

Aus dem zoologisch-vergleichend-anatomischen Laboratorium  
beider Hochschulen in Zürich.

Untersuchungen über die erste Anlage des Herzens,  
der beiden Hauptlängsgefässstämme und des Blutes bei  
Embryonen von *Petromyzon planeri*.

Von

WALTER KEISER.

Die vorliegende Arbeit wurde unter Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Lang ausgeführt und an der Eidg. Techn. Hochschule als Dissertation eingereicht. Sie wird in der „Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft“ publiziert werden. Hier sei ein Auszug derselben wiedergegeben.

Das erste embryonale Gefässsystem niederer Wirbeltiere, insbesondere der Holoblastier besteht anfänglich ausschliesslich aus Gefässen, die unmittelbar dem Darne angelagert sind. Es sind dies ein dorsales und ein ventrales Längsgefäss, sowie eine grössere Zahl von quer verlaufenden Ringgefässen, die die beiden ersteren unter einander verbinden. Das eine Längsgefäss ist die Aorta, das andere, ursprünglich ebenfalls in seiner ganzen Ausdehnung kontinuierliche Längsgefäss, das Bauchgefäss im weitesten Sinne des Wortes, liefert später folgende Gefässstücke: In Kopf und Vorderrumpf den *Truncus arteriosus*, dann das Herz, im Mittlerrumpf zunächst die paarigen *Venae omphalo mesentericae* zu beiden Seiten der Leber und sodann die meist unpaare *Vena subintestinalis* (das Bauchgefäss im engeren Sinne) und im Schwanz die *Vena caudalis*.

Für die darmumspinnenden Quergefässe konnte in vielen Fällen eine segmentale Anordnung nachgewiesen werden, so zum erstenmal von Paul Mayer bei Selachiern; sie heissen daher kurz Mayer'sche Gefässe. Zu ihnen gehören eine Anzahl Quergefässe im Vorderkopf, ferner Kiemengefässe, Vornierengefässe, *Arteria mesenterica* (als ein Derivat von Mayer'schen Gefässen), die Analarterien von Selachiern und einigen Teleostiern und sodann eine grosse Zahl von Quergefässen im übrigen Rumpf und Schwanz, die aber in den meisten Fällen kurz nach ihrer Anlage wieder verschwinden. — Das Blut strömt im partiell kontraktilen ventralen Längsgefäss von hinten nach vorn, steigt

durch die vordersten Quergefäße in die Aorta hinauf, durchheilt dieselbe von vorn nach hinten, umfließt den Darm in den vielen Quergefäßen des Mittlrumpfes von oben nach unten und sammelt sich wieder im Ventralgefäß, wo der Kreislauf von neuem beginnt.

Die Gefäßbildung erfolgt im allgemeinen von vorn nach hinten. — Die Kardinalvenen treten etwas später auf als die Teile dieses soeben beschriebenen ersten Gefäßsystems, immerhin so, dass sie im Kopfe des Embryos schon nachgewiesen werden können, wenn in der hintern Körperregion jene ersten Gefäße noch im Entstehen begriffen sind.

Der Bau der ersten Gefäße kurz nach ihrer Anlage ist ein sehr einfacher; es sind Röhren, die von einer einzigen, fast membranös dünnen Schicht von Zellen gebildet werden. Auch das Herz ist anfänglich ein gerade gestrecktes Rohr mit dünner, einschichtiger Wandung; es setzt sich vorn und hinten ununterbrochen in die erwähnten vorderen und hinteren Gefäßstücke des ventralen Längsgefäßes fort; keine Krümmungen, keine Einschnürungen und Klappenbildungen sind wahrzunehmen, kurz und gut, es ist in nichts von irgend einem anderen Gefäßstück zu unterscheiden und ist einfach ein Bestandteil des einheitlichen ventralen Längsgefäßstammes gerade so gut wie z. B. der Truncus arteriosus.

Die Zellschicht, welche diese ersten Gefäße bildet, wird zum Endothel oder der Intima der Gefäße erwachsener Tiere (resp. zum Endocard des Herzens). Media und Externa und entsprechend Myocard und Epicard werden gebildet, indem Teile des umliegenden Mesoderms sich im Laufe der Ontogenese dem Endothel, resp. Endocardrohr sekundär auflagern und die Eigenmuskulatur und Aussenschicht von Herz und Gefäßen liefern.

