

Zweiter Beitrag zur Hämocöltheorie¹.

Von

F. Vejdovský, Prag.

Mit Tafel IV und V.

Die vorliegende Abhandlung ist die weitere Bearbeitung des Materials, welches den Bau und Ursprung des Gefäßsystems beleuchten dürfte. Bei der histologischen Betrachtung des genannten Organsystems sämtlicher Bilaterien treten große Verschiedenheiten in der Entfaltung der intravasalen Komponenten hervor und ich habe in meiner ersten das Hämocöl der Annulaten behandelnden Arbeit auf Grund dieser Wahrnehmung eine Einteilung dieser inneren Bestandteile zu entwerfen versucht. Ich gehe nämlich von dem gewöhnlichen Vasotheil aus, unterscheide dessen weitere Differenzierung zu großen verästelten auf den Gefäßwandungen aufgehängten Muskelzellen (Enchyträiden), ferner die aus dem Vasotheil sich bildende innere Längsmuskelschicht des Herzens und der propulsatorischen sog. Seitenherzen; Vasochole und Klappen werden als weitere Differenzierungen dieser inneren Ausstattung erklärt.

Es waren indessen zwei Gründe, die mich veranlaßten die erste Arbeit in der angegebenen Richtung zu vervollständigen, erstens, daß zur Zeit der Drucklegung derselben mehrere denselben Gegenstand behandelnde und teilweise mit meiner Auffassung in schroffem Widerspruch stehende Abhandlungen erschienen sind und zweitens, daß es möglich ist für meine Deutung manche neue und gewiß wichtige, die Frage näher beleuchtende Dokumente anzuführen.

1. Über die sog. Blutzellen der Enchyträiden.

Ich glaube bereits im Jahre 1879 (Monographie der Enchyträiden) nachgewiesen zu haben, daß die Enchyträiden der Blutkörperchen überhaupt entbehren, indem ihre Blutflüssigkeit nur eine homogene,

¹ Vgl. VEJDovský, Zur Hämocöltheorie. Diese Zeitschr. 1905. Bd. LXXXII.

teils farblose, teils ockergelbe und rötliche Substanz vorstellt. Von dieser Tatsache kann man sich vorzugsweise durch Beobachtung der lebenden Tiere, namentlich der glasartig durchsichtigen Gattung *Achaeta*, ferner einiger Vertreter der Fridericien und Henleen, sowie der vollständig durchsichtigen *Marionina sphagnatorum*¹ überzeugen. Während des Blutkreislaufes findet man keine einzige in dieser Blutflüssigkeit circulierende Zelle. Das einzige, was man in lebenden Tieren sicherstellen kann, sind die großen verzweigten Zellen in einzelnen Herzkammern, die ich schon 1879 als Muskelzellen bezeichnete und die von den nachfolgenden Autoren verschiedenartig gedeutet wurden, wie ich eben in meiner letzten Hämocölarbeit des Näheren auseinandergesetzt habe.

Um so mehr mußte mich eine unmittelbar vor dem Erscheinen der erwähnten Abhandlung veröffentlichte Arbeit von HEDWIG FREUDWEILER, einer Schülerin von ARNOLD LANG, überraschen, in welcher von neuem behauptet wird, daß sowohl »im ganzen Gefäßnetze«, als im Rückengefäße selbst sich vereinzelte freie Zellen befinden, »die bald der Wandung angeschmiegt, bald an ihr nur mit einem Plasmafortsatz befestigt, oder auch gänzlich frei in der Blutflüssigkeit verteilt sind«. Und weiter liest man in der angezogenen Arbeit: »Im Gefäßsystem der Enchyträiden finden sich also freie Zellen und geformte Zellgebilde. Die ersteren kommen bei allen Formen vor, auch bei Herzkörperlosen, sie sind spärlich im Lumen verteilt, auch in den Sinus und zwischen die Darmzellen vordringend, selten in das Bauchgefäß.« »Sie stellen sich dar als kleine Zellen mit wohlgebildetem Kern, der aber eines deutlichen Nucleolus entbehrt, dagegen zahlreiche feine Chromatinkörner aufweist, die ihm ein dunkles Aussehen geben.« »Da das Gefäß nirgends ein Endothel aufweist, muß ihr Ursprung anderswo gesucht werden und dabei fällt der Blick auf die Septen (Fig. 22), auf dieselben Zellen, aus denen sich die Wanderzellen des Cöloms herausdifferenzieren².«

¹ Diese Art ist vom biologischen Standpunkte sehr interessant, indem sie sich den ganzen Sommer hindurch ungeschlechtlich, nämlich durch Teilung, wie *Lumbriculus*, vermehrt. Die in Aquarien gehaltenen Tiere erschienen von Mai bis Juli niemals geschlechtsreif, zerfielen aber zu einer größeren Anzahl Teilstücke, die zu normalen Würmern regenerierten. Späteres Schicksal der Tiere ist mir unbekannt, aber auch die in den Torfwässern lebenden Marioninen müssen sich ungeschlechtlich vermehren, da ich niemals im Sommer geschlechtsreife Tiere gefunden habe.

² HEDWIG FREUDWEILER, Studien über das Gefäßsystem niederer Oligochaeten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XL. Bd. 1905. S. 383—422. Taf. XII, XIII.

Das sind doch Angaben, die sich mit der Darstellung des Sachverhältnisses in meiner vorigen Hämocöl-Arbeit keinesfalls in Einklang bringen lassen. Bei dem Lesen der Arbeit von H. FREUDWEILER und bei näherer Beurteilung deren Abbildungen gelangt man aber sofort zur Überzeugung, daß die Strukturverhältnisse des Gefäßsystems eben dieselben sind, wie ich sie dargestellt habe. Jedenfalls ist die Behauptung nicht zutreffend, nach welcher das Rückengefäß nirgends ein Endothel aufweisen soll. Ich sehe wenigstens auf der Fig. 8 und 21 der angezogenen Arbeit in den als *bz* bezeichneten und im Texte als Blutzellen gedeuteten Elementen diejenigen Zellen, welche ich als zum Vasotheil gehörend ausgelegt habe. Sie sind es tatsächlich. Ich finde nämlich in der ganzen Arbeit keine Erwähnung, ob die Tiere rücksichtlich der Sicherstellung der Blutkörperchen lebend beobachtet wurden, dagegen geht aus der Schilderung hervor, daß die der Wandung aufsitzenden Zellen nur an Querschnittserien als Blutelemente gedeutet wurden. Auch scheint es mir, daß die Präparate nicht mit genügend starken Objektiven untersucht wurden, was für die Feststellung der Strukturen der vermeintlichen Blutzellen unerlässlich erscheint. Aus der ganzen Darstellung der Verfasserin, die sonst sehr sorgfältig und erschöpfend die ganze ältere Literatur berücksichtigt, ergibt sich einfach, daß man in den »Blutzellen« verästelte intravasale Muskelzellen erblicken muß, wie ich die letzteren für *Enchytraeus adriaticus* nach guter Fixierung und Färbung mit Eisenhämatoxylin und bei Fridericien nach der Färbung mit gewöhnlichem Karmin dargestellt habe.

Nichtsdestoweniger konnte ich mich mit bloßer Vermutung nicht begnügen und erachtete es für zweckmäßig auch neuerdings ähnliche Strukturen wie bei *Ench. adriaticus* bei andern Arten nachzuweisen, sowie anderseits die Frage definitiv zu entscheiden, ob die vermeintlichen Blutzellen tatsächlich existieren. Zu diesem Zwecke benutzte ich dieselbe Fixierungsmethode wie früher bei *Ench. adriaticus* auch für *Ench. humiculator* Vejd.¹ und auf Grund dieses Verfahrens erkannte ich sofort, daß die letztgenannte Art nicht weniger für das Studium

¹ In seinem trefflichen Werke »Oligochaeta« im »Tierreich« führt MICHAELSEN diese Art unter dem alten HENLESchen Namen *Ench. albidus* an. Zwar habe ich schon 1879 nachgewiesen, daß die Beschreibung HENLES für jede beliebige *Enchytraeus*-Art, sowie für die jetzigen Fridericien passen kann, und daß es unmöglich ist eine bestimmte Art darin zu erkennen; dennoch habe ich die erwähnte Beschreibung von HENLE nochmals verglichen, aber mit ebenso negativem Resultat wie vor 27 Jahren. Daher bezeichne ich die von mir untersuchte Art nach wie vor als *Ench. humiculator* Vejd.

der feinsten Gefäßstrukturen günstig ist, wie *Ench. adriaticus*. Eine größere Anzahl Individuen wurden durch 24 Stunden in der bekannten Chromsublimatmischung (mit Spuren von Essigsäure) fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Die Resultate sind überraschend, allerdings aber muß man zur Feststellung der merkwürdigen Strukturen starke apochrom. Immersionssysteme (ZEISS 2,00 mm und noch günstigere Erfolge erzielt man mit 1,5 mm) anwenden. Bei diesen Vergrößerungen sind Fig. 1—3 reproduziert und man begegnet hier ähnlichen, sogar noch mehr auffallenden Strukturen der intravasalen Zellelemente als sie von *Ench. adriaticus* aus meiner ersten Arbeit bekannt geworden sind.

In Fig. 1 ist ein Querschnitt der Herzkammer aus dem neunten Segmente reproduziert, wobei die äußere Längs- und Ringmuskelschicht nicht berücksichtigt sind und nur die innere Ausstattung dargestellt ist. Zunächst sieht man hier drei wandständige, den gewöhnlichen Vasothelezellen entsprechende Zellen (*a*, *b*, *c*). Mit ihren breiten Basalplatten legen sie sich der äußeren Ringmuscularis an, in das Herzlumen entsenden sie schlanke und scharf endigende Fortsätze, von denen der eine bei *a* noch knotenartige plasmatische Verdickungen führt und schließlich mit drei feinen dendritischen Verzweigungen endigt. Eine fibrilläre Differenzierung des feinkörnigen Cytoplasma habe ich hier nicht sicherstellen können. Die Vasothelezelle *b* entsendet an unserm Querschnitte ebenfalls zwei Fortsätze, die von deutlich differenzierten geschlängelten Myofibrillen begleitet sind. Aus der rundlichen wandständigen Zelle *c* gehen sechs Zellfortsätze mit feinen axialen Fibrillen hervor.

Die übrigen Zellen des in Rede stehenden Querschnittes (Fig. 1) stehen mit der Gefäßwandung nur bald mittels schlanker Ausläufer (*d*), bald mittels feinen dendritisch verzweigten plasmatischen Verästelungen (*e*, *f*) in Verbindung. Schließlich findet man noch im Lumen des Querschnittes zwei ebenfalls verästelte kleinere Zellen, die scheinbar freie, amöboide Leucocyten in der Blutflüssigkeit vortäuschen, tatsächlich aber, wie die Nachbarschnitte lehren, durch feine und lange Dendriten an der Gefäßwand befestigt sind.

