur des Bauchmarkes.

## 23.

In den übrigen Bezirken der Gonocoelwände, welche durch Verkleben mit benachbarten Coelomwänden die zweiblättrigen Septen und Mesenterien lieferten, wobei die Lichtungen der Blutgefässe ausgespart blieben, reduzierte sich die Muskelschicht beträchtlich mit Ausnahme derjenigen Partien, die sich als innere Muscularis der Coelothelwandungen der kontraktilen Blutgefässe und Herzen erhielten.

## 24.

Der Theorie nach muss das, als wichtiger Rest des Darmblutsinus zurückbleibende, Darmgefässnetz ursprünglich aus einfachen Rinnen zwischen Muscularis und Epithel des Darmes bestanden haben.

## 25.

Der Theorie gemäss muss das Gefässnetz der Gonodukte und Nephridien ursprünglich aus einfachen Rinnen zwischen deren Epithelwand und dem Coelothelüberzug bestanden haben.

## 26.

Indem sich solche Rinnen, welche das Coelothel an seiner äusseren (basalen) Oberfläche durchfurchen, abschnüren, entstehen Coelothelröhren, d. h. Gefässe, die ihre Basalmembran (die Intima) der Gefässlichtung zukehren. Solche Röhren

bricus) die Mesodarmblasen noch weit von der dorsalen Mittellinie entfernt. Wenn trotzdem zur selben Zeit die Anlage des Rückengefäßes als ein Abschnitt des Darmblutsinus auftritt, so kann das nur paarig und am oberen Rande der Splanchnopleura an jenen Bezirken geschehen, welche später über dem Darm zusammenwachsend das dorsale Mesenterium liefern. Es fließen dann die beiden von Splanchnopleura und Darmepithel begrenzten Lumina der Rückengefäßanlagen erst sekundär zu der einheitlichen Lichtung zusammen.

## 30.

Die prädestinierten Stellen für die Hauptgefäßschlingen sind die intersegmentalen Septen.

## 31.

Die prädestinierten Stellen für die an die Körperwand verlaufenden Gefäße sind die Mesenterien, insonderheit ihre Kreuzungslinien mit den Septen.

## 32.

Frei im Coelom verlaufende Gefäße entstehen a) durch Schwund der Septen und Mesenterien, wobei sich nur ihr die Gefäßwandungen bildender Teil erhält; b) durch Ausbuchtung der Gefäßwand, d. h. Einbuchtung der betreffenden Coelomwand in die Lichtung des Coeloms und selbständiges Fortwachsen solcher Aus- resp. Einstülpungen.

## 33.

Nach der Theorie ist das Vorkommen eines Cilienkleides in einem echten Blutgefäß sozusagen ein Ding der Unmöglichkeit, auch dann, wenn eine Muscularis fehlt; denn die coelotheliale Gefäßwand kehrt dem Lumen des Gefäßes morphologisch ihre Basalfläche, nicht ihre freie Oberfläche, zu.

## 34.

Periviscerale Hohlräume, die mit einem Cilienkleide ausgestattet wären, stünden daher im dringenden Verdachte, Abteilungen des Coeloms oder abgeschnürte Ausstülpungen des Entoderms oder Einstülpungen des Ektoderms zu sein.

## 35.

Die von einem echten Endothel ausgekleideten kontraktilen Ampullen und Seitengefäße der Hirudineen gehören nicht

können sekundär vom übrigen Coelothel coelendotropisch überwuchert werden.

27.

Die ursprüngliche Form der beiden longitudinalen Hauptgefäßstämme (des Rücken- und des Bauchgefäßes) ist demnach die von nach der Seite der Epithelwand des Darmrohres offenen Rinnen zwischen den zur Bildung des dorsalen, resp. ventralen Mesenteriums konvergierenden medialen Coelomwänden.

Das Rückengefäß und das Bauchgefäß sind — gewissermassen prädestinierte — mediodorsale resp. medioventrale Reste des Darmblutsinus.

28.

Da das Darmepithel sich erfahrungsgemäss bei den Coelomaten nirgends zu einem Muskelepithel differenziert, ergiebt sich für die Muscularis, welche die longitudinalen Hauptgefäßstämme innen auskleidet, von selbst folgendes zwiefache Verhalten:

a) Wenn die Gefäßstämme noch gegen die Epithelwand des Darmes zu offene Rinnen zwischen den beiden Lamellen der Mesenterien sind, so ist auch ihre Muskelwand nur eine Rinne, nur ein Trog, dessen Oeffnung eventuell vom Darmepithel verschlossen wird. Die Ringmuskulatur bildet in diesem Falle Halbringe, die (wie die Reifen beim Croquetspiel) ihrer Unterlage, dem Darmepithel, aufgepflanzt sind.

b) Erst dann, wenn diese Gefäßstämme sich gänzlich vom Darm emanzipieren, so dass ihr Lumen vollständig von den beiden Lamellen der Mesenterien umgrenzt wird und sie aus Trögen zu Röhren werden, wird auch die Muscularis zu einer kontinuierlichen inneren Auskleidung, ihre Ringmuskelfasern zu geschlossenen Ringen.

29.

Die paarige Anlage des Rückengefäßes bei gewissen Oligochaeten ist ein mit dem Auftreten von viel Nahrungsdotter in Zusammenhang stehender sekundärer Bildungsmodus. Zur Zeit, wo bei andern Anneliden die Coelomblasen über dem Darm schon zusammengestossen sind, aber als Lücke gegen den Darm zu das Lumen des Rückengefäßes (mediodorsaler Abschnitt des Darmblutsinus) offen gelassen haben, sind bei jenen Oligochaeten z. B. Lum-



zum Haemocoel, sondern sind Abschnitte des echten Coeloms mit äusserer Muscularis, die im Dienste der eigenen Kontraktilität dieser Organe steht. Die Gnathobdelliden haben überhaupt kein echtes Blutgefäßsystem (Oka).

36.

Zu den endotropischen Bildungen der Coelomwand, (Lymphdrüsen, Phagocytärorgane, Lymphkörperchen u. s. w.) gesellen sich analoge exotropische hinzu, die sich vielfach in die Lichtung der Gefässe hinein produzieren.

Solche exotropische Bildungen, gleichsam Coelothelhernien, sind die Herzkörper, die Klappen und verwandte Zellwucherungen; sie entsprechen den endotropischen Phagocytär-Chloragogen- und Lymphoidorganen der Gonocoelwand.

37.

Die Haemocyten sind wahrscheinlich exotropisch sich loslösende Gebilde der coelothelialen Gefässwände, resp. lokalisierter cytogener Stellen (Klappen etc.), ähnlich wie die Lymphocyten endotropische Abkömmlinge der Coelomwände sind. Die oft weitgehende Uebereinstimmung zwischen Haemocyten und Lymphocyten beruht auf dem gemeinsamen Ursprung aus demselben Mutterboden. Es ist demnach nicht so sehr auffällig, dass bei reduziertem Hämocoel die Coelomwand auch gefärbte Lymphocyten (Erythrocyten) liefern kann.

