

DIE
ENTSTEHUNG DER MILZ,
LEBER, GALLENBLASE, BAUCHSPEICHELDRÜSE
UND
DES PFORTADERSYSTEMS
BEI DEN
VERSCHIEDENEN ABTEILUNGEN DER WIRBELTIERE.

VON
DR. MED. BORIS CHORONSHITZKY,
MOSKAU.

Mit 85 Textfiguren.

SEINEM HOCHVEREHRTEN LEHRER

HERRN DR. RUDOLF KOBERT

ORDENTLICHEM PROFESSOR DER PHARMAKOLOGIE IN ROSTOCK

GEWIDMET

VOM VERFASSER.

I n h a l t.

Kapitel	Seite
1. Litteratur über die Entstehung der Milz	369
2. Litteratur über die Entstehung der Leber, Gallenblase und Bauchspeicheldrüse	410
3. <i>Torpedo ocellata</i>	433
4. <i>Gallus domesticus</i> (Hühnchen)	462
5. <i>Salamandra maculata</i> (Salamander)	525
6. <i>Menobranhus lateralis</i> (<i>Necturus</i>)	554
7. <i>Rana temporaria</i> (Frosch)	558
8. <i>Anguis fragilis</i> (Blindschleiche)	571
9. <i>Ovis aries</i> L. (Schaf)	584
10. Ergebnisse	598
Erklärung der Abbildungen	614
Litteraturverzeichniss	617
Abkürzungen	621

— — — — —

Diese Arbeit erschien im Russischen als Beilage zu den Arbeiten der „Physikomedizinischen Gesellschaft an der kaiserlichen Universität zu Moskau“ und wurde vom Verfasser selbst ins Deutsche übertragen und verbessert. Als Ergänzung zu dieser Arbeit kann der vom Verfasser im XII. internationalen Ärztekongress in Moskau gehaltene Vortrag „Über die Entstehung der Milz und des dorsalen Pankreas beim Nekturus (*Menobranchus lateralis*)“ dienen. S. Comptes rendus du XII. Congr. internat. de Med. à Moscou, Vol. II, p. 115—121.

1.

Litteratur über die Entstehung der Milz.

Die Lehre von der Entstehung der Milz war bis vor kurzem ein wenig bearbeitetes Gebiet. In der älteren Litteratur finden wir ausser einigen zerstreuten mehr weniger kurzen Bemerkungen über die Entwicklung der Milz nur eine kurze spezielle Abhandlung über diese Frage, nämlich einen Artikel von Peremeschko (L. 69). Aber in diesem Artikel, sowie auch in den genannten zerstreuten Bemerkungen anderer Autoren wird hauptsächlich die Topographie der entstehenden Milz berücksichtigt, ohne genauere Hinweisung auf das Keimblatt, in welchem die Milz ihren Ursprung nimmt. Alle diese Autoren konstatieren einerseits, dass die Milz im dorsalen Mesenterium der Magen- und Duodenalgegend entstehe, andererseits, dass die erste Milzanlage eng dem dorsalen Ende der Bauchspeicheldrüse anliege. So findet z. B. Carl Ernst von Baer (L. 1) die Milzanlage beim Hühnchen in einem dünnen Mesenterialblatte, welches zum Magen hinzieht. Nach ihm erscheint die Milz schon von Anfang an als ein „blutrotes Körperchen“ (S. 81), d. h. schon von Anfang an besitzt dieselbe sehr reichliche Blutgefässe.

Rathke (L. 71) behauptet, dass bei der Natter (*Coluber Natrix*) „an dem Ende des Pankreas sich schon frühe ein Körperchen einfand, das mit ihm fest verschmolzen war, daher auch nur die äussere, oder die vom Ausführungsgange entfer-

tere Hälfte dieses Organs zu sein schien, aber für immer durch eine sehr lebhaftte Röte, durch Mangel an Drüsenkörnern und durch ein weicheres Gewebe vor der anderen grösseren Hälfte sich sehr merklich auszeichnete. Es stellte gleichsam eine Kappe dar, die der mit Drüsenkörnern versehenen Hälfte des Organes aufsass und die anfangs nur dünne war, allmählich aber in ihrer Mitte eine bedeutende Dicke erreichte, sich also immer mehr auftürmte. Diese Kappe nun, die auf den ersten Anblick nichts weiter zu sein schien, als ein Blastem, in das sich die eigentümlichen Gefässe des Pankreas noch nicht fortgesetzt hatten, und in dem noch keine Drüsenkörner entstanden waren, ist derjenige auch in erwachsenen Nattern vorkommende Körperteil, den einige vergleichende Anatomen mit Recht für die Milz dieser Tiere gehalten haben.“ Rathke sah also den grossen Unterschied zwischen dem ganzen Pankreas und der demselben aufsitzenden Kappe, und nichtsdestoweniger hielt er die Milz für einen in seiner Entwicklung abgewichenen Teil des Pankreas, obgleich er auch sah, dass die Gefässe dieser Drüse auf die Milz nicht übergehen.

Reichert (L. 76) sagt (S. 205), dass beim Hühnchen die Milz „über dem Muskelmagen, mitten in der Substanz“ des Mesenteriums entstehe, d. h. dasselbe, was auch v. Baer behauptet. Beim Frosche (S. 58) fand Reichert die erste Milzanlage „zwischen beiden Peritonealwänden des Mesenteriums, etwas entfernt von der Wirbelsäule“ und glaubt, dass sie hier „gewiss in nächster Beziehung zum Gefässsystem des Darmes“ stehe; „doch ist mir ihre Bedeutung nicht klar geworden“, fügt er hinzu.

Nach Valentin (L. 95) „scheint die Milz aus einer selbstständig abgelagerten Bildungsmasse an der linken Seite des Magens zu entstehen“; „sie mag vielleicht“, fügt er hinzu, „ihren Hauptteile nach dem Schleimblatte, im ganzen aber dem Gefäss- und Schleimblatte zugleich angehören.“ „Sie liegt zuerst dem Magen

ganz dicht an, weicht aber später etwas von ihm mehr nach der Wirbelsäule und der linken Seite hin zurück“ (S. 520).

Meckel (L. 65) vereinigt, nicht ohne Grund, die Bauchspeicheldrüse und das „gallebereitende Organ“ in eine Gruppe; zu dieser Gruppe zählt er aber auch die Milz, „durch deren Anbildung das gallebereitende Organ sich vervollkommenet“ (S. 24). Er geht nämlich von dem Standpunkt aus, dass sämtliche „Nebenorgane des Speisekanals anfangs höchst wahrscheinlich eins“ darstellen und dass erst später ein Funktionsunterschied derselben entstehe. „Die Grösse der Milz steht gleichfalls sehr allgemein mit der der Leber im geraden Gegensatz“, fügt er hinzu.

Bischoff (L. 3) bestreitet die Ansicht von Arnold (Salzb. med. Zeitung 1831. IV, S. 301), welcher behauptet, dass Milz und Pankreas „anfänglich eine gemeinschaftliche Masse bilden“ und dass die Milz erst nachträglich vom Pankreas sich abschnüre, von dem sie sich durch ihre Röte, d. h. durch besonderen Gefässreichtum, unterscheide. Bischoff nimmt im Gegenteil für jedes Organ ein besonderes Blastem an. „Das Blastem des Pankreas geht vom Duodenum aus, das der Milz von der grossen Kurvatur des Magens. Beide stossen vor der Wirbelsäule zusammen“ und verschmelzen. „Allein so wie sich die Drüsen durch histologische Sonderung in diesen Blastemen entwickeln, sind sie schon von einander getrennt und verschieden (was er auch unter dem Mikroskope gesehen haben will). Später, wenn das Blastem ganz verwendet ist, trennen sich beide Organe auch ganz von einander“. Bischoff behauptet weiter, er „habe die Milz oft bei verschieden alten, grösstenteils noch sehr jungen Embryonen von Hunden, Rindern, Kaninchen, Ratten und Menschen mikroskopisch untersucht“. „Sie ist“, sagt er weiter, „immer ausserordentlich gefäss- und blutreich. Fasern fand ich in der früheren Zeit nicht in ihr, sondern nur Körner, d. h. Zellkerne mit Kernkörperchen. Später bilden sich um dieselben Zellen, die einen feinkörnigen Inhalt haben, wie sie auch die

Milz des Erwachsenen zeigt“. — Es ist selbstverständlich schwer zu sagen, wie man sich die beiden Blasteme, von denen Bischoff spricht, vorzustellen habe, wie dieselben miteinander und andererseits mit dem Magendarmtrakte verbunden seien, und aus welchem Keimblatte eigentlich die Milz stamme, aus dem Schleim- oder Faserblatte. Was die „Körner“ anbetrifft, von denen er spricht, so glauben wir, dass man darunter die runden Embryonalzellen zu verstehen habe, welche wenig Protoplasma besitzen und sehr reichlich in der ersten Milzanlage vertreten sind.

