

Über Phagocytose und Exkretion bei den Anneliden.

Von

Guido Schneider

(Sebastopol).

Mit Tafel XXXV.

Einleitung.

Bereits im Sommer 1895 begann ich auf der Zoologischen Station des Weißen Meeres, Solowetzk, Material zu der vorliegenden Arbeit zu sammeln und publicirte einige Resultate schon im folgenden Jahre theils in den Arbeiten der Kaiserlichen Naturforschergesellschaft zu St. Petersburg (8), theils in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie (9). Darauf wurden die Arbeiten auf der finnländischen Zoologischen Station Esbo-Löfö, auf der deutschen Zoologischen Station zu Neapel und zuletzt in Sebastopol auf der biologischen Station der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften fortgesetzt. Die Untersuchungen nahmen aber leider einen langsamen Verlauf, da ich sie wegen Reisen und Amtspflichten oft unterbrechen musste, wobei etliches Material unbearbeitet verloren ging oder verdarb.

Die Aufgabe, welche ich mir dieses Mal gestellt hatte, war folgende: es lag mir vor Allem daran, mich über das Wesen der Phagocytose in Segmentalorganen zu orientiren, durch das Studium derselben an verschiedenen Annelidenspecies mit Hilfe physiologischer Injektionen und Fütterung der Thiere mit verschiedenen kombinirten Substanzen. Ferner wollte ich die Beziehungen zwischen den beiden Functionen der Phagocytose und der Exkretion, so weit mir möglich, klar legen, dabei auch noch nach anderen phagocytären Organen forschen bei Species, wo ich dieselben noch nicht studirt hatte, und nebenbei neue Daten zur Beurtheilung des Wesens und der Function des Herzkörpers gewinnen.

Die Phagocytose in den Segmentalorganen der Anneliden wurde zuerst von E. G. RACOVITZA (6) gesehen, aber nicht als solche erkannt,

sondern für Diapedese gehalten: »Comme les granules d'encre de sepie«, heißt es auf p. 466, »s'accumulent en abondance dans la paroi nephridiale, il est probable, que cette region offre aussi un bon terrain à la diapédèse. Cela expliquerait aussi la presence dans la nephridie de granules à caractère chloragogène.«

Darauf entdeckte ALEXANDER KOWALEVSKY (3) analoge Vorgänge bei Clepsine und Euaxes. Diese und meine Untersuchungen an Oligochäten (9) ließen zuletzt keinen Zweifel übrig an der Fähigkeit gewisser, zum Bestande des Epithels der Nephridialkanäle gehörender Zellen, auf phagocytäre Weise Fremdkörper in sich aufzunehmen.

Nun entstand aber die Frage: können dieselben Zellindividuen aus dem Lumen des Nephridialcanales Fremdkörper in sich aufnehmen und gleichzeitig die Exkretionsstoffe des Körpers, die sie aus dem Blute erhalten, durch sich hindurch in das Lumen austreten lassen? und wie verhalten sich die verschiedenen Stoffe im Innern der Zelle zu einander und zu den Bestandtheilen der Zelle selbst, zu Kern, Protoplasma und Vacuolen?

Werfen wir zunächst einen Überblick über die zur Anwendung gelangten Methoden, denn diese müssen vor Allem selbst erst genau studirt werden, um Vertrauen erweckende Resultate zu liefern.

Es genügte bald nicht mehr, die in den Exkretionszellen vorgefundenen Exkretkörnchen und zur Ausscheidung gelangenden Flüssigkeiten allein zu studiren, und man begann solche leicht lösliche Substanzen den Versuchsthieren zu injiciren, die sich durch geeignete Behandlung in sichtbarer Form in den Nephridialzellen fixiren und nachweisen lassen. Seit längerer Zeit dienen indigschwefelsaures Natrium oder Indigokarmin und karminsäures Ammoniak zu experimentellen Untersuchungen über Exkretion. Beide Farbstoffe haben jedoch große Nachtheile. Das indigschwefelsaure Natrium ist in Meerwasser schwer löslich und bildet, Meeresthieren injicirt, blaue Niederschläge, die auf phagocytärem Wege aufgenommen werden und das Bild stören. Lösungen von karminsäurem Ammoniak in Seewasser sind beständiger, erfordern aber ein sorgfältiges Filtriren jedes Mal vor dem Gebrauche und haben noch den Vorzug, dass das durch ein beliebiges saures Fixirmittel gefällte Karmin sich sehr schwer wieder löst, und die Präparate vorzüglich nachgefärbt werden können, was beim Indigokarmin nicht der Fall ist. Zuverlässig hinsichtlich der zu vermeidenden Niederschläge in den lebenden Versuchsthieren sind aber beide nicht, und eben so wenig das oft angewendete Eisenpräparat, Ferrum oxydatum saccharatum, das so vorzüglich von allen Thieren

vertragen wird. Das Eisen hat noch den Nachtheil, dass es schon in der Natur so weit verbreitet ist, und deshalb hielt ich es für wünschenswerth, mich nach einem andern Schwermetalle umzusehen, das sonst im Thierkörper nicht vorkommt. Meine Wahl fiel nach langen vergeblichen Versuchen auf das Uran, weil es genau unter den gleichen Umständen, wo Eisen die bekannte Berlinerblaureaktion zeigt, als braunrother Niederschlag gefällt wird. Uran ist giftig, wird aber doch von einigen Thieren sowohl in unlöslichen Verbindungen, als auch in der sehr leicht löslichen Form, als Uran-Natrium-Carbonat vertragen. Dieses letztere Salz erhielt ich durch Hinzufügen von Natriumbicarbonat zu einer Lösung von Urannitrat und Entfernung des Niederschlages durch Filtriren. Die nach mehrfachem Filtriren erhaltene hellgelbe klare Flüssigkeit enthält neben Natriumsalpeter sehr viel Uran in Lösung. Die mikrochemische Reaktion entspricht jedoch nicht den Erwartungen, welche die Reagensglasprobe zu rechtfertigen scheint, denn der durch Ferrocyankali und Säure erhaltene Niederschlag ist unter dem Mikroskop sehr hell und undeutlich.

Anilinfarbstoffe bringt man den Versuchsthieren am besten bei, indem man sie längere oder kürzere Zeit in einer Lösung des betreffenden Farbstoffes in Seewasser und darauf in reinem fließenden Seewasser hält, bis die Exkretion deutlich vor sich geht und die Würmer ablassen. Von den Anilinfarben verdient das Methylenblau Beachtung, weil es nach den von BETHE (2) erfundenen Methoden durch molybdänsaures Ammonium fixirt werden kann. Allerdings sind die damit gewonnenen Resultate immerhin mit Vorsicht aufzunehmen, wie der Vergleich mit lebenden Zellen lehrt.

Von festen Körpern gelangten bei den Injektionen chinesische Tusche, Karmin in Form der englischen Aquarellfarbe und lebende Spermatozoen von Ascidien zur Anwendung.

Eine Reihe anderer Substanzen wurde auch noch versuchsweise angewendet sowohl bei physiologischen Injektionen, als auch bei Fütterungen, aber gab keine Resultate, weil entweder die Stoffe schlecht vertragen wurden, oder mikrochemisch nicht gut aufzufinden waren.

Die oben angeführten mehr oder weniger leicht unter dem Mikroskope auffindbaren Substanzen wurden verschiedenen alten und jungen Exemplaren mehrerer Annelidenspecies durch Injektion in die Leibeshöhle oder durch Fütterung beigebracht. Von den untersuchten Species können jedoch nur diejenigen hier abgehandelt werden, die positive Resultate ergaben, d. h. wo Phagocytose in den Segmental-

organen konstatirt wurde. Denn negative Resultate können nur zu leicht durch Misslingen der Experimente bedingt sein und bedürfen genauester Nachuntersuchung an möglichst großem Materiale.

Die Species der polychäten Anneliden, an denen ich hauptsächlich experimentiren konnte, waren *Arenicola marina* L., *Travisia forbesi* Johnst., *Pectinaria hyperborea* Malmgr., *Terebellides stroemi* Sars und *Polymnia nesidensis* D. Ch. aus dem Weißen Meere und *Arenicola claparedei* Lev., *Pectinaria auricoma* Müll., *Lanice conchilega* Pall., *Polymnia nebulosa* Mont. und *Terebellides stroemi* Sars aus dem Mittelländischen Meere.

Grundzug des Baues der Annelidennephridien.

Die Segmentalorgane oder Nephridien der verschiedenen von mir untersuchten Annelidenspecies unterscheiden sich, wie wir sehen werden, recht bedeutend von einander, und zwar in der Structur der Zellen des secernirenden Epithels. Zur allgemeinen Orientirung kann man an jedem Nephridium drei Haupttheile unterscheiden: Den Trichter, das secernirende Mittelstück und den Endabschnitt oder Ausführungsgang. Letzterer ist bei den in dieser Arbeit in Betracht kommenden sedentären polychäten Anneliden sehr kurz. Am Mittelstück lässt sich bei vielen Arten, nach dem Beispiele von E. MEYER (4) noch ein Innen- und ein Außenschenkel unterscheiden, nämlich bei denen, wo das Nephridium in der Mitte umgeben ist. Die beiden Schenkel unterscheiden sich meist histologisch von einander.

