

AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUT ZU UPSALA.

ÜBER DIE
ENTWICKELUNG DER REPTILIENLUNGEN.

VON
CARL HESSER,
UPSALA.

Mit 29 Figuren auf den Tafeln 19/29 und 4 Figuren im Text.

Einleitung.

Schon ein flüchtiges Studium der komparativen Lungenanatomie lehrt, dass je höher in der Tierreihe ein Individuum steht, desto komplizierter und verwickelter ist der Bau seiner Lungen. Zwischen der einfachsten Amphibienlunge, nur aus einem schlichtwandigen Sack bestehend, und der am höchsten differenzierten Säugetierlunge mit ihrem reich verzweigten Luftrohrsystem giebt es alle Nuancen; der Übergang erfolgt gradweise, Schritt für Schritt. Das wussten bereits die älteren Anatomen und Zoologen. Nichts lag darum näher und war natürlicher, als dass man aus den einfacheren Lungenformen die vollkommeneren herzuleiten suchte und dass man, gestützt auf die Resultate, welche die Untersuchung der entwickelten Lungen ergab, den Weg zu bestimmen suchte, welchen die Natur eingeschlagen hat, um von den einfachen Luftsäcken der niederen Vertebraten zu den kunstvoll gebauten Atmungsapparaten der höheren zu gelangen. Man suchte mit Kenntnis von dem Bau der Lunge bei dem entwickelten Tiere sowohl die Phylogenese wie die Ontogenese der Lunge zu bestimmen.

A priori war wohl dabei anzunehmen, dass die Lungenentwicklung während ihres Verlaufes von den niedrigsten bis zu den höchsten Stadien im grossen und ganzen nach demselben Gesetz fortgeschritten ist. Die durch Studium der Struktur bei

der fertig gebildeten Lunge erhaltenen Resultate schienen indes in eine andere Richtung zu deuten. Diese Resultate schienen nämlich darauf hinzuweisen, dass die höheren Lungenformen nach einem völlig entgegengesetzten Prinzip gebildet seien, wie es der Vervollkommnung der niederen zu Grunde gelegen habe, dass also die Säugetier- und Vogellunge in ihrer Entwicklung einen geradezu umgekehrten Weg wie die Reptilien- und Amphibienlunge gegangen sei. Bei diesen letzteren Tierklassen lag die Erklärung zur Entstehung der komplizierteren Lungen aus den einfacheren entschieden in der Annahme am nächsten, dass der ursprünglich einheitliche und mit glatten Wänden versehene Luftsack durch in centripetaler Richtung erfolgende Hineinwachsung von Bindegewebssepta aus den Wänden des Sackes in kleinere Abteilungen (Alveolen, Zellen, Krypten u. s. w.) geteilt worden ist. Dieses System von Septa erhielt allmählich eine immer reichlichere Ausbildung, indem die zuerst entstandenen Bindegewebsfalten weiter nach dem Centrum der Lunge drangen und gleichzeitig sekundäre Septa, diese wieder tertiäre u. s. w. aussandten, wodurch die einzige grosse Höhle, welche der niedrigste Lungentypus einschliesst, in ihrer Peripherie in eine Anzahl kleinerer Höhlen abgeteilt wurde, während das Centrum als ein Rohr von grösserem oder geringerem Umfang bestehen blieb, je nachdem das Septasystem zu einer niederen oder höheren Ausbildung gelangte. Die Lungen der höheren Vertebraten, der Vögel und Säugetiere, konnte man sich kaum durch einen solchen Prozess entstanden denken. Ausserdem kam man durch Untersuchung von Embryonen aus diesen Tierklassen bald zu der Einsicht, dass die Entwicklung der Lunge bei den höheren Tieren nach einem ganz anderen Prinzip erfolgt. Man fand, dass bei diesen eine Vergrösserung der inneren Lungenfläche durch Entwicklung von nicht etwa Bindegewebswänden, welche in centripetaler Richtung wachsen, sondern von hohlen, warzenartigen Zapfen, sogenannte Knospen, erreicht wurde, welche

centrifugal aus dem die innere Lungenfläche bekleidenden Epithel herauswachsen und sich alsdann zu den langen, engen Röhren verlängern, welche für die Lungen der beiden höheren Tierklassen charakteristisch sind.

Mehrere Forscher haben versucht, eine Brücke über die Kluft zu schlagen, welche so zu bestehen scheint zwischen dem Wege, den die Lungen der Amphibien und Reptilien gewandert sind, um eine höhere und zweckmässigere Ausbildung zu erreichen, und demjenigen, den die Lungen der Vögel und Säugetiere befolgt haben, um zu demselben Ziele zu kommen. So lange die Ontogenese der Vogel- und Säugetierlunge verhältnismässig wenig und unvollständig bekannt und zum Teil falsch verstanden war, suchte man die Kluft durch die Erklärung zu vermindern, dass bei den beiden höheren Tierklassen die beiden einander durchaus entgegengesetzten Prozesse zur Erreichung des erstrebten Zieles, Vergrösserung der Respirationsfläche, zusammenwirken. So sagt Milne Edwards (1857) hinsichtlich der Entwicklung der Säugetierlunge: „Ces deux modes de constitution concourent pour produire les poumons“ (S. 320). Diese seine Behauptung stützt er auf Beobachtungen, die er, wie er sagt, an jungen Embryonen gemacht hat. Eine Art Zwischenglied zwischen den beiden Gruppen (Amphibien und Reptilien — Vögel und Säugetiere) bildete der Kameleont, dessen Lungen ihren komplizierten Bau, wie man meinte, durch Septabildung erhalten haben, während die im kaudalen Ende der Lunge vorkommenden sackartigen, an die Luftsäcke der Vögel erinnernden Anhängsel durch Ausstülpung der Lungenwand zu stande gekommen sein sollten. Die Kluft war also teilweise ausgefüllt, indem bei den höheren Vertebraten nur ein neues Moment in die Entwicklung der Lunge hinzugekommen war.

Miller (1893) suchte sie dadurch völlig auszufüllen, dass er die Hypothese (denn etwas anderes als eine unbewiesene Hypothese konnte es nicht werden) aufstellte, dass in der ganzen

Reihe die beiden Prozesse nebeneinander vorkommen; der Unterschied im Verlauf der Lungenentwicklung bei den beiden Gruppen bestände nur darin, dass bei Amphibien und Reptilien die Septabildung die Hauptsache ist, bei Vögeln und Säugtieren spielt die Knospenbildung die wichtigste Rolle. Es existierte also nur ein Unterschied im Grade, nicht aber in der Art. Irgendwelche Beweise oder Tatsachen als Stütze seiner Ansicht führt er doch nicht an.

Milani (1897) versuchte auf einem anderen Wege zu demselben Ziele zu kommen. Durch ein gründliches komparatives Studium der postembryonalen Lungen der Reptilien kam er zu dem Schluss, dass in dieser Klasse die höher ausgebildeten, komplizierteren Lungen aus den einfacheren einzig und allein durch eine von der Peripherie der Lunge nach deren Centrum fortschreitende Septabildung entstanden sein müssen. Weiter weist er auf die auffallende Ähnlichkeit zwischen den Lungen der Vögel und denjenigen der Seeschildkröten in deren definitiv entwickeltem Stadium hin. Wenn man davon absieht, dass die bei den Vögeln vorkommenden sogenannten Lungenpfeifen miteinander kommunizieren, so giebt es zwischen den beiden Lungenformen nur graduelle Unterschiede. Vollkommen logisch fährt er dann fort: „Unwillkürlich wird man sich dann fragen, ob die Vogellunge nicht vielleicht wirklich diesen Entwicklungsgang (der Septabildung) genommen haben könnte . . .“ Und da die Kommunikation zwischen den angrenzenden Lungenpfeifen aus mehreren Gründen sehr wohl eine sekundäre Erscheinung sein kann, „so wird man kaum mehr Zweifel darüber haben können, dass sich die Vogellunge wirklich auf die geschilderte Weise entwickelt hat.“ Und auf dem einmal eingeschlagenen Wege fortsetzend, schliesst er seine Arbeit mit folgenden Worten: „ . . . Es wird keinem Zweifel mehr unterliegen können, dass die Säugtierlunge wirklich den geschilderten Entwicklungsgang (der Septabildung) genommen hat.“ Milani ist also durch das

Studium entwickelter Reptilienlungen zu der Ansicht gekommen, dass in dieser Tierklasse die innere Lungenfläche ausschliesslich durch Septabildung vergrössert worden ist, und durch eine theoretische, vollkommen logische Erwägung wird er davon zu dem Schluss geführt, dass der Prozess höchst wahrscheinlich hinsichtlich der Vogel- und Säugetierlunge derselbe gewesen ist.

Dies schrieb Milani im Jahre 1897. Er konnte dann wohl nicht gut ohne Kenntnis der Resultate geblieben sein, welche neuere Untersuchungen über die embryologische Entwicklung der Säugetierlunge gezeitigt hatten. Koelliker, Küttner, His, D'Hardiviller u. a. hatten ja schon dann dargethan, dass die Lungen der Säugetiere und des Menschen nach dem Prinzip der Knospenbildung und ausschliesslich auf diese Weise sich entwickeln. Wenn daher Milani sagt, dass der Entwicklungsgang der Vogel- wie der Säugetierlunge zur Erreichung einer höheren Vollkommenheit seinem Wesen nach ein von der Peripherie nach dem Centrum fortschreitender Septabildungsprozess ist, muss er damit wohl nur die phylogenetische Entwicklung der Lunge gemeint haben. Dass auf diese Weise die Phylogenese der Säugetierlunge in offenbaren Widerspruch zu deren Ontogenese kommt, scheint ihm vollständig entgangen zu sein. Wenigstens erwähnt er kein Wort davon.

Dieser Gegensatz wird dagegen mit Schärfe von Gegenbaur (1901) betont, welcher ihn als eine bestimmte Thatsache darstellt, mit welcher man zu zählen hat.

Nachdem während der beiden letzten Jahrzehnte durch embryologische Untersuchungen, wie es scheinen will, mit Sicherheit festgestellt worden ist, dass in der Ontogenese der Vogel- und Säugetierlunge keinerlei Andeutung vermerkt werden kann, dass in deren Phylogenese ein centripetal fortlaufender Faltenbildungsprozess auch nur im geringsten Grade eingegriffen hat, während man fortfahrend daran festhielt, dass die Entwicklung der Amphibien- und Reptilienlunge ausschliesslich nach diesem

Prinzip erfolgt, wurde die Kluft zwischen den beiden Gruppen noch tiefer als vorher. Doch gab es Verschiedenes, was geeignet war, demjenigen, welcher sich mit diesem Thema vertraut gemacht hatte, Zweifel an der Gültigkeit des Gesetzes zu erwecken, welches von alters her in Bezug auf die Vervollkommnung der Lunge bei Amphibien und Reptilien als herrschend angenommen worden ist. Ebenso leicht z. B. als es sich denken lässt, wie eine Lacertalunge durch Hineinwachsung von Bindegewebsspalten nach dem Centrum des Lungensackes hin von einer Amphibienlunge gebildet worden sein kann, ebenso schwer ist es, sich vorzustellen, wie die Lungen der Schildkröten und Krokodile durch einen noch weitergehenden Verlauf desselben Prozesses hätten entstehen können. Auch erscheint wohl die Erklärung, welche z. B. Milani von der Entstehung des in der Schildkrötenlunge befindlichen, von ihm beschriebenen, längsgehenden „Rohres“ giebt, welches die distale Fortsetzung des intrapulmonalen Bronchus bildet, mehr als unbefriedigend. Weiter bieten die entwickelten Schildkröten- und Krokodillungen eine bedeutend grössere Ähnlichkeit mit den Lungen der Vögel und Säugetiere, als mit denen der niederen Reptilien und Amphibien dar, weshalb es eigentümlich erscheinen muss, dass die Lungen bei jenen Erstgenannten sich nach einem ganz anderen Plan entwickeln sollten, als die Vogel- und Säugetierlunge.

Es konnte darum nicht gut lange dauern, bis die Frage wieder zur Behandlung aufgenommen wurde. Und dass die Antwort in erster Linie in der Ontogenese der Amphibien- und vor allem der Reptilienlunge zu suchen sein müsste, war bei der Kenntnis davon, wie während der letzten Jahre die Embryologie häufig eine befriedigende und nicht selten sogar äusserst einfache Lösung für manches, dem Aussehen nach schwer zu lösendes, entwicklungsgeschichtliches Problem gegeben hat, zu vermuten.

In der Hoffnung, grössere Übereinstimmung zwischen den

höheren und niederen Lungenformen hinsichtlich des Prinzipes ihrer onto- und phylogenetischen Entwicklung zu finden, schritt Fanny Moser (1902) zur Untersuchung der Lungen der niederen Vertebraten, der Vögel, Reptilien und Amphibien. Sie kam durch ihre Untersuchungen zu dem Schluss, dass die Lunge bei ihrer fortschreitenden Komplikation stets demselben Gesetz folgt. Das Prinzip für das Wachstum der Amphibien- und Reptilienlunge ist in der Hauptsache dasselbe, wie für das der Vogel- und Säugetierlunge. In der ganzen Serie wird die innere Fläche der Lunge durch centrifugale Sprossenbildung von dem das Lumen der Lunge bekleidenden Epithel aus entwickelt und vergrössert. Das Hineinwachsen von Bindegewebssepta in centripetaler Richtung geschieht auf keinem Stadium und bei keiner Tierklasse, wenn nicht vielleicht bei verschiedenen niederen Reptilien und Amphibien, ein Prozess, der indes auch bei diesen, im Verhältnis zu dem in entgegengesetzter Richtung gehenden Hauptprozess, von untergeordneter Bedeutung ist.

Fanny Moser ist diejenige, welche die Frage zuletzt behandelt hat. Das Resultat ihrer Untersuchung ist von anderen noch nicht bestätigt worden.

Wie aus dem Vorstehenden hervorgegangen sein dürfte, ist die Lehre von der Komplizierung der Lunge durch eine immer reichlicher gewordene Faltenbildung aus dem komparativen Studium der verschiedenen Lungentypen hervorgegangen, welche erwachsene Amphibien und Reptilien zeigen. Eine Stütze für die Lehre war aus dem Gebiete der Embryologie kaum zu erhalten. Auch die Anatomen und Zoologen, welche den Lungen der Amphibien und Reptilien ein sorgfältigeres, eingehenderes Studium gewidmet hatten, begnügten sich damit, ihre Untersuchung auf die äussere Form der Lungen und ihren makro- und mikroskopischen Bau bei dem ganz entwickelten Tiere zu beschränken. Das gilt von Meckel (1818), von dem die älteste, mehr umfassende Arbeit über die Reptilienlungen her-

stammt. Ebenso verhält es sich mit allen seinen Nachfolgern: Carus (1834), Cuvier (1835), Lereboullet (1838), Stannius (1856), Milne Edwards (1857), Williams (1859), Owen (1866), Schulze (1871), Gegenbaur (1874), Miller (1893), Milani (1894, 1897).

Das embryologische Studium der Amphibien- und Reptilienlunge ward so gut wie vollständig bei Seite gelassen. Vor Fanny Moser haben, soweit ich habe finden können, nur zwei Forscher einige Daten hinsichtlich der Embryologie der Reptilienlunge gegeben. Und auch deren Angaben sind ziemlich knapp.

Rathke (1861) sagt ganz kurz, dass er bei *Emys Europea* Lungenanlagen in Form von zwei kleinen Ausstülpungen aus dem Darmkanal gesehen hat, welche anfangs einzeln mit dem Darm kommunizieren und erst sekundär eine gemeinsame Mündung erhalten. Darauf erweitert sich die Luungenanlage und wird sackförmig. Auf der Innenseite dieses Sackes entstehen Leisten erster, zweiter, dritter u. s. w. Ordnung, wodurch die Lungenwand allmählich eine ansehnliche Dicke und „eine beinahe schwammartige Beschaffenheit“ erhält. Die Embryologie der Krokodilenlunge hat er etwas ausführlicher behandelt (1866). Aber auch hier erklärt er die älteren Stadien als aus den jüngeren durch Hineinwachsen von Leisten und Falten von der Innenseite des ursprünglichen schlichtwandigen Lungensackes aus entstanden.

Nach Hoffmann (1890) entwickelt sich die Lunge mit der Trachea bei Reptilien von dem Kopfdarm ungefähr ebenso wie eine lobierte Drüse. Die erste Anlage bildet eine kleine blinddarmähnliche Ausstülpung der ventralen Darmwand, fast unmittelbar hinter der letzten Kiemenspalte. Das ist die Anlage zur Trachea, die sich nach hinten in zwei kleine Rohre verlängert — die Anlagen der beiden Bronchien. „Hiermit, kann man sagen, sind die wesentlichsten Teile des Atmungsapparates

angelegt, denn in den nächstfolgenden Entwicklungsstadien nehmen Lungen und Luftröhre einfach an Umfang zu. In den späteren Stadien der Entwicklung bilden die Lungen einfach ein Paar blinde Säcke mit durchaus glatten Wänden und gleichen in diesem Stadium den einfachen Lungensackbildungen der niederen Wirbeltiere.“ Und „in den letzten Stadien der Entwicklung . . . beginnen auf der Innenwand der Lungen das Netzwerk leistenartige Erhebungen sich zu zeigen, welche allmählich an Höhe zunehmen und in demselben Grade natürlich tiefer in das Binnenlumen der Lungensäcke hervorspringen.“

Dies ist, wie ich habe finden können, alles, was ältere Embryologen über die Lungenentwicklung bei Reptilien geschrieben haben.

Da erschien Fanny Mosers (1902) oben erwähnte Arbeit. Sie ist etwas ausführlicher. Da aber Fanny Moser sich die Hauptaufgabe gestellt hat, zu entscheiden, nach welchem Prinzip (Sprossenbildung oder Septabildung) die Entwicklung der Lunge fortschreitet, ist auch sie nicht so weit in die Details gegangen, als dies zu wünschen wäre. Der Raum gestattet hier nicht, ein ausführliches Referat über ihre Arbeit zu geben. Es sei genug nochmals hervorzuheben, dass sie die Sprossenbildung als den weitaus wichtigsten Prozess beim Wachstum der Lunge auch bei Reptilien und Amphibien darstellt. Zu ihrer Beweisführung und einigen Details kommen wir im folgenden zurück. Wer von den Ergebnissen ihrer Arbeit nähere Kenntnis erhalten will, sei auf ihre Abhandlung im Archiv für Mikrosk. Anat., Bd. 60, verwiesen.

Eine detailliertere Arbeit über die Ontogenese der Reptilienlunge ist meines Wissens noch nicht veröffentlicht worden. In der Absicht, sowohl zur Ausfüllung der Lücke, welche sich also noch in der komparativen Embryologie der Lunge vorfindet, beizutragen, als auch womöglich einen noch kräftigeren Beweis für (eventuell gegen) Fanny Mosers Behauptung zu schaffen,

dass die Entwicklung der Reptilienlunge nach demselben Prinzip, wie die der Vogel- und Säugetierlunge erfolgt, habe ich zufolge Anregung von meinem Lehrer, Herrn Professor Broman, die Untersuchung gemacht, deren Resultat nachstehend mitgeteilt wird.

Eigene Untersuchungen.

Material und Untersuchungsmethode.

Die Untersuchung hat teils embryonalen Lungen in verschiedenen Entwicklungsstadien von *Anguis*, *Cnemidophorus*, *Tarentola*, *Chrysemys*, *Emys*, *Chelone* und *Crocodylus* teils entwickelten von *Lacerta*, *Emys*, *Chrysemys* und *Testudo* gegolten. Die embryonalen Lungen sind teils auf Schnitten, teils mittelst nach Borns Methode verfertigter Rekonstruktionsbilder studiert worden. Rekonstruiert sind die Lungen von folgenden Embryonen worden:

<i>Anguis</i>	4,2 mm	<i>Chrysemys</i>	4,5 mm	
<i>Cnemidophorus</i>	8,2 "	"	5,5 "	
"	20,2 "	"	6,6 "	
<i>Tarentola</i>	3 "	"	7 "	
"	4,4 "	<i>Emys</i>	7 "	
"	6 "	"	7 "	(stark gebogen)
"	8,5 "	<i>Chelone</i>	12 "	(Rumpflänge)
"	9 "	<i>Krokodil</i>	14,3 "	

Die entwickelten Lungen, welche von in Spiritus konservierten Tierspecies genommen worden sind, sind ganz einfach aufgeschnitten worden.

Das Material ist zum grössten Teil von Herrn Prof. Broman beschafft worden. Die *Anguis*-, *Cnemidophorus*- und

Tarentolalungen sind mit Hilfe von Schnittserien untersucht worden, welche in die Sammlungen des hiesigen anatomischen Institutes gehören und die der Präfekt des Institutes, Herr Prof. Hammar, teilweise durch Prof. Broman's Vermittlung, mir gütigst zur Verfügung gestellt hat.

Für die bedeutende Arbeitserleichterung, welche mir daraus erwachsen ist, spreche ich Herrn Professor Hammar hier meinen besten Dank aus.

Ganz besonders verpflichtet fühle ich mich aber gegenüber meinem Lehrer, Herrn Prof. Broman, für die Besorgung des Materiales, für die vielen Ratschläge und Auskünfte, womit er mir beigestanden, wie für das rege Interesse, mit welchem er meine Arbeit verfolgt hat. Es ist mir daher eine so liebe Pflicht wie ein inneres Bedürfnis, Herrn Prof. Broman an dieser Stelle meinen aufrichtigen, herzlichen Dank darzubringen.

Die Entwicklung der Eidechsenlunge.

Die erste entodermale Anlage der Trachea und der Lungen zeigt sich bei den Eidechsen in Form von einer Ausstülpung aus der ventralen Wand des Vorderdarmes. Am 4,2 mm langen Anguiseμβryo, dem jüngsten von mir untersuchten Reptileμβryo, bei dem eine Lungenanlage zu entdecken war, besteht diese Anlage aus einer Falte, die in das ventrale Mesenterium von der ventralen Seite des Darmes, unmittelbar kaudal von der letzten Kiemenspalte bzw. Kiemenarterie ausbuchtet und zwar in gleicher Höhe mit dem kranialen Teil des Herzens, das sich bedeutend mehr kaudal als die Lungenanlage erstreckt. Der Darm, welcher in der Pharynxgegend ein verhältnismässig umfangreiches Lumen von ziemlich unregelmässiger Form zeigt, nimmt kaudalwärts erst allmählich an Weite ab, um dann unmittelbar hinter der letzten Kiementasche ganz plötzlich von

Seite zu Seite platt zu werden, wodurch das Darmlumen an dieser Stelle im Querschnitt die Form einer sagittal gestellten Spalte erhält. Die die ventrale Hälfte dieser Spalte begrenzende Partie des Vorderdarmes ist die Tracheaanlage. Etwas weiter kaudal breitet sich diese Trachealanlage nach den Seiten aus, die erste Anlage der beiden Bronchien bildend (vgl. Figg. 1 und 2, Taf. 19).

Kaudal von der erwähnten Lungenanlage wird der Darm auf einmal ganz schmal, so dass man, wenn man den Darm kaudo-kranial verfolgt, in dessen Lumen auf einen Absatz stösst, wo die Lungenanlage herausspringt.

Das Epithel, welches das Lumen der Lungenanlage auskleidet und ringsherum die gleiche Höhe hat, scheint einfach zu sein; ein hohes Cylinderepithel mit basal gestellten Kernen. Das umgebende Bindegewebe ist ausserordentlich zellenreich. Die Zellen haben runde oder ovale Kerne.

Die lateralen Ausbuchtungen (Anlage der Bronchien) im kaudalen Teile der Falte wachsen später in zwei anfangs enge Röhren aus. An dem 3 mm langen *Tarentola*-Embryo erweist sich die linke Erweiterung ungefähr von demselben Aussehen wie die entsprechende Bildung bei dem eben erwähnten *Anguis*-Embryo, während sie auf der rechten Seite zu einem in kaudo-lateraler Richtung gehenden kurzen Rohr verlängert ist. Übrigens zeigt die Lungenanlage in der Hauptsache dasselbe Aussehen wie bei *Anguis*. Die herausbuchtende Falte ist in ihrem ventralen Teil nur etwas erweitert, so dass ein Querschnitt des Darmes mit der Lungenanlage bei diesem Embryo ein keulenförmiges Lumen mit nach der Rückseite des Embryo gewandten Stiel zeigt. Die Falte steht fortfahrend in ihrer ganzen Ausdehnung mit dem Darm in Verbindung. Eine von diesem isolierte Trachea lässt sich noch nicht unterscheiden (Figg. 3 und 4, Taf. 19).

