

Die Herkunft des Endocardepithels bei *Salmo salar*.

Von

Dr. Bernh. Nöldeke,

Assistent am zoologischen Institut Straßburg i. Els.

Mit Tafel XXVII.

In einem vor zwei Jahren erschienenen Aufsätze¹ hat DAVIDOFF eine Übersicht darüber gegeben, wie unsicher und wie weit aus einander gehend die Angaben sind, welche die verschiedenen Autoren über die Abstammung der das Endocard bildenden Zellen gemacht haben; bald wird diesen eine mesodermale, bald eine entodermale Natur zugeschrieben. Wenn auch DAVIDOFF'S Überblick keinen Anspruch auf Vollständigkeit macht, so möchte ich doch ergänzend oder besser berichtend darauf hinweisen, dass nicht erst 1886 RABL für Salamandra, sondern bereits 1875 GOETTE² für Bombinator eine entodermale Herkunft des Endocardepithels festgestellt hat. Ganz entsprechende Verhältnisse fand derselbe Autor dann später³ bei Petromyzon. Zu einem entgegengesetzten Schluss kommt indessen DAVIDOFF in seiner schon erwähnten Arbeit⁴.

Auch für die Teleostier liegen sich widersprechende Angaben vor, auf die ich weiter unten zu sprechen komme; allerdings neigt auch hier bei Weitem die Mehrzahl der Beobachter dahin, das Endocardium auf das Mesoderm zurückzuführen. Indessen erhielt ich bei

¹ V. DAVIDOFF, Über die Entstehung des Endocardepithels bei Reptilien. Festschrift für C. GEGENBAUR. 1896.

² GOETTE, Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.

³ GOETTE, Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges. 1890.

⁴ Wenn MEHNERT in seinem Werk »Biomechanik« (1898) die entodermale Natur des Herzendothels als »strikt erwiesen« ansieht (p. 6), so dürfte das der heutigen Sachlage doch noch nicht entsprechen. Ich brauche außer den von DAVIDOFF sowie von mir citirten Autoren nur noch zu erwähnen HOUSSAI, RAFFAELE, VAN DER STRICHT, SALENSKY.

einem Studium dieser Frage an dem oft untersuchten *Salmo salar* Resultate, die so sehr von der unter Zoologen und Anatomen verbreiteten Auffassung abwichen, dass ich sie im folgenden Aufsätze kurz mittheilen möchte.

Da für die Frage der Endocardepithelfrage lediglich die vorderste Körperregion in Betracht kommt, beschränke ich mich naturgemäß bei der Wiedergabe meiner Beobachtung auf die Verhältnisse der Kopfgegend und auch hier, so weit möglich, speciell nur auf die Partie zwischen den beiden ersten Kiemenspalten.

Mein Ausgangsstadium (Fig. I) zeigt die drei Keimblätter noch in ihren ursprünglichen Lageverhältnissen; das Entoderm liegt noch in seiner ganzen Ausdehnung dem Dotter auf, so dass das Mesoderm mit diesem nicht in Berührung kommt. Die Keimscheibe bedeckt erst einen kleinen Theil der Dotterkugel; die noch sehr kurze Embryonalanlage tritt oberflächlich nur schwach aus ihr hervor, und ist größtentheils, d. h. in ihrer medianen Partie tief in den Dotter eingesenkt, während sie an den Seiten flach auf demselben ausläuft. Das Ektoderm lässt die erste Anlage der Gehörbläschen als Verdickungen erkennen; die Augenblasen treten erst als starke, solide Vorwölbungen aus dem Hirn hervor. Das Entoderm, welches sich nach vorn bis unter die Augenanlage verfolgen lässt, ist in seinen Seitentheilen ein- bis mehrschichtig, während es in dem centralen, die Dotterfurche auskleidenden Theil nur einschichtig ist. An jener Stelle, wo die Umbiegung in die tiefe Einsenkung beginnt, ist bereits eine schwache Auffaltung zu beobachten; sie führt im Laufe der Entwicklung schließlich zur Bildung des Kiemendarmes. Die beiden stärksten, auf der rechten und linken Seite sich je entsprechenden Erhebungen deuten die beiden ersten Kiemenspalten an. Das Mesoderm zeigt in der vorderen Rumpfgegend und im Hinterkopf bereits die Seitenplatten differenzirt; auch ist die Leibeshöhle in diesen bereits schwach sichtbar. Weiter nach vorn sind die zukünftigen Seiten- oder Pericardialplatten von dem eigentlichen Kopfmesoderm noch nicht scharf geschieden. Dieses unsegmentirte Kopfmesoderm füllt den Raum zwischen Ektoderm, resp. Hirnanlage, Entoderm und Seitenplatten aus und ist in der Gegend der Kiemenspaltenanlagen am schwächsten entwickelt. Die Seitenplatten werden hier, sobald sie sichtbar sind, nicht nur gegen den Dotter hin, d. h. an der Splanchnopleura, sondern in Folge der stärkeren Auffaltung des Entoderms auch an ihrer medianen Partie, welche ich als Pericardialfalte bezeichnen will, von diesem Keimblatt direkt begrenzt. Dicht hinter

der Anlage der ersten Kiemenspalte ist das Kopfmesoderm wieder stärker entwickelt und keilt sich zwischen der oberen Seitenplattenwand, der Somatopleura, und dem aufsteigenden Entoderm in stumpfem Winkel ein.

