Aus dem zoologischen Institut in München.

Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen.

I. Über das Schlundspaltengebiet.

Von

Dr. Harry Marcus.

Hierzu Tafel XLVII—L und 12 Textfiguren.

Inhalt.

Einleitung.

I. Spezieller Teil.

1. Anlage der Schlundtaschen.
2. Entwicklung der Kiemen und ihre Rückbildung.
3. Ultimobranchialer Körper.
4. Erste Anlage der Lungen.
5. Thyreoidea.
6. Thymus.

II. Allgemeiner Teil.

1. Systematische Stellung der Gymnophionen. p. 252,
2. Homologie der Kiemen.
3. Thymuszellen und Sexualzellen.

Literaturverzeichnis.

Tafelerklärung.

Das Material, dem diese Arbeit als erste einer Reihe von Studien über Gymnophionen seine Entstehung verdankt, stammt von Brauer. Dieser schenkte es Herrn Prof. R. Hertwig, der es mir zur Bearbeitung anbot, was ich mit Freuden annahm und wofür ich ihm auch hier bestens danken möchte. Herr Prof. Brauer hatte die ausserordentliche Liebenswürdigkeit, mir ausser dem unverarbeiteten Material noch seine sämtlichen Schnittserien, die er von Gymnophionen für seine bekannten Arbeiten angefertigt hatte, zu übersenden. Dadurch konnte das Material sehr geschont werden und ich konnte mir vieles Schneiden ersparen. Für die Erlaubnis zur freien Benutzung seiner Serien möchte ich Herrn Brauer auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank sagen.

Das Material besteht aus zwei Spezies einer und derselben Gattung, nämlich aus *Hypogeophis rostratus* und *H. alternans*. Dieselben unterscheiden sich durch ganz unwesentliche Merkmale.

Boulenger (95) charakterisiert sie folgendermaßen: „*Hypogeophis rostratus*: Tentacle much nearer the nostril than the eye; 105—130 folds.

Hypogeophis alternans: Tentacle not, or but little nearer the nostril than the eye; 175 folds.“

Die letztere Form ist kleiner als die erste, deren längstes bekanntes Exemplar 28 cm misst.

In der Ontogenese verhalten sich diese beiden Arten völlig gleich und sind nur durch die Grösse und in späteren Stadien eventuell durch die Segmentzahl zu unterscheiden. Ich werde daher im Laufe der folgenden Arbeit die beiden Arten bei der Beschreibung nicht scharf trennen, sondern gerade das deutlichste Bild auswählen, unbekümmert um die Spezies.

Über die Gewinnung des Materials, seine Fixierung etc. verweise ich auf Brauers erste Arbeit (97). Die Benennung der Stadien erfolgt nach Brauers Muster: Die Zahlen, mit denen ich die verschiedenen Stadien bezeichne, entsprechen den Nummern der Figuren in Brauers Arbeit: „Über die äusseren Körperformen“ (99).

So wünschenswert es wäre, dass alle Fragen, die sich bei diesem seltenen und so vorzüglichen Material aufwerfen lassen, gleichmässig eingehend untersucht würden, so muss ich doch gestehen, dass sich gewisse Probleme vordrängten und so gewisse Ungleichmässigkeiten in der Bearbeitung entstanden sind. Manches von dem, was ich unberücksichtigt gelassen habe, hoffe ich in einer späteren Studie nachholen zu können, z. B. die weitere Entwicklung des Hyoid und Kieferbogens, die Beteiligung des Mesoderms etc.

Die Probleme, welche ich in dieser ersten Studie behandeln will, sind folgende:

Das erste Problem behandelt die Frage, ob die Kiemen ektodermal oder entodermal seien, ob also Haut- oder Darmatmung existiere.

Ersteres war die allgemeine Auffassung, letzteres wurde von Greil vertreten.

Die zweite Frage, die mich besonders interessierte, galt der Thymus. In einem Vortrage beim Anatomen-Kongress in Würzburg (1907) führte ich die Hauptgedankengänge aus, die hier näher begründet werden sollen.

In der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München demonstrierte ich einen Fall von paariger Thyreoidea-Anlage, der trotz seines atypischen Vorkommens, glaube ich, von weitgehender Bedeutung ist.

Angesichts der zahlreichen zusammenfassenden Arbeiten der letzten Jahre bin ich nicht erschöpfend auf die Literatur eingegangen. Im Verzeichnis stehen also nur die direkt zitierten Arbeiten, doch werde ich in den einzelnen Abschnitten auf die zusammenfassenden Arbeiten verweisen.

Ich beginne mit der

Entwicklung der Schlundtaschen.

Eine Literaturübersicht findet sich bei Peter (01) und Maurer (02).

Von den Gymnophionen speziell ist wenig bekannt. Die Vettern Sarasin geben an, dass sich fünf Schlundtaschen auf die gewohnte Weise anlegen. Ferner gibt Brauer (99) eine vortreffliche Schilderung der Kiemenbogenbildung nach Oberflächenbildern. Ich werde dieselbe hier wiedergeben und durch Schnittbilder vervollständigen. Wegen der Oberflächenbilder muss ich freilich auf die Originalarbeit verweisen. Brauer schildert die Bildung der Hyomandibulartasche folgendermaßen Seite 490:

Wie der innere kleinere Hof, welcher den Embryo umgibt, es anzeigt, erstreckt sich das Mesoderm seitlich der Chorda. Anfangs in Form zweier hinten breiter, nach vorn sich verschmälernder Platten bis in den vorderen Abschnitt des Embryos. Während von der hinteren Grenze des letzteren an, etwas kaudalwärts das Mesoderm in die Ursegmente geteilt wird, bleibt es vorn unsegmentiert. Aber wenn die Sonderung der Hirnabschnitte begonnen hat und der Embryo sich vorn von dem Dotter abzuheben anfängt, tritt auch in diesem Mesoderm eine Anordnung in hintereinander liegenden Abschnitten auf. Der Teil des Urdarms, welcher in den vorderen Abschnitt des Embryos als Divertikel eindringt, der spätere Vorderdarm, beginnt seitliche Aussackungen zu treiben: Anfangs nur eine, die erste Schlundfalte. Indem diese sich in das Mesoderm einkelt und bis zur Epidermis vordringt, wird die Kontinuität des ersteren unterbrochen. Dieser Vorgang, mit dem zugleich eine Vermehrung des Mesoderms eintritt, tritt äusserlich in der

Weise hervor, dass seitlich am Kopfteil die vorderste Partie des Mesoderms wulstartig erhoben wird und durch eine Einsenkung von der übrigen Mesodermmasse getrennt wird. Dieser Wulst bezeichnet die Anlage des Mandibularbogens, die Einsenkung entspricht der Stelle, wo die erste Aus-sackung des Vorderdarms die Epidermis berührt.“

Fig. 1 zeigt ein Querschnittbild dieses Stadiums. Es ist ein Embryo von vier abgeschnürten Urwirbeln, dessen Neuralrohr noch weit offen steht. Die Mesodermsschicht ist noch sehr wenig mächtig, sodass nur eine geringe Ausbuchtung des Entoderms genügt, um das äussere Blatt zu berühren. Freilich sehen wir auch eine leichte Einbuchtung des Ektoderms, sodass dieses nicht ganz passiv bei der Schlundtaschenbildung erscheint. Ein ähnliches Verhalten finden wir bei einem etwas älteren Embryo, dessen Neuralrohr fast geschlossen ist (Fig. 2) und ebenfalls bei schon geschlossenem Neuralrohr (Fig. 3). Das Mesoderm ist etwas, aber unwesentlich, vermehrt. Der Embryo, von dem Fig. 3 stammt, hat auch nur vier bis fünf Segmente. Dies zeigt, dass die Entwicklung der einzelnen Teile nicht völlig gleichmässig erfolgt, dass die Urwirbelzahl kein absolutes Kriterium für das Alter ist, was ja schon oft hervorgehoben worden ist. Ich fahre fort, Brauers Schilderung zu zitieren:

„Bald nachher wiederholt sich derselbe Vorgang und es bildet sich eine zweite Einsenkung im Mesoderm, die von der ersten durch einen zweiten Wulst, die Anlage des Hyoidbogens getrennt ist. Anfangs liegen diese Bogenanlagen ziemlich flach dem Dotter auf, dann aber erheben sie sich teils durch eigene Verdickung, teils durch Erhebung des Embryos über den Dotter und kommen so allmählich mehr und mehr in eine schräge Lage zum Kopfteil.

Und zwar ist der Winkel, den der Hyoidbogen mit der Längsachse des Embryos kranialwärts bildet, spitzer als der des Mandibularbogens und daher ist es möglich, auf einem Querschnitt ausser der ersten der Mandibulartaschen auch die Hyoidfalte zu treffen, wie es Fig. 4 zeigt. Es ist dies von einem Embryo vom Stadium 7 mit 16 Segmenten. Die ursprünglich so minimale Berührungsfläche der beiden Blätter bei der ersten Schlundtasche ist sehr vergrössert; wir sehen wie das jetzt stark gebuchtete Entoderm breit dem gestreckten Ektoderm anliegt. Die seitliche kleinere Falte im Entoderm ist die Hyoidtasche, die weiter kaudal verfolgt bis an das Ektoderm gelangt (Fig. 5). In den zwischen Fig. 4 und 5 liegenden Schnitten hat sich die entodermale Mandibularfalte vom Ektoderm losgelöst und die beiden Mesoderm-

abschnittete sich vereinigt. In dem seitlichen Mesoderm haben sich die Zellen epithelial angeordnet und umschliessen eine weite Höhle: das Schlundbogencoelom.

Nun erfolgen tiefgreifende Lageveränderungen durch die Anlage und Ausbildung des Pericardialraumes und des Herzens.

„Die den Bogenanlagen seitlich anliegenden Teile des inneren Hofes, welche zuerst wie jene (Schlundbogen) flach auf dem Dotter ausgebreitet waren, beginnen sich ebenfalls vom Dotter abzulösen, aufzurichten, medianwärts einzukrümmen und zu einer Bildung sich zu vereinigen. Sie erscheint dann als eine bruchsackartige, zentrale Vortreibung des Embryos. Durch ihre Entwicklung sind auch die Visceralbogen vom Dotter getrennt und weiter aus der schrägen Lage in eine fast vertikale zum Embryo übergeführt, sodass, von oben gesehen, sie nur als zwei seitliche Wulste noch erscheinen und ihre weitere Entwicklung nur in Profilsichten verfolgt werden kann. Was die Form der beiden Bogenanlagen betrifft, so macht auch sie manche Veränderung durch. Die Anlage des Mandibularbogens erscheint von Anfang an breiter als diejenige des Hyoidbogens. Beide sind medianwärts am stärksten verdickt und am schärfsten umschrieben, seitlich verschwinden sie anfangs in das übrige Mesoderm; erst allmählich bildet sich für beide eine schärfere Form aus, besonders nachdem am Hinterrand des Mandibularbogens die Anlage der hinteren Portion des Trigeminusganglions und am Hyoidbogen diejenige des Gehörorgans sich ausgebildet; sie erscheinen dann als ziemlich plumpe, fast gleich breite Wulste. Auch ihre Stellung ändert sich im Laufe der Entwicklung. Auf den frühesten sind sie fast parallel schräg von hinten nach vorn gestellt, dann bemerkt man, dass allmählich die Anlage des Mandibularbogens in die entgegengesetzte, von vorn nach hinten zeigende Stellung übergeht, sodass bald die beiden Bogen gegeneinander mit ihren zentralen Enden konvergieren. Später verlagert sich aber auch der Hyoidbogen etwas und zwar in ähnlicher Weise wie das erste, und dadurch kommen beide wieder einander fast parallel zu liegen.“ (Brauer S. 492.)

Aus den Oberflächenbildern geht also hervor, dass die beiden ersten Visceralbogen zweierlei Bewegungen ausführen; erstens medianwärts durch die Erhebung des Embryos, zweitens von vorn nach hinten. Diese letztere Verlagerung können wir auf das Wachstum des Embryos nach vorne zurückführen, während die distalen Enden der Bogen auf dem Dotter fixiert sind. Falls diese unsere Annahme richtig ist, müssen wir, glaube ich, notwendigerweise eine dritte Bewegung der Bogen postulieren, nämlich eine Rotation um ihre Längsachse. Der Stamm des Embryos ist nach vorn und oben vom Dotter verschoben. Stamm und Dotter sind die im ganzen stabilen Elemente, während die sie verbindenden Bogen als die leicht modifizierbaren Gebilde erscheinen, an denen die Bewegung ihre Spuren hinterlassen

wird. Da die Bogen auf beiden Seiten, distal auf dem Dotter, wenigstens anfangs, fixiert sind, muss bei der Vorwärts- und Aufwärtsbewegung des Stammes auf dem passiven Dotter eine Rotation der Schlundbogen eintreten. Es fragt sich nun, nach welcher Richtung diese Rotation verläuft; findet eine Pronation oder eine Supination statt, wenn ich den Schlundbogen mit einer Extremität in Analogie setze und die für letztere gebräuchlichen Termini verwende? Leider ist diese Frage mit Bestimmtheit nicht zu entscheiden, da noch kein Nerv differenziert ist, an dessen gewundenem Verlauf man einen Rückschluss hätte machen können. Es bleibt daher nur der unsicherere Verlauf der Gefässe zur Beurteilung dieser wichtigen Frage. Und da will ich vorgehend auf Figg. 6 und 7 verweisen; wir sehen in Fig. 6 (Embryo-Stadium 12; 29 Segmente) das Gefäss im Mandibularbogen seitlich oben, während es in Fig. 7 (44 Segmente) in der Mitte oben verläuft. Beide Schnitte gehen durch die Mitte der Gehöranlage. Wir sind hier, glaube ich, berechtigt, eine Supination des Bogens anzunehmen, weniger auf den Gefässverlauf als auf die übrigen Verhältnisse gestützt. Denn bei Verkürzung des Verbindungsstranges zwischen den beiden Bogen, wie es die beiden Figuren zeigen, erfolgt ausser der Annäherung eine Drehung um die Längsachse des Mandibularbogens.

Aus der schrägen seitlichen Stellung gelangt er in die ventrale horizontale. Die gleichen Prozesse finden wir beim Hyoidbogen.

Eine Drehung um die Längsachse ist für die Schlundbogen schon beschrieben worden, besonders von Dohrn für *Petromyzon* und *Selachier*. Bei letzteren tritt es äusserst deutlich zutage, wie ich mich selbst habe überzeugen können. Die ersten Kiemenknospen entstehen nämlich am unteren Rand der Bogen und treten im Lauf der Entwicklung mehr nach aussen. Hier besteht also eine äussere Marke und man kann mit Bestimmtheit behaupten, dass eine Pronationsbewegung stattgefunden hat. Diese Rotation verläuft in entgegengesetzter Richtung wie die oben für *Gymnophionen* geschilderte. Das wesentliche ist, dass überhaupt eine Rotation stattfindet. Die Pronationsbewegung bei den *Selachiern* tritt ja nach der Kiemenbildung auf (ist also garnicht mit der von mir bei *Hypogeophis* beschriebenen Supination vergleichbar) und es ist mir sehr wahrscheinlich, dass ihr eine

Supination der Bogen vorhergeht, da diese bei Selachiern ebenfalls ganz ähnliche Lageveränderungen durchmachen wie die beiden ersten Bogen der Gymnophionen.

Es wäre sicher möglich, durch experimentelle Eingriffe auch bei Amphibien nachzuweisen, ob eine Drehung stattfindet. — Auf diese Frage werde ich später zurückkommen und möchte hier in der Schilderung der Schlundtaschenanlage weiter fortfahren.

Nachdem die beiden ersten Schlundtaschen gebildet sind, tritt eine Pause in der Schlundtaschenbildung ein. In Fig. 8 ist die erste Schlundtasche, in Fig. 9 die zweite eines Embryos mit 19 Segmenten dargestellt; erstere ist schon im Bereich des geschlossenen Darms, letztere nicht. Der Embryo erhebt sich von der Unterlage und der Darm schliesst sich in craniocaudaler Richtung. Die Schlundtaschen sind bei diesem Prozess völlig unbeteiligt, ein Beweis, dass sie durch lokale stärkere Zellteilung (Peter), nicht durch eine Faltenbildung (His) zustande gekommen sind. Das Entoderm zeigt sich kaudal noch weit offen und hat demgemäss einen langgestreckten geraden Verlauf: cranialwärts gelangen wir an eine Stelle, die sich deutlich absetzt. Es kommt zu einer Knickung des Entoderms (Fig. 9), wobei der Winkel zwischen den Entodermschenkeln immer spitzer wird. Wenn diese Abknickung erfolgt ist, kann durch einseitiges Wachstum des auf dem Dotter liegenden Entoderms der mittlere schon gewölbte Darmabschnitt zum geschlossenen Darmrohr werden. Dafür spricht auch, dass man häufig Mitosen im Dotterentoderm findet. Dieser Prozess der Faltung und Abschnürung des Darmes könnte auch das ursächliche Moment für die Erhebung des Embryos sein. Denn gerade, dass die Schlundtaschen garnicht von diesem Faltungsprozess beeinflusst werden, spricht für eine gewisse Starre innerhalb des Zellverbandes des Entoderms, dessen Zellen auch wie in einem Gewölbe gelagert sind. Die Seitenplatten und das Ektoderm scheinen mir viel weniger starre Verbände zu sein, die sich den Formen des Entoderms anschmiegen.

„Erst nachdem die Gehörgruben sich fast geschlossen haben, beginnen neue Darmfalten sich zu bilden und damit neue Bogen, die eigentlichen Kiemenbogen, sich anzulegen. Während die Anlage der beiden ersten ziemlich langsam erfolgte, treten die Kiemenbogen rasch nacheinander auf; der Embryo der Fig. 13a zeigt den ersten, der in Fig. 14 dargestellte den zweiten, weiter nach einer kleinen Pause tritt der dritte und allerdings im

Oberflächenbild wenig scharf abgesetzt auch der vierte hervor. Die Gestalt der vier Bogen ist die gleiche, schlank, zylindrisch, mit ihren ventralen Enden nähern sie sich einander, sie sind im Vergleich mit den ersten beiden Bogen etwas tiefer gelagert und hinten durch eine bogenförmig von der Gehörgegend zum Perikardialsack herabziehende Leiste begrenzt, welche auf älteren Stadien wieder verschwindet. Die weitere Umbildung der Kiemenbogen ist äusserlich wenig zu verfolgen, man sieht nur, dass sie zentralwärts sich einkrümmen und einander entgegenwachsen.“

Wie wir sehen, hat Brauer im Gegensatz zu Sarasin, die nur fünf Schlundtaschen angeben, sechs gesehen. Die dritte Schlundtasche fand ich zuerst bei einem Embryo vom Stadium 12

mit 29 Segmenten angelegt. Fig. 6 zeigt die erste, Fig. 10 die Hyoid-, Fig. 11 die dritte Schlundtasche von diesem Embryo. Letztere wird also erst nach Schluss des Darmes angelegt. Die Anlage der vierten Schlundtasche sehen wir auf dem Horizontalschnitt, Textfigur A, Stadium 18. Auch sehen wir hier sehr deutlich eine ektodermale Tasche. In Textfigur B, Stadium 25, hat die fünfte Tasche das Ektoderm erreicht, während wir die erste Anlage der sechsten erblicken. Auch bei dieser Tasche verhält sich das Ektoderm nicht ganz passiv, wie wir aus Textfigur C, Stadium 30, ersehen.

Diese sechste Tasche bricht eben noch durch. Es wird zwar keine klaffende Spalte sichtbar, aber die Zellen sind in den Epithelverband des Kiemenbogens eingetreten, sodass die Trennung offenbar, wenn auch nur auf kurze Zeit, stattfindet (Fig. 17, Stadium 39). Auf der Figur 16 sehen wir endlich noch die siebente Schlundtasche nur auf der einen Seite angelegt, da es kein ganz exakter Horizontalschnitt ist. Diese entodermale Tasche kommt nicht mehr in Berührung mit dem Ektoderm, sondern bildet sich um zum ultimobranchialen Körper, dessen Entwicklung wir später verfolgen werden. Dass es in der Tat

Fig. D.

eine Schlundspalte ist, kann kein Zweifel sein, denn sie kommt konstant vor und zeigt die gleichen Eigenschaften wie die übrigen Taschen.

Ein Durchbruch der Schlundtaschen erfolgt bei den ersten sechs. Ein Spritzloch ist also geraume Zeit geöffnet, wie Brauer schon hervorgehoben hat. Bei der sechsten Tasche tritt eine sehr enge Vereinigung der beiden Blätter statt, die Epithelien des Ektoderms gehen in die des Entoderms in zwei Reihen über, und wenn man auch einen deutlichen Spalt nicht beobachten kann, muss ich doch auf Grund eines Präparates vom Stadium 39, das auf Fig. 17 dargestellt ist, annehmen, dass sie vorübergehend doch zum Durchbruch kommt.

Das Spritzloch bricht ungefähr während der Stadien 24—35 durch. Es finden mancherlei Schwankungen hierbei statt. Die Öffnung ist im dorsalen Teil der Mandibulartasche (Textfig. D, Stadium 25).

Bemerkenswert für die Gymnophionen und charakteristisch für ihr primitives Verhalten ist also erstens die Bildung eines Spritzloches und zweitens die Zahl der Schlundtaschen, die sieben beträgt, während bisher nur fünf bis sechs bei ihnen, sowie den übrigen Amphibien beschrieben wurden.

Die Gefäße des Kopfes wird Herr Prof. Tandler (Wien) bearbeiten; ich beschränke mich hier daher nur auf das für die Kiemen notwendigste.

Besonders interessant und wichtig ist die Tatsache, dass ein deutlicher zweiter Aortenbogen in den Hyoidbogen zieht.

Fig. E.

In Fig. 12, Stadium 17, sieht man die drei ersten Aortenbogen kaudal von der zentralen Mesodermmasse verlaufen. Die vierten Schlundtaschen sind noch nicht in Berührung gekommen. Auch hier sehen wir eine deutliche ektodermale Tasche.

Textfig. E ist durch graphische Rekonstruktion aus acht Horizontalschnitten eines älteren Embryos, Stadium 23, gewonnen. Hier sehen wir vier Aortenbogen ausgebildet. Die Hyoidarterie ist freilich schwächer als die übrigen Aortenbogen, aber doch deutlich nachweisbar. Der fünfte Kiemenbogen ist noch nicht gebildet. Auf Fig. 17 sehen wir den vierten, fünften und sechsten Aortenbogen. Durch die Schnittführung ist die zweite und dritte Kieme

abgetrennt. Es werden also sechs Aortenbogen angelegt, ein Verhalten, das wiederum die primitive Stellung der Gymnophionen bezeugt. Bei den übrigen Amphibien soll der zweite Bogen nach Maurers Angaben fehlen. Dagegen wird von Marshall und Bles behauptet, dass er zwar angelegt, aber sehr bald wieder rudimentär wird. Die Anlage dieses zweiten Aortenbogens ist auch für die Frage nach der Abstammung der Columella von Wichtigkeit.

Der Stapes wird von einer Arterie durchbohrt. Gelingt es, dieselbe auf diesen zweiten Bogen zurückzuführen, so ist damit endgültig bewiesen, dass die Columella vom Hyoidbogen ihren Ursprung nimmt. Doch gelange ich hier auf Fragen, die ausserhalb des Rahmens meiner Arbeit liegen, und die dem Arbeitsgebiete des Herrn Tandler angehören. Ich beschränke mich daher auf diese etwas aphoristischen Mitteilungen über die Gefässe.

Auf das Mesoderm der Visceralbogen kann in diesem Zusammenhang noch nicht eingegangen werden.

Die Entwicklung der Kiemen.

Bis vor wenigen Jahren herrschte eine fast einheitliche Auffassung in bezug der Kiemen: Die inneren Kiemen der Batrachier wurden früher den Fischkiemen homologisiert, doch ist diese Auffassung wohl fast allgemein nach den Untersuchungen von Maurer aufgegeben worden, der ihre Abstammung von der Hautkieme darlegte. Im Gegensatz zu den „inneren“ entodermalen Kiemen der Fische standen die „äusseren“ der Amphibien als ektodermale Bildungen (Rathke). Und zwar sollten diese Hautkiemen der Amphibien einen neuen Erwerb darstellen; sie sollten in gar keinem Zusammenhang mit den Darmkiemen der Fische stehen. Am schärfsten vertrat wohl Gegenbaur und Goette diese Auffassung. Nun ist es ja von vornherein unwahrscheinlich, dass die Fischkieme völlig zurückgebildet werden sollte, um einer neuen völlig analogen Bildung Platz zu machen. Und dieser angenommene Dualismus der Kiemen wurde noch unwahrscheinlicher als man Übergangsformen fand bei den Dipnoern. Die akzessorische Aussenkieme wurde nun der Amphibienkieme homologisiert, während die innere Kieme einer entodermalen Fischkieme gleich gesetzt wurde (Clemens und Wiedersheim). Die Gegensätze waren auf ein Tier vereinigt, die Kluft zwischen Darmatmung der Fische und Hautatmung der Amphibien blieb bestehen. Diese zu überbrücken, gibt es zwei Möglichkeiten, die auch beide vertreten wurden: Goette hält die Kieme der Gnathostomen für eine ektodermale Bildung; Greil die Amphibienkieme für entodermal.