• Nach Remak (L. 77, S. 60, § 106) erscheint die Milz beim Hühnchen am Ende des 5. oder am Anfange des 6. Tages „innerhalb der Mittelplatten, in der Nähe des Pankreas, als ein unpaares ovales, weisses, gefässloses Körperchen von höckeriger Oberfläche“, — sie gehört also, nach ihm, dem mittleren Keimblatte an und erhält erst später Blutgefässe.

Gray (nach Voit, L. 99) behauptet, dass beim Hühnchen die Milz von vornherein aus einer Ansammlung kleiner Zellen bestehe und dass erst nachträglich in ihr Bindegewebe und Gefässe sich bilden. Er giebt ausserdem an, dass die Milzvene erst am 13. Tage sich bilde, nachdem schon etwas früher die Milzarterie sich gebildet hat.

Im Gegensatz zu Gray meint Peremeschko (L. 69), dass die Gefässe der Milz sich früh bilden, so dass wir sie schon in der ersten Anlage des Organs finden. Beim Schweinsembryo entwickelt sich die Milz „im Gekröse des Magens, welches sehr reich an Blutgefässen ist und aus kleinen meist runden noch ganz indifferenten Zellen besteht. Legt man den Schnitt durch denselben Embryo etwas tiefer, so findet man in demselben Gekröse die erste Anlage des Pankreas, welches sich also früher als die Milz zu entwickeln beginnt und jetzt noch aus kompakten Zellenmassen besteht.“ — „Die Entwicklung der Milz beginnt mit Vermehrung und gleichzeitiger Differenzierung der Zellen

des Gekröses; bei Schweinsembryonen von 2 cm Körperlänge finden wir schon eine beträchtliche Anhäufung dieser Zellen, wodurch an einer genau umgrenzten Stelle jene Verdickung des Gekröses gebildet wird, welche die künftige Milz darstellt und sich schon in dieser Entwicklungsperiode auf einer Seite vom Pankreas, auf der anderen vom Gekröse abschnürt. Die Milz besteht zu dieser Zeit nur aus runden oder länglichen Zellen und enthält kein faseriges Gewebe. Man kann aber schon jetzt auf Querschnitten zwischen den genannten Zellen die Lumina der grossen Blutgefässe sehen.“ „Nach der Abschnürung der Milz von dem Pankreas schreitet die Differenzierung der Zellen rasch vorwärts“. — Wie man eigentlich diese Abschnürung der Milz vom Pankreas sich vorstellen soll, ist sehr schwer zu sagen, da Peremeschko im Grunde genommen nicht angiebt, worin der Zusammenhang dieser Organe besteht. Er meint, wie man aus dem angeführten Auszuge sieht, dass die Milz im Gekröse entstehe, wobei ihr erstes Auftreten durch eine Anhäufung von runden indifferenten Zellen, mit anderen Worten, durch eine Verdichtung des mesenchymatösen Gewebes sich auszeichne. Aber Peremeschko giebt nicht an, ob diese Verdichtung des Mesenchyms dicht bis an die Bauchspeicheldrüse sich erstrecke oder nicht, und ob ein Übergang von pankreatischen Elementen ins Mesenchym zu beobachten sei oder nicht. Wenn man auch annehmen soll, dass Peremeschko eine Verdichtung des Mesenchyms dicht bis an die Bauchspeicheldrüse gesehen hat, so kann man es doch noch nicht als einen im histologischen Sinne wahren Zusammenhang zwischen Milz und Pankreas betrachten, sondern eher als eine enge Nachbarschaft der beiden Organe, — sodass von einer wahren Abschnürung eines dieser Organe vom anderen überhaupt gar nicht die Rede sein kann. Unserer Meinung nach kann man hier nur von einer Entfernung der Milz vom Pankreas sprechen, zumal diese beiden Organe auch späterhin im selben Mesenchym zu liegen kommen,

welches auch das eigentliche verbindende Medium derselben darstellt.

Fast zugleich mit dem Artikel von Peremeschko erschien die erste Arbeit vom ausgezeichneten Forscher A. Götte (L. 18) über die Entwicklung des Darmkanals beim Hühnchen. Über die Milz finden wir aber hier sehr wenig, und das, was Götte über sie sagt, erinnert an die angeführte Ansicht von Peremeschko. Nach Götte entsteht die Milz in der Faserwand des dorsalen Pankreas, ein wenig rechts, an seinem dicken, d. h. dorsalen Ende. Hier sieht man die Faserwand „hügelartig hervorstechen“, und indem sie zugleich ein wenig von ihrer sonstigen Durchsichtigkeit verliert (Verdichtung des Mesenchyms!), sich mehr und mehr als ein etwa bohnenförmiges Körperchen vom Pankreas abschnüren. Dieses Körperchen ist eben die Anlage der Milz . . .“ Also finden wir auch bei Götte dieselbe sonderbare Vorstellung von der Abschnürung, wie bei Peremeschko. Dazu sind noch bei Götte keine genaueren histologischen Angaben über die erste Milzanlage vorhanden. Aber aus seinen Abbildungen ersieht man, dass die Faserwand ihre Durchsichtigkeit nicht dicht bis an das Pankreas einbüsst und dass zwischen der undurchsichtigen Stelle und dem Pankreas noch eine Schicht normalen Mesenchyms vorhanden ist. Es erfolgt daraus, dass auch hier der Zusammenhang der uns interessierenden Organe, d. h. der Milz und des Pankreas, nur darin besteht, dass sie durch ein gemeinschaftliches Mesenchym verbunden sind, welches auch in Zukunft das eigentliche verbindende Element der beiden genannten Organe darstellt. Es kann also auch hier nicht die Rede von einer Abschnürung des einen Organs vom anderen sein.

Viel weiter, als die beiden letztgenannten Autoren, geht in seinen Ausführungen Wilhelm Müller (in Strickers Handbuch, L. 68). Dieser Kenner der Milz behauptet: „Bei allen Wirbeltieren geht die Milz aus einem Abschnitt des Peritoneum

hervor. Die Lage dieses Abschnittes ist bei den einzelnen Abteilungen verschieden. Bei den Schlangen ist es der Bauchfellüberzug des oberen Endes des Pankreas, bei den Fischen, Fröschen und Schildkröten das Mesenterium des Dünn- resp. Dickdarmes, bei den Salamandern, Sauriern, Vögeln und Säugetieren eine Verlängerung des Mesogastrium, aus welcher das Organ sich entwickelt. Die erste Anlage tritt auf in Form einer gleichförmigen Verdickung des Peritoneum, bedingt durch Vermehrung der dasselbe zusammensetzenden embryonalen Bildungszellen. Diese Verdickung erfolgt sehr früh; sie ist beim Menschen zu einer Zeit bereits nachweisbar, in welcher das Pankreas die ersten Sprossen aus seiner Anlage hervorgetrieben hat. In dieser Zeit lassen sich bereits Blutgefäße bis zur Milzanlage verfolgen. Zwischen den embryonalen Zellen bemerkt man schon in diesem Zeitraum an Chromsäurepräparaten ein sehr zartes, blasses Netzwerk; ob dasselbe durch Auswachsen einzelner Zellen (Peremeschko) oder durch Abscheidung peripherischen Protoplasmas sämtlicher Zellen zustande kommt, vermag ich nicht zu entscheiden. Die weitere Entwicklung erfolgt ziemlich rasch, sodass bei einem menschlichen Fötus von 8 cm Länge sämtliche Bestandteile bereits differenziert sind. Es verlängern sich die unterm Peritonealepithel liegenden Zellen zu spindelförmigen, kernhaltigen Gebilden und ähnliche umgeben frühzeitig die grösseren Gefäße. Von beiden zweigen sich schmale Züge ab, welche gegeneinander wachsen und die Anlage des Balkensystems darstellen . . . Die Pulpa entwickelt sich aus der Wandung der Venenanfänge, die Arteriencheiden mit den Malpighischen Körpern — aus der die Arterien einhüllenden Bindesubstanz“. — Aus den angeführten Worten Müllers ersieht man, dass er die Begriffe Mesenchym und Mesoderm (oder Mesothel) nicht vollständig unterscheidet (wie es auch bei den anderen Autoren jener Zeit der Fall ist) und beide mit einem Worte bezeichnet, nämlich

