Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin.

Beiträge zur Kenntnis der Nebenniere der Knochenfische: Über Bau und Entwicklung der Stannius- schen Körperchen der Lophobranchier.

Von

Dr. O. V. Srdínko, Privatdozent und Assistent des histologisch-embryologischen Instituts der böhmischen Universität in Prag.

Hierzu Tafel XXXII und 2 Textfiguren.

Auf Anregung des Herrn Geheimrates Prof. Dr. O. Hertwig habe ich den feineren Bau und die Entwicklung des uropoëtischen Systems, des Lymphoidgewebes und der Stannius'schen Körperchen der Lophobranchier studiert. Meine Untersuchungen, sofern sie die Stannius'schen Körperchen betreffen, die nebenbei bemerkt, der Corticalsubstanz der Säugetiernebenniere entsprechen, sind bereits soweit fortgeschritten, dass ich in der Lage bin, über nachstehende Resultate zu berichten. Anlass zu diesen Untersuchungen bot namentlich der Umstand, dass ich ausser zwei Mitteilungen von Huot, die ohne nähere Angaben und Abbildungen sind und in embryonaler Beziehung von allen anderen Fischen wesentlich abweichen, in der umfangreichen Literatur über Nebenniere keine Publikation auffinden konnte, die sich mit dieser Gruppe der Knochenfische eingehender beschäftigte.

Das zu meiner Untersuchung erforderliche Material verdanke ich teils der Güte des Herrn Prof. Dr. R. Krause, Prosektor am anatomisch-biologischen Institute zu Berlin, teils dem lebenswürdigen Entgegenkommen des Herrn Prof. Dr. E. Cori, Direktor der k. k. zoologischen Station in Triest; zum Teil aber verschaffte ich mir das Material selbst während meines Aufenthaltes auf der Triester Station, der mir durch die Munizenz des k. k. Ministeriums für Kultus und Unterricht in Wien ermöglicht worden ist. Meine Untersuchungen haben weiterhin die freundliche Unterstützung durch Herrn Dr. H. Poll, Assistent am anatomisch-biologischen Institut in Berlin gefunden und zwar dadurch, dass mir Herr Dr. Poll eine sehr schöne und an Präparaten reiche Sammlung der Nebenniere fast aller Wirbeltierclassen behufs vergleichend-anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher Studien und ferner die grosse Literatur über denselben Gegenstand zur Verfügung gestellt hat.

Ich erachte es für meine angenehme Pflicht, den genannten Herren meinen besten Dank auszusprechen. Desgleichen bringe ich dem hohen k. k. Ministerium für Kultus und Unterricht in Wien meinen ergebensten Dank für das erteilte Reisestipendium zum Ausdruck, denn nur auf diese Weise sind meine Arbeiten in Triest und Berlin möglich geworden.

Gegenstand meiner histologischen Untersuchungen waren erwachsene Exemplare von *Syngnathus acus*, *Siphonostomum typhle* und *Hippocampus aequoreus*; die Entwicklung der Stannius'schen Körperchen studierte ich dagegen an einer vollständigen Serie (von 9 mm Länge angefangen) von *Siphonostomum typhle*, an jungen Embryonen (3—8 mm Länge) von *Hippocampus aequoreus* und endlich an einigen Stadien von *Syngnathus acus*.

Bei den erwachsenen Tieren bemühte ich mich, die topographischen Verhältnisse der Stannius'schen Körperchen, ihre Anzahl, Grösse und mikroskopische Struktur festzustellen. Zu dem Zweck habe ich verschiedene Fixierungs- und Färbungsmethoden angewandt: von den untersuchten 8 Exemplaren von *Syngnathus* wurden 3 in Müller'scher Flüssigkeit, 2 in der Zenker'scher Flüssigkeit und je ein Exemplar in der Hermannschen Lösung, in Essigsäurealkohol (10 Teile Essigsäure und 90 Teile Alkohol 80°) und in Sublimatlösung konserviert. Von den 3 Exemplaren von *Hippocampus* fixierte ich eines in der Müller'schen, das zweite in der Zenker'schen Lösung und das dritte in Essigsäurealkohol. Das einzige Exemplar von *Siphonostomum typhle* war in Zenker'scher Flüssigkeit konserviert worden.

Die nachfolgende Beschreibung bezieht sich auf die genannten drei Gattungen der Lophobranchier. Die topographische Bestimmung der Stannius'schen Körperchen auf mikroskopischem Wege ist mit sehr grossen Schwierigkeiten verbunden; daher war ich genötigt, eine lückenlose Serie von der ganzen Region der analen Öffnung etwa von der Gegend 5 mm vor der Analöffnung bis etwa 3 mm hinter dieser anzufertigen. Es empfiehlt sich dies schon aus dem Grunde, damit man sich davon überzeugt, ob Teile der Stannius'schen Körperchen nicht etwa in der Umgebung der Hauptkörperchen sich befänden; ferner damit man leichter das Homologon der Medullarelemente auch hier suchen könnte.

Ecker fand die im Jahre 1839 von Stannius entdeckten Körperchen bei verschiedenen Arten der Knochenfische und führt an, dass sie verschieden gross, von weisslicher Farbe, stellenweise pigmentiert seien. Ihre Lagerungstätte befindet sich bald auf der dorsalen, bald auf der ventralen Fläche der Niere und zwar in der Mitte der Längsachse oder am distalen Ende. Ihre Anzahl soll gleichfalls verschieden sein; sie sind paarig und dabei entweder bilateral symmetrisch (Brachsen, Dorsch, Hecht, Karpfen) oder asymmetrisch, lateralwärts nebeneinander (Pleuronectes), oder auch hintereinander gelegen (Scomber) und mitunter gibt es ihrer mehrere: 3—4 (Brachsen), auch sogar 6 (Lachs). Die Körperchen sind mehr oder weniger in die Nierensubstanz eingelagert, ohne dass sie dabei in einer physiologischen Beziehung zu dieser stehen würden.

Hyrtl „hat die von Stannius bei Tinca, Gadus etc. entdeckten und als Nebennieren gedeuteten rundlichen, weissgelb gefärbten Körperchen fast in allen Fischen, die er untersuchte, bemerkt. Sie finden sich nie in dem vorderen Drittel der Niere, meistens an oder auf der hinteren Hälfte, selten in einiger Entfernung vom hinteren Ende der Niere, wie bei den Gymnodonten. Sie sind durchgehends paarig (nur bei Diagramma unpaar, zwischen den beiden Harnleiterenden gelegen) selten jedoch in beiden Nieren symmetrisch Sie bestehen ohne Ausnahme aus einer fibrösen Hülle und feinkörnigem Inhalte (Kerne von Lymphkörperchen?)“ In dem speziellen Abschnitt, in dem Hyrtl die Verhältnisse des uropoëtischen Systems und der Stannius'schen Körperchen in den einzelnen Gruppen der Knochenfische schildert, berührt er nicht mit einem einzigen Worte die Stannius'schen Körperchen bei den Lophobranchiern, ebensowenig Vincent und Diamare.

A. Bau der Stannius'schen Körperchen.

a) Syngnathus acus.

Als die zweckmässigste Fixierungsflüssigkeit bewährte sich die Müller'sche Lösung und so beginne ich meine Beschreibung der nach dieser Methode fixierten Präparate.

1. Syngnathus, 32 cm langes Exemplar, konserviert in Müller'scher Flüssigkeit, in Alkohol gehärtet, die Schnitte in Mayers Hämatoxylin gefärbt. Behufs bequemer Übersicht

wurden 400 $20\ \mu$ dicke Schnitte angefertigt, deren eine Hälfte der präanal, deren andere der postanal Region angehörte. Die Stannius'schen Körperchen fand ich im ganzen in 60 aufeinanderfolgenden Schnitten in der präanal Region. Dabei erscheint zuerst das Körperchen auf der linken Seite, wenn man von vorn her distalwärts die Schnittreihe durchmustert; das Körperchen ist im ganzen in 39 Schnitten getroffen, sodass wir seine Länge auf 0,78 mm bestimmen können. Das rechte Körperchen erscheint erst im 30. Schnitt mit dem linken Körperchen zusammen und reicht von hier bis zum 60. Schnitt; folglich beträgt die Länge dieses Körperchens 0,72 mm. Ausser diesen 2 Hauptkörperchen befinden sich am distalen Ende des linken Stannius'schen Körperchens 2 kleinere Nebenkörperchen von gleicher Struktur wie jene, von denen das eine medialwärts von dem distalen Ende des Hauptkörperchens in 6 Schnitten getroffen ist, also eine Länge von 0,12 mm besitzt, während das andere Nebenkörperchen ventralwärts von dem distalen Ende des Hauptkörperchens gelagert und in 3 Schnitten getroffen, mithin 0,06 mm lang ist.

Die Gestalt der Hauptkörperchen ist an Querschnitten kreisförmig oder elliptisch und ihr grösster Durchmesser beträgt 0,6 mm. Daher präsentiert sich das Stannius'sche Körperchen räumlich als mässig oval, wobei seine längere Achse parallel mit der Achse des Körpers verläuft. Die Form der zwei Nebenkörperchen ist unregelmässig.