38.

Zu der Kategorie der exotropischen Bildungen der Coelomwand gehört auch das Botryoidalgewebe der Hirudineen. Es dürfte mit dem Namen „retroperitoneales Chloragogen“ ziemlich zutreffend charakterisiert sein.

39.

Es existieren zur Zeit keine Belege für die Annahme, dass die Haemocyten von primären mesenchymatösen Wanderzellen abstammen.

## B. Prosopygia.

40.

Alle Prosopygier, mit Ausnahme der Bryozoa, besitzen ein echtes Haemocoel, dessen Morphologie, abgesehen von der fehlen-

den oder stark reduzierten Metamerie, mit der des Haemocoels der Anneliden übereinstimmt.

## 41.

Bei den Sipunculacea ist das Haemocoel nur durch den Darmblutsinus repräsentiert. Die sogenannten Gefässe der Schlundgegend der Sipunculaceen (Rückengefäss, Bauchgefäss, Ringgefäss, Tentakelgefässe), die mit einem echten wimpernden Epithel ausgekleidet sind und eine äussere Muscularis besitzen, gehören nicht zum Haemocoel, sondern sind, ähnlich wie die Seitengefässe der Hirudineen, kontraktile, kanalartige Bildungen des echten Coeloms. Mit dem Haemocoel (Darmblutsinus) stehen sie nicht in offener Kommunikation. Sie sind den coelomatischen Tentakelsinussen der Bryozoa, Phoronidea und Brachiopoda homolog.

## 42.

Die Verhältnisse der Phoronidea zeigen auf das schönste, dass alle Hauptgefässe nur Ausfaltungen der Muskel- und Peritonealwand des Darmes (genauer des Darmblutsinus) sind, die sich vollständig oder unvollständig abschnüren können. Die beiden Hauptgefässe zeigen dieselben Beziehungen zu den Mesenterien und zum Darmblutsinus (Darmgefässnetz) wie das Rücken- und das Bauchgefäss der Anneliden. Auch das Rückengefäss der Brachiopoden wird als ein zwischen den beiden Blättern des Mesenteriums (Coelomsackwandungen) gelegener Spaltraum betrachtet.

## 43.

Die Wandungen der grösseren Gefässe der Brachiopoden sind durch eine relativ dicke Intima (Stützlamelle) ausgezeichnet. Diese ist nur eine lokale Differenzierung des Stützgewebes von knorpelartiger Konsistenz, das überall, wo die Coelomwandungen aneinander oder an das Darmepithel oder an das Körperepithel anstossen, stark entwickelt ist und den Grenz- und Basalmembranen anderer Tiere entspricht.

## 44.

Die Brachiopoden sind für unsere Theorie von ganz besonders hervorragender Bedeutung, weil 1. ihr Coelothel noch beim erwachsenen Tier ein aus Epithelmuskelzellen bestehendes, zugleich bewimpertes, Muskelepithel ist und

2. weil die Muskelfasern der Herzwand Platten oder Fasern kontraktiler Substanz sind, die zu Coelomepithelzellen gehören. In beiden Fällen gehören die Fasern kontraktiler Substanz der, mit Bezug auf die Lichtung des Coeloms, nach aussen gerichteten Basis der Coelothelzellen an, sind jedoch vielfach in die verdickte Basalmembran (Stützlamelle) selbst verlagert.

45.

Es ist, gestützt auf Beobachtungen verschiedener Autoren, die Vermutung zulässig, dass das in den Hauptgefässen von Brachiopoda und Phoronidea an der Innenseite der Intima (Stützmembran) beschriebene Endothel ein diskontinuierliches Pseudo-Endothel und nicht ein ununterbrochenes, echtes Gefäss epithel ist.

### C. Arthropoda.

46.

Gegenüber den Anneliden zeigt die Entwicklung der wichtigsten Bestandteile des Mesoderms, wie es scheint, bei den meisten Arthropoden den wichtigen Unterschied, dass das Geschlechtszellen-Mesoderm sich sehr frühzeitig vom somatischen Mesoderm sondert und dass seine Anlagen bisweilen schon vor der Anlage der Keimblätter im embryonalen Zellenmaterial unterscheidbar sind. Es ist dieser Bildungsmodus als ein exquisit teloblastischer aufzufassen, immerhin in dem Sinne, dass entsprechend dem Grundgedanken der Gonocoeltheorie, das Geschlechtszellen-Mesoderm gegenüber dem somatischen das primäre, das ursprüngliche ist, aus welchem heraus in der Phylogenese wiederholte Evolutionen von somatischen Geweben (Abortiveier, Nährzellen, Dotterzellen, Wandzellen, Endothelzellen, Epithelien der Geschlechtsleiter, Chloragogenzellen, Botryoidalzellen, Coelomocyten, Haemocyten, Coelommuscularis, Körpermuskulatur, Darmmuskulatur, Gefässmuskulatur etc.) stattfanden. Von diesem Gesichtspunkt aus ist es unrichtig, z. B. von den Anneliden, zu sagen, dass die Geschlechtszellen (das Primäre) aus dem somatischen Peritonealendothel (einem Sekundären) hervorgehen.

47.

Das somatische Mesoderm tritt bei den Arthropoden auf frühen Embryonalstadien im wesentlichen in derselben Form auf,

wie bei den Anneliden, welche allgemein und mit Recht als die nächsten Verwandten ihrer Stammformen gelten, nämlich in Form von paarig und segmental angeordneten Mesodermblasen, die rechts und links von der ventralen Mittellinie zwischen Entoderm und Ektoderm liegen. Diese Coelomblasen liefern dieselben oder ähnliche Derivate wie die der Anneliden: die gesamte Körpermuskulatur, die Muskulatur des Darmes, die muskulösen oder nicht muskulösen Wände des Gefässsystems, die Wände der Pericardialscheidewand und den Suspensorialapparat des Herzens, den Fettkörper (und das verwandte Pericardialgewebe), das ich dem Chloragogen- und Botryoidalgewebe der Anneliden homolog erachte, und wahrscheinlich auch die Blutkörperchen.

## 48.

Man findet in der ontogenetischen Literatur mehrere Anhaltspunkte für die Annahme, dass sich bei Arthropoden zwischen Splanchnopleura und Entoderm oder dessen Aequivalenten ein vorübergehender embryonaler Darmblutsinus ausbildet, in welchen von der Splanchnopleura coelexotropisch Blutkörperchen einwandern, die sich sodann vornehmlich in demjenigen mediodorsalen Raume ansammeln, der sekundär von den Herzwandungen eingeraht wird.