Die histogenetischen Betrachtungen der vorliegenden Arbeit erstrecken sich nur auf die Bildungsstadien des primitiven Endothelrohres des Herzens und der beiden Hauptlängsgefäßstämme bei *Petromyzon planeri*, dem „kleinen Neunauge“.

Das Material für meine Untersuchungen gewann ich im Mai 1911 in Uznach mit Hilfe der künstlichen Befruchtung.

Über die allgemeine Entwicklung der Eier ist folgendes mitzuteilen:

Die Furchung ist holoblastisch. Am 7. Tage beginnt die Gastrulation, am 9. Tage tritt die Neuralfurche auf und am 10. Tage nimmt die Mesodermbildung ihren Anfang. Die ersten Herzendothelzellen werden am 16. Tage sichtbar, etwas vorher schon freie Blutzellen und kurze Zeit später die ersten Aortazellen. Am 19. Tage pulsierte bei einzelnen Exemplaren das Herz, am 21. und 22. erfolgte das Ausschlüpfen aus der Eihülle.

**Erste Entwicklung des Mesoderms.** Nachdem sich das Mesoderm von Chorda und Entoderm abgeschnürt hat, liegt es in der dorsalen Körperregion als paariger Zellstrang zu beiden Seiten des Urdarms. Ein solcher Mesodermstrang hat auf dem Querschnitt ungefähr die Form eines Dreieckes, das mit seiner kleinsten Seite dem Neuralstrang und der Chorda anliegt, mit seiner grössten gegen das Ektoderm sich aufwölbt, und mit seiner mittleren als Basis dem Dotterdarm schief laterodorsal aufliegt.

Infolge fortgesetzter Zellteilungen im Mesoderm zeichnet sich dieses bald durch seine viel kleineren und etwas dotterärmeren Zellen vom Entoderm aus. Die untere Aussenkante der Mesodermstränge ist es nun, die sehr bald zwischen Ektoderm und Entoderm hinabwächst und zur Seitenplatte wird, während die mehr medianen Partien Myotom und Nephrotom bilden. Für die folgenden Erörterungen kommt nur die Seitenplatte in Betracht.

Die Mesodermbildung im allgemeinen schreitet bekanntlich von hinten nach vorn fort, während dagegen die Differenzierung des Mesoderms von vorn nach hinten stattfindet.

In einem gewissen Stadium vom 14.—15. Tage sind die Seitenplatten des Mesoderms in der Region unmittelbar vor der Leber schon auf die Hälfte der lateralen Darmwand herabgewachsen, während sie weiter vorn im Kopfe und weiter hinten im Rumpfe noch nicht so weit herunterreichen. — Wir verfolgen zunächst nur die Weiterentwicklung der Seitenplatten in der Region unmittelbar vor der Leberanlage. Hier wird nämlich das Herz angelegt. — An dieser Stelle geht der vielschichtige Dotterdarm in den einschichtigen Kopfdarm über; der Darm ist stark gebogen entsprechend der Kopfbeuge des Embryos. Hier im Winkel zwischen Kopfdarm und Leberanlage entsteht zwischen Ektoderm und Entoderm nach und nach ein quer verlaufender Spaltraum. Gegen diesen Spaltraum wachsen auf den Seiten zwischen Ektoderm und Entoderm die Seitenplatten hinab und begrenzen ihn somit lateralwärts. — Es kommt indes vorläufig nicht zur Vereinigung des links- und rechtsseitigen Mesoderms, sondern der Spaltraum bleibt für einige Zeit als solcher bestehen, bevölkert sich dagegen nach und nach mit freien Zellen, die in einem die Höhlung ausfüllenden Serum flottieren.

Die Untersuchungen zeigten deutlich, dass weder das Ektoderm noch das Entoderm, sondern fast ausschliesslich das Mesoderm es ist, welches diese freien Zellen abschnürt und zwar längs des untern Randes der Seitenplatten.

