



Die Ernährungsbiologie von *Amphioxus Lanceolatus*

<https://hdl.handle.net/1874/323510>

A. qu. 192, 1937.

**DIE ERNÄHRUNGSBIOLOGIE VON
AMPHIOXUS LANCEOLATUS**

P. B. VAN WEEL

**BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.**

s.
cht

7

DIE ERNÄHRUNGSBIOLOGIE VON
AMPHIOXUS LANCEOLATUS

von
H. H. H. H.

Die Ernährungsbio-
logie von Amphioxus
lanceolatus ist ein
wichtiges Kapitel der
Marinebiologie. In
dieser Arbeit wird
das Verhalten dieser
Tiere gegenüber
verschiedenen
Nahrungsmitteln
untersucht. Die
Ergebnisse zeigen,
dass Amphioxus
lanceolatus eine
sehr flexible
Ernährungsbio-
logie besitzt.

DIE ERNÄHRUNGSBIOLOGIE VON
AMPHIOXUS LANCEOLATUS

von

H. H. H. H.

Diss Utrecht, 1937

DIE ERNÄHRUNGSBIOLOGIE VON AMPHIOXUS LANCEOLATUS

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN
DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE
AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT
OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS
DR. J. BOEKE, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT
DER GENEESKUNDE, VOLGENS BESLUIT VAN DEN
SENAAT DER UNIVERSITEIT TE VERDEDIGEN
TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT
DER WIS- EN NATUURKUNDE
OP MAANDAG 27 SEPTEMBER 1937,
DES NAMIDDAGS TE 4 UUR,
DOOR

PIETER BOUDEWIJN VAN WEEL

GEBOREN TE AMBOINA (NED. OOST-INDIË)



1937

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

Aan mijn Ouders.

Gaarne grijp ik, bij het afsluiten van mijn proefschrift, de gelegenheid aan, allen, die aan mijn wetenschappelijke vorming hebben bijgedragen, mijn erkentelijkheid te betuigen. De grote vrijheid, die Gij, Hooggeleerde JORDAN, Hooggeachte Promotor, mij liet bij het bewerken van dit proefschrift, gevoel ik als een groot vertrouwen, hetwelk Gij in mij steldet. Hoewel ik ervan overtuigd ben, dat ik niet in alle opzichten aan Uw verwachtingen voldaan heb, hoop ik, dat ik dit vertrouwen niet geheel onwaardig gebleken ben. Ik ben U en Mevrouw JORDAN zeer dankbaar voor de gulle gastvrijheid, welke ik bij U genoten heb.

Hooggeleerde KONINGSBERGER en PULLE, Zeergeleerde HIRSCH en VAN OORDT, U allen ben ik zeer dankbaar voor Uw colleges en practica, welke mijn belangstelling voor verschillende problemen opwekten. Zeergeleerde HIRSCH, het was mij een groot voorrecht gedurende enige jaren als assistent onder Uw leiding te werken.

Met grote dankbaarheid gedenk ik wijlen Prof. Dr. NIERSTRASZ, die als mens en als geleerde een onuitwisbare indruk op mij gemaakt heeft.

Met dankbaarheid gedenk ik de tijd, gedurende welke ik onder leiding van wijlen Prof. Dr. F. A. F. C. WENT werkzaam was.

Zeergeleerde RIES, U ben ik niet slechts dankbaar voor Uw medeleven in mijn werk en voor Uw scherpe kritiek, maar vooral voor de grote vriendschap, die ons bindt.

Den leider van het Zoölogisch Station te Napels, Prof. Dr. R. DOHRN, zowel als Mevrouw DOHRN, ben ik uiterst erkentelijk voor de grote gastvrijheid, welke mij zowel in Napels als in Ischia te beurt viel.

Die Ernährungsbiologie von *Amphioxus lanceolatus*

P. B. van WEEL

Ans der Zoologischen Station, Neapel, und dem Institut für vergleichende Physiologie, Utrecht.

mit 25 Textabbildungen

(ricevuto il 2 marzo 1937 - XV)

INHALT.

| | |
|---|--------|
| Einleitung | S. 221 |
| Technik | » 223 |
| Aufenthaltsorte und Lebensweise | » 225 |
| Anatomie des Darmtraktes | » 226 |
| Die Aufnahme der Nahrung und ihr Weg im Darmtrakt | » 228 |
| Die Sekretions- und Restitutionsvorgänge in den Darmzellen. | » 233 |
| Fettverdauung und Fettransport | » 240 |
| a) Die Fettphagocytose und -Verarbeitung in der Zelle | » 240 |
| b) Die Aufnahme des Fettes in den verschiedenen Darmteilen | » 243 |
| c) Der Transport des verdauten Fettes | » 246 |
| Die Kohlehydratverdauung | » 247 |
| a) Die Stärkeverdauung | » 247 |
| b) Fütterung mit Mäuseleber | » 250 |
| Phagocytose und Eiweissverdauung. | » 252 |
| a) Phagocytose von Kohle- bzw. Melaninpartikeln | » 252 |
| b) Phagocytose von Zellen männlicher Gonaden eines Seeigels | » 256 |
| c) Phagocytose von Blutkörperchen | » 258 |
| d) Die Phagocytose in den « Nierenwülsten » | » 258 |
| e) Enzymversuche | » 259 |
| Fütterung mit Eisenpräparaten. | » 260 |
| Ergebnisse | » 261 |
| Literatur. | » 268 |

Einleitung

Die Anatomie von *Amphioxus* wurde eingehend erforscht, da seit den Arbeiten von GOODSIR (1841), LANGERHANS (1876) und vor allem von JOH. MÜLLER die Bedeutung dieses Acraniers für die vergleichende Anatomie erkannt worden war. Dagegen fehlen physiologische Untersuchungen noch fast ganz. Dieser Mangel ist umso unverständlicher, als in den vergleichend-anatomischen Arbeiten immer wieder auf einige Probleme hingewiesen wurden, die nur mit Hilfe physiologischer Methoden zu klären waren, wie u. a. die Frage nach der Bedeutung der « Leber ».

Bekanntlich gehört *Amphioxus* zu den sogenannten Strudlern, doch war bis jetzt der Weg, den die Partikel im Darmtrakt durchlaufen, noch fast völlig unbekannt. Dabei ist die Beförderung der Nahrung im vordersten Darmabschnitt von besonderer Bedeutung, da bisher die Frage noch ungeklärt ist, ob es nur vom Zufall abhängig ist, welche Partikel in den Darm kommen und welche durch die Kiemenspalten und den Peripharyngealraum oder das Atrium und den Porus abdominalis wieder ins Freie gelangen, oder ob es vielleicht einen Mechanismus gibt, der Nahrungspartikel in den eigentlichen Darm führt. Auch war die Frage nach einer Nahrungswahl zu klären.

Amphioxus ist ein ausgesprochener Partikelfresser, und es war daher an die Möglichkeit zu denken, dass diese Partikel auf dem Wege der Phagozytose aufgenommen werden, obwohl Phagozytose vorwiegend bei niederen Invertebraten gefunden worden ist ¹⁾. Dazu kommt, dass auf histologischen Präparaten vom Darmtrakt Granula in den Zellen festzustellen sind, die an typische Enzymgranula erinnern, sodass nach diesem Befund auch extraplasmatische Verdauung zu erwarten war. Es erhebt sich damit die Frage, um welche Enzyme es sich dabei handelt und ob diese rhythmisch oder chaotisch entstehen (vergl. HIRSCH 1932).

Diese Probleme, die m. E. auch für die vergleichende Anatomie nicht ohne Belang sind, da viele anatomischen Besonderheiten durch die Lebensweise und vor allem durch die Embryologie bedingt sind, veranlassten mich zu ihrer eingehenden Untersuchung an lebenden, überlebenden und fixierten Präparaten. Um den Ablauf der Prozesse möglichst eingehend zu erforschen, wurden alle Fütterungsversuche unter Verwendung von HIRSCHS Methode der Stufenuntersuchungen ausgeführt. Neben einer Reihe von Fragen, die zum Teil in dieser Arbeit behandelt werden, bzw. in einer folgenden Veröffentlichung weiter ausgearbeitet werden sollen (vergl. v. WEEL 1936), ergeben sich mithin folgende Hauptprobleme:

I. Wie ernährt sich *Amphioxus* und wie werden die Partikel aufgenommen? Welchen Weg legen die Partikel im ganzen Darmtrakt (Mundhöhle, Kiemendarm, « Magen », « Leberblindsack », Mittel- und Enddarm) zurück?

II. Welche besonderen Funktionen haben die verschiedenen Darmabschnitte?

III. Wie geht die Darmsekretion vor sich?

¹⁾ Zwar hat v. MÖLLENDORFF (1925) bei jungen Mäusen nach Tuschefütterung in den Darmzellen Tusche nachgewiesen, doch bleibt die Frage offen, ob die Tuschepartikel phagozytiert, oder, was wahrscheinlicher ist, hineindiffundiert und in den Zellen konzentriert sind, denn Tusche geht bekanntlich zu einem Teil in Lösung (vergl. S. 252).

IV. Wie werden phagocytierte bzw. resorbierte Stoffe in der Zelle weiter verarbeitet?

V. Welche Bedeutung besitzen intra- und extraplasmatische Verdauung bei verschiedenen Nahrungsstoffen und welche Fermente sind bei *Amphioxus* festzustellen?

Aus meinen Fragestellungen ergibt sich, dass ich mich nicht auf Zufallsbefunde an frisch gefangenen Tieren unter den normalen Ernährungsbedingungen beschränken durfte, sondern es mussten künstliche Fütterungsversuche mit Kohlehydraten, Fett, Eiweissubstanzen und anderen Stoffen angestellt werden. Die Gliederung der Arbeit ergibt sich dementsprechend aus diesen verschiedenen Fütterungsversuchen. Auswahl und Aufnahme der Stoffe stehen natürlich ausserhalb der eigentlichen Verdauung und können deshalb als einleitende Prozesse aufgefasst und in besonderen Kapiteln für sich behandelt werden. Einen grössern Raum nehmen die Ergebnisse der vitalen Färbung ein, die gemeinsam mit dem Aufbau der Enzymgranula und der Resorption, bzw. der Phagocytose besprochen werden sollen.

Es könnte eingewendet werden, dass diese Trennung der Verdauungsprozesse, ebenso wie die Fütterung mit den nicht der natürlichen Nahrung entsprechenden Stoffen, kein richtiges Bild der normalen Ernährungsbiologie von *Amphioxus* geben kann. Dem ist entgegen zu halten, dass zur Kontrolle immer wieder frisch gefangene Tiere untersucht wurden und dass andererseits das komplexe Bild der Zufallsbefunde von natürlich ernährten Tieren niemals eine Analyse der Einzelprozesse ermöglicht, die aber für das Verständnis der Verdauung unerlässlich ist. Weiter muss ich darauf hinweisen, dass sich auch in der natürlichen Nahrung Eiweisse, Fette und Kohlehydrate vorfinden ¹⁾.

Technik

Um den Weg der Partikel im Innern des Tieres zu verfolgen, wurden einige kleine Exemplare in Petri-Schalen unter der binokularen Lupe von Leitz (Vergrösserung 20 ×) untersucht. Mit einer Pipette wurde eine Aufschwemmung möglichst kleiner Kohlepartikel, die durch Zerreiben von « Medicinal Norit » (einem Holländischen pharmazeutischen Kohlepräparat) in Seewasser hergestellt wurde, vor die Mundöffnung gebracht und darauf die Bewegung der Körnchen im Mund und Darm verfolgt. Auf diese Weise konnten die verschiedenen Phasen des Einstrudeln und der Weiterbeförderung gut unterschieden werden, da die Tiere auch bei ziemlich starker Beleuchtung (sehr helles Tageslicht, aber kein

¹⁾ Die Untersuchung wurde im Sommer 1935 an der Zoologischen Station in Neapel begonnen und im Winter 1936 am Institut für vergleichende Physiologie in Utrecht abgeschlossen. Herrn Prof. Dr. R. Dohrn danke ich für sein ausserordentliches Entgegenkommen, während ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. J. Jordan für seine eingehende Kritik grossen Dank schulde.

direktes Sonnenlicht) längere Zeit ruhig liegen bleiben und einstrudeln. Um die Wirkung der Cilien des Kiemenkorbes zu untersuchen, wurden einige grosse Tiere mit 0.01-0.1 % Cocain betäubt und vorsichtig soweit aufpräpariert, dass der äussere Kiemenkorb frei lag. Darauf wurden die Partikel verabreicht. Die schwache Narkose ändert nichts an der Cilienbewegung, wie Kontrollversuche mit Tieren, die wieder in normales Meerwasser zurückgebracht wurden, zeigten. Sie hat jedoch den grossen Vorteil, dass das Versuchsobjekt ruhig bleibt, was beim nicht narkotisierten Tier nicht der Fall ist. Auch die Wirkung von Epi- und Endostyl (Epi- und Hypobranchialrinne) war auf diese Weise am besten zu untersuchen. Als Kontrolle wurden jedoch daneben immer unverletzte kleine Exemplare mit untersucht, um dem Einwand entgegenzutreten, dass die operierten Tiere sich nicht mehr normal verhalten hätten.

Für die Phagocytoseversuche wurden die Tiere vor allem mit verschiedenen unverdaulichen, nicht löslichen Partikeln verschiedener Grösse gefüttert. Besonders wurde nach einem modifizierten Verfahren von PEZENEK (1925) coaguliertes Eiweiss mit fein zerriebenen Norit bzw. Tinte von *Sepia officinalis* verabreicht, da Tusch sich nach neueren Untersuchungen (v. MÖLLENDORFF 1925, KRIJGSMAN 1923, HÖRSTADIUS 1933) immer etwas löst, sodass man nie einwandfrei sicher ist, ob eventuelle Einschlüsse phagocytiert oder nach Aufnahme in gelöstem Zustande konzentriert wurden. Weiterhin wurden Spermatozoiden und zerriebene Hoden von Seeigeln (*Strongylocentrotus lividus*) und Blutkörperchen von *Crenilabrus pavo* verfüttert und die Aufnahme des Chromatins mit Hilfe der Feulgenschen Nuklealreaktion untersucht. Die Tiere, die mindestens 24 Stunden gehungert hatten (bis der « Leberdarm » oder das Coecum, wie ich es weiter nennen will (siehe weiter unten) makroskopisch leer geworden ist), wurden so lange in dem Wasser mit der zu phagocytierenden Substanz belassen, bis das Coecum strotzend voll war, was durchweg ungefähr 1,5 bis 2,5 Stunden dauerte. Sodann wurden sie in bestimmten Zeitabständen für die Stufenuntersuchung fixiert. Auf dieselbe Weise wurde Stärke (käufliche, bzw. rohe, ausgewaschene Kartoffelstärke) und möglichst klein zerstückelte Mäuseleber verfüttert.

Für die Untersuchung der Fettverdauung verblieben die Hungertiere etwa ½ Stunde in einer Aufschwemmung von Milchfettkügelchen in Seewasser (1 Teil Kuhmilch auf 10-20 Teile Seewasser).

Für die Enzymwirkung wurden regelmässig Coecum und Enddarm von 30 annähernd gleichgrossen Tieren herauspräpariert, in 1 ccm Seewasser möglichst fein zerstückelt und 24 Stunden bei Zimmertemperatur unter Toluolzusatz extrahiert. Als Kontrolle diente bei jedem Versuch ein in der gleichen Weise behandeltes Röhrchen mit reinem Seewasser.

Das Herauspräparieren des Enddarmes war dadurch erschwert, dass dieser nicht an einem « Mesenterium » hängt, sondern mit der dorsalen Leibeshöhle verwachsen ist. Die Enzymextrakte waren hier sehr viel schwächer als die vom Coecum, da nie der ganze Enddarm herauspräpariert werden konnte. Doch waren die Versuche immer genügend positiv, um daraus Schlüsse ziehen zu können.

Zur pH-Messung wurde den Tieren eine Lösung des Indikators in Seewasser in den Anus injiziert, worauf sich der ganze Enddarm und Magen, hingegen nicht das Coecum, füllte. Zur Injektion des Coecums wurde die Bauchhöhle ventral mit einem Scherenschnitt der Länge nach geöffnet und die Injektionskanüle durch den Magen möglichst tief in das Coecum geführt. Benutzt wurden die Clark'schen Indikatoren: Bromphenolblau, Methylrot, Bromkresolpurpur, Bromthymolblau und Kresolrot¹⁾.

1) Eiweiss- und Salzfehler wurden nicht genügend berücksichtigt. So soll man bei Seewasser (0,6 n Salz) nach KOLTHOFF (1932) die folgenden Korrekturen eintragen müssen:

Zur Vitalfärbung wurden von basischen Farbstoffen Toluidinblau, Neutralrot, Nilblausulfat und Methylenblau, von sauren Farbstoffen Trypanblau, Lithiumkarmin und Pyrrolblau benützt. In den Lösungen der sauren Farbstoffe blieben die Tiere mehrere Tage (s. RIES und SCHÖLZEL 1934), während mit basischen Farbstoffen überwiegend supravital (d. h. also im lebenden, herauspräparierten Gewebe), jedoch zur Kontrolle auch vital (d. h. im ganzen Tiere) gefärbt wurde.

Um den Weg des eventuell resorbierten Eisens zu verfolgen, wurde eine 1%ige Lösung von Eisensaccharat in Meerwasser hergestellt, in der die Tiere einige Stunden bis mehrere Tage blieben. Zwar flockt die Lösung beträchtlich aus, doch bleibt meistens genügend Eisensaccharat in Lösung, um es in der Zelle nachweisen zu können (vergl. RIES und SCHÖLZEL 1934).

Fixiert wurde nach BOUIN, CHAMPY, ZENKER, CARNOY, REGAUD, und zum Fixieren für Eisennachweis nach DUBOSCQ-BRASIL und mit der von HIRSCH (1924) modifizierten Lösung von TARTAKOWSKY.

Die Schnitte wurden vorwiegend mit HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin, weiter mit DELAFIELDS Hämatoxylin, MAYERS Hämalaun und Eosin, und mit Toluidinblau gefärbt. Ausserdem wurden die FEULGEN'SCHE Nuklealfärbung und die BEST'SCHE Karminfärbung (neben der Jodreaktion) verwendet.

Aufenthaltsorte und Lebensweise

Amphioxus wurde bisher regelmässig in Sandböden, nie in Schlamm gefunden. Er lebt in einer Tiefe bis zu 20 m teilweise eingegraben. Genaue Angaben über die Lebensweise sind nur spärlich vorhanden. Die eingehendste Beschreibung gibt M. M. WELLS (1926). Nach ihm befinden sie sich « in situations varying between a mixture of mud and sand with some vegetation and a mixture of shell and sand. In all cases, sand was the prominent feature of the oceanbottom in which the animals burrowed ». Auch JOH. MÜLLER (1844) und DE QUATREFAGES (1845) erwähnen, dass *Amphioxus* in grobkörnigem Sand zwischen Steinen lebt.

Mein Material kam überwiegend aus den Fundorten der Neapler Zoologischen Station am Posilippo, wo die Tiere in 3-5 m Tiefe in einem schwärzlichen Sand zwischen *Enteromorpha compressa* L., *Gracilaria confervoides* L. und *Ulva lactuca* L. leben, während 10 Züge mit dem Bodenkratzer 2 *Cardium aculeatum*, 1 *Pinna nobilis* (1,5 cm), 1 *Eupagurus prideauxii* und 2 Röhren von *Protula intestinum* (?) nebst einigen Ne-reiden hochbrachten. Der Sand enthält weiter, ausser sehr wenig

Bromphenolblau — 0,40, Methylrot + 0,10, Bromkresolpurpur — 0,25, Bromthymolblau — 0,19, Kresolrot — 0,18 (bezogen auf die SÖRENSEN'SCHEN 0,1 n Phosphatpuffergemische). Es handelt sich aber nicht darum, einen absolut genauen pH-Wert festzustellen, sondern es sollen nur die relativen Unterschiede in der Reaktion der verschiedenen Darmabschnitte festgestellt werden. Auch R. BEUTLER (1927), die ausführlich die Fehler der kolorimetrischen pH-Bestimmung im Magen von *Hydra* festgestellt hat, kommt zu dem Schluss, dass auf diese Weise die ungefähr richtige Reaktion zu erfassen ist.

Schlamm, viele kleine Schalenstücke von verschiedenen Muscheln. Die Tiere graben sich meistens so ein, dass ein Drittel des Körpers, manchmal auch nur der Kopf schräg aus dem Sand hervorragt. Bei plötzlicher Beleuchtung oder Verdunkelung ziehen sie sich oft ganz in den Sand zurück. Manchmal jedoch schnellen sie empor, schwimmen mit ziemlich grosser Geschwindigkeit schlängelnd eine kurze Zeit weiter und graben sich dann mit dem Kopf voran im Sande ein. Nur selten bleiben sie längere Zeit auf den Sand liegen.

Sie ernähren sich, nach meinen Befunden am Darminhalt frisch gefangener Tiere, von Detritus, Diatomeen und Infusorien, die durch die Cilienbewegung des Räderorgans und Kiemenkorbes eingestrudelt werden. Eingehender wird die Ernährungsweise nur von DE QUATREFAGES (1845) beschrieben: « En effet, il se nourrit uniquement d'Infusoires, de Bacillaires et de détritiques organiques, qu'il fait pénétrer dans sa cavité digestive à l'aide seulement des cils vibratiles, qui couvrent une portion de la bouche et de la cavité branchiale ». Auch ORTON (1914) beschreibt dieses Einstrudeln, während JOH. MÜLLER (1844) nur angibt, in dem Darminhalt manchmal Diatomeen gefunden zu haben.

