(Aus dem histologischen Institut der Universität Wien.)

Die Entwicklung und Structur der Nebennieren bei den Vögeln.

Von

Hans Rabl, cand. med.

Hierzu Tafel XXIX—XXXI.

Die Nebennieren sind Organe, welche durch das Räthselhafte ihres Baues und ihrer Function schon seit langem die Forscher zur Untersuchung angeregt haben. Darum ist auch die Literatur über dieselben zu einer äusserst umfangreichen angewachsen; leider wurden aber nahezu ausschliesslich Säugethiere untersucht und darum konnten auch manche irrthümliche Ansichten unterlaufen, welche bei Vergleichung mit der Structur der Nebennieren bei den Sauropsiden sicher entfallen wären.

In neuerer Zeit hat sich besonders die Literatur über die Entwicklung dieser Organe sehr vermehrt. Noch im Jahre 1872 konnte sich mit Recht v. Brunn (1) über die Aermlichkeit derselben beklagen; seitdem ist aber eine Reihe von Arbeiten erschienen, welche das dunkle durch seinen Zusammenhang mit den Urogenitalorganen aber höchst interessante Feld der Entwicklung der Nebennieren in fruchtbringender Weise bebaut haben, und uns wenigstens einigermaassen einen Einblick in diese complicirten Verhältnisse gestatten. Bevor ich zur Mittheilung meiner eigenen Befunde gehe, ist es daher nothwendig, einen kurzen Abriss der neuesten Publicationen auf diesem Gebiete zu geben.

Die Annahme von His (2), welcher sich Waldeyer (3) und Leydig (4) anschlossen, dass die Nebennieren Reste des Wolff'schen Körpers seien, lässt sich gegenwärtig nicht mehr aufrecht halten. Die Selbstständigkeit dieser Organe ist durch ihr frühes, von der Urniere unabhängiges Auftreten, sowie durch die zahlreichen Kerntheilungsfiguren, die man sowohl in der Rinde, wie im Mark findet, genügend bewiesen. Auch existirt nirgends

ein Uebergang der Nebennierenstränge in die Kanäle des Nebenhodens, respective des Parovariums, eine Thatsache, welche ich insbesondere Brandt (5) gegenüber constatiren muss, der einen solchen in jüngster Zeit bei Vögeln beschrieben hat.

Abgesehen von diesen älteren Angaben herrschen gegenwärtig über die Entstehung der Nebennieren zwei grundsätzlich verschiedene Anschauungen, indem sie von der einen Seite als Organe bindegewebigen Ursprungs, von der anderen als epitheliale Gebilde aufgefasst werden.

Die erstere Anschauung findet sich vertreten von Balfour (6), v. Brunn (1), Kölliker (7), Braun (8), Mitsukuri (9) und Gottschau (10), welche bei den verschiedensten Wirbelthieren (Selachier, Reptilien, Vögel, Säugethiere) nachweisen zu können glaubten, dass die Nebenniere als eigenes Organ aus einem bindegewebigen Blastem, welches zwischen Aorta und Urniere gelegen sei, ihren Ursprung nehme. Es beruhen die irrthümlichen Resultate dieser Forscher vor allem darauf, dass sie zu späte Stadien untersucht haben, indem es in der Entstehungsweise der Nebennieren gelegen ist, dass sie sich sehr bald von ihrem Mutterboden trennen und dann als isolirte Stränge und Zellhaufen ihre Abkunft nicht erkennen lassen.

So gibt auch Weldon (11) an, dass er die Herkunft der Nebennierenzellen bei Vögeln nicht habe eruiren können, obwohl er bei den Reptilien zu positiven Ergebnissen gelangt war.

In neuester Zeit hat sich jedoch die Ansicht, dass die Rindensubstanz epithelialer Herkunft sei, und sich auch das ganze Leben hindurch als epitheliales Organ behaupte, immer weiter Bahn gebrochen, und es sind daher entsprechend der Lage der Nebennieren 2 Gebilde, welche für ihre Abstammung in Frage kommen konnten: Die Malpighi'schen Körperchen und Kanäle der Urniere und das Peritonealepithel.

Der erste, welcher die Urniere als das Ursprungsorgan der Nebennieren betrachtete, war Weldon (11). Seine Untersuchungen erstreckten sich auf Selachier (*Pristiurus*), Reptilien (*Lacerta*) und Vögel. Bei den Selachiern entwickelt sich die Nebenniere in Form eines Divertikels, welches gleich hinter der auf das Nephrostom folgenden Verengung des Segmentalkanals in medialer Richtung auswächst. Die Anordnung ist entsprechend den Urnierenkanälchen eine segmentale. Die Divertikel erreichen

eine bedeutende Grösse, dringen gegen die Wurzel des Mesenteriums vor, verlieren ihr Lumen und bilden durch Confluenz der ursprünglich getrennten Anlagen das bleibende Organ, das sich über die ganze Länge des Mesonephros erstreckt.

Bei *Lacerta* ist es das Malpighi'sche Körperchen, welches den Nebennieren ihren Ursprung giebt. Schon Braun (9) hatte an einer Reihe von Reptilien „blattartige Zellbalken“ beschrieben, die aus der Wand des Malpighi'schen Körperchens hervorsprossen, sich bei den Männchen in die Hodenkanälchen umwandeln, bei den Weibchen jedoch wieder rückbilden sollten. Weldon konnte diesen Angaben nun hinzufügen, dass sich der von der medialen Wand des Malpighi'schen Körperchens entsendete Fortsatz in 2 Zellstränge theilt, von denen der eine dorsal gerichtet ist und die Anlage der Nebenniere darstellt, während der andere dem Peritonealepithel zuwächst und die Coni vasculosi des Hodens bildet.

Die Angaben von Weldon über die Reptilien wurden von Hoffmann (12) vollinhaltlich bestätigt. Er findet bei jungen Embryonen in der ganzen Ausdehnung der Geschlechtsfalte, die sich über 10—11 Somiten erstreckt, von den Malpighi'schen Körperchen zwei Fortsätze abgehen, die sich zu Nebennieren und Genitalsträngen differenzieren. An älteren Embryonen erstreckt sich die Geschlechtsfalte sammt den Genitalsträngen nur über 5—6, in noch älteren kaum über 2—3 Ursegmente. Es haben sich somit diese Theile wieder zurückgebildet, während die Nebennieren ihre ursprüngliche Länge beibehalten. Am distalen Ende der Urniere entwickeln sich die Malpighi'schen Körperchen entweder gar nicht oder kommen jedenfalls nur sehr spät zur Ausbildung. Noch bevor dies geschieht, geht von dem medialen, blind geschlossenen Ende eines jeden Urnierenkanälchens ebenfalls ein Zellenspross ab, welcher sich vollständig so, wie die mehr nach vorn gelegenen verhält. Hier aber schwindet sowohl der ventrale, wie der dorsale Fortsatz.

Was Weldon und Hoffmann bei Reptilien beschrieben, konnte auch Semon (13) bei Vögeln beobachten. Er sah beim Hühnchen gewöhnlich schon am 4. Tag, ausnahmslos aber am 5. an der medialen Seite der Urniere in dem anstossenden Bindegewebe „eigenthümliche, unregelmässig geformte Zapfen oder Stränge liegen, die bald auf Quer-, bald auf Schief-, bald auf

Längsschnitten getroffen sind, mag man die Schnitte durch den Embryo legen, wie man will.“ Sie haben zu dieser Zeit das Keimepithel noch nicht erreicht. Da Semon der einzige ist, der bei Vögeln die Herkunft dieser Zellstränge, welche den bei Reptilien und Säugethieren beschriebenen Sexual- (Mihálcovics) respective Segmentalsträngen (Braun) entsprechen, von der Urniere behauptet, citire ich den wichtigsten Passus wörtlich. Er sagt pag. 27: „Bei aufmerksamer Durchmusterung einer grossen Anzahl von Schnitten (Quer- und Frontalschnitte sind am geeignetsten) wird man immer Bilder treffen, die die Abstammung der fraglichen Stämme von Kanälchen der Urniere, bei älteren Embryonen auch von den Kapseln der Malpighi'schen Körperchen ganz unzweideutig erweisen.“ Man sieht, „dass sich ab und zu aus der Wandung einer Kapsel ein solider Zapfen vorbuchtet, der unter mannigfachen Krümmungen, unregelmässigen Theilungen, Netzbildungen weiterwächst. Diese Unregelmässigkeit des Wachstums macht die Beobachtungen überaus schwierig, denn höchst selten und nur zufällig wird ein Zapfen auf eine grössere Strecke hin in seiner Längsrichtung getroffen.“ Pag. 28 fährt er fort: „Von der ganzen medialen Seite der Urniere wuchern die Zapfen in der eben geschilderten Weise nach der Mittellinie zu, ein Stück weit in das benachbarte Bindegewebe. Sie werden bei der Bildung zweier sehr differenten Organe verwendet, der Keimdrüse und der Nebenniere. Zur Bildung des Drüsentheiles der letzteren werden die mehr dorsalwärts gelegenen Zapfen verbraucht. Auf ihre weiteren Schicksale soll hier nicht weiter eingegangen werden.“

Dieser, durch die citirten Forscher vertretenen Ansicht, dass die Nebenniere von der Urniere stamme, steht die zweite entgegen, dass ihre Matrix im Bauchhöhlenepithel zu suchen sei.

Janošik (14) findet die Anlage der Nebenniere in einer Prominenz, welche dicht der Spitze jenes Winkels anliegt, den der Wolff'sche Körper mit dem Mesenterium bildet. An einem Schweinsembryo von 25 mm Körperlänge ist das Coelomepithel an dieser Stelle verdickt, die Zellen zeigen deutliche Proliferation dorsal und etwas medial gegen die Aorta zu und auch die Kerne der nicht unmittelbar freien Epithelzellen färben sich intensiv roth wie die letzteren, woraus der Zusammenhang beider Zellarten erkennbar ist. An einem Embryo von 27 mm, bei wel-

chem eben die erste Andeutung des Sympathicus erscheint, hängt die Nebenniere am proximalen Theil noch mit dem Peritonealepithel und der Geschlechtsleiste zusammen; sie liegt vor der Aorta und reicht kopfwärts weiter als der Müller'sche Gang. Bei einem nur wenig älteren Schweinsembryo ist der Zusammenhang mit dem Peritonealepithel schon geschwunden, jener mit der Geschlechtsleiste in Folge zahlreicher dazwischen geschobener Blutgefäße nur mehr schwach erhalten. Später wird die Nebenniere von der Geschlechtsdrüse entsprechend ihrer endgiltigen Lage gänzlich getrennt.

