

Aus dem zoologisch-vergleichend anatomischen Institut
der Universität Zürich.

Protoclepsis tesselata (O. F. Müller).

Ein Beitrag zur Kenntnis von Bau und Lebensweise
der Hirudineen.

Von

HERMANN HOTZ (Zürich).

(Als Manuskript eingegangen am 30. November 1937.)

1. Einleitung.

Protoclepsis tesselata (O. F. Müller 1774) Livanow 1902 gehört zu den selteneren und interessantesten Rüsselegeln (Rynchobdellae) der schweizerischen Hirudineenfauna und ist gegenüber den andern Glossiphoniiden durch zahlreiche anatomisch-histologische Besonderheiten und den eigentümlichen temporären Parasitismus an den innern Schleimhäuten des Kopfes anseriformer Schwimmvögel gekennzeichnet. Dieser sog. Enteneigel, den man seit seiner Entdeckung bei Kopenhagen im Jahre 1774 in den verschiedensten Gebieten Deutschlands stellenweise häufig antraf, wurde auch in mehreren andern europäischen Ländern vereinzelt gefunden. Offenbar ist er durch seine Wirtsvögel sehr verbreitet worden, denn man kennt in Nord- und Südamerika, wie auch in Asien Fundorte.

Der eigenartige Egel hat wohl nicht zuletzt durch seinen farbenprächtigen, weichen und oft glasartig durchsichtigen Körper das Interesse der Hirudineenforscher erweckt und zu zahlreichen Untersuchungen Anstoss gegeben.

Bei der Durchsicht der einschlägigen Literatur hat es sich jedoch herausgestellt, dass die Kenntnis der inneren Organisation von *Protoclepsis tesselata* zum Teil noch recht mangelhaft ist. Vor-

liegende Arbeit, welche ich einer Anregung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. K. HESCHELER, herzlich verdanke, versucht deshalb, bestehende Lücken auszufüllen und Streitfragen abzuklären. Zu Vergleichszwecken war es unerlässlich, auch andere Hirudineen, wie *Hemiclepsis marginata*, *Glossiphonia complanata*, *Gl. heteroclitia*, *Helobdella stagnalis* u. a. in die Untersuchung einzubeziehen.

Zahlreiche Beobachtungen an Naturfunden und bei der Aufzucht des seltsamen Entenegels in der Gefangenschaft boten zunächst Anlass zu folgender Erörterung biologischer Fragen.

2. Biologische Beobachtungen.

Protoplepsis tessellata, ein in der Schweiz bis anhin nur ganz vereinzelt gefundener Rüsselegel, konnte in grosser Zahl im Greifensee (Kt. Zürich) erbeutet und im zoologischen Institut der Universität Zürich auf Hausenten als Wirtstieren gezüchtet werden, in deren Nasenhöhlen er im jugendlichen Zustand zeitweise parasitiert. Die mit Egel infizierten Enten hielt ich kurze Zeit in grösseren, zum Teil mit Wasser gefüllten Rahmenaquarien, deren Boden mit grösseren Steinen belegt war, welche mit einem engmaschigen Drahtnetz bedeckt wurden. Die vollgesogenen Parasiten wurden meistens herausgeschneuzt oder verliessen die Enten beim Tauchen und fanden unter den Steinen Schutz vor ihren Wirten, die ihnen nachstellten.

Kleinere satte Egel verliessen ihr Wirtstier frühestens nach 15 Minuten und hielten sich höchstens 2—3 Tage in ihm auf. Grössere juvenile Entenegel benötigten ca. 1—2 Stunden, um sich vollzusaugen, blieben aber maximal nicht länger als die ganz kleinen Individuen in ihren Wirten.

Aus den Resultaten der Zuchtversuche und den Naturfunden geht deutlich hervor, dass bei *Protoplepsis tessellata* 4 Grössenklassen zu unterscheiden sind: 1. Ganz kleine Exemplare (ca. 5 mm lang und 0,5 mm breit), die noch nie Blut gesogen haben und meistens mit dem hintern Saugnapf an der Bauchfläche des Muttertieres festhaften. 2. Kleine Entenegel, welche nach der ersten Nahrungsaufnahme zu Egel von durchschnittlich 13 mm Länge und 1 mm Breite heranwachsen. 3. Mittelgrosse Individuen, denen es gelungen ist, ein zweitesmal Blut zu saugen. Obschon dieselben eine durchschnittliche Länge von 23 mm und eine Breite

von 2,5 mm erreichen, sind sie immer noch juvenile Egel. 4. Grosse adulte Exemplare, die sich aus letzteren erst nach dem 3. Blutsaugen entwickeln. Die geschlechtsreifen Egel werden 3,5—7,6 cm lang und 4,5 mm bis 1 cm breit. — Jede Nahrungsaufnahme ist von einer Verdauungsperiode und möglicherweise einer Hungerperiode gefolgt, wobei letztere bis zu 9 Monaten dauern kann.

Die K o p u l a t i o n von *Protoleipsis tessellata* erfolgt in der Gefangenschaft wie in der Natur in den Monaten April, Mai, Juni oder spätestens im Juli und dauert in der Regel mit kurzen Unterbrechungen 14 Tage. Die gegenseitige Begattung dieser Zwitter wird durch Einführung von Spermatophoren in die Vagina des Partners mittelst des vorgestülpten unpaaren Endabschnittes der männlichen Geschlechtswege vollzogen. Selbstbefruchtung kommt nicht vor.