Bei der Bestimmung der topographischen Lage der Stannius-Körperchen sind zu berücksichtigen: das Verhalten derselben erstens zu der Medianebene, zweitens zu den Wolffschen Gängen, zur Vene, zur Niere und Harnblase und drittens zu der Analöffnung. Was die Entfernung der Körperchen von dieser betrifft, so finden sich bei erwachsenen Tieren die Stannius'schen Körperchen knapp vor der Analöffnung und zwar in der Entfernung von 0,3—1 mm, bei jüngeren Tieren und Embryonen trifft man sie sehr häufig, wie später gezeigt wird, kaudalwärts von der Analöffnung. In Betreff der Anordnung der Körperchen zur Medianebene des Körpers kann ich bloss soviel sagen, dass ich nur selten die Körperchen bilateral-symmetrisch in der Körperhöhle fand, dass ich ferner grösstenteils bei den erwachsenen, bei den jungen Stadien immer die

Neigung beider Körperchen beobachtete, sich zusammen auf die rechte Seite der Leibeshöhle zu lagern. Diese Assymmetrie ist bedingt durch die allgemein bekannte Assymmetrie der Lophobranchier, bei denen beide Nieren einzig und allein an der rechten Vena cardinalis liegen und derart vereinigt sind, dass Huot zu der Ansicht verführt wurde, die Niere der Lophobranchier sei unpaarig und bloss auf der einen Seite entwickelt, die anderseitige Niere aber sei durch ein in der Bauchhöhle um die Aorta herum, und zwar hauptsächlich in der Kaudalregion, gelagertes Lymphoidgewebe ersetzt worden. In der Tat besitzen die Lophobranchier zwei Nieren mit den entsprechenden Wolff'schen Gängen, aber schon bei den Embryonen verwachsen sie und werden durch das sich entwickelnde Lymphoidgewebe auf die rechte Seite verschoben. Demzufolge stehen die Stannius-Körperchen in topographischer Wechselbeziehung zu dem uropoëtischen System; bei *Syngnathus* sind sie an der vorderen Fläche der vereinigten Nieren, annäherungsweise symmetrisch zur Vene gelagert, welche letztere sich in der Mitte der beiden Nieren befindet; sie liegen weiterhin symmetrisch lateral oder dorsalwärts von den in dieser Gegend aus der Nierensubstanz hervortretenden und in die Harnblase mündenden Wolff'schen Gängen. In der Umgebung der Stannius'schen Körperchen finden sich also: dorsalwärts die Niere oder manchmal das Lymphoidgewebe (das letztere hauptsächlich bei dem linksseitigen Körperchen), medialwärts die Niere oder der Wolff'sche Gang, lateral die Leibeswand, ventralwärts ragt das Körperchen entweder frei in die Leibeshöhle oder es sitzt dem Wolff'schen Gang oder der Harnblase auf. Die Entfernung der Stannius'schen Körperchen von der Niere ist verschieden; zuweilen umgreifen die Nierenkanälchen den grösseren Teil des Körperchens, als wenn das Körperchen in die Niere eingesenkt wäre; andermal ist das Körperchen frei und von der Niere getrennt.

Bezüglich der Mikrostruktur kann man an dieser Serie nur einige Verhältnisse beschreiben. Zu Detailstudium eignen sich diese Schnitte wegen ihrer Dicke nicht. Das Körperchen besitzt immer eine verhältnismässig starke bindegewebige Kapsel, von welcher zahlreiche Septa in das Innere des Organs eindringen; sie ziehen manchmal gegen die Mitte des Körperchens hin, meistens aber sind sie unregelmässig verteilt. Mit dem Binde-

gewebe dringen in das Körperchen Gefässe und zwar bald an der lateralen, bald an der medialen Seite ein. Demnach kann man von einem bestimmten Hilus nicht sprechen. Zwischen der Septa lagert sich das eigentliche Gewebe der Körperchen; dasselbe setzt sich zusammen aus Zellen, welche an den Schnitten zweifache Anordnung erkennen lassen. Einerseits bemerkt man Züge oder Balken von dichtgedrängten Zellen, wobei die Elemente in der Mitte der Balken mehr schütter als an der Oberfläche derselben geordnet sind. In anderen Fällen sind die Zellbalken quer getroffen, sodass man dann im Schnitte eine rundliche Gruppe von Zellen bemerkt, wobei sie oberflächlich wieder fester aneinander geordnet sind, gegen die Mitte lockerer (Abb. 3 a). Zwischen den einzelnen Zellbalken bemerkt man grössere oder kleinere, von Endothel ausgekleidete Spalten mit Gruppen von Blutkörperchen darin; demzufolge kann der Zusammenhang dieser Spalten mit den Gefässen nicht geleugnet werden (Abb. 2 und 3 a). Grössere, mit eigentlicher Wand ausgestaltete Gefässe findet man hauptsächlich an der Peripherie der Körperchen.

Nach Pettit¹⁾ ist bei den Säugetieren die Beziehung der Nebenniere zur Niere bloss eine sekundäre, während das Verhältnis der Nebenniere zur Vena cava ein engeres ist. Bei den Vögeln und Reptilien ist solches Verhältnis zwischen der Nebenniere und grossen Abdominalgefässen noch enger. Die direkte Beziehung der Räume in der Nebenniere zu den Venen beschreibt Manasse²⁾ bei manchen Säugetieren. In den Räumen und Venen der Medullaris beschreibt derselbe bräunliche, hyaline Masse, welche aus den Zellen in die Venen einzudringen scheinen. Obgleich auch ich³⁾ bei den Amphibien ähnliches bemerkte, vermochte ich derartiges bei den Lophobranchiern nicht aufzufinden und wir daher von irgend einer Sekretion morphologischer Bestandteile in das Blut nicht sprechen können.

Die Zellform ist an der Oberfläche der Balken eine oblonge, sodass man einige unter ihnen als zylindrische

¹⁾ Pettit: Recherches sur les capsules surrenales. Journ. de l'anat. et de la physiol. 1896.

²⁾ Manasse: Virchows Archiv. Vol. 135. 1894.

³⁾ Srdínko: Bau und Entwicklung der Nebenniere bei Anuren. Anat. Anz. 1900.

Zellen bezeichnen kann; ferner sind die Zellen in der Mitte der Balken niedriger und unregelmässig. Das Cytoplasma der Zellen ist fein granuliert, der ziemlich grosse, mittelständige Kern färbt sich deutlich mit Hämatoxylin. Das ganze Körperchen, gleichwie die kleinen Nebenkörperchen, bestehen ausschliesslich aus Zellen von dem eben beschriebenen Typus.

Zahlreiche Forscher stimmen in der Ansicht überein, dass die Stannius'schen Körperchen der Knochenfische das Homologon des interrenalen Organes der Elasmobranchier und der kortikalen Substanz der Nebenniere bei den Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren bilden.

Vincent betrachtet in seinen zahlreichen Mitteilungen über Nebenniere der Knochenfische als homologe Organe den interrenalen Körper der Elasmobranchier, die Stannius'schen Körperchen der Knochenfische und die kortikale Substanz der Nebenniere der Amnioten; hingegen soll die medullare Substanz der Nebenniere der Amnioten den segmentalen, paarigen, suprarenalen Körpern der Elasmobranchier entsprechen, während bei den Knochenfischen deren Homologa nicht existieren.

Ähnliche Ansichten hegt auch Diamare, indem er die Stannius'schen Körperchen ihrer Struktur, ihrer Lage, ihrer Beziehung zu der Niere und den Blutgefässen nach als den Repräsentanten des interrenalen Körpers der Elasmobranchier erklärt. Die Schlussfolgerung Diamares über die Homologie der Nebenniere ist in folgenden Worten enthalten: „La capsula surrenale non è un organo rudimentale, sibbene un organo in evoluzione progressiva, in quanto chè, per lo meno la sostanza corticale è la più alta espressione morfologica dell' organo interrenale, rimanento poi ancora a provare si, nell fatto, la sostanza midollare sia un derivato del simpatico“.

Huot, der allein spezielle Untersuchungen über diese Verhältnisse bei Lophobranchiern anstellte, stimmt mit der eben angeführten Ansicht überein und bemerkt, dass die Struktur des interrenalen Körpers des 20 cm langen *Acanthias vulgaris* mit der Struktur der „capsules surrénales“ der Lophobranchier identisch sei. Im Bezug auf die Struktur aussert sich Huot folgendermassen: „Les capsules surrénales des poissons lophobranches ont chez l'adulte l'aspect de deux petites masses sphériques entourées par une mince enveloppe fibreuse, et sont

formées d'un plus ou moins grand nombre de vésicules closes dans les intervalles des quelles circulent des vaisseaux sanguins“. Huot's Beschreibung kann ich bestätigen und zugleich dahin erweitern, dass ich, wie bereits oben bemerkt, ausser den beschriebenen Hauptkörperchen auch kleinere Inseln desselben Gewebes in der Umgebung der paarigen Hauptkörperchen beobachtet habe. Die Nebenkörperchen sind indes derart gelegen und von so geringem Umfang, dass man sie keinesfalls etwa als zweites Paar der Körperchen neben jenen Hauptkörperchen ansprechen könnte. Daher kann man weder bei den erwachsenen Lophobranchiern noch bei den Embryonen, wie später gezeigt wird, von irgend welcher segmentalen Anordnung der Stannius'schen Körperchen bei Lophobranchiern reden, wie es Brauer bei *Hypogeophis* gefunden hat und neuerdings H. Poll bei Haifischen vermutet.

