© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die physiologische Morphologie der Verdauungsorgane bei Aphrodite aculeata.

Von

Dr. phil. **H. Jordan,**
Privatdozent an der Universität Zürich.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Zürich.)

Mit Tafel X.

I. Die Mitteldarmgebilde und ihre Bedeutung.

Die bei der Schnecke von Biedermann und Moritz (1), sowie beim Flußkrebs von mir (2) gewonnenen Tatsachen veranlaßten mich, meine Studien über die physiologische Morphologie von Verdauungsorganen solcher Tiere weiter auszudehnen, bei denen die Resorption in Darmausstülpungen stattfindet, die man früher »Leberschläuche« oder »Leber« genannt hat.

Das Material zu dieser Arbeit, den polychäten Anneliden *Aphrodite aculeata*, habe ich gelegentlich eines Aufenthalts an der biologischen Anstalt auf Helgoland gesammelt, woselbst auch die — der Kürze der zu Gebot stehenden Zeit halber — nicht allzu zahlreichen Versuche angestellt wurden. Der Verwaltung der biologischen Anstalt auf Helgoland sei übrigens auch an dieser Stelle mein bester Dank ausgedrückt.

Die Literatur über *Aphrodite* ist reichhaltig, es sei von uns nur derjenige Teil erwähnt, der sich in etwa mit der Physiologie oder der physiologischen Morphologie befaßt, schon weil in den Arbeiten von Darboux (4) und Setti (5) für uns durchaus hinreichende Literaturübersichten gegeben werden.

Der Rüssel (trompe) sowie der dicke, stark cuticularisierte Oesophagus (»ventricule«), der nach Darboux und andern ganz sicher die Nahrung mechanisch zu zerkleinern berufen ist, soll uns nicht beschäftigen. Aus ihm gelangt die Nahrung durch ein kurzes s-förmig gebogenes Zwischenstück (Ansa, Setti) in den Hauptteil der Mitteldarmgebilde, der in der Literatur mit dem Oesophagus sich um den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Namen »Magen« streitet, den wir aber seiner Größe wegen — nichts präsumierend — »Hauptdarm« nennen wollen. Derselbe beginnt ziemlich breit, läuft durch den ganzen Körper des Tieres nach hinten spitz zu, um in den kurzen engen ektodermalen Enddarm überzugehen. An den Darm setzen sich — segmental angeordnet — die 18 Paar (Setti) Blindschläuche an, die uns hauptsächlich hier beschäftigen sollen. Der Habitus dieser Coeca ist bekannt: sie weisen eine Anzahl von Ramifikationen auf, die dorsal in demjenigen Gewebe verankert sich befinden, welches die Elytren trägt. Der Hauptteil des Schlauches endet unverzweigt in einer knolligen Erweiterung ventral (vgl. Selenka [7] Taf. III, Fig. 1 u. 2, Setti l. c. Taf. XV, Fig. 1—3). Welche Tatsachen über die physiologische Morphologie und die Physiologie dieser Mitteldarmgebilde gibt uns nun die Literatur an die Hand?

Zwischen den mannigfachen Ausstülpungen des Darmes gewisser niederer Tiere und der früher »Leber« genannten Mitteldarmdrüse bei Mollusken und Crustaceen ist embryologisch, ja eigentlich allgemein morphologisch kein Unterschied; und doch hat man, was für jene selbstverständlich war, für diese erst nachweisen müssen: nämlich, daß die Nahrung in diese Schläuche gelangt, und daselbst resorbiert wird. Dem äußeren Habitus nach nimmt der Darmapparat von *Aphrodite* eine Art Mittelstellung zwischen den beiden oben angedeuteten Extremen ein, und so kann es denn nicht Wunder nehmen, daß die Ansichten über die Funktionen desselben auseinandergehen.

In der im Jahre 1766 erschienenen Arbeit von Pallas (6) findet sich die Ansicht, als dienten die Schläuche der Vergrößerung der resorbierenden Darmoberfläche, zwar nicht bewiesen — wohl aber behauptet: »Rectitudo et brevitas intestini medii, per capacissimum harum appendicularum apparatum compensatur. Chymus enim, ob angustiam ani diu retentus in eas transit, ibique commoratur ut alimentum resorberi possit« (l. c. S. 88).

Der erste, der experimentell die Resorption seitens der »Leberschläuche« zeigte, war Selenka 1873 (7), der in seiner Arbeit über das Gefäßsystem von *Aphrodite* auf S. 39 mitteilt, daß Karmin- und Eisenlösung schnell durch die Wandung der Schläuche diffundiere. Unmittelbar nachdem das Karmin den Schlauch erreicht hat, sieht man »rötliche Wolken sich in die Leibesflüssigkeit ausbreiten, ohne daß die Anhänge verletzt oder gerade strotzend gefüllt sind«. Diese ganz beiläufige Bemerkung hat, wie es scheint, keine Beachtung gefunden; wohl nicht ganz mit Unrecht. Für diesen vereinzelt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dastehenden Versuch dürfte es noch eine ganze Reihe von Erklärungen geben, etwa kleine Verletzungen, vielleicht durch Selbstverdauung, die bei den Tieren so schnell eintritt, Verletzungen also, die dem Autor hätten entgehen müssen. Ja, ich meine diese Erklärungsweise ist ungezwungener fast, als die Annahme eines derartig schnellen Resorptionsprozesses — in Wirklichkeit ist mir immer nur dessen Langsamkeit aufgefallen — daß ich kaum wagen darf, die Mitteilung Selenkas zur Stütze meiner Auffassung von der resorptiven Funktion der Schläuche in Anspruch zu nehmen. Ich habe schon gesagt, daß spätere Autoren die Angaben Selenkas ignorieren, und wenn auch 10 Jahre später, im Jahre 1883 Haswell (8) keine Bedenken trägt, ohne Versuche den dorsalen Ausstülpungen die Sekretion, dem ventralen Teile des Schlauches aber die Resorption zuzuschreiben, so finden wir bei Eisig (9) und Darboux (4) der Ansicht bestimmt Ausdruck verliehen: Die Nahrung gelangt niemals in die Schläuche.

In seiner 1887 erschienenen Monographie der Capitelliden des Golfs von Neapel kommt Eisig beiläufig auf Verhältnisse zu sprechen, die die Mitteldarmgebilde von *Aphrodite*, vor allem deren mutmaßliche exkretive Funktion betreffen (s. u.). Hier kommt nur eine Bemerkung in Betracht (S. 748): »Obwohl hier nicht der Ort für Spekulationen morphologischer Natur ist, so sei doch auf die mannigfache, auch im anatomischen Verhalten sich kundgebende Übereinstimmung hingewiesen, welche z. B. zwischen den langen, kanalförmigen, stets von Speisen freibleibenden[1] Darmdivertikeln von *Aphrodite aculeata* einer- und den Malpighischen Gefäßen andrerseits herrscht.« Auf Grund eingehender Untersuchungen kommt Darboux 1900 (4) zu dem gleichen Ergebnis. Er knüpft an die schon erwähnte Monographie von Haswell (8) an, der seine Meinung, als diene der ventrale Teil der Coeca der Resorption, der dorsale Teil aber der Fermentsekretion, durch histologische Fakta stützt: Der ventrale Teil des Schlauches habe gleiche Struktur als der Darm, die dorsalen Verzweigungen aber drüsige Beschaffenheit. Dieser Anschauung nun tritt Darboux entgegen (S. 222): Dorsaler und ventraler Teil der Coeca sind histologisch unter sich gleich, unterscheiden sich dem Baue nach aber ganz wesentlich von der Darmwand. Daß die Nahrung in die Schläuche nicht eindringt, wird folgendermaßen gezeigt:

1) In den Fäkalien befinden sich stets Partikel, besonders »un

[1] Von mir gesperrt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

grand nombre de fragments de crustacés«, die ihrer Größe wegen in die Schläuche einzudringen nicht vermögen.

2) In den Schläuchen befinden sich niemals Nahrungspartikel.

3) In Wasser aufgeschwemmtes Karminpulver wird einer Anzahl Aphroditen in den Darm injiziert, die Tiere von Stunde zu Stunde geöffnet, die Coeca unter dem Mikroskop untersucht, nie aber Karmin gefunden. Leider finden sich keine Angaben darüber, ob die Injektion per anum oder per os erfolgte, noch darüber, wie lange die Tiere im höchsten Falle nach der Injektion am Leben erhalten wurden.

Genug, die dargetanen Ansichten würden unumschränkt herrschen, wenn in der Arbeit von Setti (5), die ziemlich gleichzeitig (1900) mit der von Darboux erschien (die beiden Autoren erwähnen denn einander auch nicht), sich nicht folgende kurze Bemerkung fände:

»Particelle minutissime di sostanze alimentari si trovano anche nelle appendici specialmente nelle vescicole; e per quanto trasformate e diffuse in un liquido particolare, sono però reconoscibili senza difficoltà; i succhi ghiandolari vi agiscono dunque qui pure, e forse più attivamente che altrove. Ma dove si effettuano e come, gli ultimi processi della funzione digestiva? Qui veramente s'incontrano le difficoltà insormontabili col semplice appoggio dei dati anatomici, perchè vengono a complicare le questioni, varie circostanze notevoli, che sono precisamente caratteristiche dell' organismo di cui ci occupiamo« (l. c. S. 321). — Darboux würde diese Bemerkung nicht überzeugt haben, sagt er doch S. 222 hinsichtlich eigner Befunde: »Je me suis toujours facilement expliqué la présence des divers éléments observés, sans avoir besoin d'admettre que le coecum contient autre chose que les produits de la sécrétion de sa paroi.« Seinen Lesern erklärt der Autor dies Vorhandensein freilich nicht. Was ist nun nach Ansicht aller dieser Autoren die wahre Funktion der Schläuche? Sekretion und Exkretion.

Die Sekretion wird vor allem histologisch, dann aber von Darboux und lange vor ihm (1882) von Krukenberg (10) experimentell festgestellt. Beide Autoren untersuchen nur die proteolytische Wirkung des Saftes, und finden in Übereinstimmung, daß derselbe nicht bei saurer, wohl aber bei neutraler, besser noch bei alkalischer Reaktion Eiweiß sehr energisch zu spalten vermag. Ein weiteres Beispiel dafür, daß in der Evertebratenreihe diejenigen Proteasen vorherrschen, ja ausschließlich vorhanden sind, die wir mit dem Trypsin der Wirbeltiere analogisieren können.

