

Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei Hirudineen.

Aus dem zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich.

Von

ERNST WÜRGLER.

(Als Manuskript eingegangen am 2. Mai 1918.)

Die nachstehenden Mitteilungen stellen einen Auszug einer Arbeit dar, welche auf Anregung von Herrn Prof. Dr. A. Lang im zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der hiesigen Universität unternommen und unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. K. Hescheler im Frühjahr 1917 zum Abschluss gebracht wurde. Die vollständige, als Dissertation der philosophischen Fakultät II der Universität Zürich eingereichte Arbeit wird in der „Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft“ erscheinen.

Auch an dieser Stelle sei es mir vergönnt, der gütigen Unterstützung, welche ich von Seiten meiner hochverehrten Lehrer, der Herren Professoren Dr. A. Lang und Dr. K. Hescheler, sowie von Fräulein Privatdozent Dr. M. Daiber erfahren durfte, in Dankbarkeit zu gedenken.

Es ist das Verdienst der modernen Experimentalzoologie, darauf hingewiesen zu haben, dass es für die Kenntnis einer Tiergruppe und ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen nicht genügt, die äussern und innern morphologischen Verhältnisse des Tierkörpers nur im normalen Zustand zu untersuchen und daraus Schlüsse auf das funktionelle Verhalten zu ziehen, sondern dass es daneben von grösster Wichtigkeit ist, das Lebewesen, so gut wie einen anorganischen Körper, durch Schaffung von separaten Zuständen im Experiment in bezug auf spezielle Potenzen kennen zu lernen. Ohne auf die Frage einzutreten, ob das Regenerationsvermögen als eine primäre Eigenschaft der lebenden Substanz überhaupt zukommt oder ob es einen, durch Selektion noch sekundär veränderten Neuerwerb darstellt, sei hier nur an die interessanten Zusammenhänge zwischen der Lebensweise eines Tieres, der histologischen Beschaffenheit seines Körpers und dessen Verletzbarkeit in der freien Natur erinnert, welche durch

die Untersuchung der reparativen resp. regenerativen Fähigkeit bei den einzelnen Gruppen eröffnet worden sind.

Während diesbezügliche Arbeiten an den borstentragenden Vertretern innerhalb des Stammes der Anneliden nicht nur früh — sie reichen bis in die Mitte des 18. Jahrhunderts zurück (Bonnet) —, sondern bis auf den heutigen Tag auch in intensiver Weise unternommen wurden und dementsprechend auch schon eine weitgehende Kenntnis über das Wiederherstellungsvermögen dieser Tiere nach künstlicher Entfernung von Ringeln zu Tage gefördert haben, ist das Gleiche bei der den Chaetopoden verwandten Klasse der Hirudineen keineswegs der Fall. Wohl haben diese letztern, als spezialisierte Annelidengruppe, in den vergangenen Dezennien sowohl auf histologisch-cytologischem Gebiet als auch im Ausbau der mikroskopischen Technik zu umfassenden Untersuchungen Anlass gegeben, aber das Tatsachenmaterial, welches schon eine Anzahl von Theorien in bezug auf die Kausalität des Regenerationsvermögens oder -unvermögens bei den Hirudineen ins Leben gerufen hat, ist noch sehr gering. Hier eine Lücke ausfüllen zu helfen, lag als Absicht den im folgenden erwähnten eigenen Untersuchungen zugrunde.

Materialbeschaffenheit.

Zu den Operationen wurden Vertreter von sechs Spezies herangezogen, welche in den Gewässern der weitem Umgebung von Zürich zu finden sind:

Herpobdella octoculata L. 1758 (var. *atomaria* u. *pallida*), *Herpobdella testacea* Sav. 1820, *Haemopsis sanguisuga* L. 1758, *Glossosiphonia complanata* L. 1758, *Glossosiphonia heteroclita* L. 1761 und *Helobdella stagnalis* L. 1758. Die drei erstgenannten Arten stellen infolge verschiedener gemeinsamer Merkmale eine Einheit (Arhynchobdellidae) innerhalb der Klasse der Hirudineen dar: von jenen seien nur erwähnt: das fünf Ringel umfassende Mittelkörpersomit, stärkste Reduktion des Coeloms, das Fehlen echter Blutgefäße mit eigenen Wandungen, starke Entwicklung der Coelomwandung als Körperparenchym. Die Gattungen *Herpobdella* und *Haemopsis* setzen sich dadurch in Gegensatz zu der andern Ordnung der Hirudineen, zu den Rhynchobdelliden, denen die oben letztgenannten drei Arten angehören, und welche durch das Vorhandensein eines vorstreckbaren Rüssels genügend charakterisiert sind. Durch die weniger weit vorgeschrittene Reduktion des Coeloms, durch die Existenz von mediangelegenen echten Blutgefäßen mit eigenen Wandungen werden überdies diese Vertreter in näheren verwandtschaftlichen Anschluss an