In bezug auf die topographischen Verhältnisse schildert Huot, dass die „capsules surrénales“ der Lophobranchier an der ventralen Nierenfläche liegen, und sagt von der Niere folgendes: „Le rein impair est développé seulement du côté gauche autour de la veine cardinale unique, et ne présente pas des capsules de Malpighi“. Rechterseits beschreibt Huot die Aorta und das Lymphoidgewebe, welches die fehlende Niere auf dieser Seite ersetzt.

Diese Angabe muss dahin korrigiert werden, dass die topographischen Verhältnisse gerade umgekehrt sind und Huot wahrscheinlich durch das verkehrte Bild im Mikroskope irreführt worden ist. In der Tat liegt die Vene mit den vereinigten Nieren und den Stannius'schen Körperchen rechterseits, die Aorta mit dem grösseren Teil des Lymphoidgewebes linkerseits. Was weiterhin die Homologie der Stannius'schen Körperchen mit den Interrenalkörpern der Elasmobranchier und der Kortikal-Substanz der Säugetiernebenniere anbelangt, bin ich geneigt, auf Grund der Struktur, der Lage und der Entwicklung, der herrschenden Ansicht mich anzuschliessen. Ein Umstand aber erweckt in mir den Gedanken, dass, wenn auch nicht ein morphologischer, so doch vielleicht ein anderer, etwa ein funktioneller Unterschied hier dennoch besteht, weil die Reaktion auf Osmiumsäure, welche in der Rindensubstanz der Nebenniere stets wiederkehrt, bei dem Stannius'schen Körperchen unter

allen Umständen ausblieb, und zwar nicht nur bei Lophobranchiern, sondern auch nach der freundlichen Mitteilung von H. Poll auch bei den anderen Knochenfisch-Gruppen.

Nachdem ich die anatomischen und histologischen Verhältnisse der Stannius'schen Körperchen in der Schnittserie geprüft, versuchte ich den Repräsentanten der zweiten Abteilung der Amniotennebbenniere aufzusuchen, d. h. jenes Gewebe, das der Medullarsubstanz entsprechen würde. Obgleich ich hierfür bestimmte Beweise nicht zu erbringen vermag, bin ich dennoch gezwungen, eines Gebildes zu erwähnen, welches man mit grosser Wahrscheinlichkeit als das Homologon der Medullarstanz anprechen dürfte.

Das Gebilde erscheint bei oberflächlicher Betrachtung sehr ähnlich einem Ganglion, in dessen Nähe Durchschnitte von Nerven bemerkbar sind. Es ist dies eine unregelmässige Gruppe grosser Elemente mit dem Charakter von Nervenzellen; sie erstreckt sich im Gewebe der vereinigten Nieren an der Venenwand und längs der kleinen Gefässzweige von der dorsalen Seite bis zur ventralen Nierenfläche. Dieses Gebilde zeigt sich auf Querschnitten, zumal wenn wir von dem kaudalen Ende zum Kopfe fortschreiten, kranialwärts und knapp vor den Stannius'schen Körperchen und zwar in der bezeichneten Serie auf dem zwölften Schnitte an der ventralen Fläche der Niere, dann wiederholt sich dasselbe in den aufeinander folgenden 150 Schnitten, indem es sich in das Nierengewebe einsenkt, bis es am Ende der dorsalen Nierenfläche aufhört, sodass man dann dort bloss den Sympathikus beobachtet. Wir können demzufolge nicht daran zweifeln, dass dieses Gebilde mit dem Sympathikus zusammenhängt.

Chevrel äussert sich in seiner umfangreichen Abhandlung über den Sympathikus der Elasmobranchier und Teleostier bezüglich der Lophobranchier folgendermassen: „Chez les Siphonostomes les deux cordons sont reliés entre eux et avec le rameau viscérale du pneumogastrique. Ils restent distinct dans toute l'étendue de la cavité abdominale, sont chaque nerf irchidien se trouve un petit ganglion nettement accusé. Le cordon droit est situé au-dessus de la veine cardinale, qui nous est paru être unique; il faut la fendre dans toute sa longueur pour apercevoir le cordon. Celui de gauche est toujours en dehors de l'aorte abdominale qui est constamment rejetée à gauche

de la ligne médiane (*Hippocampus guttulatus*, *Syngnathus acus*, *Siphonostomum Rondeletii*).“ Nähere Angaben fand ich bei Chevrel nicht.

Umstände, welche mich bestimmt haben, in dem vermeintlichen Gebilde oder wenigstens in einigen Zellen desselben das Homologon der Medullaris zu erblicken, sind folgende: wenn wir nämlich das Gebilde stärker mit Hämatoxylin färben, bemerken wir Zellen, welche jenen von mir in der Nebenniere des Frosches beschriebenen und als Homologon der Medullaris gedeuteten Zellen sehr ähnlich sind. Die Reaktion dieser Zellen auf Hämatoxylin, deren Zerstreuung oder Konzentrierung am Gefäss oder in geringerer Entfernung von demselben; ferner ihre undeutliche Abgrenzung und unregelmässige Form, das sind alles Charakterzüge, die wohl übereinstimmen mit den Elementen, die sich mit Hämatoxylin in der Amphibiennebenniere dunkel färben lassen.

Ein Unterschied besteht jedoch darin, dass dieselben Zellen bei den Amphibien zwischen den Balken der Kortikalsubstanz liegen, während hier die Kortikalsubstanz gesondert in den Stannius'schen Körperchen gelegen ist und diese Zellen zwar in der Nähe der Körperchen liegen, aber dennoch von ihnen getrennt sind (Abb. 4a). Ausserdem bemerke ich, dass das Gebilde unpaarig und annähernd in der Medianebene zwischen den beiden Stannius'schen Körperchen gelagert ist. Die Grösse des Gebildes ist verschieden, wir finden es bald in zahlreichen, bald bloss in einigen wenigen Schnitten vor. Gleichwie bei den Stannius'schen Körperchen die Reaktion auf Osmiumsäure versagte, blieb auch hier die gewöhnliche Phäochromreaktion aus. Dies würde allerdings nicht hindern, diese Zellen als das Homologon zu den von Kohn als „chromaffine“, von Poll als „phäochrom“ bezeichneten Zellen anzusehen.

A. Kohn, der die phäochromen Zellen der Organe studierte, gelangte zu der Ansicht: „Auch dann, wenn die Bräunung nicht deutlich ausgesprochen ist, äussert sich die Chromaffinität der Zellen doch darin, dass ihr Zellleib in Chromatlösung und zwar nur in diesen, in keiner anderen Fixierungsflüssigkeit gut erhalten bleibt. Bei jeder sonst üblichen Fixation schwindet der Zellinhalt vollständig und ist daher durch keine nachträgliche Färbung mehr zu verdeutlichen, während dies nach der Behand-

lung mit Chromatlösung überraschend gut gelingt.“ Weiterhin äussert sich Kohn in seiner Studie über Medullarsubstanz der Nebenniere, wie folgt: „Ihre Zellsubstanz lässt sich in Lösungen chromsaurer Salze sehr gut, in anderen Fixierungsflüssigkeiten garnicht erhalten und wird durch erstere häufig gelb oder auch intensiv braun gefärbt.“

In dieser Richtung prüfte ich meine Präparate und fand, dass die Zellen in jener Gruppe tatsächlich in der Müllerschen Flüssigkeit am besten erhalten sind, namentlich in bezug auf ihre Konturen. Die Zellen sind nach Behandlung mit Müllers Flüssigkeit oval oder kugelig, wie bei den Amphibien; der runde Kern ist gewöhnlich exzentrisch gelagert (Abb. 4b). Die Zellen sind bald in einigen Gruppen geordnet oder vereinzelt und zerstreut; dabei bemerkt man zwischen ihnen zahlreiche kleine Zellen, welche wahrscheinlich dem Lymphoidgewebe angehören.

Nach der Fixierung in anderen Flüssigkeiten ist die Abgrenzung derselben Zellen undeutlich und das Cytoplasma schlecht erhalten. Man kann also die mit Hämatoxylin intensiv gefärbten Zellen, wenngleich sie auch keine bestimmte Reaktion auf die Chromatlösung zeigen, für die Repräsentanten der Medullarsubstanz erklären. Weil aber die Hämatoxylinreaktion bei weniger zahlreichen Zellen jenes Gebildes eintritt, könnte man vielleicht vermuten, dass bloss ein Teil von jener beschriebenen, ziemlich grossen Zellgruppe die Medullarsubstanz repräsentiert, dass hingegen der andere Teil der Zellen das Ganglion sympathicum darstellt.

