Untersuchungen über Blut und Bindegewebe.

V. Über die embryonale Entwicklung der Thymus bei Selachiern.

Von

Dr. Alexander Maximow,

Professor der Histologie und Embryologie an der Kaiserlichen Medizinischen
Militär-Akademie zu St. Petersburg.

Hierzu Tafel IV—VIII.

I. Einleitung und Literatur.

Es steht zu erwarten, dass die Frage der Histogenese der Thymus, die während so langer Zeit als ein schwieriges und unaufgeklärtes Problem galt, schon in der nächsten Zukunft als endgültig gelöst wird betrachtet werden können.

Die Hammarsche Lehre von der echten Lymphozytennatur der kleinen Thymusrindenzellen, von der Entstehung der Rinde infolge von Infiltration der ursprünglichen epithelialen Anlage durch aus dem Bindegewebe stammende mesenchymatische Elemente ist in der letzten Zeit durch eine ganze Reihe von unwiderlegbaren Beweisen erhärtet worden. Das, worauf es dabei vor allem ankommt, was Hammar selbst zuerst nur vermutete und als das einzig Wahrscheinliche hinstellte, vorläufig aber nicht demonstrieren konnte — der Prozess der Einwanderung der ersten Lymphozyten in das Thymusepithel in frühen Entwicklungsstadien, ist von mir (16) zuerst bei den Säugetieren in allen seinen Phasen direkt gezeigt, beschrieben und abgebildet worden und dasselbe hat Hammar (11) für die Teleostierthymus getan. In einer erst vor kurzem erschienenen Arbeit (18) ist es ferner mir gelungen, den direkten Beweis der aktiven Einwanderung der ersten Lymphozyten aus dem Mesenchym in die epitheliale Thymusanlage auch für die Amphibien zu erbringen, nachdem in der Literatur schon früher ähnliche, wenn auch nicht erschöpfende Angaben von Miettens (20) existierten. Es mag endlich erwähnt werden, dass gleichlautende Angaben auch über die Thymus der Vögel und Reptilien von Dantschakoff (6, 7) in ihren die embryonale Blutbildung dieser Tiere behandelnden Arbeiten gemacht werden.

Dass alle diese Angaben über eine schon in frühen Entwicklungsstadien eintretende Infiltration der epithelialen Thymusanlage durch mesenchymatische Wanderzellen, durch grosse Lymphozyten, sich nicht bloss auf eine nebensächliche, episodenhafte Erscheinung in der Thymushistogenese beziehen, sondern den Kern des ganzen morphologischen Thymusproblems treffen, ist aus den betreffenden Arbeiten ohne weiteres klar. Denn, nachdem die Einwanderung der Lymphozyten in die epitheliale Thymusanlage bereits entdeckt worden war und man alle ihre Phasen im histologischen Präparat klar fixiert und gefärbt vor sich hatte, gelang es bei der weiteren genauen und systematischen Untersuchung der darauffolgenden Entwicklung schon ohne jede Schwierigkeit festzustellen, dass es auch gerade diese ersten eingedrungenen Lymphozyten sind, die sich im folgenden unter fortwährender Wucherung allmählich verkleinern und in die kleinen Thymusrindenzellen, in typische kleine Lymphozyten verwandeln, während die Epithelzellen durch die zwischen ihnen sich vermehrenden Lymphozyten auseinandergeschoben, zusammengedrückt und zu sternförmigen, nach der Art eines Retikulums verbundenen Elementen umgeformt werden.

Nur bei den Selachiern stand bisher dieser wichtigste, alles andere von selbst nach sich ziehende Beweis, die direkte Demonstrierung der Einwanderungsbilder in der Thymusanlage noch aus — trotz der zahlreichen, gerade an diesen Tieren ausgeführten Arbeiten. Durch die folgende Schilderung meiner an den Selachiern erhobenen Befunde hoffe ich nun auch diese Lücke ausfüllen zu können.

Die Literatur des Gegenstandes findet sich besonders ausführlich in den Arbeiten von Hammar (12, 13) zitiert.

Die Organogenese der Thymus bei den Selachiern, bei den Haien und den Rochen, ist zuerst von Dohrn (8) aufgeklärt worden. Die nachfolgenden Untersucher, de Meuron (19), Beard (3, 4, 5), Vialleton (22), Fritsche (9) und schliesslich Hammar (13) haben sämtlich seine Angaben bestätigt. Es steht jetzt bekanntlich fest, dass die Thymus der Selachier zuerst beiderseits in mehreren Anlagen auftritt, als eine Reihe von entodermalen Epithelverdickungen, sogenannten Thymusplakoden (Beard) am dorsalen Rand der 5 (bei heptanchen Haien 7) ersten wahren Kiementaschen, die sich dann allmählich knospenförmig in das darunterliegende Bindegewebe vorstülpen und sich vom Mutterboden abschnüren. Die Knospen nehmen von vorn nach hinten an Grösse ab, so dass die kaudalste die kleinste ist. Die Thymusanlage an der 5. Tasche schnürt sich überhaupt nicht ab und verschwindet

wieder sehr bald. Jederseits bilden sich folglich am dorsalen Rand der bleibenden Kiementaschen vier Thymusknoten aus, die bei ihrem Wachstum später durch eindringende Bindegewebssepten in Lappen zerteilt werden, näher aneinanderrücken und sich innig verbinden, so dass die ausgebildete Thymus deutlich aus vier Teilen besteht. An der ersten Schlundspalte, der hyomandibularen Spalte, die zum Spiraculum wird, entsteht am Anfang auch eine Epithelverdickung. Beard (5) hält sie für eine richtige, wenn auch abortive Thymusknospe; die anderen Autoren sehen in ihr hingegen keine Thymusanlage, sondern ein Gebilde problematischer Natur.

Die feinere histologische Struktur des fertigen Organs bietet bei den Selachiern im Vergleich mit den anderen Repräsentanten der Wirbeltiere keine Besonderheiten. Wir haben hier dieselbe Scheidung in Rinden- und Marksubstanz. Die erste besteht aus einem feinen, zelligen Retikulum, dessen epitheliale Natur heutzutage wohl von allen Autoren anerkannt wird und aus in den Maschen desselben gelegenen lymphozytoiden „kleinen Thymusrindenzellen“. Das Mark enthält viel weniger Lymphozyten und besteht hauptsächlich aus protoplasmareichen Epithelzellen, die mit dem Rindenretikulum direkt zusammenhängen.

Was die Histogenese der Thymus bei den Selachiern betrifft, so sehen wir gerade hier die Stöhrsche Lehre von der epithelialen Abstammung der kleinen Thymusrindenzellen ihre letzte Zuflucht suchen. Zwar hatte schon Dohrn seinerzeit auf die sicher vorkommende Einwanderung mesodermaler Elemente in die Masse der wuchernden Thymusepithelien bei den Selachiern hingewiesen. Aber Beard (3, 4, 5) hat in mehreren vorläufigen Mitteilungen und einer grossen ausführlichen Arbeit über die Thymusentstehung bei Raja mit grossem Nachdruck ganz andere Anschauungen entwickelt. Nach ihm sind in den Thymusplakoden schon in relativ sehr frühen Stadien, wo noch keine Spur von einer Einstülpung des Epithels vorhanden ist, z. B. bei Rajaembryonen von 17 mm Länge, zwischen den Epithelzellen besondere, anders geartete Zellen, Lymphozyten, oder, wie Beard sie nennt, „Leukozyten“ nachzuweisen. Im übrigen Körper sollen sie dabei noch nirgends zu finden sein. Diese ersten Lymphozyten entstehen demnach in der Thymusplakode. Bei Rajaembryonen von 17—23 mm Länge soll die Art der Entstehung derselben deutlich hervortreten. Sie gehen direkt aus den autochthonen Epithelzellen hervor und Beard vergleicht diesen Prozess mit der Entwicklung der Ganglienzellen aus dem Epithel des Gehirns. Das Protoplasma der Epithelzellen wird dabei stärker lichtbrechend und dunkler, der Kern rundet sich ab und nimmt eine exzentrische Stellung ein, darauf folgt Abrundung der ganzen Zelle und ihre Isolierung von den übrigen. Die auf diese Weise entstandenen „Leukozyten“ liegen frei zwischen den Epithelzellen der Plakode, können sich teilen, häufen sich hier immer zahlreicher an und beginnen bald aus der Thymusplakode in das darunterliegende Bindegewebe auszuwandern. Beard (5) gibt eine Menge Zeichnungen, die, allerdings auf rein schematische Art, diese Veränderungen illustrieren. Man erblickt die allmähliche Verdickung der Plakode und die immer wachsende Anzahl der kleinen freien runden Zellen, der „Leukozyten“, zwischen den Epithelzellen und im darunter-

liegenden Bindegewebe. Sie sollen nach Beard von hier zur Vena cardinalis weiter wandern und in die letztere eindringen.

Die Thymus ist also nach Beard die ursprüngliche einzige Quelle aller Leukozyten des Körpers. Erst nach dem Erscheinen dieser Zellen in den Thymusplakoden, nach ihrer Auswanderung von hier ins Bindegewebe und weiter in die Vena jugularis findet man sie in wachsender Menge auch sonst im Bindegewebe des Körpers, im Blute usw.

Mit der Stöhrschen Lehre von den kleinen Thymusrindenzellen ist die geschilderte Anschauung von Beard natürlich nicht zu identifizieren. Sie harmoniert mit ihr nur in dem einen Punkt — in der Ableitung der fraglichen Zellen von dem ursprünglichen Thymusepithel. Während aber Stöhr bekanntlich die kleinen Thymuszellen auch weiterhin Epithelzellen bleiben lässt, sie den Lymphozyten nur äusserlich für ähnlich hält und ihren Übergang in das Blut und das Bindegewebe leugnet, legt Beard besonderen Nachdruck gerade auf die Entstehung richtiger Leukozyten aus dem entodermalen Epithel und also auf die Rolle der Thymus als blutzellenbildendes, adenoides Organ.

Demgegenüber wird in der erst unlängst erschienenen Arbeit von Fritsche (9), welcher vornehmlich die Entwicklung der Thymus bei *Spinax niger* untersuchte, die Stöhrsche Lehre in ihrer reinsten Form vertreten. Ganz wie Beard will auch Fritsche die Entstehung kleiner, runder isolierter Zellen aus dem Epithel der Thymusanlagen beobachtet haben. Sie sollen aus den Epithelzellen im Anschluss an die mitotischen Teilungen hervorgehen, indem die sich zur Teilung abrundenden Elemente nicht wieder zu Epithelzellen auswachsen, sondern ihren Rundzellencharakter beibehalten und sich aus dem festen Verbands mit den übrigen Zellen lösen; im folgenden liefern sie durch weiter sich wiederholende Teilung die grossen Mengen der kleinen Thymuszellen. Im Gegensatz zu Beard sollen aber diese letzteren keineswegs richtige Lymphozyten sein. Eine Einwanderung von Zellen aus dem Bindegewebe in das Thymusepithel ist ausgeschlossen, ebenso soll auch kein Auswandern im Sinne von Beard existieren. Die kleinen Thymuszellen sind eben bloss Epithelzellen mit Rundzellencharakter.

Ganz vor kurzem ist endlich eine Arbeit von Hammar (13) selbst erschienen, die sich mit der Elasmobranchienthymus befasst. Hauptsächlich wird darin die Altersinvolution des Organs untersucht, ihr Verlauf und ihre Beziehungen zur Geschlechtsreife. In einem besonderen Abschnitte wird aber auch die Entwicklung der Thymus behandelt, an Embryonen von *Acanthias* und *Spinax*. Die Organogenese betreffend hat Hammar, wie schon bemerkt, die früher bekannt gewesenen Verhältnisse bestätigt und unter anderem auf die schon sehr früh erfolgende Durchbrechung der benachbarten Muskeln (*M. constrictor superficialis arcuum visceralium*) durch die Thymusknospen hingewiesen. Hinsichtlich der histologischen Differenzierung ist er hingegen zu ganz anderen Resultaten gekommen, als seine Vorgänger. Die genannte Differenzierung soll bei *Acanthias* bei etwa 40 mm Körperlänge beginnen, also in einem Stadium, wo die Knospen schon gut ausgeprägt sind, bei *Spinax* verhältnismässig früher, bei einer Körperlänge von 20 mm.

Hammar betont dann mit besonderem Nachdruck, dass sich im Blute des Tieres Lymphozyten stets früher finden, als die Differenzierung innerhalb der Thymus beginnt. Die Beardsche Hypothese von der Thymus als der Urquelle sämtlicher Leukozyten ermangelt demnach auch für die Selachier allgemeiner Gültigkeit. Im perithymischen Bindegewebe, besonders zwischen der Vena jugularis und der Thymus, findet Hammar in nicht unbeträchtlicher Menge Lymphozyten, noch ehe solche Zellen in grösserer Zahl im Inneren des Organes zu sehen sind und ehe Mitosen mehr als ziemlich spärlich dort vorkommen. Aus diesem Grunde zieht er den Schluss, dass es sich auch bei den Haien um eine Immigration von Lymphozyten in die epitheliale Anlage handeln müsse. Er vergleicht die von Fritzsche aufgestellten Gründe für die autochthone Entstehung der kleinen Thymusrindenzellen mit seinen Befunden und findet die ersteren nicht stichhaltig. „Die Differenzierung“, sagt Hammar am Schluss seiner Arbeit, „scheint durch Immigration solcher Zellen (d. h. der Lymphozyten) in die als Retikulum bestehen bleibende epitheliale Anlage zustande zu kommen.“ Hammar sagt hier „scheint“ aus dem Grunde, weil er an seinem Material die Einwanderungsbilder selbst nicht hat beobachten können. Er schliesst auf das Vorhandensein und auf die Notwendigkeit dieser Immigration auf Grund aller anderen Befunde.

Dies Fehlen der Immigrationsbilder von Lymphozyten in der Selachierthymus in entsprechenden frühen Stadien ist gewiss eine empfindliche Lücke in der Beweisführung Hammars. Dass er aber trotzdem in seinen Schlussfolgerungen vollkommen Recht hat, werden meine weiter unten geschilderten Befunde zeigen; es ist mir gelungen, auch bei den Selachiern das erste Auftreten der echten Lymphozyten in der ursprünglichen rein epithelialen Thymusanlage in jeder Hinsicht klarzustellen.

Es erscheint notwendig, an dieser Stelle noch der eigentümlichen Verhältnisse Erwähnung zu tun, die bekanntlich zwischen den Ganglien der Gehirnnerven einer- und den Thymusanlagen und gewissen ektodermalen Sinnesorganen der Kopfreion anderer-seits existieren und gerade bei den Selachiern besonders deutlich hervortreten. Das ektodermale Epithel bildet bekanntlich in der Kopfreion an vielen bestimmten Stellen lokale Verdickungen, sogenannte Plakoden (Kupffer). Beim Auswachsen der Kopfnerven aus dem Gehirn treten nun dieselben in innige Verbindung mit dem Ektoderm, gerade im Bereich der genannten Sinnesplakoden und nach der Ansicht der meisten Forscher resultiert aus dieser Verbindung die Bildung eines Teils der betreffenden Gehirnganglien, die sich also schliesslich zum Teil aus peripheren, ektodermalen Elementen, zum Teil aus der Ganglienleiste entstammenden Zellen zusammensetzen. Im Zusammenhang mit der Entwicklung der Thymus sind für uns hier besonders die Ver-

hältnisse interessant, die sich auf den *N. glossopharyngeus* und *N. vagus* beziehen.

Nach den Untersuchungen von Beard (2), Froriep (10), Hoffmann (14) und anderen verbindet sich der aus der Ganglienstele hervorstechende Glossopharyngeus und der aus mehreren miteinander zusammenhängenden Teilen bestehende Vagus ungefähr auf der Höhe der Chorda oder etwas ventraler (auf dem Querschnitt des Körpers) mit der Epidermis, gerade an den dorsalen Rändern der Schlundspalten. Beim Glossopharyngeus geschieht dies an der 2. Schlundspalte (der 1. wahren Kiemenspalte), beim Vagus an der 3., 4., 5. und 6. Schlundspalte. Der Epithelbezirk an der dorsalen hinteren Schlundspaltenwand, mit dem sich der betreffende Nerv verbindet, erscheint verdickt, stellt also eine Sinnesplakode vor. Der mit dem Epithel der Plakode verlötete Teil des Nerven wächst an und bildet das entsprechende Ganglion. Die drei hinteren Epithelplakoden über der 4., 5. und 6. Tasche sind voneinander nicht getrennt, sondern bilden einen ununterbrochenen verdickten Epithelstreifen, der sich an der Seite des Rumpfes kaudalwärts fortsetzt.

