

UEBER DIE
ENTSTEHUNG DES ENDOKARDEPITHELS
BEI DEN
REPTILIEN
VON

D^R. M. v. DAVIDOFF
IN VILLEFRANCHE-SUR-MER.

MIT TAFEL I.

Die Kenntniss der Abstammung eines Organes aus diesem oder jenem Keimblatte hat für theoretische Folgerungen eine grosse Bedeutung. Dieser Umstand hat es zu Stande gebracht, dass gerade diese Seite der Embryologie sich eines mächtigen Fortschrittes erfreut. Durch Bemühungen zahlreicher Forscher ist über die Herkunft, man kann wohl sagen der meisten Organe des Wirbelthierleibes Ueber-einstimmung der Ansichten erzielt worden, und wenn auch jetzt noch Kontroversen bestehen, so haben sie doch wenigstens den Vorzug erlangt, dass sie sich meistens auf untergeordnete Punkte beziehen.

Eine Ausnahme hiervon bilden alle Gewebe und Organe, welche mit Blut- und Lymphgefässen, mit Blut und blutbildenden Organen in Zusammenhang stehen. Selbst in Bezug auf die Herkunft der körperlichen Elemente des Blutes, ein Gegenstand, der so viele Autoren beschäftigt hat, sind die Ansichten noch immer getheilt. Dasselbe gilt auch für die Entstehung der inneren Gefäßhaut und des Endokardepithels.

Bei der Entwicklung der erwähnten Gewebe kommen ausschliesslich die beiden unteren Keimblätter in Betracht, und zwar die Splanchnopleura des Mesoblastes und der Entoblast. Dementsprechend zerfallen die Ansichten der Autoren in zwei Gruppen: die einen leiten alle diese Gebilde vom Mesoblast, die anderen vom Entoblast ab, und nur Wenige nehmen für sie eine gemischte Entstehung, aus den beiden erwähnten Keimblättern, an.

Was nun speciell die Herkunft des Endokards angeht, so wurde bis vor Kurzem allgemein angenommen, dass sein Epithel, ebenso wie das Myokard, aus dem Darmfaserblatt hervorgehe. Erst durch die Untersuchung von RABL (86) wurde die Aufmerksamkeit der Fachgenossen auf den Entoblast des Kopfdarmes gelenkt. Bei Embryonen von *Salamandra* zeigt, wie RABL mittheilt, die unmittelbar hinter den Mandibularbogen gelegene Region des Vorderdarmes eine in der ventralen Mittellinie gelegene Rinne. Es ist nun sehr wahrscheinlich, dass die Wände dieser Rinne in späteren Stadien sich in eine dreieckige Platte verwandeln, welche ihren Mutterboden verlässt und zwischen die beiden Hyoidbogen und die ventrale Darmwand zu liegen kommt. Bei noch weiter entwickelten Embryonen wird die Berührung mit dem Darm aufgegeben, und die erwähnte Platte befindet sich dann zwischen jenen Theilen

der Splanchnopleura eingebettet, aus welchen später die Herzmuskulatur und das viscerale Pericardium hervorgehen.

Die Untersuchung RABL's hat ausserdem gezeigt, dass die Anlage des Endocardiums bei den Amphibien eine unpaare ist, und daher alle Zustände, bei welchen das Organ sich paarig anlegt, wie es z. B. bei höheren Wirbeltieren erwiesener Maassen der Fall ist, von der unpaaren Anlage der Amphibien abgeleitet werden müssen.

Ueber den gleichen Gegenstand und ebenfalls bei den Amphibien arbeitete ein paar Jahre später SCHWINK (90, 91). Dieser konnte aber keine einzige Thatsache beobachten, welche auf eine Abstammung des Endokardepithels vom Vorderdarm und von der den letzteren umgebenden Splanchnopleura schliessen liess. Nach ihm entsteht das Endocardium nicht an Ort und Stelle, sondern erst im Anschlusse an die nach vorn wachsenden Dottervenen, deren innere Gefässhaut aus indifferent gebliebenen Elementen des Dotterentoblastes hervorgeht. Die Anlage des Endokards ist auch nach ihm von vornherein eine unpaare.

Kurz nach der oben angeführten Untersuchung von RABL erschien die Arbeit von P. MAYER (87) über die Entwicklung des Herzens und der grossen Gefässstämme bei den Selachiern. Obwohl P. MAYER die paarige Anlage des Endocardiums nicht gesehen, so hat er doch eine solche mit Erfolg wahrscheinlich zu machen gesucht. Nach ihm steht das Endocardium in kontinuirlichem Zusammenhang mit der V. sub-intestinalis, welche letztere aus den beiden mit einander verschmelzenden Hauptvenen hervorgeht. Für die Entscheidung der Frage, ob das Endocardium sich paarig oder unpaar anlegt, kommt also nur der Zeitpunkt in Betracht, an welchen sein erstes Erscheinen geknüpft ist. Das Epithel des Endokards, sowie auch das der Intima der Gefässe ist nach P. MAYER jedenfalls ein Produkt des mittleren Keimblattes, der Splanchnopleura.

