download unter www.biologiezentrum.at

Beiträge zur Kenntnis der normalen und regenerativen Cytologie des Lumbriculus variegatus Gr.

Von Dr. Otto Wenzel.

(Aus dem Zoologischen Institut der deutschen Universität in Prag.)

Mit 1 Tafel und 9 Abbildungen im Text.

I.

Wenn wir die geschichtliche Entwicklung unserer Kenntnisse von den Regenerationsvorgängen bei Lumbriculus überblicken — und Ähnliches gilt von den gleichen Erscheinungen bei anderen Tieren —, so sehen wir, daß diese Phänomene anfangs naturgemäß vom rein ökologischen Standpunkt betrachtet wurden, so, wie man den Verlauf einer Regeneration eben äußerlich, ohne nähere mikroskopische Untersuchung, verfolgen kann. Für unser Objekt wurde diese Art der Betrachtung, die man die ökologische Betrachtungsweise des Regenerationsgeschehens nennen könnte, von Ch. Bonnet und Bülow (2)*) geübt; sie geht bei C. Müller (20) und in jüngster Zeit bei Morgulis (16, 17) durch ganz bestimmte Versuchsanordnung zu ganz bestimmten Zwecken (Untersuchungen über die Regenerationskraft, Aufstellung des „Regenerationskoeffizienten" [Morgulis], Untersuchung der Einwirkung verschiedener Faktoren [Licht usw.]) in eine vorwiegend physiologische Betrachtungsweise über. Schon durch Bülow (unveröffentlicht) angebahnt, dann weiter ausgebaut durch Michel, Randolph (23), von Wagner (37, 38) und Iwanoff (12) wurde eine Art der Untersuchung, die darauf ausging, zu erforschen, wie sich — histologisch — die Organbildung auf regenerativem Wege im Verhältnis zu der bei der Ontogenese verhalte; wir können diese Art der Untersuchung die histogenetische Betrachtungsweise des Regenerationsgeschehens nennen. In der Verlängerung der Linie: makroskopische Betrachtung (bei der ökologischen und physiologischen Untersuchungsart) — histologisch-histogenetische Untersuchung liegt aber die zytologische Erforschung; es lag daher nahe, das Regenerationsgeschehen auch zytologisch zu erforschen.

Zwar hatten — ebenso wie eine scharfe Grenze zwischen ökologischer, physiologischer und histogenetischer Betrachtungs-

*) Die Zahlen in Klammern neben den Autornamen beziehen sich auf das Literaturverzeichnis am Schlusse der Arbeit.

download unter www.biologiezentrum.at

weise nicht gezogen werden kann, da sich auch bei den histogenetisch arbeitenden Forschern ökologische und physiologische Angaben finden — die letzteren Autoren auch schon, verstreut und mehr gelegentlich, zytologische Beobachtungen mitgeteilt, so z. B. über den Bau der Neoblasten, das Vorhandensein oder Fehlen eines Nucleolus, glattes oder granuliertes Aussehen des Protoplasmas, starke oder geringe Färbbarkeit des Kernes usw.; aber eine systematisch durchgeführte zytologische Untersuchung der Regeneration des Lumbriculus ist bisher noch nicht angestellt worden. Und doch bietet wohl eine zytologische Bearbeitung rein deskriptiv viel Neues und ist dadurch auch für die theoretische Beurteilung des Regenerationsproblems nicht ohne Wert.

Freilich wird man erst von einem späteren Ausbau dieser Untersuchungen voll befriedigt werden; in der vorliegenden Arbeit mußte in dieser Beziehung beinahe von Grund auf aufgebaut werden. So fehlte vor allem eine normale Zytologie des Lumbriculus. Was Ratzel (24, 25), Bülow (2, 3) und Vejdovský (31, 32) angeben, stammt, so gut die Beobachtungen für die damaligen Verhältnisse auch waren, doch aus einer ziemlich zurückliegenden Zeit. Nun existiert aber über die Zytologie von Lumbricus (Eisenia) eine ziemlich umfangreiche Literatur, die K. C. Schneider in seinem „Lehrbuch der vergleichenden Histologie" zusammengefaßt hat; im Anschluß daran konnte ich meine Untersuchungen über die normale Zytologie des Lumbriculus durchführen.

Da es mir nicht so sehr darauf ankam, den Verlauf der Regeneration als solchen darzustellen[1]), weiche ich in der Darstellung von den Autoren ab und werde jeweils zuerst die Zellen im normalen Zustande beschreiben, nachher ihr Verhalten bei der Regeneration.

II.

Material und Technik.

Die zu meinen Untersuchungen benutzten Würmer stammen aus Waldtümpeln bei Čelakovic a. E. (n.ö. von Prag). Die zur Beobachtung der Regeneration zerschnittenen Tiere wurden in Glasdosen von ca. 10 cm Durchmesser gehalten und nicht unmittelbar dem Lichte ausgesetzt. In den Gefäßen war nur reines Leitungswasser, welches jeden zweiten Tag gewechselt wurde, aber kein Schlamm; die Tiere hatten also nichts zu fressen. Das Hungern hat aber, wie Morgulis gezeigt hat, auf die Regeneration (wenigstens auf die Zeitdauer derselben) keinen Einfluß;

[1]) Für das Körperepithel, den Darm und das Zentralnervensystem ist derselbe ja durch von Wagner einwandfrei festgestellt; den Verlauf der Regeneration der übrigen Teile hat Iwanoff fast vollständig beschrieben, wenn man auch aus der Arbeit und den Abbildungen Iwanoffs den Eindruck gewinnt, daß er aus zu wenig Tatsachen und nicht ganz eindeutigen Bildern etwas weitgehende Schlüsse gezogen hat.

übrigens könnte sich ja ein eventueller Einfluß auch erst auf späteren Stadien bemerkbar machen, wenn der Mund bzw. Anus wieder neugebildet und funktionsfähig ist. Den Mangel an Schlamm könnte man allerdings als einen modifizierenden Faktor ansehen, da die übrigens sehr geringe Fortbewegung der regenerierenden Tiere am Boden einer glatten Glasdose andere Außenbedingungen als im Schlamm findet. Der Wegfall des Schlammes als evtl. Schutz gegen Sonnenbestrahlung des noch unpigmentierten Regenerats kann nicht in Betracht kommen, da, wie erwähnt, die Gefäße im Dunkeln standen.

Ich will erwähnen, daß von der letzten Versuchsreihe (ca. 25 Tiere, welche entsprechend der Jahreszeit — Februar — größtenteils klein und dünn waren) während der ganzen Zeit der Beobachtung dieser Kultur, d. i. länger als einen Monat, kein einziges Stück zugrunde ging. Die Temperatur des Raumes, in dem die Glasdosen standen, war ziemlich konstant um 20° C. Jeden zweiten Tag wurde frisches Wasser direkt aus der Leitung eingefüllt; ein schädlicher Einfluß dieses natürlich bedeutend kälteren frischen Wassers machte sich nicht geltend.

Um die lästige Kontraktion der Tiere bei der Fixierung wenigstens abzuschwächen, wurden verschiedene Mittel angewendet. So die Chloroformbetäubung (angegeben in P Mayers Zoomikrotechnik 1920, S. 340, für Criodrilus); doch wird man bei zytologischen Arbeiten Betäubungen immer nur mit Vorsicht anwenden und die Ergebnisse nötigenfalls zurückhaltend beurteilen müssen; denn man weiß ja, daß durch Betäubungen Veränderungen in den Zellen hervorgerufen werden können, daß bei längerer Einwirkung des Narkotikums sogar sonst normal mitotische Kernteilungen amitosenähnlich modifiziert werden und dadurch Anlaß zu irrigen Deutungen geben können. Sublimat-Eisessig, heiß angewandt, und heiße Langsche Flüssigkeit verhindert bei richtiger Anwendung die Kontraktion einigermaßen; Sublimat fixiert die Kernstruktur sehr gut, das Plasma aber bedeutend schlechter. Pikrinsalpetersäure (kalt angewendet) fixiert die Mitosen sehr schön (besonders Zentriole und Spindel), ebenso die ruhenden Kerne. — Sehr gute Resultate für Kern und Plasma liefert auch Zenkersche Flüssigkeit (kalt angewendet). Die jungen Regenerationszonen und das normal wachsende Hinterende sind übrigens so wenig muskulös, daß sie sich nicht sehr stark kontrahieren können; es gilt nur, die Einringelung des normalen Teiles zu verhindern, weil diese die Orientierung beim Schneiden erschwert.

Gefärbt wurde hauptsächlich mit Heidenhains Eisenhämatoxylin, gewöhnlich mit Nachfärbung durch Eosin. Die modifizierte (d. h. nicht nach Fixierung mit Flemmingschem Gemisch, sondern nach Zenker-Fixierung) Flemmingsche Dreifachfärbung gibt, wenn der richtige Moment abgepaßt wird, sehr schöne Bilder: Blut hellgelb, Nervenfasersubstanz ockergelb, Borsten rot, Nukleolen dunkelrot, Chromiolen blau mit einem Schimmer ins Rötliche.

download unter www.biologiezentrum.at

Toluidinblau wurde für spezielle Zwecke (Schleimdrüsen, Chloragogenzellen usw.) angewendet.

III.

Die im folgenden gegebene Darstellung der zytologischen Verhältnisse beim normalen und regenerierenden Lumbriculus erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Bezüglich des Regenerationsprozesses selbst werden die bekannten Tatsachen kaum berührt, nur Ergänzungen und Abweichungen, soweit solche konstatiert wurden, werden mitgeteilt. Die Gliederung des Stoffes ergibt sich von selbst so, daß jeweils zuerst die Befunde am normalen Tier, dann diejenigen beim regenerativen Geschehen dargestellt werden, und zwar, entsprechend der ontogenetischen Entwicklung, Ektoderm, Entoderm und Mesoderm gesondert; auch wird nach Maßgabe der auftretenden Verschiedenheiten die Regeneration des Vorderendes von der des Hinterendes getrennt darzustellen sein.

