

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 16 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

VIII. Band.

1. September 1888.

Nr. 13.

Inhalt: Rückert, Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefäßstämme bei Selachier-Embryonen. (Erstes Stück.) — Roux, Zur Frage der Axenbestimmung des Embryo im Froschei. — **Aus den Verhandlungen gelehrter Gesellschaften:** K. k. zoolog.-botan. Gesellschaft zu Wien. — 61. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte. — 14. Versammlung des Deutschen Vereins für öffentliche Gesundheitspflege.

Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens
und der ersten Gefäßstämme bei Selachier-Embryonen.

Von **Dr. J. Rückert,**

Privatdozent an der Universität München.

(Aus dem anatomischen Institut in München.)

Zitierte Literatur:

- [1] Balfour, A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
- [2] Ders., A Treatise on Comparative Embryology. London 1881.
- [3] Blaschek, Untersuchung über Herz, Perikard, Entokard und Perikardialhöhle. Mitt. aus dem embryol. Inst. Wien 1885.
- [4] Gasser, Ueber die Entstehung des Herzens bei Vogelembryonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV.
- [5] Götte, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
- [6] Hensen, Beobachtungen über Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. f. Anat. u. Phys. Bd. I.
- [7] O. Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 2. Aufl. Jena 1888.
- [8] His, Ueber die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. II. 1866.
- [9] Ders., Die Lehre vom Binde-substanzkeim. Arch. f. Anat. u. Phys. 1882.
- [10] C. K. Hoffmann, Zur Ontogenie der Knochenfische. Amsterdam 1883.
- [11^a] Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höhern Tiere. 2. Aufl. Leipzig 1878.
- [11^b] Ders., Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höhern Tiere. 2. Aufl. Leipzig 1878.
- [12] Kollmann, Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz. Arch. f. Anat. u. Entw. 1884.
- [13] Kupffer, Die Entwicklung des Hirnings im Ei. 1877.

- [14] Langerhans, Zur Anatomie des *Amphioxus lanceolatus*. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. C 2.
- [15] Paul Mayer, Ueber die Entwicklung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei den Selachiern. Mitt. der zool. Station zu Neapel. Bd VII.
- [16] J. Müller, Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des *Branchiostoma lubrionum*. Berlin 1844.
- [17] Oellacher, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 22.
- [18] Rabl, Ueber die Bildung des Herzens der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XII.
- [19] Rückert, Ueber den Ursprung des Herzendothels. Anat. Anzeiger. 1887. Nr. 12.
- [20] Ders., Ueber die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Arch. f. Anat. u. Phys. 1888.
- [21] Ders., Ueber die Anlage des mittlern Keimblattes und die erste Bluthildung bei *Torpedo*. Anat. Anzeiger. 1887. Nr. 4.
- [22] Waldeyer, Archiblast und Parablast. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22.
- [23] Wenckebach, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 28.
- [24] Wiedersheim, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.
- [25] Van Wijhe, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam 1882.
- [26] Ziegler, Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30.

Die meisten Untersuchungen, welche über den Ursprung der Gefäßendothelien vorliegen, beziehen sich auf das Herzendothel. Ohne eine vollständige Uebersicht über die einschlägige Literatur zu geben, will ich doch die wesentlichen Anschauungen, welche sich in dieser Frage, zum Teil schroff, gegenüberstehen, in Kürze anführen. Ein Teil der Forscher, welche die Entwicklung des Herzens in umfassender und vortrefflicher Weise behandeln, z. B. Hensen, Kölliker und Gasser, gehen auf den Ursprung des Endothelrohrs nicht näher ein, wie sich überhaupt in dieser schwierigen Frage, wie Rabl mit Recht bemerkt, „eine große Unsicherheit in der Literatur zu erkennen gibt“. Unter den übrigen Embryologen, welche sich mit dem Gegenstand befasst haben, erklären sich die einen für eine entodermale Abstammung des Herzendothels. So berichtet Götte in seiner Entwicklung der Unke (1875), dass sich „eine lockere Schicht vom Darmblatt“ ablöst, um vielleicht in Verbindung mit einigen „vom Viszeralblatt stammenden Bildungszellen eine zarte - - - Auskleidung der primitiven Herzhöhle zu bilden“. Ferner hat Kupffer beim Häring am lebenden Objekt in Ketten zusammenhängende wandernde Zellen zwischen dem schon teilweise angelegten Endothelrohr und dem Entoderm beobachtet, denen er „keine andere Bedeutung vindizieren kann, als dass sie sich an die bereits vorhandene Endothelschicht anschließen

werden. Diese Zellen nun stehen in einer nahen Beziehung zu den Zellen des Entoderms. Man sieht häufig solche Ketten von einer Zelle des Entoderms ausgehen, an andern Stellen sie einzeln der Dorsalfläche des Darmblattes anhaften“. Später vertrat dann C. K. Hoffmann für die Forelle ebenfalls die endotermale Abstammung des Herzendothels. Endlich hat in neuerer Zeit Rabl bei Salamanderembryonen eine Rinne beschrieben, welche „einige Zeit vor dem Erscheinen der Herzanlage hinter dem Mandibularbogen an der ventralen Seite der Mundhöhle in sagittaler Richtung nach rückwärts verläuft“. Diese Rinne, welche „nach Lage und Verlauf genau jener Stelle entspricht, an der bald darauf das Endothelsäckchen erscheint“, steht mit dem letztern, wie Rabl vermutet, aber mit Sicherheit nicht feststellen konnte, in genetischem Zusammenhang.

