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. 15. September 1888. **Nr. 14.**

Inhalt: **Rückert**, Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefäßstämme bei Selachier-Embryonen (Schluss). — **Weismann** und **Ischikawa**, Ueber die Befruchtungserscheinungen bei den Dauereiern von Daphniden. — **Exner**, Ueber optische Bewegungsempfindungen.

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

Von Dr. J. **Rückert**,

Privatdozent an der Universität München.

(Schluss.)

Die Zellen der Aortenanlage treten bei *Torpedo* und *Pristiurus* später auf als die des ventralen Gefäßsystems, zu einer Zeit, in welcher schon zwei Visceraltaschen vorhanden sind. Bei *Torpedo* konnte ich an mehrern Embryonen mich davon überzeugen, dass die Aortenzellen zuerst im proximalen Abschnitt des Rumpfes erscheinen und dann erst im Kopf. Bei *Pristiurus* ließ sich das Gleiche mit Wahrscheinlichkeit annehmen, da bei Embryonen, bei welchen die Zellen im Kopf eben erst im Auftreten begriffen sind, der proximale Abschnitt der Rumpfaorten weiter entwickelt ist und schon kleine Lumina zeigt. Von jener Stelle an breitet sich dann die Anlage ganz allmählich in distaler Richtung über den übrigen Teil des Rumpfes aus, wie dies schon vom ventralen Gefäßsystem beschrieben wurde, und zwar in der Weise, dass das letztere dem erstern immer um ein Stück voraneilt.

Was die Abkunft der Aortenzellen anlangt, so könnte man zunächst daran denken, dieselben von den früher auftretenden Gefäßzellen des ventralen Systems abzuleiten, indem man dieselben einfach an der Seitenwand des Darms in die Höhe wandern lässt. In einem größern distalen Teil des Rumpfes spricht die von Anfang an vorhandene Verteilung der Zellen nicht gegen eine solche Annahme. Man findet hier, wie oben erwähnt, die ersten Gefäßzellen unregelmäßiger verteilt als im proximalen Teile des Rumpfes an allen Stellen des Darmumfangs vor. Es ist also hier durchaus nicht auszuschließen,

dass Zellen gegen den dorsalen Darmumfang vorrücken und sich daselbst zur Aortenanlage sammeln. Manche Schnitte machen in der That den Eindruck, als ob die nach hinten fortwachsenden Endstücke der Aorten im Zusammenhang mit den den Darm umspinnenden Seitenästen der Subintestinalvenen in dieser Region entstünden. Da hier die Aorten zudem sehr schwach entwickelt auftreten, oft nur mit einer oder zwei Zellen auf den Querschnitt, so ist es um so schwieriger, sich über ihre Herkunft Klarheit zu verschaffen, denn man hat nur wenig Gelegenheit, die Zellen im Zustand des Austrittes aus den Keimblättern anzutreffen. Ich muss daher für diese Region die Frage offen lassen, aber mit Rücksicht auf gleich zu schildernde Verhältnisse doch darauf hinweisen, dass man auch hier ganz vereinzelt eine Zelle von der dorsalen Darmwand sowohl wie dem angrenzenden Urwirbelteil in Ablösung begriffen vorfindet.

Mehr Klarheit bietet der vordere Rumpfabschnitt, also die Region, in welcher die Aortenzellen überhaupt zuerst auftreten. Hier erscheint, besonders auffallend bei *Torpedo*, wie oben erwähnt, die Anlage des ventralen Gefäßsystems während längerer Zeit sehr schwach und zellenarm; man zählt daselbst in der Umgebung des ventralen Darmabschnittes noch in der Zeit, in welcher die Aortenanlagen erscheinen, auf dem Schnitt im Mittel nur etwa eine einzige Zelle, was in gar keinem Verhältnis steht zu den grade hier am mächtigsten auftretenden Aorten-Elementen. Geht man nun vollends von da an der Seitenwand des Darmes in dorsaler Richtung gegen die Aortenanlagen vor, so findet man diesen Weg, welchen doch die hinaufwandernden Elemente einschlagen müssten, fast vollständig frei von Zellen. Auch Spalträume zwischen der Darmwand und dem Mesoblast existieren hier, wie schon bei der Herzentwicklung von *Torpedo* bemerkt wurde, nicht. Da sich nun ferner diese an Gefäßzellen arme Region bei den in Rede stehenden *Torpedo*-Embryonen über die Strecke der vorhandenen Aortenanlagen hinaus nach vorn und hinten verfolgen lässt, so ist es nicht wahrscheinlich, dass von irgend einer Seite aus eine wesentliche Einwanderung des Aortenmaterials in jene Gegend hinein stattfinde. Bei *Pristiurus* konnte ich das erste Auftreten der Aortenzellen im Vorderrumpf nicht, wohl aber im Kopf verfolgen. Auch hier liegt für die Annahme eines Heraufwanderns der Zellen aus der ventralen Gefäßanlage des Kopfes kein Anhaltspunkt vor, da am seitlichen Darmumfang die Gefäßzellen anfänglich fehlen. Die Möglichkeit eines Vordringens der Aortenzellen aus dem Vorderrumpf in den Kopf, entlang der Chorda, kann ich dagegen weder bei *Torpedo* noch *Pristiurus* ausschließen, da ich die Anlage der Kopfaorten, wenn sie einmal vorhanden ist, stets in kontinuierlicher Verbindung mit derjenigen der Rumpfaorten finde.