Dieses Stadium ist ungefähr mit Ablauf des 11. Tages erreicht. Eine dann sehr bald auftretende Veränderung (Fig. II) zeigt sich an der Embryonalanlage, indem immer noch neue Partien des Ektoderms in die mächtige Hirnanlage mit einbezogen werden und im Zusammenhang hiermit sich eine Verkürzung der flachen Seitentheile einstellt; dabei treten auch die Kiemenspaltenanlagen deutlicher hervor. Auf die Weiterentwicklung im Bereiche der zweiten Spalte sei nur kurz hingewiesen. Sehr bald kann man bemerken, dass das Entoderm seitlich nicht mehr an das Ektoderm herantritt, sondern dass der äußere Theil der Seitenplatte nunmehr direkt dem Dotter aufliegt (Fig. III, 2, 3). Je weiter die Entwicklung der Kiemenspalte fortschreitet, um so stärker beobachten wir diese medianwärts gerichtete Zurückziehung des Entoderms. Wenn dieses dann an dem Gipfel der Falte mit dem an der betreffenden Stelle verdickten Ektoderm in Verbindung tritt (Fig. V, 3) und der Durchbruch der Spalte bevorsteht, berührt es den Dotter nur noch unter der Chorda; eine Umbiegung unter die Seitenplatten findet nicht mehr statt. Es schließt sich dann hier der Kiemendarm an seiner ventralen Seite, indem die rechte und die linke ventrale Entodermlamelle sich vereinigen. Die immer mehr medianwärts vordrängenden, mit der Somatopleura dem Entoderm, mit der Splanchnopleura dem Dotter anliegenden Seitenplatten drängen dann das Entoderm ganz vom Dotter ab und treten mit ihren medianen Partien mit einander in Verbindung. In dieser Körperregion bleiben die Grenzen zwischen Ento- und Mesoderm immer scharf, auch verlieren die Entodermzellen nie den Zusammenhang unter einander.

Weniger klar liegen die Verhältnisse in der zwischen den beiden ersten Kiemenspalten gelegenen Region. Während sich hier die Seiten- resp. Pericardialplatten mit dem Cölom bald bis vor die erste Kiemenspalte verfolgen lassen, schreitet die Auffaltung des Entoderms fort, ohne dass hier ein median gerichtetes Zurückweichen dieses Keimblattes — wie es im Bereiche und hinter der zweiten Kiemenspalte außer Zweifel steht — beobachtet werden kann. Dagegen fällt es auf, wie seine lateralen Flügel ihre obere scharfe Grenze verlieren. Gleichzeitig treten unter der Splanchnopleura Zellen auf (Fig. III, 1 *x*), welche nach hinten bereits vor der

zweiten Kiemenspalte verschwinden, nach vorn aber in das unsegmentirte Kopfmesoderm übergehen.

Anfänglich scheint dieser Zellhaufen gegen das darunterliegende Entoderm abgegrenzt zu sein, bald aber tritt mehr oder weniger scharf eine Grenze gegen das Mesoderm hervor. Diese wird im folgenden Stadium schärfer, während irgend eine Abtrennung zwischen den Zellen x und dem Entoderm nicht mehr möglich ist (Fig. IV); vielmehr verläuft das letztere mit seiner unteren Lamelle in der unter den Seitenplatten gelegenen indifferenten Zellmasse, die ich jetzt nach ZIEGLER¹ als »Herzzellen« bezeichnen will, obwohl, wie wir sehen werden, das Herz nur aus einem Theil derselben gebildet wird; nach vorn stehen die Herzzellen mit dem Kopfmesoderm in Zusammenhang. Erst wenn sich in wenig älteren Stadien die Seitenplatten in der Region vor der ersten Kiemenspalte direkt dem Dotter auflagern, wird dieser Zusammenhang hierdurch aufgehoben. Dann haben auch die Herzzellen an Masse, besonders direkt hinter der ersten Kiemenspalte, zugenommen. Sie vertheilen sich nun mehr unter die lateral- und medianwärts vordringenden Seitenplatten, und dabei erscheint ihr Gefüge durch Auftreten vieler intercellulärer Hohlräume gelockert. Zu dieser Zeit glaubte ich auch vereinzelt die ventrale Entodermlamelle bis auf den Dotter — und zwar median von der Pericardialfalte verfolgen zu können. Aber eine deutliche, scharfe Grenze habe ich an dem untersten Theil nicht zu finden vermocht (Fig. V). Wenn sich nun der centrale, dem Dotter anliegende Theil der dorsalen Entodermlamelle von letzterem abgehoben hat, finden wir — noch vor Bildung der ventralen Darmwandung — unter ihm einen Hohlraum, dem die unter den Seitenplatten gelegenen Zellen zuzustreben scheinen (Fig. VI H). Bald darauf liegt unter der einschichtigen subchordalen dorsalen Entodermlamelle eine kompakte Zellmasse, die einerseits mit Zellen zusammenhängen, die sich auch jetzt noch — aber gegen früher in geringerer Masse — unter den Seitenplatten beobachten lassen, andererseits aber auch in die ventrale Entodermlamelle übergehen, welche unter der dorsalen Darmwand noch in keiner Weise gegen die solide Zellmasse abgegrenzt ist (Fig. VII). Außerdem steht sie aber hinter der ersten Kiemenspalte mit der oberen Mesodermmasse durch einen Strang von Zellen in Verbindung, welcher zwischen der Somatopleura und der ventralen

¹ H. E. ZIEGLER, Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikr. Anat. XXX. 1887.

Entodermlamelle verläuft. Dieser Verbindungsstrang, der bereits in früheren Stadien sich als eine zwischen dem aufsteigenden Entoderm und den Seitenplatten einkeilende Mesodermmasse beobachten lässt, — vgl. das Ausgangsstadium — besteht aus Zellen, die sich mit fortschreitender Entwicklung immer mehr abplatten.

