Zur Entwicklung der Vena cardinalis posterior von Torpedo und deren Beziehungen zur Vorniere.

Von

J. Rückert, München.

Hierzu Tafel XXV und XXVI und 1 Textfigur.

Die nachstehende Untersuchung, welche sich mit der Entstehung der Kardinalvene im Vornierengebiet von Torpedo beschäftigt, schliesst sich an meine vorangehende Arbeit „Über die Glomeruli der Vorniere von Torpedo und deren arterielle Gefässe“ (Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 89, Heft 4, 1916) an. Es wird daher in ihr wiederholt auf diese Publikation Bezug genommen. Wenn die Entstehung der Venen der Vornierengegend hier gesondert von derjenigen der Arterien dargestellt wird, so mag dies in dem Umstande seine Rechtfertigung finden, dass bei Torpedo diese beiderlei Gefässe nicht gleichzeitig auftreten, sondern die Venen merklich später als die Arterien.

1. Selachierliteratur.

In der Literatur finden sich über die erste Entstehung der Kardinalvenen bei Elasmobranchiern folgende Angaben. C. Rabl teilt in seiner Schrift „Über die Entwicklung des Venensystems der Selachier“ (1892) mit, dass die Anlagen der V. cardinalis posterior bei Pristiurusembryonen von 60 und 70 Urwirbeln noch sehr kurz sind und kaum über die Leberanlage hinausreichen, während die vordere Kardinalvene gut entwickelt und vielleicht schon bei Embryonen von 56 Urwirbeln vorhanden ist. Über die Art ihrer Entstehung äussert er sich nicht bestimmt, doch hält er es für möglich, dass sie nicht vom Duct. Cuvieri aussprosst, sondern durch Vereinigung der venösen Schenkel der von den Aorten entspringenden Intersegmentalarterien („Interprotovertebralarterien“ der Autoren) entsteht. Die V. cardinalis posterior liegt dann „in der hinteren Rumpfhälfte seitlich von dem in Bildung begriffenen Interrenalkörper, weiter vorn neben der Aorta und dabei stets dorsal von den Urnierenkanälchen“. Im folgenden Jahre beschreibt dann C. K. Hoffmann, dem die Rablsche

Publikation nicht zugänglich war, die Kardinalvenenanlagen zuerst (1893a) als „Ausstülpungen des Sinus venosus“ und darauf (1893b) als segmentale Ausbuchtungen der Aorta. Die letztere Entstehungsweise der Kardinalvene ist auch für andere Objekte, so in neuerer Zeit für das Hühnchen von Grafe (1905) und Evans (1909) angegeben worden. Auch Hoffmann lässt die hintere Kardinalvene später entstehen als die vordere.

2. Eigene Befunde über die erste Anlage der hinteren Kardinalvene.

Meine eigenen Untersuchungen über die Entwicklung der hinteren Kardinalvene betrachte ich keineswegs als erschöpfende, es kommt mir nur darauf an, die Entstehung der Vene im Bereich der Vorniere zu verfolgen und einen auffallenden Unterschied in der Entwicklung dieses Stückes und des übrigen Rumpfabschnittes klarzustellen. Da ich auf die Entstehungsweise des Duct. Cuvieri und des anschliessenden, bis zum Vorderende der Vorniere reichenden kurzen Venenabschnittes im folgenden nicht zurückkomme, erwähne ich hier nur kurz, dass auch ich ein Auswachsen der Vene aus dem Duct. Cuvieri nicht gefunden habe und bestätige ferner die leicht festzustellende Tatsache, dass die hintere Kardinalvene später auftritt als die vordere. Dass ihre Anlage aus Ausbuchtungen der Aorta oder aus Aortenästen hervorgeht,¹⁾ trifft dagegen für Torpedo nicht zu. Sie erscheint vielmehr wie diejenigen der übrigen grossen Gefäßstämme zuerst in Form einer Ansammlung von Gefässzellen, die auf einzelnen Querschnitten nur spärlich, oft nur in der Einzahl vorhanden sind, neben der schon hohlen Aorta und ohne Verbindung mit ihr, wie wir sehen werden. Aus dieser Anlage gehen dann in der bekannten Weise Endothelröhrchen hervor, die aber gleichfalls nicht mit der Aorta in Verbindung stehen. Dagegen will ich nicht in Abrede stellen, dass ein Zusammenhang mit den Anlagen von Intersegmentalgefässen besteht, doch habe ich diesem Punkt keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Ihre Lage zu den Urnierenkanälchen bzw. den Urwirbelstielen wird dagegen eingehend behandelt werden.

¹⁾ Das letztere ist nach neueren Angaben Möllendorfs (1911) bei Bombinator der Fall. Vgl. auch Grafe und Evans.

Bei Torpedo tritt die Anlage der hinteren Kardinalvene zuerst in der Vornierengegend und bald danach auf der kurzen Strecke zwischen dem Duct. Cuvieri und der Vorniere auf. Sie breitet sich langsam bis zum hinteren Ende der Vorniere aus und greift von da in der gleichen Richtung fortschreitend auf die weiter kaudal gelegenen Teile des Rumpfes über.

In der Vornierenregion, auf die ich mich zunächst beschränke, erscheint die Vene erst zu einer Zeit, in welcher die arteriellen Quergefäße, besonders die rasch vergänglichen linksseitigen, und die Glomerularanlagen schon wieder in Rückbildung begriffen sind. Infolgedessen ist ihr Verhältnis zu den Glomeruli bei unserem Objekt viel schwieriger klarzustellen als bei den übrigen Anamniern, bei denen diese Gebilde eine vollkommenere Entwicklungsstufe erreichen und die Kardinalvene das Blut aus funktionierenden Glomerulis zurückführt.

Beginnen wir die Beschreibung mit dem Entwicklungsstadium, welches der voranstehenden Arbeit zugrunde liegt, in welchem also von fünf Visceraltaschen die zweite und dritte eröffnet ist und 39 Rumpfsomiten vorhanden sind. Bei dem einen der zwei quergeschnittenen Embryonen dieses Stadiums (Torp. 52) fand sich auf der rechten Seite die erste Spur der hinteren Kardinalvene in Gestalt eines sehr engen Endothelröhrchens, das medial dicht neben der Vornierenrinne, zwischen ihr und dem Urwirbelstiel bzw. dem Quergefäß liegt (siehe Rückert, 1916, Taf. XXIII, Fig. 20). Das junge Hohlgefäß dehnt sich nur über ein paar Schnitte aus, in einer Querschnittsebene, die dicht vor dem zweiten arteriellen Quergefäß liegt. Vor ihm und hinter ihm (l. c., Fig. 21) finden sich als solide Vorstufen des Venenrohrs nur ein kleines Zellenhäufchen oder vereinzelte Gefäßzellen, die sich von den zwischen den Urwirbelstielen gelegenen Mesenchymzellen nicht immer mit Sicherheit unterscheiden lassen.

Auf der linken Seite des Embryo und an einer zweiten Querschnittserie des gleichen Stadiums (Torp. 54) fehlt noch jede Spur eines Hohlgefäßes, hier sind nur die zuletzt erwähnten zelligen Vorläufer der Anlage, und auch diese in geringerer Zahl, vorhanden.

Ebenso verhält sich ein Embryo mit 41 und 42 Rumpfsomiten, eröffneter erster bis dritter und in Durchbruch begriffener

vierter Visceraltasche. Bei diesem sowie bei den nächstfolgenden Embryonen sind die Glomeruli, besonders die linken, schon erheblich zurückgebildet.

Auch bei einem Embryo mit 43—44 Rumpfsomiten und fünf Visceraltaschen, von denen die erste bis vierte eröffnet sind, ist die Anlage der linken Kardinalvene noch auf der nämlichen sehr frühen Stufe, während sie rechts in den Querschnittsebenen des ersten und dritten Quergefäßes über je ein paar Schnitte die Form eines Endothelröhrchens erreicht hat.

Bei einem gleichaltrigen Embryo dagegen erscheint die Vene auf der rechten Seite als Endothelrohr am vorderen Ende der Vorniere schon über eine etwas längere Strecke. Sie dehnt sich über den ganzen Zwischenraum zwischen dem ersten und zweiten Nephrotom aus und liegt hier (Taf. XXV Fig. 1) in einer flachen, ventral vorgebuchteten Falte der dorsalen Leibeshöhlenwand, in welche dicht medial von ihr ein kurzer Aortenzipfel, das Rudiment eines ersten Quergefäßes (Q), vordringt. Die Peritonealfalte ist somit als eine rudimentäre Glomerularfalte anzusprechen, von der Art, wie sie für die linke Körperseite von mir (Rückert, 1916) dargestellt worden ist. Das neue ist nur, dass in ihr neben dem arteriellen jetzt auch ein venöses Gefäß liegt. Wie man das erstere als zuführendes, so darf man das letztere als abführendes Glomerulargefäß betrachten.

Mit dem Auftreten des kaudal sich anschliessenden Urwirbelstiels (Nephrotoms Fig. 2 N), dessen Hohlraum medial von der Falte gelegen, nach aufwärts und lateral vordringt, wird die letztere tiefer ausgeschnitten. Sie ragt jetzt in ventro-medianer Richtung in die Leibeshöhle vor. Auch ist sie mitsamt ihrer Vene durch den Urwirbelstiel nach abwärts verdrängt worden, wie am deutlichsten aus der Lageveränderung des Gefäßquerschnittes zum dorsalen Darmrand oder zur ventralen Aortenwand ersichtlich wird.