Dazu kommt nun noch als Hauptargument der Umstand, dass sich eine lokale Entstehung für die Aortenzellen im Kopf und Vorderrumpf direkt erkennen lässt. Man sieht bei *Pristiurus* und *Torpedo*

an günstigen Stellen die Zellen seitlich von der Medianebene oder — soweit ein solcher vorhanden ist — des subchordalen Stranges aus dem dorsalen Umfang der Darmwandung im Austritt begriffen. Die Abtrennung der Zellen erscheint je nach der Lokalität unter einem etwas verschiedenen Bild: da, wo der subchordale Strang sich zwischen die Chorda und die Dorsalwand des Darmes eingeschoben hat, ist jederseits von dem erstern, zwischen der Darmwandung und dem angrenzenden Abschnitt der medialen Urwirbelwand, ein freier Raum entstanden, in welchen die Aortenzellen frei hineinsprossen können (Fig. 12). An solchen Stellen ist der Austritt der Zellen aus der Darmwand am leichtesten zu erkennen. Ist aber die Subchorda und damit jener Raum noch nicht gebildet, so berühren sich die Darm- und die Urwirbelwandung innig, so dass die neu entstandenen Aortenzellen sich erst Platz schaffen müssen (Fig. 13). Die Zellen scheinen dann in der Weise auszutreten, dass sie in der oberflächlichen Schicht der Darmwand sich zuerst der Fläche nach ausbreiten und dann in dieser Stellung sich von den Nachbarzellen abtrennen.

Fig. 12. Fig. 13. Fig. 14.

Figuren 12—14. 3 Querschnitte eines *Pristiurus*-Embryo mit 2 Visceraltaschen, um die Entstehung der Aortenzellen zu demonstrieren. Fig. 12 aus dem Vorderrumpf, Fig. 13 u. 14 aus dem Kopf; *ch* Chorda, *d* Darm. Vergr. $\frac{185}{1}$.

Fig. 12. Auf der rechten Seite sprossen mehrere unter sich zusammenhängende Aortenzellen (*ao*) in den seitlich von der Subchorda (*sch*) entstandenen freien Raum. Auf derselben Seite eine wahrscheinlich gleichfalls im Austritt begriffene Mesoblastzelle, die mit ihrem Ausläufer bis zum Entoblast reicht.

Fig. 13. Auf der rechten Seite liegen die in Abspaltung vom Entoblast begriffenen Aortenzellen (*ao*) flach in der superfiziellen Schicht der Darmwand.

Fig. 14. Auf der rechten Seite bilden einige der Darmwand anliegende kleine Zellen mit 2 noch zum Teil innerhalb des Urwirbels gelegenen Mesoblastzellen zusammen die Wandung der schon hohlen Aorta (*ao*).

Dass aber auch ebenso der angrenzende Teil des Urwirbels Zellenmaterial für die Aorten liefert, kann man als sicher annehmen. Recht beweisend sind hierfür einige Stellen der Querschnittsserien (Fig. 14), an welchen die Aorta bereits ein Lumen besitzt und daher als Gefäßanlage schon deutlich erkannt wird, während ihre endotheliale Wandung noch unvollständig ist und auf der einen Seite durch mehrere, zum Teil im Austritt begriffene, Urwirbelzellen gebildet wird.

Da die Aortenzellen in unmittelbarer Nachbarschaft der Subchorda und auffallenderweise auch zur gleichen Zeit wie diese aus dem

Entoblast entstehen, so kann die Frage aufgeworfen werden, ob die in ihrer Bedeutung immer noch nicht aufgeklärte Subchorda und die Aorten vielleicht in genetischem Zusammenhang stehen, zumal es an manchen Schnitten den Anschein hat, als ob die erstern den letztern Zellenmaterial liefern. Gegen eine solche Zusammengehörigkeit sprechen folgende Thatsachen: erstens entsteht die Subchorda im Rumpf etwas früher als die Aorten, und zweitens geht ihre Bildung nicht von derselben Stelle des Rumpfes aus wie die der Aorten, sondern von einem etwas weiter distal gelegenen Punkte. Von da aus breitet sie sich drittens weit schneller im Rumpf aus, als die Aortenanlage. Man trifft daher bei *Torpedo*-Embryonen, bei welchen im vordersten Rumpfabschnitt die Aortenzellen erscheinen, an derselben Stelle die Subchorda erst in Entstehung begriffen, weiter hinten im Rumpf aber, wo die Aortenzellen noch fehlen, auf ausgedehnter Strecke schon eine vom Darm abgetrennte Subchorda. Und endlich viertens entsteht im Kopf die Subchorda bei *Pristiurus* später als die Aorten. Für *Torpedo* nimmt Balfour an, dass die Subchorda im Kopf erheblich später auftritt, als im Rumpf, da er dieselbe bei Embryonen kurz vor dem Stadium *K* noch nicht sah. Ich glaube, dass dieselbe im Kopf bei *Torpedo* überhaupt nicht zur Entwicklung kommt, denn ich habe eine ziemlich vollständige Serie von Embryonen bis in ein Stadium, in welchem schon die Kiemenfäden vorhanden sind und die Chorda längst durch Mesenchym und die Aorten vom Darm getrennt ist, vergeblich auf ihre Anwesenheit untersucht. Ein Parallelismus zwischen der Entstehung der Aorten und des subchordalen Stranges kann nach alledem nicht angenommen werden.