In der Folge gliedern sich nun diese Epithelverdickungen in ein dorsales und ein ventrales Stück. Die dorsalen Teile rücken von den Schlundspalten dorsalwärts ab und bilden nunmehr als selbständige Plakoden einen Teil des sogenannten Schleimkanalsystems oder die Seitenorgane des Hinterkopfes. Die ventralen Plakoden bleiben am dorsalen Rand der betreffenden Schlundspalten liegen und stellen die sogenannten Kiemenspaltenorgane (Froriep) vor, rudimentäre Sinnesorgane, welche später bald wieder verschwinden.

In den beiden beschriebenen Arten von Plakoden, die durch Zweiteilung einer einzigen ursprünglichen Epithelverdickung entstanden sind, bleibt die enge Verbindung von Epithel und Ganglion bestehen; beim Auseinanderweichen der Plakoden wird aber auch das Ganglion selbst in zwei Schenkel geteilt; der dorsale Schenkel, der zu den Seitenorganen geht, verwandelt sich in den Ramus dorsalis des *N. glossopharyngeus* resp. des *N. vagus*.

Die ventralen Epithelverdickungen, die Kiemenspaltenorgane mit den mit ihnen verlöteten ventralen Teilen der Ganglien bleiben am dorsalen Rand der Schlundspalten liegen. Aus diesen ventralen Ganglienteilen entstehen die sogenannten Rami anteriores, der

eine gehört dem N. glossopharyngeus, die vier hinteren dem N. vagus an.

Die beschriebenen ektodermalen Sinnesplakoden treten nun in sehr enge topographische Beziehungen zu den Thymusanlagen. Bei der Trennung der Sinnesplakoden in die dorsalen und ventralen Teile bleiben die ventralen, die Kiemenspaltenorgane, in nächster Nähe der Thymus liegen. Dieser Umstand hat Froriep (10) die Veranlassung gegeben, die Thymusanlagen mit den ektodermalen Kiemenspaltenorganen sogar zu identifizieren; die Thymusbildung sollte nach ihm direkt von den Kiemenspaltenorganen ihren Ausgang nehmen. Das Epithel der Sinnesplakoden wuchert stark gerade an der Verbindungsstelle mit dem Ganglion, verdickt sich wulstig und dieser Epithelwulst sollte sich weiter in das Bindegewebe als voluminöse, birnförmige Zellmasse vertiefen und nachträglich abschnüren. Die Thymuselemente sollten demnach wenigstens teilweise ektoblastischer Herkunft sein.

Diese Behauptung Frorieps ist indessen von Antipa (1), Hoffmann (14) und Beard (5) widerlegt worden. Diese Forscher haben gezeigt, dass die Thymusplakode und das Kiemenspaltenorgan nicht identisch sind, sondern zwei distinkte Bildungen vorstellen, die sich einander nur mehr oder weniger nähern können. Die mit den Ganglien verlöteten Sinnesplakoden der Kiemenspaltenorgane befinden sich etwas hinter und unterhalb der oberen Kommissur der Schlundspalten, mehr an der dorsalen Wand derselben, während die Thymusanlagen mehr an der vorderen ventralen Seite der oberen Kommissur liegen und später bei ihrer Vergrößerung zuerst nach oben und vorn wachsen, um dann bald nach aussen umzubiegen. Hoffmann hebt noch speziell hervor, dass im Gegensatz zu den Sinnesplakoden die Ganglien sich an der Entwicklung der Thymus nicht beteiligen und dass die Thymus der Selachier folglich keinerlei ektodermale Elemente enthalten kann.

II. Material und Methoden.

Mein Selachiermaterial stammt aus der zoologischen Station der Universität Paris in Roscoff (Finistère), wo ich es im Laufe des Frühjahrs und Sommers in den Jahren 1909 und 1910 gesammelt habe. Der Direktion der Station, die mich auf das lebenswürdigste aufnahm und mir in jeder Hinsicht behilflich

war, und vor allem dem Herrn Professor Yves Delage, sage ich an dieser Stelle meinen ergebensten Dank.

Das Material besteht aus einer ungefähr 300 Exemplare umfassenden Serie von Embryonen von *Scyllium canicula*, *Raja punctata* und *Acanthias vulgaris* von verschiedenem Alter. Für die vorliegende Arbeit wurden nur die ersten zwei Arten gebraucht. Die genaue Bestimmung der Rajaart nach den Eiern war für mich nicht möglich und ich verlasse mich in dieser Beziehung auf die Mitteilungen des Stationspersonals. Ich besitze alle Entwicklungsstadien von den frühesten an bis zur Körperlänge von 64 mm bei Raja und 80 mm bei *Scyllium*.

Die Eier wurden in Aquarien mit fließendem Seewasser gehalten und entwickelten sich vollständig normal. Über die histologische Methodik brauche ich nicht viel zu sagen, da sie genau dieselbe war, wie in meiner erst vor kurzem erschienenen Amphibienarbeit (18). Die kleinen Embryonen wurden in toto fixiert, bei den grösseren wurde an der ventralen Seite die vordere Rumpfwand bis zum Unterkiefer geöffnet, eventuell auch dieser letztere selbst halbiert.

Nach Zelloidineinbettung wurden die Embryonen meistens querschnitten, in lückenlosen Serien. Manchmal wurden auch frontale Schnittserien gemacht.

Die Eosin-Azurfärbung liefert bei Selachierembryonen bei weitem nicht so farbenprächtige Bilder, wie z. B. beim Axolotl. Immerhin bietet in den meisten Fällen die Unterscheidung der Wanderzellen von den Epithelzellen nach dieser Färbung keine Schwierigkeiten.

III. Über die Organogenese der Selachierthymus.

Obwohl ich in dieser Beziehung keine wichtigen neuen Ergebnisse mitteilen kann, möchte ich doch an dieser Stelle an der Hand der beigelegten Figuren (Taf. IV—VI) einiges über die Form und die Topographie der Thymusanlagen und speziell über ihre Beziehungen zu den sogenannten Kiemenspaltenorganen und den Gehirnganglien sagen.

1. Raja.

Ich beginne mit der Beschreibung eines Embryo von 20 mm Länge. Die kranialen Thymusanlagen sind zwar schon viel früher vorhanden, jetzt treten sie aber deutlicher hervor und alle Schlundspalten ausser der 6. sind bereits offen.

Am dorsalen Rande der 1. Schlundspalte, die sich später in das Spritzloch verwandelt, gewahrt man eine deutliche Epithelverdickung, eine Plakode (Fig. 1); sie besteht aus zwei distinkten Teilen, die zueinander auf dem Querschnitt in einem stumpfen Winkel orientiert erscheinen. Der laterale Teil (B) besteht aus

ektodermalem Epithel und erstreckt sich zum Teil auf die äussere vordere Oberfläche des Hyoidbogens. Dies ist die Sinnesplakode der 1. Schlundspalte; mit ihr erscheint das Ganglion des Facialis (Gf) eng verbunden. Der mediale Teil (Thsp) geht medialwärts, sich allmählich verdünnend, in das Epithel der dorsalen Pharynxwand über. Er besteht aus entodermalen Zellen und stellt zweifellos eine Thymusanlage vor, die der 1. Schlundspalte angehört, die sogenannte Spiraculumthymus. Dass es sich hier in der Tat um eine Thymusplakode handelt, wird durch die typischen, weiter unten beschriebenen Immigrationsbilder von Lymphozyten bewiesen; sie ist allerdings kleiner und etwas dünner, als die übrigen, bleibenden Thymusplakoden.

Am dorsalen Rande der 2. Schlundspalte (der 1. wahren Kiemenspalte) gewahrt man die Anlage der ersten Thymus (Fig. 2 und 3, Th¹). Sie stellt eine zirkumskripte Epithelplakode vor, die im Querschnitt eine mehr oder weniger spindlige Form besitzt (Fig. 2, Th¹) und dicker und deutlicher ist, als die Plakode der 1. Schlundspalte. Sie erscheint jetzt, nach der Öffnung der Schlundspalte, wie es schon Beard (5) beschrieben hat, von ihrer ursprünglichen Lage am lateralen Rand der dorsalen Pharynxwand mehr nach aussen, dorsalwärts abgerückt.

Man bemerkt nun sofort, dass auch diese Thymusplakode in engster Berührung steht mit einer anderen, ektodermalen Sinnesplakode. Vor der Eröffnung der Spalte liegt diese letztere, wie es Beard und andere gezeigt haben, dorsal vom dorsalen Rand der Spalte. Nach der Eröffnung verschiebt sie sich ventral und kommt dabei kaudal von der ebenfalls an die Oberfläche tretenden Thymusplakode zu liegen. Im gegebenen Stadium liegt sie also unmittelbar hinter der Thymusplakode, so dass die beiden an Querschnitten nur schwer voneinander abzugrenzen sind. Da aber die Sinnesplakode immerhin etwas weiter lateralwärts reicht als die Thymusplakode, so bemerkt man auf dem Querschnitt durch den hintersten Teil der Thymusplakode an ihrer lateralen Seite doch schon ein kleines Stück der Sinnesplakode (Fig. 3, B). Auf weiter kaudal geführten Schnitten (Fig. 4, B) ist die Thymusplakode aus und die Sinnesplakode voll getroffen; hier sieht man auch schon die vordere, kraniale Oberfläche des 3. Schlundbogens (des 1. wahren Kiemebogens) tangential angeschnitten (Fig. 4, Sb³).

Ich kann nicht finden, dass die Thymusplakode und die Sinnesplakode der 2. Schlundspalte voneinander durch einen grösseren Zwischenraum getrennt wären, wie es Antipa (1) und Hoffmann (14) angeben. Ich sehe, wie es aus der vorhergehenden Schilderung erhellt, an Querschnitten und auch an Frontalschnitten beide Plakoden sich unmittelbar berühren.

Mit der Sinnesplakode (Fig. 4, B) steht das Ganglion des Glossopharyngeus in engstem Kontakt (Ggl). An einer Stelle sieht man unter starker Vergrösserung auch direkten geweblichen Zusammenhang zwischen den beiden Gebilden.

An dem dorsalen Rand der 3. Schlundspalte wiederholen sich dieselben Verhältnisse, wie sie eben für die 2. beschrieben wurden, so dass ich von dieser Spalte keine Abbildung zu geben brauche. Die 2. Thymusplakode ist ebenso gross wie die 1. und ihr liegt kaudal in derselben Weise eine ektodermale Sinnesplakode an, die mit dem kranialsten Teil des Vagusganglions in innigem Kontakte steht.

An dem dorsalen Rande der 4. Schlundspalte erblickt man die 3. Thymusplakode (Fig. 5, Th³). Sie stellt im Querschnitt auch eine spindlige Verdickung des entodermalen Epithels vor und ist ungefähr ebenso gross, wie die 1. und 2. Beim Verfolgen der Schnitte in kaudaler Richtung (Fig. 6 und 7) kommt man wieder in das Gebiet der Sinnesplakode, die im Vergleich mit der Thymus (Fig. 7, B) dorsalwärts gelegen erscheint. Ihr liegt das 2. Ganglion des N. vagus an (Gv).

Beim weiteren Verfolgen der Serie in kaudaler Richtung dauert die eben genannte Sinnesplakode ununterbrochen fort und erstreckt sich dorsal von den dorsalen Rändern der 5. (Fig. 8, B) und 6. (Fig. 9, B) Schlundspalten bis über den 7. Schlundbogen hinaus. Sie stellt also einen länglichen verdickten Ektodermstreifen vor, der in seiner ganzen Länge mit der kaudalen Ganglienmasse des Vagus eng verbunden erscheint. Diese Verhältnisse sind, wie gesagt, bereits von Beard (2) in seiner Arbeit über die branchialen Sinnesorgane der Ichthyopsiden beschrieben worden.

Am dorsalen Rande der 5. Schlundspalte erblickt man im Querschnitt die Anlage der 4. Thymus (Fig. 8, Th⁴) — auch eine begrenzte Epithelverdickung. Die eben beschriebene, längliche, mit dem Vagusganglion verbundene Sinnesplakode (B) ist von

ihr durch eine deutliche verdünnte Epithelstrecke abgetrennt und liegt weiter dorsal.

Die 6. Schlundspalte ist, wie gesagt, noch durch eine dünne Epithelmembran geschlossen (Fig. 9, x). Die 5. Thymusplakode (Fig. 9, Th⁵) liegt demnach noch im Inneren des Pharynx und stellt eine kleine Verdickung seiner dorsalen Epithelbekleidung vor. Die Sinnesplakode (Fig. 9, B) sieht man auch hier an derselben Stelle wie vorher in Verbindung mit dem Vagusganglion (Gv).

Jetzt gehe ich, ohne die Zwischenstadien zu schildern, zur Beschreibung eines Embryo von 25 mm Länge über.

Am dorsalen Rand der 1. Schlundspalte sind die Verhältnisse fast unverändert geblieben, bloss ist die Fläche des verdickten Epithels im Bereich der mit dem Facialisganglion verbundenen Sinnesplakode etwas grösser.

Die 1. Thymusplakode am dorsalen Rand der 2. Schlundspalte (Fig. 10—12, Th¹) hat sich noch weiter verdickt, besonders in der Richtung nach dem darunterliegenden Mesenchym. An den Schnitten, die ihren kaudalen Teil treffen (Fig. 12), sieht man kaudal von ihr, ebenso wie früher, die Sinnesplakode erscheinen (Fig. 12, Ksp). Beim weiteren Verfolgen der Schnitte merken wir aber, dass diese Sinnesplakode viel grösser geworden und besonders in die Breite gewachsen ist (Fig. 13, Spl und Ksp). Sie nimmt jetzt nicht nur den Bezirk unmittelbar kaudal von der Thymusplakode ein, sondern sie hat sich auch schon stark in dorsaler und lateraler Richtung ausgebreitet. Noch weiter kaudal (Fig. 14—16) bemerkt man, wie dieser sich nach lateral und dorsal ausbreitende Teil der Plakode (Spl) von dem kaudal von der Thymus liegenden Teil (Ksp) deutlich durch eine verdünnte Stelle abgegrenzt wird. Die wachsende Sinnesplakode steht also im Begriff, sich in zwei Plakoden zu teilen. Dieser Vorgang ist, wie aus der zitierten Literatur erhellt, schon von anderen Forschern beschrieben worden. Die laterale, dorsale Plakode (Fig. 13—16, Spl) gehört zum System der Seitenorgane des Hinterkopfes und rückt allmählich immer höher dorsalwärts. Die ventrale, hinter der Thymus gelegene (Fig. 12—15, Ksp) ist das sogenannte Kiemenspaltenorgan.

Wie wir früher gesehen haben, war die ursprüngliche einheitliche Sinnesplakode mit dem Ganglion des Glossopharyngeus innig verbunden (Fig. 4, B, Ggl). Bei der Teilung der Plakode

in zwei Teile erweitert sich nun auch das Ganglion, wie es aus den abgebildeten Schnitten klar zu ersehen ist (Fig. 13—16, Ggl) und wie es auch die entsprechenden Figuren von Hoffmann (14, Taf. XIV, Fig. 3—5) zeigen, zuerst kegelförmig, nimmt die Gestalt einer Keule an und zieht sich dann allmählich in zwei Zipfel aus, von denen jeder mit je einer von den beiden Plakoden in Verbindung bleibt (Fig. 14—16, Ggl).

In den noch weiter kaudal folgenden Schnitten wird der 3. Schlundbogen allmählich tangential getroffen (Fig. 17 und 18, Sb³); das Epithel an seiner vorderen Fläche erscheint etwas verdickt, im Inneren sieht man den vom Ganglion des Glosso-pharyngeus abgehenden Nerv verlaufen (Fig. 18, Ggl).

Auch an der 2. Thymusanlage sieht man einen ganz ähnlichen Prozess sich abspielen. Die Thymusplakode selbst erscheint verdickt und wölbt sich wulstförmig in das Bindegewebe vor. Kaudal von ihr erscheint die Sinnesplakode stark vergrößert und ihr lateraler Teil schiebt sich immer höher dorsalwärts an der Seitenfläche des Körpers hinauf, während der mediale Teil hinter der Thymus liegen bleibt. Auch hier sieht man ferner die Zerteilung des kranialen Vagusganglions in zwei mit den beiden neuen Plakoden in Verbindung bleibende Teile.

Die 3. und 4. Thymusanlagen haben sich inzwischen auch etwas vergrößert und verdickt. Die dorsal von ihnen verlaufende, längliche, mit der Vagusmasse verbundene Epithelverdickung zerteilt sich ebenfalls deutlich in zwei Teile; der eine bleibt an Ort und Stelle und rückt jetzt enger an die 3. und 4. Thymusplakode heran, der andere, dorsale, rückt dorsalwärts und bildet die Seitenorgane des Hinterkopfes. Beide Plakoden bleiben dabei in Verbindung mit Teilen des Vagusganglions.

Die 6. Schlundspalte ist jetzt geöffnet, die 5. Thymusanlage ist jedoch kaum grösser geworden. Auch hier sieht man dorsal von ihr im Ektoderm zwei Epithelplakoden, von denen aber die ventrale recht schwach ausgeprägt erscheint.

