ZUR ENTWICKELUNGSGESCHICHTE
DES
VISCERALEN BINDEGEWEBES UND
DER ZWISCHENNIERE.

VON
ALFRED FISCHEL,
PRAG.

Mit 11 Figuren auf den Tafeln 16/17.

Untersucht man Embryonen von *Gallus domest.* oder *Anas boschas* mit etwa 20 Urwirbeln so lassen sich in einem bestimmten Bezirke des embryonalen Körpers eigenartige Zellwucherungen der Leibeshöhlenwand nachweisen, die meines Wissens noch nicht bekannt oder wenigstens noch nicht näher beschrieben sind. Eine anschauliche Darstellung von ihnen gibt die Figur 1. Sie stammt von einem Embryo, bei dem die Anlage der Linse nur als blosse Verdickung des Ektoderms, mit einer flachen Delle in ihrer Mitte vorhanden und bei welchem die Ohrgrube noch weit offen war. Die Durchmusterung der Schnittserie durch diesen Embryo ergibt, dass die beiden Aorten in der Region unmittelbar hinter der vorderen Darmpforte an ihren dorsalen und lateralen Wänden von embryonalen Bindegewebszellen umgeben sind, während diese an ihren ventralen Wänden fehlen; statt dessen findet man ventralwärts von den beiden Aorten kleine, rundliche oder ovale Zellgruppen. Dass sie anderer Art als die embryonalen Bindegewebszellen sind, geht nicht bloss aus dem Fehlen jeglichen Zusammenhanges mit diesen Zellen hervor, auch ihr Aussehen und ihr Verhalten zu dem angewendeten Farbstoffe sprechen dagegen. Ihre Weiterverfolgung in der Serie lehrt bald, dass sie den in der Figur mit Z bezeichneten Zellwucherungen entstammen. Diese nehmen ihre Entstehung von jener Stelle der dorsalen Leibeshöhlenwand, an welcher diese in die mediale Wand (Splanchnopleura) um-

biegt. Es handelt sich an der gezeichneten Stelle um eine solide, medianwärts unter den beiden Aorten vordringende Zellwucherung, die sich der Rundung der Aortenwand eng anpasst. In der Medianebene befindet sich zwischen den beiderseitigen Zellgruppen ein schmaler Spalt.

Diese Art der Entstehung der Zellgruppen ist die häufigere, aber nicht die einzige. Die Figur 2 stellt den für uns in Betracht kommenden Teil der Leibeshöhlenwand von einem dem vorigen gegenüber nur um wenig älteren Embryo dar. Hier sehen wir, dass jederseits dorsale und mediale Leibeshöhlenwand zur Bildung eines Divertikels (D) sich vereinigen, das unter die Aorta der betreffenden Seite medianwärts vorwächst. Das — nicht vereinzelt dastehende — Vorkommen solcher Divertikel erklärt das öftere Vorhandensein von Verhältnissen, welche durch die Figur 3 dargestellt werden: Unter den beiden Aorten liegt je eine Zellgruppe, in deren Mitte sich ein Lumen befindet. Diese Zellgruppen sind, wie die Durchmusterung der Serie lehrt, aus den oben geschilderten analogen Divertikeln der Leibeshöhlenwand entstanden, da man in der Serie ihren Zusammenhang mit solchen Divertikeln zumeist noch nachweisen kann; auch auf dem dieser Figur zugrunde liegenden Querschnitte ist dieser Zusammenhang auf der einen Seite klar zu erkennen (Figur 3, rechts).

Divertikel dieser Art kommen nur an der Übergangsstelle von der dorsalen in die mediale Leibeshöhlenwand vor. Die früher beschriebenen soliden Zellwucherungen dagegen können auch von der dorsalen Leibeshöhlenwand selbst, allerdings stets nur von deren medialem, jener Übergangsstelle unmittelbar benachbarten Abschnitte aus ihren Ursprung nehmen (vgl. Figur 5). Doch sieht man dann wiederholt an der Basis dieser Zellgruppen eine Delle als Zeichen dafür, dass die erste Anlage dieser Gebilde durch ein aortenwärts gerichtetes kleines Divertikel der dorsalen Leibeshöhlenwand selbst gebildet wurde, dessen Zellen dann

durch rege Proliferation die solide Zellmasse lieferten. Zahlreiche karyokinetische Figuren in diesen Massen beweisen überhaupt die rege Zellvermehrung, durch welche sie wachsen.