Anatomie des Darmtraktes

Die anatomischen Verhältnisse des Darmkanals sind schon so oft und eingehend beschrieben worden (von den ältern Untersuchern vor allem JOH. MÜLLER und P. LANGERHANS (1876), von den neueren FRANZ (1927) und PIETSCHMANN (1933)), dass ich nicht ausführlich darauf einzugehen brauche. Bekanntlich zerfällt der Darm in folgende, mehr oder weniger scharf voneinander abgegrenzte Abschnitte: Auf die von Cirren umstellte Mundöffnung folgt die Mundhöhle oder das Cavum buccale, die nach hinten durch das Velum (« gefranzter Ring » von JOH. MÜLLER, « franges mobiles » von DE QUATREFAGES) vom Kiemenkorb geschieden ist. Nach dem Kiemendarm, der vorn noch einen, durch v. WIJHE als Vestibulum pharyngis bezeichneten, von der Seite gesehen dreieckigen Abschnitt besitzt, dessen hinterer Rand das peripharyngeale Band bildet, kommt der verdauende Darmabschnitt, der von den meisten Autoren als Oesophagus bezeichnet worden ist. Ich möchte jedoch, mit den älteren Forschern, den Namen « Magen » beibehalten, weil dieser Abschnitt erstens die von dem Epi- und Endostyl-Schleim umhüllten Partikelklumpen unter bestimmten Umständen (siehe weiter unten) eine Zeit lang bewahren kann, bevor sie weiter befördert werden, und zweitens, weil auch hier Enzyme abgeschieden werden, während die Zellen auch zum Phagocytieren befähigt sind.

Werden einem Hungertier plötzlich viele Partikel verabreicht, dann häufen sich diese im Magen an, sodass sein Durchmesser bis auf das Doppelte anwachsen kann. Dann werden die Partikel langsam ins Coecum abgeschoben, das hinten und basal vom Magen entspringt. JOH. MÜLLER und GEGENBAUR bezeichneten diesen Abschnitt wegen seiner grünen Farbe als Leber (JOH. MÜLLER sagt übrigens, dass man dann auch den Anfang des Mitteldarms als Leber bezeichnen muss), während HAMMAR (1898) den Blindschlauch mit der Leber der Wirbeltiere homologisierte. Physiologisch ist dies jedoch unbegründet.

Das Coecum verläuft an der rechten Seite des Körpers nach vorn bis zum Vestibulum pharyngis. Als Mitteldarm ist der Teil des Darmes vom Magen bis zum hinteren Abschnitt des Ilio-Colonringes (einem dunklen Ring, der auch beim lebenden Tiere mehr oder weniger deutlich zu sehen ist und dem von v. WIJHE der Namen gegeben wurde) zu betrachten, während der darauf folgende Abschnitt bis zum asymmetrisch links liegenden Anus den Enddarm darstellt.

Das eigentliche Darmepithel besteht aus einer Schicht hoher, schmaler, prismatischer Zellen, wovon jede eine Cilie trägt, wie schon LANGERHANS (1876) nachwies. Ein Kragen ist entgegen der Behauptung von K. C. SCHNEIDER (1902) nach Lebendbeobachtung nicht vorhanden. Auf Schnitten werden solche Bildungen jedoch häufig vorgetäuscht; es handelt sich dann aber um Fixierungsartefakte. Bei schonender Fixierung nach CHAMPY bekommt man diese Bilder nie.

Das Epithel ist bekanntlich nicht überall gleich hoch, was vor allem beim Coecum klar zu Tage tritt (G. SCHNEIDER 1899, FRANZ 1927). Die Kerne liegen nicht alle auf derselben Höhe, wodurch man sehr leicht den Eindruck bekommt, dass hier ein mehrschichtiges Epithel vorliegt.

Die Darmoberfläche ist durch Einfaltung vergrößert, was besonders gut am lebenden Präparat zu erkennen ist. Vor allem treten Einfaltungen auf im Magen, im Anfang des Coecums und im Mitteldarm. Die entsprechenden Angaben von STIEDA (1873) kann ich mithin bestätigen, obgleich diese Befunde bisher bezweifelt und auf Fixierungsartefakte zurückgeführt wurden. Das Epithel scheint vor allem in der Längsrichtung und diagonal gefaltet. Eine in bestimmter Richtung verlaufende Spiralfalte, die mit der Spiralfalte der Selachier homologisiert werden könnte, existiert jedoch nicht.

Der Magen erscheint vom Mitteldarm durch einen Sphinkter abgesetzt, der jedoch nur beim lebenden Tier gut zu sehen ist, während auf fixierten Präparaten der Magen ohne scharfe Abgrenzung in den Mitteldarm überzugehen scheint. Auch die Muskulatur ist bei Lebendbeobachtung besser zu verfolgen als auf fixierten Präparaten, auf denen die glatten Muskelfasern stark geschrumpft sind. Sie sind daher auf Schnitten kaum noch fest-

zustellen und aus diesem Grunde manchen Forscher vollständig entgangen. Dass tatsächlich Muskeln vorhanden sein müssen, ergibt sich schon daraus, dass der herauspräparierte und der Länge nach aufgeschlitzte Darm sich mit der Epithelseite nach aussen aufrollt.

Eine eingehende Beschreibung der Epithelzellen folgt im Abschnitt über Darmsekretion und Restitution.

Die Aufnahme der Nahrung und ihr Weg im Darmtrakt

Die von den Cilien erzeugte Wasserströmung ist ziemlich stark und lässt sich für kleine Partikel (20-30 μ) bei ruhigem Wasser noch in einer Entfernung von ungefähr 5 cm nachweisen. Bei Beobachtung der Bewegung der Partikel ergibt sich, dass die Strömung am hinteren Ende der Mundöffnung am stärksten ist, um latero-kranial schwächer zu werden und vorn an der Mundöffnung wieder anzusteigen. Dieses Verhalten wird begreiflich, wenn man die normale Lage des Tieres im Sande berücksichtigt. Durch die erzeugte Strömung entsteht ein Saugraum in Form eines ellipsoiden Kegels, dessen Basis bei normaler Rückenlage des Tieres im Sande (vergl. auch HESSE 1898) ungefähr mit dem Boden übereinkommt. Dadurch ist die grösste Möglichkeit für den « Detritusfang » gegeben. In der Mundhöhle ist jedoch die dorsale Strömung am kräftigsten. Unten findet sich eine kleine, nach hinten zu gerichtete Ausbuchtung, wodurch hier ein Wirbel entsteht. Die Ausstülpungen des Räderorgans strudeln darauf die Partikel, die hier hinein geraten sind, in den Kiemenkorb.

Wenn die Partikel in die Mundhöhle geraten sind, wird vor allem dorsal, weniger lateral, von der HATSCHEK'schen Geisselgrube (die wie FRANZ (1927) richtig hervorhebt, irrig als Sianesorgan gedeutet wurde) und der Geisselzange (FRANZ) oder Flimmergrube (v. WIJHE) Schleim abgeschieden. Der Schleim, durch welchen sehr viel Partikel zusammengeklebt sind, ist deutlich in Form langer Stränge zu erkennen, die frei in das Lumen hängen und von der Strömung losgerissen und in Fetzen mitgetragen, oder von der Cilienbewegung kaudalwärts geführt werden.

Schon beim Einstrudeln ist eine Auswahl festzustellen, die vor allem von den Cirren bewirkt wird. Bekanntlich hat jeder Cirrus ein stabförmiges Skelet, das sich basalwärts zu einer auf dem Durchschnitt ellipsenförmigen Basalplatte verlängert. Diese Basalplatten greifen wie die Segmente der Antennen eines Insektes gelenkig ineinander. Der ganze Basalteil der Cirren wird an der Aussenseite von einem zarten Muskel, den ich *Musculus constrictor buccalis* (Abb. 1,a) nenne, bekleidet, während die Cirri untereinander verbunden sind durch die *Musculi intercirriales* (Abb. 1,b). Diese letzteren verursachen nur geringfügige Bewegungen der Cirri nach

auswärts, vergrössern mit anderen Worten die äussere Mundspalte, die von den Enden der Cirren gebildet wird.

Jeder Muskel entspringt an der Aussenseite des folgenden Cirrus, wodurch dieser auswärts gezogen werden kann, während der letzte (also am meisten kraniale) Cirrus von einem kleinen Muskel, der unter dem *Musculus constrictor buccalis* verläuft und an dem darunter liegenden Bindegewebe entspringt, auswärts gezogen wird. (Abb. 1, *d*). Die Verengung und das Zurückziehen des ganzen Cirrenapparates geschieht durch den *M. constrictor buccalis*, der teilweise basal an den Cirren und den Basalplatten inseriert, dessen Hauptinsertion jedoch an der kranialen bindegewebsartigen Lamelle liegt, die von der Mundspalte bis zum kranialen Ende des Tieres zieht. Dieser Muskel beginnt unter den Velarmuskeln, von denen auch einige Fasern in den *M. constrictor buccalis* übergehen (Abb. 1). Da die Basalplatten im Querschnitt nicht rund, sondern elliptisch sind, ist die Möglichkeit zum Einwärtsbiegen begrenzt, sodass die äussere Mundspalte nie ganz geschlossen werden kann.

Wenn grosse Partikel die Cirren berühren, wird augenblicklich die Schliessungsreaktion ausgelöst (dasselbe erfolgt, wenn man mit einer Nadel die Cirren sanft berührt). Wenn diese Reaktion auftritt, kommt die Wasserströmung praktisch sofort zum Stillstand, ein Zustand, der bis 5 Minuten dauern kann. Hierdurch sinkt das zu grosse Partikel nach unten, das Mundfeld wird wieder frei, die Cirren öffnen sich langsam und das Einstudeln fängt wieder an. Bleibt das Partikel (oder die Partikelanhäufung) auf den Cirren liegen, dann werden diese kaudalwärts ruckartig auswärts geschlagen. Die Partikel werden dadurch ziemlich kräftig weggeschleudert. Die Cirren haben also nur eine Siebwirkung, erzeugen nie aktiv eine Wasserströmung, wie dies oft behauptet wurde (vergl. z. B. JORDAN-HIRSCH 1926).

Die Cilien des Räderorgans arbeiten nicht synchron, sondern wellenartig nach einander, wodurch der Eindruck einer ringförmigen Bewegung entsteht, was JOH. MÜLLER zu dem Namen Räderorgan veranlasste. Wie er es selbst auch schon gesehen hatte, werden die Partikel gleich kaudalwärts bewegt, kommen dann durch das Velum in den Kiemenkorb. Beim Velum findet eine zweite und letzte, bei Lupenvergrösserung sichtbare Auswahl statt. Hier findet diese jedoch nicht nur auf taktile Reize hin

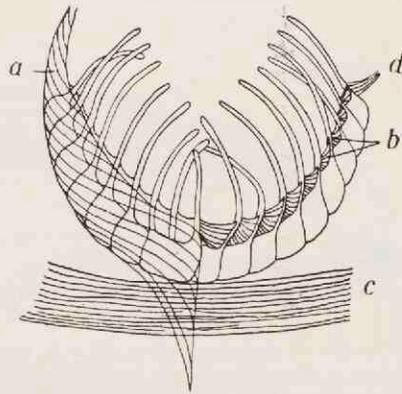


Abb. 1. — Verlauf des *M. constrictor buccalis* (*a*), *M. intercirriales* (*b*) und Velarmuskeln (*c*) Schematisch.

statt, sondern auch auf chemische. Wenn man z. B. verdünnte Essigsäure oder Eisensaccharat einstrudeln lässt, wird eine Art Hustenreaktion ausgelöst. (Wären die Cirren auch chemisch reizbar, so hätten sie auf die Essigsäure reagieren müssen; das war jedoch nie der Fall. Jedenfalls erzeugen sie nie einen Chemoreflex auf dem Futtertransport).

Das reusenförmige, eingestülpte Velum wird mit einem sehr kräftigen Ruck nach vorn geschlagen (Abb. 2), gleichzeitig öffnen sich die Cirren maximal und die Partikel bzw. die Reaktion auslösenden Substanzen werden förmlich « ausgehustet ». Diese Bewegung ist so kräftig, dass die hierdurch entstehende Wasserbewegung noch in 4-5 cm Entfernung sehr gut wahrzunehmen ist. Wahrscheinlich wird die Reaktion verursacht durch die Kontraktion der

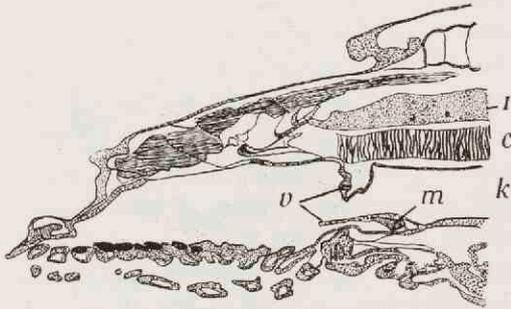


Abb. 2. — Längsschnitt durch den Kopf, etwas seitlich getroffen. C: *Chorda dorsalis*, K: *Kiemendarm*, R: *Rückenmark*, V: *Velum*, M: *Velarmuskel*. Vergr.: 15 ×.

Mm. contractores - veli und der Fasern der Mm. constrictores buccalis, die aus den Velarmuskeln entspringen. JOH. MÜLLER hat diese Reaktion schon beschrieben, ohne sich jedoch darüber klar zu sein, was sie bedeutet. LEUCKART und PAGENSTECHE (1858) fanden die Reaktion

auch schon bei jungen pelagischen Larven, verglichen sie aber mit Atmungsbewegungen: « eine Erinnerung an die Athmung höherer Thiere ».

Ob nur das Velum direkt auf die chemischen Reize antwortet, oder ob diese von der Geruchsgrube perzipiert werden, ist nicht mit Sicherheit auszumachen. Wahrscheinlich ist das letzte nicht, da mit Eisensaccharat die Reaktion erst dann eintritt, wenn die braune Flüssigkeit das Velum erreicht.

Nach dieser Ausstossbewegung schliessen die Cirren sich maximal, das Velum kehrt allmählich in seine ursprüngliche Lage zurück, worauf der Mund sich wieder öffnet, und der Wasserstrom, der während der letzten Phase völlig zum Stillstand gekommen war, setzt wieder ein.

Kurz möchte ich noch ein merkwürdiges Verhalten des Velums bei Beginn der Fütterung nach einer Hungerperiode beschreiben. Das Velum, das wie gewöhnlich halbgeschlossen in den Kiemenkorb ragt, öffnet sich weit, sobald die ersten Partikel es berühren. Erst wenn der Magen gefüllt ist, kehrt es wieder in den normalen halbgeschlossenen Zustand zurück. Diese Reaktion wird wahrscheinlich nur durch taktile Reize ausgelöst, denn selbst Partikel von chemisch reiner Kohle (med. Norit) verursachen sie. Offenbar haben die Partikel dadurch völlig freie Bahn. Dass diese Reaktion wirklich biologischen Wert für *Amphioxus* hat, ist nicht wahrscheinlich, da das Tier ja in einem beständigen « Detritusregen » lebt und so immer Nahrung einstrudeln kann.

Wenn die grösstenteils von Schleim umhüllten Partikel das Velum passiert haben, tritt in dem Vestibulum pharyngis die erste Verteilung auf. Der Cilienschlag der Peripharyngealbänder ist nach unten gerichtet, sodass ein Teil der Partikel ventralwärts zur Hypobranchialrinne geführt wird. Zwar wird die Hauptmasse der Epibranchialrinne entlang geleitet, aber dies ist sicher nicht der einzige Weg, den die Partikel nehmen, wie es ANDREWS (1893), allerdings für *Asymmetron lucayanum*, behauptet.

Sowohl Epi- als Hypobranchialrinne scheiden Schleim aus, sodass die Partikel nicht in den eigentlichen Kiemenkorb geraten und durch die Kiemenspalten, durch Atrium und Porus abdominalis aus dem Körper gestrudelt werden. Viele Partikel, die nicht in die Rinnen gelangen, würden dieser Gefahr ausgesetzt sein, wenn nicht die sehr komplizierte Cilienbewegung der Kiemenbögen (und zwar die der Lateralcilien) ihnen den Durchtritt fast völlig versperrte. Die Cilien haben eine rotierende, streng koordinierte Bewegung, welche den Eindruck erweckt, dass die Cilien der kranialen Seite der Kiemenbögen sich kornzieherartig ventralwärts schrauben, während die kaudalen Cilien dieselbe Bewegung, nur dorsalwärts, zeigen. Da sie sich fast berühren, entsteht an der Innenseite ein starker Wirbel, der die Partikel entweder in den Bereich der sich « in die Höhe schraubenden » oder « ventralwärts schraubenden » Cilien bringt, wodurch sie diesen wimpernden Bahnen entlang der Hypo- bzw. Epibranchialrinne zugeführt werden.

Da das Kiemenbogenepithel keinen Schleim absondert, ist eine vollkommene Sperrung gegen den Atrial- oder Peribranchialraum nicht möglich, sodass immer Nahrungspartikel mit dem Atmungswasser mitgeführt werden (Abb. 3), was JOH. MÜLLER auch schon beschrieben hat. Doch wird der Verlust durch diese « Siebwirkung » auf ein Minimum eingeschränkt.

Der eigentliche Verdauungstrakt fängt beim Magen an. Die Partikel werden, solange das Coecum nicht voll ist, hier festgehalten, da der Magen durch einen Sphincter gegen den Mitteldarm abgeschlossen ist (ver-

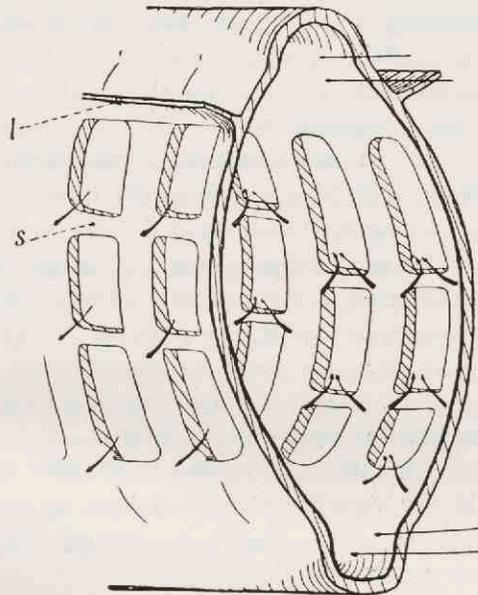


Abb. 3. — Verlauf der Wasserströmung im Kiemenkorb. Schematisch.

gleiche S. 227). Ist das Coecum jedoch gefüllt, dann erschlafft der Sphincter und die nachkommenden Partikel geraten ohne weiteres in den Mitteldarm. Eine völlige Ausnützung der Nahrung ist dann nicht mehr möglich, wie eine Untersuchung des Kots ergab, in welchem noch viele Diatomeen lebten. Gibt man jedoch nur soviel Nahrung, bis das Coecum gefüllt ist, und untersucht man dann den austretenden Kot, dann sind nur leere Diatomeenschalen da. Je nach der Menge der aufgenommenen Nahrung werden die Fäces in kleineren oder grösseren Zeitabständen abgesetzt; daher kann man aus der Grösse dieser Zeitabstände auch Schlüsse auf den Grad der Ausnützung der Nahrung ziehen. Die Defäkation erfolgt bei reichlicher Nahrung nach 30-40 Minuten, manchmal schon nach 15-20 Minuten, während bei Futtermangel der Kot erst nach 24 bis 30 Stunden austritt. Es handelt sich dabei sicher nicht um Kot, der aus alten Nahrungsrückständen gebildet wurde.

Es ist mir unbekannt, von welchen Faktoren dieser Mechanismus abhängt. Eine Möglichkeit ist die, dass die Erschlaffung des Sphincters abhängig ist vom Spannungsgrad der Magenwandung. Man kann sich vorstellen, dass bei grosser Spannung, d. h. bei gefülltem Magen (und Coecum, s. unten), der Sphincter sich öffnet, während er kontrahiert bleibt, so lange die Spannung unter ein bestimmtes Minimum sinkt. Den Nahrungspartikeln bleibt jetzt nur der Weg zum Coecum offen. Erst wenn dieses gefüllt ist, kann der Magen sich so füllen, dass das Spannungsminimum erreicht wird, worauf der Sphincter erschlafft.

Anschliessend an die mehr oder weniger intensive Verdauung ist das pH der verschiedenen Darmteile zu erwähnen. Wie aus Tabelle 1 zu er-

TABELLE 1

| Indikator | pH Werte des Umschlaggebietes | Coecum | pH des Coecums | Darm | pH des Darmes | Kiemenkorb | pH des Kiemenkorbes |
|--------------------|-------------------------------|--------------------------------------|----------------|--------------|---------------|-----------------------------------|---------------------|
| Bromthymolblau . | 6-7,6 | gelb mit einem Stich ins bläuliche | ± 6,5-7 | blau | > 7,6 | blau | > 7,6 |
| Methylrot . | 4,2-6,3 | gelb | > 6,3 | gelb | > 6,3 | gelb | > 6,3 |
| Kresolrot . | 7,2-8,8 | gelb | < 7,2 | rötlich gelb | ± 8 | rot mit einem Stich ins gelbliche | ± 8-8,5 |
| Bromphenolblau . | 3-4,6 | gelb | > 4,6 | gelb | > 4,6 | gelb | > 4,6 |
| Bromkresolpurpur . | 5,2-6,8 | purpur mit einem Stich ins gelbliche | ± 6-6,8 | purpur | > 6,8 | purpur | > 6,8 |

sehen ist, liegt der pH von Coecum und Magen zwischen 6,3 und 6,8, Mittel- und Enddarm haben ungefähr ein pH von 7,5 bis 8,0, während der Kiemenkorb pH 8,2 bis 8,5, d. h. also das pH des Meerwassers, aufweist. Coecum und Magen sind also ziemlich sauer. Vielleicht dient das niedere pH des Coecums zum Abtöten der verschiedenen lebenden Organismen, wie es für niedere Tiere mehrmals beschrieben worden ist. Hieraus erklärt sich vielleicht auch, dass im Coecum kein lebender Organismus gefunden wurde. Der niedere pH des Magens beruht wahrscheinlich nur auf einem Austritt von Coecumflüssigkeit in den Magen, denn der pH erscheint nur an der Mündungsstelle des Coecums so niedrig.

