

Das Stomodaeum der Lumbriciden.

Die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm in der ontogenetischen Entwicklung des Lumbriciden-Vorderdarms mit anschliessenden Vergleichen über die regenerative Bildung.

Aus dem zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich.

Von

JOH. JAK. MENZI (Zürich).

Mit 2 Textfiguren.

(Als Manuskript eingegangen am 27. November 1918.)

Die ausführliche Arbeit, von der hier ein Auszug mit den wichtigsten Ergebnissen vertraut machen soll, wurde im Zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich auf Anregung und unter Leitung von Herrn Prof. Dr. K. Hescheler ausgeführt. Für die wohlwollende Unterstützung, die ich jederzeit von meinem hochverehrten Lehrer erfuhr, sei es mir gestattet, ihm an dieser Stelle meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Literatur und Geschichtliches.

Sowohl bei Polychaeten wie bei Oligochaeten geht die ontogenetische Bildung des Verdauungskanals zum grössten Teil aus dem Entoderm und zum kleineren aus dem Ektoderm hervor. Der Mitteldarm nimmt seinen Ursprung aus dem innern Keimblatte, während sich an der Entwicklung des Vorder- und Enddarms ektodermale Einstülpungen beteiligen. Der Anteil, den diese beiden Einstülpungen nehmen, ist nach den Angaben der Forscher ein verschieden grosser; namentlich über die Gruppe der Oligochaeten gehen die Anschauungen in diesem Punkte auseinander. Bei meiner Arbeit beschränke ich mich auf die Feststellung der ektodermalen Einstülpung des Vorderdarms (Stomodaeum) bei der Familie der Lumbricidae.

In der Vergangenheit haben sich eine Reihe von Forschern mit der Feststellung der ektodermalen Einstülpung befasst; ich nenne nur die wichtigsten Abhandlungen:

Kowalevsky (1871) kommt zum Schluss, dass der Oesophagus vom äussern Keimblatt aus entsteht.

Hatschek (1878) lässt den Oesophagus ebenfalls aus Ektodermzellen hervorgehen. Diese ältern Autoren nannten den eingestülpten

Abschnitt kurzweg Oesophagus, und man schloss irrthümlicherweise daraus, dass beim ausgewachsenen Wurm das so bezeichnete Stück ektodermaler Herkunft sei.

Vejdovský (1884) hat zum erstenmal die Terminologie des Verdauungstraktus der Oligochaeten fixiert und unterschieden: 1. Mundhöhle (Stoma mit Pharynx), 2. Oesophagus, 3. Magendarm und 4. Enddarm, an welche Bezeichnungen ich mich im folgenden halte. Durch seine Untersuchungen hat er den Oesophagus als Derivat des Entoderms nachgewiesen und den Pharynx als das Ende der ektodermalen Invagination bezeichnet. Sein Untersuchungsobjekt war hauptsächlich *Rhynchelmis*.

Wilson (1889) kann in seiner Arbeit über die Lumbricidenentwicklung die Befunde Vejdovskýs bestätigen.

Vejdovský (1888—1892) hat inzwischen seine frühere Ansicht geändert. Auch das Pharynxepithel hat entodermalen Mutterboden, wenigstens bei *Rhynchelmis*, und er tritt auch für eine gleiche Bildungsweise bei den Lumbricidae ein.

Hoffmann (1899) stellte seine Untersuchungen an *Allolobophora* species an; er findet an der Einmündungsstelle des Stomodaeums in den Urdarm vier Zellen, die scharf hervortreten. Nach diesem Autor bilden diese vier charakteristischen Zellen die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm; sie geben also die Stelle an, „wo der Pharynx aufhört und der Mitteldarm beginnt“.

Für die Familie der Lumbricidae ist also die Frage der Mund- und Pharynxbildung (des Stomodaeums) nicht restlos abgeklärt, und es scheint gerechtfertigt, dieses Thema nochmals vorzunehmen.

Material und Materialbeschaffung.