Zu ähnlichen Resultaten gelangte v. Mihálcovics (15), der in einer sehr ausführlichen Arbeit sowohl Sauropsiden als Säugethiere in den Bereich seiner Untersuchungen zog. Nur findet er, dass sich die Nebenniere bei den höheren Amnioten nicht in grösserer Ausdehnung, sondern an circumscripiter Stelle am proximalen Ende der Geschlechtsleiste aus dem Keimepithel entwickelt. Bei Reptilien dagegen greift ihre Anlage auch noch auf den oberen 3. oder 4. Theil derselben über. Der Zusammenhang zwischen Nebennierenzellen und Zellen der Keimdrüse (Sexualstränge) ist kein directer, wie er von Weldon angegeben wurde, sondern wird nur dadurch bedingt, dass beide Gebilde dem Keimepithel entstammen, indem die Nebennierensubstanz direct als Einwucherung, die Sexualstränge hingegen secundär als Abkömmlinge der aus dem Keimepithel ins Mesoderm eingewanderten grossen Geschlechtszellen angelegt werden.

Durch die mannigfachen Differenzen angeregt, welche sich unter den Forschern bei Beobachtung der Entwicklung dieser Organe ergeben hatten, unternahm es Janošik (16) nochmals, seine Serien von Säugethierembryonen und diesmal auch von Vögeln, welche ihm zur Beantwortung der gestellten Frage noch geeigneter scheinen als die ersteren, durchzumustern. Eine Abstammung der Nebennieren von den Kapseln der Malpighi'schen Körperchen konnte er in keinem Stadium, ebensowenig wie v. Mihálcovics nachweisen. Ueber die Stelle, von welcher der erste Anfang der Nebenniere ausgeht, musste er seine frühere Ansicht aufrechterhalten, nämlich: „Die erste Nebennierenanlage erscheint hier als eine leichte Hervorragung an der medialen Seite des Wolff'schen Körpers und zwar ganz dorsal gelegen, dicht jener Stelle anliegend, von welcher das Mesenterium abgeht.“

Zu Resultaten, welche denen Janošik's ganz nahe stehen, ist endlich Valenti (17) gelangt. Die Nebenniere erscheint nach ihm beim Hühnchen bei der 97. Brütstunde als Vorbuchtung des Peritonealepithels in der Höhe der Grenze zwischen oberem und mittleren Drittel des Wolff'schen Ganges. Es treten dort 2 Prominenzen auf, von denen die laterale, der Urniere anliegende, die Keimleiste, die mediale, die Anlage der Nebenniere darstellt. Die Zellen, welche diese Leiste bilden, sind rund, dicht gedrängt, mit hellem Protoplasma, deutlichem Kern und in lebhaftester Theilung begriffen. Mit fortschreitender Entwicklung schnüren sich diese Zellenmassen vom Coelom-Epithel ab, nehmen rundliche Formen an und treten in immer engere Beziehungen zu den Wandungen der Malpighi'schen Körperchen. Einen genetischen Zusammenhang konnte er zwischen diesen beiden Bildungen jedoch nicht erkennen. Ganz dieselben Verhältnisse, welche Valenti beim Hühnchen beschreibt, sollen nach Masamaro Inaba (26) auch bei der Maus vorliegen. Dieser Autor findet daselbst das Nebennierenblastem am 11. Tag unmittelbar neben dem für die Geschlechtsdrüse, im Winkel des Mesenteriums. Es verschmilzt in seinem obersten Theil mit dem Keimdrüsenblastem, weiter distal dagegen trennt ein bindegewebiges Septum beide Organanlagen, welche in gleicher Weise als Producte des Bauchhöhlenepithels aufgefasst werden.

So wie die Nebenniere der Amnioten soll auch die der Selachier nach den neuesten Untersuchungen aus dem Coelomepithel stammen. v. Wijhe (18) findet, dass der Interrenalkörper als Product des Peritonealepithels über der Radix Mesenterii auftrete, die paarigen, segmentalen Suprarenalkörper dagegen sich als drüsige Partie von dem eigentlich nervösen Abschnitt des sympathischen Ganglion abscheiden, so gerne er a priori eine Betheiligung der Mesomeres angenommen hätte. Es scheint dadurch im Hinblick auf die eben citirten Arbeiten von Janošik, Mihálcovics und Valenti die von Balfour (6) angenommene Homologie zwischen Interrenalkörper der Selachier und Rindensubstanz der Nebenniere der Amnioten neu befestigt, nachdem sich jenes Fundament, auf welches Balfour zuerst seinen Anspruch gegründet hatte (bindegewebiger Ursprung von Rindensubstanz (Reptilien, Braun) und Interrenalkörper (Balfour), als unhaltbar erwiesen hatte.

Von grosser Wichtigkeit für die ganze Auffassung der Nebenniere endlich sind die Befunde, welche Semon (19) an Larven von *Ichthyophis glutinosus* gemacht hat. Sie lassen die Nebenniere plötzlich in ganz anderem Lichte erscheinen und führen sie unserem Verständniss durch die merkwürdige Stellung, welche sie nach diesen Untersuchungen bei den Wirbelthieren besässe, um ein Bedeutendes näher. Es scheint nämlich, dass sich hier das Epithel des Malpighi'schen Körperchens der Vorniere in die Nebennierenstränge umbildet, während einerseits die zuführenden Gefässe, andererseits die Kanälchen sammt den zugehörigen Innen- und Aussentrichtern zu Grunde gehen. Leider stand Semon nicht eine genügende Anzahl von Serien zur Verfügung, um den genauen Uebergang von Vorniere in Nebenniere verfolgen zu können. Durch Vergleich der Bilder, welche Embryonen von 35, 65 und 100 mm Länge lieferten, liessen sich jedoch 2 merkwürdige Thatsachen erkennen: 1. Dass functionirende Vorniere in Nebenniere übergeht, weil man die Nebenniere genau als Fortsetzung des in mehrere Zipfel gespaltenen Malpighi'schen Körperchens der Vorniere gelegen findet, die Schläuche häufig noch Lumina zeigen, das Epithel täuschend dem Knäuelepithel des Malpighi'schen Körperchens gleicht, endlich das ganze Organ segmentale Anschwellungen, entsprechend den Malpighi'schen Körperchen der Urnieren besitzt, 2. dass diese Metamorphose an der distal gelegenen Region beginnt und kopfwärts fortschreitet. Semon fasst die Ergebnisse seiner Untersuchungen folgendermaassen zusammen: *Ichthyophis* demonstirt uns so zu sagen ad oculos, dass die interrenale Nebenniere nichts anders ist, als der distale, umgebildete Leibeshöhlenabschnitt des Malpighi'schen Körperchens der Vorniere Als Product des Malpighi'schen Körperchens ist sie ebenfalls eine paarige Bildung, die bei Selachiern allerdings bald secundär unpaar wird, bei *Ichthyophis* ab und zu Neigung zum Zusammenfliessen zeigt, aber hier, wie im allgemeinen bei Amphibien und Amnioten, als dauernd paarige Bildung zu bezeichnen ist.

Aus den vorstehenden Literaturangaben geht hervor, dass jeder nachfolgende Untersucher vor allem auf zwei Punkte seine Aufmerksamkeit richten musste: Auf das Malpighi'sche Körper-

chen der Urniere und auf das Keimepithel. Es handelt sich hier darum: 1) in welcher Nachbarschaft erscheinen die Nebennierenstränge zuerst?

2) Mit welchem der beiden Gebilde stehen sie in innigem Zusammenhang, von welchem lassen sie sich hingegen scharf abgrenzen?

Ich habe mich bei meinen Untersuchungen ausschliesslich auf Hühnerembryonen beschränkt, die ich zum grössten Theil im Laufe des Winters 1890/91 im Brütöfen bei 38 ° C. erhalten hatte. Nur die im Sommer 1890 gesammelten Eier konnte ich sofort einer Henne unterlegen.

Zur Härtung bediente ich mich des gebräuchlichen Sublimat-Picrinsäure-Gemisches nach Angabe Prof. Rabl's. Die Stücke wurden darin durch ca. 24 Stunden fixirt, dann in Wasser kurz abgespült und in Alkohol von nur allmählig steigender Concentration nachgehärtet. Die Färbung geschah in toto in dem von Czokor empfohlenen Cochenille-Alaun.

In Bezug auf das Alter vertheilt sich das Material in folgender Weise. Ich untersuchte:

Embryonen von der 2. Hälfte des 3. Tages	7
vom 4. Tag	6
„ Anfang des . . 5. Tages	4
„ Ende „ . . 5. „	1
„ 6. Tag	2
„ 7. „	1
„ 9. „	2
„ 16. „	1

Die einzelnen Embryonen vom 3., 4. und 5. Tag waren aus dem Brütöfen, respective der Henne in Zwischenräumen von 1—4 Stunden weggenommen worden, sodass ich ein ziemlich vollständiges Bild der Entwicklung des Hühnchens in jenem Alter gewinnen konnte.

Ueber die Zeit des ersten Auftretens der Nebennieren lauten die neueren Angaben der Autoren ziemlich übereinstimmend: sie werden zwischen 4. und 5. Tag zuerst gesehen.

Ich finde sie durchgehends schon im Beginn des 4. Tages. Es sind Zusammenlagerungen von Zellen, welche durch die Grösse ihres Zelleibes, ihre abgerundeten Contouren und ihre grössere Tinctionsfähigkeit sehr deutlich vom umliegenden Ge-

webe unterscheidbar sind. Es sind das offenbar dieselben Stränge, welche bisher zum Theil als Mark-, Segmental- oder Sexualstränge beschrieben worden waren.

Diese Bezeichnungen hingen mit der Ansicht zusammen, dass sie Bausteine für 2 Organe enthielten: für die Nebenniere und für die Keimdrüse. Da ich aber der Meinung bin, dass diese erste Generation von Strängen ausschliesslich zum Aufbau der Nebennierensubstanz verwendet werde, will ich auch von diesen Bezeichnungen Abstand nehmen.