Auf späteren Stadien wird die Bildung freier Zellen sehr intensiv, und es löst sich der ganze untere Rand des Mesoderms in freie

Mesenchymzellen auf. Diese Zellen sind spindelig oder polyedrisch mit zipflig ausgezogenen Ecken oder sie sind rund bläschenförmig.

Diese Mesenchymzellen im ventralen Spaltraum vor der Leberanlage sind es nun, die das Material für das zukünftige Endocard liefern; es sind die Herzzellen. Auf späteren Stadien bilden sie grössere, dünne, pseudopodienartige Fortsätze, mit denen sie unter sich zu einem lockeren Maschenwerk von Zellen in Verbindung treten. Dieses Stadium der Herzanlage wird von Mollier bei andern Anamiern das mesenchymatöse Stadium des Herzens genannt. Das Maschenwerk nimmt nun nach und nach die Gestalt eines längs verlaufenden Rohres an, dessen Wände aber netzartig durchbrochen sind. Noch liegen im Innern des Rohres freie Mesenchymzellen und ebenso ist dasselbe aussen von solchen umgeben. — Während in der Folge die Zellen der Wandung unter fortwährendem Abplatten allmählich sehr dünn werden, überwachsen sie viele Lücken der Rohrwandung. Ausserdem siedeln sich auch neue Mesenchymzellen in den Lücken des Endocardrohres an und treten in den neuen Zellverband ein. — Auf diese Weise entsteht ein allseitig geschlossenes Endocardrohr.

Unterdessen sind in den beiden Seitenplatten oberhalb ihres sich lockernden ventralen Randes kleine Spalträume aufgetreten, die wachsen und sehr bald zu den geräumigen beiden Pericardialhöhlen werden. Die mesodermalen Wände der Höhlen, die Aussenwand (die Somatopleura) und die Innenwand (die Splachnopleura) begrenzen sie in der Form eines teilweise sehr dünnwandigen Epithels. Meine Befunde über die Weiterentwicklung der Herzanlage stimmen ganz mit den Beschreibungen früherer Autoren wie Goette und Hatta überein, wie die folgende Schilderung zeigen wird. — Splachnopleurafalten dringen von links und rechts ventral und dorsal vom Endocard gegen die Mediane vor. Hier bilden die links- und rechtsseitigen Faltenränder durch Verwachsen Scheidewände zwischen den beiden Pericardialhöhlen, das ventrale und das dorsale Mesocard. Beide Mesocardien, zuerst das ventrale, dann das dorsale werden resorbiert und das Herz liegt sodann mit seinem Splachnopleuraüberzug frei in der nun einheitlichen Pericardialhöhle. — Die vorläufig einschichtige Splachnopleurahülle des Herzens verdickt sich und funktioniert sehr früh als primäre Herzmuskulatur. Später spaltet sie sich in mehrere Schichten. Die innern liefern das Myocard, die äusserste das epitheliale Epicard.

Nach der Schilderung der ersten Bildungsvorgänge des Herzens kehren wir jetzt zu Entwicklungsprozessen zurück, die sich unterdessen gleichzeitig mit der Herzentstehung in der Leberregion und im Mittel- und Hinterrumpfe abgespielt haben.