Letzthin publizierte Giacomini seine Befunde betreffs der Nebenniere der Knochenfische und beschreibt als erster bei diesen Fischen nicht allein die kortikale, durch die Stannius'schen Körperchen repräsentierte Substanz, sondern auch die medullare, die er in der Wand der Kardinalvene auffindet und die den Suprarenalkörpern bei Elasmobranchiern entspricht. Giacomini ist der Meinung, dass auch bei den übrigen Knochenfischen, bei denen die Medullarsubstanz noch nicht gesehen worden ist, sie ebenfalls in den Wandungen der Kardinalvene gefunden werden dürfte. Giacomini fand nicht bei allen von ihm untersuchten Fischen die Medullarelemente von gleicher Zahl vertreten. Die meisten fand er bei Aal und Hecht,

während er sie bei *Lenciscus aula* und *Barbus plebejus* schwer auffinden konnte. Giacomini sah in der Wand der Vene nicht nur die Medullarzellen, sondern auch solche, die den in den Stannius'schen Körperchen vorkommenden ähneln. Weiterhin fand er bei *Cyprinus carpio* in dem lymphoiden Teil der Niere zerstreute Nester von Medullarzellen, ebenso im Innern der Wandung der Kardinalvene. Dabei folgen die Zellgruppen den kleinen in die Vena cardinalis mündenden Venenzweigen.

Beachtenswert ist ferner der Umstand, dass Giacomini auch bei dem *Petromyzon* sowohl die Kortikal- als Medullarzellen auffand. Die Beschreibung Giacomini's bezüglich der Form und Lage der erwähnten Elemente stimmt mit dem überein, was ich bei *Lophobranchiis* sah, nur mit dem Unterschied, dass mir eine deutliche Phäochromreaktion, wie bei anderen Wirbeltieren, niemals hier gelingen konnte.

2. *Syngnathus acus* (23 cm langes Exemplar, fixiert in der Zenker'schen Lösung, gehärtet in Alkohol und mit Mayers Hämatoxylin gefärbt). Die Stannius'schen Körperchen erscheinen im ganzen in 35 Schnitten von 15 μ Dicke; die Körperchen sind hier kleiner als bei dem vorangehenden Tier, die Nebenkörperchen fehlen. Die Räume innerhalb der Körperchen sind bedeutend grösser (Abb. 2). Während an dem vorangehenden untersuchten Exemplar in den Stannius'schen Körperchen die venösen Spalten fast garnicht vorhanden waren, halten sich hier venöse Spalten und Zellbalken an Masse etwa das Gleichgewicht.

Beiläufig 2 mm kranialwärts vor den Stannius'schen Körperchen und in der Medianebene der vereinigten Nieren befindet sich jenes zweite Gebilde, das zum Teil für das Homologon der Medullarsubstanz gelten kann und das man in 60 Schnitten (zu je 15 μ) beobachtet. Die Zellen des Gebildes sind stark intensiv mit Hämatoxylin gefärbt, grösstenteils einzeln zerstreut und in geringerer oder grösserer Entfernung von den Gefässen oder in der Gefässwand gelagert. Ihre Form ist unbestimmt, gleichsam verschwommen. Zwischen diesen Zellen findet sich das stark vertretene Lymphoidgewebe.

3. *Syngnathus acus* (20 cm langes Exemplar), fixiert mit Hermanns Flüssigkeit, die Schnittserie ungefärbt. Der

Zweck dieser Serie bestand darin, sich davon zu überzeugen, ob etwa in den Zellen der Stannius'schen Körperchen die fettartigen Tröpfchen, welche sich mit Osmiumsäure in der Nebenniere der Säuger, Vögel, Reptilien und Amphibien schwarz färben, nicht existieren. Wie jedoch oben bereits bemerkt, blieb diese Reaktion aus. Die Gruppe der den Ganglien ähnlichen Zellen ist auch hier deutlich wahrnehmbar.

4. Von den weiteren 5 Exemplaren des *Syngnathus* konservierte ich abermals 2 in der Müller'schen Flüssigkeit, eines in der Zenker'schen, eines in Essigsäurealkohol und eines mit Sublimatlösung. Von diesen Präparaten ist jenes Exemplar beachtenswert, welches in Essigsäurealkohol konserviert und mit Heidenhain'schem Hämatoxylin gefärbt wurde. Bei diesem Präparat treten jene im Nierengewebe gelegene Medullarzellen sehr deutlich hervor. Auch sind dieselben an Präparaten nach Behandlung mit Müller'scher Flüssigkeit und Färbung mit Mayers Hämatoxylin sehr deutlich erkennbar. Übrigens stimmen sämtliche Serien bezüglich der Stannius'schen Körperchen und jenes mittelständigen Gebildes überein. Zu bemerken wäre, dass ich manchmal im Bindegewebe von der Umgebung der Stannius'schen Körperchen eine Anhäufung von Pigment beobachtete, wie solches auch bei anderen Wirbeltieren vorkommt.

b) *Hippocampus aequoreus*.

Die Konservierung geschah in der Müller'schen Flüssigkeit und die Färbung in Mayers Hämatoxylin. Die Totalansicht, Grösse, Form und innere histologische Struktur der Stannius'schen Körperchen bei *Hippocampus* stimmt mit der bei *Syngnathus* wohl überein. Nur zweier Umstände muss ich gedenken. Der erste betrifft die topographischen Verhältnisse: die Körperchen liegen bei *Hippocampus* viel tiefer in der Nierensubstanz, sodass sie entweder vollständig an der Dorsalfläche der vereinigten Nieren oder näher der Medianebene in der Nierensubstanz vorkommen, wie es Huot schon sah. Es sind deren zwei Hauptkörperchen, neben denen bei manchen Exemplaren auch die kleineren Nebenkörperchen vorgefunden werden, und zwar beiläufig 2—3 mm vor der Analöffnung. Der zweite Umstand betrifft besondere Kanälchen, die ich in zwei Fällen im Innern des Gewebes der Stannius'schen

Körperchen beobachtete. Die Kanälchen haben im Innern ein hohes zylindrisches Epithel mit Flimmerbelag, und da sie in der Substanz der Körperchen eingeschlossen sind, endigen sie beiderseits blind; dieselben bemerkt man an 4—6 Schnitten zu je 15 μ . Ursprünglich betrachtete ich dieselben für Nierenkanälchen, die in die Stannius'schen Körperchen hineinragen; später konnte ich mich jedoch davon überzeugen, dass sie mit ihrer Umgebung in keinerlei Beziehung stehen; man bemerkt eines oder zwei derartiger Kanälchen nebeneinander im Zentrum oder am Rande der Körperchen gelagert. Von einer Deutung kann möglicherweise erst dann die Rede sein, wenn vielleicht in vielen anderen Fällen ihr Vorkommen konstatiert wird.

Beiläufig in 30 Schnitten (zu je 15 μ) kranialwärts finden sich in der Medianebene einige Zellgruppen, stark mit Hämatoxylin gefärbt, die auf den nachfolgenden 60 Schnitten in derselben Region in der Nähe kleiner Blutgefäße getroffen werden. Die Ähnlichkeit und Anordnung dieser Zellen mit jenen bei Amphibien in der Nebenniere nach Hämatoxylin-Färbung beobachteten ist so gross, dass man noch eher bei Hippocampus diese Zellen für das Homologon der Medullaris betrachten dürfte. Dieses Gebilde ist gleichfalls unpaar, wie bei Syngnathus, annähernd in der Medianebene und symmetrisch zwischen den beiden Wolff'schen Gängen zu den beiden Stannius'schen Körperchen gelagert. Die Chromreaktion konnte bei diesen Zellen nicht wahrgenommen werden. Bei zwei weiteren Exemplaren, von denen eines in Zenkers Lösung und das zweite im Essigsäurealkohol fixiert wurden, fand ich nichts besonderes.

c) *Siphonostomum typhle*.

Exemplar 17 cm lang, fixiert in Zenkers Lösung und tingiert in toto mit Boraxkarmin.

An der Analöffnung und an der ventralen Fläche der vereinigten Nieren, bilateral symmetrisch, etwas vor der Kardinalvene und hinter den Wolff'schen Gängen liegen zwei Stannius'sche Körperchen, deren Gewebe sich mit Karmin intensiv färbt; die Länge und Breite derselben beträgt etwa 0,3 mm. Die histologische Struktur stimmt hier mit der oben beschriebenen überein, nur mit dem Unterschiede, dass hier die Spalten und die Räume zwischen den Zellbalken zahlreich und

breit sind. Ungefähr 0,5 mm kranialwärts von den Stannius'schen Körperchen tritt in den Schnitten jene medial gelegene Zellgruppe in der Nähe der ventralen Nierenfläche auf; diese Zellen sind nicht so zahlreich wie bei den zwei vorangehenden Gattungen.