Auch G. SCHNEIDER (1899) hatte nach Lakmusfütterung eine saure Reaktion des Coecums gefunden, aber weiter keinen Wert darauf gelegt.

Die Partikel werden bekanntlich (siehe FRANZ 1927, PIETSCHMANN 1933) spiralig durch Coecum und Mitteldarm, besonders stark durch den Pilo-Colonring, weiter geführt. Es geschieht jedoch nicht in der Weise, wie es wahrscheinlich bei *Murex* der Fall ist, wo Peristaltik und ein transversaler Cilienschlag diese Bewegung hervorruft (HIRSCH 1924), sondern durch eine ziemlich komplizierte Cilienbewegung, wobei die Schlagrichtung der Cilien in zwei Phasen zu zerlegen ist. In einer ersten Phase, die bis zur aufrichtung der cilien reicht, ist der Schlag kaudalwärts gerichtet, worauf die Schlagrichtung unter einem Winkel von 30-40° nach links abgelenkt wird (zweite Phase). Da sich die Cilien nach einander bewegen, weckt das Gesamtbild den Eindruck, dass zwei wellenförmige Bewegungen entstehen, die einander unter dem genannten Winkel schneiden. Die resultierende Bewegung zieht dementsprechend schräg von rechts vorn nach links hinten. So entsteht ein inniger Kontakt von Partikeln und Darmwand und eine gute Mischung mit Enzymen.

Der Kot erscheint im Enddarm als ein perlchnurartiges Band, dass entweder so ausgeschieden wird, oder die verschiedenen « Perlen » lösen sich von einander und der Kot verlässt den Darm in Form von einzelnen rundlichen Kotballen.

Die Sekretions- und Restitutionsvorgänge in den Darmzellen

Das einschichtige Darmepithel besteht, wie gesagt, aus hohen, sehr schmalen Zellen, die vor allem im Magen, in dem Anfang des Mitteldarmes und des Coecums eine beträchtliche Länge erreichen können, im übrigen jedoch ziemlich gleichförmig gebaut sind. Der Kern liegt im allgemeinen in einer Höhe, die einem Drittel der Zellenlänge gleichkommt; öfters liegt er aber höher, bis zur Zellmitte, öfters aber auch fast an der Basis der Zelle (Abb. 4). Alle Zellen, mit Ausnahme der Zellen des letzten Enddarmschnittes, vermögen zu secernieren. Vor allem beim Hungertier

findet man sehr viele Zellen, die ich als Stapelzellen bezeichnen möchte, da sie viele Granula, die auf einen Reiz (Verdauungs- oder mechanischer Reiz) ins Lumen ausgestossen werden, im Zellapex enthalten. Ob diese Granula Proenzymgranula oder « fertige » Enzymgranula sind, ist nicht zu entscheiden. Sie sind ohne Zweifel Enzymträger (denn es gibt eine extraplasmatische Kohlehydratverdauung (siehe S. 264), während enzymhaltige Vakuolen, welche ins Darmlumen ausgestossen werden, nicht beobachtet wurden), aber es ist sehr gut möglich, dass sie auch andere Stoffe ohne Enzymwirkung enthalten. Ich werde sie daher einfach Sekretgranula nennen.

Die Stapelzelle, gleichgültig ob sie vom Magen-, Coecum-, Mitteldarm- oder Enddarmepithel stammt, ist apikalwärts etwas keulenförmig verbreitet. Am besten ist das zu sehen bei den Crypten, d. h. den zarten Falten, die bei der Oberflächenvergrößerung des Darmes entstehen (siehe S. 227). Haben die Zellen, die an eine Crypte grenzen, secerniert, dann ist diese Crypte, als Folge der Inhaltsverminderung der apikalen Zellenden, wesentlich undeutlicher.

Die Sekretgranula liegen apikal bis an die « Basalkörnchenzone », d. h. die Zone, welche ausser den Basalkörnern keine Plasmastrukturen erkennen lässt. Das Plasma ist hier sehr hell und durchsichtig, dabei wahrscheinlich sehr wasserreich, wodurch bei Fixierung und Entwässerung sehr leicht Schrumpfungen entstehen. Da die Zellgrenzen resistenter sind als der Rest, ist es zu erklären, dass K. C. SCHNEIDER (1903) von « Zellkragen » spricht. Bei der lebenden Zelle ist jedoch deutlich zu sehen, dass von einem « Kragen » keine Rede sein kann, da der « Kragenraum » mit dem hyalinen Plasma erfüllt ist.

Nur beim Absterben treten die Basalkörner als dunkle Punkte allmählich sehr scharf hervor. Die Cilienbewegung hört dann bald auf, während das sonst glashelle Plasma dunkel und allmählich schaumartig wird, wodurch man den Eindruck bekommt, als treten winzig kleine Vakuolen in diesem Bezirke auf.

In diesem Stadium des Absterbens treten jetzt überall in dem mit Ausnahme des basalen Teiles (siehe unten) hyalinen Zellplasma Entmischungen auf, wodurch die ganze Zelle eine Schaumstruktur bekommt. Die Mitochondrien, die im Leben nur als winzig kleine, kaum sich vom Plasma hervorhebende Körner- oder Perlenketten zu sehen sind, werden viel dunkler und daher gut sichtbar. Auch scheinen sie jetzt beträchtlich aufzuquellen, und statt feiner, gestreckter Ketten treten zunehmend klumpige, stabförmige Gebilde auf. Der Kern, der im Leben nie zu sehen ist, hebt sich jetzt hervor. Durch all diese Erscheinungen ist die absterbende Zelle sehr gut von der normalen zu unterscheiden, wodurch Trugschlüsse ausgeschlossen werden können.

Die Sekretgranula, die alle ziemlich gleich gross sind, haben fast den gleichen Durchmesser wie die Zelle, liegen also hintereinander. In der Stapelzelle liegen sie im apikalen Drittel (Abb. 4). Zwischen ihnen liegen die Mitochondrienketten, die von der Basis zur Basalkörnchenzone regellos, nur überwiegend längs gerichtet, im Plasma liegen. Oft liegen sie den

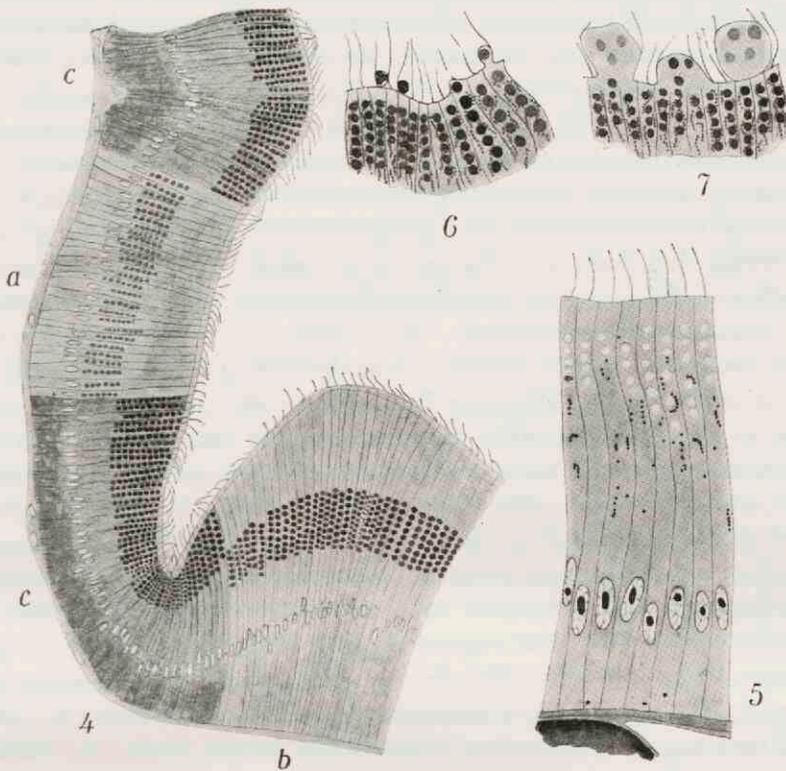


Abb. 4. — Querschnitt durch das Coecum. Verschiedene Restitutionsstadien. *a*) Sekretgranula in Kernhöhe, basales Plasma homogen; *b*) die Sekretgranula sind schon mehr apikal gewandert, basales Plasma weist schon eine Schaumstruktur auf; *c*) Stapelstadium, basales Plasma zeigt eine deutliche Schaumstruktur. *Lipochondrien* nicht fixiert. Champy, Eisenhämatoxylin. Vergr. 210 \times .

Abb. 5. — Zellen mit *Lipochondrien* (basal), *Mitochondrien* und *Sekretgranula*. Champy, Hämatoxylin n. REGAUD. Vergr. 1000 \times .

Abb. 6. — Extrusionstypen; allmähliche Extrusion.

Abb. 7. — Stürmische Extrusion. Nach dem Leben gezeichnet, halb schematisch. Vergr. 1000 \times .

reifen Sekretgranula, vielleicht infolge Raum Mangels, dicht an (Abb. 5). Wenn der Zellapex leer ist, also nach der Extrusion, liegen sie in Kettenform wieder regellos im Plasma. Da sie keine unmittelbar morphologisch fassbare Rolle bei der Entstehung (siehe weiter unten) der Granula und den unmittelbar darauf folgenden Reifungsprozessen spielen, erscheint es mir unwahrscheinlich, dass sie hier im Zellapex noch bei dem extrusionsreifen

Sekret irgend eine Funktion ausüben. Welche Aufgabe die Mitochondrien im Zellhaushalt haben, bleibt demnach auch hier im Dunkeln.

Basal von den reifen Sekretgranula findet sich ein völlig hyaliner Plasmabezirk (ungefähr ein Drittel der Zelle), worin ausser den sich kaum vom Plasma abhebenden Mitochondrienketten keine Struktur zu sehen ist. Dagegen ist das basale Plasma dunkler und zeigt eine zarte Schaumstruktur. Hier liegen meistens winzig kleine Granula, während jede Zelle noch ein bis drei grössere Granula besitzt, die sich vital elektiv mit basischen und sauren Farbstoffen färben (siehe unten). Die kleinen Granula, welche die Vorstufe der reifen Sekretgranula darstellen, haben fast denselben Brechungsindex wie das umliegende Plasma, erscheinen daher auch nicht so dunkel gefärbt wie die Sekretgranula. Es ist auf diesem Stadium nicht möglich, sie in den lebenden Zellen von den Mitochondrien zu unterscheiden. Obwohl der Kern im Leben nicht zu sehen ist, ergibt sich aus dem Vergleich von fixierten und gefärbten Präparaten, dass die Vorstufen nur bis an den Kern reichen.

Die Extrusion ist sehr schwer zu verfolgen. Es gelang mir jedoch, zwei Typen zu unterscheiden. Der erste Typus ist der der *gleichmässigen Extrusion* (Abb. 6). Die Sekretionsgranula rücken insgesamt apikalwärts, wobei das vorderste in die Basalkörnchenzone kommt. Ganz allmählich schiebt es sich weiter und wölbt das Ektoplasma vor, wobei die Cilie seitwärts gedrückt wird, jedoch immer an dem lebhaften Flimmern zu erkennen ist. Dabei legt sie sich, wenn das Granulum fast ganz ausserhalb der Zelle liegt, teilweise der Vorwölbung an. Das Plasmahäutchen um das Granulum wird jetzt ausserordentlich dünn, das letztere wird jetzt fast immer in zwei bis drei kleinere Granula zerteilt. Doch braucht diese Zerteilung nicht regelmässig einzutreten. In seltenen Fällen ist ein Austritt unzerteilter Granula festzustellen. Schliesslich werden die in den Zellapex vorgebuchteten Sekretgranula mitsamt dem feinen Plasmahäutchen abgeschnürt, sodass sich nun zwischen den Cilien kleine Sekretgranulahäufchen befinden. Das umhüllende Plasmahäutchen scheint darauf sehr schnell zu verschwinden, jedenfalls liegen die Granula in sehr kurzer Zeit frei zwischen den Cilien. Sie werden jedoch nicht gleich ins Lumen geflimmert, was begreiflich ist, denn basal ist die Bewegung am wenigsten kräftig. Immer mehr Granula häufen sich an. Sehr oft verschmelzen sie zu grösseren Tropfen (vermutlich zähflüssige Natur der Granula, wie bekannt). Diese werden dann allmählich durch den Austritt von neuen Granula immer mehr nach dem Lumen abgeschoben und dann schliesslich durch die Cilienbewegung ins Darmlumen gestrudelt.

Der zweite Typus ist der der *stürmischen Extrusion* (RIES 1935). Dies findet man oft bei Tieren, die lange gehungert haben und dann gefüttert werden (Abb. 7). Von sämtlichen Zellen schmelzen die apikalen

Enden zusammen, mehrere Granula treten gemeinsam aus, wobei sie beträchtliche Plasmamengen vorwölben. Prinzipiell ist der Mechanismus derselbe wie bei der allmählichen Extrusion, nur beteiligen sich mehrere Zellen an ihr, und der ganze Prozess ist offenbar mit tiefgreifenden Veränderungen der Zelle verbunden. Die Granula werden nicht von Plasmahäutchen umhüllt, sondern von grossen Plasmamengen, die in diesem Zustande in das Darmlumen ausgestossen werden. Die Cilien werden mitgerissen, fast ein Viertel der Zelle geht bei dieser Extrusion verloren. Ich möchte auf diesen Typus keinen zu grossen Wert legen, da *Amphioxus* normalerweise immer über Nahrung verfügt, also nie eine Hungerperiode durchmacht und diese stürmische Extrusion oft bei geschädigten Zellen auftritt. (Nach der Extrusion fängt das Plasma dann an, flüssiger zu werden (Brownsche Bewegung der kleinen Granula), während Vitalfärbung keine Elektivfärbung mehr erzeugt. Die Zelle ist jetzt als tot zu betrachten). Jedoch sieht man manchmal diesen Extrusionstypus auch bei normalen Zellen auftreten. Er ist dann immer nur auf ganz kleine Darmbezirke beschränkt. Eine Neubildung der apikalen Teile habe ich nicht wahrnehmen können, doch tritt eine solche höchstwahrscheinlich auf, denn ein « Ersatzfeld », aus dem immer neue Zellen nach Verlust der alten eingeschoben werden könnten, ist hier nicht zu finden. Auch auf Schnitten wurden nie ausgestossene Zellen gefunden, obgleich scharf darauf geachtet wurde.

Während der Extrusion rücken die basal gelegenen Körnchen, bis auf die vitalfärbbaren grösseren Granula, insgesamt apikalwärts. Diese Bewegung geht sehr langsam vor sich und ist vor allem bei einem Vergleich von Zellen, die sich in verschiedenen Restitutionsstadien befinden, zu erkennen (Abb. 4). Auch glaube ich das Vorrücken bei Lebendbeobachtung gesehen zu haben, indem ich in bestimmten Zeitabständen die Lage der Granula in der Zelle zeichnete. Jedoch war die zurückgelegte Strecke gering und das überlebende Präparat gestattete keine Beobachtung, die längere Zeit dauerte.

Die Granula, die basal fast dieselbe Lichtbrechung wie das Plasma haben, werden allmählich dunkler und sind in der mittleren Plasmazone als ziemlich dunkle Punkte deutlich zu sehen. Hier sind sie auch sehr gut von den Mitochondrien zu unterscheiden, was im Anfang nicht der Fall war (vergl. S. 236). Das basale Plasma verliert seine Schaumstruktur völlig, während die Granula apikalwärts ziehen. Erst wenn sie in den apikalen Teil kommen, bekommt das basale Plasma allmählich seine Schaumstruktur zurück.

Während der Wanderung der Granula zum Apex tritt keine Vergrösserung ein. Erst im apikalen Feld werden sie grösser, die Farbe wird heller (von dunkelgrau zu hellgrau). Auch hier unterliegen sie also Veränderungen. Während des Anwachsens entsteht wieder die typische Granula-

kette der reifen Sekretgranula. Die letzten Reifungsprozesse dauern noch ziemlich lange (siehe unten). Erst wenn sie völlig ausgereift sind, werden sie extruiert.

Die Zellen scheinen die reifen Granula normalerweise nicht lange zu behalten, denn auch beim Hungertier wird, ebenso wie beim gefütterten Tier, ständig extruiert. Eine rhythmische Extrusion und Restitution des gesamten Darmepitels oder des Epithels der verschiedenen Darmteile findet demnach nicht statt, auch nicht während der stürmischen Extrusion. Doch liegen die Zellen mit verschiedenen « Arbeitsphasen » nicht regellos durcheinander. Man findet immer bestimmte Gruppen von Zellen, die manchmal aus 10-20 Zellen, manchmal aber aus 50-60 Zellen bestehen, die sich je in einem bestimmten, für die betreffende Gruppe charakteristischen Stadium befinden. Jede Gruppe ist scharf von den Nachbargruppen abgegrenzt (Abb. 4). Eine Einteilung in partielle Systeme, wie es beim Mäusepankreas möglich ist, wo jeder Acinus bzw. halber Acinus ein partielles System formt (HIRSCH 1932), ist hier nicht möglich.

Dass es keine rhythmische Extrusion gibt, ist aus der Lebensweise von *Amphioxus* leicht verständlich, da das Tier als Strudler kontinuierlicher Fresser ist. Während des Hungerns scheinen jedoch relativ viel weniger Zellen zu extruieren, was aus der verhältnismässig grössern Anzahl von Stapelzellen hervorgeht. Nach einer Hungerperiode gibt es daher eine gewisse Steigerung der Darmfunktion, was schon aus der grossen Ausnützung der Nahrung von Hungertieren, verglichen mit Tieren, die ständig ihre Nahrung bekommen, hervorgeht.

Die Neubildung der Granula und die Reifungsstadien sind nach Vitalfärbung mit basischen Farbstoffen (Neutralrot, Toluidinblau, Methylenblau) deutlich zu erkennen. Alle Farbstoffe lieferten dieselben Ergebnisse. Da Toluidinblau besonders deutliche metachromatische Farbnuancen (die Farbe schlägt von blauer Durchtränkungs-färbung nach der violetten Niederschlag-färbung um) gibt, werde ich die Ergebnisse der Anfärbung mit diesem Farbstoff beschreiben und von den völlig « leeren » Zellen (ein Bild, das manchmal zu sehen ist) ausgehen. Das ganze Plasma färbt sich, mit Ausnahme des apikalen Drittels, das sich metachromatisch violett färbt, diffus blau, während die oben beschriebenen Granula, die man immer neben den Mitochondrien und den Vorstufen der Sekretgranula in der Zelle antrifft, sich metachromatisch sehr intensiv färben, sodass sie sich als tief violette Körner von dem diffus blauen Plasma abheben. Da sie sich mit Osmiumsäure nach einer halben bis einer Stunde deutlich bräunen, sich auch nach Vitalfärbung mit Sudan (DADDI) anfärben, enthalten sie wahrscheinlich Fett-, bzw. Lipoidsubstanzen. Mit Nilblausulphat färben sich die Granula blau-violett, was nach LORRAIN SMITH (1907) auf Fettsäuren schliessen lässt.

Sie können demnach folgendermassen charakterisiert werden: Sie finden sich regelmässig in allen Zellen und sind vital färbbar mit basischen, lipoidlöslichen Farbstoffen; sie enthalten wahrscheinlich Fett- bzw. Lipoidsubstanzen und Fettsäuren. Ausserdem schnüren sie Tochtergranula, die zu den Sekretgranula werden, ab. Demnach zeigen sie alle Kennzeichen, die RIES auch bei den von ihm als Lipocondrien bezeichneten Zellorganellen in der Pankreaszelle der weissen Maus feststellte. Inzwischen wurden Lipocondrien auch in allen Zellen des Ovars von *Pediculus vestimenti* (RIES und P. B. v. WEEL 1934), bei *Zoobotryon pell.* und *Gastroblasta raff.* (RIES und G. SCHÖLZEL 1934), in den sich differenzierenden Geweben des *Axolotls* (RIES 1935) und vom Hühnchen (I. FISCHER und E. RIES 1936), in der Tintendrüse von *Sepia* (RIES 1936), in den Solenocyten und « Nierenkanälchenzellen » von *Amphioxus* (v. WEEL 1936), in der Mitteldarmdrüse von *Astacus*, in den Malpighischen Gefässen von *Tenebrio*, im Ovar von *Trochus* (M. GERSCH 1936) und während der Embryonalentwicklung von *Aplysia* (RIES und M. GERSCH 1936), gefunden.