Dies ist dagegen der Fall bei einem etwas älteren *Tarentola*-Embryo (4,4 mm lang). Hier findet sich eine vom Darm getrennte Trachea, welche in der Mittellinie liegt und kranial in eine von den Seiten zusammengedrückte rektanguläre Tasche übergeht, die längs ihrem dorsalen Rande mit dem Darne in offener Verbindung steht. Die ventro-kraniale Ecke der Tasche springt auf leicht in die Augen fallende Weise in die Mittellinie vor (Figg. 5 und 6, Taf. 19).

Die Bronchien sind auf beiden Seiten zu rohrförmigen Gebilden ausgewachsen, welche sich von der Trachea nach der Dorsalseite des Embryo begeben und so zusammen einen Bogen ventral vom Darm beschreiben. Der rechte ist etwas länger als der linke. Beide enden mit einer mässigen Erweiterung.

Das Epithel in diesem wie im vorhergehenden Stadium ist ein hohes Cylinderepithel, wahrscheinlich einfach, mit den Kernen auf verschiedener Höhe.

Die mesodermale Lungenanlage bildet auf beiden Seiten vom Darm eine in die Körperhöhle ausspringende knollige Verdickung, die in ihrer kaudalen Partie durch einen von der Körperhöhle aufsteigenden Rezess vom Darne getrennt ist, wie dies von Broman (1904) näher beschrieben ist. Das Bindegewebe ist kernreich, besonders in der Nähe der entodermalen Anlage, und die Kerne nehmen kaudalwärts an Menge zu. Die Wand der kleinen Lungensäcken, die jetzt auf diese Weise gebildet sind, ist im Verhältnis zum Durchmesser des Epithelrohres recht dick.

Vergleicht man dieses Stadium mit dem vorhergehenden, so findet man, dass die Verbindung zwischen der faltenförmigen Trachealanlage und dem Darm etwas geringer geworden ist. In dem jüngeren Stadium befindet sich der grössere Teil der Falte kaudal von der letzten Kiementasche; die spaltenförmige Verbindung zwischen der Trachea und dem Darm wird dagegen im älteren Stadium ungefähr mitten vor derselben Tasche

angetroffen. Der kaudale Teil der Falte muss folglich vom Darm abgeschnürt sein und so der Anfang der Trachea und der Bronchien geworden sein, welche Bildungen gleichzeitig durch selbständiges Wachstum in der Länge zugenommen haben.

Eine andere Veränderung findet man in der Entstehung der oben erwähnten kranio-ventralen Ecke der taschenähnlichen Ausbuchtung, mittelst welcher die Trachea in den Darm mündet (Fig. 6, st.). Diese Ecke springt als hohler Stachel in die Mittellinie von Trachea und Darm dort aus, wo diese Gebilde ineinander übergehen. Die spaltförmige, zugespitzte Ausstülpung kann darum auf besonderes Interesse zählen, weil sie, wie es scheint, eine in einer gewissen Entwicklungsperiode konstant wiederkehrende Bildung ist. Sie ist nämlich nicht nur in nächstälteren Stadien derselben Art, sondern auch bei anderen Reptilien und (wie aus einem im hiesigen Anatomischen Museum befindlichen, von Prof. Hammar verfertigten, Rekonstruktionsmodell hervorgeht), sogar beim Menschen wiederzufinden.

Die Bronchien fahren indessen fort, in Form von engen, gleichmässig dicken Röhren weiter in die Länge zu wachsen, auf denen sich anfänglich keine Andeutung der Grenze zwischen dem extrapulmonalen Bronchus und der künftigen Lunge vorfindet. Wenn sie eine gewisse Entwicklung erreicht haben, beginnen sie jedoch, gleichzeitig wie sie an Länge zunehmen, auch umfangreicher zu werden, und auf diese Weise entstehen zwei Säcke, welche unter tracheopetaler Abnahme ihrer Weite ohne Grenze in die Bronchien übergehen (Fig. 7, Taf. 20).

Die Erweiterung schreitet gleichzeitig mit der Längenzunahme fort und macht sich in der Fortsetzung vor allem auf der lateralen Seite des kranialen Teiles der entodermalen Lungenanlage bemerkbar. Sie erstreckt sich jedoch nur bis zu einem gewissen Punkte der Bronchien; kranialwärts davon behalten diese indessen ihr röhrenförmiges Aussehen. Dadurch tritt eine deutliche und besonders lateral scharf markierte Grenze zwischen

dem Teile des anfänglich gleichmässig dicken Rohres, welcher extrapulmonaler Bronchus werden soll, und demjenigen ein, welcher für die Lunge bestimmt ist. Darum, weil die Erweiterung so gut wie ausschliesslich die laterale Wand trifft, mündet der Bronchus in die mediale Seite des epithelialen oder, wie ich ihn künftig nennen werde, des primitiven Lungensackes und zwar an dessen kranialem Ende ein (Fig. 8 Taf. 20).

Dadurch, dass die Zunahme im Umfang im kranialen Teil des Lungensackes schneller erfolgt als in dem kaudalen, erhält der Lungensack später ein Aussehen, das, soweit es die Form anbelangt, das entgegengesetzte von dem in jüngeren Stadien ist. Derselbe wird am weitesten in seinem kranialen Teil, wo die scharfe Differenzierung zwischen Bronchus und Lungensack beobachtet wird, und wird nach seinem kaudalen Ende hin allmählich enger. Eine blasenartige Anschwellung dieses letztgenannten lässt sich kaum entdecken (Fig. 8).

Während dessen wächst die Trachea ganz bedeutend in die Länge. Bei dem 6 mm langen *Tarentola*-embryo (Fig. 8) erweist sie sich fast doppelt so lang wie einer der Bronchien zusammen mit dem entsprechenden primitiven Lungensack, während dagegen der 4,4 mm lange Embryo derselben Art die Trachea und den rechten Bronchus nahezu von derselben Länge zeigt (Fig. 5 Taf. 19). Dagegen nimmt die Trachea nicht an Dicke zu. Sie wird anfangs im Gegenteil im Umfange geringer und zwar nicht nur relativ, im Verhältnis zu ihrer Länge, sondern sogar absolut. Vergleicht man im älteren Stadium die Trachea mit dem Darm, so fällt der geringe Umfang der Luftröhre sofort in die Augen. Während die Trachea bei dem jüngeren Embryo etwas dicker als der Darm ist, hat dieser bei dem älteren an Weite zugenommen, so dass dessen Umfang den der Trachea viele Male überholt.

Eine andere Detailveränderung, welche sowohl bei *Tarentola* als *Cnemidophorus* zu beobachten ist, besteht darin, dass der

Winkel, welchen die beiden Bronchien beim Abgange von der Trachea miteinander bilden, während der ersten Zeit der Entwicklung in derselben Masse an Grösse abnimmt, wie der Embryo älter wird. Während also der in Frage stehende Winkel bei dem 4,4 mm langen *Tarentola*embryo 160° beträgt, ist derselbe bei dem 6 mm langen Embryo auf 30° gesunken, und von 75° bei dem 8,2 mm langen *Cnemidophorus*embryo ist er auf 25° bei dem 20,2 mm langen Embryo von derselben Tierart heruntergegangen. Gleichzeitig erhalten die Bronchien einen weniger dorsalen Verlauf; sie gehen mehr parallel mit dem Darm.

Diese Veränderung steht offenbar einerseits mit dem Wachstum des Bronchus und des primitiven Lungensackes und andererseits mit dem begrenzten Raum in Zusammenhang. Denn in gleichschenkeligen Dreiecken mit gleich grossen Basen nimmt ja der gegen die Base liegende Winkel in derselben Masse an Grösse ab, wie die den Winkel einschliessenden Seiten an Länge zunehmen. Da nun der Zuwachs des Embryos in frontaler und sagittaler Richtung mit der schnellen Längenzunahme der Lungenanlage nicht gleichen Schritt hält, wird der Bronchus bzw. der primitive Lungensack genötigt, nach Erlangung einer gewissen Grösse, mit seinem Längenzuwachs in einer Richtung fortzufahren, welche mehr parallel mit der Mittellinie des Embryo geht. Zufolge dessen erhält das kaudale Ende der Lungenanlage bei ihrer fortgesetzten Zunahme eine relative Abweichung nach der Mittellinie. Hierin liegt wohl die Erklärung des bogenförmigen Aussehens mit dorso-lateralwärts gekehrter Konvexität, welches die entodermale Anlage des Bronchus und der Lunge bei dem jüngeren *Cnemidophorus*embryo zeigt (Fig. 7 Taf. 20). Wenn dann der primitive Lungensack hauptsächlich durch Erweiterung und Vergrösserung seiner lateralen Wand im Umfang zunimmt, wie oben gezeigt worden ist, wird seine mediale Wand und mit ihr das kaudale Ende des Bronchus nach der Mittellinie verschoben, und dadurch wird natürlich die Divergenz zwischen den Bronchien geringer.

Die entodermale Lungenanlage besteht also in dem Stadium der Entwicklung, wohin wir derselben gefolgt sind: 1. aus einer langen, engen Trachea, von deren kranialem Ende, beim Übergang in den Darm, der eigentümliche, schon oben erwähnte Stachel, der nun sein Lumen verloren hat, noch weiter als vorher vorspringt, 2. aus zwei unter ziemlich spitzem Winkel von der Trachea ausgehenden und etwas dorsal verlaufenden, ebenfalls engen Bronchien und 3. im Anschluss an diesen aus zwei verhältnismässig geräumigen primitiven Lungensäcken (Fig. 8, Taf. 20). Eine Vergrösserung oder Komplizierung von deren innerer Fläche in Form von ausbuchtenden Blasen bzw. einspringenden Falten ist noch nicht zu stande gekommen.

Das Epithel der Trachea und der Bronchien ist ein einschichtiges, hohes Cylinderepithel, etwas niedriger als bei jüngeren Stadien. Der kraniale Teil des primitiven Lungensackes ist dagegen von einem niedrigen, einschichtigen Cylinderepithel (fast kubisch) bekleidet, welches in kaudaler Richtung allmählich in der Höhe zunimmt, so dass das kaudale Ende des Lungensackes wieder dasselbe hohe Cylinderepithel wie die Trachea und die Bronchien besitzt. Die kubischen Zellen sind etwas breiter als die Cylinderzellen. Die Kerne liegen an der vom Lumen abgewendeten Seite. Die Veränderung, welche das Epithel des primitiven Lungensackes so allmählich erleidet, ist offenbar eine mitwirkende Ursache oder eine Folge der Hand in Hand damit gehenden Erweiterung des Epithelrohres.

Über die mesodermale Anlage ist nicht viel zu sagen. Trachea und Darm werden fortfahrend von einer gemeinsamen Bindegewebsschicht umschlossen, welches keine Differenzierung zeigt. Die mesodermale Lungenanlage richtet sich in der Form nach der entodermalen, bildet also zwei in die Körperhöhle ausbuchtende ovale Anschwellungen auf beiden Seiten des Darmes.

Von diesem sind sie, wie Broman (1904) beschrieben, durch je einen Rezess geschieden, und kaudalwärts setzen sie sich ein Stück in je ein Ligament fort, welches nach Broman möglicherweise als vorher gebildete mesodermale, von der entodermalen noch nicht in Anspruch genommene Lungenanlage aufzufassen ist. Die Dicke der mesodermalen Wand ist im Verhältnis zum Lumen des Lungensackes kleiner als in jüngeren Stadien. Das Bindegewebe wächst also, wie auch von Fanny Moser angedeutet worden ist, weniger schnell als die gesamte Lunge.

Die Gefäße sind noch sehr klein. Die Lungenarterien, welche von den letzten Aortabogen ausgehen, gerade wenn diese auf ihrem Wege zur Aorta descendens die Trachea auf der Grenze zwischen dem mittelsten und kaudalen Drittel kreuzen, gehen je eine auf jeder Seite von der Trachea und dem Bronchus in einiger Entfernung von und parallel mit ihnen, um sich auf die latero-dorsale Seite des primitiven Lungensackes zu legen. Bereits im kranialen Teile des primitiven Lungensackes werden sie so unbedeutend, dass sie nicht weiter mit Sicherheit verfolgt werden können. Dasselbe gilt von den Venen. Auf der ventralen Seite der Bronchien sieht man indes Querschnitte von Gefäßen, welche ohne Zweifel Venen sind.

Wenn die Lunge das eben beschriebene Stadium erreicht hat, tritt eine wichtige Veränderung in ihrer Entwicklung ein. Der bisher glattwandige, einfache Lungensack beginnt Anzeichen von einem komplizierteren Bau zu zeigen.

Die Veränderung nimmt im kranialen Teil des Lungensackes ihren Anfang und tritt erst in der Form eines hohlen, warzenartigen Zapfens zum Vorschein, der von dem kranialen Ende des primitiven Lungensackes herausspringt, dorso-lateralwärts von der Einmündungsstelle des Bronchus. Der Zapfen hat das Aussehen einer in der Embryologie der Säugetier- und

Vogellunge sogen. Knospe, und ist als die erste Anlage eines Seitenbronchus zu betrachten (Fig. 9 Taf. 21).

Der primitive Lungsack ist spindelförmig und endigt kaudal mit einem ziemlich zugespitzten Ende (nicht mit einer blasenartigen Anschwellung). Er ist mit kubischem Epithel ausgekleidet, ausgenommen jedoch die kaudale Spitze, welche ebenso wie der herausspringende Zapfen ein recht hohes Cylinder-epithel hat.

Das Verhalten der Lungenarterie zu dem herausspringenden Zapfen scheint bei verschiedenen Arten etwas ungleich zu sein. Bei *Tarentola* geht die Arterie auf der lateralen Seite von demselben, bei *Anguis* auf der medialen hin. Bei *Cnemidophorus* teilt sich die Arterie in dieser Gegend in zwei Zweige, von denen der eine lateral, der andere medial von der in Frage stehenden Bildung geht. Der mediale Zweig ist etwas kräftiger als der andere und dürfte daher als der Hauptstamm zu betrachten sein.

Nach der Entstehung des oben erwähnten ersten Zapfens bzw. Blase kommen in rascher Folge eine ganze Menge solche zur Ausbildung. Auf dem nächstfolgenden von mir rekonstruierten Stadium (von einem 8,5 mm langen *Tarentola*-Embryo) ist der ganze rechte primitive Lungsack, der auf Querschnitten eine ovale Form hat, und dessen kaudales Ende sich langsam zu einer ziemlich stumpfen Spitze verschmälert, ringsum gleichsam übersät von ihnen (Fig. 10 Taf. 21 und 11 Taf. 22).

Die erste Blase, welche bereits im vorhergehenden Stadium angelegt war, ist zu einem grossen, länglich runden Sack angewachsen, der durch eine weite Kommunikation mit dem primitiven Lungsack in Verbindung steht (Fig. 10 u. 11, dr). Indes bildet er keine unmittelbare Fortsetzung desselben in kranialer Richtung, sondern sitzt gleichsam auf einem sehr kurzen, ziemlich dicken Stiel auf der dorsalen Seite des Lungsackes, bei dessen

den das Lungenlumen auskleidenden Epithelzellen sezerniert wird. Wenn nun die Sekretion in diesem Falle aus irgend einer Veranlassung in der linken Lunge lebhafter erfolgt ist als in der rechten, so wird natürlich der in der erstgenannten Lunge vorherrschende Druck kräftiger, und es ist wohl nicht undenkbar, dass gerade unter dem Einfluss dieser höheren inneren Spannung die linke Lunge mit den von ihr ausspringenden Blasen ihren voluminösen Umfang erhalten hat.

Die Trachea hat vorn beim Übergang in den Darm ihr Lumen verloren und bildet dort eine von Seite zu Seite zusammengedrückte Epithelscheibe. Kaudal davon bildet sie ein hohles Rohr, dessen ovaler Querschnitt in seiner kranialen Hälfte den längsten Durchmesser im Sagittallplane, in seiner kaudalen im Frontalplane hat. Dessen Lumen nimmt vom kranialen zum kaudalen Ende an Weite zu, und Hand in Hand damit nimmt das Epithel in der Höhe ab, so dass es — während es im kranialen Teil aus einschichtigem, niedrigem Cylinderepithel gebildet wird — in dem kaudalen aus einfachem, kubischem besteht. Dieses Epithel setzt sich in die weiten Bronchien und in den primitiven Lungensack fort, wo es noch niedriger wird. Das Epithel im Fundus der ausbuchtenden Blasen ist in Mehrzahl derselben etwas höher als auf der zwischen ihnen liegenden Falten. Der Höhenunterschied ist indes nicht besonders gross.

In der mesodermalen Anlage ist glatte Muskulatur angelegt worden. Sie wird in den Scheidewänden zwischen den Blasen angetroffen und zwar besonders reichlich angehäuft in den Wänden zwischen den transversalen Reihen der oben erwähnten kleinen Blasen.

Nach der Entstehung der eben beschriebenen auf dem primitiven Lungensacke oder dem Stammbronchus sitzenden Blasen fährt die Komplikation der inneren Fläche der Lunge auf dem eingeschlagenen Wege fort. In dem nächsten von mir rekonstruierten Stadium (9 mm langer *Tarentola*-Embryo) haben

die Lungen bereits einen recht komplizierten Bau erhalten. Ihre äussere Form haben sie im grossen und ganzen beibehalten, haben aber an Umfang zugenommen. Auch jede einzelne Blase ist grösser und tiefer geworden. Besonders sind die Blasen der dorsalen Reihe vergrössert und zwar hauptsächlich in bronchifugaler Richtung, wodurch sie zu dicken, von Seite zu Seite etwas zusammengedrückten Röhren verwandelt sind, die an ihrem Ende in zwei oder mehrere sehr kurze Zweige geteilt sind und gleichzeitig sekundäre Blasen nach den Seiten entsenden (Fig. 13, d_{III}, Taf. 23). Diese letzteren sind im allgemeinen länger, mehr rohrförmig ausgezogen, je näher sie an der Basis des Mutterstammes sitzen, und die längsten von ihnen, d. h. diejenigen, welche sofort abgehen, nachdem die Mutterblase den Stammbronchus verlassen hat, sind ihrerseits mit kleineren Nebenblasen versehen. Am deutlichsten ist dies an der lateralen Seite zu sehen (Fig. 13, s. k.) Nachdem sie anfänglich rundliche Säcke mit keinen oder nur wenigen, kleineren Ausbuchtungen bzw. Einbuchtungen gebildet haben, sind die dorsalen Blasen also zu in dorso-ventraler Richtung ausgezogenen Gängen verwandelt worden, die seitwärts hohle Zapfen aussenden, welche die Form von entweder kleinen Röhren oder seichten Blasen zeigen, je nachdem sie näher oder weiter vom Stammbronchus sitzen. Die im vorhergehenden Stadium noch einfache Blase ist so zu einem ganzen System kurzer Gänge und kleinerer Blasen umgewandelt, deren zusammengelegter Umfang den der primären einheitlichen Blase an Grösse bedeutend übertrifft.

Auch die im vorhergehenden Stadium kleinen, in transversalen Reihen sitzenden Blasen sind grösser und tiefer geworden und haben sich in Haupt- und Nebenblasen geteilt (Fig. 13, v.).

Das Epithel hat noch mehr an Höhe abgenommen. Ein Unterschied zwischen den den Blasengrund bekleidenden und den die übrigen Teile der Lungenwand bedeckenden Epithelzellen kann kaum bemerkt werden. Etwas, aber unbedeutend, höher sind wohl die Zellen im Fundus einiger Blasen.

Die glatte Muskulatur hat sich weiter vermehrt. Bündel von glatten Muskelzellen werden in den freien Rändern der am weitesten hineinreichenden Falten bemerkt. Übrigens hat das Bindegewebe im Verhältnis zum Volum der Lunge an Menge abgenommen; die Aussenwände der Lunge sind relativ bedeutend dünner geworden.

In der völlig entwickelten Lunge bei *Tarentola* verläuft nach Meckel „von der Eintrittsstelle der Luftröhre in der Richtung derselben an der äussern (d. h. dorsalen) Seitenwand der Lunge . . . eine einfache Reihe dicht stehender Zellen (= Blasen), welche sich ungefähr 15 an der Zahl, durch ihre Grösse leicht von den übrigen, die ganze innere Fläche der Lunge ungleich machenden gewöhnlichen unterscheiden“, also ein Bau, welcher völlig mit demjenigen übereinstimmt, der in der ältesten von mir untersuchten embryonalen *Tarentolalunge* anzutreffen ist.

Nach Milani fehlen extrapulmonale Bronchien bei dem vollständig entwickelten Tiere (*Tarentola*). Da im Embryonalstadium solche deutlich vorhanden sind, bedeutet deren Verschwinden eine sekundäre Veränderung. Diese kommt wohl dadurch zu stande, dass die Bronchien nur in der Breite weiter wachsen, nicht aber in der Länge. Während nämlich der Bronchus des 9 mm langen Embryos den Bronchus des 6 mm grossen Embryos viele Male in der Weite übertraf, erwies sich die Länge in beiden Fällen ungefähr gleich gross. Auf diese Weise wird der Bronchus während der Entwicklung zu einer weiten Öffnung zwischen der Trachea und dem Lungensack umgewandelt.

Nach dieser Darstellung der Veränderungen, welche die Lunge während ihrer Entwicklung erleidet, komme ich zu der in der Einleitung erwähnten Prinzipfrage zurück, ob nämlich die in älteren Stadien vorkommenden, blasenförmigen Ausbuchtungen durch eine Ausstülpung entsprechender Partien der ursprünglich glatten Lungensackwand zu stande gekommen sind, oder ob sie einem Hineinwachsen zwischenliegender Teile ihr Exi-

stenz zu verdanken haben. Während alle ältere Forscher die letztere Alternative angenommen haben, erklärte wie erwähnt Fanny Moser (1902), dass die innere Fläche der Lunge auch bei Amphibien und Reptilien nach dem Sprossenbildungsprinzip vergrössert wird.

Fanny Moser hat nur Schnitte studiert und sich dabei bloss an die strukturellen Eigentümlichkeiten gehalten. Ihre Beweisführung ist kurz folgende: Das Epithel im Fundus der blasenförmigen Ausbuchtungen, welche man auf Schnitten von z. B. einer embryonalen Anguis-Lunge von dem centralen Luftraum (= primitiven Lungensack) ausgehen sieht, ist bedeutend höher als auf anderen Stellen und das Bindegewebe ringsherum dichter, dessen Kerne abgeplattet, parallel mit dem Boden der Blase. Dies zeigt, dass die Blase durch eine Ausstülpung der Epithelwand mit gleichzeitiger Zusammenpressung des ausserhalb befindlichen Bindegewebes entstanden ist. Die Zellen im Fundus haben zufolge des engen Raumes Cylinderform angenommen. Dieses wieder ist eine Folge des Widerstandes von seiten des Bindegewebes. Wenn es sich dagegen um eine Septabildung handelte, verursacht durch Proliferation des Bindegewebes, so müsste dieses in den Septa am dichtesten sein. Das aber ist nie der Fall.

Dagegen liesse sich folgendes einwenden:

Auch wenn man, wie Fanny Moser gethan, von der Annahme ausgeht, dass es bei einem eventuellen Faltenbildungsprozess das Bindegewebe ist, welches die Initiative zur Entstehung der Falte ergreift (was doch des Beweises bedarf), braucht keineswegs der Umstand, dass das Bindegewebe nicht in den Septa selbst die grösste Dichte zeigt, notwendigerweise zu beweisen, dass die Lunge (ausser durch Sprossenbildung) nicht auch durch Faltenbildung kompliziert wird. Denn wenn die Sprossenbildung äusserst schnell erfolgt, kann das Bindegewebe sehr wohl peripher von den hervorstwachsenden Sprossen einer

so grossen Verdichtung ausgesetzt werden, dass diese die in den Septa gleichzeitig erfolgende Bindegewebsvermehrung mehr als deckt. Die Septa können also in centraler Richtung verlängert werden, ohne dass das Bindegewebe in den sich einschiebenden Falten am dichtesten wird.

Ausserdem habe ich das Bindegewebe an vielen Stellen in den Septa mindestens ebenso dicht wie um die Sprossen gesehen.