mit dem Worte Peritoneum. Nichtsdestoweniger bekommt man schon aus seiner Beschreibung unwillkürlich die Vorstellung, dass die erste Milzanlage immer an einen bestimmten Abschnitt des Mesoderms oder Mesothels gebunden ist. Indem er sagte, dass „die erste Anlage der Milz in Form einer gleichförmigen Verdickung des Peritoneum auftritt, bedingt durch Vermehrung der dasselbe zusammensetzenden embryonalen Bildungszellen“, konnte er indessen nicht das Mesothel allein gemeint haben, sondern hauptsächlich den demselben eng anliegenden mesenchymatösen Herd, welcher das Mesothel in die Bauchhöhle hineinstülpt und so die von Müller genannte „Verdickung des Peritoneum“ bildet. Man ersieht es daraus, dass er von einem „zarten, blassen Netzwerk“ spricht, welches sich schon in der ersten Milzanlage befinden soll: solch ein Netz kann im Mesothel, welches doch nur ein Epithel — ein mehrschichtiges oder sogar viel häufiger ein einschichtiges — darstellt, nicht vorhanden sein. In letzterer Hinsicht, d. h. in Bezug auf das zarte, blasse Netzwerk, stimmt Müller nicht mit Peremeschko überein, welcher solch ein Netzwerk in der ersten Milzanlage nicht gesehen hat und welcher glaubt, dass es erst in späteren Stadien sich bilde. Ebenso sahen auch Bischoff und Gray keine Fasern in der ersten Milzanlage. Was die Blutgefäße der Milz anbetrifft, so sind Müller und Peremeschko darin einig, dass dieselben schon beim ersten Auftreten der Milz zu sehen sind, und stehen Remak und Gray gegenüber, welche beide keine Blutgefäße in der ersten Milzanlage gesehen haben. Wir wollen indess hier nochmals erwähnen, dass die Müllersche Ansicht auch von Carl Ernst v. Baer geteilt wird, welcher angiebt, dass beim Hühnchen die Milzanlage schon von Anfang an (am Ende des 5. Tages) ein „blutrotes Körperchen“, d. h. ein blutgefäßreiches Organ darstellt. —

Im Jahre 1875 erschien das kapitale Werk von A. Götte über „die Entwicklungsgeschichte der Unke“ (L. 19). Über die

Entstehung der Milz finden wir hier folgendes (S. 812): „Nur an einer Stelle, sagt Götte, entsteht im Visceralblatte (d. h. im Darmfaserblatte) ein besonderes Organ, die Milz. Sie hat keine ursprüngliche morphologische Anlage, sondern erscheint im Mesenterium des Mitteldarms, nahe der Wurzel der Arteria mesenterica als ein flaches Häufchen indifferenter rundlicher Zellen mit granulierten deutlichen Kernen, welche ich eben desshalb und weil alle umgebenden Zellen alsdann bereits differenziert erscheinen, für direkte Abkömmlinge der Dotterbildungszellen halte. In den Blutbahnen sind dieselben zu der angegebenen Zeit schon sämtlich in der Umwandlung in vollständige Blutkörperchen begriffen. Bald darauf tritt jenes Zellenhäufchen als rundliches, dem Mesenterium anhängendes Körperchen hervor, ohne dass jedoch seine Innenmasse sich merklich verändert hätte.“ Die angeführte Ansicht von Götte erinnert sehr an die Ansicht von Peremeschko, nach welchem die Milz im Mesenterium sich bilde und gleich darauf „nur aus runden (oder länglichen) Zellen bestehe und kein faseriges Gewebe“ enthalte. Aber indem Götte sagt, dass die erste Milzanlage ein „Häufchen indifferenter rundlicher Zellen“ darstellt, will er noch durchaus nicht das Vorhandensein faserigen Gewebes in der Milz verneinen; er erwähnt einfach nicht davon, absichtlich oder unabsichtlich, und wir haben deshalb nicht das Recht, daraus irgend welche Schlüsse zu ziehen, zumal Götte von der Milz vorübergehend und überhaupt sehr wenig spricht. Indess konstatiert Müller, im Gegensatze zu Götte, Peremeschko, Gray und Bischoff, einerseits das Vorhandensein eines zarten, blassen Netzwerkes in der ersten Milzanlage, andererseits die Thatsache, dass die Verdickung des Peritoneum, welche den Anfang der Milz darstellt, „durch Vermehrung der dasselbe (d. h. das Peritoneum oder richtiger das Darmfaserblatt) zusammensetzenden embryonalen Bildungszellen“ bedingt ist. Mit anderen Worten, Müller weist auch teilweise darauf hin, woher

die am Entstehungsorte der Milz sich anhäufenden Zellen stammen, nämlich er glaubt, wie man aus seiner kurzen Ausführung ersehen kann, dass diese Zellen mesodermalen oder sogar richtiger mesenchymatösen Ursprungs seien. Aber welchen Ursprung haben diese Zellen nach Götte? Was versteht der letztere unter den sogenannten Dotterbildungszellen, welche er für die unmittelbaren Vorgängerinnen der die erste Milzanlage bildenden Zellen hält? Um eine bessere Vorstellung von der Götteschen Ansicht in dieser Frage zu geben, wollen wir hier seine Ausführungen über die Entwicklung des Mesenchyms oder, wie er es nennt, des „interstitiellen Bildungsgewebes“ erörtern. Götte sagt in Bezug auf dasselbe: „Dieses embryonale Gewebe entwickelt sich aus allen den Teilen der Segmente, welche nicht zu den Muskeln, Ganglien und Nervenstämmen verbraucht werden, also aus den inneren Segmentblättern und einzelnen Teilen der äusseren Segmentschicht (S. 490).“ Das Mesenchym des Magendarmtraktes wird vom Visceralblatte geliefert, „natürlich unter Zuziehung von Dotterbildungszellen, aber unter Ausschluss einer irgendwie nennenswerten Beteiligung der Segmente“ (S. 811).“ Nach Götte hat die Interstitialflüssigkeit, welche „den ganzen Körper durchtränkt“ (S. 495), einen rein mechanischen Einfluss auf die Entwicklung des interstitiellen Bildungsgewebes: „während die Interstitialflüssigkeit in den Anlagen des Bildungsgewebes die Embryonalzellen auseinanderdrängt, büssen dieselben nicht alle ihre früheren Verbindungen ein, sondern bleiben durch Substanzbrücken in Zusammenhang. Diese Brücken, deren Zahl je nach der früheren Lage der einzelnen Zellen ausserordentlich schwankt, erscheinen anfangs, so lange sie noch eine geringe Länge besitzen, verhältnismässig breit und bestehen aus der vollständigen, mit Dotterplättchen angefüllten Dottersubstanz. In dem Maasse jedoch, als sie sich bei dem anhaltenden Auseinanderrücken der Zellen verlängern, werden sie auch schmaler, endlich fadenförmig, und verwandelt

sich ihre Substanz unter Verlust der Dotterplättchen in eine gleichartige protoplasmatische Masse.“ Auf solche Weise entsteht ein echtes retikuläres Gewebe, nur aus Sternzellen bestehend, deren fadenförmige Fortsätze sich untereinander zu einem gemeinschaftlichen Netze vereinigen, wobei die genannten Zellen die Knotenpunkte des letzteren bilden. So sieht nach Götte das Mesenchym von Anfang an aus. Freie Zellen giebt es also nicht in ihm. „Vergleicht man, setzt Götte fort (S. 497), die ersten und die späteren Zustände dieses Zellennetzes, so überzeugt man sich leicht, dass die Zahl der Fortsätze zugenommen hat, und dass im Zusammenhange mit ihnen zarte Fasernetze entstanden sind, welche man früher vermisste. Sollte man nun nicht annehmen, dass die Zellen neue freie Fortsätze hervorgetrieben haben, welche zum Teil unter sich und mit den anderen verschmolzen? Ich halte diese Annahme für unwahrscheinlich. Sobald das Netzwerk des Bildungsgewebes sich entwickelt hat, finde ich in demselben keine einzige runde, fortsatzlose Zelle mehr; aber von dem Zeitpunkte an, wann die Aorta entstanden ist, erscheint eine Anzahl beinahe kreisrunder Zellen in jenem Gewebe, wie sie nur noch im Herzen und den eben angelegten Gefässen, namentlich der weiten Aorta als Blutzellen vorkommen. Wenn man erst erkannt hat, dass diese Gefässe während längerer Zeit eine netzförmig durchbrochene Wand besitzen¹⁾ und anfangs in die Zwischenräume des Bildungsgewebes offen auslaufen, so