In den folgenden Entwicklungsstadien wachsen die 1., 2., 3. und 4. Thymusplakoden immer weiter, während die Thymusplakoden am Spritzloch und an der 6. Spalte, also die Thymus 5, stationär bleiben. Unmittelbar hinter jeder Thymusplakode bleibt in enger Nachbarschaft ein mit dem entsprechenden Ganglion verbundenes Kiemenspaltenorgan liegen. Die dorsalen Plakoden,

die Organe der Seitenlinie, rücken hingegen immer mehr und mehr dorsal und die Entfernung zwischen den beiden Plakodenarten wird immer grösser. Dementsprechend werden auch die mit den hinaufrückenden Plakoden verbundenen Teile der Ganglien immer mehr ausgezogen und verwandeln sich in Nerven.

Bei einem Embryo von 36 mm Länge ist am Spritzloch die frühere Sinnesplakode noch sehr deutlich; medial von ihr liegt eine schon sehr kleine, aber auch noch immer deutliche, rudimentäre Thymusplakode.

Die 1. Thymusplakode hat sich in ihrem mittleren Teil sehr stark verdickt und beginnt sich in das Bindegewebe einzustülpen (Fig. 19—27, Th¹); aus der Thymusplakode ist eine Thymusknospe geworden. Der von ihr gebildete Höcker kann auf einer grossen Anzahl von Schnitten kaudalwärts verfolgt werden. Wenn er verschwunden ist, bleibt das Epithel doch stark verdickt — das ist die Sinnesplakode, das Kiemenspaltenorgan (Fig. 26—31, Ksp), welches hier seine frühere Lage im Verhältnis zur Thymus ziemlich unverändert beibehalten hat — es liegt kaudal von ihr, sie unmittelbar berührend, erscheint aber, wie es besonders an Frontalschnitten klar hervortritt, etwas mehr ventralwärts abgerückt. Das Ganglion des Glossopharyngeus (Fig. 19—33, Ggl), welches jetzt im Verhältnis zur Thymusknospe (Th¹) eine mediale Stellung einnimmt (Fig. 22—28), erscheint kaudal von der Thymus mit dieser Sinnesplakode noch immer sehr intim verbunden, stellenweise sogar verschmolzen (Fig. 29, Ksp).

Vom dorsalen Teil des Ganglions glossopharyngei zweigt sich jetzt ein langer Nerv ab (Fig. 19—30, rdgl), der aus dem bei der Teilung der Sinnesplakode dorsalwärts ausgezogenen Teil des Ganglions entstanden ist — der Ramus dorsalis nervi glossopharyngei. Er biegt um die Vena jugularis (Fig. 28—30, rdgl) herum und läuft zu einer umfangreichen Epithelverdickung (Fig. 19—33, Spl) — der jetzt weit dorsalwärts abgerückten Schleimkanalplakode. Diese letztere muss inzwischen mit der Schleimkanalplakode der 3. Schlundspalte verschmolzen sein, denn sie erscheint, wie man auf den Fig. 21—33 sieht, jetzt auch noch mit einem anderen Nerv verbunden, der in weiter kaudal gelegenen Schnitten bis zum Ganglion vagi zu verfolgen ist — das wird der 1. Ramus dorsalis des Vagus sein (rdv).

Die 2. Thymusanlage bietet genau dieselben Verhältnisse wie die 1., speziell auch in bezug auf das mit ihr verbundene Kiemenspaltenorgan und das entsprechende Gehirnganglion — das 1. Vagusganglion.

Die 3. und 4. Thymusanlagen erscheinen ebenfalls knopf- oder knospenförmig verdickt, sind aber etwas kleiner als die 1. und 2. Kaudal sind sie auch verbunden mit den entsprechenden Kiemenspaltenorganen, die ihrerseits mit den kaudalen Teilen des Vagusganglions zusammenhängen.

Die 5. Thymus stellt nach wie vor eine deutliche Epithelverdickung, eine Plakode vor, die kaudal von einer Sinnesplakode, dem entsprechenden Kiemenspaltenorgan mit angelagertem Ganglion gefolgt wird. Wenn sie sich also auch nicht weiter entwickelt, so kann man an ihr vorläufig doch auch keine Rückbildungserscheinungen wahrnehmen.

Weit dorsal von der 3., 4. und 5. Thymusanlage und den erwähnten Kiemenspaltenorganen erblickt man die hintersten Schleimkanalplakoden des Hinterkopfes.

Im folgenden wachsen die vier bleibenden Thymusanlagen immer stärker, stülpen sich immer mehr ein, schwellen in der Art von kugelförmigen Knospen an und beginnen sich schon an ihren Verbindungsstellen mit dem Epithel abzuschneiden. Zugleich verlieren sie allmählich ihre oberflächliche Lage. Dies geschieht dadurch, dass die Kiemenbögen, wie bekannt, immer mehr gebogen werden und die kaudalen Ränder der vorderen dabei die hinteren überdecken. Die Schlundspalten werden ausserdem verengt und in Taschen, die sekundären Kiementaschen, verwandelt, indem dorsal wie auch ventral an den Rändern der Spalten eine Art Schwimmhaut entsteht, wie sich Vialleton (22) ausdrückt. So sehen wir, dass an Querschnitten eines Rajaembryo von 50 mm Länge, die durch die 1. Thymusanlage gehen und von denen vier auf den Fig. 34—37 abgebildet sind, die Thymus (Th¹) aussen bereits von dem kaudalen Rand des 2. Schlundbogens (des Hyoidbogens) überdeckt erscheint (Sb²). Am dorsalen Winkel der 2. Schlundtasche (Fig. 34 und 35, f) erscheint das Epithel noch immer stark verdickt. Die grosse, unregelmässig kugelige Thymus (Th¹) ist jetzt von diesem Epithel schon fast ganz abgeschnürt und hängt mit ihm nur durch einen ganz dünnen Stiel zusammen (Fig. 35). Das verdickte Epithel setzt sich nach hinten weiter

fort (Fig. 36, Ksp) — es ist dies noch immer das Kiemenspaltenorgan, welches allmählich der Rückbildung verfällt. Medial von der Thymus, ventral von der Vena jugularis (Fig. 34—37, V) liegt das grosse Ganglion des Glossopharyngeus (Fig. 34—36, Ggl); es erscheint mit dem Epithel der Sinnesplakode noch immer durch Nervenfasern eng verbunden. Weiter kaudal sieht man von diesem Ganglion den Nerv abgehen (Fig. 37, Ggl), der in der Masse des 3. Schlundbogens weiter verläuft, die Stelle des Ganglion glossopharyngei aber wird vom Ganglion vagi (Fig. 34 bis 37, Gv) eingenommen, welches sich auf den kaudal folgenden Schnitten ununterbrochen weiter verfolgen lässt. Es liegt dabei medial an der Wand der Vena jugularis. Lateral und etwas dorsal von der letzteren folgen in kleinen Abständen hintereinander die kugeligen Knoten der Thymus 2; 3 und 4. Sie erscheinen alle auch noch mittelst eines dünnen Stieles mit dem verdickten Epithel der dorsalen Ecken der Schlundtaschen verbunden und sind infolge einer entsprechenden Biegung ihres Stieles sämtlich kranialwärts gerichtet. Ventral von der Vena jugularis zweigen von der Masse des Vagusganglions kleinzellige Auswüchse ab, die kaudal- und lateralwärts zu den dünnen Stielen verlaufen, an denen die Thymusknospen hängen und sich diesen Stielen und dem verdickten Epithel der Schlundspalte eng anlagern — das sind die Reste der früher unmittelbar kaudal von den Thymusplakoden gelegenen Kiemenspaltenorgane mit ihrem Nervenapparat. Von der 5. Thymus ist bloss eine kleine Strecke leicht verdickten Epithels an der mediodorsalen Ecke der 6. Schlundtasche geblieben.

Im folgenden schnüren sich die Thymusknoten bald vollständig ab und fangen an, rasch zu wachsen. Sie bekommen dabei infolge ungleichmässigen Wachstums, wie es auch bei den Amphibien und Säugetieren geschieht, höckerartige Auswüchse an der Oberfläche, zwischen welchenschmale Bindegewebssepten mit Gefässen in die Masse des Organs immer tiefer und tiefer einschneiden und eine immer deutlicher hervortretende Lappung erzeugen.

Bei einem Rajaembryo von 64 mm, meinem ältesten Stadium, sieht man beiderseits schon vier grosse, stark gelappte, ganz isolierte, hintereinander gelegene Thymusknoten, deren Lage an der dorsalen Seite der sekundären Kiementaschen genau den diesbezüglichen Angaben der früheren Autoren entspricht.

2. Scyllium.

Die Organogenese der Thymus bei Scyllium unterscheidet sich in einigen Beziehungen von derjenigen bei Raja, besonders in den späteren Stadien.

Bei einem Embryo von 17 mm Länge sieht man ähnliche Thymusanlagen an den entsprechenden Stellen, auch in Form von verdickten Epithelplakoden, wie bei Raja. Sie sind aber im allgemeinen schwächer entwickelt und weniger scharf abgegrenzt. Am dorsalen Rand der 1. Schlundspalte gewahrt man eine schwache Epithelverdickung, die mit dem Facialisganglion in enger Beziehung steht. Die 1. und 2. Thymusplakode am dorsalen Rande der 2. und 3. Schlundspalten erscheinen schon deutlich lateralwärts gerichtet und erstrecken sich zum Teil auf die vordere Oberfläche des 3. resp. 4. Schlundbogens. Die Bilder sind hier ganz ähnlich wie bei Raja in Fig. 2 und 3. Die 3. Thymusplakode ist schwächer entwickelt und liegt an der entsprechenden Stelle der 4. Schlundspalte. An der 5. und 6. Schlundspalte gelingt es am dorsalen Rand überhaupt keine deutliche Thymusplakode zu unterscheiden.

Die Plakoden der Kiemenspaltenorgane an der 1. und 2. wahren Kiemenspalte trennen sich von den Sinnesplakoden des Schleimkanalsystems früher als bei Raja, so dass wir sie im vorliegenden Stadium schon als besondere Bildungen erblicken; sie grenzen auch hier unmittelbar an die 1. und 2. Thymusplakode, befinden sich kaudal und etwas lateral von der letzteren an der vorderen äusseren Oberfläche des 3. resp. des 4. Schlundbogens und das Ganglion des Glossopharyngeus resp. der kraniale Teil des Vagusganglions liegt ihnen eng an. Diese Ganglien erscheinen wie bei dem Rajaembryo auf den Fig. 14—16 in zwei zipfelförmige Teile geteilt, wobei der dorsale sich an die entsprechende Sinnesplakode des Schleimkanalsystems anlagert.

Die kaudal und lateral von der Thymus 3 gelegene Plakode des Kiemenspaltenorgans erscheint mit dem zweiten Teil des Vagusganglions verbunden, ist aber schwach entwickelt; noch schwächer treten die weiter kaudal gelegenen Sinnesplakoden über den dorsalen Rändern der 5. und 6. Schlundspalten hervor. Die kaudal und dorsal von der 3. Thymus liegende Sinnesplakode des Schleimkanalsystems setzt sich, ebenso wie bei Raja, kaudalwärts ununterbrochen fort und erscheint mit einem Teil des Vagusganglions verbunden.

Bei *Scyllium* entwickeln sich, wie ich finde, nur drei deutliche Thymusplakoden; die 4. bleibt von Anfang an ganz rudimentär.

Während bei *Raja* die Thymusplakoden ihre oberflächliche Lage lange Zeit behalten und erst nach eingetretener starker Verdickung und während des Beginns der Abschnürung vom Schlundtaschenepithel von den kaudalen Rändern der kranial gelegenen Schlundbögen überdeckt werden, geschieht dies bei *Scyllium* viel früher. Die Thymusanlagen gelangen in das Innere der sekundären Kiementaschen schon zu einer Zeit, wo sie noch gewöhnliche Epithelplakoden vorstellen, ohne eine Spur von beginnender Einstülpung. Man konstatiert dies z. B. schon bei Embryonen von 22 mm Länge; bei Embryonen von 25 mm (Fig. 38) erscheint der Rand des kranial gelegenen Schlundbogens, der die betreffende Thymusplakode (Th¹) überdeckt, noch mehr kaudalwärts gewachsen (Sb²).

Die 1. Thymusplakode (Fig. 38, Th¹) erscheint dicker als früher, medial liegt ihr das Ganglion des Glossopharyngeus, durch eine dünne Schicht Bindegewebe^v getrennt, an (Ggl); dorsal vom Ganglion erblickt man den Querschnitt der Vena jugularis (V). Lateral- und dorsalwärts geht das verdickte Epithel in das dünne gewöhnliche Epithel der sekundären Kiementasche über. An weiter kaudal gelegenen Querschnitten erblickt man das verdickte Epithel des Kiemenspaltenorgans, das Ganglion erscheint hier in einen Nervenstamm verlängert, der sich mit der Sinnesplakode eng verbindet.

Ganz ähnliche Bilder sieht man weiter auch an der 2. und 3. Thymusanlage, wo die Stelle des Glossopharyngeus vom Vagus eingenommen wird. Die 4. Thymus ist sehr schwach entwickelt.

Die Kiemenspaltenorgane zeigen bei *Scyllium* schon in diesem Stadium eine deutliche Rückbildung und verschwinden also früher als bei *Raja*.

Im folgenden werden die dorsalen Winkel der sekundären Kiementaschen immer weiter dorsalwärts ausgezogen und enger, infolge der allmählichen Anlagerung der lateralen Wand an die mediale. Die mediale Wand des blinden Taschenendes erscheint an Querschnitten von der Thymusplakode eingenommen; das verdickte Epithel geht auch etwas über den Winkel auf die laterale Wand hinüber. Der Thymusplakode liegt von innen das Ganglion glossopharyngei, mehr dorsal die Vena jugularis an;

das bezieht sich übrigens nur auf die 1. Thymus. Bei der 2., 3. und 4. Thymus sind die Verhältnisse insofern anders, als hier das Vagusganglion von der Thymus durch die dazwischen liegende Vene getrennt erscheint; der Thymusplakode selbst liegt also medial nur die Vene an, während sich das Ganglion seinerseits der medialen Venenwand anlagert.

Die weiteren Veränderungen der Thymusanlagen und zwar speziell der 1. Thymus erblicken wir auf den Fig. 39—42, bei einem Scylliumembryo von 30 mm Länge.

Der dorsale Zipfel der Tasche mit dem verdickten Thymusepithel (Fig. 41) an der medialen Wand ist stark gewachsen und hat sich besonders kranialwärts als blinde Ausstülpung verlängert (Fig. 40, u). Das Thymusepithel hat sich so verdickt, dass es am kranialen Ende der Tasche einen im Querschnitt eiförmigen, massiven Körper bildet (Fig. 39, Tha), der lateral von der Vena jugularis (V) und dem Ganglion (Ggl) liegt. Auf weiter kaudal gelegenen Schnitten erblickt man den Zusammenhang dieser Epithelmasse, der eigentlichen Thymusknospe, mit der epithelialen Tasche (Fig. 40—42, Tha). Die Knospe hat sich jetzt von diesem Epithel ziemlich scharf abgegrenzt, obwohl keine Abschnürung erfolgt ist und obwohl die Thymusknospe auch jetzt noch an der Begrenzung des Lumens der Tasche von der medialen Seite teilnimmt (Fig. 40, Tha). Die mit dem Mesenchym in Berührung stehende Oberfläche des Thymusknotens ist schon etwas uneben geworden, besonders an der lateralen Oberfläche, wo man kleine Höcker bemerkt (Fig. 40, Tha). An noch weiter kaudal geführten Schnitten sieht man die sackförmige Epitheltasche sich in den Schlund öffnen und man bemerkt, dass die Thymusmasse als dicke, jetzt an den Rändern scharf begrenzte Epithelplatte noch immer einen Teil der medialen Wand der Tasche ausmacht.

Ein Umstand fällt aber jetzt sofort in die Augen — der ventrale Rand der Thymusepithelplatte erscheint dort, wo die letztere an das dünne gewöhnliche Epithel grenzt, fast ebenso stark verdickt, wie der dorsale, springt auch höckerartig in das Bindegewebe vor und stellt also auch eine wulstartige Verdickung der Epithelplatte vor (Fig. 41 und 42, Thc). Der mittlere Teil der letzteren (Fig. 41, Thb) ist relativ sehr dünn. Medial vom Ganglion glossopharyngei (Ggl) und der Vena jugularis (V) erblickt man auf Fig. 41 den Anfang des Vagusganglions (Gv)

Auf Zeichnung Fig. 42, die einem noch weiter kaudal gelegenen Schnitt entnommen ist, sieht man, dass die beiden verdickten Randwülste durch eine schon ganz dünne Epithelschicht (Fig. 42, h) verbunden sind, die aber bei stärkerer Vergrösserung keine Thymusstruktur mehr aufweist, keine Lymphozyteninfiltration zeigt und sowohl vom dorsalen, als auch vom ventralen Wulst deutlich abgegrenzt erscheint.