Auf Anraten von Herrn Prof. Dr. K. Hescheler habe ich mir embryologisches Material folgender 5 einheimischer Vertreter der Familie der Lumbricidae gewählt:

1. *Lumbricus terrestris* (Linné).
2. *Lumbricus rubellus* (Hoffmeister).
3. *Helodrilus* (*Allolobophora*) *caliginosus* (Savigny).
4. *Helodrilus* (*Dendrobaena*) *rubidus* (Savigny).
5. *Eisenia foetida* (Savigny).

Die Individuen jeder Spezies hielt ich zu Zuchtzwecken separat in mit Erde gefüllten Kisten. Durch 2—3maliges Bespritzen pro Woche blieb die Erde feucht, sodass die Tiere sich nahe unter der Oberfläche befanden und hier die Cocons in grosser Zahl ablegten. Den ganzen Sommer über, bis November und Dezember, konnte ich Cocons finden.

Im allgemeinen sind die frisch abgelegten von weisslicher Farbe, die ältern mehr dunkelbraun, sodass man hierin ein einigermaßen gültiges Erkennungsmittel für den Ausbildungsgrad der darin liegenden Embryonen besitzt.

Untersuchungsmethoden:

Die Hauptfixierungsflüssigkeit, namentlich für die jungen zarten Objekte, war wässrige Sublimatlösung. Gute Ergebnisse wurden auch mit Chromsäure und Flemmingscher Flüssigkeit erzielt. Der in den Embryonen enthaltene Nahrungsdotter war für die Anfertigung von Schnitten ein fast unüberwindliches Hindernis. Meistens habe ich die in der Fixierungsflüssigkeit liegenden Objekte mit einer Platinnadel angestochen und so ein Herausfliessen des Dotters herbeigeführt, ohne dass die Embryonalbezirke den geringsten Schaden genommen hätten.

Die schwierigste Manipulation war die Einbettung dieser kleinsten Objekte, denn eine ganz genaue Orientierung war unerlässlich. Ich brachte die Methode nach Hoffmann mit wenig Modifikationen zur Anwendung. Die Objekte wurden in Schnittserien von 3—4 μ zerlegt. Zur Schnittfärbung bewährte sich die gebräuchliche Farbstoffkombination Hämalau — Eosin vortrefflich.

Die Entwicklungsvorgänge.

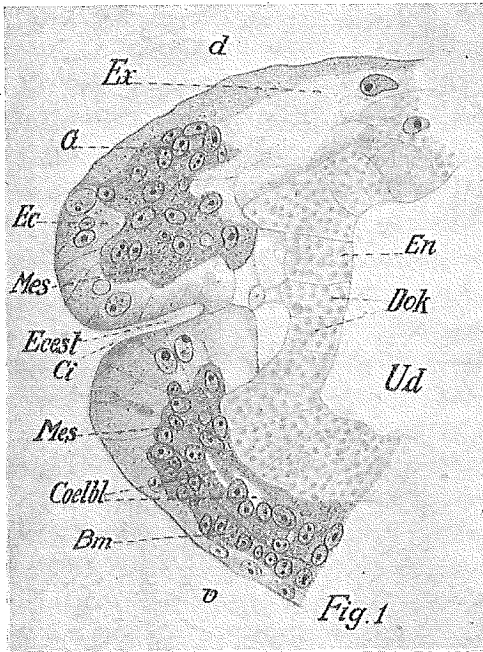
1. Die beginnende Ektodermeinstülpung.

Furchungs- und Gastrulationsprozesse liess ich unberücksichtigt. Die äussere Gestalt des Ausgangsstadiums war aber immerhin noch einfach. Diese jüngsten Embryonen sind ca. $\frac{1}{3}$ mm lang und stellen im wesentlichen eine aus Ektoderm und Entoderm gebildete Blase dar. Das Gehirn und Bauchmark, ebenso das Mesoderm sind hier zwar schon angedeutet, treten aber noch nicht stark in Erscheinung; man sieht noch keine Coelombläschen, und deswegen ist auch noch keine innere Segmentierung bemerkbar. Die Embryonen dieser Ausgangsstufe zeigen eine noch nicht weit gediehene, kaudalwärts blind endigende, ektodermale Einstülpung in Form eines englumigen Röhrchens (Stomodaeum). Das Entoderm scheint vollständig abgeschlossen zu sein, ohne Kommunikation mit dem Stomodaeum. Durch seine, dicht mit Dotterkügelchen gefüllten Zellen unterscheidet es sich sofort von den feinkörnigen protoplasmatischen Ektodermzellen. Im Gegensatz zu Hoffmann, der schon auf dieser Stufe der Ausbildung eine offene, schlanke, hyaline Stomodaeumröhre beschreibt, machen meine Ergebnisse wahrscheinlich, dass von einer morphologischen Verbindung der Aussenwelt mit dem Urdarm noch nichts zu

bemerken ist. (Fig. 1). Zu erwähnen wären noch die grossen Exkretionszellen des larvalen Exkretionsapparates.