¹⁾ Nach Götte bilden sich die genannten Gefässe im interstitiellen Bildungsgewebe ganz unabhängig vom Herzen und zwar so, dass die an der betreffenden Stelle vorhandenen interstitiellen Räume sich zu erweitern beginnen, wobei das retikuläre Gewebe durch die Interstitialflüssigkeit von innen nach aussen verdrängt und in der Umgebung des immer grösser werdenden Lumens allmählig zusammengedrückt wird. Endlich verliert die innerste an das Lumen grenzende Schicht, welche am meisten zusammengedrückt und abgeplattet wird, ihre fadenförmigen Verbindungen mit den mehr peripher gelegenen Schichten und wird in eine echte Gefässwand umgewandelt. Und so ist es auch erklärlich, „dass diese Gefässe während längerer Zeit eine netzförmig durchbrochene Wand besitzen. . .

wird man über den Ursprung der in dem letzteren neu auftretenden runden Zellen nicht zweifelhaft sein: es sind die durch den Herzstoss aus der Aorta und den übrigen primitiven Gefässen hinausgetriebenen embryonalen Blutzellen oder Dotterbildungszellen, welche alsdann von der durch die wiederholten Stösse und die eigene Ansammlung beständig bewegten Zwischenflüssigkeit des Bildungsgewebes weiter geschwemmt werden.

Diese durch ihre Gestalt von den ursprünglichen Zellen des Netzwerkes leicht unterscheidbaren, in ihrer Zusammensetzung aber mit denselben durchaus übereinstimmenden Dotterbildungszellen verbinden sich früher oder später mit einem ihnen anstossenden Zellenfortsatze oder Zellenkörper; die anfangs kurze Brücke wird allmählich lang und dünn ausgezogen, die daran befestigte, in der Flüssigkeit flottierende Dotterbildungszelle findet neue Befestigungspunkte, an denen bei der anhaltenden Ausdehnung des ganzen Gewebes wieder neue Fäden ausgezogen werden, und endlich ist sie von den übrigen Zellen des Netzwerkes nicht mehr zu unterscheiden und vollständig in dessen Bestand eingetreten, wodurch aber zugleich die Zahl der Fortsätze an den früheren Zellen vermehrt ist, und durch Verschmelzung sich kreuzender und zufällig berührender Verbindungsfäden bereits Fasernetze entstanden sein können . . . Da nun die Einwanderung der Dotterbildungszellen in das interstitielle Bildungsgewebe längere Zeit ununterbrochen andauert, so erklärt sich daraus ebenfalls dessen bedeutende Massenzunahme, welche aber den Charakter des Gewebes zunächst nicht verändert, sondern, indem sie mit der Ansammlung der Interstitialflüssigkeit Hand in Hand geht, lediglich die Ausbildung des Zellennetzes und seine Ausbreitung in alle Zwischenräume der Embryonalanlagen bewirkt. . . . Später entstehen allerdings Neubildungen im interstitiellen Bildungsgewebe durch kompakte Ansammlungen der Dotterbildungszellen, welche an bestimmt begrenzten Stellen das Netzwerk vollständig ausfüllen und in sich aufnehmen.“ Diese

Bildungen sind nach Götte „die Anlagen gewisser Knorpelteile und der Muskelsehnen.“ — Wenn wir alles hier in Bezug auf die Verbreitung der Dotterbildungszellen und ihre Anhäufung an einigen Stellen Gesagte mit dem vergleichen, was Götte über die Entstehung der Milz angiebt, wird es uns klar werden, wie wir uns die Anhäufung „indifferenter rundlicher Zellen — direkter Abkömmlinge der Dotterbildungszellen“ —, welche die Milzanlage bilden soll, vorzustellen haben. Aber eines bleibt doch noch unklar, nämlich ob in der ersten Milzanlage ein Netzwerk vorhanden sei oder nicht. —

Jetzt müssen wir noch erörtern, woher die sogenannten Dotterbildungszellen oder embryonalen Blutzellen stammen, welche aus dem Herzen in das interstitielle Bildungsgewebe hinausgetrieben werden. Diese Zellen schnüren sich nach Götte (p. 264—266) von der ventralen Wand der Dottermasse ab, welche aus grossen polygonalen mit Dotterplättchen gefüllten Zellen besteht. Diese Abschnürung von Dotterbildungszellen geht Hand in Hand mit der allmählichen Resorption der Dottermasse, welche die ventrale Wand des Dotterdarms darstellt. Die dorsale Wand des Dotterdarms, sowie der ganze Vorder- und Hinterdarm differenzieren sich schon in einem früheren Stadium, d. h. sie stellen schon früh regelmässige Reihen von Cylinderzellen dar, welche nach Götte allmählich längs dem Visceralblatte von hinten, vorne und der Dorsalseite her auf die Dottermasse hinüberwachsen und letztere auch ventralwärts zu bedecken suchen. Wenn dieser Prozess zu Ende ist, stellt der Dotterdarm einen Sack dar, welcher zwischen Vorder- und Hinterdarm eingeschlossen und allseitig aus differenzierten Cylinderzellen zusammengesetzt ist. Innerhalb dieses Sackes sind dann nur noch unbedeutende Reste der grossen Dottermasse vorhanden; diese Reste bestehen aus Zellen, „deren zerfressenes Aussehen ihren Zerfall bedeutet.“ Vom Visceralblatte sind aber diese Reste schon vollständig abgeschnitten, sodass in dasselbe schon mehr keine Dotterbildungs-

zellen einwandern können. In früheren Stadien aber, wo „auf der Oberfläche des Nahrungsdotters das embryonale Blut sich bildete“ und diese Einwanderung von Dotterbildungszellen lebhaft vor sich ging, traten letztere in die Dottervenen ein und wurden auf diese Weise dem Herzen zugeführt. Der Flüssigkeitsstrom, der nach Götte auch vor dem Entstehen der Dotterbildungszellen schon vorhanden war, beginnt also von einem gewissen Momente ab, die letzteren in sich aufzunehmen und sie durch die Dottervenen, Herz- und grossen Gefässe dem interstitiellen Bildungsgewebe zuzuführen.

Aus der hier kurz auseinandergesetzten Lehre Göttes ist es ersichtlich, dass die embryonalen Blutzellen oder sogenannten Dotterbildungszellen entodermalen Ursprungs seien und dass die erste Milzanlage ebenfalls ein Herd von Zellen entodermalen Ursprungs sei, da sie doch einfach „ein flaches Häufchen indifferenten rundlicher Zellen — direkter Abkömmlinge der Dotterbildungszellen“ darstellt. Das ist der Schluss, den man in Bezug auf die Entstehung der Milz bei der Unke aus der ganzen auseinandergesetzten Lehre des ausgezeichneten Forschers ziehen muss.