die übrigen Anneliden gebracht, obschon bei ihnen der infolge parasitärer Lebensweise plattgedrückte Körper sie äusserlich als spezialisierte Formen erscheinen lässt, als die Repräsentanten der Arhynchobdelliden (*Haemopis*, *Herpobdella*) mit ihrer fast drehrunden Querschnittsform. Diese letztere kann aber auf Grund der oben genannten innern Organisationsmerkmale unmöglich den Wert einer ursprünglichen besitzen; vielmehr sind die Arhynchobdelliden (*Gnathobdelliden*) als äusserst spezialisierte Formen noch weiter als die Rhynchobdelliden von den übrigen Anneliden zu entfernen, indem sie von der primär streng parasitären Lebensweise der Hirudineen zu einer freien, räuberischen Tätigkeit zurückgekehrt sind.

Anordnung der Versuche, Operationsweise.

Die Amputationsschnitte, welche zum Zweck des Studiums der daran sich anschliessenden Reparationsvorgänge an Exemplaren der oben erwähnten sechs Arten vorgenommen wurden, verliefen vornehmlich senkrecht und schräg zur Körperlängsachse. Dadurch entstanden ringförmige Wundflächen, welche von den Körper- und Darmepithelwundrändern, als von zwei konzentrischen Kreisen, begrenzt waren. Daneben wurden durch Schnitte, parallel zum seitlichen Körperrand, Partien aus dem Hautmuskelschlauch entfernt, welche sich über ca. 15—25 Ringel erstreckten, wobei die innern Organe meistens intakt gelassen wurden.

Während die Beschaffung des lebenden Materials nach Entdeckung einer ausgiebigen Sammelstelle für jede Art nicht mit besonderer Schwierigkeit verbunden war, gestaltete sich die Erhaltung der lebenden intakten und noch mehr der operierten Tiere anfänglich äusserst schwierig, indem besonders in den heissen Sommermonaten, trotz Kühl- und Durchlüftungsvorrichtungen, scheinbar ohne äussere Ursachen ein Massensterben auftrat. Eine einfache Anordnungsweise erwies sich in der Folge für *Herpobdelliden* und *Rhynchobdelliden* als die geeignetste: In einem Trinkglas mit ca. $\frac{1}{2}$ cm hoher Sandschicht am Boden wurden bei ca. 2—3 cm hoher Wassersäule die verletzten Tiere von einem grössern, in das Glas eingestülpten Blatt weissen Filtrierpapiers darniedergehalten. Die durchnässten Ränder des letztern schmiegeten sich den Wänden des Trinkglases derart an, dass den Tieren ein Entfliehen nicht möglich war. Ein Glasdeckel verminderte die Verdunstung und das Eindringen von Staub, sodass die Tiere zwei bis drei Wochen ohne Wasserwechsel in gesundem Zustande durchleben konnten. *Haemopis*exemplare mussten in entsprechend grösseren Gefässen ohne Filtrierpapier ein-

zeln gehalten werden. Während anfänglich eine Isolierung jedes operierten Exemplars vorgenommen wurde, ergab es sich beim Anwachsen des lebenden Materials als vorteilhafter, zum Zweck einer bessern Übersicht und einer raschern Protokollierung die Tiere in kleinern Gruppen von 5—10 Stück beisammenzuhalten. Durch Vereinigung von Tieren, welche nicht die gleiche Operation erfahren hatten, war auch bei dieser Gruppenanordnung doch noch eine individuelle Durchsicht möglich.

Die Amputationen wurden mittels eines scharfen Skalpell ausgeführt. Die Anwendung eines Ligaturverfahrens zum Zwecke der Verminderung des Blutergusses (Abschnüren einer Körperpartie durch einen steril gemachten Seidenfaden) erwies sich für die Bestimmung von Ringelzahlen zu ungenau. Eine Narkotisierung der Tiere hatte neben der den Schnitt erschwerenden Schleimabsonderung, speziell bei kleinen Formen eine verhängnisvolle Schwächung der Widerstandskraft gegenüber dem Operationseingriff zur Folge. Eine leichte An-trocknung der Körperoberfläche erwies sich für die Schnittführung am geeignetsten.

Makroskopische Reparationsvorgänge.

Infolge des beschränkten Raumes muss hier davon abgesehen werden, die in der Arbeit nach Spezies, Operationsweise, Alter und Reparationszeit gesonderte Einteilung der Versuchsreihen wiederzugeben. Da sich bei den sechs verwendeten Spezies keine prinzipiellen Verschiedenheiten in den Reparationsprozessen, welche sich an den Amputationsschnitt anschlossen, zeigten, kann hier der Versuch gemacht werden, einen als Typus sich ergebenden Heilungsverlauf in die Besprechung der makroskopischen Vorgänge aufzunehmen.