Über dem zwischen den Pericardialfalten gelegenen soliden Zellhaufen schließt sich der Kiemendarm, indem immer deutlicher eine Grenze auftritt, welche sich an der unteren Seite der ventralen Entodermlamelle verfolgen lässt. Dann steht jene Zellmasse nur noch mit mesodermalen Elementen in Verbindung. Es bildet sich nun das Endocardium aus, indem sich zwischen diesen Zellen Hohlräume bilden, die mit einander verschmelzen, während die Zellen selbst sich zum Endocardepithel zusammenlegen (Fig. VIII). Nicht unerwähnt will ich lassen, dass ich auf mehreren Querschnitten Bilder erhielt, in denen die Lage der Hohlräume resp. der sich zum Epithel anordnenden Zellen auf eine doppelte Anlage des Herzens hinzudeuten schien.

Um diese Zeit findet man auch im Bereich der zweiten Kiemenpalte und hinter ihr unter der sich seitlich jetzt weit erstreckenden Splanchnopleura eben solche lockere Zellen, wie wir sie in der Herzregion auf dem Dotter beobachten können. Spätestens mit Ablauf des 15. Tages war die Entwicklung so weit vorgeschritten.

So weit die thatsächlichen Beobachtungen.

Die Hauptfrage, die sich aus ihnen ergibt, ist folgende: Woher stammen die Zellen, die wir in der Herzregion während der Bildung der beiden ersten Kiemenpalten unter den Seitenplatten finden?

Vermuthlich sind sie zum Theil mesodermalen Ursprungs. Zur Zeit, wo sie auftreten, sind meistens die auf dem Dotter liegenden Seitenflügel des Entoderms unter ihnen noch deutlich zu erkennen. Dass sie sich von ihnen abspalten, kann ich deshalb nicht annehmen, weil mir eine Grenze zwischen dem unteren Keimblatt und den Zellen, wenn sie überhaupt sich zeigt, nur gerade in frühesten Stadien zu Gesichte kam. Dagegen schließe ich daraus, dass zu dieser Zeit eine Abgrenzung gegen die untere Seitenplatte meistens nicht klar zu sehen ist, dass sie sich von dieser abtrennen. Dass sie vorn in das eigentliche Kopfmesoderm übergehen, ist nicht wunderbar, da ja ursprünglich das ganze Mesoderm eine einheitliche Masse bildet. Während nun die Grenze gegen die Seitenplatten immer schärfer hervortritt, verschwindet sie gegen das darunter

liegende Entoderm und wir erhalten somit jene einheitliche, indifferente Zellmasse der sogenannten Herzzellen.

In der Litteratur findet sich stets angegeben, dass sich das Entoderm unter den Seitenplatten weg medianwärts zur Bildung des Kopfdarmrohrs zurückziehe. Zweifellos ist das der Fall — wie bereits erwähnt — im Bereich und hinter der zweiten Kiemenspalte. Hier ergeben sich beim Studium so klare Bilder, dass der Vorgang sich so zu sagen Schritt für Schritt verfolgen lässt. Der Verband der Entodermzellen bleibt ein fester, nur ganz vereinzelt trifft man auf eine unter den Seitenplatten gelegene, vielleicht vom Entoderm abgelöste isolierte Zelle. Dagegen lässt sich in der Herzregion das Entoderm gegen das Mesoderm nur in der gefalteten Partie scharf abgrenzen. Je mehr sich aber die ventrale Lamelle dem Dotter nähert, um so undeutlicher wird die Trennungslinie. Unter diesen Umständen lässt sich eine Zurückziehung, wie ich bereits betont, gar nicht beobachten. Ja, es spricht sogar dafür, dass ein solcher Process überhaupt nicht stattfindet, der ganze Habitus der untersten dem Dotter direkt aufliegenden Zellreihe, welche auch ohne nach oben abgegrenzt zu sein, häufig geradezu wie eine Fortsetzung der ventralen Entoderm lamelle aussieht. Man könnte allerdings hierin einfach eine Anpassungserscheinung erblicken und sagen, die sich neu dem Dotter anlegenden Zellen seien bestrebt, eine mehr oder weniger epithelartige Ordnung anzunehmen. Indessen glaube ich nicht, dass der Dotter einen so starken Einfluss ausübt, denn gerade gegen ihn hin sind die Zellgrenzen verhältnismäßig undeutlich.

ZIEGLER giebt nun dieser Zellmasse, die er direkt als Herzzellen bezeichnet, einen rein mesodermalen Ursprung. Er beobachtete sie zu einer Zeit, in der die Seitenplatten bereits deutlich differenzirt waren und sogar vor der ersten Kiemenspalte bereits dem Dotter aufliegen (p. 615). Da zu dieser Zeit die obere, über den Seitenplatten gelegene Mesodermmasse durch die zwischen dem aufgefalteten Entoderm und der Somatopleura gelegenen Zellen mit den Herzzellen in Verbindung steht, nimmt er an, »dass diese Zellen mit den Mesodermzellen des Kopfes gleichartigen Ursprungs sind, sei es dass sie von dort herabwandern auf den Wegen, auf welchen sie mit denselben zusammenhängend gefunden werden, sei es dass sie von Anfang an, das heißt, von der Zeit der Differenzirung des Entoderms und der Seitenplatten an, an entsprechender Stelle liegen. Am wahrscheinlichsten ist mir, dass die Seitenplatten in solcher Weise in die Mesodermmasse des Kopfes eindringen, dass ein Streifen

von Zellen jederseits unter sie zu liegen kommt«. Allerdings weist er selbst noch auf eine andere Möglichkeit hin, indem er schreibt: »Die Annahme, dass diese Zellen vom Entoderm stammen oder aus den Seitenplatten ihren Ursprung nehmen, ist schwieriger zu widerlegen« (als eine etwaige Abstammung von den Dotterkernen). Da ZIEGLER sich auch in dieser Region das Entoderm medianwärts unter den Seitenplatten weg zurückziehen lässt, entging es ihm, dass auch das Entoderm an der Bildung der Herzzellen betheilig ist. Er ging von zu alten Stadien aus, um die richtige Herkunft ergründen zu können. Seine Figg. 30 und 32 zeigen das Entoderm median von den Seitenplatten auf den Dotter stoßend. So klare Bilder über derartige Entodermverhältnisse habe ich nicht erhalten; wenn ich aber etwa meine Querschnitte in der Weise deuten konnte, so waren das keineswegs mehr geeignete Ausgangsstadien.