**Anlage des Blutes.** Die Mesodermplatten wachsen auch hier fortwährend seitlich am Dotterdarm entlang abwärts. Ursprünglich sehr dünnplattig schwellen die ventralen Ränder der Seitenplatten bei etwas älteren Embryonen stark an. Das Anschwellen erfolgt namentlich in der Leberregion, setzt sich dann aber auch auf die Mittelrumpfgegend fort und verliert sich allmählich nach hinten. Seine Ursache ist 1. eine reichliche Zellvermehrung der Mesoderm-elemente in diesen Randpartien, 2. die allmähliche Umwandlung der anfänglich dünnplattigen Zellen daselbst in rundliche bläschenförmig aufgetriebene. — So entsteht längs des Randes der rechten und linken Seitenplatte je ein „Zellstrang“ dessen Elemente im Laufe der Entwicklung sich immer mehr von den darüber liegenden dünnplattigen Mesodermzellen unterscheiden, aber mit diesen vorläufig noch in deutlichem Konnex stehen. Diese Zellstränge werden von hinten nach vorn dicker und zellreicher. Sie sind am dicksten in der Lebergegend und gehen dort nach vorn über in die Pericardanlagen. — Bei einem etwas älteren Stadium sind die Seitenplatten im ganzen Körper weiter abwärts gewachsen. In der vorderen Leberregion berühren sich ihre beiden nunmehr sehr mächtig gewordenen Basalstränge ventral von der Leberanlage und vereinigen sich zu einer einheitlichen ventralen Zellmasse. In der Gegend der hinteren Leber spaltet sich diese Zellmasse wieder in die ursprünglichen paarigen Stränge, die gegen den Mittelrumpf hin allmählich zu beiden Seiten am Dotterdarm hinaufsteigen. Sowohl die paaren Zellstränge als auch das kraniale unpaare Stück haben sich unterdessen unter gleichzeitiger Auflockerung ihrer Zellelemente von ihrem Mutterboden, den mesodermalen Seitenplatten sukzessive von vorn nach hinten abgeschnürt. Diese gelockerten Zellstränge sind es, aus denen in der Folge das erste embryonale Blut die ersten Blutkörperchen entstehen. Mollier nennt diese Massen wie die entsprechenden Gebilde bei Amphibien sehr treffend Blutmassen oder Blutstränge. In der Leberregion und unmittelbar dahinter sind sie am mächtigsten ausgebildet. Sie liegen ohne besondere Umhüllung als freie Zellkomplexe zwischen Entoderm und Ektoderm. Das Ektoderm ist auf diesem Stadium ventral schon etwas von den darunter liegenden Zellkomplexen abgehoben, da in diesem Spaltraum schon jetzt eine dem Blutserum ähnliche Flüssigkeit in grösserer Menge aufzutreten begonnen hat.

Dieses Serum lockert nach und nach die Elemente der Blutmasse, kleine Flüssigkeitslakunen treten zwischen den einzelnen Zellen auf und sehr bald werden Haufen von Zellen der Blutstränge zu freien rundlichen bläschenförmigen Mesenchymzellen. (Die aus den Blutsträngen frei gewordenen Zellen werden indes nur zum Teil zu

Blutzellen des Embryos, ein anderer Teil wird zu Gefässendothelzellen umgewandelt, wie wir sehen werden). — So kommt nach und nach zunächst die Leberanlage ventral in eine Art Blutsinus zu liegen. Diese Blutlakuue dehnt sich nun lateralwärts aus, und indem sie sich zwischen den Seitenplatten und dem Darm aufwärts erweitert, hebt sie die Seitenplatten sukzessive vom Darm ab und umgibt somit die Leber auch seitlich. — Ferner setzt sich die Blutlakuue auch nach hinten fort, wo sie, wie die früher kompakten Blutstränge, paarig wird und im Mittelrumpf daher nur noch zu beiden Seiten des Dotterdarmes zu finden ist. Im Hinterrumpf verschwindet sie allmählich.

Das Mesoderm, resp. die Seitenplatte wächst unterdessen fortwährend unter dem Ektoderm weiter abwärts, auch auf späteren Stadien am untern Rande von Zeit zu Zeit freie Zellen abgebend.

In der untern Partie des Blutsinusses ist nirgends eine Endothelbildung zu beobachten. Hatta gibt an, dass auch auf späteren Stadien, nach dem Ausschlüpfen des Embryos aus der Eihülle dies nicht der Fall sei. — Der ventrale Blutsinus gibt nach und nach das Blut nach vorn an das nach hinten offene Herz ab. Dadurch wird er selber kleiner und allmählich zurückgebildet und ist ganz verschwunden zu einer Zeit, wo der Darm seinen Dottergehalt resorbiert und seine definitive Form angenommen hat.