Bezüglich der Struktur haben für uns das größte Interesse die mit *e* und *f* bezeichneten Zellen. Es sind Muskelzellen gleich den bereits von *Ench. adriaticus* bekannten. In der Zelle *e* sieht man einen großen Zellkörper, der in zwei stark ausgebildete Fortsätze ausläuft, und von diesen bildet der untere drei schlanke, an die Gefäßwand sich ansetzende Dendriten, während er nach innen noch in

drei feine Dendriten verästelt ist. Die starken plasmatischen Ausläufer zeichnen sich nun aus durch das Vorhandensein der axialen Fibrillen, die durch ihre tief schwarze Färbung aus dem feinkörnigen und klaren Cytoplasma sehr scharf hervortreten. Im oberen Fortsatze sieht man drei solche, parallel nebeneinander verlaufende Fibrillen, die an dem vorgehenden Schnitte mit der Gefäßwandung in Verbindung stehen. Die Fibrillen sind selbständig, d. h. sie gehören nur dem oberen Fortsatze an, ohne mit den gleichgestalteten Fibrillen des unteren Fortsatzes sich zu verbinden. Es kann daher jeder Fortsatz sich selbständig mittels seiner Myofibrillen kontrahieren.

Noch überzeugender tritt uns der innere Fibrillenapparat in der mit *f* bezeichneten intravasalen Zelle hervor. Der Zellkörper ist im großen Ganzen spindelförmig und entsendet seitlich noch einen kurzen, in vier feine der Fibrillen entbehrenden Dendriten auslaufenden Fortsatz. Der große, bläschenförmige Kern mit deutlichen Kernkörperchen (welcher sonst in allen bisher besprochenen Muskelzellen überzeugend hervortritt), liegt etwas seitlich, da in der Achse der Zelle wieder drei scharf konturierte Myofibrillen verlaufen, aber nicht in die feinen Endverzweigungen der Zelle sich fortsetzen. Man sieht nämlich, daß die polaren Fortsätze der besprochenen Zelle in äußerst feine Dendriten sich verästeln, die sich zu wiederholten Malen verzweigend an den Gefäßwandungen sich ansetzen, aber keine Myofibrillen führen.

Dieselben Strukturen der intravasalen Muskelzellen findet man auch in Fig. 2. Dieselben Zellkörper mit polaren und seitlichen Verzweigungen und dieselben intracellulären Fibrillenbündel treten auch in den hier reproduzierten Zellen hervor. Nur gehen die Fibrillen auch in die feinen Fortsätze über, und es ist wahrscheinlich, daß die Fortsätze einzelner Zellen untereinander anastomosieren. Feststellen konnte ich dies allerdings in keinem einzigen Falle. Der reproduzierte Querschnitt ist auch sonst lehrreich, daß hier verschiedenartig ausgebildete Vasothehzellen vorliegen. In *a* ist eine gewöhnliche wandständige nicht verästelte Vasothezelle; in *b* entsendet dieselbe schon vier Seitenfortsätze gegen das Lumen des Gefäßes. Nirgends aber trifft man Zellen, die der Oberfläche des Herzens aufsitzen und so das Eindringen in das Gefäß durch die Wandungen andeuten würden.

Die Fig. 3 ist möglichst sorgfältig reproduziert und stellt uns einen Anschnitt der intravasalen Muskelzelle vor; sie könnte als Schema der genannten Elemente dienen, da sie alle histologischen

Komponenten dieser Zellen enthält, nämlich einen voluminösen Zellkörper, einen starken Fortsatz mit zwei Muskelfibrillen und zwei schlanken mit je einer Fibrille und schließlich die feinen, zu wiederholten Malen verzweigten fibrillenlosen Dendriten.

Kein Zweifel, daß die von FREUDWEILER beobachteten »Blutzellen« mit den eben beschriebenen Vasothele- und Muskelzellen identisch sind. Verf. veranschaulicht sie, allerdings bei weit schwächerer Vergrößerung auf dem Querschnitte des Rückengefäßes in Fig. 21, dreimal. Einmal werden sie als *lc* bezeichnet, d. h. als Leucocyten, welche, die Auffassung LANGS über den Ursprung der intravasalen Elemente unterstützend, in die Gefäße eindringen sollen. »Von den Wanderzellen des Cöloms werden immer einige besonders stark chemotaktisch durch die reichhaltige Hämolymphe des Rückengefäßes angezogen werden. Infolge ihrer amöboiden Eigenschaften vermögen sie schließlich die dünne Basalmembran zu passieren. Ich glaube mehrmals in die Membran eingelegte typische Blutzellenkerne gefunden zu haben (Fig. 21), der Wandung außen oder innen dicht anliegende werden häufig gefunden« (FREUDWEILER, S. 407).

Diese Deutung ist jedenfalls nicht annehmbar; die Abbildung selbst beweist, daß *lc* keinen Leucocyten, sondern eine sehr flache Vasothelezelle vorstellt. In *bx* ist aber diese Zelle schon höher und erinnert an die in unsrer Fig. 2 als *a* abgebildete Vasothelezelle, wogegen sie von FREUDWEILER als der Wandung sich anschmiegende Blutzelle gedeutet wird. Schließlich sieht man in der Abbildung der Verfasserin ein frei im Blute suspendiertes und ebenfalls als Blutzelle gedeutetes Element, das amöboide Fortsätze entsendend an die in der (*bx*) Leibeshöhle flottierenden Amöbocyten erinnern soll. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die letztgenannten Zellen unsern tiefer in das Gefäßlumen vorspringenden und mittels Dendriten an die Wandungen befestigten Muskelzellen entsprechen. Stärkere Vergrößerungen dürften die Verf. von dem wahren Sachverhalte gewiß überzeugen.

Nach dem Geschilderten muß man daher nach wie vor die Existenz besonderer Blutkörperchen bei Enchyträiden in Abrede stellen und die intravasalen Elemente im Herzen teils als einfache Vasothelezellen, teils als verästelte Muskelzellen deuten, die sich durch Differenzierung verschiedenartig angelegter Myofibrillen den Kontraktionen der äußeren circulären Muskelschicht anpassen.

Über den Ursprung der Vasothelezellen und intravasalen Myoblasten habe ich schon in der ersten Arbeit den Nachweis geliefert,

daß sie nur von entodermalen Elementen, den basalen Zellen, oder sog. Ersatzzellen des Darmepithels herkommen können. Die LANGsche Hämocöltheorie postuliert dagegen den Ursprung der intravasalen Gebilde aus den Lymphzellen der Leibeshöhle und könnte daher scheinbar durch die angeführten Ergebnisse der Arbeit von HEDWIG FREUDWEILER bekräftigt werden. Man erfährt hier nämlich, daß die Lymphocyten durch die Cöllothelwandungen in das Gefäßlumen eindringen, um hier als die oben beschriebenen Blutzellen zu funktionieren. Da man aber tatsächlich keine Blutzellen in der Blutflüssigkeit nachzuweisen vermag, so ist jede Diskussion in dieser Richtung ausgeschlossen. Sachlich dagegen ist die ganze Hypothese von dem Ursprunge der Blutzellen aus den Lymphocyten ein Ding der Unmöglichkeit. Aus mehreren Gründen. Zunächst findet man den Schichtenbau des Herzens allzu kompliziert, als daß es möglich wäre den Lymphocyten sich durch die hohe Chloragogenschicht, ferner durch die derbe Muscularis (Intermuscularsubstanz, Basalmembran, oder Cuticula der Autoren) sozusagen durchzuarbeiten, um in die Blutflüssigkeit zu gelangen. Wenn bei den Vertebraten während der Diapedesis die Leucocyten sich aus dem Blute durch Wandungen der Capillaren durchzubohren vermögen, so kann man diesen Vorgang keinesfalls mit dem vermeintlichen Einwandern der Lymphocyten in das Herz der Annulaten in Vergleich ziehen. Zweitens muß man die Gestalt der Lymphocyten und der intravasalen Zellgebilde der Enchyträiden berücksichtigen. Hier sind die glattwandigen, spindelförmigen, elliptischen oder kugeligen Lymphocyten der Leibeshöhle seit lange bekannt, die sich nie amöbenartig bewegen können und überhaupt keine autonome Bewegungen ausüben, und der Gestalt nach von den intravasalen Myoblasten ganz und gar abweichend sind.

Eine erneute vergleichende Bearbeitung der Morphologie und Physiologie der in der Leibeshöhle der sog. Evertebraten flottierenden Zellen ist höchst notwendig und sie dürfte gewiss zu sehr interessanten Ergebnissen führen. Aus einigen vergleichenden Beobachtungen, die ich vorübergehend an Annulaten und Insekten angestellt habe, kann ich einige, die Enchyträiden direkt betreffenden Erfahrungen hier anführen. Es gibt Gattungen, wie z. B. *Mesenchytraeus*, bei welchen zwischen den massenhaft in der Leibeshöhle flottierenden spindelförmigen Lymphocyten noch zahlreiche Amöbocyten vorhanden sind und zweierlei Gebilde vorstellen, von denen ich die einen sternförmigen bereits in meiner ersten Hämocölarbeit erwähnt habe.

Man findet sie in den vorderen Segmenten von *M. flavus* meist

an der Wandung des Herzens herumkriechend, niemals aber im Herzen selbst. Die intravasale Ausstattung und der Vasochoord besteht nämlich aus ganz anders sich gestaltenden Zellen als die erwähnten Amöbocyten, welche daher nicht zu Blutzellen umgebildet werden können. Die in der übrigen Leibeshöhle befindlichen Amöbocyten bei *M. flavus* sind zahlreicher vorhanden, unterscheiden sich von den ersterwähnten durch die Gestalt, Pseudopodienbildung und Kernverhältnisse, lassen sich aber keinesfalls mit den intravasalen Vasochoelzellen identifizieren.

Ähnliche Amöbocyten findet man zwischen den massenhaft vorhandenen spindelförmigen Lymphocyten auch bei der Gattung *Enchytraeus*. Hier aber sind die Amöbocyten sehr spärlich und zeichnen sich durch recht unbedeutende Dimensionen aus, so daß deren Auffindung nur bei Beobachtungen mittels Immersionssystemen möglich ist. Jedenfalls sind die Amöbocyten viel kleiner als die oben beschriebenen intravasalen Muskelzellen, und es läßt sich nicht denken, daß sie in das Herzlumen eindringen könnten.

Drittens sind noch die Fridericien in Betracht zu ziehen, wo man zweierlei Gebilde in der Leibeshöhle findet, beide in fast gleicher Anzahl. Erstens sind hier die glattwandigen, großen spindel- oder kugelförmigen Lymphocyten ohne Pseudopodien, und zwischen ihnen die andern, kleinen Elemente, die man als Lymphplättchen unterscheiden kann.