Ca. 10 Tage nach der Kopulation findet die Eiablage statt. *Protoleipsis tessellata* macht im Mai, Juni oder Juli nur ein einziges Gelege von 2—5 Cocons. Die zarthäutigen birnförmigen Cocons, wovon einer bis zu 80 Eiern enthalten kann, werden meistens auf eine feste Unterlage abgelegt und vom Muttertier durchschnittlich 10 Tage bebrütet. Darnach heften sich die noch nicht fertig ausgebildeten Jungen mit dem hintern Saugnapf an die Bauchfläche des alten Egels, welcher nun zeitweise mit stark eingeschlagenen Seitenrändern umhergeht. Die Dauer der eigentlichen Brutpflege beträgt von der Eiablage bis zu dem Zeitpunkt, wo die Jungen fertig ausgebildet sind, ca. 1½ Monate. Meistens bleibt auch nach dieser Zeit noch der grösste Teil der Jungen am Muttertier haften. Dadurch wird die Wahrscheinlichkeit, einen Wirt zu finden, erhöht, denn die alten Egel, die wegen der degenerierten Speicheldrüsen nicht mehr Blut saugen können, werden von den Wirtsvögeln aufgepickt und verschluckt. Dabei gelingt es einem grossen Teil der Jungen, sich loszulösen und sich im Anfangsdarm der Wirte festzuheften, von wo sie in die Nasenhöhlen zum Blutsaugen gelangen. Wird der Mutteregel nicht aufgepickt, so verlassen ihn die Jungen erst bei dessen Tode.

Die durchschnittliche L e b e n s d a u e r von *Protoleipsis tessellata* beträgt ungefähr 1—2 Jahre, indem die Egel in der Regel schon im Geburtsjahr zu mittelgrossen Exemplaren heranwachsen und dann als solche oder bereits als satte grosse Exemplare überwintern und im nächsten Frühjahr geschlechtsreif werden. Während der Sommermonate liegen sie dann der Brutpflege ob und werden im Herbst oder anfangs Winter gefressen oder gehen ein.

— Durch extrem lange Hungerperioden ist es möglich, dass die Egel ein maximales Alter von $3\frac{1}{2}$ Jahren erreichen können.

3. Morphologische Untersuchungen.

Die Körperform von *Protolepsis tesselata* ist sehr variabel und je nach Ruhestellung, Bewegungsphase und Ernährungszustand verschieden. Ausgestreckte Egel sind auf der ganzen Länge annähernd gleich breit, während bei ruhenden Exemplaren die Breite von vorn nach hinten zunimmt und in der Regel im hinteren Abschnitt der Mittelkörperregion ihr Maximum erreicht. Bei extremer Kontraktion ist der Entenegel kaum doppelt so lang wie breit. Besonders ausgewachsene Individuen zeichnen sich durch die aussergewöhnliche Weichheit und bisweilen auch durch eine weitgehende Durchsichtigkeit ihres Körpers aus, die an die gallertige Beschaffenheit der Medusen erinnert.

Was die Körperringelung, eine sekundäre Differenzierung des Integuments, betrifft, sind 73—74 Ringe zu zählen. Meistens drei in besonderer Weise gekennzeichnete Ringe bilden ein Somit (Segment oder Metamer). Die 34 Somite sind wie folgt auf die Körperregionen zu verteilen: 1. Kopfregion (Somite I—VI); 2. Praeclitellarregion (Somite VII—X); 3. Clitellarregion (Somite XI—XIII); 4. Mittelkörperregion (Somite XIV—XIX); 5. Hinterkörperregion (Somite XX—XXVII); 6. Haftscheibenregion (Somite XXVIII—XXXIV). Dorsal und ventral werden die folgenden Körperlängslinien unterschieden: 1. Innere paramediane Linien; 2. Äussere paramediane Linien; 3. Intermediäre Linien; 4. Innere paramarginale Linien; 5. Äussere paramarginale Linien; 6. Medianlinie; 7. Lateral- oder Marginallinie.

Von den äusseren Körperöffnungen liegt die Mundöffnung medioventral an der Grenze zwischen dem II. und III. Somit. Der After öffnet sich mediodorsal hinter dem 73. Ring nach aussen. Zwischen dem 28. und 29. Ring, d. h. zwischen dem 2. und 3. Ring des ersten Clitellarsomits (XI) befindet sich der männliche Geschlechtsporus, während die weibliche Genitalöffnung 4 Ringe weiter hinten in der Grenzfurche des 32. und 33. Ringes, d. h. zwischen dem 3. Ring des 2. Clitellarsomits (XII) und dem 1. Ring des 3. Clitellarsomits (XIII) liegt. Die 14 Paar Nephridialporen münden ventral auf den intermediären Linien und zwar im vorderen Abschnitt der mittleren Ringe der Somite VIII—X und XIV—XXIV nach aussen.