Warum aber sollte, wenn es sich um einen Faltenbildungsprozess handelte, das Bindegewebe notwendig den Impuls zum Hineinwachsen geben? Warum nicht ebenso gut das Epithel? Wenn die Zellen auf einem begrenzten Gebiete einer Epithelmembran durch häufige Zweiteilung schnell an Anzahl zunehmen, beruht wohl auf den Druckverhältnissen auf beiden Seiten von der Epithelmembran, nach welcher Richtung eine Ausbuchtung zu stande kommt. In dem Falle, um den es sich hier handelt, liegt in der Krümmung der Epithelmembran, in ihrer bronchifugalen Konvexität, ein prädisponierendes Moment für eine periphere Ausstülpung; wenn aber der Druck auf der Aussen- seite von dem Epithel um so viel grösser ist als der Druck auf der Innenseite, dass dieses Moment dadurch überkompensiert wird, so wird wohl die Folge der Zellenproliferation eine centripetale Einstülpung, ein Septum. Wenn nun (unter der Voraussetzung, dass die Unebenheiten auf der Innenseite des Lungen- sackes durch einen Faltenbildungsprozess entstanden sind) der Impuls zur Faltenbildung vom Epithel ausgeht, braucht man ja keine Verdichtung des Bindegewebes in den Septa zu deren Hineinwachsen zu verlangen. Im Gegenteil, wenn das Binde- gewebe nicht in derselben Proportion zunimmt, wie die Epithel- zellen proliferieren, muss es gegenüber der Epitheleinbuch- tungen verdünnt werden, wobei das Bindegewebe ausserhalb der Blasen das Aussehen erhält, verdichtet worden zu sein. Dass die Bindgewebskerne längs des Epithels abgeplattet liegen, wäre dann möglicherweise so zu erklären, dass das in Falten-

form hineinwachsende Epithel das Bindegewebe, welches in seinem Wachstum mit jenem nicht gleichen Schritt zu halten vermag, nach sich zieht, wodurch das Bindegewebe gleichsam über der zwischen zwei Falten zurückbleibenden Epithelblase zu reiten kommt und so eine konzentrierte Lagerung um deren Fundus erhält. Was endlich die Entstehung des hohen Epithels betrifft, kann vielleicht auch in diesem Fall in dem fehlenden Raum eine Erklärung liegen. Die Zellen in dem Boden der Blasen vermehren sich wohl auch, obgleich die Zellenproliferation dort nicht so schnell erfolgt wie auf dem Gipfel der Falte. Zu folgedessen, dass das Bindegewebe aus vorher genanntem Grunde gegen den Fundus der Blase gepresst wird, wird wohl der Raum für die neugebildeten Zellen hier zu eng und die Zellen werden genötigt, Cylinderform anzunehmen.

Übrigens aber zeigen bei den Embryonen niederer Reptilien, die ich untersucht habe, die Zellen häufig ungefähr dieselbe Höhe auf den Rändern der einbuchtenden Falten wie in dem Fundus der ausspringenden Blasen.

Ich gebe zu, dass Fanny Mosers Erklärung der auf Schnitten von ihr beobachteten Strukturverhältnisse befriedigender erscheinen kann als obenstehende Deutung. Ich habe nur zeigen wollen, dass die Momente, auf welche sie sich gestützt hat, zweideutig sind, und dass ihre Beweise sonach unzureichend sind.

Obgleich ich also die von Fanny Moser gegen eine eventuelle Septabildung aufgestellten Gründe nicht anders als höchstens ziemlich gute Wahrscheinlichkeitsbeweise bezeichnen kann, teile ich doch völlig ihre Ansicht, dass ein in centrifugaler Richtung fortschreitender Sprossenbildungsprozess auch bei Reptilien den Weg zur allmählichen Vervollkommnung der Lunge bildet. Ich habe nämlich bei sowohl niederen wie höheren Reptilien für diese Auffassung kräftigere Stützen als die, Fanny Moser gegeben, gesucht und, wie ich glaube, solche auch gefunden.

Dass der erste Schritt, den die Lunge zur Komplizierung

ihrer inneren Fläche that, zur Entstehung eines von der Dorsal-seite des kranialen Endes des Stammbronchus ausgehenden hohlen Zapfens führt, wie Fig. 9, d¹, Taf. 21 zeigt, ist bereits erwähnt worden. Schwerlich wird wohl jemand meinen, dass dieses rohrförmige Gebilde durch eine Art Hineinwachsen von Bindegewebssepta in das Innere der Lunge entstanden sein sollte. Ebensowohl könnte man dann behaupten, dass die von dem Stammbronchus der embryonalen Säugetierlunge herausspringenden Sprossen durch einen Faltenbildungsprozess entstanden seien, was wohl aber noch niemand behauptet hat und auch nicht behaupten wird. Es ist vielmehr dieser erste hohle Zapfen ohne Zweifel nach dem Prinzip der Knospenbildung angelegt und weiter gewachsen und ist also eine Knospe, völlig gleich den entsprechenden Bildungen in der Säugetierlunge.

Ferner kann man wohl annehmen, dass das Prinzip, welches der Entstehung und fortgesetzten Weiterbildung der ersten Blase zu Grunde liegt, sich auch in Bezug auf die Entwicklung der übrigen Blasen geltend macht. Ein Blick auf Fig. 10, Taf. 21 u. 11, Taf. 22 scheint mir auch darzuthun, dass es sich hier um herauswachsende Sprossen und nicht um hineinwachsende Falten handelt. Was besonders die grossen Blasen in der mehrfach erwähnten dorsalen Reihe betrifft, scheint mir ihre Form, ihr ganzes Aussehen und die Weise, wie sie mit dem Stammbronchus zusammenhängen, den Gedanken an einen Septabildungsprozess fast gänzlich auszuschliessen. Denn ebenso einfach, wie es sich zu denken ist, wie diese unregelmässig gerundeten, kolbenähnlichen Blasen durch ebenso viele Ausstülpungen der Epithelwand gebildet sein können, ebenso unnatürlich erscheint mir die Vorstellung, dass eine in centripetaler Richtung fortgehende Septabildung zu deren Entstehung geführt haben sollte. Zieht man endlich die auffallende Ähnlichkeit zwischen der ersten Blase, von der ohne Zweifel behauptet werden kann, dass sie als Spross angelegt wird, und diesen übrigen, kaudal von dem

ersten folgenden, in Betracht, dürfte, da nur ein Grössenunterschied bemerkt werden kann, wie mir scheinen will, kein Zweifel mehr obwalten, dass diese dorsalen Blasen wirklich Sprossen sind, gebildet durch eine hernieartige Ausstülpung der Wand des primitiven Lungensackes.

Betreffend die übrigen kleinen Blasen, welche rings um den primitiven Lungensack sitzen, ist es natürlich nicht unmöglich, dass sie auf die Weise gebildet sein können, dass zwischenliegende Teile der Wand central in die Lunge gewachsen sind. Einfacher ist jedoch unbestritten die Entstehungsweise, dass sie durch centrifugales Herauswachsen entsprechender Wandpartien gebildet worden sind. Darum und weil die grossen dorsalen Blasen, wie man ja mit ziemlich grosser Sicherheit annehmen kann, durch einen centrifugalen Sprossenbildungsprozess entstanden sind, giebt es wohl keinen Grund, die Entstehung dieser kleinen Blasen auf ein Prinzip zu basieren, welches dem für die ersteren geltenden so ganz diametral entgegengesetzt ist, und welches obendrein durchaus nicht einfacher, sondern im Gegenteil unnatürlicher erscheinen muss. Da es andererseits keinen einzigen Umstand giebt (von einer unbewiesenen Hypothese abgesehen, die nur darin eine Stütze hat, dass sie sozusagen eine alte Tradition geworden ist), der dafür spricht, dass die Entstehung der Blasen mit einem Faltenbildungsprozess in Verbindung steht, dürfte man nicht fehlgreifen, wenn man behauptet, dass alle diese Blasen, die kleinen sowohl wie die grossen, auf dieselbe Weise entstanden sind, wie die in der Säugetierlunge vorkommenden Sprossen, und also mit dem Namen „Sprossen“ oder „Knospen“ belegt werden können.

Wie also das erste Auftreten der Blasen mit recht grosser Sicherheit auf einen seinem Wesen nach centrifugal verlaufenden Sprossungsprozess gegründet werden kann, so folgt auch deren fortgesetztes Weiterwachsen und Komplizierung sehr wahrscheinlich demselben Prinzip.

Die Blasen sind, wie bereits erwähnt, in der älteren embryonalen Tarentolalunge (9 mm Embryo) erwiesenermassen tiefer als in der jüngeren (8,5 mm Embryo) (vgl. Fig. 11 u. Fig. 13). Diese Vertiefung kann ja entweder dadurch zu stande gekommen sein, dass die Ränder der die Blasen abgrenzenden Falten dem Centrum der Lunge näher gerückt sind, oder dass der Fundus der Blasen in centrifugaler Richtung verrückt worden ist, oder durch Zusammenwirken dieser beiden Prozessen. Wenn der erstere Prozess in irgendwelchem Masse zur Vergrösserung der Blasen beiträgt, muss dies wohl eine Verminderung der Querschnittfläche central von den in den Stammbronchus am weitesten hineinspringenden Scheidewänden zur Folge haben. Demnach muss in zwei naheliegenden embryonalen Stadien, wo die innere Fläche der Lunge ihre definitive Komplikation noch nicht erreicht hat, die in Frage stehende Querschnittfläche in dem jüngeren Stadium eine grössere Ausdehnung haben als im älteren. Die aber hat sie nicht. Im Gegenteil, in der älteren Lunge besitzt diese Fläche einen nicht unbedeutend grösseren Umfang als in der jüngeren. Dass die im jüngeren Stadium blasenförmigen Sprossen in dem älteren eine ausgezogene, röhrenartige Form erhalten haben, kann nicht gut auf etwas anderem beruhen, als dass der Fundus der Blasen in peripherer Richtung verrückt worden ist, während die Ränder der Zwischenwände relativ fixe Punkte gebildet oder, wenn sie etwa verrückt worden sind, sich jedenfalls nicht dem Centrum der Lunge genähert haben. Denn die Möglichkeit, dass die oben genannte Fläche in den dazwischen liegenden, nicht zur Verfügung stehenden Stadien einen grösseren Umfang gehabt haben sollte als bei den untersuchten, ist, glaube ich, nicht vorauszusetzen.

Was hier über die Weise der Entstehung und Vergrösserung der grösseren vom Stammbronchus selbst ausgehenden Blasen gesagt worden ist, hat auch seine Anwendung auf die kleinen Blasen oder Gänge, welche die Fläche der erstere bekleiden.

Ein Vergleich zwischen einer der dorsalen Blasen in der jüngeren Lunge mit der entsprechenden Bildung in der älteren giebt am leichtesten einen Einblick in den Verlauf der Entwicklung. (Vergl. Fig. 11, d III, Taf. 22 mit Fig. 13, d III, Taf. 23.) Dass die auf der letzteren Blase vorkommenden, mehr oder weniger in die Länge gezogenen, hohlen Zapfen durch ein von der Peripherie der Blase erfolgendes Hineinwachsen von Bindegewebssepta zu stande gekommen sind, muss wohl als mehr als unwahrscheinlich bezeichnet werden. Denn da der Umkreis der älteren Blase oder richtiger Ganges innerhalb dieser Septa mindestens ebenso gross ist, wie der Umkreis der entsprechenden jüngeren Blase, setzt eine solche Annahme das Vorhandensein eines dazwischen liegenden Stadiums voraus, welches die Blase nur enorm vergrössert, aber noch nicht mit sich einschiebenden Leisten versehen zeigt. Und ein solches Stadium dürfte es nicht geben, wenn man bedenkt, wie gering der Altersunterschied zwischen den zwei Embryonen sein muss, von deren Lungen hier die Rede ist.

Gegen Obiges liesse sich einwenden, dass, wenn sich die ältere Lunge unter einem stärkeren inneren Druck befunden hätte als die jüngere, wenn sie also mehr ausgespannt gewesen wäre als diese, oder wenn die ganze Lungenanlage wegen des allgemeinen Wachstumes der Wände in ihrem Umkreis stark zugenommen hätte, so braucht der Umstand, dass das centrale Lumen der Lunge während der geschehenden Komplizierung nicht eingeengt worden ist, keineswegs zu beweisen, dass nicht die Ränder der in Frage stehenden Bindegewebssepta während der Entwicklung in der Richtung nach dem Centrum der Lunge verlängert worden sein können, da ein solcher centripetaler Zuwachs unter solchen Umständen von einer schnelleren centrifugalen Platzveränderung der Falten in toto verdeckt werden könnte.

In solchem Falle aber würden wohl die Falten an ihren centralen Rändern Wachstumszentra haben. Die Struktur dieser

Ränder lässt indes kaum vermuten, dass dort spezielle Zuwachspunkte anzutreffen sind. In Übereinstimmung mit dem oben Gesagten scheint mir daher die Tiefenzunahme, welche die Blasen bzw. Falten bei einem Vergleich zwischen einem älteren und einem jüngeren Stadium zeigen, am wahrscheinlichsten dadurch zu stande gekommen zu sein, dass der Blasenfundus schneller in peripherer Richtung verschoben worden ist als die Ränder der dazwischen liegenden Falten, welche (auch die centrifugal) langsam versetzt worden sind oder an gewissen Stellen vielleicht geradezu fixe Punkte gebildet haben. Auf keine Fälle vermindert sich im Laufe der embryonalen Entwicklung die Entfernung zwischen dem Lungencentrum und den in Rede stehenden Septarändern.

Endlich ist noch ein Umstand zu erwähnen, welcher zu Gunsten der Lehre von der Komplikation durch Sprossenbildung spricht. Auf zwei dicht aneinander sitzenden grösseren Primärblasen (die erste dorsale und die gegenüberliegende ventrale bei 9 mm *Tarentola*) zeigen sich die Nebenblasen bzw. -Falten bedeutend niedriger an den Seiten, welche gegeneinander gepresst liegen, als auf deren übrigen Fläche. Nimmt man an, dass die Blasen durch eine Ausstülpung der Epithelwand und nachfolgenden centrifugalen Zuwachs gebildet werden, so wird deren geringe Grösse auf genannter Stelle leicht als eine Folge des engen Raumes erklärt. Wäre die Lunge dagegen nur durch einen centripetalen Septabildungsprozess kompliziert, so gäbe es ja kein Hindernis für die Falten, auf der in Frage stehenden Seite dieselbe Höhe zu erreichen wie auf den übrigen Seiten, und eine Erklärung der gemachten Beobachtung dürfte unter solchen Umständen nicht ebenso leicht zu geben sein.

Einen schlagenden, streng logischen Beweis, dass die im Vorstehenden unter dem Namen „Blasen“ oder besser „Knospen“ erwähnten Gebilde durch Ausstülpung der Epithelwand entstanden sind, kann indessen das mir zu Gebote stehende Eidechsenmaterial

nicht liefern. Die Schwierigkeit, hinsichtlich der niederen Reptilienlungen eine solche zu finden, liegt in der grossen Weite, die der Stammbronchus bei diesen im Verhältnis zu den herausspringenden Sprossen hat. Da man aber, wie aus dem Obigen hervorgeht, bei dem Versuch, mit Hilfe der Septatheorie ein älteres Stadium von einem jüngeren herzuleiten, auf lauter Schwierigkeiten stösst, während sich eine solche Herleitung auf Grund der Sprossenbildungshypothese leicht und einfach machen lässt, dürfte die Annahme berechtigt sein, dass auch bei niederen Reptilien die innere Fläche der Lunge durch einen centrifugal fortschreitenden Sprossenbildungsprozess vergrössert wird. Sollten die oben angegebenen Gründe nicht im stande sein, davon zu überzeugen, dass es sich wirklich so verhält, so werden doch ganz gewiss die Beschreibung und die Bilder, welche im folgenden von den Schildkrötenlungen in verschiedenen Stadien gegeben werden, allen Zweifel heben.

Es handelt sich also nach meinem Dafürhalten auch in der Eidechsenlunge um Knospen oder Sprossen. Von den auf dem Stammbronchus sitzenden werden wenigstens die ersten durch Ausstülpungen von den Seiten des Stammbronchus gebildet, während dessen kaudales Ende ungeteilt weiter wächst, also eine monopodische Anlegungsweise (Fig. 9 u. 10, Taf. 21). Zuletzt kommen doch Sprossen auch am Ende selbst heraus, letzteres teilt sich in zwei (oder mehrere kleinere) Abteilungen; folglich diko- bzw. polytomische Verzweigung (Fig. 11, st. k. u. dXI, Taf. 22). Ein ähnliches Verhalten zeigt jede der grossen dorsalen Bronchusanlagen, die bei *Tarentola* anzutreffen sind. Anfangs wachsen diese mit ihren Enden ungeteilt und senden sekundäre Knospen von den Seiten aus. Nachdem die Entwicklung zu einem gewissen Punkt fortgeschritten ist, spalten sie sich an den Enden (Fig. 13, dIII, Taf. 23).

Was die Ordnung anbelangt, in welcher die auf dem Stammbronchus sitzenden, monopodisch angelegten Sprossen sichtbar

werden, so bot das Material, welches mir zur Verfügung gestanden hat, nicht hinreichend dicht aufeinander folgende Stadien, um diese im Detail mit Sicherheit bestimmen zu können. Gewiss ist doch, dass der erste dorsale Spross, welcher in die kraniale Spitze der Lunge hinaufreicht, vor allen anderen angelegt wird. Erst nachdem dieser in recht erheblichem Grade herausgewachsen ist, folgen andere und zwar erst im kranialen Teil der Lunge. Dabei scheinen mehrere von ihnen gleichzeitig oder wenigstens mit sehr kurzen Zwischenräumen angelegt zu werden. Hierauf deutet der Umstand, dass, während bei einem 6,5 mm langen *Anguis*-Embryo sich nur der erste Spross in Form eines ziemlich langen Zapfens entwickelt vorfand, bei einem 8,2 mm langen *Anguis*-Embryo eine ganze Menge kleiner Sprossen im kranialen Teil der Lunge beobachtet wurden. In derselben Weise verhielten sich zwei recht nahe aneinander liegende Stadien von *Cnemidophorus*. Die geringe Grössendifferenz zwischen Knospen, welche ungefähr auf derselben Höhe sitzen, spricht ebenfalls für eine solche Annahme.

Was *Tarentola* betrifft, so gehen die Sprossen der mehrerwähnten dorsalen Reihe in der Anlage vor den übrigen. Ausser dass der kranialste Spross in dieser Reihe der erste Spross ist, der überhaupt angelegt wird, so wird diese Reihenfolge von deren Grösse angedeutet, indem sie ja die übrigen in derselben Höhe sitzenden Sprossen im Umfang übertreffen, wie vor allem aus dem Umstande, dass bei dem 8,5 mm langen Embryo die linke Lunge in ihrer ganzen Ausdehnung diese dorsalen Sprossen zeigt, während die übrigen Sprossen in den kaudalen zwei Dritteln noch fehlen (Fig. 10 Taf. 21 u. 11 Taf. 22).

Übrigens dürften bei *Tarentola* die grossen dorsalen Sprossen unter sich in akropetaler Folge angelegt werden¹⁾. Dieselbe

¹⁾ Wenn hier wie auch an anderen Stellen in Betreff der Reihenfolge für die Entstehung der Sprossen der Ausdruck „akropetal“ angewandt wird, so ist, wie aus dem Zusammenhang hervorgeht, damit gemeint, dass die Sprossen in successiver Folge kranio-kaudalwärts am Stammbronchus angelegt werden.

Reihenfolge scheint auch unter den vorher erwähnten transversalen Reihen kleiner Sprossen vorzuherrschen, wobei alle Sprossen in demselben Segment, nach ihrer Grösse zu urteilen, ziemlich gleichzeitig hervorkommen. Die Annahme, dass die Reihenfolge akropetal sein soll, stützt sich teils auf die regelmässige Entfernung, in welcher die Sprossen, bezw. die transversalen Segmente wiederkommen, teils darauf, dass die Sprossen im grossen und ganzen in kranio-kaudaler Richtung an Grösse abnehmen. Ob die Reihenfolge streng akropetal ist, oder ob vielleicht ein vereinzelter Spross kranial von den vorher angelegten zur Ausbildung kommen kann, hat das Material nicht darthun können. Wenn aber auch die letzte Möglichkeit eintreffen kann, so scheint sie doch nur selten vorzukommen; und die weitaus grösste Anzahl der Sprossen wird ganz gewiss in akropetaler Folge angelegt.

Wie sowohl von Meckel als Milani betont wird, schliesst die Lunge der niederen Saurier nur eine einzige grössere Höhle ein, während sie bei den höheren (Stellio, Iguana u. a.) dagegen durch ein im vorderen Teil der Lunge von deren dorsaler Wand bis zur ventralen laufendes Septum in zwei grosse Abteilungen geteilt ist, eine kraniale und eine kaudale, welche nur durch eine kleinere Öffnung miteinander in Verbindung stehen. Diese Öffnung nimmt auch die Mündung des Bronchus in sich auf, so dass sich dieser gleichzeitig in beide Säcke öffnet. Die beredete Verschiedenheit zwischen den entwickelten niederen und höheren Saurierlungen findet ihre Erklärung durch die Embryologie. Der Unterschied ist nicht von so grosser prinzipieller Bedeutung, wie dies vielleicht beim Studium von nur entwickelten Lungen erscheinen kann. Die kraniale Abteilung der zweikammerigen Lunge ist nämlich nichts anderes als der zuerst angelegte Seitenspross, (er entspricht also dem ersten dorsalen Spross in der Tarentolalunge), während die kaudale die direkte Fortsetzung des extrapulmonalen Bronchus bildet, also

den Stammbronchus darstellt. Dass die entwickelte Lunge in dem einen Falle eine einzige grössere Höhle zeigt, in dem anderen zwei voneinander getrennte, beruht einfach darauf, dass hinsichtlich der einkammerigen Lunge der erste Spross (wie alle die übrigen) eine weite, geräumige Kommunikationsöffnung mit dem Stammbronchus erhält, wogegen in der zweikammerigen Lunge derselbe Spross an der Basis eingeschnürt verbleibt, wodurch die Kommunikation mit dem Stammbronchus sich zu einer engen Öffnung gestaltet¹⁾. Die Eidechsen zeigen hierin alle Übergänge von dem Falle an, wo der erste Seitenbronchus in den Stammbronchus mit einer Öffnung einmündet, deren Durchmesser ebenso gross ist, wie der des Stammbronchus, wodurch er eine direkte kraniale Fortsetzung desselben zu bilden scheint, bis zu dem Fall, wo die Kommunikation zwischen dem Seitenzweig und dem Stammbronchus nur von einem kleinen Loch, oder wie bei *Varanus*, von einem schmalen Rohr, das schon ausserhalb der Lunge vom Bronchus abgeht, gebildet wird. Auf diese Weise wird die Lunge, wenn der Seitenzweig an seinem Ende stark erweitert wird, gleichsam in zwei Säcke geteilt.

Die Entwicklung der Schildkrötenlunge.

Der jüngste mir zur Verfügung stehende Schildkrötenembryo (ein 4,5 mm langer *Chrysemys* embryo), bei welchem die Lungen zur Anlage gekommen sind, zeigt die Lungenanlage in einem recht weit vorgeschrittenen Stadium. Einem jüngeren

1) Die enge Kommunikationsöffnung würde freilich auch zufolge einer sekundären Einschnürung entstehen können, verursacht durch Gefässe, glatte Muskulatur oder dergleichen, also infolge eines centripetalen Faltenbildungsprozesses. Da aber in der Komplikation der Eidechsenlunge übrigens nach meinem wie *Fanny Mosers* Dafürhalten sich ein solcher Prozess wenig oder gar nicht geltend macht, halte ich die im Text gegebene Erklärung der Entstehung der zweikammerigen Lungen für die annehmbarste, obgleich ich die Entwicklung fraglicher Lungen nicht direkt untersucht habe.

Chrysemysembryo fehlte noch jegliche Spur von einer beginnenden Lungenentwicklung.

Bei dem erstgenannten älteren Embryo sind die Trachea und die beiden Bronchien schon recht bedeutend entwickelt. Wie aus den Figg. 14 Taf. 23 u. 15 Taf. 24 ersichtlich ist, besteht die entodermale Lungenanlage aus einer von der Ventralseite des Darmes sich herausschiebenden Trachealfalte, welche kaudal in eine vom Darm isolierte kurze Trachea fortsetzt, die sich in zwei Zweige teilt.