Während nun der dorsale verdickte Teil der Thymusanlage sich noch lange weiter kaudal als rundlicher, von dem gewöhnlichen Epithel der Tasche stellenweise doch noch nicht ganz scharf abgegrenzter Körper (Fig. 42, Tha) verfolgen lässt, ist auf der Fig. 42 das kaudale Ende der ventralen Verdickung (The) bereits getroffen; sie hört weiter kaudalwärts auf. Das Ganglion glossopharyngei (Ggl) ist auch im Verschwinden begriffen, medial liegt der Vena jugularis das Vagusganglion (Gv) an.

Die beschriebene eigentümliche Form und Gliederung der 1. Thymusanlage bei *Scyllium* ist eine ganz konstante Erscheinung und, soviel ich weiss, noch von niemandem beobachtet worden.

Auch bei der 2. Thymus gewahrt man eine ähnliche Verdickung des ventralen Randes der Anlage, sie ist jedoch viel weniger scharf ausgeprägt.

Die 3. Thymus stellt einen ovalen Epithelkörper vor, der die mediale Wand des kranial gerichteten dorsalen Taschenzipfels der Kiemenspalte einnimmt. An ihr bemerkt man keine Spur der beschriebenen Gliederung in zwei Teile.

Die 4. Thymus erscheint jetzt als eine kaum bemerkbare, nur sehr schwach mit Lymphozyten infiltrierte lokale Verdickung der medialen Wand des Zipfels der betreffenden Kiementasche.

Im Folgenden sondern sich nun die eben beschriebenen Thymusanlagen, die grosse, kompliziert gebaute erste, die kleinere zweite und die ganz kleine dritte von den Epitheltaschen ab. Die 4. Thymus bildet sich zurück und verschwindet.

Bei einem Embryo von 35 mm Länge finde ich auf beiden Seiten je drei Thymuskörper. Der erste erscheint als ein grosses, im Querschnitte längliches Gebilde mit höckeriger Oberfläche, welches auch jetzt noch deutlich die Zusammensetzung aus zwei Teilen verrät — einem kleinen ventralen und einem grösseren dorsalen, die in der Mitte durch einen dünneren Isthmus verbunden sind. Das kaudale Ende des dorsalen Teils hängt noch

an einer sehr kleinen Strecke mit der entsprechenden Epitheltasche zusammen.

Die 2. Thymus hat die Form eines kleineren, annähernd ovalen Körpers, ebenfalls mit beginnender Lappung und hängt auch noch mit der dorsalen Epitheltasche in einem Punkt zusammen.

Die 3. Thymus stellt einen kleinen, isolierten, kugeligen Körper vor, der sich lateral vom kranio-dorsalen Zipfel der entsprechenden Epitheltasche befindet.

Diese drei Thymuskörper treten später nach erfolgter Ablösung von den Epitheltaschen wahrscheinlich enger zusammen.

IV. Die Histogenese der Thymus bei Raja.

1. Das Erscheinen der ersten Lymphozyten in der Thymusanlage. Embryonen von 20—30 mm Länge.

Die oben beschriebenen Thymusplakoden bestehen zuerst nur aus einer einzigen Art von Zellen, aus gewöhnlichen zylindrischen Epithelzellen. Dieser rein epitheliale Zustand dauert verschieden lange Zeit und man kann nicht genau angeben, wann in der betreffenden Thymusplakode bestimmt die ersten Wanderzellen auftreten; man begegnet von Fall zu Fall sehr bedeutenden individuellen Verschiedenheiten in dieser Beziehung. Während, wie es schon Beard (5) ganz richtig angegeben hat, schon bei Embryonen von 17 mm in der einen oder der anderen Thymusplakode einzelne Lymphozyten gelegentlich angetroffen werden, können selbst bei Embryonen von 24 mm noch alle Plakoden von Lymphozyten nahezu frei sein. Im allgemeinen sieht man die ersten Lymphozyten in die zuvor rein epithelialen Thymusanlagen bei Embryonen von etwa 19—20 mm einwandern. Dabei erscheinen die histogenetischen Prozesse immer in den kranialeren Plakoden weiter vorgeschritten, als in den kaudaler gelegenen. Während sich z. B. in der 1. und 2. Thymus schon zahlreiche Lymphozyten befinden, können die 3. Thymus und besonders die 4. und 5. mitunter noch ganz frei von solchen Zellen sein.

Der Prozess der Entstehung der ersten Lymphozyten und ihr Auftreten in den epithelialen Thymusanlagen erfolgt in allen Plakoden auf durchaus gleiche Weise.

Das Epithel der Thymusplakoden besteht aus unregelmässig zylindrischen Zellen (Fig. 43—48, Ep), die im Zentrum der Plakode am höchsten sind, zu ihrem Rande an Höhe abnehmen und hier

entweder allmählich in das platte Epithel des Schlundes übergehen oder in Form einer scharfen Grenzlinie plötzlich abfallen. In den früheren Entwicklungsstadien, wo die Verdickung des Epithels eben erst begonnen hat, erscheint das letztere einschichtig; da jedoch die Kerne in verschiedener Höhe liegen, kann es als mehrreihig bezeichnet werden. Später entstehen mehrere, 2—3 Zellschichten es ist klar, dass bei Schrägschnitten die Dicke des Epithels noch viel bedeutender scheinen kann, als sie es in Wirklichkeit ist.

Auch das Epithel der Sinnesplakoden der Kiemenspaltenorgane, die an die Thymusplakoden, wie wir gesehen haben, eng angrenzen, ist ein mehrreihiges oder mehrschichtiges Zylinderepithel; doch erreicht es hier gewöhnlich nicht die Dicke des Epithels in den Thymusplakoden.

Die Zellkörper der Epithelzellen sind nicht überall deutlich voneinander abzugrenzen; dies gelingt noch am besten in der oberflächlichen Schicht, welche relativ kernfrei ist (Fig. 46 und 47); hier sieht man die freien Enden der Zellen, die an der Oberfläche des Epithels oft als kleine Kuppen hervorragen. Bei Schrägschnitten erblickt man die Zellenden teilweise von der Fläche und sie erscheinen dann als kleine polygonale Felder. Die basalen Teile der Zelle schliessen eng aneinander und ihre Ränder bilden eine leicht wellenförmige Linie. Eine richtige *Membrana propria* ist nicht vorhanden — das Protoplasma der Epithelzellen grenzt unmittelbar an die Elemente des Bindegewebes.

Das Protoplasma hat in den Epithelzellen der Thymusplakoden immer eine mehr oder weniger deutliche retikuläre oder wabige Struktur. Die Waben werden oft, besonders in der Mitte der Zellen (Fig. 43—46), wo die Kerne liegen, so gross, dass die Zellsubstanz von grossen hellen Vakuolen durchsetzt erscheint. In den Thymusplakoden färbt sich dies Protoplasma mit Eosin-Azur sehr blass graurosa. Das Protoplasma der Epithelzellen in den Sinnesplakoden der Kiemenspaltenorgane enthält hingegen seltener Vakuolen und färbt sich im allgemeinen dunkler.

Die Kerne der Epithelzellen (Fig. 43—48, Epk) erscheinen dicht aneinander gedrängt, liegen, wie gesagt, in mehreren Schichten übereinander und haben eine ovale Form mit vertikal gerichteter Längsachse; durch gegenseitigen Druck erscheinen sie sehr oft etwas deformiert, verbogen, zusammengepresst und gefaltet. Sie haben sehr feine blasse Konturen und gleichmässig

verteilte, staubförmige, sehr blasse Chromatinkörnchen im Inneren, die alle wie Oxychromatin reagieren, also nach Eosin-Azur rot erscheinen. An der Membran und im Kerninneren sieht man ausser ihnen nur sehr spärliche gröbere, basichromatische, blaue Chromatinteilchen; dafür enthält aber jeder Kern mehrere umfangreiche schmutzig-rotviolett gefärbte Nukleolen.

Im Protoplasma der Epithelzellen in der Thymusplakode und der benachbarten Sinnesplakode findet man oft verschiedenartige Einschlüsse. In einigen Fällen sind es einfache kleinere oder grössere azidophile kugelige Körner (Fig. 47, s), die wie Dotterteilchen aussehen, solche aber nicht sein können, da vom Dotter sonst in den anderen Geweben keine Reste mehr vorhanden sind. In anderen Fällen sind es grössere, körnige oder homogene Schollen, die oft in Vakuolen liegen und zum Teil aus azidophiler, zum Teil aus basophiler, nach Eosin-Azur dunkelblauer Substanz bestehen. Da man an den Epithelzellen Degenerationerscheinungen kaum jemals bemerken kann, müssen diese Körper, ebenso wie die ähnlichen Einschlüsse im Thymusepithel der Säugetiere, am ehesten als Sekretionsprodukte der Epithelzellen aufgefasst werden.

Ziemlich oft findet man im Epithel der Thymusplakoden Mitosen (Fig. 45, Ep'). Die in Teilung befindlichen Zellen zeichnen sich meistens durch ein besonders helles Protoplasma aus, erscheinen abgerundet und von den benachbarten schärfer als gewöhnlich abgegrenzt.

Wie ich es in meiner früheren Arbeit (16) beschrieben habe, kommen in der epithelialen Thymusanlage der Säugetiere oft besondere „geschrumpfte“, dunkle Zellen vor, die dort eine gewisse Bedeutung haben, weil sie in manchen Fällen Veranlassung geben können, an die Entstehung der kleinen Thymusrindenzellen, der Lymphozyten, aus den Epithelzellen zu glauben. Nach meinen Beobachtungen haben sie allerdings mit der Entstehung der Lymphozyten nichts zu tun, sondern repräsentieren wahrscheinlich bloss einen besonderen vorübergehenden Funktionszustand der gewöhnlichen Epithelzellen. Aber Stöhr (2) hat sich in seiner letzten polemischen Schrift gerade in dem genannten Sinne ausgesprochen und in den dunklen Zellen die Übergangsformen von dem Epithel zu den Lymphozyten erblicken wollen.

Bei Raja kommen nun zwischen den beschriebenen gewöhnlichen Epithelzellen der Thymus- und Sinnesplakoden gerade auch

ganz ähnliche geschrumpfte dunkle Zellen vor (Fig. 45 und 47, r). Einzelne Zylinderzellen werden schmal, werden von den benachbarten zusammengedrückt, ihr Protoplasma färbt sich mehr oder weniger dunkelviolet, der Kern schrumpft und bekommt auch eine homogene, dunkle Färbung. Besonders zahlreich sind solche Zellen am Rande der Thymusplakode und ferner in der Sinnesplakode des Kiemenspaltenorgans. Sie können vielleicht später manchmal das gewöhnliche Aussehen wiedererlangen. In den meisten Fällen aber verfallen sie wohl sicherlich der Degeneration und verwandeln sich dabei in dünne, dunkle Streifen zwischen den übrigen gewöhnlichen Epithelzellen, um später vollständig zu verschwinden.

Das Mesenchym des embryonalen Körpers sieht in den uns jetzt interessierenden Stadien noch ziemlich einförmig aus — es besteht (Fig. 43—49, Mz) fast durchweg nur aus gewöhnlichen indifferenten sternförmigen Mesenchymzellen mit verästelten und miteinander anastomosierenden Ausläufern. Ihr blasses Protoplasma hat oft auch eine deutliche wabige Struktur. Der kleine, meist unregelmässig ovale Kern enthält im Vergleich mit den oben beschriebenen Epithelkernen etwas zahlreichere und gröbere basichromatische Teilchen und ein bis drei Nukleolen von verschiedener Grösse. Auch in diesen Zellen sieht man oft Mitosen (Fig. 46, Mz'). Zwischen den Zellen befindet sich in je nach der Körperstelle wechselnder Menge helle strukturlose Zwischensubstanz.

Eine für uns hier sehr wichtige Frage ist die, ob in diesem Mesenchym oder sonstwo im Körper schon Lymphozyten existieren, bevor sie in den Thymusanlagen auftreten. Beard (3, 4, 5) hatte ja bekanntlich seinerzeit die Lehre aufgestellt, nach welcher gerade bei Raja die ersten Leukozyten zuerst nur in der Thymus auftreten und erst von hier aus auch in die anderen Gewebe gelangen sollten, so dass also nach ihm die Thymus als die erste und einzige Leukozytenquelle erschien.

Ich selbst habe nun schon früher Beobachtungen über die Entstehung der Blutzellen, unter anderem auch der Lymphozyten, bei den Selachiern publiziert (17). Ich hatte damals gefunden, dass die ersten Lymphozyten, ebenso wie bei den Säugern und Vögeln, auch hier schon in sehr frühen Stadien auftreten, wo von Thymusanlagen überhaupt noch keine Rede sein kann und

zwar zuerst immer ausserembryonal, zusammen mit der Ausbildung des ersten Gefässnetzes auf dem Dotter. Sowohl innerhalb als auch ausserhalb der Gefässe sieht man hier zahlreiche, grosse, amöboide mesenchymatische Wanderzellen vom histologischen Charakter der grossen Lymphozyten entstehen. Sie bleiben in der ersten Zeit ausschliesslich auf diesen extraembryonalen Bezirk, auf die Area vasculosa beschränkt; später, schon bei Rajaembryonen von 20 mm, sieht man sie aber auch im zirkulierenden Blute auftreten, zuerst in einzelnen seltenen Exemplaren, später immer zahlreicher.

Jedenfalls hatte also Beard nicht Recht, wenn er behauptete, die Thymus wäre der erste Fundort für Lymphozyten und vorher könne man die letzteren nirgends finden. Lange vor Erscheinen der ersten Spuren der Thymusanlagen sind Lymphozyten in dem extraembryonalen Gefässnetz auf dem Dotter schon massenhaft vorhanden.

Aber auch im Körper selbst, im beschriebenen Mesenchym, erscheinen die ersten amöboiden Wanderzellen viel früher, als es Beard annahm und jedenfalls früher, als sie in der Thymus erscheinen. Schon bei Rajaembryonen von 20 mm und sogar bei noch jüngeren kann man sehen, wie sich an verschiedenen Körperstellen, vornehmlich an der ventralen Aortenwand, in der Umgebung der Chorda, auch am Gehirn einzelne Mesenchymzellen durch Einziehung der verästelten Ausläufer und durch Isolierung von den Nachbarzellen in wandernde Elemente verwandeln (Fig. 46 und 49, Mza). Diesen Vorgang habe ich in der zitierten Mitteilung für die Selachier bereits beschrieben und hier sind es wieder Bilder, die durchaus denjenigen entsprechen, die ich auch bei den Säugern (16) und bei den Amphibien (18) beobachtet habe.

Es entstehen (Fig. 43—49, Lm) ziemlich grosse, amöboide Zellen, deren Protoplasma, zum Unterschied von den ersten Lymphozyten der Säuger und Amphibien, eine meistens nur sehr schwache Basophilie aufweist. Immerhin färbt es sich mit Eosin-Azur in einem dunkleren blauen Ton als das Protoplasma der fixen Mesenchymzellen. Es enthält oft zahlreiche Vakuolen und an der Stelle der Sphäre ist manchmal ein deutlicher azidophiler Hof zu unterscheiden. Der rundliche Kern hat meistens eine unregelmässig gefaltete Oberfläche und wird bei den Bewegungen der Zelle in verschiedenartiger Weise deformiert. Er besitzt viel

dunklere und dickere Konturen als die Kerne der fixen Mesenchymzellen und der Epithelien und enthält eine wechselnde Anzahl von deutlichen, dunkel gefärbten, basophilen Chromatinkörnchen; wenn diese letzteren zahlreich und gross sind, erhält der ganze Kern ein dunkles Aussehen (Fig. 45 und 46, Lm). Regelmässig finden sich in ihm 1—3 grosse, violett gefärbte Nukleolen.

Die beschriebenen Zellen will ich auch in dieser Arbeit einfach Lymphozyten nennen, auf Grund der in meiner Amphibienarbeit angeführten Erwägungen. Es sind auch hier indifferente wandernde Mesenchymzellen.

Mit der Zeit wird die Zahl der Lymphozyten im Mesenchym immer grösser, sowohl infolge von Neuentstehung aus den gewöhnlichen Mesenchymzellen, als auch infolge von eigener Wucherung. Mitosen sind in ihnen sehr oft zu sehen (Fig. 44 und 49, Lm').

Sofort nach ihrer Entstehung sieht man einzelne Wanderzellen, ebenso wie in der Area vasculosa, sich auch in azidophile Granulozyten verwandeln; die letzteren sind aber bei einem Rajaembryo von 20 mm noch selten.