Etwas anders gestalten sich die Resultate, zu welchen RÜCKERT (87, 88) bei seinen Untersuchungen an Selachierembryonen geführt wurde. Das Epithel des Endocardiums und der inneren Gefässhaut entsteht nach ihm theils aus dem Mesoblast, theils aus der ventralen Wand des Kopfdarmes. Zur Zeit, als der letztere noch mit dem Dotter in Verbindung steht, erscheinen zwischen ihm und der Splanchnopleura Zellen, welche später, nachdem der Darm sich vom Dotter abgeschnürt hat, ventral vom Darm zu liegen kommen und in die Bildung des Endokardepithels eingehen. Weiter kopfwärts gesellen sich zu diesen „Gefässzellen“ Elemente anderen Ursprungs. Hier sieht man an der ventralen Darmwand einen median gelegenen Längswulst, in welchem ein lebhafter Wucherungsprocess, verbunden mit zahlreichen Mitosen, vor sich geht. Die Zellen des Wulstes beginnen sich zu lockern, treiben Fortsätze und lösen sich von ihrem Mutterboden ab, wobei die ventrale Darmwandung merklich dünner wird. Die zuerst unregelmässigen, zwischen den Zellen gelegenen Hohlräume konfluiren mit einander und führen auf diese Weise zur Entstehung eines sich nach und nach, von hinten nach vorn entwickelnden einheitlichen Hohlraumes, der Herzhöhle. Von einer paarigen Anlage des Endokardiums hat

RÜCKERT ebenso wenig gesehen wie P. MAYER. Aber RÜCKERT vertritt den Standpunkt RABL's und meint, dass, wenn man auch eine derartige Entstehung des Endocardiums fände, darin noch kein Hinweis auf ein primäres Verhalten läge.

RABL (89), der nach P. MAYER und RÜCKERT die Herkunft des Endokardepithels bei den Selachiern zu ermitteln suchte, kam zu keinem bestimmten Resultate.

Im Gegensatz hierzu lieferte C. K. HOFEMANN (92, 93) sehr bestimmte Angaben über unseren Gegenstand. Das Epithel der inneren Gefäßhaut und des Endokards gehen aus der ventralen Wand des Darmes hervor, deren Zellen sich zuerst in „Hämenchymzellen“ umwandeln. Die Herzanlage ist eine ausgesprochene, bilaterale, aber asymmetrische Ausstülpnung der Urdarmwand. In einem gewissen Stadium stehen Herz- und Urdarmhöhle in freier Kommunikation; die grössere linke Herzhöhle verbindet sich durch eine grosse, die kleinere rechte durch eine kleine Oeffnung mit dem Urdarme.

So präzise HOFFMANN's Angaben auch lauteten, so erweckten sie dennoch kein Vertrauen bei denjenigen Forschern, welche sich mit dem gleichen Gegenstand bei den Selachiern beschäftigten. So hat P. MAYER (93), auf Grund erneuter Untersuchungen nachzuweisen versucht, dass HOFFMANN schlecht konservirte Objekte vorgelegen haben, dass der Zusammenhang des Darmlumens mit der Herzhöhle sich auf Zerrungen und Risse der Darmwand zurückführen lässt. Im Anschluss an einen von SOBOTTA (94) gehaltenen Vortrag, in dem dieser Forscher Herz und Gefässe aus dem Mesoblast ableitet, äusserst sich RABL (94, 1) dahin, dass das „Endothellsäckchen“ des Herzens in keiner Beziehung zu der auch bei den Selachiern vorhandenen Rinne an der ventralen Darmwand steht. Dasselbe entwickelt sich höchst wahrscheinlich aus der Splanchnopleura. Mit P. MAYER (93) stimmt RABL darin überein, dass die den Untersuchungen von HOFFMANN zu Grunde gelegten Präparate ganz unvollkommen waren. Den Ausführungen von SOBOTTA (94) schloss sich auch ZIEGLER (94) an, der schon früher die Entstehung des Blutes und der Gefässe aus dem Mesoblast bei den Wirbeltieren zum Gegenstand einer theoretischen Erörterung machte.

Schon diese kurze, nur die Arbeiten neueren Datums berücksichtigende Litteraturübersicht zeigt, wie weit unsere Kenntnisse der Entstehung des Endokardepithels davon entfernt sind, befriedigende zu sein. Nicht allein schwanken die Ansichten der Forscher darin, aus welchem Keimblatte das Endocardium hergeleitet werden soll, sondern auch die Anschauung, dass beide Keimblätter an seiner Bildung sich betheiligen, ist durch RÜCKERT vertreten. Daher ist die Arbeit des letzteren Forschers sowohl von der einen als auch von der anderen Gruppe der Autoren als Beleg für ihre Ansichten ins Feld geführt worden. Für die Entscheidung der uns beschäftigenden Frage sind Angaben nöthig, welche die Herkunft des Endokardepithels aus diesem oder jenem Keimblatte vollkommen sicher stellen, und es ist zunächst gleichgültig, von welcher Gruppe der Vertebraten sie herrühren. Denn ist einmal die Ursprungsstätte des Endokards erwiesen, so darf man, wie ich glaube, mit Generalisirungen nicht zu furchtsam vorgehen, da es nicht anzunehmen ist, dass dasselbe

Organ das eine Mal aus dem Mesoblast, das andere Mal aus der ventralen Wand des Vorderdarms entstehen wird.

Im Sommer 1895 hatte ich Gelegenheit, mir einiges embryologische Material von Reptilien zu sammeln. Hierzu ist Villefranche-sur-mer (bei Nizza) ein sehr geeigneter Ort. *Lacerta muralis* Laur. kommt hier in grossen Massen vor, ebenso *Ascalabotes fascicularis* Daud. (Gecko), häufig auch *Hemidactylus verruculatus* Cuv. Für embryologische Untersuchungen kann ich *Ascalabotes* warm empfehlen, ein Objekt, welches schon WILL (92) zu umfangreichen Arbeiten über die Gastrulation gedient hat. In der zoologischen Station zu Villefranche fand ich alles Nöthige, um an Ort und Stelle zu konserviren und zu schneiden, wofür ich dem Direktor dieser Anstalt, Professor A. KOROTNEFF in Kiew, meinen Dank abstatte.

