

Aus dem zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.

Das Blutgefäßsystem von *Chaetopterus variopedatus* Rénier.

Von

GERHARD PROBST.

(Als Manuskript eingegangen am 7. September 1929.)

Chaetopterus variopedatus Rénier, ein zu den sedentären Polychäten gehörender Annelide, ist einer der abenteuerlichsten Vertreter seiner Ordnung. Der Körper des Tieres gliedert sich in drei wohlunterschiedene Regionen. Die aus elf Segmenten bestehende Kopf- und Thorakalregion beginnt mit der grossen trichterförmigen Mundöffnung und ist vor allem charakterisiert durch ein grosses Spinndrüsenfeld, das sich plastronartig über die Ventralfläche des gesamten Körperabschnittes hinzieht und den Baustoff für die pergamentartige Wohnröhre des Tieres liefert, die, U-förmig gebogen, nur mit den beiden terminalen Öffnungen aus dem Meeressande hervorragt. Die Mittelregion besteht aus fünf sehr eigenartig spezialisierten Segmenten. Das vorderste besitzt grosse, flügelartige Notopodien, denen das Tier seinen Namen verdankt; das zweite ist langgestreckt, wulstig, mit auffallend dünner Epidermis und schwach entwickeltem Cölom, so dass das grüne, chätopterinhaltige Darmepithel durch die Körperhaut hindurchschimmert. Die Notopodien der drei letzten Mittelsegmente sind je zu einer runden Palette verwachsen, durch deren Vor- und Rückwärtsschlagen ein Strom von neuem, nahrungs- und sauerstoffreichem Wasser durch die Wohnröhre getrieben wird. Die zahlreichen Segmente der Schwanz- oder Abdominalregion sind unter sich gleichgestaltet und weisen keine Besonderheiten auf, indem sie der Grundform typischer Polychätenringel am nächsten stehen.

Topographie.

Das Hämocöl besteht aus einer dorsalen und einer ventralen Längsbahn, die im Kopfteil durch ein Schlundringgefäss, im Schwanzende durch ein Lakunensystem miteinander in Verbindung stehen. *Chaetopterus* besitzt also ein geschlossenes Blutgefäßsystem. Im Schwanz-

ende, das einen embryonalen Charakter aufweist, erscheint die dorsale Längsbahn als ein den Darm umgreifender Plexus lakunärer Hohlräume, die in einer mehrschichtigen cölothelialen Gewebsmasse eingebettet sind. Durch Verminderung der cölothelialen Zwischensubstanz gehen die Lakunen weiter vorne allmählich in einen geräumigen Darmblutsinus über, dessen äussere Wand in dem Mesenterium dorsale ihre direkte Fortsetzung findet. Das Sinuslumen umgibt das Darmrohr nicht auf seinem ganzen Umfange; ventralwärts ist das die äussere Sinuswandung bildende Peritoneum direkt mit dem Darmepithel verwachsen.

Im ersten Segment der Mittelregion mündet der Sinus in eine geräumige muskulöse Herzblase, die den propulsatorischen Teil des Hämocöls darstellt. Das Herz ist von auffallender Grösse und am lebenden Tier mit Leichtigkeit zu erkennen, da es durch die dünne Körperhaut hindurchschimmert und wie eine grosse Blase aufquillt und wieder abklingt, in rhythmischen Stössen das Blut nach vorne in das enge Rückengefäss treibend. Dieses verläuft in der Medianebene auf der Dorsalseite des Darmkanales bis in die Gegend des Mundtrichters, wo es sich in die beiden Schlundringgefässe gabelt. Herz und Rückengefäss sind neuralwärts meist nicht zu einem geschlossenen Röhr gerundet, sondern sitzen wie ein umgekehrter Trog der Muskulatur des Darmes auf. Ein bandförmiger Herzkörper durchzieht sie in horizontaler Lage.