Die Falte geht aus dem Teil des Darmes hinaus, welcher sich unmittelbar hinter der letzten Kiementasche, in gleicher Höhe mit dem Herzen befindet, und erstreckt sich ein beträchtliches Stück kaudalwärts. Sie ist von den Seiten aus abgeplattet, obwohl verschieden an verschiedenen Stellen, so dass man drei besondere Teile unterscheiden kann und zwar einen mittleren mit der stärksten Abplattung, welche die Falte in ihrer ganzen dorso-ventralen Ausdehnung umfasst, einen kranialen, etwas weniger zusammengepressten, und einen kaudalen, wo die Falte ebenfalls unmittelbar nach Abgang vom Darm eine starke Seitenverengung zeigt, nach der ventralen Seite aber sich erheblich erweitert. Der Querschnitt der Falte und des Darmes zusammen hat in Übereinstimmung hiermit in den zwei kranialen Teilen das Aussehen einer Keule, mit dem Schaft nach der Ventralseite gewendet, geht aber in dem kaudalen Teile in Sanduhrform über. Von der ventralen Seite gesehen, erscheint die Falte folglich in der Mitte wie ein scharfer Rand, welcher kranial, entsprechend dem ersten Teile, etwas breiter ist, kaudal sich zu einer von Seite zu Seite gewölbten Fläche ausbreitet. Hierdurch entsteht im kaudalen Teil der Falte zwischen dem Darm einerseits, der ventralen, erweiterten Hälfte der Falte andererseits auf jeder Seite eine Furche, deren Boden von der zusammengepressten dorsalen Hälfte der Falte gebildet wird. Die Furche nimmt in kaudo-kranialer Richtung an Tiefe ab, wie sie gleichzeitig

an Breite zunimmt, um in der mittleren Partie der Falte zu verschwinden. Oder mit anderen Worten, die Furchen auf beiden Seiten nähern sich einander kaudalwärts und machen dadurch den Eindruck, dass der kaudale Teil der Falte darin begriffen ist, sich von dem Darm zu trennen.

Die isolierte Trachea ist kurz, in dorso-ventraler Richtung stark zusammengedrückt und anstatt dessen von Seite zu Seite ausgezogen. Ihr Querschnitt ist oval, d. h. er hat dieselbe Form wie der Querschnitt der ventralen Hälfte der Falte in deren kaudalem Teil. Die Trachea bildet auch eine direkte Verlängerung dieser ventralen Hälfte. Man bekommt zufolge dessen den Eindruck, dass die Trachea in einem früheren Stadium durch eine kaudale Verlängerung der verengerten dorsalen Hälfte der Falte mit dem Darm verbunden gewesen und später durch denselben Abschnürungsprozess, der fortfahrend im kaudalen Teil der Falte stattzufinden scheint, isoliert worden ist.

Die Bronchien bilden zwei cylindrische oder in gewissen Teilen dorso-ventral abgeplattete Röhren, welche unter einem Winkel von 60° von der Trachea abgehen, und strecken sich bogenförmig kaudalwärts und gleichzeitig gegen die dorso-laterale Seite des Embryos, so dass die ganz unbedeutend angeschwellenen Enden der Bronchien in demselben Frontalplan wie die Dorsal-seite des Darmes liegen. Der linke Bronchus ist etwas länger als der rechte. Im Profil bilden die Trachealfalte, die Trachea und die Bronchien zusammen die Form eines S, dessen mittlerer Teil von der isolierten Trachea gebildet wird (Fig. 15).

Das Epithel ist sowohl in der Falte wie in der Trachea und den Bronchien hohes Cylinderepithel. Ob einfach oder nicht lässt sich nicht mit Sicherheit unterscheiden, indes dürfte es einschichtig sein. Die Zellen, welche den Boden der erwähnten Furchen auskleiden, haben nicht ganz dieselbe Höhe wie die übrigen.

Die mesodermalen Anlagen zeigen sich auf diesem Stadium in Form von zwei fast spindelförmigen Walken, welche in die Körperhöhle ausbuchten, je eine auf jeder Seite vom Darne. (Fig. 27 Taf. 29.) Die Körperhöhle erstreckt sich nicht unbedeutend weiter kranial als diese Walken, welche die dorsalen und lateralen Begrenzungen der Körperhöhle auch nicht erreichen. Vom Darm sind sie zum grössten Teil durch je einen Rezess isoliert, wie Broman (1904) dies näher beschrieben hat. Die mesodermalen Anlagen sind also im grösseren Teile ihres Umkreises frei. Sie sind mit der Dorsalseite des Darmes durch je ein Ligament (ligamentum pulmonale dorsale) verbunden, welches auf der dorsalen Seite der Lunge inseriert; ausserdem verbindet sich die rechte Lunge mit der Leber mittelst eines ventralen Ligamentes. Die mesodermale Anlage streckt sich in Form einer Fortsetzung des Ligamentum dorsale ein Stück weiter kaudal als die Bronchien, eilt also in der Entwicklung der entodermalen Anlage etwas voraus. Das Bindegewebe enthält eine reichliche Menge ovaler und runder Kerne, besonders in unmittelbarer Nähe der Trachea und der Bronchien. Die Gefässe der Lunge sind nicht deutlich zu unterscheiden.

Der nächste *Chrysemys*-embryo (5,5 mm lang) zeigt die Lungenanlage in einem etwas weiter vorgeschrittenen Stadium (Fig. 16 u. 17 Taf. 24). Auch hier kann man in der entodermalen Anlage zwischen einer von der Ventralseite des Darmes ausgehenden Falte, einer freien Trachea und zwei Bronchien unterscheiden.

Die Falte ist von den Seiten aus in ihrer ganzen Ausdehnung abgeplattet, ihr Lumen hat auf Querschnitten die Form eines ventral verschmälerten Spaltes. Kranial läuft sie in einen nach der Ventralseite gerichteten Zapfen aus, ganz in derselben Weise wie bei *Tarentola*. Eine augenfällige Unähnlichkeit mit dem vorhergehenden Stadium zeigt sich in der kaudo-kranialen Ausdehnung der Falte, die nicht nur relativ, sondern auch absolut bedeutend abgenommen hat. Die Falte ist nämlich im älteren

Stadium nur ungefähr halb so lang wie in dem jüngeren (vgl. Figg. 15 u. 17). Und da deren kraniales Ende in beiden Fällen auf der entsprechenden Partie des Darmes, nämlich bei der letzten Kiemenfalte, zu finden ist, muss die Reduktion den kaudalen Teil umfasst haben. Vergleicht man dagegen die Trachea in beiden Stadien, so findet man, dass diese in der Länge zugenommen hat. Bei dem älteren Embryo ist sie doppelt so lang wie bei dem jüngeren. Folglich muss eine Abschnürung vom Darm seitens des kaudalen Teiles der Falte stattgefunden und die abgeschnürte Faltenpartie zur Verlängerung der Trachea beigetragen haben. Der Abschnürungsprozess, wovon das vorhergehende Stadium eine Andeutung gab, ist in kaudo-kranialer Richtung fortgeschritten, wodurch die erweiterte ventrale Partie, welche die Falte auf dem jüngeren Stadium in ihrem kaudalen Teile zeigte, von dem Darne getrennt worden ist.

Wenn die Trachea also in der Länge zugenommen hat, hat sie dagegen an Umfang abgenommen, auch absolut. Die Verengerung, welche in kranio-kaudaler Richtung zunimmt, ist hauptsächlich dadurch zu stande gekommen, dass der frontale Durchmesser der Trachea kleiner geworden ist. Indes ist auch der sagittale etwas kleiner geworden. Die Trachea hat also die Form eines kaudalwärts immer enger werdenden Rohres erhalten, dessen Querschnitt oval ist, mit dem grössten Durchmesser im Frontalplan. Sie hat einen geraden Verlauf in einiger Entfernung vom Darm in der Mittellinie des Embryos.

Die Bronchien haben auch in der Länge zugenommen, besonders der rechte, der bei diesem Embryo etwas länger ist als der linke. Dagegen hat ihr Querschnitt, welcher kreisrund ist, sowohl relativ wie absolut abgenommen.

Zufolge der absoluten Dickenabnahme, die also sowohl die Trachea als die Bronchien betroffen, hat die entodermale Anlage ein schlankeres und gracileres Aussehen erhalten, als sie auf dem jüngeren Stadium hatte.

Der Winkel, unter welchem die Bronchien von der Trachea abgehen, hat ungefähr dieselbe Öffnung wie im vorhergehenden Stadium. Die Bronchien beschreiben in ihrem Verlauf einen Bogen mit lateral gerichteter Konvexität. Die nächste Ursache zu diesem Bogen ist wohl dieselbe, welche in Bezug auf die Eidechsenlunge angeführt wurde, nämlich Knappheit des Raumes, wodurch die Bronchien gezwungen werden, ihre Wachstumsrichtung zu verändern. Die Enden der Bronchien, welche schwach angeschwollen sind, liegen nun in einer Ebene dorsal vom Darm. Dies zeigt indes nicht, dass die Bronchien fortgefahren haben sollten, in derselben dorsalen Richtung zu wachsen, wie sie in dem früheren Stadium angefangen hatten. Sie haben vielmehr eine Richtung bekommen, die mehr parallel mit der Frontalebene ist, und das veränderte Verhältnis zwischen den Enden der Bronchien und dem Darm beruht darauf, dass der Darm nach der ventralen und linken Seite abbiegt. Das Moment, welches die Bronchien daran verhindert, mit ihrem Wachstum in dorsaler Richtung fortzusetzen, ist wahrscheinlich dasselbe, welches sie Bogenform annehmen nötigt: unzureichender Raum.

Während die Falte, die Trachea und die Bronchien im jüngeren Stadium eine S-Form bildeten, liegen sie hier in ungefähr der gleichen Ebene.

Die Trachea hat im mittleren Teile ihrer Ausdehnung kein Lumen, während sie im früheren Stadium in ihrem ganzen Verlaufe ein solches hatte. Die Epithelzellen stossen mit ihren centralen Enden aneinander, wodurch das Lumen verengert wird, und die Trachea auf dem betreffenden Gebiete von einem soliden Epithelstabe aus radial gestellten Zellen gebildet wird.

Das Epithel der Trachea wie der Bronchien ist ein hohes Cylinderepithel und, insofern ich habe sehen können, einfach.

Die einzige bemerkenswerte Veränderung, welche hinsichtlich der mesodermalen Lungenanlage eingetroffen ist, besteht darin, dass das dorsale Ligament bedeutend in der Länge zugenommen

hat. Seine Insertionslinie auf dem Darm hat allmählich nach der Dorsalseite hingerückt und geht vom Darm zu dem dorsalen Mesenterium über (vergl. Broman 1904).

Ausserdem haben sich die Lungengefässe entwickelt. Die Arteria pulmonalis geht von dem kaudalsten Punkte des letzten Aortabogens aus, gerade wenn dieser nach der Mittellinie und dem kranialen Ende des Embryos abweicht, um in die Aorta descendens überzugehen. Eine transversale Linie, welche die Abgangsstelle der beiden Arterien verbindet, kommt etwas ventral von der Trachea zu fallen. Die Arterien gehen je eine auf jeder Seite von der Luftröhre unter langsamer Konvergenz in kaudaler Richtung und zugleich auch ein wenig dorsal (Fig. 16, a. p.). Da der linke Aortabogen etwas kaudal vom rechten liegt, wird die linke Arteria pulmonalis etwas kürzer. In der Nähe der Bifurkation der Trachea sind die Arterien nicht mehr deutlich zu verfolgen. Doch sieht man auf verschiedenen Schnitten querschnittene Gefässe, wahrscheinlich Arterien, auf der Dorsalseite der Bronchien. Die Venae pulmonales sind nicht verfolgbar, indes aber bereits angelegt, denn vereinzelte Querschnitte von feinen Gefässen auf der Ventralseite der Bronchien gehören wahrscheinlich den Lungenvenen an.

Bei dem dritten *Chrysemyse*embryo (6,6 mm lang) unterscheidet sich die entodermale Lungenanlage nicht unbedeutend von der eben beschriebenen und tritt in einer eigentümlichen und interessanten Form auf (Fig. 18, Taf. 25).

Die Trachea ist noch mehr erheblich in die Länge gewachsen. Sie geht in der Form einer sagittal gestellten Falte vom Darm aus, welche von den Seiten her so stark zusammengepresst ist, dass das Lumen fehlt. Von der ventro-kaudalen Ecke der Falte setzt die Trachea als langes, enges, kreisrundes Rohr in der Mittellinie fort. Dessen Lumen ist, ausser am kranialen Ende, wo es eine grössere Weite hat, äusserst unbedeutend, in gewissen Teilen kaum bemerkbar.

Die Bronchien, wovon der rechte am längsten ist, haben je ungefähr dieselbe Länge wie die Trachea. Sie gehen erst, einen Bogen mit medial und etwas ventral gerichteter Konvexität beschreibend, in latero-dorsaler Richtung, machen dann eine recht scharfe Biegung und laufen in ihrer kaudalen Fortsetzung unter kleineren Krümmungen fast parallel mit der Mittellinie des Embryos, in eine dorsal vom Darm liegende Ebene.

Gerade an der Umbiegungsstelle zu einem mehr longitudinalen Verlauf ist die laterale Wand des Bronchus zu einer grossen, runden, fast sphärischen Blase ausgebuchtet (Fig. 18, 1r). Es sieht aus, als ob der kraniale Teil des Bronchus auf der medialen Seite eines geräumigen Behälters einmünden sollte, von dem der kaudale Teil dann seinen Anfang nimmt. Diese Blase ist die Anlage des ersten Seitenzweiges, den der Stammbronchus aussendet, also der erste Spross, welcher bei den Landschildkröten diese eigentümliche, charakteristische Form annimmt. Wie bei *Tarentola* schwillt der Spross unmittelbar nach dem Abgang vom Bronchus erheblich und erhält dadurch die Form einer voluminösen Blase, die durch eine ziemlich weite Öffnung auf ihrer medialen Seite mit dem Bronchus in Verbindung steht. Der Unterschied in der Entwicklung zwischen der *Chrysemys*- und *Tarentolalunge* besteht darin, dass der Bronchus bei der letzteren sich, ehe noch der erste Spross angelegt worden ist, zu einem sackförmigen Gebilde erweitert, bei dem ersteren aber ein schmales, feines Rohr verbleibt, selbst nachdem die Entstehung der Sprossen begonnen hat. Der Unterschied ist also nur ein gradueller und besteht in der Eigenschaft des Bronchus, sich in dem einen Falle sackartig zu erweitern, in dem andern dagegen nicht. Indes scheint auch bei *Chrysemys* ein Bestreben des Bronchus zu existieren, im Umfang zuzunehmen, denn der Teil des Bronchus, welcher kaudal vom Spross fortsetzt, zeigt ein etwas geräumigeres Lumen als der kranial davon befindliche, dessen Lumen ebenso unbe-

deutend ist wie das der Trachea. Dieses Bestreben bleibt jedoch in mässigen Grenzen und führt nicht dazu, dass der Bronchus solche Dimensionen wie bei *Tarentola* oder bei Eidechsen im allgemeinen annimmt.

Man kann kaum sagen, dass die Stammbronchien mit blasenartigen Anschwellungen enden, denn das Lumen ist zwar auf einem kleinen Gebiete nach dem kaudalen Ende des Stammbronchus etwas verengert, ist aber nicht nur kaudal, d. h. am Ende selbst, sondern auch kranial davon (bis zum Seitenspross) ein wenig geräumiger.

Von den blasenförmigen Seitensprossen ist der rechte etwas grösser als der linke. Sie senden je einen sekundären Spross aus. Dieser (Fig. 18 s. k.) schiebt wie ein kleiner Zapfen aus dem dorsomedialen Umfang des Muttersprosses hervor, in dessen kranialen Teil, gleich nach Abgang vom Stammbronchus.

Die Trachea hat Cylinderepithel. Desgleichen die Bronchien ausser an der Abgangsstelle des Seitensprosses, wo man kubisches antrifft. Auch die Seitensprossen sind mit einschichtigem, kubischem Epithel bekleidet, welches sich auf einem kleineren Gebiete (einem Teil der lateralen Wand in dem rechten Spross und der ventro-lateralen in dem linken) zu cylindrischem Epithel erhebt. Die entsprechende Partie, also diejenige mitten gegenüber der Seite, welche mit dem Bronchus in Verbindung steht, bildet deutlich das Wachstumscentrum des Seitensprosses. Der sekundäre Spross, welchen jeder Seitenzweig zeigt, hat Cylinder-epithel.

Die mesodermale Anlage hat im grossen und ganzen langgestreckte Pyramidenform mit kranial gerichteter Basis (Fig. 29, Taf. 29). Man kann vier Seiten unterscheiden: eine dorsomediale, eine dorsolaterale, eine ventromediale und eine ventrolaterale. Von diesen gehen die dorsolaterale und ventrolaterale nach der Spitze der Pyramide ineinander über. Im kranialen Teil sind die Ränder zwischen diesen Seiten weniger scharf, die Lunge hat einen mehr

abgerundeten Umfang, und lässt die Entwicklung in dem Inneren des eben erwähnten Seitensprosses sich in dem äusseren als eine knollenartige, gut begrenzte Anschwellung abspiegeln, welche (nebst der Niere) das kraniale Ende der Körperhöhle ausfüllt, doch ohne mit deren Wänden in Kontakt zu kommen. Durch die Entstehung dieser Anschwellung hat die Lunge eine freie kraniale Spitze erhalten, welche ein Stück kranial vom Eintritt des Bronchus in die Lunge vorspringt.

Alle Flächen sind in ihrer ganzen Ausdehnung frei, ausser der ventromedialen, welche in ihrem kranialen Teil am Darm haftet. Übrigens ist die Lunge nur längs des medialen Randes d. h. des Randes zwischen der ventromedialen und dorsomedialen Seite mittelst des oben erwähnten Ligamentum pulmonale dorsale fixiert (Fig. 29, l. p. d.). Dies setzt kaudal von der Lunge weit fort. Die rechte Lunge verbindet sich ausserdem mit der Leber durch das Ligamentum pulmonale ventrale, welches von dem Rande zwischen der ventromedialen und ventrolateralen Seite ausgeht (Fig. 28, l. p. v.). Kaudalwärts von der Lunge geht dieses ventrale Ligament in das Ligamentum dorsale über.

Der Stammbronchus ist kranial durch die kräftige Entwicklung des lateralen Seitensprosses nach der medialen Seite der mesodermalen Lungenanlage verschoben. Im kaudalen Teile ist er ungefähr in deren Centrum anzutreffen.

Die Lungenarterien gehen fortfahrend je eine auf jeder Seite von der Trachea. Da aber die letzten Aortabogen die Luftröhre ungefähr in deren Mitte kreuzen, ist hier nur die kaudale Hälfte der Trachea von Gefässen begleitet (Fig. 18, a. p., Taf. 25). Diese nehmen in diesem Stadium eine Ebene ein, dorsal von und parallel mit der Luftröhre. Wenn sie in die Nähe der Bronchien kommen, legen sie sich auf die Dorsalseite von diesen, medialwärts vom ersten Spross. Dort verschwinden sie allmählich aus dem Gesichtsfeld. Die Lungenvenen gehen mit einem gemeinsamen Stamm vom Herzen aus. Dieser spaltet

sich nach kurzem Verlauf links von der Mittellinie in zwei Äste, welche im Frontalplan nach den Bronchien hin fortsetzen. In der Nachbarschaft von diesen, gerade kranial vom Seitenspross, biegen sie plötzlich kaudalwärts um und legen sich auf die Ventralseite der Bronchien. Auch die Venen lösen sich hier bald in feine Äste auf, welche nicht mehr zu verfolgen sind.

Die älteste von mir untersuchte embryonale *Chrysemys*-Lunge (von einem 7 mm Embryo) weicht von der vorhergehenden hauptsächlich nur darin ab, dass zwei neue Sprossen am Stammbronchus angelegt sind, so dass jede Lunge nun drei primäre Seitensprossen zeigt. Die entodermalen Lungenanlagen sind auf beiden Seiten ziemlich symmetrisch. Nur der Unterschied existiert, dass die rechte Lunge fortfahrend einigen Vorsprung in der Entwicklung hat (Fig. 19, Taf. 25).

Der erste Seitenspross, welcher schon bei dem vorigen Embryo entwickelt war, ist nicht erheblich verändert worden (Fig. 19, l₁). Möglicherweise ist der des rechten Stammbronchus etwas voluminöser geworden. Noch zeigt derselbe nur einen einzigen sekundären Spross, ganz so wie vorher (Fig. 19, s. k.). Von den beiden neu hinzugekommenen Sprossen springt der eine auf der lateralen, der andere auf der medialen Seite des Stammbronchus heraus. Beide sitzen kaudal von dem erst entwickelten und der laterale mehr kaudal als der mediale. Der letztere hat also seine Lage zwischen den beiden lateralen. Von den neuen Sprossen ist der laterale am weitesten in der Entwicklung gekommen. Er bildet eine blasenförmige Ausstülpung der lateralen Bronchuswand, welche an den ersten Spross erinnert, doch sehr viel kleiner ist (Fig. 19, l_{II}). Die mediale Knospe ist wenig entwickelt. Sie erscheint in der rechten Lunge in Form einer schwachen Ausbuchtung auf der medialen Seite des Stammbronchus, in der linken nur als eine Erhöhung des Epithels auf der entsprechenden Stelle (Fig. 19, m₁).

Der Stammbronchus streckt sich ein gutes Stück kaudal-

wärts von der zweiten lateralen, also der letzten Knospe (der rechte weiter als der linke).

Die Trachea und auch die Bronchien sind im grösseren Teile ihres Verlaufes mit Cylinderepithel bekleidet. Noch höheres solches ist auch in den neuangelegten Sprossen zu sehen, wie in dem ersten in derselben Ausdehnung wie im vorhergehenden Stadium. Der Rest des ersten Sprosses wie der Teil eines jeden Stammbronchus, welcher Seitensprossen entsendet, hat niedriges kubisches Epithel.

In der mesoderimalen Anlage ist keine andere Veränderung eingetreten, als dass in der rechten Lunge der zweite laterale Spross sich in der äusseren Form der Lunge durch eine weniger aufgetriebene Partie auf der dorsolateralen Seite, kaudal von der Anschwellung, welche dem ersten Spross entspricht, zu erkennen giebt.

Die Gefässe verhalten sich auf dieselbe Weise wie bei dem nächst jüngeren Embryo. (Fig. 19, a. p. und v. p.)

Ebensowenig in diesem Stadium wie in einem der drei vorhergehenden ist bereits eine Differenzierung des Bindegewebes eingetreten. Die Trachea und der Darm sind fortfahrend in einer gemeinsamen Bindegewebsschicht eingehüllt, welche in der Umgebung der Trachea verdichtet und besonders reich an Zellkernen ist. Ebenfalls zeigt sich im Bindegewebe um die Bronchien und ausserhalb der Gebiete der Seitensprossen, welche Cylinder-epithel haben, eine Verdichtung.

Da ich nirgends Angaben über den Bau der entwickelten Chrysemyslunge gefunden habe, lasse ich hier nach Darlegung der Embryonalstadien eine kurze Beschreibung einer entwickelten solchen Lunge, die mir zur Verfügung gestanden, folgen.

Die Lunge bei *Chrysemys* ist im Verhältnis zur Grösse des Tieres wenig voluminös. Sie erreicht den Schultergürtel, aber nicht den Beckengürtel. Die Länge verhält sich zur Breite

wie 3 : 2, zur Dicke wie 3 : 1. Die Form erinnert an eine dreiseitige Pyramide mit kranial gerichteter Basis und mit einer ventralen, einer dorsalen und einer medialen Seite. Die Lunge ist mit der Dorsalseite an den Rückenschild festgelötet, ausser an der kaudalen Spitze, welche frei ist und zwar in ihrer lateralen Hälfte in grösserer Ausdehnung als in ihrer medialen. Die mediale Seite ist am Mediastinum festgewachsen. Die ventrale ist grösstenteils frei. Bei der linken Lunge hängt sie auf einem kleinen Gebiete bei Eintritt des Bronchus in die Lunge mit dem Magensack zusammen. Bei der rechten nimmt das ventrale Lungenligament, welches die Lunge mit der Leber verbindet, dort seinen Ursprung. Die Insertionslinie des Ligamentes geht ungefähr parallel mit dem schwach bogenförmigen lateralen Lungenrande, ein Stück medial von diesem. (Vgl. Broman, 1904, S. 465.)

Die Trachea liegt in ihrem kaudalen Verlauf auf der linken Seite des Ösophagus. Von dessen Bifurkation, die sich in gleicher Höhe mit dem kranialen Teil des Herzens befindet, gehen die Bronchien kaudo-lateralwärts, indem sie einen recht stumpfen Winkel miteinander bilden. Der rechte kreuzt die Ventralseite des Ösophagus, der linke zieht sich längs der linken Seite des Ösophagus hin. Sie treten auf der Ventralseite der Lunge in der Nähe des ventralen Randes, auf der Grenze zwischen dem ersten und zweiten Fünftel der Lungenlänge, in die Lunge hinein. Der intra-pulmonale (= Stamm)-Bronchus dringt erst in schräger Richtung gegen die Dorsalseite der Lunge und hat dabei dieselbe Weite wie der extra-pulmonale Bronchus. Dann biegt er nach dem kaudalen Ende der Lunge um, geht parallel mit der medialen Seite der Lunge, erhält ein grösseres Lumen und sendet Seitenäste aus. Bei Beginn des vierten Fünftels der Lungenlänge erweitert er sich plötzlich sackförmig, indem er Milanis „Endkammer“ bildet.