Wenn man nun bei Rajaembryonen von 20 mm Länge und noch etwas jüngeren sein Augenmerk auf das unter den Thymusplakoden befindliche Mesenchym richtet, so bemerkt man gerade hier, zwischen der Wand der Vena jugularis und dem Epithel, regelmässig eine Anzahl von Lymphozyten (Fig. 43—49, Lm) und von Übergangsformen von den gewöhnlichen Mesenchymzellen zu denselben (Fig. 46 und 49, Mza). In den einen Fällen sind diese Lymphozyten zahlreich, in den anderen spärlicher, ihr Auftreten an der Plakode ist überhaupt nicht an eine ganz bestimmte Zeit gebunden, so dass sie bei zwei Embryonen gleichen Alters bei dem einen schon vorhanden sein, bei dem anderen noch fehlen oder sehr selten sein können; endlich können die verschiedenen Plakoden bei ein und demselben Embryo in dieser Beziehung auch starke Verschiedenheiten aufweisen.

An den Thymusplakoden sind die Lymphozyten meistens selbst dann leicht zu finden, wenn ihre Auffindung an den sonstigen Körperstellen noch auf Schwierigkeiten stösst. Im Gegensatz zu Beard muss es auch mit besonderem Nachdruck hervorgehoben werden, dass sie im Mesenchym unter den Plakoden, ausserhalb des Epithels stets früher erscheinen, als innerhalb der Plakoden (Fig. 43—46). Schon diese Tatsache allein macht

die Vorstellung Beards von ihrer Abstammung aus dem Plakodenepithel vollständig unhaltbar.

Die Lymphozyten lagern sich mit besonderer Vorliebe eng an die basale Oberfläche des Plakodenepithels an. Sie kriechen hier umher, entwickeln oft lange Pseudopodien und können sich sogar stark abplattten (Fig. 43—45, Lm). Sie bilden hier oft ganze Scharen eng beisammen liegender amöboider Zellen (Fig. 46). Wenn man die basale Epithelgrenze an anderen Stellen der Kiemenbögen oder des Schlundes mustert, gelingt es niemals, etwas Ähnliches zu sehen. Auch bei den Selachiern muss man also eine besondere spezifische Anziehung der amöboiden Mesenchymzellen gerade durch die Thymusepithelien annehmen.

Es kommen, wie erwähnt, in bezug auf die Zahl der an den Thymusplakoden liegenden Lymphozyten starke Verschiedenheiten vor. Im allgemeinen kann man sagen, dass diese Zahl an den kranialeren Plakoden stets grösser ist, als an den kaudaleren. An den letzten können die Lymphozyten sogar noch fehlen, während sie an den vorderen schon sehr zahlreich sind. Ausserdem nimmt natürlich diese Zahl mit dem Alter des Embryo rasch zu, so dass bei Embryonen von 30 mm Länge schon viel mehr Lymphozyten vorhanden sind, als bei Embryonen von 20 mm.

Gleich nach dem ersten Auftreten der beschriebenen Lymphozyten an der unteren Fläche der Plakoden bemerkt man auch eine weitere wichtige Erscheinung — das Eindringen derselben mittelst amöboider Bewegungen in die Plakoden.

Bei Raja legt sich der betreffende Lymphozyt meistens der unteren Oberfläche der Epithelzellen breit an, verursacht hier im Protoplasma der letzteren eine mehr oder weniger tiefe Einsenkung, in welche er selbst zu liegen kommt (Fig. 47, Lma) und dann sieht man ihn breite lappige Pseudopodien bilden und sich weiter zwischen die Epithelzellen einzwängen (Fig. 48, Lma). Bei seinem weiteren Wandern lockert er das Gefüge des Epithels deutlich auf (Fig. 48 und 49), es entstehen unregelmässige, von hellem, zartem Epithelprotoplasma begrenzte Lücken, die sich hinter der Wanderzelle zum Teil wieder schliessen. Die eingewanderten Lymphozyten dringen oft sehr rasch bis unter die äussere Oberfläche des Epithels vor (Fig. 49, Lmb), wo sie dann liegen bleiben.

Sowohl in den eingewanderten Lymphozyten als auch in den noch frei im Bindegewebe liegenden findet man, wie gesagt,

schon gleich nach ihrem ersten Auftreten, wenn auch vorerst nicht allzu häufig, Mitosen (Fig. 44 und 49, Lm').

Der beschriebene Prozess der Einwanderung von Lymphozyten in die Thymusplakoden bei Raja ist an in passender Weise hergestellten Präparaten ohne Schwierigkeiten zu konstatieren. Ich hoffe, dass dies auch durch die beigelegten Zeichnungen, die mit der grösstmöglichen Sorgfalt und Naturtreue hergestellt worden sind, bekräftigt wird. Selbstverständlich können sich aber, und das muss hier gleich notiert werden, diese Bilder bei Raja mit den von mir beim Axolotl gefundenen an Klarheit und Schönheit bei weitem nicht messen. Das Vorhandensein der dunklen geschrumpften Epithelzellen in den Plakoden erschwert allerdings, im Gegensatz zu den Säugetieren, bei Raja in keiner Weise die Bestimmung der Entstehungsart der intrathymischen Lymphozyten, denn hier haben gerade diese Epithelzellen mit den Lymphozyten nicht eine entfernte Ähnlichkeit. Während aber beim Axolotl die innere Struktur der Lymphozyten von der inneren Struktur der Epithelzellen in der schärfsten Weise absticht, sowohl durch die starke Basophilie, als auch durch die Abwesenheit des Dotters, sind hier, bei Raja, die Unterschiede in dieser Beziehung viel geringer. Die Basophilie des Lymphozytenprotoplasmas ist manchmal aus unerklärlichen Gründen sehr schwach und es erscheint dann in genau demselben Ton gefärbt, wie das Epithelprotoplasma; in beiden tritt ferner oft sehr deutlich eine vakuoläre Struktur hervor. Unter solchen Umständen wird die Unterscheidung nur durch die unregelmässige, scharf begrenzte Form der amöboiden Zelle und durch den schärfer konturierten, mit grösseren und dunkleren Chromatinkörnchen versehenen Kern ermöglicht.

Wenn also schon bei den Amphibien zweckmässige histologische Methoden zur Entscheidung der Thymushistogenese erforderlich sind, so bezieht sich dies in noch viel höherem Grade auf die Selachierthymus.

Durch eine mangelhafte histologische Technik glaube ich auch die abweichenden Resultate von Beard (3, 4, 5) und von Fritzsche (9) erklären zu dürfen. Beard hat es gewiss mit bewunderungswürdiger Genauigkeit verstanden, die ersten Lymphozyten in den epithelialen Thymusplakoden schon in sehr frühen Stadien zu konstatieren und ihre weitere Vermehrung hier zu verfolgen. Ihm waren aber dieselben Zellen bei ihrer noch

früheren Entstehung im Mesenchym entgangen — er hat sie hier in der Umgebung der Vena jugularis erst viel später auftauchen sehen — und so musste er notgedrungen zum falschen Schlusse kommen, dass die Lymphozyten zuerst in den Thymusplakoden, also aus den Epithelzellen entstehen und erst nachträglich in das Bindegewebe auswandern.

Zweifellos waren die geschilderten Verhältnisse auch an dem Alkohol- und Perenyimaterial von Fritsche nicht mehr deutlich zu bestimmen. Dadurch lässt es sich auch erklären, dass er die so deutliche Einwanderung der Lymphozyten aus dem Bindegewebe in das Epithel entschieden leugnet. Seine positiven Beweise für die angebliche Entstehung der Lymphozyten aus dem Epithel — die undeutliche Abgrenzung des Protoplasmas beider Zellarten voneinander (was übrigens gerade bei guter Fixierung nicht vorkommt), die paarweise liegenden, angeblich durch Teilung einer Epithelzelle entstandenen Lymphozyten usw. werden im Vergleich mit den von mir beschriebenen und abgebildeten gegenteiligen Befunden wohl kaum als stichhaltig angesehen werden können und sind auch bereits von Hammar (13) kritisiert worden.

Einmal angebahnt, setzt sich die Immigration der Lymphozyten in die epithelialen Thymusplakoden weiter fort. Parallel mit der Immigration der Lymphozyten verläuft ferner auch die Wucherung der Epithelien der Plakoden und der bereits eingedrungenen Lymphozyten. Alle diese Momente haben eine progressive Vergrößerung und besonders Verdickung und einen immer wachsenden Lymphozytenreichtum der Plakode zur Folge. Dabei erscheinen die kranialeren Plakoden auch später immer etwas grösser und weiter differenziert, als die kaudaleren.

Wie ich es oben beschrieben habe, existiert an der ersten Schlundspalte, dem künftigen Spritzloch, zuerst auch eine Thymusplakode — ein verdickter Epithelbezirk in enger Nachbarschaft mit der mehr lateral gelegenen Sinnesplakode am Facialisganglion. Diese Plakode ist ein sehr strittiges Gebilde, denn einige Forscher (wie z. B. Beard [5]) erblicken in ihr eine richtige permanente, wenn auch rudimentäre Thymusaulage, andere, wie Fritsche, halten sie für eine transitorische Thymusanlage, dritte, wie Vialleton (22) haben sie überhaupt nicht gefunden. Hammar (13) äussert sich nicht bestimmt darüber, will aber die Möglichkeit des Vorhandenseins einer Thymusanlage am Spritzloch nicht leugnen.

Es ist klar, dass man eine Epithelverdickung an der Schlundspaltenwand, auch wenn sie mit Nerven nicht verbunden erscheint und also keine Sinnesplakode vorstellt, nur in dem Falle für eine Thymusplakode erklären kann, wenn sie im folgenden, wenigstens zum Teil, dieselben Veränderungen durchmacht, wie die echten Thymusplakoden. Von diesen Veränderungen ist die wichtigste die Lymphozyteninvasion, dann die Verdickung der Plakode und ihre Einstülpung mit nachfolgender Abschnürung.

Nach Hammar (13) soll nun bei *Acanthias* und *Spinax* diese Plakode weder Knospenform annehmen, noch Lymphozyteninvasion zeigen. Was die erste Behauptung betrifft, so kann ich sie für *Raja* und auch für *Scyllium* vollkommen bestätigen; in bezug auf die zweite bin ich hingegen für *Raja* zu einem anderen Resultate gekommen. Ich finde nämlich bei *Raja*embryonen von 20—30 mm eine sehr deutliche Lymphozyteninvasion in der Plakode an der Wand der 1. Schlundspalte, die in derselben Weise verläuft, wie in den übrigen echten Thymusplakoden. Diese fragliche Epithelverdickung muss hier also doch eine Thymusanlage sein, allerdings eine rudimentäre, denn sie entwickelt sich nicht weiter und bildet sich später allmählich wieder zurück.

Wie wir aus der obigen Beschreibung der Morphogenese der Thymus bei *Raja* gesehen haben, grenzen die Sinnesplakoden der Kiemenspaltenorgane unmittelbar den Thymusplakoden an. Unter starker Vergrößerung sehen die Epithelzellen der beiden Plakodenarten (Fig. 50 rechts und links) einander ganz ähnlich und es ist unmöglich, zwischen beiden eine Grenze zu ziehen. In bezug auf die im Bindegewebe befindlichen Lymphozyten verhalten sie sich aber ganz verschieden — das Epithel der Sinnesplakoden bleibt nämlich im Gegensatz zum Thymusepithel von den einwandernden Zellen fast vollkommen frei — nur sehr selten findet man in ihm einzelne verirrte Lymphozyten. Der Chemismus dieser Epithelzellen muss also doch vollkommen verschieden sein von dem Chemismus der Zellen der Thymusplakoden. Im Gegensatz zu den letzteren ziehen sie die Lymphozyten nicht an, dafür stehen sie aber, wie bekannt und wie oben beschrieben, in engster Verbindung mit den entsprechenden Ganglien der Gehirnnerven.

Unter starker Vergrößerung findet man hier in der Tat einen sehr intimen zelligen Zusammenhang (Fig. 50); die wirkliche Bedeutung dieser histologischen Bilder ist indessen weit schwieriger

aufzuklären, als die beschriebenen, relativ sehr einfachen histologischen Verhältnisse in den Thymusanlagen. Die Ganglien (Gz) selbst bestehen in den vorliegenden Stadien zumeist noch aus indifferenten Zellen, die an und für sich histologisch nichts Charakteristisches darbieten. Sie haben einen ziemlich dunklen Zelleib von rundlicher, eckiger, oder auch unregelmässiger Form und einen ebenfalls unregelmässigen, gefalteten Kern mit wechselndem Chromatingehalt und grösseren und kleineren Nukleolen. Zwischen diesen Zellen und den Epithelzellen (Ep) der Sinnesplakode gelingt es meistens an der Berührungsstelle gar keine Grenze zu ziehen — die einen stehen mit den anderen in direktem Zusammenhang, so dass oft sogar die einzelnen Protoplasmaleiber nicht zu unterscheiden sind. Oft befindet sich eine Zelle (Fig. 50, w) zum Teil in der Plakode, zum Teil im Ganglion. An solchen Verbindungsstellen erscheint der gewöhnlich ziemlich regelmässige Palisadenbau des Epithels meist vollständig alteriert — die Zellen liegen sehr eng beisammen, ihre Grenzen sind kaum zu definieren, man sieht Gruppen zahlreicher, haufenweise zusammengepresster, deformierter Kerne in einer anscheinend gemeinsamen Protoplasmamasse (y).

Ob es sich hier um ein Übertreten der ektodermalen Epithelzellen der Plakode in das Ganglion handelt, wie man es allgemein annimmt, oder umgekehrt um das Eindringen von Ganglienzellen in die Plakode, wage ich nicht zu entscheiden.

Es ist zu notieren, dass die äusseren Konturen des Ganglions nicht scharf gezogen erscheinen, sondern dass an der Oberfläche des Ganglions die Zellen sehr locker angeordnet sind und sich augenscheinlich sogar einzeln loslösen können; sie könnten dann eventuell mit kontrahierten Mesenchymzellen oder auch Lymphozyten verwechselt werden und dies um so leichter, als gerade in der Nähe des Ganglions die Mesenchymzellen sich tatsächlich in besonders grosser Anzahl durch Abrundung und Isolierung in Lymphozyten verwandeln.

Besonders zahlreiche Lymphozyten liegen meistens in dem schmalen Bindegewebsstreifen zwischen der Masse des Ganglions und der Thymusplakode (Fig. 50, Lm). Hier ist gewöhnlich hart an der Grenze zwischen der letzteren und dem Kiemenspaltenorgan auch eine besonders energische Immigration der Lymphozyten in die Thymusplakode zu sehen (Fig. 50, Lma). Da die jungen Ganglienzellen (Gz), wie gesagt, histologisch den Lymphozyten

oft recht ähnlich sehen und die Sinnesplakode unmittelbar an die Thymusplakode stösst, kann es in einigen, allerdings seltenen Fällen schwierig werden, zu entscheiden, ob wir es hier mit Lymphozyten oder mit Ganglienzellen, mit der Einwanderung von Lymphozyten in die Thymusplakode oder mit dem Zellenaustausch zwischen Ganglion und Sinnesplakode zu tun haben. Wenn die fraglichen Zellen schon in der Plakode drin liegen, so spricht das Fehlen von scharfen amöboiden Umrissen am Zellkörper meistens doch sehr deutlich für den zweiten Fall, da die Ganglienzellen mit den Epithelzellen der Sinnesplakode oft geradezu zu verschmelzen scheinen (Fig. 50, w, y); die echten Lymphozyten sind hingegen von dem Protoplasma der Epithelzellen immer ziemlich scharf durch helle Zwischenräume abgegrenzt (Fig. 50, Lma). Die frei an der Oberfläche des Ganglions und zwischen Ganglion und Thymusplakode oder Sinnesplakode liegenden Zellen (Fig. 50, z) sind aber in einigen Fällen kaum zu bestimmen. Da sich indessen diese Verhältnisse auf einen nur kleinen, unmittelbar an die Sinnesplakode grenzenden Teil der Thymusplakode beziehen, so können sie natürlich die Beweiskraft der oben erörterten Erscheinungen keineswegs beeinträchtigen.

Bei einem Rajaembryo von 30 mm erscheinen die Plakoden schon stark verdickt und sie beginnen sich schon kuppelförmig in das darunter liegende Bindegewebe vorzuwölben. Die Epithelzellen fahren fort zu wuchern, liegen jetzt in der Mitte der Plakode in mehreren unregelmässigen Schichten übereinander und unter ihnen trifft man ziemlich oft zur Oberfläche der Plakode senkrecht gestellte, dunkelviolett gefärbte, stark geschrumpfte Zellen, in denen der Kern kaum noch zu unterscheiden ist. Sie sind besonders am Rande der Plakode häufig. Ausserdem sind oft auch geschrumpfte platte Zellen an der freien Oberfläche der Plakoden vorhanden. Wie früher, so sind ferner im Protoplasma der Epithelzellen auch jetzt hin und wieder schollige azidophile Einschlüsse zu sehen und ausserdem manchmal in runden Vakuolen liegende zerfallende Epithelzellen mit dunklen chromatischen Körnchen.