Noch weiter kaudal (Fig. 3) tritt die herabgetretene Falte auf das dichte Mesenchymlager (Ml), welches das zur Aorta aufsteigende vordere Ende der Dotterarterie (Da) bedeckt, und verbindet sich mit ihm. Dabei geht ihr Peritonealüberzug in die den Mesenchymwulst überkleidende und durch ihn vom Darm abgehobene Splanchnopleura über, so dass die im Innern der Falte gelegene Vene direkt auf das Mesenchymlager gelangt. Dem

letzteren aber sitzen, da wo es dorsal bis an die Vorniere heranreicht, die Glomeruluszapfen auf, wie in der voranstehenden Arbeit gezeigt wurde.

Es geht also aus dem Gesagten hervor, dass am vorderen Ende der Vorniere die frisch gebildete Kardinalvene sich auf das Glomerulargebiet herabsenkt und zwar innerhalb einer Falte der dorsalen Peritonealwand, die als „Cölomstrang“ (Fig. 3, St) den dorsalen Abschnitt der Leibeshöhle in ventromedianer und zugleich etwas kaudaler Richtung durchsetzend zur Mesenchymdecke der Dotterarterie zieht.

Bei anderen Embryonen, bei welchen der vordere Umfang der Dotterarterie etwas weiter kaudal emporsteigt, schlägt der Cölomstrang mehr die Richtung nach hinten ein und wird daher auf Querschnitten fast quer getroffen, wie aus der Abbildung eines gleich zu besprechenden etwas älteren Embryos (Fig. 4, St) ersichtlich ist.

Den beschriebenen Cölomstrang fand ich schon bei einem Teil der jüngeren Embryonen, die noch keine Spur einer Kardinalvenenanlage aufweisen. Er stellt zu jener Zeit einen soliden, d. h. gefässlosen Zellenzug dar. Erst wenn mit dem Auftreten der hinteren Kardinalvene ein Endothelröhrchen in ihm erscheint, habe ich ihn konstant angetroffen. Von da an erhält er sich, auch nach dem Verlust des Gefässes, über eine lange Zeit des Embryonallebens.

Wir fahren in der Beschreibung unseres Stadiums fort. Nachdem die Kardinalvene in der geschilderten Weise aus ihrer Lage abgelenkt ist, tritt sie kaudal nach längerer Unterbrechung erst zu Beginn des zweiten, durchlaufenden, arteriellen Quergefässes der Vorniere wiederum, und zwar an ihrer alten Stelle neben der Aorta, als enges Endothelröhrchen über ein paar Schnitte auf.

Auf der linken Seite erscheint die Vene gegenüber der Fig. 1 ebenfalls zwischen zwei Urwirbelstielen, aber nur über wenig Schnitte. Sie liegt hier gleichfalls in einer Peritonealfalte. Diese schnürt sich jedoch links niemals zu einem Strang ab, entsprechend dem Umstand, dass hier keine Dotterarterie gebildet wird, der sie zustreben könnte. Auch hier taucht sie hinter dem übernächsten Nephrotom nochmals auf, doch nur als solide Anlage. Aber diese liegt in der Basis einer schwachen Peritonealfalte,

lateral neben einem Aortenast, ähnlich wie in Fig. 1 der rechten Seite, so dass man auch hier von einer Glomerulusfalte sprechen kann. Es folgen dann noch drei kräftig ausgebildete Aortenäste (Glomerulararterien) mit wohlerhaltenen Glomerulusfalten, aber in deren Bereich ist die Vene noch nicht angelegt. Da zwei dieser Gefäße schon von der Aorta abgetrennt sind, kann man sie leicht mit der Anlage der Kardinalvene verwechseln und so zu der Annahme kommen, dass die letztere in Form von intermetameren Aortenbuchten entstehe. Vielleicht klärt sich der Irrtum C. K. Hoffmanns (s. S. 467) auf diese Weise auf.

Einen weiteren Fortschritt ihrer Längenentwicklung zeigt die hintere Kardinalvene bei einem nur wenig älteren Embryo, bei welchem die sechste Visceraltasche als schwache Ausbuchtung schon angelegt ist, aber nur die vier ersten Visceraltaschen, wie bei dem vorigen Embryo, eröffnet sind.

Über die linke Seite dieses Embryo können wir kurz hinweggehen. Die Vene dehnt sich hier über die vordere Hälfte des Vornierengebiets aus und zwar mit zweimaliger Unterbrechung an den Urwirbelstielen. Das erste Rohrstück gelangt beim Einschneiden des Urwirbelstiels, indem es solid und unfertig wird, in die gleiche Peritonealfalte, wie sie in Fig. 2 für die rechte Seite des vorigen Embryos abgebildet ist. Das zweite und dritte Venenstückchen liegen in ganz flachen, nur erst angedeuteten Falten. Das dritte hat zwar neben sich einen noch wohl erhaltenen Aortenast, doch kann man von einer „Glomerularfalte“ hier nicht mehr sprechen. Erst am folgenden Aortenast ist eine solche noch vorhanden, hier ist aber die Vene noch nicht angelegt.

Auf der rechten Seite erstreckt sich die Vene kaudal bis über die Mitte der Vornierenregion hinaus. Sie ist noch unterbrochen und zwar wie bisher an den Stellen der Urwirbelstiele, wie aus dem nach einer graphischen Rekonstruktion hergestellten Übersichtsbild der Fig. 11 zu erkennen ist. Die Vene ist hier schraffiert, die Urwirbelstiele sind mit schwarzem Farbenton angegeben.

Im Einzelnen verhält sie sich bei unserem Embryo folgendermassen. Am vorderen, ganz flachen und unbestimmten Ende der Vorniere geht von der Stelle, wo die Vene liegt, eine Peritonéalfalte aus, die sich in den oben beschriebenen „Cölostomstrang“ (Fig. 4) fortsetzt. Dabei besteht gegenüber dem vorigen Embryo

der nebensächliche Unterschied, dass die Vene nicht als Hohlgefäß in die Falte eintritt, sondern blind an ihr endet. Aber einige Zellen, die man als ihre Fortsetzung ansehen darf, gelangen in das Innere der Falte, und an deren Stelle erscheint dann im weiteren Verlauf des Stranges durch die Leibeshöhle das in Fig. 4 abgebildete Hohlgefäß, das sich zum Mesenchymlager der Dotterarterie herabsenkt. Dieses Gefäß ist in Fig. 11 unterhalb des ersten Urwirbelstieles zu sehen (Cv_1).

In den Zwischenräumen zwischen diesem und dem folgenden Urwirbelstiele taucht nun die unterbrochene Kardinalvene (C_2 in Fig. 11) wieder an ihrem alten Platz, am ventro-lateralen Umfang der Aorta, auf (Fig. 4 C). Sie kommt auf den folgenden Schnitten dicht neben das erste arterielle Quergefäß zu liegen, das von der Aorta zur Dotterarterie durchläuft. Fig. 4 zeigt schon die Stelle, an welcher die Aorta sich zu diesem Quergefäß (Q) auszieht, im vorderen Anschnitt und gibt so eine Vorstellung von der Lage der Vene zur Arterie.

Durch den nächsten Urwirbelstiel (zweites Nephrotom) wird die Vene wieder mitsamt dem angrenzenden Leibeshöhlendach ventral verschoben und von der Aorta abgedrängt, ähnlich wie es in Fig. 5 für ein späteres Segment dargestellt ist (Fig. 11 Cv_2). Alsdann endet sie wieder im Bereich desselben Urwirbelstiels. Hinter ihm tritt sie zum dritten Male auf (Fig. 11 C_3), kommt neben das zweite arterielle Quergefäß und wird sodann durch das dritte Nephrotom wiederum ventral verdrängt (Fig. 11 Cv_3). Diese Stelle wurde auf dem Querschnitt der Fig. 5 abgebildet, weil hier die Vene sich bezeichnenderweise ventral gegen das Mesenchymlager spitz auszieht, als ob sie in dasselbe einzudringen im Begriff stünde und weil am Mesenchymlager sich hier noch ein Glomeruluszapfen (Gl) erhalten hat. Nach einer kurzen Unterbrechung durch das dritte Nephrotom erscheint die Vene im Bereich des dritten und weitesten Quergefäßes nochmals auf ein paar Schnitte, zum vierten und letzten Male (C_4 in Fig. 11).