Die Lymphplättchen sind eben charakteristisch für die Gattung *Fridericia*, und MICHAELSEN hat sie auch in der Leibeshöhle von *Buchholzia fallax* gefunden. In einer älteren Arbeit habe ich diese Körperchen als Microcyten angeführt, indessen habe ich mich im Laufe der Zeit überzeugt, daß man es nicht mit Zellen zu tun hat, indem sie durch Zerfall des Zellkörpers der großen Lymphocyten selbst — ohne Beteiligung deren Kerne — entstehen. Die Lymphplättchen sind glänzende, flache Körperchen ohne Kern und entstehen innerhalb der großen Lymphocyten, nach deren Zerfall sie in der Leibesflüssigkeit flottieren. Die Körperchen in den spindelförmigen Lymphocyten von *Mesenchytraeus flavus* sind gelblich, die von *M. moravicus* (n. sp.) rötlich, während sie bei *Enchytraeus*, *Fridericia* und einigen Mesenchyträen farblos sind. Die Farbe der Lymphocyten bei *Mesenchytraeus* ist an die inneren Kügelchen gebunden, die den Lymphplättchen der Fridericien entsprechen. Es ist möglich, daß sie eine dem Hämoglobin verwandte Substanz enthalten.

Selbstverständlich können bei Fridericien weder die großen

Lymphocyten — da sie keine Pseudopodien bilden — noch die kleinen Lymphplättchen in die Blutflüssigkeit durch die Gefäßwandungen gelangen und beschränken sich somit nur auf die Leibeshöhle. Da ferner bei Fridericien keine Amöbocyten vorhanden sind, die innere Ausstattung des Herzens dagegen aus gleichgestalteten Myoblasten besteht, wie bei *Enchytraeus* usw., so müssen die letzteren einen andern Ursprung haben als aus den Lymphocyten.

HEDWIG FREUDWEILER scheint auch schon eine andre Herkunft zuzulassen, indem sie sagt, daß die vermeintlichen Amöbocyten des Blutes »entweder aus der Leibeshöhle eingewanderte Lymphocyten darstellen, oder was wahrscheinlicher ist, von embryonal zwischen Darm und Cölomblasen eingedrungenen Mesenchymzellen ableitbar sind«. Wie ich in einer der nachfolgenden Arbeiten nachzuweisen hoffe, ist auch diese letztere Annahme ein Ding der Unmöglichkeit, und so bleibt keine andre Erklärung übrig, als daß die inneren Blutgefäßkomponenten, das Vasotheil, Myoblasten usw. nur vom Entoderm herkommen können.

2. Über den entodermalen Ursprung des Vasochoords.

In der angezogenen Arbeit von H. FREUDWEILER wird ferner die Frage nach dem Ursprunge des Herzkörpers, oder, wie ich dieses wichtige Organ des Herzens bezeichne, des Vasochoords, erörtert. Bei Mangel an positiven Beobachtungen wird der Vasochoord nur hypothetisch von den embryonalen Mesenchymzellen abgeleitet, »die sich zwischen Darm und Cölomtaschen eingedrängt haben, an die ventrale Gefäßwand sich anheftend und sich vermehrend, bei *Mesenchytraeus* und *Stercutus* einen Herzkörper bilden«. Die Funktion dieses Organs soll sowohl die einer Klappe als auch einer secretorischen Drüse sein. Dagegen wurde der Vasochoord in meiner ersten Arbeit seinem Ursprunge nach als aus dem umgebildeten Vasotheil der unteren Fläche des Herzens erklärt. Diese Deutung, welche aus der Untersuchung einer Querschnittserie von *Mesenchytraeus flavus* resultierte, — (die Längsschnitte haben sich zur Entscheidung dieser Frage als nicht geeignet erwiesen) — diese Deutung steht gewiß im Widerspruch mit allen bisherigen Angaben über die Herkunft des Vasochoords. Obwohl nämlich die älteren Untersuchungen in dieser Beziehung darin einig waren, daß der Herzkörper direkt mit dem Darmepithel zusammenhängt, so scheinen die neuesten Arbeiten, namentlich von PICTON¹,

¹ L. J. PICTON, On the Heart-body and coelomic Fluid of certain Polychaeta. Quart. micr. Journ. Vol. XLI. 1899.

G. SCHNEIDER¹, WILLEM und MINE, GAMBLE und ASHWORTH² die Ansicht EISIGS zu unterstützen, daß der Herzkörper nichts anderes als eine intravasale, durch die Einstülpung des äußeren Peritonealepithels in das Herzlumen entstandene Chloragogendrüse vorstellt. Auf Grund dieser neueren Mitteilungen resümiert ARNOLD LANG in seinen »Beiträgen zur Trophocöltheorie« über den Ursprung des Vasochores folgendermaßen:

»Die eine fundamentale Tatsache scheint ziemlich gesichert zu sein, die nämlich, daß das den Herzkörper ausfüllende Zellenmaterial cölothelialen Ursprungs ist, daß es sich um eine exotropische Wucherung oder Ausstülpung der Cölomwand in das Gefäßlumen handelt, auf die sich sogar die Muskulatur (und das Gefäßendothel [?]) fortsetzen kann. Die Annahme, daß der Herzkörper von der entodermalen Darmwand abstamme, läßt sich heutzutage nicht mehr halten.« Die vermeintliche Richtigkeit der Annahme, daß der Herzkörper tatsächlich vom Cölothel herstamme, führt aber LANG zum weiteren Postulate, nach welchem »der Nachweis der cölothelialen Natur des Herzkörpers der Polychäten zu der vorläufigen Annahme zu berechtigen scheint, daß auch bei den Hirudineen und Oligochäten in das Gefäßlumen vorragende Zellen oder Zellkomplexe cölothelialen Ursprungs sind«.

Zwar habe ich schon in meiner ersten Mitteilung darauf aufmerksam gemacht, wie es aus den Lage- und Gestaltsverhältnissen der Klappen, Herzkörper usw. schwierig ist sich die Einstülpung dieser Organe von außen her in das Gefäßlumen vorzustellen und um so schwieriger ist es die weitere Annahme LANGS zu acceptieren, daß auch die Hämocyten vom Mesoderm abstammen.

In dem vorliegenden Beitrage handelt es sich nun um den strikten Beweis des entodermalen Ursprungs des Vasochores. Als Objekt, mit dem die Frage gelöst wurde, dienten mir zahlreiche Exemplare einer neuen *Mesenchytraeus*-Art aus den Beskyden (Lysá Hora, 1325 m Höhe) in Mähren, die ich als *M. moravicus* (n. sp.) bezeichnet habe³. Die in Chromsublimat fixierten Tiere wurden an Längsschnittserien untersucht, wobei es sich in allen Fällen ohne

¹ GUIDO SCHNEIDER, Über die Segmentalorgane und den Herzkörper einiger Polychäten. (Zitiert nach A. LANG.)

² F. W. GAMBLE u. J. H. ASHWORTH, Anatomy and Classification of Arenicolidae etc. Quart. micr. Journ. Vol. XLIII. 1900.

³ Über die Nephridien von *Aelosoma* und *Mesenchytraeus*. Sitzungsber. der königl. böhm. Gesellsch. d. Wissenschaften. Prag 1905.

Ausnahme erwies, daß der Vasochoord der ganzen Länge des Herzens nach hinzieht und hinten, im 15. Segmente mit dem Darmepithel zusammenhängt.

Es erhellt dies aus der Betrachtung der Fig. 4, die einen Teil des fast medianen Längsschnittes des 15. und 14. Segments mit dem Blutsinus und den Anfangsteil des Herzens an der oberen Darmwand vorstellt. Bei der näheren Betrachtung der angezogenen Abbildung ergibt sich Nachfolgendes.

Der Darmblutsinus geht im 15. Segment in das Herz über, welches vor dem Dissepimente des 14. Segments frei über der Darmwand nach vorn verläuft. Das Darmepithel stellt hohe cylindrische Zellen mit hyalinem Cytoplasma und langen nach hinten gerichteten Wimpern vor. Die Kerne der Zellen sind elliptisch, in der Längsachse der Zellen ausgezogen. Außer diesen normalen hohen Epithelzellen gibt es am äußeren Rande des Epithels noch kleinere Zellen (Fig. 4 *dev*), welche durch kleinere Kerne und undeutliche mehr abgeflachte Zellkörper auffallend und meist mehrschichtig auf dem Darmepithel eingelagert sind. Es sind dies die in meiner ersten Arbeit als Ersatzzellen des Entoderms bezeichneten Zellen, die infolge ihrer Vermehrung im 15. Segment eine dorsale Verdickung des Darmepithels verursachen. In dem abgebildeten Schnitte erscheinen die Zellen in größerer Menge und dasselbe wiederholt sich auch auf dem vorhergehenden und nachfolgenden Schnitte in der Mitte des 15. Segments. Diese entodermale Verdickung dürfte man als Vasochoordknoten bezeichnen, da hier der Vasochoord seinen Ursprung hat, wie unsre Abbildung sehr überzeugend veranschaulicht.

In seinen Anfängen besteht daher der Vasochoord aus kleinen, hyalinen Zellen, welche nur von den Ersatzzellen des Entoderms ableitbar sind. Aber die Konturen der Zellkörper kann man wegen des dichten cytoplasmatischen fädigen Gerüsts nicht genau bestimmen, da der Strang als aus feinen in einer hyalinen Substanz gewundenen Fasern bestehendes Gebilde erscheint. Nur an der oberen vom Blute des Darmsinus bespülten Fläche des Vasochoords erscheinen deutlich konturierte, lang ausgezogene Deckzellen des Vasochoords, wie ich sie bereits früher bei *Mesench. flavus* als umgebildete Vasochoordzellen dargestellt habe.