Obschon die Herpobdelliden und Rhynchobdelliden z. T. unter dem Geschiebmaterial von Flüssen sich finden, die während gewisser Jahreszeiten stark Hochwasser führen, gelang es nicht, Exemplare zu finden (es wurden deren mehr als 1200 auf etwelche Anomalien untersucht), denen entweder der Saugnapf oder mehrere Ringel zugleich gefehlt hätten. Bei neun Tieren der Gattung Herpobdella waren Spuren von früheren Körperepithelverletzungen wahrzunehmen, eine Erscheinung, die sicherlich auf eine geringe Verletzbarkeit dieser Tiere im allgemeinen hinweist und nicht zuletzt in der zähen Beschaffenheit des Körpers, insbesondere des Parenchyms, begründet ist. Sie könnte eventuell in Verbindung gebracht werden, mit der später noch zu erwähnenden Unfähigkeit, amputierte Ringel durch Regeneration wieder zu ersetzen.

Ein Transversalamputationsschnitt in der hintern Körperhälfte hatte in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle eine Hervorstülpung des Darmrohres über das Niveau der nach hinten schauenden Wundfläche zur Folge. Diese Bewegung folgte oft so unmittelbar auf den Operationsschnitt, dass der Eindruck erweckt wurde, jener hätte als auslösender Reiz für das Darmrohr, wie für eine gespannte Feder, einen bisher wirksamen Widerstand beseitigt.

Die spätere mikroskopische Durchsicht ergab, dass es sich um Kontraktion der hier im Darm nach innen gelagerten Ringmuskeln handelte, wodurch eine Verlängerung des vegetativen Rohres in der Nähe der Wundfläche bewirkt wurde. Dazu kam noch eine Verkürzung der nach aussen gelegenen Darmlängsmuskelfasern, wodurch die Schnittländer des Darmes in zentrifugaler Richtung nach aussen umgeschlagen wurden. Diese Hervorstülpung des Darmes ist bei *Haemopsis* unabhängig von der Lage des Operationsschnittes innerhalb der hintern Körperhälfte eine allgemeine Erscheinung, während bei *Herpobdella* die Beweglichkeit des Darmrohres gegenüber dem umliegenden Parenchym in dem Masse abnimmt, als der Operationsschnitt dem hintern Körperende genähert ist.

Keine Vorstülpung des Darmes erfolgte bei den drei Vertretern der *Rhynchobdelliden*. So stark anfänglich auch der fast starre Hautmuskelschlauch dieser Tiere die Wundfläche einzuengen vermag, so dass diese nur noch eine schmale Querspalte darstellt, so findet doch nur äusserst selten ein vollkommenes Aufeinandertreffen der Wundländer statt. Beiderseits der nicht vorgestülpten Darmröhre zeigen sich Teile der Darmaussackungen, eventuell des Nieren-Geschlechtsapparates, je nach der Lage des Operationsschnittes. Diese verengerte Wundfläche zeigte bei den operierten *Rhynchobdelliden* nach mehr als drei Monaten noch dasselbe Aussehen wie in den ersten Tagen nach der Amputation. Die hintere Wundöffnung des Darmkanales wird in keiner Weise von einem Epidermisreparat überdeckt. Bei Stadien von 40 Tagen wurde durch die Abgabe von Exkrementen das Vorhandensein eines funktionierenden Afters bewiesen. Die RepARATION beschränkt sich auf die Überdeckung der beiderseits vom Darm gelegenen Wundflächen durch den sich einbiegenden Hautmuskelschlauch und in der Schaffung einer Anusöffnung aus dem hintern Schnittende des Darmkanales; eine Regeneration von amputierten Ringeln tritt nicht ein. Diese Resultate werden zwar nur indirekt beleuchtet durch die Körperbeschaffenheit dieser Tiere; während die *Gnathobdelliden* (*Haemopsis*, *Herpobdella*) durch ihre Rückkehr zur räuberischen Lebensweise die Fähigkeit der schnellen Fortbewegung

wieder erworben haben, indem sie in dorsoventraler Richtung schlängelnd davonschwimmen können, kommt diese Möglichkeit den Rhynchobdelliden nicht zu. Vielmehr ist es bei ihnen die Konsistenz des Körpers selbst, welche die mit der temporär parasitären Lebensweise verbundene Unfähigkeit, durch schnelle Bewegungen zu entfliehen, kompensiert. Dadurch, dass diese Tiere ihren ohnehin fast lederharten Körper flach an die Unterseite der Steine anzupressen vermögen, bieten sie nicht nur kleinern Räubern, speziell aus dem Stamm der Arthropoden, sondern sogar der Hand des Menschen nur schwer einen Angriffspunkt, um von der Unterlage losgebracht oder sonstwie verletzt zu werden. Hier muss die Körperkonsistenz sicherlich mitverantwortlich gemacht werden für die geringe Ausbildung des Reparationsvermögens trotz des nähern verwandtschaftlichen Anschlusses der Rhynchobdelliden an den Annelidenstamm gegenüber den Gnathobdelliden.