Für die Fixirung meiner Objekte bediente ich mich zweier Flüssigkeiten: 1) einer gesättigten Sublimatlösung in destill. Wasser, der ich 5% Eisessig zufügte, ein Reagens, welches OPPEL (92) bei seinen Studien über die Befruchtung des Reptilieneies benutzt hat, und 2) der Sublimat-Pikrinsäurelösung nach RABL (94, 2). Nach beiden Reagentien wurde von einer Auswaschung in Wasser Abstand genommen. Die Objekte kamen direkt in schwachen Alkohol, der sehr behutsam verstärkt wurde. Beide Flüssigkeiten lieferten ungefähr dasselbe, und wenn man nach Sublimat-Eisessig vorsichtig in stärkeren Spiritus überträgt, so schrumpfen die Objekte ebenso wenig wie nach der RABL'schen Flüssigkeit, färben sich aber in Borax-Karmin noch besser, wobei die Präparate auch durchsichtiger bleiben, ein Vorzug, der bei einer Untersuchung von mehreren über einander liegenden Zellenlagen nicht zu unterschätzen ist.

Die Herkunft des Endokardepithels der Sauropsiden ist noch nicht völlig sicher gestellt. Die wenigen diesbezüglichen Arbeiten werde ich im Laufe meiner Darstellung berücksichtigen.

Ich will zunächst eine Querschnittserie von einem *Ascalabotes*-Embryo von 1,6 mm Länge, mit 6—7 Urwirbeln vorführen. Bei der Betrachtung der Herzregion wollen wir an einer Stelle beginnen, welche unmittelbar hinter derselben liegt und dadurch gekennzeichnet ist, dass der Kopfdarm noch frei an der Oberfläche des Dotters ausmündet. In den weiter vorn gelegenen Schnitten beginnt der Darm durch Zusammenrücken seiner seitlichen Wände sich vom Dotter abzuschliessen. Wir befinden uns also in der Region der sogenannten vorderen Darmpforte.

Der Schnitt, welchem Fig. 1 entnommen ist, trifft den Embryo an der Stelle, an welcher das Darmlumen mit dem Dotter noch in Verbindung steht. Schon am nächst vorderen Schnitte ist die Darmhöhle gegen den Dotter abgeschlossen. In Fig. 1, sowie in allen folgenden Figuren ist nur der mittlere ventrale Theil der Querschnitte abgebildet. Denkt man sich das Darmlumen der Fig. 1 (*Kd*) nach oben (dorsal) vervollständigt, so würde dasselbe sich als ein umgekehrt flaschenförmiges ergeben. Es verschmälert sich nach unten (ventral) und gestaltet sich schliesslich (auf dem Querschnitte) zu einem engen Kanal, der, sich etwas erweiternd, in die mit Eiweiss gefüllte Dotterhöhle ausmündet. Die dicken Wände des Darms bestehen

aus langen und schmalen Zellen, deren Kerne in verschiedenen Höhen der Schicht liegen und vielfach in Mitosen getroffen werden, wobei die Längsachse der letzteren stets senkrecht zur Oberfläche des Epithels gestellt ist. Bis zur ventralen Ausmündung des Darmes bleiben seine Seitenwände annähernd gleich stark und erst an der Stelle, an welcher sie in das einschichtige, aus platten Zellen bestehende Entoblast der *Area pellucida* (Fig. 1 *Ebl*) übergehen, verschmälern sie sich allmählich, so dass der Uebergang sich zu einem kontinuirlichen gestaltet. Die Splanchnopleura (Fig. 1 und ff. *Sp*) liegt den Seitenwänden des Darmes nicht direkt an: zwischen beiden bleibt fast überall ein mehr oder weniger breiter Zwischenraum erhalten, durch welchen oft lange, sich manchmal theilende Fortsätze der Mesoblastzellen hindurchziehen. Einzelne derselben erstrecken sich bis zur Darmwandung und scheinen sich an dieselbe anzulegen, wobei die seitliche Grenze der Darmwand immer eine durchaus scharfe bleibt. Dem geschilderten Verhalten gemäss, ist der innere, dem Darme zugewendete Rand der Splanchnopleura ausgezackt, ein Zustand, der nach unten zu sich allmählich ändert, so dass an Stellen, an welchen sie sich zur Seite wendet und über dem Entoblast des hellen Fruchthofes liegt, ihr innerer bez. unterer (ventraler) Rand völlig glatt erscheint und sich als solcher in das Blastoderm fortsetzt.

Vier Schnitte weiter vorn, Fig. 2, haben sich die Verhältnisse etwas geändert. An Stelle des das Darmlumen mit dem Dotter verbindenden Kanales befindet sich ein solider Zellenstrang, den wir als „Verbindungsstrang“ bezeichnen wollen (*Vs*). Die Zellen des letzteren liegen dicht an einander, und nirgends sind zwischen ihnen Lücken wahrzunehmen. Wir befinden uns hier an einer Stelle, an welcher die Abschnürung des Vorderdarmes vom ausserembryonalen Entoblast eben im Begriff ist, sich zu vollziehen.

Zur Seite des Verbindungsstranges, zwischen ihm und der Splanchnopleura sieht man rechts und links Zellen eingelagert, welche alle Charaktere frei gewordener Mesoblastzellen angenommen, d. h. solcher Zellen, die sich aus ihrem epithelialen Verbande losgelöst haben und zu Mesenchymzellen geworden sind. Im Hinblick auf die spätere Aufgabe dieser Elemente können wir sie mit RÜCKERT (88) als Gefässzellen bezeichnen (vergl. Fig. 2 und ff., *Ee* und *Gz*). Sie sind gruppenweise gelagert (bei *Ee*), bilden lange Züge (bei *Gz*), und manche von ihnen zeigen Fortsätze.