Die Kanalisierung der Aortenanlage verläuft im allgemeinen in derselben Weise wie das Auftreten der Zellen. Die Lichtung erscheint hier später als im ventralen Gefäßsystem und zuerst an der ältesten Stelle der Anlage, am vordern Ende des Rumpfes, von wo sie allmählich in distaler Richtung fortschreitet. Im hintern Abschnitt des Rumpfes ist eine Unterscheidung zwischen einer anfänglichen soliden und spätern hohlen Anlage, wie schon oben erwähnt, nicht durchführbar. Im Kopf entsteht das Lumen kaum merklich später als im Vorderrumpf, ist aber anfänglich unterbrochen und erst bei Embryonen mit drei wohlausgebildeten Visceraltaschen ein vollständiges. Um diese Zeit beginnt schon im Vorderrumpf die Verschmelzung der hier relativ sehr weiten Aortenlumina, welche gleichfalls in distaler Richtung, aber unterbrochen, weiterschreitet.

Was die Verbindungsbahnen zwischen den ventralen und dorsalen Längsstämmen anlangt, so entstehen im Mittel- und Hinterrumpf die von P. Mayer beschriebenen, den Darm umgürtenden Quergefäße wie oben erwähnt wurde in Zusammenhang mit den Subintestinalvenen hauptsächlich aus dem ventralen Teil des Mesoblast (Fig. 10 u. 11). Der Austritt der Gefäßzellen aus dem Mesoblast und Entoblast bleibt in der Region dieser Quergefäße

übrigens nicht auf die Umgebung des ventralen Darmabschnittes beschränkt, sondern greift auf die Region des seitlichen und dorsalen Darmumfanges über. Diese Quergefäße, welche erst einige Segmente hinter der Vorniere im Rumpfe erscheinen, sind nicht segmental angeordnet, sondern bilden einen unregelmäßig gebauten Gefäßplexus, welcher mit den Längsgefäßen zusammen den Darm in der mittlern und hintern Rumpfregion umspinnt und vorübergehend eine so mächtige Entfaltung erlangt, dass fast die ganze Darmoberfläche von Blutbahnen eingehüllt wird (Fig. 11). Zur Zeit, wann die

Fig. 15.

Fig. 16.

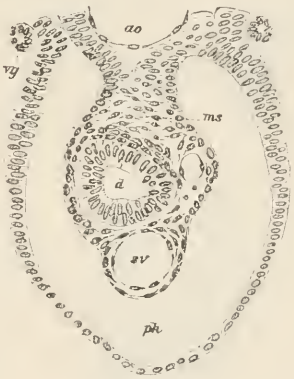

Fig 15. Querschnitt eines *Torpedo*-Embryo mit 5 Visceraltaschen (2 davon eröffnet) von derselben Stelle des Rumpfes wie Fig. 11. Die Gefäße am seitlichen Darmumfang sind schon beträchtlich rückgebildet (in der Figur fehlen sie vollständig), es treten neue Mesenchymzellen (*ms*) aus der Splanchnopleura aus; *ph* Leibeshöhle, *d* Darm, *ao* Aorta, *sv* Subintestinalvene. Vergr. $\frac{165}{1}$.

Fig. 16. Querschnitt eines *Torpedo*-Embryo mit 6 Visceraltaschen (5 eröffnet) von derselben Stelle des Rumpfes wie Figuren 11 u. 15. Die Mesenchymzellen (*ms*), zwischen den beiden visceralen Mesoblastblättern sind in größerer Zahl aufgetreten, ihre innerste Lage differenziert sich zu einer dichtern, den Darm umschließenden Schicht). Der viscerale Mesoblast ist infolge des Zellenaustrittes verdünnt, er besteht stellenweise nur noch aus einer einzigen Reihe platter Zellen (Peritonealepithel). Dorsal zeigt er noch die ursprüngliche Beschaffenheit, seine beiderseitigen Blätter haben sich hier, unterhalb der Aorta (*ao*), genähert, um das Mesenterium zu bilden; *d* Darm, *ph* Peritonealhöhle, *vg* Vornierengang, *sv* die unpaar gewordene Subintestinalvene.

Vergr. $\frac{165}{1}$.

5. Visceraltasche auftritt, ist schon die beginnende Rückbildung dieses Plexus bemerkbar; dieselbe geht so vor sich (Fig. 15 u. 16), dass die Quergefäße durch ein das Darmepithel umhüllendes Mesenchym allmählich verdrängt werden. Das letztere, welches die Grundlage aller nicht epithelialen Schichten der definitiven Darmwand bildet, entsteht dadurch, dass der Austritt der Zellen aus der Splanchnopleura, welche anfänglich nur die Gefäße lieferte, fortdauert, mit

dem Unterschied jedoch, dass zusammenhängende Zellenhaufen und Ketten jetzt nicht mehr erscheinen. Die Splanchnopleura wird dadurch zunehmend zellenärmer und dünner und gestaltet sich so in das definitive viscerale Peritonealblatt um. Diese peri-intestinale Mesenchymbildung läuft ganz allmählich ab, so dass man an einer Querschnittsserie in den verschiedenen Regionen des Rumpfes alle Stufen neben einander vorfindet vom einfachen ursprünglichen Gefäßplexus bis zur beginnenden Differenzierung der Schichten des ausgeschiedenen Mesenchyms.

Die im Vorderrumpf vorhandenen intersegmentalen Quergefäße, die, wie ich kürzlich (20) mitgeteilt habe, zur Vorniere in Beziehung stehen, legen sich gleichfalls frühzeitig an, aber nicht von den Subintestinalvenen aus, welch letztere in dieser Region verspätet auftreten, sondern median von der Vornierenanlage, wahrscheinlich von der Aorta aus. Hier konnte ich an einem günstigen Objekt das Eine

Fig. 17.