A. Ektoderm.

Die Körperbedeckung des Lumbriculus wird durch das Ektoderm (= Hypodermis) gebildet, das nach außen die Cuticula abscheidet. An dieser ist auf Schnitten eine Struktur nicht zu erkennen; sie bildet ein Häutchen, das in der Körpermitte des Wurmes etwas dicker als an seinem Vorder- und Hinterende ist. Am Hinterende ist an guten Präparaten sehr schön das jähe Aufhören der Kutikula an der Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm zu sehen. An jungen Regenerationsknospen ist die Kutikula natürlich noch sehr dünn.

1. Normales Ektoderm.

Das Hautepithel besteht aus den eigentlichen Hypodermiszellen, Schleimzellen, Tastzellen (nach Vejdovský) und kleineren Zellen; es ist einschichtig. Die Hauptmasse machen die Hypodermiszellen aus. Sie sind im allgemeinen mehr hoch als breit, am Kopfe des Tieres noch viel höher (Tafel, Fig. 1); das normale Hinterende weist ventral die gewöhnlichen Hypodermiszellen auf, während sie dorsal niedrig, fast kubisch sind (Textfig. 1, 2). Die Kerne der Hypodermiszellen sind im ruhenden Zustande dunkel gefärbt; die chromatische Substanz ist in Form von Körnchen und unregelmäßigen Klümpchen verteilt; ein Nucleolus ist gewöhnlich nicht oder doch nicht deutlich zu erkennen (Tafel, Fig. 1, 2). Tastzellen habe ich (bei meinen Fixierungen und Färbungen) nie deutlich gesehen. Die Schleimzellen sind im Kopf und Rumpf sehr zahlreich, während sie im Schwanzende überhaupt fehlen. Der Zelleib enthält einen kugel- oder eiförmigen Hohlraum, der Kern liegt basal (Tafel, Fig. 2) oder etwas seitlich; flächenhafte Anschnitte zeigen, daß die Nachbarzellen, etwa sechs,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

die Schleimzelle sternförmig umgeben. Manchmal sieht man, daß die prall mit Sekret gefüllte Schleimzelle ihre Nachbarzellen beiseite gedrängt und zusammengedrückt hat[2]). Die Cuticula läßt einen Porus (Ausführungsgang für das Sekret) frei.

Solange der Kern der Drüsenzelle noch nicht an der Sekretbereitung beteiligt ist, färbt er sich mit Toluidinblau dunkelblau; ebenso verhalten sich die Kerne der Hypodermiszellen. Später treten aber im Drüsenbecher immer mehr Körnchen auf, welche anfangs klein sind und sich mit Toluidinblau lebhaft dunkelviolett färben. Die Körnchen werden dann durch Quellung größer, färben sich heller (lila), verquellen immer mehr und bilden schließlich einen zusammenhängenden Pfropf, der den Becher der Drüsenzelle ausfüllt; Toluidinblau färbt den Pfropf grün. Die modifizierte Flemmingsche Dreifachfärbung ergibt für junge Stadien der Sekretbereitung: Kern der Drüsenzellen (und der Ektoderm-

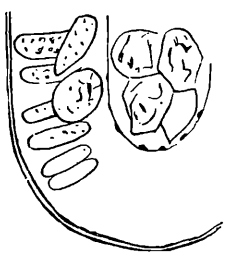


Fig. 1.

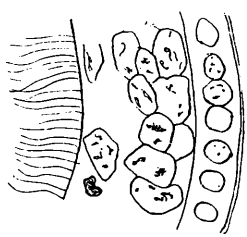


Fig. 2.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch das normale Hinterende, ventraler Teil. Cuticula, Hypodermiszellen, mesodermale Zellen; Zirkumanalmuskulatur quergetroffen; die Entodermzellen sind nicht eingezeichnet. Vergr. 1150×.
Fig. 2. Derselbe Sagittalschnitt; ein Stück des dorsalen Teiles. Vergr. 1150×.

zellen) rot, Körnchen dunkelrot und dunkelblau; auf späteren Stadien: Kern der Drüsenzelle blaßrot, wenige dunkelrote und dunkelblaue, dafür mehr (und größere) hellrosa Körnchen im Drüsenbecher.

Außer den genannten weist das Ektoderm noch andere, kleinere Zellen auf; zum Teil sind das Lymphzellen (Tafel, Fig. 3), deren dunkler Kern von scharf umgrenzten, dicken Chromatinsträngen durchzogen wird, welche gewöhnlich (lebhafte Funktion erhöht ja die Färbbarkeit) intensiv tingierbar sind. Manchmal weist das Ektoderm kleine Zellen auf, die nicht die typischen Lymphzellkerne haben (Tafel, Fig. 2). Daß sie die (hypothetischen) embryonalen Reservezellen sind, die nach Ansicht einzelner Forscher bei der Regeneration den Aufbau der

[2]) Daß diese letzteren Zellen nicht an der Sekretbereitung beteiligt sind, ergibt sich aus spezifischen Färbungen (Toluidinblau, Flemmingsche Dreifachfärbung).

download unter www.biologiezentrum.at

neuen Gewebe bewerkstelligen, erscheint mir bei ihrem verschwindend geringen Vorkommen (man kann oft viele Schnitte durchmustern, ohne auch nur eine einzige solche Zelle zu sehen) ganz ausgeschlossen. Vielleicht sind es Lymphzellen, die gerade in weniger lebhafter Funktion sind.

2. Regnerierendes Ektoderm.

Durch Kontraktion der Muskulatur schließt sich unmittelbar nach der Durchschneidung die Wunde. Ob die Längs- oder die Ringmuskulatur den größeren — oder ausschließlichen — Anteil hieran hat, darüber sind die Autoren noch nicht ganz einig. Eine Entscheidung ist deshalb schwer zu treffen, weil die genauere Untersuchung an Schnitten erfolgen muß, die Tiere also vorher der Fixierungsflüssigkeit ausgesetzt wurden; diese ruft aber an und für sich schon eine Kontraktion hervor. — Im folgenden ist fast ausschließlich die Regeneration des Vorderendes betrachtet.

Einige Zeit nachdem die Wunde geschlossen ist, gehen Veränderungen in den Ektodermzellen vor sich. Die Kerne derselben werden bedeutend größer und schwächer färbbar (Tafel, Fig. 4, 5); das geht so weit, daß schließlich nur noch ganz wenige kleine, schwach färbbare Chromatinkörnchen im Kerne vorhanden sind. Ein oder zwei (bei Heidenhains Eisenhämatoxylinfärbung intensiv schwarz gefärbte) Nukleolen treten sehr deutlich hervor. Ein Vergleich dieser Zellkerne mit den Kernen vieler Eizellen (etwa von Unio — Flemming —) oder mit den Neoblasten ergibt eine auffallende Ähnlichkeit; man wird geradezu zu dem Schlusse gedrängt, daß in den Kernen der Hypodermiszellen Umlagerungen vor sich gegangen sind, durch welche diese Zellen sekundär in einen indifferenten Zustand gelangt sind. Die Menge der auf diese Weise sich gleichsam verjüngenden Zellen ist so bedeutend, die Zahl der eventuellen „Reservezellen" (S. 247 Zeile 2 von unten) im normalen Tiere aber so gering, daß die Annahme, es würden etwa nur die „Reservezellen" embryonal, wohl unhaltbar ist.

Die Regeneration bzw. die Bildung des dazu nötigen Zellenmaterials geht also, wenigstens soweit das Ektoderm in Betracht kommt, nicht (oder nicht bloß) von Reservezellen aus, sondern von den zuvor in normaler Funktion gewesenen Hypodermiszellen, und zwar durch ein sekundäres (gewissermaßen) Embryonalwerden derselben. Dieser Entdifferenzierungsvorgang ist bei den ventralen Zellen viel deutlicher als bei den dorsalen (Tafel, Fig. 6): möglicherweise hängt dieses Verhalten damit zusammen, daß die dorsalen Reparationszellen nur den dorsalen Teil der Scheide des Gehirnganglions bilden, die ventralen dagegen etwas zwar aus demselben Keimblatte Stammendes, aber in seiner Ausbildung und Funktion wesentlich anderes als Hypodermiszellen, nämlich Ganglienzellen; es muß also bei ihnen eine weiter zurückgehende Entdifferenzierung stattfinden als bei den Hypodermiszellen der Dorsalseite. — Die auf diese Weise sich verjüngenden Ektoderm-

zellen strecken sich nun senkrecht zur Kutikula, und zwar die Zellen der Ventralseite bedeutend mehr als die der Dorsalseite. Schließlich reißt ihr Zusammenhang mit der Kutikula und sie wandern in den Binnenraum des Regenerationskegels hinein. Es ist interessant, daß die Reparationszellen des Ektoderms, welche in den Hohlraum der Regenerationsknospe hineinwandern, nicht etwa durch Zellteilungen gebildet werden, deren Teilungsebene parallel der Kutikula verläuft, so daß die dem Hohlraum zugekehrte Tochterzelle die Reparationszelle wäre, die der Kutikula anhaftende dagegen auch weiterhin Hypodermiszelle bliebe, welcher Vorgang doch als die einfachste Lösung der Aufgabe erscheint; das kommt (in der Regel) nicht vor, die Teilungsebene steht fast immer senkrecht zur Kutikula (Tafel, Fig. 4). [Diese Regel gilt für die Regeneration des Vorderendes, für die des Hinterendes dagegen nicht so allgemein; hier ist auch die „Verjüngung" nicht so auffallend.] Natürlich bewerkstelligt ein Teil der auf die eben beschriebene Weise neugebildeten Hypodermiszellen das Längenwachstum des Regenerates; ein anderer Teil wandert, wie erwähnt, in den Binnenraum des Regenerationskegels, um das Zentralnervensystem zu bilden.