Nephridien und Herzkörper von *Pectinaria*.

Die größten Epithelzellen habe ich in den Nephridien der beiden Species von *Pectinaria*, *P. hyperborea* und *P. auricoma*, gefunden und beginne mit der Schilderung der Nephridien bei diesen Würmern, weil sie sehr typische Resultate ergaben und die Beurtheilung der Exkretionsorgane bei anderen Species, wo die Verhältnisse weniger deutlich sind, erleichtern.

Die großen dichtbewimperten Zellen enthalten eine große Menge Vacuolen, zwischen denen nur sehr wenig Protoplasma übrig bleibt. Der Kern liegt in verschiedener Höhe, bald näher der Leibeshöhle, bald nahe der Lumenoberfläche der Zelle. Das Protoplasma zwischen den Vacuolen und um den Kern herum bildet nur ganz dünne Schichten. Die Vacuolen scheinen eine etwas dickflüssige homogene Substanz zu enthalten, die sich nach Injektion oder Fütterung des Thieres

mit Methylenblau lebhaft färbt und in der meist eine feste gelbe Exkretkugel frei im Centrum suspendirt ist. Fig. 1 ist nach einem frischen Präparate gezeichnet und stellt den aus einer zerrissenen Nephridienzelle ausgetretenen und kugelförmig zusammengeballten Zellinhalt dar, der im optischen Querschnitte aus acht Vacuolen besteht, in deren jeder eine gelbe Exkretkugel suspendirt ist. Das völlig erwachsene Exemplar von *Pectinaria auricoma* war zwei Tage in Methylenblau-Seewasser-Mischung und darauf vier Tage in reinem fließenden Seewasser gehalten worden. Nerven und Blut erwiesen sich ungefärbt, der Mitteldarm war stark blau (dort geht also die Resorption offenbar vor sich), und auch der Herzkörper erwies sich gebläut. Die Mittelstücke besonders der hinteren beiden Nephridien waren dunkelblau. Im Gegensatz zu diesem Bilde, das man am frisch zerzupften Nephridienepithel sieht, steht das Bild, das durch Konservirung mit molybdänsaurem Ammonium hervorgebracht wird. Während am frischen Objekte der ganze Inhalt der Vacuolen blau, das Protoplasma, d. h. die feinen Grenzen der Vacuolen, und die gelben Exkretkörner aber ungefärbt sind, sieht man auf Schnitten durch konservirtes Material genau das Umgekehrte: Exkretkugeln und Vacuolengrenzen sind blau, der Inhalt aber scheinbar ungefärbt. Dieser Gegensatz erklärt sich leicht dadurch, dass das den flüssigen Vacuoleninhalt färbende Methylenblau durch Einwirkung des molybdänsauren Ammoniums gefällt wird und sich auf die genannten Theile in fester Form niederschlägt. Dadurch wird das falsche Bild hervorgerufen, als färbten sich Protoplasma und Exkretkörnchen blau.

Feste Körper, wie Tusche- und Karminkörnchen, werden auf phagocytärem Wege von den Zellen des Nephridialepithels aufgenommen und zwischen den Vacuolen im Protoplasma abgelagert. An alten Thieren, wo das Protoplasma dürrig ist, sieht man es weniger deutlich, als an jungen. Fig. 2 stellt einen Querschnitt durch den Mitteltheil eines Nephridiums dar, das einem jungen Exemplare zwanzig Stunden nach einer Tuscheinjektion in die Leibeshöhle entnommen wurde. Die Zellgrenzen sind nicht mehr zu erkennen, die Kerne liegen verschieden weit von der Peripherie, und im Protoplasma, das noch sehr deutlich zu erkennen ist, sieht man Vacuolen in weit geringerer Zahl, als beim Erwachsenen. Sowohl in den Vacuolen, als auch im Protoplasma finden sich die gelben Exkretkugeln. Die injicirten Tushekörnchen sind vom Protoplasma aufgenommen worden, ohne in die Vacuolen einzutreten. An den Cilien,

die in diesem Stadium verhältnismäßig sehr lang sind, kleben Tusche-körnchen.

Eisen findet sich in den Nephridien nur in ganz geringen Spuren, wenn es als Ferrum oxydatum saccharatum in Seewasser gelöst injiziert wurde, sonst normaler Weise gar nicht, auch dann nicht, wenn die Mitteldarmzellen und der Herzkörper, wie ich das schon früher geschildert habe (8), von Eisen förmlich erfüllt sind. Das Eisen wird also normalerweise nicht durch die Nephridien ausgeschieden, sondern im Herzkörper aufgespeichert, wenn es durch den Mitteldarm mit der Nahrung aufgenommen wurde.

Im Gegensatz zu Methylenblau, das den Vacuoleninhalt färbt, färbt Indigkarmin das Protoplasma zwischen den Vacuolen. Bei genauerer Betrachtung sieht man aber, dass es in Form von Körnchen aufgenommen ist, und das beweist, dass es phagoeytär als fester Körper resorbiert wurde. Wie bereits in der Einleitung gesagt wurde, löst sich Indigkarmin schwer in Seewasser und bildet leicht Niederschläge, wenn es in verdünntem Seewasser gelöst injiziert wird.

Füttert man *Pectinaria* mit Karminpulver, so findet man dasselbe massenhaft gelöst im Hinterdarme und ein wenig in der Leibeshöhlenflüssigkeit vollkommen gelöst. In den Nephridien färben sich, wie ich mich an lebenden Exemplaren von *Pectinaria auricoma* nach 13tägiger Karminfütterung überzeugen konnte, einige Vacuolen und die darin befindlichen gelben Körper blassroth.

Nephridien und Herzkörper der Terebelloiden.

Gehen wir von den Amphieteniden zu den Terebelloiden über, so finden wir Verhältnisse in der Struktur der Nephridienzellen, die sich auf den ersten Blick wesentlich von dem zu unterscheiden scheinen, was wir bei *Pectinaria* beobachteten. Die sekretorischen Nephridienzellen sind bei *Polymnia nebulosa* und *nesidensis* und bei *Terebellides stroemi* höher als breit, oft sogar lang und schmal, mit Kernen in verschiedener Höhe und großen und kleinen Vacuolen, die aber nicht in allen Zellen anzutreffen sind. EDUARD MEYER (4, p. 615) unterscheidet bei *Polymnia nebulosa* zwei Zellformen: »Die einen von ihnen sind schmal, cylindrisch, haben ein grobgranulirtes Protoplasma und in ihrem basalen Theile einen hellen bläschenartigen ovalen Kern, welcher mit einem oder mehreren dunklen Kernkörperchen versehen ist. In der inneren, der Lichtung des Organs zugewandten Hälfte der Zellen befindet sich eine bald größere, bald geringere Anzahl gelblicher Körnchen von kristallinischer Gestalt

und verschiedener Größe — es sind die festen, geformten Ausscheidungsprodukte oder Exkretionskörperchen. Die andere Zellenform ist blasig aufgetrieben und enthält einen großen Hohlraum, dem gegenüber das spärlich vorhandene körnige Protoplasma als eine dünne, häutige Hülle erscheint; der Zellkern ist flach, dunkel gefärbt, wandständig und kann im Zellkörper eine verschiedene Lage einnehmen. In der Exkretionsvacuole liegen gewöhnlich die gleichen pigmenthaltigen Konkretionen, wie sie im Protoplasma der ersten Zellart in der Regel vorhanden sind. Im frischen Zustande ist die Vacuole mit einer klaren wasserhellen Substanz, der Exkretionsflüssigkeit, angefüllt, in welcher die krystallinischen Körnchen frei suspendirt sind.« Im Weiteren sagt E. MEYER, dass zwischen beiden Zellarten kein wesentlicher Unterschied besteht, und leitet ihr differentes Aussehen vom verschiedenen Vorwiegen der flüssigen und festen Ausscheidungsprodukte in den Zellen her. Lange schmale Zellen, »an denen keine Spur von Protoplasma zu bemerken ist«, werden für »Exkretionszellen in der Endphase ihrer Funktion« erklärt, welche von den Nachbarzellen zusammengedrückt worden sind. Hinsichtlich der Vertheilung der beiden Zellarten findet E. MEYER, dass bei den vorderen Nephridien im ganzen Innenschenkel die Zellen vorherrschen, welche nur die gelben Exkretkörperchen enthalten, im Außenschenkel aber die vacuolisirte Zellart, »welche mehr flüssige als feste Ausscheidungsprodukte liefert«. »Die ganzen Schläuche der hinteren Nephridien erinnern im Allgemeinen mehr an die Innenschenkel der vorderen, da ihr Epithel fast durchweg aus Zellen der ersten Art gebildet ist; nur gegen das distale Ende derselben zeigen sich in den Wandungen vereinzelt Vacuolen.« Ganz ähnliche Verhältnisse finde ich auch bei *Polymnia nesidensis*. Von den sechs Nephridienpaaren ist das vorderste durch lange Schläuche vor den übrigen ausgezeichnet. Fig. 3 zeigt ein Stück der Wand des Außenschenkels mit den zum Theil ganz riesengroßen Vacuolen, welche die benachbarten Zellen ganz zusammendrücken. In einigen von den kleineren Vacuolen und im Protoplasma finden sich gelbe Exkretkörner, und die dem Exemplar 24 Stunden vor der Konservirung in die Leibeshöhle injicirte Tusche ist von den dem Lumen zugewandten Enden sämmtlicher Zellen aufgenommen worden, ohne aber in die Vacuolen einzudringen.