2. Ein weiter entwickelter Zustand ohne Eröffnung einer Darmpforte.

In allen Teilen ist die Differenzierung weiter gediehen. Das Stomodaeum hat an Grösse beträchtlich zugenommen und reicht, je nach dem Stadium, bis an das Ende des ersten, zweiten oder dritten

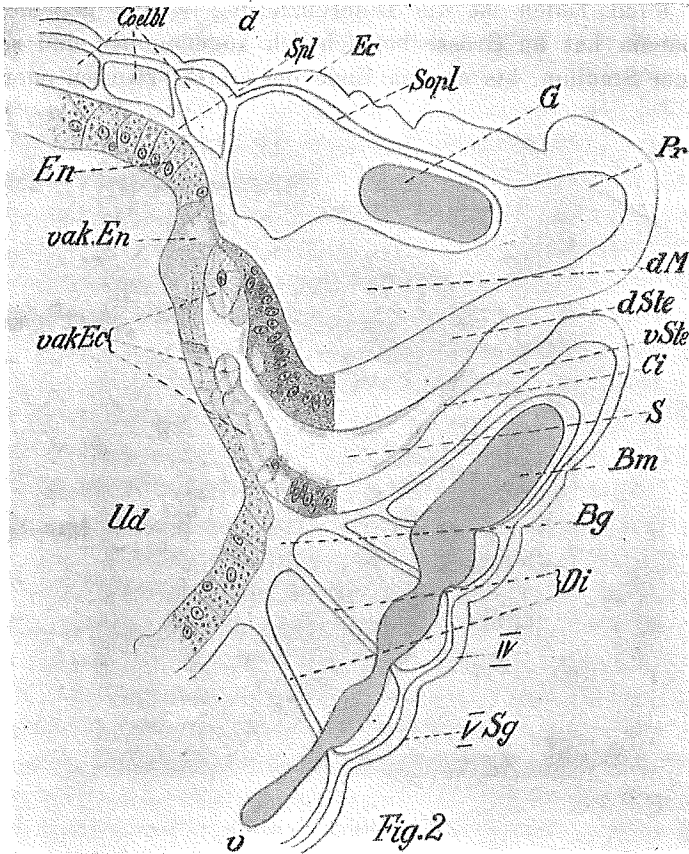


Zeichenerklärung:

- | | |
|-------------------------|----------------------------|
| Bm = Bauchmark | Ecest = ektod. Einstülpung |
| Ci = Cilien | En = Entoderm |
| Coelbl = Coelombläschen | G = Gehirn |
| d = dorsal | Mes = Mesoderm |
| Dok = Dotterkugeln | Ud = Urdarm |
| Ee = Ektoderm | |

Segmentes, welche Metameren nun abgegrenzt sind. Das dorsale Stomodaeumepithel besteht aus ineinander geschalteten, festgefügt, hohen Zellen, während das ventrale Stomodaeumepithel sich aus niedrigen, viel loser gefügten Zellen zusammensetzt. Die Splanchnopleura, die die Darmmuskulatur erzeugt, hat durch ihre Zellvermehrung schon den dorsalen Muskelwulst angedeutet, der, weil in der Region der ektodermalen Einstülpung gelegen, bei ausgewach-

senen Individuen dem Pharynx das charakteristische Gepräge gibt. Wir sind also bereits berechtigt hier von einer Andeutung des ektodermalen Pharynx zu sprechen. Die Zellen des äusseren Keimblattes sind am Grunde der Einstülpung niedriger und protoplasmaärmer als



Zeichenerklärung:

Bm = Bauchmark
 Bg = Bauchgefäss
 Ci = Cilien
 Coelbl = Coelombläschen
 d = dorsal
 Di = Dissepiment
 d. M. = dorsaler Muskelwulst

d. Ste = dors. Stomodaeum-
 epith.
 Ec = Ektoderm
 En = Entoderm
 Pr = Prostomium
 S = Stomodaeum
 Sg = Segment

Sopl = Somatopleura
 Spl = Splanchnopleura
 Ud = Urdarm
 v = ventral
 v. St. = ventrales Stomod-
 epith.
 vak. Ec = vakuolisirtes Ektod.
 vak. En = vakuolisirtes Entod.

die andern. Auch die Entodermzellen sind da, wo sie mit dem Ektoderm parallel laufen, in geringem Betrage abgeflacht. Eine bevorstehende Auflösung von Ektoderm und Entoderm lässt sich wohl vermuten,

Quer- und Sagittalschnitte lassen aber noch keine Verbindung zwischen Vorder- und Mitteldarm erkennen.

3. Die Verhältnisse direkt vor und während des Durchbruches von Ektoderm und Entoderm.

Das Stomodaeum ist noch weiter einwärts gewachsen und zwar bei allen Spezies bis zum IV. Segment inklusive, welche Länge ein Maximum darstellt. Diese Ergebnisse, an Lumbriciden gefunden, können also ohne Zwang mit den Angaben Vejdovskýs (1884) und Wilsons (1889) in Einklang gebracht werden, die auch eine, sich über 4 Segmente erstreckende Invagination feststellen. (Fig. 2). Die zu erwartende Histolyse tritt ein und wird durch Vakuolenbildung, die sich zuerst im Ektoderm, unmittelbar darauf auch im Entoderm bemerkbar macht, eingeleitet. Sukzessive degenerieren nun die Zellen der beiden Keimblätter an dieser Stelle, und die von Hoffmann angeführten „4 hyalinen Zellen“ sind wahrscheinlich nichts anderes als Überreste solcher vakuolisierter Zellen. Der dorsale Muskelwulst im Gebiete der stomodaealen Einstülpung hat stark an Ausdehnung zugenommen. (Fig. 2).

4. Das durchgehende Darmrohr.

Die Folge dieser gänzlichen Rückbildung der das Lumen des Darmkanals als Scheidewand ursprünglich unterbrechenden Ektoderm- und Entodermepithelien ist das Auftreten eines durchgehenden Darmrohres. Der dorsale Muskelwulst, das morphologische Charakteristikum des Pharynx, liegt ganz in der Zone der ektodermalen Einstülpung. Aus allen übereinstimmenden Befunden ist zu schliessen, dass der ganze Lumbriciden-Pharynx mit grösster Wahrscheinlichkeit ektodermaler Herkunft ist. Die Anschauungen Vejdovskýs (1888—1892), wonach der Lumbriciden-Pharynx sich vom Entoderm ableitet, können wir nicht bestätigen. Unsere Ergebnisse decken sich im allgemeinen mit der früheren Ansicht Vejdovskýs (1884), mit den Darstellungen Wilsons (1889) und Hoffmanns (1900). (Auf die Unterschiede kann nicht eingetreten werden).

Morphologisch-histologisch kann bei ältern Embryonen und bei ausgewachsenen Exemplaren die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm selbstverständlich nicht mehr genau angegeben werden, weil der Übergang sich allmählich verwischt. Bei diesen ältern Formen konnte also die Frage, wo inneres und äusseres Keimblatt zusammenstossen, nicht mehr beantwortet werden.

Ein Mittel, auch hier die Grenzbestimmung zuverlässig vornehmen zu können, geben uns die Dissepimente, denn wie wir schon oben bemerkt haben, erstreckt sich die ektodermale Einstülpung maximal bis zum IV. Segment inklusive.

Später erfolgt eine Differenzierung des ektodermalen Vorderdarmes in Mundhöhle (Stoma) und eigentlichen Pharynx.