Es wurde schon oben von uns bemerkt, dass Götte keine Hinweise darauf giebt, ob in der ersten Milzanlage ein Netzwerk vorhanden sei oder nicht. Ein zweiter Umstand, der geradezu auffallend ist, besteht darin, dass er in seinem „Atlas zur Entwicklungsgeschichte der Unke“ auf Taf. XXI, Fig. 376 die erste Milzanlage im Mesenterium nicht links, sondern rechts von der Arteria mesenterica zeichnet, — eine Thatsache, auf die wir aus dem Grunde hinweisen müssen, weil wir bei allen Larven der Unke und des Frosches die erste Milzanlage links von der genannten Arterie finden. Dasselbe giebt auch Voit (Litt. 99) an, der bei allen von ihm untersuchten Froschlarven die Milz linkerseits und teilweise auch vor der Wurzel der Arteria mesenterica fand. Und in der That kann es auch

anders nicht sein in Anbetracht des engen Zusammenhanges, welcher, wie wir es unten beweisen werden, bei allen Wirbeltieren zwischen der ersten Milzanlage und dem linken Visceralblatte besteht. Was speziell den Frosch anbetrifft, so finden wir hier die Milz links von der Arteria mesenterica, am linken visceralen Mesodermblatt, nicht nur bei den jüngeren Stadien, sondern auch bei allen von uns untersuchten älteren Stadien und auch beim erwachsenen Frosch. Bei *Pelobates fuscus*, welcher näher zur Unke steht, als zum Frosch, fand Woit allerdings bei dem einzigen bei ihm vorhanden gewesenen Exemplar von 4,2 cm Länge die Milz in einer links offenen Mesenterialtasche, — eine Thatsache, die selbstverständlich für Götte sprechen könnte. Aber wir fanden, wie schon erwähnt, auch bei der Unke, in sämtlichen bei uns vorhanden gewesenen Stadien, die Milz links von der Arteria mesenterica, d. h. am linken visceralen Mesodermblatt. Wir können hier nur unser Bedauern aussprechen, dass Götte überhaupt sehr wenig in seinem grossartigen Werke über die Entstehung der Milz spricht, so z. B. indem er die Thatsache feststellt, dass in etwas vorgeschrittenen Stadien die Milzanlage, „als rundliches dem Mesenterium anhängendes Körperchen“ hervortritt, erwähnt er nicht einmal, an welche Seite des Mesenteriums dieses Körperchen befestigt ist, an die linke oder rechte. —

Etwa 15 Jahre nach dem Erscheinen des Götteschen Werkes, erschien eine kurze Arbeit von Maurer (L. 62) über „die erste Anlage der Milz und das erste Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien“. Als Objekte zur Untersuchung dienten ihm hauptsächlich Froschlarven, teilweise auch Axolotl- und Tritonlarven. Maurer kommt im Grunde genommen zu denselben Resultaten, wie Götte, d. h. dass die Milzanlage eine Anhäufung von runden Zellen entodermalen Ursprungs im Mesenterium, nahe der Wurzel der Arteria mesenterica, darstelle. Der Weg aber, den diese Zellen passieren, um sich an dieser Stelle anzuhäufen,

ist nach Maurer, wie wir es unten sehen werden, ein ganz anderer, als wir es bei Götte finden. Andererseits ist nach Maurer auch der Entstehungsort dieser runden Zellen nicht nur die Ventralwand des Dotterdarms, d. h. nicht nur die Masse grosser noch undifferenzierter polygonaler Dotterzellen, welche die ursprüngliche Ventralwand des Dotterdarms darstellt, sondern fast der ganze Darmtrakt, in seiner ganzen Länge; mit anderen Worten, nach seiner Meinung schnüren sich die genannten runden Zellen nicht nur von der aus undifferenzierten Zellen bestehenden Dottermasse ab, sondern auch von denjenigen Darmtheilen, welche aus einem cylindrischen Epithel zusammengesetzt sind. Der Prozess des Hinaustretens runder entodermaler Zellen in das umgebende Mesenchym dauert nach Maurer deshalb auch viel länger, weil dieses Hinaustreten nach seiner Meinung auch noch dann zu beobachten sei, wenn das genannte cylindrische Epithel schon die Ventralseite des Darmes bedeckt hat, und sogar dann, wenn es schon vollständig frei von Dotterplättchen geworden und nach dem Darmlumen zu von einem Cuticularsaum bedeckt ist. Daraus folgt auch, dass der Zeitraum, in welchem dieses Hinaustreten entodermaler Zellen geschehen soll, nach Maurer ein ganz anderer sei, als es Götte angiebt, denn nach der Meinung des Letzteren hört der Ausscheidungsprozess von Dotterbildungszellen bereits dann auf, wenn die Ventralseite des Dotterdarms vom differenzierten cylindrischen Epithel vollständig bedeckt wird, (s. oben). Maurer aber sagt, dass bei einer Froschlarve von 4 mm Länge (vom Mund bis zum After), bei welcher in den Gefässen schon rote Blutkörperchen vorhanden sind, im Mesenchym weder freie, runde oder, wie er sie nennt, lymphatische Zellen, noch irgendwelche andere Zellen, die man als Vorgängerinnen der letzteren betrachten könnte, nachzuweisen seien. Da Maurer angiebt, dass der Darmtrakt der genannten Froschlarve im allgemeinen in einen vorderen Abschnitt mit einschichtiger und einen hinteren mit mehr-

schichtiger Wand eingeteilt werden kann, so muss man annehmen, dass hier der Dotterdarm ventralwärts noch nicht vom differenzierten cylindrischen Epithel bedeckt sei: nach Götte würde das also eine Larve darstellen, bei der eine Ausscheidung von Dotterbildungszellen zu beobachten sei, zumal Maurer selbst darauf hinweist, dass bei dieser Larve schon rote Blutkörperchen, wenn auch von Dotterkörnern überfüllt, vorhanden seien. — Bei einer etwas älteren Larve von 4,6 mm (Mund-After)-Länge stellt der Darmtrakt nach Maurer eine lange Schlinge mit einschichtiger Wand dar, deren cylindrische Zellen in sich noch viel Dotterkörner einschliessen. Eine eigentliche Dottermasse giebt es also bei dieser Larve nicht mehr, abgesehen von einigen spärlichen Resten derselben, welche im Darmlumen eingeschlossen sind; die Ausscheidung von Dotterbildungszellen kann hier augenscheinlich nicht mehr stattfinden. Aber Maurer findet bei dieser Larve in den Zellen der Darmwand viel karyokinetische Figuren, unter welchen auch solche vorhanden sein sollen, deren Längsachse senkrecht auf die Darmachse gerichtet ist. „Durch solche Teilungen, sagt Maurer, muss das Epithel mehrschichtig werden, oder die eine Zelle muss aus dem epithelialen Verbande ausscheiden. Ich fand nirgends, dass das Epithel mehrschichtig wurde. Doch sah ich schon hin und wieder grosse rundliche Zellen unter dem Epithel im Bindegewebe liegen“. Bei einer noch älteren Froschlarve von 6 mm (Mund-After)-Länge, wo „der schon mehrfach gewundene Darm einschichtiges Epithel zeigt, dessen Zellen gerade die Dotterblättchen verloren haben“, findet Maurer unter dem Epithel der Darmschleimhaut und auch „in der Umgebung des Endothelrohres der kleinsten Darmarterien“ ähnliche, rundliche Zellen „mit kugeligem Kern und deutlichem Plasmakörper, die besonders in Bezug auf den Kern vollkommen den Darmepithelzellen glichen. Der Hauptstamm der Darmarterie zeigte solche Zellen noch nicht. Die Zellen unterschieden sich vollkommen

deutlich von den Bindegewebszellen, zwischen welchen sie lagen, durch Form und Grösse des Kerns. Auch fand ich nirgends im Bindegewebe Zellherde, die als Brutstätten der genannten Zellen zu deuten gewesen wären. Ebensovienig konnte ich Mitosen an Bindegewebszellen nachweisen, die zur Bildung der erwähnten Rundzellen geführt hätten“. Bei einer Froschlarve von 8 mm (Mund-After)-Länge sind schon „die Scheiden der Darmarterien strotzend mit Rundzellen infiltriert. Diese Infiltration reicht bis in die Nähe der Abgangsstelle des Hauptstammes von der Aorta. Dabei fällt auf, dass die reichlichsten Anhäufungen von Zellen gerade in den Arteriengabeln liegen“. Das kann schon, nach Maurer, „für eine Wanderung der Zellen vom Darm nach den Gefässen hin sprechen, da die Gabeln Hindernisse für die Fortbewegung der Zellen darstellen: ausserdem spricht aber gerade das vorige Stadium für die angegebene Richtung der Wanderung. Einen interessanten Befund bietet das Darmepithel. Die Zellen liegen meist in einer Schicht, die Dotterblättchen sind längst aufgebraucht. Jede Zelle besitzt einen deutlichen Cuticularsaum. Nur an einigen Stellen finden sich zwei Epithelzellen übereinander geschichtet“. Man sieht auch Mitosen im Darmepithel, die teilweise mit ihrer Längsachse senkrecht auf die Darmachse gerichtet sind. Man sieht ausserdem noch Zellen, welche sich basalwärts vom Darmepithel abschnüren und in das darunter liegende Bindegewebe überzugehen bestrebt sind. Viele solcher abgeschnürter Zellen gruppieren sich um die Darmarterie. Die Kerne dieser Zellen sind sehr ähnlich an Grösse und Struktur den Darmepithelzellen. Sie sind viel grösser als die Bindegewebszellen der Umgebung. „Von drei verschiedenen Elementen, sagt weiter Maurer, können diese Zellen abstammen. Erstens vom Bindegewebe, zweitens vom Endothel der Arterien, drittens vom Darmepithel. Am Gefässendothel sah ich niemals Mitosen, welche eine Abgabe von Zellen in die Umgebung gezeigt hätten. Die Bindegewebs-