Beide Schenkel des Mittelstückes erweisen sich als phagoocytär, so weit das Exkretionsepithel reicht, gleichviel ob es Vacuolen oder nur Exkretkörnchen enthält.

Fig. 4 zeigt einige Zellen aus dem vacuolenfreien Innenschenkel des vordersten Nephridiums von einem noch ganz jungen Exemplare von *Terebellides stroemi*, dem gleichfalls Tusche 24 Stunden vor dem Tode injicirt worden war. Wir finden die Tusche hier ebenfalls in der dem Lumen zugekehrten Hälfte aller Zellen zwischen den Exkretkörnern eingelagert.

Genau so wie die vorderen, verhalten sich auch die hinteren Nephridien in Bezug auf Phagocytose. Sowohl der enge, von Vacuolen freie Anfangstheil, als auch der daran sich anschließende kurze, Vacuolen führende Abschnitt, der dem Außenschenkel entspricht, enthalten Tusche in allen ihren Zellen, oder andere in Pulverform in die Leibeshöhle eingeführte ungelöste Substanzen. Eisen fand sich bei den Terebelloiden nie in den Nephridien, sondern immer nur im Herzkörper, wenn es in löslicher Form injicirt wurde. Auch an intakten Exemplaren ist es sehr oft, wenn auch nicht immer, durch die Berlinerblaureaktion in den Herzkörperzellen nachweisbar.

Die Nephridien von *Lanice conchilega* sind so vorzüglich von E. MEYER beschrieben worden, dass eine allgemeine Schilderung hier überflüssig ist (vgl. 4, p. 618—625). Das Exkretionsepithel unterscheidet sich von demjenigen der übrigen Terebelloiden dadurch, dass die Zellen im Allgemeinen niedriger sind und keine Längsstreifung zeigen, wie z. B. in Fig. 3 die Nephridialzellen von *Polymnia nesidensis*. Die Cilien sind verhältnismäßig lang und stehen weit weniger dicht als bei den übrigen Terebelloiden.

Fig. 5 stellt einige Zellen aus der Dorsalwand eines hinteren Nephridialganges dar. Wir sehen dieselben riesigen Vacuolen, wie bei *Polymnia*, und gelbe Exkretkörnchen im Protoplasma. Tusche-körnchen, die dem Exemplare zusammen mit *Ferrum oxydatum saccharatum* 24 Stunden vor dem Tode in die Leibeshöhle injicirt worden waren, sieht man in den dem Lumen zugekehrten Theilen des Zellenprotoplasmas. Eisen wird also auch hier nicht in den Nephridien ausgeschieden.

Als Phagocyten bethätigen sich alle Zellen sowohl der Nephridialschläuche selbst, als auch der Nephridialgänge, durch welche die Nephridien gemeinsam nach außen münden. Auch die ganz flachen Zellen der Ventralwände der Nephridialgänge nehmen begierig Tusche-körnchen auf in derselben Weise, wie die übrigen Zellen des Nephridialepithels.

Nur die Zellen des Trichterabschnittes aller Nephridialschläuche

und diejenigen des ganzen dritten vorderen Nephridienpaares von *Lanice conchilega* scheinen keine Phagocyten zu sein.

Eisen wird von den Zellen des Herzkörpers resorbirt und findet sich in deren Protoplasma nach der Berlinerblaureaktion als blaue kleine Kugeln (Fig. 6 u. 7) zwischen den grünlichgelben Kugeln verstreut, die in großer Menge den ganzen Herzkörper erfüllen. Fig. 6 stellt einen Schnitt aus einem Randzipfel, Fig. 7 einen Schnitt aus der Mitte des Herzkörpers dar. Die grünlichen Körnchen, die den Zellen des Herzkörpers charakteristisch sind, sind in beiden Figuren unnatürlich gelb wiedergegeben, um keine Verwechslung mit den blauen eisenhaltigen Körnchen zu veranlassen. Im Centrum der Fig. 7 sieht man einen dichten Haufen grünlicher Körnchen, von dem aus das Protoplasma der benachbarten Zellen grünlich infiltrirt erscheint. Solcher zu größeren Kugeln zusammengeballter grünlicher Körnchen begegnet man häufig im Herzkörper von *Lanice*. Über ihre vermuthliche Entstehung soll im speciellen Kapitel über den Herzkörper die Rede sein.

Die Nephridien von *Arenicola*.

Hinsichtlich der Ausscheidung von Eisen nehmen die Nephridien der *Arenicola*-Arten, wie es scheint, eine Sonderstellung unter den Nephridien der übrigen bisher besprochenen Polychätenspecies ein, denn es lässt sich nach Injektion von *Ferrum oxydatum saccharatum* Eisen in großer Menge in allen exkretorisch thätigen Epithelzellen der Nephridien nachweisen. Werden ungelöste Substanzen, wie Tusche oder Karmin, zugleich mit einer Lösung von *Ferrum oxydatum saccharatum* injicirt, so werden beide Substanzen, sowohl Eisen, als auch Tusche oder Karmin, in ein und denselben Zellen neben einander aufgefunden.

Fig. 8 stellt einen Schnitt durch den Anfangstheil (*n*) eines Nephridiums dar, von einem Exemplare von *Arenicola marina*, dem 48 Stunden vor dem Tode Karminpulver mit *Ferrumsaccharatlösung* in die Leibeshöhle injicirt worden waren. Das Blutplasma in den Blutgefäßen (*bl*) ist durch die Berlinerblaureaktion gleichmäßig blau gefärbt, und in den Nephridialzellen (*n*) sieht man Eisen und Karminkörnchen neben einander. Außerdem weist der Schnitt die in der Nähe jedes Nephridialtrichters liegende Gonade (*g*) und das damit verbundene lymphoide Organ (*lo*) auf, von dem weiterhin die Rede sein wird.

Fig. 9 stellt einen Schnitt durch eine andere Stelle desselben Nephridiums dar, und zwar bei stärkerer Vergrößerung. Getroffen ist

eine Stelle, wo der mittlere, sackartig erweiterte Abschnitt des Nephridiums auf den Anfangs- oder Trichtertheil zurückgebogen erscheint. In den Zellen des Trichtertheiles (*a*), die höher sind und deutliche Geißeln aufweisen, sieht man eben so Eisen und Karmin bei einander, und zwar in der dem Lumen zugekehrten Hälfte, wie in den flacheren Zellen des Mitteltheiles (*b*), wo die Wimpern bei diesem Exemplare nicht deutlich zu sehen waren und daher in der Zeichnung fehlen. Zwischen beiden neben einander liegenden Wänden der beiden verschiedenen Abschnitte sieht man ein Blutgefäß, dessen Blutplasma, eben so wie in Fig. 8, nach der Berlinerblaureaktion bedeutenden Eisengehalt aufweist.

Ferner bemerkt man in beiden Abschnitten Leukocyten, die eben so wie die phagocytären Nephridialzellen Karmin und Eisen enthalten. Die Leukocyten im Trichtertheile haben noch deutliche Pseudopodien und Kerne (*U*), während sie im Mitteltheile (*Z*) meist ellipsoideale und kugelförmige kernlose, oder mit hellem Kerne versehene Blasen darstellen, die, mit Eisen und Karmin erfüllt, sich offenbar passiv von den Geißeln herumwirbeln lassen, und den Eindruck von abgestorbenen und absterbenden Zellen machen (vgl. E. MEYER 4, p. 648).

Durch die während 48 Stunden erfolgte sehr reichliche Aufnahme von Eisen und Karmin ist in den beschriebenen Präparaten die ursprüngliche Struktur der Zellen fast ganz verdeckt durch die Fremdstoffe. Desshalb ist Fig. 10 *A* einem Exemplare entnommen, das schon eine Stunde nach einer Injektion von Karminpulver, vermischt mit lebenden Spermatozoen von *Polycarpa rustica*, getödtet wurde. Der abgebildete Schnitt stammt aus dem Mitteltheile eines Nephridiums, ist jedoch für das ganze phagocytäre und exkretorische Nephridialepithel von *Arenicola* typisch. Wir sehen verschieden weit in das Lumen vorspringende mit je einer Geißel ausgestattete Zellen, deren Kerne fast alle in gleicher Höhe liegen. Das Protoplasma enthält größere und kleinere Vacuolen, von denen etliche je einen gelben Exkretkörper bergen. Solche Exkretkörper liegen aber auch zum Theil im Protoplasma selbst. Zwei Zellen haben an ihren äußersten, dem Lumen zugekehrten Enden einige Karminkörnchen aufgenommen. Die Spermatozoen von *Polycarpa rustica* jedoch lagen frei in der Leibeshöhle und in den Lumina der Nephridien nicht nur bei diesem Exemplare, sondern auch bei solchen, die weit längere Zeit nach der Injektion konservirt wurden. Daraus ist zu schließen, dass die fremden Spermatozoen sich im Leibe von *Arenicola marina* lebensfähig

erhalten konnten und darum auch nicht von den Phagocyten gefressen wurden, eben so wenig wie etwa die lebenden Geschlechtsprodukte des eigenen Thieres.