Durchmustert man eine Serie eines ca. 76 Stunden alten Embryos, so trifft man das proximale Ende der Nebenniere $\frac{1}{3}$ mm hinter dem letzten freien Glomerulus der Vorniere. Sie liegt vollkommen frei im Mesodermgewebe, ventral und medial von der Urniere, nahe jenem Winkel, welchen diese mit der verbreiterten Wurzel des Mesenteriums bildet. (Figur 5, Nns.) Von Ureiern im Bauchhöhlenepithel, sowie von einer als Keimleiste zu deutenden Prominenz ist an dieser Stelle noch nichts zu sehen; beide Bildungen erscheinen erst weiter distal. Das Keimepithel ist zweischichtig, das Mesodermgewebe unter demselben zeigt deutliche Proliferation. Die Nebennierenstränge liegen auch dort, entsprechend der Kleinheit der Region, zwar in grosser Nähe des Bauchhöhlenepithels wie der Malpighi'schen Körperchen, sind aber überall deutlich von diesen Gebilden getrennt. An manchen Stellen findet man sie dem Bauchhöhlenepithel allerdings ganz anliegend, doch kann man immer noch eine feine dazwischen laufende Grenzlinie des Coelom-Epithels erkennen. Die Nebenniere reicht distalwärts etwas über den Abgang der Arteriae omphalo-meseraicae hinaus, bleibt aber nach dieser Richtung hin in ihrer Ausdehnung hinter der Länge der Keimleiste etwas zurück. Die Malpighi'schen Körperchen sind an diesem Embryo schon vollkommen entwickelt, die Stränge liegen ihnen zwar an manchen Schnitten ganz dicht an, ein Uebergang des Kapselepithels in dieselben ist jedoch nirgends zu beobachten. Ich kann mich hier nur an Mihálcovics anschliessen, „dass man bei genauem Zusehen stets eine Grenze zwischen Zapfen und Ureierenkanälchen, resp. Kapseln wahrnehmen könne“.

An einem, um 3 Stunden älteren Embryo (ca. 79 Stunden) sind die Verhältnisse wesentlich die gleichen. Ich theile von demselben ein Bild mit (Fig. 6), wie es ganz der Auffassung

jener Autoren entspricht, die eine Einwucherung des Coelomepithels in Form von Strängen annehmen. Es ist dies das einzige Präparat unter zahlreichen, durchsuchten Serien, auf dem ein so inniger Contact zwischen Nebennierensubstanz und Coelomepithel vorliegt; ausserdem kann man am vorhergehenden, wie am nachfolgenden Schnitte die erwähnte feine Grenzlinie ganz gut erkennen. Ich glaube es also nur dem Zufall, dass dieser Schnitt ausnahmsweise dünn ausgefallen ist, zuschreiben zu müssen, dass eine solche hier fehlt. Der Nebennierenstrang (Nns) liegt hier jenem Winkel an, welchen der Wolff'sche Körper mit der eben auftretenden, aber noch sehr flachen Geschlechtsleiste bildet. Er ist hier ausserordentlich wenig ausgesprochen, erscheint jedoch an Schnitten, welche durch den proximalen Theil der Urniere gehen, als tiefe Einbuchtung.

Ich glaube durch Beschreibung dieser 2 Stadien, in welchen zuert solide Stränge, die als Nebenniere gedeutet werden müssen, auftreten, nachgewiesen zu haben, dass eine Herkunft derselben von der Urniere sowohl als vom Coelomepithel ausgeschlossen werden muss.

Wo hat man somit ihre Quelle zu suchen?

Um darüber ins Klare zu kommen, war es selbstverständlich nothwendig, auf noch jüngere Embryonen zurückzugreifen.

Bei Hühnchen zwischen der 60. und 70. Brütstunde waren mir wiederholt in der Urnierengegend unter dem Coelomepithel Querschnitte von Kanälen aufgefallen, welche ich anfangs für Kanälchen des Wolff'schen Körpers nahm, die sich aber durch ihre Lage insofern auszeichneten, als sie jenem Winkel anlagen, welchen die in die Bauchhöhle prominirende Urniere mit der verbreiterten Ansatzstelle des Mesenteriums bildet. Bei genauerer Untersuchung findet man, dass ein derartiger Kanal nach allen Richtungen hin völlig abgeschlossen ist, insbesondere mit den Urnierenkanälchen oder dem Wolff'schen Gang durchaus nicht communicirt. Er erscheint auf 1—5 Schnitten (jeder Schnitt $= \frac{1}{75}$ mm), beitzte im Allgemeinen einen kreisrunden Querschnitt und ein ziemlich weites Lumen, häufig findet man ihn auch gegen den Wolff'schen Gang zu verlängert, zwischen Anlage des Malpighi'schen Körperchens und Keimepithel sich hinschiebend, ohne jedoch den Wolff'schen Gang zu erreichen. Während dieser Kanal auf den meisten Präparaten in der geschilder-

ten Weise ein allseitig geschlossenes Rohr darstellt (vgl. Fig. 2 bis 4 V. K.), findet man ihn an den jüngsten Embryonen, bei welchen er vorhanden ist, in offener Communication mit der Bauchhöhle (Fig. 1 V. K.). Er muss somit als Einstülpung des Peritoneal-Epithels aufgefasst werden, welche sich aber wieder rasch abschnürt, und noch durch kurze Zeit als Bläschen persistirt, bevor sie eine weitere Metamorphose eingeht.

Die Kanälchen erscheinen an sieben untersuchten Embryonen von annähernd gleichem Alter immer an derselben Stelle. Als zufällige Faltenbildung im Wolff'schen Körper können sie deshalb nicht betrachtet werden.

Sie liegen in der proximalen Hälfte desselben. Ihre Zahl schwankt entsprechend ihrem raschen Auftreten und ebenso raschen Verschwinden ziemlich bedeutend. Man findet ungleiche Anzahl derselben sowohl bei Embryonen, deren Alter nur um wenige Stunden differirt, als auch auf den beiden Seiten eines und desselben Embryos. Ob auf jedes Körpersegment nur 1 Kanälchen entfällt, oder ob unter Umständen 2 in einem auftreten können, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden. Da sie, abgesehen von ihrem Wachsthum, in ventro-dorsaler Richtung auch ein Längenwachsthum besitzen, ist die Annahme berechtigt, dass eine Obliteration ihres Lumens unter Umständen auch an einer solchen Stelle ihres Verlaufes erscheinen kann, welche den schon früher von der Peritonealhöhle abgeschnürten Kanal in zwei kleinere Bläschen theilt. Dadurch wäre das vereinzelte Vorkommen zweier, unmittelbar einander folgender, aber dennoch getrennter Kanälchen innerhalb eines Segmentes erklärt. Die grösste Zahl, welche ich auf einer Seite beobachtet habe, betrug 8. Da die Kanälchen niemals mit der Urniere in Contact treten, kann man sie auch nicht zu ihr in genetische Beziehung bringen. Dagegen scheint ihre Lage einen Fingerzeig in Betreff ihrer Bedeutung zu geben.

Untersucht man die Vornierengegend von Embryonen von ca. 60 Stunden, so findet man genau an jener Stelle, in welcher weiter distal die fraglichen Einbuchtungen des Peritoneums auftreten, die Vornierenkanälchen. Es sind offene Trichter, welche von der Bauchhöhle in den Wolff'schen Gang führen, in deren mediale Wand ein Glomerulus eingestülpt ist. Gewöhnlich ragt ein Theil desselben frei in die Leibeshöhle, während sich der

andere schon in einer Ausweitung des Kanales ausbreitet, welche vollkommen den Bau einer Bowman'schen Kapsel zeigt. Manchmal ist der freie, das andere Mal der abgeschnürte Theil des „gemischten Knäuels“ der grössere. Dem entsprechend erscheint in dem letzteren Falle der freie Theil als vorgefallener Zipfel des inneren, während der erstere den Uebergang zu den vollkommen freien Glomerulis, wie sie gewöhnlich erst nach Schwund des Kanälchens auftreten, bildet.

Durch die Untersuchungen von Rückert (20) und v. Wijhe an den Selachiern ist festgestellt, dass die Vorniere und die Urnieren, so homolog sie sich ihrem Baue nach verhalten, in ihrer Entwicklung vollkommen von einander abweichen. Die Vornierenkanälchen entwickeln sich bei den Knorpelfischen aus dem Hypomer als segmentale Ausstülpungen der Somatopleura. Dasselbe geben Hoffmann für die Reptilien und Mollier (21) für die Amphibien an¹⁾.

Ich glaube darum nicht fehl zu gehen, wenn ich die besprochenen Kanäle in der Urnierengegend, welche sich in Bezug auf Entstehung und Lage mit den sich früher entwickelnden Kanälen des Pronephros decken, als einen rudimentären, distalen Abschnitt des Pronephros auffasse.

Er erscheint erst, wenn die Glomeruli des proximalen Pronephros entwickelt sind.

Bekanntlich geht — wie Sedgwick gezeigt hat — der proximale Abschnitt des Pronephros bei denjenigen Thieren, welche kein oder nur ein ganz kurzes Larvenstadium besitzen, rasch wieder zu Grunde. Die freien Glomeruli, welche die letzten Theile desselben sind, die angelegt werden, persistiren auch am längsten. Mihálcovics giebt an, dass dieselben bei Vögeln bis

1) Felix (22) deutet segmentale Ausstülpungen des Urwirbels als Anlage der Vornierenkanälchen bei den Vögeln. Ihr Ausgangspunkt ist der Theil des Ursegmentes, der unmittelbar an die Seitenplatten anstösst. In einer demnächst erscheinenden Arbeit haben wir eine ausführlichere Beschreibung dieses interessanten Fundes zu erwarten. Ich glaube einstweilen diese Beobachtung neben die von Hoffmann an Reptilien gemachte stellen zu müssen, wonach bei diesen die Vornierenkanälchen zu einer Zeit entstehen, in der der Urwirbel mit der unsegmentirten Leibeshöhle noch communicirt; sie schnüren sich dann zuerst von letzterer ab, bleiben jedoch mit dem Urwirbel noch in offener Verbindung.

zum 7. Tage sichtbar wären. Die Kanälchen hingegen beginnen ihre regressive Metamorphose schon im Verlauf des dritten Tages.