Dieser Ansicht gegenüber stehen die Angaben, nach welcher das Endothel vom Mesoblast abstammt. So erklärt sich Oellacher für die Forelle entschieden gegen die Möglichkeit eines entodermalen Ursprungs des Herzendothels und nimmt als das Wahrscheinlichste eine mesodermale Entstehung (aus den Kopfplatten) an. Auch Balfour leitet in seiner Monographie über die Selachierentwicklung den Endothelschlauch des Herzens vermutungsweise vom splanchnischen Mesoblast ab und vertritt in seinem Lehrbuch dieselbe Ansicht mit Bestimmtheit unter Beigabe je einer Abbildung vom Hühnehen und von *Pristiurus*. Ferner hat Wenekebach an lebenden pelagischen Knochenfischeiern beobachtet, dass die Endothelien des Herzens und der Blutgefäße durch wandernde Mesoblastzellen gebildet werden, P. Mayer ist ebenfalls auf grund seiner Untersuchungen an Selachierembryonen zu der Ansicht von der mesoblastischen Entstehung der Gefäßendothelien einschließlich der des Herzens gelangt, ein Standpunkt, den auch Ziegler für das Blut und das sämtliche Mesenchym der Knochenfische vertritt. Endlich mag noch bemerkt werden, dass Blaschek nicht nur die Aorten, sondern auch das Herzendothel von den Urvirbeln ableitet.

Eine wesentlich andere Stellung als die genannten Forscher nimmt in der Abstammungsfrage der Endothelien wie bekannt His ein, insofern er, gestützt auf eingehende Untersuchungen meroblastischer Wirbeltiereier, das Zellen-Material für die Gefäßanlagen sowie für sämtliche Binde-substanzen des Körpers aus dem Nahrungsdotter entstehen und von da in den Embryo einwandern lässt. Ohne auf die Parablast-Theorie im allgemeinen an dieser Stelle einzugehen, muss ich doch die eben berührte Seite jener umfassenden Lehre in der nachstehenden Arbeit besonders berücksichtigen, weil grade diese es ist, welche auch unter den Gegnern des Parablast vielfach Zustimmung gefunden hat. Ich erwähne nur Waldeyer und Kollmann, die, so wenig sie auch mit den Grundgedanken der Parablast-Lehre einverstanden sind, in der Einwanderungsfrage der Binde-substanzen doch

mit His übereinstimmen. Namentlich muss hier auch O. Hertwig genannt werden, der sich erst jüngst wieder, in der neuesten Auflage seines Lehrbuchs, über diesen Punkt im allgemeinen zustimmend, aber doch, wie hervorgehoben werden muss, mit Reserve ausspricht, indem er ausdrücklich bemerkt, dass „die Mesenchymfrage bei den Wirbeltieren noch im Werden begriffen ist“ und weiterhin sagt: „es scheint“, dass die Entwicklung der Binde-substanzen bei den meroblastischen Wirbeltieren auf einen Teil des dunklen Fruchthofes beschränkt ist.

Meine eignen vor nunmehr 2 Jahren begonnenen Untersuchungen haben an Embryonen von *Pristiurus* und *Torpedo* ergeben, dass das Herzendothel an der Stelle der Herzanlage selbst gebildet wird, und zwar ein Teil desselben aus einer bei *Pristiurus* knopfartig vorspringenden Verdickung der ventralen Schlundwand, also aus dem Entoblast. Daneben ließ sich — bei *Torpedo* mit aller Deutlichkeit — auch ein Austritt von Mesoblastzellen erkennen. Ueber diese Untersuchungen habe ich auf der ersten Versammlung der anatomischen Gesellschaft im Jahre 1887 berichtet. Ich habe dieselben dann an weiterem Material, das mir von seiten der zoologischen Station zu Neapel im vorigen Frühjahr in freundlicher Weise zugestellt wurde, kontrolliert und die Entstehung der endothelialen Anlage auch an den großen Gefäßstämmen des Kopfes und Rumpfes verfolgt. Was die übrigen Binde-substanzen anlangt, so ist die Entwicklung der das Viszeralrohr umhüllenden Schichten auf das engste mit der Entwicklung des Darmgefäßsystems verknüpft und mag daher im Anschluss an dieses kurz berührt werden. Die Entstehung der das Neuralrohr und die Chorda umschließenden Binde-substanz habe ich in einer soeben erschienenen Publikation [20] kurz beschrieben. Im folgenden sollen der Reihe nach behandelt werden die Entstehung:

- 1) der beiden¹⁾ ventralen Längsstämme (Subintestinalvenen) und des Herzens,
- 2) der beiden dorsalen Längsstämme (Aorten),
- 3) der ersten Verbindungsbahnen zwischen den dorsalen und ventralen Längsstämmen.

In der Entwicklung der großen Gefäßstämme, hauptsächlich der großen Längsbahnen, können 2 verschiedene Phasen bis zur Vollendung der endothelialen Anlage unterschieden werden. Die erste und für uns bei weitem wichtigere besteht in dem Auftreten der zukünftigen Endothelzellen an der Stelle des spätern Gefäßes, die zweite in ihrer Vereinigung zu einem geschlossenen Gefäßrohr. Wenn man will, kann man das erste Stadium auch als das der soliden, das zweite als das der hohlen Gefäßanlage bezeichnen, doch ist der Ausdruck solid in strengem Wortsinn höchstens für die größern Zellenansammlungen, wie sie z. B. im Bereich der Herzanlage vorkommen, anwendbar,

1) Die Duplizität dieser Anlage wurde zuerst von P. Mayer [15] beschrieben.

nicht aber für alle Abschnitte der großen Längsstämme, so namentlich nicht für die Anlage der Aorten im Hinterrumpf, welche anfänglich nur aus sehr vereinzelter Zellen besteht.