Das Ventralgefäss erscheint als ein Spaltraum im neuralen Mesenterium. In die Cölomräume der Thorakalregion zweigen vom Bauchgefäss je ein paar blindendigende Gefässanschwellungen ab. Diese Blindsäcke, über deren Vorhandensein in der Literatur nichts bekannt ist, dürften Rudimente ehemaliger Kommissuralgefässe sein, die das Rückengefäss mit dem Vas ventrale verbanden, wie dies bei den meisten übrigen Anneliden jetzt noch der Fall ist. In der Abdominalregion entspringt dem Bauchgefäss pro Segment je ein paar blindendigender Vasa genitalia. In der hinteren Thorakalregion birgt ersteres einen drüsenartigen Ventralgefässkörper in sich.

In Anbetracht der hochgradigen Spezialisierung im Gesamtkörperbau darf der primitive Zustand des Hämocöls von *Chaetopterus* nicht als etwas Ursprüngliches angesehen werden, sondern das Blutgefäßsystem ist offenbar sekundär rückgebildet worden.

Histologie.

Sämtliche Gefässwandungen sind cölothelialen Ursprungs. Die Wandungszellen sind entsprechend ihren Funktionen differenziert. Sie

treten in folgenden, durch Übergangsformen miteinander verbundenen Hauptmodifikationen auf: 1. undifferenziertes, embryonales Cölothelgewebe von mesenchymatösem Aussehen, 2. Cölothelialfibrillen, 3. glatte Muskelfasern, 4. Chloragogenzellen, 5. Amöbocyten, 6. Vasothezellen. Die Wandungszellen können fernerhin bindegewebige Substanz erzeugen, in Form eines Maschenwerkes homogener Lamellen. Eine Intima kommt nur sporadisch vor und ist in diesen Fällen von den eben erwähnten cölothelialen Bindegewebslamellen abzuleiten.

Der Darmblut sinus weist im Schwanzende die ursprünglichsten Verhältnisse auf. In den allerletzten Körpersegmenten ist er kaum als solcher zu erkennen. Hier ist das Darmepithel von einer lockeren bindegewebigen Zellmasse umlagert. Die Fortsätze ihrer amöboiden Zellen anastomosieren untereinander. Distalwärts flachen sie sich ab und gehen allmählich in die platten Zellen des Peritoneums über. In jener Zellmasse befinden sich mehrere unregelmässig begrenzte Hohlräume, die anfänglich den Eindruck von zufällig entstandenen Lücken, hervorgerufen durch lokales Auseinanderweichen der Mesodermzellen, erwecken. Weiter vorne nehmen diese Lakunen bestimmtere Formen an und ihr Lumen grenzt sich schärfer vom umgebenden Gewebe ab: es ist ein Darmgefäßplexus entstanden.

Von hinten nach vorne im Körper fortschreitend wandelt sich der histologische Bau der dorsalen Längsbahn analog den äusseren morphologischen Verhältnissen, indem eine stetige Differenzierung stattfindet.

Die Plexusräume erweitern sich auf Kosten ihrer Wandungen, die stets mehr reduziert werden. Schon in den ersten, völlig ausgebildeten Abdominalsegmenten ist ein typischer Sinus vorhanden, der folglich nichts anderes ist, als eine spezialisierte Form des ursprünglichen Darmgefäßplexus. Im Schwanzende, wo die Lakunen des Darmgefäßplexus sich allmählich zum Sinuslumen erweitern, ist dieses noch durchsetzt von ganzen Klumpen embryonalen Cölothelgewebes. Weiter vorne im Körper erinnern nur noch vereinzelte kernführende Plasmastränge, die das Sinuslumen durchziehen und kontinuierlich in die innere und äussere Sinuswand übergehen, an die ehemaligen Plexuswandungen.

Die das Peritoneum bildende distale Begrenzung der Sinus weist verschiedene Modifikationen auf. Von hinten nach vorne fortschreitend verliert sie immer mehr ihren embryonalen Charakter. Anfänglich herrschen plasmareiche Zellen vor, die oft den Charakter von Chromatinzellen annehmen. Dazu ist ein System von vorwiegend zirkulär verlaufenden Fibrillen vorhanden. Echte Muskelfasern sind re-

lativ selten. Am einseitigsten spezialisiert ist die äussere Sinuswand in der Palettenregion, wo sie nur noch aus einer extrem feinen bindegewebigen Membran mit linsenförmig eingelagerten Zellen besteht.