Infolge der hyalinen Zellsubstanz und des fädigen Gerüsts erscheint der Vasochoord als ein hyalines, glänzendes Stabgebilde, dessen Zellen sich kinetisch vermehren und je mehr nach vorn um so mehr an Größe zunehmen. Schon im 14. Segment ist der Strang

viel dicker als in seinem Anfange im 15. Segment; er verläuft bekanntlich an der Basis des Rückengefäßes. Hier kann man die Zellkonturen und den Bau der Vasochoordzellen genauer ermitteln als in dem Anfangsteile. Als Nachtrag zu dem, was ich bereits in der ersten Arbeit mitgeteilt habe, soll nachfolgendes zur Kenntnis des Vasochoords beitragen. In der Fig. 5 ist ein Teil des Vasochoords aus der vorderen Hälfte des 14. Segments reproduziert. Seine Zellen sind hier groß, gelappt, in zwei Schichten alternierend aneinander gelagert, und wie bei *Mes. flavus* von resistenter Zellmembran umgeben. Der Zellinhalt ist eine hyaline, durchsichtige Substanz, in welcher vielfach geschlängelte fibrillenartige Gebilde verlaufen. Nach der Beschaffenheit der Zellen sind die Fasern bald dicht, bald locker in der Zellsubstanz vorhanden, in dem ersten Falle mäandrisch um den excentrisch liegenden Kern angeordnet, wie sehr überzeugend zwei große in Fig. 6 dargestellte Vasochoordzellen veranschaulichen. Wenn man nun den Verlauf der Fibrillen eingehend verfolgt, so findet man, daß sie von eigentümlich verdichteten Plasmainseln ausgehen und zur Peripherie der Zelle verlaufen. Das erwähnte verdichtete und feinkörnige Plasma (Fig. 5, 6 cf) ist in der homogenen Grundsubstanz leicht nachweisbar und liegt in der Regel in der Nähe des meist gelappten Kernes. Die feinkörnige Substanz der Inselchen strahlt in zahlreiche peripher in die eben erwähnten Fasern übergehende Radien aus. Das Cytoplasma der Vasochoordzellen ist daher eigentümlich strukturiert, wie ich auch bei *Mes. flavus* angegeben habe, wo ich allerdings die jetzt erwähnten verdichteten Plasmainseln nicht anführe und wo die Plasmastränge direkt von der Peripherie des Kernes ausgehen.

Es handelt sich nur um die morphologische Bedeutung des plasmatischen extranuclearen Gebildes. Dieselbe kann keine andre sein, als die eines Dotterkernes in den Eiern, oder eines Nebenkernes, Idiozoms in den Spermatocyten, oder einer Sphäre und wie sonst die verschiedenen extranuclearen Gebilde in verschiedenen Zellen beschrieben und bezeichnet werden. In einer andern Arbeit hoffe ich zu zeigen, daß alle kinetisch sich teilenden Zellen diese plasmatischen Bildungen wiederholen und werde sie als umgebildete Strahlungen der Centrosphären deuten, welche durch die Tätigkeit der Centriolen hervorgerufen werden. Wenn sich die Zelle weiter nicht teilt, kann die Centriole zugrunde gehen, aber das umgebildete strahlenförmige Cytoplasma (*Archoplasma* BOVERIS) persistiert auch weiter in der Nähe des Kernes, als ein Gebilde, das unter den oben

erwähnten Bezeichnungen angeführt wird. In meiner ersten Arbeit über die Hämocöltheorie erwähne ich besondere amöboide Körperchen in den Chloragogenzellen von *Dendrobaena* und den Mesenchyträen, über deren Bedeutung es unmöglich war sich auszusprechen. Dieselben Körperchen sind in derselben Gestalt, Lage und Größe auch bei unserm neuen *Mesenchytraeus* und zwar in dem freien Pole der Zellen oberhalb des Kernes vorhanden. Ich habe mich neuerdings überzeugt, daß man sie nicht als parasitische Organismen deuten kann, daß sie eher zum Zellinhalt gehören und wahrscheinlich wieder als umgebildete Centrosphären zu deuten wären. Es werden wohl eingehende vergleichende Untersuchungen vorgenommen werden müssen, um diese Frage definitiv zu beantworten.

Bei *Mesenchytraeus moravicus* erreichen die Gebilde bedeutende Größe, indem sie den größten Teil des freien Poles der Chloragogenzellen des Rückengefäßes und Darmes zeigen, sind die in Rede stehenden Körperchen von einem hyalinen Cytoplasma umgeben, in welchem nur recht spärliche Körperchen enthalten sind, die im übrigen Zellinhalt dagegen um den Kern zahlreich angehäuft erscheinen. Mit verschiedenen Färbungsmitteln behandelt, erscheinen die Körperchen diffus gefärbt, dunkelrot mit Karmin, Eosin usw. Nach Lichtgrün erscheinen sie graugrünlich und hier sieht man überzeugend, daß jedes Läppchen am Rande der Körperchen in eine feine Faser übergeht, mittels welcher die Körperchen an die Zellenwand angeheftet sind (Fig. 10 c). Bei jeder Färbung erscheint in der Mitte der Körperchen ein blasses, niemals sich färbendes, kugliges, selten langgestrecktes oder doppeltes Gebilde, welches niemals fehlt, nur bei starker Färbung namentlich mit Eisenhämatoxylin wird es oft unkenntlich. Es ist schwierig dieses centrale blasse Gebilde zu enträtseln, indessen möchte ich darin eine umgebildete, stark gequollene Centriole erblicken, die infolge der Umbildung sich färberisch nicht mehr differenziert. Von einer solchen Umbildung der Centriole erfährt man allerdings nichts in der bisherigen Literatur, ebenso wie von deren Struktur. Aber in einer späteren Arbeit hoffe ich nähere Angaben über modifizierte Centriolen mitteilen zu können, welche in gewissen Perioden zu bläschenartigen hyalinen Körperchen umgebildet werden.

Nach diesem Exkurs kehren wir wieder zu unserm Vasochoord zurück, vornehmlich um zu zeigen, wie derselbe in seinen Strukturverhältnissen auf Querschnittserien in verschiedenen Körperregionen bei der Kontraktion und Dilatation der Gefäßwandungen hervortritt.

Das Herz von *M. moravicus* hat in seiner ganzen Länge vom 15. Segment, wo es entspringt, im allgemeinen dieselbe Lichtung. Damit geht der Vasochoord vom 15. Segment bis in die vorderste Gefäßregion, ist in seinem Verlaufe gleichmäßig dick, nur in den vorderen Segmenten plattet er sich allmählich ab. Bei der Dilatation des Herzens weist der Vasochoord einen rein kreisförmigen Durchschnitt auf (Fig. 7 *vc*), während er bei der Kontraktion des Rückengefäßes verschiedenartige Krümmungen bildet (Fig. 8, 9). Dabei entstehen meist lappenförmige Ausstülpungen gegen die untere Gefäßwand, sogar bis in den Darmblutsinus. Aus den Gestaltsverhältnissen, die sich bei der Kontraktion und Dilatation des Herzens am Vasochoord ergeben, geht hervor, daß die Konsistenz der Substanzen, aus welchen die Vasochoordzellen bestehen, starrer ist als die der übrigen Gefäßkomponenten, daß der Vasochoord biegsam und vielleicht auch elastisch ist, und man muß ihn somit in der ersten Reihe als ein Stützorgan des Herzens auffassen. Bei der Diastole erweitern sich die Herzwandungen, das Herzlumen schwillt kräftig auf, aber der Vasochoord bleibt unverändert, somit unterliegt er nicht der Dilatation der Herzwand (Fig. 7). Bei der Systole verengt sich das Herzlumen, wobei die Blutflüssigkeit von oben einen Druck auf den Vasochoord ausübt, welcher sich infolgedessen nicht vielleicht kontrahiert, wie die Herzwand, sondern sich nur lappenförmig nach unten hervorstülpt (Fig. 8, 9 *vc*).

Mit dieser Darstellung unterstütze ich daher die Auffassung von der physiologischen Bedeutung des Vasochoords, die ich in meiner ersten Hämocölarbeit vertrete und die auch schon vor mir von P. FAUVEL¹, wenn auch ohne Abbildungen angedeutet wurde. In der Arbeit von H. FREUDWEILER begegnet man allerdings einer andern aus Vermutungen resultierenden Auffassung. Die Wanderzellen des Cöloms sollen »chemotaktisch durch die reichhaltige Hämolymphe des Rückengefäßes angezogen werden. Infolge ihrer amöboiden Eigenschaften vermögen sie sicherlich die dünne Basalmembran zu passieren«. Da wir aber eine solche Entstehung der intravasalen Zellelemente nicht nachzuweisen vermögen, so können wir auf die weiteren Vermutungen über die Entstehung des Vasochoords nicht eingehen.

Verf. beruft sich unter anderm auch auf die gelappten Kerne, die nach ihr auf die secretorische Funktion hinweisen sollen. Ich habe aber schon in der ersten Arbeit nur runde Kerne der Vasochoord-

¹ P. FAUVEL, Recherches sur les Ampharétiens, Annélides polychètes sédentaires etc. Bull. Sc. de France et Belgique. 1897. Vol. XXX.

zellen abgebildet und nach der Revision der Präparate nirgends gelappte Kerne gefunden. Bei *M. moravicus* begegnet man, wie Fig. 4—8 veranschaulichen, allen möglichen Gestaltsverhältnissen der Kerne, bald runden und elliptischen, bald gelappten und unregelmäßig konturierten. Ob man aus diesen Kerngestalten auf einen »regen Stoffwechsel« schließen soll, kann ich allerdings andern zu entscheiden überlassen.

Zwar findet man in einzelnen Zellen des Vasochords die bekannten glänzenden »Körnchen«, die denen der Chloragogenzellen ähnlich sind, wie ich sie auch im Vasochord von *Rhynchelmis* abgebildet habe. Aber diese »Körnchen« darf man auch als Produkte der Assimilation auslegen, die mit der Secretion in keinem Zusammenhange stehen müssen. Sonst ist die Organisation des Vasochords wenig günstig für eine Secretausscheidung. Ich habe schon bei *Rhynchelmis* eine äußere homogene, wahrscheinlich cuticulare Membran auf der Oberfläche dargestellt und jetzt habe ich bei *M. moravicus* dieser Frage nähere Aufmerksamkeit gewidmet. Aus den Querschnitten geht nämlich hervor, daß der Vasochord auf seiner ganzen Oberfläche von einer starren, homogenen und glänzenden Membran umhüllt ist, die man schwerlich bei secernierenden Drüsen findet, und auch, daß diese Cuticularumhüllung nicht porös ist. Sonst ist sie als Produkt der bindegewebigen Zellen aufzufassen, die man auf den Fig. 7 und 8 auf der Oberfläche des Vasochords sieht und die als umgebildete Vasothehzellen zu deuten sind. Ich habe sie bereits bei *M. flavus* abgebildet, doch habe ich ihre Bedeutung als Bildner der cuticularen Umhüllung des Vasochords nicht erkannt. Sonst sieht man die Zellen schon auf der Ursprungsstelle des Vasochords im Längsschnitte (Fig. 4 *dx*) als direkte Abkömmlinge des Entoderms, welche sich gleichzeitig mit dem Vasochord anlegen und frühzeitig als Deckzellen differenzieren. Wie schließlich in der Fig. 9 dargestellt ist, vermehren sich die Vasochordzellen kinetisch (*vc*) und so schreitet das Wachstum des Organs von hinten nach vorn fort.

Bezüglich der histologischen Struktur der Herzwandungen wiederholen die Querschnitte (Fig. 7, 10) dieselben Verhältnisse, wie bereits in der ersten Arbeit eingehender besprochen wurde. Namentlich findet man in Fig. 7 eine innere aus Myoblasten bestehende Schicht entodermaler Herkunft, und eine äußere, an mehreren Stellen sich von der ersteren abhebende Ringmuskelschicht (*m*) mit dem seitlich liegenden, typisch strukturierten Sarkoplasma (*spl*) und Kern. Bei der Kontraktion der Gefäßwand legt sich das feine Sarcolemm der

Ringmuskeln zu zahlreichen Falten zusammen, während die inneren Myoblasten tief in das Gefäßlumen hineinragen, wie Fig. 8—10 veranschaulichen.