Die Anordnung dieser Zellmassen ist fast durchwegs, wenigstens im mittleren Abschnitt ihres Entwicklungsgebietes, eine auf den beiden Körperseiten gleichmässige. Wenn sie sich nun aber auch beiderseits vorfinden, so kann ihr Ausbildungsgrad auf den beiden Körperseiten ein sehr verschiedener sein, wofür die Figur 4 ein Beispiel erbringt.

Hier sind die Zellmassen der beiden Seiten nicht bloss verschieden gross, sondern sie haben sich, wie auch die Figur zeigt, in verschiedener Weise, entsprechend den beiden früher beschriebenen Entstehungstypen, aus ihrem Mutterboden entwickelt.

Verfolgen wir diese Zellgruppen in der Längsrichtung des Embryo, so zeigt sich, dass sie keine geschlossene Masse darstellen, vielmehr auf manchen Schnitten fehlen. Die Abstände zwischen diesen zellfreien Zonen unter den Aorten sind verschieden, und es lässt sich demnach keine regelmässige Ausbildung dieser Zellmassen und auch keine metamere Anordnung derselben nachweisen.

Sie finden sich ferner nicht im Bereiche des ganzen embryonalen Körpers. Zwar lassen sich schon in der Region unmittelbar vor der vorderen Darmpforte kleine, von der Leibeshöhlenwand entstehende, oder bereits von ihr abgelöste Zellmassen ventral von den beiden Aorten nachweisen; gut ausgebildet aber sind sie erst hinter der vorderen Darmpforte und sie lassen sich von hier an nach rückwärts bis zu jener Zone verfolgen, in welcher das Entoderm der Konfiguration des Keimes entsprechend, dem Dotter flach aufliegt und die beiden Aorten nicht mehr dicht nebeneinander verlaufen, sondern durch einen nicht unbedeutenden Zwischenraum voneinander getrennt sind. Doch sieht man auch hier noch, eine gewisse Strecke weit, von der Leibeshöhlenwand ausgehende Zellgruppen sich zwischen die

ventralen Aortenwände und das Entoderm einschieben. Es handelt sich aber nicht mehr, wie weiter vorne, um Divertikel oder solide Zellmassen, sondern nur um Elemente, die sich in unregelmässiger Weise aus dem Verbande der Zellen der Leibeshöhlenwand loszulösen beginnen.

Nach dieser Schilderung haben wir uns demnach vorzustellen, dass in einem bestimmten Entwicklungsstadium im mittleren Abschnitte des embryonalen Körpers aus der Leibeshöhlenwand Zellmassen vorspriessen und in ihrer Gesamtheit jederseits eine Art Kamm bilden, dessen Zähne medianwärts, also den Kammzähnen der anderen Seite zugewendet sind. Ihre Ausbildung ist auf den beiden Seiten keine ganz gleiche, ihre Dicke eine geringe (oft nur 0,04 mm), so dass einem Urwirbel mehrere (etwa 2—3) von ihnen entsprechen.