Somit war die Homologie in der Anamnierreihe hergestellt, vollständig von Greil, der überall entodermale Kiemen beschrieb, unvollständig von Goette (1875, 1901). Denn dass Amphioxus

und Cyclostome Darmkiemen besitzen, steht fest. Bei Selachiern sollte nur die Spritzlochkieme der der Cyclostomen homolog sein, während Goette für die übrigen eine ektodermale Abkunft beschrieb. Bei Ganoiden und Teleostiern sind nach Goette die Kiemen ebenfalls sämtlich Hautkiemen. Die Befunde Goettes bei Knochenfischen wurden von Moroff (02) bestätigt. Letzterer wandte sich jedoch gegen die Auffassung Goettes in bezug der Spritzlochkieme der Selachier, für deren ektodermale Abstammung er in einer zweiten Arbeit eintrat (Moroff [04]). Greil (06) pflichtet Moroff bei, dass bei Selachiern das Epithel der Spritzlochkieme dieselbe Herkunft haben muss, wie das der übrigen Kiemen; für ihn ist es aber ausser Zweifel, dass alle Selachierkiemen Darmkiemen sind (pag. 268). Wie kann Greil jedoch die entodermale Natur der Amphibienkieme vertreten, da diese sich nach aussen hin anlegt, während die „Verschlussmembran“ der Schlundtaschen noch erhalten ist? Greil behauptet, dass die Entodermzellen von den Seiten her sich „an der Innenseite des Ektoderms vorschieben, wobei sie dessen Innenschicht verdrängen. Die Entodermzellen kommen so unmittelbar unter die Deckschicht des Ektoderms zu liegen“. Wenn jetzt also der äussere Teil des Kiemenbogens die Kiemen bildet, sind es Darmkiemen, denn die ektodermale Deckschicht ist sehr dünn und kommt daher nicht in Betracht, die ektodermale Sinneschicht ist verdrängt, die eigentlichen Kiemenbildner sind die vorgeschobenen Entodermzellen.

Die gleiche Auffassung vertritt Greil für die Teleostier, sowie für Ceratodus.

Ehe wir unsere Befunde mitteilen und zu dieser Streitfrage Stellung nehmen, müssen wir erörtern, ob diese Gegensätze auch tatsächlich so schroff existieren. Dass die Frage, ob Haut-, ob Darmatmung vorliegt, von fundamentaler Bedeutung ist, darüber kann kein Zweifel sein. Es handelt sich vielmehr um die Frage, ob die Zellen der beiden Keimblätter nicht völlig gleichwertig sind, wenn sie zum einheitlichen Epithel eines Kiemenbogens vereinigt sind? Oder anders ausgedrückt: Besitzen die Epithelzellen eines Kiemenbogens nicht gleichmässig die Fähigkeit zu Kiemen auszuwachsen, oder ist diese „prospektive Potenz“ nur den Zellen ektodermaler oder entodermaler Provenienz eigen?

Diese Fragen kann man aufwerfen; ihre Beantwortung wird

je nach der allgemeinen Auffassung jedes Einzelnen verschieden sein. Eine positive Entscheidung ist heute nicht möglich.

Wir können nur konstatieren, dass wir keine Unterschiede in den einzelnen Epithelzellen nach ihrer Abstammung wahrnehmen können.

Ferner wissen wir durch experimentelle Eingriffe, dass die Zellen viele Möglichkeiten in sich tragen; ich erinnere nur an die Linsenregeneration von der Iris aus.

In der Tat findet bei der Kiemenbildung eine so pedantische Trennung in die Keimblätter nicht statt. So z. B. schreibt Clemens: „Was die Herkunft dieser sogenannten äusseren Kiemen anbelangt (bei Selachiern), so ist es ja von vornherein zweifellos, dass sie dieselbe ist, wie die der inneren Kiemen. Diese letzteren nun werden allgemein für rein entodermale Bildungen gehalten — nicht ganz mit Recht, wie ich sehe. Aus Präparaten geht zweifellos hervor, dass auch das Ektoderm zum Epithel der periphersten Partien der Kiemenregion einen Beitrag liefert.“ (pag. 59). Ebenso müssen bei der Amphibienkieme auch nach Greils Auffassung einige Ektodermzellen beteiligt sein.

Um einen Einblick in die tatsächlichen Befunde zu gewinnen, habe ich einige Horizontalserien durch Selachierembryonen in Kiemenbildung gemacht und ich muss gestehen, dass ich bei den ersten Anfängen mir nicht getraue mit Bestimmtheit zu sagen, die Anlage sei ektodermal oder entodermal, so sehr befindet sie sich an der Grenze. Späterhin findet eine Pronationsbewegung des Bogens statt und dann entstehen Bilder, die sehr für die Anschauung Goettes und Moroffs sprechen.

So extrem und fundamental auch die Gegensätze Haut- und Darmatmung sind, so kann doch die Frage aufgeworfen werden, ob nicht die eine aus der anderen sich entwickelt haben kann. Denn die alte Auffassung, dass die Kiemen der Fische zugrunde gehen und die Amphibien ihre Kiemen neu erwerben, ist nach den Arbeiten von Goettje und Moroff und Greil zum mindesten unwahrscheinlich. Ehe ich zu dieser Frage Stellung nehme, will ich über meine Befunde berichten. Die äusseren Kiemen bei Gymnophionen wurden von Sarasin zuerst beobachtet.

Eine eingehende Schilderung der äusseren Form gibt Brauer, den ich wiederum zitiere. Bei *Ichtyophis* sind die Kiemen stärker entwickelt als bei *Hypogeophis*. Drei Paar Kiemen kommen zur

Ausbildung. „Die ersten zwei Kiemen erscheinen kurz nacheinander (Fig. 20), die dritte dagegen viel später (Fig. 34). Der Angabe der beiden Forscher (Sarasin), dass die Kiemen als direkte Verlängerung des Bogens anzusehen sind, kann ich nicht beistimmen. Wie die Figg. 20, 22 zeigen, entstehen sie als knopfförmige Wucherungen seitlich auf den Bogen. Die erste Kieme ist entsprechend der früheren Anlage etwas stärker als die zweite (Figg. 22—26), indessen nur auf den ersten Stadien, später holt infolge rascheren Wachstums die zweite die erste nicht nur ein (Figg. 27—30), sondern es tritt sogar das umgekehrte Verhältnis in bezug auf die Länge ein: die zweite wird die längste, die erste ist etwas kürzer. Als die grösste Länge habe ich gefunden, bei einem 4 cm langen Embryo für die zweite 7 mm und für die erste 5 mm. Die dritte Kieme entsteht, wie schon erwähnt wurde, sehr viel später. Meist ist sie von den beiden ersten bedeckt, so dass man diese erst entfernen muss, um sie zu erkennen. Sie entsteht auch als kleiner Auswuchs am dritten Kiemenbogen. Sie macht von Anfang an einen rudimentären Eindruck, sie erfährt nur eine sehr geringe Weiterentwicklung und selbst im Stadium der grössten Entwicklung fällt sie im Gesamtbild wenig auf. In bezug auf die Ausbildung der Form ist folgendes zu bemerken. Bei ihrer Anlage sind es kleine, knopfförmige Anschwellungen, die zweite Kieme scheint durch eine Furche in zwei geteilt, so dass man bei flüchtiger Betrachtung zu der Ansicht kommen kann, dass auch die dritte Kieme schon angelegt sei; die Furche schneidet indessen nur wenig tief ein und verstreicht früh wieder und die Oberfläche erscheint dann glatt wie die erstere.“

Der Knoten, der die erste Entwicklungsstufe einer Kieme darstellt, kommt zur Anlage ehe die Schlundspalten durchgebrochen sind. Wir wollen nun untersuchen, aus was für Zellen dieses äussere Kiemenbogenepithel gebildet wird: sind es die ursprünglichen Ektodermzellen oder sind diese von vorgeschobenen Entodermzellen verdrängt?

Zuvor muss ich einige Bemerkungen über die Formelemente machen. Die Zellen und Kerne bei *Hypogeophis* sind sehr gross. Sie sind mit Dottermaterial beladen, aber nicht in dem Maße wie bei den Anuren. Bei meinem Objekt sind die Zellgrenzen scharf sichtbar und die Zellverbände sehr klar und deutlich.

Dagegen hat Greil seine Beobachtungen an einem Material angestellt, bei dem der Darm übermässig mit Dotterpartikeln beladen ist. Nur durch Anwendung elektiver Färbungen (z. B. Parakarmin-Bleu de Lyon) bestimmte er die Grenze zwischen den entodermalen und ektodermalen Zellschichten. Greil gelangt zu seiner Auffassung von der entodermalen Natur der Amphibienkieme auf Grund folgender Beobachtungen: Er findet ursprünglich ein Stadium, bei dem der Dotter gleichmässig in beiden Keimblättern verteilt ist; in einem älteren Stadium weist das Ektoderm weniger Dotterkörner auf. Schliesslich finden sich am äusseren Kiemenbogenepithel wieder stark dotterhaltige Zellen. Greil schliesst daraus, dass die ursprünglichen ektodermalen Zellen von den dotterreichen Darmzellen verdrängt seien. Als Stütze für seine Auffassung führt er noch einige Teilungsfiguren und die Pigmentverteilung an. Ich kann ihm hierin nicht folgen. An seinen tatsächlichen Befunden kann kein Zweifel herrschen; diese zu deuten, will ich später versuchen¹⁾ (siehe Seite 718).

Ich habe die entscheidenden Stadien der Kiemenentwicklung bei *Rana esculenta* gerade zur Kontrolle dieser Streitfrage in Horizontalserien zerlegt und muss gestehen, dass ich dort dasselbe fand wie bei *Hypogeophis*, freilich war es dort viel undeutlicher.

In dieser Frage muss das Hauptgewicht auf die Zellverbände gelegt werden, denn der Dottergehalt kann ebensogut durch physiologische Vorgänge innerhalb der Zelle modifiziert werden. Wir können aber mit absoluter Sicherheit eine Zelle als entodermale ansprechen, wenn sie noch deutlich im Entodermverband sich befindet; dagegen ist es nur eine Wahrscheinlichkeitsannahme, aus dem Dottergehalt auf die Zugehörigkeit zum Darm zu schliessen.

Bei dieser Frage kommen ausschliesslich Horizontalschnitte in Betracht und ich beginne mit einem sehr jungen Embryo von *Hypogeophis rostratus*. Wir sehen in Fig. 27 drei Schlundtaschen auf jeder Seite getroffen. Sowohl an der ersten wie auch der dritten Schlundtasche ist eine scharfe Trennung der beiden Blätter

¹⁾ Herr Kollege Greil und ich haben uns gegenseitig unsere Präparate gezeigt; dabei äusserten wir beide die Ansicht, dass die tatsächlichen Befunde bei der Entwicklung der Kiemen die gleichen wären sowohl bei *Ceratodus* wie bei sämtlichen Amphibien. Über die Deutung dieser überall im Prinzip gleichen Tatsachen konnten wir uns freilich nicht einigen.

möglich, dagegen bei der zweiten Schlundtasche gehen die Zellen des Entoderms in die des Ektoderms über. Dies Verhältnis bleibt bis unmittelbar vor der Kiemenbildung und dem Durchbruch der Spalten bestehen. Auf Fig. 18 ist der vierte und fünfte Kiemenbogen von einem Embryo des Stadium 22 dargestellt. Sämtliche Kerne sind mittels der Camera lucida bei starker Vergrösserung eingetragen. Der dritte Bogen, der deutlich schon die Kiemenanlage zeigt, ist nicht mitgezeichnet, da es hier ausschliesslich auf den vierten Bogen ankommt. Dieser zeigt nun ein für die uns hier beschäftigende Frage entscheidendes Verhalten, wie ich glaube. Denn kranialwärts gehen die Zellen des Entoderms in die des Ektoderms ohne jede Grenze über, während an der kaudalen Seite die Entodermzellen noch absolut scharf dem Verbande des Darmes angehören. Ich muss hervorheben, dass die Zeichnung die Wirklichkeit nicht übertreibt, sondern dass die Trennung von Ektoderm und Entoderm absolut sicher erfolgen kann. Die Entwicklung erfolgt bekanntlich in kraniokaudaler Richtung; wir sehen aber auf der oralen Seite des Kiemenbogens ein der kaudalen folgendes, älteres Stadium.

Und zwar muss die Weiterentwicklung der kaudalen Seite so erfolgen, dass der entodermale Verband aufgelöst wird und die Zellen mit den Ektodermzellen in innige Beziehung treten, wie dies schon auf der kranialen Seite des Bogens der Fall ist. Ich glaube, diese Annahme ist zwingend. Dann aber muss das äussere Epithel des Kiemenbogens ektodermal sein, denn die Annahme, dass von der kranialen Seite das Entoderm einseitig vorwächst und das Ektoderm verdrängt, ist wohl ausgeschlossen.

Bei unvoreingenommener Würdigung der Tatsachen muss notwendigerweise bei unserem Objekt das äussere Epithel, wo die Kiemen sich bilden, als ektodermal angesprochen werden. Das Verhalten, wie es Fig. 18 zeigt, wiederholt sich regelmässig bei jedem Kiemenbogen und bei jedem Individuum (Fig. 27). In dem unmittelbar darauf folgenden Stadium kommt es zur Kiemenbildung und dem Durchbruch der Schlundspalten. Diesen letzteren Vorgang wollen wir nun beschreiben.

Bei der Verschmelzung der beiden Blätter kommen viele kleine Varianten vor, je nachdem das Entoderm sich zum Ektoderm lagert. Manchmal finden wir statt der geraden breiten Vereinigung,

dass das Darmepithel schief nach der einen oder der anderen Seite sich vordrängt. Das Ektoderm füllt dann die Lücken ein. So kommt es auch vor, dass es seitlich an dem Entoderm etwas herabreicht und so das Oval an der Innenseite des Kiemenbogenepithels zur Vollendung bringt.

Bis zum Durchbruch verlaufen dann zwei Prozesse nebeneinander. Einmal löst sich der Keimschichtenverband; die Zellen des Ektoderms und Entoderms sind dann nur durch die gewöhnlichen Zellgrenzen getrennt und beeinflussen sich gegenseitig, da sie nun gemeinsam eine Einheit darstellen; und zweitens ordnen sich die Zellen an der Durchbruchsstelle, parallel zu dieser mit ihrer Längsachse sich richtend, an (Fig. 29).

Manchmal, glaube ich, war der erste Prozess noch nicht vollendet, als der zweite einsetzte. In Fig. 29 glaube ich noch die Zellen ihrem ursprünglichen Verband zuordnen zu können, während die Stelle, wo der Durchbruch erfolgen wird, schon sehr deutlich ist. Doch gebe ich gerne zu, dass hier ein subjektives Moment mit hineinspielt und dass ich vielleicht nur bei der Lagerung der Zellen eine Trennungslinie für die Keimblätter herauskonstruiert habe, die kurz vorher, es ist dasselbe Stadium 18, noch mit aller Bestimmtheit zu erkennen ist (Fig. 28). Von diesem eben geschilderten Haupttypus kommen, wie schon oben erwähnt, kleine Abweichungen vor. Das Entoderm spaltet sich vorher und ragt dann wie zwei Keile in das Ektoderm (Fig. 12). Oder der Zwickel, der das Oval des Bogens beschliesst, ist vom Entoderm gebildet. Diesen Befund verwertet Greil bei seiner Unterwachsungshypothese. Meiner Ansicht ist es nur eine der vielen Varianten, wie zwei Gruppen von Zellen sich bei ihrer Verschmelzung zu einem Verband lagern können.

Was den Durchbruch bei der Spaltenbildung betrifft, so ist mir der Vorgang mechanisch völlig unerklärlich. Dass ein grober mechanischer Zug das Kausalmoment abgeben soll, ist, wie Peter schon angibt, ausgeschlossen. — Ebenso wenig wird eine ektodermale Lamelle wie ein Keil eingetrieben bei meinem Objekt. Bei *Ceratodus* und Anuren soll dieser nach Greil die Trennung bewirken. „Die Schlundtasche wird durch eine keilförmig eindringende Ektodermfalte gewissermassen entzweitgeteilt“ (pag. 468 [05]). Das mechanische Moment ist mir durch diese Komplikation ebenso wenig verständlich. Ich glaube, wir

haben einen bis jetzt unerklärlichen Vorgang vor uns, wie wir ihn häufig finden. Als Analogie möchte ich z. B. die Mesenchymzellen von Seeigeleiern anführen, die sich in bestimmte Gruppen anordnen und das Kalkskelett bilden. Auch hier können wir nicht einmal eine Vermutung, wie dies mechanisch geschieht, ausfindig machen. Ich halte es für richtiger, unsere Unkenntnis zu erklären und dadurch die Probleme zu präzisieren, als mit Schweigen darüber hinwegzugehen.

Nachdem wir nun eine Beteiligung des Entoderms im Sinne Greils in der äusseren Kiemenbogenwand ausschliessen konnten, wollen wir das Heranwachsen der Kieme betrachten.

Wie wir schon oben sahen, schildert Brauer das erste Auftreten der Kieme als eine knopfförmige Anschwellung, die durch eine Furchung geteilt ist.

Wir sehen nun beim Horizontalschnitt, dass diese Furchung dadurch entsteht, dass zuerst zwei Knötchen kranial und kaudal am Bogen sich bilden. Es findet also nicht einfach eine Vorwölbung statt, die weiter zur Kieme auswächst, sondern es entwickeln sich primär paarige Ausbuchtungen seitlich am Kiemenbogen (Fig. 19), aus denen erst sekundär eine stabförmige Kieme (Fig. 22) herauswächst. Ob dann die Kuppe der späteren Kieme nur einer dieser primären Anlagen entspricht, wie es Figg. 21 und 22 wahrscheinlich machen, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden. Diese Frage ist auch nicht weiter von Belang. Dagegen erscheint mir diese doppelte primäre Kiemenanlage von Wichtigkeit zu sein.

Greil hat (pag. 267, 06) ein Schema gegeben, in dem er die phylogenetische Umwandlung der Kiemen demonstrieren will. Er zeigt, wie das Kiemenseptum allmählich unterdrückt wird und leitet die stabförmige Tritonkieme von der paarigen des Polypterus und Chondrotus ab „durch eine sehr weitgehende, totale Verschmelzung und nachherige Verlängerung der dorsalsten Kiemenfäden“. Greil selbst glaubte nicht auf eine Bestätigung durch die Entwicklungsgeschichte hoffen zu können und doch spielt sich ein Teil dieses phylogenetischen Prozesses in der Ontogenese wieder. Diese erste Kiemenanlage bei Gymnophionen entspricht einem primitiveren Zustand, wie er dauernd bei Polypterus angetroffen wird. Dass ich in bezug auf den Anteil, den die Keimblätter bei der Kiemenbildung nehmen, anderer

Ansicht als Greil bin, ist für diese Frage belanglos, da es sich hier um vergleichend-anatomische Vorgänge handelt, ohne Rücksicht auf embryologische Entstehung.

Diese paarige primäre Kiemenanlage bildet sich besonders deutlich bei der zweiten Kieme aus, ist aber auch bei der ersten nachweisbar, wie ja auch dort die Furche am Oberflächenbild zeitweilig zu erkennen ist. Die Kieme wächst dann in die Länge und zwar sowohl nach aussen als nach innen, was sehr klar aus dem Vergleich der Figg. 19 und 22 hervorgeht.

Das Mesoderm ist gleichmässig als ganz lockeres Gewebe im Innern des Bogens verteilt. Dieses kann sicherlich nicht das primäre Moment beim Wachstum darstellen, ebensowenig wie die Gefässe.

Doch ehe wir weiter die feineren histologischen Details bei dem Kiemenwachstum verfolgen, wollen wir unser Augenmerk auf einzelne Knötchen auf den beiden ersten Visceralbogen richten. Brauer beschreibt sie folgendermassen: „Ausser den drei besprochenen Kiemen findet man noch kleine Bildungen an den beiden ersten Visceralbogen, welche meiner Ansicht nach nur als Kiemenanlagen aufzufassen sind. Zu derselben Zeit, in welcher die Anhänge der definitiven Kiemen sichtbar werden (S. 20—28, 30), bemerkt man am hinteren Rande des Hyoidbogens und etwas später, nachdem das Spritzloch sich gebildet hat, auch an gleicher Stelle am Mandibularbogen einen kleinen Auswuchs. Derjenige des Kieferbogens bleibt nur unbedeutend und verschwindet früh wieder, der andere dagegen wird so gross, dass er schon bei schwacher Vergrösserung in die Augen fällt. Er wächst nach hinten etwas aus, lagert sich der Anlage der definitiven Kieme eng an und wahrscheinlich infolgedessen bildet sich zuweilen zwischen beiden eine schmale Brücke aus.“

Eine solche Brücke ist in Fig. 13 ersichtlich. Ich vermute, sie ist dadurch entstanden, dass nach der Verschmelzung die erste Kieme sehr viel schneller gewachsen ist, als die rudimentäre Hyoidbogenkieme. Dass es sich tatsächlich um eine Kiemenbildung handelt, dafür spricht, wie Brauer schon hervorhob, Zeit und Ort der Anlage. Und nach dem histologischen Befund muss ich seine Vermutung bestätigen. Es handelt sich, wie Fig. 23 zeigt, beim Hyoidbogen um eine Ausstülpung des Epithels, in die sowohl das Mesoderm, als auch ein Gefässast hineinreicht.

An der Kiemennatur dieses Auswuchses kann man hiernach, glaube ich, nicht zweifeln. Sehr bald werden die Zellen dieser rudimentären Kieme blasig und entwickeln sich nicht weiter. Doch bleiben sie, wie ich glaube, noch lange erhalten, länger als das Oberflächenbild es vermuten lässt. Der Hyoidbogen wächst nämlich ungleichmässig und zwar so, dass in der Aussen- seite die ektodermalen Zellen sich stark vermehren. Wenn das Ektoderm nun stationär bleibt, muss eine Verschiebung des ganzen Bogens stattfinden, die sich in einer Supinationsbewegung ausdrücken wird. Wenn nun der äussere Kiemenstummel an den beiden ersten Visceralbogen verschwunden ist, finde ich konstant eine tränenförmige Epithelperle an der Innenseite des Hyoid- sowie Mandibularbogens (Fig. 24). Dass es sich nicht um eine gewöhnliche Falte im Epithel handelt, geht aus dem Charakter der Zellen deutlich hervor. Die Zellen des Anhanges sind heller, konzentrisch angeordnet und zeigen manchmal Vakuolen als Einlagerung. Wenn es auch bei dem geringen dabei beteiligten Zellmaterial nicht möglich ist, mit absoluter Sicherheit diesen Anhang im Innern des Hyoidbogens von der äusseren rudimentären Kieme abzuleiten, besonders da dieser Bogen wegen seiner Schiefstellung sich so eng an die erste wahre Kieme drängt, so ist mir doch die Identität dieser beiden Gebilde äusserst wahrscheinlich. Erstens herrscht eine zeitliche Übereinstimmung. — das innere Gebilde kommt stets zum Vorschein sowie das äussere verschwunden — und dann zweitens findet tatsächlich ein sehr viel stärkeres Wachstum der ektodermalen Seite statt. wie es ja allbekannt ist bei der Kiemendeckelbildung von Knochenfischen und Dipnoern. So stark ist das Heranwachsen in unserem Falle nicht, aber doch genügend, um eine Verlagerung der „äusseren“ Kieme in eine „innere“ zu bewirken.

Und hierin liegt die Bedeutung dieses Befundes. Denn wir ersehen daraus, dass der Ort der Anlage auch durch die Zeit bestimmt wird. Das heisst, die gleichen Zellen, die im Stadium 26 die „äussere“ Kieme bilden, würden, wenn die Anlage erst im Stadium 34 einsetzte, eine „innere“ Kieme produzieren. Die weitere Ausführung dieser Gesichtspunkte gehört in den allgemeinen Teil.