Bei Lebendbeobachtung ist einwandfrei zu verfolgen, wie diese Lipocondrien winzig kleine Tochtergranula abschnüren, nachdem sie zunächst ganz unregelmässig eingedellte Formen bekommen haben. Bei Vitalfärbung mit basischen Farbstoffen färben sich die Tochtergranula im Gegensatz zu den Lipocondrien, nicht mit an, sodass sie sich deutlich als stark lichtbrechende kleine Körnchen von den intensiv gefärbten Muttergranula abheben. Sie besitzen demnach eine andere stoffliche Zusammensetzung als die Lipocondrien, von denen sie gebildet werden. Ob sie wirklich völlig ungefärbt sind, oder, wie das Plasma, diffus vom Farbstoff durchtränkt werden, ist wegen ihrer Kleinheit nicht einwandfrei festzustellen.

Während der Wanderung zum Zellapex bleiben diese Tochtergranula ungefärbt, bis sie etwas über die Hälfte der Zelle hinaus gekommen sind. Dann erst lassen sie sich allmählich zart diffus blau anfärben. Eine stärkere violette Anfärbung ist jedoch nie hervorzurufen. Dass der Stoffgehalt der Granula sich geändert hat, sieht man auch schon beim ungefärbten Präparat, da sie in halber Höhe der Zelle dunkler erscheinen als basal (siehe S. 237). Wenn sie in den apikalen, sich diffus violett färbenden Abschnitt gelangen, wird die Färbung der nun stark vergrösserten Granula viel deutlicher. Die Anfärbung schlägt nun ziemlich rasch von dem zart diffus blauen Farbton einer Durchtränkungsfärbung (v. MÖLLENDORFF 1924) um in den intensiveren violetten Farbton einer Niederschlagsfärbung. Sie heben sich nun von dem umgebenden Plasma als dunkel violette Gebilde deutlich ab, jedoch wird die Färbung nie so intensiv wie die der Lipocondrien (vergl. v. WEEL 1936).

Bringt man die Zelle jetzt in reines Seewasser zurück, dann verschwindet allmählich die Färbung des Plasmas, während die Sekretgranula

den Farbstoff behalten. Hat man jedoch das Glück, eine Extrusion der violetten Granula zu beobachten, dann sieht man, dass der Farbstoff sehr schnell auszieht, sobald sie von der feinen Plasmahaut befreit sind.

Fettverdauung und Fettransport

Da die zur Nahrung dienenden Diatomeen und Infusorien oft beträchtliche Mengen von Fetten und Lipoiden enthalten, wurden für die Fettverdauung zwei Stufenserien angesetzt: In der ersten Serie wurden die Tiere eine Stunde, in der zweiten 30 Minuten lang mit $10-20 \times$ verdünntem Milch gefüttert, in verschiedenen Zeitabständen nach CHAMPY fixiert, 24 Stunden nachosmiert und geschnitten. Die erste Serie war schlecht fixiert worden (bekanntlich dringt die CHAMPYSche Flüssigkeit nur sehr schwer ein), doch stimmten die Präparate in Bezug auf die Fettlokalisation in den verschiedenen Darmabschnitten mit denen der zweiten Serie überein, sodass nur die letzte besprochen werden soll.

a) Die Fettphagocytose und -Verarbeitung in der Zelle

Das Fett wird anscheinend nicht im Darmlumen in seine Komponenten, Fettsäure und Glycerin, zerlegt, sondern von den Zellen phagocytiert (Abb. 8). Doch findet offenbar eine erste Verarbeitung des Fettes schon im Darmlumen statt, denn die Milchfetttröpfchen werden im Darmlumen bis auf etwa $3-5 \mu$ zerkleinert¹⁾; (zwar haben die Milchfetttröpfchen in der Milch auch etwa die gleiche Grösse, doch wird offenbar im Darmlumen das Eiweisshäutchen vernichtet, sodass die Tröpfchen zu Tropfen von $10-15 \mu$ zusammenfliessen). Im Anschluss an die Resultate von VERZÁN an Vertebraten hat VONK (1935) die Wirkung des Magensaftes vom Flusskrebs (*Astacus leptodactylus*) und einiger anderen Crustaceen auf Fettsäuren und Fett untersucht. Er fand, dass der Saft im Stande ist, eine gewisse Menge Milchfett und Ölsäure (wahrscheinlich kolloidal) zu lösen. Diese Lösung wird durch oberflächenaktive Stoffe bewirkt. Zu Anfang des Lösungsprozesses sieht man die Tropfen zerfallen und kleiner werden. Derartige Vorgänge dürften also auch durch den Verdauungssaft von *Amphioxus* verursacht werden.

Die Fetttröpfchen sinken allmählich in das Plasma ein und werden niemals von diesem pseudopodienartig umflossen.²⁾ Ob die Ladung der pha-

¹⁾ Weiter scheiden die Zellen noch Sekret mit Labwirkung in das Lumen ab. Die flüssige Milchaufschwemmung wird nämlich sowohl im Coecum wie in den übrigen Darmabschnitten sehr schnell (innerhalb 15-30 Minuten) fest, sodass ein kompakter Milchbrei sich im Darm weiter bewegt und als weisses Kotband das Tier verlässt.

²⁾ Auf den mikroskopischen Präparaten fehlen fast immer die Cilien. Dies ist jedoch ein Fixierungsartefakt, denn die Lebendbeobachtung zeigt, dass die Zellen ihre Cilien nie verlieren.

gocytierten Teilchen, oder der chemische Bau, oder noch andere, bis jetzt unbekannte Faktoren diese anscheinende Erniedrigung der Oberflächenspannung des Plasmas verursachen, ist mir nicht bekannt. Manchmal dürften es die Ladungsverhältnisse sein, wie RIES (1936) bei *Zoobotryon* wahrscheinlich machte, doch dies trifft jedenfalls bei *Amphioxus* nicht zu, wie Phagocytoseversuche mit Tusche zeigen (siehe S. 263).

In den Coecumzellen der Tiere, welche sofort nach der Fütterung fixiert wurden, sind schon viele Fettröpfchen an der Basis konzentriert (Abb. 9). Die Wanderung des Fettes vom Zellapex bis zur Basis

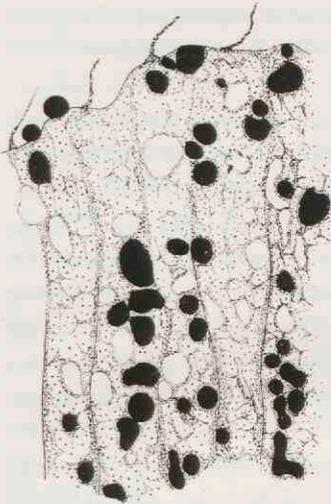


Abb. 8.



Abb. 9.

Abb. 8. — Fettphagocytose. Fettröpfchen im Plasma unregelmässig. 0,5 Stunden nach Fütterung. Champy, 24 Stunden nachosmiert. Vergr. 1200 \times .

Abb. 9. — Schnitt durch das Coecum. Fettphagocytose, 0,5 Stunden nach Anfang der Fütterung. Champy, 24 Stunden nachosmiert. Vergr. 80 \times . Mikrophot.

muss also sehr schnell vor sich gehen (innerhalb 30 Minuten!). Da ausser den basal konzentrierten Fettmassen viele Fettröpfchen regellos im Plasma der ganzen Zelle zerstreut liegen, ist es unwahrscheinlich, dass sie im Plasma in ihre Komponenten zerlegt und etwas weiter wieder zu Neutralfett aufgebaut werden, bis sie endlich zur Zellbasis gelangt sind. Wäre dies der Fall, dann hätten sich Fettröpfchen verschiedenster Grösse, bis zu kleinsten Granula, im Plasma vorfinden müssen. Diese kleinen und kleinsten Tröpfchen treten jedoch nur verhältnismässig selten auf und sind ausserdem auch im Darmlumen zu finden.

Da die Fettkügelchen selbst nur an der Basis der Zelle rund sind, im übrigen Plasma jedoch ellipsenförmig und öfters eingedellt erscheinen

(Abb. 8, 9), liegt die Vermutung nahe, dass sie einer Plasmaperistaltik unterworfen sind, wie dies bei Protozoen von *Bretschneider-Hirsch* (1927) beschrieben worden ist. Dies wird um so wahrscheinlicher, wenn man die kurze Zeit, in welcher die Fettröpfchen die sehr lange Strecke innerhalb der Zelle zurücklegen, in Betracht zieht (Abb. 9).¹⁾ Auch in den andern Darmabschnitten verläuft der Fetttransport in den Zellen zu schnell, um wiederholte Spaltung und Wiederaufbau des Fettes während dieses Transportes wahrscheinlich zu machen.

Während der Phagocytose ändert sich das Grundplasma fast nicht. Nur wird es etwa 0.5-1 Stunde nach der Fütterung etwas mehr von Osmiumsäure imprägniert als beim Hungertier. Besonders nach 12-24 Stunden ist diese diffuse Imprägnierung deutlich; das Plasma erscheint dunkelgrau. Hieraus lässt sich schliessen, dass während der Fettverdauung der Gehalt an Fetten bzw. Lipoiden des Plasmas zunimmt.

Die Mitochondrien imprägnieren sich beim Hungertier nicht oder selten, aber schon nach einer halben Stunde nach Fütterung mit Milch heben sie sich als graue Punkte vom Plasma ab. Die Form ändert sich nicht; (manchmal sieht man auf den Präparaten eine Quellung oder ein Zusammenfließen der Mitochondrien. Dies ist jedoch ein Fixierungsartefakt, denn bei der Lebendbeobachtung war nie eine Quellung bzw. eine Verklumpung verschiedener Mitochondrien festzustellen). 24 Stunden nach Fütterung sind sie sehr deutlich imprägniert, erscheinen aber nur als dunkelbraune Punkte. Sie enthalten demgemäss höchstwahrscheinlich keine Fette, sondern Lipide, bzw. lipoidähnliche Substanzen.

Ob auch die Lipochondrien Fette bzw. Lipide anreichern, war nicht mit Sicherheit festzustellen, denn sie lassen sich nicht oder sehr schlecht nach CHAMPY fixieren. E. RIES hatte (nach mündlicher Mitteilung) bei verschiedenen Zellen eine Lipochondrienfixierung mit stark verdünnter Champyflüssigkeit oder stark verdünntem Formol bekommen. Obgleich ich es bei *Amphioxus* öfters versuchte, versagte diese Methode bei diesem Objekt. Ich konnte nie eine einwandfreie Fixierung der Lipochondrien bekommen). Doch weisen die Ergebnisse von Vitalfärbungsversuchen darauf hin, dass sich der Lipidgehalt der Lipochondrien nach und während der Fettverdauung höchstwahrscheinlich steigert. RIES und SCHÖLZEL (1934) haben bei *Zoobotryon* nachgewiesen, dass sich die Lipochondrien desto schneller und intensiver färben, je mehr Fette bzw. Lipide sie enthalten. Da sich die

¹⁾ Doch sind die typisch unregelmässigen Formen der Fettröpfchen im Plasma auch auf eine andere Weise zu erklären. Es könnte nämlich möglich sein, dass die Oberflächenspannung des Fettes der des Plasmas fast gleich kommt. Auch in diesem Falle würden die unregelmässigen Formen auftreten und würden folglich nichts mit einer etwaigen Plasmaperistaltik zu tun haben. Der schnelle Transport in der Zelle würde jedoch in diesem Falle gar nicht zu verstehen sein.

Darmzellen von *Amphioxus* sehr schwer vital färben (vergl. v. WEEL 1936), muss eine Steigerung der Färbungsintensität, sowie eine schnellere Aufnahme des Farbstoffes, leicht zu sehen sein. Supravitalfärbung, 12 Stunden nach der Fettfütterung, ergab tatsächlich sehr gute Resultate: die Zellen färben sich verhältnismässig schnell, wobei sich die Lipocondrien intensiv färben. Vitalfärbung mit Nilblausulfat deutete auf einen Fett- bzw. Lipoidgehalt, während der Gehalt an Fettsäuren wahrscheinlich grösser war als beim Hungertier, denn die Lipocondrien färbten sich deutlich blau-violett.

Auch die Mitochondrien liessen sich mit basischen Vitalfarbstoffen anfärben. Ich kann mithin die Befunde von RIES und SCHÖLZEL bestätigen.

Die phagocytierten Fettröpfchen werden basal allmählich in ihre Komponenten gespalten. Auf den histologischen Präparaten erscheinen sie hier als äusserst kleine Punkte ($> 0.5 \mu$). Während sie sich apikal in der lebenden Zelle mit Nilblausulfat rötlich färben, tingieren sie sich in der basalen Zone violett. Auch dieses Verhalten weist darauf hin, dass das Fett hauptsächlich basal verdaut wird.

Nach 24 Stunden ist praktisch alles Fett von den Zellen aufgenommen worden. Apikal findet man nur noch Fettröpfchen von 1-5 μ . Basal bilden die Kügelchen keine « kompakte » Masse mehr, d. h. sie sind deutlich von einander isoliert, während sie 6-11 Stunden nach der Fütterung aneinander grenzen und so den Eindruck machen, als sei eine mehr oder weniger einheitliche Fettmasse vorhanden (genaue Betrachtung lehrt jedoch, dass auch dann die Tröpfchen durch ausserordentlich zarte « Plasmalamellen » von einander isoliert sind). Nach 36-48 Stunden ist praktisch alles Fett aus den Zellen verschwunden. Nur basal sind noch einige kleinste Fettröpfchen vorhanden.

Der Zellkern ändert weder seine Gestalt während der Fettverdauung, noch lassen sich Veränderungen in seinem chemischen Bau vermuten. Auch verhält er sich der Vitalfärbung gegenüber immer negativ, sowohl vor als nach der Fütterung.

b) Die Aufnahme des Fettes in den verschiedenen Darmteilen

Der Magen spielt bei der Fettverdauung anscheinend nur eine sehr geringe Rolle. Während der ersten 3-6 Stunden wird sehr wenig Fett phagocytiert, das auch wieder schnell verschwindet. Eine deutliche basale Konzentration des Fettes in den Zellen findet nicht statt. Dagegen ist das Coecum offenbar der Hauptverdauungsort. Schon auf der Grenze: Magen-Coecum werden in den der Mündung zunächst liegenden Teilen grosse Mengen Fett phagocytiert, die allmählich basal konzentriert werden. Auch hier tritt die morphologisch erkennbare Bipolarität des Coecums zu Tage: die lateralen Seiten phagocytieren und konzentrieren viel mehr Fett als

die dorsale und ventrale Seite (Abb. 9). Nur das kraniale, geschlossene Ende nimmt allseitig gleich viel Fett auf.

Die Konzentrierung des Fettes verläuft sehr schnell. Schon 15 Minuten nach der Fütterung ist ein grosser Unterschied mit dem vorhergehenden Stadium (d. h. also gleich nach der Fütterung) festzustellen. Nach etwa 6 Stunden ist sie im Coecum maximal. Zwar kann, wenn das Tier viel Fett eingestrudelt hat, noch immer phagocytiert werden, doch wird jetzt viel weniger aufgenommen. Die am meisten basal gelegenen Fettröpfchen sind deutlich kleiner geworden (an der apikalen Seite der Fettkonzentration sind sie etwa 3-4 μ , basal 0.5 μ und weniger). Nach 24 Stunden ist in den Coecumzellen noch viel Fett vorhanden, doch ist schon ein deutlicher Unterschied zwischen diesem Stadium und dem um die 11. Stunde festzustellen: Die Zellen enthalten erheblich weniger Fettröpfchen. Obgleich praktisch alles Fett jetzt basal liegt, ist die Konzentration nicht mehr so stark. Statt einer mehr oder weniger kompakten Masse liegen die Fettröpfchen jetzt ganz von einander isoliert. Auch ist die Grösse der Tröpfchen beträchtlich geringer geworden.

Der Mitteldarm nimmt im Anfang wenig Fett auf. Erst um die 6. Stunde fängt er damit an und um die 11. Stunde enthalten die Zellen ihr Maximum an Fett. Um diese Zeit ist auch die Konzentration maximal. Nur die Falte, die bis zum Ilio-Colonring verläuft (jedoch wohl ein Fixierungsartefakt ist), hat ausser dem konzentrierten Fett noch Fettröpfchen, welche im Plasma zerstreut liegen. Auch hier ist nach 24 Stunden eine deutliche Herabsetzung des Fettgehaltes festzustellen.

Der Mitteldarm weist keine besondere Polarität auf, wie das Coecum. Da die Nahrungspartikel, in unserem Falle also die Fettröpfchen bzw. Fettmassen (siehe Labwirkung, S. 240), sich in Form einer Spirale durch diese und die folgenden Darmabschnitte weiterbewegen (vergl. S. 233), zeigen die Präparate fast alle eine gewisse « Polarität » d. h. eine Seite des Darmes enthält mehr Fett als die andere. Doch ist die fettreichere Seite des Mitteldarmes bei den Verschiedenen Tieren nicht immer dieselbe, sodass von einer wirklichen Polarität nicht die Rede sein kann.

Der Ilio-Colonring phagocytiert viel mehr Fett als der Mitteldarm, aber weniger als das Coecum. Schon nach 15 Minuten enthalten die Zellen ziemlich viel Fettröpfchen. Nach einer Stunde ist das Fett schon stark konzentriert. Doch wird daneben noch immer phagocytiert (bis zum Stadium von 24 Stunden nach der Fütterung). Auch hier ist eine scheinbare Polarität festzustellen: Dorsal und dorsolateral wird am meisten aufgenommen und konzentriert. Die Konzentration ist hier nach 11 Stunden maximal. Nach 24 Stunden vermindert sich der Fettgehalt, während die Konzentration auch herabgesetzt wird.

Da die Tiere nach der Fettfütterung keine Nahrung mehr bekamen, wurde das Fett stark ausgeätzt. Auf Schnitten sind noch nach 24 Stunden Fettsubstanzen im Ende des Mitteldarmes, Ilio-Colonringes und Enddarmes festzustellen. Dies erklärt das Verhalten, dass 24 Stunden nach der Fütterung im Ilio-Colonring und Enddarm noch phagocytirt werden kann.

Der Enddarm bietet dasselbe Bild wie der Ilio-Colonring dar. Nur enthält er in allen Stadien weniger Fett, während dieses im Anfang des Enddarmes mehr aufgenommen wird als analwärts. Eine Polarität fehlt.

Die intraplasmatische Fettverdauung lässt sich auch durch Extraktversuche nachweisen. Für jeden Versuch wurden die möglichst klein zerstückelten und zerriebenen Coeca von

25 Tieren in 1 ccm Seewasser während 24 Stunden extrahiert und nach Filtrieren 25 ccm gesättigte Tributyrinlösung zugesetzt. [Man schüttelt 8-10 Tropfen Tributyrin mit 400 ccm Wasser während einer Stunde auf der Schüttel-

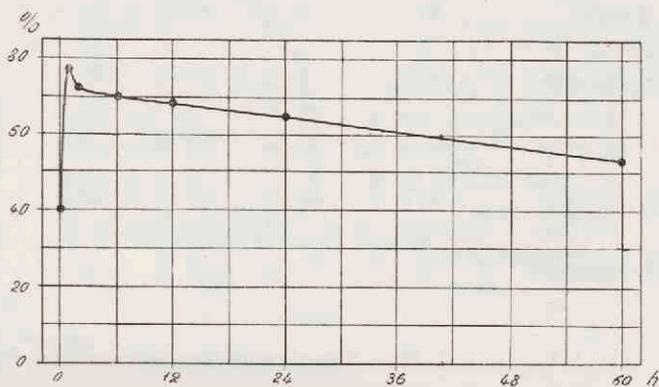


Abb. 10. — Prozentwerte des nach 1-stündiger Einwirkung des Coecum-Extraktes gespaltenen Tributyrins (Ordinate) in Abhängigkeit von der Zeit nach vorausgegangener Fettfütterung (Abszisse). Der erste Abszissenwert (0) bedeutet: Hungertier.

maschine mit mässiger Geschwindigkeit. Nach 15 Minuten wird die Flüssigkeit filtriert, und die ersten und letzten 50 ccm weggeworfen. Zur Erzielung einer Standardkurve für das benutzte Stalagmometer werden Verdünnungen von 90 %, 80 % usw. bis 0 % Tributyrin von der genannten Lösung hergestellt; von diesen wird die Tropfenzahl graphisch dargestellt. Für weiteres siehe MICHAELIS und RONA (1911) und ROMJN (1935)].

Die Resultate (Tabelle 2 und Abb. 10) zeigen, dass beim Hungertier am wenigsten Tributyrin gespalten wird. Eine Stunde nach der Fütterung ist die Spaltung, d. h. der Lipasegehalt, maximal um ganz allmählich wieder zu sinken. Nach 60 Stunden ist der Anfangszustand praktisch wieder erreicht. Die histologischen Präparate zeigen in diesem Stadium dementsprechend kein oder fast kein Fett, während die Zellen in den anderen Stadien viel mehr Fett enthalten. Der Lipasegehalt verläuft also dem Fettgehalt der Zellen parallel, d. h. es wird nur Lipase gebildet, wenn Fett in die Zellen aufgenommen ist, und zwar quantitativ entsprechend der Menge phagocytirten Fettes.