Neben der secernierenden Funktion finden wir, daß den Schläuchen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auch eine excernierende Tätigkeit zugeschrieben wird. Ich werde auf diese Ansicht der Autoren bei Gelegenheit der Darstellung der histologischen Verhältnisse im Schlauche zu sprechen kommen.

Meine eignen Untersuchungen über die Bedeutung der Mitteldarmgebilde von *Aphrodite* sind im ganzen keine Nachuntersuchungen, da ich seinerzeit auf Helgoland die angeführte Literatur nachzulesen keine Gelegenheit hatte. Ich habe meine an *Astacus* gewonnenen Erfahrungen auf *Aphrodite* übertragen, Erfahrungen, die mich unter anderm lehrten, daß bei den Evertebraten die Resorption nicht Sache von Stunden, sondern von Tagen sei. So habe ich denn einer Reihe von Exemplaren eine Aufschwemmung von Karminpulver per os unter mäßigem Drucke eingeblasen und die Tiere sodann mindestens 24 Stunden am Leben erhalten. Kontrolltiere, die vor der »Fütterung« geöffnet waren, bewiesen, daß eine direkte Injektion der Schläuche nicht stattfand; wurde der Druck im Darm zu hoch, so spritzte das Tier aus dem Anus die injizierte Flüssigkeit in Gestalt eines kräftigen Strahles heraus. Die nach 24 Stunden geöffneten Tiere wiesen folgendes Verhalten auf: Viele Coeca erscheinen vollständig rot, im Darm befindet sich, zu einem wurstförmigen, schleimumgebenen Ballen, die Hauptmasse des Karmins zusammengepreßt. Ein Schlauch (Taf. X, Fig. 1) wird freipräpariert, abgebunden und in Sublimat konserviert; später geschnitten zeigt er sich vollständig mit feinsten Karminkörnchen erfüllt; auch die dorsalen Ramifikationen sind nicht frei von dem Farbstoffe, obwohl die Hauptmasse in den plumpen Verdickungen des ventralen Teiles sich befindet. Der Beweis also, daß die Nahrung wirklich in die Schläuche gelangt, scheint mir erbracht.

Resorbiert das Schlauchepithel? Der Kürze der Zeit halber konnte ich nur eine Art von Versuchen anstellen, um obige Frage zu beantworten: Ich habe den Tieren eine Lösung von Ferrum oxydatum saccharatum per os injiziert und sie dann 1—2 Tage leben lassen, wobei die »Fütterung« wiederholt wurde. Das zu untersuchende Material kam dann in eine konzentrierte Lösung von Sublimat in Alkohol (zur Fällung des Eisenpräparates) usw. Später wurden Stücke vom Darm und seinen Anhängen in Schnittserien zerlegt, die Schnitte erst mit Schwefelammonium behandelt und sofort untersucht, später mit Ferrocyankali + Salzsäure die Berlinerblaureaktion angestellt, mit Karmin (Boraxkarmin, Parakarmin P. Mayer usw.) oder mit Hämatoxylin (kurze Zeit) Eosin (kräftig) gefärbt. (Auf die Methode komme ich weiter unten noch zu sprechen.) Daß diese doppelte Reaktion eine ganz besondere Garantie bietet, etwaige

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Eisenpartikel in den Geweben aufzufinden und als Eisen zu diagnostizieren, dürfte auf der Hand liegen.

Das Resultat war: Im Epithel der Coeca fanden sich sowohl in den dorsalen Ramifikationen als auch im ventralen Teile zahlreiche kleine »Eisenvacuolen«, sonst nirgends, vor allem also nicht im Epithel des »Hauptdarmes«.

Während ich auf die Frage, welche Elemente des Schlauches zu resorbieren vermögen, im Kapitel »Histologie der Coeca« zu sprechen komme, muß ich hier noch einiges über meine negativen Befunde im Darmepithel berichten. Eine ganze Reihe von Därmen von mit Eisen gefütterten Tieren wurden so der Länge nach geschnitten, daß ich mir über die gesamte Ausdehnung ein Urteil habe bilden können. Niemals waren Eisenvacuolen in den Zellen zu finden. Schon nach Schwefelammonbehandlung fiel die weiße Farbe der Gewebe im Gegensatz zu dem der Schläuche auf; die Berlinerblaureaktion verlief ebenfalls negativ; dabei ist zu bemerken, daß das Lumen mit einer dicken, eigentümlich gelagerten Masse blaugefärbter Substanz gefüllt war. Für die Methode nicht ohne Bedeutung, und daher erwähnenswert, ist der Befund an einem Tiere, welches ich 2 Tage nach der Fütterung am Morgen tot vorfand. Hier nahmen die Gewebe fast in ihrer Gesamtheit einen bläulichen Ton an, nicht nur das Darmepithel (nur zwischen den zerfaserten Zellen), sondern auch Bindegewebe, Darmmuskulatur, ja die Dottersubstanz der anhaftenden Eier. Aber auch hier fanden sich keine »Eisenvacuolen« in den Darmzellen.

Daß durch einen derartig einseitigen Versuch der strikte Beweis, als sei das Darmepithel zum Resorbieren überhaupt nicht imstande, nicht zu erbringen ist, muß anerkannt werden, allein es dürfte feststehen, daß die Resorption in diesem Gebilde zum mindesten äußerst eingeschränkt, wenn nicht ganz aufgehoben ist, und das wird zum Verständnis des Folgenden ausreichen: denn es erwächst uns nun die Aufgabe, eine genaue Darstellung der Verdauungsvorgänge zu geben, sowie der Organe, die eben diese Vorgänge bedingen.

Als ich meine »Karmintiere« nach 24 Stunden öffnete, fand sich — wie schon angedeutet — der Farbstoff zu einer überraschend festen Wurst zusammengepreßt (ähnlich bei Fütterung mit Schlemmkreide). Dies Verhalten ist um so auffallender, als die angewandte Aufschwemmung eine recht dünne war. Daraus ergibt sich, daß im

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hauptdarme die gelöste, sowie die ganz fein verteilte Nahrung von den Rückständen abgepreßt wird: Nicht in das Hauptdarmepithel hinein, das ergab sich ja aus unsern Eisenversuchen; so bleiben denn nur die Coeca übrig als der Ort, in den die gelöste und fein verteilte Nahrung eindringt. Was hat das zu bedeuten? Eine Vergrößerung der resorbierenden Oberfläche stellen die Schläuche nicht eigentlich dar, weil — käme es auf eine solche an, der Hauptdarm seine resorptive Funktion nicht — teilweise oder ganz — würde verloren haben. Einen Schlüssel für die Beantwortung dieser Frage geben uns zwei Umstände an die Hand: erstens die ganz entsprechenden Verhältnisse bei *Astacus* (2), zweitens die Tatsache, daß *Aphrodite* im Sande lebt, der sich wohl stets der Nahrung beimengen wird, und daß ferner unser Objekt u. a. von Crustaceen lebt, welche es mitsamt dem Panzer verzehrt (vgl. Darboux [4] S. 222, Abs. 1).

Um nicht zu weitschweifig zu werden, beschreibe ich den Vorgang der Verdauung; der Beweis für die Richtigkeit des Mitzuteilenden ergibt sich aus Obenstehendem von selbst:

Die im Oesophagus mechanisch zerkleinerte Nahrung gelangt in den Hauptdarm, woselbst sie der Einwirkung des Verdauungssaftes ausgesetzt wird. Es scheint, daß erst nach einer Reihe von Stunden (Darboux' Mißerfolg), wenn die löslichen Körper ihre hydrolytische Spaltung erlitten haben, der Darm sich — bei verschlossenem Anus — heftig zu kontrahieren beginnt, so daß die Nahrung, soweit sie dies vermag, den einzigen Ausweg sucht, der ihr offen steht: die Mündungen der Coeca. Soweit sie dies vermag, sage ich; wir werden sogleich sehen, daß eine überaus interessante Filtereinrichtung nur die feinst verteilte Nahrung in die Schläuche passieren läßt. Doch vorab noch einige Worte über den Hauptdarm: Seine Funktion ist vornehmlich diejenige einer Presse, die nur solche Nahrung in die Schläuche, d. h. also an das notwendigerweise zarte resorbierende Epithel gelangen läßt, welche diesem letzteren mechanisch nicht schaden kann. Dementsprechend ist der Hauptdarm selbst den Schädlingen (Sandkörner, Panzerteile) voll und ganz ausgesetzt, würde also stets verletzt werden, hätte er die resorptive Funktion — wenigstens im ganzen Umfange — und damit die Notwendigkeit beibehalten, eine zarte Oberfläche zu besitzen.

Und in der Tat, wir finden, daß mit der reduzierten oder aufgehobenen resorptiven Funktion eine ganz eigentümliche Umbildung der Elemente des Darmes einhergeht, ja wohl auch die Ursache jener

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dargetanen Einbuße ist, eine Umbildung, deren Produkt zu beschreiben ich mir nun erlauben will.

Auf den ersten Blick fallen an den Darmzellen folgende Eigentümlichkeiten auf, durch die sie sich wesentlich von dem Normalhabitus funktionierender Mitteldarmzellen unterscheiden: Der ganze Zellkörper ist mit einer ungewöhnlich starken Membran (»Pellicula«) bekleidet; die einzelnen Zellen weisen bei enormer Länge (0,15 mm im Mittel, Setti) überraschend geringes Kaliber auf, daß man glauben könnte es mit Fasern zu tun zu haben; hierdurch wird ein ganz abnormes Verhältnis zwischen Plasma und Hartteilen (Membran) zugunsten dieser bedingt.

Die Zellen bilden nun — nicht wie Setti und andre meinen, Papillen (»una serie di papille più o meno irregolari e sporgenti«), sondern zirkulär verlaufende Wälle. Querschnitte durch diese Wälle (mediane Längsschnitte durch den Darm) zeigen folgende Anordnung Fig. 9: In der Mitte, gleichsam wie eine Säule, die basalen Teile der Zellen. Hier sieht man fast nur die Linien der Membranen und man würde vergessen, daß man Zellen vor sich hat, wären nicht die länglichen Kerne zwar sehr schmal — wie natürlich — so doch wohl entwickelt. Da nach dem freien Ende zu die Zellen breiter werden, so erscheint der ganze Rand des Walles etwas weniger dicht von Linien durchzogen. Ebenso charakteristisch sind Querschnitte durch die Zellen (Flachschnitte durch das Epithel) besonders dann, wenn man auf die am Objektträger fixierten Schnitte Kalilauge oder Salpetersäure hat einwirken lassen. (Die Methode wird unten angegeben.) In der Mitte der Wälle winzige Ringe, am Rand etwas größere, beide mit starken Membranen. Zur Charakterisierung mag genügen, daß es einer Vergrößerung von 400—500 bedarf, um sie deutlich unterscheiden zu können.