Die Lymphozyten in den Plakoden sind zahlreicher geworden, besonders in den drei vorderen. Sie liegen zwischen den Epithelzellen sehr ungleichmässig zerstreut, meistens in Form kleiner Häufchen, während grössere Epithelstrecken auch ganz frei von

ihnen sein können. Mit besonderer Vorliebe sammeln sie sich hart unter der freien Oberfläche in der Mitte der Plakode an; wenn hier die erwähnten platten, geschrumpften Epithelzellen liegen, werden die letzteren durch diese Lymphozyten abgehoben. Die Immigration neuer Lymphozyten kommt noch vor, scheint aber schon schwächer geworden zu sein. Im Bindegewebe unter den Plakoden findet man noch immer zahlreiche Lymphozyten, besonders zwischen dem Ganglion und der Plakode.

Die Sinnesplakoden der Kiemenspaltenorgane liegen jetzt so eng an den Thymusplakoden, dass die in das Thymusepithel eingedrungenen Lymphozyten am kaudalen Rande der Thymusplakoden zum Teil auch in die Sinnesplakoden selbst überzutreten scheinen. Man trifft sie tatsächlich im Epithel oft unmittelbar an den Stellen, wo die Ganglienzellen in der oben beschriebenen Weise mit dem Epithel zusammenhängen und wo man also schon sicherlich die Sinnesplakode vor sich hat.

Die Thymusplakode am Spritzloch ist bei einem Rajaembryo von 30 mm schon weniger deutlich geworden, obwohl in ihrem Epithel noch einzelne Lymphozyten vorkommen. Sie bildet sich allmählich zurück.

Die 5. Thymusplakode erscheint im Vergleich mit den früheren Stadien etwas verdickt. Immigration von Lymphozyten ist aber in ihr nur selten zu finden

2. Spätere Stadien. Knopfförmige Verdickung und Abschnürung der Thymusanlagen. Vermehrung der intrathymischen Lymphozyten durch Wucherung.

Bei Rajaembryonen von 30—40 mm Länge werden in den vier bleibenden und sich immer mehr verdickenden Thymusanlagen die Lymphozyten immer zahlreicher. Auch jetzt kommen in dieser Beziehung bedeutende individuelle Verschiedenheiten vor, die aber auf die äussere Form der Anlagen, auf ihre Vergrösserung, knopfförmige Verdickung und Einstülpung keinen deutlichen Einfluss haben. Die Vergrösserung der Thymusanlagen hängt also sicherlich in erster Linie von der Wucherung des Epithels ab, nicht von der Vergrösserung der Zahl der intrathymischen Lymphozyten, die auch in einer schon sehr dicken Anlage noch recht spärlich sein können. Dementsprechend findet man in diesem Stadium besonders häufige Epithelzellenmitosen.

Die in die Thymusanlage eingewanderten Lymphozyten sammeln sich in wachsender Menge vornehmlich in den zentralen Partien der jetzt knopfförmigen Anlagen an und an ihrer sich einstülpenden Oberfläche (Fig. 51 und 52, Lmb), während die an das Bindegewebe grenzende konvexe Peripherie von ihnen relativ frei bleibt. In den zentralen Partien wird das Epithel ganz zerfressen (Fig. 52), seine Zellen werden stellenweise ganz auseinander gedrängt, die spärlichen übrigbleibenden bilden ein lockeres, aus undeutlich begrenzten Protoplastastreifen mit blassen Kernen bestehendes Retikulum. Die Lymphozyten liegen hier in dichten, unregelmässig verteilten Haufen oder auch einzeln zerstreut und erscheinen in allen möglichen Zuständen der amöboiden Bewegung fixiert (Fig. 52, Lmb). Nicht selten scheinen tropfenförmige Teile ihrer basophilen Pseudopodien sich ganz abzuschneiden und frei zwischen den Epithelzellen zu liegen (k).

Die histologischen Unterschiede dieser Lymphozyten und der Epithelzellen sind jetzt noch viel deutlicher geworden als früher. Das Protoplasma der ersteren (Fig. 51 und 52, Lmb) erlangt einen höheren Grad von Basophilie und sticht durch seine blaue Färbung aufs deutlichste von dem blassrosafarbenen Epithelprotoplasma ab. Die Kerne der Lymphozyten erscheinen meistens ebenfalls dunkler als früher und enthalten grössere Chromatinteilchen und Nukleolen.

Sehr oft trifft man zweifellose typische Lymphozytenmitosen mit dunklem, rundem, scharf begrenztem Zelleib (Fig. 52, Lm'). Die wuchernden Lymphozyten werden zum Teil schon kleiner und nähern sich allmählich dem Typus der kleinen Lymphozyten.

An der konvexen, an Lymphozyten relativ armen Peripherie der Knospe bleibt die frühere zylindrische Form der Epithelzellen vorläufig noch mehr oder weniger erhalten (Fig. 52, Ep); die feinere Struktur der letzteren ist unverändert; ihre Mitosen (Fig. 52, Ep) sind an dem blassen, unscharf begrenzten Protoplasma sofort als solche kenntlich.

An der äusseren, platten oder leicht konkaven Oberfläche der Anlagen, die sich allmählich einstülpt, bilden sich platte, schichtenweise angeordnete Epithelzellen aus (Fig. 51, o), die von den darunter sich ansammelnden Lymphozyten oft abgehoben werden.

Auch in den vorliegenden Stadien kommen noch unter den Thymusepithelzellen geschrumpfte, violett gefärbte Exemplare vor.

Sehr zahlreich erscheinen gerade jetzt ferner die schon oben notierten scholligen Einschlüsse. Diese letzteren sammeln sich oft in sehr bedeutenden Mengen an und bekommen ein sehr mannigfaltiges Aussehen; zum Teil sind es, ebenso wie früher, kleine azidophile Kugeln oder Körner (Fig. 51 und 52, s), die neben den Epithelkernen im Protoplasma einzeln liegen, zum Teil sind es grosse kugelige azidophile Schollen mit dunkelblauen Kalotten an der Peripherie oder dunklen Körnern im Inneren. Sehr oft findet man endlich solche Schollen in grosser Anzahl zu einem Haufen vereinigt im Inneren von umfangreichen Vakuolen, die die benachbarten Epithelkerne zur Seite drängen. Einige von diesen Einschlüssen, besonders die in Vakuolen liegenden Haufen, haben eine grosse Ähnlichkeit mit Resten degenerierender Epithelzellen. Für die Mehrzahl kann jedoch diese Entstehungsweise in Abrede gestellt werden und sie sind eher als Sekretionsprodukte anzusehen.

Immigrationsbilder von Lymphozyten sind an den Thymusanlagen noch hin und wieder zu finden, erscheinen aber viel seltener als früher. Die Vermehrung der Lymphozyten geschieht jetzt nämlich hauptsächlich auf Kosten der Wucherung der intrathymischen Lymphozyten.

Auch die Zahl der im Mesenchym an der konvexen Oberfläche der Thymusanlage zerstreuten Lymphozyten scheint fortwährend abzunehmen; eine Neubildung derselben aus den Mesenchymzellen ist trotz der fortdauernden Wucherung der letzteren (Fig. 51 und 52, Mz') kaum mehr zu konstatieren.

Die Beziehungen der Sinnesplakoden mit ihren Ganglien zu den Thymusanlagen sind auch jetzt noch sehr innige. Wie ich es in dem die Organogenese behandelnden Abschnitt erörtert habe (vgl. Fig. 25—29), lagern sich die Ganglien der medio-ventralen Fläche der Thymusknospen eng an und verlängern sich kaudal und lateral zu einem etwas verbogenen Zapfen, der unmittelbar kaudal von der Thymusknospe mit der Sinnesplakode verschmilzt.

Während nun, wie eben gesagt, die Zahl der extrathymischen Lymphozyten an der Oberfläche der Thymusknospen sonst sehr verringert erscheint, sieht man in dem dünnen Bindegewebsstreifen zwischen dem Ganglion und der Thymus auch jetzt noch sehr oft zahlreiche, besonders kleine, amöboide Lymphozyten, die hier

zum Teil auch noch fortfahren, in die Thymus zu immigrieren. Sie sind von den Ganglienzellen selbst nicht immer deutlich zu unterscheiden. Oft schien es mir sogar, als wären die Ganglienzellen selbst mit der kaudalen Oberfläche der Thymusknospe eng verschmolzen, so dass man hier einen Zellaustausch zwischen den beiden Gebilden annehmen könnte, ebenso wie es weiter kaudal zwischen Ganglion und Sinnesplakode tatsächlich geschieht (Fig. 51, m, n).

An Querschnitten erscheint die Grenze zwischen Thymusanlage und Kiemenspaltenorgan, zwischen den beiden Epithelarten, ebenso wie früher, ziemlich undeutlich. Unmittelbar hinter und etwas ventral von dem kaudalen Rand der Thymusknospe mit deutlich zwischen den Epithelzellen (Fig. 51, Epk) liegenden amöboiden Lymphozyten (Lmb) sieht man sofort die Verbindungsstelle des betreffenden Ganglions (Gz) mit dem Sinnesepithel auftauchen. Wie es aus Fig. 51 m ersichtlich ist, können hier die Ganglienzellen von den Epithelzellen gar nicht abgegrenzt werden. Ebenso, wie früher, sieht man zahlreiche deformierte, eingeschnürte Kerne (n) in einer anscheinend kontinuierlichen Protoplasamasse dicht zusammengedrängt liegen.

Auch in dem mit dem Ganglion verschmolzenen Sinnesepithel findet man sehr häufig die beschriebenen geschrumpften violetten Zellreste und auch schollige Einschlüsse mancherlei Art.

Wie aus der angeführten Schilderung ersichtlich ist, bestehen also zwischen der Thymusanlage und dem mit dem Kiemenspaltenorgan verbundenen Gehirnganglion in der Tat während eines bestimmten, ziemlich langen Stadiums sehr enge Beziehungen, eine sehr intime Anlagerung, die mitunter so weit gehen kann, dass eine richtige Verschmelzung vorgetäuscht wird. Dadurch lassen sich die oben zitierten Beobachtungen von Froriep (10) erklären. Er hatte vollständig Recht, wenn er auf die engen topographischen Beziehungen zwischen Thymusanlage und Gehirnganglion hinwies. Nur hatte er fälschlicherweise die Thymusanlagen mit den Kiemenspaltenorganen identifiziert, während diese beiden Gebilde in Wirklichkeit nur eng beisammen liegen und das mit dem Kiemenspaltenorgan verschmolzene Ganglion nur mit einem Teil der kaudalen und ventralen Oberfläche der Thymusknospe in Berührung kommt.

Während die vier bleibenden Thymusanlagen sich in der beschriebenen Weise weiter entwickeln, ist die frühere Thymus-

plakode am Spritzloch schon ganz undeutlich geworden und verschwindet bald vollständig. In der 5. Thymus findet man deutlich verdicktes Zylinderepithel mit vielen geschrumpften Zellen und Einschlüssen und auch einzelne seltene immigrierte Lymphozyten. In diesem Zustande bleibt sie aber auch und entwickelt sich nicht weiter, sondern bildet sich später ganz zurück.

Es kann noch besonders notiert werden, dass man in den späteren Stadien einzelne verirrte Lymphozyten hin und wieder auch sonst im Schlundspaltenepithel, sogar ziemlich weit von den eigentlichen Thymusanlagen finden kann.

Im folgenden schnüren sich die vier knopfförmigen Thymusanlagen, wie wir gesehen haben, allmählich von ihrem Mutterboden, dem Epithel der Schlundspalten, ab. Zu gleicher Zeit bilden sich die Kiemenspaltenorgane zurück, die enge Verbindung der Gehirnganglien mit ihnen löst sich auf und auch von den Thymusanlagen treten die Ganglien weiter weg und verlieren jeden Zusammenhang mit ihnen.

Bei einem Embryo von 50 mm Länge, dem die Fig. 34—37 angehören, und bei welchem die vier Thymusanlagen nur mehr durch ganz dünne Stiele mit dem Schlundepithel zusammenhängen, ist die histologische Differenzierung schon weit vorgeschritten.

Die Lymphozyten haben sich inzwischen so stark vermehrt, dass sie der Zahl nach die Epithelzellen weit übertreffen. Jetzt sind es schon vorwiegend typische kleine Lymphozyten, mit kleinem, rundem, sehr dunklem, chromatinreichem Kern und ganz schmalem Protoplasma. Die grösseren Formen mit schwach basophilem, breiterem Plasma und hellerem Kern befinden sich in der Minderzahl. Überall sieht man zahlreiche Mitosen, sowohl in den kleineren, als auch in den grösseren Formen.

Zwischen den Lymphozyten treten die Epithelzellen mit ihren blassen Kernen stark zurück, besonders in den zentralen Teilen der Anlage, wo sie ein weitmaschiges Retikulum bilden. An der Peripherie bleibt das Epithel in Form eines von Lymphozyten relativ freien Saumes bestehen — dieser Saum kehrt, wie wir sehen, bei allen Wirbeltierarten wieder — man findet ihn bei den Säugetieren, bei den Amphibien usw. Schollige Einschlüsse im Epithelprotoplasma und degenerierende Zellen sind jetzt wieder sehr selten geworden.

Immigration neuer Lymphozyten kommt jetzt nicht mehr vor. Die leicht höckerige Oberfläche der Thymus ist ganz scharf konturiert, ihr liegen stellenweise kleine, platte oder spindlige Bindegewebszellen und Kapillaren an. Im umgebenden Mesenchym findet man jetzt schon fast gar keine Lymphozyten mehr — überall sieht man nur gewöhnliche sternförmige Bindegewebszellen.

In dem dünnen Verbindungsstiel, mittelst welchem die Thymusanlagen mit dem noch immer etwas verdickten Schlundepithel zusammenhängen und in diesem verdickten Epithel selbst erblickt man noch immer einzelne, spärliche, kleine, meist atrophische Lymphozyten. Ausserdem findet man hier zahlreiche geschrumpfte Epithelzellen.

Die medial von den Thymusanlagen gelegenen Ganglien hängen noch mittelst dünner Nervenfasern mit dem Epithel der nicht mehr als solche kenntlichen Sinnesplakoden zusammen. In diesem Epithel findet man zahlreiche schollige Einschlüsse und geschrumpfte Zellen.

Was die Struktur der vier Thymusknoten meines ältesten vorläufig untersuchten Rajaembryos von 64 mm Länge betrifft, so bieten sie schon alle Eigentümlichkeiten des ausgebildeten Organs. Das Gewebe ist von kleinen Lymphozyten förmlich überschwemmt, die Epithelzellenkerne treten nur an einzelnen Stellen hervor. Es haben sich auch bereits ungleichmässig zerstreute kleine Markinseln ausgebildet, die aus synzytienartig verbundenen, hypertrophischen Epithelzellen mit sehr blassen Kernen bestehen und keine Lymphozyten enthalten.

In den Bindegewebssepten, die tief in das Organ einschneiden, sieht man gewöhnliche Bindegewebszellen, Kapillaren und einige seltene Lymphozyten und granuliert Leukozyten. Im Parenchym selbst fehlen die letzteren vollständig. Das perithymische Bindegewebe ist fast vollkommen frei von Lymphozyten, es kommen hier nur einzelne granuliert Leukozyten vor.

V. Die Histogenese der Thymus bei Scyllium.

Zum Studium der Thymushistogenese ist Scyllium ein weniger günstiges Objekt als Raja; dies hängt hauptsächlich davon ab, dass die feinen Unterschiede der Kern- und Protoplasmastruktur bei den Lymphozyten und den Epithelzellen in den frühesten Stadien weniger scharf ausgeprägt erscheinen. Trotzdem lässt

sich die bindegewebige Herkunft der Thymuslymphozyten auch hier unschwer bestätigen.

Bei einem Embryo von 17 mm Länge sind alle Thymusplakoden noch rein epithelial, enthalten keine lymphozytenähnlichen Zellen. Ihr Epithel ist zweireihig, an vielen Stellen auch schon zweischichtig, enthält zahlreiche Mitosen und ausserdem besonders zahlreiche geschrumpfte, fast homogene, dunkelviolet gefärbte Zellen. Das Mesenchym besteht aus gewöhnlichen sternförmigen Zellen und enthält vorläufig noch keine Wanderzellen. An den oben beschriebenen Verbindungsstellen der Ganglien mit den Plakoden der Kiemenspaltenorgane sind die jungen, indifferenten, sehr polymorphen Ganglienzellen von den Epithelzellen gar nicht scharf abzugrenzen. Es findet also auch hier, wie bei Raja, ein Zellenaustausch zwischen den beiden Gebilden statt.