Wie hieraus ersichtlich, tritt die hintere Kardinalvene in der vorderen Hälfte des Vornierengebietes intermetamer zwischen den Urwirbelstielen auf, um sich von diesen Stellen aus noch ein längeres oder kürzeres Stück in das Bereich des nächstfolgenden Urwirbelstiels fortzusetzen, wobei sie von der

Aorta ventral abrückt und sich dem Glomerulusgebiet nähert. Hierbei zeigt sie nun in den einzelnen Segmenten ein verschiedenes Verhalten. Während sie nämlich am vordersten Urwirbelstiel der Region in eine ventral in die Leibeshöhle vorragende Peritonealfalte (Fig. 2) gerät, die sich in einen die Leibeshöhle durchsetzenden Cöломstrang (Fig. 3 und 4) fortsetzt, scheinen an den folgenden Urwirbelstielen beide Bildungen zu fehlen. Ich sage scheinen, denn in Wirklichkeit kommen auch hier wie Fig. 5 zeigt, beim Einschneiden der Urwirbelstiele (N) die gleichen gefäßhaltigen Peritonealfalten zum Vorschein, wie in Fig. 2, nur ragen diese jetzt nicht frei in die Leibeshöhle vor. Sie treffen vielmehr, wie aus einem Vergleich der beiden Figuren ohne weiteres ersichtlich, auf die jetzt zur Vornierenhöhe emporgestiegene Dotterarterie (Da) und verschmelzen mit deren Überzug. So rückt also auch hier die Vene an das Mesenchym der Dotterarterie heran, aber sie erreicht es direkt ohne Zuhilfenahme eines Cöломstrangs, weil die Dotterarterie bis nahe zu ihr emporgerückt ist. Damit ergibt sich eine einfache Erklärung für den Cöломstrang am vorderen Ende der Vorniere: er stellt keine Bildung *sui generis* dar, sondern nur eine Spezialform der auch in den übrigen Vornierensegmenten vorhandenen Verbindung der Vena cardinalis mit dem Mesenchymlager der Dotterarterie. Wo die Dotterarterie hoch steht, kommt diese Verbindung durch direkte breite Berührung zustande, da wo sie tief steht, wie am vorderen Vornierenende, geschieht dies mittelst eines dünnen Peritonealstranges.

Die Cöломstränge der rechten Vornierenregion stellen so auffallende Gebilde dar, dass sie begreiflicherweise schon von früheren Untersuchern gesehen worden sind. Wir finden sie bei van Wijhe (1889) und bei Rabl (1896) für die rechte Seite von *Pristiurusembryonen* beschrieben und abgebildet. Die Schilderung van Wijhes leidet daran, dass der rechtsseitige Cöломstrang mit einer ganz anderen linksseitigen Bildung (s. S. 406 meiner vorhergehenden Arbeit) gemeinsam dargestellt wird. Doch ist er, nach den Figuren zu urteilen, mit dem von mir bei *Torpedo* gefundenen Strang identisch (vgl. meine Fig. 3 mit van Wijhes Fig. 6f), vorausgesetzt, dass er wirklich, wie

van Wijhe angibt, einen Ast der Kardinalvene enthält.¹⁾ Dass auch ein Zweig der Aorta in den Strang eintritt, wie es van Wijhe beschreibt, habe ich bei *Torpedo* nicht gefunden, doch ist es nach dem Verhalten späterer Stadien (s. unten) sehr wohl denkbar, dass bei diesem Objekt ein in Rückbildung begriffenes arterielles Quergefäss mit der Vene in einen gemeinsamen Peritonealstrang zu liegen kommen kann. Den Strang als solchen als einen Glomus anzusprechen, wozu van Wijhe neigt, ist nicht berechtigt, doch gehen von dem Mesenchymlager, zu dem er zieht, die glomerularen Gefässbuchten und die soliden Glomeruluszapfen aus (s. Rückert, 1916).

Der von Rabl abgebildete Strang stimmt ebenfalls mit dem von mir bei *Torpedo* gefundenen überein (vgl. Rabls Taf. 14, Fig. 5 und 6 mit meinen Fig. 4 und 9), so dass ich an der Identität der beiderlei Bildungen keinen Augenblick zweifeln würde, wenn dem nicht die bestimmte Angabe Rabls im Wege stünde, dass das Gefäss des Stranges vorn mit der Aorta und hinten mit der Dotterarterie sich verbindet (?). Bei *Torpedo* geht es von der V. cardinalis aus und endet blind neben der Dotterarterie. Ist Rabls Beobachtung zutreffend, dann muss man mit der Möglichkeit rechnen, dass der Strang bei *Pristiurus* nicht einen Kardinalvenenast, sondern ein enges und in die Länge ausgezogenes arterielles Quergefäss führt, eine Bildung, der ich bei *Torpedo* nicht begegnet bin. Ein sicheres Urteil lässt sich aber ohne Kenntnis des Objektes auch hier nicht fällen. Jedenfalls haben beide Autoren die Bedeutung der von ihnen beschriebenen Stränge nicht erkannt.

Für die älteren Stadien, zu denen wir jetzt übergehen, muss zuerst die Ausdehnung der Vorniere und das Verhalten ihrer arteriellen Quergefässe kurz berührt werden.

Schon bei den bisher beschriebenen Embryonen war die Abgrenzung der Vorniere nach vorn wegen der rudimentären Beschaffenheit ihres Anfangsstückes auf Querschnitten nicht ohne weiteres möglich. Nur auf horizontalen Längsschnitten war eine vollständige Übersicht über diese Organanlage zu gewinnen. Solche Schnitte liessen zugleich erkennen, dass hinter jedem der

¹⁾ In diesem Fall hat der Strang mit dem in Fig. 18 meiner alten Arbeit (1888), mit dem ihn van Wijhe vergleicht, nichts zu tun, denn diese Figur zeigt nur die Dotterarterie mit einem aufsitzenden Glomeruluszapfen.

sechs Vornierensegmente auf der rechten Seite ein arterielles Quergefäß liegt. Mit Hilfe dieser Gefäße gelang es nun, das vordere Ende der Vorniere auch auf Querschnitten zu bestimmen, bei einem Teil der Embryonen mit Sicherheit, während bei anderen infolge der mangelhaften Ausbildung des ersten und letzten Quergefäßes mit einem Irrtum um ein Segment gerechnet werden musste. Diese Fehlerquelle war auch durch die Bestimmung der Somiten nicht zu beseitigen, weil sich die Möglichkeit einer geringen Schwankung in der Ausdehnung des Organs nicht immer ausschliessen lässt.

Bei den nun folgenden älteren Embryonen steigert sich diese Schwierigkeit, weil die Peritonealrinne, zu welcher die kranialen Vornierendivertikel schon frühzeitig verschmelzen, nunmehr weitgehend verstreicht. Man kann im allgemeinen sagen, dass dann etwa die vordere Hälfte der ehemaligen Vornierenanlage infolge dieser Rückbildung nicht mehr oder doch nur sehr undeutlich zu erkennen ist, und zwar versagen jetzt nicht nur die Querschnitte, sondern auch die bisher noch zuverlässigen horizontalen Längsschnitte.

Dafür geben aber wiederum die Quergefäße, die sich auf der rechten Seite länger als die Vorniere erhalten, auch jetzt noch brauchbare Anhaltspunkte. Ich habe über ihr Verhalten und ihre Beziehungen zur Bildung der Dotterarterie in der voranstehenden Arbeit (Rückert, 1916, S. 421 und 444) neue Angaben gemacht, auf die ich hier verweise. Da aus denselben hervorgeht, dass die Vornierenquergefäße nicht zur Dotterarterie verschmelzen, sondern sich bis auf eines, das zur Wurzel der Dotterarterie wird, zurückbilden, so kann man an allen älteren Embryonen, bei welchen die Reste der sämtlichen sechs Quergefäße noch auffindbar sind, die ehemalige Längsausdehnung der Vorniere nachträglich eruieren. Sind nur mehr fünf Quergefäße nachweisbar, dann ist wieder ein Irrtum um ein Segment nicht auszuschliessen.

Nach diesen orientierenden Vorbemerkungen verfolgen wir die Weiterentwicklung der hinteren Kardinalvene bei einem Embryo von ca. 49 Rumpfsomiten, dessen fünfte Visceraltasche in Durchbruch begriffen ist und dessen sechste das Mesoderm an ihrem hinteren Umfang schon verdrängt hat.

Bei diesem Embryo ist die rechte Kardinalvene schon

über die ganze Länge der Vornierenregion angelegt. In den vorderen zwei Dritteln der Gegend bildet sie statt der bisherigen getrennten Abschnitte jetzt ein durchlaufendes Hohlgefäß, das nur einmal durch ein ganz kurzes unfertiges Stück unterbrochen ist. Auch über das hintere Drittel der Region dehnt sich ihre Anlage aus, aber sie ist hier noch grösstenteils solid und lässt auch die segmentale Anordnung vermissen, die im vorderen Abschnitt beim vorigen Stadium (Fig. 11) vorhanden war. Es schneiden jetzt fünf aufeinanderfolgende Urwirbelstiele der Vornierengegend (Nephrotome), indem sie dorso-lateral aus der Leibeshöhle empordringen, Falten der dorsalen Cölomwand für die Vene aus, wie früher in Fig. 2. Eine nähere Beschreibung ihres Verhaltens verschiebe ich auf das nächste Stadium und bemerke nur, dass hier die zweite Venenfalte des Vornierenabschnittes sich zu dem die Leibeshöhle nach hinten durchsetzenden Cölomstrang abschnürt. Dieser ist gefässlos und endet am vorderen Umfang des dritten arteriellen Quergefässes, des einzigen zur Dotterarterie durchlaufenden.