Über die protoplasmatischen Bestandteile vermag ich kaum etwas anzugeben: Vacuolisierung scheint leicht angedeutet zu sein, doch kann es sich auch um entsprechende Undulierung der Membran handeln. Ähnliche Verhältnisse werden uns noch zu beschäftigen haben.

Eigentümlich ist das freie Ende dieser Zellen gestaltet. Ich darf sagen, daß es keulenförmig erweitert ist, wenn man das Wort »keulenförmig« cum grano salis verstehen, d. h. nicht vergessen will, daß die Auftreibung eine sehr geringfügige ist. Bei mitteldicken Schnitten erhält man nun den Eindruck, als sei eine ziemlich breite, eben von den »keulenförmigen Erweiterungen« gebildete Randzone obiger Wälle als stärker gefärbt nachzuweisen. Derartige Randzonen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

werden uns weiter unten noch zu beschäftigen haben. Ich will hier gleich bemerken, daß ich absichtlich vermeide auf die protoplasmatischen Bestandteile derselben einzugehen, da man in diesen bei »Wimperzellen« (und mit solchen, denke ich, nicht mit »Stäbchenzellen« haben wir es zu tun) Feinheiten gefunden hat, die sich an meinen Präparaten schon der Konservierung wegen nie würden nachweisen lassen. Möglich, daß die »Basalkörperchen« der Wimpern zum Teil an der dunkleren Färbung beteiligt sind; meine Beschreibung hier wie weiter unten berücksichtigt nur die cuticulare Substanz, welche so Cuticula wie Membran bildet, eine Tatsache, welche ich an Präparaten habe nachweisen können, die mit Säure oder Alkali in weiter unten darzutuender Weise behandelt worden waren. Wie schon angedeutet, läßt sich Cuticula und Membran bei den Darmzellen nachweisen, auch hebt sich die Cuticula leicht ab, doch scheinen in der Norm beide Gebilde, häufig unter Zwickelbildung, ineinander überzugehen. Derjenige Teil der Membran, der das freie Ende der Zelle umkleidet, zeigt innerhalb der starkgefärbten Zone nicht nur eine Verdickung, sondern auch eine stärkere Färbung, genau wie die eigentliche Cuticula[1]. Die Bedeutung aller dieser Umbildungen dürfte klar sein: die kapselförmige Verdickung des freien Endes der Zellen mitsamt der Cuticula schützt jene vor Verletzung und hindert nebenbei ganz oder teilweise die Resorption; der ganze Bau der Zellen, und damit auch der Wälle, läßt diese geeignet erscheinen Bestandteile einer Presse in der dargetanen Weise zu sein. Daß diese zirkulär verlaufenden Wälle, welche die ganze Oberfläche des Darmes gerillt erscheinen lassen, und welche sich — ohne zu konvergieren — doch größtenteils durch die großen trichterförmigen Ansätze der Schläuche ziehen, daß, sage ich, diese Wälle bei der Funktion des Abpressens ihre Bedeutung haben, ist ja auch unschwer einzusehen.

Ob das Hauptdarmepithel alle seine Funktionen eingebüßt hat, scheint mir sehr fraglich, doch habe ich diese Verhältnisse nicht untersucht. Es sei darauf hingewiesen, daß eine nicht allzugroße Anzahl der Zellen im Kopfteile winzige Kügelchen enthalten, die von den verschiedenen zur Mikrotechnik notwendigen Flüssigkeiten nicht gelöst werden, und die Farbstoffe wie Hämatoxylin und Säurefuchsin (van Giesonsche Färbung) begierig annehmen. Möglicherweise

[1] Mit der Schlußleiste der Cytologen haben diese verdickten Gebilde sicher nichts zu tun, da es sich zeigen läßt, daß sie kontinuierlich in den Rest der Zellmembran übergehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fällt ja den Darmzellen die Aufgabe zu, die erwähnte Schleimhülle um den Kot zu bilden.

II. Der Filterapparat.

Daß die Schläuche durch eine Filtervorrichtung gegen alle größeren Eindringlinge geschützt sind, habe ich schon angedeutet. In diesem Kapitel sei es meine Aufgabe eben diese Vorrichtung zu beschreiben.

Der oben erwähnte trichterförmige Ansatz der Coeca führt durch einen kurzen Hals in eine ziemlich große Ampulle, welche den zu besprechenden Apparat birgt. Ehe wir uns diesem zuwenden, haben wir einige Angaben aus der Literatur kennen zu lernen:

Malard 1891 (11) widmet dieser Ampulle eine, dem Umfange nach recht bescheidene »Note«, deren Inhalt ich nach Darboux und Setti wiedergeben muß, da die betreffende Zeitschrift mir nicht zugänglich ist.

Um daher nicht meinerseits Subjektives in die Darstellung von Malard zu bringen, lasse ich kurzerhand den Passus aus Darboux' Arbeit folgen, in welchem dieser zugleich Stellung gegenüber der Ansicht Malards nimmt: »Malard dit que, chez *Aphrodite aculeata* L., il existe à l'entrée de chaque cœcum deux noyaux pseudocartilagineux, cordiformes et aplatis, réunis entre eux par des fibres musculaires, comme les valves d'un soufflet le sont par le cuir; la contraction de ces fibres, en comprimant l'un contre l'autre les deux noyaux oblitérerait l'ouverture. J'ai pu — fährt Darboux fort — vérifier l'existence de cette disposition anatomique; mais j'ajouterai que les deux ‚noyaux pseudocartilagineux' sont formés chacun par un épaississement de l'épithélium; la partie épaissie présente d'ailleurs ce caractère d'être formée de cellules très petites, très serrées, ce qui donne à l'ensemble un aspect particulièrement dense . . . .« (S. 220—221). Auch der oben erwähnte Hals kann als Sphincter dienen, eine Funktion, zu der ihn seine Muskulatur befähigt[1]. Figuren finden sich weder bei Malard noch bei Darboux. Anders bei Setti, der denn auch Malard energisch entgegentritt: Was dieser Autor als »noyeaux pseudocartilagineux« anspricht, ist eine belanglose Epithelverdickung (vgl. seine Fig. 19 und 20). Jedenfalls sind es keine Platten, die bei Zusammenschluß als Sphincter dienen können.

---

[1] Hierhin auch de Quatrefages Hist. nat. Annelés marins et d'eau douce Annélides et Géphyriens. Paris 1865. (Nach Darboux.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Als solchen sieht Setti den muskulösen Hals an, den er in Fig. 20 geschlossen abbildet.

Darf ich mir nun wieder die Diskussion erlauben! Lassen wir die Frage einmal unerörtert, ob ein Drüsenausgang — als solchen sehen die erstgenannten Autoren das Gebilde ja an — ob, sage ich, ein Drüsenausgang eines Sphincters bedarf. Wichtiger dürfte die Entscheidung sein, ob die beschriebene Vorrichtung die Funktion eines solchen wirklich leisten kann. Ich glaube es genügt auf meine Fig. 5 und 6, ferner auf die Darstellung der wirklichen Funktion des in der Ampulle untergebrachten Apparates zu verweisen, um die Haltlosigkeit der Malardschen Ansicht zu zeigen. Ich habe eine sehr große Anzahl solcher Ampullen in den drei üblichen Richtungen in möglichst reiner Orientierung geschnitten, und alles mit Prisma gezeichnet. Abgesehen davon, daß die gehöhlten Platten sich zu einem Verschluß nicht eignen, sind sie auch niemals verschlossen, wobei nicht zu vergessen ist, daß die konservierenden Lösungen stets eine maximale Kontraktion der Muskulatur bedingen. Auch läßt sich — besonders bei den Karmintieren — leicht zeigen, daß die wohl stets bei Sublimatfixierung vorhandene Schrumpfung uns keineswegs eine Passage vortäuscht, wo in Wirklichkeit keine ist. Das wird wohl auch für den Hals gelten, den ich stets offen gefunden habe. Kurz, ich glaube, der Schlauch ist nicht in der Art verschließbar, daß seine Sekrete zurückgehalten werden können. Settis Fig. 20 ist wahrscheinlich ein seitlicher Schnitt, auch ist, wie wir sehen werden, die Orientierung keine glückliche.

Ich lasse nun meine eignen Resultate folgen: Auch in ihrem Aufbau verraten die Schläuche — die Ampullen inbegriffen —, daß sie Abkömmlinge des Darmes sind (vgl. die Autoren). Sie tragen, abgesehen von dem feinen peritonealen Häutchen, eine longitudinale, eine zirkuläre Muskelschicht, eine Schicht dicken Bindegewebes mit deutlich zirkulärer Faserung; dann kommt das (entodermale) Mitteldarmepithel. Dieses ist nun in den Ampullen dergestalt verdickt, daß es den Hohlraum fast vollständig ausfüllt, und zwar in Form zweier dicker herzförmiger Platten, die zwischen sich einen Spalt freilassen. Verbunden sind die Platten durch einen Teil des Schlauches, an dem das Epithel keinerlei Verdickung erfahren hat, ganz in der Art, wie Malard es beschreibt. Wir können uns eigentlich die Ampulle ausgefüllt denken von einem kugelig bis herzförmigen Körper, dessen Spitze (Apex) frei in den Schlauch ragt, dessen beide Atrien den »Hals« oben und unten umgreifen (Fig. 2) und der durch einen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