Die Seitenbronchien sind vier: zwei laterale und zwei mediale.

Ihre Abgangsstellen vom Stammbronchus alternieren miteinander, wobei der erste laterale Ast am meisten kranial abgeht. Dieser Ast hat eine etwas kraniale Richtung und verzweigt sich in der kranialen Partie der Lunge, wogegen die drei anderen einen rein transversalen Verlauf haben. Gemeinsam für alle vier Seitenäste ist, dass sie ein im Verhältnis zu ihrer Länge ansehnliches Lumen haben, welches durch eine verhältnismässig kleine Öffnung mit dem Stammbronchus kommuniziert. Die beiden medialen Seitenbronchien teilen sich nach ihrem Abgang vom Stammbronchus in einen dorsalen und einen ventralen Ast, entsprechend Milanis dorsaler und ventraler Kammer in der Emyslunge. Der erste laterale Ast teilt sich nach einem kurzen Verlauf dichotomisch in einen kranialen und einen kaudalen Ast, und jeder von diesen spaltet sich wieder in zwei äusserst kurze aber weite Gänge, einen kranialen und einen kaudalen. Ausserdem schickt der erste laterale Seitenbronchus unmittelbar, nachdem er den Stammbronchus verlassen, zwei grössere Nebenzweige aus, welche beide kranial vom ersten medialen Seitenbronchus liegen, der eine auf der dorsalen, der andere auf der ventralen Seite der Lunge. Dies ist Milanis erste dorsale und ventrale Kammer. Der andere laterale Seitenbronchus teilt sich, kurz bevor er den lateralen Rand der Lunge erreicht, in zwei kurze Äste, der eine kranial, der andere kaudal. Das erweiterte kaudale Ende des Stammbronchus, oder die Endkammer nach Milanis Nomenklatur, ist in zwei grössere, sackförmige Äste geteilt¹⁾.

Was die Entwicklung des Alveolsystemes d. h. der kleinen Bronchien und Blasen betrifft, womit die eben beschriebenen

1) Obenstehende Beschreibung kann, von ein paar unwichtigen Details abgesehen, auch auf die Emyslunge angewandt werden, nur mit der Veränderung, dass die Emyslunge drei mediale und drei laterale (oder auch vier) Seitenbronchien anstatt nur zwei hat. Fachlich stimmt diese Beschreibung mit derjenigen Milanis überein, sie ist aber einfacher. Milani hat nämlich nicht die Seitenbronchien oder, wie er sie nennt, Kammern beschrieben, sondern die sie begrenzenden Wände, wodurch die Beschreibung unnötig umständlich geworden ist.

primären Seitenbronchien und deren grössere Äste versehen sind, so verweise ich auf Milanis Arbeit, da, was dort über die Emyslunge gesagt ist, auch auf die Chrysemyslunge anzuwenden ist.

Ich komme nun zur Entwicklung der Chrysemyslunge zurück.

Mit Kenntnis der Weise, wie die Lunge bei niederen Reptilien und Säugetieren angelegt wird, und mit Stütze der Bilder, welche die zwei jüngsten, eben erwähnten Chrysemys-embryonen in ziemlich frühen Stadien ihrer Entwicklung von der Lunge geben, ist man wohl berechtigt, den Schluss zu ziehen, dass die erste Anlage der Trachea und der Bronchien auch bei Chrysemys (und wahrscheinlich bei allen höheren Reptilien) in Form einer vom Vorderdarm unmittelbar hinter der letzten Kiementasche ausstehenden, von den Seiten abgeplatteten Falte auftritt. Der kaudale Teil der Falte erweitert sich in seiner ventralen Hälfte, wird allmählich in kaudo-kranialer Richtung abgeschnürt und giebt den Ursprung zur Trachea und den Bronchien.

Die Trachea wächst zu einem langen, engen Rohre aus, welches durch eine sagittal gestellte, entodermale Falte in den Darm übergeht. Ihr Lumen wird dabei in der ersten Zeit nicht bloss relativ, im Verhältnis zur Länge, sondern auch absolut kleiner, und die Verengerung geht sogar so weit, dass die Trachea während einer Periode ihrer Entwicklung in gewissen Teilen ihrer Ausdehnung einen soliden Stab bildet. Die Luftröhre liegt in der Mittellinie, ventral vom Darm im Gegensatz zu dem, wie es sich bei dem entwickelten Tier verhält, welches die Trachea im kaudalen Teil auf der linken Seite des Ösophagus liegen hat.

Die Bronchien werden ebenfalls zu zwei äusserst feinen Epithelröhren verlängert, welche anfänglich den Darm hufeisenförmig umschliessen. Zufolge des engen Raumes wird später ihre Wachstumsrichtung zu einem mehr kaudalen und mit der Mittellinie des Tieres parallelen Verlauf geändert.

Erst nachdem die Bronchien eine recht ansehnliche Länge erhalten haben, beginnt die entodermale Lungenanlage ein komplizierteres Aussehen zu erhalten. Der Weg, auf welchem dies zu stande kommt, ist unzweideutig und, nach meinem Material zu urteilen, ausschliesslich der der Sprossenbildung. In einiger Entfernung von der Bifurkation der Trachea buchtet die laterale Wand des Bronchus auf einem begrenzten Gebiete aus, wodurch eine anfangs flache und seichte Vertiefung entsteht, welche sich allmählich zu einer voluminösen, umfangreichen Blase erweitert, deren Kommunikation mit dem Bronchus eine verhältnismässig kleine Öffnung bleibt (vgl. Fig. 18, li.). Dass ein solches blasenförmiges Gebilde aus dem Bronchus mit dessen äusserst geringem Lumen durch Faltenbildung irgend welcher Art sollte entstehen können, ist ja undenkbar. Die Blase muss durch eine Ausstülpung aus der Wand des Bronchus zu stande gekommen sein, sie ist also eine Knospe. Diese Knospe bildet die Anlage des ersten lateralen Seitenbronchus.

Dass sie nicht durch dichotomische Teilung des Endes des Stammbronchus, der sogen. Stammknospe entstanden ist, sondern dass sie, auch als sie zuerst zu Tage tritt, ihren Ursprung aus der Seite des Bronchus nimmt, also von den Zellen in der lateralen Wand des Bronchus und nicht von denen in der Spitze selbst produziert ist, geht aus einem Vergleich zwischen den entodermalen Anlagen in zwei von mir rekonstruierten embryonalen Emyslungen hervor. Die jüngere von diesen hat in der Hauptsache denselben Bau wie das nächst jüngste Stadium von *Chrysemys*. Die Bronchien bilden also zwei lange Röhren und haben also noch keine Seitenäste (Fig. 20, Taf. 26). Die ältere schickt vom Stammbronchus eine laterale blasenförmige Knospe aus, welche sich in nichts Wesentlichem von der unterscheidet, welche bei *Chrysemys* beschrieben ist. (Fig. 21, Taf. 26). Nun erweist sich der rechte Bronchus im jüngeren Stadium länger als der Teil des entsprechenden Bronchus im älteren, welcher

sich von der Bifurkation der Trachea bis zu dem Punkt erstreckt, von wo die Seitenknospe mit ihrer kaudalen Begrenzung ausgeht. Folglich muss, wenn nicht sehr beträchtliche individuelle Verschiedenheiten bei verschiedenen Embryonen des jüngeren Stadiums existieren (was ich nicht für wahrscheinlich halte), die Spitze des Bronchus fortgefahren haben, ungeteilt in die Länge zu wachsen, ohne an der Erzeugung der blasenförmigen Knospe teilgenommen zu haben.

Bevor noch der Stammbronchus neue Seitenäste aussendet, entwickelt sich eine sekundäre Knospe aus dem ersten lateralen Seitenbronchus. Deren Lage giebt an, dass sie die Anlage zu dem grossen ventralen Aste bildet, der in der entwickelten Chrysemyslunge von dem ersten lateralen Seitenbronchus ausgeht. Dieser ventrale Nebenast, von Milani (in seiner Beschreibung der Emyslunge) die erste ventrale Kammer genannt, ist also hinsichtlich des Zeitpunktes der Entstehung der zweite Ast in der Ordnung. Wie seine Mutterknospe ist er offenbar gemäss dem Prinzip für die Knospenbildung zu stande gekommen. Von Faltenbildung kann hier ebenso wenig die Rede sein, wie in Bezug auf die erste Knospe der Cnemidophoruslunge. Ebenso ist die Erzeugungsweise fortfahrend monopodial. Bei der oben genannten embryonalen Emyslunge fehlt nämlich dem blasenförmigen primären Seitenaste in Frage stehende sekundäre Knospe. In dem etwas weiter vorgeschrittenem Stadium von Chrysemys sitzt er als ein warzenähnlicher Zapfen an der Basis des Mutterastes, in einiger Entfernung von derjenigen Partie des letztgenannten, die durch ihre hohen Cylinderzellen andeutet, dass sie die Wachstumszone des Mutterastes (= dessen Spitze) bildet (vergl. Fig. 21 u. 18).

Der (nach der Entstehung gerechnet) dritte Ast ist offenbar der zweite laterale der entwickelten Lunge. Dass dieser vor dem ersten medialen Seitenbronchus kommt, geht mit recht grosser Sicherheit aus dem bedeutend verschieden weit vorgeschrittenen

Entwickelungsstadium hervor, worin sich beide befinden. Denn während die laterale Bronchusanlage eine deutliche, blasenförmige Ausbuchtung der Bronchuswand bildet, giebt sich die mediale auf der linken Seite kaum durch etwas anderes als eine Epithelerhöhung zu erkennen und befindet sich also im allerersten Anfang ihrer Entwicklung (Fig. 19, II u. MI).

Es ist fast überflüssig, zu erwähnen, dass auch diese Blasen durch Ausstülpung der Bronchuswand und nicht durch ein centripetales Hineinwachsen von Bindegewebssepta entstanden sind. Ein einziger Blick auf das Modell zeigt, dass dies der Fall sein muss.

Auch diese Sprossen haben und zwar mit noch grösserer Sicherheit monopodialen Ursprung. Denn der kaudal vom ersten lateralen Seitenspross befindliche Teil des Stammbronchus misst in dem jüngeren Stadium mindestens dieselbe Länge wie in dem älteren (vgl. Fig. 18 u. 19). Gleichwohl fehlen in der erstgenannten Lunge noch der zweite laterale und der mediale Seitenspross. Sie müssen also bei dem älteren Embryo aus den Seiten des Stammbronchus herausgewachsen sein.

Von den in der entwickelten Chrysemyslunge vorkommenden primären Seitenbronchien findet sich die zweite mediale auf dem ältesten mir zur Verfügung stehenden embryonalen Stadium noch nicht angelegt. Dieser Ast ist also derjenige von den Ästen des Stammbronchus, welcher zuletzt zur Entwicklung gelangt. Dass der Prozess dabei in allem mit dem für die übrigen Äste angegebenen übereinstimmt, ist wohl keinem Zweifel unterworfen. Also kann man annehmen, dass er in Form eines blasenähnlichen Sprosses aus der medialen Seite des Stammbronchus, gleich kaudal von dem zweiten lateralen Aste hervorwächst.

Die primären Seitenbronchien werden also in Form hohler Sprossen auf den Seiten des Stammbronchus angelegt. Die Entstehungsweise dieser grossen Seitengänge ist entschieden monopodial.

Während der Stammbronchus ein enges Rohr verbleibt, ausser am kaudalen Ende, wo er sackförmig anschwillt, vergrössern sich die Seitensprossen zu voluminösen Blasen, von denen eine jede mit dem primären Lungensack bei Eidechsen verglichen werden kann, ehe dieser Seitensprossen zu bilden beginnt. Da auch der fertig gebildete Seitenast stark an eine entwickelte Eidechsenlunge erinnert, kann man mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die anfangs schlichtwandige Blase, welche den ersten Anfang eines primären Seitenbronchus bildet, in ihrer fortgesetzten Entwicklung demselben Gesetz wie die Eidechsenlunge folgt. Wir müssen uns also vorstellen, dass nach dem ersten Spross, welcher der erste laterale Seitenbronchus in den beiden älteren embryonalen Chrysemyslungen zeigt, eine ganze Menge rings um die Blase folgt. Die Entstehung dieser sekundären Sprossen beginnt an der Basis des Muttersprosses und schreitet nach der Spitze fort. Wahrscheinlich kommen die Sprossen, wenigstens die Mehrzahl derselben, in akropetaler Folge hervor. Was speziell den ersten lateralen Seitenast betrifft, so dürfte dessen grosser dorsaler Nebenast derjenige sein, welcher nächst dem ventralen, der bereits angelegt ist, hervorwächst.

Ob die Verästelungsweise auch in der Fortsetzung der Lungenentwicklung ausschliesslich monopodial oder nicht ist, darüber kann ich nur eine Vermutung aussprechen. Wie gelegentlich der Eidechsenlunge erwähnt wurde, kommt dort in den späteren Stadien unzweifelhaft auch dichotomische Teilung vor. Das gleiche ist auch bei den Seeschildkröten zu beobachten, worauf ich später noch zurückkommen werde. Es erscheint mir daher nicht unwahrscheinlich, dass auch bei Chrysemys in den letzten Stadien der Lungenentwicklung Dichotomie neben Monopodie vorkommt.

Ob die beiden Hauptstämme, in welche sich ein jeder der medialen Äste in der entwickelten Lunge gleich nach Abgang

vom Stammbronchus teilt, gleichwertige Schwesteräste sind, entstanden durch dichotomische Teilung des Mutterastes, oder ob der eine Zweig als Tochterast des anderen zu betrachten ist, nach monopodialeem Muster entstanden, muss aus Mangel an Untersuchungsmaterial eine unbeantwortete Frage verbleiben.

Wie Milani angiebt, und ich auch selbst bei *Chrysemys* wie *Emys* beobachtet habe, sind die von den primären Seitenbronchien ausgehenden sekundären kleinen Bronchien oder Alveolen „zu beiden Seiten der Querwände längs der Linien, in denen diese mit der ventralen und dorsalen Lungenwand verschmelzen“, am kräftigsten entwickelt. Diese Eigenheit wird wohl von einem Bestreben des Bronchialbaumes bedingt, die Respirationsfläche zu vergrössern, ohne den totalen Umfang der Lunge grösser zu machen, und so gemäss diesem Prinzip die Lunge mit seinem Astsystem so vollständig wie möglich anzufüllen. Nun ist es ja klar, dass, wenn dieses Ziel erreicht werden soll, die Äste an den oben angegebenen Stellen länger als anderswo werden müssen. Denn wenn man einen Cylinder in ein Parallelipiped einschliesst, entsteht ja der grösste Zwischenraum längs den Kanten des Parallelipipedes. Die Linien, von denen Milani spricht, entsprechen gerade diesen Kanten, und also ist es, wie ich glaube, der räumliche Grund in Verbindung mit dem oben genannten Bestreben des Bronchialbaumes, was macht, dass das Bronchialsystem auf gewissen Seiten der primären Seitenbronchien kräftiger als auf anderen ausgebildet wird.

Betreffs der totalen Form der Lunge ist zu bemerken, dass der transversale Durchmesser während der Entwicklung im Verhältnis zu dem longitudinalen zunimmt. Das Verhältnis zwischen der Breite und der Länge der Lunge ändert sich zu Gunsten des ersteren. Die Veränderung wird natürlich zunächst durch das Auftreten der Seitenäste und ihr Längenwachstum in transversaler Richtung verursacht. Der transversale Verlauf der Seitenäste wird wohl wieder durch vermehrten

Raum in dieser Richtung bedingt, wie wohl auch räumliche Verhältnisse die Ursache sein dürften, dass die lateralen Seitenbronchien länger als die medialen werden.

Ein anderer wichtiger Unterschied zwischen der entwickelten und der embryonalen Lunge liegt darin, dass bei dem entwickelten Tiere die dorsale und mediale Seite der Lunge an angrenzende Körperwände fixiert sind, während sie in der ersten Embryonalzeit frei gewesen sind. Laut Broman (1904) kommt diese Fixation ganz einfach durch Festlötung aneinander liegender Flächen zu stande.

Die Lungenarterien gehen in der entwickelten Lunge nicht wie während der Embryonalzeit auf je einer Seite der Trachea hin, sondern ziehen in einer schwachen Spirale um den extrapulmonalen Bronchus, auf der lateralen Seite von diesem. Die Ursache dieser Veränderung ist dieselbe, wie die der entsprechenden Versetzung der Lungenarterien bei Säugetieren: verschiedenes Wachstum der naheliegenden Organe, wodurch ihre gegenseitige Topographie allmählich eine andere wird.

Es ist darauf hingewiesen worden, dass bei Eidechsen wie bei Schildkröten die Trachea in der ersten Zeit ihrer Entwicklung nicht nur relativ, sondern auch absolut an Umfang abnimmt. Diese Verminderung kann nicht dadurch zu stande kommen, dass die Epithelzellen, aus denen die Luftröhre gebaut ist, ganz einfach gegen die Achse der Trachea gepresst wird, was ja eine Verengerung zur Folge haben würde. Denn solchenfalls müssten wohl die Zellen an Breite abnehmen und an Höhe zunehmen. Anstatt dessen erweisen sie sich aber eher in der älteren, engeren Luftröhre niedriger als in der jüngeren, weiteren. Ausserdem ist die Zahl der Zellen, welche auf der Oberfläche eines Querschnittes liegen, in dem älteren Stadium kleiner als in dem jüngeren. Es muss also, vorausgesetzt, dass nicht zu dieser Zeit eine grosse Menge von Trachealzellen zu Grunde gehen, eine Platzveränderung der Zellen statt-

finden, so dass Zellen, welche in einer gewissen Entwicklungsperiode in derselben Ebene aneinander gelegen haben, sich später in kranio-kaudaler Richtung voneinander entfernen, wobei sie sich gleichzeitig der Mittellinie der Trachea nähern. Die Folge einer solchen Umordnung wird natürlich auch eine Verlängerung der Luftröhre. Die Trachea wird unter Verschmälerung gleichsam in die Länge ausgesponnen. Sie wird also in der ersten Zeit länger und zwar wahrscheinlich nicht nur durch das Hinzukommen neuer Zellen, sondern auch durch Umlagerung der vorher vorhandenen. Was diese eigentümliche Wachstumsweise bedingt, kann schwer zu sagen sein. Vielleicht wachsen umgebende Gewebe schneller, als die Epithelzellen der Trachea proliferieren, d. h. die Produktion neuer Elemente in der epithelialen Luftröhre ist relativ kleiner als die Neubildung solcher in der Umgebung, weshalb die Trachea gleichsam einer Längendehnung von den umgebenden Teilen ausgesetzt wird, unter deren Einwirkung eine Platzveränderung der Zellen stattfindet als Kompensation der allzu geringen Zunahme derselben.

Übrigens scheint die Trachea in der ersten Zeit nicht in allen Teilen ihrer Ausdehnung gleich stark in die Länge zu wachsen. Man findet nämlich, dass die Entfernung zwischen der Bifurkation der Trachea und dem Punkt derselben, welcher in gleicher Höhe wie die Abgangsstelle der letzten Aortabogen liegt, in der ersten Entwicklungsstadien ungefähr dieselbe bleibt, während der Teil der Trachea, welcher sich zwischen dem genannten Punkt und der Einmündung in den Darm befindet, erheblich verlängert wird (Vgl. Fig. 14 u. 18, ao. b.). Die einfachste Erklärung dazu ist wohl die, dass die Trachea im kranialen Teile stärker wächst als im kaudalen. Der angedeutete Umstand könnte ja auch auf einer Art „Wanderung“ der Aortabogen in kaudaler Richtung beruhen, während die Trachea zu derselben Zeit überall gleichförmig verlängert wird. Teils aber erscheint

mir eine solche Erklärung an und für sich etwas dunkel und unbefriedigend, teils wird das gegenseitige Lageverhältnis zwischen Trachea und Herz nicht wesentlich verändert (das Herz liegt nämlich die ganze Zeit ungefähr mitten vor der Bifurkation der Trachea), ein Umstand, der ja zeigt, dass wenigstens von keiner längeren kaudalen Verschiebung der Aortabogen die Rede sein kann. Die oben gegebene Erklärung scheint mir darum die einfachste zu sein.

Oben habe ich angegeben, dass sowohl in der *Chrysemys*- wie *Emyslunge* der Stammbronchus nur zwei Reihen Seitenbronchien aussendet, nämlich eine laterale und eine mediale. Hierin befinde ich mich nicht in Übereinstimmung mit *Fanny Moser*, welche bei *Emys* drei Reihen zählt, nämlich eine laterale, eine dorsale und eine ventrale. Sie giebt nämlich an, dass die beiden Hauptstämme, in welche sich jeder mediale Ast in der entwickelten Lunge teilt, gesondert für sich auf dem Stammbronchus angelegt werden, und dass diese erst sekundär eine gemeinsame Mündung erhalten, weshalb die Verfasserin dieselben als verschiedene Seitenäste aufstellt. Leider stützt sie ihre Angabe nicht durch überzeugende Abbildungen. Die embryonalen Lungen, die ich untersucht habe, haben sich freilich nicht in einem hinreichend weit vorgeschrittenen Stadium befunden, um ein Unterscheiden zu gestatten, in welcher Weise die in Frage stehenden Seitenäste angelegt werden. Doch wage ich es zu bezweifeln, dass *Fanny Moser* die Längs- und Querschnitte, welche sie zu ihrer Ansicht geführt, vollkommen richtig gedeutet hat. Ich stütze mich hierbei auf die Deutung, welche sie von einem Querschnitt durch den kranialen Teil einer embryonalen *Emyslunge* gegeben hat. Der Schnitt zeigt den Stammbronchus und drei Seitensprossen quergeschnitten. Von diesen Sprossen sagt *Fanny Moser*, dass sie „alle drei in direkter Kommunikation mit dem Bronchus fand, somit alle drei Knospen des letzteren“. Ob alle

drei in direkter Kommunikation mit dem Bronchus stehen oder nicht, beruht natürlich darauf, wie weit sich der Querschnitt des Bronchus streckt. Und dies an der Hand eines einzigen Querschnittes zu entscheiden, kann schwer, ja fast unmöglich, sein. Die Wachsmodelle, die ich sowohl von Emys- wie Chrysemyslungen angefertigt habe, zeigen indessen offenbar, dass Fanny Moser einen allzu grossen Teil des Lumens zum Stammbronchus gehörig rechnet. Nur die laterale Knospe steht mit dem Bronchus in direkter Verbindung, die zwei anderen sind sekundäre Knospen, welche von der lateralen ausgehen. Von diesen ist die ventrale auf den von mir angefertigten Modellen anzutreffen (Fig. 18 u. 19, s. k.). Fanny Mosers erster dorsaler und erster ventraler Seitenbronchus entsprechen also den beiden grösseren Nebenästen, die in der entwickelten Lunge nach Milanis und meinen Beobachtungen von dem ersten lateralen Seitenbronchus ausgehen, und die ebenfalls als Seitenknospen auf diesem angelegt werden. Was die übrigen ventralen und dorsalen Seitenbronchien Fanny Mosers betrifft, so berechtigen ihre Abbildungen nicht zu dem von ihr gezogenen Schluss, dass diese Äste jeder für sich selbständig angelegt würden. Aus diesem Grunde und darum, weil die beiden Äste bei der entwickelten Lunge faktisch einen gemeinsamen, obschon kurzen, Stamm haben, meine ich, dass kein Grund für die Behauptung vorliegt, dass sie bei ihrem ersten Auftreten völlig getrennt sind.

Wenn auch nicht gerade ein Beweis für einen gemeinsamen Ursprung, so doch eher ein Grund für als gegen die Annahme eines solchen ist der Umstand, dass, wie aus Fig. 23, Taf. 25 zu ersehen ist, bei Seeschildkröten die Seitenäste des Stammbronchus hauptsächlich in nur zwei Reihen angelegt werden. Die Figur zeigt das Aussehen des Bronchialbaumes bei einem 12 mm langen *Chelone*embryo. Die beiden Lungen sind in hohem Grade asymmetrisch. Ob dies bei dem in Rede stehenden

Exemplar eine Abnormität oder ob es eine konstant auftretende Erscheinung ist, muss ich dahingestellt sein lassen. Milani gemäss sind die Lungen bei entwickelten Chelonen symmetrisch gebaut.