In der vorliegenden Mitteilung ist der entodermale Ursprung des wichtigsten intravasalen Gebildes, des Vasochords, über jeden Zweifel nachgewiesen worden. In der älteren Literatur sind mehrfache Angaben enthalten, nach welchen der Herzkörper in direktem Zusammenhange mit dem Darmepithel sich befindet. So fand es ED. MAYER (1882) bei *Polyophthalmus pictus*, v. KENNEL (1882) bei *Ctenodrilus*, JOURDAN (1887) bei *Siphonostoma*, SCHAEPPi (1894) bei *Ophelia*, FAUVEL (1897) bei Ampharetiden, PICTON (1898) bei *Siphonostoma* usw., schließlich vermutet MICHAELSEN, daß der Herzkörper von *Mesenchytraeus* direkt vom Darmepithel ableitbar sei.

In den meisten angeführten Fällen kann man tatsächlich den Vasochord in denselben Verhältnissen sicherstellen, wie wir ausführlich bei *M. moravicus* angegeben haben. Indessen ist es notwendig daran zu erinnern, was ich in der ersten Arbeit hervorgehoben habe, daß nicht alles was als »Herzkörper« gedeutet wird, denselben Ursprung und dieselbe physiologische Bedeutung hat, wie unser Vasochord. Und das betrifft in der ersten Reihe andre Vertreter der Enchyträiden. Fast in jeder den Herzkörper behandelnden Arbeit wird auf die Gattung *Buchholzia* hingewiesen, bei welcher BUCHHOLZ, ich und MICHAELSEN einen Darmdivertikel beschrieben haben, welcher mit dem Herzen in direktem Zusammenhang steht. Nun wird dieser Darmdivertikel von einigen Autoren als ein Teil des Herzkörpers ausgelegt, während MICHAELSEN selbst die den Divertikel zusammensetzenden Schläuche als Chylusdrüsen, welche die Nahrungssäfte aus dem Darmlumen direkt in die Blutflüssigkeit überführen, darstellt und sie in dieser Beziehung mit den symmetrisch zu beiden Seiten des Magendarmes im Segmente von *Henlea leptodera* liegenden Drüsen, die ich 1879 als leberartige Organe gedeutet habe, identifiziert.

Was nun *Buchholzia* anbelangt, so hat H. FREUDWEILER den Divertikel als aus einzelligen Drüsen zusammengesetzt erkannt und dahin gedeutet, daß er weder mit dem Herzkörper etwas zu tun hat, noch als ein aus Chylusdrüsen bestehendes Organ, sondern einzig und allein als Verdauungsdrüse, wie ich vor 27 Jahren behauptete, aufzufassen sei. Neuerdings konnte ich ein geschlechtsreifes Exemplar von *B. appendiculata* auf einer Längsschnittserie untersuchen und sicherstellen, daß die Beschreibungen MICHAELSENS und FREUDWEILERS einer Vervollständigung bedürfen. Aus dem Epithel des

Magendarmes wuchern nach vorn zahlreiche Schlauchzellen als röhrenartige Komponenten des fraglichen Darmdivertikels, umhüllt nicht nur vom Peritoneum, sondern auch von spärlichen Ringmuskelfasern, welche sich weiter nach vorn auf das frei verlaufende Rückengefäß fortsetzen. Die Schlauchzellen des Darmanhanges sind hohl und ihr Lumen mit Wimpern ausgestattet, die sämtlich gegen das Darmlumen gerichtet sind und daher das Secret nur in die Darmhöhle entleeren können. Die Schlauchzellen stellen daher hohle, nach vorn blind endigende Drüsen vor, welche ihr Secret nur in das Darmlumen überführen können. Somit sind sie dem Baue nach nicht geeignet die Nahrungsflüssigkeit aus dem Darmlumen in das Blut des Herzens zu entleeren, und es ist daher unmöglich sie als Chylusgefäße zu deuten.

Es ist nunmehr fraglich, ob für die Darmdivertikel eine komplette Homologie mit den »leberartigen« Darmdrüsen der Henleen gültig ist, oder nicht. Bei *Henlea leptodera* stellen die Drüsen paarige Säcke vor, die durch die Ausstülpung des genannten Darmepithels zustande kommen, während bei *Buchholxia*, wie mir scheint, die Schlauchzellen der Darmdivertikel nur als umgebildete Basal- oder Ersatzzellen des Darmepithels zu deuten wären. Feststellen konnte ich es allerdings nicht, da mir ein ausreichendes Material nicht zu Gebote stand. Anderseits aber gilt die komplette Homologie gewiß nicht für die »Leberanhänge« der Henleen mit den merkwürdigen Darmdrüsen der Fridericien.

Die zu behandelnden einzelligen Drüsen sind zuerst von mir 1884 bei *Pristina longiseta* in der magenartigen Anschwellung entdeckt und als Verdauungsdrüsen gedeutet worden. Ich veranschauliche sie auf Taf. V, Fig. 14 (System und Morphologie der Oligochäten) bei schwacher Vergrößerung als hohle in das Lumen der genannten Anschwellung ausmündende Zellen. Diese Angabe ist sowohl von MICHAELSEN als EISEN übersehen worden. Der erstere hat die Drüsen nämlich wieder 1886 bei Fridericien beschrieben und bei schwachen Vergrößerungen mit netzartig verzweigten Kanälchen abgebildet. Die Kanälchen öffnen sich in das Darmlumen und sind von MICHAELSEN als »Chylusgefäße« bezeichnet.

Erst neuerdings hat die erwähnten Magendrüsen der Fridericien G. EISEN¹ mit starken Vergrößerungen sehr richtig von verschiedenen Arten, bei welchen sie in bestimmten Segmenten vorkommen,

¹ G. EISEN, Enchytraeidae of the west coast of North America. In: HARRISMAN, Alaska Expedition. New York 1905. 126 pag. 20 Pl.

abgebildet und beschrieben, aber ebenfalls, nach dem Vorgange MICHAELSENS als »Chylus cells«, die mittels selbständiger Kanälchen in das Darmlumen einmünden, bezeichnet. EISEN liefert sehr schöne Abbildungen der ausgebildeten Drüsen bei verschiedenen Arten, und ich verweise auf seine sorgfältigen Reproduktionen, namentlich von *Fridericia Harrimani* (l. c. Taf. XX, Fig. 5), *Fr. Johnsoni* (l. c. Taf. XVII, Fig. 6) usw. Nach der Beschreibung EISENS soll der »Chylus-Kanal« eine einfache Einstülpung der bewimperten Zelloberfläche vorstellen, so daß der Wimperstrom in dem Kanälchen nach unten gerichtet wäre und so den Chylus aus dem Darmlumen zum Blutsinus überführen würde.

Obwohl ich mir schon vor mehreren Jahren eine andre Vorstellung von der Struktur der Darmdrüsen gebildet habe, so habe ich doch auf Grund der EISENSchen Darstellung die Drüsen von neuem geprüft und erkannt, daß sie nach dem Typus der Schlauchzellen im Darmdivertikel von *Buchholzia* gebaut sind, daß sie aber keinesfalls umgebildete normale Darmepithelzellen vorstellen, sondern nur als umgebildete Basal- oder Ersatzzellen des Epithels zu deuten sind. Man findet nämlich an Querschnitten alle möglichen Übergänge von normalen niedrigen lumenlosen Ersatzzellen bis zu den vollkommen entfalteten hohlen Darmdrüsen.

Ein Blick auf die Abbildung Fig. 11 belehrt uns von der Anordnung des normalen Darmepithels und der in Rede stehenden Drüsen. Sie stellt einen Querschnitt des Magendarms von *Fridericia Leydigi* Vejd. aus dem 13. Segmente vor und ist bei sehr starker Vergrößerung (ZEISS, hom. Imm. 2,00 mm) mit Camera reproduziert. Das Darmepithel besteht aus großen, fächerartig nach innen ausgebreiteten Zellen mit feingestreiftem Innenrande, welche Struktur an die Anordnung der sog. Basalkörperchen erinnert. Zwischen je zwei inneren Darmzellen findet man tief in das Darmlumen hineinragende Wimperbüschel, die den großen basalen Darmdrüsen angehören. Die letzteren sind auf den Präparaten sehr auffallend, erstens durch ihren grobkörnigen Zellinhalt, der sich in Eisenhämatoxylin schwärzt, und zweitens durch helle, intracelluläre, spiralgig oder knäuelartig gewundene Kanälchen, die sich eben durch enge mit Wimperbüscheln versehene Mündungen in das Darmlumen öffnen. Die Kerne der Drüsen sind seitlich eingelagert und durch ihre Größe immer leicht nachweisbar. Die Drüsen selbst sind von allen Seiten vom Blute des Blutsinus umspült und stehen durch feine, einfache oder verästelte basale Fortsätze mit der Darmmuscularis in Verbindung.

Die Blutflüssigkeit befindet sich somit in den Spalten zwischen je zwei Darmdrüsen. (In dem Sinus selbst begegnet man in unserm Querschnitte zwei großen Cysten eines Sporozoons.)

In Fig. 12 und 13 sind zwei Komplexe der Magendarmdrüsen von *Fridericia hegemon* reproduziert. Diese Art ist namentlich günstig für die Erkenntnis der Drüsenstruktur, indem hier die Wandungen der intracellulären Kanälchen sehr scharf hervortreten.

Das Lumen der Kanälchen ist zwar sehr eng, trotzdem aber nimmt man darin eine feine Bewimperung wahr, die in die oben erwähnten, in das Darmlumen hineinragenden Wimperbüschel übergeht. Die Wimpern können daher nicht nach hinten, d. h. gegen den Blutsinus schlagen, wie EISEN angibt, sondern in umgekehrter Richtung gegen das Darmlumen. Selbstverständlich konnte das intracelluläre Kanälchen durch die Einstülpung des inneren Randes der Darmepithelzellen nicht zustande kommen, wie EISEN meint. Die Drüsen sind als einfach durchbohrte Zellen zu deuten; die Wandungen der Kanälchen stellen differenziertes Cytoplasma vor, und an gut fixierten und gefärbten Präparaten erscheinen sie der ganzen Länge nach fein quergestreift. Der übrige Zellinhalt ist immer drüsig, und es ist wahrscheinlich, daß die Querstreifen feine Poren vorstellen, mittels welchen das Secret in das Kanälchen und von da in das Darmlumen übergeführt wird.