Die 4 Paar Augen (invertierte Pigmentbecherocellen) gehören den inneren paramedianen Linien an und liegen dorsal auf dem 2., 4., 7. und 10. Ring. Die beiden vorderen Paare sind cephalo-laterad und die beiden hinteren latero-caudad gerichtet. — Die dorsale Körperseite kennzeichnet sich durch 6 Längsreihen orangefarbener, gelber oder weisser Flecken, die in Grösse und Form variieren können. Der erste Ring eines Mittelkörpersomits ist in der Regel fleckenfrei. Auf dem 2. oder mittleren Ring, dem Sinnesring, der das Ganglion enthält, finden sich entsprechend den Sensillen und kegelförmig vorspringenden Papillen 4 grosse Flecken, die den äusseren paramedianen und intermediären Linien angehören; Papillen kommen ausserdem auf der inneren paramarginalen Linie vor. Der 3. Ring trägt die beiden äusseren paramarginalen Flecken, die meistens auf den 1. Ring des nachfolgenden Somits und die Ventralseite übergreifen. Kleinere, regellos zerstreute Flecken kommen stets auf allen Somitringen vor. Die grossen äusseren paramarginalen Flecken können bisweilen in den vorderen Körpersegmenten fehlen, was auch für die Flecken der intermediären äusseren paramedianen Linien zutrifft. In den Hinterkörpersegmenten XXV—XXVII gelangen die äusseren paramarginalen Flecken nicht zur Ausbildung, dafür besitzt der Sinnesring noch je einen Flecken auf den inneren paramedianen Linien, was auch schon für Somit XXIV gilt. Die intermediären Flecken fehlen auf den 3 letzten Hinterkörpersegmenten. Die hintere Haftscheibe trägt meistens 6—8 grosse Randflecken. Ausser den von der Dorsalseite übergreifenden äusseren paramarginalen Flecken ist die ventrale Körperseite fleckenfrei. Papillen kommen ventral im mittleren Ring auf der inneren und äusseren paramarginalen, sowie intermediären und äusseren paramedianen Linie vor, während Sensillen nur auf der inneren paramarginalen Linie ausgebildet sind.

Die Körpergrundfarbe ist ein Olivengrün, das in verschiedenen Helligkeitsstufen in Erscheinung treten kann. Auch braune und graue Farbtöne können demselben beigemischt sein. Die ventrale Körperseite ist im allgemeinen etwas heller gefärbt als die dorsale. Im Dunkeln verfärben sich besonders adulte Entenegel, die vor der Eiablage stehen oder der Brutpflege obliegen, weiss-grau. Der Farbwechsel erfolgt bei Veränderung der Lichtintensität; je nach dem physiologischen Zustand¹⁾ der

¹⁾ Z. B. Sättigungszustand.

Egel wird das Farbveränderungsvermögen gefördert, gehemmt oder kann sogar fehlen.

Die Metamerieverhältnisse der Hirudineen, die äusserlich durch die sekundäre Ringelung verwischt sind, werden am besten an Hand des Nervensystems erforscht, das von allen Organsystemen am getreuesten die ursprünglichen Beziehungen zu den Segmenten bewahrt hat. Die früher allgemein und zum Teil noch in neuerer Zeit übliche Begrenzung des Hirudineensomits, wornach willkürlich der äusserlich meist leicht erkennbare Sinnesring als der erste eines Segmentes bezeichnet wird, ist unrichtig. Es muss nachdrücklich darauf hingewiesen werden, dass schon CASTLE (1900), MOORE (1900) und LIVANOW (1903) einwandfrei klargelegt haben, dass derjenige Abschnitt des Egelkörpers als ein Segment zu bezeichnen ist, der von einem Ganglion des Bauchmarks innerviert wird. In einem solchen Metamer, das zugleich einem Neuomer entspricht, ist nun aber der Sinnesring, welcher das Bauchmarkganglion enthält, nicht der erste, sondern der mittlere.

Die vergleichend-anatomische Betrachtung der Kopfsomite einiger wichtiger Vertreter der Hirudineen, deren Neuromerie namentlich von LIVANOW (1904, 1906, 1907) eingehend erforscht wurde, lässt meines Erachtens folgende Schlüsse zu:

Bei den Hirudineen macht sich eine Reduktion der Kopfsomite geltend, die äusserlich in einer sukzessiven Verminderung der Ringzahl zum Ausdruck kommt und sich auf die vordersten Segmente stärker auswirkt als auf die nachfolgenden. Schreitet die Rückbildung im einringligen Metamer weiter, so wird dadurch zuerst das periphere Nervensystem, namentlich dessen motorische Bahnen, betroffen. Der zentrale Abschnitt des zugehörigen Neuralsystems, das Bauchmarkganglion, erfährt erst zuletzt eine Reduktion und kann noch erhalten sein, wenn auch sein Innervationsgebiet vollkommen rückgebildet ist. Bei den einzelnen Hirudineengattungen ist die Reduktion in den vordersten Kopfsomiten verschieden weit fortgeschritten.

Es wird die Hypothese aufgestellt, dass bei *Protoleipsis tessellata* das Prostomium (Kopflappen) einer vollkommenen Reduktion anheimgefallen und der ihm entsprechende Teil des zentralen Nervensystems, das nichtmetamere Gehirnganglion, ebenfalls gänzlich rückgebildet oder nur noch rudimentär sei. Der 1. Kopfring ist darnach als das I. Segment mit stark reduziertem peripheren Nervensystem aufzufassen, dessen zentraler Abschnitt von den sechs

vorderen Ganglienzellenpaketen der Oberschlundganglienmasse, die als Teile eines 1. Ganglions gedeutet werden können, gebildet wird. Der 2. Kopfring ist als das II. Segment zu bezeichnen; sein zentrales Nervensystem wird durch die sechs hinteren Ganglienzellenpakete der Oberschlundganglienmasse repräsentiert. Die 4 Ganglien der Unterschlundmasse innervieren die 3ringligen Segmente III—VI. — Bei *Hirudo medicinalis* stellen nach meiner Auffassung die beiden vordersten Kopfringe auf Grund ihrer Innervation das I. und II. Segment dar, während bei *Herpobdella atomaria* der 1. Kopfring als das verschmolzene I. und II. Somit zu betrachten ist. *Acanthobdella peledina* weist eine vollständige Reduktion des Kopflappens und der Segmente I und II auf, ob schon die Oberschlundganglienmasse nicht rückgebildet ist. Der vorderste Körperring ist als das III. Segment anzusprechen, da er vom 1. Unterschlundganglion innerviert wird. Bei den Ichthyobdelliden *Piscicola*, *Crangonobdella* und *Platybdella* ist das vorderste Oberschlundganglion vollständig reduziert, so dass diese Formen im Gegensatz zu den Hirudineen im allgemeinen eine Gesamtzahl von nur 33 und nicht 34 Ganglien resp. Segmenten aufweisen. — Was die Metamerie des Mittel- und Hinterkörpers von *Protoleipsis tessellata* anbelangt, sind die Segmente VII—XXIV im Gegensatz zu den beiden reduzierten vordersten Kopfmetameren als vollständige oder normale Somite zu betrachten, da sie aus 3 Ringen bestehen. Die Segmente XXV—XXVII sind auf 2 Ringe reduziert, das XXVII. kann gelegentlich auch einringlig sein. Die hintere Haftscheibe ist aus den letzten Metameren (XXVIII—XXXIV) hervorgegangen; sie wird von den 7 Ganglien der Analganglienmasse innerviert.