Hier muss ich nur noch nachholend bemerken, dass der Unterschied in der Anlage der definitiven und der rudimentären

Kiemen, der darin besteht, dass erstere auf der Seite, letztere dagegen am Hinterrande des Bogens entstehen, nicht ins Gewicht fällt. Denn die Bogen sind ganz anders orientiert, wie man auch aus Figg. 12 und 13, 16, 21, 24 ersehen kann. Das Mesoderm kann uns die Richtung angeben, stellen wir dies in den beiden ersten Bogen parallel zu den Kiemen, so müssen wir die beiden ersten Bogen pronieren und es gelangt dann die Kiemenanlage genau in die Mitte seitlich wie bei den übrigen Bogen.

Bemerkenswert ist die Analogie mit der Selachierkiemen-Anlage, die schon Brauer hervorgehoben hat. Bei den Selachiern sind die Kiemenbogen ebenfalls stark nach hinten gerichtet, sodass aus der verschiedenen Richtung der Bogen der Unterschied der Kiemenanlage von Selachiern (unten am Rand) und von Amphibien (in der Mitte des Bogens) eine Erklärung finden kann.

Nachdem wir also die Existenz einer Spritzloch-, wie auch Kiemendeckelkieme, wenn auch in rudimentärem Zustand, konstatieren konnten, kehren wir zu den definitiven Kiemen zurück, deren weitere Entwicklung wir zu verfolgen haben.

Ich zitiere wiederum Brauer: „Nachdem die Kiemenanlagen auszuwachsen begonnen haben, treten in zwei parallelen Längsreihen neue Knötchen auf, welche die Anlagen der Fiedern der Kiemen bezeichnen (S. 26—28, 30). Sie bilden sich durch allmähliches Auswachsen in schlanke Äste um, deren Enden abgerundet sind (S. 34—45). Am auswachsenden Ende der Kiemen bilden sich successive neue, sodass die distalen die jüngsten, die proximalen die ältesten sind. Ihre Zahl variiert nicht nur bei verschiedenen Embryonen desselben Alters, sondern auch bei den Kiemen desselben Embryos, und sogar in den zwei Längsreihen derselben Kieme. Auch an der dritten Kieme treten Fiedern in derselben Weise als kleine Knötchen auf, doch bleiben sie wie der Schaft nur klein, und ihre Zahl bleibt nur gering; über vier habe ich nicht gefunden.“

Nach dieser erschöpfenden Darstellung Brauers brauche ich nur noch wenige Bemerkungen zu machen, und zwar über die Gefäße und das Mesoderm und dann über das Wachstum der Kieme.

In die Kieme führt eine ziemlich starke Arterie, die an der Kuppe umbiegt und in ein ungefähr ebenso mächtiges, abführendes Gefäß übergeht. Von diesem Hauptstamm gehen

Nebenäste in die Kiemenfieder, die sich analog verhalten. Ausserdem gehen von diesen Stammgefässen feinere Äste ab, die als Kapillaren an der Peripherie der Kieme verlaufen; diese treten durch nicht übermässig zahlreiche Anastomosen miteinander in Verbindung. In dem peripheren Kapillarnetz verlaufen die Blutkörperchen in einer Reihe. Da das Kiemenepithel aus sehr platten Zellen besteht, sind äusserst günstige Bedingungen für den Gasaustausch vorhanden. Aus diesem morphologischen Befund muss man die Hauptfunktion der Kieme ohne Zweifel in der Respiration erblicken. Ob die Kiemen auch Resorptionsorgane sind, wie die Sarasin es für *Ichthyophis* angeben, erscheint mir sehr zweifelhaft. Nach den Sarasin sollen die Kiemen zur Resorption von Nährstoffen dienen, die das brütende Weibchen als Sekret ihrer Hautdrüsen aussondert. Dass die Kiemen in der Eiflüssigkeit sich hin- und herbewegen, spricht ebensogut für ihre respiratorische Funktion. Durch die Bewegung wird dasselbe erzielt, wie bei anderen Formen durch eine Bewimperung, die hier fehlt. — Auch das Heranwachsen des Eies auf den doppelten Durchmesser sowie das vervierfachte Gewicht im Lauf der Embryonalentwicklung beweist diese Hypothese nicht. Denn durch Wasseraufnahme, Dotterzersetzung und Respiration sind so komplizierte Vorgänge gegeben, dass man ohne weiteres nichts aussagen kann. Zum Beweise ihrer Behauptung hätten diese Forscher eine Wägung der Trockensubstanz vor und nach der Entwicklung machen müssen, sowie eine Analyse des eventuell getrockneten Drüsensekrets des Muttertieres. Ich habe im Kiemenblut gesucht, ob ich eventuell durch die Fixation gefällte Nährstoffe sehen könnte, doch fand ich nichts derartiges. Dass so zarten Geweben, wie es die Kiemen sind, die Fähigkeit zur Aufnahme von gelösten Stoffen zukommt, ist sehr verständlich, aber ehe wir Resorptionsorgane in ihnen erblicken, muss die Existenz von Nährstoffen in der Eiflüssigkeit nachgewiesen sein. Ihrer morphologischen Struktur nach scheinen sie nur typische Respirationsorgane zu sein.

Das Mesoderm in den Kiemen bildet ein zartes, lockeres Gewebe, das desto spärlicher ist, je weiter die Kieme heranwächst. Auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung ist es fast völlig verschwunden. Dieses zeigt ein Blick auf die Figg. 31 und 32, welche die äusserste Kuppe einer Kiemenspitze darstellen. In

Fig. 31 ist es die wachsende Kieme eines Embryos vom Stadium 41; in Fig. 32 hat die Kieme ihren Höhepunkt der Entwicklung erreicht (Stadium 48). Im ersten Fall sehen wir lockeres, mesenchymatöses Gewebe zwischen der Gefässschlinge, das beim älteren Stadium verschwunden ist. Beide Zeichnungen sind nach gefärbten Totalpräparaten gemacht, an denen man alle Verhältnisse sehr deutlich sehen kann. Wir beobachten also, wie die voll ausgebildete Kieme ausschliesslich aus Bluträumen und dünnem Plattenepithel besteht, also für die Respiration äusserst günstige Formverhältnisse.

Wenn wir nun auf das Kiemenepithel eingehen, so haben wir eine bemerkenswerte Tatsache zu registrieren, die uns für das Verständnis des Wachstums der Kieme von Wichtigkeit erscheint.

In der voll ausgewachsenen Kieme, wie sie Fig. 32 zeigt, sehen wir ein sehr plattes, einschichtiges Epithel ganz gleichmässig die Kieme begrenzen. Höchstens erblicken wir an einzelnen Spitzen den „Schatten“ eines Kernes, wie er in Fig. 32 zwischen dem äusseren Epithel und dem Gefäss sichtbar ist. Solange dagegen die Kieme im Wachstum begriffen ist, findet man ganz regelmässig auf der Kuppe jeder Kiemenfieder eine dunkle, halbmondförmige Kappe unter dem Epithel (Fig. 30). Diese Kappe ist im gefärbten Präparat durch dicht aneinander gelagerte Kerne vorgetäuscht, wie man sich durch stärkere Vergrösserung leicht überzeugt. In Fig. 31 ist eine solche wachsende Kieme vom Stadium 41 dargestellt. Über der Gefässschlinge und unter dem Epithel erblicken wir eine Reihe von dicht nebeneinander gepressten Kernen. Ihre Längsachsen treffen verlängert alle in einem Punkt zusammen. Ein Zelleib ist seitlich bei der engen Lagerung der Kerne kaum vorhanden; er muss an die beiden Enden der Zelle in der Längsachse des Kernes ausgewichen sein. Wenn wir nun bedenken, dass diese Zellenkappe stets und ausschliesslich bei der wachsenden Kiemenspitze sich findet, so wird es nicht zu gewagt erscheinen, wenn wir diesem gewölbeartigen Komplex dichtgedrängter Zellen eine Expansionsfähigkeit zuschreiben, die ihren Ausdruck im Längenwachstum der Kieme findet. Wir erblicken also nicht im Mesoderm oder in den Gefässen, sondern in dieser „Wachstumskuppe“ des Epithels das kausale morphologische Moment zum Kiemenwachstum. Diese

Verhältnisse scheinen ganz allgemein gültige zu sein, denn Goette schildert die erste Kiemenentwicklung als eine Epithelfalte ohne Gefässbeteiligung sowohl bei Selachiern als Teleostiern.

Woher stammt nun diese „Wachstumskuppe“? Sie ist der letzte Rest der sog. Sinnesschicht des Ektoderms, die in jungen Entwicklungsstadien der Kieme dieselbe gleichmässig überdeckt; dort wo eine Kiemenknospe entsteht, sehen wir diese Sinnesschicht stärker ausgebildet, zweischichtig, die Kerne dicht nebeneinander liegend (Fig. 30). Sind sämtliche Fiedern entstanden, finden wir diese Zellen nur jeweils an der Spitze jeder wachsenden Kieme und wenn diese den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht hat, treffen wir höchstens vereinzelte Kernschatten (Fig. 32).

Das Auswachsen der Kiemenfieder ist sehr unregelmässig und daher die von Brauer hervorgehobene Inkonstanz der Zahl leicht erklärlich. Ein Blick auf Fig. 30 genügt, um sich davon zu überzeugen. Da ist z. B. die vierte Fieder, links von der Spitze aus gerechnet, ganz unverhältnismässig schwach, nur eine feinste Capillare führt in sie hinein. Aus diesem Befund kann man schliessen, dass die distalen Sprossen nicht immer die jüngsten sein müssen. Auf der entgegengesetzten Seite sieht man eine dicke Fieder, die nachträglich in zwei geteilt wird. Überall an den Spitzen bemerkt man das verdickte Epithel.

Als Wachstumskuppe deute ich auch die dotterhaltigen Zellen am äusseren Rand des Kiemenbogens der Anuren, die Greil als Entodermzellen anspricht. Wenn diese Zellen tatsächlich das Wachstum der Kieme zu leisten haben, so ist eine Nahrungsaufnahme in Gestalt von Dotter leicht einzusehen. Während also im übrigen Ektoderm das Dottermaterial verbraucht ist, nehmen nur diejenigen Ektodermzellen neuen Dotter in sich auf, die zur „Wachstumskuppe“ gehören.

Nachdem wir so die Entwicklung der Kiemen verfolgt haben, wollen wir die Rückbildung derselben betrachten. Es ist dies ein äusserst interessantes Gebiet, doch verbietet der Rahmen dieser Arbeit, sowie eine kleine Lücke im Material die detaillierte Ausführung dieses Problems. Brauer hat gezeigt, wie vom Stadium 47 an die Kiemen wieder kürzer werden: „Die Länge der zweiten Kieme beträgt beim Embryo der Figur 48, welcher eine Länge von 6 cm hat, 6 mm, bei dem 6,5 cm langen Embryo der Fig. 49 4,5 mm. Die dritte Kieme wird zuerst rückgebildet,

bei dem Embryo der Fig. 49, welcher die zwei ersten Kiemen noch stark entwickelt zeigt, war von der dritten Kieme keine Spur mehr zu finden. Wenn ich auch nicht die allerletzten Stadien der Rückbildung der Kiemen erhalten habe, so glaube ich doch, dass kein Zweifel aufkommen kann, dass die Reste nicht abgeworfen (wie die Sarasin angegeben hatten), sondern successive resorbiert werden.“ Diese Annahme Brauers kann ich wiederum durch den histologischen Befund bestätigen.

Es sind die jüngsten distalen Kiemenfiedern, die zuerst die regressive Metamorphose eingehen. Die früher so schlanken

Fig. F.

zarten Fiedern werden zu knolligen, unregelmässigen, derben Auswüchsen. Figur F zeigt die Umrisse der Spitze einer solchen Kieme vom Stadium 49. Während die proximalen Fiedern kaum eine Veränderung zeigen (sie sind nicht mitgezeichnet), sehen wir an der Spitze statt der eleganten zierlichen Fiedern ganz verkrüppelte, derbe, durch die Verkürzung dicht aneinander gelagerte Knoten und knollige Stäbe.

Äusserst interessant sind die cytologischen Veränderungen bei dieser Rückbildung.

Die ursprünglich so platten, langgestreckten Epithelzellen sind blasig aufgetrieben und weisen einen grossen Kern bei mächtigem Protoplasmaleib auf (Fig. 32). Offenbar existiert eine

äussere formgebende Schicht, welche durch ihre Starre die glatte Oberfläche der Kiemenfieder bewirkt. Ist diese Lamelle nun bei der regressiven Metamorphose zerstört, so wird die Zelle die einer Flüssigkeit entsprechende Gestalt annehmen: sie wird mit ihrer freien Oberfläche sich der Kugelform nähern. Diese äussere Grenzschicht scheint bei dem Kiemenepithel von Ascidienlarven und zum Teil auch von Cyclostomen zu fehlen, wie ich gelegentlich beobachten konnte. In diesen Fällen sah ich die Begrenzung als eine Wellenlinie. Diese Zellen waren also nur an der proximalen Wand durch eine starre Lamelle zu einem Epithel vereinigt,

wogegen das distale Ende der Zelle eine Kuppelform zeigte. Zur Veranschaulichung könnte man vielleicht die Maiskörner am Maiskolben als Vergleich anführen. Ausser diesen grossen blasigen Epithelzellen in der äussersten Spitze finden wir dort ausser dem Detritus zerfallener Zellen und zerbröckelter Kerne ein System von Blutlakunen. In diesen finden sich die Blutkörperchen in allen Stadien der Degeneration. Bei der Verkürzung der Kieme muss der Blutkreislauf natürlich ununterbrochen von statten gehen; die Hauptgefässe dürfen nicht arrodirt werden. Dies wird dadurch bewerkstelligt, dass proximal von der Umbiegestelle des Gefässes eine Anastomose sich bildet. Ist diese zustande gekommen, so wachsen seitlich Zellen der Wand gegen die Mitte hin zu und schliessen so das distale Kiemenende von der Blutzufuhr ab; die eingeschlossenen Gefässe und Blutelemente gehen dann zu Grunde, wie es Fig. 33 zeigt.

In dem Stadium der Rückbildung von Figur F ist die Degeneration so weit fortgeschritten, dass man die Formelemente gar nicht mehr erkennen kann. Dunkle Massen wechseln mit helleren, körnigen ab, letzte Stadien der Kernzerstörung kann man wahrnehmen (Fig. 34). Fettartige Substanzen scheinen beim Zerfall gebildet worden zu sein. Näher kann ich hier auf diese Prozesse nicht eingehen; nur eines ist absolut sicher: Die Kiemen werden nicht abgestreift, sondern resorbiert.

Wir hätten nun die äusseren Kiemen von ihrem Anfang bis zu ihrem Ende verfolgt. Bei Hypogeophis schliesst das Spiraculum sehr frühzeitig. Dagegen haben die Sarasin bei Ichtyophis „innere“ Kiemen beschrieben und „neigen trotz mancher Bedenken zu der Ansicht, dass diese an den Knorpelbogen sitzenden Flügelchen als Rudimente echter innerer Fischkiemen aufzufassen seien“ (pag. 236). Da diese Forscher wie damals allgemein die Fischkieme für entodermal hielten, setzten sie die inneren Ichtyophiskiem in einen schroffen Gegensatz zu den äusseren. Gegen ihre Auffassung wandte sich Clemens (94), der diese inneren Kiemen den Kiemenplatten der Salamandlarven gleichsetzte, nur dass sie nie ein Kiemendeckel bedeckte. Diesem Forscher muss ich mich anschliessen. Ich halte es ausgeschlossen, dass nachträglich sich noch entodermale Kiemen bilden. Vielmehr glaube ich, dass diese inneren Kiemen durch

seitliche Sprossung aus den ursprünglichen äusseren Kiemen entstehen. Eine solche seitliche Wucherung konnte ich bei einem älteren Embryo vom Stadium 49, dessen äussere Kiemen in Rückbildung begriffen waren, beobachten (Fig. G). Ich halte dies für ein Rudiment einer inneren Kieme. Beweisen kann ich das natürlich nicht, doch liesse sich bei *Ichtyophis* die Entstehung der inneren Kieme sicher leicht feststellen.

Fig. G.

Wir wollen nun die Umwandlung der siebenten Schlundtasche in den

ultimobranchialen Körper
verfolgen.

v. Bemmelen hat als erster dieses Gebilde bei Selachiern entdeckt und Suprapericardial-Körper benannt und für ein Produkt der letzten siebenten Schlundtasche erklärt. Diese Bezeichnung wurde von Maurer in „postbranchialer Körper“ umgeändert, da die topographischen Bezeichnungen bei Amphibien und Amnioten so verändert sind, dass der ursprüngliche Name nicht mehr angewandt werden konnte. Maurer hält dies Gebilde für ein hinter der Schlundspaltenregion auftretendes selbständiges Organ. Dass in diesen Körpern Colloid gefunden wird (Maurer bei *Echidna*; Livini [02] bei *Salamandra*), bestärkt ihn in seiner Auffassung, dass es kein Schlundspaltenderivat sei. Greil (05) hat die alte Auffassung von Bemmelen's wieder sich angeeignet und auf Grund von Plattenmodellen, wie ich glaube einwandfrei nachgewiesen, wie aus der sechsten Schlundtasche, der letzten, der anuren Amphibien die „ultimobranchialen“ Körper hervorgehen.

Bei *Ceratodus* leitet Greil (06) diesen Körper von der siebenten Schlundtasche ab. Kürzlich hat H. Rabl (07) die Ansicht v. Bemmelen-Greil bei Vögeln bestätigt. Hier ist es ebenfalls die letzte Schlundtasche, die sechste, welche den ultimobranchialen Körper bildet.

Bei *Hypogeophis* sahen wir oben, dass die sechste Schlundtasche eben noch durchbrach, dass dagegen die siebente das Ektoderm nicht mehr erreichte (Stadium 34). In einem späteren Stadium 36 sehen wir die Taschen zu beiden Seiten des Larynx medialwärts verlaufen (Fig. H). Sie wachsen dann zu einem immer längeren Schlauch aus, trennen sich vom Mutterboden ab

Fig. H.

und zerfallen schliesslich in kleine Bläschen. So gewinnen sie tatsächlich ein der Thyreoidea ähnliches Aussehen, besonders da im Inneren der Bläschen eine Sekretmasse sich vorfindet, die vielleicht Colloid ist. Ich habe die dafür typischen Reaktionen nicht angestellt, weil mir die Serien dafür zu kostbar erschienen. Denn wenn diese ultimobranchialen Körper auch tatsächlich die gleiche Funktion wie die Thyreoidea besitzen, so ist für die Homologisierung nichts gewonnen. Diese analoge Funktion scheint nicht allgemein gültig zu sein und ist dieselbe bei diesem winzigen Körperchen wohl kaum von Belang. Die Ähnlichkeit mit der Thyreoidea scheint mir vielmehr auf eine Gesetzmässigkeit hinzuweisen, dass grössere epitheliale Schläuche und Hohlkugeln bei wachsendem Alter in kleinere Bläschen zerfallen, wie ich es bei der Thyreoidea, der Paraphyse und den ultimobranchialen Körpern bei meinem Objekt beobachten konnte.

Ich traf die ultimobranchialen Körper konstant und stets paarig an, auch bei ganz alten ausgewachsenen Individuen. Dass sie aus der siebenten und nicht der sechsten Schlundtasche entstehen, kann ich mit Sicherheit behaupten, denn ich habe die Serien daraufhin sehr genau untersucht und dann vor diesen ultimobranchialen Körpern die sechste Schlundtasche nachweisen können.

Die sechste Schlundtasche scheint völlig rückgebildet zu werden.

Dadurch, dass bei Gymnophionen die siebente Tasche zu den ultimobranchialen Körpern wird, wird wiederum ihre primitive Stellung dokumentiert, denn sie stehen in einer Reihe mit den Selachiern und dem *Ceratodus* und im Gegensatz zu den übrigen Amphibien, bei denen diese Körper aus der sechsten Tasche entstehen.

Ob hinter den ultimobranchialen Körpern noch Rudimente von Schlundtaschen angelegt werden, erscheint mir denkbar, doch möchte ich es nicht wagen, einige Schleimhautfalten, die ich beobachtete, als achte Schlundtasche zu deuten.

In diesem Zusammenhang wollen wir auch die

Lungenanlage

kurz skizzieren, da ja bekanntlich *Goette* und darauf *Spengel*, dieser freilich ohne eigene Untersuchungen, die Lungen als Schlundtaschenderivate auffasst.

Goette (75) hatte ursprünglich gesagt, die Lungen entstünden aus hinteren Kiementaschen, später präziserte er (05) seine Angabe und behauptete, die Lunge der Amphibien entspreche dem sechsten Schlundtaschenpaare von *Petromyzon*. Gegen diese Behauptung im speziellen, sowie gegen die Theorie im allgemeinen wandte sich *Greil* (05). Er wies eine sechste Schlundtasche nach und ihre Umbildung zu den ultimobranchialen Körpern: damit war die spezielle Behauptung *Goettes* widerlegt. Damit ist der Hypothese natürlich kein Abbruch getan, wie *Oppel* schon hervorhob, da die Lungen ja aus den achten oder neunten Schlundtaschenpaaren gebildet sein können. Gegen die Hypothese der branchialen Natur der Lunge bringt *Greil* folgende Tatsachen noch heran: Die Lungenanlagen haben eine andere Stellung als die Schlundtaschen, sie treten vor der Anlage der vierten und

fünftens Schlundtasche auf, und drittens die Intervalle zwischen der sechsten Schlundtasche und der Lungenanlage sind bedeutend grösser, als zwischen je zwei Schlundtaschen. Diese Gründe, einzeln betrachtet, halte ich nicht für stichhaltig; denn die frühere Anlage einer Tasche, die ein wichtiges Organ zu bilden übernommen hat, ist sehr wahrscheinlich. Dass der Abstand der Lungen grösser ist als die Intervalle zwischen den Schlundtaschen, erklärt sich leicht aus dem Ausfall von Taschen. Wie wir sahen, haben wir bei Gymnophionen eine siebente Tasche, die bei den Anuren ausgefallen ist. Die topographische Lagerung ist schliesslich auch nicht von so fundamentaler Bedeutung, denn die ultimobranchialen Körper sind ebenfalls später anders zum Darm

Figuren J und K.

orientiert. Ich glaube, dass durch keinen dieser Momente die Hypothese Goettes widerlegt sei. Freilich durch die Summierung dieser kleinen Abweichungen wird der Charakter der Lungenanlage ein von den Schlundtaschen etwas verschiedener, und wenn man dann im Auge behält, zu was alles die Schlundtaschen haben herhalten müssen, so ist eine gewisse Skepsis sicherlich angebracht.

Die erste Lungenanlage tritt bei Hypogeophis nicht übermässig frühzeitig auf. Wir finden sie zuerst im Stadium 22, in dem schon die fünfte Schlundtasche angelegt ist. Die Lungenanlage zeigt nichts bemerkenswertes. Wir treffen zwei seitliche Aussackungen ventral am Darm: die „Lungenrinnen“. Diese schnüren sich später kaudalwärts ab und zwar als unpaarer Schlauch, der sich späterhin gabelt. Bei diesem Prozess spielt

die Kaenogenese eine grosse Rolle. Die linke Lunge ist nämlich bei Gymnophionen rudimentär.¹⁾

Nun sehen wir in der Ontogenese sehr schön den Einfluss dieses sicherlich sekundären Verhaltens darin sich ausdrücken, dass man oft statt der paarigen Aussackungen nur eine rechtsseitige Lungenanlage antrifft (Fig. J). Auf der linken Seite ist eine deutliche Lungenrinne bei diesem Embryo vom Stadium 22 nicht nachweisbar. Sehr schwach ist sie auch bei einem Individuum vom Stadium 23 ausgeprägt, von dem Fig. K drei Querschnittsbilder zeigt (der Abstand von a zu b ist $30\ \mu$; von b zu c $20\ \mu$), aus denen hervorgeht, dass die rechte Lunge auch zeitlich ungeheuer im Vorsprung ist.

Das typischere Bild gibt Fig. L (Stadium 22) wieder. Die erste Anlage ist gleichmässig paarig, gleich nach der Abschnürung

Fig. L.

(b) hört die linke Anlage auf und nur die rechte setzt sich kaudalwärts fort (c). Der Abstand zwischen Schnitt a und b beträgt $60\ \mu$, der zwischen b und c $30\ \mu$. Diese rechte Lungenanlage setzt sich noch für $70\ \mu$ weiter fort. Auf späteren Stadien sehen wir dann auch die linke Lungenanlage (Fig. M). Die drei

Figur M.

¹⁾ In Gegenbaur (Vergleichende Anatomie, Bd. II, S. 302) ist rechts und links vertauscht.

Zeichnungen illustrieren die Verhältnisse bei einem Embryo vom Stadium 26.

In a sehen wir im Gebiet der sechsten Schlundtasche die ventrale Ausstülpung, die sich zur Trachea (b) abschnürt und kaudalwärts in die beiden Lungensäcke sich teilt. Der linke ist kleiner und bedeutend kürzer als der rechte. Histologische Differenzierungen des Darmepithels haben noch nicht stattgefunden. Der Abstand von a zu b beträgt $375\ \mu$, von b zu c $210\ \mu$.

