

HISTOLOGISCHE, HISTOCHEMISCHE UND NEUROHISTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AM HERZEN DES ASTACUS ASTACUS L.

von

L. ERDÉLYI

Institut für Allgemeine Zoologie und Biologie der Universität Szeged, Ungarn

(Dir.: Prof. Dr. A. Ábrahám)

Hinsichtlich der Struktur, der Nervenverteilung und der pharmakologischen Reaktionen des Wirbellosen-Herzens bestehen im Vergleich zum Säugetierherzen gewisse Ähnlichkeiten, desgleichen aber auch wesentliche Abweichungen. Ein bedeutender Unterschied besteht darin, dass die Herzmuskulatur der Avertebraten weit undifferenzierter ist als die der Säugetiere. Hier denke ich in erster Linie an das Fehlen eines gut isolierbaren reizleitenden Systems. Unter den Strukturgebilden des Nervensystems sind sensible und motorische Endigungen auf morphologischer Grundlage nicht recht zu unterscheiden. Auch die myogenen bzw. neurogenen Komponenten des Kontraktionsmechanismus erscheinen viel separierter, fallweise sogar fast selbstständig. Ihr Verhältnis zueinander ist kein so ausgesprochenes wie bei den Säugern. Ein Teil der auf das Säugetierherz einwirkenden Mediatoren ist auf das Herz der verschiedenen Wirbellosen von sehr unterschiedlichem Einfluss. Diesbezüglich dürfte ein Hinweis auf das Beispiel des Azetylcholins genügen. Alle diese sich aus der verschiedenen phylogenetischen Lage ergebenden, durch einen abweichenden Stoffwechsellyp realisierten Unterschiede mahnen betreffs der Vergleichstellung zu grosser Vorsicht. Infolge der im Leben des Organismus eingenommenen identischen funktionellen Rolle des Herzens besteht aber dennoch eine einzige reelle Grundlage zum Vergleich. Trotz der grossen systematischen Verschiedenheiten tritt dies in den Übereinstimmungen zutage, die sich in der Automatie des Herzens, der quergestreiften Muskulatur, den sehr ähnlich strukturierten Nervenendigungen und der Identität der einzelnen Mediatorwirkungen (z. B. Adrenalin) bemerkbar machen.

Die Suche nach individuellen Merkmalen und die Untersuchung der sich daraus ergebenden Zusammenhänge stellten jene Anziehungskraft dar, die mein Interesse in der letzten Zeit den Wirbellosen zuwandten. Von den bisherigen Ergebnissen sollen hier nur die Verhältnisse des Flusskrebsherzens näher erörtert werden.

Material und Methoden

Bei der Untersuchung des Herzens des Flusskrebsses bediente ich mich ausser den histologischen Färbeverfahren (Hämatein-Eosin-, Van GIESON-, HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylin-Färbung) der folgenden histochemischen Methoden: PAS- und HALE-Methode, Methylgrün-Pyroninfärbung, Cholinesterase-Technik in der COUPLAND- und HOLMES-schen Modifikation (1957), saure und basische Phosphatasebestimmung nach GÖMÖRI. Die Nervenimprägation erfolgte mit den Verfahren von JABONERO und CAJAL — FAWORSKY.

Untersuchungsergebnisse

Im Herzen des *Astacus astacus* L. traten — ähnlich wie bei den Wirbeltieren — die drei grundlegenden histologischen Schichten: *Epi-*, *Myo-* und *Endokardium*, in Erscheinung (Tafel I, Abb. 1). Von ihnen ist der dem perikardialen Sinus zugekehrte Teil des Epikardiums von einem leicht PAS-positiven, kompakten Bindegewebe abgegrenzt, welches auch zwischen die zellige Substanz vordringt (Tafel I, Abb. 2). Die vorgedrungenen Anteile büßen ihre PAS-Positivität ein und schliessen sich innig der Membran der Bindegewebszellen an. Die typischen Bindegewebszellen des Epikardiums entsprechen — nach der Gruppierung von DANINI, 1924) den LEYDIG II — Zellen. Ihr plasmatischer Anteil ist sehr schwach HALE-positiv, GLYKOGEN konnte aber in den Zellen in grösserer Menge nicht nachgewiesen werden (Tafel I, Abb. 3). Neben den typisch zu nennenden epikardialen Zellen sind hie und da, verstreut oder zu kleineren Gruppen geordnet, auch spezielle Zellformen zu beobachten. Die alleinstehenden Zellen sind sphärisch rund und die zu Gruppen zusammengetretenen verschiedenartig geformt. Die Zellmembran und auch die plasmatischen *Granula* sind PAS-positiv. (Tafel I, Abb. 4). In einigen Zellen erscheinen sogar auch stärker PAS-positive, tröpfchenförmige Gebilde. Diese Zellen erinnern gewissermassen an die LEYDIG I — Zellen DANINI'S—. Die epikardiale Lage in Gebiete der Ostien fehlt. Beim Übergang in die myokardiale Schicht ist ein mehrblättriger, faseriger Teil zu unterscheiden.