Die Schnitte dieser Serie sind nicht völlig symmetrisch ausgefallen. Diesem Umstände ist es wohl zuzuschreiben, dass auf der rechten Seite der Fig. 2 die Gefässzellen (*Ee* und *Gz*) zahlreicher vertreten sind und am Verbindungsstrang (*Vs*) weiter dorsalwärts reichen als auf der linken Seite. Ein fernerer Unterschied besteht noch darin, dass auf der rechten Seite der Figur die Gruppe der Gefässzellen sich auf eine zwischen Entoblast und Splanchnopleura gelegene Zellenreihe (Fig. 2 *Gz*) fortsetzt, welche lateral sich ziemlich weit verfolgen lässt, dann aber spurlos verschwindet. Die Zellen sind hier sehr flach und nur da, wo der Kern gelegen ist, erlangen sie eine gewisse Dicke. Hierbei liegen sie derart, dass ihre Längsachse zu

der der Zellen der Splanchnopleura senkrecht steht. Zwischen Entoblast und Splanchnopleura bilden sie eine besondere selbstständige Zellenschicht, welche wir als intermediäre Gefäßzellenlage bezeichnen wollen (vergl. *Gz* in den Figuren). Auf der linken Seite der Fig. 2 ist eine solche Zellenschicht nicht vorhanden. Hier hängt die Gruppe der Gefäßzellen (*Ee*) direkt mit der Splanchnopleura zusammen, senkt sich in dieselbe ein. Auch findet sich auf der linken Seite der Fig. 2 nicht wie auf der rechten, ein von Gefäßzellen umgrenztes Lumen (bei *Ee*).

Die Schnitte, welche zwischen den in Fig. 1 und 2 abgebildeten liegen (3 an Zahl), bieten insofern Interesse, als in ihnen zwischen Entoblast und Splanchnopleura vereinzelt Zellen auftreten, welche ihrer Lage und Beschaffenheit nach zu den Gefäßzellen zu rechnen sind. Zu grösseren Anhäufungen, wie es in Fig. 2 der Fall ist, kommt es jedoch noch nicht, obwohl ihre Zahl von hinten nach vorn mit jedem Schnitte zunimmt. Man sieht hier Bilder, welche jenen ähnlich sind, die GASSER (77) von einem Hühnerembryo mit ca. 6 Urwirbeln darstellt. Zwischen Darmrinne und Splanchnopleura zeichnet dieser Autor vereinzelte, lang ausgezogene Zellen, welche unseren intermediären Gefäßzellen in allen Beziehungen gleichen (man betrachte die Figuren auf Taf. XXVI von GASSER). Ebensolche Zellen bildet auch RÜCKERT (88) in seiner Fig. 1 *ab*.

Wenden wir uns zur Betrachtung der Schnitte, welche weiter vorn als Fig. 2 gelegen sind, so gewährt schon der nächstfolgende Schnitt (Fig. 3) einiges Interesse. Der Zusammenhang zwischen den Elementen des Darms und dem Entoblast ist gelöst. Beide Bildungen senden aber einander kielförmige, zellige Fortsätze entgegen, an deren Spitzen eine scheinbare Auflockerung im Gefüge der Zellen vorhanden ist. Betrachtet man solche Stellen, so könnte man versucht sein, an eine Auflösung der ventralen Darmwand in ihre Elemente zu denken, namentlich wenn man Schnitte vor sich hat, welche den Embryo nicht völlig senkrecht zu seiner Längsachse treffen und eine solche Auflösung noch in viel höherem Maasse vortäuschen, als es in Fig. 3 der Fall ist. Giebt man sich dieser Täuschung hin, so liegt Nichts näher, als eine Vermischung der Elemente des Darmentoblastes mit Gefäßzellen anzunehmen. Dies ist aber sicher nicht der Fall. Bei der Loslösung des Vorderdarmes vom Entoblast geht der Process langsam von hinten nach vorn von Statten und erstreckt sich demgemäß auf eine Reihenfolge von Schnitten. Nachdem der gewebliche Zusammenhang beider Organe gelöst ist, bleiben an jedem von ihnen Spuren erhalten, welche auf eine ursprüngliche Zusammengehörigkeit Beider hinweisen: es erscheinen eine Zeit lang beide Bildungen gegen einander gekielt, wie in Fig. 3; man kann zwischen den beiden Kielen einzeln oder gruppenweise gelegene Zellen treffen, deren Zusammenhang mit dem Darm oder mit dem Entoblast des hellen Fruchthofes oft erst an einem weiten, vorn oder hinten gelegenen Schnitte deutlich zu Tage tritt. Jedenfalls haben die Charaktere solcher Zellen oder Zellgruppen nichts Gemeinsames mit Gefäßzellen: sie sind starr und eckig und werden schliesslich, beim Abschluss des ganzen Vorganges, entweder in den Darm oder in den Entoblast einbezogen. So lange man sich in der Region der Ablösung des Darms vom Entoblast befindet,

erscheint der ventrale Theil des ersteren gekielt, enthält eine Rinne und seine ventrale Grenzlinie ist, an Schnitten unregelmässig, ausgezackt. Dass die uns beschäftigende Region bei verschiedenen Thieren über längere oder kürzere Strecken sich zu gleicher Zeit ausdehnen kann, ist wohl anzunehmen.

Jedenfalls ist bei *Ascalabotes* 3 Schnitte weiter vorn als Fig. 3 jede Spur des Ablösungsvorganges des Darmes verschwunden (Fig. 4). Darm und Entoblast zeigen völlig glatte Umrisse. Zwischen Beiden liegt ein ansehnlicher Raum, in welchem die beiderseitigen, aus Gefässzellen bestehenden Anlagen zusammengetroffen sind und einen von mehreren Lücken durchsetzten Zellenhaufen, die Anlage des Endokardepithels, darstellen (Fig. 4 *Ee*).