Verstreicht eine längere Zeit nach der Injektion, so sammeln sich oft viele der injicirten Körnchen in kugelförmigen Vacuolen an, wie solche in Fig. 10 *B* dargestellt sind. Dem Exemplare wurde 24 Stunden vor dem Tode Karminpulver in die Leibeshöhle injicirt.

Die Nephridien von *Travisia forbesi*.

Hinsichtlich der Vertheilung des phagocytären und exkretorischen Epithels in den Nephridien und auch in anderen Punkten weist *Travisia forbesi* Besonderheiten auf, die hier erwähnt werden müssen, obgleich mir nur drei lebende Exemplare dieses interessanten, aber wegen seines intensiven knoblauchartigen Gestankes¹ unsympathischen Untersuchungsobjectes aus dem Weißen Meere zur Verfügung standen.

Die ganze Leibeshöhle der von mir untersuchten Exemplare war angefüllt von blassen, großen Zellen mit kleinen deutlichen Kernen (s. Fig. 13 u. 14 *z*), zwischen denen vereinzelte Leukocyten (Fig. 14 *l*), beladen mit Fremdkörpern, und Gruppen von Eiern oder Spermatozoen sichtbar wurden.

Von Nephridien konnte ich zehn Paare konstatiren, die sich nicht wesentlich von einander unterscheiden. Auf den Trichter folgt der Innenschenkel, der mit scharfer Biegung in den Außenschenkel übergeht. Phagocytär ist nur das Epithel des Innenschenkels. Fig. 11 zeigt uns ein Stück der Wand eines Nephridieninnenschenkels (*n*), dem nach außen ein Blutgefäß (*bl*) und ein Haufe von Spermatozoen (*sp*) aufsitzen. Dem Exemplare war 24 Stunden vor der Tödtung Tusche in die Leibeshöhle injicirt worden. In den Zellen des Nephridial-epithels sehen wir, eben so wie bei den übrigen polychäten Anneliden, gelbe Exkretkörner, die zum Theil noch in Protoplasma liegen, zum Theil aber schon in Vacuolen enthalten sind. Die phagocytär aufgenommenen Tuschekörnchen finden sich zumeist in der dem Lumen zugekehrten Hälfte, einzelne jedoch sind tiefer, sogar bis hinter den Zellkern vorgedrungen. Die starken Geißeln erinnern an die entsprechenden Gebilde von *Arenicola*.

Ein ganz anderes Bild erhalten wir vom Außenschenkel. Hier

¹ Vgl. Ergebnisse der Hamburger Magalhänischen Sammelreise. 1. Lief. 1896. Reisebericht von Dr. MICHAELSEN. p. 10. »Besonders auffallend war mir eine *Travisia*, ihres auffallenden Geruches wegen.«

fehlen, wie wir an Fig. 12 sehen, die nach einem Schnitte aus demselben Exemplare, von dem bisher die Rede war, gezeichnet wurde, in den Zellen sowohl die Exkretkugeln, als auch die Tuschekörnchen. Anstatt dessen sehen wir bloß mit Flüssigkeit gefüllte Vacuolen. Nur eine Zelle zeichnet sich durch gewaltige Größe aus und comprimirt deutlich die anliegenden Zellen. Solcher enorm erweiterter Zellen findet man nur ganz wenige in den Nephridien überhaupt. Ihr Inhalt besteht aus einer feinkörnigen Substanz, in der der geschrumpfte Kern, mit einem Rest von Protoplasma umgeben, eingebettet ist. Es findet also auch hier statt, was schon E. MEYER für die Nephridien der Terebelloiden feststellt, dass nämlich »die Bildung der festen Ausscheidungsprodukte im Innenschenkel, die der flüssigen dagegen im Außenschenkel vorherrschend sind« (vgl. 4, p. 647). Es kommen aber bei *Travisia forbesi* noch die großen absterbenden Zellen des Außenschenkels in Betracht (Fig. 12), die wir soeben erwähnten, als ein Element, das in den Nephridien der übrigen Anneliden, so viel ich weiß, noch nicht beobachtet worden ist. Sie liefern wahrscheinlich einen Schleim, der das Thier beim Wühlen im Meeresboden unterstützt.

Lymphoide Organe.

Die lymphoiden Organe, d. h. jene phagoctären Organe, die die Leukocyten entstehen lassen und modificirte Theile des Peritonealepithels sind, zeigen bei den sedentären Polychäten eine große Konstanz, so dass man sie, so weit ich sie bisher kenne, in einem Kapitel zusammen beschreiben kann. Sie zerfallen in zwei Gruppen: erstens die schon von E. MEYER (4, p. 643) beschriebenen »Lymphkörperdrüsen oder Bildungsstätten der lymphoiden Zellen« und zweitens die Peritonealummhüllung der Blutgefäße, die bei einigen Arten nachgewiesenermaßen phagoctär ist und in diesem Falle vielleicht auch freie Phagocten liefert. Letzteres ist aber noch unbewiesen, und wenn ich die zweite Gruppe trotzdem zu den lymphoiden Organen zähle, so geschieht es deshalb, weil ich auch hier Ablösung von Zellen und Entstehung freier Phagocten für recht wahrscheinlich halte, nicht aber um den Begriff »lymphoide Organe« zu erweitern (vgl. 10, p. 399).

Besonders deutlich kann man diese beiden Gruppen lymphoider Organe bei *Travisia forbesi* erkennen, weil hier die phagoctären Peritonealepithelzellen eine außerordentlich weite Verbreitung im

Körper haben und, wie mir scheint, alle in die Leibeshöhle vorspringenden Blutgefäße bekleiden.

In Fig. 13 ist ein Theil eines Querschnittes durch ein Exemplar von *Travisia forbesi* wiedergegeben, dem 24 Stunden vor der Konservierung Karminpulver injicirt worden war. Zu sehen sind in dieser Zeichnung die schrägdurchschnittenen Innen- und Außenschenkel eines Nephridiums (*n* und *n'*), umgeben von den bereits erwähnten klaren Zellen mit kleinen dunklen Kernen (*z*), die die Leibeshöhle ausfüllen. Über dem Nephridium liegt eine Schicht Muskelfasern (*m*), die die Nierenkammer nach oben von der übrigen Leibeshöhle abgrenzt, und diesen Muskelfasern aufsitzend sehen wir einen Theil des zum Trichter dieses Nephridiums gehörenden lymphoiden Organs (*lo*), oder die »Lymphkörperdrüse« nach E. MEYER (4). Solche lymphoide Organe finden sich je eines bei jedem Nephridium: also zehn Paare im Ganzen.

In Fig. 8 ist das homologe Organ von *Arenicola marina* abgebildet. Der Gonade (*g*) dicht anliegend sehen wir gegen den Trichtereingang hin ein lymphoides Organ (*lo*) sich erstrecken, dessen Zellen Karmin und Eisen aufgenommen haben. Gleich der Gonade sitzt es hier dem Trichterabschnitte des Nephridiums dicht auf.

In Fig. 11 sehen wir einen anderen Theil eines Querschnittes von einem Nephridium (*n*) von *Travisia forbesi* im Zusammenhang mit einem lymphoiden Organe (*bl*). Letzteres ist aber nichts weiter, als ein Blutgefäß, dessen aus großen drüsenartigen Phagoocyten bestehender Peritonealüberzug das phagoocytaire Organ darstellt, und das hier an den Innenschenkel des Nephridiums herantritt. Die jedem Nephridium zukommende typische Lymphkörperdrüse ist in diesem Schnitte nicht getroffen worden und eben so wenig die Gonade. Der Spermatozoenhaufen (*sp*) hängt nur zufällig dem Nephridien-schenkel an. In den das Blutgefäß (*bl*) bedeckenden Phagoocyten sieht man große und kleine Tuschekörner in regelloser Anordnung aufgehäuft.

In Fig. 14 ist der Querschnitt eines in der vorderen Hälfte der Leibeshöhle verlaufenden kleinen Gefäßes dargestellt, dessen Wand ebenfalls aus großen, großwabigen Zellen gebildet ist, die durchaus wie Chloragogenzellen aussehen, ein gelbes Pigment in Form von Körnern führen und ungelöstes Karmin aufgenommen haben. In der Umgebung liegen in großer Menge die klaren, strukturlosen Lymphzellen (*z*), von denen fünf gezeichnet sind, und zwischen ihnen kleine phagoocytaire Leukoocyten.

In Fig. 15 ist ein Schnitt durch die ventrale Wand des Enddarmes mit dem ventralen Mesenterium, dem subintestinalen Blutgefäße, davon abgehenden Seitenzweigen und lappenartigen Anhängen gezeichnet worden. Die Zellen der Peritonealumkleidung der Blutgefäße und der Anhänge haben reichlich Karmin offenbar phagocytär aufgenommen.