Die Muskelfasern des Myokardiums weisen eine charakteristische Architektur auf. Besonders auffallend ist diesbezüglich die unter dem *Epikardium* befindliche netzartige Muskelschicht, die stellenweise — im Gegensatz zu den übrigen Bestandteilen der Muskulatur — eine intensivere PAS-Positivität zeigt (Tafel I, Abb. 5). An anderen Gebieten sind sowohl in Quer-, als auch in Längsschnitten longitudinal, zirkulär und schräg verlaufende Muskeln zu beobachten. Die Muskulatur der Ostien dagegen hat Sphinktercharakter. Interessant ist, dass vom *Epikardium* her nur sehr wenig Bindegewebe zwischen die Muskelfasern vordringt. Das Gebiet zwischen den Muskelfasern wiederum ist mit Höhlen versehen. In diesen *Sinus* sind überall die verschiedensten Blutzellenarten anzutreffen. An Längsschnitten lassen die quergestreiften Muskelfasern des Myokardiums gewöhnlich zwei Teile unterscheiden: zwei seitliche plasmatische Anteile, welche durch die Einschnürungen der Plasmamembran in einzelne Segmente gegliedert sind. Die Substanz dieser plasmatischen Teile ist vollkommen fibrillenfrei und auch die Faserkerne nehmen hier Platz, und zwar so, dass in jedem Segment an der rechten oder linken Seite vom dem fibrillären Teil je ein Faserkern sichtbar wird (Tafel I, Abb. 5).

Nach Methylgrün-Pyroninfärbung (Tafel I, Abb. 6) erscheint auch hier — ähnlich wie beim reizleitenden System des Säugetierherzens — die Amitose, die sich in einer Mehrkernigkeit einzelner Segmente manifestiert. Der fibrilläre Teil liegt zentral, ist schwach PAS-positiv und weist die bei den Arthropoden übliche Form der Querstreifung auf (Tafel II, Abb. 1). Mitunter zeigt die Fibrillensubstanz einzelner Fasern charakteristische Verzweigungen, während an anderen Stellen die Fibrillensubstanz mehrerer Fasern aufeinandertrifft. An solchen Gebieten kommt eine an die EBERTH'schen Glanzstreifen erinnernde Struktur zustande. Diese Linien überbrücken aber die Fibrillen in einer Ebene und bleiben auch in den mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin gefärbten

Präparaten ungefärbt (Tafel II, Abb. 2). An Querschnitten sind innerhalb der Fasermembranen plasmatische und fibrilläre Anteile ebenfalls gut zu unterscheiden, doch ergeben sich für ihre Verteilung zahlreiche Formvariationen (Tafel II, Abb. 3).

Das *Endokardium* besteht aus eng aneinandergereihten Epithelzellen, die durch eine sehr dünne Bindegewebsschicht mit der Muskulatur in Verbindung stehen. (Tafel II, Abb. 4).

Die Funktion des Flusskrebsherzens untersteht der Azetylcholineinwirkung, wie aus den Angaben von MACLEAN und BEZNÁK (1933) sowie von KOSTOJANC und Mitarbeitern (1955) hervorgeht. Histochemisch ist jedoch — bei einstündiger Inkubationsdauer — nur eine sehr schwache, praktisch negativ zu nennende Cholinesteraseaktivität zu beobachten. Dies ist um so interessanter, als ARTEMOW und MITROPOLITANSKAJA (1938) mit anderen Methoden aus der Hämolymphe und SMIRNOV und SZERBENYUK (1948) auch aus dem Herzen eine Cholinesteraseaktivität nachwiesen. Die chemische Reaktion der saueren Phosphatase ist — bei gleicher Inkubationsdauer — eine ähnliche wie die Cholinesteraseaktivität, während die basische Phosphatase in der Herzmuskelschicht eine sehr intensive Reaktion gibt.

Bezüglich der Herznerven des *Astacus astacus* L. finden sich schon in den Mitteilungen von NEWMYWAKE (1928) und ALEXANDROWICZ (1932) Angaben. In Übereinstimmung mit ihren Befunden fanden auch wir, dass das Flusskrebsherz seine Nervenfasern aus folgenden Systemen erhält:

- 1) aus dem in der dorsalen Herzwand gelegenen Neuronensystem,
- 2) durch die aus dem *Ggl. infraoesophageum* entspringenden *Nervi cardiaci dorsales* und
- 3) aus den Fasern einzelner Äste des *N. thoracici*, des *N. cardiacus posterior* und des *N. stomatogastricus*.