Es ist nicht zu entscheiden, ob in diesem Zellenkomplex (*Ee*) eine bilaterale Anordnung der Elemente vorhanden ist oder nicht. Die nicht völlig symmetrische Richtung der Schnitte mag dazu beigetragen haben, dass gerade diese Eigenschaft der Anlage nicht deutlich zu Tage tritt. Ich habe aber auch an anderen, in dieser Beziehung besser gelungenen Querschnittserien Nichts von einer Paarigkeit dieses Theiles der Herzanlage gesehen. Die strenge Symmetrie, welche von vielen Forschern bei der Herzanlage des gleichen Stadiums beim Hühnchen beobachtet und abgebildet wurde, existirt also bei *Ascalabotes* nicht. Nur im ventralen Theile kann man ihre paarige Entstehung noch dadurch erkennen, dass sie durch zwei divergirende Zellenstränge mit den rechts- und linksseitigen intermediären Gefässzellen in kontinuirlichem Zusammenhange steht.

Wie Fig. 4 zeigt, stehen die beiderseitigen Splanchnopleuren in ihrem ventralen Theile noch weit aus einander. Dies ändert sich jedoch sehr bald. Schon am zweiten Schnitte weiter vorn (Fig. 5) sieht man sie näher zusammenrücken und die Anlage des Endokardepithels an dieser Stelle beengen. Sie ist hier nur vermittelst eines soliden zelligen Stieles mit den intermediären Gefässzellen verbunden. Dass aber von Seiten der letzteren auch hier noch eine lebhafte Abgabe von Material an die Endokardanlage erfolgt, beweisen die häufigen Mitosen, welche man in diesen Zellen findet. Je weiter wir nach vorn schreiten, um so näher rücken die Splanchnopleuren unter der Herzanlage zusammen, bis sie schliesslich, 4 Schnitte weiter vorn, in der ventralen Mittellinie zusammentreffen (Fig. 6) und ein Mesocardium anterius darstellen. Hierdurch wird die Anlage des Endokardepithels von den intermediären Gefässzellen völlig gesondert und sich selbst überlassen. Ihr weiteres Wachsthum kann von nun an ausschliesslich durch Vermehrung ihrer Zellen vor sich gehen.

Die weiter vorn als der Schnitt Fig. 6 gelegenen Schnitte der Serie haben für die uns beschäftigende Frage keine Bedeutung mehr, weshalb ich von einer Schilderung derselben Abstand nehmen kann. Ich will nur noch erwähnen, dass das Mesocardium anterius sehr kurz ist; die beiderseitigen Pleuroperitonealhöhlen (Perikardialhöhlen) treten bald zusammen und verschmelzen zu einer einheitlichen Bildung.

Versuchen wir an der Hand der vorliegenden Thatsachen ein Bild der Entstehung des Endokardepithels zu entwerfen, so wäre zunächst zu betonen, dass

dasselbe nicht gleichzeitig in seiner ganzen Ausdehnung entsteht, sondern sich nach und nach, im Anschlusse an die Abschnürung des Kopfdarmes vom Dotter, von hinten nach vorn bildet. Seine Entwicklung kann also, ebenso wie die mancher anderen Organe, fast vollständig an einem und demselben Embryo eines passenden Stadiums verfolgt werden.

Das Erste, was wir in der hinteren Region der Anlage treffen, sind vereinzelte, zwischen Entoblast und Splanchnopleura symmetrisch gelegene spindelförmige Gefässzellen; die auf der rechten und linken Seite befindlichen Zellen sind anfangs durch die ganze Breite des noch nicht geschlossenen Kopfdarmes von einander getrennt. Weiter vorn, da wo die Seitenwände des Darmes zusammentreten und einen „Verbindungsstrang“ herstellen, sieht man die Gefässzellen von beiden Seiten her sich lebhaft theilen, der ventralen Medianlinie zustreben und jederseits am Verbindungsstrang dorsalwärts gleiten, um, auf diese Weise, einer zuerst paarigen Anlage des Endokardepithels den Ursprung geben. In dem Maasse, als die zwischen den beiden Anlagen gelegene entodermale Scheidewand (Verbindungsstrang) schwindet, vereinigen sie sich zu einem einheitlichen Gebilde, an dem seine ursprüngliche Duplicität nicht mehr zu erkennen ist. Der Zusammenhang mit den beiderseits gelegenen intermediären Gefässzellen erhält sich auch, nachdem der Vorderdarm völlig selbstständig geworden ist. Erst noch weiter vorn wird derselbe gelöst, und zwar dadurch, dass die beiden Splanchnopleuren ventral zusammenstossen und ein kurzes Mesocardium anterius herstellen. Die Herkunft der Gefässzellen, sowie des aus ihnen entstehenden Endokardepithels lässt sich an unserer Serie ebenfalls demonstrieren. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass der Mutterboden dieser Zellen die Splanchnopleura ist; an vielen Stellen sieht man nicht allein einen Zusammenhang zwischen Beiden, sondern sieht geradezu, wie die Zellen der Splanchnopleura, sich theilend, Gefässzellen aus sich hervorgehen lassen. Ich verweise hierfür auf die linke Seite der Figg. 2, 3 und 5. Dafür, dass in der vorderen Region der Anlage des Endokardepithels sich zu ihr noch Elemente der ventralen Wand des Kopfdarmes hinzugesellen, fand ich an meinen Präparaten gar keine Belege.

Wenn wir über die Herkunft der Gefässzellen und über die Art und Weise der Einstellung des Endokardepithels schon aus der angeführten Serie genügend sichere Schlüsse ziehen können, so bleibt doch noch manche Frage ungelöst. Zwei derselben beanspruchen ein besonderes Interesse: 1) ist die Entstehung der Gefässzellen an eine bestimmte Stelle der Splanchnopleura gebunden oder nicht; 2) ist die erste Anlage des Endokardepithels eine solide, aus epithelial angeordneten Zellen bestehende, oder tritt sie von vornherein als ein Komplex von locker verbundenen Gefässzellen auf.