Diese kurzen Angaben mögen hier genügen, da die ausführliche Lungenentwicklung besser mit dem Darm abgehandelt wird.

Hier wollte ich nur die Daten der ersten Anlage geben, um zu sehen, ob durch die Befunde bei Gymnophionen die Frage nach der phylogenetischen Entstehung der Lunge geklärt werden könnte. Greil hatte, wie oben erwähnt, die Ansicht Goettes widerlegt, dass die Lungen aus der sechsten Schlundtasche bei Amphibien hervorgehen. Vorher hatte Goette jedoch „bei Neunaugen beschrieben und durch Abbildungen illustriert, dass bei ganz jungen Ammocoeten auf beiden Seiten eine Ausbuchtung der letzten (achten) [!] Kiementasche anfangs frei in das Cölom hineinragt, andererseits mit dem Anfang der Speiseröhre breit zusammenhängt, also durchaus mit der jungen Lungenanlage der Amphibien übereinstimmt und ihr im allgemeinen homolog erscheint. Allerdings gingen die beiderlei Befunde darin auseinander, dass im ersten Fall (Amphibien) eine sechste Darmkiementasche, im anderen Fall (Neunaugen) bloss eine Ausbuchtung der achten Tasche als Vorläufer der Lunge erscheint.“ Dieser letztere Satz erscheint nach meinen Befunden überflüssig. Wir sahen bei *Hypogeophis* sieben deutliche Schlundtaschenpaare, also würde auch bei diesen primitiven Amphibien die Lunge aus der achten Schlundtasche hervorgehen. Wir hätten somit eine vollständige Homologie auch in bezug der Zahl der Kiementaschen. Der grössere Abstand der Lungenanlage von der sechsten letzten Kiementasche bei Anuren wird durch den Ausfall der siebenten Kiementasche leicht verständlich.

Von entwicklungsgeschichtlicher Seite kann nunmehr der Hypothese Goettes kaum Abbruch geschehen. Freilich werden die Befunde bei *Ceratodus* dagegen angeführt. Wie ich glaube

mit Unrecht. Die Lunge von *Ceratodus* wird als unpaare Ausstülpung ventral am Darm schräg von links nach rechts hin verlaufend angelegt (Neumayer [04], Kellicot [05], Greil [06]). Dieser schräge Verlauf der Anlage kann, wie aus Greils Abbildung F (Seite 130) hervorgeht, sicher nicht durch grobmechanische Ursachen (z. B. Leber) erklärt werden. Höchstens könnte als Moment der Schiefstellung der Anlage die zukünftige Wanderung der Lunge auf die Dorsalseite herangezogen werden.

Viel plausibeler erscheint mir folgende Deutung der Tatsachen. Ich erinnere an meine Figuren J und K. Dort sahen wir bei *Hypogeophis* ebenfalls eine rechtsseitige Lungenanlage, die ihre Erklärung in der schwachen Entwicklung der linken Lunge bei Gymnophionen ungezwungen fand. Das Gleiche tritt, meiner Ansicht nach, bei *Ceratodus* ein. Freilich findet hier keine paarige primäre Lungenanlage statt, da die Ontogenie caenogenetisch zu sehr abgeändert, d. h. abgekürzt ist. Aber ein Rudiment einer linken Lunge ist deutlich vorhanden. Ich zitiere Neumayer (pag. 407): „ein Rudiment eines linken (sekundären Lungenganges) könnte in der nach links gelegenen Aussackung des zu einer kleinen Ampulle erweiterten primitiven Lungenganges gesehen werden.“ Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Kollegen Neumayer konnte ich mich an seinem Modell von diesem ansehnlichen Gebilde überzeugen. Ich zögere daher nicht, es auszusprechen: Die *Ceratodus*-Lunge ist nur der rechten Lunge homolog. Sie ist sekundär unpaar, dadurch, dass die linke Lunge rudimentär geworden ist. Diesen Rückbildungsprozess der linken Lunge können wir in allen Stadien bei Gymnophionen verfolgen. „Bei *Ichtyophis*, *Siphonops* und *Coecilia* ist die linke Lunge nur wenige Millimeter, die rechte dagegen 6—8 cm lang; bei *Siphonops indistinctus* ist die rechte Lunge 10 cm und bei *Coecilia lumbricoides* gar 23 cm lang.“ (Wiedersheim, pag. 84 [79]). Bei *Ceratodus* ist dieser Rückbildungsprozess der Lunge noch weiter fortgeschritten. Sie ist beim erwachsenen Tier überhaupt verschwunden. Nur in der Ontogenie lässt sich eine bald vergängliche linke Lunge nachweisen. —

Für diese meine Auffassung sprechen auch die Verhältnisse bei *Protopterus*, der bekanntlich paarige, dorsal vom Darm gelegene

Lunge besitzt, die sich vorn zu einem gemeinsamen Abschnitt vereinigen, der ventral in den Vorderdarm mündet. Im Gegensatz zu Gegenbaur (01) [pag. 267] und Neumayer halte ich diese Verhältnisse für primitiver als die beim *Ceratodus*. Denn erstens ist bei *Protopterus* noch die ventrale Einmündungsstelle vorhanden, wie sie Neumayer ja zuerst als primitive Lungenanlage bei *Ceratodus* geschildert hat, die sekundär dorsalwärts verlagert wird. Zweitens hat *Protopterus* noch paarige Lungen, während *Ceratodus* nur vorübergehend ein Rudiment einer linken Lunge zeigt. *Protopterus* ist also weniger modifiziert als *Ceratodus*. Beide jedoch weisen, wie Gegenbaur schon hervorgehoben hat, keinen primitiven Zustand auf wegen des Verhalten des Luftganges, d. h. der dorsalen Verlagerung der Lunge.

Die Befunde bei Dipnoern sind also, wie wir gesehen haben, sehr wohl mit der Hypothese Goettes von der branchialen Natur der Lunge in Einklang zu bringen, da wir eine ursprünglich paarige, ventrale Lungenanlage annehmen dürfen. Die Entwicklungsgeschichte von *Protopterus* wird hier wohl Aufschluss geben können.

Die Thyreoidea.

Auch dieses Organ wurde von Kiementaschen abgeleitet und zwar sollte es eine zwischen der ersten und zweiten gelegenen Kiementaschenpaar sein, das median vereinigt, die Thyreoidea bilden sollte (Dohrn). Diese Hypothese hat sich als unhaltbar erwiesen und bleibt es trotz der Befunde Stockards bei *Bdellostoma*, der den Ausfall von zwei Kiementaschen vorne beschreibt.

Zuerst ist die Thyreoidea bei Gymnophionen von Leydig (53) gefunden worden bei *Coecilia annulata*. „Die Thyreoidea ist stark stecknadelkopfgross, liegt hinter dem hinteren Zungenbeinhorn an den die Lunge versorgenden Blutgefässen, und wie sie schon dem freien Auge ein körniges Aussehen darbietet, so zeigt sie sich auch mikroskopisch aus geschlossenen Blasen bestehend in einem gemeinsamen Bindegewebsstratum“ (pag. 63).

Dieses Organ hat Wiedersheim (79) in der Monographie kurz erwähnt und abgebildet. Er sagt nur, die *Glandula thyreoidea* sei „aus zahlreichen kleinen Bläschen komponiert“

und ihre Lage sei am Vorderrand des *Musc. Levator arcuum branchiale*. „Bei *Siphonops annulatus* liegt dieses Organ genau an der Kreuzungsstelle des *Hypoglossus* mit dem *Vagus*“ (pag. 69).

Die erste Anlage der *Thyreoidea* ist sehr frühzeitig schon im Stadium 14 erkennbar. Wie überall, finden wir auch bei *Hypogeophis* eine unpaare ventrale Anlage am Vorderdarm über dem Herzen. Die Textfigur N möge dies Verhalten illustrieren. Es ist ein nicht ganz medialer Sagittalschnitt durch einen Embryo

Fig. N.

Fig. O.

vom Stadium 17. Man sieht die Ausbuchtung der *Thyreoidea*-anlage an der ventralen Darmwand. Es entspricht diese Lage auf dem Querschnitt der Teilungsstelle des *Truncus arter.* Die ventrale Darmwand ist überall gleich stark. An der kranialen Umschlagstelle ist sie dagegen stark verdickt. Es ist dies der „*praeorale Darm*“, die dorsale Wand ist dagegen sehr schmal. Die *Chorda* endigt spitz aus. Im Rückenmark ist eine gewisse Segmentation erkennbar. Die *Hypophysen*anlage ist sehr deutlich. Unter der *Thyreoidea* ist das Herz, an dem schon zwei Schichten

als Endo- und Myocard getrennt werden können. Um das Herz herum sehen wir das Pericard.

Die Thyreoidea wächst als hohler Schlauch nach hinten (Textfig. O). Während bei den übrigen Amphibien eine solide Thyreoideaanlage besteht (de Meuron [86], Maurer), sehen wir bei *Hypogeophis* sehr lange eine Lichtung (Fig. 35, Stadium 22). Freilich die ältesten Untersucher, W. Müller (71) und Goette (75), geben auch für Frosch und Unke eine hohle Anlage an. Ein direkt kompaktes solides Gebilde wird die Thyreoidea bei *Hypogeophis* nie, wenn auch in späteren Stadien nur ein Spalt oder auch nur die Kernanordnung auf die ursprüngliche Röhrenform hinweist. Eine histologische Differenzierung findet erst später statt. Die Zellen werden dann blasig aufgetrieben. Die Thyreoidea wächst verhältnismässig schwach. Im Stadium 22 sehen wir (auf der Fig. 35), dass die Muskeln sich heraus zu differenzieren beginnen. Für die Thyreoidea sind sie, sowie die Bildung des Zungenbeins wegen der Lageverschiebung von Bedeutung. Denn wenn der Körper des Zungenbeins sich anlegt, wird die Thyreoidea zwischen diesem massigen Vorknorpelgewebe und dem *Musculus mylohyoideus* eingepresst. Dieses zeigt Figur 36, Stadium 36. Zwei Schnitte weiter kaudalwärts stossen wir auf eine paarige Thyreoidea, während sie oralwärts immer weniger abgeplattet erscheint. Dass es sich um eine sekundäre Teilung, bedingt durch äussere mechanische Momente, handelt, erscheint mir sehr wahrscheinlich, da das rapide Wachstum des Zungenbeines einen Druck ausübt, der sich auch in der Hervorwölbung des Darmepithels dokumentiert. Nach Dohrn (86) soll die paarige Amphibien-Thyreoidea für eine primär paarige Anlage aus zwei Kiementaschen sprechen. Nachdem die Thyreoidea einmal paarig geworden ist, wandert sie seitlich und nach oben. Wir können sie in allen diesen Perioden verfolgen; zwischen den beiden Thyreoidea ist der *Mylohyoideus* eingeschaltet und man bekommt unwillkürlich den Eindruck, dass durch dessen Wachstum die beiden Thyreoidea auseinander geschoben werden. Denn auch beim erwachsenen Tier liegen diese Gebilde auf dem oberen Rand dieses Muskels, wie aus der Figur 37 und der Abbildung von Wiedersheim (76), Taf. VII, hervorgeht. Figur 37 ist von einem 7 cm langen Tier, das jedoch in dieser Beziehung genau die gleiche Topographie aufweist wie ein erwachsenes Tier von

25 cm Länge. Letzteres habe ich, um Platz zu sparen, nicht zur Zeichnung gewählt, da schon Figur 37 mit dem Sucherobjektiv a² gezeichnet werden musste. Die Verknöcherung ist beim ausgewachsenen Tier natürlich eine ungemein viel stärkere.

Wir sehen die Thyreoidea also in Fig. 37 in ihrer definitiven Lage zu beiden Seiten des Darmes, etwas dorsaler als dessen seitlicher Rand. Bis an sie heran reicht von unten der Mylohyoideus, nach aussen hin ist sie vom Intermaxillaris bedeckt. Ventral und etwas medial unter dem Darm sehen wir den Knorpel des Hyoids. In der Mitte unter dem Darm den Larynx mit seinen Knorpeln. Das Hirn ist durch den Schnitt in der Rautengrube getroffen. Seitlich sehen wir das Gehörorgan, unter welchem der Vagus heraustritt. Nachdem er sein Ganglion gebildet hat, verläuft er nach einem scharfen Knie abwärts zur Thyreoidea zu. Ferner ist auf dem Schnitt jederseits eine der vier Thymusknoten getroffen, auf die wir später zurückkommen werden. Bei dem ausgewachsenen Tier von 25 cm Länge konnte ich die Thyreoidea auf 50 Schnitten verfolgen, was bei einer Schnittdicke von 15 μ für das Organ 0,75 mm ausmacht. Bei dem 7 cm langen Tier, auf welches sich die Zeichnung bezieht, maß ich sie mit 0,3 mm. Diese Maße gelten jedoch nur für fixiertes und eingebettetes Material.

Die histologische Differenzierung zeigt nichts Bemerkenswertes. Es bilden sich Komplexe von Bläschen, nachdem die Zellen ein blasiges Aussehen bekommen haben. Innerhalb dieser Blasen wird Colloid abgesondert. Bei Pikrokarmin- oder Delafield-Hämatoxylin- und Eosin-Doppelfärbung leuchtet das Colloid grell heraus.

Bei einem abnormen Embryo traf ich einmal eine paarige Thyroidea-Anlage. In Fig. 14 sehen wir, wie ventral am Darm über dem Herzen, gerade an der Gabelung der Aorten, zwei Ausbuchtungen erfolgen. Einige Schnitte weiter kaudal sehen wir die beiden Anlagen als abgeschnürte Rohre unter dem Darm liegen (Fig. 15). Es ist durch den Querschnitt der kaudale Teil der Gehöranlage getroffen; auf beiden Abbildungen sehen wir durch die schiefe Schnittführung alternierend die zweite Schlundspalte. Es handelt sich um einen Embryo vom Stadium 20, der auch sonst manche Missbildungen zeigt, z. B. eine grosse Cyste links anstatt der Urniere und ganz hinten eine unvollständige

Spina bifida. Im Vorderdarmgebiete fand ich jedoch keine weitere Abnormität als die paarige Thyreoidea. Dass es sich bei der beschriebenen Anomalie um eine primäre paarige Thyreoidea-Anlage handelt, kann keinem Zweifel unterliegen. Ich habe meine sämtlichen Präparate daraufhin durchgemustert, habe aber keinen weiteren Fall gefunden. Es ist also sicher eine Anomalie. Man könnte diese Missbildung als Atavismus auffassen und im Sinne Dohrns für eine paarige Kiementaschen-Abstammung verwerten. Ich halte es für wahrscheinlicher, dass hier ein Fall vorliegt, der in analoger Weise wie bei der Spina bifida zu einer Verdoppelung eines primär unpaaren Organs führt:

Während man im letzteren Fall eine Anomalie der Gastrulation als Ursache kennt, ist bei der Thyreoidea eine solche Ursache nicht ersichtlich.

Ob es sich um Spaltung der primären Anlage oder um vereitelte Verschmelzung ursprünglich paariger Anlagen im Sinne der Concrenscenztheorie handelt, möge dahin gestellt bleiben.

Seit W. Müller (73) ist man gewohnt, die Thyreoidea mit der Hypobranchialrinne des Amphioxus und dem Endostyl der Tunikaten zu homologisieren. Dohrn vertrat dann besonders diese Auffassung und baute sie noch weiter aus, indem er die „Thyreoidea“ des Ammocoetes von einer Schlundtasche zwischen der Mandibular- und Hyoidspalte ableitete. Diese letztere Auffassung erwies sich als unhaltbar. Die erste Hypothese stützt sich hauptsächlich auf die Verhältnisse bei Ammocoetes. Dort entsteht das Endostyl aus einer unpaaren Ausstülpung des Vorderdarms. Es steht im weiten Zusammenhang mit dem Darm. Geisselzellen am Grunde der Rinne weisen auf die fortbewegende Funktion dieses Organs hin. Ausserdem wurde seitens Calberla eine Schleimsekretion angenommen und kürzlich von Goette (01) bestätigt. Somit wäre es eine Drüse und leichter mit der Thyreoidea der übrigen Wirbeltiere zu vergleichen, während die Geisselzellen und die Schleimsekretion die Ableitung vom Endostyl der Tunikaten sicherten. Die Angaben von Calberla sind ausserst dürftige. Er hat Farbstofffütterungen gemacht und dann einen gefärbten Schleimfaden sich bewegen sehen. Das ist ebensowenig ein Beweis für die Schleimsekretion der Thyreoidea, wie die Notiz von Goette, dass junge Ammocoeten sich von Protozoen nähren, die sie in Schleimballen umhüllen. Nach

neuen Untersuchungen von Renaut und Policard (05) kommt dem Gebilde ausschliesslich eine motorische Funktion zu. Es seien keine Drüsenzellen vorhanden, was dafür angesprochen wurde, sei Artefakt durch schlechte Fixation bedingt, in Wahrheit wären es Geschmacks- oder Gefühlsknospen. Es ist mir völlig unverständlich, wie aus dieser Rinne mit stark differenzierten Zellen die typische bläschenförmige Thyreoidea der erwachsenen Petromyzonten hervorgehen kann, ohne dass erstere zu Grunde gehen.

Auch Dohrn, der ja Amphioxus und Tunikaten von den Cyclostomen ableitet, schreibt in Studie VIII, pag. 74: „Und dann möge man bedenken, wie viel Wahrscheinlichkeit für die Behauptung bestehe, die Hypobranchialrinne, diese höchst spezialisierte Einrichtung des Tunikaten-Organismus, habe sich in dem Amphioxus fortgesetzt, sei bei Cyclostomen im Ammo-coetes-Stadium noch vorhanden und werde in der Thyreoidea der höheren Tiere noch heute aufbewahrt!“

Wenn also die Doppelfunktion des Endostyls der Ammo-coeten nicht besteht, so bleibt für die Homologie der Thyreoidea resp. Endostyl in der Chordatenreihe so gut wie nichts bestehen. Denn die Lagebeziehungen und die Art des Wachstums sind so wenig übereinstimmend, dass daraufhin Goldschmidt vor der Homologie warnt.

„In der Entwicklung des Amphioxus treffen wir ja das Endostyl zuerst als einen Flimmerdrüsenstreifen, der der rechten Darmwand angehört und sich hier von der Ventral- zur Dorsal-seite erstreckt. Den gleichen Zustand fanden wir bei Amphioxides vor, wo wir auch das Verständnis für diese Anordnung in Beziehung zur seitlichen Lage des Mundes und der Sonderung einer dorsalen Pars nutritoria des Darmes finden konnten. Von einem derartigen Endostyl können wir aber die Thyreoidea der Cyclostomen nur schlecht ableiten. Und bedenken wir weiterhin die Umbildung dieses Streifens zur Hypobranchialrinne des Amphioxus. Die Rinne ist durch den ventral zwischen den beiden Kiemenspaltreihen frei bleibenden Raum gegeben, und in diesem wächst dann der Drüsenstreifen nach hinten aus. Auch bei den Tunikaten entsteht das Endostyl als ein senkrecht stehender Drüsenstreifen, der erst nachträglich seine ventrale Lage erlangt und nach hinten wächst“ (pag. 77).

Also sind

1. die topographischen und morphologischen Verhältnisse der Entstehung und des Wachstums sehr verschiedene bei Tunikaten, Amphioxus und Cyclostomen andererseits.
2. Die physiologische Bedeutung des fraglichen Gebildes scheint bei Tunikaten, Amphioxus und Cyclostomen grundverschieden zu sein.

Bei Tunikaten sondert das Endostyl Schleim ab, mit dem die Nahrung eingehüllt und festgehalten wird; die im Schleimfaden eingeballten Tierchen werden durch Flimmerbewegung dorsal zum verdauenden Darm fortgeschafft (Fol u. a.).

Beim Amphioxus ist die Hypobranchialrinne offenbar ebenso wie die Epibranchialrinne der verdauende Darmabschnitt.

Beim Ammocoetes soll nach neuesten Angaben überhaupt kein Schleim produziert werden. Die als Drüsenzellen angesprochenen Gebilde sollen sensoriiellen Charakters sein (Renaut und Policard).

Beim erwachsenen Petromyzon sowie den übrigen Cranioten finden wir die typische bläschenförmige Thyreoidea mit ihrem Colloidsekret.

3. Sowohl in morphologischer wie in physiologischer Hinsicht ist zwischen dem Organ des Ammocoetes und des erwachsenen Petromyzon ein so gewaltiger Unterschied, dass ein direkter Übergang schwer verständlich ist.

Die spärlichen diesbezüglichen Angaben W. Müllers machen eine erneute Untersuchung bei Petromyzon sehr erwünscht, denn auch wenn die definitive Thyreoidea des Petromyzon sich von dem fraglichen Gebilde des Ammocoetes ableiten lässt, so muss die histologische Umwandlung sehr interessant sein.

Die Thymus.

Auch dieses Organ hat Leydig (53) als erster bei Gymnophionen und zwar ebenfalls bei demselben Exemplar von *Coecilia annulata* beschrieben und abgebildet. „Die Thymus erscheint nach Wegnahme der äusseren Haut im Nacken an derselben Stelle, wo sie bei allen vorausgegangenen Batrachieren

ruhte, hinter und ober dem Unterkieferwinkel. Sie ist dann noch umhüllt von einer etwas pigmentierten Bindegewebsschicht, welche auch die zunächst gelegenen Muskelgruppen überzieht. Die Drüse war braun-gelblich und bestand aus vier hintereinander liegenden Blasen, mit körniger Masse gefüllt, die in der Mitte jedes Follikels intensiv gelb gefärbt war.“ (pag. 63.)

Auch über die histologischen wichtigsten Daten der Thymus gibt dieser geniale Forscher vollkommen richtigen Aufschluss und trotz der gewaltigen Literatur und den technischen Hilfsmitteln sind wir in über 50 Jahren nicht um vieles weiter gekommen.

Nachdem Leydig nämlich die dicht gedrängten kleinen Thymuszellen beschrieben hat, sagt er pag. 63: „Zwischen diesen die Hauptmasse darstellenden Körpern waren andere, wenn auch weit minder zahlreich eingestreute Gebilde, welche meist grösser als die vorhergehenden, um ein helles Zentrum Schichten einer klaren Substanz hatten.“ Es sind dies unzweifelhaft die sogenannten Hassallschen Körperchen.

(Einige Forscher halten es aus formalen Gründen für unstatthaft, diese Bezeichnung auch auf die morphologisch etwas abweichenden Degenerationsprodukte der Fische und Amphibien anzuwenden. Aber da Übergänge der morphologischen Struktur vorhanden sind und die Gebilde bei allen Formen wesensgleich sind, finde ich es praktischer, den Begriff „Hassallsche Körper“ umfassender zu verstehen, sodass auch die einzelligen Gebilde mit grossem meist hyalinem Protoplasma und oft einer konzentrischen Schichtung darin eingeschlossen werden. Dass diese intrazelluläre Schichtung mit der durch umlagernde Zellen bedingten bei den „echten“ Hassallschen Körpern nichts gemeinsames hat ist wohl selbstverständlich.)

Wiedersheim (79) geht in seiner Monographie nur auf die Topographie und Zahl der Thymusknoten ein. Sie liegen in einer Art von Bucht zwischen dem Musculus Omo-humero-maxillaris und dem Levator arcuum branchialium. „Die Gestalt der Thymus wechselt bei den verschiedenen Gattungen und Arten der Gymnophionen sehr bedeutend. So stellt sie z. B. bei *Epicrium* (= *Ichtyophis*) eine einzige grosse, an ihren Rändern sehr stark gelappte Masse dar. Bei *Coecilia lumbricoides* wird sie — ebenso wie bei unserer *Hypogeophis* — durch vier ziem-

lich gleichmässig gestaltete Kugeln repräsentiert. Bei *Siphonops annulatus* besteht sie aus fünf bis sieben grösseren oder kleineren birnförmigen Lappchen“ (pag. 68). Bei *Hypogeophis* konnte ich nachweisen, dass die vier Thymusknoten aus den Thymusknospen der zweiten bis fünften Schlundtasche abzuleiten sind, die also dauernd selbständig bleiben. Dies ist natürlich das primitive Verhalten, während bei *Ichtyophis* die Vereinigung der Thymusknospen ein sekundäres Verhalten ist. Es wäre interessant, zu untersuchen, ob die fünf bis sieben Lappchen von *Siphonops* von fünf bis sieben Schlundtaschen abzuleiten wären. Ich halte dies für äusserst unwahrscheinlich, vielmehr wird es sich um eine Parzellierung der ursprünglichen vier Knospen handeln. Dies ist mir um so wahrscheinlicher, als ich öfters eine Furche in einer der vier Thymusknoten beobachten konnte, die durchgeführt die eine Kugel in zwei geteilt hätte. Es würde also *Coecilia* und *Hypogeophis* in bezug auf die Thymus das primitivste Verhalten zeigen, während *Ichtyophis* und *Siphonops* in zwei divergenten Richtungen abgeleitet wären. Diese Auffassung wird durch die Angabe von *Bolau* bestätigt, der bei *Siphonops annulatus* vier Thymuspakete beschreibt und auf einem Holzschnitt abbildet.