Die äusserste Schicht des Hautmuskelschlauches von *Protoleipsis tessellata* wird von niedrigen, sehr formveränderlichen und im allgemeinen in losem Zusammenhange stehenden Epidermiszellen gebildet, die nach aussen eine farb- und strukturelose Cuticula absondern. Hautsinnesorgane, wie freie Nervenendigungen und primäre Sinneszellen kommen in der Epidermis regellos zerstreut vor. Von den Sinnesknospen und Sensillen sind besonders die letzteren in bestimmter Anordnung, die derjenigen der Körperlängslinien entspricht, zu treffen. Sogenannte Bayer'sche Organe fehlen. In der Haut ist eine grosse Zahl von birnförmigen epidermalen Drüsen zu unterscheiden, die vorwiegend dorsal und stets in regelloser Anordnung vorkommen. Daneben finden sich subepidermale Schleimdrüsen, wovon die einen einzeln zerstreut

dorsal, die andern bündelweise hauptsächlich ventral gelegen sind. Weitere Schleimdrüsen solcher Art münden an den Körperseitenrändern nach aussen, und endlich kommen noch solche vor, die mit langen Ausführungsgängen versehen und auf die Haftscheiben beschränkt sind. Clitellardrüsen mit spezifischer Funktion sind nicht vorhanden. Im Hautmuskelschlauch des Entenegels sind von aussen nach innen 3 Muskellagen (Ring-, Diagonal- und Längsmuskeln) zu unterscheiden. Die schwach entwickelte Ringmuskulatur besteht nur aus einer einfachen Lage von spindelförmigen Muskelzellen. Die Diagonalmuskeln bilden dorsal und ventral 2 Schichten, die schräg in entgegengesetzter Richtung um den Körper laufen, sich beinahe rechtwinklig überkreuzen und an der dorsalen und ventralen Medianlinie in der Weise ihre Lage wechseln, dass die innere Schicht zur äusseren und die äussere zur inneren wird. Die im Vergleich zu anderen Hirudineen schwächer ausgebildete Längsmuskulatur tritt besonders bei adulten Individuen stark zurück. Während des Wachstums des Egelkörpers findet keine Vermehrung der Längsmuskelzellen und der übrigen Körpermuskulatur statt. An der Cuticula inserieren die schwach entwickelten, an den Enden oft verzweigten Dorsoventralmuskeln. Die Körpermuskulatur setzt sich in die Haftscheiben fort und erleidet hier infolge Anpassung an die veränderte Funktion eine andere Anordnung.

Das B i n d e g e w e b e ist besonders bei adulten Individuen von *Protoleipsis tesselata* in reichem Masse ausgebildet und besteht aus der gallertigen, strukturlosen und kaum färbbaren Grundsubstanz und zahlreichen Fasern, die im inneren Mesenchym ein filzartiges Geflecht bilden, im äusseren hingegen meistens dem Verlauf der Muskelschichten folgen. Neben den verschiedenen Bindegewebszellen und den Bindegewebssträngen kommen 3 Arten von Pigmentzellen vor, welche durch Verlagerung des Pigmentes (Körnchenströmung) im Zellinnern einen Farbwechsel des Egelkörpers bewirken können. Mittels der Gmelin'schen Probe und der Reaktion nach Fouchet wurden in diesen Chromatophoren Gallenfarbstoffe nachgewiesen und zwar Bilirubin in den dicht unter der Epidermis liegenden rotbraunen Farbzellen, Biliverdin in den tieferliegenden grünen Pigmentzellen und ein Oxydationsprodukt des Biliverdins, wahrscheinlich das Choletelin, in den grossen gelben Chromatophoren, welche die charakteristischen Flecken der Dorsalseite des Entenegels bilden.