Damit ist die Beschreibung der Verhältnisse bei den erwachsenen Tieren erschöpft, sodass ich nunmehr an die Schilderung der Befunde bei den Embryonen gehen kann. Wie bereits oben erwähnt, bilden hierzu die Grundlage Präparate einer vollständigen Entwicklungsreihe von *Siphonostomum typhle*, ferner die Anfangsstadien von *Hippocampus aequoreus* und einige mittlere Stadien von *Syngnathus acus*.

B. Entwicklung der Stannius'schen Körperchen.

a) *Siphonostomum typhle*.

Die Entwicklung der Stannius'schen Körperchen habe ich in der nachfolgenden Reihe des *Siphonostomum typhle* verfolgt:

Embryonen von 76 mm:	Serie vom ganzen Tier, Querschnitte,
„ „ 76 mm:	Serie in 3 Teilen vom ganzen Tier, Sagittalschnitte.
„ „ 65 mm:	Querschnitte (zweimal),
„ „ 65 mm:	Sagittalschnitte (einmal),
„ „ 55 mm:	Querschnitte „
„ „ 52 mm:	„ „
„ „ 45 mm:	„ „
„ „ 30 mm:	„ „
„ „ 22 mm:	„ (zweimal)
„ „ 20 mm:	Sagittalschnitte „
„ „ 16 mm:	Querschnitte „
„ „ 16 mm:	Sagittalschnitte „
„ „ 9 mm:	Querschnitte (achtmal)
„ „ 9 mm:	Sagittalschnitte (viermal),
„ „ 9 mm:	Frontalschnitte (einmal).

Die Embryonen wurden in Zenkers Lösung fixiert und grösstenteils in toto mit Boraxkarmin gefärbt. In einigen Fällen wurde Hämatoxylin angewandt; ich erwähne nebenbei, dass das Material sich im ganzen schlecht tingierte.

Von der Entwicklung der Stannius'schen Körperchen, soweit ich die einschlägige Literatur überblicke, handelt bloss eine einzige Arbeit, nämlich die früher erwähnte kurze Publikation von Huot, die einige Angaben über die Nebenniere der Lophobranchier enthält. Da die Angaben Huots für die weitere Schilderung von Bedeutung erscheinen, sende ich dieselben voraus. Die Nebenniere der Lophobranchier, sagt er, erscheint bei den Embryonen in den ersten untersuchten Stadien in der Form zweier abgeschlossener Bläschen („vesicules“), gelagert an der ventralen Nierenfläche rechts und links, beiläufig in der Höhe der Analöffnung. Bei den Syngnathiden bewahren die Stannius'schen Körperchen dieselbe embryonale Lage auch im reifen Zustand; bei den Hippocampien können dieselben mehr oder weniger tief in die Nierensubstanz eindringen.

Sodann schliesst Huot seine erste Mitteilung damit ab, dass er die Stannius'schen Körperchen für das Homologon mit den interrenalen Körpern der Elasmobranchier erklärt.

Im Jahre 1898 publizierte Huot seine zweite Mitteilung und führt an, dass er bei seinen Studien über Entwicklung der Stannius'schen Körperchen zu völlig abweichenden Resultaten als die übrigen Forscher bei homologen Gebilden anderer Wirbeltiere gelangte. Huot fand, dass bei den jungen Embryonen vom Syngnathus Dumerilii, deren Alter oder Grösse er nicht angibt, sich die ersten Anfänge der Körperchen in der Form von Ausstülpungen der lateralen Wand Wolff'scher Kanälchen zeigen und zwar an jenen Stellen, wo letztere sich der Harnblase nähern. Jede der beiden Ausstülpungen kommuniziert nach Huot mit dem Wolff'schen Gange und es repräsentiert daher die Nebenniere in diesem Stadium eine Drüse mit einem Ausführungsgang. Bei einigermaßen älteren Stadien, deren Grösse Huot abermals nicht bestimmt, verschwindet die Kommunikation beider Ausstülpungen mit den Wolff'schen Gängen und es bleiben nur zwei rundliche, zellige Körper zurück, deren deutliche Begrenzung durch eine Bindegewebsmembran geschieht. Die Zellen dieser Körperchen vermehren sich und dringen in das Innere der Körperchen als sekundäre Bläschen von Zellen, wodurch die Nebenniere entsteht. Die Stannius'schen Körperchen können im reifen Zustande die ursprüngliche Lage (*Syngnathus*

Dumerilii. *S. rubeus*, *Nerophys*) beibehalten; in anderen Fällen dringen die Körperchen in die Nierensubstanz ein und entfernen sich von der ursprünglichen Lage (*Hippocampus guttulatus*). Huot schliesst seine Mitteilungen mit folgenden Worten: „Notre étude a eu pour objet une groupe très restreint de Téléostéens. Il serait donc imprudent d'étendre nos conclusions aux autres groupes de Vertébrés. Ecartant l'idée d'une généralisation trop hâtive, nous pouvons cependant croire, que le mode d'origine des capsules surrénales chez les Lophobranches n'est pas un fait isolé et pourra être observé dans d'autres groupes de Poissons. En résumé, les capsules surrénales de Poissons lophobranches proviennent de deux diverticules creux dont chacun est un bourgeonnement de la partie postérieur d'un canale de Wolff.“

Ich wende mich nunmehr diesbezüglich zu meinen eigenen Erfahrungen; meine Beschreibung beginnt mit dem jüngsten Stadium und schreitet zu dem ältesten fort. Zugleich mit den Stannius'schen Körperchen gedenke ich auch das median gelegene, als den Repräsentanten der Medullarsubstanz anzusehende Gebilde zu verfolgen.

Was die einzelnen Entwicklungsphasen betrifft, will ich mich an die Einteilung halten, welche H. Poll in seiner neuesten Arbeit über die Zwischenniere der Haifische und die auch für Lophobranchier am passendsten erscheint, durchführte. Poll unterscheidet zwei Hauptabteilungen, das ist: Organogenie und Histiogenie. „Die Organogenese gliedert sich wieder in zwei Abschnitte: der erste gipfelt in der Bildung der ersten Anlage durch Zellenwucherung des Mutterbodens, der zweite in der Lösung der Anlage aus dem Verbande des Ursprungsgewebes unter Wachstums- und Rückbildungserscheinungen. Hiermit ist die Organogenese beendet; die Histiogenese beginnt.“

Sollte ich nun die Entwicklung der Stannius'schen Körperchen nach dem vorerwähnten Plan einteilen, dann muss ich sagen, dass bei 50—60 mm langen Tieren die Entwicklung auch histiogenetisch vollkommen abgeschlossen ist und dass es sich bei den älteren Stadien bloss um das Wachsen der Organe handelt. Die Histiogenie verläuft in den von 10—50 mm langen Stadien, während die Organogenese vor dem Stadium 10 mm beendet ist. Leider stand mir aus der jüngsten Zeit nur ein

Stadium von 9 mm Länge zur Verfügung. Hier traten die Stannius'schen Körperchen als bereits fertige und ziemlich deutlich abgegrenzte Organe auf; trotzdem vermag man auf den vorangehenden Zustand und die erste Anlage dieser Körperchen auf grund der bisher bestehenden Beziehungen mit den umgebenden Organen zu schliessen.

Bei den *Hippocampus*-Embryonen, die ich in der Grösse von 2,8—9 mm der Gefälligkeit des Herrn Prof. Cori verdanke, entspricht das Stadium von 5 mm dem Stadium von 9 mm bei *Siphonostomum*. Die Stadien des *Hippocampus* vor jenen 5 mm langen, enthalten die Organogenese der Stannius'schen Körperchen. Weil aber im 3 mm langen Stadium von *Hippocampus* bislang nicht die geringste Spur von der Anlage der Körperchen existiert, schliesse ich daraus, dass die Organogenese dieser Körperchen bei *Hippocampus* in jener Embryonalzeit vor sich geht, wo die Länge des Embryos etwa 3,5—5 mm beträgt. Analogerweise kann man bei *Siphonostomum* dieselbe Periode beiläufig in das Embryonalstadium von 6—9 mm versetzen. Demzufolge wäre bei *Siphonostomum* die Einteilung der einzelnen Entwicklungsphasen Stannius'scher Körperchen diese:

I. Organogenese:

1. Erste Anlage bei Embryo 6 oder 7 mm;
2. Abgrenzung und das Wachsen bei Embryo von 9 oder 10 mm.

II. Histiogenese:

Verlauf und Abschluss derselben an Embryonen zwischen 10—50 mm.

III. Weiteres Wachsen der Körperchen an Tieren von 50 mm an.

Ich wende mich der Beschreibung der einzelnen Stadien zu.