Dem starken Wachstum des dorsalen Pharynx-Muskelwulstes geben die Dissepimente durch Ausbiegen nach hinten Platz. Dies hat zur Folge, dass in diesem vordersten Teile innere und äussere Gliederung nicht übereinstimmen. Es stellt sich folgendes als sehr wahrscheinlich heraus: Der Pharynx, der laut embryologischen Befunden die ersten 4 Segmente umfasst, erstreckt sich, nach der äusseren Ringelung gemessen, auf 6 Segmente. Vom achten Ringel an stehen dann innere und äussere Segmentierung zumeist im Einklang.

5. Auskleidung des Stomodaeums mit Cilien und Cuticula.

Für die ausgewachsene Pharynxhöhle der verschiedenen Regenwurmarten wurde von mehreren Forschern wie Vejdovský (1884), Beddard (1895), Hescheler (1898), Lidia Dequal (1909) und Lore Meyer (1913) ein Wimperepithel festgestellt. Die Mundhöhle (Stoma) besitzt wie die Körperepidermis eine echte Cuticula.

In der Embryonalentwicklung lässt sich zunächst eine gleichmässige, kontinuierliche Bewimperung im ganzen Stomodaeum beobachten. Dann macht sich eine Rückbildung der Cilien von vorn nach hinten geltend, und nach den Präparaten zu schliessen, scheint deshalb eine Beteiligung der Cilien zur Bildung der Cuticula ausgeschlossen. Die definitive Bewimperung bei ausgewachsenen Individuen tritt erst nachher auf und ist daher eine Neubildung.

Vergleichungen zwischen der embryonalen und regenerativen Entwicklung des Vorderdarms der Oligochaeten.

Diese embryologischen Ergebnisse scheinen auch nach anderer Richtung hin von Interesse; denn in neuester Zeit wurde meist im Anschlusse an embryologische Arbeiten oder umgekehrt, solchen über Regeneration, die Frage aufgeworfen, wie weit regenerative und ontogenetische Bildung übereinstimmen. Nicht selten standen sich die Ansichten der Autoren diametral gegenüber, und einzelne gelangten dazu, sogar von einer Erschütterung der Keimblätterlehre zu sprechen, obschon diese Theorie ihre Basis auf eine überaus grosse Anzahl von Tatsachen gründet. Dieser mehr spekulativen Seite der Frage gehe ich nicht nach, sondern es sollen hier vielmehr die fest-

stehenden Tatsachen der beiden Entwicklungsweisen innerhalb der Oligochaeten miteinander verglichen werden. Nur wo detaillierte Kenntnisse beider Erscheinungen vorliegen, von denselben Arten gewonnen, können vorteilhaft Vergleichen angestellt werden. Wir werden sehen, dass diese Bedingungen bei manchen Vergleichen nicht erfüllt waren und deswegen den Schlüssen nicht genügende Beweiskraft zukommt.

Von Wagner (1893) beobachtete an *Lumbriculus variegatus*, dass das Ektoderm bei der Regeneration am Aufbau des vordern Darmabschnittes nicht beteiligt ist, sondern nur das Entoderm. Die regenerative Entstehung des Vorderdarmes entspricht also nicht der Embryonalentwicklung.

Auch Rievel (1896), der die Regeneration des Vorderdarmes von verschiedenen Lumbricidenvertretern studierte, bestätigt die Resultate von Wagners. Von einer Einsenkung des Körperepithels zur Mundbildung ist keine Spur zu bemerken.

Hepke (1897) ist für Naiden zu ganz gegenteiligen Ergebnissen gekommen. Nach seiner Darstellung ist der Vorderdarm mit Ausnahme einiger Zellen, die der alte Darm liefert, rein ektodermalen Ursprungs.

Von Wagners kurze Angaben (1897) kontrastieren nun vollständig mit seinen frühern und mit Rievels Anschauungen. Auch er sieht jetzt vorn am Regenerat eine trichterförmige Einstülpung der Epidermis und damit eine gewisse Ähnlichkeit mit der Ontogenese.