Sie zerfallen in unregelmässige Haufen und Stränge, der Ausführungsgang ist nur mehr stückweise erhalten und an wenig älteren Embryonen sind auch die letzten Reste der Kanälchen gänzlich geschwunden.

Anders verhalten sich die distalen Kanälchen.

An den jüngsten derselben setzt sich das Peritonealepithel als einfache Lage cubischer, stark gefärbter Zellen in dieselben fort, ohne seinen Character zu ändern. Während nun die proximalen Kanälchen des eigentlichen Pronephros bei beginnender Atrophie in ihrer ganzen Ausdehnung das Lumen verlieren und sich in einzelne Zellcomplexe auflösen, die rasch verschwinden, schnüren sich — wie schon erwähnt — die distalen Kanälchen vom Epithel ab, während sich ihr Lumen erweitert, sodass allseitig geschlossene Bläschen gebildet werden. Bevor aber die Obliteration derselben eintritt, beginnen schon die Zellen sich zu vermehren. Man kann Kerntheilungen in denselben wahrnehmen und findet einzelne Zellen im Mesodermgewebe, in nächster Nähe der Kanälchen, welche ganz dasselbe Aussehen zeigen, wie diejenigen, welche den Kanal selbst auskleiden. Sie sind wohl durch Sprossenbildung aus dem abgeschnürten Kanal entstanden. Die Obliteration beginnt nahezu regelmässig an der dem Peritonealepithel zugewendeten Spitze, indem dort die Zellen einander entgegenrücken und mit der ursprünglich freien Seite verkleben. Man findet somit im folgenden Stadium nur mehr einen 2—3 Zellen breiten Strang unter dem Coelomepithel und hiervon gleichsam abgesprengte Epithelzellenhaufen, welche unregelmässig zerstreut sind und ein Bild geben, wie es ein Embryo zwischen 70. und 80. Brütstunde liefert, von dem wir bei unserer Betrachtung ausgegangen sind.

Wie man sieht, stehen diese Beobachtungen in vollstem Einklang mit den Befunden, welche Semon bei *Ichthyophis* festgestellt hatte. Bei den Vögeln, wie bei den Amphibien ist es der distale Theil des Pronephros, der sich in Nebennierensubstanz umbildet. Semon legt allerdings ein Gewicht darauf, dass sich dieselben bei den Coecilien aus dem Malpighi'schen Körperchen der Vorniere entwickelt, während es im distalen Theil der Vorniere bei den Vögeln gar nicht bis zur Bildung eines solchen

kommt. Ich glaube aber, die abgeschnürten Kanälchen daselbst ohne Bedenken der Kapsel des Vornierenglomus bei den Amphibien homologisiren zu können, weil beides Producte des Leibeshöhlenepithels sind. Ausserdem besitzen die proximalen Kanälchen, in deren mediale Wand nahe der Peritonealöffnung ein Blutgefässknäuel eingestülpt ist, denselben Bau wie die distalen, sodass man auch diesen die Eignung zuschreiben muss, unter gleichen Verhältnissen die Structur einer Bowman'schen Kapsel anzunehmen.

Ich glaube, dass Semon durch seine Befunde an Ichthyophis von seiner ursprünglichen Meinung, der Abstammung der Nebennierenstränge von der Urniere, zurückgekommen ist. Wenn man dieselben für umgebildete Vorniere hält, ist es nicht möglich, eine Entwicklung derselben (i. e. der Vorniere) aus der Urniere anzunehmen.

Die Anlagerung der Nebennierenstränge an die Kapseln der Malpighi'schen Körperchen halte ich für eine durchaus zufällige, durch die Topographie dieser Region bedingte. Wenn sie eine genetische Bedeutung besässe, müsste sie von Anfang an vorhanden sein und nicht erst secundär auftreten. Die platten, eng ineinander greifenden Zellen der Bowman'schen Kapsel bilden wie die Endothelien der Gefässe eine gewisse Stütze für die Zellen ihrer Umgebung, sodass sich diese ihrer ganzen Breite nach an dieselben anlegen. Ein ähnliches Verhalten kann man auch bei der Anlage des Visceralplexus des Sympathicus beobachten, der gleichfalls in directen Contact mit dem Malpighi'schen Körperchen tritt, wenn er in den schmalen Raum zwischen Aorta und Urniere eindringt.

Kehren wir nach dieser kurzen Abschweifung wieder zur Nebenniere zurück, so finden wir, dass die Epithelzapfen am Ende des 4. Tages dorsalwärts immer tiefer in das Mesodermgewebe zwischen Aorta und Urniere einwachsen, wobei die räumlichen Beziehungen derselben zu den Kapseln der Malpighi'schen Körperchen immer innigere werden. Eine Anlagerung existirt, solange die Malpighi'schen Körperchen der Urniere vorhanden sind. Da Semon in letzteren auch die Quelle für die Zellen der Hodenkanälchen sieht, nimmt er auch an, dass die Malpighi'schen Körperchen während des ganzen Embryonallebens dieselben produciren, weil die „Segmentalstränge“ gleichfalls mit

den Malpighi'schen Körperchen in dauerndem Zusammenhang bleiben. Doch kann ich eine Abstammung der letzteren von ihnen ebenso wenig annehmen, als ich sie für die Nebenniere glaube.

Es würde die Grenzen dieser Arbeit überschreiten, wollte ich hier auf die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen eingehen. Doch scheint es mir mehr als wahrscheinlich, dass die Stromazellen der Keimdrüse vom Peritonealepithel herkommen und in breiter Masse die Keimleiste infiltriren, wie dies Nagel (22) für den Menschen beschreibt. Abgesehen von der Bestimmtheit, mit der man die Betheiligung eines jeden anderen Gewebes dabei ausschliessen kann, sprechen hierfür einerseits das Vorkommen von 1—2 Zellen breiten Vorbuchtungen des Keimepithels gegen die Drüse zu, welche zu Abschnürung einzelner Zellen führen dürften, andererseits Kerntheilungsfiguren, bei welchen der eine Tochterknäuel im Keimepithel, der andere schon unter demselben gelegen ist. An den Ureiern hat man ja schon lang gekannte Beispiele von der Einwanderung einzelner Zellen oder Zellnester (Ureiernester, Semper) aus dem Epithel ins Bindegewebe: ein Typus, welchem auch die einfachen Peritonealzellen folgen dürften.

Die Nebenniere reicht mit ihrer Spitze über das proximale Ende der Keimdrüse hinaus und ist vom Epithel schon vollständig getrennt (Fig. 7. Nns.). Weiter nach abwärts trifft man die Geschlechtsleiste, gleichmässig von epithelialen Zellen erfüllt (Fig. 8. K.), dorsal davon die Nebennierenstränge (Nns.). Sie liegen anfangs den Zellen der Keimdrüse sehr nahe an, und es ist deshalb ziemlich schwierig, hier eine Grenze zu ziehen. Einen Unterschied zwischen beiden Organen kann man nur in dem Punkt sehen, dass die Zellen der Nebenniere eng an einander gelagert und scharf von dem umgebenden Gewebe getrennt sind, während man, wie dies auch Janošik angibt, bei der Keimdrüse einen allmählichen Uebergang ihrer Zellen in das umgebende Mesodermgewebe wahrnehmen kann, und ein deutlicher Grenzcontour in Folge der lockeren Beschaffenheit ihres Gewebes, dessen epitheliale Bestandtheile noch nicht zu Strängen geordnet erscheinen, fehlt.

An der Basis der Geschlechtsdrüse finden sich vom 4. Tage an weite Blutgefässe, welche die Nebenniere von der Keimdrüse abzudrängen beginnen. Indem der Stiel der letzteren im Ver-

gleich zur bedeutenden Volumszunahme der Drüse im Wachsthum zurückbleibt, und dieselbe dadurch in den Bauchraum herausgerückt wird, sowie durch Zunahme des Bindegewebes an der Basis wird die Nebenniere im Verlauf des 6. und 7. Tages endgiltig von der Genitaldrüse getrennt. Während sie ursprünglich aus Strängen und Haufen bestand, welche keine bestimmte Structur zeigen, ordnen sich nun die Zellen in den Strängen regelmässiger zusammen, das Bindegewebe wird durch Neubildung von Epithelzellen verdrängt und in die Lücken zwischen den Nebennierensträngen dringen Capillaren ein.

Es hat dadurch die Nebenniere ein Aussehen erlangt, wie es mit geringer Modification dem ausgebildeten Organ eigen ist, mit Ausnahme dessen, dass man nur einerlei Zellen darin findet, indem die Marksubstanz noch fehlt.

Die Marksubstanz der Nebennieren wird bekanntlich vom Sympathicus abgeleitet. Es haben dies Balfour, v. Wijhe für die Selachier, Braun, dem sich Weldon und Hoffmann anschlossen, für die Reptilien, Mitsukuri und Masamaro Inaba für die Säugethiere nachgewiesen.

Hiervon abweichende Angaben machten v. Brunn, der ein bindegewebiges Blastem als Quelle der Marksubstanz annahm, Semper (23), welcher die von Balfour später der Marksubstanz homologisirten Suprarenalkörper sich aus dem Mesoderm entwickeln liess, endlich Janošik und Valenti, welche sie von der gleichen Epithelanlage wie die Rindensubstanz ableiteten.

Einen ganz abweichenden Standpunkt nimmt Gottschau ein, der bei Säugethieren zeitlebens eine Umwandlung der Rindenzellen in Markzellen und Zerfall der letzteren annehmen zu müssen glaubt. Diese Hypothese ist jedoch durch die Untersuchungen von Canalis (24) hinfällig geworden, dem zu Folge Kerntheilungen in der Marksubstanz existiren. Ich kann diese Beobachtungen für Säugethiere (junge Maus) und Vögel (Hühnchen) bestätigen.

Die Untersuchung über die Herkunft der Marksubstanz ist wohl eine der schwierigsten Fragen der Embryologie. Sie hängt innig mit der Entwicklung des sympathischen Nervensystems zu-

sammen, welche zwar seit Onody (25) in grossen Zügen bekannt, in ihren Details jedoch noch lange nicht aufgeheilt ist¹⁾.