Später treten die Zellmassen der beiden Seiten in der Medianebene miteinander in Verbindung (Figur 5). Zunächst sich bloss mit ihren medialen Enden berührend, wird später der Konnex zwischen ihnen ein so enger, dass eine Scheidung der beiden Zellmassen voneinander nicht mehr möglich ist. Eine dicht der ventralen Aortenwand anliegende Zellbrücke verbindet nunmehr die dorsalen Leibeshöhlenwände der rechten und linken Körperseite miteinander. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung geht der Zusammenhang mit der Leibeshöhlenwand verloren (Figur 6), und es lässt sich dann nur noch eine freie Zellmasse unter den Aorten nachweisen, deren Entstehung aus einer doppelseitigen Anlage jedoch noch aus ihrer Gesamtform deutlich erkennbar ist. Sehr bald aber, schon bei Embryonen mit 32 Urwirbeln, verquellen die beiden Anteile fast überall miteinander zu einem Zellklumpen. Dieser liegt der ventralen Aortenwand so innig an, dass er von ihr nicht zu unterscheiden ist und er füllt den Raum zwischen den beiden Leibeshöhlen aus. Ventralwärts von ihm hat in diesem Stadium die Bildung des embryonalen Bindegewebes von seiten der

beiderseitigen Splanchnopleuren bereits begonnen, allein seine Zellen lassen sich von den Zellen dieses Bindegewebes noch sehr wohl unterscheiden. Nunmehr setzt aber seine Auflösung rasch ein: Zunächst lassen sich seine Zellen zwar immer noch, obzwar ihr Zusammenhang bereits gelockert ist, durch ihre Gestalt und ihr tinktorielles Verhalten als Gebilde *sui generis* erkennen und von den embryonalen Bindegewebszellen differenzieren; später aber, etwa bei Embryonen von 36—38 Urvirbeln, ist die Auflösung des Zellklumpens so weit gediehen und der eigenartige Charakter seiner Zellen so sehr verändert, dass eine Unterscheidung zwischen den beiden Zellarten nicht mehr möglich ist. Dennoch lässt sich selbst in späteren Stadien, in welchen bereits sehr viel viscerales Bindegewebe angebildet ist, ein Rest dieser Zellmasse erkennen: Die ventrale Aortenwand nämlich besitzt einen ungleich dichteren Zellbelag als die dorsale (Figur 7). Diese ventrale Zellmasse setzt sich eine Strecke weit auch auf die laterale Wand der Aorta fort. Ihre Elemente lassen sich von den originären Wandzellen der Aorta sehr gut unterscheiden, ventralwärts dagegen gehen sie ohne scharfe Grenze in das embryonale, zum grössten Teil von den beiden Splanchnopleuren gebildete Bindegewebe über. Da die Verschmelzung der ursprünglichen beiden, von den dorsalen Leibeshöhlenwänden gebildeten Zellmassen nicht überall in vollständiger Weise stattfindet, so kann man hie und da auch Stellen finden, auf welchen die ventrale Aortenwand zwar gleichfalls einen dichteren Zellbelag als die dorsale besitzt, wo sich aber rechts und links starke Anschwellungen desselben vorfinden (Figur 8). Hier verschmolzen zwar die beiden Zellklumpen mit ihren medianwärts vorgetriebenen Fortsätzen miteinander, wahrten aber im übrigen ihre Individualität noch eine Zeitlang, so dass sie die abgebildeten paramedianen Zellmassen darstellen konnten. Von ihnen aus sieht man, wie im früheren Falle, Zellen um die laterale Wand der Aorta nach aufwärts wuchern.

In dem Masse, als nun im weiteren Verlaufe der Entwicklung eine immer dichter werdende Ansammlung von embryonalen Bindegewebszellen um die Aorta zum Zwecke der Bildung ihrer Wandschichten erfolgt, schwindet auch der Gegensatz zwischen der Beschaffenheit ihrer ventro- und dorsolateralen Wandabschnitte, so dass dann die ganze Aortenwand eine fast gleichmässige Struktur gewinnt. Doch vermag man auch noch in späten Entwicklungsstadien, in welchen die embryonalen Bindegewebszellen in konzentrischer Schichtung dicht um die Aorta angeordnet sind, in einem gewissen Embryonalbezirke eine etwas dichtere Anhäufung dieser Zellen an der ventralen Aortenwand zu erkennen.