Anlage der *Venae omphalo-mesentericae*. Eine Endothelbildung findet dagegen statt in den oberen Partien der Blutlakuue. In der vorderen Leberregion steigt die Endothelbildungszone im Anschluss an die Endocardrohrbildung seitlich am Dotterdarm empor, unmittelbar hinter den Pericardhöhlen, und verläuft von hier aus auf dessen dorsolateraler Kante den ganzen Rumpf hindurch nach hinten. In dieser Körperlage kommt es zur Bildung zweier, rechts und links vom Darm gelegenen, also nahezu rückenständigen Längsgefässen, die Cori und Hatta mit den *Venae omphalo mesentericae* der höheren Wirbeltiere homologisieren. — An der Bildung dieser Gefässe beteiligen sich, gleich wie es Marcinowski s. Z. bei Amphibien festgestellt hat, spindelförmige oder vielzipflige mesenchymatöse Wanderzellen, die sich aus der Blutzellmasse herausdifferenziert haben und zwischen Dotterdarm und Seitenplatte aufwärts gewandert sind. Sie werden bald dem Entoderm, bald dem Mesoderm platt angelagert gefunden, wo sie sich abflachen, pseudopodienartige Fortsätze bilden, sich mit ihresgleichen an scheinbar praedestinierten Stellen zu einem Netzwerk verbinden, das bald Röhrenform annimmt. Die Lückenräume des Geflechtes werden immer kleiner mit zunehmender Abplattung und Ausdehnung der Zellen in die Fläche, sowie durch Einlagern neuer Wanderzellen, bis schliesslich ein allseitig geschlossenes Endothelrohr resultiert,

genau derselbe Prozess wie wir ihn schon anlässlich der Herzbildung geschildert haben und wie er sich ja allgemein bei der Bildung der Gefässendothelrohre der Wirbeltiere abspielt (vergl. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere).

Die Vorderenden der Venae omphalo mesentericae steigen am Vorderrand der Leber rasch zur Herzregion hinab; die Hinterenden verjüngen sich allmählich und verlieren sich bei den relativ noch sehr jungen untersuchten Stadien vor der Analgegend.

Nach Hattas Ansicht repräsentieren nicht nur die beiden Venae omphalo mesentericae das Bauchgefäss der Petromyzonten, sondern die grosse einheitliche, diese beiden verbindende Blutlakune ist mit als ein Bestandteil desselben aufzufassen, ein Gefässteil allerdings, der die Eigentümlichkeit besitzt, dass ihm ein Endothel fehlt.

Wie es bei andern Anamniern schon geschehen ist, ist es meiner Ansicht nach auch hier am Platze, diese darmumfliessende Blutlakune mit dem primitiven endothelfreien Darmblutsinus diverser Anneliden-Gruppen in Vergleich zu setzen.

Anlage der Aorta. Etwas wenigens später als das Herz wird im vorderen Teil der Vornierengegend die Aorta angelegt, die sich rasch nach vorn und hinten verlängert. Das Aortaendothelmaterial stammt aus dem gegen die Subchorda hin vorwachsenden Sklerotomdivertikel. Dieses lockert sich und löst sich zum Teil in Einzelzellen auf. Meist als freie Einzelzellen, seltener noch in lockeren Zellsträngen zusammenhängend schiebt sich dieses Zellmaterial von links und rechts her gegen die Mediane zwischen Subchorda und Entoderm hinein und vereinigt sich dort äusserst rasch zu einem anfänglich lückenhaften Endothelrohr. Die Lücken des Aortaendothels werden äusserst rasch überwachsen und verwandeln die Aorta in ein geschlossenes Rohr.

Auf die Besprechung der Literatur gehe ich hier nicht ein. — Wichtig ist, dass sich bei den vorliegenden Untersuchungen eine grosse Übereinstimmung in der Bildung der Gefäss- und Herzendothelien und des Blutes bei Petromyzonten und Amphibien ergeben hat und dass namentlich auch hier (wie durch eine Reihe neuerer Forscher bei Amphibien dargetan worden war) die mesodermale Herkunft von Endothel- und Blutzellen entgegen den früheren Anschauungen einer entodermalen (wie sie u. a. von Goette in seinen beiden Werken über die Entwicklungsgeschichte der Unke und des Flussneunauges vertreten wurden) bewiesen werden konnte. — Im übrigen sei auf die mit zahlreichen Abbildungen versehene Publikation der Arbeit in der „Jenaischen Zeitschrift“ verwiesen.