Der Sympathicus erscheint in der Gegend der Nebenniere sehr bald nach dem Auftreten der Stränge. Man findet an Embryonen vom Beginn des 4. Tages lateral von der Aorta, an Querschnitten in gleicher Linie mit ihrer dorsalen Peripherie einen Zellhaufen, der sich durch die dichtere Lagerung seiner Kerne vom Mesodermgewebe abhebt; es ist dies die Anlage des sympathischen Ganglions. Von ihm aus ziehen ventralwärts, entlang der Aorta Zellstreifen, die häufig in weiten Lücken des Mesodermgewebes liegen und bis in die Gegend des Malpighi'schen Körperchens der Urniere reichen.

Die Zellen besitzen im Allgemeinen eine Sternform; ihre Kerne sind etwas chromatinreicher als die des Bindegewebes. Sie vermehren sich rasch und bilden bei älteren Embryonen einen geschlossenen Bogen rings um die Aorta.

Bei ihrem, in ventraler Richtung fortschreitenden Wachsthum gelangen sie schon gegen Ende des 4. Tages in unmittelbare Nachbarschaft zur Nebenniere, sodass es an manchen Schnitten sehr schwer ist, die einzelnen, dunkler tingirten Zellhaufen zu differenziren. Es ist dies jenes Stadium, von welchem Janošík sagt, dass hierbei leicht die Vermuthung auftauchen könnte, dass sich das Nervensystem bei der Entwicklung der Nebenniere betheilige. Diese enge Aneinanderlagerung von epithelialem Theil der Nebenniere und Nervenzellen bleibt von nun an bestehen. Die Nervenzellen beginnen am Ende des 6. Tages in ihrem Character deutlicher hervorzutreten, indem sich bei einigen von ihnen die Kerne vergrössern, Bläschenform erhalten und ein deutliches Kern-

1) Ich kann die Angaben von Onody in Bezug auf die Entwicklung des Sympathicus, soweit ich sie zu verfolgen Gelegenheit hatte, in allen Punkten nur bestätigen und glaube speciell His (Histogenese und Zusammenhang der Nerven Elemente, Referat in der anat. Section des internat. medic. Congresses zu Berlin, Sitzung vom 7. Aug. 1890) gegenüber betonen zu müssen, dass die Rami communicantes bei den Vögeln erst nach den Ganglien des Grenzstranges erscheinen, also die Zellen desselben nicht entlang den Nervenfasern hinüber gewandert sein können. Auch in Bezug auf die Entwicklung des Visceralplexus stimme ich vollkommen mit Onody überein und will mich daher nur so kurz fassen, als es zur Erklärung der Entstehung der Marksubstanz nöthig ist.

körperchen entwickeln. Die kleinsten als Ganglien erkenntlichen Zellen besitzen einen Kern von $7\ \mu$ Durchmesser.

Dieser Entwicklungsprocess vollzieht sich nicht bei allen Zellen zu gleicher Zeit, immer trifft man solche mit kleinen runden, ovalen oder polygonalen Kernen von $4\ \mu$ Durchmesser, die sich in Cochenille-Alaun stark färben, mit den echten Ganglienzellen zusammengelagert sind und welche jenen Zellen gleichen, aus denen, entsprechend ihrer Lage, die echten Ganglienzellen hervorgegangen sein müssen.

Noch am 9. Tage finde ich das Ganglion des Grenzstranges des Sympathicus zum grossen Theil aus solchen Zellen zusammengesetzt, während daneben schon echte Ganglienzellen, deren Kern bis zu einer Grösse von $11\ \mu$ unterdessen angewachsen ist, sichtbar sind.

Der Remak'sche Geschlechtsnerv tritt durch dasselbe hindurch und zieht in horizontaler Ebene in medialer Richtung nach vorn, wo er lateral von der Aorta zu einem neuen zellreichen Ganglion anschwillt. Dieses liegt in breiter Masse medial unmittelbar der Nebenniere an (Fig. 9, S. G.), liefert jedoch Abzweigungen, welche sich auch auf ihre dorsale Seite erstrecken. Diese Zellanhäufung dürfte theils durch Theilung der zuerst eingewanderten Zellen (worauf auch die grosse Zahl karyokinetischer Figuren in derselben hindeutet), theils durch fortwährenden Zuzug von Seite der Zellen des Ganglions des sympathischen Grenzstranges entstanden sein, da man einen continuirlichen Zellstreifen von ihm bis zur Nebenniere wahrnehmen kann.

Bei einem Embryo von 16 Tagen prominirt die Nebenniere noch nicht in die Leibeshöhle, es geschieht dies erst, wenn die Urniere atrophirt ist. Sie grenzt lateral an die Urniere, medial an Nervensubstanz, zwischen ihr und der Wirbelsäule schiebt sich der proximalste Theil der bleibenden Niere ein.

Die Zahl der Stränge am Querschnitt hat sich vermehrt, offenbar eine Folge der durch die Vermehrung ihrer Elemente bedingten Schlängelung derselben. Das grosse Ganglion zwischen Nebenniere und Aorta ist vollkommen entwickelt, doch findet man gerade in seinem lateralen Theil, welcher unmittelbar an die Nebenniere angrenzt, eine reichliche Anhäufung jener Zellen, welche ich bisher als embryonale Ganglienzellen gedeutet habe. Von dieser Stelle ausgehend ziehen sie sich zwischen der

epithelialen Masse und der Kapsel sowohl an der medialen, als an der dorsalen Seite hin (Fig. 11, Z.) und schieben sich an manchen Punkten auch schon zwischen die oberflächlichsten Stränge ein. Ihre Kerne sind ziemlich gross, in eine blass grau-gelbliche, feine gestreifte Grundsubstanz eingelagert und zeigen ein deutliches Gerüst. Von bestimmten Zellgrenzen kann man nichts wahrnehmen.

Manchmal erscheinen sie auch in Begleitung von Nervenfasern, die gleichfalls ihren Weg zwischen den Strängen suchen. Hier und da liegt auch eine Ganglienzelle unter sie eingestreut.

An einem Taubenembryo von 18 Tagen liegen die Verhältnisse ebenso, indem auch hier die Nebenniere aus epithelialen Strängen besteht, zwischen welchen sich weite Blutcapillaren verzweigen und nur an der Peripherie Nervensubstanz angelagert ist. An den Strängen lässt sich häufig schon eine regelmässige Anordnung der Zellen nachweisen, indem sie im Längsschnitt zwei Zellreihen enthalten, während an anderen Punkten ihre Elementartheile noch dicht und unregelmässig zusammengeordnet sind und dann 3—6 Kerne im Durchmesser der Stränge erscheinen.

Leider besitze ich keine Zwischenstadien zwischen diesem Präparate und der Nebenniere eines eben aus dem Ei geschlüpften Hühnchens, bei welchem schon die Marksubstanz voll ausgebildet ist. Ich war also nicht im Stande, das Einwachsen der Markstränge Schritt für Schritt zu beobachten. Aus ihrem späten Auftreten glaubten sich Valenti und andere berechtigt, den Schluss abzuleiten, dass sie vom epithelialen Theil der Nebenniere herstammten. Es müsste die Abspaltung von der Peripherie der Stränge eben zu jener Zeit geschehen, zu welcher sich die Umordnung der unregelmässigen Zellstränge in die geschlossenen, lumenlosen Drüsenschläuche vollzieht. Ich glaube aber dieser Anschauung aus dem Grunde nicht beipflichten zu können, weil sich schon vor dem Auftreten der Marksubstanz an manchen Punkten ebenso wohl geordnete Epithelstränge finden, wie bei einem Hühnchen von 1 Tag, bei welchem sicher keine Umwandlung von Strangzellen in Markzellen mehr statt hat. Es ist darum auch nicht anzunehmen, dass bei der Umordnung der übrigen Stränge in der dazwischen liegenden Periode eine Abspaltung von Markzellen eintritt.

Abgesehen von dem epithelialen Theil der Nebenniere könnte auch noch das Gewebe der Urniere für die Herkunft der Marksubstanz in Betracht kommen. Doch fehlt mir aus meinen Präparaten jeder Anhaltspunkt für eine derartige Annahme. Ich habe meine Aufmerksamkeit speciell auf die Malpighi'schen Körperchen gerichtet, da diese bei älteren Embryonen in die Substanz der Nebenniere geradezu eingegraben sind; doch muss eine Betheiligung derselben schon deshalb ausgeschlossen werden, weil sie bei dem 1 Tag alten Hühnchen mit schon wohl entwickelter Marksubstanz noch unverändert erhalten sind.

Es bleibt also nichts übrig, als die Markzellen für abgetrennte Ganglienzellen zu nehmen, welche insoferne einen, dem embryonalen nahe stehenden Zustand zeigen, als ihr Kern nicht den Charakter des Zellkernes einer ausgebildeten Ganglienzelle besitzt und das Protoplasma keine Nervenfortsätze entwickelt hat.

Als positive Beweise für diese Ansicht möchte ich, abgesehen von der bisher gegebenen Beschreibung der Nebennieren der Embryonen noch folgende Punkte anführen:

1) An der distalen Spitze, sowie an zahlreichen Punkten der Peripherie finden sich bei ausgewachsenen Thieren Zellen, welche durch ihr Aussehen eine ununterbrochene Kette zwischen der Ganglienzelle und Markzelle erkennen lassen¹⁾.

2) Die Zahl der als embryonale Ganglienzellen gedeuteten Gebilde ist auch bei den ältesten Embryonen gegenüber der Zahl der Ganglienzellen vom erwachsenen Thier noch eine so grosse, dass eine Umwandlung aller jener in echte Ganglienzellen nicht anzunehmen ist²⁾.

3) Weist auch das Lageverhältniss von Rinde und Marksubstanz bei den 3 Klassen der Amnioten auf ein successives Einwuchern von Zellen von der Peripherie in das Innere des Organes hin, indem die Marksubstanz bei den Reptilien zum grössten Theil dorsal an der Peripherie, bei den Vögeln durch

1) Weiter unten soll Genaueres über diese Zellen mitgetheilt werden.

2) Ein gleiches Verhältniss besteht nach den Untersuchungen Braun's auch bei den Reptilien.

das ganze Organ vertheilt, bei den Säugethieren endlich im Inneren desselben gelegen ist.