Meines Erachtens bestehen also die Herzzellen sowohl aus ento- wie aus mesodermalen Zellen. In einem etwas älteren Stadium hat ihre Masse bedeutend zugenommen. Sie vertheilen sich dann unter dem medianen Theil der Splanchnopleura, deren äußerer Theil jetzt den Dotter berührt. Ob die Zunahme lediglich auf einer Vermehrung durch Theilung der ersten Herzzellen beruht oder ob neue Elemente aus dem Dotter zugeführt werden, das habe ich nicht entscheiden können. OELLACHER¹, ZIEGLER und HENNEGUY² sprechen sich gegen letztere Annahme aus, haben aber auch keine beweisenden Bilder erhalten können. Am ehesten neigt von ihnen noch OELLACHER dazu, eine Zellabsonderung aus dem Periblast anzunehmen, wobei die betreffenden Zellen wohl in Beziehung zur Gefäß- und Blutbildung stehen dürften (p. 88—89); doch handelt es sich hier unter keinen Umständen um die eigentlichen Herzzellen. Ich kann trotz des Mangels eines strikten Beweises nicht leugnen, dass ich eine Vermehrung der sog. Herzzellen vom Dotter aus für durchaus möglich halte; zu häufig stieß ich auf Bilder, die darauf hinzudeuten schienen³.

¹ J. OELLACHER, Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Knochenfische etc. Diese Zeitschr. XXIII. 1873.

² F. HENNEGUY, Recherches sur le développement des poissons osseux. Journ. Anat. Physiol. XXXIV. 1888.

³ Für die Ansicht, dass dem Periblast ein mehr oder weniger wichtiger Antheil an der Embryonalanlage zuzuschreiben sei, sprechen sich mehrere neuere Arbeiten aus. — LWOFF, Die Bildung der primären Keimblätter etc. Bull. soc. imp. Naturalistes Moscou. 1894. — W. BERENT, Zur Kenntnis des Parablastes. Jenaische Zeitschr. XXX. 1896. — W. REINHARD, Die Bedeutung des Periblastes etc. Arch. f. mikr. Anat. LII. 1898.

Mit ZIEGLER nehme ich nun an, dass die Zellen, welche den durch Abhebung des Entoderms vom Dotter entstandenen Hohlraum ausfüllen, auf diese Herzzellen zurückzuführen sind. OELLACHER hat bei der Forelle die hierdurch entstehende solide Zellmasse als erste Herzanlage beschrieben und hat vorher unter den Seitenplatten keine Zellanhäufung beobachtet. Aber er giebt auf seiner Fig. 13 1 trotz der bereits durchbrochenen zweiten Kiemenspalte unter den Pericardialplatten noch eine entodermale Zellschicht wieder. Wohin soll diese verschwinden? Es scheint mir ganz klar zu sein, dass seine in Fig. 14 abgebildeten Stadien (eines Embryo vom 31. Tage) viel zu alt sind, um als Anfangsstadien gelten zu können. So weit ich aus OELLACHER'S Abbildungen schließen kann, glaube ich, dass die entscheidenden Momente zwischen seinen Abbildungen 11 und 12, also ungefähr am 27. Tage liegen müssen. Da mein Forellenmaterial sich leider zweimal nicht entwickelte, habe ich bisher keine eigenen Untersuchungen machen können, und vermag daher auch kein sicheres Urtheil abzugeben.

OELLACHER hat angegeben, dass das Zellmaterial für die erste solide Anlage des Herzens aus dem Kopfmesoderm zwischen Seitenplatten und Kopfdarm hinabwandere. HENNEGUY hat zwar für die Forelle diese Angaben bestätigt, giebt aber ebenfalls für die ersten Stadien keine Figuren. Auch SOBOTTA¹ hat sich auf denselben Standpunkt gestellt. Er sagt: »Die Zellmasse zwischen den Pericardialblättern stellt das Herzendothel dar, der spaltförmige Hohlraum die Anlage der Herzhöhle. Das Herzendothel stammt nicht vom Entoderm, wie es um diese Zeit und auch in späteren Stadien immer den Anschein hat. Von den Mesodermmassen vielmehr, in welche die entodermalen Anlagen der Kiemenspalten hineinwachsen, sieht man in geeigneten Stadien der Entwicklung eine Lage platter Zellen sich ablösen und ventral um den Darm herum bis zum Dotter wachsen«² (p. 80—81). Er stellt daher »eine entodermale Abstammung des Herzendothels auf das Bestimmteste in Abrede«.

Da SOBOTTA diese »um den Darm herumwandernden Zellen« erst im abgeplatteten Zustande gesehen hat, so ist sein Standpunkt leicht erklärlich. Von den ZIEGLER'schen Herzzellen unter den Seitenplatten

¹ SOBOTTA, Über Mesoderm-, Herz-, Gefäß- und Blutbildung bei Salmoniden. Verhandl. Anat. Gesellsch. VIII. 1894.