Die Zellen der Gefäßanlage erscheinen, wie bekannt, in Gestalt von bald platten, bald rundlichen, meist mit Ausläufern versehenen Elementen, welche einzeln oder in Ketten zusammenhängend oder auch in kleinen Haufen zusammengeballt, zur Beobachtung kommen. Ich werde sie im folgenden unter der indifferenten Bezeichnung „Gefäßzellen“ aufführen, da der Name Endothelzellen für sie doch eigentlich erst passt, nachdem sie die charakteristische Gestalt der letztern erlangt haben. Auch die Bezeichnung Leukocyten oder Wanderzellen glaube ich vorläufig vielleicht besser nicht anzuwenden, da für einen Teil dieser Zellen grade im Nachstehenden gezeigt werden soll, dass sie wahrscheinlich keine erheblichen Ortsveränderungen eingehen, sondern im allgemeinen an eben der Stelle, an welcher sie später zum Endothelialrohr zusammentreten, auch entstehen, d. h. aus den Keimblättern austreten. Weder ihre eben erwähnte histologische Beschaffenheit (Besitz von Ausläufern) noch der Umstand, dass sie vereinzelt resp. in kleinern Kolonien zusammenhängend die Keimblätter verlassen, stellt eine spezifische Eigenschaft dieser Zellen dar; denn wie ich an anderer Stelle [21] ausgeführt habe, entsteht bei *Torpedo* ein Teil des Mesoblast ebenfalls dadurch, dass verästelte Zellen isoliert aus den Entoblast auswandern und erst nachträglich einen epithelialen Verband unter sich eingehen.

Die ersten Gefäßzellen innerhalb des Embryo erscheinen bei *Torpedo* zu der Zeit, wann die erste Visceraltasche angelegt ist. Man findet sie hier (Fig. 1 *he*) im distalen Abschnitt des Kopfes zwischen dem Entoblast des Vorderdarms und dem visceralen Blatt des in dieser Region schon blasig erweiterten Abschnittes der Leibeshöhle (hier Perikardialhöhle —). Der Hinterkopf des Embryo steht zu jener Zeit noch mit dem Dotter (*nd*) in Verbindung, aber die Darmhöhle erscheint in dieser Region des Kopfes schon deutlich eingeschnürt an derjenigen Stelle, an welcher später die Abtrennung vom Dotter erfolgt. An dieser Einschnürungs- oder Einbuchtungsstelle, welche ungefähr der Grenze des mittlern und des ventralen Drittels der seitlichen Darmwand entspricht, treten nun jederseits die ersten Gefäßzellen auf. Wenn dann bald darauf (Fig. 2) die nach hinten fortschreitende Abschnürung des Vorderdarms auf diese Region übergreift, so kommen die Zellen von beiden Seiten her in der Mittellinie zur Vereinigung, sie liegen dann am ventralen Umfang des frei gewordenen Kopfdarmstückes und stellen hier das erste Material des zukünftigen Herzendothels (*he*) dar¹).

1) Ein kleiner Bruchteil von ihnen bleibt dabei an der Oberfläche des bei der Abschnürung auf dem Dotter zurückgelassenen ventralen Darmstückes *dd* haften und erzeugt hier gleichfalls späterhin Gefäße, welche mit denen des Dotters in Verbindung treten.

Fig. 1.



Fig. 2.

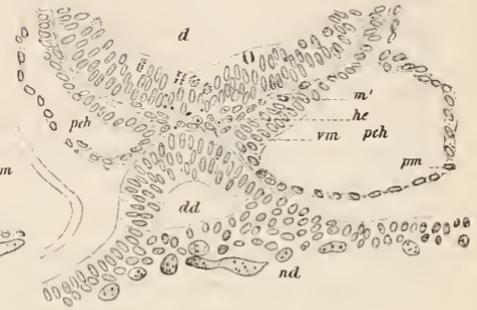


Fig. 3.

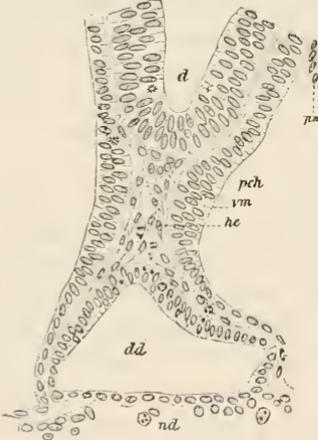
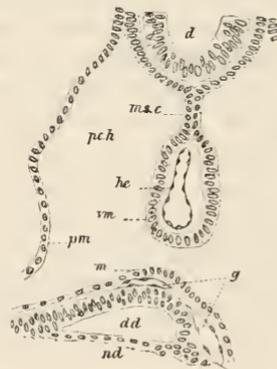


Fig. 4.



Figuren 1—4. Entstehung des distalen Abschnittes des Herzens auf Querschnitten durch den Hinterkopf 4 verschieden weit entwickelter *Torpedo*-Embryonen. *d* Vorderdarm, *dd* Dotterdarm d. h. das bei der Abschnürung des Vorderdarms auf dem Dotter zurückgebliebene ventrale Darmstück, *nd* Nahrungsdotter, *he* Herzendothel, *pch* Perikardialhöhle, *pm* parietales Blatt des Mesoblast, *vm* viscerales Blatt des Mesoblast.

Vergrößert Fig. 1—3: $\frac{165}{1}$, Fig. 4: $\frac{100}{1}$.

Fig. 1. (Stadium mit 1 Visceraltasche.) Der Vorderdarm noch nicht vom Dotter abgeschnürt, zu beiden Seiten desselben, zwischen ihm und dem visceralen Blatt der Perikardialhöhle, die ersten Zellen des Herzendothels (*he*).

Fig. 2. (Stadium mit 2 Visceraltaschen.) Der Vorderdarm *d* vom Dotter *nd* resp. dem Dotterdarm *dd* abgeschnürt. Zwischen beiden das Herzendothel von

den benachbarten Blättern noch nicht vollständig abgetrennt. m' eine Zelle im Austritt aus dem Mesoblast begriffen, auf der andern Seite der Figur eine ebensolche Zelle.

Fig. 3. (Von einem etwas ältern Embryo als Fig. 2.) Das Herzendothel, fast vollständig ausgeschieden, lockert sich auf in dem zwischen Darm und Dotterdarm entstandenen Raum.