Der kurze R ü s s e l von *Protoleipsis tesselata* steht durch

einen Oesophagus von kaum Somitlänge mit dem Vorderdarm in Verbindung. Die Rüsselmuskulatur gliedert sich in die äusseren Längsmuskeln (Protraktoren des Rüssels), die Radiär- und Ringmuskeln, welche letztere im Rüssel und Oesophagus hintereinander gelagerte Ringe bilden. Die inneren Längsmuskeln liegen aussen den Ringmuskeln an, setzen sich in den Oesophagus fort und stellen dort die einzige Längsmuskelschicht dar. Neben den Längsmuskeln des am Grund des Oesophagus inserierenden Septums, welches den letzteren scheidenartig umgibt, funktionieren sie als Retraktoren des Rüssels. Die Speicheldrüsen, deren Körper grösstenteils zu beiden Seiten des Anfangs- und Vorderdarms in der latero-dorsalen Körperpartie liegen und deren Ausführungsgänge in den Oesophagus eintreten und an der Rüsselspitze ausmünden, sind nur bei juvenilen Entenegelein funktionsfähig; bei adulten Exemplaren degenerieren sie. Die 6 Vorderarmdivertikelpaare nehmen in den Segmenten VIII—XIII ihren Ursprung; davon ist das 6. Paar das grösste, welches sich cephalad bis an die Grenze des X. und XI. Segmentes fortsetzt. *Hemiclepsis marginata* besitzt nur 5 Vorderarmblindsackpaare, während bei *Glossiphonia complanata* und *heteroclita*, sowie *Helobdella stagnalis* Vorderarmdivertikel infolge der mächtigen Entwicklung des Rüssels und des Oesophagus fehlen. Von den sechs in den Segmenten XIV—XIX vom Mitteldarm des Entenegeles abzweigenden Blindsackpaaren sind 5 Paare gleich gestaltet und gabeln sich nahe den Körperseitenrändern in kurze Äste; das 6. Paar ist stark verlängert und zieht nach hinten bis zum XXV. Somit. Neben den gewöhnlichen Epithelzellen des Vorder- und Mitteldarmes sind, besonders bei adulten mittelsatten Entenegelein, bedeutend grössere, sich offenbar aus ersteren entwickelnde Zellen ausgebildet, deren Inhalt von feingekörntem Aussehen ist und möglicherweise symbiontische Mikroorganismen darstellt, die bei der Verdauung der Blutnahrung eine Rolle spielen. Der Hinterdarm ist in vier kürzere ungegabelte Divertikelpaare gegliedert, die zwischen den Segmenten XIX/XX—XXII/XXIII liegen und direkt von einem einheitlichen Darmblutsinus umgeben werden. Der leichtgewundene, grösstenteils bewimperte Enddarm erstreckt sich vom letzten Hinterdarmdivertikelpaar bis zum After.

Das Blutgefäßsystem von *Protolepsis tessellata* besteht aus zwei medianen Hauptgefässen, dem Dorsal- und Ventralgefäss, welche im vorderen Abschnitt durch fünf vordere und im hinteren durch sieben hintere Kommissuralgefässe, deren Verlauf

andernorts beschrieben wird, miteinander verbunden sind. Das Rückengefäß steht ausserdem in der Hinterkörperregion mit dem Darmblutsinus in Verbindung, der bei juvenilen Individuen einen einheitlichen Raum um den Hinter- und Enddarm bildet, bei adulten Exemplaren hingegen um den Enddarm in Ringgefässe aufgelöst ist. Um den zum After aufsteigenden Enddarm bildet das Dorsalgefäß einen Analgefässring. Das Blutgefäßsystem von *Hemiclepsis marginata* zeigt, mit Ausnahme des Verlaufs der vorderen Kommissuralgefässe, welche jedoch auch hier nicht in ein Quergefäß, das nach OKA (1894) das Vorderende des Bauchgefässes darstellen soll, einmünden, sondern paarweise hintereinander ins Ventralgefäß eintreten, eine weitgehende Übereinstimmung mit demjenigen von *Protolepsis tesselata*. Bei *Hemiclepsis marginata*, *Glossiphonia complanata* und *Helobdella stagnalis* ist um die 4 Hinterdarmdivertikel ein einheitlicher Darmblutsinus ausgebildet, während sich um den Enddarm Ringgefässe legen. *Helobdella stagnalis* weist keinen Analgefässring auf. Die ventralen Teile der sieben hinteren Gefäßschlingenpaare münden bei dieser Form nahe beieinander und paarweise in den Endabschnitt des Bauchgefässes ein; die dorsalen Partien gehen hingegen schon an der Grenze des XXIII. und XXIV. Somits vom Rückengefäß ab und durchziehen zunächst den hinteren Abschnitt der Hinterkörperregion, bevor sie in die Endhaftscheibe eintreten. *Protolepsis tesselata* kommt unter den Glossiphoniiden sehr wahrscheinlich eine ursprüngliche Gestaltung des vorderen Abschnittes des Blutgefäßsystems zu, und das Verhalten des Darmblutsinus lässt den Schluss zu, dass der Darmgefässplexus ganz im Sinne der LANG'schen Haemocoeltheorie als späteres Entwicklungsstadium eines ursprünglich einheitlichen Blutraumes zu deuten ist. — Die Blutgefässe des Entenegels zeigen von aussen nach innen folgende charakteristische Schichtenfolge: Coelothel, Bindegewebe und kernlose Intima. Das Dorsalgefäß weist ausserdem vom VIII. bis XIII. Segment eine dem Bindegewebe innen anliegende kontinuierliche Ringmuskelschicht auf, welche sich auch eine Strecke weit auf die Abzweigungsstellen der Kommissuralgefässe fortsetzt, und ist in der Mittelkörperregion in 15—20 Kammern eingeteilt, an deren hinteren Enden je ein traubenförmiges Gebilde, eine Klappe, an der Gefässwand festgeheftet ist, hinter welcher 3—4 Ringmuskelnzellen liegen. Die Klappen sind weder intersegmental noch metamer angeordnet; sie stellen sehr wahrscheinlich Bildungsstätten der Haemocyten dar und regulieren als Ventile

den Blutkreislauf, indem sie zusammen mit den Sphinctern ein Zurückströmen des Blutes verhindern. Die Pulsationen, die sich pro Minute bei $19,5^{\circ}$ C 13mal wiederholen, schreiten im Dorsalgefäß von hinten nach vorn fort, so dass das Blut in derselben Richtung getrieben wird. Im Ventralgefäß liegen Längsmuskeln der Bindegewebsschicht der Intima dicht an. Die sehr dünne Wand des Darmblutsinus um den Hinterdarm enthält nur wenige Muskelzellen. Der Enddarmsinus wird von halbringförmigen Muskelzellen umfasst. Bei den adulten Exemplaren liegen die Darmgefäße in einer Mesenchymschicht.