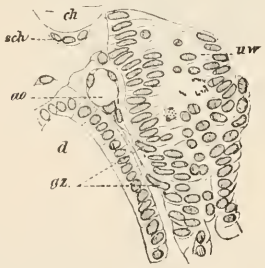

Fig. 17. Querschnitt durch den Vorderrumpf von *Torpedo* (Stadium mit 3 Visceraltaschen). Aus dem visceralen Blatt des Mesoblast treten 2 Zellen (*gz* = Gefäßzellen) aus, welche durch ihre Ausläufer mit der Aorta (*ao*) zusammenhängen; *ch* Chorda, *sch* Subchorda, *d* Darm, *uw* Urwirbel.

feststellen, dass Zellen aus der visceralen Somitenwand in der Höhe der Vornierenanlage austreten und sich am Aufbau dieser Gefäße beteiligen (Fig. 17).

Von den Quergefäßen des Kopfes, den Aortenbogen- oder Kiemenbogengefäßen, soll hier nur die Entstehungsweise des zuerst auftretenden vordersten Paares, der Mandibulargefäße, besprochen werden. Zuvor aber mag das Verhalten des Gefäßpaares in einem Stadium kurz geschildert werden, in welchem es in seiner ganzen Länge schon als hohle Anlage vorhanden ist:

Die (unpaare) Herzanlage reicht nach vorn bis zum ventralen Umfang der Hyoidtasche und gabelt sich hier, dem vordern Ende des Arterienstiels entsprechend, in zwei Gefäßbogen, welche zunächst ihre ventrale Lage am Kiemendarm nach vorn zu beibehalten, daselbst in den Mandibularbogen eintreten und im Bereiche desselben zwischen den Mandibularhöhlen des Mesoderms und der Wand des Vorderdarms sich dorsal erheben, um am vordern Umfang des letztern in die Aorten überzugehen. Diese Anlagen stellen das vordere Paar der Schlundbogengefäße oder die Mandibulargefäße [1]) dar.

1) An ihrer Abgangsstelle vom Arterienstiel gehen von ihnen die etwas später entstehenden Hyoidbogengefäße aus.

Dieselben zeigen nun die Eigentümlichkeit, dass sie bei ihrer Einmündung in die Aorten sich zu einem gemeinschaftlichen weiten Gefäß-

Fig. 18.

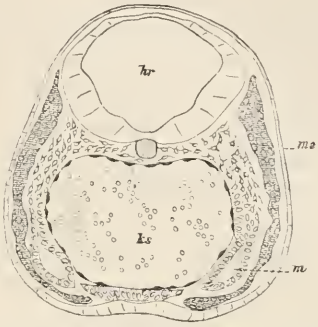

Fig. 18. Querschnitt durch den Vorderkopf von *Torpedo* (Stadium mit 4 Visceraltaschen). *ks* Kopfsinus, *hr* Hirnrohr, *m* Mesodermsegment des Kopfes (das 2te nach v. Wijhe), *ms* Mesenchym des Kopfes. Vergr. $\frac{74}{1}$.

raum vereinigen (*ks* Fig. 18), welcher die vordere Wand des Kiemendarms von vorn her deckt, indem er sich zwischen ihr und dem proximalen Endstück der Chorda (nebst dem die Hirnbasis umhüllenden embryonalen Bindegewebe) ausbreitet, seitlich von den medialen Wänden des zweiten Mesodermsegmentpaares des Kopfes (van Wijhe) eingeschlossen. Dieser Gefäßraum nimmt besonders bei *Torpedo* große Dimensionen an und übertrifft hier im Höhestadium[1]) seiner Ausbildung (4 Visceraltaschen angelegt) an Querdurchmesser alle übrigen Gefäße des Körpers, den Sinus venosus als den weitesten Teil der Herzhöhle miteingeschlossen. Ich glaube daher, dass für ihn der Name eines Sinus am Platze ist und werde ihn als Kopfsinus bezeichnen. Dorsal ist derselbe begrenzt von einer reichlichen Menge eines embryonalen Bindegewebes, welches die Chorda und das Hirnrohr, das letztere anfänglich nur an seiner Basis, umhüllt und die Grundlage für die Bindesubstanzen im Bereich des Hirnschädels darstellt. Die Herkunft dieses embryonalen Bindegewebes im Kopf der Selachier hat schon Balfour[2]) richtig gesehen, wenn er sagt: „During stage H a few cells of undifferentiated connective tissue appear . . . in the space between the front end of the alimentary tract and the base of the brain in the angle of the cranial flexure. They are probably budded off from the walls of the head-cavities.“ Später hat dann van Wijhe erkannt, dass die das Neuralohr und die Chorda umhüllende Bindesubstanz im Kopf auf die gleiche Weise entsteht wie im Rumpfe, nämlich aus der visceralen Wand seiner Kopfsomite.

Ich habe die Entstehung dieses Mesenchyms an den übrigen Kopfsomiten nicht verfolgt, sondern beschränke mich auf die oben erwähnte, von dem zweiten Somitenpaar umschlossene Stelle, weil hier das Mesenchym sehr frühzeitig (Stadium H) auftritt und gleich-

1) Das weitere Schicksal des Sinus soll bei anderer Gelegenheit besprochen werden.