Fig. 4. (Stadium mit 3 Visceralsäckchen.) Die beiden visceralen Mesoblastblätter, vom Dotterblastoderm abgetrennt und zum visceralen Perikardialschlauch vereinigt, umschließen die inzwischen hohl gewordene endotheliale Herzenanlage. Nach aufwärts bilden sie ein dorsales Mesokardium ($ms.c$), nach dessen späterer Durchtrennung das Herzrohr frei in die Perikardialhöhle zu liegen kommt. m = der auf dem Dotterdarm zurückgebliebene viscerele Mesoblast, darunter 2 Gefäße g , die aus gemeinsamer Anlage mit dem Herzendothel hervorgegangen und bei der Abschnürung des Kopfes auf dem Dotter zurückgeblieben sind.

Aber auf diese Weise entsteht nur kleiner Teil der soliden Anlage des Herzschlauches. Denn schon nachdem die ersten vereinzelt Zellen zu den Seiten des noch nicht abgeschnürten Vorderdarmes erschienen sind, greift der Prozess in proximaler Richtung auf den Umfang der vom Dotter abgehobenen Kopfdarmhöhle weiter und erzeugt in deren ventraler Wandung einen medianen Längswulst, welcher bei *Torpedo* mehr diffus bleibt, bei *Pristiurus* aber auf dem Querschnitt (Fig. 5) die Gestalt eines ventral vorspringenden Zellenknopfes annimmt. Diese Anschwellung wird hervorgerufen durch einen Wucherungsprozess in dem entsprechenden Entoblast-Abschnitt. Darauf weisen die zahlreichen Mitosen und die Menge der runden, jugendlichen Zellen hin, welche dieser Region ein ganz besonderes Gepräge gegenüber der aus einem regelmäßigen Zylinderepithelium zusammengesetzten übrigen Darmwandung verleihen. Als charakteristisch für diesen Entoblastabschnitt müssen endlich noch feinere Veränderungen erwähnt werden, welche die Kerne vieler Zellen erleiden und welche im wesentlichen sich dadurch kundgeben, dass die Verteilung des Chromatins eine unregelmäßige wird. Solche Kerne erscheinen vollständig aufgehellt, ihre chromatische Substanz wandständig, oder in kleinere Tropfen zusammengeballt. Häufig trifft man auch kleine helle Bläschen, offenbar Teile eines solchen Kernes, mit einem Chromatintropfen als Inhalt. Eine nähere Beschreibung dieser Gebilde kann ich erst in einer ausführlicheren Arbeit an der Hand von Abbildungen geben und ich lasse daher auch vorläufig alle Vermutungen über die etwaige Bedeutung derselben (ob es zugrunde gehende Kerne oder Kernabschnitte sind) beiseite. Sicher ist das eine, dass dieselben auch unter den vom Entoblast bereits ausgeschiedenen Endothelzellen des Herzens sich anfänglich vorfinden, und dass sie auch an andern Stellen, an welchen Gefäßendothelien austreten, zu treffen sind, wenn auch in weit geringerer Menge als im Herzwulst des Entoblast, so z. B. zu derselben Zeit in der Splanchnopleura der Herzregion, ferner im dorsalen Umfang des Entoblast zu der Zeit, wann das Zellenmaterial

der Subchorda und der Aorten erscheint und endlich auch im Bereiche des Dotterblastoderms.

Der weitere Verlauf der Entwicklung lässt sich besonders bei *Pristiurus* klar verfolgen (Figg. 6 u. 7). Der stark prominierende Zellenwulst beginnt, sich in toto oder in einzelnen Partikeln von seinem Mutterboden abzulösen, wobei sein anfänglich festes Gefüge eine zunehmend lockere Beschaffenheit gewinnt dadurch, dass die Zellen Fortsätze gegen einander ausstrecken. Jetzt erkennt man auch, dass der zurückbleibende Teil des Entoblast von dem Austritt der relativ beträchtlichen Zellenmenge nicht unberührt geblieben ist, denn die ventrale Darmwandung erscheint verdünnt gegenüber den Nachbarpartien und bedeutend zellenärmer¹⁾.

Fig. 5.



Fig. 6.

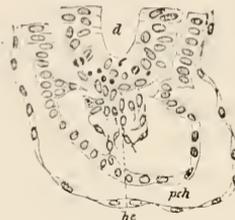
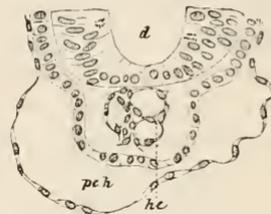


Fig. 7.



Figuren 5—7. 3 Querschnitte aus dem proximalen Teil der Herzanlage von *Pristiurus* (2 Visceraltaschen angelegt). Vergr. $\frac{185}{1}$.

Fig. 5 zeigt den Zellenwulst *w* der ventralen Darmwand. Die Perikardialhöhlen *pch*, noch getrennt, berühren sich. *d* Vorderdarm.

Fig. 6 von einem etwas älteren Embryo. Der Wulst *w* hat sich in eine lockere Zellenmasse *he* (Herzendothel) aufgelöst, deren tiefste Schicht noch nicht von der Darmwand abgetrennt ist. Die Perikardialhöhlen sind vereinigt.

Fig. 7. Die Zellenmasse des Herzendothels (*he*), von der Darmwand vollständig abgetrennt, beginnt hohl zu werden. Die ventrale Darmwand ist infolge des Zellaustritts verdünnt.

Die Auflockerung des Zellenhaufens führt frühzeitig zur Entstehung von kleinen unregelmäßigen Hohlräumen, deren Anfänge bei *Pristiurus* schon auftreten, bevor noch das gesamte Material sich vom Entoblast abgetrennt hat. Indem diese Lücken späterhin konfluieren, entsteht ein einheitlicher Raum, die Herzhöhle. Die sie begrenzenden Zellen erfahren, offenbar unter dem Druck einer im Innern des Gefäßraumes angesammelten Flüssigkeit, eine zunehmende Abplattung und erhalten so den Charakter der Gefäßendothelien. Die Bildung des Herzlumens geht zuerst an dem ältesten, distalen Teil der Anlage vor sich; sie schreitet aber bei *Torpedo* von da in proximaler Richtung

1) An diesem rarefizierten Abschnitt treten bei *Pristiurus*-Embryonen dieses Stadiums infolge unvorsichtiger Behandlung während der Konservierung und Einbettung leicht Zerreibungen auf.

nicht völlig regelmäßig weiter, denn man findet bald darauf das proximale Endstück des Herzschlauches (den Arterienstiel) schon weit geöffnet, während der distal folgende Abschnitt (Conus und Teil des Ventrikels) ein verengtes, stellenweise fast undurchgängiges Lumen aufweist.