Zum Beweis wie genau in den Hauptzügen die Entwicklung der Marksubstanz bei Vögeln und Säugethieren übereinstimmt, erlaube ich mir die Art des Eindringens derselben bei Säugethieren nach Mitsukuri anzufügen. Er schreibt darüber pag. 26 folgendes: *The method of entrance of the medullary substance into the suprarenal bodies may be stated briefly as follows: — The peripheral sympathetic plexus, which is formed ventrally to the aorta in the abdominal region, sends in processes into the body of suprarenals at various points — the one at the posterior end of the organ being by far the largest — and the cells thus carried in become gradually transformed into the cells of the medullary substance.*“

Die Nebenniere ist ein Organ, welches, wie wir gesehen haben, aus zwei ganz verschiedenen Geweben zusammengesetzt ist, von denen eines in letzter Linie aus dem Coelomepithel, das andere aus den Anlagen sympathischer Ganglien abstammt. Beide sind, wie bekannt, bei den Vögeln in gänzlich ungeordneter Weise durcheinander geschlungen. Den Hauptbestandtheil des Organes bilden die breiten Epithelstränge, welche ich deshalb „Hauptstränge“ nennen möchte. Zwischen ihnen breiten sich die in ihrer Anordnung regellosen nervösen Zellen aus, welche als Zwischenstränge alle Lücken des Organes ausfüllen. Es ist schon oft über das Unpassende der von den Säugethieren hergenommenen Bezeichnungen von Rinde und Mark geklagt worden. Ich glaube daher nicht Unrecht zu thun, wenn ich für die Vögel eine andere Bezeichnung dieser Bildungen vorschlage.

Ich habe mich bei der Untersuchung der Structur der Nebennieren nicht ausschliesslich auf das Huhn beschränkt, sondern dieselbe auch auf Taube, Fink, Kanarienvogel, Lerche und Ente ausgedehnt. Trotzdem beziehen sich die nachstehenden Mittheilungen ausschliesslich auf das Huhn, von welchem ich die meisten Präparate angefertigt habe, und nur in denjenigen Fällen, in welchen sich abweichende Verhältnisse bei anderen Vogelarten vorfinden, bin ich auch auf jene genauer eingegangen.

Die Nebenniere besitzt bei einem ausgewachsenen Huhn eine ungefähre Länge von 8—10 Millimeter. Sie liegt unmittel-

bar unter den Geschlechtsdrüsen, bei jungen Thieren nur in ihrer unteren Hälfte, bei ausgewachsenen in ihrer ganzen Ausdehnung von den Hoden, respective dem grossen, linken Ovarium überdeckt. Von der Bauchhöhle betrachtet zeigt sie sich als flache Pyramide, deren Grundfläche ein gleichseitiges Dreieck ist; mit ihrer oberen Spitze liegt sie in der Höhe der unteren Lungen-grenze, ihre untere Spitze verlängert sich beim Hahn gegen das Vas deferens, welches aus der, an ihrer medialen Seite gelegenen Epididymis austritt.

Das Organ ist von einer dünnen, nur in einzelnen Streifen verdichteten Kapsel umhüllt, welche sowohl die Kontouren der aus Strängen zusammengesetzten Läppchen, als auch seine Farbe — weiss-gelb bis dottergelb — durchscheinen lässt.

Diese Farbe rührt von einer Menge feinsten Tröpfchen her, welche in den Epithelzellen enthalten sind. Wenn man das Organ frisch, unter Zusatz von Kochsalz zerzupft, ist es ganz unmöglich, einen Einblick in die Structur der Stränge zu erhalten. Sie sind von diesen Tröpfchen, welche dann auch in grosser Menge frei in der Flüssigkeit schwimmen, und offenbar bei der Präparation aus ihren Zellen ausgefallen sind, dicht erfüllt.

Die Tröpfchen sind zumeist äusserst klein, doch trifft man auch grössere, und kann eine continurliche Reihe von den kleinsten bis zu solchen von ansehnlicher Grösse wahrnehmen. Sie sind stark lichtbrechend, lösen sich in Alkohol, Aether, Chloroform, färben sich mit Osmiumsäure schwarz, mit Alkanna roth: kurz lassen keinen Zweifel über ihre Fettnatur übrig.

Schon Braun (8) hat auf die merkwürdige Thatsache hingewiesen, dass sich diese Fetttropfen in verdünnter Chromsäure lösen; er schliesst daraus, dass hier nur eine dem mikroskopischen Verhalten nach fettähnliche Substanz vorliege. Ich möchte dieser Beobachtung noch folgende beifügen.

Durch Dekhuyzen (Centralblatt für Physiologie 1889. Nr. 21) und Flemming (Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie und mikroskopische Technik VI. Bd., pg. 39 u. 178) wurde aufmerksam gemacht, dass sich osmirtes Fett in Terpentin, Aether absol., Xylol und terpentinigen Lacken löse. Dagegen findet nach Flemming in Chloroform und Nelkenöl keine Lösung des osmirten Fettes statt. Ich finde nun, dass die Fetttropfen in den Hauptsträngen der Nebenniere zwar nicht in

Nelkenöl, jedoch in Chloroform und Bergamottöl löslich sind. An Präparaten, die in reiner Osmiumsäure oder in Flemmingschem Gemisch gehärtet waren, und zum Behuf der Paraffineinbettung in reines Chloroform gelegt, sowie an solchen, welche in Celloidin geschnitten und in Bergamottöl aufgehellt worden waren, ist das Fett der Stränge vollkommen extrahiert, während die Fettzellen in der Kapsel und dem angrenzenden Bindegewebe pechschwarz gefärbt sind.

Ich glaube, daraus folgern zu dürfen, dass das Nebennierenfett mit dem normalen Körperfett nicht identisch ist, ohne aber — nach den anderweitigen Reactionen — seine Natur als Fett leugnen zu können.

Eine zweite Art von Körnchen finde ich neben diesen Fetttröpfchen in der Nebenniere nicht. Braun beschreibt bei den Reptilien ausserdem gelbe Körchen, mit welchen die kleinsten dieser Fetttröpfchen leicht zu verwechseln wären. Sie sollten es auch sein, welche die gelbe Farbe des Organes bedingen. Ich war nicht im Stande, weder bei Vögeln, noch auch bei mehreren untersuchten Reptilien (*Lacerta*, *Tropidonotus*, *Stellio*) solche Körnchen zu sehen und muss daher auch die gelbe Farbe des Organes als Wirkung des Fettes auffassen.

Die Hauptstränge besitzen an Schnitten eine Dicke von 0,04—0,066 mm. Sie zeigen den Bau von Drüsen-schläuchen. Die Zellen sind in Form eines einschichtigen Cyli-nderepithels mit ihren Axen senkrecht zur Wandung angeordnet, doch fehlt den Schläuchen ein Lumen. Ein solches existirt nur an den peripheren Strängen bei der Taube.

Ebensowenig besitzen sie eine eigene *Membrana propria*. Die Zellen liegen dem Endothel der weiten Kapillaren scheinbar direct auf, nur eine Lage feinsten Fibrillen trennt sie von demselben. Häufig findet man auch innerhalb der Stränge kernartige Gebilde, welche Bindegewebszellen angehören, deren feinste Ausläufer Maschen bilden, in welchen die Epithelzellen enthalten sind.

Dieses feine Fasernetz in den Strängen war es auch, welches v. Brunn (1) zur Annahme bewog, die Strangzellen als modificirte Bindegewebszellen aufzufassen, indem er einen Zusammenhang dieser Zellen mit den Fasern zu erkennen glaubte. Aehnliche Netze finden sich auch in der Rinde der Säugethiernebenniere, nur sind sie dort noch reichlicher entwickelt, sodass

die einzelnen Epithelzellen einen höheren Grad von Selbstständigkeit erlangen, während sie hier noch zu Strängen zusammengeordnet sind. Dadurch aber, dass die Hauptstränge nur von einer sehr dünnen Faserlage umhüllt sind und einer Membrana propria entbehren, verlieren sie dort, wo sie zusammenstossen, den Charakter eines soliden Schlauches und erzeugen den Eindruck von Zellhaufen, wofern nicht die reihenweise Anordnung der Kerne auf einen speciellen Bau hinweist.

Die Kerne sind rund oder oval, gehärtet im Durchmesser ungefähr 0,008 mm messend. Sie liegen parallel neben einander, von der Wand circa um ihren doppelten Durchmesser entfernt.

Einen bestimmten Character besitzen die Zellen bei der Taube. Man muss hier zwischen den peripheren und mehr central gelegenen Hauptsträngen unterscheiden. Sie zeichnen sich vor denen der anderen Vögel durch ihren Pigmentgehalt aus. Fig. 15 zeigt einen Abschnitt aus einem peripheren Hauptstrang. Die Zellen sind schmal, cylindrisch, nach innen zu sich verbreiternd, und mit halbkreisförmiger Rundung gegen das Lumen abschliessend. In der Mitte der Zelle ihre ganze Breite einnehmend liegt der Kern. Im freien Theil einer jeden findet sich ein gelbbraunes, rundes Korn. Die Hauptstränge, welche central gelegen sind, entbehren des Lumens und ihre Pigmentkörner sind je näher dem Centrum um so kleiner. Ich glaube demnach das Auftreten von Lumina mit dem Pigmentgehalt, respective dem Anwachsen des Pigmentes in den Zellen in Beziehung bringen zu müssen. Bei Behandlung des Pigmentes mit Schwefelammonium und nachfolgender Abspülung der Schnitte in Glycerin trat keine Aenderung seiner Farbe auf¹⁾.

Bei einer Taube von 4 Tagen fand ich noch keines.

Das Wachsthum der Stränge erfolgt durch Vermehrung der Zellen im ganzen Verlauf derselben und durch Vergrösserung ihrer Elementartheile. Ein Spitzenwachsthum, wie es Braun bei Reptilien beschreibt, existirt bei den Vögeln nicht. Es sind die Kerntheilungen in den Hauptsträngen ganz unregelmässig zerstreut, die Theilungsaxe liegt immer parallel der Kanälchenwand. Sie finden sich das ganze Leben hindurch, in der embryonalen

1) Eisenhaltiges Pigment färbt sich dadurch dunkelgrün bis schwarz. Siehe Quinke, Archiv für klinische Medicin Bd. 27 (1880) und Bd. 33 (1883).