Bei der Organogenie der Thymus kann ich mich kurz fassen. An jeder dorsalen Wand der entodermalen Schlundtasche ordnen sich die Zellen halbkreisförmig an. Dieser Buckel ist die erste Anlage der Thymus. Später wölbt sich die Ausbuchtung immer mehr, bis ein Hohlbläschen entsteht, das noch geraume Zeit mit dem Darmepithel im Zusammenhang bleibt (bis zum Stadium 39/40), während die erste Anlage schon sehr bald nach Durchbruch der Schlundtaschen erfolgte. Während dieser langen Zeit wachsen die Thymusknospen also fast gar nicht. Die Abschnürung von richtigen Thymusknospen findet nur an der zweiten bis fünften Schlundtasche statt, an der ersten und sechsten findet lokale Zellwucherung schon statt, aber diese entwickelt sich nicht weiter, sondern die Zellen werden bald blasig und diese Rudimente werden dann bald zurück gebildet. Ähnliches beobachtete *de Meuron* (86) bei *Acanthias vulgaris*: la cinquième fente ne présente qu'un simple épaississement de son épithélium; cet épaississement s'arrête bientôt et n'aboutit pas à la séparation de la partie épaissie. In Fig. 26 habe ich eine solche rudimentäre

Thymusanlage der sechsten Schlundtasche gezeichnet. Sehr gut sieht man hier auch die ektodermale Tasche. Ebenso verhält sich die Thymusanlage bei der ersten Tasche. Es werden also sechs Thymusanlagen an den sechs ersten Schlundtaschen gebildet, die erste und letzte bleiben rudimentär und werden rasch rückgebildet, die vier mittleren dagegen entwickeln sich weiter und bleiben dauernd voneinander getrennt und selbständig. Sie wandern nach oben und oralwärts. In letzterer Beziehung also entgegengesetzt wie die Thyreoidea, die, wie wir oben sahen, freilich auch dorsal vom Darm zu liegen kommt, aber die kaudalwärts verlagert ist, so dass auf einem Querschnitt, wie Fig. 42 zeigt, Thymus wie Thyreoidea schliesslich zusammen getroffen werden. Durch ihre Verlagerung und ihr Wachstum nähern sich die einzelnen Thymusknoten so sehr, dass sie sich berühren und nur durch ihre bindegewebige Hülle voneinander getrennt sind. Wenn man die Haut von einem Mediaschnitt aus abwärts präpariert, sieht man sie wie vier aufgereichte weisse Perlen sich von den oben bezeichneten Muskeln abheben.

Wenn ich auf die Histogenese dieses Organs nun eingehe, so muss ich weiter ausgreifen und auf rein cytologische Probleme eingehen. Den Grundgedanken habe ich schon beim Anatomenkongress in Würzburg ausgeführt und ich verweise daher auf die Verhandlungen (07). Hier muss ich die damaligen Behauptungen mit Abbildungen belegen. Wiederholungen werden sich dabei nicht vermeiden lassen. Ich werde den Lebenslauf einer Thymuszelle schildern. Natürlich ist die Reihenfolge der Stadien nur durch das Alter resp. die Ausbildung der Embryonen gegeben. Denn man kann eine Thymuszelle nicht wie ein lebendes Protozoon in seinen Entwicklungsphasen unter dem Mikroskop verfolgen. Daher kann der „Lebenslauf“ meiner Thymuszelle keinen Anspruch auf absolute Exaktheit machen, aber ich glaube, dass meine Ableitung, da in Harmonie mit der zeitlichen Folge, sich ungezwungen als tatsächlich bestehend ergeben wird.

Zuerst will ich als Überblick eine kurze Schilderung der Veränderungen in der Thymus geben. Im Stadium 39 lösen sich die Thymusbläschen von der Darmwand los und werden bald zu kompakten Gebilden, die rasch heranwachsen und zwar so lange bis die larvale Entwicklung dauert, also bis zum Verlust der Kiemen im Stadium 50. Bis zu dieser Zeit (oder bis kurz vor-

her; individuelle Verschiedenheiten kommen vor) finden wir nur eine Art Thymuszellen und zwar sind dieselben mit zunehmendem Alter immer kleiner geworden. Dabei hat das Plasma in viel stärkerem Maße abgenommen als die Kerne. Wenn *Hypogeophis rostratus* das Spiraculum schliesst, ist es etwa 7 cm lang. Bei jungen Tieren von 9—12 cm findet man das typische Bild der Thymus: grosse Zellen mit dunklen und hellen Kernen; kleine „lymphoide“ Zellen und Hassallsche Körper in stärkster Ausbildung.

Einzelne Thymusknoten dieses Stadiums zeigen äusserst zahlreiche mehr oder minder pathologische Mitosen und Kernzerfallsbilder und gerade in diesen sind erst verhältnismässig spärliche grosse „epitheloide“ Zellen sowie Hassallsche Körper. Die Chromosomen haben ganz bestimmte Veränderungen im Laufe der Entwicklung gemacht, wie ein Blick auf Taf. L, Fig. 61—65 zeigt, sie sind kürzer, breiter und plumper geworden.

Bei ausgewachseneren Tieren von 17—25 cm Länge findet man die Thymus noch prall mit „lymphoiden“ Zellen erfüllt, daneben die „epitheloiden“ Zellen und wenige Hassallsche Körper. Noch ist keine Vaskularisation eingetreten. Eine Einwanderung oder Auswanderung von Zellen findet nicht statt, denn wenn eine solche in nennenswerter Weise erfolgte, könnte sie mir bei lückenlosen Serien durch den Kopf in allen Stadien nicht entgangen sein, da ich eifrig danach gesucht habe. Bei sehr dicken Individuen von 25 cm, die ich als die ältesten betrachte, fanden sich kaum Hassallsche Körper, die grossen Zellen waren ebenfalls erst nach langem Suchen hier und da zu finden, die kleinen „lymphoiden“ Zellen waren nicht mehr so dicht gedrängt wie bei jüngeren Individuen. Eine richtige Vaskularisation war auch hier nicht zu beobachten. Doch war die bindegewebige Hülle verdickt und einzelne Züge und mit ihnen kleine Gefässe zogen ins Innere. Der erste Charakter den ich bekam, war, dass ich nicht die Thymus, sondern aus Versehen ein Gefäss herauspräpariert und geschnitten hatte. Selbstverständlich überzeugte ich mich bald, dass ich die Thymus vor mir hatte und erhielt von einem zweiten Individuum analoge Bilder. Ich muss noch erwähnen, dass bei diesen alten Individuen die Fixation nicht so gut war wie bei den jungen; aber für meine Zwecke völlig ausreichend.

Bei der ersten Anlage der Thymus kann ein Unterschied zwischen ihren Zellen und denen des benachbarten Darmes nicht nachgewiesen werden: Es ist ein hohes einschichtiges zylindrisches Epithel, dessen langgestreckte Zellen einen ovalen Kern aufweisen. Fig. 38 zeigt einen Abschnitt einer solchen Thymusanlage bei einem Embryo vom Stadium 23.

Histologische Details der Zellen habe ich in der Zeichnung nicht ausgeführt; ich möchte nur auf das Verhältnis der Kerne zum Protoplasma aufmerksam machen. Die „Kernplasmarelation“ (R. Hertwig), d. h. der Quotient von Kern durch Protoplasma, ist klein. Während langer Zeit wächst die Thymus sehr wenig und langsam. In Fig. 39 sehen wir wiederum einen Thymusabschnitt von einem Embryo des Stadiums 36. Noch ist das Bläschen nicht abgeschnürt. Die Kerne sind nicht kleiner geworden, sondern eher grösser; das Plasma dagegen hat schon gewaltig abgenommen. Das Zylinderepithel ist niedriger geworden, es ist nicht mehr rein einzeilig. Das Verhältnis zwischen Kern und Plasma hat sich zu Ungunsten des letzteren verschoben. Sehr bald im Stadium 39 lösen sich die Thymusbläschen vom Darmepithel los und nun beginnt ein ungemein intensives Wachstum, wie es sich durch überaus häufige Mitosen und rasche Vergrößerung des Organs ergibt. Sehr bald sind die Bläschen zu kompakten Zellhaufen geworden, die an Grösse sehr stark zunehmen und im Verhältnis zu den übrigen Organen übermässig schnell wachsen. Dieses Wachstum erfolgt durch rasch aufeinander folgende Zellteilungen. Es fällt dabei das Ruhestadium der Zellen fort, sodass das Heranwachsen der Tochterzelle zur Grösse der Mutterzelle nicht erreicht wird, sondern die Zellen sehr bald beträchtlich kleiner werden. Aber nicht nur an Grösse sind diese Zellen verschieden, auch ihre Kernplasmarelation hat sich verändert. Während die Kerne am Ende der rapiden Zellteilungen etwa die halbe Oberfläche des Anfangsstadiums besitzen, ist die Verminderung des Plasmas eine viel gewaltigere, eine fast unendliche im wahrsten Sinne des Wortes, denn meist können wir in den kleinen Thymuszellen überhaupt kein Protoplasma mehr nachweisen, mussten also den Anfangswert durch 0 dividieren. In einigen günstigen Fällen kann man einen Zipfel Protoplasma nachweisen wie in Fig. 40, doch ist das ein Ausnahmefall. In früheren Zeiten glaubte man „freie Kerne“

vor sich zu haben. Auch ohne exakte Maße, die hier leider nicht durchführbar sind, lehrt der blosse Augenschein, dass im Laufe der Entwicklung die Kernplasmarelation sich zu Ungunsten des Plasmas verschoben hat. Ist die Verschiebung übermässig, wird der Kern allzu gross im Verhältnis zum Protoplasma, so tritt eine „Depression“ (Calkins) der Zelle ein. Protozoen in diesem Zustand zeigen bei diesem Missverhältnis von Kern und Plasma ein trübes, dunkleres Aussehen; sie ziehen die Pseudopodien ein, die oft verdickt und verklumpt sind; sie nehmen keine Nahrung auf, vermehren sich nicht. In der Depressionskultur der Infusorien gehen viele Individuen zu Grunde, die übrigen erholen sich wieder und werden wieder ganz normale Tiere, bis sie einer neuen Depression anheimfallen. Von den Ursachen, die zur Depression führen, interessiert uns vor allen besonders die der „ununterbrochenen Funktion“, die R. Hertwig (05) an die Spitze der Einflüsse setzt, die imstande sind, die Kernplasmarelation zu verschieben. Bei unausgesetzter Fütterung einer Protozoen- resp. Hydrakultur erzielt man durch die ununterbrochene assimilatorische Tätigkeit ein solches Anwachsen des Kernes auf Kosten des Protoplasma, dass die Tiere in „Depression“ verfallen; sie sind unfähig zu assimilieren und sich zu teilen.

Auch bei der Thymuszelle ist eine übermässige Funktion bei dem rapiden Zellwachstum gegeben und wir sehen auch hier die Kernplasmarelation so sehr zu Gunsten des Kernes verschoben, dass die Zelle bis auf weiteres nicht mehr teilfähig ist. Das rapide Wachstum hat plötzlich ein Ende: wir haben in dieser Zelle den einen Bestandteil der Thymus vor uns, die sogenannte „lymphoide“ Zelle (Fig. 40) der Autoren.

Nicht nur die Grösse der Kerne hat im Verhältnis zugenommen im Laufe der Entwicklung, sondern auch die Färbbarkeit. Während in den jungen Stadien die Kerne blass waren, speichern die endgültigen Thymuszellen äusserst intensiv die Kernfarbstoffe auf. Wenn man z. B. einen in toto gefärbten Kopf mit blossem Auge in der Serie betrachten, so fallen die Thymusballen durch ihre intensive Färbung sofort besonders auf. Das hängt nicht nur von der Dichtigkeit der Kerne, sondern auch von ihrer Hyperchromasie ab. Auch ein Vergleich der Figuren 38, 39 und 40, sowie der Figuren 59 und 60 zeigt diese Intensitätsunterschiede in der Farbe. Man könnte die Ursache davon in

einem verschiedenen Flüssigkeitsgehalt der Kerne annehmen. Doch ist, glaube ich, eine andere Erklärung vorhanden. Die Grösse der Kerne ist von der Zahl der Chromosome abhängig, wie Boveri (05) überzeugend nachgewiesen hat. Wir sahen, wie die Kerne allmählich an absoluter Grösse abnahmen, daraus folgt, dass auch das Volumen der Chromosome abgenommen haben muss. Das kann man auch direkt beobachten und messen (Figg. 61 u. 62). Ich habe schon in einer früheren Arbeit (06a) darauf hingewiesen, dass es die Unfähigkeit eines schnellen Wachstums der Chromosome wäre (die bei so komplizierten Gebilden ja nicht verwunderlich), die einerseits bei der Furchung einen sofortigen Ausgleich der Kernplasmaspannung verhindere, andererseits eine Verkleinerung der Kerne bei rasch folgender Teilung bewirken müsse. Denn die Masse der Chromosome ist direkt proportional der Kernoberfläche. Diese ist bei der Thymuszelle infolge der rapiden Teilungen auf die Hälfte herabgesunken, also müssen wir auch annehmen, dass das Volumen des Chromosoms auf die Hälfte reduziert sei. Dass dies tatsächlich der Fall ist, lehrt der Vergleich der Figuren 61 und 62, die bei gleicher Vergrösserung Mitosen von Thymuszellen vom Stadium 34 und 45 zeigen. Das Tochterchromosom wächst also hier nicht auf die Grösse des Mutterchromosoms heran, wie Boveri annimmt und wie es im allgemeinen bei gleichbleibender Zellgrösse auch sein wird. Es kann daher auch das Anwachsen des Chromosoms auf die doppelte ursprüngliche Grösse nicht das zur Teilung auslösende Moment sein. Dieses liegt viel früher in der „Kernplasmaspannung“ (R. Hertwig), d. h. eine Kernplasmarelation, bei der der Kern übermässig klein im Verhältnis zum Plasma ist, was durch Assimilation von Nahrung bewirkt sein kann. Ich kann hier auf diese Momente nicht näher eingehen und verweise auf die Originalarbeiten von R. Hertwig und Popoff. Hier wollte ich nur den Standpunkt präzisieren, dass die Kernverkleinerung ihre Ursache in der Verkleinerung der Chromosomen hat, die bei rasch aufeinander folgenden Teilungen nicht auf ihre ursprüngliche Grösse heranwachsen können. Freilich könnte der Einwand erhoben werden, dass bei der Thymus nicht ähnlich wie bei der Furchung die grosse Kernplasmaspannung als treibendes Moment angesprochen werden könnte. Denn die ursprünglichen Thymuszellen unterscheiden sich in nichts von den

übrigen Darmzellen. Für die rasch folgenden Teilungen muss also eine andere Ursache vorhanden sein, die wir nicht kennen. Für die Folgeerscheinungen aber, die wir hier ja nur besprochen haben, ist das ursächliche Moment der Zellteilung ohne Belang.

Haben wir die Grösse des Kernes nun von der Masse der Chromosome abgeleitet, so wollen wir nun versuchen, die Färbbarkeit ersterer ebenfalls auf Veränderungen innerhalb der Chromosome zurückzuführen.

Wenn wir eine Mitose der Thymuszelle beim Stadium 45 betrachten, so können wir zierliche schlanke Stäbe als Chromosome bewundern (Fig. 62). Dieselben sind scharf voneinander zu trennen, da sie gleichmässig gebaut sind. Sie sind aber schon bedeutend kleiner als die vom Stadium 34 (Figg. 61 a und b). Die Spindel zeigt ihr gewohntes Aussehen, Centrosome an den Polen aufweisend. Die Äquatorialplatte gewährt ein klares, helles Bild. Nach diesem Stadium setzt die geschwulstartige Proliferation der Zellen ein und sehr bald (Stadium 48) haben die Chromosome ihre schlanke Stabform eingebüsst (Fig. 63). Zwar sind sie noch scharf voneinander zu trennen, aber sie zeigen eine verquollene, in der Mitte leicht tonnenförmig angetriebene Gestalt. Im Laufe der Entwicklung werden diese Charaktere immer ausgesprochener, sodass wir entsprechend der Entwicklung der Reihe nach alle Übergänge antreffen bis zu einem Punkte, wo die stabförmigen Chromosome zu plumpen Vierecken und Kugeln geworden sind (Fig. 64). Fast der ganze Plasmaleib ist erfüllt von diesen stark chromatischen Gebilden. Ein Vergleich zwischen Figg. 61—65 zeigt besser als viele Worte die ungeheure Veränderung, die zwischen den Chromosomen einer jungen und einer alten Thymuszelle besteht.

Diese Formveränderung innerhalb des Chromosoms muss auf die unharmonische Vermehrung einer der aufbauenden Substanzen zurückgeführt werden, da eine Aufnahme eines fremden Körpers, z. B. Wasser, zur vollen Erklärung des Bildes nicht ausreicht.

Die Chromosome sind nun kompliziert organisierte Gebilde. Wir können sie weiter analysieren und beobachten, dass sie aus Chromatinkörnern, den „Chromiolen“, bestehen, welche durch eine

schwach färbbare Kittmasse, die „Nucleoarsubstanz“ (R. Hertwig), zur Chromosomeneinheit verbunden werden.

Diese Nucleoarsubstanz (auch Platin genannt) „steht in sehr nahen Beziehungen zum Chromatin“. Meist ist es mit diesem vereinigt, d. h. in ihm enthalten; doch kommt es auch einzeln vor, z. B. in den echten blassen Nucleolen oder als Teil der Doppelnucleolen, die ein blasses Zentrum und einen chromatischen Ring aufweisen. Ferner sieht man sie bei gewissen Tetraden, die eine achromatische Brücke im Chromosom aufweisen.

Diese Substanz schwindet bei der Bildung der Chromosome und daher spricht ihr R. Hertwig eine formative Funktion für die Chromosome zu; andererseits können die Chromosome aber die Nucleoarsubstanz im Tochterkern produzieren. Es bestehen also sehr nahe Wechselbeziehungen zwischen Chromatin und Nucleoarsubstanz; ihr Hauptunterschied besteht wohl in der Reaktion Farbstoffen gegenüber. Die Nucleoarsubstanz entspricht einer Art Vorstufe des Chromatins und ist so nahe verwandt mit ihm, dass wir sie als Einheit hier behandeln wollen. Als drittes Substrat der Chromosome kommt (oder als zweites, wenn man die vorhergehenden nicht trennt), das „Liningerüst“ der Autoren in Betracht. Dies ist nichts anderes, als die eventuell verdickten und solidifizierten Wabenwände des allgemeinen Zellprotoplasmas, welches ich als das formgebende Element, das auch die Grösse des Chromosoms bestimmt, auffassen möchte. Es ist das Element, auf das H ä c k e r seine Achromatin-Hypothese aufgebaut hat.

Dieses Liningerüst scheint auch mir das speziell organisierte Gebilde zu sein, während Chromatin und Nucleoarsubstanz mehr den Eindruck einer ungeformten Substanz machen. Das organisierte Liningerüst braucht mehr Zeit zum Heranwachsen, als ihm bei der raschen Proliferation der Thymuszellen gewährt wird, daher nimmt es ab und wird absolut kleiner im Laufe der Entwicklung. Man vergleiche die mit gleicher Vergrößerung gezeichneten Chromosome von Figg. 61 und 62. — Durch lebhafte Funktion wird der Chromatingehalt erhöht und zwar unbeschränkt (Goldschmidt [05]). Es vermehrt sich also im Laufe der Entwicklung Chromatin (mit Nucleoarsubstanz?) im Übermaß. Diese zähflüssige Substanz speichert sich auf dem mehr festen.

formgebenden Liningerüst auf, das im Verhältnis zum Chromatin zwischen zwei Teilungen nur wenig gewachsen ist. Durch dieses Missverhältnis von chromatischer und achromatischer Substanz verliert das Chromosom seine schlanke Stabform (Fig. 63) und gewinnt schliesslich die Kugelform (Fig. 64). Dieselbe Formveränderung entsteht, wenn um ein solides, stabförmiges Gerüst ein Flüssigkeitstropfen wächst.

Wir sehen also, wie die Hyperchromasie der Kerne einer „Hyperchromasie“ der Chromosome bei der Mitose entspricht. Das „überschüssige“ Chromatin bildet natürlich einen Teil des Volumens des Chromosoms, hat jedoch keinen Einfluss auf die Kerngrösse. Es ist also das Volumen der Chromosome = Oberfläche der Kerne nicht absolut richtig, sondern es gilt nur für normale Fälle. Wenn dagegen abnorme Zustände innerhalb des Chromosoma herrschen, wenn die „Chromolinin-Relation“ verschoben ist, so ist das massgebende für die Kernoberfläche das formgebende Liningerüst, während das Chromatin nur die Intensität der Farbreaktion beeinflusst, also hier die Hyperchromasie bewirkt.

Wenn die eben geschilderten Vorgänge durch die stetig anhaltende gesteigerte Funktion eine gewisse Grenze erreicht haben, muss eine Stockung eintreten. Durch die Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten der Kerne trat, wie wir oben sahen, ein Depressionszustand der Zelle ein, der dieselbe bis auf weiteres teilunfähig macht: ruhende „lymphoide“, kleine Thymuszellen. Durch die übermässige Vermehrung von Chromatin resp. Nucleolarsubstanz verkleben und verklumpen die Chromosome untereinander (Fig. 65). Tritt dieser Prozess vor Eintritt der Depression ein, so wird die Auslösung zur Zellteilung noch erfolgen. Die zu unförmigen Klumpen geballten Chromosome sind aber einer exakten Teilung nicht mehr fähig: daraus resultiert notwendigerweise eine pathologische Mitose, die nicht zu einer vollkommenen Zellteilung führen kann. Und in der Tat wimmelt es in diesem Stadium der Thymusentwicklung von pathologischen Kernteilungsfiguren. Man sieht von den noch einigermaßen normalen (Fig. 64) alle Übergänge bis zu richtigen Kerndegenerationsbildern: Heteropole Teilungen, einzelne verklumpte Chromosome (Fig. 65) bis zu einheitlichen Chromatinballen.

Bisher in der Thymus trafen wir nur eine Art von Zellen an: Das Organ ist rein epithelial. Nun finden wir unmittelbar nach diesen pathologischen Mitosen ausser den kleinen Thymuszellen grosse „epitheloide“ Zellen an (Fig. 41). Wie können wir uns ihr plötzliches zahlreiches Auftreten in diesem Stadium erklären?

Eine Einwanderung von aussen kann ich mit aller Bestimmtheit aus meinen zahlreichen Serien durch ganze Köpfe ausschliessen.

Um zu einer befriedigenden Erklärung dieser Tatsachen zu gelangen, muss ich etwas weiter ausholen und auf die Zellteilung eingehen. R. Hertwig hat zuerst ein funktionelles Kernwachstum von einem Teilungswachstum unterschieden. Ein frisch geteiltes Infusor assimiliert aus der Nahrung Protoplasma und zwar wächst der Zelleib auf das Doppelte, während der Kern nur minimal sich vergrössert (Funktionswachstum). Durch dieses ungleichmässige Wachstum hat sich die Kernplasmarelation so sehr zu Gunsten des Plasmas verschoben, bis die „Kernplasmaspaltung“ eintritt, welche die Zellteilung auslöst. Dieser letztere Prozess beginnt mit dem Teilungswachstum des Kernes, der rapide auf seine doppelte Grösse heranwächst. Für die exakte Begründung dieser eben angedeuteten Prozesse verweise ich auf Popoff¹⁾ der diese Auffassung auch experimentell gestützt hat. Hier interessiert uns nur das Faktum: Bei Auslösung der Zellteilung setzt das Teilungswachstum des Kernes ein, oder anders ausgedrückt, wachsen die Chromosome auf das Doppelte heran. Diese Auffassung steht im Gegensatz zu der von Boveri (05), der im beendeten Wachstum („Reifen“) des Chromosoms auf die doppelte Grösse den Auslösungsprozess der Zellteilung erblickt. Wenn also, um zu unserer Thymuszelle zurückzukehren, die Auslösung zur Zellteilung erfolgt, wenn die Veränderungen innerhalb der Chromosome schon weit fortgeschrittene sind, so wird zwar noch ein Teilungswachstum eintreten, aber eine Trennung der verquollenen Chromosome durch den Längsspalt findet nicht mehr statt.