Die Kernteilungen sind durchwegs mitotisch. Iwanoff spricht zwar auch von Amitosen, bildet sie aber nicht ab. Da er, wenigstens den Abbildungen nach, nur mit schwachen Vergrößerungen arbeitete, so ist es möglich, daß er Bilder wie (Tafel, Fig. 4 links, Fig. 5) für beginnende Amitosen hielt; sagt er doch selbst (12, S. 332), daß der Nucleolus der Epidermiszellen „sich in die Länge zieht und etwas später in zwei oder mehrere Nukleolen zerfällt, indem gleichzeitig die Teilung der Zelle vor sich geht". Daß ein Nucleolus in zwei zerfällt, braucht aber doch mit Kernteilung nichts zu tun zu haben! Nach dem gegenwärtigen Stande der Mitose-Amitose-Frage erscheint es ja von vornherein als recht unwahrscheinlich, daß Zellen, welche Hautepithel und sogar Ganglienzellen zu bilden berufen sind, auf amitotischem Wege entstehen sollten. — Wenn man berücksichtigt, daß in den Anfangsstadien der Regeneration noch keine Mitosen anzutreffen sind, einige Tage später aber schon die hauptsächlichsten Organe angelegt oder schon fertig gebildet sind, daß zudem die Mitosen wohl recht häufig, aber doch nie in überwältigender Menge zu sehen sind, so muß man wohl annehmen, daß der Vorgang der Mitose nur recht kurze Zeit in Anspruch nimmt. Relativ am längsten scheint noch die Metaphase zu dauern, denn dieses Stadium sieht man unter den Bildern am häufigsten. Die „Hertwigsche Grundregel", daß die Zellteilungsebene in der Regel normal zur längsten Ausdehnung der Zelle steht, wird vielfach (Tafel, Fig. 7) durchbrochen.

Iwanoff beschreibt „in der epithelialen Schicht, welche die Narbenhülle überkleidet", auch „Zellen, die niemals an der Bildung der jungen Epidermis teilnehmen"; sie „bleiben inaktiv"

download unter www.biologiezentrum.at

und erscheinen auf Schnitten als „abgesonderte oder gehäufte, stark tingierbare und deutlich degenerierte Zellen, welche in den Zwischenräumen der aktiven, schwach tingierbaren Epidermis liegen". Iwanoff bildet diese Zellen auch ab, und zwar als bedeutend kleiner als die anderen Zellen. Ein Teil dieser von Iwanoff für degenerierende Zellen gehaltenen Gebilde sind Lymphzellen, welche im Epithel der regenerierenden Hypodermis nicht selten vorkommen und hier oft größer sind als die Lymphzellen des normalen Gewebes, natürlich aber kleiner als die regenerierenden Hypodermiszellen (Tafel, Fig. 8, 4); zum anderen Teil handelt es sich allerdings um Degenerationsprodukte.

Eine Degeneration von Zellen findet sich bei Lumbriculus recht häufig, auch im normalen Teile, und zwar auch im Darmepithel. Der Zellkern zerfällt bei der Degeneration körnig. (Tafel, Fig. 10 zeigt eine körnig zerfallene Hypodermiszelle.) Dann kommen Amöbozyten, kleine, jedenfalls mesodermale Zellen, deren Kern einen Nucleolus aufweist (im Gegensatz zu den Lymphzellen, welche keinen Nukleolus besitzen), nehmen mit ihrem Plasma diese Zerfallsprodukte auf und führen sie weg (Tafel, Fig. 9). Die Lymphzellen haben vielleicht an der Ernährung des Regenerats einen gewissen Anteil. Die Hypodermis der Regenerationsknospen weist in jungen Stadien noch keine Schleimzellen auf; diese bilden sich erst später. Was die Telostichen betrifft (das sind nach der Darstellung mancher Autoren — für Lumbriculus Randolph, Iwanoff — symmetrisch zu beiden Seiten der Bauchlinie des Regenerats sich bildende durchlaufende Zellreihen, aus deren jeder sich ganz bestimmte Organe bilden sollen), so hat schon von Wagner darauf hingewiesen, daß er bei seinen Präparaten keine regelmäßigen Reihen gesehen hat. Ich konnte auch nichts Derartiges finden. Daß die Anlagen der Borstenfollikel in jedem neu zu bildenden Segmente ungefähr in derselben Höhe liegen, ist selbstverständlich; es kommt aber dabei nicht zur Ausbildung einer Reihe, das sich ergebende Bild ist vielmehr recht unregelmäßig. — Die Borsten wurden nicht eingehender untersucht.

B. Entoderm.

1. Normales Entoderm.

Der Darmkanal beginnt mit einer ektodermalen Einstülpung (Stomodaeum). Der Pharynx besteht aus hohen Zellen, die mit Eisenhämatoxylin stark färbbare intrazelluläre Stützfibrillen aufweisen, wie solche von Polowzow für den Regenwurm nachgewiesen sind. Weiter nach rückwärts wird das Darmepithel etwas niedriger, die Stützfasern hören auf. Schon der Pharynx ist bewimpert, doch sind seine Wimpern kurz und machen einen starren Eindruck; die Basalkörnchen sind deutlich zu sehen. Weiter nach hinten werden die Wimpern länger und offenbar weicher. Im Mitteldarm lassen sich vornehmlich zweierlei Zellen unterscheiden,

die eigentlichen Darmzellen („Nährzellen", K. C. Schneider) und „Eiweißzellen" (K. C. Schneider); außerdem finden sich zwischen den Zellen des Darmepithels noch kleinere (mesenchymatische?) Zellen (z. T. Lymphzellen).

1. Nährzellen: Der Teil der ziemlich hohen Zellen, welcher das Darmlumen begrenzt, ist mit zahlreichen Wimpern (Text-Fig. 3) versehen. An besonders günstigen Schnitten lassen sich, trotzdem die Zellen nicht allzugroß sind, doch gewisse Einzelheiten erkennen. Der ans Darmlumen grenzende Teil der Zelle trägt die Basalkörner; nach außen davon sieht man eine Schicht („Außensaum", K. C. Schneider), die sich bei Eisenhämatoxylin-Eosinfärbung rosa färbt und meist homogen erscheint. Aus dieser gehen dann, ohne weitere Körnchenbildung, die Wimpern hervor. Es macht den Eindruck, als ob die von den Basalkörnern ausgehenden Geißeln an der Basis ein Stück mitein-

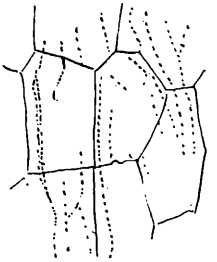


Fig. 3. Flächenhaft angeschnittenes Entoderm (die Wimpern bzw. ihre Basalkörner sind also quer getroffen). Zellgrenzen deutlich. Das Bild zeigt, wie die Wimpern in Reihen angeordnet sind, welche eine gewisse Regelmäßigkeit aufweisen. Vergr. 1560×.

ander verquollen wären, wodurch eben der „Außensaum" zustande kommt (Tafel, Fig. 12). Nach innen von den Basalkörnern liegt ein bei derselben Färbung dunkelrot sich färbender Saum („Innensaum", K. C. Schneider), halb so breit als der hellere Außensaum; er ist auch homogen, abgesehen von kurzen, nur etwa bis in seine Hälfte reichenden Fasern, deren je eine von jedem Basalkorn nach innen geht. Nach innen von dem Innensaum folgt dann eine manchmal granuliert, manchmal, wenn die Granulationen größer oder zahlreicher werden, mehr oder weniger homogen dunkel erscheinende breite Zone; weiter nach innen zu wird das Plasma etwas heller (Tafel, Fig. 11). Der Kern, der ein oder zwei Nukleolen aufweist, liegt nahezu basal. Die Basis der Zelle läuft gewöhnlich in zwei Fortsätze aus.

2. Drüsenzellen (= „Eiweißzellen", K. C. Schneider): Bei gewöhnlicher Färbung (Eisenhämatoxylin usw.) sieht man oft keinen Unterschied zwischen „Nähr-" und „Eiweißzellen"; Toluidinblau dagegen läßt die letzteren stets deutlich hervortreten (Tafel,

download unter www.biologiezentrum.at

Fig. 13). Während das Plasma der Nährzellen bei dieser Färbung ziemlich hell ist, ebenso der Kern, sind die Eiweißzellen, die auch etwas größer sind, sehr deutlich unterschieden durch die grobmaschige Struktur des Protoplasmas. Im Kern ist manchmal ein Nukleolus zu sehen; um den Kern herum färbt sich das Plasma sehr dunkel.

3. Kleine Zellen: Vejdovský (System und Morphologie der Oligochäten) beschreibt nur einerlei Darmepithelzellen und einerlei kleine, basal im Darmepithel liegende Zellen, die er Ersatzzellen nennt. Von Zeit zu Zeit sollen nämlich nach Vejdovský, er bildet das auch ab, die durch ihre Funktion gewissermaßen abgenutzten Darmzellen ins Darmlumen abgestoßen und dort ver-

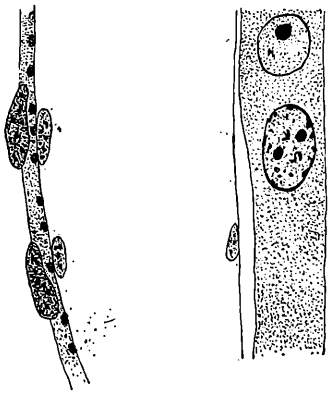


Fig. 4.

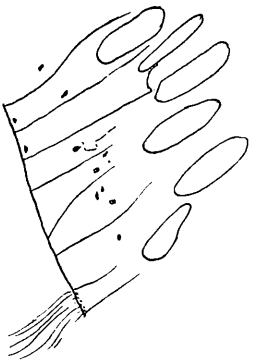


Fig. 5.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch die rückwärtige Körperregion. Der abgebildete Teil zeigt die relativ niedrigen Darmepithelzellen (die Geißeln sind nicht eingezeichnet). Dorsal (= in der Fig. links) davon das dorsale Blutgefäß mit den in das Lumen desselben hineinragenden Kernen seiner Wandung. Die dorsale Wandung des Blutgefäßes zeigt die quergeschnittenen Ringmuskeln des kontraktilen Gefäßes, welche dieses halbreifenförmig umgeben. Vergr. 1600×.