Die linke Kardinalvene ist hier in der Entwicklung noch etwas zurück. Sie erstreckt sich nur über die vordere Hälfte des Vornierengebiets und ist hier noch dreimal unterbrochen durch ebensovielen aufeinanderfolgenden Urwirbelstiele. Diese bilden die gleichen Falten wie rechts, wobei sie die Vene ventral von der Aorta abdrängen. In jeder Falte endet die Vene sofort und setzt sich nur in Form von Zellen noch weiter in sie fort. Sämtliche Falten sind hier, wie stets auf der linken Seite, an ihrem ventralen Umfang frei (s. S. 470).

Es folgt nun ein Embryo mit 57 Rumpfsomiten und sechs Visceraltaschen, von denen die erste bis fünfte weit eröffnet sind. Die Visceralbögen 2—4 tragen die ersten knopfförmigen Anlagen äusserer Kiemen. Es sind hier noch fünf deutliche Vornierenquergefässe erhalten, zwei vordere weite, die zur Dotterarterie durchlaufen, und drei folgende rückgebildete, die blind oberhalb dieser Arterie enden.

Die Kardinalvene der rechten Seite, deren Verhalten in Fig. 12 übersichtlich dargestellt ist, dehnt sich hier über das gesamte ehemalige Vornierengebiet aus und zwar mit Ausnahme eines hinteren Endstückes als ununterbrochenes Rohr.

Am vorderen Ende der Vornierenregion tritt die Kardinalvene wie bisher, indem sie sich ventro-median auszieht, in den Cöломstrang ein. Aber sie endet im vorliegenden Falle schon an dessen Abgangsstelle (Cv_1 in Fig. 12) von der dorsalen Peritonealwand und setzt sich nur mit einigen Zellen in ihn fort (in Fig. 12 punktiert, so dass der Strang gefässlos durch die Leibeshöhle zieht. Er läuft nach hinten zur ersten Wurzel der Dotterarterie zu der Stelle, wo diese von der Aorta abgeht. Der Fortschritt gegenüber den jüngeren Embryonen besteht nun darin, dass die Kardinalvene jetzt nicht mehr nach ihrem Eintritt in den Cöломstrang unterbrochen ist, sondern über diese Stelle hinaus kaudal sich fortsetzt, so dass der in den Strang sich einsenkende Zipfel jetzt nicht mehr ihr Ende (wie in Fig. 11), sondern einen ventralen Seitenast ihres Stammes vorstellt (Fig. 12). In welcher Weise diese Kontinuität der Vene nach hinten sich hergestellt hat, soll später erläutert werden.

Es folgen jetzt die zwei grossen Quergefässe, welche von der Aorta zur Dotterarterie durchlaufen. Hinter der Eimmündung jeder dieser „Wurzeln“ tritt der dorsale Umfang der Dotterarterie zutage, bedeckt von seinem Mesenchymlager (Fig. 6). Auf dieses kommt nun die Kardinalvene (Cv) zu liegen, die sich gegen diese Schicht ventro-median auszieht. Sie rückt damit an das Ursprungsgebiet der Glomeruli heran, welche letztere allerdings im vorliegenden Stadium schon fast vollständig wieder zurückgebildet sind. Doch ist gerade auf dem Schnitt der Fig. 6 ein solches Gebilde noch erhalten in Gestalt eines zipfelförmigen Fortsatzes (Gl), der gegen die Vornierenrinne zu vorspringt.

Durch die auf die Quergefässe folgenden Urwirbelstiele wird die Vene wie bisher nach unten verdrängt, sie rückt ventral von der Aorta ab und damit auf das Mesenchymlager zu. Fig. 6 zeigt den auf das zweite Quergefäss folgenden Urwirbelstiel (N) mit seiner Höhle. Die Vene liegt ventro-lateral von ihm. Freilich kommt es hier durch das Einschneiden des Urwirbelstieles nicht zur Bildung einer frei in die Leibeshöhle herabhängenden Venenfalte der dorsalen Cöломwand, wie sie für das vordere Vornierenende in Fig. 2 dargestellt wurde und wie sie im vorliegenden Stadium an derselben Stelle und auch hinter dem ersten Quergefäss noch teilweise vorhanden ist, weil die Dotterarterie in der Umgebung des zweiten, mächtigsten aller Quergefässe bis zur dorsalen

Peritonealwand emporragt. Das Verhältnis ist hier ganz das gleiche wie in Fig. 5 eines jüngeren Embryo, und man kann sich auch hier die freie Falte konstruieren, wenn man die laterale Wand des Urwirbelstiels um den ventralen Umfang der Vene herum gegen die Vornierenrinne zu in Gedanken weiter zieht.

Die dritte bis fünfte Vornierenarterie sind enge, blind geschlossene Aortenäste, die umsomehr rückgebildet erscheinen, je weiter kaudal sie liegen. Die dritte ist in Fig. 7 (Q₃) dicht hinter ihrer Abgangsstelle von der Aorta getroffen. Sie erreicht den hier schon tiefer stehenden dorsalen Umfang der Dotterarterie und damit auch dessen Mesenchymlager nicht mehr, sondern ist mit ihm durch ein schmales Gekröse (Quergefäßgekröse s. Rückert, 1916, S. 436) verbunden. An diesen Arterienast legt sich nun die Vena cardinalis (Cv) dicht an, wobei sie sich gegen das Gekröse und das Mesenchymlager zu auszieht.

Die vierte Vornierenarterie (Fig. 8 Q₄) ist etwas kürzer als die dritte. Auch sie besitzt ein zur Dotterarterie ziehendes Gekröse, das sie aber nicht mehr erreicht. Die Kardinalvene (Cv) verhält sich ebenso wie gegenüber der dritten Vornierenarterie, ja, sie zieht sich noch stärker gegen das Arteriengekröse und das Mesenchymlager zu aus.

Da, wo die Urwirbelstiele hinter der dritten und vierten Vornierenarterie in die dorsale Cölomwand eindringen, verlagern sie wieder in der üblichen Weise die Kardinalvene ventral. Der Schnitt der Fig. 8, der den Urwirbelstiel (N) gerade trifft, zeigt dies Verhalten. Infolge der Senkung des dorsalen Umfanges der Dotterarterie werden wieder freie Venenfalten durch die Urwirbelstiele aus der Cölomwand ausgeschnitten. Die betreffenden Schnitte wurden nicht abgebildet, doch kann man in Fig. 8, welche das vierte Nephrotom noch im kaudalen Anschnitt zeigt, die Falte sich zur Anschauung bringen, wenn man sich wieder die laterale Nephrotomwand unterhalb der Vene mit der dorsalen Cölomwand verbunden denkt.

Die fünfte Vornierenarterie ist wieder etwas kürzer als die vorhergehende. Unter ihr entsendet die dorsale Cölomwand nochmals ein Gekröse zur Dotterarterie, das aber ganz rudimentär und bereits durchrissen ist. Die Kardinalvene, die bisher die Vornierengegend kontinuierlich durchlaufen hat, tritt vor dieser Stelle nach vorübergehender Unterbrechung nochmals

als kurzes neugebildetes Endstück auf (Cv₅, Fig. 12). Es liegt hier in der Peritonealfalte des fünften Nephrotoms.¹⁾ Diese Falte schnürt sich nun mit dem Gefäß zu einem Cölomstrang ab, der frei durch den dorsalen Abschnitt der Leibeshöhle nach vorn zieht zum Mesenchymlager der hier noch weiter ventral abgerückten Dotterarterie, das ihm seinerseits einen zipfelförmigen Fortsatz zur Verbindung dorsal entgeschickt. So gelangt der Strang an den hinteren Umfang des Gekröses des vierten Quergefäßes. In Fig. 9 ist er auf seinem Weg durch die Leibeshöhle abgebildet.

Auf diese Weise kommt jetzt am hinteren Ende des Vornierenstücks der Kardinalvene das gleiche auffallende Gebilde zustande, das wir bisher nur vorne angetroffen haben. Die Ursache für die Erscheinung ist die gleiche wie dort, es ist der Tiefstand der Dotterarterie (Da, Fig. 9). Die Vene sucht hier wie in allen vorausgehenden Nephrotomen Verbindung mit dem Mesenchymlager der Dotterarterie und kann diese bei dem Tiefstand des hinteren Arterienumfangs nur durch einen eigenen Peritonealstrang erreichen.

Es treten also in den einzelnen Vornierensegmenten der rechten Seite sehr wechselvolle Querschnittsbilder zutage, die das Verständnis nicht nur der Kardinalvene, sondern der gesamten Vornierenregion ungemein erschweren. Sie sind bedingt durch das ungleichmässige Verhalten der einzelnen Vornierenquergefäße eines Embryo, das sich jetzt, zur Zeit ihrer Rückbildung, gegen früher noch gesteigert hat. Aber sie lassen sich gerade unter Berücksichtigung dieses arteriellen Gefäßverhaltens auf ein gemeinsames Prinzip zurückführen und damit erklären:

1. Zur Zeit der Rückbildung der Vornierenquergefäße ragt die Dotterarterie nur an den Einmündungsstellen der weiten, mit ihr in offener Verbindung gebliebenen Quergefäße — es sind das im vorliegenden Stadium nur ein bis zwei Stück — bis zur dorsalen Cölomwand empor. Infolgedessen senkt sich hier die Kardinalvene, wenn sie

¹⁾ Hier schnürt sich der einzige erhalten gebliebene Vornierentrichter ab. Es folgt kaudal im Bereich des sechsten Nephrotoms noch ein weiterer Trichter, der aber schon stark rückgebildet und in Abschnürung begriffen ist. Kaudal von ihm konnte ich den Überrest einer rudimentären sechsten Vornierenarterie auffinden.

durch die auf die Quergefäße folgenden Urwirbelstiele ventral verschoben wird, direkt auf das die Dotterarterie deckende Mesenchymlager (Fig. 6).¹⁾

In seinem übrigen Verlaufe reicht das ehemalige Vornierenstück der Dotterarterie jetzt nicht bzw. nicht mehr bis zur dorsalen Cölomwand empor. Aber auch hier strebt die Kardinalvene dem Mesenchymlager der Dotterarterie zu und zwar auf zweierlei Weise.