Die Bronchien gehen von der dünnen Trachea unter einem sehr spitzen Winkel ab (Fig. 22, Taf. 26). Nach einem kurzen Verlauf in unmittelbarer Nähe voneinander in dorso-kaudaler Richtung weichen sie plötzlich voneinander ab. Der rechte biegt sich geraden Weges nach der dorso-lateralen Seite, macht bei der Abgangsstelle der ersten Seitenbronchien eine fast winkelige Biegung und setzt unter schwach S-förmiger Biegung nach dem kaudalen Ende der Lunge fort. Der linke geht in dorso-kaudaler Richtung im Bogen um den Darm. Im kaudalen Ende zeigt er eine neue Biegung mit dorsaler Konvexität, wodurch die Spitze einen rein kaudalen Verlauf erhält.

Die primären Seitenbronchien, welche die Form von schmalen Röhren haben, gehen hauptsächlich in zwei Reihen vom Stammbronchus ab: auf der rechten Seite eine laterale und eine mediale Reihe, auf der linken eine ventrale und eine dorsale.

In der rechten Lunge sind sieben laterale Seitenbronchien angelegt (Fig. 22, l_I — l_{VII}). Je mehr kranialwärts diese sitzen, desto reichlicher sind sie verzweigt. Alle sind sie mit Ausnahme des kaudalsten in einen kaudalen und einen kranialen Hauptast geteilt. Ausserdem sind die am kranialsten liegenden Seitenbronchien mit kleineren dorsalen und ventralen Nebenästen versehen. Die medialen Seitenbronchien sind elf an der Zahl (Fig. 23, m_I — m_{XI}). Von diesen sitzen die fünf kaudalen mitten vor je einem der fünf letzten lateralen Seitenbronchien, die sechs kranialen entsprechen den zwei ersten lateralen. Der kranialste der medialen Seitenbronchien ist der erste Ast, welchen der rechte Stammbronchus überhaupt aussendet. Die medialen Seitenbronchien, welche nach dem kaudalen Ende des Stamm-

bronchus an Grösse abnehmen, teilen sich im allgemeinen in einen dorsalen und einen ventralen Ast.

In der linken Lunge (Fig. 24, Taf. 27) nimmt auch die Verzweigung der Seitenbronchien mit deren Entfernung von der kaudalen Spitze des Stammbronchus ab. Die ventralen Seitenbronchien sind neun an der Zahl und teilen sich in je einen kranialen und einen kaudalen Ast (Fig. 23 u. 24, v_I — v_{IX}). Ausserdem schicken die kranialsten von ihnen laterale und mediale Nebenäste aus, von denen sich besonders ein lateraler auf jedem Seitenbronchus durch seine Grösse auszeichnet (Fig. 23, s. k.). Er sitzt an der Basis des Mutterastes, dicht am Stammbronchus. (Etwas ähnliches, obwohl nicht so ausgesprochenes, beobachtet man auch auf den lateralen Seitenbronchien der rechten Lunge, wo entsprechende Äste auf der Dorsalseite sitzen.) Die dorsalen Seitenbronchien, deren sieben sind, spalten sich in je einen medialen und einen lateralen Ast (Fig. 23 u. 24, d_I — d_{VII}). Die ventralen und dorsalen Seitenbronchien alternieren im allgemeinen so miteinander, dass jeder ventrale Ast kranial vom entsprechenden dorsalen in den Stammbronchus einmündet.

Ausnahmsweise werden indessen auch einzelne kleinere Knospen (höchstens zwei oder drei) auf dem Stammbronchus zwischen den beiden Reihen grösserer Seitenbronchien angetroffen.

Die ventralen Seitenbronchien in der linken Lunge entsprechen offenbar den lateralen in der rechten, die dorsalen in der ersteren den medialen in der letzteren.

Der Verzweigungsmodus des Bronchialbaumes in der in Frage stehenden embryonalen Chelonelunge ist derselbe, welchen Milani bei der entwickelten gefunden hat. Alle Seitenbronchien sind indes noch nicht zur Anlage gekommen.

Was die Weise der Entstehung und weiteren Entwicklung der Äste belangt, so liegt es wohl zunächst offen am Tage, dass diese zum Teil langen und schmalen Gänge von dem röhren-

förmigen Stammbronchus in centrifugaler Richtung herausgewachsen sind, dass also die innere Fläche der Lunge nach dem Prinzip der Knospenbildung vergrössert wird¹⁾.

1) Dass auch die Krokodillunge sich nach diesem Prinzip entwickelt, ist ziemlich gewiss. Leider hat die Embryologie der Krokodillunge von meiner Seite nicht Gegenstand einer näheren Untersuchung werden können, weil mir nur ein einziges Stadium der embryonalen Krokodillunge zur Verfügung gestanden hat. Das in Rede stehende Stadium zeigt die Lunge in einer recht weit vorgeschrittenen Entwicklung. Wie aus Fig. 25 und 26, Taf. 26 zu ersehen ist, besteht die entodermale Lungenanlage aus zwei von der Trachea unter einem Winkel von ca. 45° abgehenden Bronchien, welche kaudalwärts an Umfang zunehmen, um in einiger Entfernung von ihrem kaudalen Ende wieder schmaler zu werden und mit einer ventro-medial gerichteten Spitze zu enden. Der Bronchus (bezw. Stammbronchus) hat, kann man fast sagen, Spindelform mit der weitesten Partie nach dem kaudalen Ende hin. Von den Bronchien gehen mehrere Seitenknospen aus, von denen drei auf jedem Bronchus den übrigen an Grösse bedeutend überlegen sind. Diese drei Knospen sitzen auf der Dorsalseite des Bronchus, die erste an der Grenze zwischen dem zweiten und dritten Fünftel der Entfernung zwischen der Bifurkation der Trachea und dem kaudalen Ende des Stammbronchus, die zweite unmittelbar hinter dem ersten und die dritte in etwas grösserer Entfernung hinter dem zweiten. Sie haben die Form von ausgezogenen Blasen oder kurzen, verhältnismässig weiten Gängen und strecken sich in kranio-lateraler Richtung vom Stammbronchus aus. Ihrem Verlauf nach können sie laterale Knospen genannt werden. (Fig. 25 und 26 I, II und III). Ausser diesen grossen lateralen Knospen giebt es noch einige kleinere. In der linken Lunge sitzt eine solche kleinere Knospe auf der dorso-lateralen Seite des Stammbronchus zwischen II und III (Fig. 25 n. k.), und eine andere auf der Dorsalseite unmittelbar hinter III (Fig. 26). Die übrigen gehen von der dorso-medialen Seite des Stammbronchus aus: eine zwischen I und II, die übrigen (vier Stück) zwischen II und III (Fig. 26). Sie können im Gegensatz zu den drei lateralen mediale genannt werden. Die rechte Lunge zeigt ausser den drei vorher genannten grossen lateralen Knospen nur noch eine auf dem Stammbronchus selbst sitzende Knospe, eine mediale. Diese ist auf der dorso-medialen Seite des Stammbronchus zwischen II und III wiederzufinden, hat Blasenform und ist ziemlich voluminös (Fig. 26 m). Sie dürfte den vier medialen Knospen entsprechen, welche sich in der linken Lunge zwischen II und III vorfinden. Von der Wurzel von II, beim Übergange zum Stammbronchus, in der rechten Lunge ragt ausserdem noch eine kleine Knospe hervor, in welcher möglicherweise das Gegenstück zur medialen Knospe zwischen I und II der linken Lunge zu suchen ist. Endlich ist in der rechten Lunge noch eine kleine Knospe zu erwähnen, welche an der Wurzel von III oder vielleicht eher an der Grenze zwischen III und dem Stammbronchus sitzt (Fig. 26).

Von diesem Stadium allein kann man betreffend die Details bei der Ent-

Die nächste Frage ist die, nach welchem Muster die Knospenbildung erfolgt, ob nach monopodialelem oder nach dichotomischem. Für die Beantwortung dieser Frage giebt es gewisse Anhaltspunkte. Der Stammbronchus erstreckt sich auf beiden Seiten ein gutes Stück kaudalwärts von dem zuletzt angelegten Seitenbronchus. Wenn daher die Entfernung zwischen diesem letzteren und dem Seitenspross, der zunächst an der Reihe ist, angelegt zu werden, ungefähr dieselbe werden soll wie zwischen zwei der bereits angelegten Seitenbronchien, was wohl anzunehmen ist, so muss der neue Spross aus der Seite des Stammbronchus und zwar in einiger Entfernung von der eigentlichen Spitze herauswachsen. Ferner ist in beiden Lungen der letzte der schon vorhandenen Seitensprossen, welcher wie eine kleine Warze auf der Seite des Stammbronchus sitzt, ohne Zweifel durch hernieartige Ausbuchtung der Bronchuswand entstanden (Fig. 23, v_{IX}). Daraus folgt, dass der Stammbronchus auf das Stadium der Entwicklung, in welchem sich die in Frage stehende Lunge befindet, monopodial wächst. Und mit aller Wahrscheinlichkeit ist die Wachstumsweise auch auf den vorhergehenden Stadien dieselbe gewesen. Eine solche Annahme stütze ich auf die Thatsache, dass bei Eidechsen und Landschildkröten, wie oben gesagt, der Stammbronchus offenbar ganz besonders in der ersten Zeit an der Spitze ungeteilt wächst und Äste von den Seiten aus entsendet. Aus diesem allen ist man wohl berechtigt, den Schluss zu ziehen, dass die primären Seitenbronchien, welche in der Chelone-

wicklung der Krokodillunge keine Schlüsse ziehen. Gestützt auf dasselbe, lassen sich doch, wie mir scheint, zwei Hauptmomente feststellen:

1. Die Krokodillunge vergrößert ihre Respirationsfläche durch Knospenbildung.
2. Die ersten Knospen werden wahrscheinlich nach monopodialelem Muster angelegt. Der Stammbronchus erstreckt sich nämlich ein erhebliches Stück kaudalwärts von der Abgangsstelle der letzten Knospe, und die Form des kaudalen Endes des Stammbronchus lässt vermuten, dass eine dichotomische Spaltung desselben jetzt wenigstens nicht bevorsteht. (Vergl. ausserdem im Zusammenhang hiermit zum Beweis das, was im Haupttext über die Weise der Knospenbildung in der Chelonelunge gesagt wird.)

lunge auf dem in Rede stehenden Stadium entwickelt sind, nicht durch dichotomische Teilung des kaudalen Endes des Stammbronchus, sondern als Auswüchse aus dessen Seiten entstanden sind.

Wenn also die Verzweigungsweise für den Stammbronchus, wenigstens bis die Lunge das in Frage stehende Stadium erreicht hat, ausschliesslich monopodial ist, so scheint dies indessen hinsichtlich des Verzweigungsmodus der primären Seitenbronchien nicht der Fall zu sein. Viele der auf den Seitenbronchien sitzenden Nebenzweige und Knospen, in der Regel diejenigen, welche zuerst sichtbar werden, sind freilich ohne Zweifel aus den Seiten des Mutterstammes herausgewachsen, andererseits aber ist es ebenso gewiss, dass Dichotomie vorkommt, besonders in der Peripherie des Bronchialbaumes. Beispiele davon giebt es an mehreren Stellen. (Fig. 23 u. 24.)

Was die Ordnung betrifft, in welcher die primären Seitenbronchien angelegt sind, so gehen offenbar die lateralen (bezw. ventralen der linken Lunge) vor den medialen (bezw. dorsalen). Auf der rechten Seite ist nämlich der letzte mediale bedeutend kleiner als der entsprechende laterale Spross, und in der linken Lunge haben die zwei letzten ventralen Knospen noch kein Gegenstück auf der dorsalen Seite (Fig. 23). Betreffend die gegenseitige Ordnung zwischen den einzelnen Seitenästen in jeder Reihe deutet der verschiedene Grad, wie sie entwickelt sind, darauf hin, dass sie in akropetaler Folge hervorsprossen.

Obgleich die entwickelten Schildkrötenlungen untereinander recht grosse Verschiedenheiten zeigen, scheinen sie mir doch alle auf eine gemeinsame Urform oder Urtypus zurückgeführt werden zu können, wovon die Entwicklung bei verschiedenen Arten verschiedene Wege eingeschlagen hat.

Oben ist über den Plan berichtet worden, nach welchem die Lunge bei *Chrysemys* und *Emys* einerseits und *Chelone* andererseits gebaut ist. Bloss erstere betreffend ist ein Zusatz

nötig. Von der Dorsalseite der lateralen Seitenbronchien der Chrysemys- und Emyslunge, dicht am Stammbronchus, geht ein Nebenzweig ab, welcher grösser ist als die übrigen sekundären Äste, oder, wie Milani sagt, „es befindet sich (auf erwähnter Stelle) eine ganz besonders grosse und tiefe Alveole, die selbst die grösste der soeben besprochenen an Umfang noch übertrifft. Man könnte sie ihrer Gestalt nach sehr wohl einen kleinen sackartigen Gang nennen.“ Der in Rede stehende sekundäre Bronchus kann nach meinem Dafürhalten dem grossen dorsalen Ast gleichgestellt werden, welcher, wie oben erwähnt worden, von dem ersten lateralen Seitenbronchus ausgeht. Sie haben beide eine entsprechende Lage. Die Ungleichheit besteht nur darin, dass der betreffende Nebenast auf dem ersten Seitenbronchus kräftiger entwickelt ist als auf den folgenden, wie er sich übrigens immer kleiner erweist, je mehr kaudalwärts dessen Mutterast sitzt.

Bei *Testudo* enthält die Lunge, wie Milani beschreibt, und ich mich auf einem hiesigen Exemplar selbst habe überzeugen können, wie bei Emys drei Reihen Kammern, nämlich eine laterale, eine dorsale und eine ventrale. Während aber bei Emys entsprechende dorsale und ventrale Kammern eine gemeinsame Mündung in den Stammbronchus haben, vereinen sich bei *Testudo* die laterale und dorsale um eine gemeinsame Öffnung. Oder möchte ich sagen: Die *Testudolunge* hat teils laterale, teils mediale Seitenbronchien, deren Abgangsstellen vom Stammbronchus doch nicht so, wie der Name besagt, liegen, sondern nach der dorsalen bzw. ventralen Seite verschoben sind. Die lateralen Seitenbronchien teilen sich kurz nach Abgang vom Stammbronchus in zwei grössere Zweige, von denen der eine nach der lateralen Kante, der andere gegen die Dorsalseite der Lunge gerichtet ist.

Man findet also, dass die Seitenbronchien in den drei Lungentypen, von denen hier gesprochen ist, und welche die verschiedenen Gruppen von Schildkrötenlungen repräsentieren, demselben

Vorbild folgen. Um sich die Übereinstimmung zwischen den verschiedenen Formen deutlicher klar zu machen, kann man sich, wie eben gesagt, dieselben aus einem gemeinsamen Grundtypus hervorgegangen denken.

Fig. A bildet einen Querschnitt durch eine solche hypothetische Lunge. Der Stammbronchus entsendet teils mediale, teils laterale Seitenäste. Ein jeder derselben teilt sich gleich nach Abgang vom Stammbronchus in zwei gleich dicke Äste, einen dorsalen und einen ventralen. Dadurch dass diese letzteren sich bei verschiedenen Arten verschieden entwickeln, kommen nun die verschiedenen Lungenformen zu stande.

Also erhalten bei *Emys* und *Chrysemys* die beiden Äste der medialen Seitenbronchien ungefähr dieselbe Grösse, wogegen der dorsale Ast der lateralen Seitenbronchien bedeutend hinter dem ventralen zurückbleibt und daher als ein unbedeutender dorsaler Nebenast von diesem erscheint (Fig. B). (Nur hinsichtlich des ersten, lateralen Seitenbronchus kommt auch der dorsale Ast zu einer grösseren Ausbildung). *Testudo* zeigt in gewisser Beziehung ein gegenteiliges Verhältnis zu *Emys*. Dort entwickeln sich die beiden Äste der lateralen Seitenbronchien kräftig, während von den Ästen der medialen Seitenbronchien nur der ventrale an Grösse zunimmt und den dorsalen als einen Nebenast erscheinen lässt (Fig. C). Bei *Chelone* geht die Entwicklung der dorsalen und ventralen Äste nach derselben Norm wie bei *Emys*, anstatt aber die Form von geräumigen sackförmigen Gängen anzunehmen, wachsen sie zu schmalen Röhren aus (Fig. D).

Die grosse Ähnlichkeit zwischen allen Schildkrötenlungen wird also die, dass die primären Seitenbronchien (wenigstens die meisten und grössten) in zwei Reihen vom Stammbronchus ausgehen, und dass sie sich sofort in einen ventralen und einen dorsalen Ast teilen. Der Unterschied besteht darin, dass die Seitenbrouchien zu verschiedener Anzahl angelegt werden, dass

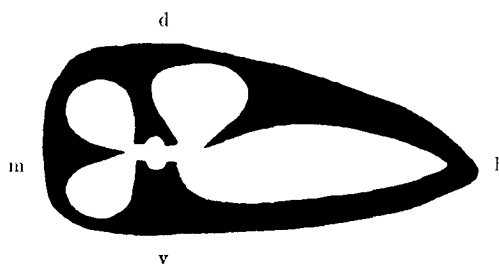


Fig. A.

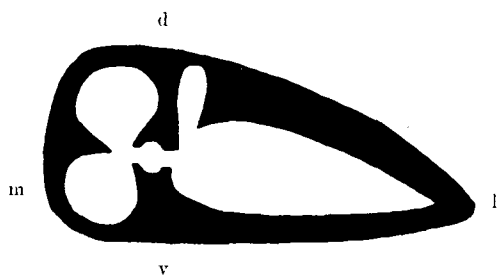


Fig. B.

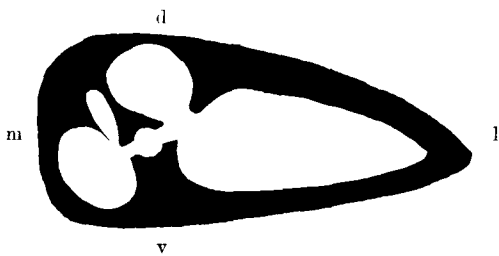


Fig. C.

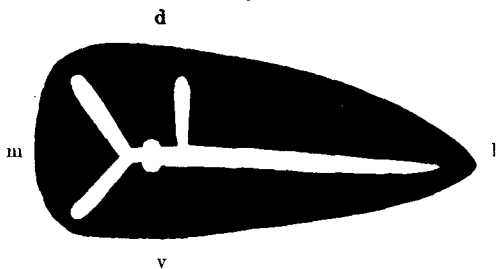


Fig. D.

Textfig. A—D.

Schematische Querschnitte von Schildkrötenlungen; Fig. A von der hypothetischen Grundform, Fig. B von *Emys* und *Chrysemys*, Fig. C von *Testudo* und Fig. D von *Chelone*. d dorsale, l laterale, m mediale und v ventrale Seite.

sie sich zu verschiedenem Umfang erweitern und dass ihre ventralen und dorsalen Äste sich in verschiedenem Grade entwickeln.

Während bei Amphibien der extrapulmonale Bronchus, wo ein solcher vorhanden ist, zum kranialen Ende der Lunge tritt, verändert sich dieser Umstand bei den Reptilien Schritt für Schritt, indem die Verbindung des Bronchus mit der Lunge immer weiter nach dem kaudalen Ende derselben verlegt wird. Die Lunge wird mit einer kranialen Spitze versehen. Diese Verschiebung der Einmündungsstelle des extrapulmonalen Bronchus steht mit dem Entwicklungsgrade des zuerst angelegten Seitensprosses, der immer in das kraniale Ende der Lunge eindringt, wie mit der Richtung, in welcher dieser Spross weiter wächst, im aller nächsten Zusammenhang. Je länger der erste Spross wird, und je weiter kranial er gerichtet ist, desto grösser wird natürlich die Entfernung von der kranialen Lungenspitze bis zur Eintrittsstelle des Bronchus. Was dagegen bedingt, dass die erste Knospe während ihrer Entwicklung einen kranialen Verlauf nimmt, ist eine Frage, welche schwerer zu beantworten ist. Indes dürften hier, wie an so vielen anderen Orten, räumliche Verhältnisse mit hineinspielen, denn die Körperhöhle scheint in ihrer Erweiterung nach vorn vor der Lungenspitze einigen Vorsprung zu haben.

Einleitungsweise wurde erwähnt, dass nach der von altersher herrschenden Vorstellung von der Weise der Entwicklung der Lunge die Ontogenese der Vogel- und Säugetierlunge einen anderen Weg als deren Phylogenese einschlagen sollte. Gegenbaur (1901) schreibt hierüber: „Ontogenese und Phylogenese liegen im Widerstreit. Phylogenetisch sind die respiratorischen Flächen das Erste, und die Luftwege in der Lunge kommen sehr spät zur Sonderung. Ontogenetisch treten die Anlagen der

Luftwege am frühesten auf, und die Entstehung der respiratorischen Partien bildet den Abschluss des ganzen Prozesses.“ Gegenbaur und mit ihm wohl viele andere sehen in dieser Umkehrung den eigentlichen Kern des Widerspruches. Ersterer giebt auch eine Erklärung zu demselben: Sowohl phylogenetisch als ontogenetisch findet eine Vermehrung des Epithels statt. Aber „da das Organ auf dem Wege der Ontogenese noch von seiner Funktion entfernt ist, tritt auch gerade der diese leistende Teil des Organs erst später hervor, die respiratorischen Räume sind die letzten, die zur Ausbildung gelangen.“ Daher ist die Ontogenese der Säugetierlunge verkürzt.

Nunmehr, wo wir wissen, dass die Ontogenese der Lunge hinsichtlich des Prinzipes des eigentlichen Entwicklungsprozesses überall dieselbe ist, ist dieser Unterschied zwischen der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung weggefallen. Es giebt keinen Grund mehr für die Annahme, dass die Lunge in ihrer Phylogenese eine Entwicklung durchgemacht haben sollte, ihrem Wesen nach das völlige Gegenteil zu der, welche sie bei verschiedenen Tierspecies in ihrer Ontogenese durchläuft. Die Ontogenese erweist sich hier, wie im allgemeinen auch anderswo, als eine nur im Detail etwas modifizierte, kurze Rekapitulation der Phylogenese.

Der von Gegenbaur angedeutete Umstand, dass die Respirationsfläche der Lunge phylogenetisch zuerst entsteht, deren Luftwege später, während in der Ontogenese der höher entwickelten Lungen das Gegenteil stattfindet, bildet wohl kaum einen Beweis dafür, dass hinsichtlich der ontogenetischen Entwicklung der Säugetierlunge eine Cänogenese herrscht. Erstlich kann es wohl in Frage gestellt werden, ob die Respirationsfläche in ihrer Entwicklung phylogenetisch vor den Luftwegen kommt. Verhält es sich vielmehr nicht so, dass sie gleichen Schritt miteinander halten? Zweitens muss man die Analogie und Homo-

logie ¹⁾ verschiedener Organe oder Organteile streng unterscheiden. Physiologisch, hinsichtlich der Funktion, können ja zwei Organe oder Organteile einander entsprechen, während sie andererseits embryologisch, hinsichtlich der Herstammung, verschiedene Gebilde darstellen. Und umgekehrt. Wenn man nun den Weg angeben will, den ein Organ während seiner Phylogenese gewandert ist, so muss man wohl als Wegweiser die homologen und nicht die analogen Bestandteile benutzen, die in den verschiedenen Formen, unter welchen sich das betreffende Organ zeigt, angetroffen werden. Hält man nur daran fest, so bietet es nach meinem Dafürhalten keine Schwierigkeiten, die Phylogenese der Lunge mit ihrer Ontogenese in Einklang zu bringen. Vom physiologischen Gesichtspunkt ist allerdings eine Amphibien- oder einfache Reptilienlunge zunächst mit einer Alveole oder einem Infundibulum bei einer Säugetierlunge zu vergleichen. Diese Gebilde aber können keineswegs homologisiert werden. Von diesem Gesichtspunkte aus entspricht, wie ich meine, die einfachste Amphibienlunge dem Stammbronchus der Säugetierlunge. ²⁾ Die am höchsten entwickelte Lunge nimmt also phylogenetisch ihren Ursprung aus einer Bildung, die auch ontogenetisch ihre erste Anlage bildet, und das Ziel wird in beiden Fällen auf dem Wege der Knospenbildung erreicht. Dass diese Gebilde, die in dem einen oder anderen Falle den Ausgangspunkt bilden, nicht physiologisch gleichwertig bei dem lebenden Organ sind, nicht dieselbe Funktion erhalten, hat meiner Ansicht nach bei einem Vergleich zwischen der phylogenetischen und ontogenetischen Geschichte der Lunge nicht die geringste Bedeutung.