engen aber breiten Spalt in zwei Halbteile — die beiden Platten — geteilt wird. Der Spalt verläuft seiner Breite nach parallel der Querschnittebene des Tieres. Die einander zugekehrten Flächen der Platten sind nun — wie angedeutet — durchaus nicht eben, sondern löffelartig ausgehöhlt, so also, daß die ziemlich scharfen Ränder der beiden Löffel aufeinander passen; während also zwischen beiden Platten ziemlich viel Raum sich befindet, zu dem der Zugang aus dem Darm ein ungehinderter ist (Fig. 6), lassen die beschriebenen Ränder oder Kanten nur eine ganz schmale Passage frei, die noch dergestalt mit »Haaren« besetzt ist, daß wirklich nur die feinst verteilte Substanz aus dem »Filterraume« in den Schlauch treten kann. Diese Verhältnisse mag Fig. 6 veranschaulichen, die einem »Horizontalschnitt« entnommen ist. Daß auch an den Seiten die »Filterplatten« jene Beschaffenheit der Ränder aufweisen, zeigen die Querschnitte durch den Apparat (sagittal zum Tier), Fig. 4 und 5. Die im Hauptteil durchaus getrennten Filterplatten sind in den »Atrien« zu zwei Hörnern vereint, deren Lumen, sonst nach allen Seiten geschlossen, nur mit dem Filterraume kommuniziert. Hier sind also die beiden Platten unter sich an den Rändern vereint, jede Platte für sich aber durch den »Hals« in zwei Hälften getrennt (Fig. 2). Wo der »Hals« aufhört vereinigen sich die zusammengehörigen Plattenhälften, während sich die beiden nunmehrigen Filterplatten voneinander trennen. Der Filterraum ist zuerst kreuzförmig (Fig. 3, Setti Fig. 19), um dann endlich die beschriebene und abgebildete Gestalt da anzunehmen, wo der ganze Apparat frei in den Schlauch ragt, und zum Filtrieren dient. Ob die eigentümlich oben dargetane Gestalt der Atrien noch eine andre Bedeutung hat, als die, das ganze Gebilde fest mit dem Hals zu verbinden, vermag ich nicht anzugeben. Im kreuzförmigen Teil des Filterraumes findet — so lehren meine »Karmintiere« —, eine derartig innige Berührung zwischen der Nahrung und den »behaarten« Wänden der Platten statt, daß ein wesentlicher Anteil an der Säuberung diesem Abschnitte des Apparates zufällt. Andre Einzelheiten der Form darf ich mir wohl — als mit der Funktion nicht in Zusammenhang zu bringen — schenken. — Besonderes Interesse bietet die Histologie dieses Gebildes. Daß wir es hier wiederum mit eigentümlich umgebildeten Mitteldarmzellen zu tun haben, hörten wir schon, als wir die Täuschung kennen lernten, deren Opfer Malard wurde, dessen Irrtum von Darboux und Setti bereits richtig gestellt ist: Kein falscher Knorpel, sondern dicht stehende Mitteldarmzellen, und ich füge hinzu, umgebildete Mitteldarmzellen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Umgebildet müssen sie ja sein: Jene »Filterkanten« aus gewöhnlichen Mitteldarmzellen würden nicht nur verletzt werden, sondern sie würden auch vor den andringenden Nahrungsmassen ausweichen, und alle Schädlinge in die Schläuche gelangen lassen. Die Umwandlungsfähigkeit der Entodermzellen unsres Tieres haben wir schon kennen gelernt, als wir den Bau des Darmes besprachen; hier liegen die Verhältnisse insofern anders, als es gilt nicht nur ein unverletzliches, sondern ein starres Gebilde darzustellen. Fig. 7 stellt ein Stück aus demjenigen Schnitt dar, den Fig. 6 in toto wiedergiebt. Alle Konturen wurden hier mit dem Prisma gezeichnet, während die histologischen Details in Fig. 2—6 schematisiert sind. Ehe wir zur Beschreibung der eigentlichen Zellen übergehen, haben wir uns diejenigen Cuticulargebilde zu betrachten, mit welchen sie gegen den Filterraum zu abschließen. An dicken, stark gefärbten Schnitten sieht man auch hier (wie bei den Darmzellen) eine breite dunkle Zone, darüber die hellere äußere Cuticula, welche die Haare trägt. Diese dunkle Zone unter der Cuticula löst sich nun, wenn man bei dünnen gut gefärbten Schnitten starke Vergrößerung anwendet, in eine Reihe von gleichschenkeligen ziemlich hohen Dreiecken auf, deren Spitze nach der Basis der Zellen zu gerichtet ist. Diese Dreiecke sind andern Autoren, so scheint es, auch aufgefallen. So sagt z. B. Setti S. 319: »Indipendentemente della grande altezza, le cellule di questo epitelio sono molto caratteristiche, per il singolare aspetto della loro estremità libera, che presentasi piatta, più granulosa del resto ed estremamente dilatata.« Kein Zweifel, dieser Autor hat jene Dreiecke gesehen und für das etwas konisch verbreiterte Ende der Zelle gehalten. Der stark gefärbte Inhalt aber stellt nichts dar, als ein besonders granuliertes Plasma. Da mich diese Gebilde besonders interessierten — schienen sie doch eine Anpassung der Zelle an ihre passive Funktion zu sein — so habe ich denselben einige Aufmerksamkeit gewidmet. Einige klare Stellen in normalen Präparaten, d. h. Stellen, an denen die in Betracht kommenden Zellen ziemlich groß waren, machten es mir wahrscheinlich, daß jene Dreiecke nichts andres waren als eine Verbreiterung der Membranen. Nebenbei sei erwähnt, daß Fig. 7 eine solche »klare« Stelle wiedergiebt, an andern Orten sind die Zellen etwas schmäler.

Um Gewißheit über dieses und andre hierhin gehörige Probleme zu schaffen, habe ich eine ganze Reihe von Schnitten der Wirkung starker plasmalösender Mittel ausgesetzt. Daß etwa Pepsin-Salzsäure hierzu nicht ausreicht, ist bekannt. So wählte ich denn verdünnte

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Kalilauge und Salpetersäure zu 65%. Die am Objektträger in üblicher Weise, natürlich ohne Eiweiß, befestigten Schnitte werden etwa eine Stunde lang im Thermostaten bei 52° in den Flüssigkeiten belassen. (Unter einer Anzahl andrer Verfahren, die ich versucht habe, hat sich dieses als das beste ergeben.) Nachfärbung erfolgt je nach Bedarf. Es ergab sich nun mit aller Bestimmtheit, daß die Dreiecke eine geschichtete oder aber faserige[1] Verdickung der Zellmembran darstellen, deren Gesamtform man ohne weiteres sich wird rekondstruieren können. An der Basis berühren sich die »Dreiecke« un bilden so eine Art cuticularer Verschlußplatte, auf welcher die Cuticula mit den Haaren aufsitzt. Diese letzteren mögen embryologisch nichts andres sein als protoplasmatische Flimmern, beim ausgewachsenen Tiere aber sind es starke Haare aus cuticularer Substanz, die Säure und Alkali trotzen. Ich wiederhole: Daß es sich hier wirklich um cuticulare Gebilde, und nicht um die übliche konische Verbreiterung einer Zelle handelt, beweist einmal die Resistenz gegen Säure und Alkali, dann aber habe ich mich ganz sicher vom Übergange der »Dreiecks«-Spitze in je eine der Linien überzeugt, welche den angeschnittenen Membranen entsprechen. Bezüglich etwaiger cytologischer Feinheiten gilt ja auch hier das gelegentlich der Besprechung des Darmepithels Gesagte. — Im Prinzip kann zwischen der Verdickung am Kopfe dieser Filterplattenzellen und jener bei den Darmzellen (speziell den Zwickeln s. o.) kein Unterschied sein, nur finden wir sie hier viel extremer ausgebildet. Charakteristisch ist für beide das ausgesprochene färberische Verhalten. Im »Hals« der Schläuche finden sich übrigens alle Übergänge von der Verdickung der Filterplattenzelle bis zu derjenigen der Darmzelle. Fig. 6 deutet dies im Schema an.

Doch nun zu den Zellen selbst: Der obere Teil des wiederum vollständig mit starker Membran versehenen Zellkörpers unterscheidet sich — abgesehen von seinem größeren Kaliber — nicht allzu wesentlich von den Hauptdarmzellen. Die in der Figur als Querleisten erscheinenden Gebilde besprechen wir zugleich mit dem Bau des basalen Teils der Zellen. Der diesem entsprechende Teil des Schnittes könnte nämlich — wie die Figuren zeigen — recht gut einen Querschnitt durch Pflanzengewebe oder durch die Chorda eines Wirbeltierembryos vortäuschen. Kann es sich hier nun um quergetroffene Zellgebilde handeln? Nein! Das lehren Serienschnitte. Quer werden die Zellen getroffen, wenn man den Darm mit seinen Anhängen

[1] Basalteile der Wimpern?

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

quer zur Richtung der Hauptachse des Tieres schneidet. Ein sich Verflechten der Zellen, so weit gehend, daß wir fast nur Querschnitte erhielten, ist auch ausgeschlossen, schon weil die Zellkerne überall in gleicher Höhe liegen (vgl. die Figuren, auch Setti Fig. 19).

Es stellen alle jene Gebilde im optischen Schnitte lange Zellen mit geschlängelten Wänden dar. Die Trabekeln, die wir sehen, sind nichts als die Scheitel der Wellen, welche so gut wie die (für uns) seitlich — auch die oben und unten liegenden Wände bilden. Die Scheitel, sage ich, aber natürlich auch die Schnittlinien, die entstehen, wenn derartige Wellen vom Messer getroffen worden sind. Von der Richtigkeit des im vorstehenden Gesagten habe ich mich am besten bei Untersuchung unter Ölimmersion überzeugt, da man nur bei Anwendung solcher Systeme mit Sicherheit die Form der ganzen Welle verfolgen kann. Es stellt also dieser Teil der Zelle keinen einfachen Zylinder dar, sondern der Länge nach aneinander gereihte blasenförmige Erweiterungen; diese Zellen aber, zu einem Gewebe vereint, bilden ein kompliziertes Gerüst von starken cuticularen — Säure und Alkali trotzenden — Membranen, ein Gerüst, das bei ausgesprochener Plasmaarmut zwar sehr geeignet ist die Funktion eines Hartgebildes zu leisten, das aber an alles eher denken läßt als an entodermale Mitteldarmzellen. Beiläufig erwähnt sei, daß die Kerne wohl entwickelt sind.

Eigentümlich ist auch der Übergang dieser Gebilde in die Darmzellen, den ich schematisiert in Fig. 6 darstelle: Das Kaliber der Zellen wird enger, ihre Wände glatter, ihr Inhalt plasmareicher. Die entsprechenden Verhältnisse auf das freie Ende der Zellen bezogen, hatten wir zu besprechen bereits Gelegenheit. Dieser kontinuierliche Übergang, der seine Wiederholung nach dem Schlauche zu findet, bietet neben dem Gesamtbau der Ampulle einen weiteren Beleg dafür, daß wir es hier in der Tat mit umgebildeten Mitteldarmzellen zu tun haben, eine Tatsache, die mir besonderes Interesse zu haben scheint.