Die Antwort auf beide Fragen kann nur eine Untersuchung jüngerer Embryonen geben. Wir wollen desshalb zwei Querschnitte aus der Herzregion eines Embryos von *Ascalabotes* von 1,4 mm Länge mit 4—5 Urwirbeln in's Auge fassen.

Der Schnitt Fig. 7 trifft den Embryo an der Stelle, an welcher das Lumen des Kopfdarmes vom Dotter bereits getrennt ist, aber Darm und Entoblast hängen

noch durch einen Verbindungsstrang zusammen. Das Bild ist im Ganzen dem der Fig. 2 sehr ähnlich, nur sind die Elemente etwas grösser, und die noch paarige Anlage des Endokardepithels ist wesentlich anders beschaffen als dort. Die die Seitenwände des eigentlichen Darmes umgebende Splanchnopleura ist ziemlich dünn, hat ungefähr den gleichen Durchmesser wie in den vorigen Figuren. Ventralwärts aber verdickt sie sich sehr bedeutend und bildet einen dicken Wulst, den wir als Gefässwulst (*Gw*) bezeichnen wollen. Derselbe buchtet sich in die Leibeshöhle vor und geht unvermittelt in die dünne, den Entoblast des hellen Fruchthofes überziehende Splanchnopleura über. Vom ventralen und medialen Theile jedes der Gefässwülste (wir fassen hauptsächlich die rechte Seite der Fig. 7 in's Auge) geht eine Zellenproliferation aus, welche zur Bildung völlig solider, aus epithelial angeordneten Zellen bestehenden Anlagen des Endokards führt (*Ee*).

Die hinter dem Schnitt Fig. 7 gelegenen Schritte zeigen, wie diese Anlagen nach hinten zu allmählich verstreichen. Die Zahl der sie zusammensetzenden Elemente nimmt ab, bis schliesslich am vierten hinteren Schnitte, an welchem das Darmlumen bereits mit dem Dotter kommunicirt, gar keine Zellen zwischen Entoblast und Splanchnopleura zu finden sind. Auch die Gefässwülste nehmen an Umfang ab, erstrecken sich jedoch weiter nach hinten als die Herzanlage dieses Embryos. Es ist demnach anzunehmen, dass der Schnitt Fig. 7 die Herzregion noch weit vorn trifft, dass ferner in dem Maasse, als diese Region sich weiter nach hinten ausdehnt, die in Fig. 7 abgebildeten Zustände ebenfalls nach hinten rücken, bis sie die hinterste Grenze der Herzanlage erreichen. Obwohl also die Schritte der Figg. 7 und 2 einander sehr ähnlich aussehen, müssen sie doch von verschiedenen Regionen der Herzanlage herstammen; der Schnitt Fig. 7 liegt weiter vorn, der der Fig. 2 weiter hinten.

Am nächst folgenden, vor dem der Fig. 7 entsprechenden Schritte (Fig. 8) sind Kopfdarm und Entoblast von einander geschieden, und der Raum zwischen Beiden ist, wie in der vorigen Serie, von der Anlage des Endokardepithels eingenommen. Oben (dorsal) und unten theilt sich diese Anlage gabelförmig, und nur in der Mitte scheinen ihre beiden Theile ihre Selbstständigkeit verloren zu haben. Die beiden oberen Schenkel umfassen den ventralen Rand des Darmes, die unteren verbinden sich jeder mit der Splanchnopleura seiner Seite an derselben Stelle wie in der Fig. 7. An den entsprechend gelegenen Mitosen sieht man, dass von Seiten der Splanchnopleuren immerwährend Material an die Anlage des Endokards abgegeben wird.

Weiter vorn als der Schnitt Fig. 8 wiederholen sich die Zustände annähernd in derselben Weise wie in der zuerst betrachteten Serie, nur mit dem wesentlichen Unterschiede, dass die Herzregion hier nur noch an einigen wenigen Schnitten getroffen wird, ein Verhältniss, welches mit der oben ausgesprochenen Vermuthung, dass der Schnitt Fig. 7 die Herzregion weit vorn trifft, in völligem Einklang steht. Nachdem die beiden Splanchnopleuren zusammengetreten sind, wird die Anlage des Endokardepithels bei diesem Embryo nur durch eine sehr geringe Anzahl von dicht gedrängten und fortsatzlosen Zellen (auf dem Querschnitt nur 5—6 Zellen)

repräsentirt. Um eine Anlage von der Beschaffenheit der Fig. 6 (*Ee*) hervorgehen zu lassen, müssen diese Zellen sich bedenkend vermehren und verändern.

Die Untersuchung des jüngeren Embryos hat also auf die beiden vorhin aufgeworfenen Fragen eine positive Antwort gegeben: die erste Anlage des Endokardepithels ist eine solide, aus epithelial angeordneten Zellen bestehende. Ihre Ursprungsstätte ist eine durchaus lokalirte — es ist eine ventrale, im Winkel zwischen Vorderdarm und Entoblast des hellen Fruchthofes gelegene Verdickung der Splanchnopleura, welche wir als Gefässwulst bezeichneten. Von hier aus entwickeln sich auch die als intermediäre Gefässzellen bezeichneten Elemente.

Die Ausbildung des Herzlumens hat man sich mit BALFOUR (88, Bd. 2, p. 569) derart vorzustellen, dass innerhalb der zunächst soliden Anlage Spalträume auftreten, welche zur Auseinanderweichung der Zellen und zur Fortsatzbildung von Seiten derselben führen (vergl. Fig. 2—6). Aus einzelnen Spalträumen entsteht schliesslich die einheitliche Herzhöhle.