2) pag. 208 l. c.

zeitig damit die Gefäßzellen des ersten Aortenbogenpaares. Die letztern erscheinen in Ketten zusammenhängend von Anfang ab an derjenigen Stelle, welche der spätere Sinus einnimmt, d. h. ventral von der Chorda zwischen der Innenwand der zweiten Mesodermsegmente und dem vordern Umfang des Darms. Sie spalten sich hier nicht nur vom visceralen Mesoblast, sondern auch von der anliegenden Wand des Kiemendarms ab. Also auch hier kann man den lokalen Ursprung der Gefäßzellen erkennen, und noch mehr, man kann hier die Möglichkeit einer Einwanderung mit ziemlicher Sicherheit ausschließen. Bei *Torpedo* entstehen nämlich hier die ersten Gefäßzellen ebenso wie das dorsal angrenzende embryonale Bindegewebe schon zu einer Zeit, in welcher im übrigen Körper von mesenchymatösen Bestandteilen nur wenige Zellen als erste Anlage der ventralen Gefäßstämme im Rumpfe und in der Herzgegend vorhanden sind. Diese Elemente stehen aber noch nicht im Zusammenhang mit den Gefäß- und Bindegewebszellen des Vorderkopfes, denn man findet noch keine, auch nicht vereinzelte, Zellen zwischen den beiderlei Anlagen vor, welche man eventuell als wandernde Elemente ansehen könnte. Erst nachträglich stellt sich die Verbindung auf zwei Wegen her, nämlich: durch das Auftreten erstens der Aortenzellen des Kopfes und zweitens derjenigen Zellen, welche den distalen Teil der Mandibulararterien bilden. Sind einmal diese Gefäßzellenstraßen angelegt, dann kann von gegnerischer Seite der Einwand gemacht werden, dass auf ihnen eine Einwanderung von Elementen gegen den Vorderkopf stattfinde. Vorher aber ist meines Erachtens ein solcher Einwand ausgeschlossen, denn wären wandernde Zellen vorhanden, so müsste es doch gelingen, wenigstens einige derselben auf ihrem Wege anzutreffen.

Für die selbständige Entstehung der Gefäßanlagen im Vorderkopf spricht auch die weitere Entwicklung derselben, das Auftreten des Lumens. Das letztere erscheint zuerst im proximalen Abschnitt der Mandibulargefäße, am vordern Umfang der Kopfdarmhöhle, da, wo die Gefäße später zum Sinus konfluieren; erst nachträglich entsteht es im übrigen Teil der Mandibulargefäße und in den Kopfaorten. An jener Stelle treten auch die Gefäßzellen in großer Anzahl auf, und es bilden sich alsbald zwei mächtige Gefäße aus, welche den übrigen Teil der Mandibulararterien und die Kopfaorta an Umfang übertreffen und darauf zu dem erwähnten Sinus verschmelzen.

Der beschriebene vor dem Kiemendarm gelegene embryonale Kopf-Sinus der Selachier, welcher aus der Vereinigung zweier auffallend weiter Abschnitte der ersten Aortenbogen hervorgeht, erinnert an eine Form des Gefäßsystems, die sich bei *Amphioxus* dauernd erhalten hat. Schon Joh. Müller beschreibt für dieses Tier zwei „herzartige“ pulsierende Aortenbogen, welche als Fortsetzung des ventralen Längsstammes („Mittelherz“ Joh. Müller's) am vordern Umfang der Kiemenhöhle zu den Aorten verlaufen. Diese Beschrei-

bung hat Langerhans dahin ergänzt, dass das ventrale Kiemengefäß „vorn unmittelbar vor der ersten Kiemenspalte sich sehr stark erweitert und hier ein großes sinuöses, aber plattes Gefäß oder Herz bildet . . . . . den weitesten Abschnitt des ganzen Gefäßsystems“. Auch dieses Herz kontrahiert sich, wie Langerhans weiter angibt, und setzt sich fort in einen sehr weiten, gleichfalls sinuösen, rechts verlaufenden Aortenbogen. Eigne Beobachtungen über die Gefäßanordnung bei *Amphioxus* stehen mir nicht zu gebote, und auf grund der vorliegenden Beschreibungen allein wage ich eine bestimmte Vergleichung noch nicht durchzuführen; diese Verhältnisse bedürfen bei *Amphioxus*, wie Wiedersheim mit Recht bemerkt, „einer weitern, womöglich durch Injektion unterstützten Untersuchung“. Für einen Vergleich wäre es namentlich auch wünschenswert, die Entwicklung dieser Gefäßanlage bei *Amphioxus* nur einigermaßen zu kennen. Noch möchte ich bemerken, dass in dem Abschnitt des Mesoblast, welcher den spätern Sinus umschließt, der Hohlraum der Leibeshöhle auffallend frühzeitig erscheint, lange bevor die eigentliche Perikardialhöhle auftritt. Das ist um so auffallender, als der Mesoblast grade in jenem proximalen Teile des Kopfes sich relativ spät vom Entoblast abgetrennt hat.

Im Voranstehenden wurde gezeigt, dass die Endothelzellen für die ersten großen Gefäßbahnen im Kopf und Rumpf des Embryo aus zwei verschiedenen Quellen hervorgehen, aus dem Entoblast der Darmwandung und dem den Darm umhüllenden Mesoblast. Im Bereich des Mesoblast hinwiederum lässt sich ein Austritt von gefäßbildenden Zellen („Gefäßzellen“) sowohl aus den Somiten als namentlich aus dem unsegmentierten ventralen Mesoblast (Seitenplatten) verfolgen; soweit der letztere durch die Leibeshöhle in 2 Blätter gespalten ist, stellt nur das eine derselben, das viscerale, den Mutterboden jener Gefäßzellen dar.