Fig. 5. Wanderung zentriolenartiger Pünktchen in Darmepithelzellen der vorderen Regenerationsknospe, welche noch keine Wimpern haben. Vergr. 1375×.

daut werden; aus den „Ersatzzellen" soll dann wieder das neue Darmepithel gebildet werden. Ich habe nie Bilder wie das von Vejdovský abgebildete gesehen; auch halte ich die kleinen Zellen nicht für Ersatzzellen, sondern für amöboide Zellen phagozytärer Bedeutung und Lymphzellen.

Je weiter nach rückwärts, desto niedriger werden die Darmzellen, desto spärlicher auch (Text-Fig. 4); im normalen Hinterende sind sie niedrig, stark bewimpert und lassen sich nicht mehr in Nähr- und Eiweißzellen unterscheiden; auch die kleinen basalen Zellen treten sehr stark zurück. Der Anus ist etwas nach der Dorsalseite verschoben.

2. Regenerierendes Entoderm.

Bei der Regeneration entsteht das neue Stück des Darmes durch Auswachsen des alten. Nach Iwanoff (S. 378, 361) sollen hierbei auch direkte Kernteilungen vorkommen. Ich konnte solche nie sehen. Dagegen sind Mitosen, welche hier allerdings erst später auftreten als in der Hypodermis, dann recht häufig. Die Mitosen im Darmepithel weisen bezüglich der Lage ihrer Teilungsebenen nicht die Regelmäßigkeit auf, die bei der Hypodermis, besonders der vorderen Regenerationsknospe, zu beobachten ist. Stützfibrillen (in der vorderen Regenerationsknospe) und Wimpern fehlen natürlich den neugebildeten Zellen zunächst noch. Was die Wimperbildung anbetrifft, so kann man an geeigneten Präparaten in den Zellen, die noch keine Wimpern besitzen, feine Punkte (nach Eisenhämatoxylinfärbung), oft zu zwei knapp nebeneinander, im Plasma der Epithelzellen zwischen Kern und der Grenze gegen das Darmlumen zu sehen (Tafel, Fig. 14; Text-Fig. 5); vielleicht darf man sie als zentriolenartige Körper ansprechen, die sich aus der Nachbarschaft des Kernes gegen das Darmlumen zu begeben, um die Bildung der Wimpern zu bewerkstelligen. Manche Bilder (Tafel, Fig. 15) deuten darauf hin, daß während der Regeneration die „Eiweißzellen" des intakten Teiles in besonders lebhafter Funktion sind, eine Tatsache, die ja leicht zu verstehen ist.

C. Mesoderm.

1. Normales Mesoderm

Über die Nephridien von Lumbriculus ist in neuester Zeit (1920) von Y. Boveri-Boner eine Arbeit erschienen; ich habe dieselben deshalb nicht genauer untersucht. Von der Muskulatur sei nur über den Hautmuskelschlauch etwas berichtet. Er besteht aus einer schwachen äußeren Ring- und einer stärkeren inneren Längsmuskelschicht. Die Ringmuskulatur bietet sich auf Querschnitten als wenige, zwei bis drei schwache Fasern dar; gegen das Hinterende zu wird sie dünner. In der Pharyngealgegend ist auch die Ringmuskulatur des Hautmuskelschlauches stärker entwickelt; man sieht hier eine körnige Masse, das Plasma der Muskelzellen, in das die Muskelfasern eingebettet sind; Kerne sind sehr selten. Die Ring-, ebenso die Längsmuskulatur setzt sich, wenngleich in schwächerer Ausbildung, auch in den Kopflappen fort. Längsschnitte durch das Tier, welche also die Ringmuskulatur quer treffen, lassen erkennen, daß die Ringmuskelfaser im Innern nicht kontraktil ist, sondern nur eine kontraktile Rinde besitzt; diese ist U-, V- oder ⊔-förmig (Tafel, Fig. 2). Gegen ihre Enden zu keilt sich jede Faser aus und besteht hier nur aus kontraktiler Substanz, erscheint also im Querschnitt (der Faser!) als Punkt. Die Längsmuskulatur schließt nach innen an die Ringmuskulatur an; die einzelnen Längsmuskeln erstrecken sich als Längsbänder in der Körpermitte ganz beträchtlich, gegen das

download unter www.biologiezentrum.at

Hinterende immer weniger weit ins Körperinnere. Je besser ausgebildet die Längsmuskulatur ist, desto schwächer ist die Peritonealbekleidung (in der Mitte des Wurmkörpers), je schwächer jene, desto stärker diese (gegen das Hinterende zu). Im Gegensatz zur Ringmuskulatur sind Kerne, besonders natürlich in der wachsenden Zone, dem Hinterende, recht häufig zwischen den einzelnen Längsmuskelfasern zu sehen.

Die Anordnung der Blutgefäße haben Ratzel, Bülow und Vejdovský beschrieben. Bezüglich der Zahl der vorderen Segmente, in denen das Netz der Gefäßschlingen entwickelt ist, sind die Autoren nicht einig. Der Grund davon dürfte sein, daß Lumbriculus infolge seiner häufigen Regeneration in dieser Beziehung sehr variable Verhältnisse bietet, da ohne Rücksicht auf die Zahl der verlorenen Segmente immer nur wenige vordere Segmente regeneriert werden und der Normalzustand bezüglich der Blutgefäße erst durch nachträgliche Regulation erreicht werden kann, die erst später als die äußere Egalisierung vollendet ist. Die Wandung der Blutgefäße ist im allgemeinen schwach, so daß die Zellkerne derselben gewöhnlich ins Lumen vorspringen (Text, Fig. 4). Solche Bilder in flächenhafter Ansicht dürften Vejdowský veranlaßt haben, auch für Lumbriculus Blutzellen anzunehmen; ich habe nie Zellen in der Blutflüssigkeit gesehen. — Bei den kontraktilen Gefäßen sind die Muskelfasern deutlich (Text-Fig. 4).

Die Chloragogenzellen entstehen nach Vejdovský aus Peritonealzellen; auch ich konnte alle Übergänge zwischen beiden Zellarten finden. Solche Übergangszellen, die kleine gelbe Körnchen enthalten, finden sich außer in den ersten Segmenten manchmal auch an Dissepimenten, desgleichen im Peritoneum des Kopflappens. Die typischen Chloragogenzellen sitzen dem Darmblutsinus und einzelnen Gefäßen auf. Ihr Kern ist verschieden färbbar, er erscheint oft ganz dunkel, oft heller, strukturiert; manchmal läßt er einen Nukleolus erkennen, der selbst wieder eine Struktur aufweisen kann, indem er in einer helleren Grundmasse einzelne sich dunkler färbende Schollen eingelagert enthält. Auf Grund so feinen Kernbaues können die Chloragogenzellen wohl nicht als degenerierende Zellen aufgefaßt werden; vielmehr scheint die Annahme berechtigt, daß sie den Nephridialzellen ähnlich auch exkretorische (und evtl. Glykogen speichernde) Funktion haben, dabei aber ebensowenig wie die Nephridialzellen zugrunde gehen. Die Chloragogenzellen sind mehr oder weniger mit Chloragogenkörnern von verschiedener Größe angefüllt; zwischen diesen weist das Plasma oft ganz feine, mit Eisenhämatoxylin oder Gentianaviolett stark färbbare Körnchen auf, die sich manchmal zu Zügen, manchmal halbmondförmig anordnen. Die Chloragogenkörner selbst haben eine gelblichgrüne Eigenfarbe. Die modifizierte Flemmingsche Dreifachfärbung, welche die Zellkerne blau färbt, färbt die Chloragogenkörner blau, hellrot und

leuchtend dunkelrot. Blau dürfte das erste Stadium sein; dann werden sie hellrot, und als leuchtend rote Körnerklumpen werden sie von der Zelle ausgestoßen, jedenfalls ohne daß dabei größere Teile der Zelle abgehen. Solche zu Klumpen zusammengeballte Chloragogenkörner sind häufig in der Leibeshöhle und anderswo zu sehen. Cuénot sagt von Lumbricus, daß die Chloragogenzellen ihre Enden in die Leibeshöhle abstoßen; ich sah bei Lumbriculus zwar auch manchmal solche Bilder, doch ist es leicht möglich, daß nur durch das Mikrotommesser Teile der Chloragogenzellen abgerissen wurden.

Die Amöbozyten und Neoblasten des normalen Gewebes werden am besten bei den Regenerationserscheinungen des Mesoderms besprochen.

Das normal wachsende Hinterende sei noch kurz im Zusammenhang dargestellt; denn die Arbeit hierüber von Bülow ist schon recht alt und weist dadurch, daß dieser Autor die Verhältnisse nur an Querschnitten studiert hat und zudem ganz im Banne der extremen Keimblättertheorie der damaligen Zeit stand, eine Anzahl von Irrtümern und falschen Deutungen auf.

Das Bauchmark reicht nicht bis ganz ans Hinterende; soweit es reicht, sind die ventralen Hypodermiszellen ziemlich niedrig, während sie weiter nach hinten dann bedeutend höher werden.

Das Proktodäum ist bei den einzelnen Tieren verschieden lang; manchmal reichen die durch ihre Bewimperung leicht kenntlichen Entodermzellen bis knapp ans Ende, so daß ein Proktodäum fast fehlt.

In dem Raume zwischen Hypodermis und dem aus sehr flachen Entodermzellen bestehenden Darm sowie zwischen der Hypodermis und dem proktodäalen Enddarm liegt eine ziemliche Anzahl von Zellkernen (Text, Fig. 1, 2), welche die Hypodermiskerne an Größe übertreffen; ventral sind sie größer als dorsal. Hier wie dort liegen sie oft so gedrängt, daß sie aneinanderstoßen. Sie sind hell, das Chromatin ist in Form von wenigen scharf gezeichneten Strängen angeordnet, ein Nucleolus ist nicht oder nicht deutlich zu sehen. Im allgemeinen ist eine Gesetzmäßigkeit in ihrer Anordnung nicht zu erkennen.