In Bezug auf die Frage nach der ursprünglich paarigen oder unpaaren Anlage des Endokards bei den Vertebraten, geben die geschilderten Präparate selbstverständlich noch keine entscheidende Antwort. Man kann sich aber sehr wohl denken, und dieses würde mit unseren Befunden völlig harmoniren, dass auch da, wo das Endokardepithel als solches von vornherein unpaar auftritt, dasselbe dennoch aus den Elementen der beiden Antimeren zusammengesetzt wird. Ich glaube mich nicht zu irren, wenn ich annahme, dass schon in frühen Stadien jede Embryonalhälfte die Elemente aller in der Mittellinie gelegener Organe enthält, und dass nur dadurch, dass diese Hälften gerade längs dieser Linie verwachsen, manche dieser Bildungen später unpaar werden. Wenn nun solche Organe erst in vorgerückten Stadien auftreten, so legen sie sich von vornherein unpaar an, bestehen aber immer aus den Elementen der beiden Antimeren.

Ausser *Ascalabotes fascicularis* habe ich die Entstehung des Herzens auch bei *Lacerta muralis* und *Hemidactylus verruculosus* untersucht. Auf meine diesbezüglichen Präparate gehe ich hier nicht weiter ein, kann aber auf Grund derselben angeben, dass die Entstehung des Endokardepithels bei den beiden letztgenannten Thieren sich im Wesentlichen ebenso verhält wie *Ascalabotes*. Demgemäss stimme ich JUNGLÖW (89, 92) vollkommen bei, wenn er HOFFMANN (84) gegenüber die symmetrische Anlage des Herzens bei *Lacerta agilis* betont.

Villefranche-sur-mer (Alpes maritimes) im December 1895.

Litteratur-Verzeichniss.

- BALFOUR, FRANCIS M., **80**, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsch von B. VETTER. Jena.
- GASSER, E., **77**, Ueber die Entstehung des Herzens bei Vogelembryonen. in: Arch. Mikr. Anat., 14. Bd., p. 459—470, T. 16 und 17.
- HOFFMANN, C. K., **84**, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. in: Zeit. Wiss. Zool., 40. Bd., p. 214—246, T. 13 und 14.
- **92**, Ueber die Entstehung der endothelialen Anlage des Herzens und der Gefäße bei Hai-Embryonen (*Acanthias vulgaris*). in: Anat. Anzeiger, 7. Jahrg., p. 270—273, 3 Figg.
- **93**, Zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Blutgefäße bei den Selachiern. Ein Beitrag zur Kenntniß des unteren Keimblattes. in: Morph. Jahrb., 19. Bd., p. 592—648, 6 Fig., T. 22—25.
- JUNGLÖW, H., **89**, Ueber die Anlage des Herzens bei *Lacerta agilis*. in: Anat. Anzeiger, 4. Jahrg., p. 288.
- **92**, Ueber einige Entwicklungsvorgänge bei Reptilien-Embryonen. in: Anat. Hefte, 1. Abth., 1. Bd., p. 187—204, T. 21.
- MAYER, PAUL, **87**, Ueber die Entwicklung des Herzens und der grossen Gefässtämme bei den Selachiern. in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, 7. Bd., p. 338—370, T. 11 und 12.
- **93**, Ueber die ersten Stadien der Gefäße bei den Selachiern. in: Anat. Anzeiger, 9. Bd., p. 185—192.
- OPPEL, Alb., **92**, Die Befruchtung des Reptilieneies. in: Arch. Mikr. Anat., 39. Bd., p. 215—290, T. 9—12.
- RABL, CARL, **87**, Ueber die Bildung des Herzens der Amphibien. in: Morph. Jahrb., 12. Bd., p. 252—273, 2 Figg. T. 15 und 16.
- **89**, Theorie des Mesoderms. ibid. 15. Bd., p. 113—252, 9 Figg., T. 7—10.
- **94**, 1, [Diskussion zu KOPSCHE etc.]. in: Verh. D. Anat. Gesell. 8. Vers., p. 91.
- **94**, 2, Einiges über Methoden. in: Zeit. Wiss. Mikroskopie, 11. Bd., p. 164—172.
- RÜCKERT, J., **87**, Ueber den Ursprung des Herzendothels. in: Anat. Anzeiger, 2. Jahrg., p. 386—397.
- **88**, Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefässtamme bei Selachier-Embryonen. in: Biol. Centralbl., 8. Bd., p. 385—399, 417—430, 18 Figg.
- SCHWINK, F., **90**, Ueber die Entwicklung des Herzendothels der Amphibien. in: Anat. Anzeiger, 5. Jahrg., p. 207—213.
- **91**, Untersuchungen über die Entwicklung des Endothels und der Blutkörperchen der Amphibien. in: Morph. Jahrb., 17. Bd., p. 288—333, T. 17—19.
- SOBOTTA, J., **94**, Ueber Mesoderm-, Herz-, Gefäß- und Blutbildung bei Salmoniden. in: Verh. D. Anat. Ges., 8. Vers., p. 77—84, 91.
- WILL, L., **92**, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. 1. Die Anlage der Keimblätter beim Gecko (*Platydactylus facetaurus* Schreib.). in: Zool. Jahrb. Abth. Morph., 6. Bd., p. 1—160, 14 Figg., T. 1—11.
- ZIEGLER, H. E., **92**, Ueber die embryonale Anlage des Blutes bei den Wirbelthieren. in: Verh. D. Zool. Ges., 2. Vers., p. 18—30, 3 Figg.
- **94**, [Diskussion zu KOPSCHE etc.]. in: Verh. D. Anat. Ges., 8. Vers., p. 90.

Figuren-Erklärung.