Alle diese Tatsachen bekräftigen uns daher in der Auffassung, daß die in Rede stehenden Gebilde nur als Verdauungsdrüsen funktionieren können, sie entsprechen vollkommen den einzelligen Schlauchzellen in dem Darmdivertikel von *Buchholzia appendiculata*, während bei *Henlea leptodera* die »leberartigen« oder besser pankreatischen Darmdrüsen als ausgestülptes und umgebildetes Darmepithel aufzufassen sind.

3. Zur Histologie der Gefäße der Lumbriciden.

Die histologische Struktur der Gefäßwandungen und des intravasalen Inhaltes bildete bisher, im Mangel an ausgedehnten mit modernen Hilfsmitteln angestellten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, die eigentliche Grundlage der Hämocöltheorie. Es ist daher zweckmäßig, zur präzisen Ausgestaltung der Theorie sämtliche in dieser Richtung veröffentlichten Angaben zu notieren und auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Daß das Gefäßsystem der Lumbriciden sich in dieser Beziehung der größten Aufmerksamkeit der Forscher erfreut hatte, ist aus der ausgezeichneten Literaturrevision

LANGS, sowie aus meiner früheren Analyse der diesbezüglichen Angaben ersichtlich. Nun ist mir eine wichtige Arbeit von J. B. JOHNSTON¹ über die Struktur der Blutgefäße von *Lumbricus* entgangen, die ich daher nachträglich im Nachfolgenden mit dem von mir vertretenen Standpunkte vergleichen möchte.

Die Darstellung der histologischen Struktur der Lumbriciden-gefäße, wie sie JOHNSTON liefert, weicht wesentlich von der BERGHS und SCHNEIDERS ab. Das Rückengefäß soll von einem Endothelium ausgestattet sein, dessen Kerne weit voneinander liegen; in dem Bindegewebe verlaufen wenige Längsmuskeln (*m*) und zu äußerst folgt eine Ringmuskulatur und Chloragogenschicht. Aus der Darstellung geht hervor, daß JOHNSTON dieselben Schichten gesehen hat, wie ich früher eingehend dargestellt habe, nur deutet er dieselben, namentlich das innere »Endothelium« als eine selbständige innerste Lage. Was die »wenigen« Längsmuskelfasern anbelangt, so ist zu bedauern, daß der Autor die *Lumbricus*-Art nicht speziell anführt, welche er untersucht hat. Es ist dies notwendig, denn es können auch im histologischen Baue spezifische Verschiedenheiten vorkommen. Es betrifft diese Bemerkung namentlich auch die Verteilung der Klappen innerhalb der Gefäße, die für verschiedene Arten charakteristisch sein kann, wie wir weiter unten noch näher besprechen wollen.

Was das Bauchgefäß anbelangt, so soll dasselbe nach JOHNSTON der Ringmuskulatur entbehren; dagegen tritt das innere Endothel viel deutlicher als im Rückengefäß hervor und ebenso soll das Bindegewebe sehr dick sein. »This is a strong fibrous layer.« Die Angabe erinnert sehr an die frühere Mitteilung BERGHS, welche von JOHNSTON gar nicht berücksichtigt wird, sonst aber ist sie von HESCHELER korrigiert worden. Dagegen hebt JOHNSTON zuerst hervor, daß auf der Oberfläche des »connective tissue« (unsrer Ringmuskelschicht) wenige (4—6) Längsstränge verlaufen, welche sich so färben, wie die Muskelfasern. Zu äußerst folgt das gewöhnliche Peritoneum. Aus der ganzen Darstellung geht hervor, daß JOHNSTON die Struktur des Bauchgefäßes in derselben Weise auffaßt, wie ich, eine Abweichung findet man also nur in der Deutung der Ringmuskulatur, die wahrscheinlich bei der betreffenden Art nicht so deutlich hervortritt, wie bei der von mir untersuchten *Dendrobaena* und *Pheretima*.

¹ J. B. JOHNSTON, On the Blood-Vessels, their Valves, and the course of the Blood in *Lumbricus*. Biological Bulletin. Vol. V. 1903. p. 74—84. 3 Fig. Eine vorläufige Mitteilung von J. B. JOHNSTON und SARAH JOHNSON (Amer. Naturalist 1902) ist mir nicht zu Gesicht gekommen.

Die Beschreibung des subneuralen Gefäßes von JOHNSTON ist unrichtig, indem er die mächtige Ringmuskulatur übersehen hat. Er äußert sich folgendermaßen: »The subneural consists of only the endothelium and connective tissue layer«, welches letzte gewiß nur unsre Ringmuskulatur vorstellt.

Die Intestinalgefäße, welche eigentlich eine Differenzierung des Darmblutsinus vorstellen, bezeichnet JOHNSTON als »dorso-intestinal vessels« und glaubt, daß sie der Muskelfasern überhaupt entbehren, da er ihre Längsfibrillen nicht erkannte. Die sphincterartigen Ringmuskelfasern am Übergange in das Rückengefäß bezeichnet er richtig als eine »thin extension of the circular layer of the dorsal vessel for short distance«.

Unsre Perivisceralgefäße sind von JOHNSTON als »parietals« bezeichnet und richtig als »provided with a thick band of circular fibres close to their connections with the dorsal«.

Die Wandungen der Seitenherzen haben nach JOHNSTON denselben Bau wie das Rückengefäß, nur sollen die Chloragogenzellen nur auf der Dorsalfäche vorkommen. Hier fehlt wieder die Angabe der *Lumbricus*-Art, welche untersucht wurde.

Im großen Ganzen nähert sich also die Beschreibung der Gefäße im allgemeinen meiner früheren Darstellung und es ist gewiß, daß auch die eingehende Beschreibung der Klappen, wie sie JOHNSTON liefert, mit meiner Auffassung ganz in Einklang stehen würde, wenn der Verfasser das Vorkommen eines »Endothels« innerhalb des Rückengefäßes nicht behauptete.

Die Verteilung der Klappen bei der von JOHNSTON beobachteten *Lumbricus*-Art scheint dieselbe zu sein, wie bei *Dendrobaena*, aber die Klappen sind nach der Darstellung einfach, nicht beiderseitig, d. h. wie bei *Dendrobaena* sowohl in das Rückengefäß als in das Lumen der Intestinalgefäße eingreifend. In dieser Beziehung werde ich weiter unten neue Erfahrungen mitteilen. Die Tätigkeit der Klappen glaubt JOHNSTON auf die verdickte Ringmuskelschicht der Gefäßwandung zurückführen zu müssen. Den Ursprung der Klappen findet JOHNSTON in den verlängerten Zellen des Bindegewebes, die im Lumen der Gefäße vom Endothel bedeckt sein soll. Leider aber begleitet der Verfasser seine sehr ausführliche Darstellung der Klappen mit keinen Abbildungen der histologischen Strukturen und begnügt sich in dieser Beziehung mit einer schematischen, bei schwacher Vergrößerung entworfenen Reproduktion des Rückengefäßes und eines Seitenbogens. Gewiß aber hat bisher niemand so eingehende Be-

obachtungen über die Physiologie der Klappen angestellt, wie JOHNSTON.

Es kommt nunmehr in Betracht eine andre, unser Thema behandelnde Arbeit von GUNGL¹, die während des Druckes meiner ersten Abhandlung erschienen ist. Sie ist unter der Leitung von K. C. SCHNEIDER entstanden und bedeutet einen wesentlichen Fortschritt in den Anschauungen über den Gefäßbau der Lumbriciden. Die Identität der früher von K. C. SCHNEIDER als Ringmuskelzellen bezeichneten Elemente des Rückengefäßes mit den »Wandungszellen« ist richtig erkannt worden. Auch die Längsmuskulatur desselben Gefäßes ist richtig angegeben, sie soll aber auf der Außenseite einer Intima vorkommen, welche letztere nach innen, mit langgestreckten diskontinuierlich verteilten Zellen bedeckt ist. Ich muß bekennen, daß mich die »Intima« in Verlegenheit bringt und daß die erwähnte innere Ausstattung eher nur als Sarcoplasmen der Längsmuskelfasern zu deuten wären. Auch das Bindegewebe, in welches das Rückengefäß eingebettet sein soll, kann ich an den die Arbeit begleitenden Abbildungen (Fig. 5, 6) nicht klar unterscheiden.

Nun habe ich früher den Bau der Seitenherzen als identisch mit dem des Rückengefäßes hervorgehoben, hier wie dort keine Spur einer Intima gefunden und dasselbe schildert GUNGL auch für die Seitenherzen. »Die Intima ist vollständig durch Längsmuskulatur ersetzt.« Gilt dasselbe auch nicht für das Rückengefäß?

Was die »Bindegewebszellen« anbelangt, »die auch im Inneren des Gefäßes« vorkommen können, so sehe ich leider nichts Entsprechendes in den Abbildungen Fig. 7 und 8 (l. c.).

Richtig hebt GUNGL den übereinstimmenden Bau des Rückengefäßes mit dem Bauchgefäße hervor, er hat aber wieder die äußeren Längsmuskeln, — richtig von JOHNSTON beobachtet, — übersehen. Die allgemeine Auffassung der histologischen Struktur der Gefäße resultiert allerdings bloß aus den beobachteten Tatsachen an Lumbriciden. Nichtsdestoweniger begegnet man Angaben, die an meine Deutung stark erinnern. Die immer vorhandenen Elemente in allen Gefäßen sind nach GUNGL die »Intimabildungszellen« und »Wandungszellen«, die verschieden differenziert sein können. Diese Auffassung wäre gewiß richtig, wenn man die »Intimabildungszellen« als innere und ursprüngliche (entodermale) Myoblasten-Ausstattung und

¹ OTTO GUNGL, Anatomie und Histologie der Lumbricidengeräße. Arb. aus dem zool. Inst. in Wien 1904, herausgegeben am 15. Dez. 1904.

die »Wandzellen« als äußere sekundäre (mesodermale) Muskelzellen deuten würde.

Die weiteren Ausführungen GUNGLS sind allerdings abweichend, indem die Längsmuskelschicht des Rückengefäßes und der Seitenherzen vom Verf. als Neubildung betrachtet wird, während ich sie aus der Differenzierung der inneren Myoblasten ableite. Hätte der Verfasser die einfacheren Strukturen der Lumbriculiden, Tubificiden und Enchyträiden vergleichsweise untersucht, so müßte er gewiß die komplizierten Strukturverhältnisse der Lumbriciden im Sinne meiner Auffassung auslegen.

Über die Struktur und Herkunft der Klappen äußert sich GUNGL nicht; er gibt dagegen ein Schema der Verteilung der Klappen in einem Körpersegmente, welches zu den bisher bekannten Angaben über die Klappen in schroffem Gegensatz steht. Der Verfasser gibt nicht näher die Art an, von welcher das Schema entworfen wurde. Hier unterscheidet er größere und kleinere Klappen, von welchen die ersteren an den Wandungen des Rückengefäßes befestigt sind und bei der Kontraktion desselben sich aneinander legen, so daß das Blut in die »ectosomatische« Schlinge (unsre Perivisceralschlinge) eintritt.