zellen zeigen viel kleinere Kerne als die Rundzellen, sodass aus einer Teilung jener Zellen unmöglich Rundzellen entstehen können. Wenn ich noch die Vorgänge am Epithel, die ich vorhin schilderte, hinzufüge, so unterliegt es wohl keinem Zweifel, dass die ersten Rundzellen oder lymphatischen Zellen direkte Derivate des Darmepithels sind. Es ergibt sich dies aus ihrer Beschränkung auf die Scheiden der Darmgefäße und das subepitheliale Bindegewebe des Darmes, ferner aus der Vergleichung mit dem vorhergehenden Stadium. Ich kann somit nach dem Geschilderten den Satz aufstellen, „dass bei Kaulquappen die ersten lymphatischen Zellen direkte Abkömmlinge des Darmepithels, d. h. des Entoderms sind“.

In dem letztbeschriebenen Stadium sah Maurer auch die erste Anlage der Milz. „Dieselbe sitzt als kugeliges, knopfförmiges Gebilde dem Stamm der Arteria mesenterica an. Sie besteht hauptsächlich aus den gleichen Rundzellen (lymphatische Zellen), welche die Arterienscheiden füllen, und lagert gerade an derjenigen Stelle dem Stamme der Darmarterie an, an welcher von dieser die Arterie für Magen, Leber und Pankreasanlage abgeht. Es mag somit auch hier eine nähere Beziehung der Milzanlage zum Magen bestehen, wie sich eine solche bei Urodelen und bekanntlich sämtlichen höheren Wirbeltieren durch die Lage des Organs kund giebt“.

Ähnlich erklärt Maurer auch die Entstehung der Milz bei den Urodelen. Hier lagert sich die Milz „den vorderen Ästen der Arteria mesenterica an, die den Magen versorgen“, und besteht ebenfalls aus angehäuften lymphatischen Zellen, welche hauptsächlich „aus dem Epithel des Magens bezogen werden“. Überhaupt fand hier Maurer nicht „eine solche Massenansammlung lymphatischer Zellen in den Scheiden der Darmarterien, wie bei Rana“. Auch gelang es ihm nicht, hier charakteristische auf die Darmachse senkrechte Mitosen im Darmepithel zu finden. „Indessen, sagt Maurer, genügt die Anordnung der Zellen unter

dem Darmepithel und ihr Vorkommen in den Gefässscheiden der Darmarterien vollkommen, um hier dieselben Vorgänge wie bei Anuren annehmen zu lassen“. Maurer giebt ausserdem an, dass er bei den Urodelen die lymphatischen Zellen „in dem Momente beobachten konnte, wo sie durch die schon angelegte Muscularis des Magens längs der Scheiden der kleinsten Arterien hindurchwanderten, um sich in der Gefässscheide hinter dem Magen zu sammeln und die Milzanlage zu bilden“. Alles von Maurer angeführte weist also darauf hin, dass die Milz und die lymphatischen Zellen entodermalen Ursprungs seien, wodurch „die Bedeutung des Entoderms für den Gesamtorganismus bedeutend erweitert wird“. Indessen, sagt Maurer an einer anderen Stelle, „bin ich nicht der Meinung, dass ähnliche Zellen, wie die oben geschilderten, nicht auch aus mesodermalen Elementen sich bilden könnten . . .“. Diese Worte schränken gewissermassen die Bedeutung des Entoderms in Bezug auf die Bildung freier, runder Zellen ein, sodass die Untersuchungen von Maurer eigentlich nur darauf hinweisen, dass ein Teil der im Mesenchym befindlichen freien, runden Zellen vom Entoderm herstamme. Was die Milz anbetrifft, so stellt diese eben eine Anhäufung solcher runder Zellen dar, worin Maurer vollständig mit Götte übereinstimmt. Aber nach Maurer sind schon von vorne herein in der Milz „Andeutungen von einer Gefässbildung“ vorhanden. Ob in der Milz auch ein Netzwerk vorhanden sei, darüber giebt Maurer nichts an.

Fast mit der Maurerschen Arbeit zugleich, vielleicht noch etwas früher, erschien eine Arbeit von Toldt (L. 94) über die Darmgekröse und Netze, worin auch über die Entwicklung der Milz beim Menschen Angaben vorhanden sind. Toldt kommt zum Schluss, dass die Milz, wenigstens beim Menschen und Säugetieren, ganz unabhängig vom Pankreas entstehe, wobei an ihrer Anlage hauptsächlich das Epithel des Mesogastrium an der äusseren (d. h. ursprünglich linken) Seite beteiligt sei; noch mehr, die Entwicke-

lung der Milz werde „durch reichliche Zellenvermehrung in diesem Epithel eingeleitet“. „Die Mesodermschicht des Mesogastrium (Mesenchym), sagt weiter Toldt, scheint dabei aber so weit in Betracht zu kommen, als von ihm aus die Blutgefäße in eine gewisse Beziehung zu dem wuchernden Cölomepithel treten und in die Milzanlage hinein wachsen. Jedenfalls entwickelt sich die Milz nicht innerhalb der Mesodermschicht des Mesogastrium, wie man gewöhnlich anzunehmen scheint, sondern sie sitzt derselben von allem Anfang an seitlich auf (resp. links). Niemals wird sie in ähnlicher Weise von dem Mesodermgewebe des Mesogastrium umschlossen, wie das Pankreas . . . Um nicht missverstanden zu werden, will ich übrigens bemerken, dass ich die Entstehung der Milzanlage einleitende Veränderung des Cölomepithels nicht als etwas für die Milz Spezifisches ansehe; ich weiss, dass umschriebene Verdickungen desselben — ähnlich dem sogenannten Keimepithel — in gewissen Entwicklungsstufen auch noch an anderen Stellen vorkommen, und zwar u. a. auch streckenweise an der medialen (resp. rechten) Seite des Mesogastrium, wo sie allerdings nur einen verhältnissmässig geringen Grad erreichen. Ich will nur darauf hingewiesen haben, dass die Elemente des Cölomepithels und ihre Abkömmlinge für die erste Anlage der Milz von Wesenheit sind und von Anfang an in den Aufbau der Milz einbezogen werden“. Diesen Schluss zieht Toldt aus der Vergleichung von Querschnitten zweier menschlicher Embryonen. „An einem menschlichen Embryo aus dem Beginne der sechsten Woche, sagt er, finde ich die Milzanlage als einen stumpf dreieckigen, breit aufsitzenden Vorsprung an der lateralen (resp. linken) Fläche des Mesogastrium. Von dem Gewebe des letzteren (d. h. vom Mesenchym) ist sie durchgehends deutlich abgegrenzt und zwar nicht durch eine besondere, fortlaufende Grenzlinie, sondern wesentlich durch eine auffallend verschiedene Anordnung der zelligen Elemente. In dem Bereiche der Milzanlage

sind diese stellenweise dicht gedrängt, stellenweise wieder spärlicher, im ganzen völlig unregelmässig angeordnet, und fast durchwegs mit kugelförmigen Kernen versehen, während in der Mesodermschicht des Mesogastrium die Zellen in gleichmässigen Abständen liegen und grösstenteils längliche, gleichgerichtete Kerne besitzen. Die letzteren werden auch durch Karmin etwas weniger gefärbt, als die Zellkerne der Milzanlage. Überdies zeigen sich im Mesogastrium ab und zu stärkere Blutgefässe, in der Milzanlage hingegen zahlreiche kleine, undeutlich begrenzte Bluträume. An der freien Oberfläche der Milzanlage befindet sich ein aus kurz-cylindrischen Zellen gebildetes Epithel, welches stellenweise entschieden zweischichtig ist und bald deutlich, bald undeutlich, bald auch gar nicht von der darunter liegenden Zellenmasse abgegrenzt erscheint. Dieses Epithel ist die unmittelbare Fortsetzung des das Mesogastrium allenthalben bekleidenden Cölomepithels, welches jedoch dies- und jenseits der Milzanlage, und was ich besonders hervorheben muss, auch an der ganzen medialen (resp. rechten) Fläche des Mesogastrium viel dünner, durchwegs einschichtig und aus kubischen oder abgeflachten Zellen gebildet ist. Der Übergang der einen Form in die andere ist ein ganz allmählicher“.