In nicht so starrer und unvollständiger Weise vollzieht sich der Heilungsvorgang bei den Vertretern der Arhynchobdelliden. Obschon auch hier in keinem Fall eine Regeneration von excidierten Stücken des Saugnapfes oder eine solche von ganzen Ringeln stattfand, stellt doch der Hautmuskelschlauch zusammen mit der Darmausstülpung ein plastischeres Gebilde dar, als es bei den Rhynchobdelliden der Fall ist.

Bei *Haemopsis*, wo die anfängliche Darmvorstülpung in der grössten Zahl der Fälle persistiert und sich zu einem funktionierenden Afterkegel mit proximalwärtsfortschreitender Pigmentierung entwickelt, besteht der Reparationsvorgang hauptsächlich in einer Überdachung der lateral vom Darmrohr sich hervordrängenden, mesenchymatösen Gerinselfüllmassen durch den Hautmuskelschlauch, indem dessen zirkuläre Muskelfasern durch Kontraktion die Wundränder des Körperepithels denjenigen des nach aussen umgeschlagenen Darmafterkegels nähern. Da bei *Haemopsis* die genannte Einwärtsbiegung infolge dieser grossen, seitlich hervorragenden Pfropfmassen oft nicht eine vollständige Überdachung der Wundfläche durch den Hautmuskelschlauch zu bewirken vermag, kann es in diesen Fällen nicht zu einer direkten Berührung der Darm- und Körperepithelränder kommen; es setzt sodann ein Regenerationsprozess ein, der dazu führt, dass eine neugebildete Oberhaut über dem lymphatischen Wundgerinsel einen vollständigen Abschluss der Wundfläche gegen aussen herstellt und damit gleichzeitig eine solide Verbindung zwischen Körper- und Darmepithel.

Bei *Herpobdella* überwiegen die beiden andern Reparationsmodi

infolge der schwächern Ausbildung der parenchymatischen Wundfüllmassen. Bei mehr distal gelegtem Amputationsschnitt findet eine Verwachsung der nach aussen geschlagenen Darmränder mit den konzentrisch sich verengernden Körperepithelrändern statt, während in denjenigen Fällen, da der Amputationsschnitt mehr gegen die Körpermitte gerückt ist, eine Retraktion des anfänglich vorgestülpten Darmrohres stattfindet, die von einer im gleichen Sinne gerichteten Einwärtsbiegung der Hautmuskulränder gefolgt ist. Äusserlich verschwindet auf diese Weise das Darmrohr von der Oberfläche und die persistierende Öffnung, welche ein Afterreparat darstellt, wird vollständig von Körperepithel eingefasst. Dadurch ist das Tier ohne Ersatz des für die Lokomotion und Anheftung so wichtigen, hintern Saugnapfes imstande, seine vegetativen Lebensfunktionen weiter auszuüben.

Bei schräg zur Längsachse des Tieres verlaufender Schnittführung, wobei die Wundfläche über mehrere Ringel sich erstreckt, findet eine Einwärtsbiegung derjenigen Körperseite gegen die Medianebene statt, welche nach dem Amputationsschnitt die längere Seite darstellt. Durch Kontraktion der zirkulären Fasern der angeschnittenen Ringel wird die schräge Wundfläche in eine zur Längsachse des Tieres fast parallele Lage gedreht. In diesem Falle kommt es nicht zu einer Zurückziehung des Darmrohres, der Hautmuskelschlauch vermag höchstens die rechts und links von der Darmvorstülpung erscheinenden Wundflächen allmählich zu überdecken, nicht aber jene selbst.

Bei Amputationsschnitten am Vorderende findet ein Vordrängen des hier stark muskulösen Darmrohres resp. Pharynx' nach der Operation fast gar nicht statt. Entsprechend der schwachen Ausbildung der parenchymatischen Füllmasse schliesst hier der Hautmuskelschlauch eng an das muskulöse Darmrohr an, zumal in den ersten sieben Somiten weder Organe des Geschlechts-, noch solche des Nephridialapparates liegen.

An vordern Wundflächen bei Rhynchobdelliden zieht sich der Darm in geringem Masse von der Oberfläche zurück, sodass Gewebsgerinsel in der entstehenden Grube sich ansammeln und die vordere Darmöffnung temporär verdecken können. Da keine Nahrungsaufnahme erfolgte, jedoch stets die Abgabe von Exkrementen durch den intakten After beobachtet werden konnte, so musste angenommen werden, dass eine Resorption von Gewebsteilen stattfand. Dies wurde durch die spätere, mikroskopische Untersuchung tatsächlich bewiesen.