Das gut entwickelte Coelom von *Protoleipsis tessellata* besteht aus einer Medianlakune, die vom VII.—XIX. Somit in eine engere Dorsal- und eine weitere Ventrallakune unterteilt ist, und durch hauptsächlich transversal verlaufende Kommunikationslakunen und kürzere Querlakunen mit den beiden den Körperseitenrändern entlangziehenden Seitenlakunen in Verbindung tritt. In den meisten Körperringen sind 3—4 Hypodermallakunenringe, die unter sich anastomosieren, ausgebildet. Kleinere und grössere Zwischenlakunen bilden ein Netzwerk zwischen Hypodermal- und Kommunikationslakunen und den letztern unter sich. Bei den adulten Entenegelein erweitern sich sämtliche Lakunen, vor allem die Kommunikations- und Zwischenlakunen sehr stark, so dass sie oft nur noch durch ganz dünne bindegewebige Wände getrennt sind. In der Mittelkörperregion treten die Kommunikationslakunen zu bestimmten Gruppen zusammen mit charakteristischer Lagebeziehung zu zwei aufeinanderfolgenden Segmenten. In jedem Mittelkörpersomit von *Protoleipsis tessellata* sind 2 Kommunikationsringe nachzuweisen, die mit dem Haupt- und Nebenkommunikationsring bei *Piscicola geometra* verglichen werden können. Durch Reduktion eines dieser beiden Ringe entstehen Verhältnisse, wie sie bei *Hemicleipsis marginata*, *Glossiphonia complanata* und *Glossiphonia heteroclita* zu treffen sind. Bei *Helobdella stagnalis* ist sogar noch der einzige Kommunikationsring in Rückbildung begriffen, indem sich nur noch Andeutungen der dorsalen und ventralen Kommunikationslakunen vorfinden. An die Stelle der Kommunikationslakunen sind bei dieser Form, die pro Körperring nur eine einzige Hypodermallakune besitzt, die zahlreichen Zwischenlakunen getreten. Bei *Hemicleipsis marginata* bilden die Hypodermallakunen nur ventrale Halbringe und münden direkt in die Seitenlakunen. Die typische Ausbildung der Kommunikationslakunen, wie sie im Mittelkörper von *Protoleipsis*

tesselata vorkommt, verändert sich gegen die Körperenden hin. In dieser verschiedenartigen Gestaltung des Coeloms spiegeln sich die einzelnen Körperregionen wieder. Die besondere Ausbildung des Clitellarcoeloms ist offenbar durch die ausführenden Abschnitte der Geschlechtsorgane bewirkt worden. In der Praeclitellarregion macht sich eine Reduktion der vorderen dorsalen Kommunikationslakunen geltend. Bei *Protoclepsis tesselata* und *Hemiclepsis marginata* erfolgt eine deutliche Abgrenzung der Kopfregion gegen die Praeclitellarregion dadurch, dass sich die Seitenlakunen nicht wie bei *Glossiphonia complanata*, *Glossiphonia heteroclitia* und *Helobdella stagnalis* direkt in die vordere Ringlakune fortsetzen, sondern zwischen dem VI. und VII. Somit in die Medianlakune einmünden. Die Veränderungen in der Ausbildung der Kommunikationslakunen im vorderen Abschnitt der Hinterkörperregion des Entenegels stehen zweifellos mit der besonderen Gestaltung des Hinterdarms im Zusammenhang. Im hinteren Abschnitt der Hinterkörperregion sind die Kommunikationslakunen noch einer tiefgreifenderen Umgestaltung und Reduktion unterworfen als im vorderen. Bei *Glossiphonia complanata*, *Gl. heteroclitia* und *Helobdella stagnalis* konnten im Gegensatz zu *Protoclepsis tesselata* und *Hemiclepsis marginata* keine Kommunikationslakunen festgestellt werden, die die Hinterdarmdivertikel einschliessen. Die Seitenlakunen von *Helobdella stagnalis* gehen im letzten Hinterkörpersegment bogenförmig ineinander über und treten nicht wie bei den andern untersuchten Glossiphoniiden direkt in die Medianlakune ein. Von der Verschmelzungsstelle führt ein besonderer Kanal zur Medianlakune. Im Haftscheibencoelom von *Protoclepsis tesselata* steht die hintere Ringlakune durch 7 Paar Radiär- und Spitzbogenlakunen mit der Medianlakune in Verbindung, von welcher ausserdem noch 7 Radiärschlingenpaare ausgehen. Bei *Hemiclepsis marginata*, *Glossiphonia complanata* und *Helobdella stagnalis* sendet die Medianlakune in der hintern Haftscheibe nur 7 Radiärlakunenpaare zur hinteren Ringlakune. — Im Coelom von *Protoclepsis tesselata*, dessen Wandung einer eigenen Muskulatur entbehrt, sind 2 Arten von Coelomocyten, nämlich kleinere formveränderliche, in der Coelolymphe freiflottierende Amöbocyten und grössere rundliche Chloragogenzellen (Bothryoidalzellen), die häufig dem Coelothel aufsitzen, zu unterscheiden.