Hescheler (1898), dem verschiedene Lumbricidenvertreter zur Untersuchung vorlagen, findet ähnlich wie von Wagner, dass auch bei der Regeneration sich ein Stomodaeum (Mund) epithelialer Herkunft bildet, das sich bis zum dritten Segment inklusive erstreckt. Das Pharynxepithel wird sicher vom alten Darm regeneriert. Vorausschauend bemerkt Hescheler, dass er die Frage, ob die Regeneration des Pharynx von Zellen des entodermalen Oesophagus oder von solchen des alten Pharynx bewerkstelligt werde, unentschieden lasse. Er ist eher der Ansicht, dass bei der Operation von 5 Segmenten, ein Stück Pharynx zurückgeblieben ist. Wenn wir uns erinnern wollen, haben unsere embryologischen Ergebnisse eine auf 6 äussere Ringel sich erstreckende ektodermale Einstülpung wahrscheinlich gemacht, sodass bei einer Amputation von 5 äussern Segmenten immer Reste des ektodermalen Pharynx zurückgeblieben sind. Der Aufbau des Regenerates geschah deshalb in erster Linie aus entwicklungsgeschichtlich ektodermalen Pharynxzellen. Daraus ist zu ersehen, wie wichtig die Kenntnis der ontogenetischen Vorgänge für die Beurteilung und Ver-

gleichung der Regeneration ist, damit keine Unklarheiten entstehen. Typisch ist, dass eine Einstülpung der Körperhaut resp. des Ektoderms vorkommt.

Haase (1899) liess *Tubifex rivulorum* regenerieren. Nach seinen Untersuchungen ergibt sich, dass der Pharynx aus dem entodermalen Teil des Darms regeneriert wird. Dazu kommt eine ektodermale Einstülpung, welche die Mundhöhle liefert. Im Anschluss an diese Arbeit scheinen uns noch folgende Bemerkungen von Bedeutung: Haase selbst vermutet nur, dass der Pharynx von *Tubifex* ektodermalen Ursprungs sei, aus Analogie zu andern *Oligochaeten*, denn embryologisches Tatsachenmaterial stand ihm nicht zur Verfügung. Werden an *Tubifex* 4—6 Segmente amputiert, (Haase bemerkt diese Zahl ausdrücklich), so besteht auch hier die Möglichkeit, vorausgesetzt, dass die ontogenetische Entwicklung ähnlich ist wie bei *Lumbriciden*, am zurückgebliebenen alten Darm noch ursprünglich eingewachsene Ektodermzellen anzutreffen. Die genaue Kenntnis der Ontogenie ist auch hier erforderlich, bevor stichhaltige, einwandfreie Vergleichen zwischen Regeneration und Ontogenie angestellt werden können.

Dasselbe lässt sich sagen über die Arbeiten von Wagners, Rievels und Hepkes. Die embryologische Entwicklung ihrer Objekte ist nicht genau bekannt, und ebenso vermissen wir Angaben über die Zahl der amputierten Segmente.

Es haben noch eine Reihe von Autoren z. B. Abel (1902), Winkler (1902), Iwanow (1903), Nusbaum (1904), Tirala (1913) sich über die Regeneration von *Oligochaeten* ausgesprochen, aber immer fehlen entweder die genauen Kenntnisse über die normale Entwicklung der betreffenden Art, oder Angaben über die Zahl der operierten Segmente. Auch die Untersuchung von Johanna Kröber (1900) vermag nicht endgültig zu entscheiden.

Da die genannten Bedingungen noch nicht erfüllt sind, ist die Entscheidung der Frage, ob Regeneration und Embryonalentwicklung gleich verlaufen oder ob sie einander gegenüberstehen, weder nach der einen, noch nach der andern Seite gefallen. Damit die Grundlagen für ein förderndes Vergleichen vorhanden sind, ist es nach unserm Dafürhalten unerlässlich, dass für diejenigen Formen, die zu Regenerationszwecken herangezogen werden, in der Ontogenie die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm festgestellt werde. Ebenso wichtig ist zu wissen, wie viele Segmente amputiert wurden, damit eine regenerative Neubildung aus entwicklungsgeschichtlich ektodermalem Mutterboden ausgeschlossen werden kann.

Das gewichtige Urteil Eisigs trifft wohl das Richtige, wenn es sagt, dass der Versuch, die Keimblätterlehre auf Grund der Erfahrungen der Regeneration zu beurteilen, als verfehlt gelten muss. „Die Keimblättertheorie ist das Ergebnis einer auf breitester Basis ruhenden Generalisation; die Regeneration ist vorläufig ein der Forschung gestelltes Problem“.