## 49.

Das Herz, resp. die von ihm ausgehenden mediodorsalen Gefässtämme (Aorta, Arteria abdominalis) und das Bauchgefäss, wo es vorkommt, entstehen aus medialen Darmblutlakunen, die von den beiden Lamellen der Mesenterien eingefasst werden, welche die ganze Gefässwand bilden.

## 50.

Derjenige Teil der beiden Mesenteriallamellen, welcher die muskulöse Herzwand bildet, tritt sehr frühzeitig am oberen Rande der Mesodermblasen, da wo die Splanchnopleura in die Somatopleura übergeht, als eine longitudinale Reihe von besonders differenzierten Zellen, von Cardioblasten auf, die an dieser Stelle ausschliesslich die einschichtige Coelomwand bilden. Diese Cardioblasten sind halbringförmige Zellen, die ihre Konvexität dem Coelomraum, ihre Konkavität dem dorsalen Schizo-

coel zwischen Entoderm und Ektoderm zukehren. (Es handelt sich hier um einen exquisiten Fall teloblastischer Bildungsweise.) Die Reihe von Cardioblasten bildet jederseits einen gegen das dorsale Schizocoel (das mit dem Darmblutsinus kommunizieren kann) offenen Trog, der an den Grenzen der aufeinanderfolgenden Coelomblasen, an der Stelle der späteren Ostien, offen ist. Indem sich die Mesodermblasen dorsalwärts ausdehnen und indem sie den Darm von beiden Seiten her umwachsen, nähern sich die beiden Herztröge in der dorsalen Mittellinie, bis sie schliesslich zusammenstossen und zusammen das röhrenförmig geschlossene Herz bilden.

## 51.

Das Zusammenwachsen der beiden Tröge erfolgt nicht gleichzeitig mit ihrem dorsalen und ihrem ventralen Rand, sondern es tritt zunächst die Verlöthung der beidseitigen dorsalen Ränder ein. Auf diesem Stadium ist das Herz ein rinnenförmiger mediodorsaler Darmblutsinus, dessen Boden vom Darmepithel, dessen Decke von den als Cardioblasten bezeichneten Bestandteilen der Lamellen des dorsalen Mesenteriums gebildet wird. (In diesem Zustande verharrt bekanntlich das Rückengefäss bei gewissen einfach organisierten Anneliden.) Indem dann auch die ventralen Ränder der beiden Cardioblasten-Tröge zusammenwachsen, schnürt sich das Herz röhrenförmig ab und entzieht sich der ventralen Begrenzung durch das Darmepithel.

## 52.

Die beiden Cardioblastenreihen entsprechen genau den paarigen Anlagen des Rückengefässes bei Oligochaeten (Lumbriciden) und verdanken ihr langes Getrenntbleiben derselben Ursache, nämlich der starken Ausbildung von Nahrungsdotter. Bei gewissen Arthropoden scheinen die Cardioblasten-Tröge nicht gegen das dorsale Schizocoel hin offen zu sein, sondern ihre Oeffnung dem Entoderm zuzukehren, wie die paarigen und kontraktilen Anlagen des Vas dorsale der Lumbriciden. Das würde die wiederholt beobachtete Kontraktilität der paarigen Anlagen des Arthropodenherzens verständlich machen.

## 53.

Gefässe, welche das Rückengefäss (Herz, Aorta) mit dem Bauchgefäss verbinden (wo ein solches existiert), bilden sich zwischen

den beiden Lamellen der die aufeinanderfolgenden Coelomsäcke vorübergehend trennenden Dissepimente, und man kann sagen, dass sich Reste der Dissepimente in solchen Gefässschlingen erhalten.

## 54.

Während die Coelomblasen zwischen Darm und Ektoderm in die Höhe wachsen und sich zu differenzieren beginnen, tritt zugleich der für die Arthropoden, und in erster Linie für die Insekten, charakteristische Vorgang der Lockerung der Zellen der Coelomwand auf grossen Strecken ein, der zu einem fast vollständigen Zerfall führen kann. Von diesem dialytischen Vorgang werden vor allem auch die vorderen und hinteren Wände der aufeinanderfolgenden Coelomblasen ergriffen, er berührt hauptsächlich diejenigen Komponenten der Coelomwand, die bei den Anneliden das Endothel liefern. Die dissoziierten Elemente liefern Bindegewebe, Fettkörper und (?) Blutzellen.

## 55.

Infolge der Dialyse der Coelomwandungen setzt sich der Hohlraum des Coeloms mit extracoelomatischen Schizocoelräumen, auch mit dem Herzraum und eventuell mit dem Darmblutsinus, in offene Kommunikation. Es entsteht ein gemischter Körper-Hohlraum, von gemischter Haemolymphe und Coelomlymphe und ihren Elementen erfüllt, ein Mixocoel.

## 56.

Die Arthropoden stammen von Formen ab, bei denen in Darmvenen das Blut aus dem Darmgefässnetz (resp. dem Darmsinus) in das Rückengefäss floss. Diese Darmvenen waren Bildungen der an den Darm angrenzenden Ränder der Dissepimente, ihre Lichtung ein Spaltraum zwischen den beiden Lamellen der Dissepimente, die ihre Wand bildeten. Ähnliche Verhältnisse finden sich tatsächlich bei Anneliden.

Indem die, die Dissepimente bildenden, Coelomwandlamellen ebenfalls der vollständigen Dialyse verfielen, wurden diese Darmvenen zum vollständigen Schwunde gebracht. Ihre Einmündungsstellen in das Rückengefäss erhielten sich als die in der Tat intersegmental auf-

tretenden Ostien, intersegmentale Lücken in den beidseitigen Cardioblastenreihen. Die Ostien sind die vornehmsten Kommunikationen zwischen Haemocoel (Herzlumen) und Leibeshöhle.

57.

Da die Wandungen der echten Gefässe von den Coelomwandungen gebildet werden, so ist zu erwarten, dass bestimmte Beziehungen zwischen dem Grade der Ausbildung des eigenwandigen Gefässsystems und dem Grade der Dialyse der Coelomblasenwandungen vorhanden sind. Solche Beziehungen scheinen in der Tat zu existieren, indem unter allen Arthropoden die dialytischen Vorgänge bei den Hexapoden am frühesten einzutreten und den grössten Umfang zu erreichen scheinen. Es ist dies diejenige Abteilung, bei der das Gefässsystem am meisten reduziert ist. Bei Crustaceen, Myriapoden und Arachnoiden mit reicher entwickeltem Blutgefässsystem hingegen bewahren die Mesodermblasen länger ihre Selbständigkeit.

58.