Periode, sowie bei jugendlichen Thieren in reichlicher Menge, bei erwachsenen spärlich; doch sind in jedem Schnitt durch das Organ welche aufzufinden. Da trotzdem keine merkbare Vergrösserung der Nebenniere beim ausgewachsenen Huhn erfolgt, weist die Thatsache, sowie die ganz gleiche, von Canalis (24) bei Säugethieren beobachtete auf einen, über die ganze Lebensdauer sich erstreckenden Process hin, dem zu Folge Zellen zu Grunde gehen, zu deren Ersatz neue gebildet werden. Bei den Säugethieren vollzieht sich diese Neubildung nach den Untersuchungen von Canalis und Gottschau (10) ausschliesslich in der Rinde. Bei den Vögeln dagegen spielt sich jener, wahrscheinlich durch die Function bedingte Process ohne Unterschied im ganzen Organ ab. Ob das Vorkommen von Fettkörnchen in den Strangzellen auf eine fettige Degeneration der letzteren hindeutet, welche eben als Schwund eines Theiles der Zellen aufzufassen wäre, lasse ich dahingestellt. So sehr das Aussehen dieser „Körnchenzellen“ für diese Annahme sprechen würde, so ist doch das allgemeine Vorkommen der Fettkörnchen in sämtlichen Rindenzellen ein wichtiges Argument dagegen.

Während die Zellen der Hauptstränge bei Anwendung von Härtungsmitteln wie Flemming'sches Gemisch oder reine Osmiumsäure, Sublimat, Sublimat-Pikrinsäure und Alkohol cylindrisch erscheinen, und keinerlei Unterschiede unter ihnen erkennbar sind, treten bei Härtung in 1% Chromsäure zwei Zellarten hervor. Die eine characterisirt sich durch eine weitbauchige, becherzellenartige Form des Zellleibes, in der nur wenig Protoplasma und ein runder Kern mit Kernkörperchen enthalten ist, die andere färbt sich gelbbraun, scheint zusammengedrückt und nur die Lücken zwischen den Blasenzellen auszufüllen. Behandelt man die Schnitte mit Essigsäure-Hämatoxylin (Kultschitzky) und darauf mit Ferrid-Cyankalcium (Schaffer), so nehmen die ersteren einen blassblauen, die letzteren einen dunkelschwarzblauen Ton an. Die Vertheilung der Blasenzellen in den Strängen ist eine wechselnde. An manchen Punkten constituiren sie dieselben beinahe ausschliesslich, an manchen fehlen sie vollständig. An der Peripherie finden sich häufig Zellcomplexe, welche den bei anderwärtiger Härtung erhaltenen Bildern entsprechen. Doch kann man daraus nicht auf ungleiche Einwirkung der Chromsäure entsprechend ihrem Eindringen in das Organ schliessen, denn wie

aus Fig. 16 hervorgeht, finden sich Blascenzellen auch in der Peripherie. Es besitzt also die Chromsäure eine specifisch quellende Wirkung auf gewisse Zellen der Hauptstränge. Da aber gar keine Regelmässigkeit in dem Auftreten dieser Reaction liegt und bei anderen Fixierungsmethoden ein Unterschied zwischen den Zellen der Hauptstränge fehlt, möchte ich derselben keine weitere Bedeutung beilegen.

So unverlässlich die Ergebnisse sind, welche die Hauptstränge bei der Chromsäure-Behandlung liefern, so maassgebend sind sie für die Zwischenstränge.

Die Chromsäure ist durch Henle in die Technik der Nebennierenuntersuchung eingeführt worden und muss immer einen wichtigen Bestandtheil derselben bilden, da sie Mark und Rindensubstanz dadurch scharf von einander zu trennen vermag, dass sie jene bräunt. Die Bräunung betrifft das ganze Protoplasma. Eine etwa in Körnchenform eingelagerte Substanz, für welche diese Reaction specifisch wäre, konnte ich nicht wahrnehmen (B. Z. Fig. 14 und 16).

Ausser mit der Chromsäure vermag man aber auch fast mit jeder Färbemethode die beiden Substanzen zu unterscheiden, weil die Zellen der Zwischenstränge die Eigenschaft besitzen, Kernfärbestoffe mit gleicher Leichtigkeit aufzunehmen, wie die Kerne, sodass man schon bei einfacher Anwendung von Hämatoxylin oder Carmin, noch besser natürlich bei Doppelfärbungen stets deutliche Bilder über die Vertheilung der beiden Substanzen erhält.

Ausserdem enthalten sie kein Fett, lassen sich also auch durch Osmiumsäure von den Hauptsträngen differenciren.

Die Zellen liegen in den Zwischensträngen in Maschen von lockerem Bindegewebe und zwar derart, dass eine jede eine eigene bindegewebige Hülle besitzt. Von einer regelmässigen Anordnung wie innerhalb der Hauptstränge ist hier keine Rede. Ihre Vertheilungsform ist eine höchst wechselnde. Sie können als einzelne Zellen einem Hauptstrang angelagert sein oder sich auch in grossen Complexen zwischen die Hauptstränge einschieben (Fig. 12). An der Peripherie des Organes bilden sie bei allen untersuchten Species eine 1—3 Zellen breite Zone. Dort findet man auch jene Zellen, welche als Zwischenstadien zwischen Ganglien und Markzellen aufgefasst werden müssen (Ü. Z. Fig. 14 u. 16).

Die echten Markzellen besitzen einen Durchmesser von 0,017—0,019 mm und sind rund bis oval, polygonal oder unregelmässig sternförmig gebildet. Ihr Kern ist klein, rund, der Zelleib färbt sich intensiv mit Kernfärbemitteln und gelbblich-braun in Chromsäure und chromsauren Salzen.

Solche Zellen liegen jedoch nicht ausschliesslich im Inneren des Organes, sondern finden sich auch eingestreut unter den Ganglienzellen der Kapsel (Fig. 14).

Man trifft dort neben echten Ganglienzellen mit kreisrundem Kern von 0,012 mm Durchmesser ziemlich grosse Zellen mit graubräunlichem gekrünten Protoplasma und einem Kern, der häufig das Aussehen des Kernes einer Ganglienzelle besitzt, der kreisrund ist und ein Kernkörperchen enthält, welches sich den Färbungs-Reaktionen gegenüber wie das einer echten Ganglienzelle verhält. Manchmal fehlt jedoch diese typische Beschaffenheit des Kernes und es kann an Stelle eines besonders hervortretenden Nucleolus ein deutliches Gerüst erscheinen. Es liegen also hier Zellen vor, von denen die einen den entschiedenen Eindruck kleiner Ganglienzellen machen, während man über den Character anderer, welche sich von jenen nur in den feinsten Details unterscheiden, keine bestimmte Aussage machen kann. Ob die Zellen der ersten Art mit Nervenfasern zusammenhängen, müsste mit Hilfe anderer Methoden als der angewandten untersucht werden.

Wie aus Fig. 16 hervorgeht, setzen sich diese „Uebergangszellen“ continuirlich in die Zwischenstränge fort. Neben solchen, deren Protoplasma nur einen schwach bräunlichen Ton besitzt, liegen Zellen, welche sich mit Chromsäure schon intensiv gelbbraun färben; ausserdem nimmt auch der Kern an Grösse ab und zeigt an den typischen Zwischenstrangzellen bei dieser Fixierungsmethode ein homogenes Aussehen (B. Z. Fig. 14 u. 16).

Echten Ganglienzellen und Nervenfasern begegnet man nur selten im Inneren des Organes. Die ersteren liegen dann — wie Fig. 13 (G. Z.) zeigt — inmitten von Markzellen. Die Nervenfasern, die man hie und da zwischen den Strängen trifft, gehören nachweisbar zu diesen einzelnen, zerstreuten Ganglienzellen und besitzen keine Beziehung zu den Zellen der Zwischenstränge.

Ich glaube daraus, dass die Hauptmasse der Zwischenstrangzellen in der Rindenzone des Organes mit Uebergangszellen und

manchmal auch, sowohl im Inneren als auch in der Kapsel mit echten Ganglienzellen innig vermenget liegt, schliessen zu können, dass keine genetische Differenz zwischen diesen Zellarten existirt.

Es wird ein dankbares Feld künftiger Forschung sein, jene embryonalen Studien, in welchen sich die Markzellen aus der Masse der Ganglienzellen ablösen, beim Hühnchen also die Stadien vom 17.—20. Brüttag mit Hilfe feinerer histologischer Methoden zu studiren. Vorerst müsste wohl nach der von Ramon y Cajal für die Spinalnervenentwicklung angewendeten, modificirten Methode von Golgi auch die Entwicklung des sympathischen Nervensystems untersucht werden. Dann steht zu erwarten, dass wir auch für die Details der Bildung der Markzellen ein Verständniss gewinnen werden.

Zum Schluss erfülle ich eine angenehme Pflicht, indem ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor v. Ebner für die warme Förderung und vielseitige Unterstützung, die er mir bei meinen Untersuchungen zu Theil werden liess, an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank ausspreche.

Erst nach Beendigung vorstehender Untersuchungen ist mir die Arbeit von Walter Felix: „Die erste Anlage des Excretionssystems des Hühnchens, Zürich 1891“ in die Hände gekommen, über deren wichtigste Ergebnisse der Verfasser bereits eine vorläufige Mittheilung gemacht hatte. Es zeigt sich, dass auch hier die erste Anlage der Vorniere in segmentalen Ausstülpungen der in diesem Stadium (8 Urwirbel) noch ungetrennten Seitenplatten besteht, die an jener Stelle liegen, an welcher sie an das Ursegment anstossen. Dass wir darin wirklich die beginnende Bildung der Excretions-Organe zu erblicken haben, geht unzweifelhaft aus den völlig gleichen Verhältnissen bei sämtlichen übrigen Wirbelthieren hervor.

Nach der von Felix aufgestellten engen Umgrenzung des Begriffes Vorniere ist es selbstverständlich, dass diejenigen Bildungen, aus welchen ich die Nebenniere ableite, von diesem Autor nicht als distaler Theil der Vorniere anerkannt werden können. Dass ein grosser Unterschied zwischen denjenigen Kanälen, welche das proximale Stück des Wolff'schen Ganges bilden, und denjenigen, welche gar nicht mit ihm in Zusammenhang treten, exi-

stirt, liegt auf der Hand. Solange jedoch die übrigen Vertebraten in Bezug auf die Genese dieser letzteren Kanälchen noch nicht untersucht sind, glaube ich vorläufig meine Ansicht aufrecht halten zu sollen, da sie, abgesehen von jenen Modificationen, welche das späte Auftreten am rasch gewachsenen Embryo mit sich bringt, in Bezug auf Bildung und Lage mit den proximalen Vornierenkanälchen übereinstimmen.