Fig. 5 stellt einen Querschnitt eines 9 mm langen Embryos von *Siphonostomum typhle* dar; die Stannius'schen Körperchen sind hier im grössten Umfange getroffen. Ventralwärts der Chorda bemerkt man die Aorta (a) und vor dieser die Vene (v). An der Venenwand liegen die beiden Wolff'schen Gänge (w); lateralwärts von jedem derselben je ein Stannius'sches Körperchen (st) und zwar in der nächsten Nachbarschaft. Wolff'scher Gänge und der Vena cardinalis; weiter ventral

wärts liegt die Harnblase (H) mit ihrer Mündung. Die Körperchen sind ringsherum von einer zarten Bindegewebskapsel umgeben und gegen die Vene und die Wolff'schen Gänge deutlich abgegrenzt. Im Innern sind die Zellen dicht aneinander gedrängt, daher sind irgendwelche Räume nicht sichtbar. Woher dieses Körperchen seinen Ursprung nahm, konnte an diesem Präparate nicht direkt konstatiert werden. Es mochte entstanden sein aus der Venenwand, aus dem Wolff'schen Kanal, aus der Blasenwand oder endlich aus der Splanchnopleura, welche in dieser Gegend längs der Wolff'schen Gänge bis zur Harnblase einen Zipfel entsendet. Die unmittelbare Nachbarschaft der Körperchen mit der Harnblase und der Vena in diesem Präparate ist eine zufällige und ich konnte mich bei anderen gleichaltrigen Stadien davon überzeugen, dass die Körperchen sowohl von der Harnblase als von der Vena entfernt liegen können und dann keinerlei Beziehungen zu ihnen haben. Es sind also nur folgende Möglichkeiten der Genese der Stannius'schen Körperchen denkbar: entweder aus den Wolff'schen Gängen oder aber von der Splanchnopleura oder aus den Mesenchymzellen. Huot ist zur ersten Ansicht gekommen; er meint, dass er das Lumen dieser Körperchen und die Kommunikation ihres Ausführungsganges mit den Wolff'schen Gängen gesehen habe. Soweit ich mich auf ganzen Serien desselben Stadiums von Siphonostomum gleichwie an ganzen Serien der jüngsten Stadien von Hippocampus überzeugen konnte, ist diese Angabe Huots unrichtig. Sein Irrtum lässt sich durch den Umstand erklären, dass die Stannius'schen Körperchen in diesem Stadium eng den Wolff'schen Gängen aufsitzen und zwar an denjenigen Stellen, wo diese umbiegen, um in die Harnblase einzumünden. An der Beugungsstelle sitzt das Körperchen und an einigen Schnitten entsteht der Eindruck, als bestände eine Kommunikation zwischen beiden Gebilden. Bei aufmerksamer Beobachtung kann man sich jedoch davon überzeugen, dass das Körperchen jederzeit durch eine zarte Bindegewebsmembran von dem Wolff'schen Gange getrennt ist und dass irgend ein Lumen oder eine Mündung des Körperchens in den Wolff'schen Gang niemals vorkommt. Hiervon überzeugt man sich an den Figg. 6—10, die fünf aufeinanderfolgende Schnitte aus derselben Körperregion darstellen.

In der Abb. 6 bemerkt man nur ventralwärts der Chorda die in der Medianebene gelegene Aorta (a), rechts von ihr die Vene (v), ferner bauchwärts in der Medianebene den linken Wolff'schen Gang (W) und rechts von ihm den rechten (W); vor den Wolff'schen Gängen befindet sich die Harnblase (H) mit ihrer Öffnung. Der Schnitt trifft auf beiden Seiten, links in grösserer, rechts in geringerer Ausdehnung, das hinterste Ende des Coeloms (C), ausgekleidet von der Splanchnopleura (Spl). Der Zwischenraum zwischen der Harnblase, Wolff'schen Gängen, Blutgefässen und der Leibeswand ist teils leer, teils mit einem mesenchymalen Gewebe und der Splanchnopleura erfüllt; diese reicht bis in diese hintere Region hinter der Harnblase hin. Die Stannius'schen Körperchen sind in diesem Schnitte nicht getroffen. Neben der Aorta trifft man beiderseits kleine Zellgruppen (m), welche meines Erachtens die Anlagen sympathischer Stränge darstellen. Ein Teil dieser Zellen samt ihren Fasern drängt sich zwischen die Vene und Aorta und gelangt vor der Aorta an die dorsale Fläche der Wolff'schen Gänge. Diese Gruppe ist in allen weiteren Stadien wahrnehmbar.

In der Abb. 7, welche den nachfolgenden Schnitt vorstellt, gestalten sich die Verhältnisse anders. Zwischen der Splanchnopleura und dem linken Wolff'schen Gang erscheint eine Zellgruppe, ziemlich unbestimmt von der Splanchnopleura differenziert, jedoch von dem Wolff'schen Gang deutlich abgegrenzt; diese Zellgruppe repräsentiert den kranialen Abschnitt des Stannius'schen Körperchens. Lateral vom rechten Wolff'schen Gange ist das Körperchen noch nicht so deutlich wie auf der anderen Seite ausgeprägt.

Am dritten Schnitt (Fig. 8) bemerkt man vorerst, wie die beiden Wolff'schen Gänge von dorsalwärts nach vorne umbiegen und in die Harnblase einmünden. Lateral von dieser Beugung bemerkt man beiderseits symmetrisch gelagert die Stannius'schen Körperchen; diese erscheinen als geschlossene und bestimmt abgegrenzte Gruppen und stehen in keinerlei Beziehung zu den Wolff'schen Gängen, ausser der inniger, topographischer Nachbarschaft. Die Harnblase verengert sich bereits in diesem Schnitte. Das Coelom ist rechts geschwunden, links noch getroffen.

Im vierten Schnitt (Abb. 9) beobachtet man ähnliche Verhältnisse wie im dritten und im fünften (Abb. 10), wo die Harnblase fehlt, sieht man zwei ziemlich undeutlich abgegrenzte Zellgruppen, das distale Ende der Stannius'schen Körperchen, in ein lockeres, mesenchymales Gewebe übergehen. Ich prüfte dieselben Verhältnisse in acht Serien von Querschnitten, in vier Serien von Sagittalschnitten und in einer von Frontalschnitten desselben Stadiums und gelangte zu der Ansicht, dass Huot's Anschauung durch den Umstand ihre Erklärung findet, dass das Stannius'sche Körperchen gerade an der Stelle dem Wolff'schen Gange aufsitzt, an der dieser umbiegt, um in die Harnblase einzumünden; infolge dieser Richtungsänderung in seinem Verlaufe tritt er scheinbar wie ein Ausführungsgang aus dem Stannius'schen Körperchen hervor; tatsächlich aber ist derselbe stets getrennt und ein Lumen im Körperchen kann durch Vorhandensein eines kleinen Blutgefäßes vorgetäuscht werden.

Auf dem Sagittalschnitt kann man sich die topographische Vorstellung in der an der Textfigur I dargestellten Weise ergänzen.

Fig. I.

D. = Darm, H. = Harnblase, S. = Stannius'sche Körperchen,
W. = Wolff'scher Gang, Spl. = Splanchnopleura.

Die Stannius'schen Körperchen liegen hier als am meist distalwärts liegendes Organ der Leibeshöhle, hinter der Analen- und Harnblasenöffnung, kaudalwärts von der Harnblase selbst. Zugleich bemerkt man in diesem Schnitt, dass der Splanchnopleurastreifen (Spl.) auf der dorsalen Leibeswand bis auf die

dorsale Fläche der Harnblase und zwischen diese und dem Wolff'schen Gang auf das Stannius'sche Körperchen, welches zwischen den Mesodermalstreifen liegt, übergeht.

Obgleich also die erste Entwicklungsphase bei diesem Stadium bereits vollendet ist, kann man dennoch mit grosser Wahrscheinlichkeit auf eine direkte mesodermale Abstammung der ersten Anlage der Stannius'schen Körperchen bei Siphonostomum schliessen. Auch ist hier jene Zellgruppe sichtbar, welche ich wenigstens teilweise als Homologon der Medullaris bei erwachsenen Tieren betrachte. Vollkommen differenziert fand ich dieses Gebilde erst bei 20 mm langen Embryonen. Bei den 9 mm langen muss ich noch auf zwei Umstände hinweisen; zunächst ist das Körperchen verhältnismässig gross im Vergleich zu der ganzen Grösse des Embryos und zu der Grösse bei den erwachsenen Exemplaren, zweitens ist seine Lage mehr kaudalwärts denn später.

Eine weitere Gruppe des untersuchten Materials bilden 14 Serien von Quer- und Sagittalschnitten, angefertigt von 16–22 mm langen Embryonen, bei denen die Verhältnisse im Ganzen übereinstimmen.

Abb. 11 zeigt einen Querschnitt von einem 20 mm langen Embryo, in welchem das rechtsseitige Körperchen (St.) in seinem grössten Umfange getroffen ist, während das linksseitige noch nicht sichtbar ist. Man sieht, wie das Körperchen ventralwärts an den Wolff'schen Gang (W.), von welchem es durch Bindegewebe und einen schmalen Spaltraum getrennt ist und medial an die Harnblase (H.) grenzt; im übrigen ragt es frei in den Zipfel der Leibeshöhle hervor und wird von der Splanchnopleura bekleidet.