Die Entodermzellen, die ebenfalls helle Kerne mit einigen scharf begrenzten Chromatinsträngen aufweisen, entsenden gegen das Bauchmark zu Fortsätze, die dem Darm gewissermaßen eine feste Lage im Körper geben.

Die Cölomsäcke sind in manchen Fällen erst viel weiter nach vorn zu ausgebildet; in anderen Fällen dagegen beginnen sie schon früher, und zwar dorsal eher als ventral. Mitosen sind sehr selten, der Wachstumsprozeß verläuft also jedenfalls sehr langsam.

Die Borsten beginnen erst viel weiter vorn, auch vom Hautmuskelschlauch ist im normalen Hinterende nichts zu sehen; nur um die Analöffnung ist eine schwache Zirkulärmuskulatur entwickelt (Text, Fig. 1).

download unter www.biologiezentrum.at

Blutgefäße reichen nicht bis ans Hinterende; Lymphzellen sind vereinzelt anzutreffen.

Das normal wachsende Hinterende als Zone beständigen Wachstums infolge der Embryonalentwicklung weist natürlich viele Ähnlichkeiten mit einer hinteren Regenerationsknospe auf.

2. Regenerierendes Mesoderm.

Was das Material für die bei der Regeneration zu bildenden mesodermalen Elemente betrifft, so muß zwischen vorderer und hinterer Regenerationsknospe unterschieden werden; für die erstere wird das Material geliefert von Peritoneal- und Muskelzellen der alten Segmente; außerdem kommen vielleicht noch amöboide Zellen anderer Herkunft in Betracht. Bei der Regeneration des Mesoderms am Hinterende spielen die Neoblasten eine große Rolle; weiter werden hierbei noch andere mesodermale Zellen verwendet und auch ektodermale (v. Wagner).

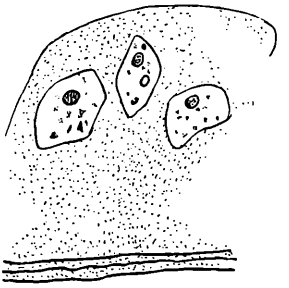


Fig. 6. Wuchernde Peritonealzellen im normalen Gewebe, einige Segmente hinter der Schnittstelle. Die starken Striche sind Längsmuskelfasern. Vergr. 1200×.

2a. Mesodermregeneration am Vorderende.

Einige Segmente hinter der Regenerationsknospe beginnt das Peritonealepithel stark zu wuchern; das Plasma der Zellen zieht sich von der Längsmuskulatur gegen die Leibeshöhle zu aus, die Kerne voran (Text-Fig. 6). Schließlich lösen sich einzelne Zellen ab — ähnliche Vorgänge der Zellablösung kommen auch bei Peritonealzellen vor, die an einem Dissepiment sitzen (Tafel, Fig. 16) — und wandern in die Regenerationsknospe. Dort und auch schon auf dem Wege dahin gehen Zellteilungen vor sich. Diese Zellen haben ein homogenes Plasma; ihr Kern ist hell, die Chromiolen nicht zahlreich. Es ist ein, häufig zwei Nukleolen vorhanden, die oft eine Strukturierung aufweisen.

Die so unwahrscheinlich klingende Angabe Iwanoffs, daß sich an der Bildung der mesodermalen Elemente der vorderen Regenerationsknospe auch Muskelzellen des alten Teiles be-

teiligen, die in amöboidem Zustande in die Regenerationsknospe einwandern, kann ich bestätigen. Der Vorgang spielt sich folgendermaßen ab: An der Schnittstelle klaffen die Längsmuskelfasern auseinander[3]); zwischen ihnen verbreitern sich die sonst ziemlich schmalen, länglichen Kerne der Muskelzellen und bekommen einen oder mehrere deutliche Nukleolen; das Chromatin liegt in Form weniger, unregelmäßig verteilter Chromiolen vor, die auf Lininschnüren hintereinandergereiht sind (Tafel, Fig. 17). Die Zellen treten zwischen den Muskelfasern heraus und werden amöboid, wobei sie an der Austrittstelle noch vielfach miteinander verbunden sind. Auf dem Wege zur Regenerationsknospe lösen sie sich dann voneinander; es gehen da auch mitotische Teilungen vor sich, wobei die Zellen annähernd Kugelform annehmen. Die Pseudopodien dieser wandernden Zellen sind spitz; oft weist die Zelle Dreiecksform auf (Tafel, Fig. 18). Iwanoff gibt auch für diese Zellen direkte Kernteilungen an (S. 383); ich konnte solche nie bemerken.

Zur Bildung der mesodermalen Elemente in der vorderen Regenerationsknospe, die Iwanoff ausführlich schildert, seien nur einige Zusätze gegeben. Bei der Bildung des Hautmuskelschlauchs kommen Verschiedenheiten vor; manchmal ist nämlich die Längsmuskulatur eher ausgebildet als die Ringmuskulatur. Im Anschluß an die alten Muskelfasern werden in diesem Falle die neuen als Fortsetzung der alten gebildet, indem amöboide Zellen aus der Leibeshöhle (wohl die aus dem alten Gewebe ausgetretenen Muskelzellen) sich an die Hypodermis anlegen, sich abflachen und Muskelfasern (freilich anfangs nur sehr wenige) ausbilden. Auffallend ist das reichliche Vorkommen von Lymphzellen und Amöbozyten in der Regenerationsknospe, und zwar nicht nur in deren Epithelien, sondern auch frei in der Leibeshöhle. Die Amöbozyten sind gewöhnlich beladen mit einem oder mehreren Klümpchen von Zelldegenerationsprodukten, die sich manchmal schon auf verschiedenen Stadien der Zersetzung befinden (siehe S. 250). In manchen Fällen sitzen dem Darm in der Regenerationsknospe Chloragogenzellen auf; je weiter nach vorn, desto kleiner und spärlicher werden die Chloragogenkörner, bis dann die vordersten Peritonealzellen fast körnerfrei sind. Gar nicht selten sieht man in der Regenerationsknospe Klumpen von Chloragogenkörnern.

2b. Mesodermregeneration am Hinterende.

Bei der Regeneration des Hinterendes haben an der Bildung der Mesodermelemente die Neoblasten den hervorragendsten An-

---

[3]) Unmittelbar nach dem Schnitt wird wohl die Wunde, also auch die Längsmuskeln, verschlossen; wenn aber dann die (neue) Regenerationsknospe wächst, werden dadurch gewissermaßen die Längsmuskeln entspannt. Vielleicht darf man das Amöboidwerden der Muskelzellen direkt durch diese Entspannung erklären.

download unter www.biologiezentrum.at

teil, wenn auch hier kleine Schwankungen vorkommen. Schon Randolph vergleicht die Neoblasten mit Eizellen und führt zur Bekräftigung dieser Auffassung an, daß sie ungefähr dieselbe Lage haben wie die Eizellen derjenigen Polychäten, welche solche in jedem Segmente haben. „Eine derartige mutmaßliche Vergleichung hat ‚Iwanoffs Meinung nach' vieles für sich, in Anbetracht der Anlage der Neoblasten im Zusammenhang mit der Nephridienanlage, welche möglicherweise nach demselben Typus entsteht, wie nach der Beschreibung von Vejdovský die Geschlechtsorgane der Oligochäten im Zusammenhang mit den Geschlechtsausführungsgängen, welche statt der in solchen Fällen verschwindenden Nephridien entstehen." Die Neoblasten sind wohl nicht in fast allen Segmenten der Oligochäten, wie Randolph sagt, aber doch wenigstens bei Lumbriculus recht häufig anzutreffen, und zwar etwa zwischen Nephridium und Hautmuskelschlauch.

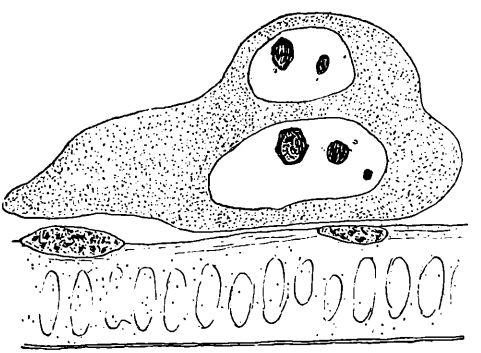


Fig. 7. Zwei Neoblasten auf der Wanderung nach der hinteren Regenerationsknospe (in der Richtung des Pseudopodiums). Vergr. 1450×.

Manchmal liegen sie der Muskulatur direkt an, ja sind sogar zwischen die Längsmuskeln eingezwängt; zuweilen liegen selbst zwei auf einer Seite eines Segmentes. Die Neoblasten sind bedeutend größer als die anderen Zellen des Lumbriculus. Ihr Kern ist sehr hell, von Kernsaft erfüllt; auf einem oft recht deutlichen Liningerüst sitzen spärliche Chromiolen. Der Nucleolus ist immer deutlich. Nur in seltenen Fällen zeigt das Plasma Struktur in Form von fädig hintereinander gereihten kleinen, stark färbbaren Körnchen.