Eine paarige Anlage¹⁾ des Herzens habe ich in demjenigen Teil des Kopfes, welcher von dem Dotter abgeschnürt ist, wie aus der obigen Beschreibung hervorgeht, nicht gesehen, weder anfänglich, so lange das Zellenmaterial des Herzendothels solid ist, noch auch später, wenn die Bildung der Herzhöhle vor sich geht. Aber es finden sich auch distal von der jeweiligen Abschnürungsstelle des Vorderdarms (s. oben) einige Gefäßzellen und später auch Gefäßräume zu beiden Seiten der Darmwandung, also in bilateraler Anordnung vor. Da nun das hintere Ende des Herzschlauches entsprechend der distal fortschreitenden Abschnürung des Darms nach rückwärts weiter wächst, bis es (im Stadium mit 5 Kiementaschen) die Leberausstülpungen des Darms erreicht, so ist die Wahrscheinlichkeit gegeben, dass dieser Zuwachs an Länge durch Vereinigung jener paarigen Anlagen entsteht. Wenn dies auch der Fall ist, so darf man doch darin nicht einen Hinweis auf ein primäres Verhalten erblicken, sondern der fragliche Abschnitt muss bezüglich seiner Genese vielmehr auf die gleiche Stufe gestellt werden mit der paarigen Herzanlage der höhern Wirbeltiere, welche als eine sekundäre (Balfour), in letzter Linie durch den Einfluss des Nahrungsdotters (Rabl) bedingte Bildung aufzufassen ist. Denn distal von der Abschnürungsstelle des Darms können diese Gefäßanlagen aus ganz selbstverständlichen mechanischen Gründen gar nicht anders entstehen als paarig; deshalb kann dieser Abschnitt für die vorliegende Frage überhaupt nicht in betracht kommen, sondern nur der proximale, in welchem allein die Möglichkeit einer unpaaren Anlage gegeben ist. Hier tritt dieselbe denn auch mit aller wünschenswerten Klarheit auf.

Was schließlich der Mutterboden für das Herzendothel anlangt, so haben wir als solchen, wie aus der obigen Beschreibung hervorgeht, einmal den Entoblast des ventralen Darmumfangs anzusehen. Aber daneben kommt auch der an die Herzanlage angrenzende Abschnitt der Splanchnopleura in betracht. Das letztere Blatt steht hier zu Anfang der Herzbildung mit dem Entoblast in engem Kontakt, und es treten nun zwischen beiden Keimblättern die Zellen auf, die bald mehr von dem einen, bald mehr von dem andern herzukommen scheinen, weshalb hier, ebenso wie bei manchen andern Stellen des Kopfes (z. B. Anlage der Mandibulargefäße) die Entscheidung nicht immer möglich ist. Doch habe ich bei *Torpedo* eine ganze Anzahl Bilder

1) P. Mayer neigt dazu, eine paarige Anlage als die ursprüngliche Form des Selachierherzens anzunehmen.

gefunden, welche in klarster Weise den Austritt von Zellen aus dem visceralen Mesoblast demonstrieren. (Fig. 2 vgl. auch Fig. 6 von *Pristiur.*)

Endlich wäre noch die dritte Möglichkeit ins Auge zu fassen, dass Gefäßzellen aus dem Dotterblastoderm in den Embryo einwandern, um sich an dem Aufbau der endothelialen Herzanlage zu beteiligen. Da Gefäßanlagen schon auf dem Dotter gebildet sind, ehe dieselben im Embryo auftreten, und da ferner der Raum zwischen Entoblast und Mesoblast des Dotterblastoderms, in welchem jene Anlagen erscheinen, sich zwischen die gleichnamigen Blätter des Embryo selbst ununterbrochen fortsetzt, so ist die Möglichkeit einer solchen Einwanderung a priori gewiss nicht von der Hand zu weisen. Freilich liegen in dieser Hinsicht die Verhältnisse in den einzelnen Regionen des Embryo beim Auftreten der Gefäßanlagen nicht völlig gleich. In dem größern distalen Abschnitt des Rumpfes, in welchem zur fraglichen Zeit die Leibeshöhle im Bereich der Seitenplatten noch nicht als Spaltraum gebildet ist, existiert ein weiter von Fortsätzen der Mesoblastzellen durchsetzter Raum zwischen der Splanchnopleura und der Darmwandung. Derselbe steht in offener Kommunikation mit dem entsprechenden Raum des Dotterblastoderms, welcher schon frühzeitig Gefäßanlagen führt. Treten nun die letztern bald darauf auch im Bereiche des Embryo selbst auf, so wird man die Möglichkeit einer Einwanderung immerhin ins Auge fassen müssen, zumal eine Unterbrechung zwischen den beiderlei Gefäßanlagen alsdann nicht vorhanden ist.