III. Die physiologische Histologie der Darmcoeca.

Das Schlauchepithel beginnt eigentlich schon zwischen den beiden Filterplatten. Allein hier, sowie überhaupt im Bereiche des Filterapparates, zeigt es einen durchaus rückgebildeten, faserigen Charakter. Dicht hinter den apicalen Spitzen jenes Apparates übernimmt es so Form als Funktion der eigentlichen Mitteldarmzellen. Diese nun lassen, an schwach vergrößerten Längsschnitten durch ganze Schläuche,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eine eigentümliche Anordnung erkennen: Fast überall da, wo der Schlauch blasenförmige Auftreibung zeigt, ist das Epithel ganz außerordentlich niedrig; nur in einzelnen Protuberanzen, an typhlosolisartigen Stellen, ferner meist überall da, wo der Schlauch ein enges Kaliber aufweist, sind die Zellen hoch, und zeigen — nur da — jene bekannte charakteristische Keulenform. Dem Gesagten zufolge herrscht in den dorsalen Verzweigungen der hohe Zellentypus vor, da jene hauptsächlich englumig sind. Mit dem großen äußeren Habitusunterschied der Zellen geht keine entsprechende Verschiedenheit bezüglich ihres feineren Baues sowie ihrer Funktion Hand in Hand. Möglicherweise stellen die flachen Zellen eine Abänderung der keulenförmigen dar, bedingt durch die Dehnung der Wand. In der Beschreibung wollen wir uns auf die typischen Zellen beschränken.

Vorab aber müssen wir uns vergegenwärtigen, was in physiologisch-histologischer Beziehung von diesen Gebilden bekannt ist. Vor allem sind es Darboux und Setti, die eine genauere Darstellung der Verhältnisse geben, welche uns hier interessieren.

Setti gibt auf S. 320 Abs. 2 und 3 eine recht kurze Darstellung der Verhältnisse, seine Abbildung Fig. 21 ist ziemlich schematisiert. Abgesehen davon, daß er von der Topographie des Epithels keine Notiz nimmt, beschreibt er eigentlich nur zwei Zellarten: Drüsenzellen, die — nach der Figur — an der Basis breiter sind als am freien Ende, fein granulierte Keulenzellen, deren Funktion nicht diskutiert wird. Als dritte Form gibt er »cellule di rimpiazzo« an, die, kürzer als die andern (es sind eben junge Zellen), das Schlauchlumen nicht erreichen. Es wird jedoch nicht gezeigt, daß es sich hier nicht um die Basis schräg durchschnittener gewöhnlicher Zellen handelt; diese letzteren sollen uns nicht beschäftigen.

Wesentlich genauer sind die Angaben von Darboux, der sich auch eingehend experimentell mit der physiologischen Bedeutung der in Frage kommenden Gebilde beschäftigt hat.

Wir erinnern uns der Kritik Darboux' an Haswells Behauptung, es weise der ventrale Teil des Schlauches den Bau des Darmes auf und sei zum Resorbieren, der dorsale Teil aber drüsige Beschaffenheit und sei zum Secernieren bestimmt. Dieser Meinung also war Darboux entgegengetreten, und mit Recht, im Prinzip unterscheiden sich beide Teile der Darmanhänge nicht, alle zelligen Elemente finden sich in beiden. Es gibt nun nach Darboux drei Arten solcher Zellen:

1) Exkretionszellen (Darboux Fig. 75): Kleiner, nahe der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Basis im dichten Plasma gelegener Kern; nach oben zu beginnt Vacuolisierung; am freien Ende viele Vacuolen mit farbloser Flüssigkeit und gelblichen Konkretionen. Stets ist eine stärker entwickelte Vacuole mit enormer Anhäufung von Konkrementen vorhanden.

2) Sekretionszellen (Fig. 76). Es sind niemals Vacuolen, dagegen Tropfen vorhanden, die im frischen Zustande hyalin, im konservierten färbbar sind. Das färberische Verhalten, z. B. lebhaft rot mit Eosin, macht es wahrscheinlich, daß wir es hier mit Fermenttropfen zu tun haben.

3) Undifferenzierte Zellen, das sind kleine, mit dichtem nicht vacuolisiertem Plasma versehene Zellen, die als Jugendformen zu den beiden anderen Typen anzusehen sind (im Gegensatz zu Setti aber, in der Figur das Lumen erreichen).

Die topographische Anordnung aller dieser Gebilde wird etwa in der gleichen Weise beschrieben, wie wir dieselbe oben kennen gelernt haben. — Fast nie finden sich an ein und derselben Stelle Exkretions- und Sekretionszellen zusammen; in den dorsalen Ramifikationen sind in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle, in den einzelnen blinden Ästen entweder nur Exkretions- oder nur Fermentzellen anzutreffen; erstere überwiegen aber, im ganzen genommen, stets (S. 225).

Die keulenförmige Auftreibung der Exkretionszellen wird abgeschnürt und dem Darmlumen übergeben, ein Vorgang, der bei den Fermentzellen nicht konstatiert werden konnte. Übergehen wir alles nicht auf unser Objekt Bezogenes, so haben wir uns nunmehr der Funktion dieser Zellen zuzuwenden, die Darboux ja schon im Namen derselben angedeutet hat. Über Ferment- und indifferenzierte Zellen ist weiter nichts zu sagen, wohl aber über die Exkretionszellen: Darboux ist nicht der erste, der den Blindschläuchen eine exkretive Funktion zuschreibt.

Claparède (12) und Eisig (9) beobachteten die bereits erwähnten Konkretionen, die mit den »Nephridium-Konkretionen gewisser Capitelliden große (Habitus-) Übereinstimmung zeigen« (Eisig, l. c. S. 748).

Darboux aber ist jedenfalls der erste, der dieser wichtigen Frage experimentell näher getreten ist (S. 229 ff.). Seinen Versuch, die Verhältnisse bei *Aphrodite* mit demjenigen zu vergleichen, was ihm die Literatur über Entsprechendes an Schnecken bietet, darf ich wohl übergehen, weil er dabei die neueste und wohl grundlegende Arbeit von Biedermann und Moritz (1) 1899 übersehen hat. Zu

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

seinen Versuchen verwendet unser Autor zunächst die Methode der »physiologischen Injektion« (Kowalewski). Von den Farbstoffen, die in die Leibeshöhle gespritzt werden, scheiden die Schläuche folgende aus: Indigokarmin, Säurefuchsin, Bismarckbraun, Safranin und Methylgrün; ammoniakalisches Karmin, Lackmustinktur hingegen nicht. An Zupfpräparaten konnte gezeigt werden, daß die Vacuolen der Exkretionszellen die Farbstoffe enthielten.

Ferner wurde im Inhalte der Coeca Harnsäure oder Urate nachgewiesen, auf Schnitten aber, in den Vacuolen der Exkretionszellen orthorhombische Prismen von Harnstoff erzeugt (S. 232). Soweit Darboux' Darstellung.

Daß ich mich mit diesem Autor schon insofern im Gegensatz befinde, als ich den Standpunkt der Resorption seitens der Blindschläuche vertrete, habe ich schon dargetan. So erwuchs mir denn die Aufgabe, die gesamte physiologische Histologie dieser Gebilde nachzuprüfen, wobei ich — auch abgesehen von dem oben Gesagten — nicht ganz in Übereinstimmung mit Darboux habe bleiben können. Man gestatte mir im folgenden die Beschreibung; ich will aber vorab erwähnen, daß ich nicht gewagt haben würde, einer an frischem Material gemachten Untersuchung mit meinen, konservierten Tieren entnommenen Präparaten entgegenzutreten, könnte ich nicht die Bestätigung meiner Meinung an einer ganzen Reihe von Schnittserien vorzüglicher Konservierung finden. Daß ich mich oft mit Wahrscheinlichkeit begnügen muß, bleibt mir bewußt, auch wenn ich nicht stets den Leser mit Ausdrücken der Vorsicht ermüde.

1) Die Resorption. Meine Methode habe ich beschrieben. Meines Wissens wurde die Anwendung von Eisenpräparaten zur Injektion zuerst von Kowalewski empfohlen. Neuerdings wurden an dem Verfahren wesentliche Verbesserungen angebracht, besonders die Beimischung von Schwefelammon zur Fixierungsflüssigkeit. (Der Name des Autors ist mir entfallen.) Ich habe seinerzeit noch Sublimatalkohol zum Fixieren der Gewebe und zum Fällen des Ferrum oxydatum saccharatum anwenden müssen, was zur Folge hatte, daß meine »Eisenpräparate« keine durchaus befriedigende Konservierung zeigten. Dadurch war die Lösung der Frage, welche Zellen der Resorption dienen, wesentlich erschwert; hierzu kommt, daß Farbstoffe, wie Hämatoxylin Delafield, die mir so vortreffliche Dienste — im Gegensatze zu Karmin — leisteten, nur äußerst vorsichtig und mit starker Eosinnachfärbung angewandt werden durften, um die blauen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Vacuolen nicht zu verdecken. Über den Ort der Resorption vermag ich auf Grund zahlreicher Präparate folgendes auszusagen:

a. Sowohl dorsaler als ventraler Teil des Schlauches resorbiert.

b. Diejenige Zellenart, die ihrem Habitus nach mit Darboux' »undifferenzierten Zellen« in etwa übereinstimmt, fand sich fast ausnahmslos mit »Eisenvacuolen« angefüllt, und das sowohl in Protuberanzen, wo derartige Zellen selten sind, als in den mehr oder weniger flachen Stellen des Epithels. Diese Zellen (Fig. 8 *R*) in den Protuberanzen niedriger als die beiden andern Zellarten, nicht so sehr keulenförmig verbreitert, weisen in ihrem dichten Protoplasma eine feine Vacuolisierung auf. Sie sind, wie alle Mitteldarmzellen von *Aphrodite* ganz mit einer feinen Membran bekleidet, allein eine Verdickung, wie wir sie bei den Hauptdarm- und Filterplattenzellen kennen gelernt haben, fehlt hier, wie bei allen Elementen der Coeca.