An der Regeneration des Vorderendes haben die Neoblasten in der Regel gar keinen Anteil. Selbst wenn ein Neoblast in dem der Schnittwunde folgenden Segmente liegt, rührt er sich auch bei vorgeschrittener Regeneration nicht von der Stelle. Bei der Regeneration des Hinterendes dagegen lösen sich die Neoblasten von ihrer Unterlage und wandern gegen die Regenerationsknospe zu, manchmal zu zwei aneinander, was dann offenbar auf eine vorausgegangene Teilung zurückzuführen ist (Text-Fig. 7). Die

Wanderung geschieht längs der Muskulatur des Hautmuskelschlauches, wobei die Neoblasten die Dissepimente durch die Spalten zwischen Bauchmark und Längsmuskulatur durchsetzen. In diesem Stadium hat ihr Kern gewöhnlich zwei oder mehrere Nukleolen, von denen die größeren ein homogenes Inneres und dunkle Schollen am Rande aufweisen; das Cytoplasma macht einen homogenen Eindruck. Von besonderem Interesse ist, daß die Neoblasten auf ihrer Wanderung ein einziges Pseudopodium bilden (Text-Fig. 7), einer Amoeba limax ähnlich, welches der Regenerationsknospe zugekehrt ist. Wenn man sich vor Augen hält, daß auch Amoeba proteus, die doch normalerweise viele loböse Pseudopodien bildet, bei einseitig auf sie einwirkendem Reize (etwa Elektrizität: Verworn) nur ein einziges Pseudopodium bildet und mit diesem geradewegs in der Richtung auf den Reiz zu kriecht, so darf man wohl bei den Neoblasten annehmen, daß von der Regenerationsknospe (aber nur von der des Hinterendes!) ein Reiz ausgeht, der den Neoblasten veranlaßt, ein Pseudopodium in dieser Richtung auszustrecken. Dadurch wird ein Vorwärtsgleiten des Neoblasten in der Richtung auf die hintere Regenerationsknospe hin verursacht.

Bei einem gewissen Alter des Regenerates sieht man die Neoblasten in auffallend großer Menge in der Regenerationsknospe, so daß an ihrer großen Bedeutung für die Bildung des Mesoderms gar nicht zu zweifeln ist (Text-Fig. 8). In diesem Stadium zeigen die Neoblasten folgenden Bau: Das Cytoplasma weist keine deutliche Struktur auf; der Kern ist rundlich, vieleckig oder länglich; außer den Chromiolen enthält der Kern noch stark färbbare Körnchen in verschiedener Menge. Der Nucleolus ist dabei fast immer strukturiert (Text-Fig. 9), hell mit dunklen Schollen am Rande. Oft sind mehrere Nucleoli vorhanden. Eine oft vorkommende, auffallende Erscheinung ist ein heller Hof, der den Nucleolus ganz oder fast ganz umgibt (Text-Fig. 9; Tafel, Fig. 19).

An geeigneten Bildern (Text-Fig. 8) kann man direkt die Bildung der Cölomsäcke aus den Neoblasten verfolgen. Im hintersten Winkel des Hohlraumes der Regenerationsknospe (bei bereits durchgebrochenem Darm) finden sich einige kleine Zellen, die wohl den Amöbozyten der vorderen Regenerationsknospe gleichzusetzen sind. Etwas weiter nach vorn liegen ventral Neoblasten. Noch weiter vorn sieht man dann die Neoblasten erst in eine geringere Anzahl von größeren, dann in eine größere Anzahl von kleineren Zellen zerfallen, die sich dann noch weiter nach vorn zu bereits zu Cölomsäckchen angeordnet haben. Die Längsmuskelfasern scheinen zunächst, noch bevor die Cölomsäckchen ausgebildet sind, von mesodermalen Amöbozyten (Muskelzellen?) schwach angelegt zu werden; dann erst legen sich die nun gebildeten Cölomsäckchen ihnen an und verstärken sie (Tafel, Fig. 20, 21). Auf diese Weise verfügt das Regenerat schon auf

download unter www.biologiezentrum.at

früheren Stadien über eine, wenn auch schwache, Muskulatur. Wenn die Längsmuskulatur schon etwas ausgebildet ist, ist die Ringmuskulatur oft noch ganz schwach und nur an einigen wenigen Stellen entwickelt (Text-Fig. 8); besser ausgebildet ist die Zirkumanalmuskulatur, welcher jene kleinen Amöbozyten im hintersten Zipfel der Regenerationsknospe anliegen, von denen bereits (S. 259, Z. 12 von unten) die Rede war; diese dürften also wohl die Bildungszellen der Zirkumanalmuskulatur sein (Tafel, Fig. 22).

Die Neoblasten liefern also den größten Teil des Mesoderm-Materials für die hintere Regenerationsknospe; doch sind auch noch andere Zellen an der Bildung der mesodermalen Organe

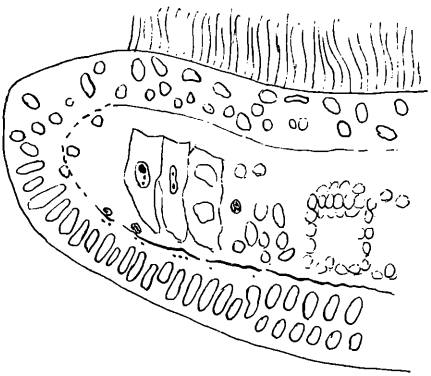


Fig. 8.

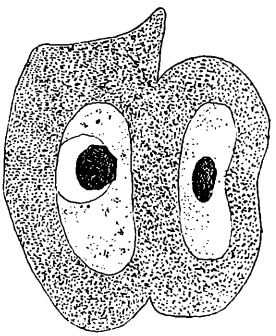


Fig. 9.

Fig. 8. Hintere Regenerationsknospe, ventrale Hälfte, sagittal geschnitten. Oben Darmepithel mit Wimpern, ventral die Hypodermiszellen, darüber (Punkte) Ringmuskel- und (Striche) Längsmuskelfasern; links (kurze Striche) Zirkumanalmuskulatur. Im Hohlraum von links nach rechts: Neoblasten, Zellhaufen, Cölomsäckchen. Vergr. 330×.

Fig. 9. Zwei Neoblasten (sehr nahe dem Hinterende der Regenerationsknospe gelegen). Vergr. 1450×

beteiligt. So sieht man Mitosen in Dissepimentzellen des alten Gewebes (Tafel, Fig. 23); auch kann man die Ablösung solcher Dissepimentzellen und ihre nachherige Wanderung in die hintere Regenerationsknospe hinein verfolgen. Jedenfalls (s. S. 256) finden auch ebenso wie beim regenerierenden Vorderende Muskelzellen des alten Gewebes Verwendung. Mit Zelldegenerationsprodukten beladene Amöbozyten trifft man ebenso an wie in der vorderen Regenerationsknospe. Desgleichen sind Chloragogenzellen in der hinteren Regenerationsknospe nicht selten zu sehen. Man findet solche mit hellem Kern, deutlichem Nucleolus und Chromiolen, in deren Plasma außer den grünlichen Chloragogenkörnern kleinere, stark färbbare Körner liegen; ferner Zellen, in denen diese dunklen Körner in einem Halbkreise angeordnet sind, und

Chloragogenkörnerklumpen, an denen kein Kern zu erkennen ist. Außer diesen in der Leibeshöhle befindlichen Elementen trifft man Chloragogenzellen auch im Darmepithel. — Die Darmmuscularis entsteht aus den Zellen der Splanchnopleura. Die Entstehung der Nephridien hat schon Iwanoff ausführlich beschrieben. Auch die Bildung der Blutgefäße schildert Iwanoff; hier sind aber die Verhältnisse sehr schwankend, da das Regenerat oft noch in später Zeit blutleer ist.

IV.

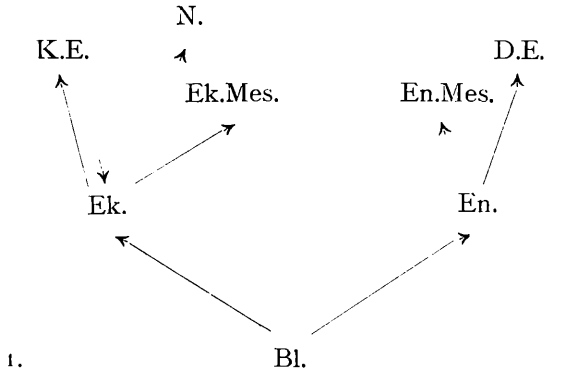
Theoretisches.

Wenn man sich in das Studium der Regeneration (des Lumbriculus) vertieft — besonders, was die Bildung der mesodermalen Gebilde betrifft —, gewinnt man wohl immer mehr den Eindruck, daß hier eine einheitliche Darstellung fast unmöglich ist, da die Regeneration in den einzelnen Fällen so verschiedenartig verläuft, daß man einen feststehenden allgemeinen Typus ihres Verlaufes nur in den Hauptzügen geben kann. Iwanoffs sonst sicher ausgezeichnete Arbeit leidet an dem Fehler, daß er seine Angaben etwas allzu bestimmt vorbringt und dabei überall zu verallgemeinern sucht, so daß der Leser den Eindruck bekommt, die Regeneration verlaufe immer in der geschilderten Weise. v. Wagner hat den Mangel einer strengen Gesetzmäßigkeit des Ablaufes der Regeneration erkannt; er schreibt (S. 137): „. wird man doch vom rein objektiven Standpunkte die Tatsache nicht verschweigen dürfen, daß das regenerative Geschehen nicht von jenen Fesseln der Überlieferung beengt wird, die die embryonale Entwicklung in eine relativ konstante Form zwingen.“ Ein Vergleich der Regeneration mit der Embryonalentwicklung läßt das leicht verstehen. Bei der Embryonalentwicklung geht aus einem im wesentlichen immer gleichen Ausgangsmaterial, dem befruchteten Ei, in einer ganz bestimmten Gesetzmäßigkeit das fertige Tier hervor. Bei der Regeneration dagegen ist das Ausgangsmaterial äußerst verschieden. Einmal war es ein großes Tier, welches amputiert (oder im Freien verletzt) wurde, einmal ein kleines, einmal war es dick, einmal dünn, gut oder schlecht genährt. Die Temperatur, Beleuchtung, die Bewegungsmöglichkeit (ob in Schlamm gehalten, ob in Glasdosen mit schlammfreiem Wasser), ob das Tier wiederholt nacheinander regeneriert hat oder schon lange nicht, ob das Tier (was bei Lumbriculus, wie die Untersuchungen Mrázeks gezeigt haben, nicht gar so selten vorkommt, wie man früher annahm) vor seiner Geschlechtszeit steht oder nicht: alles das sind Faktoren, die bei der Regeneration Verschiedenheiten des Verlaufes hervorbringen können. Ebensowenig kann es gleichgültig sein, ob die Schnittwunde (bei künstlicher Zerteilung; ähnlich in der Natur bei Verletzung durch Feinde) innerhalb eines Segmentes oder zwischen zwei Segmenten

download unter www.biologiezentrum.at

gesetzt wurde, ob der Blutverlust hierbei groß oder klein war, ob (beim Hinterende) der Darm gleich mit seinen Schnitträndern mit der Hypodermis verschmolz und daher der Anus sofort vorhanden war oder ob sowohl die Hypodermis als auch der Darm verlötete, so daß dieser anfangs hinten geschlossen war.