Es fungiren also bei *Travisia forbesi* Zellen, die den Chloragogenzellen der Oligochäten ihrem Inhalte und zum Theil wohl auch ihrer Lage nach entsprechen, noch als Phagocyten, während sie bei den Oligochäten, so weit bisher bekannt ist, nur der Aufnahme gelöster Substanzen, der Aufspeicherung von Reservennahrung und Abgabe derselben in flüssigem Zustande an das Blut oder die Leibeshöhlenflüssigkeit dienen. Ganz dasselbe sehen wir bei *Arenicola*. Auch bei *Arenicola* sind die Hauptstämme, z. B. das Herz (Fig. 16) nebst den davon abgehenden Gefäßen mit hohen drüsigen Zellen besetzt, welche an die Chloragogenzellen der Oligochäten erinnern und dennoch phagocytäre Fähigkeiten, wie bei *Travisia*, besitzen. Bei keiner der übrigen bisher von mir untersuchten Polychätenspecies habe ich mit Sicherheit eine ähnliche Erscheinung feststellen können und muss daher vorläufig annehmen, dass bei *Pectinaria* und den Terebelloiden die zweite Form lymphoider Organe fehlt, nämlich die bei *Arenicola* und *Travisia* beobachteten phagocytären, chloragogenzellenartigen Peritonealüberzüge der Blutgefäße.

Der Herzkörper.

Über den Herzkörper, seinen Bau und seine vermuthliche Funktion ist kürzlich eine ausführliche Arbeit von JAMES L. PICTON (5) erschienen, in der auch meiner vorläufigen Mittheilung über das Vorkommen von Eisen in den Herzkörpern von *Terebellides stroemi* und *Pectinaria* Erwähnung geschieht (8). Seither habe ich nun gefunden, dass auch die übrigen Species der Terebelloiden und Amphieteniden, an denen ich die Funktion der Nephridien und phagocytären Organe untersucht habe, Eisen im Herzkörper enthalten. Bei intakten Exemplaren zeigte die Berlinerblaureaktion häufig, wenn auch nicht jedes Mal, Eisen in den Herzkörperzellen, das sich in rundlichen Körnchen findet, die sich intensiv bläuen und zwischen den grüngelben zerstreut sind, wie Figg. 6 u. 7 von *Lanice conchilega* zeigen. Die größten Ansammlungen von Eisen fand ich jedoch bei *Pectinaria hyperborea*, wo alle übrigen Theile der Herzkörperzellen derart von den eisenhaltigen Körnchen verdeckt sind, dass man oft

nur den Kern innerhalb einer blauen Körnchenmasse erkennen kann.

Von den übrigen durch Injektion und Fütterung den Polychäten beigebrachten gelösten oder ungelösten Substanzen gelang es mir nicht eine Spur in den Herzkörperzellen zu entdecken mit alleiniger Ausnahme von Methylenblau, wovon ich nach zweitägiger Fütterung eine beträchtliche Menge im Herzkörper von *Pectinaria* antraf. Über das Vorkommen von Methylenblau bei *Audouinia filigera* wird weiter unten die Rede sein.

Wegen der großen Ähnlichkeit der Herzkörperzellen mit den Chloragogenzellen der Oligochäten müsste man annehmen, dass auch andere leichtlösliche Farbstoffe, z. B. Indigokarmin, von ihnen, eben so wie von den Chloragogenzellen, aufgenommen werden. Indigokarmin ist nun aber, wie wir früher sahen, in Seewasser nicht leicht löslich und kann daher dem Herzkörper höchstens eine grünliche Färbung verleihen, die er meistens schon von Natur hat. So besagt das Nichtgelingen des Experimentes noch nicht, dass Indigokarmin überhaupt nicht aufgenommen wird.

Meiner Ansicht nach hat PICTON (5, p. 295) Recht, wenn er im Anschluss an meinen Vergleich der Chloragogenzellen mit Leberzellen (9) den Vergleich noch weiter auf die Herzkörperzellen ausdehnt, indem er in Bezug auf die letzteren hinzufügt: »The analogy with the liver of Vertebrates is emphasised when the chloragogen is in the form of a heart-body; it is then situated in the stream of blood from the alimentary to the respiratory organs — in the portal blood, in fact; and it is reasonable to conclude that its functions play a similar part in the economy of the worm to that undertaken by the liver in as far as the latter may be regarded as a ductless gland.« Es will mir nämlich scheinen, dass die grünlichgelben, die eisenhaltigen und andere Körnchen in den Herzkörperzellen nichts Anderes als aufgespeicherte Reservenahrung sind, eben so wie die fetthaltigen Körnchen, die sich durch Osmiumsäure schwarz färben, und dass alle diese Körnchen, eben so wie in den Chloragogenzellen, direkt von dem Protoplasma gebildet werden aus flüssigen Substanzen, die aus dem Blute bezogen werden. Das Aussehen und gegenseitige Verhältnis der Körnchen bei verschiedenen Individuen ist nämlich ungleich, was aus verschiedenen Ernährungszuständen erklärt werden kann. Auch die Farbe der Herzkörper wechselt bei derselben Art.

Ich kann nun aber nicht verstehen, wie PICTON (5) bei Besprechung des Herzkörpers von *Audouinia filigera* hinsichtlich der Ent-

stehung der Zellengranulation zu einer ganz abweichenden Ansicht kommt. Er beschreibt im Herzkörper von *Audouinia filigera* Hohlräume, in denen sich meist ein bis acht runde oder haferkornförmige Körper (oat-shaped bodies) befinden. An diesen merkwürdigen Gebilden beschreibt PICTON eine Art von Entwicklungsstadien, die etwa an die Sporenbildung einzelliger Parasiten erinnern kann. Anstatt nun wirklich selbständige Wesen in ihnen zu erblicken, lässt PICTON den Inhalt eventuell austreten »into the ground-work, where it undergoes a transformation which gives rise to the rich granulation that characterises the heart-body« (p. 275 l. c.). Ich sehe nicht ein, warum die Granulation auf diesem seltsamen Wege entstehen sollte, da sie doch bei allen Anneliden vorkommt, bald im Herzkörper, bald in Chloragogenzellen, und zwar bei Arten, welche jene »oat-shaped bodies« nicht besitzen. Es kommen ja wohl auch sonst Parasiten, z. B. in den Chloragogenzellen von Regenwürmern vor (9, p. 387), aber Niemand wird sie für die Bildung von Körnchen oder Granula verantwortlich machen wollen. Die Lage des Herzkörpers mitten im Blutstrome, der von den Verdauungsorganen, die der Infektion leicht zugänglich sind, zu den Athmungsorganen führt, zwingt zur Annahme, dass hier Infektionskeime am ehesten sich entfalten können, gleich wie in der Leber der Vertebraten.

Ich habe in Neapel gleichfalls Gelegenheit gehabt, die von PICTON bei *Audouinia filigera* beschriebenen oat-shaped bodies zu untersuchen, und bin zur Annahme geneigt, dass sie in der That Entwicklungsstadien eines Parasiten sind. Sie sind es auch, welche sich nach Injektion von Methylenblau in die Leibeshöhle von *Audouinia* blau färben und daher bei flüchtiger Betrachtung den Schein erwecken, als werde diese Farbe vom Herzkörper selbst absorbiert. An Schnitten durch Exemplare, die mit Methylenblau injiziert und nach der BETHE'schen Methode mit molybdänsaurem Ammonium fixiert waren, fand ich die Herzkörperzellen ungefärbt, die vermuthlichen Parasiten aber tiefblau.

Eisen wird in derselben Weise im Herzkörper von *Audouinia filigera* deponiert, wie bei den Terebelloiden, und wie ich in den Figg. 6 und 7 aus Schnitten von *Lanice conchilega* dargestellt habe, d. h. in spärlich zerstreuten Körnchen oder Kügelchen.

Des Zusammenhanges wegen wurden die Figg. 6 und 7 bereits unter dem Kapitel »Nephridien und Herzkörper der Terebelloiden« kurz beschrieben und in Fig. 7 wurde die dichte Ansammlung von grüngelben Körnchen hervorgehoben, von welcher aus eine grüngelbe

Infiltration der umliegenden Zellen stattfindet. Derartige Ansammlungen kommen besonders in den centralen Theilen des Herzkörpers oft vor und scheinen kein Ort für Granulabildung zu sein, sondern im Gegentheil durch den Tod einer Zelle hervorgerufen zu werden. Bei den Oligochäten reißen sich oft Chloragogenzellen los, treiben eine Zeit lang passiv im Lymphstrome, gerathen entweder in ein phagocytäres Organ (vgl. 9, Fig. 5 *ct*), oder werden von vagirenden Phagocyten (Leukocyten) angefallen und vertilgt. Stirbt dagegen eine Herzkörperzelle ab, besonders im Centrum des Herzkörpers, so muss man annehmen, dass sie durch den Druck ihrer lebenden Nachbarzellen zusammengepresst und zuletzt sammt ihrem sich verflüssigenden Inhalte aufgesogen wird. Absterbende Zellen der Randzone werden wahrscheinlich vom Blutstrome ergriffen und fortgeführt werden.

Allgemeines.