1) Zwei Organe sind analog, wenn sie dieselbe Funktion haben, homolog, wenn sie dieselbe Herstammung haben.

2) Hinsichtlich der Homologisierung zwischen verschiedenen Lungen oder Lungenteilen herrscht unter den Autoren keine Einigkeit. Oppel z. B. nimmt an, dass einfache und zusammengesetzte Lungen in toto insofern homologe Bildungen sind, als sie alle zusammen ursprünglich aus einem Teil des Vorderdarmes entstehen, welchem die Eigenschaft zukommt, respiratorisches Epithel zu bilden.

Zusammenfassung.

Die entodermale Lungenanlage zeigt sich bei Reptilien erst in der Form einer Falte, welche unmittelbar kaudalwärts von der letzten Kiementasche aus dem Vorderdarme herausbuchtet (Figg. 1 u. 2, Taf. 19; Figg. 15, Taf. 24). Die Falte wird in kaudo-kranialer Richtung vom Darme abgesondert. Von deren kranialem Teil wird die Trachea, von deren kaudalem die Bronchien gebildet (vgl. Figg. 4 u. 6, Taf. 19; Figg. 15 u. 17, Taf. 24).

Sowohl die Trachea wie die Bronchien wachsen zu engen Röhren aus (Figg. 5 u. 6, Taf. 19; Figg. 14, Taf. 23; Figg. 15, 16 u. 17, Taf. 24; Figg. 20, Taf. 26). Die Bronchien haben dabei zuerst eine überwiegend dorso-laterale Richtung, erhalten aber später zufolge räumlicher Verhältnisse einen mehr mit der Mittellinie des Embryos parallelen Verlauf (vgl. Figg. 5 u. 8, 14 u. 16).

Bei den Eidechsen beginnen die Bronchien, wenn sie eine gewisse Entwicklung erreicht haben, gleichzeitig wie sie an Länge zunehmen, auch umfangreicher zu werden (Figg. 7, Taf. 20). Die Erweiterung macht sich später vor allem auf der lateralen Seite bemerkbar, erstreckt sich aber nur zu einem gewissen Punkte der Bronchien; kranialwärts davon behalten diese ihr röhrenförmiges Aussehen (Figg. 8, Taf. 20 u. 9 Taf. 21). Dadurch tritt eine besonders auf der lateralen Seite scharf markierte Grenze zwischen dem extrapulmonalen Bronchus und der künftigen Lunge ein. (Bei Arten, wo ein extrapulmonaler Bronchus fehlt, trifft diese Erweiterung den ganzen Bronchus.)

Die Lunge hat also nach der Erweiterung anfänglich die Form eines schlichtwandigen Sackes, des primitiven Lungensackes. Die Lungenanlage besteht daher in diesem Entwicklungsstadium aus: 1. einer langen, engen Trachea, 2. zwei unter ziemlich spitzem Winkel von der

Trachea ausgehenden, ebenfalls engen Bronchien und 3. zwei geräumigen primitiven Lungensäcken (Fig. 8, Taf. 20).

Nachdem diese letzteren eine gewisse Grösse erreicht haben, beginnt deren innere Fläche dadurch kompliziert zu werden, dass gewisse Partien der Wand in centrifugaler Richtung schneller wachsen als andere. Also nach dem Prinzip der Knospenbildung (Fanny Moser 1902).

Die Knospenbildung nimmt im kranialen Teile des primitiven Lungensackes (= des Stammbronchus) ihren Anfang und schreitet allmählich nach dessen kaudalem Ende fort. Die erste Knospe, welche angelegt wird, bildet die kraniale Spitze der Lunge (Figg. 9 u. 10 dr, Taf. 21). Nach diesem ersten Ast kommen fast gleichzeitig oder wenigstens mit sehr kurzen Zwischenräumen eine ganze Menge Sprossen rings um den primitiven Lungensack hervor (Figg. 10, Taf. 21 u. 11, Taf. 22).

Die aus dem primitiven Lungensack auf diese Weise hervorwachsenden Sprossen vergrössern sich und treiben in ihrer Ordnung sekundäre Sprossen, diese tertiäre u. s. w., bis die Lunge ihr definitives Aussehen erhält (Figg. 12, Taf. 22 u. 13, Taf. 23).

Was besonders Tarentola anbelangt, so nehmen einige Knospen, die in einer längs der Dorsalseite des Stammbronchus laufenden Reihe aufeinander folgen, wegen ihrer bedeutenden Grösse im Verhältnis zur Mehrzahl der übrigen Sprossen besonders die Aufmerksamkeit in Anspruch (Fig. 11, Taf. 22). Diese letzteren sitzen anfangs in transversalen Reihen, welche mit den dorsalen Sprossen alternieren (Figg. 10 u. 11, v. tr.).

Von den auf dem Stammbronchus sitzenden Knospen werden wenigstens die ersten (und übrigens auch die meisten) durch Ausstülpungen von den Seiten des Stamm-

bronchus, also durch eine monopodische Entstehungsweise, gebildet (Figg. 9 u. 10). Zuletzt kommen doch Knospen auch am Ende des Stammbronchus hervor; dieses teilt sich in zwei (oder mehrere) Abteilungen: folglich später auch eine diko- (bezw. polytomische) Verzweigung. Ein ähnliches Verhalten zeigt jede der grossen dorsalen Knospen bei *Tarentola*. Anfangs wachsen diese mit ihren Enden ungeteilt und senden sekundäre Knospen von den Seiten aus. Später spalten sie sich an den Enden (vgl. Figg. 11, dIII u. 13, dIII).

Hinsichtlich der Ordnung, in welcher die monopodisch angelegten Knospen entstehen, so gehen die grossen dorsalen Sprossen den übrigen voran (vgl. Figg. 10 u. 11). Übrigens ist die Reihenfolge der Entstehung wahrscheinlich akropetal¹⁾ einerseits zwischen den grossen dorsalen Knospen untereinander, andererseits zwischen den transversalen Reihen. Alle Knospen in derselben Transversalreihe kommen ungefähr gleichzeitig hervor.

In den „zweikammerigen“ Eidechsenlungen ist die kraniale Abteilung nichts anderes als der zuerst angelegte Seitenast, während die kaudale die direkte Fortsetzung des extrapulmonalen Bronchus bildet und also allein den Stammbronchus repräsentiert.

Während bei den Eidechsen der Stammbronchus sich zu einem sackförmigen Gebilde erweitert, bleibt er bei den Schildkröten (und auch den Krokodilen) ein Rohr von verhältnismässig kleinem Umfang (Figg. 18 u. 19, Taf. 25), ausser an dem kaudalen Ende selbst, welches ein geräumigeres Lumen erhält.

Die engen Bronchien erreichen eine bedeutende Länge, bevor die entodermale Anlage kompliziert zu werden beginnt (Fig. 20, Taf. 26). Die Komplikation schreitet auch bei Schildkröten (und Krokodilen) ausschliesslich auf dem Wege

¹⁾ Siehe Anm. Seite 250.

der Knospenbildung fort (Fanny Moser 1902). Sie giebt sich zuerst dadurch zu erkennen, dass gewisse Partien der Bronchuswand sich hernieartig ausbuchten, dass also Knospen aus den Seiten des Stammbronchus herauswachsen (Figg. 18 u. 19, Taf. 25; 21 u. 22, Taf. 24: 23 u. 24, Taf. 25; 25 u. 26, Taf. 26).

Während der ersten Stadien der Entwicklung werden also neue Knospen ausschliesslich nach monopodischem Muster angelegt. Später kommt indes (wie bei Eidechsen) auch Dichotomie vor. (Vgl. Figg. 18, 19, 21, 23 u. 24.)

Die auf dem Stammbronchus sitzenden Knospen werden in der Mehrzahl in zwei Reihen angelegt und zwar in einer lateralen und einer medialen. Die Äste der lateralen Reihe haben vor denen der medialen in der Entwicklung einen Vorsprung (Figg. 19, 22 u. 23). Die einzelnen Knospen treten innerhalb jeder Reihe wahrscheinlich in akropetaler Ordnung hervor.

Was besonders *Chrysemys* betrifft, so werden die zwei lateralen Äste vor den beiden medialen sichtbar (vgl. Figg. 18 u. 19). Der grosse ventrale Nebenast des ersten lateralen Seitenbronchus ist der zweite Ast in der Anlage (Fig. 18, s. k.).

Die auf dem Stammbronchus angelegten Knospen vergrössern sich bei den Landschildkröten (einschliesslich Sumpfschildkröten) zu voluminösen Blasen (Figg. 18, 19 u. 21), welche später zu weiten Gängen in der Länge ausgezogen werden. Jeder derartige ist mit einer einfachen Eidechsenlunge zu vergleichen. Die Komplikation seiner inneren Fläche schreitet in der Hauptsache wahrscheinlich auf dieselbe Weise fort wie die der Eidechsenlunge und beginnt an der Basis des Seitenbronchus.

Zufolge räumlicher Verhältnisse in Verbindung mit einem Bestreben des Bronchialbaumes, die Re-

spirationsfläche zu vergrössern, ohne den totalen Umfang der Lunge grösser zu machen, werden bei Landschildkröten die auf den Seitenbronchien sitzenden Nebenäste auf gewissen Seiten der Seitenbronchien kräftiger entwickelt als auf anderen.

Bei den Seeschildkröten wachsen die Knospen des Stammbronchus zu schmalen Gängen aus (Figg. 22—24), welche sich nur an den Enden etwas erweitern. Die von diesen Seitenbronchien ausgehenden sekundären Äste nehmen gleichfalls Rohrform an.

Das Epithel ist anfänglich hohes, wahrscheinlich einschichtiges Cylinderepithel. Hand in Hand mit der Erweiterung der Trachea und der Bronchien nehmen die Zellen in der Höhe ab und werden breiter, entweder als eine Ursache der Erweiterung oder als eine Folge derselben. An der Spitze der Knospen ist das Epithel oft etwas höher als auf anderen Stellen.

Die Trachea nimmt in der ersten Zeit nicht nur durch das Entstehen neuer Zellen, sondern wahrscheinlich auch durch Umlagerung vorher vorhandener an Länge zu. Die Folge davon wird eine Verengerung der Luftröhre, welche sogar dahin geht, dass das Lumen der Trachea in einer gewissen Periode der Entwicklung stellenweise geradezu verschwindet (vgl. Figg. 14 u. 18). Übrigens scheint die Trachea, wenigstens anfänglich, in ihrem kranialen Ende rascher zu wachsen als in ihrem kaudalen.

Die mesodermale Lungenanlage richtet sich in der Form nach der entodermalen. Sie bildet folglich zwei in die Körperhöhle herausreichende Ausbuchtungen, welche zum grössten Teile durch je einen Rezess (*Recessus pneumato-entericus*, Broman) von dem Darm getrennt sind (Figg. 27—29, Taf. 29). Die Lunge ist ursprünglich frei; ihre Fixation ist eine sekundäre Erscheinung, die laut Broman (1904) ganz einfach durch Festlötung aneinander liegender Flächen zu stande kommt. Die Lungen-

wand nimmt während der Entwicklung an Dicke ab, indem das Bindegewebe nicht in demselben Verhältnis weiter wächst wie die gesamte Lunge (Fanny Moser 1902).

Bei den Landschildkröten giebt sich die Entwicklung eines Seitenbronchus im Inneren der Lunge in ihrer äusseren Form als eine von der Oberfläche ausbuchtende, aufgetriebene Partie zu erkennen. Durch die Längenzunahme der Seitenbronchien in transversaler Richtung wird der transversale Durchmesser der Lunge im Verhältnis zum longitudinalen allmählich vergrössert.

Die Lungenarterien verlaufen eine auf jeder Seite von und ungefähr parallel mit der Trachea, um sich auf die Dorsalseite der Stammbronchien zu legen (Figg. 10, 12, 16, 18 u. 19 a. p.). Ihr Verhalten zu dem zuerst angelegten Seitenspross ist bei verschiedenen Arten ungleich. Bei einigen Arten gehen sie auf der lateralen, bei anderen auf der medialen Seite des erwähnten Sprosses hin (Figg. 10, 12 u. 19). Zufolge des verschiedenen Wachstumes angrenzender Organe, wodurch deren gegenseitige Lage verändert wird, kreuzen die Arterien bei dem entwickelten Tiere die Bronchien auf der lateralen Seite. Die Venen gehen mit einem gemeinsamen Stamm vom Herzen aus und ziehen nach der Ventralseite der Bronchien (Figg. 10, 12, 13, 18, 19, 21 u. 25 v. p.).

Obgleich die Schildkrötenlungen untereinander recht grosse Verschiedenheiten zeigen, erweisen sie sich doch alle nach demselben Grundplan aufgebaut. Die Lunge wird nämlich in allen den verschiedenen Formen von einem Stammbronchus durchsetzt, welcher in zwei Reihen Seitenbronchien aussendet. Jeder Seitenbronchus teilt sich kurz nach dem Abgang in einen dorsalen und einen ventralen Ast. Die verschiedenen Lungentypen entstehen dadurch, dass die Seitenbronchien in verschiedener Zahl angelegt werden, dass sie sich zu verschiedenem Umfang erweitern

und dass ihre ventralen und dorsalen Äste sich in ungleichem Grade entwickeln (vgl. die Textfiguren S. 283).

Die kranio-kaudale Verschiebung der Einmündungsstelle des extra-pulmonalen Bronchus in die Lunge, welche allmählich von den niederen zu den höheren Reptilien verfolgt werden kann, wird von dem Entwicklungsgrad und der Richtung des zuerst angelegten Seitenbronchus bedingt, der stets im kranialen Ende der Lunge anzutreffen ist. Je länger dieser Seitenbronchus wird, und je mehr kranialwärts er gerichtet ist, desto grösser wird die Entfernung von der kranialen Lungenspitze bis zur Eintrittsstelle des Bronchus.

Die einfachste Amphibienlunge entspricht dem Stammbronchus der höher organisierten Lungen, und die Ontogenese der Lunge einer Tierspezies ist als eine im Detail modifizierte, kurze Rekapitulation ihrer Phylogenese zu betrachten.

Bemerkungen über die Wachstumsweise des Bronchialbaumes.

Die Frage, in welcher Weise die in der Entwicklung begriffene embryonale Lunge die Anzahl ihrer Bronchien vermehrt, oder mit anderen Worten nach welchem Gesetz neue Äste angelegt werden, ist in den letzten Jahren von verschiedenen Seiten zur Behandlung aufgenommen worden. Die Säugetierlunge hat dabei fast ausschliesslich als Untersuchungsobjekt gedient. Die Reptilien- und Amphibienlungen sollen ja der allgemeinen Auffassung nach in ihrer Entwicklung einen ganz anderen Weg gehen, weshalb von ihnen weder Auskünfte noch Anhaltspunkte zu erwarten waren. Folglich hat man sich damit begnügt, nur an den höher organisierten Lungen Beobachtungen zu machen und an der Hand dieser das Gesetz festzustellen, nach welchem sich der Bronchialbaum verzweigt. Die verschiedenen Forscher sind indes nicht zu übereinstimmenden Resultaten

taten gekommen; im Gegenteil giebt es nahezu ebenso viele verschiedene Ansichten wie Forscher auf diesem Gebiete.

Der Streit hat in erster Linie der Frage gegolten und gilt auch fortfahrend noch, ob neue Äste dadurch zu stande kommen, dass vorher existierende sich dichotomisch an ihrem Ende spalten, oder auf die Weise, dass Knospen aus den Seiten der vorher bestehenden Äste herauswachsen, während das Ende derselben selbst, die sogenannte „Endknospe“, fortfährt, ungeteilt zu wachsen. Ferner haben die Verteidiger der Dichotomie sich nicht einigen können, ob diese äqual ist, d. h. ob die durch die Spaltung entstandenen Äste von derselben Grösse sind, oder inäqual, d. h. ob der eine Ast grösser als der andere wird und dadurch die direkte Fortsetzung des Mutterstammes zu bilden scheint. Die Anhänger der Monopodie dagegen sind betreffend den Anteil der Endknospe in der Produktion neuer Seitenknospen verschiedener Meinung, ob also die Seitenknospen mit oder ohne Teilnahme der Endknospe angelegt werden. Während einige Autoren dafürhalten, dass der Bronchialbaum von Anfang bis Ende seiner Entwicklung nur einer von allen diesen Weisen folgt, sind andere der Ansicht, dass neue Äste in verschiedenen Stadien der Entwicklung nach verschiedenen Mustern gebildet werden. So giebt es, laut einer in Hauptsache von Narath (1901) gemachten Zusammenstellung, Fürsprecher für: 1. Monopodie, ohne dass die Endknospe an der Knospenbildung teilnimmt, 2. Monopodie mit Knospenbildung ausschliesslich von der Endknospe aus, 3. Monopodie nur für die drei ersten Seitenbronchien, dann aber äquale Dichotomie, 4. Monopodie ohne Beteiligung der Endknospe an der Knospenbildung für den Stammbronchus, für die Seitenäste dagegen sowohl Monopodie wie äquale und inäquale Dichotomie, 5. inäquale Dichotomie und daneben monopodialer Ursprung für einige Bronchien des Stammbronchus, 6. Dichotomie ausschliesslich, und zwar entweder äqual oder inäqual.

Vorstehendes bezieht sich nur auf die Verzweigung des

Bronchialbaumes bei Säugetieren. Über das Verhalten bei den übrigen Tierklassen hat sich nur Fanny Moser (1902) geäußert. Sie spricht ihre Ansicht dahin aus, meiner Meinung nach jedoch ohne sie genügend zu begründen, dass die Monopodie in der ganzen Reihe, also bei Amphibien, Reptilien, Vögeln wie Säugetieren, allein herrscht.

Nachdem es sich nun gezeigt hat, dass die Komplikation der inneren Lungenfläche sowohl onto- wie vermutlich auch phylogenetisch auf dem Wege der Knospenbildung fortschreitet, ist ja anzunehmen, dass die Ontogenese der Lunge bei den niederen Wirbeltieren, speziell den Reptilien, dazu beitragen wird, den Ausschlag zu geben zwischen den sich widersprechenden Ansichten, welche betreffs der Weise der Verzweigung des intrapulmonalen Kanalsystemes bei den Wirbeltieren im allgemeinen herrschen. Von der Untersuchung an Reptilienlungen, deren Resultat oben mitgeteilt worden ist, gehen einige Thatsachen hervor, welche meiner Meinung nach geeignet sind, auch die Ontogenese der Säugetierlunge in eine bessere Beleuchtung zu stellen.

Was zunächst die Hauptfrage anbelangt: Monopodie oder Dichotomie, so ist es ja, wie aus dem Vorhergehenden zu ersehen ist, ausser allem Zweifel, dass bei niederen wie bei höheren Reptilien die ersten Äste aus dem Stammbronchus monopodial angelegt werden. *Tarentola*, *Anguis*, *Chrysemys* u. a. zeigen dies unzweideutig. Die Bronchien haben eine ansehnliche Länge erreicht, bevor noch Seitenäste auftreten, und wenn die erste Knospe sichtbar wird, tritt sie aus der Seite des Bronchus hervor, und zwar in einer bedeutenden Entfernung von dessen kaudalem Ende. Auch die nächstfolgenden Seitenbronchien werden in derselben Weise angelegt. Von einer Dichotomie kann im Anfang nicht die Rede sein (Figg. 9, 10, 18, 19, 23 u. 26).

Hinsichtlich der Säugetierlunge ist, wie bereits angedeutet,

Monopodie nicht einmal für die ersten Verzweigungen allgemein angenommen. Der Grund zu den ungleichen Ansichten ist, abgesehen davon, dass einige Forscher die auf älteren Stadien gemachten Beobachtungen ohne nähere Untersuchung auch auf die frühesten angewandt haben, in der geringen Länge zu suchen, die der Stammbronchus erreicht hat, wenn er seine erste Knospe entsendet, zufolge dessen diese natürlich ziemlich nahe am Ende des Bronchus sitzt und das Aussehen erhält, durch Spaltung der Bronchusspitze entstanden zu sein.

Indes wird bei Reptilien die Entfernung zwischen den neu angelegten Knospen und dem kaudalen Ende des Stammbronchus auf späteren Embryonalstadien immer geringer (vgl. Figg. 9, 10 u. 11). Die Knospen nehmen in der Anzahl schneller zu, als der Bronchus in die Länge wächst. Die Folge wird die, dass die Knospen endlich die Spitze des Bronchus sozusagen eingeholt haben: die letzte Knospe sitzt in einem gewissen Stadium am Ende des Bronchus, und es kann schwer zu entscheiden sein, ob man sie durch Herauswachsen aus der Seite des Rohres oder durch Zweiteilung von dessen Spitze entstanden betrachten soll (vgl. Fig. 11, st. k. u. d_{XI}). Dies gilt auch von vielen der Seitenbronchien. Die grossen dorsalen Äste bei *Tarentola* und ebenso die primären Seitenbronchien bei *Chelone* schicken von den Seiten Äste aus, welche zweifels-ohne monopodialen Ursprung haben, zugleich aber sind sie auch an der Spitze gespalten (vgl. Figg. 13, 23 u. 24).

Während also die Monopodie in den ersten Entwicklungsstadien allein vorkommt, ist doch in späteren Stadien die Dichotomie (bezw. Polytomie) nicht ausgeschlossen. Und der Unterschied zwischen der einen und der anderen Verzweigungsweise scheint mir kaum von prinzipieller Natur zu sein. Denn dadurch, dass das Längenwachstum der Äste nicht proportional zur Vermehrung der Anzahl ihrer Knospen ist, geht die Monopodie allmählich in Dichotomie über. In beiden Fällen werden ja

durch eine schnelle Proliferation von Zellen auf einem begrenzten Gebiete des Bronchus, d. h. durch die Thätigkeit eines Neubildungscentrums, Knospen gebildet. Wenn nun die Entfernung zwischen diesem letzteren und dem kaudalen Ende des Bronchus mit jeder neuen Knospe vermindert wird, so fällt das Seitenäste erzeugende Neubildungscentrum zuletzt mit der in der Spitze liegenden Wachstumszone des Mutterastes zusammen. Hierdurch wird natürlich die Anlegungsweise, die ursprünglich monopodial ist, zuletzt dichotomisch, und die Dichotomie wird also nur ein Ausdruck dafür, dass das Neubildungscentrum der Seitenäste auf seiner Wanderung nach dem kaudalen Ende des Mutterastes den letzten Schritt gethan hat. Also besteht zwischen Monopodie und Dichotomie nur ein gradueller, aber kein wesentlicher Unterschied, und es würde daher kein Erstaunen hervorrufen dürfen, wenn in der Architektur des Bronchialbaumes sowohl die eine wie die andere Weise zur Anwendung gekommen ist.

Dass, nachdem die Anlegungsweise dichotomische Form angenommen hat, der eine Ast, entsprechend den monopodial herausgekommenen Tochterästen, fortfahrend kleiner bleiben kann als der andere, der Mutterast, oder dass er dieselbe Grösse wie dieser erreichen kann, bietet wohl auch nicht Veranlassung genug, zwischen inäqualer und äqualer Dichotomie einen scharfen Unterschied zu machen.

Die Antwort auf die Frage, ob die Endknospe, wenn der Seitenast sich nach monopodialeem Muster entwickelt, die Produktionsstelle der neuen Knospen bildet oder nicht, ist natürlich, wie Narath (1901) auch bemerkt, in erster Linie von der Definition abhängig, die man von dem Begriffe „Endknospe“ giebt. Im allgemeinen haben die Autoren es unterlassen, eine solche Definition zu geben. Die meisten aber dürften damit nur das äusserste Ende eines Astes meinen. Narath ist der einzige, welcher den Begriff näher präzisiert hat, indem er unter der End-

knospe den ganzen Teil eines Bronchus meint, welcher sich peripher von dessen letztem, deutlich angelegten Seitenast befindet. Hierin liegt, wie Narath selbst sagt, die Erklärung zu dem Meinungsunterschiede, der in Bezug auf die Rolle der Endknospe zwischen ihm und D'Hardiviller (1896) herrscht.