Alle diese Umstände, die noch dazu in den verschiedensten Kombinationen miteinander auftreten können, lassen erkennen, daß der Zustand des Ausgangsmaterials für die Regeneration so verschieden wie möglich ist. Es kann uns daher nicht wundern, daß auch der Weg, den die Regeneration einschlägt, nicht in allen Fällen derselbe ist, sondern daß individuelle Verschiedenheiten vorkommen. Immerhin bleibt die Keimblätterlehre im großen und ganzen dabei zu Recht bestehen: aus Ektoderm wird nie Entoderm, aus diesem nie jenes. Innerhalb eines und desselben Keimblattes können Vertretungen stattfinden; so entsteht das Zentralnervensystem bei der Regeneration nie aus dem alten Nervensystem, sondern aus Hypodermiszellen, die sich zu diesem Zwecke zuvor rückdifferenzieren. Nachstehendes Schema sucht diese Verhältnisse übersichtlich darzustellen:



(Die Verhältnisse des Mesoderms, d. h. die von ihm gebildeten Organe, sind nicht näher zur Anschauung gebracht.)

Buchstabenerklärung: N. = Zentralnervensystem, K.E. = Körperepithel (Hypodermis), Ek. = Ektoblast, Ek.Mes. = Ektomesoderm, Bl. = noch undifferenziertes Blastoderm, En. = Entoblast, En.Mes. = Entomesoderm, D.E. = Darmepithel. 1., 2., 3. bezeichnet Entwicklungsstadien. Ek. und En. (zum Unterschiede von K.E. und D.E.) sind ontogenetische und (Ek.!) bei der Regeneration durch Rückdifferenzierung erreichte Übergangsstadien, stellen also nicht ausgebildete Körper- oder Darmepithelien, sondern noch plurivalente Gastrulaepithelien (bzw. Analoga derselben bei der Regeneration) dar.

Die Embryonalentwicklung verläuft von Bl. (= 1. Entwicklungsstufe) über Ek. und En. (2. Entwicklungsstufe) zur 3. Entwicklungsstufe K.E., N., D.E. (auch die Organe des Mesoderms wären einzureihen); N. ist höher gesetzt als K.E., um die höhere Differenzierung des Zentralnervensystems gegenüber der Hypodermis anzudeuten.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Das Schema sucht nun die bei der Regeneration sich manifestierenden Entdifferenzierungs- und Bildungsmöglichkeiten übersichtlich darzustellen. Die schräg nach aufwärts gerichteten Pfeile geben die Richtung der Differenzierung, der schräg nach abwärts gerichtete Pfeil die Richtung der bei der Regeneration zutage tretenden Rückdifferenzierungsmöglichkeit an; wo er fehlt, ist keine Möglichkeit einer Rückdifferenzierung vorhanden oder doch nicht sicher erwiesen. Es ist also bei der Regeneration eine Rückdifferenzierung auf 1. (omnivalentes Blastoderm) überhaupt nicht möglich (deshalb kann aus Ektodermalem bei der Regeneration nie Entodermales werden, und umgekehrt); eine Rückdifferenzierung von 3. auf 2. ist für K.E. sehr wohl möglich; dieses kommt dadurch in das Stadium Ek. (plurivalentes Ektoblast[4])) und kann nun natürlich auch N. bilden. Das Mesoderm ist zweierlei Ursprungs, Ektomesoderm und Entomesoderm. Inwieweit sich K.E. über Ek. zu Ek.Mes. umbilden kann, ist nicht genau bekannt; die möglicherweise vorkommende Bildung von Ringmuskulatur aus Hypodermiszellen könnte in diesem Sinne aufgefaßt werden.

Die Regeneration des Vorderendes verläuft aus erklärlichen Gründen anders als die des Hinterendes; denn abgesehen davon, daß vorn Gehirn, Schlundring, Kopflappen usw. zu bilden sind, wird ja nach vorn ein dauernder Abschluß gebildet, während durch die hintere Regenerationsknospe eine embryonale Zone gebildet wird. Nach vorn zu handelt es sich nur darum, einen Abschluß und die nötigen Organe (Mund, Gehirnganglion usw.) fertigzustellen; den durch das Abtrennen von eventuell vielen vorderen Segmenten geschaffenen Längenverlust des Tieres macht nicht die vordere Regenerationsknospe, sondern das wachsende Hinterende wieder wett. Eine hintere Regenerationsknospe dagegen hat die Wunde zu verschließen und gleichzeitig die embryonale Zone zu bilden, die durch Wachstum den Substanzverlust ausgleicht.

Die Keimblätterlehre besteht also wenigstens im großen und ganzen auch bei der Regeneration zu Recht. Im übrigen freilich arbeitet die Regeneration gewissermaßen darauf hin, möglichst schnell einen Ersatz für das Verlorene zu schaffen. Für das regenerierende Tier ist das natürlich von der größten Bedeutung; denn die spezifisch ontogenetischen Anpassungen, bzw. Vorgänge, sind so auf die typischen Verhältnisse der Ontogenie zugestutzt, daß ihre, wenn auch abgekürzte Wiederholung bei der Regeneration nur ein völlig nutzloser Zeitverlust wäre; von Reminiszenzen an ontogenetische Vorgänge zu sprechen, die nicht so spezifischer Natur sind, wäre aber wenig zutreffend, da gewisse Vorgänge bei der Regeneration nach Lage der Dinge nicht anders

[4]) Der Gebrauch der bei der Blastula und Gastrula verwendeten Termini technici bezieht sich hier natürlich nur auf die Potenzen.

download unter www.biologiezentrum.at

erfolgen können, als dies in der Embryonaleitwicklung geschieht. Und wenn man z. B. in der Anordnung der Neoblasten im regenerierenden Hinterende — die großen Neoblasten sind rückwärts, weiter nach vorn sind sie in kleine Zellen, Zellhaufen zerfallen und diese dann schließlich zu Cölomsäckchen angeordnet — eine Wiederholung ontogenetischer Vorgänge, der Polzellen und Mesodermstreifen, erblicken will, so ließe sich dem entgegenhalten, daß diese Anordnung wohl auch aus raumökonomischen, gewissermaßen entwicklungsmechanischen Gründen zwanglos zu verstehen wäre.

Literatur.

1920. Boveri-Boner, Y., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Nephridien niederer Oligochäten. Jena.

2. 1882. Bülow, C., Über Teilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern (Lumbriculus variegatus Gr.). Arch. Naturg. Jg. 49, V. 19.

3. 1883. —, Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbriculus variegatus nebst Beiträgen zur Anatomie und Histologie dieses Wurmes. Z. wiss. Zool. V. 39.

4. 1893. Cori, C. I., Ein Fall von partieller Doppelbildung bei Lumbriculus variegatus und über die Knospungsweise bei Syllis ramosa. Lotos (N. F.) V. 14.

5. 1898. Cuénot, L., Etudes physiologiques sur les Oligochètes. Arch. de Biol. Tom. XV.

6. 1901. Driesch, H., Die organischen Regulationen. Leipzig.

7. 1844. Grube, E., Über den Lumbriculus variegatus Müllers und ihm verwandte Anneliden. Arch. Naturg. Jg. 10, V. 1.

8. 1897. Heider, C., Ist die Keimblätterlehre erschüttert? Zool. Ctrbl. V. 4.

9. 1894. Hesse, R., Die Geschlechtsorgane von Lumbriculus variegatus Gr. Z. wiss. Zool. V. 58.

10. 1894. —, Zur vergleichenden Anatomie der Oligochaeten. Z. Zool. V. 58.

11. 1902. —, Zur Kenntnis der Geschlechtsorgane von Lumbriculus variegatus. Zool. Anz. Bd. XXV

12. 1903. Iwanoff, P., Die Regeneration von Rumpf- und Kopfsegmenten bei Lumbriculus variegatus Gr. Z. wiss. Zool. V 75.

13. 1902. Janda, V., Über die Regeneration des zentralen Nervensystems und Mesoblastes bei Rhynchelius. S. B. Böhm. Ges. Wiss.

14. 1907. Korschelt, E., Regeneration und Transplantation. Jena.

15. 1907. Morgan, Th. H., Regeneration. Deutsch von M. Moszkowski. Leipzig.

16. 1909. Morgulis, S., Contributions to the Physiology of Regeneration, II. Experiments on Lumbriculus. Arch. Entw. Mech. Bd. 28.

17. 1911. —, Beiträge zur Regenerationsphysiologie, V Die Regeneration isolierter Segmente und kleiner Stücke von Würmern. Arch. Entw. Mech. Bd. 31.

18. 1906. Mrázek, A., Die Geschlechtsverhältnisse und die Geschlechtsorgane von Lumbriculus variegatus. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXIII.