In den »Fermentzellen« habe ich nie Eisen nachweisen können, ebensowenig in den Köpfen der »Exkretionszellen«, während über den Fuß dieser letzteren nichts ganz Bestimmtes ausgesagt werden kann; selten kann man einen Fuß mit Sicherheit bis zum Kopf verfolgen, auch sind die »Exkretionszellen« von den Resorptionszellen in der Basalgegend nicht zu unterscheiden. Allein Stellen mit zahlreichen »Exkretionszellen« zeigen auch in der Basalgegend wenig Eisen; es wäre ferner nicht wahrscheinlich, daß dieses sich nur im basalen Teile sollte finden lassen, im Kopfe niemals, und ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich die »undifferenzierten Zellen« mit dem Namen Resorptionszellen belege.

Stets findet sich nach stattgehabter Resorption (etwa nach zweimal 24 Stunden) Eisen zwischen der Muskulatur der Coeca (zwischen der des Hauptdarmes nicht). Möglicherweise zeigt uns dieses den Weg an, auf dem es in die »Hämolymphe« gelangt.

2) Die Ferment- und Exkretionszellen. Ich muß vorab Darboux' Angabe entgegentreten, als kämen beide Zellarten fast nie zusammen auf der gleichen Protuberanz vor. Meine Präparate zeigen überaus zahlreiche Stellen, wo dies wohl der Fall ist. Auch kann ich mich nicht ganz mit der Beschreibung und Abbildung jener Gebilde einverstanden erklären.

Ich finde zwei entsprechende Zellarten, wenn ich mich auf die reinen Typen beschränke.

a. Mittelgroße keulenförmige Zellen (die Resorptionszellen nenne

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ich »klein«), die fast nie, wie Darboux in Fig. 76 darstellt, einzelne Tropfen, sondern traubenartig dicht aneinander gedrängte Tropfenhaufen enthalten (vgl. auch Setti Fig. 21). Der, allerdings oftmals bescheidene Rest Plasma, läßt Vacuolisierung nachweisen.

Sind die Tropfen nun wirklich ursprünglich flüssig? Freilich fehlt mir zur Beantwortung dieser Frage frisches Material, allein entweder müßten sie flüssig sein und bleiben, und würden dann von Wasser, Alkohol oder Xylol aufgenommen werden und verschwinden, oder aber es sind Produkte einer durch die Konservierung herbeigeführten Gerinnung, dann müßten sie eine entsprechende Struktur aufweisen; dem ist aber nicht so: es sind homogene kompakte Körper, die sich mit den meisten Farbstoffen stark färben, Hämatoxylin oder Eosin, je nachdem mit diesem oder jenem Farbstoff am stärksten gefärbt wurde; ersteren scheinen sie jedoch vorzuziehen (ähnlich den beschriebenen Tropfen in den Darmzellen; diese nehmen übrigens bei Tinktion nach van Gieson mehr das Säurefuchsin, jene Fermenttropfen die Pikrinsäure an). Diese Gebilde — auf die ich weiter unten zurückkommen muß, haben sich als alkali- und säurebeständig erwiesen.

b. Die Exkretionszellen. Hat Darboux den Beweis der exkretiven Funktion dieser Zellen erbracht?

Bezüglich der »physiologischen Funktionen« muß ich gestehen, daß ich mich Yves Delage (C. R. Acad. Sc. T. 135, 1902, S. 936—937) in seiner Verurteilung dieser Methode voll und ganz anschließe.

Abgesehen davon, daß man bei gelösten, nicht fällbaren Farbstoffen, niemals einwandfrei den Beweis erbringen kann, daß diese oder jene Zellenart den Farbstoff aufgenommen hat, so ist und bleibt der Haupteinwand der, daß man in den Versuch neue, durchaus unergründete Verhältnisse eingetragen hat: die Beziehungen zwischen Plasma und Farbstoffen, deren Eigentümlichkeit durch das verschiedene Verhalten bei Anwendung verschiedener Farbstoffe, ganz besonders erhellt. Die Resorption ist an alle mögliche fremden Stoffe angepaßt, die Exkretion nicht. Daher denn auch Fütterung mit Farbstoffen stets eindeutige Resultate gegeben haben. (Cuénot, Biedermann und Moritz u. a. Noch sicherer ist freilich die Anwendung des als Nahrungsmittel präparierten Ferrum oxyd. sacch., dessen Fixierbarkeit von unschätzbarem Werte ist[1].)

Mag man aber im übrigen über diese Injektionen denken wie man will; ganz zu verwerfen ist sie bei Prüfung von secernierenden

[1] Vgl. meine demnächst in Pflügers Archiv Bd. CIV erscheinende Arbeit: Zur Frage nach der exkretiven Funktion der Leber von *Astacus fluviatilis*.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Organen auf ihre exkretive Funktion. Das heißt den secernierenden Zellen im allgemeinen die Fähigkeit a priori zuzusprechen, als könnten sie fremde gelöste Stoffe aus ihrem Sekret fernhalten. Daß das aber durchaus nicht immer der Fall ist, ist bekannt, und daß anderseits Darboux' »Exkretionszellen« in Wirklichkeit das Ferment secernieren, hoffe ich noch zum mindesten wahrscheinlich zu machen. Darboux geht aber noch weiter: Tiere (andre Aphroditeen), denen er keine Injektion machen kann, setzt er in gefärbtes Wasser. Er meint, die Farbe werde im Darm resorbiert und in den Schläuchen excerniert — als ob da nicht der schönste Kreislauf entstünde — eine gekünstelte Interpretation gekünstelter Versuche. Die Nahrung gelangt auf dem geradesten Wege aus dem Darm in die Schläuche, ins Epithel, das zeigen meine Präparate makroskopisch, abgesehen davon, daß der Darm Eisen wenigstens gar nicht resorbiert hat. Und daß Darboux in allen Fällen, ob nach Fütterung oder nach Injektion, in den gleichen Zellen den Farbstoff hat finden können, beweist nur, daß man an Zupfpräparaten dergleichen nicht feststellen kann (vgl. Darboux S. 229).

Sehr instruktiv sind die chemischen Versuche von Darboux, die ich aus Mangel an frischem Material nicht habe nachprüfen können. Allein, ich denke, wir dürfen das Vorhandensein von Uraten im Sekret der Schläuche als bewiesen erachten, nicht aber damit deren Hauptfunktion als »Harndarm«. Wir dürfen die Milchdrüse nicht als Niere ansprechen, weil sich in der Frauenmilch Harnstoff nachweisen läßt[1]. Die Urate sind möglicherweise nur bei der Sekretion mitgerissen, was um so wahrscheinlicher wird, als sonst kaum ein — wenn ich so sagen darf — circulus vitiosus auszuschließen wäre: die gelösten Exkrete müßten stets wieder resorbiert werden. Was nun aber die Konkremente, oder richtiger, die gelben Körner betrifft, so ist folgendes zu sagen: Sie lassen sich in allen Zellgebilden nachweisen, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, in den »Exkretionszellen« den Resorptionszellen, in den Fermentzellen, ja zwischen der subepithelialen Muskulatur! Mögen sie nun bestehen aus welcher Substanz sie wollen, keinesfalls geben sie uns das Recht einer bestimmten Zellart den Namen Exkretionszellen zu geben. Also, nach allem glaube ich, ist der Tatbestand, wie wir ihn vor allem Darboux' chemischen Untersuchungen verdanken, der: Es scheiden die Schläuche neben den Fermenten Produkte aus, die wir als N-haltige Endprodukte des Stoffwechsels aufzufassen haben; doch

[1] Vgl. v. Soxhlet, Kuhmilch als Säuglingsnahrung. Münchener med. Wochenschr. 50. Jahrg. S. 2051—2052.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dürfen wir diese Ausscheidung kaum als spezifische Aufgabe einer Zellenart in Anspruch nehmen. Es tut mir leid so viel Argumentation ins Feld haben führen zu müssen, allein, trotz Mangels an frischem Material, mußte ich die in Frage stehenden Zellen vom Odium ihrer spezifisch exkretiven Funktion befreien, um ihnen den Platz anzuweisen, der ihnen nach meiner Ansicht gebührt, den der reifen Fermentzellen.

Zuerst ihre Diagnose: Es sind große, helle, reich vacuolisierte Zellen, die im keulenförmigen, über die Front der andern Zellen hervorragenden Kopfe einen Kranz von großen Vacuolen zeigen, in dessen Mitte gewöhnlich eine weitere Vacuole sich befindet, die sich in der Mehrzahl der Fälle an Größe von den andern nicht unterscheidet. Bei ganz reifen Zellen trifft man in der Regel an der Spitze eine ganz große Vacuole, wahrscheinlich ein Verschmelzungsprodukt von mehreren andern. Im Innern all dieser Gebilde befindet sich Gerinnsel und natürlich sind auch jene gelben Körner anzutreffen, welche in den »großen Vacuolen« durch die Gerinnung der sie umspülenden Flüssigkeit zusammengeballt sind. Die abgeschnürten im Lumen der Coeca treibenden Blasen weisen den gleichen Habitus auf wie die keulenförmigen Auftreibungen der Zellen; »große Vacuolen« sind auch in ihnen ziemlich selten. So der Grundtypus (Fig. 8 S_6 und $_7$). Nun fällt es auf, daß Anordnung und Größe der Vacuolen bei etwas kleineren Zellen dieser Art (etwa die rechts von S_6 sich befindende) sich nicht wesentlich von Anordnung und Größe der Fermenttropfen unterscheidet. Ferner erinnere ich daran, daß man niemals ausgestoßene Fermentblasen unterscheiden kann. Daß in manchen Schläuchen der dorsalen Ramifikationen bei nicht gefütterten Tieren fast nur »Fermentzellen« gefunden werden, kann ich bestätigen; allein wie sind für Darboux die zahlreichen »Exkretballen« im Lumen zu erklären?