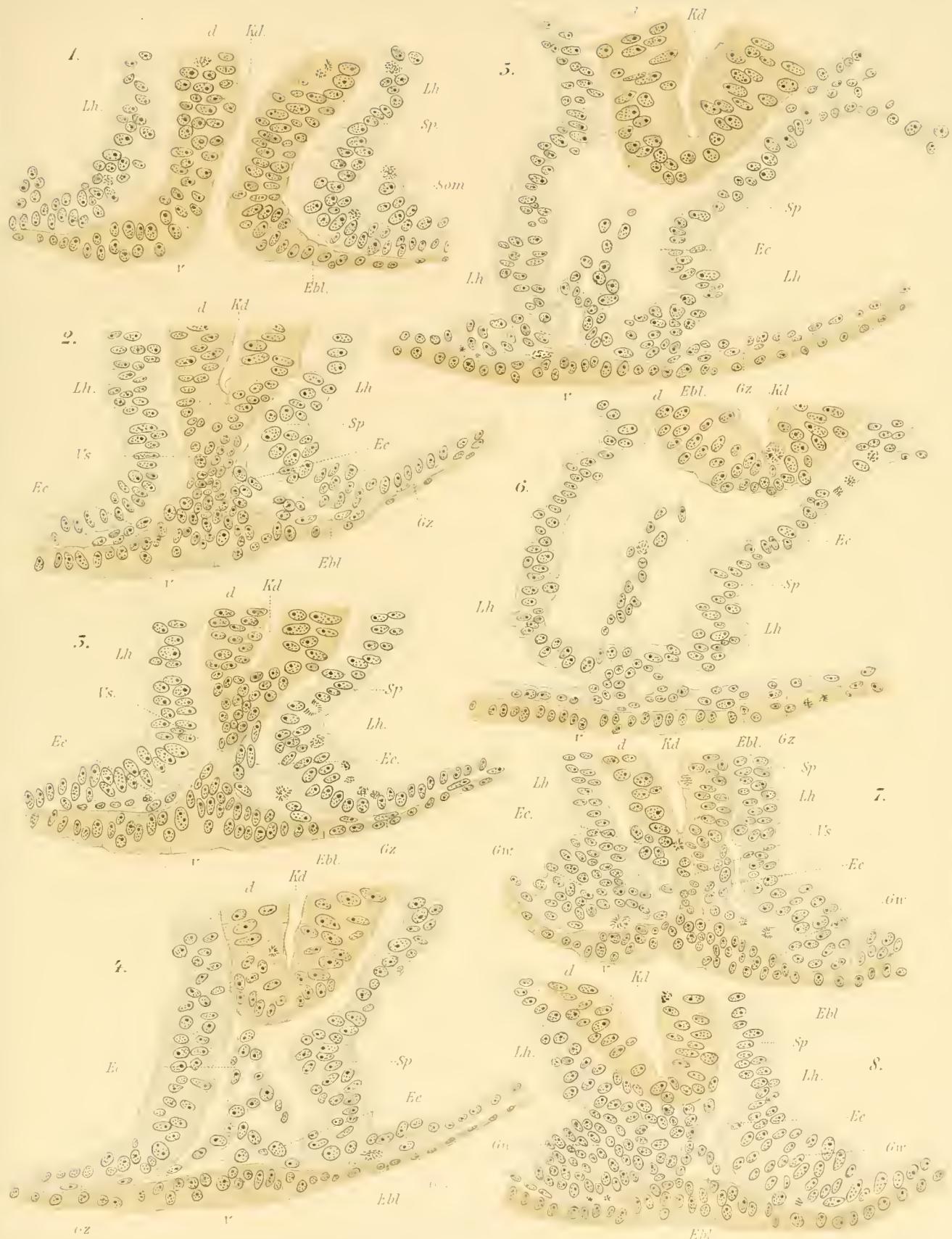
Sämmtliche Figuren sind Querschnitten von *Ascalabotes*-Embryonen entnommen. Es ist nur der mittlere ventrale Theil der Schnitte abgebildet und die Figuren so gestellt, dass die dorsale, nicht mitgezeichnete Region, also dorsaler Theil des Kopfdarmes, Chorda dorsalis, Medullarrohr etc. sich von jeder Figur nach oben befindet, der Dotter nach unten. Die Vergrösserung aller Figuren beträgt ea. 450. Konturen und Kerne sind vermittelst einer Camera entworfen.

In allen Figuren bedeutet:

<i>d</i>	= dorsal.
<i>Ebl</i>	= Entoblast.
<i>Ee</i>	= Anlage des Endokardepithels.
<i>Gw</i>	= Gefässwulst der Splanchnopleura (in Fig. 7 und 8).
<i>Gz</i>	= intermediäre Gefässzellen.
<i>Kd</i>	= Kopfdarm.
<i>Lh</i>	= Leibeshöhle (Perikardialhöhle).
<i>Som</i>	= Somatopleura (in Fig. 1).
<i>Sp</i>	= Splanchnopleura.
<i>v</i>	= ventral.

Fig. 1—6 sind einer Querschnittserie entnommen, welche von einem Embryo von 1,6 mm Länge mit 6—7 Urwirbel herstammt. Die Schnittdicke beträgt $7\frac{1}{2}\mu$. Der Schnitt Fig. 6 befindet sich am meisten vorn, der der Fig. 1 am meisten hinten. Vom Kopfende gerechnet ist Fig. 1 dem 71., Fig. 2 dem 67., Fig. 3 dem 66., Fig. 4 dem 63., Fig. 5 dem 61. und Fig. 6 dem 57. Schnitt der Serie entnommen.

Fig. 7 und 8 stammen von einer Querschnittserie eines Embryos von 1,4 mm Länge mit 4—5 Urwirbel. Der Schnitt dem Fig. 7 entnommen, ist vom Kopfende gezählt der 55., der der Fig. 8 der 54. der Serie.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Festschrift zum siebzigsten Geburtstage von Carl Gegenbaur](#)

Jahr/Year: 1896

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Davidoff M.

Artikel/Article: [Ueber die Entstehung des Endokardepithels bei den Reptilien 133-146](#)