Die aus diesen Systemen an das Herz herantretenden Nervenfasern bilden — entsprechend der ausführlichen Beschreibung von NEWMYWAKE (1928) — ein oberflächliches Geflechsystem. Die Ganglienzellen sind nach NEWMYWAKE (1928) ALEXANDROWICZ (1932) und SUZUKI SENJI (1935) gewöhnlich bei den Crustaceen multi-, bi- und unipolar. Beim Flusskrebs sind die riesengross zu nennenden Nervenzellen bereits auch an histochemischen Präparaten zwischen den Nervenfasern deutlich wahrnehmbar (Tafel II, Abb. 5). Besonders charakteristisch ist ihre Kernsubstanz, in der der *Nukleolus* oft in Gestalt eines Doppelringes erscheint (Tafel II, Abb. 6). Unter den Formvariationen ist übrigens — wie bei den Wirbellosen überhaupt — so auch beim Flusskrebs die unipolare Form die häufigste. Die Fortsätze der Ganglienzellen und die aus den beiden anderen Systemen entspringenden Nervenfasern bringen in der Muskulatur ein besonders reiches Geflechsystem zustande. Die eintretenden Fasern sind dick zu nennen, werden aber später im Laufe der allmählichen Verzweigung immer dünner (Tafel III, Abb. 1). Inzwischen umschlingen sie auch die Muskelfasern und bilden ihre Endigungen aus (Tafel III, Abb. 2). Die Nervenendigungen sind in der plasmatischen und fibrillären Substanz der Muskelfasern gleichermaßen nachweisbar. Sie erscheinen in Gestalt von Eindringen oder als perlenkettenförmige Varikositäten der feinsten Nervenfäserchen (Tafel III, Abb. 3, 4 und 5). Die Endigungen verlaufen meistens parallel mit den Fibrillen und sind nur in den seltensten Fällen quergerichtet, was hinsichtlich der neuromus-

kulären Transmission von Bedeutung sein dürfte (Tafel III, Abb. 6 und 7). Aus den im Gebiete der Herzmuskulatur in Erscheinung tretenden Innervationsbildern sind auf morphologischer Grundlage keinerlei Schlüsse auf Gestalt und Struktur der Interorezeptoren möglich, denn solche, zweifellos als afferente Elemente anzusprechende Endformationen, wie wir sie aus der Mitteilung von ÁBRAHÁM (1930, 1931) aus dem Sinnesorganen der Amphipoden kennen, konnten bisher im Bereich des Herzens nicht nachgewiesen werden. Aus dem Gesagten erhellt, dass die funktionelle Bewertung der fraglichen Nervenlemente auf morphologischer Unterlage äusserst schwierig ist und die in der Literatur erwähnten Bemühungen in dieser Richtung meistens nur als Hypothesen zu betrachten sind. Hierauf deuten übrigens auch die Widersprüche hin. Die Herzganglien werden z. B. von NEWMYWAKA als rezeptiven, von ALEXANDROWICZ aber als autonomen Charakters angesprochen. Nach ALEXANDROWICZ wird angeblich die bekannte — erregende und hemmende — Wirkung über das zweite System verwirklicht. Eine Entscheidung dieser und noch weiterer Probleme ist nur an Hand weiterer physiologischer und pharmakologischer Untersuchungen herbeizuführen.

Zusammenfassung

Die Ergebnisse der histochemischen und neurohistologischen Untersuchungen am Herzen des Flusskrebsses lassen sich folgendermassen kurz zusammenfassen:

1) Die dem perikardialen *Sinus* und der Muskelschicht zugekehrte Verchlussplatte des Epikardiums weist eine starke PAS-Positivität auf. Das *Plasma* der typischen LEYDIG II-Zellen des Bindegewebes ist schwach HALE-positiv, während die Membran mancher einzelstehender oder kleinere Gruppen bildender, als spezielle Gebilde anzusprechender Zellen, sowie auch ihre plasmatischen *Granula* stark PAS-positiv sind.

2) Stellenweise ist in der Muskelschicht, namentlich im subepikardialen, netzförmigen Anteil, eine intensive PAS-positive Reaktion zu beobachten. Die Methylgrün-Pyroninfärbung zeigt, dass auch bei den Muskelfaserkernen des Krebsherzens die Amitose in Erscheinung tritt. Von den untersuchten Enzymen zeigt die basische Phosphatase eine starke Aktivität.