Andere Verhältnisse herrschen aber im Kopf und im vordern Rumpfabschnitt. Hier ist bei *Torpedo* (Fig. 1) während des Auftretens der Gefäßzellen das ventrale Cölom schon zu einem Hohlraum erweitert, und es liegt der viscerele Mesoblast, aus einer geordneten, scharf abgegrenzten Reihe von Zellen zusammengesetzt, dem Entoblast dicht an. Ebenso grenzen die Urwirbel, wie hier zum voraus gleich bemerkt sein mag, unmittelbar an die dorsale Darmwandung. Bei *Pristiurus* ist zwar um diese Zeit das ventrale Cölom noch spaltförmig geschlossen, aber es berührt auch hier der Mesoblast den Entoblast grade an den Stellen, wo die ersten Gefäßzellen auftreten, innig, so dass es oft schwer ist zu unterscheiden, ob Gefäßzellen, die zwischen den beiden Blättern liegen, mit dem einen oder mit dem andern derselben in Zusammenhang stehen. Es existieren in diesem Teil des Embryo also keine präformierten Räume, in welche die Zellen einwandern, wie dies von der Einwanderungstheorie gelehrt wird, sondern die Lücken treten erst nachträglich auf, offenbar infolge der angesammelten Gefäßzellen, welche sich ausstrecken und sich den Raum selbst schaffen. Völlig ausschließen wird sich die Möglichkeit einer Einwanderung trotzdem auch hier nicht lassen, aber sie ist doch recht unwahrscheinlich: einmal deshalb, weil sich der lokale Ursprung der Endothelien grade bei der Herzanlage deutlich erkennen lässt,

und zweitens weil hier, wie überall im Embryo, die Gefäßzellen immer nur an denjenigen Stellen zu finden sind, wo es bald darauf auch zur Bildung der Gefäße kommt.

Im Rumpf tritt die Anlage des ventralen Gefäßsystems bei *Torpedo* ein wenig später auf, als die ersten Zellen des Herzendothels. Bei *Pristiurus* scheint dies nicht der Fall zu sein, doch kann ich es nicht entscheiden, da mir ein beweisendes Stadium fehlt. Die Zellen erscheinen hier ebenso wie in der Herzregion zu beiden Seiten des noch mit dem Dotter verbundenen Darmrohrs, und zwar anfänglich (wo sie nur im proximalen Teil des Rumpfes vorhanden sind) überwiegend an dessen ventralem Abschnitt, also an derjenigen Stelle des Embryo, an welcher derselbe in das Dotterblastoderm übergeht, während sie am dorsalen Umfang des Darms, also auch im Bereiche der spätern Aorten, anfänglich in diesem proximalen Abschnitt des Rumpfes fehlen. Dieser Umstand könnte zu der Annahme verleiten, dass die Zellen aus dem Dotterblastoderm an der fraglichen Stelle in den Embryo einwandern. Dem gegenüber ist aber hervorzuheben, dass man an den Serien entsprechend junger Stadien zahlreiche Beweise dafür findet, dass die Zellen an Ort und Stelle aus der Splanchnopleura entstehen. Sie treten hier namentlich aus dem ventralen Ende der Seitenplatten aus, vielfach zu Kolonien verbunden. Dorsal von diesem Abschnitt sieht man sie in verhältnismäßig geringerer Zahl aus dem Mesoblast sich ablösen. Eine Anzahl Bilder zeigen, dass die Zellen auch von der Darmwandung sich abspalten; oft ist die letztere mit dem Mesoblast durch Anhäufung von Gefäßzellen so innig verbunden, dass man über die Herkunft der letztern kein Urteil gewinnen kann. Sicher aber ist, dass der Mesoblast bei weitem mehr Gefäßzellen liefert, als die Darmwandung.

Die Zellen, welche, wie bemerkt, anfänglich nur im proximalen Abschnitt des Rumpfes vorhanden sind und hier vorwiegend ventral liegen, stellen die erste Anlage der Subintestinalvenen dar; nach vorn gehen sie allmählich in das Material der Herzanlage über, so dass das Herz und die Subintestinalvenen in einem frühern Entwicklungsstadium, noch bevor die Gefäßlumina erscheinen, eine einheitliche Anlage bilden. Der beschriebene Entwicklungsprozess des ventralen Gefäßsystems rückt dann im Hinterrumpf in distaler Richtung allmählich weiter. Ein solcher Entwicklungsmodus erscheint, ganz selbstverständlich, sobald man von der Thatsache ausgeht, dass die Gefäßzellen aus dem embryonalen Mesoblast stammen, da man ja den letztern auf um so jüngerer Entwicklungsstufe antrifft, je weiter nach rückwärts man im Rumpfe geht.

Die Entstehung des ventralen Gefäßsystems geht nun in der gesamten Ausdehnung des Rumpfes nicht in der gleichen Weise vor sich. Anfänglich, so lange die Gefäßzellen überhaupt nur in spärlicher Anzahl vorhanden sind, ist ein Unterschied wenig auffallend; bald aber

bemerkt man, dass die Ansammlung der Zellen in der vordersten Region des Rumpfes ebenso wie in dem angrenzenden Teil des Kopfes beträchtlich im Rückstand bleibt. Das ventrale Gefäßsystem wird alsdann hier nur durch ganz vereinzelte Elemente repräsentiert, und die Verbindung zwischen dem Herzen und den inzwischen mächtig

Fig. 8.

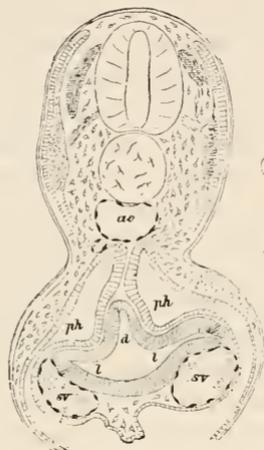


Fig. 9

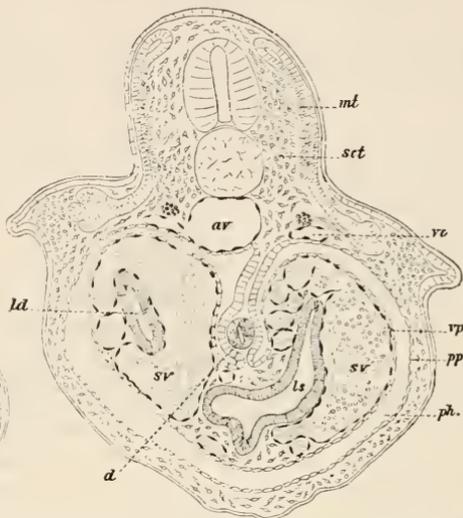


Fig. 8. Querschnitt durch den Vorderrumpf von *Torpedo* (Stadium mit 6 Visceraltaschen, 1te - 5te eröffnet). *d* Darm, *l* die paarigen Leberausstülpungen, welche ventral an die Subintestinalvenen (*sv*) angrenzen, *ph* Peritonealhöhle, *ao* Aorta.