Bei Embryonen von 20—24 mm enthält das Plakodenepithel sehr zahlreiche geschrumpfte, zur Oberfläche senkrecht stehende, dunkel gefärbte Zellen, die im folgenden der Degeneration verfallen, indem sie von den dazwischen liegenden immer mehr zusammengedrückt werden und schliesslich abblassen. Viele von diesen geschrumpften Zellen rücken an die Oberfläche des Epithels und bilden dort eine Reihe eckiger, dunkler, homogener Körper (Fig. 54, r). Die übrigen Epithelzellen wuchern weiter (Fig. 53 bis 55, Ep'), schwellen zum Teil bedeutend an, so dass sie vorübergehend eine rundliche Form annehmen und ihr Protoplasma erscheint von hellen Vakuolen durchsetzt. Stellenweise sind auch Einschlüsse im Epithelprotoplasma vorhanden, die meistens kleine, rundliche, azidophile Schollen vorstellen. In den späteren Stadien werden diese Einschlüsse noch zahlreicher und mannigfaltiger.

Im Mesenchym unter den Thymusplakoden erblickt man schon deutliche, isolierte, amöboide Wanderzellen — Lymphozyten, die in derselben Weise entstehen, wie bei Raja. Besonders zahlreich sind sie bei Scyllium immer im schmalen Bindegewebsstreifen, der das Gehirnganglion vom Thymusepithel trennt. Auch weiter kaudal, auch im Bereich der Sinnesplakoden sind sie unter dem Epithel zu sehen und hier liegen sie oft neben und zwischen den mit dem Epithel eng verbundenen Ganglienzellen zerstreut; von diesen letzteren können sie hier nicht immer mit voller Gewissheit unterschieden werden, was die Deutung der Bilder in manchen Fällen ziemlich erschwert.

Sofort nach dem Erscheinen der Lymphozyten im subthymischen Mesenchym erblickt man dieselben Zellen auch schon innerhalb der Thymusplakoden. Immigrationsbilder sind wohl vorhanden, sie sind aber nicht so schön wie bei *Raja* und etwas seltener, was hier vielleicht von dem besonders raschen Verlauf des Einwanderungsprozesses abhängen mag.

Wie schon notiert, unterscheiden sich bei *Scyllium* in diesen frühen Stadien die einwandernden Lymphozyten von den Epithelzellen nicht so scharf wie bei *Raja*. Das Protoplasma der Lymphozyten ist meistens so schwach basophil, dass es in gleichem Ton gefärbt erscheint, wie das Epithelzellenprotoplasma. Die Kerne der Lymphozyten enthalten hier auch zuerst fast ebensowenig Chromatin wie die Epithelzellenkerne und Nukleolen von ganz ähnlichem Aussehen. Die Identifizierung der Lymphozyten wird hauptsächlich durch ihre scharfen Konturen und ihre amöboide Form ermöglicht.

Jedenfalls ist es aber über alle Zweifel erhaben, dass die Lymphozyten auch hier auf dieselbe Weise wie bei *Raja* durch aktive Immigration aus dem Bindegewebe ins Epithel gelangen. Beweise für eine Entstehung derselben durch Wucherung der Epithelzellen im Sinne von Beard oder Fritsche habe ich nirgends finden können.

Zum Unterschied von *Raja* habe ich bei *Scyllium* an der 1. Schlundspalte keine Thymusplakode gefunden — insofern für eine Thymusplakode eine Lymphozyteninfiltration typisch ist. Eine gewöhnliche, mit dem Facialisganglion verbundene Sinnesplakode ist hingegen in den früheren Stadien, ebenso wie bei *Raja*, vorhanden.

In etwas späteren Stadien, bei Embryonen von 25 mm Länge, ist die Zahl der Lymphozyten im Bindegewebe unter den Thymusplakoden und innerhalb der letzteren viel grösser geworden. Zugleich findet man jetzt häufiger die unzweideutigsten Immigrationsbilder der Lymphozyten. Ausserdem ist noch hervorzuheben, dass auch die spezifischen histologischen Merkmale der Lymphozyten und Epithelzellen viel deutlicher geworden sind, so dass man die beiden Zellarten an Eosin-Azurpräparaten überall ohne Schwierigkeit unterscheiden kann.

Die Epithelzellen (Fig. 53 und 54, Epk) bilden jetzt in den Plakoden mehrere Schichten, ihr Protoplasma bleibt sehr blass,

erscheint an vielen Stellen von Vakuolen durchsetzt und enthält stellenweise die schon früher erwähnten azidophilen Schollen. Die sehr blassen Kerne haben einen feinen Kontur, feinste oxychromatische Körnchen im Inneren und gewöhnlich ein grosses Kernkörperchen im Zentrum oder an der Peripherie. Geschrumpfte dunkelviolette Zellen sind auch jetzt vorhanden — sie erscheinen aber zum grössten Teil zur Oberfläche abgedrängt (Fig. 54, r), wo sie eine Reihe von eckigen oder platten dunklen Körpern bilden. Besonders zahlreich sind diese Zellen immer am dorsalen Rand der Plakode, an der Umbiegungsstelle ihres Epithels in das Epithel der Kiementaschenwand.

Die Lymphozyten (Fig. 53—55, Lm, Lma, Lmb) besitzen jetzt ein deutlich basophiles, blaues, amöboides Protoplasma, während ihre im Vergleich mit den Epithelkernen dunkleren Kerne mit gröberen Chromatinkörnchen ausgestattet sind und einen grossen Nukleolus führen, der stets in der Mitte des Kernes liegt.

Übergänge zwischen Epithelzellen und Lymphozyten fehlen nach wie vor. Die Mitosen der beiden Zellarten (Fig. 53—55, Ep', Lm') sind ebenso charakteristisch wie bei Raja.

Im Bindegewebe sind die Lymphozyten überall zwischen den Thymusplakoden, den betreffenden Gehirnganglien und der Wand der Vena jugularis in Menge zerstreut (Fig. 54, Lm). Sie entstehen hier weiter durch Abrundung der gewöhnlichen Mesenchymzellen und häufen sich besonders an der unteren Oberfläche des Plakodenepithels an. Hier sieht man jetzt auch dieselben Bilder, wie sie oben für Raja beschrieben worden sind — die Lymphozyten schieben sich mittelst ihrer Pseudopodien zwischen die Epithelzellen hinein (Fig. 53 und 55, Lma), ihr Kern nimmt dabei oft eine zwerchsackförmige Gestalt an (Fig. 55, Lma), die Zelle wandert dann tiefer in die Plakode hinein und schiebt die Epithelzellen zur Seite (Fig. 55, Epk). Hinter ihr treten die letzteren wieder zusammen. An einigen Stellen, besonders in der 1. Thymus, sind die Lymphozyten in den mittleren Teilen der Plakode bereits so zahlreich, dass der Zusammenhang der Epithelzellen hier stark gelockert erscheint und die blassen Kerne der letzteren weit auseinandergeschoben erscheinen.

Die Sinnesplakoden der Kiemenspaltenorgane treten jetzt nicht mehr deutlich hervor, die frühere enge Verbindung der

Ganglienzellen mit dem Epithel bildet sich auch zurück und verschwindet bald vollständig. Die Infiltration des Epithels durch Lymphozyten scheint später auch bei *Scyllium* nicht ganz streng auf das eigentliche Gebiet der Thymusplakoden beschränkt zu sein, sondern es werden einzelne Lymphozytenexemplare auch weiter kaudal gefunden, zum Teil wahrscheinlich im Gebiet der früheren Sinnesplakoden.

Wie bei *Raja* so erscheint auch bei *Scyllium* die beschriebene Lymphozyteninvasion an den kaudalen Anlagen schwächer ausgeprägt als an den kranialen. In der 3. Thymus sind z. B. bei einem Embryo von 25 mm nur ziemlich spärliche Lymphozyten vorhanden. In der 4. Thymusplakode, die sich bald zurückbildet, fehlen sie in dem nur schwach verdickten Epithel fast vollständig.

In der folgenden Entwicklung erlischt allmählich der Prozess der Immigration neuer Lymphozyten in die Thymusanlagen und bei Embryonen von 30 mm ist er nicht mehr deutlich zu konstatieren. Wohl sind an den Thymusanlagen im Bindegewebe noch während langer Zeit sehr zahlreiche, sogar wuchernde Lymphozyten vorhanden, besonders zwischen der Venenwand und dem Epithel; sie mögen vielleicht auch später noch gelegentlich in die Anlagen einwandern. Dies geschieht dann aber so selten, dass es kaum mehr gelingt, die Immigrationsbilder zu fixieren. Diese extrathymischen Lymphozyten nähern sich bei ihrer Wucherung, ebenso wie die intrathymischen, immer mehr dem Typus der kleinen Lymphozyten. Ein Teil von ihnen kann sich auch in azidophile Granulozyten verwandeln.

Die intrathymischen Lymphozyten wuchern sehr stark, ebenso wie übrigens auch die Epithelzellen, das an Masse gewinnende Thymusgewebe grenzt sich schärfer vom benachbarten, dünnen Kiemenspaltenepithel ab und bildet die oben beschriebenen dorsalen und ventralen Verdickungen, die miteinander durch eine sehr dünne Platte zusammenhängen.

Die Epithelzellen bilden jetzt mit ihren typischen, ganz blassen, mit einem grossen zentralen Nukleolus versehenen Kernen an der Peripherie der Thymusknospen einen kontinuierlichen Saum. An der freien Oberfläche sind noch immer zahlreiche, stark abgeplattete, mit homogenen Kernresten versehene Epithelzellen zu sehen, besonders im Bereich der dünnen Verbindungsplatte zwischen der dorsalen und ventralen Verdickung. In diesen

Verdickungen selbst sind die tiefer gelegenen Epithelzellen durch die stark gewucherten Lymphozyten stark auseinandergeschoben und bilden ein typisches Thymusretikulum. In der ventralen Verdickung, wo die Lymphozyten meist etwas spärlicher sind, treten die Epithelzellen deutlicher hervor und ihr synzytienartig verschmolzenes Protoplasma enthält hier besonders zahlreiche schollige azidophile oder basophile Einschlüsse. Die tieferen Epithelzellen der dünnen Verbindungsplatte stellen eine Reihe platter oder kubischer Elemente mit hellem vakuolärem Protoplasma vor. Überall in den Epithelzellen findet man Mitosen.

Die intrathymischen Lymphozyten überschwemmen allmählich die ganze Anlage (z. B. bei einem Embryo von 30–35 mm) und lassen immer nur den äussersten Epithelsaum und die ventrale Verdickung der 1. und 2. Thymus relativ frei. Ein gewisser Teil von ihnen bleibt noch im früheren Zustande als grosse Lymphozyten; diese grossen Zellen können zum Teil basophil und amöboid bleiben, zum Teil blasst jedoch ihr Protoplasma ab und der Zellkörper bekommt eine polygonale, epithelioide Form. Die weitaus grösste Mehrzahl der Lymphozyten verwandelt sich aber bei der Wucherung in kleinere Formen, die dem Typus der kleinen Lymphozyten immer näher kommen. Der runde Kern erhält regelmässig verteilte eckige Chromatinteilchen, der zentrale Nukleolus wird von den letzteren allmählich immer mehr verdeckt und der ganze Kern erscheint dunkel gefärbt. Das Protoplasma bildet einen nur mehr ganz schmalen perinukleären Saum. Solche kleine Lymphozyten findet man in besonders dichten Massen in den dorsalen Anschwellungen der 1. und 2. Thymus. In der ventralen Anschwellung sind sie, wie gesagt, etwas spärlicher und lassen hier die Epithelzellen freier. In der dünnen Verbindungsplatte sind sie zwischen den niedrigen, hellen Epithelzellen einzeln zerstreut.

Bei Embryonen von 30–35 mm erscheint die Anlage der 4. Thymus kaum mehr durch Lymphozyten infiltriert; sie stellt keinen angeschwollenen Knoten vor wie die drei kranialen Anlagen und bildet sich allmählich ganz zurück. Die 5. Thymus tritt in diesem Stadium schon gar nicht mehr hervor.

Bei einem Embryo von 35 mm sind, wie wir oben gesehen haben, beiderseits nur drei abgegrenzte, isolierte Thymuskörper vorhanden, von denen der erste der grösste, der dritte, kaudale,

der kleinste ist. Sie alle haben eine durchaus gleichartige Struktur, ein epitheliales Retikulum mit einem kontinuierlichen Epithelsaum an der Oberfläche und mit zahllosen kleinen und mittelgrossen Lymphozyten in den Maschen.

Die weitere Entwicklung der Scylliumthymus bot für mich kein besonderes Interesse mehr und ich habe sie nicht mehr untersucht.

VI. Schluss.

Die von mir ausgeführten Untersuchungen über die Entwicklung der Thymus bei den Selachiern, bei Raja und Scyllium haben in bezug auf die Organogenese die Angaben der früheren Autoren im allgemeinen bestätigt, in bezug auf die Histogenese die Richtigkeit der Hammarschen Lehre von der echten Lymphozytennatur der kleinen Thymuszellen und von ihrer mesenchymatischen Abstammung auch für diese primitiven Wirbeltiere endgültig festgestellt.

Bei Raja entstehen ausser der schwach ausgeprägten, aber zuerst sicherlich doch vorhandenen Thymusanlage am Spritzloch vier entodermale Thymusplakoden, am dorsalen Rand der 2., 3., 4. und 5. Schlundspalte. Die 5. Thymusanlage an der 6. Schlundspalte entwickelt sich zuerst wie die vorderen vier, bildet sich aber später wieder zurück.

Die Plakoden verdicken sich allmählich, ragen knopfförmig in das darunterliegende Mesenchym hinein, schnüren sich später ganz ab und bilden vier aparte hintereinander gelegene Knospen, die mit der Zeit näher zusammenrücken.

Bei Scyllium entstehen beiderseits drei Thymusanlagen, ebenfalls in Form von entodermalen Epithelplakoden am dorsalen Rand der 2., 3. und 4. Schlundspalte. Am Spirakulum fand ich hier keine Thymusanlage, an der 5. und 6. Schlundspalte entstehen wohl zuerst auch kleine Plakoden, von denen die erste sich sogar etwas weiter entwickelt, sehr bald bilden sie sich jedoch spurlos zurück. Die Thymusplakoden bei Scyllium werden schon sehr früh durch die kaudalen Ränder der davorliegenden Schlundbögen überdeckt. Sie verdicken sich auch allmählich und sondern sich später vom Epithel ab. Die zwei ersten, kranialen Anlagen bieten dabei aber gewisse Besonderheiten. Ihr dorsaler Rand verdickt sich wulstförmig und ragt in das umgebende Mesenchym hinein, der untere Rand schwillt ebenfalls an und bildet einen zweiten,

ventralen Knoten, der mit dem dorsalen durch eine dünne Platte verbunden erscheint, die histologisch auch Thymuscharakter besitzt und eine Zeitlang an der Begrenzung der Schlundspaltenoberfläche teilnimmt. Diese doppelte Anschwellung am dorsalen und am ventralen Rand der zwei kranialen Thymusanlagen bleibt auch nach deren Abschnürung von den Schlundspalten bis zu den spätesten von mir untersuchten Stadien deutlich bemerkbar, trotz der allmählichen Verdickung der dünnen Verbindungsplatte.

Die geschilderte Zweiteilung der Anlage ist, soviel mir bekannt, in der Literatur bisher nicht beschrieben worden.

Die drei Thymusanlagen haben bei *Scyllium* eine sehr ungleiche Grösse; die vordere, kraniale hat die beschriebene komplizierte Form und ist sehr gross, die zweite, von ähnlicher Form, ist erheblich kleiner, die hintere, dritte, stellt bloss ein kleines kugeliges Knötchen vor.

Vom ersten Moment ihrer Entstehung an grenzen die Thymusplakoden bei den Selachiern unmittelbar an besondere ektodermale Sinnesorgane, an die sogenannten Sinnesplakoden, welche mit den Gehirnganglien in engster Verbindung stehen. Diese Sinnesplakoden zerteilen sich nachträglich in zwei Teile, in einen dorsalen, der zu den Organen der Seitenlinie oder zum sogenannten Schleimkanalsystem gehört und einen ventralen, der am dorsalen Rand der Schlundspalte als sogenanntes Kiemenpaltenorgan in engster Nachbarschaft mit der Thymus verbleibt. Die Ganglienteile, die mit den Sinnesplakoden der Kiemenpaltenorgane in Verbindung bleiben, lagern sich auch den Thymusplakoden sehr eng an, besonders wenn sich die Plakoden bereits knopfförmig verdickt haben, und dadurch erscheint es erklärlich, dass Froriep (10) seinerzeit die Plakoden der Kiemenpaltenorgane mit den Thymusplakoden identifizierte und die Thymus zum Teil aus einem ektodermalen Sinnesorgan entstehen liess.

Was die histologische Differenzierung der Thymus betrifft, so liess sich auch für die Selachier die mesenchymatische Abstammung der Lymphozyten unschwer beweisen. Die zylindrischen Epithelzellen der Thymusplakoden haben mit der Lymphozytenproduktion absolut nichts zu tun. Übergangsformen von den einen zu den anderen sind nicht vorhanden. Die von Beard (5) beschriebenen und gezeichneten histologischen Bilder sind vollkommen korrekt, bloss müssen sie gerade in umgekehrtem Sinne gedeutet werden.