Dieser zweifache Ursprung der Gefäßzellen hat, wie ich schon am Schlusse meines vorjährigen Vortrages bemerkte, im Grunde nichts Befremdliches. Es muss vielmehr als der einfachste und natürlichste Entwicklungsprozess erscheinen, wenn die beiden Blätter, welche die ersten Gefäße umgrenzen, auch das Material für deren Wandung abgeben. Man darf sich dabei freilich nicht vorstellen, dass etwa der Entoblast die eine, ihm anliegende, der Mesoblast die gegenüberstehende Gefäßwand bilden. Eine so regelmäßige Anordnung existiert nicht und wird auch kaum erwartet werden dürfen, wenn man phylogenetisch die Gefäße von Mesenchymzellen ableitet, welche vereinzelt die umgebenden Blätter verlassen. Wie es kommt, dass an der einen Stelle des Embryonalkörpers (proximaler Abschnitt des Herzens) die Entoblastelemente in den Vordergrund treten, während an andern die mesoblastischen Bestandteile bedeutend überwiegen, darüber ließe sich

vielleicht durch nähere Untersuchungen einiger Aufschluss erhalten. An dieser Stelle muss darauf hingewiesen werden, dass grade in dem Mesoblastabschnitt des Mittelrumpfes, welcher eine so auffallende Menge von Gefäßzellen liefert, die letztern bis zu ihrem Austritt aus dem Keimblatt den Charakter indifferenter Furchungszellen tragen und daher als vom Dotter stammende Entoblastelemente aufgefasst werden können, welche im mittlern Blatt nur eine Zeit lang aufgespeichert sind. Diese Beobachtung könnte zu dem Versuch auffordern, sämtliche Gefäßzellen aus einheitlicher Quelle (aus dem Entoblast) abzuleiten. Eine solche Annahme würde aber vorläufig der realen Basis entbehren, denn an andern Stellen des Mesoblast bin ich bis jetzt nicht im stande die ausgetretenen Gefäßzellen histologisch von den übrigen Elementen des Mesoblast zu unterscheiden, und ich habe daher keine Veranlassung, sie nicht als echte Bestandteile dieses Blattes aufzufassen.

Die Frage, ob das Keimlager für die Gefäße des Embryo ausschließlich auf dem Nahrungsdotter zu suchen sei, lässt sich für das Selachier-Ei nach den eben mitgeteilten Untersuchungsresultaten mit Bestimmtheit verneinend beantworten. Dieser Thatsache gegenüber ist eine Erörterung darüber, ob neben den im Embryo entstandenen Gefäßzellen auch noch eingewanderte Elemente des Dotterblastoderms sich am Aufbau der Gefäße beteiligen, von mehr untergeordnetem Interesse. Für einen Teil der ersten Gefäßanlagen lässt sich eine solche Annahme, wie wir gesehen haben, zum mindesten sehr unwahrscheinlich machen, und was die übrigen anlangt, so finden sich an den verschiedensten Stellen derselben immer wieder die gleichen Bilder, welche auf eine lokale Entstehung der Gefäßzellen hinweisen, so dass die Einwanderung vom Dotter aus, wenn sie überhaupt existiert, schwerlich eine sehr wesentliche Rolle spielen dürfte. Die auf dem Nahrungsdotter sich bildenden Gefäßanlagen (deren Entstehung ich an früherer Stelle [22] ausführlich beschrieben habe) werden sonach in erster Linie, wenn nicht ausschließlich, in den Dienst der Dotterzirkulation treten.

Die Gefäßzellen erscheinen im Embryo, wie wir gesehen haben, immer nur da, wo später die Bildung von Endothelröhren stattfindet. Es lässt sich dies an allen Abschnitten der ersten Gefäßbahnen im Körper verfolgen, allerdings nicht überall mit der gleichen Sicherheit. Im Mittelrumpf z. B., wo im Zusammenhang mit den mächtigen Subintestinalvenen sich zahlreiche Ringgefäße und im Zusammenhange mit diesen wieder die Aorten anlegen, treten von Anfang an die Gefäßzellen im gesamten Umfang des Darms in unregelmäßiger Weise auf. Die Verteilung der Gefäßzellen entspricht demnach auch hier im allgemeinen zwar völlig der Anordnung der spätern Gefäßbahnen dieser Region, im einzelnen aber lassen sich die ersten Zellenketten

hier nicht mit den Gefäßen der spätern Stadien identifizieren infolge der Massenentwicklung dieser Anlagen. Dies ist dagegen überall da möglich, wo die Ringgefäße fehlen oder wo sie später auftreten, da man hier nur mit den beiden Längsbahnen oder eine Zeit lang sogar nur mit der einen derselben zu rechnen hat. Wenn nun an solchen Orten die Gefäßanlagen überdies anfänglich sehr zellenarm sind (wie z. B. der distale Abschnitt der Mandibulargefäße oder die Subintestinalvenen im Bereich der Kloake), dann kann man durch die einzelnen Entwicklungsstadien deutlich verfolgen, dass die Gefäßzellen eben nur da zu finden sind, und zwar immer genau an derselben Stelle, an welcher sie bald darauf zum Endothelrohr sich ordnen. Diese Uebereinstimmung in der Verteilung der gefäßbildenden Zellen mit der Anordnung der fertigen Gefäße weist zunächst darauf hin, dass Wanderungen jener Zellen innerhalb des Embryo, soweit sie überhaupt stattfinden, im allgemeinen wahrscheinlich auf jenen vorgezeichneten Bahnen vor sich gehen, welche dem Verlauf der spätern Gefäße entsprechen. Wäre dies nicht der Fall, so müsste man eben überall zwischen der Darmwand und dem Mesoblast wandernde Zellen in unregelmäßiger Verteilung vorfinden.