$$\text{Vergr. } \frac{74}{1}.$$

Fig. 9. Querschnitt durch den Vorderrumpf eines *Torpedo*-Embryo mit 6 eröffneten Visceraltaschen. *ls* linke, *ld* rechte Leberausstülpung, die sich schon zu verzweigen beginnen und allseitig¹⁾ von den erweiterten und gleichfalls verzweigten Subintestinalvenen (*sv*) umschlossen werden. Nur der mittlere Abschnitt der Leberanlage, der zum Ductus choledochus wird, ist von embryonalem Bindegewebe umgeben. *d* Darm, *ao* Aorta, *vc* Cardinalvene, *ph* Peritonealhöhle, *pp* parietales = *vp* viscerales Peritonealblatt, *mt* Myotom, *sct* Sclerotom.

$$\text{Vergr. } \frac{50}{1}.$$

entwickelten Subintestinalvenen des weiter hinten gelegenen Rumpfabschnittes erscheint infolge dessen bei *Torpedo* eine Zeit lang unterbrochen. Auf welche Weise sich nachträglich der Zusammenhang hier herstellt, soll nur ganz kurz angegeben werden:

1) Die Strecke von dem hintern Ende der Herzanlage bis zu den Leberausstülpungen wird, wie oben erwähnt, allmählich durch den nach hinten auswachsenden unpaaren Herzschlauch eingenommen.

1) Bei Balfour ist die Leberanlage der Selachier ringsum von embryonalem Bindegewebe eingehüllt, welches nur einzelne Gefäßlumina führt.

2) Im Bereich der paarigen Leberanlage selbst treten die Subintestinalvenen paarig auf (Fig. 8). Die Leberdivertikel des Darms stülpen sich in der Weise aus, dass sie anfänglich mit dem dorsalen Umfang der Subintestinalvenen in unmittelbare Berührung kommen (Fig. 8). Wenn sich dieselben dann weiterhin verästeln (Fig. 9), so buchten sich ihre Zweige direkt in das Innere der anliegenden Venen aus, so dass die epitheliale Leberanlage alsdann fast allseitig von dem Blut der stark erweiterten Subintestinalvenen umflossen wird, von ihm nur durch das Gefäßendothel getrennt. 3) Von den Leberausstülpungen an nach rückwärts bis zu einer um mehrere Segmente hinter der Vorniere gelegenen Stelle, an welcher das ventrale Gefäßsystem in den Dotter eintritt, kommen die beiden ventralen Längsbahnen in asymmetrischer Form zur Ausbildung. Die linke gelangt zu kontinuierlicher Entwicklung und wird zur Vena umbilicalis, während von der rechten nur ein Stück sich ausbildet und durch Verbindung mit der Aorta zur Art. umbil. sich gestaltet, wie dies zuerst von P. Mayer festgestellt wurde. Ich kann die eingehende Darstellung des genannten Forschers nur bestätigen mit Ausnahme des einen Punktes, nach welchem die beiden Gefäße ursprünglich in dieser Region gleichfalls kontinuierlich paarig sein sollen. Bei meinen an *Torpedo* hierüber angestellten Untersuchungen habe ich ein solches Stadium bis jetzt nicht gefunden, sondern, wie erwähnt, anfänglich nur vereinzelte Zellen zu beiden Seiten des Darms und später dann sogleich die von M. geschilderte asymmetrische Anordnung.

Kehren wir zurück zu den jüngern Stadien, in welchen die Zellen der Subintestinalvenen erscheinen, so finden wir hinter der eben beschriebenen vordern Rumpfregeion bald eine weit lebhaftere Entwicklung von Gefäßzellen. Viele dieser Elemente treten hier auch am seitlichen Umfang des Darmes auf und stellen die Vorläufer der von P. Mayer beschriebenen Quergefäße des Darmes dar, welche die Aorten und Subintestinalvenen verbinden. Die Entstehung dieser Zellen ist hier d. h. in einer Gegend, welche im allgemeinen den mittlern Rumpfsomiten entspricht, ganz besonders klar zu verfolgen: anfänglich ist der ventrale Teil des embryonalen Mesoblast erfüllt von runden dotterreichen Zellen, welche denselben aufblähen und seine peripheren Zellen zum Teil abplatten. Sobald nun die Bildung der Gefäße hier vor sich geht (Fig. 10), treten von jenen Zellen die ventral gelagerten¹⁾, in Kolonien und Ketten zusammenhängend, aus dem Mesoblast und ergießen sich in den Raum zwischen der Splanchnopleura und der Darmwandung. Sie nehmen in der Regel schon während des Austrittes die charakteristische Gestalt der Gefäßzellen an und bilden Endothelschlingen, welche teils am ventralen Ende des Darms verharren und hier die Subintestinalvenen darstellen, teils sich in

1) Ein dorsaler Anteil der Rundzellen verbleibt im Mesoblast und findet hier eine anderweitige Verwendung.

dorsaler Richtung ausziehen als Anlagen der P. Mayer'schen Ringgefäße. Wenn man die betreffende Region von hinten nach vorn durchmustert, kann man an einer einzigen Querschnittsserie unter Umständen die verschiedenen Stadien dieses Prozesses nebeneinander

Fig. 10.

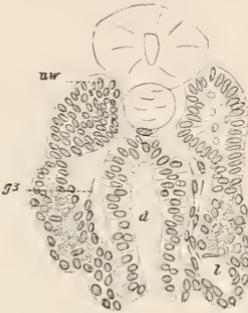


Fig. 11.