Aus dieser Darstellung geht hervor, dass sich ein bestimmter Abschnitt der Leibeshöhlenwand, soweit diese als Bildungsstätte embryonalen Bindegewebes in Betracht kommt, in besonderer Weise differenziert, insoferne, als aus ihm nicht, wie an den übrigen Stellen, ein diffuser Austritt von Zellen stattfindet, sondern, dass aus ihm teils solide Zell sprossen, teils mit einem Lumen versehene Zellgruppen entstehen, die aus divertikelartigen Abschnürungen hervorgehen. Diese Elemente liefern dann die ventralen und einen Teil der lateralen Wandschichten der Aorta (ausserhalb ihres Endothelbelages) und ferner den dorsalen Abschnitt der *Radix mesenterii*.

Es lag nahe nachzuforschen, ob sich diese eigenartigen Verhältnisse auch bei anderen Tierarten vorfinden. Gehen wir in der Tierreihe nach aufwärts zu den Säugetieren über¹⁾, so ist zu sagen, dass sich bei ihnen — soweit wenigstens mein

¹⁾ Was andere Klassen betrifft, so sind ähnliche Verhältnisse bei Reptilien, wie ich bei *Tropidonotus natrix* sehe, zu erwarten. Die Befunde bei Fischen und Amphibien werden im Nachfolgenden erörtert.

Material einen Schluss gestattet — zwar ähnliches, aber nicht mit gleicher Klarheit wie bei Vogelembryonen feststellen lässt.

Die Figur 9 ist ein Querschnittsbild von einem Igel-Embryo, bei welchem die Linsenanlage als leichte ektodermale Verdickung eben erst erkennbar und die Gehörgrube noch weit offen war. Die beiden Aorten sind dorsal und an ihren Seitenflächen von spärlichen embryonalen Bindegewebszellen umgeben, ventralwärts dagegen lassen sich derartige Zellen nicht nachweisen. Gegen die ventralen Wände der Aorten senden jedoch die beiderseitigen Splanchnopleuren solide Zellsprossen aus, die sich zwischen die Aorten und das Entoderm schieben. Man erkennt, dass hier ganz analoge Verhältnisse wie z. B. in Figur 1 vorliegen, nur dass die Abgangsstelle der Zellsprosse ventralwärts verschoben ist. Auch sind die Sprosse zellärmer als bei *Anas boschas*.

Derartige Zellsprossen konnte ich an meinem Material von Kaninchenembryonen nicht nachweisen. Wenn sie hier überhaupt vorkommen, so müssen sie sich alsbald nach ihrer Bildung auflösen. Jedenfalls kann man aber auch bei diesen Embryonen im Prinzipie ähnliche Verhältnisse konstatieren wie in späteren Entwicklungsstadien von Vogelembryonen. Bei einem Kaninchenembryo, dessen Linse als ektodermale Verdickung angelegt und dessen Gehörgrube noch weit offen ist, lässt sich (Figur 10) ventralwärts von den beiden Aorten eine — gegenüber den übrigen Wandabschnitten — sehr bedeutende Anhäufung embryonaler Bindegewebszellen nachweisen und gleichzeitig erkennen, dass die Bildung dieser Zellmassen von der Übergangsstelle der dorsalen in die mediale Leibeshöhlenwand ausgeht. So ist in diesen Entwicklungsstadien eine Differenz zwischen der ventralen Wand der Aorta einerseits und ihrer Seiten- und dorsalen Wand andererseits vorhanden.

Diese Verhältnisse lässt auch die Figur 11 bei einem älteren Embryo und von einer caudalwärts gelegenen Körperstelle erkennen. Bei diesem Embryo war bereits ein Gehörbläschen

entwickelt und das Linsenbläschen stand vor seinem Abschlusse. Ventral von der bereits unpaaren Aorta findet sich eine Verdichtung des Zellbelages, herrührend von der mächtigen Proliferation der Zellen an der Übergangsstelle der dorsalen in die mediale Leibeshöhlenwand. Die dorsale Wand der Aorta dagegen sowie ihre beiden Seitenwände sind von einer nur locker angeordneten Reihe embryonaler Bindegewebszellen umgeben.