3) In der Muskelschicht des Krebsherzens sind einzelstehende oder zu kleinen Gruppen geordnete Nervenzellen nachweisbar. Dabei ist die Muskelschicht als besonders reich innerviert anzusprechen. Von den zahlreich nachweisbaren Endigungen aber ist auf morphologischer Grundlage nicht zu entscheiden, ob sie in der Afferentation bzw. Efferentation der Herzfunktion eine Rolle spielen oder nicht.

Schrifttum

1. ÁBRAHÁM, A.: Über das sensible Nervensystem der Amphipoden. Zool. Anzeiger. 92. 273. 1930.
2. ÁBRAHÁM, A.: Zur Kenntnis des sensiblen Nervensystems der Amphipoden, *Studia Zoologica*. 2. 1. 1931.
3. ALEXANDROWICZ, J. S.: The innervation of the heart of the Crustacea. *Quart. J. Micr. Sci.* 75. 181. 1932.

4. ARTEMOV, N. M. and MITROPOLITANSKAJA, R. L.: Content of acetylcholinelike substance in the nerve tissue and choline esterase in the hemolymph of Crustaceans. Bull. Biol. Med. exp. URSS. 5. 378. 1938.
5. COUPLAND, R. E. and HOLMES, R. L.: The use of cholinesterase techniques for the demonstration of peripheral nervous structures. Quart. J. Microscop. Sci. 98. 327. 1957.
6. DANINI (DAGNINI), E. S.: Über den morphologischen Bestand des Bindegewebes von Crustaceen. Bull. Inst. rech. biol. et Stat. Biol. Univ. Perm. 3. 169. 1924.
7. KOSTOJANC, H. SZ.: Az összehasonlító élettan alapjai. Akadémiai Kiadó Budapest, 1955.
8. MACLEAN, N. and BEZNÁK, A.: The effect of sympathetico-mimetic and parasympathetico-mimetic drugs upon the hearts of Decapod Crustacea. Arb. Ungar. Biol. Forsch. Inst. 6. 258. 1933.
9. NEWMYWAKA, S. A.: Zur Frage über die Innervation des Herzens beim Flusskrebse (P. astacus L.) Zool. Anz. 7. 209. 1928.
10. SUZUKI, SENJI.: On the presence of ganglion cells in some Crustacean hearts. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. 10. 417. 1935.

Erklärung der Abbildungen

Tafel I.