Was den histologischen Bau betrifft, so beobachtet man, dass sich die Zellen vermehren und hie und da zu Balken ordnen, zwischen die die Fortsätze der bindegewebigen Kapsel einspringen. Das Körperchen ist im ganzen in 7 Schnitten (zu je 15 μ) getroffen und zeigt dieselbe Grösse wie das Körperchen der anderen Seite, das weiter kaudalwärts liegt.

Einige Schnitte kranialwärts von den Stannius'schen Körperchen bemerkt man ventral von der Vene und zwischen den beiden Wolff'schen Gängen eine mit Karmin intensiv gefärbte Zellgruppe, welche die Anlage jenes medianen, der

Medullaris homologen Gebildes darstellt und sich von der dorsalen Seite längs der Gefässwand nach vorne schiebt. Aus dem Sagittalschnitt ist ersichtlich, dass das Stannius'sche Körperchen aus seiner ursprünglichen Lage ein wenig mehr proximal verschoben ist.

Eine weitere Gruppe der Serien von 30, 45, 50, 52, 55, 60, 64 und 65 mm langen Exemplaren schliesst die Histiogenese der Stannius'schen Körperchen ab. Sie ist bei einem 65 mm langen Exemplar vollkommen abgeschlossen und die Unterschiede von den Körperchen der erwachsenen Tiere erstrecken sich bloss auf seine Dimensionen.

Die Textfigur II stellt den Querschnitt eines 65 mm langen Exemplars dar.

A. = Aorta, H. = Harnblase, L. = Lymphoidgewebe, S. = Stannius'sche Körperchen, V. = Vena, W. = Wolff'scher Gang.

Was nun ferner die mediale Gruppe der Medullarzellen derselben Serie betrifft, so bemerke ich, dass sie den Umfang von jener bei reifen Tieren nicht erlangte. Die Zellen schalten sich zwar längs der kleinen Arterien von dorsalwärts nach vorne zwischen den beiden Wolff'schen Gängen in die Nähe der Vena ein, sind aber bislang sehr viel geringer an Zahl.

Die Stannius'schen Körperchen und jenes mediale Gebilde findet man bei Tieren von 7,6 mm Länge vollkommen entwickelt.

Bei einem Exemplar dieses Stadiums fand ich in der Anal-region drei Körperchen nebeneinander, von denen in den Schnitten zuerst das eine medial zwischen den beiden Wolff'schen Gängen gelegene, dann erst die beiden anderen lateral von den Wolff'schen Gängen erscheinen. An der vollständigen Serie von diesem Exemplare überzeugte ich mich, dass ausser jenen paarigen Körperchen und jenen Nebenkörperchen keine weiteren Körperchen in der Leibeshöhle vorkommen. Hier konnte ich weiterhin das direkte Austreten der kleinen Venen aus den zwischen den Balken befindlichen Räumen und deren Mündung in die Vena cardinalis beobachten.

b) Hippocampus.

Die erste Anlage der Stannius'schen Körperchen bei *Hippocampus aequoreus* (Stadium von 4,5 mm Länge) bilden Zellgruppen, welche durch Proliferation aus der Splanchnopleura entstanden sind und mit dieser noch in Verbindung stehen; diese Zellgruppen befinden sich in der Medianebene und zwar an der Mesenterialwurzel, mehr oder weniger von der Oberfläche entfernt, grösstenteils an der dorsalen Fläche der Wolff'schen Gänge liegend.

Die Abb. 12 veranschaulicht diese Verhältnisse von einem 4,5 mm langen Embryo; der Schnitt ist am Rande der Anal-region schräg-frontal geführt. Das Mesenterium erstreckt sich vom Ende des Darmes nach dem oberen Pol der Harnblase und von da dorsalwärts zwischen die beiden Wolff'schen Gänge vor. Dabei überzieht das Peritoneum einerseits die Wolff'schen Gänge und zwar vorn und lateral (im Querschnitte), anderseits kann man die Mesodermalstreifen von der Mesenterialwurzel an der medialen Fläche der Wolff'schen Gänge bis zu den dorsalwärts gelagerten Blutgefässen verfolgen. Und gerade an denselben Stellen ist die Zellgruppe als die Anlage der Stannius'schen Körperchen gelegen, welche Zellgruppe mit jenen Streifen und dem Peritoneum an der Mesenterialwurzel verbunden ist. Zu den Wolff'schen Gängen hat diese Zellgruppe keinerlei Beziehungen. In den vollkommen quer getroffenen Schnitten

liegt oftmals die Zellgruppe direkt dem Peritoneum an der Mesenterialwurzel auf; in anderen Fällen wiederum findet man die erste Anlage der Stannius'schen Körperchen bei Hippocampus hinter den Wolff'schen Gängen, wo dann die Anlage des Körperchens dem Peritoneum an der lateralen Seite aufliegt. Im letzteren Falle nähert sich die erste Anlage der Körperchen jener Art und Stelle, wie es Poll bei Haifischen beschreibt, wo für die Ursprungsstelle der Zwischenniere „das Epithel der dorsalen Kante der visceralen Seitenplatte an der Gekrösewurzel“ erklärt wird.

Bei einem etwas älteren Stadium (5 mm) ist die Wechselbeziehung der Stannius'schen Körperchen zum Peritoneum bereits weniger ausgeprägt; die Körperchen erscheinen als isolierte Zellgruppen, bestimmt abgegrenzt und grösstenteils dorsal von den Wolff'schen Gängen in der Medianebene gelegen (Abb. 13).

In allen Fällen, wo ich das Stannius'sche Körperchen entweder als eine unbestimmt abgegrenzte oder als selbständige Zellgruppe auffinden konnte, forschte ich nach den Beziehungen derselben zu dem Wolff'schen Gang, konnte aber nicht in einem einzigen Falle weder ein Lumen noch einen Ausführungsgang des Körperchens, noch irgendwelche Kommunikation mit dem Wolff'schen Gang erblicken.

Bei 3 mm langem Hippocampus vermochte ich keinerlei Zellgebilde, welches die Anlage der Körperchen bilden würde, aufzufinden.

c) Syngnathus.

Von diesem Lophobranchier konnte ich nur zwei Stadien (12 und 15 mm) untersuchen. Zustand der Entwicklung und die Lage der Körperchen entsprechen bei diesen Embryonen jenen von Siphonostomum von gleicher Grösse.

Wenn ich nun die Resultate meiner Beobachtungen über Entwicklung der Stannius'schen Körperchen bei Lophobranchiern resumiere, so kann ich wohl per exclusionem den Ort und die Zeit sowohl der ersten Anlage, als auch der anderen Entwicklungsphasen bestimmen, obschon die Wucherung des Mutterbodens direkt nachzuweisen mir nicht gelingen konnte.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen möchte ich in nachfolgende Sätze zusammenfassen:

A. Bau.

1. Bei den Lophobranchiern ist die Kortikalsubstanz der Säugetiernebenniere durch die Stannius'schen Körperchen repräsentiert; das Homologon der Medullarsubstanz kann hingegen in den Zellgruppen oder in den vereinzelt Zellen längs der Gefässwand (Vena und Aorta), in der Nähe der Analöffnung gelegen, erblickt werden.

2. In der Regel sind zwei Stannius'sche Körperchen am distalen Ende der Leibeshöhle gelagert; indessen kann man ziemlich häufig in der Nachbarschaft dieser Körperchen noch kleinere accessorische Körperchen von gleichem Bau beobachten.

3. Bezüglich der Lagerung kommt die Spezies und das Alter in Betracht. Bei *Syngnathus* und *Siphonostomum* liegen die Körperchen an der Ventralfläche des distalen Nierenendes, bei *Hippocampus* sind die Körperchen nahe der Medianebene in die Nierensubstanz eingelagert, sodass wir ihnen in vielen Fällen auf der dorsalen Fläche der Nieren begegnen. In Bezug auf die Embryonen kann angeführt werden, dass bei *Syngnathus* und *Siphonostomum* die Körperchen im ganzen vor den Wolff'schen Gängen und bei *Hippocampus* hinter denselben liegen. Ferner kann man konstatieren, dass die Körperchen als die am meisten distalwärts gelegenen Organe der Bauchhöhle entstehen und im Laufe der Entwicklung etwas proximalwärts sich verschieben. Die Stannius'schen Körperchen bei Lophobranchiern sind symmetrisch zur Vene und den Wolff'schen Gängen, hingegen zu der Medianebene zumeist asymmetrisch gelagert.

4. Ihre Grösse richtet sich nach jener des Tieres. Bei *Syngnathus* (32 cm) betrug ihre Länge 0,75 mm. Auffallend ist dabei, dass in den jüngsten Stadien (*Siphonostomum* 9—20 mm, *Hippocampus* 5—9 mm) die Stannius'schen Körperchen im Vergleich mit älteren Stadien und dem ausgewachsenen Tier unverhältnismässig gross sind; dieser Umstand unterstützt die Meinung, dass die Funktion der Nebenniere frühzeitig in der Embryonalperiode beginnt. Gerade auch von menschlichen Embryonen

wissen wir, wie stark die Nebennieren bei ihnen besonders im Verhältnis zu den übrigen Organen der Leibeshöhle entwickelt sind.