Mein Material an menschlichen Embryonen reicht nicht aus, um zu entscheiden, ob sich ähnliche Verhältnisse auch bei der Entwicklung des Menschen vorfinden. Doch scheint mir dies sehr wahrscheinlich zu sein.

Diesen eigenartigen Differenzierungsvorgängen der Leibeshöhlenwand vermag ich aus der Literatur nur gewisse Angaben an die Seite zu stellen, welche betreffs der Entwicklung der Zwischenniere bei Amphibien und Selachiern gemacht wurden. Als erste Anlage dieses Organes werden bei den letzteren rundliche, knopf- oder leistenförmige Verdickungen der Splanchnopleura beschrieben¹⁾, welche von der dorsalen Kante der Gekrösewurzel in das zarte Gewebe der Radix mesenterii hineinragen. Sie liegen ventralwärts und dicht unter der Aorta. Die ganze Anlage ist ferner kein einheitliches zusammenhängendes Gebilde, sondern eine grosse Anzahl gesonderter Wucherungen verteilt sich — ganz so wie bei unseren Embryonen — unregelmässig, bald dicht nebeneinander, bald in grösseren Abständen über den Rumpf des Tieres; unentschieden ist, ob die Bildung der einzelnen Vorsprünge an metamer geordneten Punkten beginnt, um dann erst auf die Zwischenstrecken überzugreifen; jedenfalls aber muss diese hypothetische Metamerie, falls sie überhaupt anfangs besteht, bald und restlos schwinden. Die beiderseits medianwärts gerichteten Zellvorsprünge verschmelzen später unter der ventralen Aortenwand zu einer einheitlichen

¹⁾ Betreffs der Literatur verweise ich auf die zusammenfassende Darstellung von H. Poll. Die vergleichende Entwicklungsgeschichte der Nebennierensysteme der Wirbeltiere. Handb. der vergl. und exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. 3, Jena 1906.

Epithelplatte, so dass aus der ursprünglich paarigen eine unpaare Anlage entsteht.

Bis zu diesem Stadium besteht, wie ein Vergleich dieser mit der früher gegebenen Schilderung lehrt, eine auffällige Ähnlichkeit dieser Entwicklungsprozesse. Aber von da ab trennen sich ihre Wege: Die ventral von der Aorta befindlichen Epithelbrücken der Selachier rücken im späteren Verlaufe der Entwicklung in cranio-caudaler Richtung dicht aneinander, bis sie miteinander verschmelzen, und so entsteht an der Gekrösewurzel ein zusammenhängender, fester Zellenstab, die Anlage der Zwischenniere. Unsere Epithelbrücken dagegen verschmelzen nicht in dieser Art miteinander, der Verband der sie zusammensetzenden Elemente löst sich vielmehr und sie liefern nicht die Zwischenniere, sondern beteiligen sich am Aufbaue der Aortenwand und der Radix mesenterii. Es handelt sich also lediglich um eine formale Ähnlichkeit zweier ihrem Ziele nach verschiedenartiger Entwicklungsvorgänge.

Dass aber trotzdem zwischen den geschilderten Verhältnissen bei den Selachiern und bei den Amnioten eine gewisse Beziehung besteht, geht aus dem Vergleiche mit im wesentlichen ganz analogen Entwicklungsvorgängen hervor, die sich bei den Amphibien vorfinden. M. Albrand¹⁾ beschreibt nämlich als Anlage der Zwischenniere bei den Urodelen (und auch Anuren) Wucherungen des Cölomepithels des Leibeshöhlendaches „zu seiten des Mesenterialabganges, medialwärts von einer Linie, die den medialen Umfang der Vorniere, der Urniere und der Keimleiste verbindet“. Diese soliden Epithelknospen erstrecken sich über ein grosses Gebiet des embryonalen Körpers, weisen jedoch keine metamere Anordnung auf, sondern sind regellos über dieses Gebiet verstreut. Später lösen sie sich vom Cölomepithel ab und erfahren nun ein verschiedenes Schicksal: Ein Teil von ihnen wächst zu langen, verzweigten Strängen aus, die sich mit-