Bei einem noch jüngeren menschlichen Embryo, sagt Toldt, „findet man an dem Orte der späteren Milzanlage die Epithelialschichte des Mesogastrium sehr bedeutend dicker als an allen anderen Stellen desselben und durch wohl ausgeprägte, geschichtete Cylinderzellen gebildet. Diese Verdickung des Epithels setzt sich allerdings noch eine kurze Strecke weit auf den Magen fort“. Da „die Mesodermschichte des Mesogastrium keinerlei Besonderheit zeigt“, so zieht Toldt daraus den obenerwähnten Schluss, dass das Mesothel schon von vornherein an der Milzanlage beteiligt sei.

In der erörterten Ausführung Toldts in Bezug auf die Entstehung der Milz bleibt nur eins unklar, und zwar das Ver-

halten des Mesenchyms. Nach Toldt scheint dieses Gewebe an der Entwicklung der Milz so viel wie keinen Anteil zu nehmen. — Interessant ist ausserdem die von ihm angegebene Thatsache, dass „gewöhnlich die Milz an der lateralen Seite des Mesogastriums entsteht, also bei normaler Lage des Magens an der ursprünglich linken, und bei verkehrter Lage des Magens an der ursprünglich rechten Seite des Mesogastrium. Massgebend hierfür, sagt er, mag die Verlaufsrichtung der Arteria gastroepiploica sinistra beziehentlich die Richtung der Blutströmung in derselben sein. Dass aber die Entwicklung der Milzanlage nicht nur an der ursprünglich linken, sondern unter Umständen auch an der ursprünglich rechten Seite des Mesogastrium möglich ist, kann ohne Schwierigkeit durch die anfangs gleichartige Beschaffenheit des Cölomepithels auf beiden Seiten und durch den Umstand, dass auch in normalen Fällen an der medialen (d. h. ursprünglich rechten) Fläche des Mesogastrium eine leichte Verdickung der Epithelschichte besteht, erklärt werden“. Toldt glaubt, dass bei verkehrter Lagerung des Magens abnorme Druckverhältnisse und andere störende mechanische Einwirkungen die Entwicklung der Milz an der normalen Stelle, d. h. an der ursprünglich linken Seite des Mesogastrium, verhindern könnten. Er citiert zwei Sektionsfälle aus Marchand (Berichte und Arbeiten aus der geburtshilflich-gynäkologischen Klinik zu Giessen, Leipzig 83) und Perls (Lehrbuch der allgemeinen Pathologie, II. Aufl., 1886, S. 951), „in welchen die Milz bei verkehrter Lage des Magens in mehrere Anteile zerlegt war, von denen einer innerhalb und mehrere andere ausserhalb des Netzbeutels gelegen waren, sodass der erstere der medialen, die letzteren der lateralen Fläche des grossen Netzes aufsassen“. Sonst giebt Toldt keine anderen Beweise für seine Ansicht in Bezug auf die Abweichungen in der Entwicklung der Milz bei verkehrter Lagerung des Magens, und daher scheint es uns, dass man kaum ohne weiteres in dieser Hinsicht mit ihm einverstanden sein kann (s. unten).

Im Jahre 1892 erschien eine sehr interessante Mitteilung von v. Kupffer (L. 44) über die Entwicklung der Milz und des Pankreas beim Stör. Dieser Forscher fand bei zwei Exemplaren des *Acipenser ruthenus* die Milz „so innig mit dem dorsalen Pankreas verbunden, dass sich äusserlich die Abgrenzung beider Organe von einander gar nicht erkennen liess. Bei einem Exemplar vom gemeinen Stör, *Acipenser sturio*, waren beide Organe der Hauptmasse nach gesondert, aber ein im Mesenterium der Duodenalschlinge verlaufender Streifen von Milzgewebe reichte bis zum dorsalen Pankreas und verband sich damit. Durchschnitte durch die Verwachsungsstelle liessen indessen eine die Gewebe beider Organe trennende Bindegewebslamelle wahrnehmen.“ — Bei seinen Untersuchungen an Embryonen des *Acipenser sturio* fand v. Kupffer bei den letzteren nicht drei, sondern vier Pankreasanlagen, und zwar zwei ventrale und zwei dorsale. Sämtliche 4 Pankreasanlagen stellen gewöhnliche Ausstülpungen der betreffenden Wand des Mutterbodens dar, in Form kleiner Blindsäcke. Beide Ventralanlagen wachsen aus den Seitenwänden des rudimentären Ductus choledochus hervor. Die vordere dorsale Anlage stammt aus der Dorsalwand des vordersten Teiles des Mitteldarms¹⁾, die hintere Dorsalanlage aus der Dorsalwand des hintersten Teiles desselben. Von allen vier Anlagen ist es die hintere dorsale, die am frühesten entsteht, und zwar zur Zeit, als der Mitteldarm sich noch nicht vom umfangreichen Dotterdarm abgeschieden hat. Zur Zeit aber, wo letzteres geschieht und der Mitteldarm schon eine längliche etwas gekrümmte von vorne und der ventralen Seite her nach hinten dorsalwärts ziehende Schleife darstellt, sieht man schon am vorderen Ende derselben die vordere dorsale An-

¹⁾ Als Mitteldarm bezeichnet hier v. Kupffer denjenigen Darmteil welcher „dem langen, eine zweischenklige Schleife bildenden sogenannten Duodenum des entwickelten Störs entspricht“, d. h. von der Mündungsstelle des Ductus choledochus bis zum vorderen Ende des Spiraldarms.

lage, welche dem dorsalen Pankreas der Amphibien entspricht, und zugleich auch die beiden ventralen Anlagen.

Die hintere dorsale Anlage, welche von vornherein mehr nach rechts gewandt ist, wächst schon in kurzer Zeit nach drei Richtungen hin aus, nämlich nach rechts, links und dorsalwärts, sodass sie nun im Querschnitte kreuzförmig erscheint. Bald schnürt sie sich vollständig vom Darm ab, wobei ihr dorsaler Auswuchs, der zwischen beide Peritonealblätter des Mesenterium hineingewuchert ist, in einzelne Rundzellen zerfällt, welche sich von den spindel- und sternförmigen Zellen des jungen Mesenchym durch Form und intensivere Färbung unterscheiden. „Solche Elemente, sagt v. Kupffer, sind vorher an keiner Stelle des Körpers zu bemerken gewesen.“ Sie verteilen sich frei zwischen den beiden Blättern des Mesenterium und stellen die ersten Lymphocyten im Mesenchym dar. Der übriggebliebene Teil der Drüse scheidet sich gleich darauf in 2 untereinander verbundene Hälften: in eine linke und rechte. Die linke Hälfte zerfällt ähnlich wie der dorsale Auswuchs in einzelne Rundzellen, welche sich aber nicht nach allen Seiten hin zerstreuen, sondern an Ort und Stelle angehäuft bleiben und „einen Komplex von lymphoidem Charakter darstellen. Das ist der Anfang der Milz, sagt v. Kupffer; die tubulöse Drüse ist links splenisiert worden“. Die rechte Drüsenhälfte, welche mit der linken durch eine schmale Brücke verbunden bleibt, verzweigt sich in der Art einer tubulären Drüse und wächst hauptsächlich in der Richtung nach vorne längs der rechten Wand des Mitteldarms, sich in ihrem ganzen Verlaufe an eine rechtsseitige Darmvene anschliessend.