Infolge der innigen Vereinigung des Körperepithels mit der da-

runterliegenden Ring-, Diagonal- und Längsmuskulatur war eine operative Lostrennung von Epithelstücken allein kaum möglich, sie war fast immer verbunden mit einer gleichzeitigen Verletzung des Hautmuskelschlauches. Es wurden auf diese Weise sogenannte Fenster in der Körperwandung angebracht, die sich gewöhnlich über mehr als 15 Ringel erstreckten. Dadurch kam das darunter liegende Parenchym frei nach aussen zu liegen. Sobald Teile des Nephridialgeschlechtsapparates event. der Darmausbuchtungen durch einen zu tief gehenden Schnitt auf die Länge von mehreren Ringeln freigelegt wurden, trat stets ein Infektionsprozess ein, durch den die Tiere unter starken Deformationen zugrunde gingen. Gelang es jedoch, nur Teile des Hautmuskelschlauches zu entfernen, so bedeckte schon nach wenigen Tagen bei *Herpobdella* ein Epidermisreparat die Wundfläche. Mikroskopisch konnte dies nur bei dieser Gattung festgestellt werden, während bei *Haemopsis* und den Vertretern der *Rhynchobdelliden* eine sichere Epidermisregeneration nach lateralen Verletzungen (vielleicht zufällig) nicht beobachtet werden konnte. Angesichts der grossen Infektionsgefahr und der Unfähigkeit des Hautmuskelschlauches bei lateralen, über mehrere Ringel sich erstreckenden Defekten durch Kontraktionswirkung einen Wundverschluss zu bilden, erscheint die hohe Reparationsfähigkeit der Epidermis speziell bei *Herpobdella* als eine sehr geeignete Einrichtung, um die bei dieser Gattung nicht selten in der freien Natur vorkommenden Oberhautverletzungen unschädlich zu machen.

Da es als eine allgemeine Erfahrungstatsache gilt, dass junges Gewebe auch grössere reparative Potenzen in sich birgt, wurde angesichts der äusserst schwach entwickelten Regenerationsfähigkeit bei erwachsenen Tieren der Versuch unternommen, auch embryonale Stadien in den Kreis der Untersuchungen einzubeziehen. Es gelang jedoch bloss, Embryonen von *Herpobdella* während längerer Zeit nach Transversal- und Lateralschnitten am Leben zu erhalten. Als besonders günstiger Umstand erwies sich dabei der relativ lange Aufenthalt der schon ziemlich grossen Embryonen (bis 7 mm) in der kleinern Chitinkapsel. Die Tiere herauszupräparieren, zu operieren und wiederum in ihre ursprüngliche Eiweissumgebung zu bringen, war lediglich eine Sache der Übung, während die Embryonen selbst den ganzen Störungsvorgang ohne grössern Nachteil ertrugen. Diese jungen Stadien schliessen hauptsächlich zwei Vorteile für Regenerationsversuche in sich ein: Einerseits ist der eingeschluckte Dotter im Darm in so reichlicher Menge vorhanden, dass die später durch die Operation hervorgerufene Unfähigkeit, Nahrung aufzunehmen,

allem Anschein nach vom Tier leicht ertragen wird; andererseits bietet der Körper infolge seiner noch sehr starken Transparenz für mikroskopische Untersuchungen am lebenden Tier klare Übersichtsbilder. Auf diese Weise konnten nicht nur ausserhalb vom Körper vor sich gehende Veränderungen genau verfolgt werden, sondern es trat speziell das Verhalten des Darmrohres in einiger Entfernung von der Wundfläche deutlicher als am erwachsenen Körper zu Tage.

Im ganzen konnten 95 Embryonen operiert werden und zwar wurden vorgenommen: 17 Amputationen, welche nur den Saugnapf betrafen, 8 laterale Einschnitte und 70 Transversalamputationen, durch die 43 hintere und 46 vordere Wundflächen der Beobachtung zugänglich gemacht wurden. Während laterale Verletzungen nach vier Tagen durch einen Regenerationsprozess der Epidermis wieder geheilt waren und auch die darunterliegenden Muskelschichten im Verlauf der folgenden Tage repariert erschienen, erfuhren dagegen Saugnapfdefekte und amputierte Ringel selbst nach grösseren Zeiträumen (bis 51 Tage) keine Neubildung. Die Darmausstülpungen an vordern Körperhälften verschwanden im Verlauf von sechs Tagen wieder vollständig, während sieben hintere Darmausstülpungen (an Vorderstücken) persistierten, sich jedoch nicht in Regenerationsknospen umwandelten, wie sie solche vorzutäuschen imstande gewesen wären, wenn man nicht ihre frühere Entstehungsweise aus dem Darm gleich nach der Operation gekannt hätte.