TABELLE 2

| Zeit in Minuten | 30 | 60 | 120 | 180 | |
|--------------------------------------|----------|------|------|------|------------------------|
| Hungertiere . . . | 10 % (?) | 40 % | 50 % | 55 % | gespaltenes Tributyrin |
| 1 Stunde nach Fettfütterung . . . | 72 % | 77 % | 79 % | 80 % | » » |
| 3 Stunden | 70 % | 72 % | 74 % | 75 % | » » |
| 6 Stunden | 67 % | 70 % | 72 % | 73 % | » » |
| 12 Stunden | 65 % | 68 % | 69 % | 70 % | » » |
| 24 Stunden | 62 % | 65 % | 66 % | 67 % | » » |
| 60 Stunden | 50 % | 53 % | 55 % | 57 % | » » |

c) Der Transport des verdauten Fettes

Das Fett wird teilweise höchstwahrscheinlich in Form von seinen Komponenten transportiert (denn in den Blutgefäßen ist es nie als Neutralfett zu erkennen), ¹⁾ teilweise durch Amöbocyten mitgenommen und in den verschiedenen Geweben als Fettröpfchen gespeichert. Gleich nach der Fütterung ist ausser den sogenannten Exkretionsorganen und den zwei medio-lateralen Zelleisten der Hypobranchialrinne kein Fett in den Geweben zu erkennen. Zwar enthält das Rückenmark Fett, aber nicht mehr als das Rückenmark eines Hungertieres.

24 Stunden nach der Fütterung hat der Fettgehalt des Rückenmarkes sich deutlich vermehrt (Abb. 11, 12, 13). Fett wird gespeichert erstens in den sogenannten Exkretionsorganen, die das Fett hauptsächlich an der Basis der Zellen konzentriert haben; die ersten Stadien enthalten jedoch auch viele Tröpfchen apikal. Allerdings ist daneben noch Fett regellos durch das Plasma zerstreut. Zweitens wird in den Nierenkanälchen, den Epithel- und Stützgewebszellen der Kiemensepten, den Hypo- und Epibranchialrinnenzellen (die letzteren enthalten weniger als die erstgenannten) und den Muskel- und Bindegewebszellen Fett gespeichert. Auch werden Fettröpfchen an die Haut-

¹⁾ Nur ein Exemplar hatte wenige kleinste Fettröpfchen im Blut, und zwar an den Blutgefäßwänden.

epithelzellen abgegeben, und zwar meistens in der ventralen Haut zwischen den Metapleuren, während die Haut der letzteren auch beträchtliche Fettmassen enthalten kann. Ein bestimmtes Fettspeicherungsgewebe fehlt also. Weiter fällt auf, dass die gespeicherten Fettmengen augenscheinlich dem aufgenommenen Fette nicht entsprechen, sodass beträchtliche Fettmassen sehr schnell verarbeitet werden müssen, denn eine Fettauscheidung war nicht festzustellen (nur ein Präparat zeigte, dass von den sogenannten Exkretionsorganen eine Zelle zur Kugel abgerundet frei im Atrium lag).

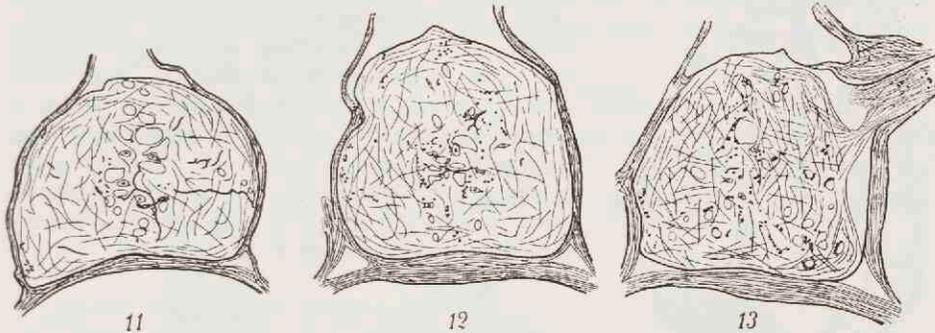


Abb. 11. — Fettspeicherung im Rückenmark., gleich nach der Fütterung.

Abb. 12. — 3 Stunden nach der Fütterung.

Abb. 13. — 24 Stunden nach der Fütterung. Champy. 24 Stunden nachosmiert. Halb schematisch, Vergr. 80 ×.

Dies ist jedoch wahrscheinlich ein beim Fixieren entstandener Fehler und keine Exkretion, sonst müsste dieses Verhalten der « Exkretionsorgane » öfters zu beobachten sein).

Die Kohlehydratverdauung

Zur Untersuchung der Kohlehydratverdauungsprozesse wurden Hungertiere mit roher, gut ausgewaschener Kartoffelstärke, weiter mit käuflichem Stärkemehl und möglichst fein zerkleinerter Mäuseleber (Kontrollpräparate zeigten, dass die Leberzellen sehr viel Glykogen enthielten) zwei Stunden lang gefüttert und in der üblichen Weise (Stufenuntersuchung) fixiert. Die Präparate ergaben, dass in den Darmzellen die Spaltungsprodukte zu Glykogen aufgebaut werden; wir wollen erst die Stärkeverdauung besprechen.

a) Die Stärkeverdauung

Sowohl das käufliche Stärkemehl als rohe Kartoffelstärke werden *extrazellulär* gespalten, denn eine Phagocytose von ganzen oder zerkleinerten Stärkekörnern konnte nicht nachgewiesen werden. Doch werden höchstwahrscheinlich nur die zerquetschten Stärkekörner angegriffen, denn im Darm-

lumen gab es bis zum Anus noch sehr viele unverletzte Körner, welche nach mikroskopischer Untersuchung keinerlei Korrosion aufwiesen. Bekanntlich sind unverletzte Stärkekörner extraplasmatisch nicht oder sehr schwer zu verdauen. Schon gleich nach der Fütterung erscheinen nach Färbung mit Bestschem Karmin sämtliche Zellen der verschiedenen Darmabschnitte aufgefüllt mit kleinen hellroten Glykogenkörnchen (Abb. 15).

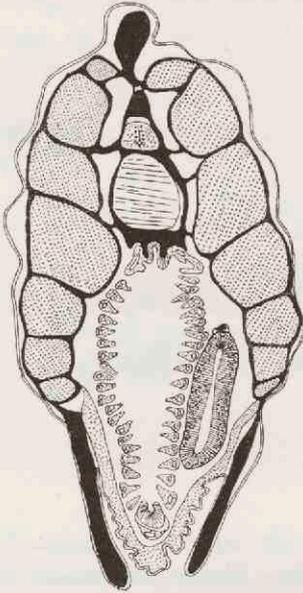


Abb. 14. — Verteilung des Glykogens, 3 Stunden nach Stärkefütterung. Im Coecum noch viel Glykogen. Schwarz: Glykogen. Halb schematisch. Zenker, Karmin nach BEST. Vergr. 20 ×.

Ogleich die fixierten Präparate den Eindruck machen, als konzentrierten die Mitochondrien das Glykogen — denn die Verteilung der Glykogenröpfchen ist der der Mitochondrien sehr ähnlich — zeigt Supravitalfärbung mit Lugolscher Lösung, dass in der lebenden Zelle das Glykogen nicht in Form kleiner Tropfen, sondern *vollkommen diffus* im Plasma verteilt erscheint. Die Glykogenkörner in den fixierten Präparaten stellen offenbar Fixierungsartefakte dar, was bekanntlich öfters vorkommt.

Die Zellen der verschiedenen Abschnitte enthalten jedoch nicht gleichviel Glykogen: Im Coecum und im Ilio-Colonring findet man am meisten. Der Mitteldarm enthält mehr Glykogen als der Magen (dessen Zellen am wenigsten Glykogen aufgebaut haben), jedoch beträchtlich weniger als das Coecum, während die Enddarmzellen beim Ilio-Colonring sehr viel Glykogen enthalten. Analwärts sinkt der Glykogengehalt allmählich. Eine Konzentration an der Zellbasis ist noch nicht zu sehen. Sie tritt erst ungefähr 60 Minuten nach der Fütterung allmählich im Coecum auf, während nach drei Stunden eine ziemlich starke basale Konzentration im Coecum, Mitteldarm (Abb. 15) und Ilio-Colonring festzustellen ist. Doch erscheint sie nicht so ausgesprochen wie die Konzentration des Fettes nach Fettfütterung. Nach Supravitalfärbung mit Lugolscher Lösung erscheint das Glykogen basal als eine etwas dunklere, diffus gefärbte Masse, dunkler braun als apikal.

Nach 24 Stunden enthalten die Zellen praktisch kein Glykogen mehr. Nur dann und wann findet man Zellbezirke, z. B. auf der Grenze Magen-Coecum, die noch verhältnismässig viele rote Körner enthalten.

Vor allem erscheint das Bindegewebe das Reservedepot des Glykogens zu sein (Abb. 14), denn schon gleich nach der Fütterung ist es deutlich ausgesprochener rot gefärbt, als beim Hungertier.

Das Bindegewebe besteht allgemein aus einer weichen Grundsubstanz mit sehr wenig Zellkernen und zahlreichen, zur Stütze dienenden Fasern, die mit der Längsachse des Tieres nicht parallel laufen. An manchen Stellen ist es verhältnismässig massiv, z. B. im Metapleurum, an anderen Stellen, z. B. beim Darm, sehr dünn. Die Myosepten gehen in die fast zellenfreie mediale, um und zwischen Rückenmark und Chorda hindurchziehende Scheide über (die Chordascheide *s. s.* besteht wohl aus faserreicherem, daher stärker färbbarem Bindegewebe). Reine Grundsubstanz erfüllt den sogenannten Dachraum (siehe FRANZ 1927) und die Flossenstrahlen.

Glykogen wird in diffuser Form in der Grundsubstanz des Bindegewebes deponiert. Offenbar haben die Fasern nur Bedeutung als Stütze. Jedenfalls ist eine mikroskopisch nachweisbare Konzentration in oder auf den Fasern nie zu beobachten.

Ausser dem Bindegewebe enthalten das Rückenmark und die Nerven sehr viel Glykogen (Abb. 16), obgleich es hier in grösseren Mengen erst später deponiert wird als im Bindegewebe. Jedoch ist schon eine halbe Stunde nach der Füt-



Abb. 15. — Glykogen im Mitteldarm, 1,5 Stunden nach Anfang der Fütterung mit Mäuseleber. Zenker, BEISSCHES Karmin. Vergr. 100 ×.

Abb. 16. — Glykogenspeicherung in Rückenmarkszellen, Hungertier, sehr wenig Glykogen.

Abb. 17. — 3 Stunden nach Stärkefütterung, viel Glykogen. Zenker, BEISSCHES Karmin. Vergr. 1000 ×.

terung eine bedeutend grössere Menge als beim Hungertier festzustellen. Nach drei Stunden ist offenbar das Maximum dieser Anhäufung erreicht (Abb. 17); jedenfalls kann man keinen Unterschied zwischen diesem und dem Stadium von 24 Stunden nach der Fütterung erkennen. Das Glykogen erscheint in Form grösserer Schollen, die meistens den Zellkernen bzw. den Membranen des Perikaryons dicht aufliegen, und weiterhin in Form mehr oder weniger regelmässiger, kleinerer Tröpfchen, die zwischen den Nervenfasern im Plasma eingebettet sind. Ob das Glykogen im lebenden Tiere hier auch in Schollen- oder Tropfenform vor kommt, konnte ich nicht einwandfrei entscheiden, da es erstens ausserordentlich schwer ist, das Rückenmark beim lebenden Tiere freizupräparieren, und zweitens, weil es zu dick ist, um es bei starker Vergrösserung untersuchen zu können.

Weiter trifft man nach drei Stunden regelmässig ziemlich viel Glykogen im Coelomepithel an. Das Kiemenkorbeepithel enthält weniger. Sehr wenig Glykogen, und durch das ganze Plasma zerstreut, findet man in der Epi- und Hypobranchialrinne (in der letzteren am meisten in den medialen und

mediolateralen Zellenstreifen). Die Kiemensepten enthalten erst nach drei Stunden deutlich, jedoch immerhin sehr wenig Glykogen. Nur die « Rückenseite », d. h. das Epithel, das an das Atrium grenzt, enthält grössere Mengen (öfters diffus, manchmal auch in Körnerform) ebenso wie die « Nierenkanälchen ».

In den Geschlechtsorganen (es kamen hier zufälligerweise nur Ovarien zur Untersuchung) ist nur wenig Glykogen zu erkennen, das hier ausser im Plasma *auch in den Kernen auftreten kann*. Dasselbe ist in den Zellen der Haut zu beobachten. Obgleich es in der Haut nur ganz spärlich auftritt, ist es daselbst innerhalb der Kerne zu sehen. (Ich habe den Eindruck, dass das Glykogen vor allem in den Hautdrüsenzellen auftritt. Vielleicht steht dies mit der Sekretion dieser Zellen im Zusammenhang).

Erstaunlich wenig Glykogen ist in den Muskeln zu erkennen. Erst nach 6 Stunden enthalten sie merklich, wenn auch noch sehr wenig mehr als beim Hungertier. Allgemein ist es diffus verteilt, nur dann und wann treten auch hier vereinzelte Glykogenkörner auf.

Auch die sogenannten Exkretionsorgane enthalten fast gar kein Glykogen. Erst nach 24 Stunden ist eine zarte apikale diffuse Rotfärbung des Plasmas zu erkennen. Auch hier ist es nicht an besondere Zellstrukturen gebunden.

b) Fütterung mit Mäuseleber

Die Verdauung von zerriebener Leber ermöglicht uns zwei Prozesse gleichzeitig und nebeneinander zu studieren, nämlich den der Glykogen- und den der Eiweissverdauung. Letztere wird jedoch erst im Abschnitt über Phagocytose und Eiweissverdauung besprochen werden (Siehe S. 252).

Der Darminhalt erscheint nach Leberfütterung als ein ziemlich homogenes Gemisch von Eiweiss (Plasma) und Glykogentröpfchen. Aus den Versuchen über Phagocytose geht hervor, dass es zwar höchstwahrscheinlich neben dieser eine extraplasmatische Verdauung gibt, aber diese ist nicht ausreichend für die ganze Eiweissverdauung. Kleine Eiweissflocken, welche Glykogen enthalten, werden von den Zellen phagocytirt. Das Glykogen kann demnach ohne Spaltung in das Plasma gelangen. Folglich werden die Zellen jetzt also höchstwahrscheinlich schneller Glykogen enthalten als nach Stärkefütterung, wo die Stärke extraplasmatisch verdaut werden muss, ehe in den Zellen Glykogen aufgebaut werden kann. Dies ist in der Tat der Fall. Die verschiedenen Aufnahme- und Transportbilder sind denen nach Stärkefütterung ganz ähnlich, nur wird das Glykogen viel schneller und in viel grösseren Mengen aufgenommen und gespeichert (Abb. 15). Die Enzymversuche haben jedoch gezeigt, dass Kohlehydrate im Darm-lumen gespalten werden. Es ist daher sehr gut möglich, dass neben der

Phagocytose Glykogen auch extraplasmatisch gespalten wird, um in den Darmzellen wieder zu Glykogen aufgebaut zu werden (vergleiche die Stärkeverdauung).

Nach 24 Stunden enthalten sämtliche Zellen der Darmabschnitte noch viel Glykogen. Auch die Muskeln lassen deutlich mehr Glykogen erkennen als nach Stärkekütterung, ebenso die Kiemensepten (besonders die « Rückenseiten »).

Nach 48 Stunden zeigen die Coecumzellen einen deutlichen Unterschied zu denen des obengenannten Stadiums. An Stelle des gewöhnlichen Bildes von kleinen Glykogenkörnern zeigen sie wenige, aber grosse, unregelmässige Klumpen, während die anderen Darmabschnitte (ausgenommen der Enddarm, welcher auch grosse Schollen aufweist) das normale, feinkörnige Aussehen behalten.

Neben den Kiemensepten enthalten die Ovarien viel Glykogen. Deutlich ist zu sehen, dass ausser dem Plasma auch die Kerne Glykogen speichern, welches nicht im Nukleolus, sondern *im Kerngerüst* in Form von 1-3 verhältnismässig grossen Glykogen tropfen erscheint. (Ob das Glykogen in der lebenden Zelle tröpfchenartig gespeichert wird, kann ich nicht entscheiden, denn es ist wegen der Dottermengen sehr schwer, die Eizellen mit stärkerer Vergrösserung zu untersuchen. Es dürfte jedoch wahrscheinlich diffus verbreitet sein, wie dies bei manchen Tieren gefunden worden ist. (Vergleiche z. B. RIES und v. WEEL 1934).

Besonders die ganz jungen Eizellen speichern Glykogen im Kerngerüst, während die älteren es viel mehr im Plasma aufbewahren. Es ist also eine deutliche Verschiebung des relativen Glykogengehaltes zu beobachten. Die jungen Eizellen mit relativ grosser Kernmasse haben im Kern viel, im Plasma relativ wenig Glykogen; die Eizellen mit verhältnismässig kleiner Kernmasse enthalten im Kern wenig, dagegen im Plasma viel Glykogen. Ob dies auf einer Verschiebung der allgemeinen Stoffwechsellätigkeit dieser zwei Zellkomponenten beruht, muss näher untersucht werden.

Die « Nierenwülste » enthalten nach 48 Stunden diffus verteiltes Glykogen. Eine besondere Speicherung oder Verarbeitung ist jedoch nicht festzustellen.

Nach 60-70 Stunden sind alle Darmzellen praktisch leer. Auch in den übrigen Organen und Geweben, ausser dem Bindegewebe und dem Rückenmark, ist wenig oder gar kein Glykogen mehr nachzuweisen.

Die Spaltung der Kohlehydrate lässt sich mit Darmextrakten verhältnismässig gut analysieren. Mit Jod-Jodkali ist nach 24 Stunden keine Stärke (1 ccm Extrakt von 30 Tieren und 1 ccm einer 0.5 % igen Stärkelösung) mehr nachzuweisen, während sich die Lösung nach 3-5 Stunden mit Jod-Jodkali dunkel blau färbt. Folglich enthält der Darmextrakt Amylase.

Mit der TROMMERSCHEN Reaktion wie mit FEHLINGSCHER Lösung kann man dann einen reduzierenden Zucker nachweisen (gewöhnlich ist dies schon nach 12 Stunden möglich).

Wenn man eine 2 % ige Maltoselösung mit Darmextrakt (von jeder Lösung 1 ccm) nach 24 Stunden der MOORESCHEN Probe unterwirft, fällt sie positiv aus ¹⁾. Dies könnte auf Glukose hinweisen. Die BARFOEDSche Reaktion ²⁾ fiel nicht immer einwandfrei positiv aus; demnach konnte auf Glukosebildung, trotz des positiven Ausfalls der MOORESCHEN Probe nicht geschlossen werden.

Eine Spaltung von Rohrzucker war nicht nachzuweisen. Folglich enthält der Darmextrakt keine Saccharase.

Zellulose wurde nur sehr schwer angegriffen. Doch war nach 24 Stunden ein Unterschied festzustellen zwischen pflanzlichen Epidermiszellen (benutzt wurde die ausgetrocknete Epidermis einer Zwiebel), die der Wirkung des Extraktes unterworfen waren und denjenigen, die als Kontrollpräparat benutzt wurden. Dagegen wurde Filtrierpapier und Watte nicht verdaut. Hieraus lässt sich schliessen, dass vielleicht eine Zellulase oder Lichenase von den Darmzellen in sehr geringen Mengen, wenn überhaupt, ausgeschieden wird.

Phagocytose und Eiweissverdauung

a) Phagocytose von Kohle-, bzw. Melaninpartikeln

Um die Frage zu lösen, ob überhaupt bei *Amphioxus* Phagocytose vorkommt, wurden Tiere nach einem Aufenthalt in einer Tuscheaufschwemmung untersucht. Da Tusche sich bekanntlich zu einem geringen Teil in Wasser löst (Tusche wie Karmin diffundiert in 10 % ige Gelatine, vergleiche KRIJGSMAN 1928), müssen die Resultate immer mit grosser Vorsicht bewertet werden. Es ergab sich, dass vital wie nach Fixierung in den Darmzellen keine oder fast keine Tuschepartikel aufzufinden waren. Auch chemisch reine Kohlepartikel (fein zerriebenes Norit) wurden von den Darmzellen nicht aufgenommen. Hieraus ist zu schliessen, dass diese Zellen le-

1) Hierzu wird die filtrierte, farblose (!) Lösung mit starkem Alkali gekocht. Es tritt eine dunkle Färbung (gelb bis braun) auf; ausserdem ein ausgesprochener Karamellgeruch, der sich beim vorsichtigen Ansäuern verstärkt.

2) 66g Kupferazetat + 10 ccm Eisessig werden in destilliertem Wasser gelöst und das Ganze auf 1 l aufgefüllt. Von diesem Reagens wird ein wenig zum Kochen erhitzt, zur kochenden Flüssigkeit wird tropfenweis die Extraktlösung hinzugefügt. Es entsteht bei Anwesenheit von Glukose ein roter Niederschlag von Kupferoxydul. Das Reagens soll immer frisch bereitet sein, denn alte Lösungen werden auch durch Disaccharide reduziert!

diglich auf taktilen Reizen hin nicht phagocytieren, im Gegensatz zu *Zoobotryon*, wie RIES neuerdings feststellte (1936).

Da *Hydra* und *Limnaea* dasselbe Verhalten unverwertbaren und unverdaulichen Substanzen gegenüber zeigen (R. BEUTLER 1924, O. PECZENIK 1925) und Tuschepartikel nur zusammen mit Eiweiss phagocytieren, wurde in Wasser gelöstes Eiweiss mit Norit oder Tintendrüsensekret von *Sepia* unter ständigem Rühren durch Kochen ausgeflockt (vergleiche PECZENIK 1925). Die Hungertiere verweilten dann eine halbe bis eine Stunde in diesem sedimentierten Eiweissbrei und strudelten die kleinen Flocken hemmungslos ein. Besonders Norit ist für Phagocytoseversuche geeignet, denn es besteht aus Teilchen von ungleicher Grösse und bietet dadurch den Zellen die Gelegenheit, auch relativ grosse Partikel zu phagocytieren.