¹⁾ M. Albrand, Die Anlage der Zwischenniere bei den Urodelen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 72. 1908. Hier auch weitere Literaturangaben.

einander vereinigen und die Inseln des Interrenalkörpers aus sich hervorgehen lassen; durch die Annäherung der beiderseitigen Knospen in der Mediaebene oder durch die Verlagerung einer einseitigen Insel in die Mitte des Körpers kommt häufig ein Unpaarwerden der Anlage zustande, und zwar hauptsächlich in der Keimleistenzone. Der andere Teil der abgelösten Knospen dagegen beteiligt sich nicht am Aufbaue des Interrenalkörpers, verliert vielmehr seinen interrenalen Charakter und geht in die Bildung des Stützgewebes über.

Es kommen demnach bei den Amphibien nicht nur analoge Entwicklungsprozesse vor, sondern sie nehmen auch, was noch bedeutsamer ist, eine Mittelstellung zwischen den Verhältnissen bei den Selachiern und den Amnioten ein, bilden also eine Brücke zwischen ihnen: Während bei den Selachiern alle Epithelknospen der Leibeshöhlenwand in die Bildung der Zwischeniere eingehen, liefert bei den Amphibien nur ein Teil von ihnen dieses Organ, der Rest geht in die Bildung des Stützgewebes über; bei den Amnioten endlich besitzen sie diese organbildende Funktion überhaupt nicht mehr und liefern nur noch embryonal-bindegewebige Strukturen. Bei allen Wirbeltierklassen aber — so lässt sich wohl allgemein sagen — entstehen solche Epithelknospen an analogen Stellen der Leibeshöhlenwand, bei allen sind sie ohne metamere Anordnung regellos an dieser Wand verstreut und bei allen lösen sie sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung von ihrem Mutterboden ab. Es handelt sich demnach um Entwicklungsvorgänge, welche allen Wirbeltieren gemeinsam also ihrem Wesen nach miteinander verwandt sind, wenn auch ihr Endresultat bei den verschiedenen Klassen ein verschiedenes ist.

Prag, im Dezember 1912.

Figurenerklärung.

Gemeinsame Bezeichnungen in den Figuren:

A = Amnion; Ao = Aorta; D = Darm; E = Entoderm; Lh = Leibeshöhle; M = Myotom; Spl = Somatopleura; Sppl = Splanchnopleura; Ug = Urnierengang; Vc = Vena cardinalis; Z = Zellsprossen der Leibeshöhlenwand.

Fig. 1. Querschnitt durch einen Anas-Embryo von 23 Urwirbeln. Vergrößerung 92fach.

Fig. 2. Teil eines Querschnittes durch einen Anas-Embryo von 25 Urwirbeln. D = Divertikel. Vergrößerung 225fach.

Fig. 3. Teil des Querschnittbildes eines Anas-Embryo von 25 Urwirbeln. Vergrößerung 142fach.

Fig. 4. Teil eines Querschnittes durch den Embryo der vorigen Figur. Vergrößerung 142fach.

Fig. 5. Querschnitt durch einen Anas-Embryo von 25 Urwirbeln. Vergrößerung 92fach.

Fig. 6. Querschnitt durch einen Anas-Embryo von 27 Urwirbeln. Vergrößerung 92fach.

Fig. 7. Teil des Querschnittes durch den Rumpf eines fast 4 Tage alten Anas-Embryo. Vergrößerung 142fach.

Fig. 8. Teil eines anderen Querschnittes durch den Embryo der vorigen Figur. Vergrößerung 142fach.

Fig. 9. Querschnitt durch einen Embryo von *Erinaceus europ.* L. Vergrößerung 90fach. Im Medullarrohr ein kleiner Zellhaufen, wie er an dieser Stelle des Medullarrohres hie und da vorkommt.

Fig. 10. Teil des Querschnittbildes eines Embryo von *Lepus cuniculus*. Vergrößerung 114fach.

Fig. 11. Querschnitts-Abschnitt von einem Kaninchenembryo. P = Pankreas. Vergrößerung 77fach.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.