Es lässt sich indes in Frage ziehen, ob Naraths Definition glücklich gefunden ist, oder ob sie überhaupt berechtigt ist. Er hat freilich nur die Säugetierlunge untersucht, wo sich stets ein Ast nur ein verhältnismässig kurzes Stück peripher von seinem letzten Spross erstreckt, wodurch dieses Stück mehr oder weniger das Aussehen einer Knospe erhalten kann. Warum aber gerade dieses ganze Stück Knospe nennen? Warum nicht ebenso gut z. B. das halbe? Den Begriff Endknospe so aufzufassen, wie Narath dies gethan, muss etwas gekünstelt erscheinen. Und dann auf Grund dieser Definition anderen entgegengesetzten Äusserungen gegenüber zu erklären, dass es die Endknospen sind und nur diese, welche neue Seitenknospen produzieren, heisst wohl nur Streitfragen schaffen, wo solche sonst fehlen würden. Mit Naraths Definition erhält die Frage zwar eine andere, tiefere Bedeutung, nämlich die, ob ein neuer Zweig immer distal von den vorhergehenden angelegt wird, oder ob das zwischen zwei vorher gebildeten Ästen liegende Stück eines Bronchus Knospen produzieren kann. Warum aber die Frage dann nicht vom ersten Augenblick auf diese Weise formulieren? Die verschiedenen Ansichten wären dann zum grossen Teil ausgeglichen.

Dass Naraths Definition der Bezeichnung „Endknospe“ ungeeignet ist, und dass ihr nicht gut allgemeine Verwendbarkeit beigemessen werden kann, zeigt deutlich die ontogenetische Entwicklung der Lunge bei Reptilien. Denn, um ein Beispiel zu nehmen, das lange, enge Rohr, welches bei *Chrysemys* oder *Emys* nach Entstehung des ersten Seitenastes, kaudal von diesem Ast, die Fortsetzung des Bronchus bildet, Knospe zu

nennen, hiesse wohl, wie mir scheint, diesen Begriff verdrehen (Fig. 18, Taf. 25 u. Fig. 21, Taf. 26). Einen Grund dazu, die „Endknospe“ so hoch hinauf gehen zu lassen, kann ich nicht finden.

Andererseits eine Grenze zwischen der Endknospe und dem übrigen Teil des Bronchus zu ziehen, welche durchaus befriedigend ist, kann schwer genug sein. Vom theoretischen Standpunkte aus wäre es wohl am geeignetsten, die Endknospe nur die äusserste Spitze mit der nächsten Umgebung umfassen zu lassen, soweit als sich die Wachstumszone des Bronchus erstreckt. Praktisch genommen dürfte aber eine solche Auffassung oft auf Schwierigkeiten stossen.

Übrigens aber erscheint mir die Frage, ob die Endknospen überhaupt neue Knospen produzieren, und im Bejahungsfalle, ob sie die einzigen Produzenten sind, bisher keineswegs so formuliert, dass sie rationell diskutiert werden kann. Die Antwort muss ja je nach der Definition, welche von dem Begriff „Endknospe“ aufgestellt wird, verschieden ausfallen, und da diese Definition nach eines jeden Belieben geändert werden kann, wird ja auch die Antwort stets ganz beliebig ausfallen. Bezweckt man mit der Frage, eine Antwort darauf zu erhalten, in welcher Ordnung die Zweige angelegt werden, ob in akropetaler Folge oder nicht, so ist es wohl am richtigsten, derselben eine danach abgepasste Form zu geben. Und dann wird eine genaue Definition des Begriffes „Endknospe“ überflüssig.

Narath (1901) ist der Ansicht, dass die Endknospen, in seinem Sinne genommen, die einzigen Produktionsstellen neuer Äste bilden. Bezüglich der ventralen Seitenbronchien der Säugetierlunge scheint eine solche Ansicht auch auf keine Schwierigkeiten zu stossen. Diese Zweige werden, wie es scheint, in kontinuierlicher Folge auf dem Stammbronchus angelegt, also von dessen Endknospe, der sogen. Staminknospe, so wie sie Narath definiert, erzeugt. Die dorsalen Äste aber lassen sich nicht

ebenso leicht mit einer solchen Auffassung in Einklang bringen. Sie werden nämlich später angelegt, dennoch aber mehr kranial als die entsprechenden ventralen Äste. Die Stammknospe kann also nicht an deren Ausbildung teilnehmen. Damit aber die dorsalen Seitenbronchien dennoch keine Ausnahme von dem von Narath aufgestellten Gesetz zu machen scheinen sollen, dass Seitenknospen nur unter Mitwirkung der Endknospen und nicht aus den Seitenwänden der Bronchien gebildet werden, sucht er zu beweisen, dass die dorsalen Bronchien ursprünglich auf den ventralen Knospen angelegt werden und erst sekundär unter dem Gang der Phylogenese oder Ontogenese auf den Stammbronchus hinübrücken.

Seine hauptsächlichsten Beweise sind folgende drei:

1. Erstens will Narath in der komparativen Anatomie des Bronchialbaumes einen Fingerzeig erhalten haben, dass eine solche Wanderung der dorsalen Seitenbronchien von den Ventralbronchien zu dem Stammbronchus wahrscheinlich stattgefunden hat.

Von diesem Ausspruch wäre ja zu erwarten, dass man bei niederen Wirbeltieren, z. B. Schildkröten, die dorsalen Äste als Nebenäste der ventralen, wenn auch nicht in der völlig entwickelten, so doch in der embryonalen Lunge finden würde. Wie aus dem Vorstehenden zu ersehen ist, findet man doch bei Reptilien nicht die geringste Andeutung davon. Bei Schildkröten wird die Mehrzahl der Seitenbronchien vom ersten Augenblick an in einer ventralen und einer dorsalen (resp. lateralen und medialen) Reihe angelegt (vergl. Figg. 23 und 24, Taf. 27). Und die dorsalen wie die ventralen Äste wachsen ganz deutlich primär aus dem Stammbronchus heraus. Ich glaube nicht, dass die komparative Lungenanatomie für die von Narath ausgesprochene Ansicht eine Stütze bietet. Im folgenden werden noch weitere Gründe für diese Auffassung vorgelegt.

2. Zweitens zieht Narath als Beweis die Beobachtungen an, welche er an der embryonalen Kaninchenlunge gemacht hat. Dort hat er nämlich einige Male die Dorsalknospe „zu einem guten Teile auf der hinteren und oberen Abdachung der Ventralknospen“ sitzen sehen.

Indes ist zu bemerken, dass eine derartige Erscheinung äusserst selten zu sein scheint. In den meisten Fällen sieht man keinen Zusammenhang zwischen der Dorsalknospe und der entsprechenden ventralen Bronchusanlage, eine Thatsache, wovon Narath durch die Erklärung abzukommen sucht, dass die untersuchten Stadien nicht früh genug gewesen sind. Übrigens scheint Narath selbst seiner Sache nicht so gewiss zu sein, denn er sagt an einer Stelle, „dass er sich viele Mühe gegeben“ den Ursprung der dorsalen Bronchien zu entdecken, „ohne einheitliche Befunde zu erreichen.“

Stellt man das, was Narath an verschiedenen Stellen geäussert hat über den phylo- und ontogenetischen Ursprung der vom Stammbronchus ausgehenden Äste, zusammen, so kommt man zu einem Resultat, welches schon an und für sich unwahrscheinlich erscheinen muss, und welches im Lichte des Baues der niederen Lungenformen als falsch bezeichnet werden muss. Er sagt nämlich, dass nicht nur die dorsalen Seitenbronchien in ihrer ersten Entstehung mit den ventralen zusammengelenkt sind, sondern dass auch die sogen. ventralen Nebenbronchien¹⁾ ursprünglich auf diesen angelegt werden, wie auch die sogen. dorsalen Nebenbronchien primär Äste der dorsalen Seitenbronchien

¹⁾ Aeby teilt die vom Stammbronchus der Säugetierlunge abgehenden Äste in Seitenbronchien und Nebenbronchien. Die Seitenbronchien sitzen in einer dorsalen und einer ventralen (besser lateralen) Reihe, die Nebenbronchien sind teils dorsal (besser medial) und teils ventral. Der grosse Unterschied zwischen ihnen würde der sein, dass die Nebenbronchien Äste sind, welche von den Seitenbronchien an den Stammbronchus abgegeben sind. Die Nebenbronchien würden folglich untergeordneten Ranges sein, was sich auch in dem Unbestand, mit welchem sie auftreten, zu erkennen giebt.

sind. Sekundär während des Entwicklungsganges kommen diese drei verschiedenen Arten Äste ihren Platz auf dem Stammbronchus zu erhalten. Aber, sagt er weiter, wenn ein Ast auf diese Weise an einen andern soll abgegeben werden können, so muss ersterer sehr früh angelegt werden, zu einer Zeit, wo der Mutterast sich nur in seiner ersten Anlage befindet und sich an der Wurzel noch nicht zusammengezogen hat.

Also würde nach Narath eine ventrale Knospe, wenn sie noch keine höhere Entwicklung erreicht hat, als dass sie die Form eines niedrigen, abgerundeten Kegels mit breiter Basis hat, Anlagen zu vier verschiedenen Ästen (einem ventralen und einem dorsalen Seitenbronchus wie einem ventralen und einem dorsalen Nebenbronchus) in sich schliessen, von denen die drei letzteren sekundär den ersteren verlassen und, auch untereinander isoliert, ihren bestimmten Platz auf dem Stammbronchus einnehmen.

Ausser, dass sogar Narath selbst, der doch diesem Kapitel seine besondere Aufmerksamkeit gewidmet hat, in den ventralen Knospen niemals diese vier Anlagen differenziert und dennoch im Zusammenhang untereinander hat finden können, liegt wohl a priori für jedermann etwas Unnatürliches und Unwahrscheinliches in dieser Auffassung. Verfolgt man Naraths Gedankengang noch etwas weiter, so kommt man zu dem von Narath selbst nicht ausgesprochenen und von ihm vielleicht übersehenen Schluss, dass in der Phylogenese der Lunge ein Stadium existieren sollte, wo vom Stammbronchus nur eine einzige Reihe Seitenäste ausgeht, welche während der fortschreitenden phylogenetischen Entwicklung einen Teil ihrer Nebenäste an den Stammbronchus abgegeben haben, wodurch dieser bei den höchsten Lungenformen in die Lage kommt, in mehr als einer Reihe Äste auszusenden. Noch sollten doch auch bei den Säugetieren diese letzteren Zweige auf den anfangs allein vorhandenen ventralen Seitenbronchien angelegt werden und dadurch ihre ursprüngliche Herkunft dokumentieren.

Nun aber zeigt die komparative Lungenembryologie, dass die phylogenetische Entwicklung der Lunge einen ganz entgegengesetzten Weg geht. Bei den niederen Lungenformen ist der Stammbronchus rings herum mit einer ganzen Menge kleiner Bronchien besetzt, deren Anzahl, wenn auch keine kontinuierliche Abnahme von der einen Tiergruppe zur anderen zeigend, doch im grossen und ganzen vermindert wird, je mehr sich die Lunge vervollkommenet. Ebenso weit davon, dass eine Lunge, deren Stammbronchus seine Äste nur in einer Reihe aussendet, den Ausgangspunkt bilden sollte, scheint eine so gebaute Lunge im Gegenteil so zu sagen das Ziel für die Phylogenese der Lunge zu bilden. Unter solchen Umständen dürfte die Verlegung der dorsalen Knospen von der ventralen Bronchusanlage zum Stammbronchus, die Narath einige Male in der Ontogenese der Kaninchenlunge beobachtet hat, nicht als eine Erinnerung an eine in dieser Richtung erfolgende Wanderung der entsprechenden Äste in ihrer Phylogenese zu deuten sein. Vielleicht ist die in Rede stehende Erscheinung nur als eine von der gewöhnlichen Entstehungsweise abweichende Variation aufzufassen. Es erscheint mir nämlich, als ob die dorsalen Bronchien bei den Säugetieren verschiedene Variationen hinsichtlich des Ortes ihrer ersten Entstehung darbieten sollten. In der Regel werden sie auf dem Stammbronchus angelegt, sie können aber auch auf der Grenze zwischen diesem und den ventralen Seitenknospen oder in Ausnahmefällen sogar ganz und gar auf den letzteren erscheinen. Auch in diesem letzten Fall kommen sie doch sekundär auf dem Stammbronchus zu sitzen, vielleicht weil die den beiden Knospen anfangs gemeinsame Mündung in den Stammbronchus hineingezogen wird, wenn dieser während der Entwicklung an Umfang zunimmt.

3. Den dritten Beweis dafür, dass die dorsalen Seitenbronchien von den ventralen herstammen, holt Narath von der Ausbildungsweise des eparteriellen oder apikalen Bronchus, zu-

sammengestellt mit der Ähnlichkeit, die in vielen Beziehungen zwischen diesem Bronchus und den dorsalen Seitenbronchien existiert.

Daraus, dass der apikale Bronchus mehrere wichtige Kennzeichen mit den dorsalen Seitenbronchien gemein hat, zieht Narath den anscheinlich völlig berechtigten Schluss, dass der in Rede stehende Bronchus nichts anderes als ein dorsaler Seitenbronchus ist. Nun wird, nach Narath, dieser Bronchus als Seitenast des ersten ventralen Seitenbronchus angelegt, verlässt aber sekundär seinen Platz und kommt auf den Stammbronchus. Wenn also der apikale Bronchus ursprünglich ein Seitenast des ersten ventralen ist, so liegt der Gedanke nahe, sagt Narath, dass auch die übrigen dorsalen Seitenbronchien ursprünglich von den entsprechenden ventralen herstammen.

Erstens möge dann erwähnt werden, dass D'Hardiviller den Apikalbronchus primär aus dem Stammbronchus entstehen lässt.

Aber auch wenn Naraths Ansicht von dem Ursprung dieses Bronchus die richtige ist, braucht wohl dies nicht zu beweisen, dass auch die übrigen dorsalen Äste als Knospen auf den entsprechenden Ventralbronchien angelegt werden sollten. Das Verhältnis des Apikalbronchus zu dem ersten ventralen Seitenbronchus und dem Stammbronchus könnte vielleicht höchstens andeuten, dass die dorsalen Bronchien bei einer folgenden Generation möglicherweise den Ursprung erhalten könnten, welchen Narath ihnen schon jetzt geben will. Und zwar aus folgenden Gründen: Der kraniale Teil der Lunge hat im Allgemeinen sowohl in der phylogenetischen wie der ontogenetischen Entwicklung einen Vorsprung vor dem kaudalen. Bei Reptilien z. B. findet man wenigstens stets, dass das kraniale Ende der Lunge ein höheres Stadium erreicht hat als das kaudale. Dürfte sich dies nicht auch bei der Säugetierlunge so verhalten? Dürfte man nicht meinen können, dass der kraniale Teil des Stammbronchus auf

einem höheren Entwicklungsstadium steht als der kaudale? So ist der Stammbronchus in seinem Bestreben, die Anzahl der Seitenäste zu vermindern, kranialwärts weiter gekommen als kaudalwärts, denn die von dem Stammbronchus ausgehenden Äste nehmen ja nach dem kaudalen Ende hin an Menge zu. Folglich ist wohl der Schluss nicht ganz unberechtigt, dass die dorsalen Seitenbronchien hinsichtlich der Entstehungsweise ein höheres Stadium erreicht haben, je mehr kranialwärts sie sitzen. Und dann lässt es sich ja auch denken, dass der apikale Bronchus schon jetzt angelegt und nach einem Muster ausgebildet wird, welchem die meisten der übrigen dorsalen Äste erst in der Zukunft folgen werden. Die von Narath gemachten Beobachtungen zeigen dann, dass die letzteren dem Apikalbronchus doch dicht auf den Fersen folgen.

Aus oben angegebenen Gründen halte ich dafür, dass weder die komparative Lungenembryologie noch der Umstand, dass der Apikalbronchus und, wie es scheinen will, in Ausnahmefällen auch der eine oder der andere Dorsalbronchus in der Säugetierlunge sich aus einer entsprechenden ventralen Knospe entwickelt, irgend welchen Beweis zu liefern vermag, dass auf dem Entwicklungsstadium, in welchem sich die Lunge selbst in ihrer entwickelsten Form nun befindet, die Mehrzahl der dorsalen Bronchien als Seitenäste der ventralen angelegt würden und während der Ontogenese erst sekundär zum Stammbronchus hinüber wandern.

Hierin stimme ich also mit D'Hardiviller überein, welcher Autor durch umfassende Untersuchungen der Entwicklung der Säugetierlunge ebenfalls zu der Ansicht gekommen ist, dass die dorsalen Seitenbronchien ihren Ursprung direkt vom Stammbronchus nehmen.

Figurenerklärung.

Fig. 1. Anguis-Embryo, 4,2 mm. Rekonstruktions-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventro-kaudalen Seite gesehen. Vergrößerung: 83fach.

Fig. 2. Dito, von der rechten Seite gesehen.

Fig. 3. Tarentola-Embryo, 3 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 83fach.

Fig. 4. Dito, von der rechten Seite gesehen.

Fig. 5. Tarentola-Embryo, 4,4 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der Ventralseite gesehen. Vergr.: 83fach.

Fig. 6. Dito, von der rechten Seite gesehen.

Fig. 7. Cnemidophorus-Embryo, 8,2 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 83fach.

Fig. 8. Tarentola-Embryo, 6 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 83fach.

Fig. 9. Cnemidophorus-Embryo, 20,2 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr. 83fach.

Fig. 10. Tarentola-Embryo, 8,5 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 41,5fach.

Fig. 11. Dito, von der Dorsalseite gesehen.

Fig. 12. Tarentola-Embryo, 9 mm. Rekonstr.-Modell des kranialen Endes der entodermalen Lungenanlage auf der rechten Seite, speziell der ersten dorsalen Knospe, von der rechten Seite gesehen. (Ein Paar Seitenknospen sind weggeschnitten, um die dorsale Knospe besser zu zeigen), Vergr.: 83fach.

Fig. 13. Dito. Rekonstr.-Modell eines Teiles der entodermalen Lungenanlage auf der rechten Seite, die Partie mitten vor der dritten dorsalen Knospe umfassend, von der dorsolateralen Seite gesehen. (Damit die dorsale Knospe deutlicher hervorstehen möge, sind ein Paar nahesitzende Knospen auf der lateralen Seite weggeschnitten.) Vergr.: 83fach.

Fig. 14. Chrysemys-Embryo, 4,5 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 83fach.

Fig. 15. Dito, von der rechten Seite gesehen.

Fig. 16. Chrysemys-Embryo, 5,5 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 83fach.

Fig. 17. Dito, von der rechten Seite gesehen.

Fig. 18. Chrysemys-Embryo, 6,6 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 55,3fach.

Fig. 19. Chrysemys-Embryo, 7 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der Dorsalseite gesehen. Vergr.: 55,3fach. (Der Strich der Anweisung bei v. p. geht nicht, wie er soll, bis an die Vena pulmonalis.)

Fig. 20. Emys-Embryo, 7 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 66,7fach.

Fig. 21. Emys-Embryo, 7 mm (stark gebogen). Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der Ventralseite gesehen. Vergr.: 44,4fach.

Fig. 22. Chelone-Embryo, 12 mm (Rumpflänge). Rekonstr.-Modell des in der Entwicklung begriffenen Bronchialbaumes, von der Ventralseite gesehen. Vergr.: 27,7fach.

Fig. 23. Dito, von der Dorsalseite gesehen.

Fig. 24. Dito, Bronchialbaum der linken Lunge, von der lateralen Seite gesehen.

Fig. 25. Krokodil 14,3 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage (des Bronchialbaumes), von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 33,3fach

Fig. 26. Dito, von der dorsalen Seite gesehen.

Fig. 27. Chrysemys-Embryo, 4,5 mm. Rekonstr.-Modell der mesodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 83fach.

Fig. 28. Chrysemys-Embryo, 6,6 mm. Rekonstr.-Modell der mesodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 55,3fach.

Fig. 29. Dito, von der linken Seite gesehen.

Buchstabenerklärung.

ao = Aorta.

ao. b. = Letzter Aortabogen.

a. p. = Arteria pulmonalis.

br. = Bronchus (bezw. Anlage des Bronchus).

d. = Dorsale Knospe.

d_I, d_{II}, d_{III} usw. = Erste, zweite, dritte usw. dorsale Knospe.

d. v. p. = Dorsaler Ast von der Vene pulmonalis.

l_I, l_{II}, l_{III} usw. = Erste, zweite, dritte usw. laterale Knospe.

l. p. d. = Ligamentum pulmonale dorsale.

l. p. v. = Ligamentum pulmonale ventrale.

m = Mediale Knospe.

m_I, m_{II}, m_{III} usw. = Erste, zweite, dritte usw. mediale Knospe.

n. k. = Nebenknospe.

mes. = Mesenterium.

m. l. = Mesodermale Lungenanlage.

oe = Darm.

pr. l. = Primitiver Lungensack.

s. = Schnittfläche.

s. k. = Sekundäre Knospe.

st. = Stachel, welcher bei der Mündung der Trachea in den Darm aus dieser herausragt.

st. br. = Stammbronchus.

st. k. = Stammknospe.

tr. = Trachea (bezw. Anlage der Trachea).

v. = Ventrale Knospe.

vi, vii, viii usw. = Erste, zweite, dritte usw. ventrale Knospe.

v. p. = Vena pulmonalis.

v. t. r. = Ventrale Knospen in transversalen Reihen.

Litteraturverzeichnis.

1. Aeby, Der Bronchialbaum der Säugetiere und des Menschen. Leipzig 1880.
2. Broman, Die Entwicklungsgeschichte der Bursa omentalis und ähnlicher Rezess-bildungen bei den Wirbeltieren. 1904.
3. Carus, Lehrbuch der vergleichenden Zootomie. Teil II. Leipzig 1834.
4. Cuvier, Leçons D'Anatomie Comparée. 2. Éd. Tome IV. Paris 1835.
5. D'Hardiviller, Developpement de la ramification bronchique et bronches epartérielles chez les mammifères. C. R. Soc. biol. Paris. 10 Sér. T. 3. 1896.
6. Foster und Balfour, Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Tiere. Leipzig 1876.
7. Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1874.
8. Derselbe, Vergl. Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 2. 1901.
9. His, Zur Bildungsgeschichte der Lungen beim menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1887.
10. Hoffmann, In Bronns Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs. Bd. 6, Abt. III, 3. Reptilien. Leipzig 1890.
11. Justesen, Zur Entwicklung und Verzweigung des Bronchialbaumes der Säugetierlunge. Arch. f. Mikroskop. Anatomie. 1900.
12. Küttner, Studien über das Lungenepithel. Arch. f. pathol. Anat. und Physiol. von Virchow. Bd. 66. 1876.
13. Meckel, Über das Respirationssystem der Reptilien. Deutsch. Arch. f. die Physiologie. Bd. 4. 1818.
14. Merkel, Atmungsorgane. Lief. 9, Bd. 6, Abt. I. von K. v. Bardeleben's Handbuch der Anatomie des Menschen. Jena 1902.
15. Milani, Beiträge zur Kenntnis der Reptilienlunge. Zool. Jahrb. Bd. VII. 1894.
- 15a. — Beiträge zur Kenntnis der Reptilienlunge. Zool. Jahrb. Bd. X. 1897.
16. Müller, The Structure of the Lung. Journal of Morphology. Vol. VIII. 1893.

17. Milne Edwards, Leçons sur la Physiologie et L'Anatomie comparée. Tome II. Paris 1857.
 18. Moser, Fanny, Beiträge zur vergl. Entwicklungsgesch. der Wirbeltierlunge. Arch. f. Mikrosk. Anat. Bd. 60. 1902.
 19. Narath, Der Bronchialbaum d. Säugetiere und d. Menschen. Bibl. med. Abt. d. Anatomie. Heft 3. 1901.
 20. Oppel, Atmungs-Apparat in: Anatomische Hefte, hrsg. von Merkel und Bonnet. Abt. II, Bd. 12. 1902.
 21. Owen, On the Anatomy of Vertebrates. Vol. I. London 1866.
 22. Rathke, Über die Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig 1848.
 23. Derselbe, Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig 1866.
 24. Remak, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin 1855.
 25. Robinson, Observations on the earlier stages in the developement of the Lungs of Rats and Mices. Journ. of Anat. and Physiol, conducted by Humphrey, Turner and M'Kendrick 1889.
 26. Schneider, J. G., Beitrag zur Naturgesch. der Schildkröten. Leipzig 1787.
 27. Schulze, In Strickers: Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.
 28. Stannius, Lehrbuch der vergleich. Anatomie der Wirbeltiere. Teil II. Berlin 1846.
 29. Stieda: Einiges über Bau und Entwicklung der Säugetierlungen. Zeitschrift f. wiss. Zoolog. Bd. 30. Suppl. 1878.
 30. Wiedersheim, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1902.
 31. Williams, Respiration in: Todd, Cyclopodia of Anat. and Physiol. Vol. 5 (Supplem. vol.). London 1859.
 32. Zumstein, Über d. Bronchialbaum d. Säuger u. Vögel. Sitzungsber. d. Ges. f. Befördg. d. ges. Naturw. Marburg 1900.
-