Alle Zellen des Darmkanals phagocytierten nunmehr bereitwillig, doch auch hier ist ein Unterschied zwischen den verschiedenen Darmteilen festzustellen (siehe weiter unten).

Die kleinen, Kohlepartikel oder Melaninkörner enthaltenden Eiweissflocken werden durch den spiraligen Wirbel im Darmlumen (siehe S. 233), wahrscheinlich auch durch extraplasmatische Vorverdauung (vergleiche S. 260) zerkleinert. Sie werden sodann phagocytiert, wobei sich die Struktur der Zellen in keiner Weise ändert. Auch vitalfärberisch zeigen die Zellen gegenüber denjenigen bei Hungertieren keine wesentlichen Veränderungen.

Die Eiweissflocken legen sich den Zellen innig an, worauf sie allmählich in das Plasma einsinken. Ein pseudopodienartiges Umgreifen der Flocken, wie es für Phagocytose öfters behauptet worden ist, findet nach Beobachtung im Leben und an fixierten Präparaten, nicht statt. Auch die Aufnahme grösserer Flocken durch verschiedene Zellen, wie RIES (1936) das in jüngster Zeit bei *Zoobotryon* beschrieb, oder die Bildung eines Syncytiums durch die Phagocyten war nicht festzustellen. Jede Zelle phagocytiert für sich, ist also an eine gewisse Grösse des zu phagocytierenden Partikels gebunden.

Die Eiweisschollen sind anfangs ganz vom Plasma umgeben. Allmählich werden sie basalwärts befördert, wobei sich schon sehr bald eine kleine Vakuole um die phagocytierten Partikel bildet (Abb. 18). Je weiter die Scholle basalwärts geschoben wird, desto kleiner wird sie, um schliesslich bis auf den unverdaulichen Rest, in unserem Falle also die Norit- bzw. die Melaninkörner, zu verschwinden. Auch die Vakuole ist dann nicht mehr zu sehen. Die Kohlepartikel liegen ganz vom Plasma umschlossen. Sie werden allmählich an der Basis der Zelle konzentriert und dann den Amöbocyten zum Abtransport übergeben (siehe S. 255).

Auch Partikel, welche mikroskopisch nicht erkennbar Eiweiss adsorbieren haben, werden in gleicher Weise phagocytiert und weiter verdaut. Aus den negativen Versuchen mit reinem Norit lässt sich mit Sicherheit

schliessen, dass die Partikel Eiweiss in genügender Menge adsorbiert haben müssen, sonst wären sie nicht phagocytirt worden. Neben taktilen Reiz müssen also gewisse «Geschmackstoffe», d. h. wahrscheinlich chemische Reize, vorhanden sein, um die Phagocytose auszulösen¹⁾. In diesem Verhalten ähnelt *Amphioxus Hydra*, *Limnaea*, u. A.

Auch im Studium der Phagocytose und Eiweissverdauung stellte es sich heraus, dass das Coecum der Hauptsitz der Verdauung ist. Eine Stunde nach der Fütterung hat das Coecum, vor allem in der ersten Strecke (d. h. etwa die proximale Hälfte), viel Kohlepartikel phagocytirt, und zwar ventral und lateral am meisten. Nach drei Stunden hat die Konzentrierung der

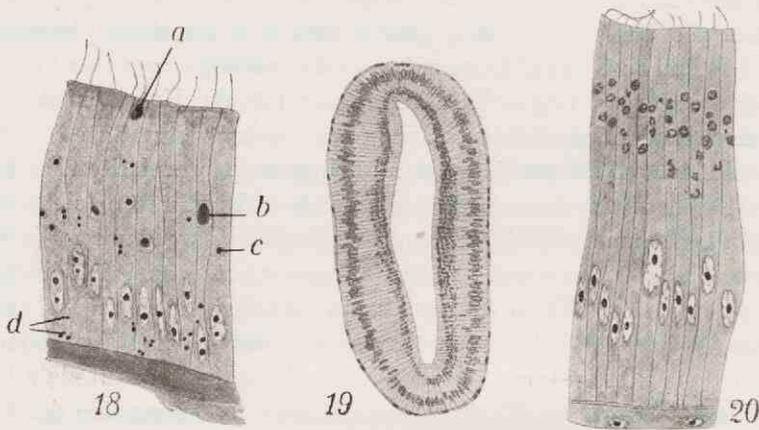


Abb. 18. — Phagocytose von Eiweiss und Norit im Enddarm. *a*: Eben phagocytirte Eiweisscholle mit Kohlepartikeln; *b* und *c*: Eiweisscholle und Kohlepartikel in einer Verdauungsvakuole; *d*: Kohlepartikel nackt im basalen Plasma, Champy, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000 ×.

Abb. 19. — Coecum. Phagocytose von Spermien usw. von *Strongylocentrotus liooidus*. 2 Stunden nach Anfang der Fütterung. Kerne nur apikal. Zenker, FRULGEN. Vergr. 80 ×.

Abb. 20. — Phagocytose von Spermien usw. von *Strongylocentrotus liooidus*. Allmähliche Auflösung der Kerne. Zenker, Toluidinblau. Vergr. 800 ×.

Partikel an der Basis der Zellen stark zugenommen, während distalwärts die Phagocytose sich ausbreitet. Nach 12-15 Stunden haben alle Zellen des Coecums sehr viel Kohlepartikel aufgenommen und basal konzentriert, während auch der Unterschied zwischen lateral, dorsal und ventral im Coecum allmählich verschwindet. Zwar enthalten die lateralen Zellen mehr Partikel als die ventralen und dorsalen, doch sind sie auch viel grösser und vermögen deshalb auch mehr aufzunehmen.

Der Magen nimmt an der Phagocytose praktisch nicht teil. Nur nach drei und 12 Stunden sind vereinzelt Körner an der Basis der Zellen zu

¹⁾ Die elektrische Ladung der Teilchen spielt bei *Amphioxus* offenbar keine grosse Rolle, denn Tusche (negativ geladen) und *Sepiatinte* (positiv geladen, vergleiche RIES 1936) werden ohne Eiweisszusatz nicht phagocytirt.

beobachten. Der Mitteldarm dagegen phagocytiert viel ausgiebiger und zwar nimmt der Gehalt an unverdaulichen Partikeln analwärts mehr und mehr zu. Die Präparate machen den Eindruck, als ob die Partikel spiralig weitergeschoben werden (vergl. S. 233). Gleich hinten dem Magen wird hauptsächlich dorsal und dorso-lateral phagocytiert, beim Ilio-Colonring dagegen überwiegend basal und baso-lateral. Doch legen die Partikel keinen festen Weg zurück, denn manche Tiere lassen im Anfang des Mitteldarmes eine ventrale maximale Phagocytose erkennen. Dementsprechend phagocytiert die dorsale Hälfte beim Ilio-Colonring dann maximal. Eine morphologisch mehr oder weniger erkennbare Spiralfalte im Mitteldarm, welche m. E. durch Schrumpfungen während der Fixierung und weiteren Behandlung öfters vorgetäuscht wird (vergl. die Befunde von v. WIJHE), existiert also, auch nach dem physiologischen Verhalten, nicht.

Nach 12-15 Stunden enthalten die Mitteldarmzellen deutlich weniger Partikel als nach drei Stunden. Der Ilio-Colonring, der anfänglich weniger phagocytiert, enthält nach drei Stunden bereits beträchtlich mehr Partikel als der Mitteldarm. Im Anfang wird offenbar über die ganze Oberfläche gleichmässig phagocytiert, doch nach 12 Stunden weisen die Präparate eine deutliche ventrale maximale Speicherung der Partikel auf, welche stark basal konzentriert in den Zellen erscheint. Weiter analwärts wird immer weniger aufgenommen. Gleichmässig verteilt erscheinen kleine Partikel in den Zellen des Enddarmes, welche nach 12 Stunden ziemlich stark basal konzentriert sind. Es bedarf jedoch längerer Zeit (24-36 Stunden, öfters noch mehr), um die Kohlepartikel völlig aus dem Darmlumen verschwinden zu lassen.

Eine « Darmzellenexkretion » der phagocytierten, unverdaulichen Partikel findet nicht statt. Die Kohle-, bzw. Melaninpartikel werden von Amöbocyten, welche sich zwischen die Muskel- und Bindegewebshülle und die Darmzellen einschieben, aufgenommen. Die beladenen Zellen wandern jetzt in die Blutbahn (Abb. 23) oder das Coelom und sammeln sich allmählich im Bindegewebe, welches zwischen der ventralen Muskulatur des Atriums und der Haut liegt, an (Abb. 21). Die Partikel werden in die Hautzellen abgesetzt, aber auch die Bindegewebszellen vermögen die unverdaulichen Partikel aufzunehmen (Abb. 22). Später verschwinden sie jedoch aus diesen Zellen und sind nunmehr nur in den Hautzellen aufzufinden. Diese Zellen haben wahrscheinlich eine exkretorische Funktion, denn meistens enthalten sie kleine, blaugelbe Körnchen (Abb. 21), welche nach PIETSCHMANN (1933) harnstoffähnliche Natur aufweisen. Eine Exkretion konnte ich nicht finden, doch weist in verschiedenen Präparaten die Lage der Exkretkörnchen und Kohlepartikel auf solch eine Exkretion. Die Möglichkeit bleibt jedoch offen, dass die Epithelzellen sich mit Exkreten beladen und sich dann aus dem Zellverband lösen und so abgestossen

werden. Doch ist dies nicht sehr wahrscheinlich, denn sonst würden sich doch sicher sogenannte « embryonale » Zellen in der Haut auffinden lassen, welche die Verluste wieder kompensieren, und solche habe ich bei erwachsenen Tieren, auch nach eingehender Prüfung der Präparate, nicht beobachtet.

Neben dem ventralen Hautepithel sind offenbar auch die Haut der Metapleuren und das Atriumepithel exkretorisch tätig, denn auch hier lassen sich Exkretkörner und Kohlepartikel nachweisen. Die Zellen weisen alle dieselbe Struktur auf: ganz schwach-wabiges Plasma mit kleinen Vakuolen, welche manchmal im Zellapex zu grösseren Vakuolen zusammenfliessen (Abb. 21). Doch auch das laterale und dorsale Hautepithel,

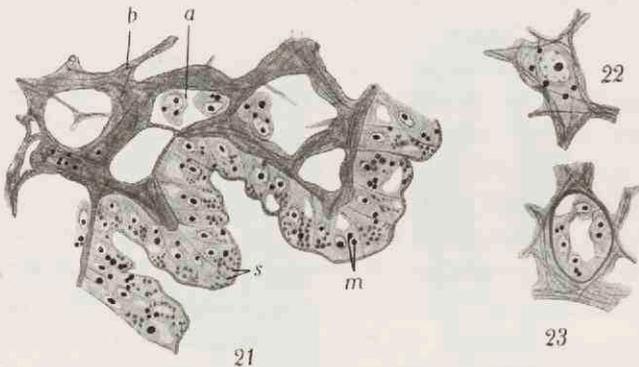


Abb. 21. — Melaninpartikel im exkretorisch funktionierenden Gewebe. Hautepithel zwischen den Metapleuren. *a*: Amoebocyten. *b*: Bindegewebe. *m*: Melaninkörner. *s*: Exkretionsgranula. Champy, ungefärbt. Vergr. 600 ×.

Abb. 22. — Bindegewebszelle mit Melaninkörnchen.

Abb. 23. — Coelomkanälchen mit Amoebocyten.

in welchem sich histologisch keine Andeutung einer exkretorischen Tätigkeit findet, vermag unverdauliche Teilchen aufzunehmen. Hier werden die Partikel jedoch nicht apikal angereichert, sondern liegen meistens basal im Plasma. Die Zellen enthalten weiter fast nie mehr als 2-3 Kohlepartikel. Ob diese später wieder nach den sekretorisch tä-

tigen Zellen transportiert werden, konnte ich nicht nachweisen. Dies wird vermutlich der Fall sein, denn ein massenhaftes Ausstossen der Epithelzellen ist m. E. kaum möglich (und auch nicht festzustellen); auch ein « Ersatzfeld » fehlt hier vollkommen.

b) Phagozytose von Zellen männlicher Gonaden eines Seeigels

Die Versuchstiere verweilten 2,5 Stunden in einer Aufschwemmung von fein zerstückelten Gonaden von *Strongylocentrotus lividus*, in welcher Zeit sie dauernd die Ernährungssubstanzen einstrudelten. Tiere, welche gleich nach der Fütterung fixiert wurden, zeigten nur im Coecum eine ausgesprochene Phagozytose (Abb. 19), während die Zellen des Mitteldarmes und des Ilio-Colonringes wenig phagozytiert haben.

In den Magen­zellen sind nur spurenweis aufgenommene Kerne zu erkennen, während der Enddarm gar nichts phago­cytiert hat. Die phago­cytierten Kerne (welche nach der FEULGENSchen Reaktion am deutlichsten zu erkennen sind) sinken langsam tiefer in die Zelle ein, während die violettrote Farbe in den nach FEULGEN gefärbten Präparaten, allmählich nach rosa-rot und gelb-rot umschlägt. Auch verlieren sie ihre feine Struktur, indem sich das Chromatin offenbar zu grösseren Klumpen konzentriert. Die Kerne erscheinen bald eingedellt (Abb. 20) und verlieren allmählich ihre Membran. Das Chromatin hat sich jetzt in mehr oder weniger grossen Mengen zusammengeballt und liegt anscheinend nackt im Plasma (Abb. 20). Doch ergeben manche Präparate, dass sie in einem kleinen Raum liegen, welcher wohl der Ernährungs­vakuole entspricht. In diesem Stadium sind die Chromatinreste, welche jetzt blass-rosa erscheinen, etwa bis zur Mitte der Zelle, bzw. bis zur « Kernregion » zu finden. In der Zellbasis ist jedoch niemals Chromatin nachzuweisen. Eine « Chromatin­exkretion » durch die Darmzellen, wie sie bei verschiedenen Tieren nachgewiesen worden ist (z. B. *Limulus*, SCHLOTTKE 1935, *Planarien*, WILLIER, HYMANs and RIFENBURGH 1925, SCHLOTTKE 1933), konnte nicht festgestellt werden. Nur zeigten zwei Tiere aus der Serie (4 Stunden und 12 Stunden nach Fütterung) ein zartes, nach FEULGEN violett-rot gefärbtes Gerinnsel im Darmlumen. Doch wird man dieses kaum auf « Zellexkrete » zurückführen können, denn erstens war im ersten Tier (4 Stunden nach Fütterung fixiert) noch ziemlich viel Chromatin in den Zellen nachzuweisen (siehe weiter unten), und zweitens konnte nie eine Speicherung des Chromatins zu « Exkretschollen » beobachtet werden. Weiter ist das Chromatin in den Zellen blass-rosa, während das Gerinnsel deutlich violett-rot gefärbt war. Da auch unverdauliche Kohle- und Melaninpartikel nicht von den Zellen ausgeschieden werden (vergl. S. 255), kann man die Schlussfolgerung ziehen, dass das Chromatin in der Zelle völlig verdaut wird, jedenfalls mikrochemisch nicht mehr nachzuweisen ist.

Die Chromatinverdauung dauert augenscheinlich über 12 Stunden, denn 12 Stunden nach der Fütterung ist in den Coecumzellen noch ein wenig Chromatin zu erkennen.

Nach 3 Stunden sind auch in den Enddarmzellen spärlich phago­cytierte Kerne nachzuweisen. Daneben sind 4 Stunden nach Fütterung auch strukturlose Chromatinmassen zu erkennen. Dasselbe ist in den Ilio-Colonringzellen zu sehen, während in den Mitteldarmzellen 12 Stunden nach der Fütterung auch manche, anscheinend soeben phago­cytierte strukturlose Chromatinmassen nachzuweisen sind. Wahrscheinlich sind diese « Chromatintropfen » eben phago­cytiertes « Gerinnsel ». Nach 24 Stunden enthalten die Coecumzellen nur noch ganz wenig Chromatin, ebenso Magen-, Mitteldarm- und Ilio-Colonringzellen, während die Enddarmzellen noch

ziemlich viel Chromatinklumpen aufweisen, welche jedoch wahrscheinlich schon in Spaltung begriffen sind, denn sie werden nach FEULGEN nur noch blass-rosa gefärbt. Nach 36 Stunden ist in keinem Darmabschnitt mehr phagocytirtes Chromatin zu erkennen.

c) Phagocytose von Blutkörperchen

Tiere wurden 1,5-2 Stunden mit Blut von *Crenilabrus pavo* gefüttert. Im Darmlumen sind die Blutkörperchen wahrscheinlich einer sehr schnellen Hämolyse unterworfen. Dabei bleiben auch die Kerne nicht erhalten und sind denn auch nur schwer aufzufinden. Doch sind im Darmlumen zwischen den Plasmaresten immer Chromatinflocken und-tropfen zu erkennen.

Gleich nach der Fütterung enthält das Coecum Plasmamassen und Chromatin. Am Anfang des Coecums ist eine deutliche Phagocytose wahrzunehmen, welche distalwärts abnimmt. Der Magen hat fast nichts aufgenommen. Mitteldarm und Ilio-Colonring haben nur wenig Chromatin gespeichert, während der Enddarm nur in seinem Anfang Phagocytose aufweist. Nach 12 Stunden enthalten Coecum-, Magen-, Mitteldarm- und Ilio-Colonringzellen nur ganz wenig Chromatin, welches sehr blass gefärbt ist. Der Enddarm enthält jedoch deutlich mehr als im Anfang. Nach 24-30 Stunden erscheinen alle Zellen praktisch leer.

d) Die Phagocytose in den „Nierenwülsten“

Diese eigenartigen Organe enthalten in ihren Zellen bei frisch gefangenen Tieren öfters formlose, bräunlich-grüne Einschlüsse, welche nach einigen Tagen Hungern vollkommen verschwinden. Lässt man nun solch ein Tier Tusche aufnehmen, so lassen sich in diesen Zellen Tuschekörner nachweisen. Die Tusche kann nicht durch den Darm, die Blutbahn usw. gegangen sein, denn die Darmzellen nehmen, wie wir schon sahen (vergl. S. 252), keine oder fast keine Tusche auf. Höchstwahrscheinlich werden also die Zellen die Tuschepartikel aus dem Atriumwasser phagocytirt haben. Um diese Phagocytose einwandfrei festzustellen, wurde versucht in Wasser unlösliche Substanzen in den Zellen nachzuweisen. Es stellte sich heraus, dass Tiere, welche mit Blutkörperchen gefüttert wurden, manchmal in den « Nierenwulstzellen » kleinste Chromatinpartikel enthalten. Doch war die Phagocytose am schönsten bei Tieren, welche mit Kohle- oder Melaninkörnern und Eiweiss gefüttert worden waren, nachzuweisen. Bei Tieren, welche gleich nach der Fütterung fixiert wurden, findet man in diesen Zellen manchmal sehr viele Körner, welche in der ganzen Zelle verbreitet liegen (Abb. 24). Obgleich ich die Präparate genau daraufhin un-

tersucht habe, war es mir nicht möglich, mit Kohlepartikeln beladene Amoebocyten in der Nähe der Organe aufzufinden, sodass die Möglichkeit, dass alle Partikel etwa durch Transport in diese Zellen gelangen, als ausgeschlossen zu betrachten ist. Als einzige andere Möglichkeit bleibt dann wohl die Phagocytose aus dem Atriumwasser übrig. Diese Auffassung wird gestützt durch den Befund, dass drei Stunden nach der Fütterung eine starke basale Anreicherung der phagocytierten Partikel auftritt (Abb. 25).

Ganz allmählich verschwinden jetzt die unverdaulichen Teilchen. Ob sie von den Zellen in das Atrium ausgeschieden werden, oder ob diese Zellen durch Amoebocyten von den phagocytierten Partikeln befreit werden, habe ich nicht einwandfrei entscheiden können. Wahrscheinlich ist beides möglich, denn etwa nach 6 Stunden finden sich in der Nähe dieser Organe

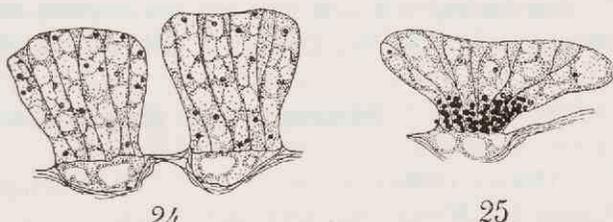


Abb. 24. — « *Nierenwülste* ». Gleich nach der Fütterung fixiert. Phagocytierte Kohlepartikel zerstreut im Plasma. Champy, ungefärbt. Vergr. 800×.

Abb. 25. — « *Nierenwülste* ». 3 Stunden nach Fütterung fixiert. Phagocytierte Melaninkörnchen basal angereichert. Champy, ungefärbt. Vergr. 900×.

viele Amoebocyten, welche mit Partikeln beladen sind, während in manchen Präparaten Bilder zu sehen sind, die an die Möglichkeit einer aktiven Entleerung der Zellen zu denken erlauben (manche Partikel treten nämlich wieder apikal in der Zelle auf).

e) Enzymversuche

Die Extrakte wurden in der üblichen Weise hergestellt. Wegen der kleinen Extraktmengen (durchschnittlich wurde aus 30 Tieren 1 ccm Extrakt gewonnen) konnte eine eingehende Prüfung über die Art der verschiedenen Enzyme nicht angestellt werden, sodass folgende Date nur einen ganz oberflächlichen Eindruck von der Enzymwirkung geben können:

I. **Spr itblaufibrin** wurde in alkalischem Extrakt (pH = 8.2) innerhalb 24 Stunden nicht angegriffen (die Extrakte sind alle aus dem Coecum hergestellt). Angesäuertes Extrakt (pH 5-6) ergab nach 24 Stunden eine Lösung des Fibrins. Die Lösung war deutlich leicht blau gefärbt.