Da die Ostien, abgesehen von ihrer Rolle als Eingangspforten des aus den Atmungsorganen in das Herz zurückströmenden Blutes, auch die Hauptaufgabe haben, die ernährende Blutlymphe des Mixocoels aufzunehmen, die sich im resorbierenden Abschnitt des Darmkanals mit gelösten ernährenden Substanzen bereichert hat, so erscheint die Frage der Untersuchung wert, ob nicht bei der Lokalisation der Ostien auf bestimmte exquisit kontraktile und angeschwollene Abschnitte des Rückengefässes (des Herzens) die Lage des resorbierenden Abschnittes des Darmes ebenso bestimmend ist wie die Lage der Atmungsorgane am Körper. Bei den Decapoden beispielsweise liegen nicht nur die Kiemen, sondern auch der einzige resorbierende Abschnitt des Darmes, die „Leber“, im Thorax, in dem auch das lokalisierte Herz liegt. Die die Leber umgebende Höhle ist gewissermassen auch ein Darmblutsinus, aus dem das Blut durch die Ostien in das Herz strömt.

59.

Mit den Ergebnissen der Ontogenie stimmt auch das überein, was durch nunmehr zahlreiche Untersuchungen über den histologischen Bau des Gefässsystems ermittelt worden ist. Hierüber

erteile ich am besten dem neuesten Forscher auf dem Gebiete, R. S. Bergh (1902) das Wort:

„Das kontraktile Centralorgan, das Herz oder Rückengefäss, besteht in seiner primitivsten Form, sowohl bei Crustaceen, wie bei Myriapoden und Insekten“ (und ich füge hinzu, auch bei Arachnoideen) „aus zwei symmetrischen Reihen von halbringförmigen oder hufeisenförmigen Zellen, welche in den dorsalen und ventralen Medianlinien miteinander verlötet sind. Diese Schicht ist der einzige essentielle Bestandteil des Rückengefässes; dieselbe sondert innen (und jedenfalls oft auch aussen) eine dünne und feine Haut, eine Art Sarkolemma ab, welche von den Autoren meistens als „Intima“ bezeichnet wird, aber keine selbständige Schicht ist, und es können sich an der Aussenseite der muskulösen Zellen Bindegewebsschichten auflagern und eine Adventitia bilden; sie fehlen aber in sehr vielen Fällen, besonders bei kleinen Tieren.“

„Wenn (bei Crustaceen) kleinere und kleinste Gefässe vorkommen, so zeigt sich dasselbe histologische Verhalten wie bei Anneliden und Mollusken; in den kleineren und kleinsten Gefässen kommt ein der „Intima“ anliegendes Epithel vor; dasselbe fehlt aber in den centralen Abschnitten (jedenfalls im Herzen, vielleicht auch in den grossen Arterien). Die Arterien enthalten keine Muskelfasern.“ Hiezu eine Ergänzung und eine genauere Interpretation. Das Epithel der nicht kontraktilen Gefässe liegt an der Aussenseite der Intima. Dieses Epithel ist in den nicht kontraktilen Gefässen das genaue Aequivalent der Muskelzellen oder kontraktilen Zellen des Herzens. In dem einen wie in dem andern Falle handelt es sich um Coelothelzellen, die ihre Basis (mit der Intima, Basalmembran) dem Lumen des Gefässes zukehren. Das Epithel der nicht kontraktilen Gefässe ist also kein Endothel, denn ein echtes Endothel kehrt der Lichtung des Organes, die es auskleidet, die freie Oberfläche zu.

#### D. Mollusca.

Wir lassen in den folgenden Thesen die Cephalopoden und Scaphopoden ausser Betracht, da uns die Beobachtungsgrundlagen noch allzu unsicher erscheinen. Was aber bekannt ist, schliesst die Hoffnung keineswegs aus, dass die Verhältnisse des Blutgefäss-



systems auch dieser Mollusken einst mit denen der übrigen in morphologischen Einklang gesetzt werden können.

## 60.

Unsere morphologische Auffassung des Centraltheils des Haemocoels der Mollusken ist nach den über das Haemocoel der Anneliden und Arthropoden aufgestellten Thesen ohne weiteres gegeben. Seine ursprüngliche Form ist die eines den Enddarm allseitig umgebenden kontraktilen Blutsinus, dessen Innenwand vom Epithelrohr des Darmes, dessen Aussenwand von der Muscularis der Splanchnopleura zweier seitlicher Coelomsäckchen gebildet wird. Diese stossen über und unter dem Darm in der Mittellinie zusammen und bilden ein schmales dorsales und ventrales Mesenterium, das aber immer rasch resorbiert wird, so dass das rechte und das linke Coelom über und unter dem Blutsinus miteinander in offene Kommunikation treten.

Der erwähnte Darmblutsinus wird bei den Mollusken als Herz bezeichnet und von dem Herzen wird dann gesagt, dass es vom Enddarm durchbohrt werde. Das ist bekanntlich bei fast allen Lamellibranchiern und den primitivsten Gastropoden (den Rhipidoglossa) der Fall. Der Coelomabschnitt, der den Blutsinus umgibt, wird als Perikard bezeichnet.

## 61.

Wir bekommen so auf dem Querschnitt drei in einander geschachtelte Röhren: zu äusserst die parietale Epithelwand des Coeloms (parietales Endothel des Pericards), die keine Muscularis differenziert; in der Mitte die viscerele oder splanchnische Wand des Coeloms, zugleich die äussere Wand des Darmblutsinus (des Herzens), diese ist durch Delamination in eine gegen die Lichtung des Coeloms gerichtete Epithel- (Endothel-) Wand und eine gegen die Lichtung des Blutsinus gerichtete Muscularis differenziert. Innerhalb des Blutsinus (des Herzens) liegt das Epithelrohr des Darmes.

## 62.

Wenn innerhalb des Blutsinus das Darmepithelrohr noch von einer besondern ihm anliegenden, mesodermalen Schicht ausgekleidet ist, so ist diese letztere (ontogenetische Beobachtungen scheinen das zu bestätigen) sekundär von benachbarten Geweben aus hinzugekommen.

## 63.

Die beiden, ursprünglich paarigen, den Darmblutsinus umschliessenden, Coelomsäcke (das Pericard) entwickeln sich mit den Geschlechtsdrüsen (Gonadensäcken) aus einer und derselben paarigen Anlage. Es handelt sich um eine Sonderung des ursprünglichen Gonocoels in einen fast rein exkretorischen und einen rein geschlechtlichen Abschnitt. Beide setzen sich durch gewöhnlich gesonderte Leitungswege mit der Aussenwelt (Mantelhöhle) in Verbindung. Die des ersteren (des Pericards) sind die Nieren, die des letzteren die Geschlechtsleiter. Die Endothelwand des Pericards bildet an bestimmten Stellen drüsige exkretorische Wucherungen, die Pericardialdrüsen, die ähnlichen Wucherungen bei Annulaten entsprechen. So bilden Pericard, Pericardialdrüsen, Herzwand, Geschlechtsdrüsen, Nieren und Gonodukte einen Komplex von Derivaten einer einheitlichen paarigen Anlage, der grosso modo an den ähnlichen Komplex der Annulaten erinnert. Es fehlt in dem Konzert die Körpermuskulatur, deren genetische Beziehungen zu den Coelomwänden durch die neueren Forschungen sehr zweifelhaft geworden sind. Vielleicht handelt es sich um die primäre Körpermuskulatur der acoelomen Vorfahren.