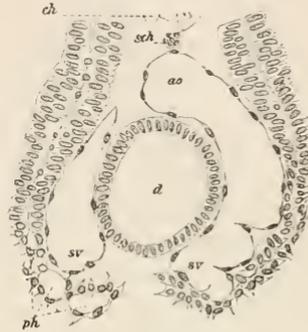


Fig. 10. Querschnitt durch den Mittelrumpf eines *Pristiurus*-Embryo mit 2 Visceraltaschen. Ketten von Gefäßzellen (*gz*) treten jederseits aus dem ventralen mit dotterhaltigen Rundzellen erfüllten Mesoblast aus. *d* Darm, *uw* Urwirbel, *l* eine durch den Austritt der Zellen entstandene Lücke im Mesoblast. Dieselbe, zum Teil von abgeplatteten Zellen umgeben, wird wahrscheinlich selbst zu einem Gefäßraum. Vergr. $\frac{165}{1}$.

Fig. 11. Querschnitt aus derselben Region wie Fig. 10 von einem *Torpedo*-Embryo mit 4 (geschlossenen) Visceraltaschen. Zeigt an Stelle der Gefäßzellen der Fig. 10 die hohlen Gefäßanlagen. *ao* Aorta, *sv* Subintestinalvenen, zwischen beiden die den Darm seitlich umspinnenden Gefäße; *ch* Chorda, *sch* subchordaler Strang, *ph* die Leibeshöhle im ventralen Teil des Mesoblast zu einem Lückensystem erweitert. Vergr. $\frac{165}{1}$.

vorfinden: hinten den von Gefäßzellen erfüllten Mesoblast, dann den Austritt der erstern und ganz vorn schon die fertigen Gefäßanlagen einerseits und anderseits die Lücken im zurückbleibenden verdünnten Mesoblast. Diese Bilder bei *Pristiurus* und *Torpedo* sind so schlagend, dass sie wohl auch den entschiedensten Gegner davon überzeugen dürften, dass im Bereich des Embryo selbst Mesenchymkeime vorhanden sind, deren Zellenmenge vollständig ausreicht, um die an Ort und Stelle stattfindende Gefäßbildung zu erklären.

Von der beschriebenen Region an nach rückwärts nimmt die Massenenwicklung der Gefäßzellen wieder ab, ganz entsprechend dem Kaliber der fertigen Subintestinalvenen und ihrer Seitenzweige. Wenige Zellen, oft noch innerhalb des Mesoblast sich zu einem Endothelring ordnend, treten alsdann aus dem ventralen Ende der Seitenplatten aus. Im Bereich des Anus rücken die Subintestinalvenen, wie schon Balfour beschrieben hat, zur Seite der Kloake in die Höhe, um

dann als Supraintestinalvenen im Schwanz weiter zu verlaufen. Es erscheint mir nun sehr bezeichnend, dass in jener Region der Kloake, in welcher später die fertigen Venen an der Seitenwand des Darmes sich befinden, bei *Torpedo* schon die ersten, ganz vereinzelt Gefäßzellen in genau der gleichen seitlichen Lage angetroffen werden. Es ist dies ein weiterer Beleg für die Ansicht einer lokalen Entstehung der Endothelzellen.

(Schluss folgt.)

Zur Frage der Axenbestimmung des Embryo im Froschei.

Von **W. Roux.**

Infolge meiner in dieser Zeitschrift Band VII Nr. 14 erschienenen, meist negativen Beurteilung der ersten Mitteilung Herrn O. Schultze's in Würzburg über die Axenbestimmung im Froschei¹⁾ hat derselbe sich (diese Zeitschrift Bd. VII Nr. 19) ausführlicher über seine bezüglichen Ansichten geäußert. Es ist mir dies sehr erfreulich, weil es ein Zeichen von Interesse für dieses wiederholt von mir behandelte, wichtige Thema ist; und als ich wohl hoffen darf, dass die weitere Diskussion der Frage allmählich auch Teilnahme in weitem Kreisen erwecken wird.

Ich will nun in den folgenden Zeilen meine Ansichten über die Auffassungen O. Schultze's darlegen, wobei ich freilich nicht viel zu sagen habe, was nicht schon in meinen Spezialarbeiten über die betreffenden Themata mitgeteilt ist: ein Zeichen, dass O. Schultze durch sorgfältigeres Studium derselben mancher Erörterung hätte vorbeugen und, wie sich zeigen wird, sich manche Berichtigung hätte ersparen können.

O. Schultze's Ansichten weichen in allen Hauptsachen von den meinigen ab²⁾, ja stellen meist gradezu die Gegensätze der meinigen dar. Um so lohnender ist es daher, die Gründe, welche dieser Autor für seine abweichenden Auffassungen anführt, eingehends zu prüfen.

Die ältere Angabe, dass die obere, schwarze Hälfte des Froscheies einer bestimmten Seite des Embryo entspricht, wird von niemandem in Zweifel gezogen; es ist sicher, dass die Verbindungslinie der Mitte der schwarzen oder braunen und der Mitte der untern weißen Hemisphäre des unbefruchteten Eies, die sogenannte Eiaxe,

1) Gratulationsschrift für A. v. Kölliker. Leipzig 1887.

2) Bloß die eine Angabe ausgenommen, dass man schon vor der ersten Furchung die Hauptrichtungen des Embryo am Ei erkennen kann, bezüglich deren O. Schultze meine an *Rana esculenta* gewonnenen, und für *Rana fusca* durch Ermittlung der Ursache dieser Bestimmung bereits überholten Beobachtungen für *Rana fusca* bestätigte, aber aus Versehen unterlassen hatte, dieser ihm bekannten Vorgängerschaft Erwähnung zu thun.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1888-1889

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Rückert Johann

Artikel/Article: [Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefäßstämme bei Selachier-Embryonen. 385-399](#)