Nicht so günstig gestalteten sich die Operationsversuche an jungen Glossosiphoniden, welche sich an der Ventralseite des Muttertieres festgesaugt hatten. In keinem Falle blieben dieselben länger als fünf Tage nach der Operation am Leben. Bezeichnend ist jedoch, dass bei diesen jungen Stadien gleich nach der Operation noch eine Vorstülpung des Darmes, verbunden mit einer gleichzeitigen Einwärtskrümmung des Hautmuskelschlauches stattfindet, eine Reaktion, die bei den erwachsenen Glossosiphoniden nicht mehr zu finden ist, die aber ebenfalls bei den nicht mit einem so stark chitinisierten Hautpanzer umgebenen Arhynchobdelliden auch im ausgewachsenen Zustand als Regel vorzukommen pflegt. Diese letztgenannten negativen Regenerationsresultate sind imstande, die früheren Ergebnisse bei erwachsenen Tieren in aufklärender Weise zu beleuchten. Der Körper der Hirudineen stellt gegenüber demjenigen der Chaetopoden schon eine stark spezialisierte Form dar, die unter anderem infolge der zähen Beschaffenheit des Parenchyms sowohl die Verletzbarkeit und damit indirekt die selektive Ausbildung des Regenerationsvermögens

als auch die Proliferationsfähigkeit der Gewebe auf histomechanischem Wege herabmindert.

Bei der Untersuchung der Lage und Zahl der Augen von eingefangenen Tieren erwies es sich, dass speziell die Zahl der Augenpigmentflecken keine konstante Grösse darstellt, indem verschiedentlich an Stelle der normalen Anzahl 8 nur 6 äusserlich sichtbare Augen auftraten. Ebenso zeigten sich, wenn auch nie 9 konforme Pigmentflecken wahrgenommen wurden, in der Nähe der 8 normalen öfters noch diffuse, kleine Pigmentanhäufungen.

Es ergab sich die Frage, ob diese sogenannten Anomalien bei einem und demselben Individuum feststehend sind, oder ob sie während der Lebenszeit des betreffenden Exemplars aus normalen Verhältnissen sich entwickelt haben. Da in den Angaben der Autoren kein diesbezüglicher Aufschluss gefunden wurde, lag der Versuch nahe, diese vorerst rein numerischen Verhältnisse in Beziehung zu setzen mit Reparationsvorgängen. Es wurden an 80 ausgewachsenen Herpobdellidenindividuen in 8 Gruppen mit normaler Augenzahl Amputationen vorgenommen, so, dass die ersten 10 Exemplare je 1, die zweiten 10 je 2 Augenflecken usw. verloren. Von den 80 operierten Tieren zeigten deren 35 in der Folgezeit eine Veränderung der Pigmentverhältnisse der übrig gebliebenen Augenflecken. Stets handelte es sich um ein Undeutlichwerden der Umrisse der Pigmentaugen, so, dass die letztern in längliche Flecken sich ausdehnten. Ein Auftreten von neuen Pigmentanhäufungen wurde nur bei 2 Tieren beobachtet. Parallelversuche ohne Amputationen zeigten keine dieser Veränderungen.

Diese Beobachtungen nehmen vorerst nur auf die äusserlich sichtbaren Pigmentflecken Rücksicht, die selbst, wie Hesse¹⁾ pag. 276 bemerkt, als Blendvorrichtung erst sekundär zu den für den Charakter eines Auges notwendigen Sehzellen hinzukommen. Veränderungen in den Augenpigmentverhältnissen geben ohne histologische Prüfung noch keinen Grund ab, ähnliche Gruppierungen der Sehzellen anzunehmen, vielmehr zeigen die Resultate, die auf makroskopischem Wege aus dieser Versuchsreihe sich ergeben, nur, dass die Pigmentansammlungen, die sich mit den Sehzellen zusammen zu den äusserlich wahrnehmbaren 8 Augenflecken vereinigen, in einem labilen Zustand sich befinden, sodass gewaltsame Eingriffe in ihrer Nähe, wie sie Amputationen darstellen, eine Wanderung event. einen Schwund und eine Neugruppierung zur Folge haben können. Es mag diese

¹⁾ R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. III. Die Sehorgane der Hirudineen. 1897. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 62.

Erscheinung in Zusammenhang stehen, einerseits mit der phylogenetischen Entstehung des Hirudineenauges, bei der, wie Hesse erwähnt, „ursprünglich verstreute Sehzellen einander näher rückten und in anfangs losere Beziehung traten zu Pigmentanhäufungen, die ihnen als Blendung dienten“, anderseits mit der Natur der Pigmentkörner selbst, die (vergl. Graf¹⁾ als Exkretionsstoffe von Bothryoidalzellen unter der Epidermis deponiert werden. Dadurch wird der lose Zusammenhang des Pigments mit den Sehzellen als eines nicht primär für das Sehen notwendigen Bestandteiles verständlich, wie auch das äusserst variable Auftreten des Pigments an verschiedenen Körperstellen bei Individuen derselben Art.

Die eingangs erwähnten Anomalien bei eingefangenen Tieren sind in dieser Hinsicht nicht mehr alleinstehend; sie stellen sicher das Produkt von Veränderungen am Körper dar, welche während des individuellen Lebens erst vor sich gegangen sind. Ob jedoch stets Defekte als reizauslösende Faktoren auftreten oder ob auch ernährungsphysiologische Veränderungen den Schwund eines normalen Augenflecks bewirken können, kann nicht endgültig entschieden, aber durch die Tatsache beleuchtet werden, dass selbst Tiere, welche operative Einschnitte erfuhrten und über drei Monate hungerten, nicht die geringste Veränderung des Augenpigments aufwiesen. Dies lässt zum mindesten erkennen, dass bei Hirudineen Hungerzustände lange nicht die reizauslösende Wirkung besitzen wie operative Eingriffe in der Nähe der Augen selbst.