2. Im Bereiche von mässig zurückgebildeten Vornierenquergefäßen, die noch durch ein Arteriengekröse mit der etwas gesenkten Dotterarterie verbunden sind, zieht sie sich gegen dieses Gekröse zu aus (Fig. 7 und 8).
3. Wo dagegen keine solche Verbindung vorhanden ist und die Dotterarterie zugleich noch tiefer steht, zieht die Kardinalvene in einer eigenen Peritonealfalte (Cölomstrang) auf das Mesenchymlager zu. Es findet sich diese Anordnung am vorderen Ende der Vornierenregion, woselbst sie gegenüber der am Darm emporsteigenden vorderen Wand der Dotterarterie von Anfang an besteht (Fig. 3 und 4) und sie kann später auch am hinteren Ende auftreten (Fig. 9).

Wenn man von diesem Verhalten der arteriellen Gefäße ausgeht, versteht man nicht nur die wechselnden Querschnittsbilder in den einzelnen Segmenten des gleichen Embryo, sondern auch die individuellen Unterschiede, die zwischen den Embryonen der gleichen Altersstufe auftreten. Und namentlich wird man auch die Veränderungen richtig beurteilen, welche die mit zunehmendem Alter fortschreitende Rückbildung der Arterien bedingt. In letzter Hinsicht sei besonders darauf hingewiesen, dass die Dotterarterie ihre ursprünglich horizontale Verlaufsrichtung in der Vornierengegend allmählich aufgibt, indem sie von ihrer Aortenwurzel an nach hinten eine steil absteigende Richtung annimmt (Rückert 1916, S. 435). Wenn nun der hinter der Aortenwurzel gelegene Teil der Dotterarterie sich senkt und von der dorsalen Peritonealwand entfernt, werden die anfänglich breiten Verbindungen

¹⁾ Zwischen den Urwirbelstielen d. h. im Bereich der Quergefäße selbst, liegt die Vene an ihrer typischen Stelle seitlich vom ventralen Aortenumfang, also an der Abgangsstelle der Quergefäße. Dies Verhalten wurde nicht eigens abgebildet, es ist ähnlich wie in Fig. 4 und 9.

zwischen jenem Gefäss und der dorsalen Leibeshöhlenwand an den Stellen der Quergefässe in die Länge ausgezogen. So treten auch hier Arteriengekröse und vielleicht auch jene dünnen Cölomstränge auf, die anfänglich nur am vorderen und dann am hinteren tiefer stehenden Ende der Dotterarterie zu finden waren. Was die letztere Möglichkeit anlangt, so sei erwähnt, dass ich bei einem Embryo am vierten Vornierensegment einen typischen, von einer Venenfalte ausgehenden Cölomstrang gefunden habe, der aber nach abwärts frei endete. Offenbar ist er durch Zug von dem Mesenchymlager der Dotterarterie abgetrennt worden.

Nach dieser ausführlichen Darstellung kann ein zweiter gleichaltriger Embryo kürzer behandelt werden. Die Unterschiede im Verhalten der Vena cardinalis gegenüber seinem Vorgänger sind einmal dadurch bedingt, dass unter den fünf vorhandenen Quergefässen nur mehr ein einziges, weites, zwischen zwei Urwirbelstiele zur Dotterarterie durchläuft. Ausserdem zeigt die Kardinalvene noch eine unterbrochene Strecke in der Mitte ihres Vornierenabschnittes. Der hintere „Cölomstrang“ fehlt.

Auf der linken Seite ist bei beiden Embryonen dieses Stadiums die Vena cardinalis in der hinteren Hälfte des Vornierengebiets ebenfalls als Hohlgefäss aufgetreten wie rechts. Im Bereich der Urwirbelstiele liegt sie hier in den durch diese abgegrenzten Peritonealfalten, die sich inzwischen gebildet haben (Fig. 7 rechts im Bild). Dagegen sind in der vorderen Hälfte der Vornierenregion diese Venenfalten wieder verloren gegangen,¹⁾ so dass das Gefäss von jetzt an über der ungefalteten dorsalen Peritonealwand liegt. Dieses Verhalten stellt den definitiven Zustand dar. Später bilden sich auch im hinteren Abschnitt der Vornierengegend die Falten zurück und ebenso diejenigen auf der rechten Seite, soweit sie hier vorhanden waren. Diese Umgestaltung ist durch eine Rückbildung der Urwirbelstiele verursacht, die ihre die Falten bedingenden offenen Cölommündungen durch Verschluss verlieren, so dass sie dann nur mehr solide, keilförmige Zapfen der dorsalen Peritonealwand vorstellen.

Bei beiden Embryonen sind die linken Kardinalvenen an den Urwirbelstiele immer noch unterbrochen.

¹⁾ Schon in Fig. 7 hinter der Mitte der Vorniere ist die Falte abgeflacht.

3. Zusammenfassung von Abschnitt 2.

Die Vena cardinalis posterior entsteht zuerst in der Vornierengegend. Ihre Anlage beginnt hier im vorderen Abschnitt der Region und schreitet von da langsam gegen deren hinteres Ende fort. Sie tritt diskontinuierlich auf, und zwar in den vorderen zwei Dritteln der Vornierengegend ausgesprochen intermetamer, während für das hintere Drittel dies nicht nachweisbar war. Von den intermetameren Mesenchymräumen aus erstrecken sich die Gefäßstücke oder die sie fortsetzenden Gefäßzellenketten in das Bereich des kaudal folgenden Urwirbelstiels, wo sie enden (Fig. 11). Später vereinigen sich diese getrennten Anlagen zu einem durchlaufenden Längsgefäß (Fig. 12).

Wenn die Gefäßanlage — die diskontinuierliche sowie die spätere kontinuierliche — an einen Urwirbelstiel herantritt, senkt sie sich unter ihn, indem sie von ihrem neben dem ventralen Aortenumfang gelegenen Ausgangspunkt ventral abrückt (Fig. 11 und 12).

Die vom Cölomraum aus in die dorsale Leibeshöhlenwand eindringenden Urwirbelstiele schneiden aus ihr Peritonealfalten aus, die frei ventral (ventro-median) in das Cölom herabhängen (Fig. 2, Fig. 7 rechts im Bild). In diesen Falten liegt die Vena cardinalis. Sie kommen links in der ganzen Vornierenregion zur Entwicklung, rechts nur da, wo die Raumverhältnisse des dorsalen Cölomabschnittes dies gestatten. Die Venenfalten sind vergängliche Gebilde. Mit der späteren Verödung der Urwirbelstiele gehen sie in der dorsalen Cölomwand auf. Damit liegt dann die Vene auch in der Vornierengegend über der geglätteten dorsalen Leibeshöhlenwand wie im übrigen Rumpfe.

Die Beziehungen der Vena cardinalis zu den Glomerulusanlagen sind folgende: Auf der linken Seite sind die Glomerulusanlagen, die hier als ventral in die Leibeshöhle vorragende Peritonealfalten auftreten, ebenso wie die in ihnen enthaltenen Glomerulusarterien, schon fast vollständig zurückgebildet, wenn die Kardinalvene in ihrer Umgebung erscheint. Nur an einzelnen günstigen Stellen kann man erkennen, dass die Vene lateral dicht neben der Arterie in der bereits abgeflachten Glomerulusfalte sich anlegt. Wenn die Glomerulusfalte vollständig verstrichen ist,

liegt die Vene in ihrer eigenen Peritonealfalte, der Venenfalte.

Auf der rechten Seite wird die Entstehung freier Venenfalten dadurch eingeschränkt, dass die den dorsalen Cölomabschnitt einnehmende mächtige Dotterarterie sich streckenweise direkt an die dorsale Peritonealwand anlagert. Nur wo dies nicht der Fall ist, nämlich an dem tiefer stehenden vorderen (Fig. 2. und 4) und hinteren Ende der anfangs horizontal nach rückwärts verlaufenden Dotterarterie (vgl. Fig. 9), können freie Falten der dorsalen Cölomwand auftreten. Später, wenn die Arterie eine absteigende Richtung annimmt, indem sie sich mit ihrem kaudalen Ende senkt, erweitert sich naturgemäss das Gebiet der Falten.