II. **Catgut** wurde nach 24 Stunden ein wenig angegriffen (mikroskopische Kontrolle). Überzeugend war dies jedoch nicht. In reinem Seewasser war ein solches Verhalten des Substrates nicht festzustellen.

III. 10 % ige **GELATINE** wurde innerhalb von 12 Stunden deutlich verdaut. Nach 3 Stunden waren schon viele Leuzinkugeln zu erkennen.

IV. 1 ccm konzentrierter KASEINLÖSUNG in doppelkohlensäurem Natron (2 %) und 1 ccm. Extrakt ergab folgendes: Nach drei Stunden waren viele Tyrosinkristalle zu sehen. Aus diesen zwei letzten Versuchen geht hervor, dass sich Aminosäuren gebildet haben, dass also das Eiweiss gespalten wird.

Zwar findet wahrscheinlich in geringem Ausmasse extraplasmatische Verdauung statt (denn sonst wäre es nicht zu verstehen, wie das Chromatingerinsel (s. S. 257) im Darm entsteht, während andererseits grosse Eiweissflocken zerkleinert werden und das Eiweisshäutchen der Milchfettkügelchen aufgelöst wird), doch dürften die meisten Enzyme intraplasmatisch arbeiten, was sich aus der Phagocytose ergibt. Wie weit die extraplasmatische Spaltung geht, war nicht zu entscheiden.

Fütterung mit Eisenpräparaten

HIRSCH (1924) hat in seiner Arbeit über den Weg des resorbierten Eisens bei *Murex trunculus* nachgewiesen, dass die Resorption des Eisensaccharats nicht als reine Diffusion zu betrachten ist, sondern dass die Zellen sich dem Eisen gegenüber aktiv verhalten. Es liegt also eine « echte Resorption » im Sinne JORDANS (1929) vor. Zuerst tritt das Eisen diffus in Plasma verteilt auf, dann wird es « zur chemischen Verarbeitung » in Flüssigkeitshöfen konzentriert, um schliesslich « nackt » in Form kleiner Körnchen im Plasma zu liegen. (Dieses letzte Stadium würde dem letzten Stadium der Phagocytose ähnlich sein, d. h. die Eisenkörnchen würden mit den unverwertbaren Resten der phagocytierten Partikel übereinstimmen. Siehe für weiteres HIRSCH 1926).

Dieses Verhalten ist dem der Vitalfärbung mit sauren Farbstoffen sehr ähnlich, und in jüngster Zeit hat KEDROWSKY (1935) in den Fibrocyten einer Kultur von Hühnchenherzgewebe nachgewiesen, dass sie Eisen wie basische Vitalfarbstoffe speichern. Weiter haben RIES und SCHÖLZEL (1934) Eisen in den Epithelzellen der Sprossenenden von *Zoobotryon* nachgewiesen, welches sicher nicht auf aus dem Darm transportiertes Eisen zurückzuführen ist, sondern von den Zellen aus dem Seewasser aufgenommen wurde. Man darf also nicht mehr ohne Weiteres nur auf Grund des Vorhandenseins von Eisen in den Zellen auf eine Resorption schliessen. Ebenso wenig darf man ohne Kritik bei Benützung von Eisensaccharat, auf eine « Kolloidpermeation » (HIRSCH) schliessen, denn beim eventuellen Vorhandensein von extrazellulären zuckerspaltenden Enzymen ist die Wahrscheinlichkeit gross, dass das Eisensaccharat mehr oder weniger weitgehend im Darmlumen gespalten wird. Andererseits steht fest, dass viele Organismen Eisensaccharat als einen nicht verwertbaren Stoff behandeln, es entweder gar nicht oder entsprechend der Verteilung saurer Vitalfarbstoffe deponie-

ren; sodass ein negativer Ausfall kein Beweis für das Fehlen von Resorptionsvermögen ist.

Obgleich Eisensaccharat in Seewasser beträchtlich ausflockt, haben RIES und SCHÖLZEL (1934) bei *Zoobotryon* nachgewiesen, dass es noch genügend in Lösung bleibt, um, wenn es überhaupt aufgenommen wird, in den Zellen nachgewiesen werden zu können. Es stellte sich heraus, dass man in den Darmzellen von *Amphioxus* selbst nach einem 72-96 stündigen Aufenthalt in pro Tag 2-3 × gewechselter Lösung gar kein oder hier und da höchstens Spuren von Eisen (und dann immer in Form kleinster Körnchen) nachweisen kann. Auch nach Fütterung mit Eisenchlorid (einem sehr giftigen Stoffe) wird kein Eisen in den Darmzellen aufgenommen.

Es wäre noch einzuwenden, dass das Eisensaccharat oder Eisenchlorid in so geringen Mengen aufgenommen wird, dass das Eisen in den Darmzellen nicht zu erkennen ist. Dies ist m. E. nicht der Fall, denn weder in den Bindegewebszellen noch in den anderen speicherungsfähigen Geweben kann man Eisen nachweisen.

Ergebnisse

Amphioxus hat eine dreifache Nahrungswahl. Mit Cirren und Velum wählt er aus dem « Nahrungsregen » nur die kleinsten Partikel in der Weise, dass zu grosse Partikel oder Partikelanhäufungen von den Cirren abgewiesen (Siebwirkung) oder mit einem kräftigen Ruck fortgeschleudert werden. Auch das Velum kann den Eintritt zu grosser Partikeln verweigern, indem es sich ruckartig und sehr schnell apikal umstülpt, wobei eine Wasserströmung erzeugt wird, welche das grosse Partikel mitschleppt. Die Cirren sind dann weit geöffnet, die Cilienbewegung hört auf, sodass das Partikel ungehindert « ausgehustet » werden kann. Die Cirren schliessen sich dann einige Zeit lang, in welcher die Cilien nicht schlagen, sodass die Gefahr, dass das Partikel wieder durch die von den Cilien erzeugte Strömung zurückgeschleppt wird, beseitigt wird. Neben einem auf taktilen Reizen beruhenden Wahlvermögen besitzt das Velum jedoch auch noch ein chemisches Wahlvermögen, denn nach Reizung z. B. mit schwacher Essigsäure oder Eisensaccharat tritt derselbe Reflex auf. Die Cirren reagieren offenbar nicht auf chemischen Reize (vergl. S. 230).

Viele der eingedrungenen Nahrungspartikel werden von Schleim, welcher vom Munddach, Epi- und Endostyl (Epi- und Hypobranchialrinne) secretiert wird, zu grossen Strängen zusammengeklebt, welche entweder von der Strömung losgerissen und weitergetragen, oder von der Cilienbewegung der Epi- und Hypobranchialrinne kaudalwärts befördert werden. Die Cilien von der Hypobranchialrinne bewegen also die Partikel nicht erst zu dem Peripharyngealband, wie es bei *Asymmetron lucayanum* (ANDREWS

1893) beobachtet und bei den *Ascidien* behauptet wurde, sondern direkt in der Richtung des Darmes.

Die Partikel, welche nicht gleich im Anfang zusammengeklebt wurden und daher der Gefahr ausgesetzt sind, zwischen den Kiemenspalten hindurch zu entwischen und nicht in den eigentlichen Verdauungskanal zu gelangen, werden von einer komplizierten Cilienbewegung der Kiemenspalten an diesem Entwischen gehindert und zu der dorsalen und ventralen Wimperinne geführt. Verhältnismässig wenig Partikel verlassen durch die Kiemenspalten den Atmungsraum, und diese werden dann höchstwahrscheinlich noch grösstenteils von besonderen Organen phagocytiert (vergl. S. 267).

Im Darne werden die Partikel nicht durch Darmperistaltik, sondern nur durch die Cilien in einer Spiralbahn weitergeschoben. Dies ist vor allem im Mitteldarm, Ilio-Colonring und dem Anfang des Enddarmes festzustellen. Auf den Schnitten erkennt man deutlich, dass nicht alle Zellen gleich stark phagocytieren, sondern dass die Zone mit maximaler Speicherung in einer Spirallinie von vorn bis hinten über den Darm zieht. Diese Spiralzone ist nicht bei jedem Tier dieselbe, sondern « dreht sich bei den verschiedenen Tieren um ihre Längsachse », sodass z. B. bei einem Tier die Zone der maximalen Speicherung dorsal im Mitteldarm anfängt, bei einem zweiten lateral, bei einem dritten basal. Eine besondere Falte im Mitteldarm oder Ilio-Colonring war beim lebenden Tiere nicht zu erkennen. Sie tritt anscheinend bei fixierten Tieren öfters auf und ist daher wohl als Fixierungsartefakt zu betrachten.

Die spirale Drehung ist beim lebenden Tiere sehr gut im Coecum zu verfolgen. Auch hier war ein bestimmter Weg, welchem die Partikel folgen, nicht zu erkennen. Bei dieser Bewegung werden die Partikel zu ziemlich kompakten Massen zusammengeklebt. Auf der Grenze zwischen Magen und Mitteldarm, sofort hinter der Mündung des Coecums, hat die Darmmuskulatur eine sphincterähnliche Funktion, welche besonders beim Hungertier deutlich zutage tritt. Der Magen wird hier fast ganz zusammengedrückt, sodass nur wenig Partikel in den Mitteldarm gelangen. Die meisten werden von der Cilienbewegung in das Coecum geschoben, bis dieses prall gefüllt ist. Erst dann erschlaffen die Muskeln und die Partikel werden jetzt ohne weiteres in den Mitteldarm befördert.

Aus den verschiedenen Stufenuntersuchungen ergibt sich, dass sich die verschiedenen Darmabschnitte prinzipiell nicht von einander unterscheiden. Sie vermögen alle Enzyme auszuschcheiden, sie vermögen alle Fettröpfchen, Eiweissflocke, kleine Zellen und Norit sowie Melaninkörnchen, welche Eiweiss adsorbiert haben, zu phagocytieren. Doch lässt sich neben der anatomischen Einteilung des Darmtraktes auch eine physiologische feststellen: das Coecum dürfte der Hauptsitz der Verdauung sein.

In allen Fällen lässt sich erkennen, dass das Coecum sehr schnell mit der Verdauung, sei sie extra- oder intraplasmatisch, anfängt und wohl am meisten Partikel aufzunehmen imstande ist. Der Magen dagegen spielt offenbar nur eine sehr untergeordnete Rolle in der Verdauung. Er vermag zu phagocytieren (aber nur im hinteren Ende); ebenso vermögen die Magen zellen Glykogen aufzubauen, aber auch nur in sehr geringem Masse.

Eine wichtige Rolle spielt der Mitteldarm. Der Ilio-Colonring beteiligt sich noch mehr an der Verdauung. Doch werden beide Teile durch das Coecum bei weitem übertroffen.

Etwas weniger als der Mitteldarm, aber mehr als der Magen, beteiligt sich der Enddarm an der Verdauung. Hier ist festzustellen, dass die Fähigkeit zum Phagocytieren analwärts abnimmt. Doch sind nach Fütterung mit Melaninpartikeln und Eiweiss bis in den letzten Enddarmzellen aufgenommene Körnchen zu erkennen.

Eine letzte Nahrungswahl ist bei den Darmzellen festzustellen. Tuschel sowie reines Norit oder Tintensekret von *Sepia* werden von den Darmzellen niemals aufgenommen (nur äusserst selten habe ich nach reiner « Tuschefütterung » in ganz wenigen Zellen eine geringe Speicherung beobachten können). Hodenzellen von *Strongylocentrotus* wurden ohne weiteres in grossen Mengen, besonders vom Coecum, phagocytiert, ebenso die Eiweissmassen von hämolysierten Blutkörperchen und weiter Fettröpfchen. Norit- und Melaninkörnchen wurden nur dann phagocytiert, wenn sie mit Eiweiss gekocht worden waren, also wohl Eiweiss adsorbiert haben. Es fragt sich, ob sich aus diesen verschiedenen Versuchsergebnissen Schlüsse auf die Faktoren, welche die Phagocytose beeinflussen oder bestimmen, ziehen lassen. Aus den Versuchen von RIES (1936) an *Zoobotryon* stellte sich heraus, dass hier wahrscheinlich die negative Ladung der Partikel der Hauptfaktor ist. Bei *Amphioxus* scheint dies jedoch nicht der Fall zu sein. Zwar sind, wie aus Versuchen von LILLIE (1912), SCHULEMANN (1917), HÖBER (1926) u. a. hervorgeht, Spermatozoiden, MilCHFETTKÜGELCHEN und Blutkörperchen (also lauter Substanzen, welche reichlich phagocytiert werden) negativ geladen, doch dasselbe gilt auch für Tuschepartikel, welche praktisch nicht aufgenommen werden. Melaninpartikel, welche nach RIES (1936) wahrscheinlich Schutzkolloide besitzen und positiv geladen sind (Sepiatinte flockt oberhalb pH 9.5 aus), werden auch nicht phagocytiert. Nur wenn sie einen Eiweissmantel tragen, werden sie gierig von den Zellen aufgenommen. Hieraus lässt sich schliessen, dass bei *Amphioxus* die elektrische Ladung der Partikel jedenfalls keine Hauptrolle beim Phagocytoseprozess spielt. Vielleicht bedingen hier « chemische » Reize die Aufnahme durch eine Änderung der Oberflächenspannung.

Aus diesen Versuchen lässt sich jedoch nicht schliessen, welche Faktoren hier die bestimmenden sind. Im Darne sind es jedenfalls andere als bei den besonderen Organen, welche in das Atrium ragen, und welche sehr gut Tusch zu speichern vermögen.

Die Phagocytose von Eiweiss (Kerne, hämolysierte Blutkörperchen usw.) und Fettröpfchen lässt das übliche Bild erkennen: Die soeben phagocytierten (eiweisshaltigen) Partikel liegen nackt im apikalen Plasma. Allmählich bilden sich um sie herum kleine Nahrungsvakuolen, in welche höchstwahrscheinlich die Enzyme ausgeschieden werden. Jedoch fehlt eine Konzentrierung des phagocytierten Materials vollkommen. Jedes Partikel wird für sich in einer eigenen Vakuole verdaut. Auch fehlt bei *Amphioxus* eine Anhäufung von Eiweisskugeln, welche als Reserveeiweiss betrachtet werden muss, wie dies z. B. bei Planarien festgestellt worden ist. Alles Eiweiss wird verdaut, und da es kein Eiweissdepot gibt, dürften die Spaltungsprodukte eine Zeit lang im Blute zirkulieren, bis schliesslich ausgeschieden wird, was nicht benutzt werden konnte (dies geschieht wahrscheinlich besonders durch die Nephridialkanälchen, denn nach reichlicher Eiweissfütterung weisen die Kanälchenzellen eine erhöhte Aktivität auf. Vergleiche für die mikroskopisch sichtbaren Exkretionsprozesse v. WEEL 1936).

Die Fettkügelchen bleiben immer nackt im Plasma liegen und wandern basalwärts, wo sie sich allmählich verkleinern (wohl unter Bildung von Fettsäuren und Glyzerin), um schliesslich völlig zu verschwinden. Neben dieser totalen Verdauung intraplasmatischer Natur werden höchstwahrscheinlich auch kleine Fettröpfchen von Amöbocyten aus den Darmzellen aufgenommen um weiter transportiert zu werden.

Aus den Phagocytoseversuchen ist zu schliessen, dass es (jedenfalls für die mikroskopisch sichtbare Verdauung) in der Darmzelle zwei Abschnitte gibt, welche beide völlig je auf einen besonderen Verdauungsmodus spezialisiert sind: Die apikale Zellhälfte verdaut anscheinend nur Eiweiss, das basale Drittel (basal vom Kerne) nur Fett. Jedenfalls sind in der basalen Hälfte nie Kerne, Chromatinreste, Eiweissflocke und dergleichen mikroskopisch aufzufinden, während in der apikalen Zellhälfte nie Fettsäuren zu erkennen sind (nach Vitalfärbung mit Nilblausulfat). So ist hier eine scharfe Sonderung in der Zelle in zwei Verdauungsgebiete festzustellen.

Während Eiweiss und Fett überwiegend intraplasmatisch verdaut werden (eine extraplasmatische Vorverdauung ist wahrscheinlich, denn grössere Eiweissflocke und Fettröpfchen werden zerkleinert, und da es keine Peristaltik gibt, ist mechanische Zerkleinerung wohl auszuschliessen), werden Kohlehydrate ausschliesslich extraplasmatisch gespalten. Ob Glykogen phagocytiert werden kann, oder nur zusammen mit Eiweiss (Leberbrei, vergl.

S. 250), während reines Glykogen extraplasmatisch verdaut wird, konnte ich nicht entscheiden). Die Spaltungsprodukte werden in den Darmzellen zu Glykogen aufgebaut. Da es sich herausstellte, dass das Glykogen in der lebenden Zelle diffus verteilt ist, ist es unmöglich festzustellen, ob es auch für die Glykogensynthese einen besonderen Zellabschnitt gibt. Zwar weisen die fixierten Zellen apikal kleine Glykogenkörner auf, in der Mitte grössere, basal wieder kleine, doch ist es m. E. unzulässig, hieraus zu schliessen, dass apikal Glykogen synthetisiert und in der Mitte konzentriert wird; denn erstens ist die Tropfenform ein Fixierungsartefakt und zweitens war in der lebenden Zelle irgend eine Glykogenkonzentrierung nicht aufzufinden. Ob das Glykogen als solches an die Blutgefässe abgegeben, oder ob es von den Zellen wieder gespalten wird, konnte ich nicht einwandfrei entscheiden. Für die erste Auffassung spricht die Tatsache, dass das Blut in den Gefässen der fixierten Präparate nach Kohlehydratfütterung, gefärbt mit Besr'schem Karmin, eine dunkelrote Farbe annimmt. Doch muss man seine Schlüsse auf Grund von dieser Färbemethode sehr vorsichtig ziehen, denn es kommt öfters vor, dass neben Glykogen andere Zuckerarten sich rot färben.

Als Reservedepots der verdauten Nahrung lassen sich bei *Amphioxus* nur solche für Glykogen auffinden. Dies wird in (mikroskopisch nachweisbar) beträchtlichen Mengen im Bindegewebe, und zwar vor allem in der Grundsubstanz, vollkommen diffus aufgespeichert. Weiter lässt sich Glykogen in grösseren Mengen im Rückenmark, zwischen den Neurofibrillen, und in verschiedenen Kernen (z. B. des Ovars, des Hautepithels der Metapleuren, der ventralen Bauchhaut und gelegentlich in den Kernen der Nervenzellen und der Schwanzhaut) feststellen. Das Glykogen erscheint im letzten Fall nicht im Nukleolus, sondern ist in den « Netzknoten » des Liniengerüsts konzentriert. Doch tritt diese Kernspeicherung in mikroskopisch erkennbaren Mengen erst nach ausgiebiger Kohlehydrat- bzw. Glykogenfütterung auf; sie ist bei frisch gefangenen Tieren nie zu beobachten und hat demnach wahrscheinlich in dieser Konzentration keinen biologischen Wert.

Für Eiweiss lassen sich, wie gesagt, keine Reservedepots auffinden. Ebenso fehlen für Fette bestimmte fettspeicherungs-fähige Gewebe. Doch lassen sich nach Fettfütterung bestimmte Zellen nachweisen, welche kleine Fettkügelchen enthalten. Erstens ist im Rückenmark ein gesteigerter Fettgehalt zu beobachten. Weiter transportieren die Amöbocyten Fetttropfchen, vor allem zu dem ventralen Bauchepithel und dem hauptsächlich an der Innenseite gelegenen Hautepithel der Metapleuren. Weiter kann das Atriumepithel Fett enthalten, während dann und wann kleinste Fetttropfchen in den Zellen der Haut, welche die Aussenseite der Metapleuren bekleidet, anzutreffen sind. Doch entspricht dieses gespeicherte

Fett den Mengen, welche phagocytirt worden sind, bei weitem nicht. Da die Zellen der Metapleuren (besonders die, welche das Hautepithel der Innenseite bilden), der ventralen Bauchhaut und des Atriumepithels exkretorisch wirksam sein können, also verschiedene Substanzen aufzuspeichern vermögen, ist das Vorfinden des von den Amoebocyten abgegebenen Fettes vielleicht auf diese Speichercapazität zurückzuführen. Eine Exkretion des gespeicherten Fettes konnte nicht beobachtet werden.

Die unverdaulichen phagocytirten Partikel, wie Norit- und Melaninkörnchen, werden nicht von den Darmzellen in das Darmlumen ausgeschieden, wie es bei Pantopoden, Planarien usw. (SCHLOTTKE 1933-1935) beobachtet wurde, sondern sie werden von den Amoebocyten aufgenommen, welche sie zu den exkretorisch tätigen Geweben transportieren und dort an die Zellen abgeben. Vorübergehend vermögen Bindegewebszellen die Teilchen aufzuspeichern. Nach einigen Stunden sind sie jedoch wieder leer, haben also ihren Inhalt wieder abgegeben.