Protoclepsis tesselata besitzt 14 Paar Nephridien (Metanephridien), von denen 3 Paare auf die Segmente VIII—X, d. h. auf das 2., 3. und 4. Praeclitellarsomit entfallen. Die übrigen

11 Paare sind den Mittel- und Hinterkörpersomiten zuzurechnen. In den Metameren XI—XIII (Clitellarsomite) fehlen Nephridien. Die einzelnen Nephridien bestehen aus dem Trichterapparat, dem Schleifenkanal und dem ektodermalen Endabschnitt (Nephridialporus). Mit Ausnahme des 1. Paares weisen sämtliche Nephridien Trichterapparate auf. Es sind somit nur 13 Paar Trichterapparate vorhanden, welche alle in die Median- resp. Ventrallakune münden und in den Segmenten IX, X und XIII—XXIII liegen. Die 14 Paar Nephridialporen sind ventral auf den intermediären Linien, und zwar im vorderen Abschnitt der mittleren Ringe der Somite VIII—X und XIV—XXIV zu finden. Die zusammengehörigen Trichterapparate und Nephridialporen der Praeclitellarnephridien liegen stets im gleichen Segment. Die Schleifenkanäle der 3. Praeclitellarnephridien sind grösstenteils ins 1. Clitellarsomit (Segment XI) verlagert. Bei den Mittel- und Hinterkörpernephridien kommen die Trichterapparate und die zugehörigen Nephridialporen stets getrennt in zwei aufeinanderfolgenden Segmenten vor²⁾. Der Trichterapparat der Nephridien besteht aus dem von 2 Lappenzellen und einer Stützzelle gebildeten Wimpertrichter und der Nephridialkapsel, die wie der Trichter mit dem Alter auffallend an Grösse zunimmt. Die mit Excretstoffen beladenen Coelomocyten werden vom Wimpertrichter eingestrudelt, gelangen in die Nephridialkapsel und zerfallen hier. Der Trichterapparat steht mit dem Schleifenkanal durch den Zentralkanal in offener Verbindung³⁾. Der Schleifenkanal, der sich in einen Anfangsteil, einen vorderen und einen hinteren Schenkel, in die marginalen Schlingen und in einen dorsomedianen Teil gliedern lässt, zeigt einen sehr komplizierten Verlauf. Seine Teilstücke legen sich oft 2—3fach in ganz bestimmter Reihenfolge aneinander. Der Nephridialporus wird durch eine wimperlose Hautepitheleinsenkung repräsentiert, die nicht durch einen Sphincter verschliessbar ist.

²⁾ Dieses Verhalten ist charakteristisch für die Nephridien der Anneliden und konnte von verschiedenen Autoren auch bei den Hirudineen, z. B. bei Vertretern der Ichthyobdelliden und Arhynchobdellen nachgewiesen werden. Bis anhin herrschte jedoch zu Unrecht die Ansicht vor, dass bei sämtlichen Glosiphoniiden Trichterapparat und Nephridialporus eines Nephridiums stets im gleichen Segment liegen. *Protoleipsis tessellata* weist somit hierin ursprüngliche Annelidenverhältnisse auf.

³⁾ Dieser Befund ist deshalb von Bedeutung, weil die offene Verbindung von Trichterapparat und Nephridialkanal, die bei den Oligochaeten im allgemeinen die Regel ist, bisher von der Mehrzahl der Autoren für die Hirudineen bestritten wurde.

Protoclepsis tesselata ist zwittrig und besitzt einen Kopulationsapparat. Die paarigen Gonaden liegen getrennt in coelomatischen, von dem Lakunensystem vollständig abgeschlossenen Säcken und zwar die weiblichen vor den männlichen. Der männliche Geschlechtsporus öffnet sich hingegen im XI. Somit, 4 Ringe vor der weiblichen Genitalöffnung, die zwischen dem XII. und XIII. Segment gelegen ist, nach aussen. — Der männliche Geschlechtsapparat gliedert sich in die Hodensäcke und die Ausführungsgänge. Die Hodensäcke bestehen aus 6 Paaren kugelig Bläschen, die zwischen den Segmenten XIII/XIV bis XVIII/XIX gelegen sind und vom Bindegewebe eingeschlossen werden. Das Innere der Hodensäcke ist von einem wimperfreien Endothel ausgekleidet und enthält je nach der Zugehörigkeit der Individuen zu den einzelnen Grössenklassen verschiedene Entwicklungsstadien der männlichen Geschlechtsprodukte und Amöboeyten, die in der Hodenflüssigkeit frei flottieren. Der Entenegel ist proterandrisch. Jeder Hodensack steht durch einen Ductus efferens mit einem Längskanal, dem Ductus deferens (Vas deferens), in Verbindung. Die Ductus efferentes der Hirudineen sind nicht als sekundäre Differenzierungen eines einzigen Paares von Samenleitern, wie es bei *Acanthobdella* vorkommt, zu deuten, sondern stellen im Gegensatz zur Ansicht LIVANOWS (1931) selbständige Bildungen, ursprüngliche Coelomodukte, speziell Gonodukte, nicht Metanephridien, dar, die durch Zusammenwachsen ihrer distalen Enden dem hinteren Abschnitt des Ductus deferens den Ursprung gaben. Ein bewimperter Ductus efferens mündet bei *Protoclepsis tesselata* nach Art eines Wimpertrichters lateral in den Hodensack ein und bildet auf diese Weise ein Gonostom. Die beiden engen, mit Wimpern versehenen Ductus deferentes, die intersegmental die Ductus efferentes aufnehmen, verlaufen dorsal über den Darmdivertikeln im inneren Mesenchym nach vorn bis zum XII. Segment, wo sie in die Ventrallakune eintreten und in die Samenblasen übergehen, welche in den Lakunen des XII. und XIII. Segmentes liegen und einfache oder mehrfache Schlingen bilden. Der allmähliche Übergang einer Vesicula seminalis in einen Ductus ejaculatorius erfolgt unter ständiger Verbreiterung des Drüsenepithels und der Ringmuskelschicht im XII. Segment. Die paarigen Ductus ejaculatorii verlaufen unter Bildung von Windungen in den ventralen Coelomräumen der Segmente XII und XI und besitzen zwischen den mächtig entwickelten Drüsenzellen nichtdrüsige Epithelzellen. Die beiden Hörner des Atriums