## 64.

Da die Wand des Darmblutsinus (d. h. des Herzens) von der Splanchnopleura der beiden pericardialen Coelomblasen gebildet wird, speziell die dem Sinus zugekehrte Muscularis von der dem splanchnischen Coelothel aussen anliegenden der Pericardblasen, so muss, wenigstens ursprünglich, die Muskelwand des Darmblutsinus an der Austrittsstelle des Darmes aus demselben vorn und hinten, d. h. mit dem vorderen und hinteren Ende der sie erzeugenden Pericardwand aufhören, was auch bei vielen Formen tatsächlich der Fall zu sein scheint.

## 65.

Dem vom Darne durchbohrten Herzen setzt man das supraintestinale und das infraintestinale Herz gegenüber. Ein supraintestinales Herz findet sich bei den Amphineuren, Scaphopoden, unter den Lamellibranchien bei *Arca*, *Anomia* und Arten der Gattung *Nucula*, ferner bei den Cephalopoden. Ursprünglich war jedenfalls auch das undurch-

bohrte Herz der Monotocardia, Opisthobranchia und Pulmonata in suprainestinaler Lage.

Eine infraintestinale Lage hat das Herz bei einigen Muscheln wie *Malletia*, *Ostrea*, *Meleagrina*.

Das suprainestinale Herz kommt dadurch zu stande, dass die beiden pericardialen Coelomblasen nur über dem Darm zusammenstossen. Bevor sie zusammenstossen, stülpt sich die mediale Wand jeder Blase in die Lichtung derselben so zurück, dass sie einen medialwärts offenen Trog bildet. Wenn die beiden Blasen in der Medianebene über dem Darm zusammenstossen, so legt sich der rechte Trog mit seiner Oeffnung auf die des linken Troges, so dass beide zusammen ein Rohr, das Herzhrohr, bilden, dessen dem Lumen zugekehrte Muskelwand von der medialen Coelomwand geliefert wird.

66.

Es bildet sich dabei über und unter dem Herzen, wo die beidseitigen Coelomwände zusammenstossen, je eine Naht, ein schmales Mesocardium. Die beiden Mesocardien werden frühzeitig resorbiert, nur bei den Chitonen erhält sich das dorsale, vielleicht auch Spuren des ventralen, so dass das Herz durch ein dorsales schmales Mesocard an der mediodorsalen Wand des pericardialen Coeloms aufgehängt erscheint.

67.

Das subintestinale Herz kommt in derselben Weise zu stande, nur stossen dabei die beiden pericardialen Coelomblasen unter dem Enddarm zusammen.

68.

Bei *Arca noae* kommen zwei getrennte laterale pericardiale Coelomblasen vor und zwei getrennte laterale Herzen. Die Verhältnisse sind so entstanden zu denken, dass die mediane Vereinigung der beiden Coelomblasen unterbleibt. Dabei schliesst sich jede trogförmige Herzeinstülpung der medialen Coelomwand für sich vollständig zu einem Rohr, das also in Wirklichkeit nur einer Herzhälfte entspricht. Das Vorkommen eines einzigen Herzens bei zwei getrennten Pericardien ist undenkbar, denn die Herzwand ist ja nur die eingestülpte mediale Wand der beiden Pericardblasen.

## 69.

Die Vermutung ist durchaus gerechtfertigt, dass das supra-intestinale Herz nur ein abgeschnürter mediodorsaler, das infra-intestinale ein abgeschnürter medioventraler Darmblutsinus und die Lateralherzen vielleicht abgeschnürte laterale Darmblutsinuse, lauter Bestandteile des ursprünglich einheitlichen kompletten Darmblutsinus (des vom Enddarm durchbohrten Herzens) sind.

## 70.

Das paarige Herz von *Arca* ist unter den Mollusken ein Analogon zu den beiden vollständig oder unvollständig getrennten Rückengefässen gewisser erwachsener Oligochaeten, zu der paarigen Anlage des einfachen Rückengefässes bei den Embryonen vieler Oligochaeten und zu der paarigen Herzanlage vieler Wirbeltiere.

## 71.

Am wenigsten ursprünglich ist die Form des Herzens bei den Solenogastres, wo seine Lichtung zwischen den beiden Lamellen des Mesocardiums, die seine Wand bilden, bis an das dorsale Integument hinaufgerückt ist, wo die beiden divergierenden Lamellen in die parietale Wand der Pericard-Coelomblase umbiegen. Das Herz stellt hier eine mediodorsale Einbuchtung der Pericardwand in die Pericardhöhle hinunter dar, die vom Rückenintegument verschlossen wird. Das ventrale Mesocardium ist resorbiert.

## 72.

Bis jetzt haben wir die Vorkammern ausser Acht gelassen, deren morphologische Deutung auf Schwierigkeiten stösst. Sie legen sich ontogenetisch entweder als rinnenförmige transversale Einstülpungen der Pericardwand an, die von aussen in den Herztrog hineinleiten oder als Einstülpungen der parietalen Wand der pericardialen Coelomblasen, die durch die Lichtung des Pericards hindurch medialwärts vorwachsend sich schliesslich in das Herz, eine laterale Ausstülpung der medialen Coelomwand, öffnen. Dieser Bildungsmodus kann nicht ursprünglich sein, denn ein mit der Herzkammer nicht in Verbindung stehender Vorhof ist funktionell undenkbar. Es ist die Vermutung erlaubt, dass der Vorhof jederseits ein Rest eines vertikalen oder horizontalen, hohlen Dissepimentes ist, also einer

Gefässschlinge von Articulaten entspricht. In diesem Falle müsste die Pericard-Coelomblase ursprünglich in zwei Paaren vorhanden gewesen sein, wofür gewisse ontogenetische Befunde zu sprechen scheinen.

## 73.

Ein Vorhof ausserhalb des Pericards, getrennt von ihm, ist undenkbar. Der Vorhöfe (schwach entwickelte) Muskulatur muss nach der Theorie an der Innenseite ihrer Wand, ihrer Lichtung zugekehrt, liegen, was den Tatsachen entspricht.