Gleichzeitig werden die kleineren Klappen wie Deckel über die entsprechenden Gefäßmündungen gelegt. Bei der Diastole sollen die größeren Klappen die Mündungen der Perivisceralschlingen ebenso wie Deckel verschließen.

Dieser Mechanismus bei der von GUNGL beobachteten Art wäre jedenfalls merkwürdig und entspricht gar nicht den von mir beschriebenen Gefäßklappen von *Dendrobaena*. Indessen ist es möglich, daß die Verteilung der Klappen für verschiedene Gattungen charakteristisch ist, ob aber dabei die Klappen in der vom Verfasser dargestellten Weise funktionieren, muß jedenfalls in Frage gestellt werden. In der ersten Richtung, daß nämlich die Verteilung der Klappen nicht bei allen Gattungen dieselbe ist, führe ich die neuerdings von mir im lebenden Zustande beobachteten Klappen von *Helodrilus oculatus* (Fig. 14, 15) an. Auch muß ich meine frühere Angabe, daß die Klappen immer nur paarig vorhanden sind, berichtigen, zumal die Mündungsstelle der Perivisceralschlingen in das Rückengefäß bei der genannten Art nur mit je einer einzigen Klappe versehen ist. Überhaupt entspricht die Verteilung der Klappen im Herzen von *Helodrilus* derjenigen, welche ROSA für *All. transpadana* beschreibt.

Bei der Durchsichtigkeit des Leibesschlauches läßt sich sowohl

die Verteilung als der Mechanismus der Klappen während der Kontraktion und Dilatation bei *Helodrilus* ziemlich verlässlich sicherstellen, und ich habe nach dieser Beobachtung einen Teil des Rückengefäßes in Fig. 14 bei der Diastole und in Fig. 15 bei der Systole veranschaulicht. Im Rückengefäße unweit vor den Einmündungen der Perivisceralschlingen ist ein Paar größerer Klappen angebracht (*hk*), die immer, sowohl bei der Kontraktion als Dilatation lappenförmig nur in das Lumen des Rückengefäßes hineinragen, wobei sie in keinem Falle die Mündungen der Perivisceralgefäße verdecken. Jede dieser Gefäßmündungen besitzt eigne und zwar unpaarige, kleinere Klappen, die mit ihrem proximalen Ende an der Grenze zwischen dem Rückengefäße und der Schlinge befestigt sind und mit freiem Ende nur in das Lumen der Schlinge, nicht aber des Rückengefäßes hineinragten (*pk*).

Bei der Dilatation des Rückengefäßes, wo das Blut von hinten nach vorn getrieben wird, öffnen sich gleichzeitig sowohl die unpaaren Klappen der Perivisceralschlingen (Fig. 14 *pk*), als die Klappen des Rückengefäßes. Die ersteren legen sich dabei eng der unteren Gefäßwand an, die Klappen des Rückengefäßes kommen in parallele Lage mit dessen Wandungen. Die freien Klappenenden ragen dann nach vorn, die der Perivisceralschlingen direkt in das Lumen derselben hinein. Durch den Druck des Blutstromes werden die Klappen des Rückengefäßes sehr rasch auseinander getrieben, wie z. B. die beiden Hälften einer zweiflügeligen Tür beim plötzlichen Öffnen. Tritt hierauf das Stadium der Kontraktion der Gefäße ein, so legen sich die beiden Klappen des Rückengefäßes ebenso rasch aneinander und verschließen auf diese Weise dessen Lumen (Fig. 15 *hk*). Bei dieser Tätigkeit kommen die freien Enden nach hinten zu liegen, während sie bei der Dilatation nach vorn gerichtet waren. Dabei kann man sich leicht überzeugen, daß die Klappen viel kürzer werden und fast halbkugelig angeschwollen erscheinen, was gewiß dem selbständigen Kontraktionsvermögen zuzuschreiben ist. Dadurch wird nunmehr die Funktion der Muskelfasern, aus welchen die Klappen bestehen, erklärt. Die Umkehrung der Klappenenden bei der Kontraktion des Rückengefäßes nach hinten fällt der Kontraktion der Ringmuskelschicht der Gefäßwandung zu, während die Verkürzung und Anschwellung der Klappen auf deren Muskeltätigkeit zurückzuführen ist.

Dasselbe gilt auch für die unpaarigen Klappen in den Mündungen der Perivisceralschlingen. Im Momente der Kontraktion erheben sie

sich von ihrer horizontalen Lage und stellen sich fast wagerecht in die Mündung der Schlingen, wodurch sie dieselbe ganz verschließen. Dabei erscheinen sie verkürzt und kugelig angeschwollen (Fig. 15 *pk*).

Ein Rückblick auf die Ergebnisse der Beobachtungen von mir, JOHNSTON und GUNGL über die Histologie des Gefäßsystems der Lumbriciden führt zum Schlusse, daß sich die Arbeiten im allgemeinen vervollständigen, und es bleiben nur wenige Punkte strittig übrig, namentlich wenn man bedenkt, daß JOHNSTON schon mit keinem einzigen Worte einer »Intima« Erwähnung tut.

Prag, im März 1906.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV und V.

Fig. 1. Querschnitt des Rückengefäßes von *Enchytraeus humiculator* Vajd. aus dem neunten Segment. *a, b, c*, verästelte Vasothezellen; *d, e, f*, große verästelte Muskelzellen, mit scharf differenzierten Myofibrillen.

Fig. 2. Teil eines andern Querschnittes derselben Art, mit ähnlichen Muskelzellen; *a, b*, Vasothezellen.

Fig. 3. Stark verästelte, Myofibrillen führende Muskelzelle, mit einfachen fibrillenlosen Dendriten.

Fig. 4. Medianer Längsschnitt durch den Anfang des Rückengefäßes von *Mesenchytraeus moravicus* Vajd. *de*, Darmepithel; *dev*, Verdickung desselben, als Anfangstheil des Vasochoords; *vc*, Vasochoord; *dz*, Deckzellen; *15/14*, Dissepiment zwischen dem 15. und 14. Segment; *spl*, Sarcoplasma der Ringmuskeln *rm*; *lm*, Längsmuskelfasern des Rückengefäßes; *chl*, Chloragogenzelle.

Fig. 5. Stark vergrößerter Teil des Vasochoords im Rückengefäß des 14. Segmentes derselben Art. *rm*, Ringmuskel; *spl*, Sarcoplasma; *cf*, umgebildete Centrosphären.

Fig. 6. Zwei große Zellen aus dem Vasochoord derselben Art, um die Zell- und Kernstruktur zu veranschaulichen. *cf*, umgebildete, centriolenlose Centrosphären.

Fig. 7. Querschnitt des Herzens von *Mesenchytraeus moravicus* aus dem zehnten Segment, im Zustande der vollen Dilatation. *rm*, abgehobene Quermuskelfaser mit Sarcoplasma *spl*; *vc*, Vasochoord.

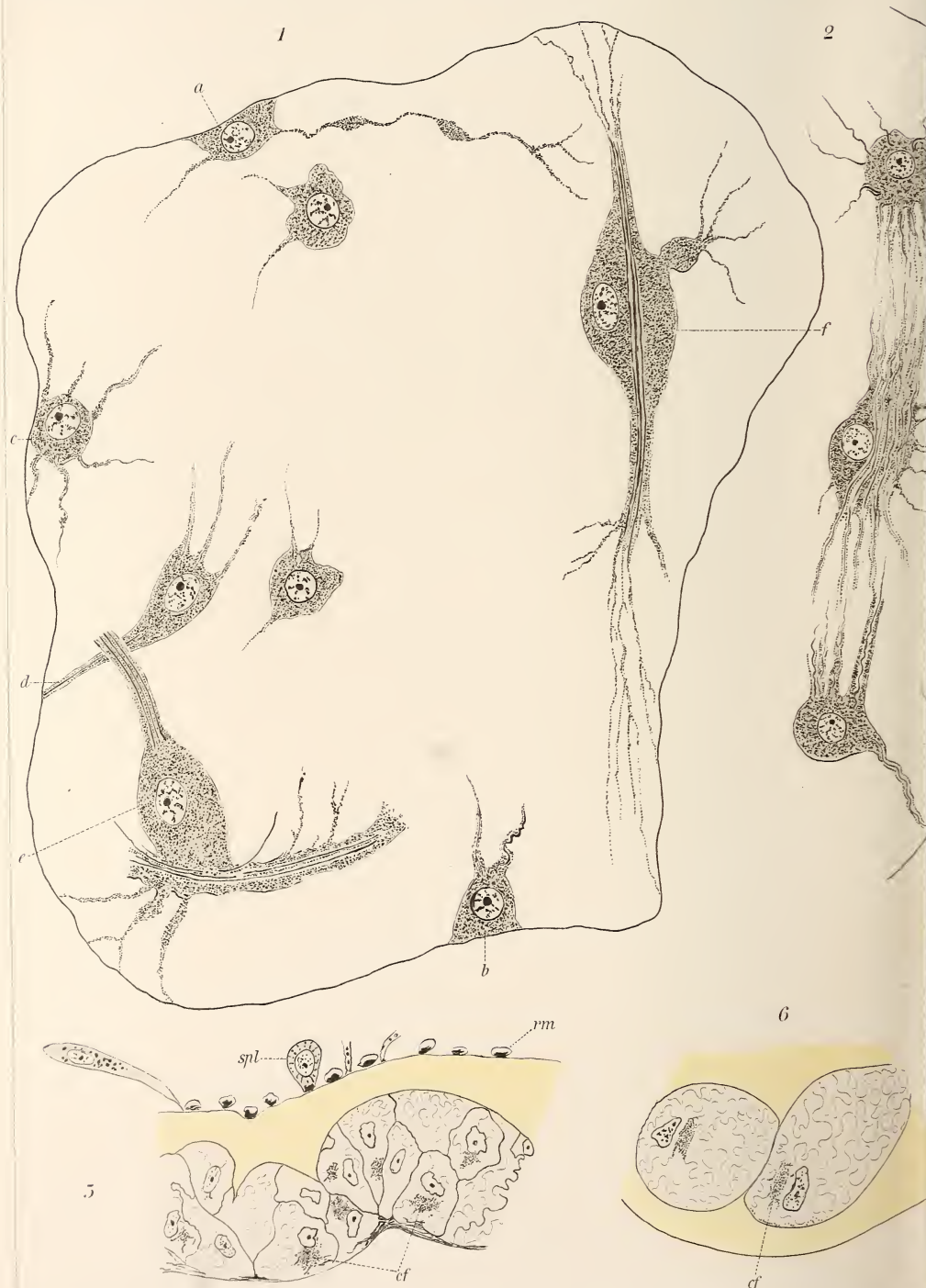
Fig. 8, 9. Querschnitte des Rückengefäßes im Zustande der Kontraktion. *vc*, Vasochoord (in Fig. 9 mit einer in Teilung begriffenen Zelle); *c*, Centrosphären der Chloragogenzellen.