Neuere Arbeiten über Planarien (Stoppenbrink, E. Schultz, Beringer, P. Lang etc.) lassen es ausser allem Zweifel erscheinen, dass bei diesen Tieren ein enger Zusammenhang besteht zwischen dem allgemeinen Ernährungszustand des ganzen Körpers und dem speziellen Augenpigmentbestand, indem infolge von Hungerzuständen eine dem Regenerationsprozess entgegengesetzte, degenerative Involution einsetzt, bei der die verschiedenen Gewebe verschieden rasch, jedoch in bestimmter Reihenfolge der Auflösung anheimfallen. Dabei wird das Augenpigment als nicht absolut notwendige Substanz ziemlich früh degenerativ beeinflusst, was bei Hirudineen keineswegs der Fall ist. Der Hirudineenkörper zeigt in seiner stark vorgeschrittenen Spezialisierung der Organe gegenüber den Turbellarien eine viel ausgeprägtere Konsistenz der Form, welche nicht nur im Fehlen von äusserlich wahrnehmbaren Involutionerscheinungen zum Ausdruck

¹⁾ A. Graf, Über den Ursprung des Pigments und der Zeichnung bei den Hirudineen. 1895. Zool. Anz. Bd. 18.

kommt, sondern noch viel mehr in dem fast vollständigen Mangel des Regenerationsvermögens.

Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchung an Reparationsstadien von *Haemopis* und *Herpobdella*.

Die nach Transversalamputationen fast typisch auftretenden Darmausstülpungen kommen im mikroskopischen Bild am deutlichsten zum Ausdruck bei Stadien, welche zeitlich der Operation noch nahe liegen. Es besteht in diesem Fall noch die stärkste histologische Verschiedenheit zwischen Körper- und Darmepithel; es zeigen sich noch Unterschiede, die im Laufe der Wundheilung infolge gleicher Funktion gegenüber gleichen Umweltsbedingungen allmählich schwinden.

Die schlanken Darmepithelzellen der Ausstülpung, welche anfänglich noch deutlich sich unterscheiden von den mehr kubischen, mit einer starken Cuticula versehenen Körperepithelzellen, erfahren infolge der jetzt stärkern, mechanischen Beanspruchung von aussen und der grössern Oberfläche, welche jetzt dieser Teil des Darmepithels durch seine Ausstülpung nach aussen einnimmt, eine Verbreiterung und gleichzeitig eine Verringerung ihrer frühern Längenausdehnung senkrecht zur Oberfläche.

Bei stärkerer mikroskopischer Vergrösserung ist am distalen Ende dieser epidermal gewordenen Zellen der Darmausstülpung eine Verdickung des Cuticulasaaumes wahrzunehmen, wie sie sonst nur echten Körperepithelzellen zukommt.

Durch den Amputationsschnitt wird eine Menge von Muskelzellen des Hautmuskelschlauches verletzt. Es findet nun an deren Schnittfläche ein Quellungsvorgang statt, der dazu führt, dass ein plasmatisches Feld, gleich einem Syncytium entweder vor dem blindgeschlossenen Darmkanal (bei retrahiertem Darm) oder unter den Verschlussstellen von Hautmuskelschlauch- und Darmrändern oder zwischen denselben (bei herausgestülptem Darm) für die durch den Schnitt freigewordenen Muskelkerne eine homogene Grundsubstanz bildet, die elektiv gefärbt, scharf sich abhebt von dem umliegenden Bindegewebe.

Kurze Zeit nach dem Operationsschnitt schieben sich kleine Zellen in grosser Menge in diese homogene Grundsubstanz hinein. Es lassen sich kontinuierliche Übergänge beobachten zwischen den rundlichen, oft noch verzweigten Bindegewebszellen und diesen langgestreckten, nur noch mit einem dünnen Plasmarest umgebenen Wanderzellen, welche sich zwischen den Muskelzellen hervorzwingen und ihrer Herkunft nach somit aus dem Bindegewebe stammen. Sie