## 74.

Das Herz (inklusive Vorhöfe) ist ursprünglich der einzige eigenwandig-muskulöse Bestandteil des Blutgefässsystems der Mollusken. Alle übrigen Teile sind ursprünglich lakunäre Kanäle des zwischen den Organen, in der Muskulatur und im Bindegewebe des Körpers auftretenden Schizocoels. Um sie herum kann das umgebende Bindegewebe eine Art eigene Wand bilden. Die Aorta scheint bei Amphineuren ähnliche Beziehungen zu der Wand der in der Medianebene zusammenstossenden Gonadensäcke zu zeigen, wie das Herz zu der Wand der in der Medianebene zusammenstossenden Pericardialblasen; doch bildet die Gonadenwand keine Gefässmuskulatur.

## 75.

Wenn in den grösseren Arterienstämmen eine innere Muskulatur und in den kleinen Arterien ein deutliches Epithel vorkommt, so ist das von unserem Standpunkte aus schwer zu erklären. Es liesse sich folgendes denken: Die die Herzwand bildende mediane Wand der embryonalen Pericardialbläschen wird zweischichtig. Die eine der beiden Schichten, nämlich die mit Bezug auf die Pericardwand aussen, für die Herzwand innen liegende, wuchert aus dem Herzen in die arteriellen Schizocoelkanäle hinaus, dieselben innen auskleidend. Sie kehrt also als ursprünglich äussere Schicht der pericardialen Coelomwand dem Lumen der Gefässe ihre Basalmembran (Intima) zu, wenn eine solche überhaupt zur Ausbildung gelangt. In den kleineren Arterien behält diese das Lumen auskleidende Zellschicht ihren nicht muskulösen Charakter bei und wird endothelähnlich; in anderen Arterien werden ihre Zellen zu kontraktile Zellen ohne Muskelfibrillen, in den grossen Arterien aber differenziert sich die Schicht wie im Herzen zu einer echten Muskulatur.

**E. Tunicata.**

76.

Bei den Tunicata scheint ein ähnlicher Gegensatz zwischen Herz und Pericard einerseits und peripherem Gefässsystem andererseits zu existieren, wie bei den Mollusken.

77.

Ontogenetische, histologische und anatomische Befunde lassen folgende Auffassung von der ursprünglichen Morphologie des Herzens als einstweilen zulässig erscheinen.

Der Ventralseite des Darmepithelrohres liegen zwei pericardiale Coelomblasen an, die aneinanderstossend durch eine aus zwei Lamellen bestehende Scheidewand getrennt sind. Diese beiden Lamellen weichen jedoch an der dem Darne zugekehrten Seite auseinander, so dass zwischen ihnen und dem Darne ein ventraler Darmblut-sinus, das primitive Tunicatenherz, entsteht. Die doppel-lamellige Scheidewand unter diesem Herzen (das ventrale Mesocardium) verschwindet frühzeitig, so dass das Cardio-Pericard einen Trog mit doppelter Wand darstellt, dessen Oeffnung dem Darm zugekehrt ist, während der Hohlraum zwischen den beiden Wänden die Leibeshöhle des Pericards darstellt. Die innere Wand ist die Herzwand; sie geht am Rande des Troges in die äussere Wand, die Pericardialwand über.

78.

Die Wand des Pericards besteht aus einem einschichtigen Epithel, das im einfachsten Falle an dem die Herzwand bildenden Bezirk den Charakter eines Muskelepithels annimmt. Der Entstehung entsprechend sind die meist quergestreiften Muskelfibrillen der Muskelzellen der Herzwand der Lichtung des Herzens, ihre kernhaltigen Plasmakörperchen der Lichtung des Pericards zugekehrt.

79.

Das Pericard mit dem eingestülpten Herztrog entfernt sich meist vom Darm und der Herztrog wird dann von Bindegewebe oder andern Organen zugedeckt.

80.

Meist wachsen die seitlichen Ränder des in die Pericardblase eingestülpten Herztroges vollständig oder unvollständig, unter

Bildung einer Naht oder Rhapshe, zusammen. Dann ist das Herzrohr im Pericardialrohr eingeschlossen, doch gehen die Wandungen der beiden an der Rhapshe, ferner vorn und hinten, ineinander über.

81.

Am vordern und hintern Ende des Pericards öffnet sich das Herzrohr in die Hauptkanäle des dem Schizocoel oder Blastocoel angehörigen peripheren Hohlraumsystems.

82.

Es wird vielfach angegeben, dass sich das Herz in folgender Weise entwickelt. Es existiert anfangs eine einzige, geschlossene Epithelblase unter dem Darm, die gemeinsame Anlage von Herz und Pericard. Dann stülpt sich die splanchnische oder viscerale Wand der Blase in ihren Hohlraum ein und bildet die Herzanlage. Ich vermute, dass diese Befunde so zu deuten sind, dass die aus zwei Lamellen bestehende Scheidewand zwischen zwei anfänglich getrennten Coelombläschen sehr rasch verschwindet; mit Ausnahme der darmwärts gerichteten Teile, die durch Auseinanderweichen — die vermeintliche Einstülpung — den Herztrog bilden.

83.

Ein anderer Modus der Entwicklung, der sich leicht von dem von mir als ursprünglich betrachteten ableiten lässt, ist der, dass die beiden Blätter der die beiden pericardialen Coelombläschen trennenden Scheidewand in der Mitte auseinanderweichen und zwischen sich das ab origine geschlossene Lumen des Herzens entstehen lassen. Die schmale dorsale Scheidewand (Mesocard) bleibt als Rhapshe erhalten, die ventrale wird resorbiert.

**F. Enteropneusta.**

In dieser Abteilung scheint sich der heuristische Wert des einheitlichen Gesichtspunktes, den wir in die Morphologie des Haemocoels einzuführen versuchen, in besonders interessanter Weise zu bewähren.

84.

Die sogenannte Herzblase in der Eichel von Balanoglossus hat mit einem Herzen nichts zu tun, sondern ist eine unpaare (ursprünglich paarige?) Coelomblase, die durchaus dem Pericard der Mollusken und Tunicaten entspricht.

## 85.

Diese pericardiale Coelomblase liegt über dem Eicheldivertikel des Darmes, sie entwickelt, wie die übrigen Abschnitte der Coelomwandungen, Muskulatur, aber nur an der dem Darmdivertikel zugekehrten Seite. Diese Seite ist dorsalwärts in den Hohlraum der pericardialen Coelomblase eingestülpt, so dass zwischen dieser letzteren und dem Eicheldivertikel des Darmes (Chorda der Autoren) ein Spaltraum entsteht, ein dorsaler Darmblutsinus, der das wirkliche Herz darstellt. Dieses entspricht durchaus dem Herzen resp. überhaupt den centralen Teilen des Haemocoels der Anneliden, Prosopygier, Arthropoden, Mollusken, Tunicaten und Vertebraten, nur hat es, verglichen mit den Tunicaten und Vertebraten, das umgekehrte, d. h. das Articulatenlagerungsverhältnis zum Darm. Einzig dastehend ist seine so weit nach vorn gerückte Lage.