² Ohne nähere Angabe, mit welchen Mitteln SOBOTTA diese Vorgänge »gesehen« hat, bleibt mir dieser Satz unklar, nach meiner Erfahrung kann nur konservirtes Material in Frage kommen.

spricht er überhaupt nicht. Er scheint wie OELLACHER die »Zellmasse zwischen den Pericardialblättern« als das erste Auftreten der Herzzellen anzusehen. Ich kann ihm dabei in keiner Weise bestimmen. Die Lage platter Zellen, deren Ablösung von dem Kopfmesoderm ich nicht habe konstatieren können, ist bereits früher und zwar in noch nicht abgeplattetem Zustande an derselben Stelle zu beobachten (Fig. IV, V, VI). Es sind die in Folge der mächtigen Auf-faltung des Entoderms zwischen diesem und den Seitenplatten eingekleiteten Zellen des Kopfmesoderms. Irgend welche sicheren Anzeichen dafür, dass sie wandern, liegen auf Serien nicht vor — es sei denn, dass man ihre schließlich spindelförmige Gestalt dafür halte. Allerdings kann man häufig während der eigentlichen Endocardausbildung solche an einander hängenden spindelförmigen Zellen unter der Splanchnopleura wie auch median von der Pericardfalte bis in den mesodermalen Strang hinein verfolgen und es lässt sich nicht konstatieren, ob diese von dem letzteren oder von unseren Herzzellen abstammen. Aber die eigentliche Herzzellenmasse liegt dann immer noch unter resp. in der subchordalen Partie median von diesen spindelförmigen Zellen. Ferner deutet der Umstand, dass der Zellverband der Herzzellen im Laufe der Entwicklung sich überaus lockert und dass die Masse der schließlich noch unter der Splanchnopleura gelegenen Zellen sehr abgenommen hat, doch stark darauf hin, dass die Zellmasse zwischen den Pericardialfalten auf diejenige unter der Splanchnopleura zurückzuführen ist.

Diese eingewanderte Zellmasse bildet häufig, wie OELLACHER schon betont, eine solide Anlage. Auch in diesem Stadium ist, wie allerdings wohl die meisten Autoren auch zugeben, eine Grenze zwischen dem Entoderm und ihr nicht zu ziehen. Es schließt in der Herzgegend sich jedenfalls der Darm nicht bereits auf dem Dotter, sondern die ventrale Wandung entsteht erst aus einer nachträglichen Verschmelzung der beiden sich entgegenwachsenden Entoderm-lamellen — oder in Folge einer Einfügung von Zellen aus dem unter dem Darm gelegenen Zellhaufen, den Herzzellen!

Die weitere Entwicklung des Herzens ist bekannt. Ich will hier noch darauf hinweisen, dass bereits HENNEGUY auf eine doppelte Herzanlage bei der Forelle aufmerksam gemacht hat. Wie ich oben erwähnt, habe ich mitunter entsprechende Bilder erhalten.

Wir haben gesehen, dass nicht alle als Herzzellen bezeichneten Zellen in die solide Herzanlage einwandern. Man könnte vielleicht einen Schritt weiter gehen und sagen, dass in erster Linie vermuthlich

die der Medianlinie am nächsten gelegenen Zellen zur Endocardbildung herangezogen würden; das wäre aber seiner Entstehung nach, falls man keine nachträgliche Vermengung annehmen will, ein Theil der entodermalen Partie. • Aber auf diese bei *Salmo* jedenfalls nicht zu beweisende rein theoretische Annahme möchte ich mich nicht weiter einlassen. Der Rest der Herzzellen, welcher unter der Pericardplatte zurückbleibt, breitet sich nach vorn und vor Allem nach hinten auf dem Dotter aus und steht wohl sicher mit der Gefäßbildung in Zusammenhang (Fig. VIII 3).

Der einzige Autor, welcher bisher für *Salmo* eine entodermale Natur des Endocardiums angegeben hat, ist C. K. HOFFMANN¹. Nach ihm wird auch nur ein Theil des Entoderms zur Bildung des Kopfdarmes verbraucht. Aus dem Rest dieses Keimblattes, welcher noch als Entoderm des Parablats unter den Seitenplatten dem Nahrungsdotter anliegt und aus einer einfachen Schicht stark abgeplatteter Zellen besteht, sollen durch Proliferation die Endocardzellen entstehen. Nähere Angaben liegen nicht vor. Jedenfalls hat auch HOFFMANN diese Zellen erst an ihrem späteren Ort (zwischen den beiden Pericardfalten) beobachtet. Doch stimmen seine Angaben in so fern mit meinen Beobachtungen überein, als er die Herzzellen nicht vom Mesoderm, sondern von den unter den Seitenplatten gelegenen Zellen ableitet.

Es erübrigt uns noch, einige Arbeiten zu besprechen, welche sich nicht mit der Salmonidenentwicklung, sondern mit der anderer Teleostier befassen. Ich nenne zuerst WENCKEBACH². Auch dieser Autor lässt das Herz mesoblastischen Ursprungs sein und giebt an, dass die Herzzellen aus dem Kopfmesoderm um den Darm herumwandern. Er hat die Einwanderung der betreffenden Zellen an verschiedenen lebendigen pelagischen Eiern beobachtet und sie dann auf Schnittserien von *Belone*-Embryonen bestätigt gefunden. Aber die Beobachtung am lebenden Objekt hat doch Manches gegen sich. Die daran gewonnenen Resultate fallen doch nur scheinbar voll in die Wagschale³. Und was die Befunde an Schnittserien betrifft, so sind sie leider nicht durch Abbildungen belegt. WENCKEBACH schien es

¹ C. K. HOFFMANN, Zur Ontogenie der Knochenfische. Verh. k. Akad. Wetensch. Amsterdam. XXIII. 1883.

² K. F. WENCKEBACH, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. XXVIII. 1886.

³ Anders urtheilt W. FELIX (Beitr. zur Entwicklungsgesch. der Salmoniden. Anat. Hefte. I. 25. Heft. 1897. p. 361).