bilden mit den Überresten der angeschnittenen Muskelzellen und deren Kernen eine dichte, jeglicher Struktur entbehrende Agglomeration von Zellen, isolierten Kernen und losgelösten Fasern, welche nicht Unähnlichkeit besitzt mit dem bei Oligochäten so häufig beobachteten, aber mit verschiedenen Namen belegten Regenerationsnarbengewebe. Speziell in der Funktion stimmen diese beiden „histologischen“ Gebilde bis zu einem gewissen Grade wenigstens miteinander überein, indem diese „Kern-Fasermasse“ auch hier die Rolle einer Wundfüllmasse übernimmt zu einem Zeitpunkt, da die nur langsam erfolgende Epidermisregeneration noch keine kontinuierliche Decke über die Wundfläche hergestellt hat. Zwei Typen von Zellen hauptsächlich treten innerhalb dieser „Kern-Fasermasse“ neben der grossen Menge von Faserstücken hervor; sie unterscheiden sich nicht in der Grösse, sondern in der Beschaffenheit ihrer Kerne voneinander. Die einen, weit zahlreicheren, besitzen einen schwach tingierten Kern mit kleinem Kernkörperchen. Der Plasmaleib ist entweder an beiden oder wenigstens an einem Ende in eine Spitze ausgezogen. Die andern, dem Vorkommen nach mehr vereinzelt, zeigen einen grossen Nukleolus, innerhalb eines, durch seinen Chromatingehalt färberisch stark hervortretenden Kernes, während der Plasmamantel fast gar nicht oder höchstens als kurzer Fortsatz sichtbar ist.

Epithelreparationsprozesse.

Als eigentlichen und zugleich alleinigen Regenerationsvorgang, der histologisch an den Versuchstieren nachgewiesen werden konnte, ist die Neubildung einer Epidermisdecke zu bezeichnen. Dass eine solche als erstes und wichtigstes Reparationsprodukt für die Fernhaltung von infektiösen Keimen und damit für die Erhaltung des Individuums auftritt, zeigt, dass den Hirudineen doch etwelche Fähigkeit zukommt, erlittene Schäden, wenn nicht durch vollständigen Ersatz, so wenigstens durch Reparationsvorgänge ungefährlich zu machen. Eine direkte genetische Beziehung zwischen den Zellen der neugebildeten Epidermis und denjenigen der Kernfasermasse muss nach morphologischer Vergleichung als höchst unwahrscheinlich bezeichnet werden, hingegen dient das Narbengewebe den alten Epidermiszellen, welche sich auf die Wanderschaft begeben haben, als Gleitfläche, deren Fehlen ein nicht unmerkliches Hindernis für den glatten Vollzug einer Epidermisregeneration darstellt. Eine sichere Einwanderung von Zellen aus der Kernfasermasse wird ebenfalls vermisst, sodass die Heimat der die neue Epidermis zusammensetzenden Zellen aller Wahrscheinlichkeit nach ins alte Epithel verlegt werden

muss, von wo sie durch eigene Bewegung an den richtigen Ort hingelangen. Zwei Punkte sprechen hauptsächlich für diese Annahme: Erstens weist die Form der noch amoeboidverzweigten, die neue Oberhaut zusammensetzenden Zellen, welche erst seit kurzer Zeit an ihrem Bestimmungsort liegen, des bestimmtesten auf eine vorangegangene Wanderung hin, sie tragen noch nicht den ihrer Funktion entsprechenden Oberhautzellencharakter. Zweitens lösen sich am Wundrand des Körper- und noch mehr des Darmepithels alte Zellen aus ihrem Verbands los und bewegen sich, ohne in die Tiefe zu sinken, an der Oberfläche der Kernfasermasse vorwärts unter Drehung der früher senkrecht zur Oberfläche gestellten Zellenlängsachse. Dabei wird der Cytoplasmagehalt so stark reduziert, dass sehr oft nur noch Zellkerne zu wandern scheinen. Sind dieselben an ihrem definitiven Orte angekommen und daselbst stationär geworden, so nimmt der Cytoplasmagehalt der einzelnen Zelle sehr bald zu, wobei die amoeboid ausgestreckten Plasmafortsätze angezogen werden und die Zellen selbst enger aneinander schliessen. Dies hat zur Folge, dass auf diesen Stadien eine optisch wahrnehmbare Scheidung zwischen den einzelnen Zellkörpern vermisst wird, zumal eine die Zellgrenzen markierende Zwischenzellen- (Kitt-) substanz noch fehlt. Die neue Epidermis stellt jetzt eine syncytiale Vereinigung dar, in die Zellkerne eingestreut sind. Als weiterer Schritt im Regenerationsprozess erfolgt die Ausscheidung eines Cuticulasaaumes, der bei den zu Wanderzellen gewordenen alten Oberhautzellen noch fehlt.

Bemerkenswert ist die Tatsache, dass neben dem alten Körperepithel auch das Darmepithel am Wiederaufbau einer neuen Epidermisdecke sich beteiligt, und zwar zeichnen sich die Zellen der letzteren durch eine bedeutend grössere Beweglichkeit aus; es fällt ihnen infolgedessen der grössere Anteil bei der Vertretung innerhalb der regenerierten Oberhautzellen zu. Damit wird zusammen mit der früher erwähnten Erscheinung der epidermal werdenden Zellen der Darmausstülpung eine scharfe Grenze zwischen Körper- und Darmepithelzellen gegenüber gleichen äussern Faktoren verwischt, wenn nicht ganz unhaltbar gemacht.