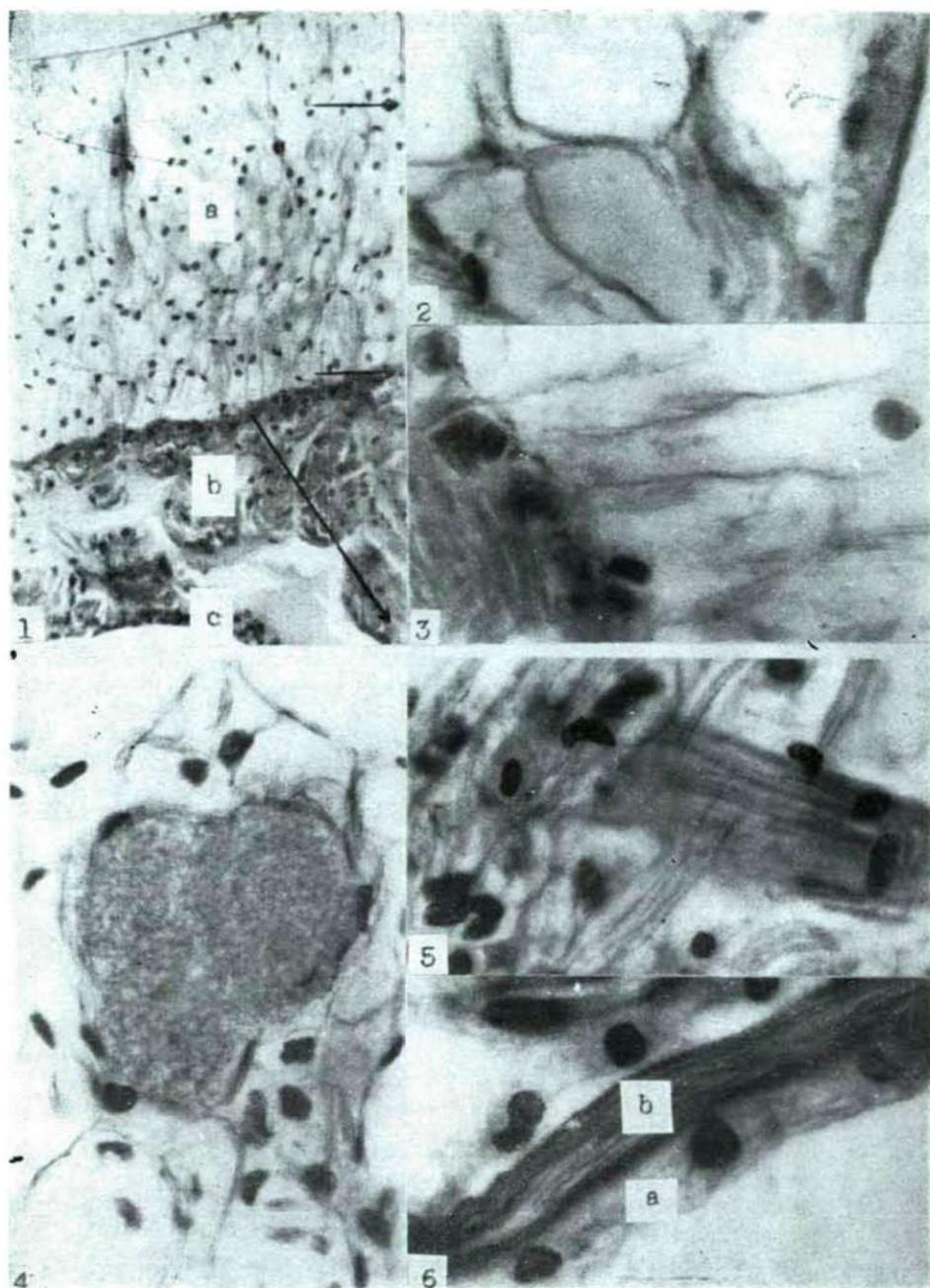
- Abb. 1. *Astacus astacus*: Herz, Längsschnitt. a) *Epikardium*, b) *Myokardium*, c) *Endokardium*. HALE — PAS. x 85.
- Abb. 2. *Astacus astacus*: *Epikardium*. HALE — PAS. x 445.
- Abb. 3. *Astacus astacus*: Epi-Myokardiumgrenze. HALE — PAS, x 445.
- Abb. 4. *Astacus astacus*: Spezielle epikardiale Zelle. HALE — PAS, x 445.
- Abb. 5. *Astacus astacus*: Subepikardiale Muskulatur. HALE — PAS, x 445.
- Abb. 6. *Astacus astacus*: Herzmuskelfaser-Längsschnitt. a) plasmatischer Teil mit den Faserkernen, b) Myofibrillenbündel. HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylinfärbung, x 445.

Tafel II.

- Abb. 1. *Astacus astacus*: Quergestreiftes Fibrillenbündel einer Herzmuskelfaser. HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylin färbung, x 1200.
- Abb. 2. *Astacus astacus*: Fibrillenbündel mehrerer Muskelanteile. HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylinfärbung, x 500.
- Abb. 3. *Astacus astacus*: Herzmuskelfaser-Querschnitt. a) Plasmatischer Teil mit dem Faserkern, b) Fibrillenbündel-Querschnitt. VAN GIESON, x 580.
- Abb. 4. *Astacus astacus*: *Endokardium*. HALE — PAS, x 500.
- Abb. 5. *Astacus astacus*: Nervenzelle aus dem *Myokardium*. HALE — PAS, x 500.
- Abb. 6. *Astacus astacus*: Unipolare Nervenzelle aus dem *Myokardium*, HALE — PAS, x 500.

Tafel III.

- Abb. 1. *Astacus astacus*: Nervenfasern aus dem Herzmuskel. CAJAL — FAWORSKY, x 1200.
- Abb. 2. *Astacus astacus*: Perimuskuläres Geflecht. CAJAL — FAWORSKY, x 1200.
- Abb. 3. *Astacus astacus*: Endringförmige Nervenendigung im fibrillären Anteil der Muskelfaser. CAJAL — FAWORSKY, x 1200.
- Abb. 4. *Astacus astacus*: Nervenendigung mit grosser Transmissionsfläche aus der fibrillären Substanz der Muskelfaser. CAJAL — FAWORSKY, x 1200.
- Abb. 5. *Astacus astacus*: Nervenendigung aus dem plasmatischen Teil der Muskelfaser. CAJAL — FAWORSKY, x 1200.
- Abb. 6. *Astacus astacus*: Myofibrilläre Nervenendigung. CAJAL — FAWORSKY, x 1200.
- Abb. 7. *Astacus astacus*: Parallel der Fibrille verlaufende Nervenendigung. CAJAL — FAWORSKY, x 1200.



Tafel II.