Die ersten Lymphozyten erscheinen (abgesehen von den extra-embryonalen Bezirken der Area vasculosa) im Körpermeseenchym an verschiedenen Stellen, in besonders grosser Anzahl und besonders früh aber immer gerade in der Nachbarschaft der Thymusanlagen, im darunterliegenden Mesenchym. Sie entstehen hier, ebenso wie an den anderen Stellen, auf die gewöhnliche Weise, ebenso wie ich es für die Säugetiere oder die Amphibien beschrieben habe — durch Abrundung und Isolierung der gewöhnlichen, indifferenten sternförmigen Mesenchymzellen.

Es muss angenommen werden, dass die Epithelzellen der Thymusplakoden einen besonderen anziehenden Einfluss auf die amöboiden Lymphozyten ausüben. Die Wanderzellen häufen sich an der unteren Oberfläche des Epithels an und dringen allmählich mittelst amöboider Bewegungen zwischen die Epithelzellen ein. Diese letzteren werden auseinandergeschoben, verwandeln sich in ein typisches epitheliales Thymusretikulum und treten trotz ihrer Wucherung zwischen den Lymphozyten allmählich ganz zurück. Die Lymphozyten häufen sich hingegen zwischen den Epithelzellen in immer wachsenden Mengen an, wuchern hier sehr energisch und tragen dadurch in den späteren Stadien zur raschen Vergrösserung der ganzen Anlage bei.

In den späteren Generationen verwandeln sie sich allmählich in kleinere Formen, bis der Typus des gewöhnlichen dunkelkernigen kleinen Lymphozyten erreicht ist.

Die Marksubstanz entsteht in der Selachierthymus auf dieselbe Weise, wie auch sonst bei anderen Wirbeltieren — durch inselförmige Hypertrophie der Zellen des epithelialen Retikulums; in den Inseln fliessen die Epithelzellen synzytienartig zusammen, während sich die Lymphozyten aus diesen Bezirken zum grössten Teil entfernen.

Ebenso wie bei allen anderen Wirbeltieren sind also auch bei den Selachiern die kleinen Thymuszellen echte Lymphozyten; sie sind mit den Lymphozyten, die man zu gleicher Zeit überall im Bindegewebe, im Blut oder in den blutbildenden Organen trifft, vollkommen identisch und können sicherlich in den späteren, von mir nicht speziell untersuchten Stadien aus der Thymus in die anderen Gewebe und speziell in das Blut übertreten.

Die Histogenese der Thymus bei den Selachiern verläuft durchaus nach demselben Prinzip, wie bei allen anderen unter-

suchten Wirbeltieren und hat eine besondere Ähnlichkeit mit der Thymusentwicklung bei den Teleostiern (Hammar [11]). Die Thymus ist ein ursprünglich rein epitheliales Organ, welches von fremden, mesenchymatischen wandernden Zellen, den Lymphozyten, infiltriert wird und diesen letzteren passende Bedingungen für eine äusserst starke Vermehrung bietet. Da die kleinen Lymphozyten später sicherlich aus der Thymus auch in die anderen Gewebe und in das Blut gelangen können, wie dies auch bei den anderen Wirbeltieren geschieht, so kann die Thymus auch bei den Selachiern in diesem speziellen Sinne als blutbildendes oder lymphoides Organ aufgefasst werden, obwohl sie histogenetisch mit richtigem lymphoiden Gewebe natürlich nichts zu tun hat.

Die histogenetische Seite des Thymusproblems scheint mir nunmehr in ihrem Hauptprinzip endgültig geklärt zu sein und diese Frage kann hiermit als erledigt betrachtet werden.

Literaturverzeichnis.

1. Antipa, Gr.: Über die Beziehungen der Thymus zu den sogenannten Kiemenspaltenorganen bei Selachiern. *Anat. Anz.*, Bd. 7, Nr. 21 und 22, 1892, S. 690.
2. Beard, J.: The system of branchial sense Organs and their associated Ganglia in Ichthyopsida. A Contribution to the Ancestral History of Vertebrates. *The Quarterly Journal of Micr. Science*, 1886, V. 26, N. S.
3. Derselbe: The development and probable function of the Thymus. *Anat. Anz.*, Bd. 9, 1894.
4. Derselbe: The source of leucocytes and the true function of the thymus. *Anat. Anz.*, Bd. 18, 1900.
5. Derselbe: The Origin and Histogenesis of the Thymus in *Raja batis*. *Zoologische Jahrbücher*, Abt. f. Anatomie und Ontogenie der Tiere, Bd. 17, 1903, S. 403.
6. Dantschakoff, W.: Untersuchungen über die Entwicklung von Blut und Bindegewebe bei Vögeln. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 73.
7. Dieselbe: Über die Entwicklung der embryonalen Blutbildung bei Reptilien. *Anat. Anz.*, Ergänzungsbd. z. 37. Bd., 1910; *Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der 24. Versamml. in Brüssel*, 7.—11. Aug. 1910, Jena 1910.
8. Dohrn: Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. IV. Die Entwicklung und Differenzierung der Kiemenbogen der Selachier. *Mitt. der zool. Station Neapel*, Bd. 5. Zitiert nach Hammar.
9. Fritsche, E.: Die Entwicklung der Thymus bei Selachiern. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaften*, Bd. 46, H. 1, 1910.
10. Froiep: Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfnerven. *Verhandl. d. Anat. Gesellsch.*, 5. Versamml., München 1891, S. 55.

11. Hammar: Zur Kenntnis der Teleostierthymus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 73, H. 1, 1908.
12. Derselbe: Fünfzig Jahre Thymusforschung. Kritische Übersicht der normalen Morphologie. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. von Merkel und Bonnet, Bd. XIX, 1909.
13. Derselbe: Zur Kenntnis der Elasmobranchierthymus. Zoologische Jahrbücher. Abt. f. Anatomie und Ontogenie der Tiere, Bd. 32, 1911.
14. Hoffmann, C. K.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii. Morphologisches Jahrbuch, Bd. 27, 1899.
15. Maximow, A.: Untersuchungen über Blut und Bindegewebe. I. Die frühesten Entwicklungsstadien usw. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 73, 1909.
16. Derselbe: Untersuchungen über Blut und Bindegewebe. II. Über die Histogenese der Thymus bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 74, 1909.
17. Derselbe: Über embryonale Entwicklung der Blutzellen bei Selachiern und Amphibien. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der 24. Versamml. in Brüssel, 1910.
18. Derselbe: Untersuchungen über Blut und Bindegewebe. IV. Über die Histogenese der Thymus bei Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 79, 1912.
19. de Meuron: Développement du Thymus et de la glande thyroïde. Arch. de sciences phys. et natur., T. 15, 1886.
20. Mieters, H.: Entstehung der weissen Blutkörperchen und der Milz bei Bufo vulgaris. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaften, Bd. 46, 1910.
21. Stöhr, P.: Über die Abstammung der kleinen Thymusrindenzellen. Anat. Hefte, Bd. 41, 1910.
22. Vialleton: Sur les arcs viscéraux et leur rôle topographique chez les Vertébrés. Arch. d'Anat. microscopique, V. 10, 1908—1909.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IV—VIII.

Ausführliche Erklärung im Text.

Die Figuren der Taf. IV—VI stellen einfache Umrisszeichnungen von Serienschnitten vor, die die topographischen Verhältnisse der Thymusanlagen und der benachbarten Gebilde erläutern. Sie sind unter schwacher Vergrößerung mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates auf der Höhe des Mikroskopisches entworfen worden, die Fig. 1—33 mit Objektiv Leitz 2 und Komp.-Ok. Zeiss 8, die Fig. 34—37 mit Obj. Leitz 2 und Huygh.-Ok. Zeiss 3, die Fig. 38—42 mit Obj. Leitz 2 und Komp.-Ok. Zeiss 6.

Die Figuren der Taf. VI und VII sind mit grösstmöglicher Sorgfalt und Naturtreue hergestellte Abbildungen mikroskopischer Querschnitte durch die Thymusanlagen von Selachierembryonen unter starker Vergrößerung, entworfen ebenfalls mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates. Es wurden dazu benutzt Obj. Homog. Immers. Apochr. 2,0 mm, Ap. 1,40 und Komp.-Ok. 8 von Zeiss.

Bei der Reproduktion sind sämtliche Figuren auf ca. $\frac{3}{4}$ verkleinert worden.

Allen Abbildungen liegen mit Eosin-Azur gefärbte Zelloidinschnittpräparate von mit Zenker-Formol fixierten Objekten zugrunde.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen: A = Gehörorgan; B = ektodermale Sinnesplakode vor ihrer Zweiteilung; Ch = Chorda; Ep = Epithelzellen der Thymusanlage; Ep' = ihre Mitosen; Epk = ihre Kerne; G = Gehirn; Gf = Ganglion des Facialis; Ggl = Ganglion des Glossopharyngeus; Gv = Ganglion des Vagus; Gz = junge indifferente Ganglienzellen; Ksp = Plakode des Kiemenspaltenorgans; Lm = Lymphozyten; Lm' = ihre Mitosen; Lma = in das Thymusepithel einwandernde Lymphozyten; Lmb = im Thymusepithel liegende Lymphozyten; Mz = Mesenchymzellen; Mz' = ihre Mitosen; Mza = Mesenchymzellen, die sich kontrahieren und in Lymphozyten verwandeln; rdgl = Ramus dorsalis nervi glossopharyngei; rdv = Ramus dorsalis vagi; s = schollige Einschlüsse im Epithelprotoplasma; Spl = Schleimkanalplakode; Sb¹, Sb², Sb³, Sb⁴, Sb⁵, Sb⁶ = 1—6 Schlundbogen (Viszeralbogen); Th¹, Th², Th³, Th⁴, Th⁵ = 1., 2., 3., 4., 5. Thymusanlage; Tha = dorsaler verdickter Teil der 1. Thymusanlage bei Scyllium; Thb = mittlerer dünner Teil derselben; Thc = ventraler verdickter Teil derselben; Thsp = Spirakulumthymus; V = Vena jugularis.

Tafel IV.

- Fig. 1—9. Rajaembryo von 20 mm Länge. Querschnitte, rechte Seite.
 Fig. 1. Thymusplakode (Thsp) und Sinnesplakode (B) an der 1. Schlundspalte (Spirakulum).
 Fig. 2—4. Drei Schnitte durch die 1. Thymusanlage (Th¹); zwischen dem 1. und dem 2. Schnitt liegen drei, zwischen dem 2. und dem 3. Schnitt zwei nicht abgebildete Schnitte von 7 „ Dicke.
 Fig. 5—7. Drei Schnitte durch die 3. Thymusanlage (Th³) und die kaudal von ihr gelegene Sinnesplakode B; zwischen dem 1. und 2. Schnitt liegen sechs, zwischen dem 2. und 3. Schnitt zwei nicht abgebildete Schnitte von 7 „ Dicke.
 Fig. 8. Schnitt durch die 4. Thymusanlage (Th⁴).
 Fig. 9. Schnitt durch die 5. Thymusanlage (Th⁵); x = dünne, die Schlundspalte noch verschliessende Epithelmembran.
 Fig. 10—18. Rajaembryo von 25 mm Länge. Querschnitte, rechte Seite, abgebildet ist jeder 2. Schnitt der Serie. Zuerst erscheint die 1. Thymusanlage der rechten Seite (Th¹), dann folgt kaudal die sich in zwei Teile (Spl und Ksp) trennende Sinnesplakode.

Tafel V.

- Fig. 19—33. Rajaembryo von 36 mm Länge. Querschnitte, linke Seite; 15 aufeinanderfolgende Schnitte durch die 1. linke Thymusanlage (Th¹) und das kaudal von derselben liegende Kiemenspaltenorgan (Ksp).

Tafel VI.

- Fig. 34—37. Rajaembryo von 50 mm Länge. Vier Querschnitte (rechte Seite) durch die 1. rechte Thymusanlage. Zwischen den ab-

gebildeten Schnitten liegen je drei nicht abgebildete; f = verdicktes Kiementaschenepithel, mit welchem die noch nicht ganz abgeschnürte Thymusanlage zusammenhängt

- Fig. 38. Scylliumembryo von 25 mm Länge. Querschnitt (linke Seite) durch die 1. linke Thymusanlage (Th¹).
 Fig. 39—42. Scylliumembryo von 30 mm Länge. Vier Querschnitte (linke Seite) durch die 1. linke Thymusanlage. Zwischen den Schnitten Fig. 39 und 40 liegen vier, zwischen den Schnitten Fig. 40 und 41 vier, zwischen den Schnitten Fig. 41 und 42 sieben nicht abgebildete Schnitte von 7 μ Dicke. Fig. 40 u = Lumen des blinden dorsalen Kiementaschenzipfels. Fig. 42 h = dünnes Epithel zwischen den beiden Randwülsten der Thymus 1.

Tafel VII.

- Fig. 43. Rajaembryo von 20 mm Länge; rechte Thymus 2; Lymphozyten (Lm) unter dem Epithel (Ep) der Thymusplakode.
 Fig. 44. Rajaembryo von 21 mm Länge; rechte Thymus 2; wuchernde Lymphozyten (Lm, Lm') unter der Plakode.
 Fig. 45. Rajaembryo von 20 mm Länge; rechte Thymus 1; stark amöboide Lymphozyten (Lm) unter der Plakode; in der letzteren eine geschrumpfte dunkle Epithelzelle (x).
 Fig. 46. Rajaembryo von 27 mm Länge; linke Thymus 3; Lymphozytenhaufen (Lm) unter der Plakode.
 Fig. 47. Rajaembryo von 20 mm Länge; linke Thymus 3; Eindringen von amöboiden Lymphozyten (Lma, Lmb) in die Plakode; r = geschrumpfte homogene Epithelzelle.
 Fig. 48. Rajaembryo von 20 mm Länge; rechte Thymus 1; Immigration von Lymphozyten (Lm, Lma) in die Plakode.
 Fig. 49. Rajaembryo von 27 mm Länge; linke Thymus 1; Infiltration der Plakode mit Lymphozyten.
 Fig. 50. Rajaembryo von 25 mm Länge; rechte Thymus 1 (derselbe [ganze] Schnitt abgebildet unter schwacher Vergrößerung auf Fig. 13); dargestellt ist die Grenze zwischen Thymusplakode (rechts) und Kiemenspaltenorgan (links); mit dem Epithel des Kiemenspaltenorgans erscheint die Zellmasse des Ganglions des Glossopharyngeus (Gz) in w innig verschmolzen; y = zusammengedrückte Kerne; z = zweifelhafte Zellen (Lymphozyten oder Ganglienzellen).

Tafel VIII.

- Fig. 51. Rajaembryo von 36 mm Länge; linke Thymus 1 (derselbe [ganze] Schnitt unter schwacher Vergrößerung abgebildet auf Fig. 27); der Schnitt geht durch den kaudalsten Teil der jetzt schon knopfartigen Thymusanlage, deren Oberfläche in der oberen Hälfte der Zeichnung tangential angeschnitten erscheint. Hier sieht man das Epithel (Epk) infiltriert mit Lymphozyten (Lmb); an der Oberfläche des Epithels ein in einer Kapillare eingeklemmter Erythrozyt (Erz).

Rechts die freie äussere, flache Oberfläche der Thymusknospe, mit einigen Schichten platter Epithelzellen (o). In der unteren Hälfte der Zeichnung (m) Verbindung der Ganglienzellenmasse (Gz) des Glossopharyngeus mit dem Epithel des Kiemenspaltenorgans (Ksp); in n ein zwerchsackförmig eingeschnürter Kern (einer Ganglienzelle?).

- Fig. 52. Rajaembryo von 38 mm Länge; rechte Thymus 1; die knopfförmig in das Mesenchym hineinragende Thymus besteht aus Epithel (Ep), welches, besonders in der Mitte und an der freien Oberfläche (unten) dicht mit Lymphozyten (Lmb) infiltriert erscheint; k = blau gefärbte Protoplasmateilchen der Lymphozyten; s = die gewöhnlichen azidophilen Schollen im Epithelprotoplasma; diese beiden Arten von Gebilden erscheinen auf der schwarzen Zeichnung ganz ähnlich.
- Fig. 53 und 54. Scylliumembryo von 25 mm Länge; rechte Thymus 1; zwei dicht beieinander liegende Stellen, mit Immigration von wuchernden Lymphozyten (Lm, Lma, Lmb, Lm') ins Epithel (Epk); r = geschrumpfte, dunkle Epithelkerne an der Oberfläche der Thymusplakode.
- Fig. 55. Scylliumembryo von 28 mm Länge; linke Thymus 1; Immigration von Lymphozyten (Lma) ins Epithel (Epk).
-