Inwieweit überhaupt solche Wanderungen der Gefäßzellen innerhalb des Embryo vorkommen, darüber lässt sich durch die Schnittmethode allein — wie zur Vermeidung von Missverständnissen betont werden mag — ein sicheres Urteil nicht gewinnen. Wenn man aber bei der Anlage der ersten großen Gefäßstämme des Embryo Bilder findet, welche einen Austritt der Zellen aus den benachbarten Blättern an genau demselben Orte zeigen, an welchem bald darauf das fertige Endothelrohr auftritt, und wenn man eine solche Reihenfolge der Erscheinungen an den verschiedensten Stellen des Embryo verfolgen kann, so wird man mehr zu der Ansicht neigen, dass jene Gefäße lokal entstehen, als dass ihre Zellen erst, nachdem sie weite Wanderungen zurückgelegt haben, sich zum Endothelrohr konstituieren. Um ein Beispiel zu wählen: es lösen sich von der proximalen Wand des Vorderdarms Zellenketten von den umgebenden Geweben ab an der Stelle, wo der proximale Abschnitt der Mandibulargefäße und später, durch deren Vereinigung, der Kopfsinus entsteht. Wenn man nun bald darauf an eben dieser Stelle die gleich beschaffenen Elemente in Gestalt von hohlen Endothelschlingen antrifft, soll man da annehmen, jene ersten Zellen hätten ihren Platz verlassen und andern Zellen eingeräumt, welche auf dem Weg der Aorten oder des ventralen Abschnitts der Mandibulargefäße hereingewandert sind? Und warum wählen alsdann die einwandernden Zellen ausschließlich diese beiden schmalen Wege, da dieselben doch nicht durch präformierte Spalträume vorgezeichnet sind? Kurz man sieht sich dieser Wanderungstheorie gegenüber vor eine Reihe von Annahmen gestellt, die nach unsern heutigen Kenntnissen mindestens unwahrscheinlich sind.

Auch eine Erwägung mehr allgemeiner Natur kommt hier in betracht. Es ist, wieder nach dem Stand unserer jetzigen Kenntnisse, schwieriger zu verstehen, dass die typischen, trotz aller individuellen Variationen sich streng vererbenden, Formen der Gefäße sich aus frei wandernden, aus weiter Entfernung herkommenden Zellen aufbauen sollen, als dass sie sich wie die andern Systeme durch Differenzierung in loco entwickeln infolge bestimmter, durch die Vererbung vermittelter, Richtungen der Zellteilungen.

Ich will damit nicht etwa den gefäßbildenden Zellen die Eigenschaft amöboider Bewegung absprechen, die durch die Beobachtungen lebender Objekte festgestellt ist, und auf welche ihre Form, ihre oft sehr langen Ausläufer unzweideutig hinweisen. Grade der Besitz der letztern befähigt aber diese Zellen, sich von dem Ort ihrer Entstehung selbst auf beträchtliche Strecken zu entfernen, ohne zunächst den Zusammenhang mit dem Mutterboden aufzugeben. Treten nun vollends solche Zellen in Ketten aus, welche sich nachträglich noch weiter ausstrecken, so können die Gefäßzellen in ziemliche Entfernung (siehe oben die Entstehung der Ringgefäße) von ihrer Ursprungsstätte zu liegen kommen, und doch wird man ihre Entstehung trotz der unzweifelhaften Wanderung im Grunde noch als eine lokale bezeichnen dürfen. Der Punkt, auf den es hier ankommt, ist nur der, ob sich der Ursprung einzelner Gefäßabschnitte auf bestimmte, mehr oder weniger benachbarte Zellterritorien zurückführen lässt oder nicht. Die Beobachtungen am konservierten Material sprechen für die erstere Form der Gefäßbildung, doch müssen die Untersuchungen der lebenden Eier [1]), wenn möglich mit Kontrole durch Schnittpräparate, den Ausschlag geben.

Die mitgeteilten Beobachtungen beschränken sich auf die Entstehung der ersten großen Gefäßbahnen und lassen namentlich die Frage ganz unerörtert, wie die kleinen Seitenzweige sich bilden. In seiner eingangs zitierten Schrift sagt Rabl: „Die Beobachtung, dass bei den Amphibien die ersten Aortenbogen durch Auswachsen des Endothelsäckchens [Des Herzens. Der Verf.] entstehen, legt uns aber noch die Frage nahe, ob nicht vielleicht auch das Endothel aller andern Gefäße in letzter Instanz auf die Zellen des Endothelsäckchens zurückzuführen sei“. Für die ersten großen Gefäßbahnen der Selachier muss man eine solche Entstehung, wie aus der obigen Beschreibung hervorgeht, in Abrede stellen; ob aber sekundäre Seitenzweige durch Auswachsen jener primären Endothelröhren sich bilden, scheint mir allerdings sehr in Erwägung zu ziehen. Die primären Gefäße des Hyoid- und ersten

1) Es muss an dieser Stelle auf die verdienstvolle Arbeit Wenckebach's [23] hingewiesen werden. Manche Verhältnisse, die W. bei Knochenfischen fand, lassen sich aber nicht auf die Selachier übertragen, so z. B. die Herkunft des Herzendothels und ferner die Entstehung der Blutgefäße auf dem Dotter aus Mesodermzellen, welche vom Embryo ausgewandert sind.