stellen die Fortsetzung der Ductus ejaculatorii dar und fallen durch die sehr breite Ringmuskelschicht auf. Das Atrium, das den unpaaren männlichen Ausführungsgang repräsentiert, wird von Ring-, Diagonal- und Längsmuskelzellen umgeben und öffnet sich durch den männlichen Geschlechtsporus nach aussen. — Der weibliche Geschlechtsapparat gliedert sich in die paarigen, nichtsegmentierten Ovarialsäcke, die bei juvenilen Exemplaren kurz sind und in der Ventrallakune des XII. und XIII. Somits liegen, bei adulten, vor der Eiablage stehenden Individuen sich jedoch bis in die Hinterkörperregion erstrecken können. Je ein aufgeknäuelter Keimstrang, eine weibliche Gonade darstellend, nimmt am Vorderende eines Ovarialsackes seinen Ursprung. An dieser Stelle ist ein bindegewebiger Ovarialsackanhang entwickelt, aus welchem ein Muskelbündel durch die Ovarialsackwand tritt und am Keimstrang inseriert. Beide Ovarialsäcke sind an der Ansatzstelle der fibrösen Anhänge durch eine sog. bindegewebige Brücke miteinander verbunden. Die grossen gelbgrünen Eier sind dotterreich. Die beiden Uteri stellen je ein Stück des Endabschnittes eines Ovarialsackes dar und gehen in die kurzen Ovidukte über, die getrennt in die muskulöse Vagina münden. Ovidukte und Vagina werden von zahlreichen Oviduktdrüsen umgeben.

4. Zur Systematik und Phylogenie von *Protoleipsis tessellata*.

Protoleipsis tessellata, die durch eine Reihe primitiver Baueigenschaften [geringe Reduktion des vorderen und hinteren Körperendes; kurzer, schwach ausgebildeter Rüssel; grosse Zahl von Vorderdarmdivertikeln (6 Paare); geringe Verschiebung der Abgangsstellen der vorderen dorsalen Gefäßschlingenpartien am Rückengefäss; einheitlicher Darmblutsinus um Hinter- und Enddarm bei juvenilen Individuen; gut ausgebildete Coelomkanäle (viele Kommunikationslakunen); Lage der Trichterapparate und Nephridialporen der Mittel- und Hinterkörpernephridien in zwei aufeinanderfolgenden Segmenten; offene Verbindung zwischen Trichterapparat und Schleifenkanal] ausgezeichnet ist, daneben aber auch stärker differenzierte Organisationscharaktere aufweist [zweikernige Muskelzellen; reiche Entwicklung von Bindegewebe; Degeneration der Speicheldrüsen und sekundäre Erweiterung des Coeloms bei adulten Exemplaren; Reduktion und Verlagerung bestimmter Nephridienteile], ist als eine primitive Glossiphoniide

zu betrachten, welcher die schon etwas spezialisiertere *Hemiclepsis marginata* sehr nahe steht. *Glossiphonia complanata*, *Glossiphonia heteroclita* und *Helobdella stagnalis* sind im Vergleich zu *Hemiclepsis marginata* noch differenziertere Formen.

Der Genusname *Protoclepsis* Livanow 1902 darf entgegen der Ansicht von MOORE (1924) und AUTRUM (1936) nicht durch *Theromyzon* Philippi 1867 ersetzt werden. PHILIPPI (1867) hat *Theromyzon pallens* nicht ausreichend beschrieben, so dass auf Grund seiner Angaben eine Identität dieser Hirudinee mit einem Vertreter der Gattung *Protoclepsis* nicht festzustellen ist.

Die vorstehende Mitteilung ist die Zusammenfassung einer Dissertation, die ausführlich andernorts erscheinen wird.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

- 1936 AUTRUM, H. Hirudineen. Charakteristik. BRONN's Klassen u. Ord. d. Tierreiches. Bd. 4., Abt. III., Teil 1, Lief. 1.
- 1900 CASTLE, W. The metamerism of the Hirudinea. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard College. XXXVI.
- 1903 LIVANOW, N. Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen. I. Das Neuro- und Myosomit der Hirudineen. Zool. Jahrb. Anat. XIX.
- 1904 — Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen. II. Das Nervensystem des vorderen Körperendes und seine Metamerie. Zool. Jahrb. Anat. XX.
- 1906 — *Acanthobdella peledina* Grube. Zool. Jahrb. Anat. XXII.
- 1907 — Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen. III. Das Nervensystem und die Metamerie des vorderen Körperendes von *Herpobdella atomaria* Carena. Zool. Jahrb. Anat. XXIII.
- 1931 — Die Organisation der Hirudineen und die Beziehungen dieser Gruppe zu den Oligochaeten. Ergebn. Fortschr. Zool. VII.
- 1900 MOORE, J. P. A description of *Microbdella biannulata* with especial regard to the constitution of leech somite. Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia. VI.
- 1924 — Notes on some asiatic leeches (Hirudinea) principally from China, Kashmir and British India. Proceed. Ac. Sc. Philadelphia. LXXVI.
- 1894 OKA, A. Beitrag zur Anatomie der *Clepsine*. Z. wiss. Zool. LVIII.
- 1867 PHILIPPI, R. A. Kurze Notiz über zwei chilenische Blutegel. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. XXXIII., Bd. I.
-