Fassen wir die Resultate meiner Untersuchungen über die Funktionen der Annelidennephridien zusammen, so ergibt sich, dass die Nephridialzellen sehr vieler Ordnungen Phagocyten sind, dass aber die Phagocytose in den Nephridien der Anneliden keine allgemeine Verbreitung zu besitzen scheint, denn bei den Perichäten unter den Regenwürmern und bei vielen Polychäten habe ich noch keine Phagocytose in den Nephridien nachweisen können. Das beweist aber allerdings noch nicht, dass sie dort nicht vorkommen kann. Ferner zeigt die Untersuchung der Polychäten deutlich, dass gerade die am meisten exkretorisch thätigen Zellen, d. h. diejenigen, welche außer der in Vacuolen eingeschlossenen Flüssigkeit auch noch feste Exkrete (oder ausschließlich letztere) in Form kleiner kugelförmiger Körper abgeben, auch am meisten sich an der Phagocytose betheiligen. Das sind nämlich die Zellen der Innenschenkel der Nephridien. Bei *Travisia* sind sogar nur die Zellen der Innenschenkel phagocytär, nicht aber die der Außenschenkel der Nephridien.

Wie bei den Polychäten, so kann auch bei den limicolen Oligochäten von einem Innen- und Außenschenkel geredet werden. Der Innenschenkel der Polychäten entspricht demjenigen Abschnitte des Nephridiums der Limicolen, dem ich in meiner früheren Arbeit den Namen Filter gegeben habe, und der allein Phagocyten enthält (9, Taf. XVIII Fig. 17). Vermuthlich besorgt auch dieser Abschnitt hauptsächlich die Exkretion, während der nicht phagocytäre, von mir Ausführungsgang genannte Abschnitt, dem Außenschenkel vergleichbar ist. Sogar auf die terricolen Oligochäten lässt sich der

Vergleich noch ausdehnen, obgleich hier eine bedeutend weitere Differenzirung Platz gegriffen hat und jedes Nephridium, wie bekannt, bei den Lumbriciden z. B. in eine ganze Reihe von verschieden gebaute und daher wohl auch verschieden funktionirende Abschnitte zerfällt. Hinsichtlich der genaueren Beschreibung verweise ich auf die Arbeit von W. B. BENHAM (1) und will hier nur kurz des Vergleiches wegen einige Punkte rekapituliren. Auf den Trichter folgt ein ganz enger Kanal aus blassen Röhrenzellen bestehend, über dessen Funktion sich nichts Bestimmtes aussagen lässt. An diesen engen Kanal schließt sich ein etwas weiterer an, dessen Zellen phagocytär sind, und den ich als »Mittelstück« in meiner oben genannten Arbeit (9) mehrfach erwähnt und abgebildet habe, besonders mit Bezug auf die phagocytär von seinen Zellen aufgenommenen Fremdkörper. Es ist nun aber auch schon lange bekannt, dass eben dieser Abschnitt auch die festen Exkrete der Nephridien liefert. W. B. BENHAM (1, p. 305) sagt von ihm: »In the living state this middle tube has a brownish, semiopaque appearance, and cilia can be seen actively moving within; under a high power small pale yellowish spherules can be seen in the protoplasm of the cells (fig. 11), and it is to these spherules that this middle tube owes its opacity.« Dieselben Körperchen findet BENHAM auch im Lumen dieses Abschnittes, wohin sie also offenbar ausgeschieden werden.

Der nächste bedeutend weitere Abschnitt ist nur ganz im Anfang phagocytär, scheidet zwar auch noch feste Exkretkörnchen aus, enthält aber dabei stark vacuolisirte Zellen (9, Fig. 15), die vermuthlich neben den festen auch schon flüssige Produkte ausscheiden. Während also der vorhergehende Abschnitt sich durch seine phagocytären und exkretorischen Eigenschaften physiologisch dem Innenschenkel der Polychäten vergleichen lässt, so ist dieser letztere Abschnitt schon mehr dem Außenschenkel analog zu betrachten; er mündet durch den muskulären Abschnitt, der wahrscheinlich keine Exkrete liefert, nach außen. Feste Körper werden also, wie wir gesehen haben, entweder von allen Zellen beider exkretorischen Abschnitte der Nephridien phagocytär aufgenommen, z. B. bei *Pectinaria*, *Terebelloiden* und *Arenicola*, oder nur von den Zellen des Innenschenkels, wie bei *Travisia* und den *Oligochäten*. Die Scheidung in Innen- und Außenschenkel ist bei *Arenicola* übrigens nicht deutlich erkennbar.

Hinsichtlich der Ausscheidung künstlich durch Injektion oder Fütterung beigebrachter leichtlöslicher Stoffe hat sich ergeben, dass

dieselben Zellen, welche Fremdkörper phagocytär aufnehmen und feste und flüssige Exkrete ausscheiden auch gelösten Karmin durch sich hindurch passiren lassen. Das zeigen die Versuche mit Injektion und Fütterung von karminsaurem Ammoniak und besonders deutlich der oben (p. 502) erwähnte Fütterungsversuch bei *Pectinaria*.

Die Versuche an Oligochäten hielt ich bisher noch nicht für einwandfrei, weil der Ammoniakkarmin, den ich früher anwandte, leicht Niederschläge giebt, die phagocytär aufgenommen werden können. Aber bei einem so günstigen Objekte, wie *Pectinaria*, wo man durch Zerpfeifen Theile lebender Nephridienzellen isoliren kann, habe ich mich vollkommen überzeugt, dass Karmin gelöst durch die Nephridien ausgeschieden wird.

Karminsaures Ammoniak wird sowohl bei den Oligochäten, als auch bei den Polychäten in allen Phagocyten gefunden. Nicht so das Eisen. Nach Injektion von *Ferrum oxydatum saccharatum* fand ich bei *Pectinaria* nur ganz geringe Spuren, bei den Terebelloiden niemals Eisen in den Nephridien, sondern nur im Herzkörper. *Arenicola* und die Lumbriciden (*Travisia* hat leider keine Eiseninjektion erhalten können) enthalten dagegen unter sonst gleichen Umständen massenhaft Eisen in den Zellen ihrer phagocytären Nephridienabschnitte. Ich habe früher gezweifelt, dass das Eisen in den genannten Nephridienabschnitten nach außen ins Lumen ausgeschieden wird, und in Erwägung gezogen, dass es vielleicht in der Leibeshöhle ausgefällt und dann phagocytär aufgenommen sein könnte. Das Nichtvorkommen von Eisen in den Phagocyten der Nephridien von Terebelloiden und, man kann auch sagen, von *Pectinaria* (da es hier nur in ganz schwachen Spuren auftritt, die einen Irrthum nicht ausschließen) beweist aber, dass es in der Regel nicht auf phagocytäre Weise in die Nephridienzellen gelangt, sondern höchst wahrscheinlich, dort wo es vorkommt, gelöst ausgeschieden wird. Es müsste denn sonst in allen Phagocyten zu finden sein, die sonst alle festen toten Körnchen, welche in ihre Nähe kommen, in sich aufnehmen und gar nicht wählerisch sind.

Da das Eisen schon in der Natur so weit verbreitet ist, versuchte ich anstatt seiner die in der Einleitung beschriebene Uranlösung zu injiciren. Die Versuche sind bisher nur an Lumbriciden der Gattung *Allolobophora* gemacht worden. Bei Behandlung der Schnitte mit einer Mischung von Pikrinschwefelsäure und 4%iger Lösung von Ferrocyankalium zu gleichen Theilen bräunte sich der distale nichtphagocytäre Theil des exkretorischen Abschnittes, doch

fand ich den bräunlichen Niederschlag nicht in den Zellen, so dass ich nur sagen kann, dass auch Uran durch die Nephridien ausgeschieden wird, aber nicht sicher angeben kann, durch welchen Abschnitt.

Übrigens wird normaler Weise Eisen nie in den Segmentorganen gefunden, wenn es nicht im Überschusse dem Wurme durch Injektion beigebracht worden war. Es wird offenbar durch den Darm nicht mehr Eisen aufgenommen, als der Körper braucht und vorrätig in den Chloragogenzellen, resp. Herzkörperzellen aufspeichern kann.

Hinsichtlich des normalen Modus der Sekretion durch die Nephridienzellen komme ich zu denselben Resultaten, wie sie PH. SCHOPPE (11, p. 436) in folgenden Worten ausspricht: »Die Harnkügelchen treten im ganzen Zelleibe auf; der Kern ist direkt in keiner Weise betheilig. Die secernirende Zelle geht nicht, wie bisher angenommen wurde, zu Grunde. Das Sekret wandert aus der Zelle aus, vielleicht unter Mitnahme eines Theiles des Protoplasmas; der etwaige dadurch entstehende Verlust wird durch Ergänzung des noch Vorhandenen ausgeglichen. Ein Alterniren der verschiedenen Nierentheile ist darum nicht unbedingt nothwendig.« Solch ein Alterniren scheint bei den Anneliden, eben so wie bei den Vertebraten, ausgeschlossen zu sein. Auch die einzelnen Zellen, welche feste Exkretionskörnchen bilden, scheinen ohne Pause zu secerniren. Nur diejenigen Zellen, besonders im Außenschenkel, welche oft so große Flüssigkeitsansammlungen aufweisen, dass die Nachbarzellen ganz durch sie komprimirt werden, scheinen mit den erwähnten Nachbarzellen zu alterniren. E. MEYER (4, p. 615) lässt die Frage offen, ob sich diese zusammengedrückten Zellen regeneriren können, oder ob sie zu Grunde gehen. Ich meine, sie funktionieren weiter, weil ihre Kerne durchaus keine Anzeichen von Degeneration aufweisen und ihr Protoplasma Fremdkörper phagocytär aufnimmt.