5. In der Mikrostruktur unterscheiden sich die Stannius'schen Körperchen der Lophobranchier vom Typus derselben bei anderen Knochenfischen im wesentlichen nicht. Von der bindegewebigen Kapsel strahlen zahlreiche Septa in das Innere ein; zwischen diesen liegen die Zellbalken, die sich winden und durchflechten, sodass es oftmals den Anschein hat, als würde man es auf den Schnitten mit Bläschen und ihren Lumina zu tun haben; bei näherer Betrachtung erscheint hier jedoch eine Zellgruppe mit lockerem Zentrum. Die Räume zwischen den Zellbalken sind mit Endothel bekleidet und hängen mit der Vene zusammen.

6. Die Elemente, welche nach der Hämatoxylin-Reaktion und nach dem Umstande, wonach sie in den Chromatlösungen am besten erhalten bleiben, für das Homologon der Medullaris betrachtet werden dürfen, sind in der Nähe der Stannius'schen Körperchen etwas proximalwärts und in der Medianebene in die Nierensubstanz eingesenkt und zwar in der Nähe der Gefäße; ihren Zusammenhang mit den Sympathikussträngen kann man von der vorderen Nierenfläche an bis zu der hinteren verfolgen. Dieselben erscheinen vereinzelt oder in Gruppen und erinnern sehr an die von Giacomini und mir gleichzeitig in der Amphibiennebenniere beobachteten Medullarzellen. Die Meinung ist zulässig, dass hier nebeneinander sowohl die wirklichen Ganglienzellen als Teile des sympathischen Ganglions, sowie auch Medullarzellen als die Repräsentanten des mit den suprarenalen Körpern bei Elasmobranchiern und der Medullaris der Säugetiernebenniere homologen Organs bestehen.

B. Entwicklung.

7 Die Zeit, in welcher die Stannius'schen Körperchen sich zu entwickeln beginnen, fällt bei Hippocampus in ein Stadium von etwa 4 mm Länge und bei Siphonostomum kann dieselbe Zeit in das Stadium von 6 oder 7 mm Länge verlegt werden. Die Organogenese der Körperchen ist bei Hippocampus im Stadium von 5 mm und bei Siphonostomum in jenem von 9 mm beendet und es beginnt die Histiogenese,

welche beiläufig im Stadium von 5 cm (*Siphonostomum*) ihren Abschluss findet.

Die Stelle, von der aus die Körperchen ihren Ursprung nehmen, ist die Splanchnopleura an der Mesenterialwurzel, ventral- oder dorsalwärts der Wolff'schen Gänge, und zwar dort, wo sich die Wolff'schen Gänge in ihrem Verlaufe gegen das Kaudalende nach vorne umbiegen, um in die Harnblase einzumünden. Die Anlage der Stannius'schen Körperchen befindet sich in keiner anderen Beziehung zu den Wolff'schen Gängen, als in topographischer Nachbarschaft.

8. Die Elemente der Medullarsubstanz können in bestimmter Weise erst später erkannt werden (Stadium 20 mm bei *Siphonostomum*); ihr Ursprung vom Sympathicus ist ausserordentlich wahrscheinlich. Im Stadium von 7,6 mm (*Siphonostomum*) sind sowohl die Stannius'schen Körperchen, als auch die Medullarelemente vollständig entwickelt.

Zum Schluss erlaube ich mir, dem Herrn Geheimrat Prof. Dr. O. Hertwig für die gütigen Ratschläge, welche er mir bei meinen Untersuchungen erteilte, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Prag, den 24. Mai 1903.

Benützte Literatur.

1. Diamare, V.: I corpuscoli surrenali de Stannius ed i corpi del cavo abdominale dei teleostei. Notize anat. e morph. Bollet. soc. natur. in Napoli. Vol. IX. An. IX. 1895.
2. Derselbe: Sulta costituzione dei gangli simpatici negli elasmobranchi etc. Anat. Anzeiger. Bd. 20. 1902.
3. Derselbe: Ricerche intorno all'organo interrenale degli elasmobranchi ed ai corpuscoli di Stannius dei teleostei. Mem. di anat. e di fis. della Società ital. delle scien. Roma 1896. T. 10.
4. Ecker, A.: Der feinere Bau der Nebennieren beim Menschen und den vier Tierklassen. Braunschweig 1846.
5. Giacomini, E.: Contributo alla conoscenza della capsule surrenal nei Ciclostomi. Sulle capsule surrenali dei Petromizonti. Monit. zool. ital. Anno. XIII. 1902.

6. Derselbe: Sulla esistenza della sostanza midollare nelle capsule surrenali dei teleostei. Monit. zool. ital. Anno XIII. 1902.
7. Huot, M. E.: Sur les capsules surrénales, les reins etc. des poissons lophobranches. Com. R. Acad. Sc. Paris T. 124. 1897.
8. Derselbe: Preliminaire sur l'origine de capsules surrénales de poissons lophobranches. Ibidem. T. 126. 1898.
9. Hyrtl: Das uropoëtische System der Knochenfische. Wien. 1850.
10. Chevrel, R.: Sur l'anatomie du système nerveux grand sympathique des Elasmobranches et des Poissons osseux. Archiv de. Zool. exper. et general. 1887.
11. Kohn, A.: Chromaffine Zellen; chromaffine Organe; Paraganglien. Prager med. Wochenschrift. No. 27. 1902.
12. Poll, H.: Die Anlage der Zwischenniere bei den Haifischen. Arch. f. mikr. Anat. und Entwickl. Band 62. 1903.
13. Vincent, S.: Contributions to the Comparative Anatomy and Histology of the suprarenal capsules. The suprarenal Bodies in Fishes and their Relation to the so-called Head-Kidney. The Transaction of the Zool. Soc. of London. Vol. XIV. 1895.
14. Derselbe: On the Morphology and Physiology of the suprarenal Capsules in Fishes. Anat. Anzeiger. Bd. 13. 1897.
15. Brauer: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. III. Die Entwicklung der Exkretions-Organen. Zool. Jahrb. für Anat. und Ontogenie der Tiere. Bd. XVI. 1902.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXII.

A. = Aorta, B. = Balken, D. = Darm, H. = Harnblase, K. = Kapsel, L. = Lymphoidgewebe, m. = Medullarzellen, mes. = Mesenterium, n. = Nierenkanälchen, R. = venöse Räume, St. = Stannius'sche Körperchen, V. = Vena cardinalis, W. = Wolff'scher Gang, p. = Pigmentzellen, C. = Coelom, Spl. = Splanchnopleura.

- Abb. 1. *Syngnathus acus*. Müller'sche Flüssigkeit. Querschnitt durch Stannius'sches Körperchen. Reichert oc. 2 ob. 4.
- Abb. 2. *Syngnathus acus*. Zenker'sche Flüssigkeit. Querschnitt durch Stannius'sches Körperchen. Reichert oc. 3 ob. 4.
- Abb. 3a. *Syngnathus acus*. Zenker'sche Flüssigkeit. Teil eines Querschnittes durch Stannius'sches Körperchen. Reichert oc. 3 ob. 6.
- Abb. 3b. Zellen eines Balken aus Abb. 3a, wo diese Stelle mit ss bezeichnet ist. Reichert oc. 5 hom. im. $\frac{1}{12}$.
- Abb. 4a. *Syngnathus acus*. Fixiert mit Essigalkohol. Medullarzellen sind mit Hämatoxylin dunkel gefärbt. Reichert oc. 3 ob. 4.
- Abb. 4b. *Hippocampus aequoreus*. Müller'sche Flüssigkeit. Eine Medullarzelle mit starker Vergrößerung. Reichert oc. 5. hom. im. $\frac{1}{12}$.

- Abb. 5. *Siphonostomum typhle*. Embryo 9 mm lang. Querschnitt.
Reichert oc. 2 ob. 4.
- Abb. 6—10. *Siphonostomum typhle*. Embryo 9 mm lang. Fünf
aufeinanderfolgende Querschnitte aus der Analgegend. Reichert
oc. 2 ob. 4.
- Abb. 11. *Siphonostomum typhle*. Embryo 20 mm lang. Querschnitt.
Reichert oc. 3 ob. 4.
- Abb. 12. *Hippocampus aequoreus*. Embryo 4,5 mm lang. Quer-
schnitt. Reichert oc. 4 ob. 6.
- Abb. 13. *Hippocampus aequoreus*. Embryo 5 mm lang. Querschnitt.
Reichert oc. 3 ob. 6.
-

Verbesserungen zu Seite 167 dieses Bandes:

Zeile 10 von oben lies statt nur „und“.

„ 16 „ unten wolle man zwischen die Worte und auch
die Worte „er sie“ einschieben.

„ 11 „ „ lies statt Urniere „Coelomepithel“.