»a priori unwahrscheinlich, dass das Herzendothel von dem Epithelien bildenden Hypoblast und nicht vom Mesoblast abzuleiten wäre, indem alle übrigen Endothelien doch unzweifelhaft vom Mesoblaste herrühren«.

CUNNINGHAM¹ nimmt ganz allgemein bei Teleostiern einen mesodermalen Ursprung des Herzens an, während C. V. WILSON² die Mittheilung seiner Beobachtungen hierüber zurückhält, da die an *Serranus* gewonnenen Resultate sich in so vielen Punkten von denen HENNEGUY's, ZIEGLER's und OELLACHER's unterscheiden (p. 259).

HOLBROOK³ leitet die Herzzellen bei *Gadus* von den Urwirbeln ab. Seine Fig. 2 zeigt die Seitenplatten in der Gegend der Hörblasenanlage direkt dem Dotter aufliegend, während zwischen ihnen der Darm sich zu einem Rohre von kreisförmigem Querschnitt schließt. Sollte hier nicht vielleicht ein zu weit nach hinten gelegener Schnitt genommen sein? Allerdings giebt HOLBROOK besonders an, dass die Herzanlage hinter der Gehörblase liege, ein Verhältnis, wie es sich jedenfalls bei den Salmoniden nicht findet.

BOYER⁴ und LWOFF bringen keine näheren Angaben über die Herzbildung. Letzterer bestätigt aber eine Angabe WILSON's, dass der Darm manchmal geschlossen sei, ehe die seitlichen Entodermzellen verschwunden sind und giebt für *Labrax* direkt an, dass das seitliche Entoderm an der Bildung der Darmanlage keinen Antheil nimmt, sondern dass aus ihm Mesenchymzellen entstehen (p. 202).

Überblicken wir kurz die gewonnenen Resultate noch einmal, so ist vor Allem klar, dass die theoretische Forderung, das Herzendothel müsse wie alle Endothelien und wie das ganze Blutgefäßsystem rein mesodermalen Ursprungs sein, bei *Salmo salar* in keiner Weise eine Bestätigung finden kann. Die auftretende Verwischung der Grenzen zwischen den Zellen des Entoderms und des Mesoderms innerhalb der Herzanlage lassen die Frage allerdings nur so weit zur Entscheidung kommen, dass jedenfalls das Entoderm an der Bildung des Endocardepithels Theil nimmt. Ob es vielleicht

¹ J. T. CUNNINGHAM, On some Disputed Points in Teleostean Embryology. Ann. Nat. Hist. (6). VII. 1891.

² C. V. WILSON, The Embryology of the Sea Brass (*Serranus atrarius*). 1891.

³ A. T. HOLBROOK, The Origin of the Endocardium in Bony Fishes. Bull. Mus. Harvard. XXV. 1893/94.

⁴ E. R. BOYER, The Mesoderm in Teleosts: especially its Share in the Formation of the Pectoral Fin. Bull. Mus. Harvard. XXIII. 1892/93.

allein betheilt ist und wo etwa der Übergang in die mesodermalen Elemente zu suchen ist, lässt sich hier und wie es aus der Litteratur hervorzugehen scheint, überhaupt bei den Teleostiern wohl schwerlich entscheiden.

Einen Vergleich mit den erhaltenen Resultaten bei den Sela-
chiern und in anderen Thierklassen werde ich erst unternehmen, so-
bald ich diesbezügliche eigene Untersuchungen vorgenommen habe.

Straßburg i. Els., im Juli 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVII.

Sämmtliche Figuren mit Ausnahme von Fig. I, 1 sind ungefähr in 150facher Vergrößerung gezeichnet.

Fig. I. Embryo vom 11. Tag. 1, Oberflächenansicht. (12fache Vergr.)
2, Querschnitt aus der Gegend der I. Kiemenspalte.

Fig. II. Embryo vom 12. Tag. 1, Querschnitt aus der Gegend der I.
Kiemenspalte. 2, 7. Schnitt hinter 1. 3, 12. Schnitt hinter 1. 4, 25. Schnitt
hinter 1 (dicht vor der II. Kiemenspalte).

Fig. III. Embryo vom 13. Tag. 1, Querschnitt aus der Gegend dicht hin-
ter der I. Kiemenspalte. 2, 12. Schnitt hinter 1. 3, 17. Schnitt hinter 1.

Fig. IV. Embryo vom 13. Tag. 1, Querschnitt aus der Gegend der I. Kiemens-
spalte. 2, 8. Schnitt hinter 1. 3, 13. Schnitt hinter 1. (II. Kiemenspalte.)