Als exkretorisch tätige Gewebe sind die ventrale Bauchhaut, die Haut der Metapleuren (vor allem die der Innenseite) und die Haut des Atriums anzusehen, während das Bindegewebe der Geschlechtsorgane gleichfalls befähigt ist Exkrete (Harnstoff, unverdauliche Partikel) aufzuspeichern. Obgleich hier keine eigentliche Exkretion vorliegt, entledigt das Tier sich der hier angehäuften Exkrete in der Zeit, in welcher die Geschlechtsprodukte abgelegt werden, denn die Bindegewebshülle zerreißt nicht nur, sondern grosse Fetzen des Bindegewebes werden wahrscheinlich bei der Ablage abgestossen. Ein « leeres » Ovar enthält demnach deutlich weniger Bindegewebe (und Exkrete) als ein « gefülltes »; das gleiche gilt für die Testes.

Obgleich ich eine Exkretabgabe der exkretorisch tätigen Zellen nicht feststellen konnte, wird eine solche höchstwahrscheinlich doch stattfinden. Hierfür spricht erstens die Lage der auszustossenden Partikel und Harnstoffkügelchen in der Zelle, denn sie liegen meistens apikal angehäuften. In einigen Fällen habe ich gesehen, dass sie nur durch einen äusserst zarten Plasmasaum von der Aussenwelt abgeschlossen waren. Zweitens spricht für eine Exkretion die Tatsache, dass ein « Ersatzfeld » fehlt. Ein solches müsste ja die Lücken in der Haut, welche beim Ausstossen der ganzen « Exkretionszellen » entstehen würden, mit neuen « embryonalen » Zellen füllen. Ein Ausstossen von ganzen Zellen aus dem Zellverband konnte denn auch niemals beobachtet werden.

Ausser dem Darm gibt es noch besondere Organe, welche die Fähigkeit zum Phagocytieren besitzen. Es sind dies die sogenannten « besonderen Exkretionsorgane » oder « Nierenwülste », welche aus der ventralen Atrialhaut entspringen und besonders dicht in der Medianlinie angehäuften auftreten. Sie bestehen aus ziemlich grossen, kolbenartigen Zellen, zwischen

denen die sogenannten Stützzellen liegen. Sie unterscheiden sich von den Darmzellen, ausser durch ihre Gestalt, durch ihre viel grössere Phagocytosebereitschaft, denn sie vermögen auch reine Tusche zu speichern. Daneben vermögen sie Fettröpfchen, Norit- und Melaninkörnchen (verbunden mit Eiweiss) sowie Chromatinflocken zu phagocytieren, die sie dem Atmungswasser entnehmen.

Welche Bedeutung müssen wir diesen kleinen Organen zuschreiben? Bei frisch gefangenen Tieren kann man öfters in den Zellen ausser kleinen Körnchen, auf welche sich bis jetzt die Annahme ihrer exkretorischen Funktion stützte, grössere unregelmässige, grüne und bräunlich-grüne, ohne Zweifel paraplastische Einschlüsse beobachten ¹⁾.

Wenn die Tiere 24-48 Stunden in reinem Seewasser isoliert werden, sind sämtliche Zellen vollkommen leer. Da der ventrale Atrialboden nicht flach ausgespannt ist, sondern eine Rinne bildet, und da die Organe am meisten in der Nähe des Porus abdominalis vorkommen, wird die Strömung des Atmungswassers die mitgeschleppten Partikel, welche in das Atrium gelangen, mit grosser Wahrscheinlichkeit mit den Zellen dieser Organe in Berührung bringen. Wenn die Partikel unbeweglich sind, wird die Möglichkeit zu einer Phagocytose grösser. Sind sie dagegen beweglich, wie z. B. Spermatozoiden, dann ist die Möglichkeit einer Phagocytose sehr gering. Dies ist aus den Versuchen mit Eiweissfütterung und Fütterung mit Spermien sehr gut zu ersehen: Fütterung mit Norit- oder Melaninkörnchen und Eiweiss, sowie mit Blutkörperchen ergaben eine deutliche Phagocytose. Wurde mit Spermien gefüttert, dann war äusserst selten phagocytirtes Chromatin in den Zellen nachzuweisen. Diese merkwürdigen Organe dienen also wahrscheinlich zur Phagocytose von Partikeln, welche trotz der komplizierten Wirkung der Cilien der Kiemen spangen den Kiemenkorb und somit den Verdauungskanal verlassen haben und demnach der Gefahr ausgesetzt sind, für die Verdauung verloren zu gehen. Sie stellen mithin eine letzte Sicherung für die grösstmögliche Ausnutzung der Nahrungspartikel dar. Dies ist mit dem Bau von *Amphioxus* und der Lebensweise als Strudler vollkommen im Einklang. Zwar lebt *Amphioxus* in einem ständigen «Futterregen», doch wird dieser «Regen», besonders im klaren Mittelmeerwasser, nicht sehr viel ausnutzbare Nahrung enthalten. Weiter kommen die eingestrudelten Partikel nicht gleich in den Verdauungstrakt, sondern müssen zuerst den Kiemenkorb passieren. Trotz den sehr komplizierten Schutzvorrichtungen gegen Verlust (Schleimabsonderung, Cilienbewegung der Kiemenbögen) würde der

¹⁾ Solche unregelmässige Einschlüsse stellte u. a. VONK (1924) bei den phagocytierenden Zellen von *Ostrea* fest. Nach seiner Ansicht sind es phagocytirte Nahrungsmassen, welcher Auffassung ich mich für die «Nierenwulstzellen» anschliessen möchte.

Verlust an Nahrungspartikeln verhältnismässig gross sein. Er wird jedoch von diesem zweiten, ausserhalb des Verdauungskanals liegenden Phagocytosesystem kompensiert, da hier die « entwischten » Nahrungspartikel phagocytiert und verdaut werden.

Eine Exkretion der unverdaulichen Partikel in den « Nierenwulstzellen » habe ich nicht feststellen können. Unwahrscheinlich ist eine solche nicht, denn manchmal sind nach einiger Zeit wieder Partikel in der apikalen Zone dieser Zellen zu sehen. Die meisten unverdaulichen Teilchen bleiben jedoch basal lokalisiert und werden höchstwahrscheinlich von Amöbocyten aufgenommen (denn 1-3 Stunden nach dem Anfang der Phagocytose sind Amöbocyten, welche mit Partikeln beladen sind, ganz in der Nähe dieser Organe aufzufinden) und zu den exkretorisch tätigen Geweben transportiert.

Literatur

1893. Andrews, E. A. — An undescribed Acrasiate: *Asymmetron lucayanum*. *Stud. Biol. Lab. Hopkins Univ. Vol. 5.*
1932. Bauer, H. — Die Feulgensche Nuklealfärbung in ihrer Anwendung auf cytologische Untersuchungen. *Z. Zellf. Bd. 15.*
1924. Beutler, R. — Experimentelle Untersuchungen über die Verdauung bei Hydra. *Z. vergl. Physiol. Bd. 1.*
1927. ——— — Die Wasserstoffionenkonzentration im Magen der Hydra. *Ibidem. Bd. 6.*
1927. Brand, Th. Frh. v. — Stoffbestand und Ernährung einiger Polychäten und anderer mariner Würmer. *Ibidem. Bd. 5.*
1927. Bretschneider, L. und Hirsch, G. C. — Nahrungsaufnahme, intraplasmatische Verdauung und Ausscheidung bei *Balantidium giganteum*. *Ibidem. Bd. 6.*
1900. Burchardt, F. — Beiträge zur Kenntnis des *Amphioxus lanceolatus*. *Jen. Z. Nat. wiss. Bd. 34.*
1898. Delage-Hérouard — *Traité de Zoologie concrète. VIII. Les Procordés. Paris.*
1927. Franz, V. — Morphologie der Akranier. *Z. ges. Anat. Abt. III. Ergebn. d. Anat. u. Entw. Bd. 27.*
1927. Funk, G. — Die Algenvegetation des Golfs von Neapel. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli. Bd. 7.*
1931. Gicklhorn, J. — Elektive Vitalfräbungen. *Ergebn. Biol. Bd. 7.*
1931. ——— — Entwicklung und gegenwärtiger Stand einiger Probleme und Ziele der Vitalfärbung. *Ergebn. Physiol. Bd. 31.*
1841. Goodsir, J. — Anatomy of *Amphioxus lanceolatus*. *Trans. Roy. Soc. Edinb. Vol. 15.*
1841. Goodsir, J. — Ueber den *Amphioxus lanceolatus*. *Froriep's neue Notizen. Bd. 19.*

1898. Hammar, J. A. — Zur Kenntniss der Leberentwicklung bei Amphioxus. *Anat. Anz. Bd. 14.*
1884. Hatschek, B. — Mittheilungen über Amphioxus. *ibidem Bd. 7.*
1888. ——— — Über den Schichtenbau von Amphioxus. *Anat. Anz. Bd. 3.*
1929. Hertwig, G. — Allgemeine mikroskopische Anatomie und Organisation der lebendigen Masse. In: W. v. Möllendorff: *Handb. d. mikr. Anat. d. Menschen. Bd. 1.*
1898. Hesse, R. — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. VI. Die Sehorgane des Amphioxus. *Tüb. Zool. Arb. Bd. 2.*
1914. Hirsch, G. Chr. — Zur Kritik der Seidenpeptonmethode und der intracellulären Protease. *Hoppe-Seyler's Z. physiol. Chem. Bd. 91.*
1915. ——— — Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden. *Diss.*
1924. ——— — Der Weg des resorbierten Eisens und des phagocytierten Karmins bei *Murex trunculus*. *Z. vergl. Physiol. Bd. 2.*
1926. ——— — Probleme der intraplasmatischen Verdauung. Ihre Beziehungen zur Resorption, Diffusion, Nahrungsaufnahme, Darmbau und Nahrungswahl bei den Metazoen. *Ibidem. Bd. 3.*
1928. Hirsch, G. C. und Jacobs, W. — Der Arbeitsrhythmus der Mitteldarmdrüse von *Astacus leptodactylus*. *Ibidem. Bd. 8.*
1926. Höber, R. — Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. *Leipzig.*
1927. ——— — Der Stoffaustausch zwischen Protoplast und Umgebung. *Bethe's Handb. d. norm. u. path. Physiol. Bd. 1.*
1933. Hörstadius, Sv. — Einige Untersuchungen über die Eiweissverdauung bei Gastropoden. *Biol. Zentrbl. Bd. 53.*
1904. Jordan, H. J. — Die physiologische Morphologie der Verdauungsorgane bei Aphrodite aculeata. *Z. wiss. Zool. Bd. 77.*
1907. ——— — Der gegenwärtige Stand der Frage nach Eiweissverdauung bei niederen Tieren. *Biol. Zentrbl. Bd. 27.*
1913. ——— — Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere. I. Ernährung. *Jena.*
1918. ——— — Phagocytose und Resorption bei *Helix pomatia*. *Arch. Néerl. Physiol. etc. Bd. 2.*
1929. ——— — Allgemeine vergleichende Physiologie der Tiere. *Berlin u. Leipzig.*
1930. ——— — Vergleichend Physiologisches über Resorption. *Bethe's Handb. d. norm. u. path. Physiol. Bd. 4.*
1921. Jordan, H. J. und Begemann, H. — Über die Bedeutung des Darmes von *Helix pomatia*. *Zool. Jahrb. Abt. f. Zool. u. Physiol. Bd. 38.*
1926. Jordan, H. J. und Hirsch, G. Chr. — Einige vergleichend-physiologische Probleme der Verdauung bei Metazoen. *Bethe's Handb. d. norm. u. path. Physiol. Bd. 3.*
1933. Kedrowsky, B. — Speicherungsstudien an der Bindegewebszelle der weissen Maus. I. Speicherung von negativ geladenen Farbstoffen. *Z. Zellf. Bd. 17.*
1935. ——— — Eisenspeicherung in den embryonalen Fibrozyten aus einer Hühnchenherzkultur. *Arch. exp. Zellf. Bd. 17.*
1932. Kolthoff, J. M. — Säuren-Basen-Indikatoren.

1928. Krijgsman, B. J. — Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen bei *Hælix pomatia*. II. Sekretion, Resorption und Phagocytose. *Z. vergl. Physiol.* Bd. 8.
1932. ——— — Neuere Ansichten über die Permeabilität von nichtlebenden und lebenden Membranen. *Ergebn. Biol.* Bd. 9.
1876. Langerhans, P. — Zur Anatomie des *Amphioxus lanceolatus*. *Arch. mikr. Anat.* Bd. 12.
1928. Lehmann, G. — Die Wasserstoffionenmessung.
1858. Leuckart, R. und Pagenstecher, A. — Untersuchungen über niedere Seethiere. I. *Amphioxus*. *Müller's Arch. f. Anat. Physiol.* Bd. 11.
1933. Lim, Robert K. S. — Observations on the mechanism of the inhibition of gastric functions by fat. *Quart. Journ. Exp. Physiol.* Vol. 23.
1933. Makarov, P. — Über die Morphologie der Eiseneinschlüsse in der Zelle. *Z. Zellf.* Bd. 19.
1924. Lönnberg, E.; Favaro, G.; Mozejko, B. und Rauther, M. Einleitendes, Leptocardii und Cyclostomi: *Bronn's Tierreiches* Bd. 6, 1 Abt. 1.
1933. Maljatzkaja, M. I. — Über die Speichervorgänge von Vitalfarbstoffen in der Darmwand. *Ibidem.* Bd. 18.
1922. Michaelis, L. — Die Wasserstoffionenkonzentration. I. *Monogr. Phys. d. Pflanzen u. d. Tiere.*
1918. Möllendorff, W. v. — Zur Morphologie der vitalen Granulafärbung. *Arch. mikr. Anat.* Bd. 90.
1925. ——— — Beiträge zur Kenntnis der Stoffwanderungen bei wachsenden Organismen. IV. Die Einschaltung des Farbstofftransports in die Resorption bei Tieren verschiedenen Lebensalters. *Z. Zellf.* Bd. 2.
1913. Mozejko, B. — Mikrochemische Mitteilungen. X. Karminfütterung des *Amphioxus* usw. *Z. wiss. Mikr.* Bd. 30.
1844. Müller, J. — Über den Bau und die Lebenserscheinungen des *Branchiostoma lubricum* Costa (*Amphioxus lanc.* Yarrel). *Leipzig.*
1873. Müller, W. — Über die Hypobranchialrinne der Tunikaten und deren Vorhandensein bei *Amphioxus* und den Cyclostomen. *Jen. Z. Med. u. Nat. wiss.* Bd. 7.
1926. Naef, A. — Notizen zur Morphologie und Stammesgeschichte der Wirbeltiere. XII. Zur Deutung des Kopfendes von *Amphioxus lanceolatus* und der Chordaten überhaupt. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli.* Bd. 7.
1933. Nath, V. — Microchemical tests for fats, lipoids and vacuoles with special reference to oogenesis. *Quart. Journ. micr. Sci.* Vol. 76.
1920. Nirenstein, E. — Über das Wesen der Vitalfärbung. *Pflüg. Arch.* Bd. 179.
1927. ——— — Die Nahrungsaufnahme bei Protozoen. *Bethe's Handb. norm. u. path. Physiol.* Bd. 3.
1927. ——— — Die Verdauungsvorgänge bei Protozoen. *Ibidem.* Bd. 3.
1933. Noll, A. — Probleme der Histophysiologie. *Ergebn. Physiol.* Bd. 15.
1926. Oomen, H. A. P. C. — Verdauungsphysiologische Studien an Holothuriern. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli.* Bd. 7.
1914. Orton, J. H. — On a hermaphrodite specimen of *Amphioxus*, with notes on experiments in rearing *Amphioxus*. *Plymouth Journ. mar. biol. Ass.* Vol. 10.

1925. Pecezenik, O. — Über intracelluläre Eiweissverdauung in der Mitteldarmdrüse von *Limnaea*. *Z. vergl. Physiol.* Bd. 2.
1933. Pietschmann, V. — Acrania. *Kükenthals Handb. d. Zool.* Bd. 6.
1845. Quatrefages, M. A. de — Mémoire sur le système nerveux et sur l'histologie du Branchiostome ou Amphioxus. *Ann. Sci. nat. Zool. Série III. Tome 4.*
1936. Ries, E. — Fütterungsversuche bei Zoobotryon (Bryozoa) *Z. vergl. Physiol.* Bd. 23.
1936. Ries, E. und v. Weel P. B. — Die Eibildung der Kleiderlaus, untersucht an lebenden, vital gefärbten und fixierten Präparaten. *Z. Zellf.* Bd. 21.
1876. Rolph, W. — Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. *Morph. Jahrb.* Bd. 2.
1935. Romijn, C. — Die Verdauungs-Enzyme bei einigen Cephalopoden. *Arch. Néerl. Zool. Tome 1.*
1927. Rona, P. — Fermente der Verdauung. *Bethe's Handb. d. norm. u. path. Physiol.* Bd. 3.
1936. Sawano, E. — Contributions to the knowledge of the digestive enzymes in marine invertebrates. I. Proteolytic enzymes in *Polypus vulgaris* (Lamarck). *Sci. Rep. Tokyo Univ. Lit. and Sci.* Vol. 2.
1936. ——— — Idem. II. Proteolytic enzymes in the starfish *Distolasterias Nipon* (Döderlein). *Ibidem.* Vol. 2.
1933. Schlottke, E. — Darm und Verdauung bei Pantopoden. *Z. mikr.-anat. Forsch.* Bd. 32.
1933. ——— — Histologische Beobachtungen über die intrazelluläre Verdauung bei *Dendrocoelum lacteum* (Müll.) und *Euscorpius carpathicus* (L.). *Sitz. Ber. u. Abh. d. Naturforsch. Ges. Rostock.* Bd. 4.
1935. ——— — Biologische, physiologische und histologische Untersuchungen über die Verdauung von *Limulus*. *Z. vergl. Physiol.* Bd. 22.
1899. Schneider, G. — Einiges über Resorption und Excretion bei *Amphioxus lanceolatus*. *Anat. Anz.* Bd. 16.
1902. Schneider, K. C. — Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. *Jena.*
1907. Smith, Lorrain — On the simultaneous staining of neutral fat and fatty acids by oxazines dyes. *Journ. Path. Bact.* Vol. 12.
1873. Stieda, L. — Studien über den *Amphioxus lanceolatus*. *Mém. l'Acad. Sci. St. Pétr. Série VII. Tome 8.*
1919. Trigt, H. v. — A contribution to the physiology of the fresh-water sponges (Spongillidae). *Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. Serie II. Bd. 17.*
1868. Turner, W. — The anatomical memoirs of John Goodsir. *Glasgow.*
1930. Verzár, F. — Die Resorption aus dem Darm. *Bethe's Handb. d. norm. u. path. Physiol.* Bd. 4.
1924. Vonk, H. J. — Verdauungsphtagocytose bei den Austern. *Z. vergl. Physiol.* Bd. 1.
1927. ——— — Die Verdauung bei den Fischen. *Ibidem.* Bd. 5.

1935. Vonk, H. J. — Die Eigenschaften des Verdauungssaftes von *Potamobius (Astacus) leptodactylus* und anderen Invertebraten in Bezug auf die Fettersorption. *Ibidem. Bd. 21.*
1935. ——— — Lösung von Fett und Fettsäure durch den Magensaft von *Potamobius leptodactylus*. *Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam. Bd. 38.*
1936. Weel, P. B. v. — Vital- und Supravitalfärbung verschiedener Organe und Organsysteme von *Amphioxus lanceolatus*. *Arch. Néerl. Zool. Tome 2.*
1926. Wells, M. M. — Collecting *Amphioxus*. *Science. Vol. 64.*
1925. Willier, B. H., Hyman, L. H. and Rifenburgh, S. A. — A histochemical study of intracellular digestion in Triclad flatworms. *Journ. Morph. Physiol. Vol. 40.*
1914. Wijhe, J. W. v. — Studien über *Amphioxus*. I. Mund und Darmkanal während der Metamorphose. *Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam. Bd. 18.*
1931. Yonge, C. M. — Digestive processes in marine invertebrates and fishes. *Journ. d. Conseil internat. p. l'Expl. d. l. Mer. Tome 6.*
1905. Zarnik, B. — Über Zellenauswanderungen in der Leber und im Mitteldarm von *Amphioxus*. *Anat. Anz. Bd. 27.*

STELLINGEN

I.

Ofschoon de ontwikkeling van het coecum van *Amphioxus* overeenkomt met die van de lever der Vertebraten (Hamar. Anat. Anz. 14, 1898), is het niet met dit orgaan te vergelijken.

II.

De „bijzondere excretorische organen” in de peribranchiale holte van *Amphioxus* dienen voor de phagocytose van partikels, die met het ademwater het darmkanaal verlaten hebben.

III.

Phagocytose is geen primitief kenmerk voor de betreffende diersoort.

IV.

Het is onwaarschijnlijk, dat mitochondriën de vormers en dragers der enzymen zouden zijn.

V.

Het vacuoom is niet homoloog met de Golgi-substantie.

VI.

Amlong en Bünning hebben niet bewezen, dat door elektrische prikkeling van wortels een permeabiliteitsverhoging ontstaat.

(Amlong und Bünning. Ber.dtsch. bot. Ges. 52, 1934.)

VII.

Behalve met de lichtzintuigen kan *Asterias* plotselinge lichtintensiteitsveranderingen met de huid waarnemen.

(v. Weel. Arch. Zool. Néerl. 1, 1935.)

VIII.

De opvatting van Magnus, als zouden de centra van de pupilreflex in het supra-oesophageale ganglion liggen, is onjuist.

(v. Weel und Sv. Thore. Z. vergl. Physiol. 23, 1936.)

IX.

De processen, welke zich tijdens en door de vitaalkleuring in de cel afspelen, zijn niet d.m.v. een enkele theorie te verklaren.

D
U
19