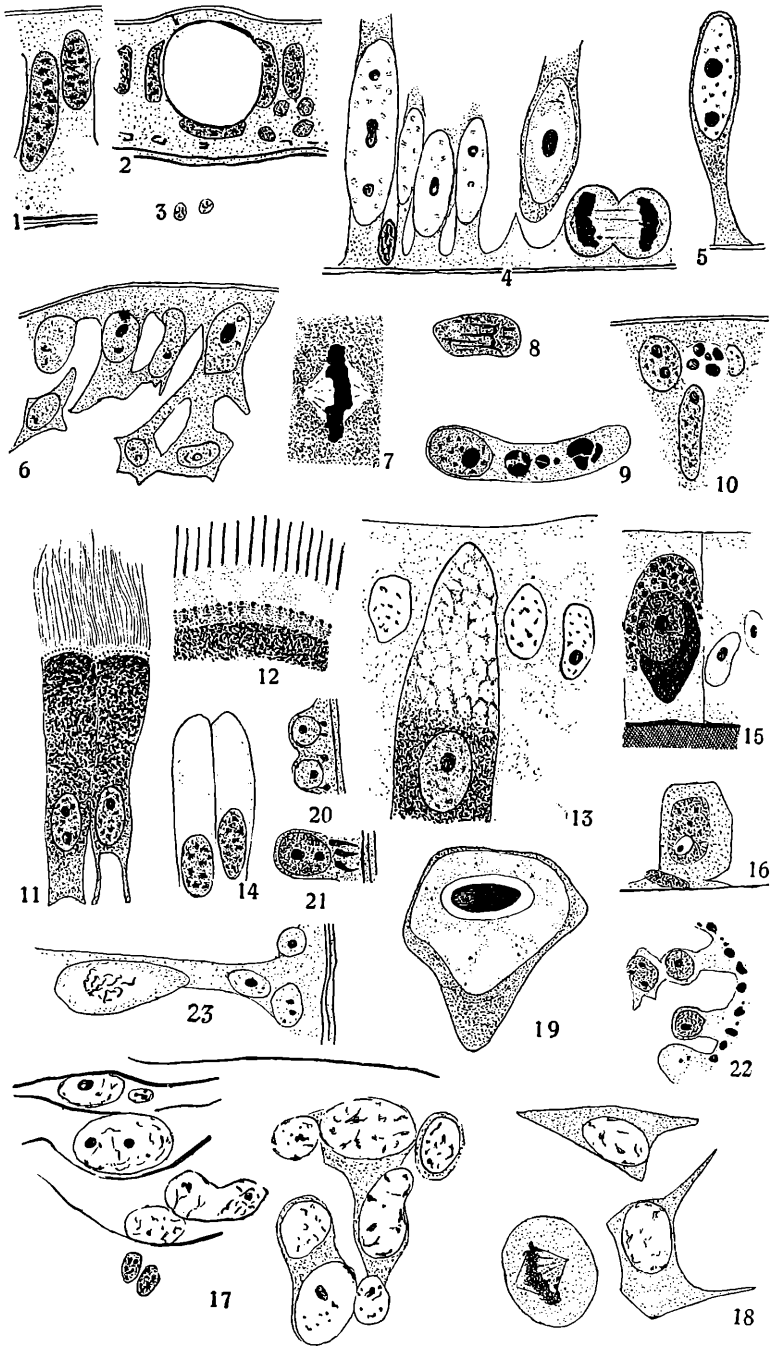
19. 1914. —, Beiträge zur Naturgeschichte von Lumbriculus. S. B. Böhm. Ges. Wiss. 1913.

20. 1908. Müller, C., Regenerationsversuche an Lumbriculus variegatus und Tubifex rivulorum. Arch Entw. Mech. Bd. 26.

21. 1771. Müller, O. F., Von Würmern des süßen und salzigen Wassers. Kopenhagen.

22. 1903. Polowzow, Über eigentümliche kontraktile Fasern in einer Flimmerepithelien-Art. Arch. mikr. Anat.
23. 1892. Randolph, H., The regeneration of the tail in Lumbriculus. J. Morph. V. 7.
24. 1868. Ratzel, F., Beiträge zur anatomischen und systematischen Kenntnis des Oligochaeten. Z. wiss. Zool. Bd. XVIII.
25. 1869. —, Histologische Untersuchungen an niederen Tieren. Z. wiss. Zool. Bd. XIX.
26. 1895. Roux, W., Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig.
27. 1919. Růžička, V., Restitution und Vererbung. Berlin.
28. 1921. Schaxel, J., Untersuchungen über die Formbildung der Tiere. Berlin.
29. 1896. Schneider, G., Über phagozytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligochaeten. Z. wiss. Zool. V. 61.
30. 1902. Schneider, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.
31. 1876. Vejdovský, F., Anatomische Studien an Rhynchelmis limosella. Z. wiss. Zool. Bd. XXVII.
32. 1883. —, System und Morphologie der Oligochaeten. Prag.
33. 1895. —, Zur Kenntnis des Geschlechtsapparates von Lumbriculus variegatus. Z. wiss. Zool. Bd. LIX.
34. 1890. von Wagner, F., Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma nebst allgemeinen Bemerkungen über Teilung und Knospung im Tierreich. Zool. Jahrb. V. 4, Anat.
35. 1893. —, Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Biol. Ctrbl. V. 13.
36. 1897. —, Zwei Worte zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarms bei Lumbriculus. Zool. Anz. V. 20.
37. 1900. —, Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei Lumbriculus variegatus Gr. I. Teil. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XIII.
38. 1905. —, II. Schlußteil. Bd. XXII.
39. 1906. —, Zur Ökologie des Tubifex und Lumbriculus. Zool. Jahrb., Abt. System. Bd. 23.
40. 1902. Winkler, G., Die Regeneration des Verdauungsapparates bei Rhynchelmis limosella Hoffm. S. B. Böhm. Ges. Wiss.

Wenzel: Cytologie des Lumbriculus variegatus Gr.



Dr. Wenzel gez.

Erklärung der Tafelfiguren.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch den Kopf, Stück des ventralen Teiles. Oberhalb der Epidermiszellen die Cuticula, unterhalb die quer getroffenen Ringmuskelfasern, darunter Längsmuskelfasern. Vergr. 1200×.

Fig. 2. Längsschnitt durch die mittlere Körperregion; eine Schleimzelle mit rundem Becher (der Ausführungsporus ist durch diesen Schnitt nicht getroffen); Hypodermiszellen und kleine ektodermale Zellen, letztere in diesem Schnitt viel zahlreicher, als das für gewöhnlich der Fall ist. Vergr. 1550×.

Fig. 3. Zwei Kerne von Lymphzellen aus der normalen Hypodermis. (Die Lymphzellen liegen, ähnlich wie beim Regenwurm, etwas basal von den Hypodermiszellen, aber noch außerhalb der Muskulatur; außerdem sieht man sie auch in der Leibeshöhle und im Darmepithel; sie dürften mesenchymatischen Ursprungs sein.) Vergr. 1550×.

Fig. 4. Regenerierendes Ektoderm (Ventralseite); eine Zelle hat sich bereits abgelöst und wandert in den Hohlraum der Regenerationsknospe. Die kleine dunkle Zelle links unten ist eine Lymphzelle. Rechts eine Mitose. Vergr. 770×.

Fig. 5. Eine isoliert sehende, noch durch eine schwache Plasmabrücke mit der Kutikula in Verbindung stehende „verjüngte" Ektodermzelle. Vergr. 770×.

Fig. 6. Regenerierendes Ektoderm der Dorsalseite; Ablösung einzelner Zellen. Vergr. 800×.

Fig. 7. Mitose einer Ektodermzelle. Vergr. 850×.

Fig. 8. Relativ große Lymphzelle, wie solche manchmal zwischen den sich verjüngenden Hypodermiszellen sitzen. Vergr. 1540×.

Fig. 9. Amöboide Zelle, welche Degenerationsprodukte von Ektodermzellen in ihr Plasma aufgenommen hat und forttransportiert. Vergr. 2050×.

Fig. 10. Hypodermis einer Regenerationsknospe; Degenerationsprodukte einer Zelle zwischen anderen Hypodermiszellen. Vergr. 1800×.

Fig. 11. Darmepithelzellen aus der mittleren Körperregion. Vergr. 1200×.

Fig. 12. Der obere Teil einer solchen Zelle bei 3600× Vergrößerung; die Wimpern sind nicht ganz eingezeichnet.

Fig. 13. Eiweißzelle und benachbarte Nährzellen bei Toluidinblaufärbung. Vergr. 1500×.

Fig. 14. Darmepithelzellen aus der Regenerationsknospe; Wanderung feiner Pünktchen gegen das Darmlumen zu. Vergr. 1250×.

Fig. 15. Eiweißzelle und Nährzellen aus dem intakten Darm eines regenerierenden Tieres; die Zellen sitzen dem den Darm umgebenden Blutsinus auf. Vergr. 1180×.

Fig. 16. Dissepimentzelle, die sich ablöst. Vergr. 1200×.

Fig. 17. Längsschnitt. Muskelzellen des alten Gewebes treten zwischen den Längsmuskelfasern (starke Striche) aus und wandern in die Regenerationsknospe. Vergr. 1150×.

Fig. 18. Ausgetretene, amöboid gewordene Längsmuskelzellen; eine in Mitose. Vergr. 1150×.

Fig. 19. Neoblast. Vergr. 1450×.

Fig. 20, 21. Querschnitte durch die hintere Regenerationsknospe. Zwei Stadien der Bildung der Längsmuskelfasern (Punkte in Fig. 20, beistrichförmige Gebilde in Fig. 21); die Striche normal dazu sind die Ringmuskeln. Vergr. 1100× und 1800×.

Fig. 22. Zirkumanalmuskulatur und ihre Bildungszellen. Vergr. 800×.

Fig. 23. Mitose einer Dissepimentzelle im normalen Gewebe vor der hinteren Regenerationsknospe; die starken Striche rechts sind Längsmuskelfasern. Vergr. 1200×.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Lotos - Zeitschrift fuer Naturwissenschaften

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 71

Autor(en)/Author(s): Wenzel Otto

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis der normalen und regenerativen Cytologie des Lumbriculus variegatus Gr. 243-267