Die Ausstoßung der festen Exkretkörner scheint ein ganz merkwürdig complicirter Vorgang zu sein. Dieselben Zellen, welche die festen Exkrete liefern, sind, wie wir gesehen haben, meist zugleich Phagocyten. Injicirt man ein Pulver in die Leibeshöhle, so füllen sich in kurzer Zeit alle diese Zellen mit Fremdkörpern, die weit in das Innere eindringen, Anfangs jedoch an den dem Lumen zugekehrten Enden der Zellen bemerkt werden. Das deutet auf bedeutende Protoplasmaströmungen hin, die in den Zellen stattfinden müssen, aber wegen der Kleinheit des Objectes bisher noch nicht

im Leben betrachtet werden konnten. Ferner muss ein reger Austausch von Stoffen zwischen dem Lumen des Nephridialkanales und dem Innern der Zellen stattfinden — ein mehrfaches Ein- und Aus-treten von Stoffen, ähnlich wie es ADOLF SCHMIDT (vgl. 7 und 10) in der Wirbelthieriere vermuthet hat. In wie weit dabei Pseudopodien gebildet werden, ist schwer zu entscheiden, da sie sich nicht sehr von den Cilien und Geißeln auf Schnitten unterscheiden werden und möglicherweise sogar mit ihnen identisch sind. Es kann eben sein und ist recht wahrscheinlich, dass Cilien, an denen Fremdkörper kleben, eingezogen werden. Man sieht recht oft Cilien in allen möglichen Verkrümmungen und Knickungen mit daran haftenden Tusche- oder Karminkörnchen.

Die lymphoiden Organe der Polychäten und Oligochäten gleichen einander nur in einem Punkte: darin nämlich, dass sie sowohl bei den polychäten, als auch bei den oligochäten Anneliden nichts Anderes als modificirtes Peritonealepithel sind. Die physiologischen Leistungen sind die gleichen, aber an eine Homologie ist nicht zu denken. Es sind ja nicht einmal die lymphoiden Organe der einzelnen Oligochätenfamilien unter einander homolog (vgl. 9). Unter den Polychäten sehen wir dagegen eine Art lymphoider Organe weit verbreitet. Das sind die von E. MEYER (4) so benannten Lymphkörperdrüsen. Durch ihre weite Verbreitung, Konstanz und nahe Beziehung zu den Gonaden machen diese Lymphkörperdrüsen den Eindruck morphologisch alter Gebilde, während alle übrigen lymphoiden Organe der Anneliden cänogenetisch zu sein scheinen.

Interessant sind die phagocytären Eigenschaften der Chloragogenzellen bei *Travisia* und *Arenicola* und erfordern noch weitere Untersuchungen an nahestehenden Annelidengruppen. Bei den echten Chloragogenzellen der Oligochäten habe ich niemals Phagocytose beobachtet. Sie fallen, wenn sie von ihrer Anheftungsstelle einmal losgerissen worden sind, der Vernichtung anheim. Bei *Arenicola* und *Travisia* dürften die chloragogenzellenartigen Phagocyten zu Wanderphagocyten werden können, eben so wie die gleichfalls dem Peritonealepithel entstammenden Leukocyten. Es lässt sich nämlich nicht annehmen, dass sie, wenn sie einmal von ihrer Anheftungsstelle sich losgerissen haben, ihre phagocytäre Natur sofort verlieren und absterben. Gewiss sind sie im Stande eine vielleicht kurze Zeit als freie Phagocyten in der Leibeshöhle zu existiren.

Am meisten scheinen den Chloragogenzellen der Oligochäten die Zellen des Herzkörpers analog zu sein, doch konnte leider bisher

noch nicht festgestellt werden, ob sie nicht auch phagocytär sind, da es nicht gelang, ungelöste Stoffe in Pulverform in die Blutbahn solcher Anneliden mit Herzkörper zu bringen.

Meinem hochverehrten Chef und Lehrer Herrn Geheimrath A. KOWALEVSKY und den Herren Professoren J. A. PALMÉN und W. M. SCHIMKEWITSCH spreche ich hier zum Schluss meinen verbindlichsten Dank aus für Erwirkung von Arbeitsplätzen auf den Zoologischen Stationen zu Neapel, Esbo-Löfö und Solowetzki. Herrn Dr. S. Lo BIANCO in Neapel bin ich noch besonders dankbar für Beschaffung des zur vorliegenden Arbeit verbrauchten, sehr umfangreichen Annelidenmaterials.

Sebastopol, im Mai 1899.

Litteratur.

1. W. B. BENHAM, The Nephridium of Lumbricus and its Bloodsupply; with Remarks on the Nephridia in other Chaetopoda. *Quart. Journ. Micr. Sc.* Vol. XXXII. p. 293—334. 1891.
2. A. BETHE, Eine neue Methode der Methylenblaufixation. *Anat. Anz.* Bd. XII. p. 438—446. 1896.
3. A. KOWALEVSKY, Études biologiques sur les Clepsines. *Mémoires de l'Académie Imp. des Sc. St. Pétersbourg. Sér. VIII. Vol. V. No. 3.* 1897.
4. EDUARD MEYER, Studien über den Körperbau der Anneliden. *Mittheil. aus der Zool. Stat. zu Neapel.* Bd. VII. p. 592—741. 1887.
5. J. L. PICTON, On the Heart-body and Coelomic Fluid of certain Polychaeta. *Quart. Journ. Micr. Sc.* Vol. XLI. p. 263—302. 1898.
6. E. G. RACOWITZA, Sur le rôle des Amibocytes chez les Annelides polychètes. *Compt. rendus hebdomadaires de l'Académie des Sc. Paris.* Vol. CXX. p. 464—467. 1895.
7. A. SCHMIDT, Zur Physiologie der Niere. *PFLÜGER'S Archiv.* Bd. XLVIII. 1891.
8. GUIDO SCHNEIDER, Über die Segmentalorgane und den Herzkörper einiger Polychäten. *Arb. d. Kaiserl. Naturf. Ges. St. Petersburg.* Bd. XXVII. 1897.
9. — Über phagocytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten. *Diese Zeitschr.* Bd. LXI. p. 363—392. 1896.
10. — Über die Niere und die Abdominalporen von *Squatina angelus*. *Anat. Anz.* Bd. XIII. p. 393—401. 1897.
11. PH. SCHOPPE, Die Harnkugelchen bei Wirbellosen und Wirbelthieren. *Anat. Hefte von MERKEL u. BONNET.* Bd. VII. p. 407—439. 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXV.

Fig. 1. Von *Pectinaria auricoma*, zwei Tage in Methylenblau-See-wasserlösung und darauf vier Tage in reinem, fließenden Seewasser gehalten, Stück einer zerzupften Nephridienzelle. Blau ist der Inhalt der Vacuolen, gelb sind die Exkretkörnchen gezeichnet. Vergr. ca. 700/1.

Fig. 2. Von einer jungen *Pectinaria auricoma*, die 20 Stunden nach einer Tuscheinjektion in die Leibeshöhle getödtet wurde, Schnitt durch ein Nephridium. Schwarz sind die Tuschekörnchen, gelb die Exkretkörnchen gezeichnet. Vergr. 730/1.

Fig. 3. Von *Polymnia nebulosa*, 24 Stunden nach einer Tuscheinjektion in die Leibeshöhle getödtet, Schnitt durch die Wand eines Außenschenkels des ersten Nephridienpaares. Farben wie in Fig. 2. Vergr. 600/1.

Fig. 4. Von *Terebellides strömi*, junges Exemplar 24 Stunden nach einer Tuscheinjektion in die Leibeshöhle getödtet, Schnitt durch die Wand eines Innenschenkels des ersten Nephridienpaares. Farben wie in Fig. 2. Vergrößerung 600/1.

Fig. 5. Von *Lanice conchilega*, 24 Stunden nach einer Injektion in die Leibeshöhle von Tusche und Ferrum oxydatum saccharatum getödtet, Schnitt durch die Dorsalwand eines hinteren Nephridialganges. Farben wie in Fig. 2. Vergr. 600/1.

Fig. 6. Dasselbe Exemplar, wie in Fig. 5. Schnitt aus dem Rande eines Herzkörperzipfels. Blau sind die eisenhaltigen, gelb die eisenfreien grünlich-gelben Körnchen gezeichnet. Vergr. 600/1.

Fig. 7. Dasselbe Exemplar, wie in Fig. 5. Schnitt aus dem Inneren des Herzkörpers. Sonst Alles wie in Fig. 6.