Branchialbogens z. B. entstehen durch auswachsende Zipfel der Längsstämme (ob nur von den Aorten oder, wie es scheint, auch von der ventralen Längsbahn aus, lasse ich, da ich den Gegenstand nicht näher untersucht habe, vorläufig unentschieden); da nun die Endothelzellen der Gefäßschlingen häufig karyokinetische Teilungsbilder zeigen, so ist ein Wachstum auf grund des vorhandenen Materials jedenfalls anzunehmen. Es kommt daneben aber noch die zweite Möglichkeit in betracht (welche die erste natürlich nicht im geringsten ausschließt), dass bei der Bildung der Seitenäste neue Elemente zu den vorhandenen Anlagen sich zugesellen, seien es eingewanderte oder in loco abgespaltene Zellen. Bei der relativen Zellenarmut solcher Gefäße wird die Entscheidung schwierig sein, ob diese Art des Wachstums wirklich besteht. Deshalb möchte ich zum Schluss eine hieher gehörige Beobachtung mitteilen über die Entstehung der ersten (ventralen) Aortenäste im Bereiche der Vorniere. Ich habe bei *Torpedo* (Fig. 17) hier mehrfach verfolgen können, dass die Zellen der schon hohlen Aorta ventral mit andern Gefäßzellen resp. Zellenketten ununterbrochen zusammenhängen, deren Ausläufer in den Mesoblast führen und sich hier direkt in Zellen des letztern fortsetzen. Die so mit der Gefäßanlage verbundenen Mesoblastzellen trifft man nun in verschiedenen Stellungen an, entweder noch völlig in Reih und Glied mit den übrigen Mesoblastelementen, oder mehr oder weniger im Austritt begriffen. Solche Bilder lassen sich nicht wohl anders deuten, als dahin, dass die Gefäßanlage bei ihrem weitern Wachstum fortschreitend neue Elemente aus dem Mesoblast sich aneignet, gleichsam aus diesem Blatt herauszieht. Es liegt in diesem Falle nahe, anzunehmen, dass der Zusammenhang der Gefäßzellen mit den Mesoblastzellen sich nicht erst nachträglich hergestellt hat, sondern schon vorhanden war, als die erstern selbst noch dem Mesoblast angehörten. Es würde in solchem Falle eine austretende Mesoblastzelle eo ipso eine zweite mit ihr zusammenhängende, (die deshalb nicht die ihr unmittelbar benachbarte zu sein braucht), nach sich ziehen und diese wieder eine dritte. Auf diese Weise ließe sich ein Fortwachsen der Gefäßanlagen sehr wohl denken: ob es aber nur an der beschriebenen Stelle vorkommt, oder allgemeine Verbreitung besitzt, müssen weitere Untersuchungen lehren.

Was die übrigen Bindesubstanzen anlangt, so hat das Mesenchym, welches das Visceralrohr umgibt, wie wir gesehen haben, gleichfalls einen lokalen Ursprung: aus dem ventralen unsegmentierten Mesoblast. Das Mesenchym, welches Chorda und Neuralrohr einhüllt, entsteht in ganz entsprechender Weise aus einem weiter dorsal gelegenen Abschnitt des Mesoblast, aus der visceralen Somitenwand, wie übereinstimmend von Balfour, van Wijhe, Rabl [7] und mir angegeben wurde. Das erste Blut des Embryo dagegen wird bei Selachiern sicher auf dem Dotter gebildet. Man findet es

innerhalb des Embryo erst längere Zeit, nachdem es im Gefäßhof aufgetreten ist und zwar genau von dem Zeitpunkt ab, in welchem die großen Gefäßstämme hohl und mit den Dottergefäßen in offener Kommunikation sind. Vereinzelte embryonale Blutkörper sehe ich allerdings im Kopfsinus unmittelbar bevor der Herzschlauch und die Kopfaorten in ganzer Länge geöffnet sind, aber diese wenigen Zellen können sich leicht durch die engen Passagen der erwähnten Gefäßabschnitte durchgezwängt haben und geben vorläufig keine Veranlassung zu der Annahme, dass sie lokal entstanden sind. Es ist sonach neben dem Mesenchymkeim auf dem Nahrungsdotter noch ein zweiter Mesenchymkeim im Embryo selbst vorhanden, welcher sich durch den ganzen Körper ausbreitet, soweit der Mesoblast reicht. Doch hat der erstere dem letztern gegenüber die eine spezifische Funktion voraus, der alleinige Bildner des ersten embryonalen Blutes zu sein.

München, 5. Juli 1888.

Vor der zweiten Korrektur des Schlussabschnittes erhalte ich den Abdruck von Rabl's auf der Versammlung der anatomischen Gesellschaft zu Würzburg gehaltenen Vortrag „Ueber die Bildung des Mesoderms". Der Raum verbietet mir ein näheres Eingehen auf diese hochwichtigen Ausführungen, die ich persönlich mitanzuhören leider nicht in der Lage war infolge eines Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Neapel. Ich begnüge mich daher, an dieser Stelle darauf hinzuweisen, dass Rabl die das Visceralrohr umhüllende Bindesubstanz nebst der Darmmuskulatur auf die gleiche Quelle zurückführt wie ich: nämlich auf die Seitenplatten. Die Uebereinstimmung in der Ableitung der Sklerotome wurde von mir in diesem Aufsatz sowohl wie schon an früherer Stelle [20] erwähnt. Neben diesen beiden Gruppen des embryonalen Bindegewebes (die Rabl zweckmäßig als axiales und viscerales bezeichnet) nimmt Rabl noch eine 3. Abteilung, das dermale Bindegewebe an, welches er aus der parietalen Lamelle der Urwirbel und der Seitenplatten entstehen lässt. Auf diese 3. Gruppe des embryonalen Bindegewebes habe ich meine Untersuchungen nicht ausgedehnt.

München, 6. September 1888.

Ueber die Befruchtungserscheinungen bei den Dauereiern von Daphniden.

Von **A. Weismann** und **C. Ischikawa**.

In der vorletzten Nummer (12) dieser Zeitschrift findet sich ein von Herrn Dr. O. Zacharias verfasster Artikel „über partielle Befruchtung", in welchem über unsere unter diesem Titel veröffentlichten Beobachtungen[1]) an Daphniden-Eiern kurz berichtet wird.

1) „Berichte der naturf. Gesellschaft zu Freiburg i. Br.", Bd. IV; datiert vom 12. Dezember 1887 und vom 21. Mai 1888.

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. 417-430