Die proximale Wand des Sinus enthält nur im Abdominalteil eine einfache Lage von Fibrillen. Weiter vorne sind die faserigen Elemente verschwunden und das Darmepithel wird nur noch durch eine äusserst feine Membran mit spärlichen Kernen vom Sinuslumen getrennt. Eine typische Gefässintima kommt nur sporadisch vor.

Hervorzuheben ist, dass der Darmblutsinus von *Chaetopterus* 1. von einem ehemaligen Plexus abgeleitet werden muss und dass er, als eine Folge davon, 2. immer durch eine eigene Wandung vom Entoderm geschieden ist, während bei den meisten anderen daraufhin untersuchten Polychäten das Blut des Sinus direkt die Basis der Darmepithelzellen bespült.

Der histologische Bau des Herzens ist ausgezeichnet durch die Einfachheit und Gleichheit seines Gewebes: eine einschichtige Lage von Muskelfasern in zirkulärer Anordnung in einer homogenen, hellen Grundmasse mit gleichmässig verteilten Kernen. Oft sind auch nur vereinzelte Fibrillen zu erkennen. Nicht selten steht eine solche Fibrille nicht mit der Kernmembran in direktem Zusammenhang.

Das Dorsalgefäss, anfänglich ein Rohr mit stark entwickelter Ringmuskulatur, scheint weiter vorne seine Kontraktionsfähigkeit zu verlieren und liegt zuletzt nur noch als enger Hohlraum zwischen den mächtigen Muskelmassen der Körper- und Septalmuskulatur.

In seiner typischen Ausgestaltung, bald nach dem Verlassen der Herzblase, weist die Wand des Rückengefässes von aussen nach innen folgende drei Gewebsschichten auf: 1. Peritoneum, 2. Muskulatur, 3. Endothel. Man begegnet denselben Zellelementen wie im Sinus. Das Rückengefäss ist ja auch nur eine Modifikation desselben. Die Muskelschicht ist mächtiger ausgebildet als in sämtlichen anderen Abschnitten des Hämocöls. Sie besteht fast ausschliesslich aus kräftigen Ringfasern. Das Endothel repräsentiert eine Zellschicht, deren einzelne Zellen alle Übergangsformen aufweisen von der amöboiden Form bis zum typischen Plattenepithel. Diese Zellen sind meist etwas unregelmässig angeordnet. In der Regel sind sie plasmaarm und besitzen einen sehr chromatinreichen Kern. Ein Vasotheil ist bei Anneliden bisher noch relativ recht selten beobachtet worden.

Von besonderer Bedeutung ist das Verhalten des Dorsalgefässes bei einem jungen Tiere, indem hier zwischen der peritonealen und der endothelialen Gefässbegrenzung histologisch kein Unterschied festzustellen ist. Das mehrschichtige dorsale Mesenterium spaltet sich

proximalwärts einfach auf, um das Gefässlumen einzuschliessen. Die Muskelfasern im Innern der Gefässwand liegen hier in einem Gitterwerk feiner Bindegewebslamellen, die offenbar der Gefässintima anderer Anneliden homolog sind.

Der Herzkörper ist eine einschichtige Membran, die sich in horizontaler Lage bandförmig am Grunde des Herzens und des Rückengefässes hinzieht. Meist ist sie straff gespannt oder leicht nach oben vorgewölbt, selten gefaltet. Auf Querschnitten nimmt sich das Rückengefäss mit dem Herzkörper aus wie zwei exzentrisch ineinander gelagerte Ringe, die an ihrer Berührungsstelle dem Darmkanale aufliegen.