Die Wahrscheinlichkeit, die sich wohl von selbst aus den obigen Argumenten ergibt, wurde mir zur Gewißheit, als ich noch deutlichere Übergänge zwischen beiden Zelltypen fand (S_5). Solche Übergänge sind nicht allzu häufig, doch häufig genug um einen Zweifel auszuschließen; auch habe ich derartige Stellen unter Ölimmersion (Zeiss Apochr. 3 mm, Oc. 12) betrachtet, eine Vergrößerung, bei der wohl eine Verwechslung zweier übereinander liegender Zellen ausgeschlossen ist. Häufig genug findet man auch Zellen vom Typus derjenigen, die rechts von S_6 liegt, mit einigen wenigen ausgefüllten Vacuolen. Ehe ich nun den Vorgang der Fermentbildung, soweit er sich aus

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Serienschnitten verschiedener Färbung usw. ergibt, beschreibe, muß ich noch eines dritten hierhin gehörigen Zelltypus gedenken, den ich — wieder auf Grund von guten Übergängen — als die Jugendform der Fermentzellen anspreche (S_1 und $_2$). S_1 ist die jüngste Form: Sie ist schmal und etwa von der Länge einer Resorptionszelle (an Serien wurde kontrolliert, daß es nicht nur Randschnitte größerer Zellen sind). Etwa $^3/_4$ des ganzen Gebildes, vom Kopf an gerechnet, ist mit einem körnigen, sehr dichten, unvacuolisierten, überaus stark (in gleicher Weise wie die »Tropfen«) sich färbenden Plasma angefüllt. Oft läßt sich eine Querkammerung nachweisen, doch kann diese von leichten Falten in der Zellmembran herrühren. Derartige Zellen an Stellen mit flachem Epithel haben Selenka getäuscht (vgl. Fig. 8), der das allerdings einem dunkel gefärbten Kerne sehr ähnliche dichte Plasma als Kern abbildet. Wie Darboux denken kann, diese Kerne seien in Wirklichkeit Exkretballen gewesen, ist mir unverständlich: erstens habe ich nie solche große »Exkretballen« gesehen; Darboux, nach seinen Figuren, auch nicht. Zweitens zeigen die gelben Körner keinerlei ausgesprochenes färberisches Verhalten. Das Ganze ist einem Forscher, wie Selenka, gegenüber, doch eine arge Zumutung (Darboux, S. 224).

S_2 zeigt den Übergang: nach der Basis zu gleiches Verhalten wie S_1, nach dem Kopfe zu aber beginnt eine Differenzierung in »Fermenttropfen«.

Kurz, nach allem Gesagten haben wir uns den Vorgang der Sekretion wie folgt vorzustellen, einen Vorgang, an dessen Beschreibung ich bitten muß, das Hypothetische mit in den Kauf zu nehmen, bis es möglich sein wird, an frischem Material, auch durch Experiment, die letzten Beweise zu erbringen.

Aus einer ziemlich homogenen, dichten Masse in der jungen Fermentzelle differenzieren sich Kügelchen, die sich vornehmlich in dem sich keulenartig erweiternden Kopfe der Zelle ansammeln. Über ihren Aggregatzustand im Leben kann ich nichts sagen, als daß er mir aus oben dargetanen Gründen nicht flüssig zu sein scheint[1]. Nun lösen sich die Kügelchen auf und es entstehen die Vacuolen, die das Ferment enthalten. Einzelne Tropfen können verschmelzen (»große Vacuolen»). Endlich werden die Köpfe der Zellen abgestoßen, das Ferment wird frei und gelangt in das Lumen erst der Coeca, dann des Darmes, wo es die Nahrung vorfindet und in bekannter

[1] Vgl. auch die entsprechenden Verhältnisse bei *Astacus*.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Weise chemisch verändert. Überblicken wir nun zum Schluß noch einmal den Weg, den diese Nahrung zurückzulegen hat: Im Darm, mit seinen eigentümlich cuticularisierten, behaarten Zellen, kann, wenn überhaupt, nur ein verschwindender Teil der Resorption stattfinden. Der Darm dient vor allem als Presse, der alle gelöste und fein verteilte Nahrung von den Rückständen abdrückt, so daß alle Substanz, welche die 18 Paar jener eigentümlich gestalteten und vielleicht noch eigentümlicher histologisch aufgebauten Filterapparate hat durchsetzen können, als feines, mechanisch unschädliches Filtrat, freilich nicht ohne körnige Elemente (Karmin) in den dorsalen und ventralen Teil der Coeca gelangt und daselbst von den »Resorptionszellen« aufgenommen und in die Hämolymphe befördert wird. Die Preßrückstände werden in Gestalt einer festen Wurst — mit Schleim umgeben — unschädlich ausgestoßen.

Der ganze Apparat ist also eine Anpassung an die mit Hartteilen durchsetzte Nahrung, eine Anpassung, bei der secernierende und resorbierende Elemente aus dem Bereiche eben jener Hartteile entrückt sind, ähnlich wie ich es für *Astacus* habe zeigen können (2). Auf das besondere Interesse, welche diese physiologische Analogie bei so heterogen aufgebauten und gestalteten Apparaten, wie wir sie bei *Astacus* und *Aphrodite* finden, verdient, habe ich bereits andern Orts aufmerksam zu machen mir erlaubt (3).

Zürich, März 1904.

Literatur.

1. Biedermann u. Moritz, 1899, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. III. Über die Funktion der sogenannten »Leber« der Mollusken. Pflügers Arch. Bd. LXXV.
2. H. Jordan, 1904, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. IV. Die Verdauung und der Verdauungsapparat des Flußkrebses (Astacus fluviatilis). Pflügers Arch. Bd. CI. S. 263—310.
3. —— 1904, Zur physiologischen Morphologie der Verdauung bei zwei Evertebraten. Biol. Zentralbl. Bd. XXIV. S. 321—332.
4. Gaston Darboux, 1900, Recherches sur les Aphroditiens. Bull. scient. France Belgique. T. XXXIII. p. 1—274.
4a. —— 1899, Sur le rôle physiologique des cœcums intestinaux des Aphroditiens (Annélides polychètes errants). Bull. Soc. Étude Sc. nat. Nimes. T. XXVII. p. 53—58.
5. Ernesto Setti, 1900, L'apparecchio digerente dell' Aphrodite aculeata L. Ric. Lab. Anat. Roma. Vol. VII. p. 297—326.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

*6. P. S. Pallas, 1766, Miscellanea zoologica. Hagae comitum.
7. E. Selenka, 1873, Das Gefäßsystem der Aphrodite aculeata L. Niederl. Arch. Zool. Bd. II. S. 33—47.
*8. W. A. Haswell, 1883, A Monograph of the Australian Aphroditea. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. Vol. VII. p. 250—299.
9. H. Eisig, 1887, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Nr. 16.
10. Krukenberg, 1882, Über die Enzymbildung in den Geweben und Gefäßen der Evertebraten. Unters. Physiol. Instit. Heidelberg. Bd. II. [S. 353 bis 355.]
*11. A. E. Malard, 1891, Note sur le mode de fermeture des cœcums glandulaires des Aphrodites. Bull. Soc. philomat. S. 8. T. III. p. 158—159.
12. E. Claparède, 1868, Les Annélides chétopodes du golfe de Naples. Mem. Soc. phys. nat. Genève. Vol. XIX. Pt. 2. 1869. Vol. XX. p. 1. (Auch separat Genève et Bâle 1868.) Supplément ibid. 1870. Vol. XX. Pt. 2. (Genève et Bâle 1870.)

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der Abkürzungen:

A, Atrium des Filterapparates;
AFK, apicale Filterkante;
BG, bindegewebige Darmscheide;
CM, zirkuläre Darmmuskulatur;
Coe, Coecum;
FP, Filterplatte;
FR, Filterraum;
H, Hals des Coecum;
HD, Hauptdarmepithel;
LM, longitudinale Darmmuskulatur;
R, Resorptionszellen;
S_{1-7}, Sekretionszellen;
S_8, abgeschnürte Sekretblase;
SFK, seitliche Filterkante.

Tafel X.

Fig. 1. Coecum mit Karmin gefüllt in situ mit Prisma gezeichnet. 5fach.

Fig. 2—5. Aus einer Querschnittserie durch den Filterapparat (sagittal zum Tier).

Fig. 6. Längsschnitt durch den Filterapparat (horizontal zum Tier).

Fig. 7. Feinerer Bau der Filterplatte (Stück aus Fig. 6).

Fig. 8. Feinerer Bau des Blindschlauchepithels aus einer Protuberanz.

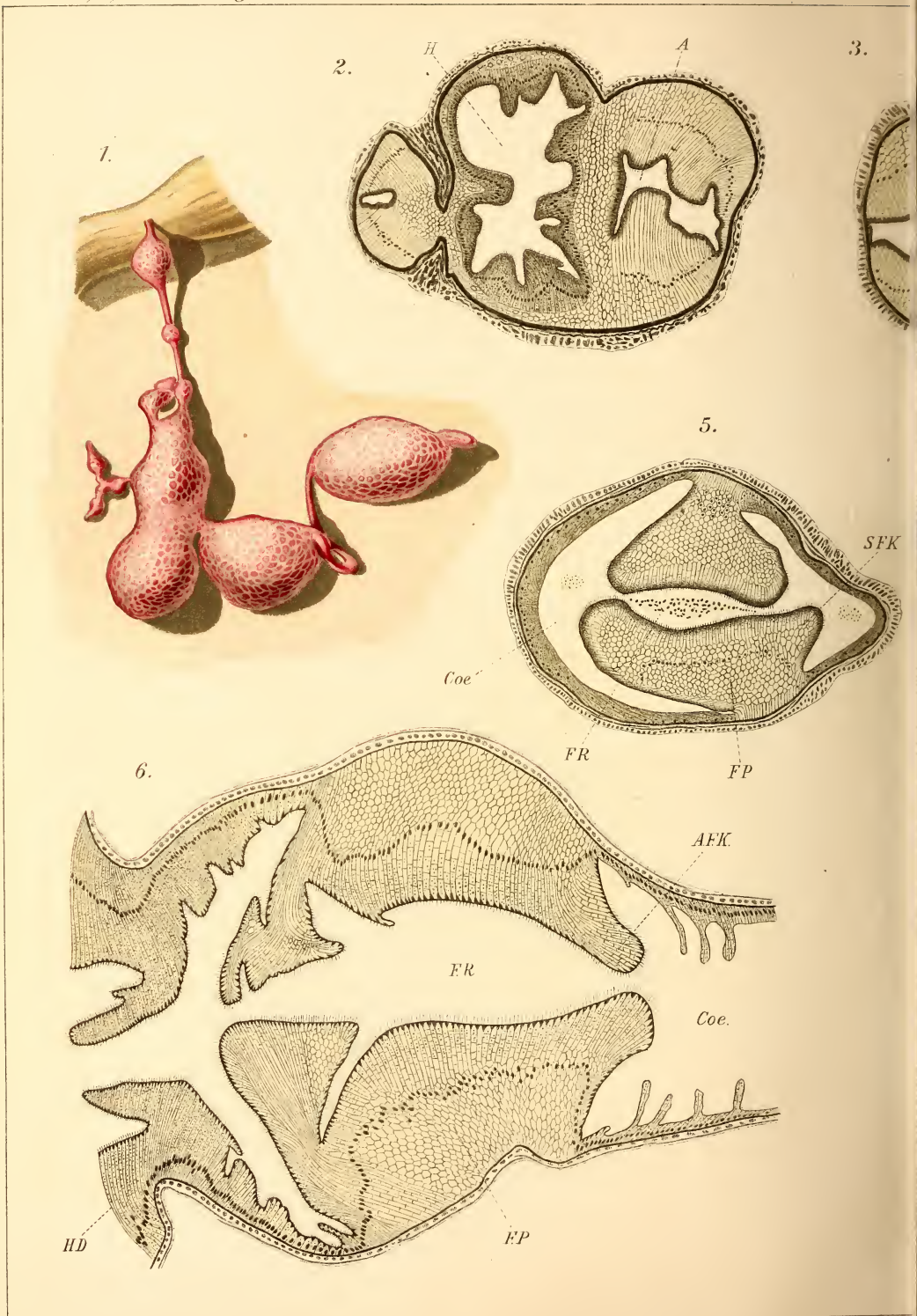
Fig. 9. Feinerer Bau des Darmepithels: Medianer Horizontalschnitt durch den Darm, bei welchem also die Epithelwälle quergetroffen sind. Es ist eine Stelle ausgesucht worden, an der nicht die quer geschnittenen Köpfe darunter oder darüber liegender, schräg verlaufender Zellen getroffen sind (nur in guten Medianschnitten vorhanden).