¹⁾ Diese Arbeit erscheint im neuen Archiv für Zellenlehre, herausgegeben von R. Goldschmidt.

Nach der Rekonstruktion des Kernes ist dieser ein Diplokaryon (Boveri): er hat die doppelte Masse von Chromosomen als normal; die Kernoberfläche hat sich verdoppelt.

Dies entspricht den tatsächlichen Befunden bei der Thymus ganz genau. Der durchschnittliche Durchmesser der kleinen Zellen $5,25 \mu$ zu dem der grossen $7,5 \mu$ verhält sich wie 7:10; die Oberfläche also im Quadrat dieser Werte wie 1:2. Der Vergleich von Figg. 40 und 41 zeigt auf den ersten Blick diese Verhältnisse am deutlichsten.

Diese „diplokaryotischen“ Zellen der Thymus, wie ich die „epitheloïden“ der Autoren nennen werde, sind also Abkömmlinge der ursprünglichen Epithelzellen. Sie sind aber keine „Mutterzellen“ für die kleinen Thymuszellen, sondern aus diesen durch eine unvollständige Kernteilung entstanden.

Diese diplokaryotischen Zellen unterscheiden sich unmittelbar nach der Rekonstruktion der Kerne nur durch die doppelte Grösse von den kleinen Thymuszellen. Die Färbbarkeit und die Struktur der Kerne ist die gleiche geblieben. Einen Zellleib sieht man meistens nicht oder nur in schmalen Säumen und Fetzen wie in Fig. 41.

Durch die „unvollkommene“ Teilung ist die Zelle in ganz abnorme Bedingungen gekommen; sie ist nicht mehr teilfähig; es treten aber verschiedene Prozesse auf, die das Gleichgewicht in der Zelle wieder herzustellen streben. So erhalten wir eine grosse Mannigfaltigkeit von Bildern, die schliesslich alle zur Degeneration führen, da die Veränderungen von der Norm zu tiefgreifende waren.

Unter den Reparationsprozessen nimmt die erste Stellung die Chromidienbildung ein. Unter diesem Begriff versteht man nach R. Hertwig mit den gewöhnlichen Kernfarbstoffen sich färbende Gebilde im Plasma. Ihre Herkunft aus dem Kern erscheint für Protozoen gesichert, da man einerseits Kerne sich in Chromidien auflösen sah, anderseits die Bildung von Kernen aus dem Chromidialnetz beobachtete. Ausserdem werden oft in der Literatur Chromidien beim Passieren der Kernmembran geschildert und abgebildet, eine Tatsache, die freilich auch oft vorgetäuscht sein kann, die aber in gewissen Fällen nicht zu bezweifeln ist (z. B. bei Depressionszuständen von *Aktinosphaerium*). Eine solche Chromidienbildung findet man nun sehr reichlich in den

diplokaryotischen Thymuszellen. Einmal konnte ich einen chromatischen Strang vom Nucleolus ins Plasma hinein verfolgen (Fig. 42a). Dasselbe Verhalten ist von *Zweiger* (06) und *Wassilieff* (07) bei Spermatogenesen von Insekten beobachtet worden. Meistens findet man jedoch die Chromidien als grössere oder kleinere Brocken und Klumpen im Protoplasma liegen (Fig. 42b und 43). Durch diese Chromatinausscheidung aus dem Kern wird dieser bedeutend blasser, so dass er in scharfen Gegensatz zu den kleinen Thymuszellen tritt (Fig. 59).

Ferner setzt nun ein mächtiges Anwachsen des Zelleibes ein. Während früher nur ein schmaler, kaum erkennbarer Plasmasaum auch bei den diplokaryotischen Zellen zu erkennen war (Fig. 41), sehen wir nun bei den blasserem Kernen einen grossen deutlichen Zelleib (Fig. 55).

Ebenso wie Protozoen in Depression durch Chromidienbildung sich zu normalen Tieren erholen, analog gewinnt die Thymuszelle dadurch ihre Funktionsfähigkeit zum Teil wieder: sie ist nun imstande zu assimilieren.

Durch das Heranwachsen des Protoplasmas einerseits, sowie durch die Kernverminderung durch Chromidienbildung andererseits, wird die normale Kernplasmarelation wieder herzustellen versucht, aber die unvollkommene Teilung hat so grosse Veränderungen bewirkt, dass eine normale Weiterentwicklung nicht möglich ist. Ich halte es aber nicht für ausgeschlossen, dass bei anderen Objekten die Zellen sich so weit erholen, dass nochmals eine Zellteilung ausgelöst wird. Diese wird wahrscheinlich ebenfalls nicht zu einer vollkommenen Teilung, sondern zu einem vierfachen Kern führen. Vielleicht lassen sich auf diese Weise gewisse Riesenkerne erklären.

Die oben geschilderten Prozesse gehen dabei, da es zur Zellteilung nicht kommt, immer weiter nebeneinander fort. Der Kern wird immer blasser, oft wird er völlig achromatisch (Fig. 44), der Zelleib wächst immer stärker heran und auch der Kern wird bedeutend grösser. Diese Erscheinungen können wir so deuten, dass die Zelle in Depression durch Chromidienbildung die Kernplasmarelation erhält, die zur Assimilation und Bildung von Cytoplasma befähigt. Durch diese Funktion wächst wiederum der Kern. Da durch die Chromosomenveränderung die Zellteilung als Regulativ ausgeschaltet ist, steigern sich Kern und Proto-

plasma gegenseitig zu immer grösseren Gebilden. Schliesslich haben wir ganz grosse blasse Kerne mit mächtigem Zelleib vor uns. Aber beide zeigen schon Spuren der Degeneration (Fig. 56). Der Kern weist kaum noch Chromatin auf, seine Nucleolen haben nur noch einen feinen Chromatinring, während ihr Zentrum sich intensiv mit Eosin färbt. In anderen Fällen ist der Kern fragmentiert in 2—6 Teile zerfallen (Fig. 50a und b).

Drittens sehen wir um den Kern eine meist halbmondförmige, aber oft unregelmässige helle Substanz. Natürlich ist das keine durch Schrumpfung entstandene Lichtung, sondern diese stark lichtbrechende Masse scheint vom Kern ausgeschwitzt zu sein (Figg. 48 u. 49). Ganz analoge und viel deutlichere Bilder zeigen degenerierende Seestern- oder Seeigeleier. Wahrscheinlich handelt es sich hier um ein Herausschaffen von übermässig gebildeter Nucleolarsubstanz.

Endlich möchte ich noch eine merkwürdige Kernform anführen, die bei verhältnismässig sehr kleinen Zellen, also vor der unvollkommenen Teilung, zur Beobachtung gelangt (Fig. 51a, welche bei gleicher Vergrösserung wie Fig. 40 gezeichnet ist, zeigt dies sehr deutlich). Das Chromatin ist ganz auf einer Seite am Rande angesammelt, nicht in nucleolenartiger homogener Masse, sondern unregelmässig hellere und dunklere Streifen erkennen lassend. Von dieser Hauptchromatinansammlung ziehen einzelne oft doppelte Fäden zur entgegengesetzten Peripherie. Der Rand des Kernes ist ebenfalls chromatisch. Der grösste Teil des Kernes ist dagegen hell, völlig frei von Chromatin. Aus dieser Schilderung, sowie den Bildern Figg. 51 u. 52 geht die Ähnlichkeit dieser Kerne mit denen vom Synapsisstadium der Geschlechtszellen zur Genüge hervor. Freilich will ich nicht verhehlen, dass in manchen dieser Kerne die hellen Partien vakuolenartigen Eindruck machten, auch der dicke chromatische Rand erinnert an pyknotische Kerne, bei anderen dagegen glichen sie völlig der typischen Synapsis. Bei dem Vergleich von Thymus- und Sexualzellen werden wir auf die Bedeutung dieser Tatsachen eingehen.

Ehe wir auf die degenerativen Veränderungen eingehen, wollen wir kurz ein biologisches Moment der diplokaryotischen Thymuszellen erörtern. Die grossen Zellen vereinigen sich mit ihrem Zelleib zu zweit oder zu mehr miteinander (Fig. 58).

Dann sieht man einen grossen Protoplasmaleib mit zwei oder mehr Kernen. Die Zellgrenzen sind völlig verschwunden. Häufig verschmelzen die Zellen nicht breit miteinander, sondern nur mit einem Zellfortsatz. Dies ist leicht erklärlich wenn man berücksichtigt, dass zu der Vereinigungstendenz die kleinen Thymuszellen als zwischen den grossen Zellen eingelagerte hindernde Massen in Betracht kommen.

Die nahe beieinander liegenden diplokaryotischen Zellen werden also einen einheitlichen Protoplasmaaballen mit so viel Kernen als Zellen verschmolzen sind, bilden; die weiter getrennt voneinander liegenden Zellen vereinigen sich aber wegen der dazwischen liegenden übrigen Zellen nur mit ihren Fortsätzen und bilden somit ein Reticulum.

Dass diese Verschmelzungstendenz besteht, ist ein Beweis mehr, dass hier Depressionszellen vorliegen. Bei Protozoen ist es eine alltägliche Erscheinung, dass in der Depression „Plasmogamie“ eintritt. Diese Vereinigung zweier Zellen kann nur durch die abnorme Veränderung der Oberflächenschichte zustande kommen, die nunmehr unfähig geworden ist, die Selbständigkeit des Individuums zu wahren. Über die Bedeutung dieser Erscheinung weiss man so gut wie nichts. Man kann sich vorstellen, dass es eine analoge, wenn auch weit geringere Bedeutung hat, wie die Amphimixis der Kerne. Durch letztere wird das konjugierende Tier wieder „verjüngt“; vielleicht ist die Vermischung von Plasma eines artgleichen Individuums ebenfalls von einem gewissen Nutzen für die Zelle.

Von den Veränderungen des Protoplasma wollen wir nur Einzelheiten herausgreifen, um nicht gar zu tief in die Pathologie der Zelle hineinzugeraten. Wir wollen nur die für die Thymus charakteristischen Gebilde betrachten.

Da kommt nun in erster Linie die konzentrische Streifenbildung im Protoplasma in Betracht (Figg. 55 u. 56). Unmittelbar um den Kern ist meist ein hellerer Streifen, der von einem dunkleren Rand umgeben ist. Dann finden sich konzentrisch um den Kern dunklere Bänder im Protoplasma. Eine Struktur konnte ich darin nicht wahrnehmen, da der gesamte Zelleib ein eigentümlich hyalines Aussehen zeigt. Die konzentrischen und homogenen dunklen Kreise haben denselben Charakter, wie die bei einer eintrocknenden Salzlösung entstandenen. Sie werden wohl eine

Ausfällung aus dem langsam absterbenden Protoplasma sein. Diese Körper hat, wie aus obigem Zitat hervorgeht schon Leydig gesehen und beschrieben. Diese „Hassallschen Körper“ sind bei den niedrigen Wirbeltieren allgemein zu finden; während bei höheren die Degenerationserscheinungen etwas modifiziert sind.

Ausser diesen einzelligen konzentrischen Körperchen kommen Konglomerate aus vielen verschmolzenen Zellen vor (Fig. 59). Es sind dies die typischen allbekannten Hassallschen Körperchen. Das Zentrum ist in der Degeneration am meisten fortgeschritten. von aussen lagern sich immer neue diplokariotische Zellen an, die somit einen Ring bilden. Wenn das Zentrum degenerativ zerbröckelt, entsteht dadurch ein hohler Ring, der eine verdickte Gefässwand vortäuschen kann, besonders da häufig noch im Detritus degenerierende, aber eben durch den Zerfall der anderen freie Zellen (eventuell mit allem Chromatin zu einem Ballen verklumpt) als Blutzellen gedeutet werden können. (Nusbaum und Machowsky, Fig. 60).

Ein weiteres konzentrisches Gebilde sieht man auf den Figuren 45 und 46 abgebildet. Das Ganze ist ganz achromatisch. Das Zentrum dunkel, etwas unregelmässig in Form und auch anscheinend schwach strukturiert, während der helle und dann der dunkle Ring völlig homogen erscheinen. Mit Bestimmtheit kann ich diesen Körper nicht ableiten. Wahrscheinlich geht ein Stadium wie in Figur 47 vorher, wo sich um einen grossen Mittelpunkt eine chromatische Zone sich ausbreitet. Auf der einen Seite sehen wir einen chromatischen Punkt, auf der anderen eine helle Zone. Es ist nun die Frage, ob dies das Degenerationsprodukt eines Kernes oder aber eines Chromidiums wie von Figur 43 sei. Ich halte ersteres für wahrscheinlicher, doch ist letztere Möglichkeit nicht ausgeschlossen. Dieses Gebilde erscheint mir deshalb so interessant, weil es morphologisch eine so grosse Ähnlichkeit mit den Dotterkernen gewisser Spinneneier aufweist.

Hierher gehört auch ein Gebilde, das Figur 57 darstellt. Um eine helle Vakuole ist geschichtetes Plasma gelagert, der Kern ist metachromatisch rot (bei Hämatoxylinfärbung nach Delafield). Das Ganze ist von einer diplokaryotischen Zelle umschlossen.

Zum Schluss möchte ich noch eine eosinophile Zelle schildern. Am Rande des Zelleibes treten grössere Brocken auf, die sich mit Plasmafarben also Eosin, Pikrinsäure, Bleu de Lyon etc.

intensiv färben (Fig. 53). Allmählich nimmt diese Körnelung zu, bis die ganze Zelle mit diesen Brocken erfüllt ist (Fig. 54). (In der Zeichnung sind die leuchtend roten Brocken in grauer Farbe eingetragen). Diese Zellen stammen sicherlich nicht aus dem Blute, da das Organ noch nicht vascularisiert ist. Wahrscheinlich haben sie mit dem Blute absolut nichts zu tun. Ich halte dies vielmehr für einen neuen Beweis für den Depressionszustand der Thymuszellen: sie sind unfähig zu assimilieren und speichern daher ebenso wie die Geschlechtszellen im gleichen Zustand die Nahrungsstoffe als Dottermaterial auf, da sie es nicht verarbeiten können. Wahrscheinlich sind die eosinophilen Leukozyten ebenfalls Zellen in Depression, wofür auch ihr gelappter Kern spricht, aber mit unseren Thymuszellen brauchen sie auch dann nur diesen Depressionszustand gemein zu haben.

Alle diese geschilderten Vorgänge spielen sich am intensivsten bei jungen Tieren von 9—12 cm Länge ab. Später bei alten ausgewachsenen Tieren finden sich nur spärlichere Hassallsche Körper, aber ganz fehlen sie nie. Rudimentär fand ich die Thymus fast nie, denn bei den völlig ausgewachsenen alten Exemplaren von 24 cm Länge finden sich die vier grossen Thymusknoten voll von kleinen Thymuszellen und wie gesagt spärliche diplokaryotische Kerne und sonstige Degenerationsprodukte. Nach der Periode der intensiven Proliferation trat eben das Depressionsstadium für die kleinen Zellen ein, wodurch die Teilung gehemmt wurde. Später erholte sich der überwiegende Teil und beim gemässigten Wachstum, das jetzt einsetzt, bleiben sie völlig funktionsfähig, teilen sich normal und nur ein ganz geringer Prozentsatz kommt in Depression und Degeneration. Die Hassallschen Körper, die nach der intensiven Wachstumsperiode und durch die darauf folgende tiefe Depression entstanden waren, sind degenerativ zerfallen ohne Spuren zu hinterlassen.

Wir müssen nun auch auf das Bindegewebe und die Vascularisation der Thymus eingehen, nachdem wir sämtliche eigentliche Thymuselemente einheitlich von ursprünglichen Epithelzellen abgeleitet haben.

Jeder der vier Thymusknoten hat eine bindegewebige Hülle, in dieser verlaufen zahlreiche Kapillaren. Solange das Tier wächst, also bis zu Individuen von 24 cm Länge, ist kein Bindegewebe, kein Gefäss ins Innere der Thymus gedrungen. Bei

einem der ältesten Exemplare (ich schliesse auf das Alter von der Dicke des Tieres, denn die Länge schwankt stets um 25 cm, bei ausgewachsenen Tieren, dagegen ist der Querdurchmesser ein wechselnder), fand ich eine schwache Bindegewebseinwucherung und hier war die Thymus auch etwas kleiner als gewöhnlich, doch immerhin ganz stattlich und voll von kleinen Thymuszellen. Ein eigentliches Rudimentärwerden war dies nicht, höchstens eine senile Atrophie, wie sie in so manchen Organen vorkommen kann. Dass also meine diplokaryotischen Zellen nicht vom Mesoderm her eingewandert sind, kann ich mit Sicherheit behaupten.

Ebensowenig wandern, meiner Ansicht nach, die Thymuszellen aus und werden zu Blutelementen. Die Ähnlichkeit von Lymphozyten und Thymuszellen sowie das Rätsel der Lymphozytenquelle hat manchen Morphologen veranlasst, sie zu identifizieren, aber keinem ist der Beweis geglückt. Es lassen sich gegen diese Auffassung sehr gewichtige Bedenken erheben und ich verweise auf die Arbeit Stöhrs hierfür. Unbedingt widerlegt erscheint mir diese Hypothese schon durch die vortreffliche Arbeit von Watney (82) zu sein, der die Grössenverhältnisse von Thymus- und Blutzellen vergleicht. Die Unterschiede sind bei Säugtieren freilich kaum gegeben, bei Rochen aber ganz gewaltige. Auch bei Fröschen und Vögeln ist ein merklicher Unterschied in der Grösse vorhanden, wenn auch nicht so in die Augen springend wie beim Rochen, bei dem die weisse Blutzelle einen zweieinhalb mal so grossen Durchmesser als die Thymuszelle hat, also kann durch eine blosse Wanderung aus letzteren kein Blutelement werden. Bei *Hypogeophis* sind die Grössenunterschiede unerheblicher und daher nicht beweisend. Eine Auswanderung oder Verminderung von Thymuszellen konnte ich niemals beobachten. Über die Funktion der Thymus kann ich nichts angeben; diese Frage muss auf physiologischem Wege durch das Experiment gelöst werden. Mit der Blutbildung hat sie, glaube ich, nichts zu tun. Die funktionierenden Elemente werden die kleinen Thymuszellen sein, nicht die diplokaryotischen oder gar die Degenerationsprodukte, die Hassallschen Körperchen. Durch vergleichende Studien überzeugte ich mich, dass die oben für *Hypogeophis* geschilderten Vorgänge nicht auf diese beschränkt werden, sondern eine allgemeinere Gültigkeit beanspruchen dürfen.

Ich untersuchte andere Amphibien (Frosch, Kröte), Säugetiere (Schafembryo) und Selachier (*Cephaloscyllium umbratile*).¹⁾

Überall fand ich die gleichen Bilder mit geringen Modifikationen, die sich sämtlich mit meiner Auffassung in Einklang bringen liessen. Freilich bei Säugetieren ist das ganze Bild viel undeutlicher und komplizierter durch die Vascularisation. Ich möchte nochmals hervorheben, das ich auch bei Selachiern diplokaryotische Zellen mit grossem Kern und konzentrisch gestreiftem Zellleib angetroffen, trotz der gegenteiligen Behauptung von Beard (02), dass keine Hassallschen Körper oder ähnliches vorkäme, was schon von Primak (02) bestritten wurde. Wie Beard die Thymus „als die erste und einzige Quelle der Leukozyten“ bei *Raja batis* ansehen kann, ist mir unverständlich, da bei demselben Objekt nach Watney (82) die enormen Grössenunterschiede zwischen Leukozyt und Thymuszelle bestehen.

Es würde wenig Zweck haben, wollte ich eingehend auf die Literatur eingehen. Ich verweise auf die Arbeiten von Hammar (05) und Stöhr (06). Die Fragen, welche die Forscher beschäftigten, waren hauptsächlich:

1. Ist die Thymus epithelial oder sind die grossen oder kleinen Zellen vom Mesoderm eingewandert?
2. Ist die Thymus ein blutbildendes Organ?
3. Woher stammen die Hassallschen Körperchen, was ist ihre Bedeutung, ihr Schicksal?

Meine Stellungnahme zu diesen Fragen ergibt sich zur Genüge aus den obigen Ausführungen.

Nur auf einige Angaben muss ich eingehen, die im Widerspruch mit meiner Schilderung sind.

Falls die Thymus nicht epithelial ist, sondern die kleinen oder grossen Zellen mesodermale Eindringlinge, so fällt meine ganze „Hypothese“ zusammen.

Für diese Immigration sind in letzter Zeit nur wenige Forscher eingetreten. Capobianco (92) schreibt: „on peut surprendre cette migration in actu.“ Gullard (91) sagt von den Leukozyten: „they beginn to invade the epithelium.“ Die-

¹⁾ Die Thymus dieses 80 cm langen Tieres stammt vom Dofleinschen Material aus Japan und wurde von Dr. Luther bei einer Bearbeitung dieses Tieres gewonnen. Für die gütige Überlassung sage ich beiden Herren auch hier meinen besten Dank.

selbe Ansicht vertritt Ver Eecke (99) für den Frosch. Der Fehler dieser sonst sehr exakten Arbeit liegt, glaube ich, daran, dass dieser Forscher mit einem zu alten Stadium begonnen hat. Er beginnt mit einem in Metamorphose begriffenen Frosch, der noch einen Schwanz hat. „A ce moment dans la substance médullaire encore pour ainsi dire exclusivement épithéliale, se remarquent déjà bon nombre de corpuscules de Hassall typiques.“ (pag. 68.) Hätte Ver Eecke ein etwas jüngeres Stadium untersucht, so würde er nur kleine „lymphoïde“ Zellen gefunden haben. Dagegen sind seine Beobachtungen und Bilder über die Bildung der Hassallschen Körper und ihr Zerfall sehr gut.¹⁾

Die überwiegende Mehrzahl der neueren Forscher ist für einen rein epithelialen Aufbau der Thymus; freilich wird dann meist angenommen, dass die grossen Kerne Reste des ursprünglichen Epithels sind, aus denen die Lymphozyten entstehen.

Prymak (02) hat „nie das Eindringen der lymphoiden Zellen aus dem umgebenden Bindegewebe in den Thymuskörper gesehen.“ Freilich dafür auch ein „massenhaftes Auswandern von Leukozyten“. Letzteres vertritt auch Maurer, Nusbaum und Machowsky (02) und besonders Beard und viele andere.

¹⁾ Anmerkung bei der Korrektur. Inzwischen ist eine Arbeit von A. Maximow in *Folia haematologica*, IV. Jahrgang, Nr. 5, 1907 erschienen. Der Verfasser behauptet, dass „in Umgebung der noch rein epithelialen Thymusläppchen kleine histiogene Wanderzellen im Mesenchym entstehen. — Sie dringen in das Epithel ein und verwandeln sich dabei in typische grosse Lymphozyten, die sich in den Epithelzellen in immer wachsender Menge ansammeln. Dadurch wird hier also auf die unzweideutigste Weise die Identität der histiogenen Wanderzellen und der Lymphozyten bewiesen.“ Ich kann diesen Optimismus nicht teilen und sehe mit Spannung der definitiven Arbeit entgegen, in der Maximow seine Auffassung von der Einwanderung und Verwandlung belegen wird. „Die grossen Lymphozyten in den Thymusläppchen“ — heisst es weiter — „vermehrten sich mit der Zeit so ausserordentlich, dass sie das Epithel, besonders in der Rinde, ganz zurückdrängen und als Resultat bekommen wir dann Massen von typischen kleinen Lymphozyten, die . . . aus den Läppchen austreten und in das umgebende Gewebe gelangen. Die Thymuslymphozyten sind also echte Lymphozyten und das Epithel dieses Organs stellt für sie bloss einen sehr günstigen, die Vermehrung ausserordentlich fördernden zeitweiligen Aufenthaltsort vor.“ Die ausserordentliche Vermehrung der grossen Lymphozyten kann nur durch zahlreiche normale Mitosen derselben vor Vaskularisation der Thymus wahrscheinlich gemacht werden und nach meinen bisherigen Erfahrungen muss ich an ihrem Vorkommen zweifeln.

Gegen diese Auffassung, dass die Thymus ein blutbildendes Organ sei, ist Stöhr (06) sehr energisch eingetreten. „Die kleinen Zellen sind keine „lymphoiden Elemente“, keine Lympho- oder Leukozyten, sie sind Abkömmlinge von Epithelzellen und bleiben Epithelzellen, solange sie bestehen. Die Thymus ist und bleibt ein epitheliales Organ, das mit der Bildung von Leukozyten nichts zu tun hat.“ Dies unterschreibe ich vollständig, nicht aber folgenden Satz, dass „im Mark viele, aber keineswegs alle ursprünglichen Epithelzellen zu grossen typischen, mit einem deutlichen Kernkörperchen versehenen Epithelzellen herangewachsen sind“. Nach Stöhr tritt also eine zwiefache Entwicklung der Epithelzellen ein; zum Teil „wandeln sie sich durch wiederholte mitotische Teilung in sehr kleine um, während die zentralen Epithelzellen allmählich grösser werden und so die Marksubstanz bilden“. Der Grund für dieses divergente Verhalten bleibt unerörtert. — Im Gegensatz zu dieser Meinung glaube ich, dass ein Stadium existiert, bei dem es überhaupt keine grossen Zellen gibt, sondern nur kleine „lymphoide“, aus denen dann plötzlich ohne Übergänge die grossen hervorgehen.