Fig. 8. Von *Arenicola marina*, 48 Stunden nach einer Injektion von Karmin und Ferrum oxydatum saccharatum in die Leibeshöhle getödtet, Schnitt durch den Anfangsabschnitt eines Nephridiums (*n*) mit Gonade (*g*) und lymphoidem Organ (Lymphkörperdrüse) (*lo*). *bl*, Blutgefäß; *m*, Muskulatur. Die Karminkörnchen sind roth, eisenhaltige Körnchen blau gezeichnet. Vergr. 140/1.

Fig. 9. Von demselben Exemplar wie in Fig. 8. Schnitt aus der Wand des Anfangsabschnittes (*a*) und des Mitteltheiles (*b*) eines Nephridiums. *bl*, Blutgefäß; *ll*, Leukoeyten; *l*, absterbende Leukoeyten. Vergr. 600/1.

Fig. 10 A. Von *Arenicola marina*, eine Stunde nach Injektion von Karmin und lebenden Spermatozoen von *Polycarpa rustica* in die Leibeshöhle getödtet, Schnitt durch die Wand eines Nephridiums. Vergr. 600/1.

Fig. 10 B. Dasselbe von einem Exemplare, welches 24 Stunden nach der gleichen Injektion getödtet wurde. Karminkörnchen roth. Vergr. 600/1.

Fig. 11. Von *Travisia forbesi*, 24 Stunden nach einer Tuscheinjektion in die Leibeshöhle getödtet, Schnitt durch die Wand des Innenschenkels eines Nephridiums (*n*). *bl*, Blutgefäß; *sp*, Spermatozoen. Vergr. 500/1.

Fig. 12. Von demselben Nephridium, wie in Fig. 11, Schnitt durch die Wand des Außenschenkels. Vergr. 500/1.

Fig. 13. Von *Travisia forbesi*, 24 Stunden nach einer Karmininjek-

520 Guido Schneider, Über Phagoctose u. Exkretion bei den Anneliden.

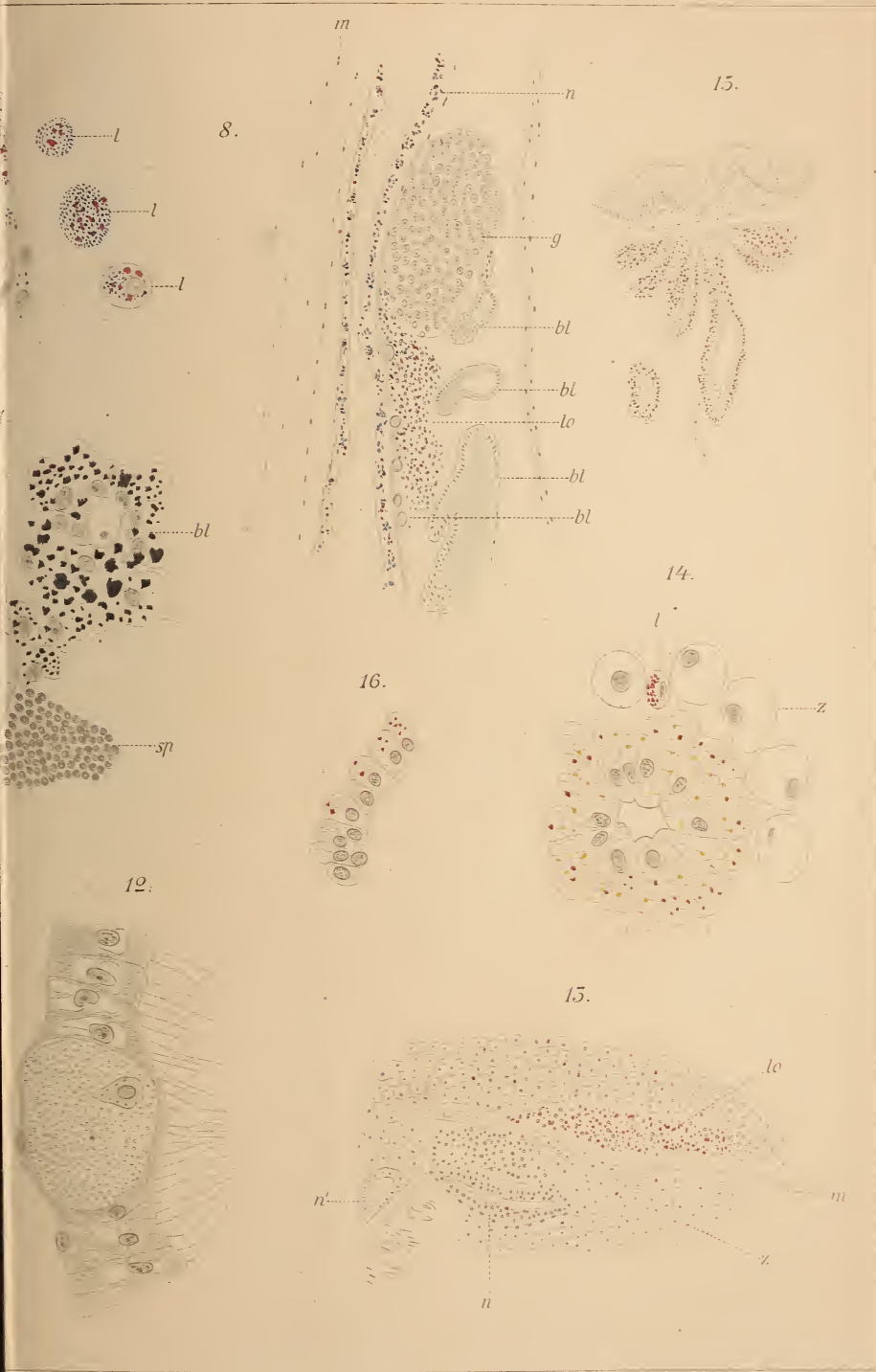
tion in die Leibeshöhle getödtet, Schnitt durch den Innenschenkel (*n*) und den Außenschenkel (*n'*) eines Nephridiums nebst lymphoidem Organ (Lymphkörperdrüse) (*lo*). *m*, Muskelfasern; *z*, nichtphagoctäre Lymphzellen. Vergr. 100/1.

Fig. 14. Von demselben Exemplare, wie in Fig. 13, Schnitt durch ein kleines Blutgefäß (*bl*) aus dem Vorderende. Karminkörnchen sind roth, das natürliche Pigment ist gelb gezeichnet. *l*, Leukocyt; *z*, nichtphagoctäre Lymphzellen. Vergr. 500/1.

Fig. 15. Von demselben Exemplare, wie in Fig. 13, Querschnitt durch die ventrale Wand des Enddarmes mit anhängendem Subintestinalgefäße und von ihm abgehenden Seitenzweigen. Vergr. 340/1.

Fig. 16. Von *Arenicola marina*, 24 Stunden nach einer Karmininjektion in die Leibeshöhle getödtet, Schnitt durch die Wand des Rückengefäßes. Karminkörnchen roth. Vergr. 500/1.







4.



5.



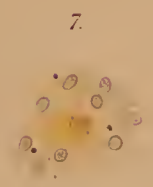
1.



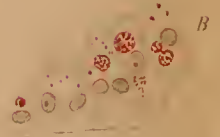
2.



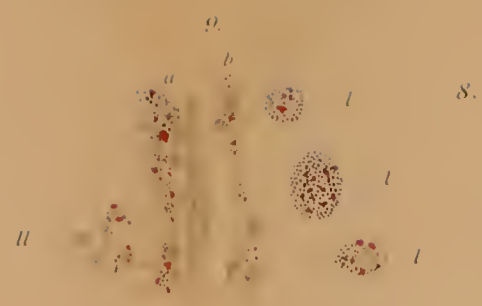
3.



7.



10.



8.



11.



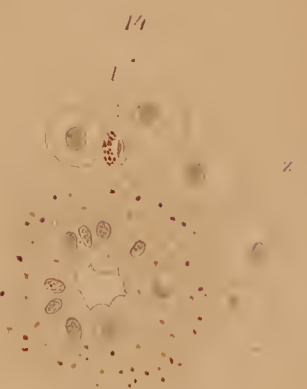
12.



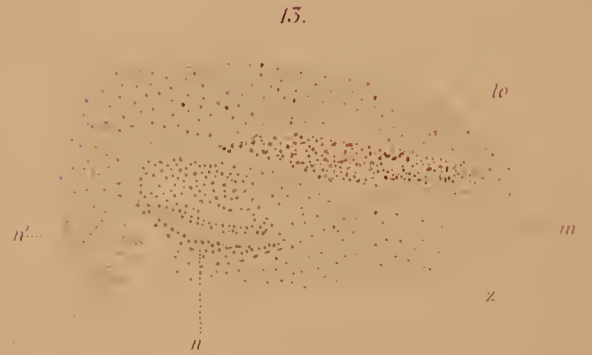
15.



16.



14.



15.

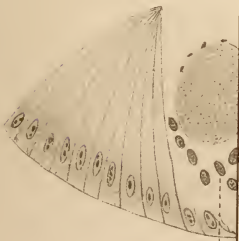
Fig.



Fig.



a



g

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: [66](#)

Autor(en)/Author(s): Schneider Guido

Artikel/Article: [Über Phagocytose und Exkretion bei den Anneliden, 497-520](#)