## 86.

Das übrige Blutgefässsystem ist bekanntlich ein System von Lücken zwischen den beiden Lamellen der Grenzmembranen des Körpers, welche ausgesparte Reste der larvalen Furchungshöhlen oder des Blastocoels darstellen. Das Rückengefäss liegt im dorsalen, das Bauchgefäss im ventralen Mesenterium. Die Lichtung dieser Gefässe kommt durch Auseinanderweichen der beiden Blätter der Mesenterien (der Grenzlamellen, Basalmembranen) zu Stande.

Diese Hauptgefässe haben muskulöse Wandungen, die ihnen aber nicht zu eigen gehören, sondern den anliegenden Wänden des Mesenterialteiles der Coelomsäcke entlehnt sind.

Immer liegt die (vom Mesenterialepithel gelieferte) Musculatur auf der der Leibeshöhle zugekehrten Seite der die Gefässe umgebenden Grenzmembran. Ein endothelartiger Ueberzug an der Innenseite der Grenzmembran konnte nur bei *Ptychodera* und an vereinzelt Stellen bei *Schizocardium* und *Glandiceps* erkannt werden. Bei *Balanoglossus* wurde nichts derartiges beobachtet. (Spengel.)

### G. Vertebrata.

Wir beschränken uns vorläufig darauf, die allgemeine Morphologie des Herzens mit derjenigen der Centralteile des Haemocoels der Wirbellosen in Vergleich zu stellen.



## 87.

Die Herzwand besteht von aussen nach innen aus folgenden Schichten: 1. Das Epicard, es entspricht dem visceralen oder splanchnischen Peritoneum des pericardialen Abschnittes des Coeloms. 2. Das Myocard bildet die Muskelschicht des Herzens. 3. Das Endocard ist eine innere bindegewebige Haut, die an der dem Herzlumen zugekehrten Seite von einem nie fehlenden Endothel ausgekleidet ist. Dieses Endothel, das auch in allen Gefässen vorkommt, scheint den wichtigsten Unterschied des Haemocoels der Wirbeltiere dem der Wirbellosen gegenüber zu bedingen, bei welchen es meistens fehlt.

## 88.

Abgesehen vom Endocard (als dessen morphologischen Hauptbestandteil wir das Endothel betrachten), herrscht zwischen dem subintestinalen Wirbeltierherzen und den kontraktilen Centralteilen des Herzens der Wirbellosen morphologisch eine fundamentale Übereinstimmung. Das Herzlumen ist ein Spaltraum zwischen den beiden Blättern des ventralen Mesenteriums, das die beiden lateralen Coelomabschnitte der vordersten Rumpfregeion (die beiden sog. Parietalhöhlen, die später die Pericardhöhle liefern) unterhalb der Epithelwand des Darmes von einander trennt. In diesem Lumen zeigt sich aber sehr frühzeitig ein Epithelbläschen, die Anlage des Endocards. Die den Herzraum begrenzenden Blätter des Mesenteriums liefern, wie bei den Wirbellosen, das Myocard und Epicard. Der über und unter dem Herzen liegende Teil des Mesenteriums stellt das Mesocardium dar. Das untere Mesocard wird rasch resorbiert, so dass sich das rechte parietale Coelom mit dem linken unter dem Herzen zur Bildung der einheitlichen Pericardhöhle in Verbindung setzt.

## 89.

Wenn die beiden seitlichen Abschnitte des parietalen Coeloms unter dem Darm in der Medianebene zusammenwachsen, um das ventrale Mesenterium zu bilden, so treffen sie sich oft an dieser Stelle zuerst ventral und erst später auch dorsal, so dass eine Zeit lang das zukünftige Lumen des Herzens dorsalwärts, gegen das Entoderm zu, noch nicht abgeschlossen ist. Auf diesem

Stadium, das bei Wirbellosen so oft vorübergehend oder dauernd auftritt, stellt das Herz der Wirbeltiere einen Darmblutsinus dar und zwar einen ventralen. Dieser ventrale Darmblutsinus verschliesst sich zum Herzrohr durch Zusammenwachsen seiner dorsalen, dem Darm zugekehrten Ränder, wobei auch das dorsale Mesocardium zu Stande kommt.

## 90.

Schon im embryonalen Darmblutsinus liegt das Endothelbläschen, die Anlage des Endocards. Über seinen ersten Ursprung gehen die Ansichten weit auseinander. Die einen lassen es entstehen durch Aneinanderlagerung ursprünglich getrennter und zerstreuter Mesenchymzellen, die entweder aus der Coelomwand der Parietalhöhle oder aus dem Entoderm in den Darmblutsinus auswandern. Der letztere Ursprung scheint bei Amphibien sicher gestellt zu sein. Die andern lassen das Entoderm sich in den embryonalen Darmblutsinus ventralwärts ausbuchten und die Ausbuchtung sich zu dem Endothelbläschen abschnüren, das bei der Bildung des dorsalen Mesocards mit in das gesonderte Herzlumen eingeschlossen wird.

## 91.

Es ist jedenfalls im höchsten Grade unwahrscheinlich, dass das Endothel bei verschiedenen Wirbeltieren einen so ganz verschiedenen Ursprung nimmt. Sollte sich aber diejenige Ansicht bestätigen, die das Endothel durch Ausbuchtung oder Ausfaltung und Abschnürung des Entoderms in das Lumen der mesodermalen Herzanlage hinein entstehen lässt, so würde der Gegensatz zwischen Wirbeltieren und Wirbellosen verständlich werden. Das Endothel der Wirbeltiere wäre dann ein echtes Gefässepithel, das dem Lumen des Haemocoels ganz in derselben Weise die freie Oberfläche, die eventuell bewimpert sein könnte, zukehrt, wie das Endothel der Leibeshöhle dem von ihm umschlossenen Hohlraum seine freie Oberfläche darbietet.