Über die Bildung der Hassallschen Körperchen sind die meisten Autoren einig, dass sie von den grossen Zellen stammen. Eine davon abweichende Auffassung vertreten Afanassiew (77) (der die Hassallschen Körperchen injiziert zu haben glaubte und sie aus dem Endothel der Blutgefässe ableitet), und in neuester Zeit Nusbaum und Machowsky (02). Diese letzteren Forscher halten die Hassallschen Körper für umgebildete verschlossene Gefässe, bei denen die Endothelzellen und die Membrana accessoria gewuchert ist. Ich zweifle keinen Augenblick an der Exaktheit ihrer Bilder, doch ist meine Deutung eine grundverschiedene, wie ich es oben auf Seite 750 schon angeführt habe: ich halte diese Gebilde für Hassallsche Körper von weit fortgeschrittener Degeneration im zentralen Teil. Degenerierende Zellen scheinen Blutzellen zu sein und ihre Unterscheidung ist um so schwieriger, als auch letztere Zerfallserscheinungen aufweisen sollen. Ich verweise nochmals auf meine Figg. 62 und 63 und bitte sie mit denen der genannten Forscher zu vergleichen.

Nun möchte ich für einige Tatsachen, die für meine Aus-

führungen von besonderer Wichtigkeit sind, einige Bestätigungen und Belege aus der Literatur anführen.

Dass die Thymus rasch wächst und dass sie ursprünglich aus einer einzigen Zellart besteht, ist allbekannt.

Ich kann es mir nicht versagen, Prenant auch hier ausführlich zu zitieren, weil ich mir keinen besseren Beleg für meine Ausführungen denken kann. Prenant (94) sagt Seite 40: Il est hors de doute que les élégantes cinèses que l'on trouve dans les premiers temps du développement du thymus appartiennent à des cellules épithéliales, puisque la structure de l'organe est encore à cette époque complètement épithéliale. Dès les premiers indices de la transformation lymphoïde, et lorsque plus tard cette transformation est centrale, surgit une difficulté. Que sont les divisions cinétique que l'on a sous les yeux et dont les caractères sont du reste autres que ceux des cinèses observées précédemment? Doit-on les attribuer exclusivement à des lymphocytes? Prenant hat das Problem nicht lösen können, aber die Tatsachen hat er äusserst exakt beobachtet, wie aus folgendem Zitat hervorgeht (Seite 141), in dem er die zweierlei Mitosen schildert. Sie besitzen bei den „Lymphozyten“ nach dem „Transformationsstadium“ „caractères négatifs: ainsi l'absence de l'auréole claire, la brèveté, l'épaisseur des chromosomes et leur agglomération en une masse compacte à détails le plus souvent indistincts, l'absence de fuseau. Les mitoses des cellules épithéliales dans le thymus plus jeune avaient des caractères inverses: présence d'un fuseau, le plus souvent court, mais net; chromosomes distincts, fréquemment tortueux et alors coupés en plusieurs tronçons; auréole claire; corpuscules centraux et corpuscules polaires, les premiers représentés par deux ou même trois grains juxtaposés (ces corpuscules n'étant pas visible dans les mitoses du thymus lymphoïde)“. Von den Tatsachen hat Prenant im wesentlichen nur den allmählichen Übergang der einen Mitose in die andere übersehen. Prenant deutet seine Befunde folgendermaßen: Die Epithelzellen werden ausschliesslich zum Gerüst; die kleinen Mitosen gehören den Lymphozyten an, die eingewandert sind. Dass nach meiner Ansicht diese pathologischen Mitosen zu den diplokaryotischen Zellen führen, brauche ich wohl kaum zu erwähnen.

Die pathologischen Mitosen, der Angelpunkt unserer Aus-

führungen, sind noch von einer Reihe von Forschern beobachtet worden. Schon Schedel (85) konnte in der Thymus die Mitosen nur zum Teil in ihre Phasen auflösen. Hammar (05) schreibt: „Von dem ersten Auftreten der Lymphozyten an kann man im Drüsenparenchym zwei Arten von Mitosen unterscheiden“:

1. grosse Mitosen mit relativ langen undicht liegenden Chromosomen;

2. kleinere und dunkler gefärbte Mitosen;

„sie zeigen kurze und dicke gewöhnlich miteinander verklebte Chromosome“. Auch die Chromidienbildung hat dieser Forscher, wie auch mancher andere, beschrieben; er schreibt Seite 52: „Mit einer vorhergehenden Hyperchromatose oder ohne eine solche werden dabei Chromatinkügelchen nicht selten in grosser Menge in das Protoplasma ausgestossen.“

Stöhr sah ebenfalls die unvollkommenen Teilungen gerade im Stadium vor der Bildung der Hassallschen Körperchen. „Bei einem viermonatlichen Fötus sind die Kerne fragmentiert. Häufig liegen die Fragmente so dicht beieinander, dass man im ersten Augenblick Mitosen vor sich zu haben vermeint; erst Anwendung stärkerer Objektive (Immersion) und der Befund einzelner klarer Bilder führen zu einer richtigen Auffassung. Es handelt sich um einen Zerfall der Kerne, um Rückbildungsvorgänge im epithelialen Mark, die schon in diesem früheren Stadium gar nicht selten — oft ist das ganze Gesichtsfeld mit solchen Bildern übersät — auftreten. Hassallsche Körper fehlten in diesem Stadium [!]. Sie erscheinen erst bei $4\frac{1}{2}$ —5 Monate alten Föten und sind sehr klein“ (S. 440).

Es ist selbstverständlich, dass viele Zellen bei der pathologischen Teilung auch ganz zugrunde gehen und nur ein Teil sich zum Diplokaryon rekonstruiert.

Bell (05) unterscheidet richtig die drei Kernarten: large pale nuclei, large dark nuclei and small dark nuclei. Freilich behauptet er, es seien Übergangsformen vorhanden, was vielleicht durch Variabilität in der Grösse der kleinen Zellen bedingt sein mag. The large dark nuclei are intermediale forms between the pale nuclei and the lymphoblasts. Dabei nimmt Bell den entgegengesetzten Entwicklungsgang als ich an.

Schliesslich sei noch Lewis (05) erwähnt, der den Zerfall und die Resorption des zentralen Teiles des Hassallschen

Körpers ausführlich beschreibt. Der somit entstandene Hohlraum mit Resten der zentralen Trümmer würde nach meiner Auslegung den verdickten Gefäßen von Nusbaum und Machowsky, wie oben schon erwähnt, entsprechen.

Diese Literatúrausweise werden genügen, um die Allgemeingültigkeit meiner tatsächlichen Befunde zu belegen. In diesen ist nur wenig Neues: Die allmähliche Veränderung der Chromosome und das plötzliche Auftreten der diplokaryotischen Zellen unmittelbar nach der pathologischen Teilung. Dass diese eine unvollkommene Teilung sei, die zur diplokaryotischen Zelle führt, ist sicherlich kein gewagter Schluss. Und so darf ich wohl hoffen, durch meine Ausführungen die Fragen, die über die Natur der Thymuselemente schwebten, einer einheitlichen Lösung zugeführt zu haben.

Allgemeiner Teil.

Die systematische Stellung der Gymnophionen ist neuerdings strittig geworden. Während früher die lebenden Amphibien in drei Ordnungen, die Urodelen, Anuren und Apoden, geteilt wurden, hat Cope die Gymnophionen mit den Urodelen vereinigt. Die Vetter Sarasin gehen einen Schritt weiter, indem sie die Gymnophionen mit den Amphiumiden zu einer Unterordnung Caeciloidea vereinigen, die mit der Salamandroidea die Ordnung Urodela bildet. Somit wären die Gymnophionen zu einer Familie herabgesetzt; sie wären sehr stark modifizierte Formen, die für die Phylogenie nicht in Betracht kämen. „Würde Amphiuma sich verwandeln, so bekämen wir ein in der Erde wühlendes Geschöpf wie Ichtyophis“ (S. 241). Amphiuma wird als neotenische Form der Caeciliiden aufgefasst, würde es sich völlig entwickeln, so hätten wir „einen Repräsentanten der Caeciliiden etwa aus der Tertiärzeit vor uns“. Gegen diese Auffassung wendet sich Boulenger (95): „I still think it desirable to reclaim the Apoda as an order distinct from the caudata, in spite of views exposed by Prof. Cope and the Drs. Sarasin. If the absence of limbs and the reduction of the tail were the only characteristics of the group, I should not hesitate to unite the Caecilians with the Urodeles; but to say nothing of the scales, the Caecilians skull presents features, which are not shared by any of the tailed Batrachians, and the order

can be defined by the cranial characters alone“. Ferner bezeichnet er die Ähnlichkeit von *Amphiuma* und larvaler *Ichtyophis* als eine oberflächliche.

Brauer hat in allen seinen „Beiträgen“ die gleiche Stellungnahme wie die vorhergehende vertreten. Er hatte die Absicht, nach Bearbeitung einer Reihe von Organsystemen ausführlich auf die Frage einzugehen. Auch ich halte es nicht zweckmässig, vor der Bearbeitung des Schädels näher diese Frage zu erörtern, möchte nur betonen, dass ich mit Boulenger und Brauer die Gymnophionen für die primitivsten lebenden Amphibien halte, die wahrscheinlich von den Stegocephalen ableitbar sind. Von diesen kämen natürlich nicht die grossen Formen in Betracht, sondern am ehesten z. B. das *Dolichosoma* Fritsch, ein schlangenähnliches 40 cm grosses Amphibium, das keine Extremitäten besitzen soll.

Ich spare mir, wie gesagt, die näheren Ausführungen auf einen späteren Beitrag und möchte hier nur alle die in dieser Arbeit gefundenen Momente aufzählen, die für das primitive Verhalten der Gymnophionen sprechen.

1. Es werden sieben Schlundtaschen gebildet, bei den übrigen Amphibien sechs. Der ultimobranchiale Körper, der sich aus der letzten entwickelt, ist also nur bei den Gymnophionen direkt homolog mit dem der Selachier und des *Ceratodus*.
2. Durch diese Zahl ist es möglich, im Sinne der Goetteschen Hypothese die Lungenanlage bei *Hypogeophis* direkt mit der Aussackung der achten Schlundtasche von *Petromyzon* zu vergleichen.
3. Der zweite Aortenbogen wird angelegt.
4. Das Spritzloch bricht durch und bleibt eine geraume Zeit offen.
5. Die erste Anlage der Kiemen besteht aus paarigen Vortreibungen, ein Zustand, wie er bei *Polypterus* gefunden wird.
6. Sowohl ein Spritzloch wie eine Kiemendeckelkieme werden als Rudimente angelegt.
7. Wie bei Selachiern, bildet jede Schlundtasche eine Thymusanlage; freilich nur die zweite bis fünfte Spalte bringt

wie bei Lepidosiren (Bryce [05]) es zu abgeschnürten Thymusknoten, die andauernd selbständig bleiben, während sonst bei den Amphibien weniger Anlagen vorhanden sind und diese sekundär verschmelzen.

Die Streitfrage nach der Homologie der Kiemen ist durch die Arbeiten von Goette, Moroff und Greil wieder entfacht. Gegen Greil habe ich schon im speziellen Teil in dieser Frage Stellung genommen: Ich halte die Amphibienkieme, entsprechend meinen Befunden bei *Hypogeophis*, für rein ektodermale Bildungen. Damit ist die Homologie der Kiemen als Darmkiemen hinfällig in der Anamnierreihe.

Wenn wir nun die Amphibienkieme nach abwärts in der Wirbeltierreihe verfolgen, so erscheint ihre Homologisierung mit der Teleostier- und Selachierkieme auf guter Grundlage zu stehen. Nach den übereinstimmenden, exakten Arbeiten von Goette und Moroff ist ein Zweifel über die ektodermale Natur der Teleostierkieme nicht gestattet ohne eine eingehende Widerlegung der von ihnen geschilderten und abgebildeten Vorgänge. Dasselbe gilt für die Selachierkieme im allgemeinen. Freilich divergieren diese beiden Forscher in bezug auf die Spritzlochkieme. Goette beschreibt diese Spritzlochkieme als einen medianwärts gerichteten Auswuchs, dessen entodermale Natur nach den drei abgebildeten Schnitten unzweifelhaft ist, da man einem so geübten Beobachter eine Täuschung durch schiefe Schnittführung nicht zumuten darf (wie Moroff, pag. 195, es tut). Moroff (04) hat nun gegen Goette polemisiert und gezeigt, dass die Spritzlochkieme ebenso wie die übrigen also ektodermal entsteht. Diese Behauptung ist ebenfalls durch eine Abbildung überzeugend belegt. Moroff hebt ferner mit Recht hervor, dass eine verschiedenartige Entwicklung der an verschiedenen Visceralbogen sitzenden Kiemen bei einem Tier unwahrscheinlich wäre; er sieht darin eine Stütze für seine Auffassung von der ektodermalen Abstammung der Spritzlochkieme. Diese Argumentation greift Greil auf und von der entodermalen Spritzlochkieme Goettes ausgehend, sagt er, alle übrigen müssten auch Darmkiemen sein. Meiner Ansicht nach stehen die Beobachtungen von Goette und Moroff nur in einem scheinbaren Widerspruch; sie lassen sich, glaube ich, un-

gezwungen vereinigen, sodass beide Angaben zu Recht bestehen bleiben. Die Spritzlochkieme der Selachier wird wie die übrigen ektodermal angelegt (Moroff) und gelangt späterhin durch Verlagerung im Laufe der Entwicklung in eine so veränderte Position, dass sie als entodermales Gebilde imponiert (Goette). Diese Vermutung gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch den analogen Fall, den ich bei *Hypogeophis* beschrieben habe. Den Epithelfortsatz meiner Figur 24 muss jeder Unbefangene als rein entodermales Gebilde ansprechen, während ich es von dem Rudiment der ektodermalen Kieme von Figur 23 ableiten konnte. Die gleichen Prozesse werden sich bei Selachiern abspielen und ich bitte zu beachten, dass Moroff die jüngste Anlage beschreibt, während Goette von einem älteren Stadium seine Abbildung gibt.

Meiner Deutung zufolge werden also die Selachierkiemen alle nach gleichem Prinzip angelegt. Dadurch fällt die von Goette versuchte Homolisierung der Spritzlochkieme der Selachier mit denen der Cyclostome, und es fällt was mir noch viel Wesentlicher erscheint, jedes Moment hinweg, das für ein zu Grunde gehen einer Kiemenart spricht. *Amphioxus* und Cyclostome haben bekanntlich Darmatmung. Diese war also die ursprüngliche, folgert Goette; sie ging bei den Gnathostomen zu Grunde und nur bei den Selachiern erhielt sie sich in der Spritzlochkieme und dann bei den Amphibien in den Lungen. Die Hautkiemen wären ein neuer Erwerb. Die Selachier würden also das Übergangsstadium von der Darm- zur Hautatmung darstellen. Diese Auffassung Goettes kann ich nicht teilen. Dadurch dass ich mit Moroff, freilich unter Respektierung von Goettes Befund, die Spritzlochkieme mit den übrigen Kiemen der Selachier gleich setze, fehlt jegliches Faktum, das die Hypothese stützen könnte, dass Darmkiemen zu Grunde gegangen seien und als Ersatz und Neuerwerb die Hautatmung aufgetreten sei.

Wir haben einfach die nackten Tatsachen: *Amphioxus* und Cyclostome haben Darmatmung, die übrigen Wirbeltiere Hautatmung. Können wir nun letztere von ersterer ableiten? Diese Frage müssen wir mit „Nein“ beantworten. Und da wir nicht mit Dohrn Cyclostome und *Amphioxus* als von Proselachiern abgeleitet ansehen wollen, scheint die Kluft bei der Kiemen-

ableitung in der Anamnierreihe unüberbrückbar zu bestehen. Trotzdem glaube ich nicht an einen allzu schroffen Gegensatz zwischen der Selachier- und Cyclostomenkieme, sondern möchte ähnlich wie Dohrn eine mehr vermittelnde Stellung einnehmen. Freilich ging Dohrn von ganz anderen Gesichtspunkten aus. Er hielt das Mesoderm mit den Blutgefässen für das Wesentliche bei der Kiemenbildung, wobei es also gleichgültig sei, ob gerade ektodermales oder entodermales Epithel vorgestülpt würde. Die gleiche Ansicht vertritt Moroff (04). Ich bin dagegen im speziellen Teil der Ansicht Goettes gefolgt, dass das Primäre bei der Kiemenbildung die Epithelvorstülpung sei, der die Gefässe folgen. Aber ich finde, dass der Befund, dass eine ektodermale Kieme durch ungleichmässiges Wachstum ihrer Umgebung zu einem scheinbar rein entodermalen Gebilde werden kann, muss zu denken geben, ob nicht durch gewissermassen rein mechanische Ursachen während der Entwicklung solche divergente Bildungen wie Haut- und Darmkiemen erklärt werden könnten. Und so möchte ich die Vermutung aussprechen, dass die Kiemen von Amphioxus und Cyclostomen durch analoge Vorgänge, wie wir sie bei der Kiemendeckel- und Spritzlochkieme der Gymnophionen resp. letzterer der Selachier geschildert haben, aus ursprünglichen Hautkiemen Darmkiemen entstanden sind.

Freilich ontogenetisch wird dieser Prozess sich nicht mehr ausdrücken, weil die Gruppe Amphioxus, Cyclostome sehr stark caenogenetisch modifizierte Tiere sind.

Die Hautatmung halte ich aus folgenden Gründen für die Primäre.

Bei den Wirbellosen übernimmt überall das Integument die Funktion des Atmens. Bei Würmern, Crustaceen und Mollusken finden wir überall Hautkiemen. Bei Coelenteraten übernimmt die äussere Zellreihe den Gasaustausch mit dem äusseren Medium, wie bei Protozoen das Exoplasma.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass bei der Gruppe die Darmatmung aufweist (Balanoglossus, Tunicaten, Amphioxus und Cyclostome) sehr starke Modifikationen eingetreten sind. Ich erinnere nur an die Kiemen von Myxine, an den Peribranchialraum von Amphioxus. Bei den Ascidienlarven findet man alle Übergänge bei der Kiemenspaltbildung. In einigen Fällen ist fast ausschliesslich das Ektoderm, in anderen das Entoderm

daran beteiligt. So schreibt Fechner (07) von *Polycyclus renieri* pag. 545 „an der Bildung der Spalten ist das Ektoderm fast ausschliesslich beteiligt, während dem Entoderm ein nahezu verschwindender Anteil zuerkannt werden kann“. Meistens ist das Ektoderm der aktive Teil: „Den ersten Anstoss zur Faltenbildung gibt auch hier (bei *Polycyclus renieri*) eine Faltenbildung im Ektoderm, die gegen das sich völlig passiv verhaltende Entoderm vorwächst.“ (pag. 543.) Im Gegensatz hierzu wird bei *Ecteinascidia turbinata* (Herdmann) „die Spaltenanlage ausschliesslich durch die Vorstülpung des Entoderms bedingt, während das Ektoderm platt über die Kuppe dieser Vorstülpung hinwegzieht“ (pag. 531). Bei diesen Ascidien kommt es nicht zur eigentlichen Kiemenbildung; doch das ist gleichgültig, ob das Epithel in glatter Lage ausreicht oder zur Oberflächenvergrösserung zur Kieme auswächst, um seiner Funktion der Atmung zu genügen. Bei der einen Ascidie hätten wird fast ausschliesslich Darmatmung, bei der nahen Verwandten fast reine Hautatmung. Hier existiert tatsächlich kein Gegensatz: Haut- und Darmatmung beweisen durch alle Übergangsformen, dass sie aus einer gemeinsamen Quelle stammen.

Und als solche fassen wir das Ektoderm auf, weil es das physiologisch gegebene ist und weil wir es fast ausschliesslich bei Wirbellosen so antreffen.

Vergleich der Thymus und der Sexualzellen.

Zum Schluss möchte ich noch einen Vergleich der eigentlichen Zellvorgänge in der Entwicklung der Thymus mit den Vorgängen bei der Entwicklung der Geschlechtszellen geben.

Durch die Lehre von der „Kontinuität des Keimplasma“ und ihrer Spezialisierung der „Individualität der Chromosome“ sind die Geschlechtszellen in einen solchen Gegensatz zu den Soma-zellen gesetzt worden, dass sie kaum noch zum Individuum zuzugehören scheinen. Der Vorteil dieser Hypothesen war zweifellos eine sehr genaue Durchforschung der cytologischen Veränderungen, welche die Sexualzellen durchzumachen haben. Es wurden eine Menge Tatsachen entdeckt, aber meistens wurden diese als spezielle Eigenschaften der Geschlechtszellen aufgefasst

denen eine allgemeine Verbreitung nicht zukomme. Aber auch wenn in den Körperzellen eine an Masse geringere (*Ascaris*) oder auch qualitativ verschiedene Substanz als in den Geschlechtszellen angenommen wird, so darf man nicht aus dem Auge verlieren, dass letztere doch in erster Linie Zellen sind und den gleichen Gesetzen wie die übrigen Zellen unterworfen sind. Es ist daher gar nicht einzusehen, weshalb nicht unter gleichen Bedingungen Körperzellen Veränderungen eingehen könnten, die bisher als charakteristisch für Sexualzellen angesprochen wurden, also z. B. das Synapsisstadium. Und in der Tat sah ich entsprechende Bilder in der Thymus, freilich nicht so deutlich als in den klarsten Bildern der Sexualzellen, aber sicherlich nicht undeutlicher als in vielen anderen Geschlechtszellen.

Wir wollen nun betrachten, ob nicht in beiden Fällen eine gleiche Ursache vorliegen kann. Die Reifung der Geschlechtszellen geschieht in drei Perioden. In der Vermehrungsperiode nehmen die Ovogonien durch rasche Teilungen an Zahl stark zu, an Grösse ab. Dann kommt die Wachstumsperiode, auf welche die zwei Reifeteilungen folgen. R. Hertwig hat einmal im Gespräch mit uns, seinen Schülern, die Ansicht ausgesprochen, dass durch unterdrückte unvollständige Teilungen das Heranwachsen des Kernes während der Wachstumsperiode zum Keimbläschen erklärt werden könnte. Man könnte die stets beobachtete Längsspaltung in den chromatischen Schleifen im Leptotène- und Diplotène-Stadium als Teilungsversuch deuten. Auf diese Anregung hin hat Popoff die Reifeerscheinungen näher studiert und ist zu Resultaten gelangt, die ein völlig neues Licht auf diese Vorgänge werfen. In seiner noch unveröffentlichten Arbeit führt Popoff etwa folgendes aus. Am Schluss der Vermehrungsperiode ist die Ovogonie in starker Depression, der Kern sehr gross und chromatinreich. Das Chromatin ist stark osmotisch wirkend und dadurch ist eine starke Wasseraufnahme in den Kern bedingt. Das Resultat dieser durch die osmotischen Druckunterschiede entstandenen Wirbelströmungen ist die Synapsis. Nach dem ersten stürmischen Verlauf gelangt der Prozess in ruhigere Bahnen. Die Synapsis löst sich. Doch ist das Anwachsen des Kernes so gross, dass ihr die Kernmembran nicht folgen kann: sie reisst an einer Stelle ein. Ein Teil des Kerninhaltes strömt heraus: Chromidien-(Mitochondrien-)Bildung. Durch die

dabei entstehenden Strömungen werden die Chromatinschleifen in der für das „Bouquetstadium“ charakteristischen Weise angeordnet. Es stimmt in der Tat überein, dass die Chromatinschleifen immer auf einen Punkt gerichtet sind, wo ausserhalb des Kernes die chromatischen Massen liegen. Beobachten kann man das Loch in der Kernmembran natürlich nicht. — Durch den Austritt von Kernsubstanz ist das Verhältnis von Kern und Plasma wieder der Norm genähert und es erfolgt die Auslösung zur Teilung. Popoff hat zwei unvollkommene Teilungen bei der Reifung der Geschlechtszellen nachweisen können. Nach dieser Auffassung zeigen die Sexualzellen Erscheinungen, die wir im gewöhnlichen Zelleben als pathologisch aufzufassen gewohnt sind, die aber für sie typisch und normal sind. Popoff vergleicht sie mit Protozoen in Depression, die ja auch nur in diesem Zustande sich geschlechtlich fortpflanzen.