Die einzelnen Zellkonturen liegen zu dicht, um mit Prisma eingezeichnet zu werden; so hat manches an der Figur schematisiert werden müssen.

---

* Arbeiten, die ich nach andern Autoren zitiere.

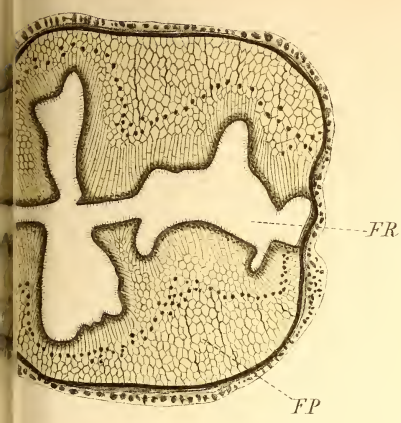
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



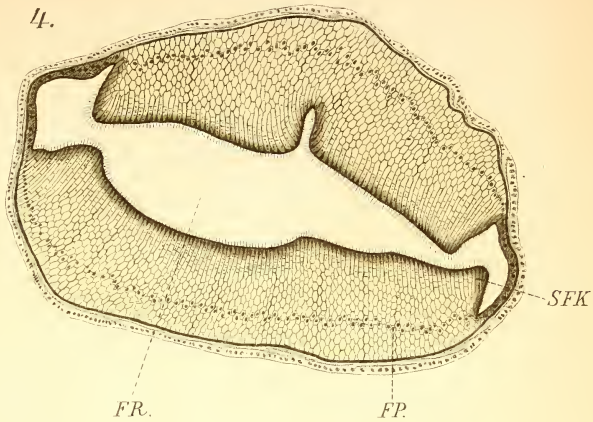
H. Jordan gez.

Verlag v Wilhelm

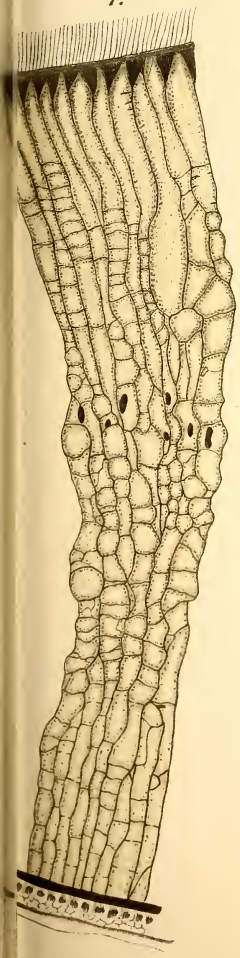
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



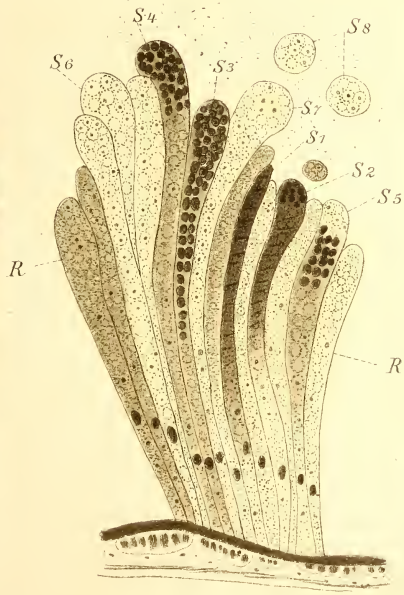
4.



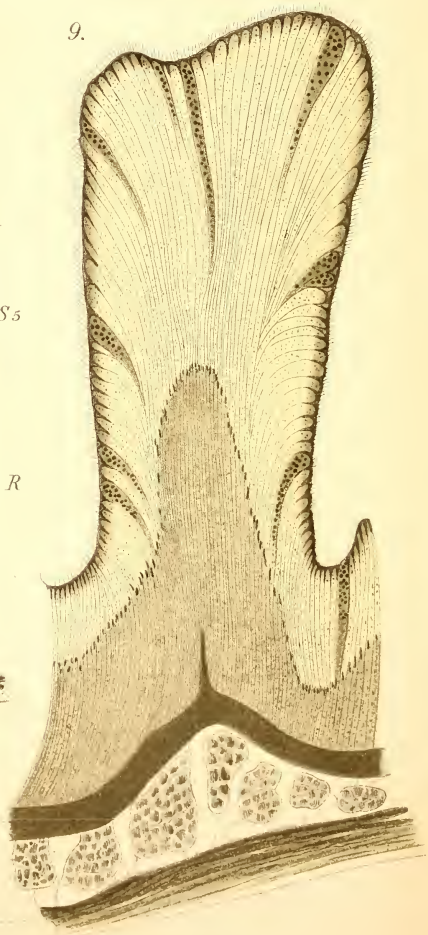
7.



8.



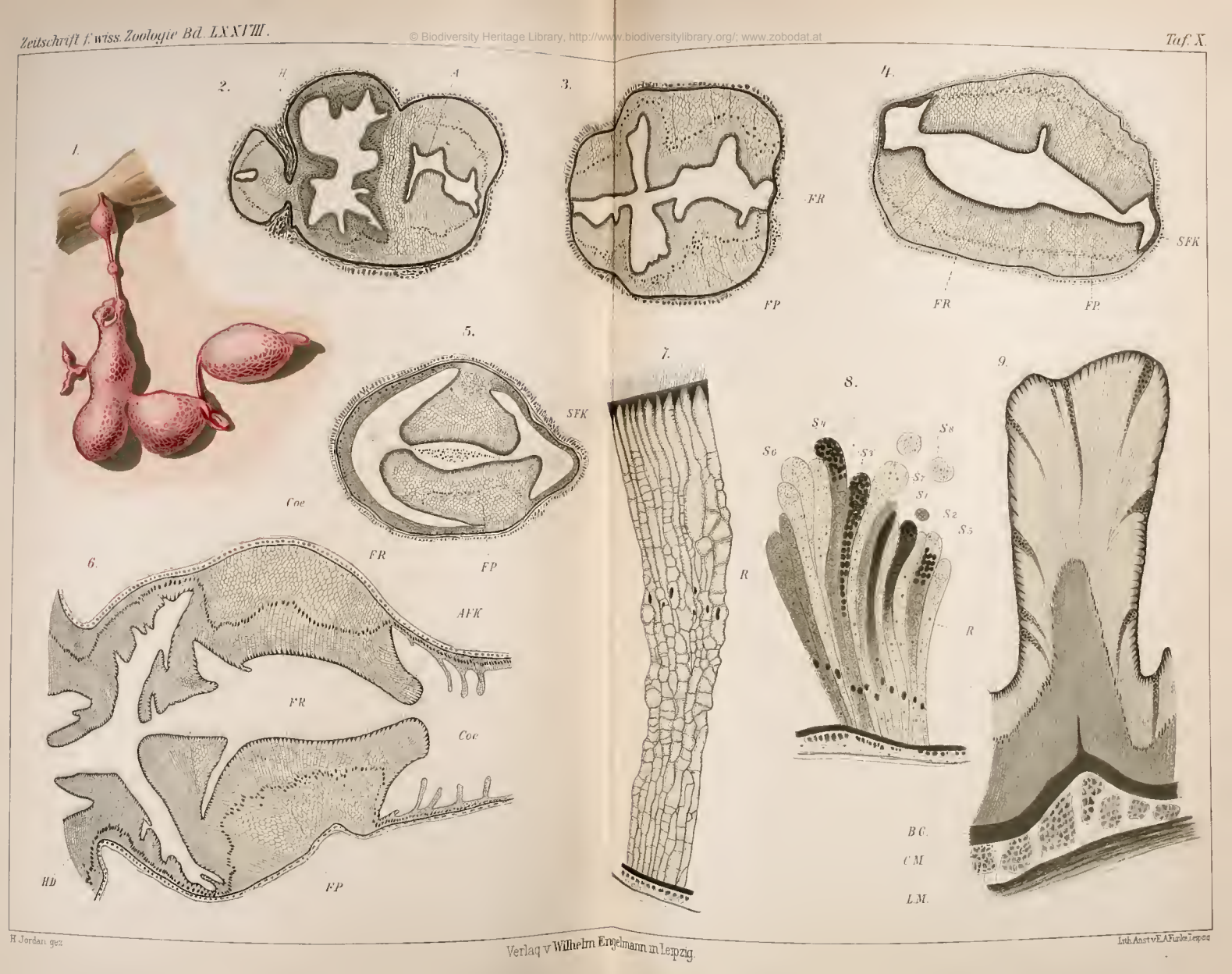
9.



gmann in Leipzig.

Lith. Anst v. E. A. Funke, Leipzig

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



H. Jordan gez.
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: 78

Autor(en)/Author(s): Jordan Hermann

Artikel/Article: Die physiologische Morphologie der Verdauungsorgane bei Aphrodite aculeaia 165-189