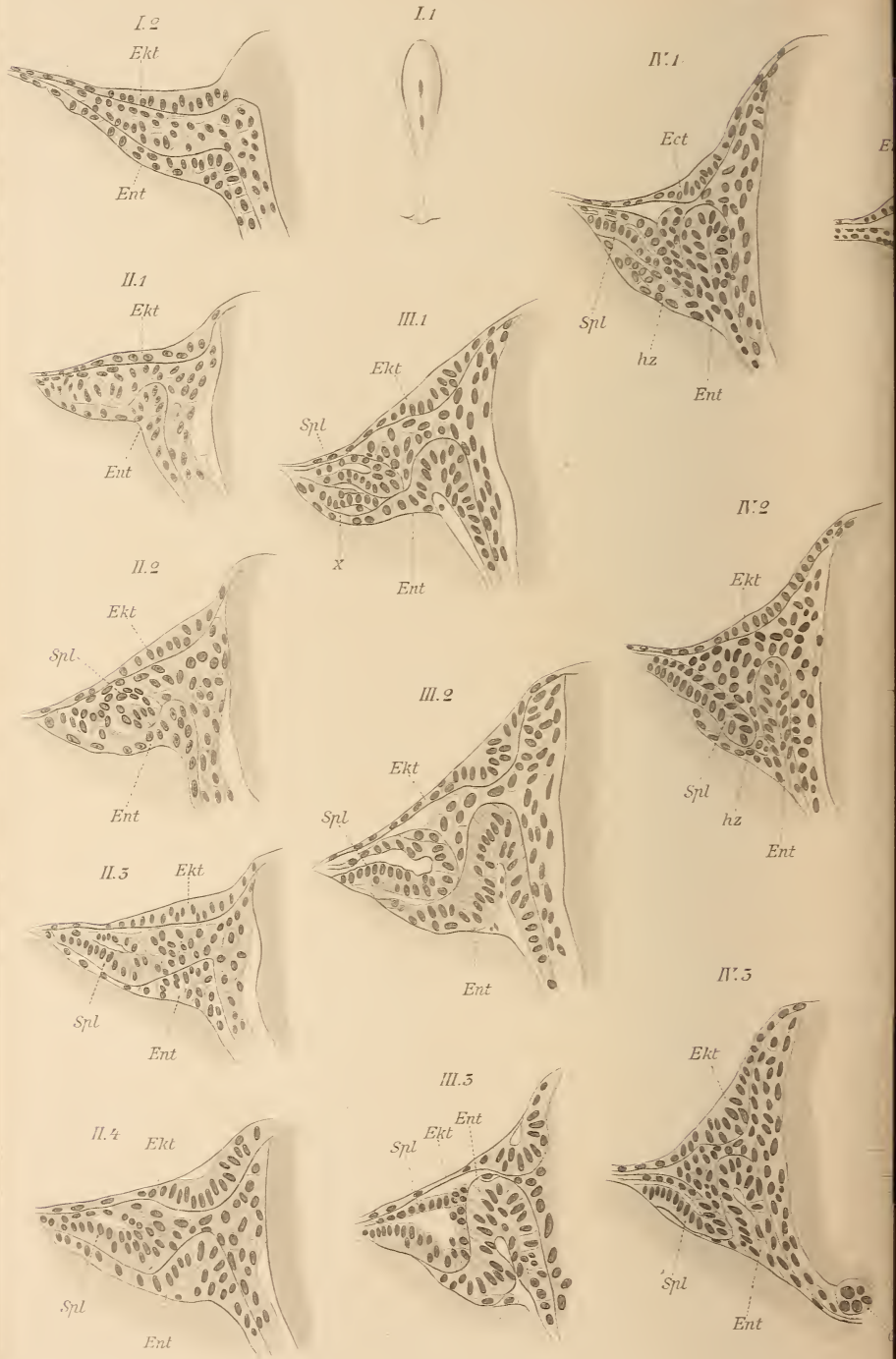
Fig. V. Embryo vom 13. Tag. 1, Querschnitt aus der Gegend dicht hin-
ter der I. Kiemenspalte. 2, 9. Schnitt hinter 1. 3, 15. Schnitt hinter 1.

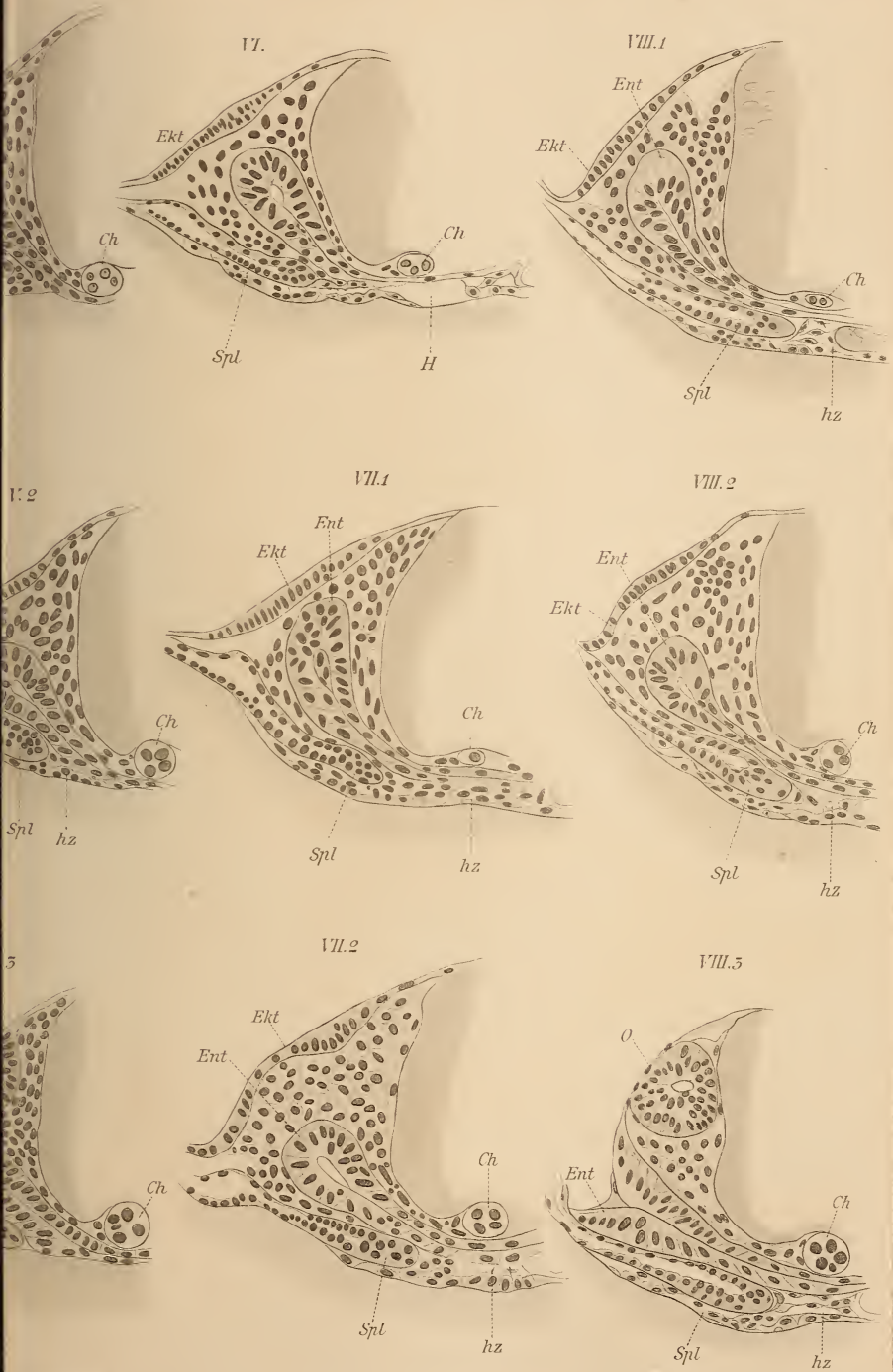
Fig. VI. Embryo vom 14. Tag. Querschnitt aus der Gegend dicht hinter
der I. Kiemenspalte.