Fig. 10. Kontrahiertes Rückengefäß im siebenten Segmente. *vc*, stark verengter Vasochoord mit Körnchen; *spl*, Sarcoplasma der Ringmuskelfaser; *c*, Centrosphären der Chloragogenzellen.

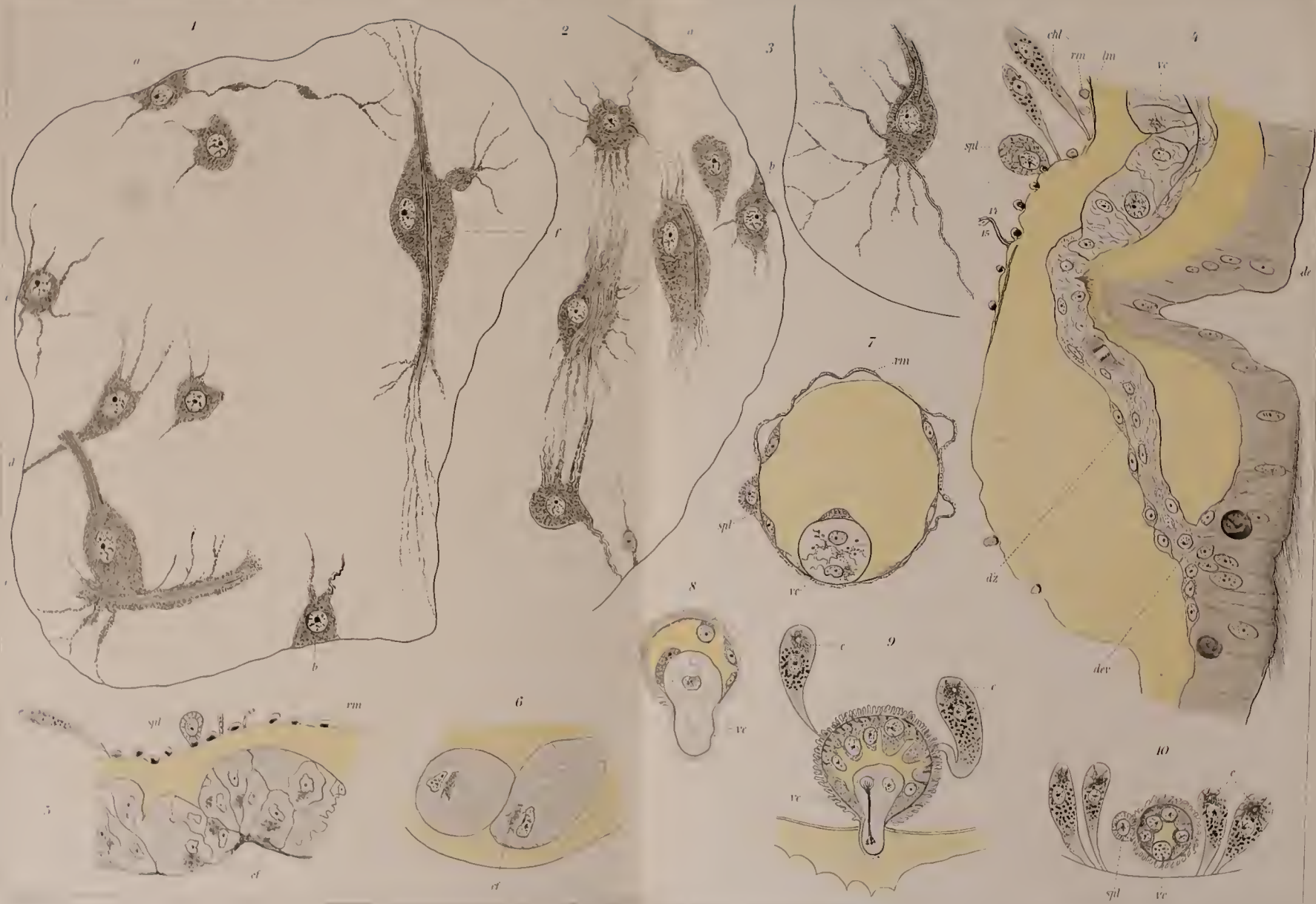
Fig. 11. Querschnitt des Magendarmes von *Fridericia Leydigi* Veld., aus dem 13. Segment, um die Anordnung der Verdauungsdrüsen zwischen dem Darmepithel zu veranschaulichen. *h*, Rückengefäß; *bg*, Bauchgefäß.

Fig. 12 u. 13. Zwei Teile der Querschnitte durch den Magendarm von *Fridericia hegemon* Veld., um die Gestalt und Anordnung der Verdauungsdrüsen zu veranschaulichen. Der Blutdarmsinus ist hier sehr reduziert und erscheint als enge zwischen den Verdauungsdrüsen (schwarz) verteilte Spalten.

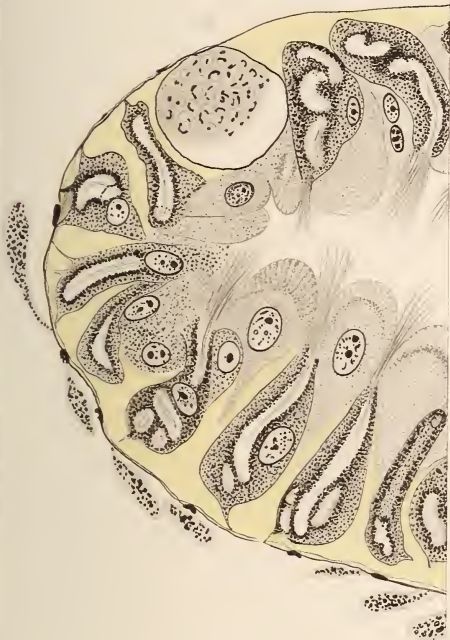
Fig. 14 u. 15. Rückengefäß aus einem der hinteren Körpersegmente von *Helodrilus oculatus* Hoffm. im Momente der Dilatation (Fig. 14) und Kontraktion (Fig. 15). *hk*, Herzklappen; *pk*, Klappen der Perivisceralschlingen.



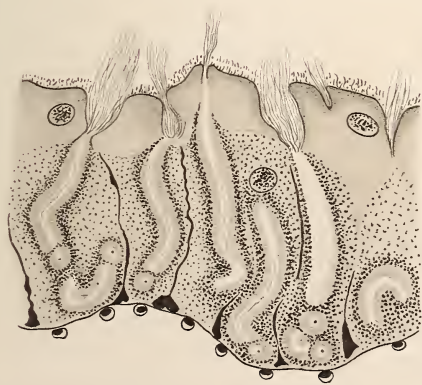


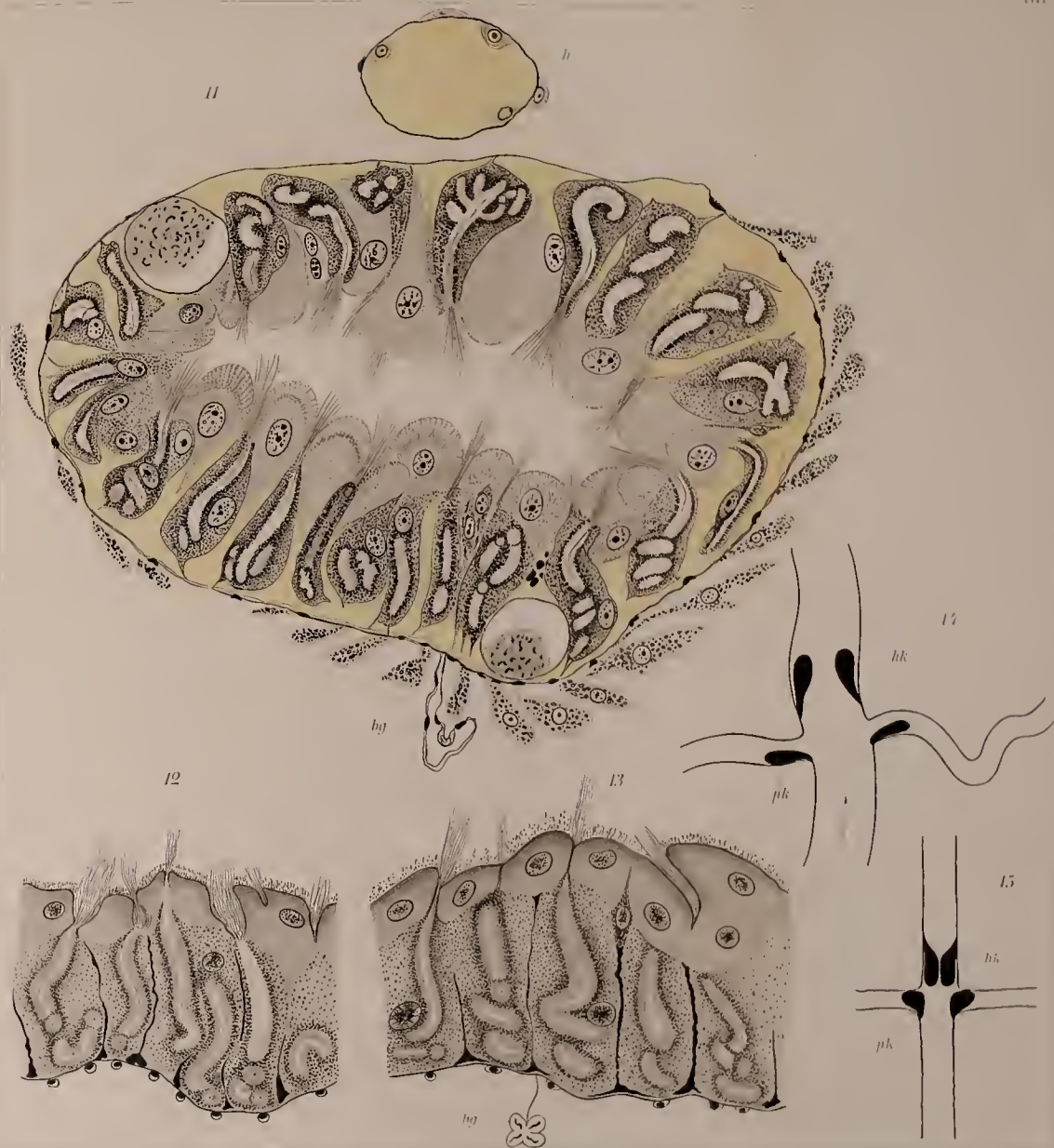


11



12





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [85](#)

Autor(en)/Author(s): Vejdovsky Frantisek [Franz]

Artikel/Article: [Zweiter Beitrag zur Hämocöltheorie 48-73](#)