## 92.

Wir haben bis jetzt nur den zweifellos ursprünglichen Bildungsmodus des Herzens ins Auge gefasst, der bei den Wirbeltieren mit relativ nahrungsdotterarmen Eiern vorkommt, nämlich die Bildung

des Herzens aus einer einheitlichen Anlage, wobei selbstverständlich die mesodermalen Bestandteile der Wand der paarigen Coelomblasen entstammen. Bei den Wirbeltieren mit nahrungsdotterreichen Eiern (z. B. bei den Haifischen, Reptilien und Vögeln) und bei den Säugetieren (deren Eier ursprünglich dotterreich waren und die in ihrer Entwicklung noch die augenfälligsten Reminiscenzen an den früheren Dotterreichtum zeigen) bildet sich bekanntlich das Herz aus zwei getrennten Anlagen. Es ist unmöglich, hier die weitgehende Übereinstimmung mit der doppelten Anlage des Rückengefässes resp. des Herzens der Lumbriciden und der Arthropoden zu verkennen, die dotterreiche Eier besitzen. Der Unterschied beruht lediglich darin, dass bei den Articulaten die Embryonalanlage den Dotter umwächst und ihn in situ bewältigt, während bei den Vertebraten die Embryonalanlage sich von der Hauptmasse des Dotters, dem Dottersack, abschnürt. Überall ist das Herz an seinen Hauptbildungs-herd, die zukünftige Mesenterialwand der Mesodermblasen oder Coelomsäcke gebunden, bei den Wirbeltieren speziell an denjenigen Abschnitt des vordersten Rumpfcoeloms, der als Parietalcoelom die Anlage des zukünftigen Pericards bildet. Anfänglich erstreckt sich nun das Parietalcoelom (wie auch das übrige) nur wenig weit lateralwärts von der Mittellinie in der flachen, dem Dotter aufliegenden Embryonalanlage.

## 93.

Wenn wir von der Anlage des Endocardiums (des Endothels) zunächst absehen, so legt sich nun bei diesem zweiten Bildungsmodus das Herz jederseits in den Seitenteilen des parietalen Mesoderms als eine rinnenförmige Einfaltung der Splanchnopleura in die Parietalhöhle an, wodurch zwischen ihr und dem Entoderm jederseits ein embryonaler Darmblutsinus entsteht. Diese Einfaltung entspricht der Cardioblastenrinne der Arthropoden.

## 94.

Jederseits wächst nun, von der Herzfalte der Splanchnopleura gefolgt, eine Leiste des Entoderms medialwärts in den Dotter vor, immer weiter, bis sich schliesslich die beiden Leisten in der Mittellinie nähern und der Dotter in eine kleinere obere, in dem zum fast geschlossenen Darmrohr eingekrümmten Entoderm enthaltene,

und eine grössere untere, den Dottersack erfüllende Portion geteilt wird. Schliesslich begegnen sich die beiden Leisten in der Medianebene und es wird der Darmdotter oder der ihm entsprechende Raum vollständig von dem Dottersack getrennt. Die Verwachsungsstelle hat folgenden Bau: in der Mediane liegt eine doppelte Entodermlamelle, gleichsam ein Entodermmesenterium, rechts und links davon, die Herzfalte der Splanchnopleura (Cardioblastenfurche), die Einfaltungsöffnung dem Entodermmesenterium zugekehrt und einen embryonalen Darmblutsinus begrenzend. Das Entodermmesenterium wird nun resorbiert und es legen sich die beiden Herzfalten (die Cardioblastenfurchen) mit ihrer Öffnung in der Mediane aneinander und bilden zusammen das geschlossene Herzrohr unter Bildung eines obern und untern Mesocardiums. Das letztere wird resorbiert, so dass sich die rechte Parietal-(Pericard-)höhle mit der linken unter dem Herzen in Verbindung setzt. Die aus den verdickten Herzfalten der Splanchnopleura hervorgegangene Herzwand liefert durch Delamination die dicke, mit Bezug auf das Herz innere Myocard (die Muscularis) und die dünne, mit Bezug auf das Herz äussere, der Pericardhöhle zugekehrte Epicard (Peritonealendothel). Die Bildung eines vorübergehenden Entodermmesenteriums wird nur durch die besondere Form des Verschlusses der Körperwand (Abschnürung des Körpers vom Dottersack) bedingt. Sie hat keine über die Grenze des Wirbeltierstammes hinausreichende vergleichend morphologische Bedeutung.

## 95.

Was die Abstammung des Herzendothels (des Endocardiums) anbetrifft, so findet man auch bei diesem zweiten Modus der Herzbildung (aus getrennten Anlagen) sehr frühzeitig in jeder Herzeinfaltung der Splanchnopleura (in jedem lateralen Darmblutsinus) ein Endothelbläschen. Über dessen Herkunft herrschen wieder dieselben widersprechenden Ansichten, wie beim ersten Bildungsmodus. Die einen halten es für mesenchymatösen Ursprungs, die andern für entodermaler Herkunft, für durch Ausfaltung und Abschnürung des Entoderms in die Herz-Einfaltungen der Splanchnopleura, durch die letzteren gewissermassen verschluckt, entstanden. Wenn sich die paarigen Herzanlagen unter dem geschlossenen Darmrohr vereinigen, so verschmelzen nach erfolgter Resorption des Entoderm-

mesenteriums zunächst die beiden Endothelbläschen miteinander, bevor sich die sie enthaltenden Herzfalten der Splanchnopleura zur Bildung des Herzrohres aneinander legen.

---

Ich muss zum Schlusse gestehen, dass ich zur Zeit keine Möglichkeit einsehe, die in den vorstehenden Thesen entwickelten einheitlichen Gesichtspunkte für die Beurteilung der kontraktilen Teile des Blutgefäßsystems der Nemertinen zu verwenden, die wohl zweifellos ein der Gefäßmuscularis innen anliegendes Endothel besitzen. Diese Gefäße lassen sich nicht als abgeschnürte Teile eines Darmblutsinus, und nicht als exotropische Bildungen von den Coelomsäcken der Coelomaten entsprechenden Organen (es kommen die Gonadensäcke in Betracht) auffassen. Die medialen Gonocoelwände bilden hier eben noch kein Darmfaserblatt und noch keine Mesenterien. Dass die Theorie für die Nemertinen versagt, bildet gewiss unter ihren vielen schwachen Punkten einen der schwächsten.

Was die Echinodermen anbetrifft, so sind unsere Kenntnisse von dem, was man als ihr Blutgefäßsystem bezeichnet, noch so ungenügend, dass dieses System zur Zeit, wie mir scheint, einer vergleichend morphologischen Betrachtung überhaupt noch nicht zugänglich ist. Ein propulsatorischer Centralteil ist ja bei den Echinodermen überhaupt noch nicht bekannt.

---

Die vorstehenden Thesen enthalten viele Ideen und Gedankengänge, die schon von früheren Autoren entwickelt oder angedeutet worden sind. Doch entfernt sich ein jeder von diesen Autoren in wichtigen Punkten von der von mir vertretenen Auffassung oder er bleibt auf dem Wege zu ihr stehen. Wie meine Gedankengänge an solche anknüpfen, die man vornehmlich bei E. van Beneden, Bergh, Bütschli, Gegenbaur, Grobben, O. und R. Hertwig, Hescheler, Heymons, Ed. Meyer, Rabl, Schimkewitsch, Stempell u. a. antrifft, wird in der ausführlichen Abhandlung gewissenhaft darzutun versucht.

---