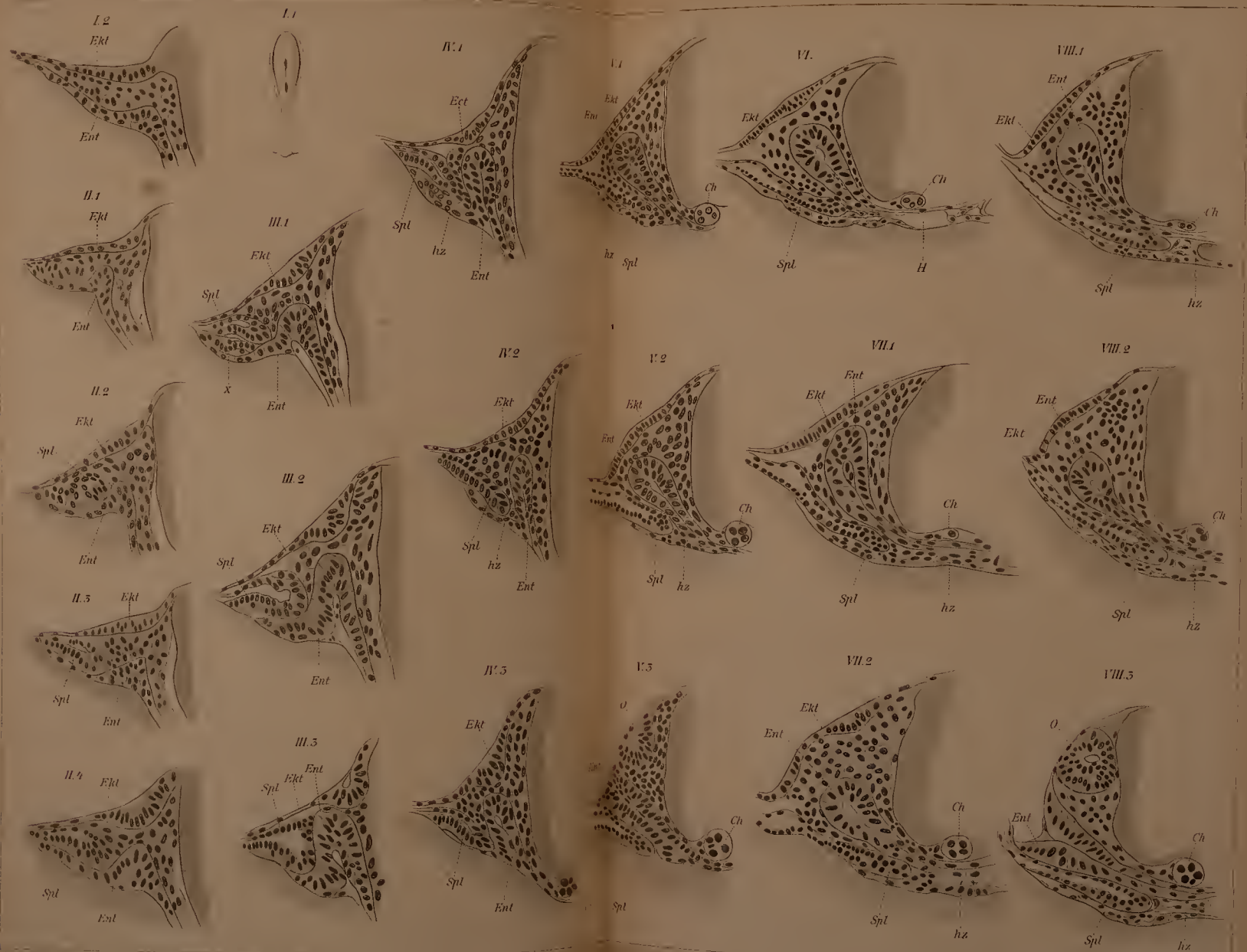
Fig. VII. Embryo vom 14. Tag. 1, Querschnitt aus der Gegend dicht hinter
der I. Kiemenspalte. 2, 7. Schnitt hinter 1.

Fig. VIII. Embryo vom 15. Tag. 1, Querschnitt dicht hinter der I. Kiemens-
spalte. 2, 10. Schnitt hinter 1. 3, 21. Schnitt hinter 1. (II. Kiemenspalte.)

Ekt, Ektoderm; *Ent*, Entoderm; *Ch*, Chorda; *Spl*, Seitenplatten.







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1898-1899

Band/Volume: [65](#)

Autor(en)/Author(s): Nöldeke Bernh.

Artikel/Article: [Die Herkunft des Endocardepithels bei Saimo salar. 517-528](#)