Das Verhalten der Kardinalvenenanlage an den einzelnen Stellen des rechtsseitigen Vornierengebietes ist dementsprechend ein verschiedenes:

1. Wo die Dotterarterie sich an die dorsale Peritonealwand direkt anlehnt, also an ihren stärker entwickelten Quer- gefässen, verschmelzen die Peritonealfalten, welche die Vene umschliessen, mit dem Splanchnopleuraüberzug dieses grossen Gefässes. Dadurch kommt das in die Falten herabgetretene Venenstück direkt auf das die Dotter- arterie deckende Mesenchymlager zu liegen. Dieses letztere aber stellt den Mutterboden für die Glomeruli dar, von welchem einzelne bis in diese späte Entwicklungszeit sich er- halten (Fig. 6).
2. Auch da, wo die Dotterarterie nicht unmittelbar an die dorsale Peritonealwand hinaufreicht, steht sie mit ihr an der Abgangsstelle der arteriellen Quergefässe in Ver- bindung durch Peritonealduplikaturen, in denen die hier rückgebildeten Quergefässe verlaufen oder denen sie zu- streben. In diese Arteriengekröse zieht sich die Kardinalvene ventral aus, indem sie dicht lateral von der Arterie dem Mesenchymlager zustrebt (Fig. 7 und 8).
3. Und selbst da, wo die Quergefässe stark rudimentär sind und keine Verbindung durch Arteriengekröse zwischen der dorsalen Peritonealwand und

der tief stehenden Dotterarterie vorhanden ist, verläuft die Vene oder ein sie fortsetzender Gefäßzellenzug frei, nur von einem Peritonealüberzug umhüllt, als Cölomstrang durch die Leibeshöhle zum Mesenchymlager der Dotterarterie. Dieser Strang ist am vorderen Ende der Vornierenregion vom Beginne der Venenbildungen an regelmässig zu finden (Fig. 2 und 4.) Später tritt er auch am hinteren Ende inkonstant auf (Fig. 9) und kommt in noch späterer Zeit wie es scheint auch zwischen dieser Stelle und der Dotterarterienwurzel vor.

Das hier zusammengefasste Verhalten gestattet die Deutung, dass die ersten, metamer oder richtiger intermetamer auftretenden Anlagestücke der hinteren Kardinalvene der Vornierengegend rudimentäre, verspätet auftretende Glomerulusvenen sind (Fig. 11). Auch das später durch Verschmelzung derselben entstandene durchlaufende Venenrohr hält durch segmentale Ausbiegungen gegen das Mesenchymlager der Dotterarterie seine Beziehungen zum Glomerulargebiet noch eine Zeitlang aufrecht (Fig. 12).

4. Weitere Entwicklung der Kardinalvene.

Die vorstehende Auffassung erfährt eine wesentliche Stütze, wenn man die Entwicklung der hinteren Kardinalvene im Bereich der Vorniere weiter verfolgt und mit deren Entstehung im übrigen Rumpfgebiet vergleicht. Dies soll im Folgenden geschehen.

Bei dem Embryo unseres vorletzten Stadiums (49 Rumpfsomiten), bei welchem die Vene in der hinteren Hälfte der Vornierenregion als unterbrochene und unfertige Anlage aufgetreten war, reicht sie nicht über dieses Gebiet nach hinten hinaus, wenn ich von ein paar vereinzelt Schnitten absehe, auf welchen ich ihre solide Anlage, und einmal auch ein kleines Endothelrohr, wahrzunehmen glaube. Anders in unserem letzten Stadium (57 Rumpfsomiten). Hier, wo die Venenanläge sich in der hinteren Hälfte der Vorniere weiter ausgebildet hat, überschreitet sie schon diese Region nicht unbeträchtlich. Bei dem einen Embryo über sechs, bei dem anderen um zwölf Segmente. Ihre Entwicklung ist also im Vergleich zu der des Vornierenstückes rasch

nach hinten vorgeschritten. Sie ist auf dieser Strecke allerdings enger als davor im Vornierengebiet und zeigt stärkere Unterbrechungen, die namentlich nach hinten, wo die Anlage ganz jung und unfertig erscheint, an Länge zunehmen.

Es folgen zwei Embryonen eines noch älteren bisher nicht berücksichtigten Stadiums, bei welchen die sechste Kiementasche durchgebrochen, die äusseren Kiemen schon als kurze Fädchen, und der solide Oesophagus mit rundlichem, noch nicht in die Breite ausgezogenem Querschnitt aufgetreten sind. Die Zahl der Rumpfsomiten wurde bei dem einen der zwei Schwesterembryonen dieses Stadiums auf 68 bestimmt. Bei dem einen dieser Embryonen erstreckt sich die Kardinalvenenanlage schon um 17 Segmente, bei dem anderen in horizontale Längsschnitte zerlegten Embryo um 15 Segmente über die Vorniere kaudal hinaus.

Hier wie in dem vorausgegangenen Stadium lässt sich deutlich verfolgen, dass die Kardinalvene ihren Entstehungsmodus aus getrennten Stücken auch kaudal von der Vorniere beibehält. Die Einzelabschnitte erscheinen aber nicht in den intermetameren Mesenchymräumen, um sich von da in das Bereich des nächsten Urwirbelstiels auszubreiten, wie das im vorderen Abschnitt der Vornierengegend der Fall war (Fig. 11), sondern sie treten sowohl im Bereich der Nephrotome auf, als auch zwischen ihnen und sind von ungleicher Länge, so dass man bei Verfolgung der Querschnittsserie den Eindruck einer ganz unregelmässigen Anordnung erhält. Horizontale Längsschnitte aber (s. Textfigur auf nächster Seite, die eine grössere Strecke der Gefässanlage überblicken lassen als Querschnitte, zeigen doch, dass auch hier eine ziemlich regelmässige, annähernd segmentale Anordnung eingehalten wird, wenn dieselbe auch durch die ungleiche Längenausdehnung der Einzelstücke streckenweise gestört erscheint. So breitet sich eines der Venensegmente über zwei Urwirbelstiele aus, wobei es offen bleiben muss, ob es nicht vorher aus zwei Segmenten entstanden ist.

Auf dieser hinter der Vorniere gelegenen langen Strecke nimmt nun die Kardinalvene eine andere Lage zu den Urwirbelstielen ein, als im Bereich der Vorniere. Wie aus der obigen Beschreibung und aus den Figuren 2, 5, 6 und 8 zu ersehen war, liegt sie im Vornierengebiet ventral oder genauer ventro-lateral von den Urwirbelstielen. Dabei ist sie aus ihrer als typisch anzusehenden Stellung neben dem ventralen

Umfang der Aorta nach unten mehr oder weniger weit abgerückt. Im Gegensatz hierzu verläuft die Vene kaudal von der Vorniere, wenn sie auf die Urwirbelstiele trifft, dorsal oder genauer dorso-median über diese weg, wie Fig. 10 C zeigt. Die Urwirbelstiele, die hier die Urnierenkanälchen liefern, schmiegen

Anlage der hinteren Kardinalvene kaudal von der Vornierenregion. Kombination von zwei aufeinanderfolgenden horizontalen Längsschnitten durch einen Torpedoembryo von 68 Rumpfsomiten. Uw = Urwirbel, Vc = Anlagestücke der Vena cardinal. poster., Ao = Aorta.

sich dem Vornierengang dicht an, so dass zwischen beiden ein Raum für eine Venenanlage nicht frei ist. Es kommt daher auch keine Peritonealfalte (Venenfalte), wie sie weiter vorn zwischen der Vorniere und den Stielen erscheint, zustande, sondern das unter dem Vornierengang gelegene Peritoneum biegt direkt nach aufwärts in die laterale Wand des Urwirbelstieles um. Der Übergang zu diesem Verhalten macht sich, wie nebenbei erwähnt sei, schon im hinteren Vornierenabschnitt bemerkbar. Das vorletzte Nephrotom rückt bereits näher an die Vorniere heran, so dass seine Venenfalte erheblich schmaler wird und am letzten Nephrotom kann man schon eine Anordnung finden, die fast derjenigen der Fig. 10 gleicht.

Gegenüber diesem eigentümlichen Verhalten muss man sich die Frage vorlegen, ob die in der Vornierengegend unter die Urwirbelstiele tretende Vene überhaupt der Kardinalvene des übrigen Rumpfes entspricht? Eine Antwort hierauf können wir nur erhalten, wenn wir diese abweichende Venenanlage der Vornierengegend in ihrer Weiterentwicklung verfolgen und zusehen, ob aus ihr noch eine echte Kardinalvene wird.

Das letztere ist nun in der Tat der Fall. Schon im Stadium unserer Fig. 6—10 ist im Vornierengebiet die Anlage eines zweiten Venenzuges dorsal von den Urwirbelstielen aufgetreten, also eines Gefässes, das in bezug auf seine Lage mit der echten Kardinalvene übereinstimmt. In Fig. 6 und 8 (C. d.) ist es auf der rechten (links) und in Fig. 7 auf der linken (rechts) Seite des Embryo in seiner Lage zum Urwirbelstiel dargestellt.

Diese dorsale Gefässanlage ist im Bereich der Urwirbelstiele von der ventralen vollständig getrennt. In den intermetameren Zwischenräumen dagegen konfluieren beide miteinander. In Fig. 7, auf der rechten Seite des Embryo, berühren sie sich, um auf dem nächsten nicht abgebildeten Schnitt sich ineinander zu eröffnen. Die intermetameren Venenstücke, von welchen die dorsalen Anlagen sich abzweigen (Fig. 6 linke, Fig. 7 rechte Seite des Embryo), sind gemäss ihrer frühzeitigen Entstehung weiter als die dorsal und ventral von den Urwirbelstielen gelegenen Abschnitte (Fig. 6 rechte, Fig. 7 linke Seite des Embryo).