Auf der grössten Strecke erweist sich der Herzkörper als ein ausserordentlich dünnes Häutchen von bindegewebiger Beschaffenheit. Selten liegen in ihm Kerne, umgeben von einem auf ein Minimum reduzierten Plasmakörper. Doch kommen auch gelegentlich Muskelfasern, häufiger Fibrillen, im Herzkörper vor. An einzelnen Stellen ist die lamellenartige Gestalt ersetzt durch eine Bildung amöboider Zellen, die durch ihre Fortsätze miteinander verbunden sind. Amöboide Zellen füllen an gewissen Stellen auch das, in der Regel völlig inhaltlose, vom Herzkörper überspannte Lumen aus. Der Herzkörper geht kontinuierlich in das Endothel des Dorsalgefässes über. Ein Vergleich mit der Literatur über die Herzkörperbildungen der Polychäten ergibt, dass das fragliche Gebilde bei *Chaetopterus* alle Strukturelemente enthält, die bei andern Vertretern seiner Ordnung auch schon festgestellt wurden, mit Ausnahme der typischen, chlorogogenartigen Körnerzellen. Es handelt sich wahrscheinlich um ein rudimentäres Organ, nur die Gerüstteile des eigentlichen Herzkörpers sind übrig geblieben. Ein kausaler Zusammenhang zwischen dem Fehlen typischer Herzkörperzellen einerseits und dem Auftreten eines Gefässendothels andererseits dürfte nicht ganz unwahrscheinlich sein.

Das Ventralgefäss ist weiter nichts als eine Lakune im neuralen Mesenterium. Es nimmt nie die straffe Röhrenform des Dorsalgefässes an. Seine Kontraktionsfähigkeit ist in Frage gestellt, obschon in seinen Wandungen Muskelfasern verlaufen. Nicht nur in seinem topographischen Verhalten, auch in seinem histologischen Bau weist das Bauchgefäss einen primitiveren Zustand auf als das Rückengefäss. Wie bei diesem, so besteht die Wand des vollausgebildeten Vas ventrale aus den drei Schichten: Peritoneum, Muskulatur und Vasotheil. Die einzelnen Zellelemente variieren ausserordentlich stark in ihrer Gestalt und sind sämtlich durch Übergangsformen miteinander verbunden. Alle erweisen sich letzten Endes als Modifikationen des Peri-

toneums. Das Lumen des Vas ventrale ist im Schwanzende auf Querschnitten nur durch seine Lage und Grösse, sowie den Kernreichtum seiner Wandung von den Lakunen des Darmgefäßplexus zu unterscheiden. Von einer einschichtigen Gefäßwand im Abdominalteil junger Tiere bis zu der typisch dreischichtigen in den vorderen Körperregionen ist eine kontinuierliche Reihe von Übergängen festzustellen. Im Ventrale der hinteren Körperpartie besteht kein Unterschied im Bau der lumenwärts gerichteten Zellschicht und demjenigen der äusseren Gefäßbegrenzung. Die Histologie des Bauchgefäßes erlaubt, einwandfrei den Nachweis zu erbringen, dass das Vasotheil nur eine besonders spezialisierte Form der cölothelialen Gefäßwand darstellt.

Der Ventralgefäßkörper ist ein drüsenartiges Organ, das darmwärts direkt in die Gefäßwand übergeht. Stellenweise erfährt sein Zellmaterial eine Auflockerung, so dass gelegentlich nur noch die begrenzende, sich ins Vasotheil fortsetzende Membran übrig bleibt. An solchen Stellen gleicht der Ventralgefäßkörper ganz auffallend dem Herzkörper im Dorsalgefäß.

Die Wand der grossen Blindsäcke, die vom Bauchgefäß in die Cölohmöhlen der Thorakalregion abzweigen, besteht aus einer einschichtigen, kernführenden Membran bindegewebigen Charakters, durchsetzt von einem Netzwerk feinsten Fibrillen, die stets einen welligen Verlauf aufweisen.

Auf die Histologie der Vasa genitalia wird nicht näher eingegangen, weil eine solche Untersuchung nur unter gleichzeitiger weitgehendster Berücksichtigung der Gonaden durchgeführt werden kann.