Verzeichniss der citirten Aufsätze.

1. A. v. Brunn, Ein Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues und der Entwicklung der Nebennieren. Archiv für mikr. Anat. VIII. Bd.
2. W. His, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. I. Die Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig 1868.
3. W. Waldeyer, Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane. Leipzig 1870.
4. Fr. Leydig, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
5. A. Brandt, Ueber den Zusammenhang der Glandula suprarenalis mit dem Parovarium resp. der Epididymis bei Hühnern. Biolog. Centralblatt Bd. IX, Nr. 17.
6. F. M. Balfour, A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
Derselbe, Ueber die Entwicklung und Morphologie der Suprarenalkörper (Nebennieren). Biolog. Centralbl. 1881, Nr. 5.
Derselbe, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Aus dem Englischen übersetzt von Dr. B. Vetter. Jena 1881.
7. A. v. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.
8. M. Braun, Bau und Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien. Arbeiten aus dem zoot.-zool. Institut Würzburg. Vol. 5.
9. Mitsukuri, On the Development of the Suprarenal-Bodies in Mammalia. Quarterly journal of microsc. sc. Vol. 22.
10. M. Gottschau, Structur und embryonale Entwicklung der Nebennieren bei Säugethieren. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1883.
11. Weldon, Note on the Origin of the Suprarenal-Bodies of Vertebrates. Proceed. of the royal society. Vol. XXXVII.
Derselbe, On the Suprarenal-Bodies of Vertebrata. Quart. journ. of microsc. sc. Vol. XXV. 1885.
12. C. K. Hoffmann, Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenital-Organen bei den Reptilien. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. 48. Bd. 1889.

13. R. Semon, Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzirung zum Hoden. Habilitationsschrift. Jena 1887.
 14. J. Janošík, Bemerkungen über die Entwicklung der Nebennieren. Archiv für mikrosk. Anat. 1883. 22. Bd.
 15. G. v. Mihálcovics, Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Histologie. Bd. II. 1885.
 16. J. Janošík, Bemerkungen über die Entwicklung des Genitalsystems. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften. Mathem.-naturwissensch. Classe. XCIX. Bd. 1890.
 17. G. Valenti, Sullo sviluppo delle capsule surrenali nel pollo ed in alcuni mammiferi. Pisa 1889.
 18. J. W. van Wijhe, Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern. Arch. für mikrosk. Anat. 33. Bd.
 19. R. Semon, Ueber die morphol. Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältniss zur Vorniere und Nebenniere und über ihre Verbindung mit dem Genitalsystem. Anatom. Anzeiger 1890.
 20. J. Rückert, Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei den Selachiern. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abtheilung. 1888.
 21. Mollier, Ueber die Entstehung des Vornierensystems bei Amphibien. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abtheilung. 1890.

Vgl. dazu die Referate von Rückert in der „Münchener medicin. Wochenschr.“ 1889, pag. 524 und in den „Sitzungsberichten der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München“.
 22. W. Nagel, Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems des Menschen. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXIV, 1889.
 23. C. Semper, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut Würzburg. 1875.
 24. P. Canalis, Contribution à l'étude du développement et de la pathologie des capsules surrénales. Internationale Monatsschrift für Anatomie u. Physiologie. IV. Bd.
 25. A. D. Onody, Ueber die Entwicklung des sympathischen Nervensystems. Archiv für mikrosk. Anatomie. XXVI. Bd. 1886.
 26. Masamaro Inaba, Notes on the Development of the Suprarenal Bodies in the Mouse. Journal of the college of science, Japan. Vol. IV, Part. I.
-

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIX—XXXI.

Tafel XXIX.

- Fig. 1. Querschnitt durch einen Hühnerembryo von der Mitte des dritten Tages in der Höhe der Theilungsstelle der Aorta. Ocular 3 (Reichert), Objectiv 4 (Hartnack). V. K. = Vornierenkanälchen, welches hier offen in die Bauchhöhle mündet. Wg. = Wolff'scher Gang. M. = Anlage des Malpighi'schen Körperchens. A. = Aorta, V. c. = Vena cardinalis, R. m. = Radix mesenterii.
- Fig. 2—4. 3 auf einander folgende Querschnitte durch den ventralen Abschnitt der Urnierenregion, $\frac{1}{3}$ mm oberhalb des Abganges der Art. omphalo-meseraicae bei einem 3 Tage alten Embryo. Reichert: Ocular 3, Objectiv 7 a. V. K. = Vom Coelomepithel schon vollständig abgeschnürtes Vornierenkanälchen, auf 2 und 3 ein Lumen führend, auf Fig. 4 bereits obliterirt. M. = Malpighi'sches Körperchen. Nns. = durch Sprossung aus dem Vornierenkanälchen entstandene und bereits von ihm abgetrennte Nebennierenstränge. A. = Aorta, Blg. = Blutgefäß.
- Fig. 5. Querschnitt durch einen Hühnerembryo von 76 Stunden; Ocular 3 (Reichert), Objectiv 4 (Hartnack). Nns. = Nebennierenstränge, frei im Bindegewebe zwischen Aorta, Urniere und Peritoneal-Epithel. M. = Malpighi'sches Körperchen, Wg. = Wolff'scher Gang, A. = Aorta, V. c. = Vena cardinalis, R. m. = Radix mesenterii.
- Fig. 6. Querschnitt durch dieselbe Gegend wie die Fig. 2—4 bei einem Embryo von 79 Stunden. Reichert: Ocular 3, Objectiv 7 a. Nns. = Nebennierenstrang, direct unter dem Keimepithel. K. E. = Keimepithel, Blg. = Blutgefäß, Wg. = Wolff'scher Gang, Uk. = Urnierenkanälchen.
- Fig. 7. Querschnitt durch einen ca. 99 Stunden alten Embryo. Proximaler Abschnitt der Nebennierenregion. Vergr. wie bei Fig. 5. Nns. = Nebennierenstrang. M. = Malpighi'sches Körperchen, Wg. = Wolff'scher Gang, Uk. = Urnierenkanälchen, R. m. = Radix mesenterii, Ch. = Chorda, Sp. = Spinalnerv.

Tafel XXX.

- Fig. 8. Querschnitt durch den distalen Theil der Nebennierenregion desselben Embryos. Reichert: Ocular 3, Objectiv 7 a. Nns. = Nebennierenstränge, theilweise der Kapsel eines Malpighi'schen Körperchens unmittelbar anliegend. M. = Malpighi'sches Körperchen. Uk. = Urnierenkanälchen. K. = Keimdrüse, K. E. = Keimepithel, Ue. = Ur-Ei, Sy. = Sympathicus, A. = Aorta, B. = Blutgefäß.
- Fig. 9. Querschnitt durch die Rückengegend eines 9 Tage alten Embryos (♂). Vergr. 35. Nn. = Nebenniere, U. = Urniere, N.

= bleibende Niere (oberstes Ende). D. = Dorsaler Wirbelbogen, W. = Wirbelkörper, R. = Rückenmark, H. = Hintere Wurzeln, V. = Vordere Wurzeln, Sp. G. = Spinal-Ganglien, Ri. = Rippe, G. = Geschlechtsnerv, S. = Ganglion des Grenzstranges des Sympathicus. S. G. = Sympathisches Ganglion, medial von der Nebenniere, A. = Aorta.

- Fig. 10. Das histologische Detail von Nebenniere und sympathischem Ganglion aus Fig. 9, linke Seite. Vergr. 320. Nns. = Nebennierenstränge, G. = Ganglienzelle, g. = unentwickelte Ganglienzelle, Nf. Nervenfasern, Bg. = Bindegewebe, B. = Blutgefäß.
- Fig. 11. Dorsale Partie der Nebenniere eines Hühnerembryos (♂) von 16 Tagen. Vergr. 375. H. = Hauptstränge, deren Zellen sich bei a schon in 2 Reihen zu ordnen beginnen, Z. = Anlage der Zwischenstränge, welche sich hier zwischen Kapsel und Hauptstränge einschieben. Bg. = Bindegewebe, B. = Blutgefäß.
- Fig. 12. Partie aus der Nebenniere eines erwachsenen Huhnes (Alkoholhärtung). H. = Hauptstränge. Z. = Zwischenstränge, B. = Blutgefäß.

Tafel XXXI.

- Fig. 13. Aus dem Inneren der Nebenniere eines Huhnes. G. Z. = Ganglienzellen mit den zugehörigen Nervenfasern (= Nf.) in einem Zwischenstrang (= Z.) eingelagert. H. = Hauptstrang.
- Fig. 14. Aus der Kapsel der Nebenniere eines erwachsenen Huhnes (Chromsäurehärtung). G. Z. = Ganglienzellen, B. Z. = braune Zellen, welche auch die Zwischenstränge constituiren, hier an der Peripherie aber mit Ganglienzellen vermischt sind. Ü. Z. = Uebergangszellen. Der stärkere und schwächere Grad von Bräunung, welcher zugleich für die Natur der Zellen entscheidend ist, wurde durch die Schattirung wiederzugeben versucht.
- Fig. 15. Hauptstrang mit Lumen aus der äusseren Zone der Nebenniere einer Taube. K. = Kern, P. = Pigmentkorn, B. = Blutgefäß.
- Fig. 16. Kapsel und peripherste Partie der Nebenniere eines Huhnes. Härtung in Chromsäure, Färbung in Kultschitzky'schem Hämatoxylin mit nachfolgender Differenzirung in Weigert'scher Entfärbungsflüssigkeit. Die Hauptstränge (H.) zeigen die Blasenellen (Bl. Z.), welche bei der angewandten Methode blass blau erscheinen, während die dazwischen liegenden dunklen Zellen im Präparate schwarz-blau gefärbt sind. In den Zwischensträngen erscheinen Uebergangszellen (Ü. Z.) und braune Zellen (B. Z.), die ersteren in grösserer Zahl in der Kapsel, die letzteren dem Inneren des Organes zugekehrt. Bg. = Bindegewebe der Kapsel, B. = Blutgefäß.