Einen guten Überblick über die dorsalen Gefässanlagen gibt Fig. 12. Man erkennt hier, dass sie über die zwischen ihnen gelegenen Urwirbelstiele hinweg einander zustreben. Über dem zweiten Urwirbelstiel dieser Abbildung bilden sie schon ein einheitliches Gefässrohr (während das ventrale Rohr daselbst keine Verbindung nach hinten erhalten hat), über den anderen ist die Anlage noch diskontinuierlich.

Diesen Entwicklungsgang im einzelnen hier zu schildern, unterlasse ich, schon wegen der individuellen Varianten in der jeweiligen Ausbildung der beiden Venenzüge. Doch sei hier erwähnt, dass die dorsale Anlage nach aufwärts mit Gefässanlagen in Verbindung steht, die über die Ebene der Kardinalvene hinausreichen bis in die Höhe der Chorda dorsalis (Fig. 7 rechts). Dies Verhalten stimmt mit dem hinter der Vorniere gelegenen Abschnitt der Kardinalvene überein, so dass die dorsale Gefässanlage des Vornierengebietes auch in dieser Hinsicht sich als echte Kardinalvene erweist. Inwieweit seine Entstehung mit der Bildung dieser anscheinend segmentalen Äste zusammenhängt, bedürfte einer näheren Untersuchung. Die Beziehung der Kardinalvenenbildung zu denselben ist, wie aus der Literaturübersicht hervorgeht, schon von früheren Autoren gesehen oder vermutet worden.

Was die weitere Entwicklung anlangt, so ist schon im Stadium von 68 Rumpfsomiten die dorsale Venenanlage, wie Fig. 13 zeigt, bis auf eine über dem ersten Urwirbelstiel der Abbildung noch vorhandene Unterbrechung als durchlaufendes Rohr ausgebildet. Dasselbe nimmt nach hinten (nach rechts in

der Figur) am stärksten zu. Das ventrale dagegen wird umgekehrt gegen das hintere Ende der Vornierenregion eng und schliesslich undurchgängig. Ein Vergleich mit Fig. 12 erweckt den Anschein, dass dieses letztere Stück schon wieder der Rückbildung anheim gefallen sei. Doch vermute ich mit Rücksicht auf spätere Stadien, dass es bei dem vorliegenden Objekt nur in seiner Entwicklung zurückgeblieben ist.

Es sind also jetzt in der Vornierengegend zwei längsverlaufende Venenzüge, ein ventraler und dorsaler, vorhanden, die intermetamer, zwischen den Urwirbelstielen, konfluieren, während sie im Bereich der letzteren sich trennen, um sie zu umfliessen. Diese regelmässige Anordnung wird nun dadurch gestört, dass die dorsale Vene in ihrer vorderen Hälfte erheblich schwächer als die ventrale, einmal sogar unterbrochen ist, während die ventrale umgekehrt nach hinten zu in der Entwicklung zurücksteht und schliesslich durch die hier stärkere, dorsale ganz ersetzt wird. Durch das letztere Verhalten ist ein allmählicher Übergang zu der kaudal von der Vorniere gelegenen typischen, nur aus den dorsalen Anlagen aufgebauten, *Cardinalis* gegeben.

Die Bezeichnungen „dorsal“ und „ventral“ haben jetzt für das Anfangsstück der beiden Venenzüge keine Berechtigung mehr. Die Urwirbelstiele, die ursprünglich eine fast horizontale, nur wenig aufsteigende Richtung von der dorsalen Cöломwand zum Myotom eingeschlagen und damit eine dorso-mediane und ventrolaterale Gefässanlage getrennt hatten, sind jetzt im vorderen Abschnitt der Region bis auf ihr ventrales ehemaliges Mündungsstück aufgelöst. Sie bilden nur mehr kurze Stümpfe, die sich von der dorsalen Peritonealwand nach aufwärts erheben, sich zwischen die beiden Gefässe einschieben, so dass diese jetzt medial und lateral von ihnen liegen.

Da diese Umgestaltung in kranio-kaudaler Richtung vor sich geht, so trifft man in späterer Zeit die beiden Gefässe über die ganze Ausdehnung der Vornierenregion in der neuen Stellung zueinander. Diese Verlagerung wird zugleich dadurch bedingt, dass durch die zunehmende Verbreiterung der dorsalen Cöломwand die beiden Gefässe nebeneinander den nötigen Platz finden. Dementsprechend zieht sich schliesslich die gesamte Venenanlage

erheblich in die Breite aus. Von oben senkt sich dann der inzwischen entstandene Interrenalkörper in sie ein, so dass dessen ventraler Umfang vom Blut der Vena cardinalis direkt umspült wird. Diese Beziehung der Cardinalis zum Interrenalkörper tritt von jetzt an so in den Vordergrund, dass die Vene geradezu als das abführende Gefäss dieser Drüse erscheint.

Um das Endresultat des Entwicklungsvorganges zu ermitteln, muss man die Untersuchung auf erheblich ältere Embryonen ausdehnen. Bei einem Torpedoembryo von 12,5 mm Körperlänge, dessen solider Oesophagus in die Breite ausgezogen ist, macht die Kardinalvene der Vornierengegend, wie Fig. 14 zeigt, noch mehr als im vorhergehenden Stadium (Fig. 13) einen einheitlichen Eindruck, weil sie sich wiederum ausgedehnt hat und weil die Urwirbelstiele gleichzeitig durch weitere Rückbildung kleiner geworden sind. Sie werden wie Inseln vom Venenstrom umflossen. Immer noch erkennt man deutlich, wie der kraniale Abschnitt des Gefässes ganz überwiegend durch die ventrale (laterale), der kaudale Abschnitt dagegen durch die dorsale (mediale) Anlage, die dann allein nach hinten erhalten bleibt, entstanden ist.

Erst bei einem Embryo von 15 mm Länge, dessen grösste Breite im Bereich der Flossenanlagen auf Schnitten 2,5 mm beträgt, sind die trennenden Urwirbelstiele in mindestens der vorderen Hälfte des ehemaligen Vornierengebietes ganz verschwunden, womit daselbst eine vollkommen einheitliche Kardinalvene hergestellt ist. Derjenige Urwirbelstiel, welcher die Dotterarterie kaudal begrenzt,¹⁾ ist zu dieser Zeit gerade noch als leichte

¹⁾ Es folgen also in diesem Stadium auf die Wurzel der Dotterarterie zunächst zwei rückgebildete Urwirbelstiele, von denen der vordere, der dieses Quergefäss kaudal begrenzt, nur mehr eine peritoneale Einkerbung bildet. Diese Urwirbelstiele entsprechen dem dritten und vierten, event. dem vierten und fünften Nephrotom, wie aus der Lage dieses Segments zu den Quergefässen in früheren Stadien mit Sicherheit zu bestimmen ist. Weiter kaudal schliessen sich an sie zwei weitere Urwirbelstiele an, die ihren epithelialen Bau beibehalten haben und an ihrem dorsalen Ende zu kleinen rundlichen, mit engem Lumen versehenen Bläschen sich erweitert haben. Sie geben sich dadurch als Anlagen von Urnierenkanälchen zu erkennen. Daraus geht hervor, dass mindestens das sechste, vielleicht aber auch das fünfte Nephrotom, also Segmente, die in ihren weiter dorsal gelegenen Abschnitten vorher am Aufbau der Vorniere Teil genommen hatten, Anlagen von Urnierenkanäl-

Peritonealkerbe kenntlich. Dann folgt nach rückwärts ein ebenfalls, aber doch weniger stark rückgebildeter Urwirbelstiel. Er dringt als erster in die Vene von unten ein und trennt ebenso wie die folgenden Urwirbelteile einen kleineren lateralen Venenzug von dem grossen Hauptgefäss ab. Das laterale Gefäss ist also in der hinteren Hälfte der Vornierenregion noch erhalten, doch ist es gegenüber dem medialen in der Entwicklung zurückgeblieben und verengt sich zunehmend in kaudaler Richtung. Trotzdem setzt es sich, noch enger werdend, jetzt auch über die Vornierengegend kaudal eine Strecke weit fort, indem es sich als kleine Seitenbucht diskontinuierlich vom Hauptgefäss abtrennt.

Bei einem erheblich älteren Embryo von 22 mm Körperlänge und einer grössten Querschnittsbreite von 4 mm ist die kleine laterale Vene immer noch neben der medialen vorhanden.

Erst bei einem Embryo von über 24 mm Länge und 7 mm Querschnittsbreite auf dem Schnitt¹⁾ vermisste ich dieses Nebengefäss im kaudalen Teil des ehemaligen Vornierengebietes und weiter nach rückwärts. Ob es zugrunde gegangen ist oder schliesslich noch der Cardinalis einverleibt wurde, kann ich nicht entscheiden.