Das Blut ist völlig farblos. Auch auf Schnittpräparaten erscheinen die Blutgefässe leer wie das Cölom. Nur in den Ventralblindsäcken der Thorakalregion sind Spuren feinsten Granulationen vorhanden, die sich mit Eosin schwach rot färben. Freie Hämocyten fehlen; doch finden sich gelegentlich vereinzelte Kerne in den Gefäßlumina, die deutliche Anzeichen von Zerfall aufweisen.

Chaetopterus ist eine zu spezialisierte Form, um mit Vorteil aus dem Verhalten seines Hämocöls allgemeine Schlussfolgerungen ableiten zu können. Der Umstand jedoch, dass hier im Blutgefäßsystem einer einzigen Spezies verschiedene histologische Eigentümlichkeiten vorkommen, die bisher nur vereinzelt bei Vertretern gänzlich verschiedener Arten festgestellt worden sind, und dass ausserdem diese verschiedenen histologischen Komponenten alle durch Übergangsformen miteinander verbunden sind und sich sämtlich als Spezialisierungs-

produkte ein und desselben ursprünglichen Cölothelgewebes erweisen, dürfte trotzdem einige Verallgemeinerungen erlauben und einen Beitrag liefern zur Vereinheitlichung unserer Anschauungen über den feineren Bau der Annelidengefässe. Auf folgende drei Punkte sei besonders hingewiesen:

1. Das Vorhandensein oder Fehlen eines Vasotheles in den Blutgefässen der Anneliden ist nicht von prinzipieller Bedeutung; denn dieses stellt nur eine besondere Modifikation des Cölothels dar, die nicht jedesmal zur Ausbildung zu kommen braucht. Gemäss den mannigfaltigen Potenzen der Cölothelzellen erklärt sich ohne weiteres, dass intravasale Zellen einmal als Myoblasten ausgebildet sein können, ein anderes Mal bindegewebige oder epitheliale Strukturen aufweisen.

2. Das Auftreten von Bindegewebe in der Gefässwand oder das völlige Fehlen eines solchen stellen ebenfalls nur zwei Differenzierungsstadien desselben Grundtypus dar.

3. Den Zellen der (cölothelialen) Gefässwand kommt allgemein die Fähigkeit zu, bindegewebige Membranen zu erzeugen, die in der Regel als Intima oder subepitheliale Grenzmembranen zur Ausbildung gelangen. Diese Membranen können in den Blutgefässen bestimmter Vertreter der Anneliden ganz fehlen, während sie bei andern Arten wiederum nur in einzelnen Abschnitten des Hämocöls auftreten oder in sämtlichen Teilen der Blutgefässe voll entwickelt sind.

Das Cölothel der Ringelwürmer erweist sich als ein ungemein plastisches Gebilde, dessen Zellen die mannigfaltigsten Potenzen besitzen und sich infolgedessen je nach ihrer besonderen Aufgabe zu differenzieren imstande sind.

Werden die Gestaltungsverhältnisse des Hämocöls von *Chaetopterus* mit den verschiedenen theoretischen Vorstellungen über die Phylogenie des Blutgefäßsystems der Anneliden verglichen, so scheint die ausgesprochen cölotheliale Gefässwand unseres Polychäten in erster Linie zugunsten der von ARNOLD LANG 1903 aufgestellten „Hämocöltheorie“ zu sprechen, die dem Cölothel die hervorragendste Rolle am Aufbau des Blutgefäßsystems zuschreibt.

Das Material zu den vorliegenden Untersuchungen stammt aus der zoologischen Station in Neapel, wo es zum grössten Teil von mir selbst fixiert wurde, anlässlich eines längeren Aufenthaltes im Sommer 1926, bei dem ich Inhaber des schweizerischen Arbeitsplatzes war.

Die ausführliche Arbeit wird in den „Publicazioni della Stazione Zoologica di Napoli“, Vol. IX, Fasc. 3 (1929) erscheinen.