Ich möchte nun noch einen Schritt weitergehen und die zwei Reifeteilungen von diesem Gesichtspunkt aus beleuchten. Vor den Reifeteilungen treten die Tetraden auf. Die Chromosome sind durch die zwei unvollkommenen Teilungen ebenfalls stark von der Norm verändert; sie sind paarweise vereinigt und so ist die Reduktion der Zahl eingetreten. Wo diese Vereinigung stattfindet, ist in diesem Zusammenhange nicht von Belang; dass sie überhaupt stattfindet, kann auch als ein Depressionszeichen gedeutet werden, dass die Chromosome eben miteinander verkleben oder sich nicht wie normal trennen können. Der Anblick der Tetraden bestätigt unsere Auffassung. Meistens sind es runde, unförmliche Chromatinkugeln, während in jüngeren Stadien die Chromosome schlanke Stäbe waren. Die Zelle selbst weist vor den Reifeteilungen eine hohe Kernplasmaspannung auf; eine geringer Reiz genügt, um eine Zellteilung zur Auslösung zu bringen. Erfolgt dieser, so setzt die Reifeteilung ein. Die Chromosome sind vor allem so modifiziert, dass sie unfähig sind, wie sonst auf ihre doppelte Grösse heranzuwachsen, dadurch werden bei der trotzdem erfolgenden Teilung ganze Chromosome auf die beiden Tochterzellen verteilt. Genau der gleiche Prozess findet auch in der zweiten Reifeteilung statt. Mit anderen Worten: Die beiden Reifeteilungen vollenden das, was die beiden unterdrückten, unvollkommenen Teilungen während der Wachstumsperiode versäumt hatten. Während der ersten unvollkommenen Teilung

hatte jedes Chromosom sich verdoppelt, bei der zweiten jedes dieser Tochterchromosome wiederum, sodass aus dem einen nun vier geworden sind. Die Oozyte erster Ordnung ist somit eine tetrakaryotische, die zweiter Ordnung eine diplokaryotische Zelle!

Definitive Ei- und Samenzelle dagegen sind wieder normale Zellen. Die Reduktion der Zahl hat, wie schon oben erwähnt, mit dieser Frage gar nichts zu tun, wo es sich nur um Massen handelt, deren Anordnung in Verbände unwesentlich ist. Ich kann also auch hier die schon früher von mir (06b) vertretene Ansicht, dass beide Reifeteilungen wesensgleich wären, aufrecht erhalten. Mag man nun diesen ganzen Chromosomen, die bei den Reifeteilungen an die Tochterzellen verteilt werden, eine Bedeutung im Sinne Weismanns zumessen oder nicht, jedenfalls, glaube ich, kann man diese mehr physikalisch-chemische Deutung der Reifeerscheinungen nicht gegen Weismann ausspielen.

Wenn wir nun nach dieser Abschweifung zur Thymus zurückkehren, so können wir leicht einen Vergleich mit den Geschlechtszellen durchführen. In beiden Fällen kommt zuerst eine Vermehrungszone, durch welche die ursprünglich sehr spärlichen Zellen an Zahl ungeheuer zunehmen. Durch die rapide Proliferation gelangen beide Zellarten in Depression.

Beide Zellarten wachsen durch unvollkommene Zellteilung heran. Die Ursache ist die gleiche. In beiden Fällen kommt es zur Dotterbildung, aus Unfähigkeit, zu assimilieren. Ein dotterkernartiges Gebilde fanden wir in der Thymus, das dem vieler Eizellen völlig entsprach. Es ist selbstverständlich, dass gleiche Ursachen auch gleiche Wirkung haben werden; daher sehen wir bei der Thymuszelle vor der unterdrückten Teilung ein Synapsisstadium. Wegen der Erklärung verweise ich auf das oben gesagte und besonders auf die Arbeit Popoffs, doch möchte ich nochmals betonen, dass es sich bei diesen Zellen vielleicht nur um pyknotische Kerne handelt.

Der Hauptunterschied zwischen den beiden Zellarten liegt darin, dass die Sexualzelle durch die zwei Reifeteilungen sich zur Norm erholt, dass dagegen bei der Thymuszelle eine solche Kompensation nicht eintritt. Dadurch ist letztere dem Untergange geweiht, trotz mannigfacher Restitutionsversuche. Verwandt mit diesen sind auch die Metaplasien der Zellen. Ähnlich wie

bei Embryomen oder Dermoidzysten das pathologische Gewebe alle möglichen histologischen Differenzierungen aufweist, wie z. B. Knochen, Haare, Zähne, Sinnesorgane etc., so werden ebenfalls für die Thymus Schleimzellen und besonders quer-gestreifte Muskelzellen, ja sogar Ganglienzellen beschrieben. Letztere Angabe von Fleischl (69) bedarf freilich der Bestätigung, doch sind die Befunde über Muskelzellen über jeden Zweifel erhaben. Ein Eindringen dieser Muskelzellen von aussen ist in den meisten Fällen auszuschliessen (Weissenberg) und diese Metaplasie der Thymuszellen hat nichts wunderbarer als die von Geschwulstzellen, denn beide sind abnorm.

Literaturverzeichnis.

- Afanassiew (77): Über die konzentrischen Körper der Thymus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XIV.
- Ammann (82): Beiträge zur Anatomie der Thymus. Basel.
- Beard (94): The development and probable function of the thymus. Anat. Anz., Bd. 9.
- Derselbe (00): Thymus elements of the Spiracle in Raja. Anat. Anz., Bd. 18.
- Derselbe (02): The Origin and Histogenesis of the Thymus in Raja batis. Zool. Jahrb. Anat., Bd. XVII
- Bell (05): The development of the thymus. Amer. Journ. Anat., Vol. 5.
- Bolau (99): Glandula thyroidea und Glandula Thymus bei den Amphibien. Zool. Jahrb. Anat., Bd. XII.
- Born (83): Über die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXII.
- Boulenger (95): A Synopsis of the Genera and Species of Apodal Batrachians etc. Proceedings Zool. Soc. London.
- Boveri (05): Zellstudien V. Jena.
- Brauer (97): Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen I. Zool. Jahrb. Anat., Bd. X.
- Derselbe (99): Beitrag II. Über die äussere Körperform. Ebenda, Bd. XII.
- Bryce (05): A contribution on the origin of the embryonian leucocytes. 72nd annual meeting, Brit. med. Assoc. of Anat. Brit. med. Journ. Ref. Centrablatt f. Anat. und mikr. Technik II. Nov. 1904.
- Calberla (77): Zur Entwicklungsgeschichte des Petromyzon. Berichte Deutscher Naturforscher und Ärzte, 50. Vers. in München, S. 188.
- Clemens (95): Die äusseren Kiemen der Wirbeltiere. Anat. Hefte, Abt. I, Bd. V.
- Capobianco (92): Contribution à la morphologie du thymus. Arch. de biologie ital. Bd. XVII.

- Cope (86): On the structure and affinities of the Amphiumidea. Proc. Amer. Philos. Soc. Philadelphia, Bd. 23.
- Dohrn (84—87): Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers IV—XII. Mitteil. d. Zool. Station Neapel, Bd. V—VII.
- Drüner (01): Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln bei Urodelen. Teil I. Zool. Jahrb. Anat., Bd. XV.
- Derselbe (04): Teil II. Ebenda, Bd. XIX.
- Fausseck (02): Beiträge zur Histologie der Kiemen bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 60.
- Fechner (07): Beiträge zur Kenntnis der Kiemenspaltbildung der Ascidien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 86.
- Fischelis (85): Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Glandula thyreoides und Glandula thymus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 25.
- Fleischl (69): Über den Bau einiger sogen. Drüsen ohne Ausführungsgänge. Sitzungsber. Wiener Akad., Bd. 60, II. Abt.
- Fol, A. (76): Über die Schleimdrüsen oder den Endostyl der Tunicaten. Morph. Jahrb., Bd. I.
- Gegenbaur (01): Vergleich. Anat. d. Wirbeltiere, Bd. II.
- Götte (75): Die Entwicklungsgeschichte der Unke.
- Derselbe (90): Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges. Hamburg und Leipzig.
- Derselbe (01): Über Kiemen der Fische. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 69.
- Derselbe (05): Über den Ursprung der Lungen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 21.
- Goldschmidt (04): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Anat., Bd. XXI.
- Derselbe (06): Amphioxides. Deutsche Tiefsee-Exped., Bd. XII.
- Goodall (05): The postnatal changes in the thymus of Guinea-pigs, and the effect of castration on thymus structure. Journ. Phys., Cambridge, Vol. 32.
- Greil (05, a): Über die Anlage der Lungen, sowie der ultimobranchialen Körper bei anuren Amphibien. Anat. Hefte, Bd. 29.
- Derselbe (05, b): Über die Genese der Mundhöhlenschleimhaut der Urodelen. Verhdl. Anat. Gesellsch. 19. Vers. in Genf.
- Derselbe (06, a): Über die Entstehung der Kiemendarmderivate von *Ceratodus* F. Ebend. 20. Vers. in Rostock.
- Derselbe (06, b): Über die Homologie der Anammierkiemen. Anat. Anz., Bd. 28.
- Gulland (91): The development of Adenoid Tissue etc. Laboratory Reports, iss. by Royal Coll. of Physicians. Edinburgh, Vol. III.
- Hammar (05): Zur Histogenese und Involution der Thymusdrüse. Anat. Anz., Bd. 27.
- Derselbe (07): Über Gewicht, Involution und Persistenz der Thymus. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. Suppl.
- Hassall (52): Mikroskopische Anatomie. Deutsche Übersetzung von Kohl-schütter. Leipzig.

- Hertwig, R. (98): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinospharium Eichhorni*. Abhandlg. k. bayr. Akad. d. Wiss., II. Cl., Bd. XIX, III. Abt.
- Derselbe (05): Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhdl. der zoolog. Gesellsch.
- His (89): Schlundspalte und Thymusanlage.
- Hoffmann (86): Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Morph. Jahrb., Bd. XI.
- Derselbe (90): Reptilien. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs.
- Katschenko (87): Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 30.
- Kellicot (05): The development of the vascular and respiratory systems of *Ceratodus*. New-York Academy of Sciences Mem., Vol. 2.
- Kerr (00): The external features in the development of *Lepidosira paradoxa* Fitz. Philos. Trans. R. Society London, Ser. B., Vol. 192.
- Lewis (05): The avian thymus. Journ. Phys., Cambridge, Proc. Vol. 32.
- Leydig (53): Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin.
- Liessner (88): Ein Beitrag zur Kenntnis der Kiemenspalten und ihrer Anlagen bei amnioten Wirbeltieren. Morph. XIII.
- Livini (02): Organi del sistema timo, tiroideo nella *Salamandrina perspicillata*. Arch. ital. Anat. e Embriol., Vol. I.
- Mall (87): Entwicklung der Branchialbogen und -Spalten des Hühnchens. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt.
- Marcus (06a): Über die Wirkung der Temperatur auf die Furchung bei Seeigeleiern. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 22.
- Derselbe (07): Über die Thymus. Verhdl. d. anat. Gesellsch. in Würzburg.
- Derselbe (06b): Ei und Samenreife bei *Ascaris*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 68.
- Marshall und Bles (90): The development of the blood vessels in the frog. Studies biol. Labor. Owens College. (Zitiert nach Höchstetter in O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte.)
- Maurer (86): Schilddrüse und Thymus der Teleostier. Morph. Jahrb., Bd. XI.
- Derselbe (88): Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste bei Amphibien. Ebenda, Bd. XIII.
- Derselbe (88): Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien. Ebenda, Bd. XIV.
- Derselbe (99): Die Kiemen, ihre Gefäße und andere Schlundspaltenderivate bei der Eidechse. Ebenda, Bd. XXVII.
- Derselbe (99): Die Kiemen, ihre Gefäße und sonstige Schlundspaltenderivate bei *Echidna* III. Jenaische Denkschr. VI, Semon, Zool. Forschungsreisen.
- Derselbe (02): Handbuch von O. Hertwig.
- Mayer, S. (88): Zur Lehre von der Schilddrüse und Thymus bei den Amphibien. Anat. Anz., Bd. III.
- de Meuron (86): Recherches sur le developpement du thymus et de la glande thyroïde. Recueil Zool. Suisse III.
- Moroff (02): Über die Entwicklung der Kiemen bei Knochenfischen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 60.
- Derselbe (04): Über die Entwicklung der Kiemen bei Fischen. Ebenda, Bd. 64.

- Moser (02): Beitrag zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbeltierlunge etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 60.
- Müller, W. (71): Über die Entwicklung der Schilddrüse. Jenaische Zeitschrift, Bd. VI.
- Derselbe (73): Über die Hypobranchialrinne der Tunicaten und deren Vorhandensein bei Amphioxus und den Cyclostomen. Ebenda. Bd. VII.
- Nusbaum und Machowsky (02): Die Bildung der konzentrischen Körperchen etc. Anat. Anz., Bd. 21.
- Neumayer (04): Die Entwicklung des Darmkanals von Lunge, Leber, Milz und Pankreas bei Ceratodus Forsteri. Semon, Zool. Forschungsreisen.
- Oppel (05): Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte (Merkel und Bonnet). Bd. XIV, 1904.
- Pensa (05): Osservazioni sulla struttura del timo. Anat. Anz., Bd. 27.
- Peter (01): Die Entwicklung der Schlundspalten bei der Eidechse. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 57.
- Piersol (88): Über die Entwicklung der embryonalen Schlundspalten und ihre Derivate bei Säugetieren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 47.
- Platt (94): Ontogenetische Differenzierung des Ektoderms in Necturus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 49.
- Dieselbe (96): The development of the thyreoid gland and of the suprapericardial body in Necturus. Anat. Anz., Bd. XI.
- Prenant (94): Contribution à l'étude du développement organique et histologique du thymus, de la glande thyroïde et de la glande carotidienne. La Cellule Tom. X.
- Prymak (02): Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues der Involution der Thymusdrüse bei den Teleostiern. Anat. Anz., Bd. 21.
- Rabl (89): Theorie des Mesoderms I. Morph. Jahrb., Bd. XV.
- Rathke (32): Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbeltiere. Dorpat.
- Reese (02): Structure and development in Thyreoid gland in Petromyzon. Proc. Acad. natur. Sciences Philadelphia. Bd. 54.
- Renaut und Policard (05): Etude histologique et cytologique sommaire de l'organe de Ammocoetes branchialis, improprement nommé corps Thyroïde. Compt. Rend. Assoc. d. Anatom. 7 Rév. Genève.
- Roud (00): Contribution à l'étude de l'origine et de l'évolution de la thyroïde laterale et du thymus chez le campagnol. Bull. Société Vaudoise d. Sciences nat., Vol. XXXVI, No. 137, Lausanne.
- Sarasin (87—90): Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus L. Ergebn. naturw. Forschungen auf Ceylon. Bd. II.
- Schaffer (93): Über den feineren Bau der Thymus und deren Beziehung zur Blutbildung. Sitzungsab. Akad. Wissensch. Math.-naturw. Klasse. Wien. Bd. 102, Abt. III.
- Derselbe (94): Über die Thymusanlage bei Petromyzon Planeri. Ebenda. Bd. 109.

- Schedel (85): Studien über die Regeneration der Gewebe. Zellvermehrung in der Thymus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIV.
- Seessel (77): Zur Entwicklungsgeschichte des Vorderdarms. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt.
- Spengel (04): Über Schwimmblasen-, Lungen- und Kiementaschen der Wirbeltiere. Festschrift f. Weismann. Zool. Jahrb., Suppl. VII.
- Stockard (06): Development of the mouth et gills in *Bdellostoma stouti* Amer. Journ. of Anat. Vol. II.
- Stöhr (06): Über die Natur der Thymuselemente. Anat. Hefte, 1. Abt. Bd. 31.
- Schwalbe, E. (07): Die Morphologie der Missbildungen des Menschen und der Tiere. II. Teil. Die Doppelbildungen. Jena.
- Sultan (96): Beitrag zur Involution der Thymusdrüse. Virchows Archiv, Bd. 144.
- Verdun (98): Derivés branchiaux chez les vertébrés supérieurs Toulouse.
- Van Bemmelen (85): Über vermutliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern. Mitt. a. d. Zool. Station Neapel. Bd. VI.
- Derselbe (89): Über die Suprapericardialkörper. Anat. Anz., Bd. 4.
- Van Wiyhe (83): Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verh. d. Akad. Wetenschappen Amsterdam. Bd. XII.
- Ver Eecke (99): Structure et modification fonctionnelles du Thymus de la grenouille. Bull. Acad. roy. med. Belgique.
- Waldeyer (90): Die Rückbildung der Thymus. Sitzungsber. Akad. d. Wiss. Berlin. Nr. 25.
- Wallis'ch (04): Zur Bedeutung der Hassallschen Körperchen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 63.
- Watney (82): On the minute anatomy of the Thymus, Philos. Transactions Roy. Society. Part III, Vol. 173.
- Weber u. Buvignier (03): L'origine des ébranches pulmonaires chez quelques vertébrés supérieurs. Bibliogr. anat. Tom 12.
- Weyse (95): Über die ersten Anlagen der Hauptanhangsorgane des Darmkanals beim Frosch. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46.
- Wassilieff (07): Die Spermatogenese von *Blatta germanica*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 70.
- Weissenberg (07): Über die quergestreiften Zellen der Thymus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 70.
- Wiedersheim (79): Die Anatomie der Gymnophionen. Jena.
- Derselbe (04): Über das Vorkommen eines Kehlkopfes bei Ganoiden und Dipnoern. Zool. Jahrb., Festschr. Weismann.
- Ziegler, E. u. F. (92): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Torpedo*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 39.
- Zweiger (06): Die Spermatogenese von *Forficula auricularia*. Zool. Anz., Bd. XXX, Nr. 7.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XLVII—L.

Sämtliche Figuren sind mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparat entworfen

Tafel XLVII.

Vergröss. 106 fach. Ok. 2, Obj. AA, von Zeiss auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.

- Figg. 1—3. Erste Mandibular-Schlundtasche. Querschnitt durch Embryonen von 4—5 Segmenten.
- Fig. 4. Erste Schlundtasche. Querschnitt. 16 Segmente. Stad. 7.
- Fig. 5. Zweite „ Dasselbe Präparat weiter kaudal.
- Fig. 6. Erste „ Querschnitt. 29 Segmente. Stad. 12.
- Fig. 7. „ „ „ 44 „
- Fig. 8. „ „ „ 19 „ Stad. 11.
- Fig. 9. Zweite „ Dasselbe Präparat kaudalwärts.
- Fig. 10. „ „ } Dasselbe Präparat wie Fig. 6.
- Fig. 11. Dritte „ }
- Fig. 12. Die ersten vier Schlundtaschen. Bei der vierten haben sich die entodermale und ektodermale noch nicht erreicht. Bei der ersten und dritten ist der epitheliale Verband des Entoderms ununterbrochen, scharf abgrenzbar vom Ektoderm. Bei der zweiten reicht dagegen das Entoderm wie zwei Keile in das Ektoderm. Drei Aortenbogen; der im Hyoidbogen ist ebenfalls ein starker Stamm. Horizontalschnitt. Stad. 17.
- Fig. 13. Zellbrücke zwischen Hyoidbogen und erster Kieme. Horizontalschnitt. Stad. 30.
- Fig. 14. Paarige Anlage der Thyreoidea (abnorm). Zweite Schlundtaschenregion. Querschnitt. Stad. 20.
- Fig. 15. Dasselbe Präparat kaudalwärts.

Tafel XLVIII.

- Fig. 16. Links zweite bis sechste Schlundspalte; rechts auch siebente Schlundtasche. Durch die starke Kopfkrümmung zweimal Nervensystem getroffen. Horizontalschnitt. Vergröss. 35fach. Ok. 2, Obj. a².
- Fig. 17. Sechste Schlundspalte (6 Ksp). Zweite und dritte Kieme durch Schnittrichtung abgetrennt. Horizontalschnitt. Vergröss. 106 fach. Ok. 2, Obj. AA.
- Fig. 18. Vierter und fünfter Kiemenbogen. Rechts (oral), Entoderm und Ektoderm gehen ineinander über, links (kaudal) sind sie scharf getrennt. Vergröss. 450 fach. Ok. 2, Obj. DD auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.
- Figg. 19—22. Entwicklung der ersten Kieme. Vergröss. 106 fach. Ok. 2, Obj. AA. Horizontalschnitte.
- Fig. 19. Jüngste paarige Anlage der ersten Kieme. Stad. 20.
- Figg. 20 u. 21. Stad. 22.
- Fig. 22. Stad. 25.
- Fig. 23. Rudimentäre Kiemendeckelkieme (r K). Stad. 26. Horizontalschnitt. Vergröss. 106 fach. Ok. 2, Obj. AA.

- Fig. 24. Anhang am Hyoidbogen. Horizontalschnitt. Stad. 34. Vergröss. 106 fach. Hb = Hyoidbogen; 1 Brb = erster Branchialbogen.
 Fig. 25. Dasselbe Präparat weiter ventral, auf der anderen Seite.
 Fig. 26. Anlage der sechsten Thymus an der sechsten Schlundtasche. Stad. 38. Vergröss. 450 fach. Ok. 2, Obj. DD auf $\frac{1}{3}$ verkleinert.

Tafel LXIX.Alle Bilder auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

- Fig. 27. Die drei ersten Schlundtaschen: Beziehungen des Ektoderm und Entoderm zueinander. Horizontalschnitt. Ok. 2, Obj. AA auf $\frac{1}{2}$ verkleinert. Vergröss. 106 fach.
 Figg. 28 u. 29. Vorbereitung zum Durchbruch der Schlundspalten. Stad. 18. Horizontalschnitte. Vergr. 450 fach. Ok. 2, Obj. DD.
 Fig. 30. Distales Ende einer Kieme. Totalpräparat. Stad. 39. Embryo 2,6 cm. Vergröss. 35 fach. Ok. 2, Obj. a².
 Figg. 31—34. Spitzen einer Kiemenfieder. Totalpräparate. Vergröss. 450 fach. Ok. 2, Obj. DD.
 Fig. 31. Stad. 41.
 Fig. 32. Stad. 48.
 Fig. 33. Stad. 49. Embryo 6,2 cm.
 Fig. 34. Spitze von Textfig. F.
 Fig. 35. Thyreoidea unter dem Darm. Stad. 22. Vergröss. 106 fach. Ok. 2, Obj. AA. Querschnitt durch Gehöranlage; auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.
 Fig. 36. Thyreoidea hantelförmig zwischen M. mylohyoideus (m) und Kehlkopf M. intermaxillaris (i). Vergröss. 106 fach; auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.
 Fig. 37. Querschnitt durch den Kopf eines 7 cm langen jungen Tieres. Thymus (tm); tr (Thyreoidea); musc. intermaxillaris (i); X Vagus; musc. mylohyoideus (m); Zungenbein (z). Muskeln insoweit schematisiert, als die Faserrichtung unberücksichtigt ist. Vergröss. 35 fach. $\frac{1}{2}$ verkleinert.

Tafel L.

Thymuszellen bei 1070 facher Vergrößerung, wenn nichts anderes angegeben ist.

- Fig. 38. Stad. 23.
 Fig. 39. Stad. 36.
 Figg. 40 u. 41. 12,2 cm langes Tier.
 Fig. 42. 10,2 cm langes Tier.
 Fig. 43. Stad. 49. 6,8 cm langes Tier.
 Fig. 44. 10,2 cm langes Tier.
 Fig. 45. 10,2 " " "
 Fig. 46. 10,2 " " " Vergröss. 1900 fach.
 Fig. 47. 10,2 " " "
 Fig. 48. 9,6 " " "
 Fig. 49. 9,6 " " "
 Fig. 50. 10,2 " " "
 Fig. 51a. 25 cm langes Tier gleich 51b.
 Figg. 51b u. 52. 25 cm langes Tier. Vergröss. 1900 fach.

Figg. 53 u. 54. 12 cm langes Tier. Die grau gezeichneten Körner sind im Präparat intensiv mit Eosin gefärbt.

Figg. 55—58. 10,2 cm langes Tier.

Fig. 59. $9\frac{1}{2}$ cm langes Tier. Hassallscher Körper und benachbarte Thymuszelle zum Vergleich von Färbung und Grösse.

Fig. 60. 12 cm langes Tier.

Figg. 61—65. Äquatorialplatten bei 1900 facher Vergrösserung.

Figg. 61 a u. b. Stad. 34.

Fig. 62. Stad. 45.

Fig. 63. Stad. 48.

Figg. 64 u. 65. 9,6 cm langes Tier.

Die Farbe der Zeichnungen entspricht nicht der Färbung der Präparate, doch ist die Intensität möglichst entsprechend.