5. Zusammenfassung von Abschnitt 4.

Die Vena cardinalis posterior entsteht in dem kaudal von der Vorniere gelegenen längeren Abschnitt des Rumpfes ebenfalls in kranio-kaudaler Richtung und aus getrennten Stücken, die sich nachträglich zu einem kontinuierlichen Längszug vereinigen. Diese anfänglichen Einzelstücke treten aber nicht intermetamer, d. h. zwischen den Urwirbelstielen (Nephrotomen) auf, sondern sowohl im Bereich der Urwirbelstiele als zwischen ihnen. Indessen halten sie, von einzelnen durch ihre

chen liefern. Dieses Verhalten, das mit den durch van Wijhe und Rabl bei Squaliden gemachten Beobachtungen übereinstimmt, möchte ich bei dieser Gelegenheit hervorheben, angesichts des Umstandes, dass die von mir (1888) und van Wijhe (1889) schon vor langer Zeit vertretene Anschauung von der Nicht-Homologie der Vor- und Urniere immer wieder angezweifelt wird. Es dürfte ein vergebliches Bemühen sein, durch negative, bei anderen Wirbeltieren gemachte Befunde den klaren und positiven Tatsachenbestand bei Selachiern entkräften zu wollen.

¹⁾ Am frisch fixierten Objekt wurden von Herrn Prof. Marcus 9 mm gemessen.

ungleiche Länge bedingten Abweichungen abgesehen, im grossen und ganzen eine segmentale Anordnung ein (vgl. Textfigur S. 486).

In seiner Lage zu den Urwirbelstielen aber unterscheidet sich dieser kaudal von der Vorniere gelegene Abschnitt der Kardinalvene wesentlich von demjenigen der Vornierengegend, insofern er dorso-median von diesen Somitenstücken auftritt (Fig. 10) und später rein median von ihnen bzw. den aus ihnen hervorgegangenen Urnierentrichtern verläuft.

Im Gegensatz hierzu liegt innerhalb der Vornierengegend die erste Anlage der Kardinalvene ventro-lateral (Fig. 3 und 5 Cv und Fig. 11) und später rein lateral von den Urwirbelstielen. Als bald aber gesellt sich im Vornierenbereich zu diesem primären Venenzug ein zweiter Parallelzug hinzu, der sich von ihm in den zwischen den Urwirbelstielen befindlichen Interstitien abzweigt und dorso-median über die Stiele hinwegläuft (Fig. 6 und 8 Cd und Fig. 12). Dieser dorso-mediane Venenzug nimmt also zu den Urwirbelstielen die gleiche Lage ein, welche die typische Kardinalvene in dem langen, kaudal auf die Vorniere folgenden Rumpfgebiet inne hat. Er breitet sich, in kaudaler Richtung über die Vorniere hinausgreifend, rasch auf den übrigen Rumpfabschnitt aus, und stellt daselbst für sich allein die definitive Kardinalvene her (Fig. 12 und hinteres Ende der Fig. 13 und 14).

Innerhalb der Vornierenregion dagegen bildet sich die definitive Kardinalvene — sehr langsam — durch Verschmelzung der beiden die Urwirbelstiele ventral und dorsal umfliessenden Venenzüge unter allmählicher Rückbildung der sie trennenden Stiele. Dabei liefert im kranialen Abschnitt der Region die ursprüngliche ventro-laterale (primäre) Venenbahn den grösseren Anteil der definitiven Kardinalvene, während umgekehrt im kaudalen Abschnitt diese Rolle der ursprünglich dorso-medialen Venenbahn zufällt (Fig. 13 und 14).

Es geht hieraus hervor, dass in der Vornierengegend nur der später entstehende dorsale Venenzug nebst den zwischen den Urwirbelstielen gelegenen ersten Anlagestücken der typischen Kardinalvene entspricht

und dass der vorher auftretende ventrale Anteil der Gefässanlage eine Bildung *sui generis* darstellt, die der Vornierenregion eigentümlich ist. Es stimmt dies zu unserer oben (S. 484) vorgetragenen Auffassung, nach welcher diesen Venenanlagen die Bedeutung von rudimentären Glomerularvenen zukommt. Der in der Vornierengegend zuerst auftretende venöse Längszug ist daher als eine Vornierenvene anzusprechen, die sich nachträglich durch Hinzutreten eines zweiten Längszuges in die echte Kardinalvene umwandelt.

Literaturverzeichnis.

- 1909. Evans: On the development of the Aortes, Cardinal- and Umbilical veins and the other Blood-Vessels of Vertebrate Embryos from Capillaries. The Anat. Record, Vol. III, 1909.
- 1905. Grafe: Beiträge zur Entwicklung der Urniere und ihrer Gefäße beim Hühnchen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 67, 1905.
- 1893, a. Hoffmann, C. K.: Zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Blutgefäße bei den Selachiern. Morph. Jahrb., Bd. 19, Heft 4, 1893.
- 1893, b. Derselbe: Zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems bei den Selachiern. Morph. Jahrb., Bd. 20, Heft 3, 1893.
- 1911. v. Möllendorf: Über die Entwicklung der Darmarterie und des Vornierenglomerulus bei Bombinator. Morph. Jahrb., Bd. 43, 1911.
- 1892. Rabl, C.: Über die Entwicklung des Venensystems der Selachier. Festschrift zum 70. Geburtstage Rudolf Leuckarts. Leipzig 1892.
- 1896. Derselbe: Über die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. Theorie des Mesoderms, III. Morph. Jahrb., Bd. 24, 1896.
- 1888. Rückert: Über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1888.
- 1916. Derselbe: Über die Glomeruli der Vorniere von Torpedo und deren arterielle Gefäße. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 89, Heft 4, 1916.
- 1889. Van Wijhe: Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystems bei Selachiern. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 33, 1889.

Figurenerklärung.

Erläuterung der Bezeichnungen.

Ao	=	Aorta
Ag	=	Arteriengekröse (Gekröse der arteriellen Quergefäße der Vorniere).
C'	=	Vena cardinalis kaudal von der Vornierengegend (Fig. 10)
C	=	" " in der Vornierengegend zwischen den Urwirbelstielen
Cd	=	" " in der Vornierengegend dorsal von den Urwirbelstielen
Cv	=	" " in der Vornierengegend ventral von den Urwirbelstielen
Ch	=	Chorda dorsalis
Cl	=	Cölom
D	=	Darm
Da	=	Dotterarterie
Gl	=	Glomerulus
Ml	=	Mesenchymlager auf der Dotterarterie
Ms	=	Mesenterium
N	=	Urwirbelstiel (Nephrotom)
P	=	Vorniere
Pg	=	Vornierengang
Q	=	Arteriellcs Quergefäß der Vorniere
Sp	=	Somatopleura
Sp. p	=	Splanchnopleura
St	=	Cölomstrang

Sämtliche Figuren stammen von Embryonen von *Torpedo ocellata*. Vergrößerung der Schnittbilder Fig. 1—10: 210:1.

Tafel XXV.

- Fig. 1. Querschnitt durch das vordere Ende der Vornierenregion von einem *Torpedo*embryo mit 5 Visceraltaschen, erste bis vierte eröffnet. 43—44 Rumpfsomiten.
- Fig. 2. Querschnitt durch den gleichen Embryo, 4 Schnitte kaudal von Fig. 1.
- Fig. 3. Querschnitt durch den gleichen Embryo, 3 Schnitte kaudal von Fig. 2.
- Fig. 4. Querschnitt durch das vordere Ende der Vornierenregion eines wenig älteren Embryos als Fig. 1—3. Erste bis vierte Visceraltasche eröffnet, erste Anlage der sechsten Visceraltasche.
- Fig. 5. Querschnitt durch die Mitte der Vornierenregion (Gegend des dritten Quergefäßes) des Embryo der Fig. 4.
- Fig. 6. Querschnitt durch die Vornierenregion eines *Torpedo*embryo mit 6 Visceraltaschen, erste bis fünfte eröffnet. 57 Rumpfsomiten. Der Schnitt streift das dritte Vornierenquergefäß im kranialen Anschnitt. Das Gefäß Cd vom nächsten Schnitt eingetragen.

Tafel XXVI.

- Fig. 7. Querschnitt durch den gleichen Embryo wie Fig. 6, 2 Schnitte kaudal von Fig. 6. Drittes Vornierenquergefäß getroffen.
- Fig. 8. Querschnitt durch den Embryo von Fig. 6 und 7. Vier Schnitte kaudal von Fig. 7. Das vierte Quergefäß vom nächsten Schnitt eingetragen.
- Fig. 9. Querschnitt durch den Embryo der Fig. 6—8. 5 Schnitte kaudal von Fig. 8.
- Fig. 10. Querschnitt durch den Embryo der Fig. 6—9, 21 Schnitte kaudal von Fig. 9. Zweites Nephrotom kaudal von der Vorniere.
- Fig. 11. Erste Anlage der V. cardinal. post. in der Vornierengegend des Torpedoembryo der Fig. 4 und 5. Nach einer graphischen Rekonstruktion.
- Fig. 12. Weitere Entwicklung der V. card. post. in der Vornierengegend des Torpedoembryo der Fig. 6—9. Nach einer graphischen Rekonstruktion.
- Fig. 13. Dasselbe von einem Torpedoembryo mit eröffneter sechster Visceraltasche und kurzen äusseren Kiemenfäden, 68 Rumpfsomiten.
- Fig. 14. Dasselbe von einem Torpedoembryo von 12,5 mm Körperlänge.