Ähnlich der hinteren entwickelt sich auch die vordere dorsale Anlage, welche sich vom Darm abschnürt und nach links und rechts verzweigt. Die linke Hälfte splenisiert sich auch hier, teilt sich vollständig von der rechten Hälfte ab und bildet eine vordere Milz, welche erst in einem verhältnismässig späten

Stadium (mehr als 4 Wochen nach dem Ausschlüpfen) sich mit der hinteren Milz zu einer Drüse vereinigt. Die rechte Hälfte entwickelt sich aber zu einer tubulären Drüse und vereinigt sich mit der nach vorne wachsenden rechten Hälfte der hinteren dorsalen Anlage, wodurch eine lange schmale Drüse entsteht, welche längs der rechten Darmwand gelegen ist und immer weiter nach vorne und ventralwärts wächst, um mit beiden unterdessen ebenfalls bedeutend gewucherten Ventralanlagen sich zu vereinigen. So entsteht nun eine gemeinschaftliche Bauchspeicheldrüse mit nur zwei Ausführungsgängen, welche den zwei ursprünglichen Ventralanlagen gehören. Die auf solche Weise gebildete Bauchspeicheldrüse bleibt noch längere Zeit mit dem hinteren Teil der Milz vermittelt eines mehr oder weniger transversalen Ganges verbunden. — v. Kupffer giebt weiter an, dass bei den Embryonen des Störs zwei Mesenterialvenen vorhanden seien, von denen die rechte, wie schon erwähnt, vollständig von der langen Bauchspeicheldrüse umscheidet wird, die linke aber von beiden Milzen so umwachsen wird, dass ihr mittlerer Teil längere Zeit von ihnen „unbekleidet“ bleibt, bis beide Milzen sich zu einer Drüse vereinigt haben. Die rechte Mesenterialvene durchbohrt die ursprünglich rechte Ventralanlage des Pankreas, die linke — die ursprünglich linke Ventralanlage desselben, und stellen beide die rechte und linke Wurzel der Pfortader dar. — Der dorsale Auswuchs der ursprünglich hinteren dorsalen Anlage dient noch längere Zeit als Neubildungsstätte von lymphoiden Zellen, welche das Quantum des subchordalen Lymphgewebes vermehren. Aber in letzterem „kann man, sogar bei 4 Wochen alten Stören, hie und da noch ganz wohl erhaltene Reste epithelialer Röhren“ sehen.

Auf Grund der angeführten Beobachtungen kommt v. Kupffer zum Schlusse, „dass bei den Vertebraten ein zusammenhängendes, aber in Rückbildung begriffenes, aus dorsalen und ventralen Darmdivertikeln hervorgehendes Drüsensystem besteht, welches

mit seinen Schläuchen den Mitteldarm umzieht und mit der Leber insofern in genetischem Zusammenhange steht, als die ventralen Divertikel aus dem primitiven Lebergange ihren Ursprung nehmen. Beim Stör in ganzer Ausdehnung vorhanden, scheint dieses System bei *Lepidosteus*, den Teleostei, Amphibien und Amnioten, nach den bisher vorliegenden Beobachtungen, nur in seinem vorderen Teil erhalten zu sein. Es entsteht daraus einerseits das Pankreas, andererseits die Milz und ausgedehntes subchordales Lymphgewebe. Die Lymphocyten dieser letzteren Organe sind also entodermaler Herkunft und entstehen unter der Erscheinung regressiver Metamorphose epithelialer Schläuche.“ — Abgesehen von dem oben Erörterten finden wir bei v. Kupffer sonst keine Hinweise darauf, ob in der ersten Milzanlage ein Netzwerk vorhanden sei und wie sich die näheren Beziehungen der Gefäße zur Milzanlage gestalten. —

Die Entwicklung der Milz bei den Fischen ist sehr eingehend von Laguesse (L. 51) untersucht worden. Er stellte seine Untersuchungen an Embryonen von Selachiern (*acanthias*) und Knochenfischen (*Forelle* — *trutta furio*) an und kommt zum Schlusse, dass bei den einen wie bei den anderen die Milz linkerseits in der Dicke des Mesenchym der Duodenal- resp. Magengegend, nahe der Wurzel des Mesenterium entstehe. Das Mesenchym des Intestinaltraktes ist nach Laguesse eine Fortsetzung des subchordalen Mesenchym, das allmählich den Raum zwischen beiden Mesodermblättern des Gekröses hindurchwächst und sich zwischen Entoderm und Visceralblatt, welche eng einander anliegen, verbreitet, indem es anfangs im Querschnitt einen Halbmond darstellt, der der Dorsalwand des Darmtraktes anliegt und allmählich den ganzen Umfang des letzteren umgreift und umwächst. Diese allmähliche Verbreitung des jungen Mesenchym, welches aus fixen sternförmigen Zellen, die ein echtes Netzwerk bilden, besteht, geschieht mit Hilfe beständig heranlangender freier „wandernder Elemente.“ Woher diese wandernden Elemente

kommen, sagt Laguesse nicht. Dafür aber schildert er einen Vorgang, welcher nach seiner Meinung die Verbreitung des Mesenchym maskiert: von einem gewissen Moment an „wird das Peritonealepithel niedriger, verliert seine Grenzen und verschmilzt mehr oder weniger vollkommen mit dem darunter liegenden Mesenchym. Das Darmepithel erscheint jetzt von einem schmalen, aber sehr dichten Gewebe umgeben, in welchem man keine Elemente mit genauen Grenzen, sondern nur kleine aneinandergedrängte und konzentrisch gelagerte Kerne sieht“; dieses Gewebe stellt das Mesoderm und Mesenchym dar, welche beide zu einer gemeinschaftlichen unteilbaren Masse zusammengefloßen sind. Laguesse glaubt, dass hier auf solche Weise ein Prozess stattfindet, der demjenigen ähnlich sei, welcher in jüngeren Stadien vor sich geht und darin besteht, dass Zellen aus den Seitenplatten in das subchordale Mesenchym einwandern. Später aber, vor dem Erscheinen der ersten Milzanlage scheidet sich das Peritonealepithel oder Mesothel wieder vom Mesenchym ab und stellt eine begrenzte Schicht dar. Im Laufe der beschriebenen Vorgänge dringen allmählich in das Darmmesenchym Zweige der Arteria intestinalis, eines mächtigen Astes der Arteria coeliacomesenterica, ein. Das venöse Blut des Darmtraktes wird von der Vena subintestinalis zurückgeführt, welche nach vorne zieht, unweit von der Leber auf die linke Seite des Darmtraktes übergeht und von hier aus, eine Spirale bildend, auf seine dorsale und gleich darauf ganz plötzlich auch auf seine rechte Seite hinüberwandert, um neben dem Ductus choledochus in die Leber einzudringen. Diese Vene nimmt „auf ihrem höchsten Punkte“, d. h. dorsalwärts vom Darm, zwei Äste in sich auf, nämlich die unbedeutende Vena suprainestinalis („veine sus-intestinale“) und die in entgegengesetzter Richtung ziehende Vena gastrosplenica. Von der Mündungsstelle dieser beiden Äste ab kann die Subintestinalvene schon als Pfortader bezeichnet werden. „Diese Stelle, sagt Laguesse, ist eben diejenige, an welcher die Wand

des genannten Gefäßes (bei der Forelle) sich zu entarten beginnt, um den Anfang des von uns zu untersuchenden Organs (der Milz) zu bilden.“

Zur Zeit, wo die Milzanlage erst zum Vorschein kommt — und diese Zeit entspricht „der Epoche der Heranbildung zur respiratorischen Thätigkeit, der Epoche, welche von den Autoren im allgemeinen l'état adulte genannt wird“, — haben die Blutkörperchen schon fast ihre Endform erlangt, wobei ihr Kern sich als „dunkler, beim Lebenden undeutlich begrenzter Fleck darstellt, welcher nach der Fixierung aus einem Netzwerk dicker, zusammengedrängter, mehr oder weniger miteinander zusammengefloßener Balken gebildet zu sein scheint“. Diese Blutkörperchen, welche ihre Teilungsfähigkeit schon verloren haben, nennt Laguesse „*hématies vieilles*“, zum Unterschied von den ebenfalls hämoglobinhaltigen „*hématies adultes*“, welche noch fähig sind, auf karyokinetischem Wege sich zu teilen. Mit der Umwandlung der Blutkörperchen in *hématies vieilles*, d. h. mit dem Verluste ihrer Teilungs- resp. Vermehrungsfähigkeit, hat nun der Embryo neue Quellen zur Bildung derselben nötig. Als eine solche Quelle erscheint auch die Milz. Aber noch vor ihrem Erscheinen giebt es zwei andere Bildungsstätten von Blutkörperchen, nämlich die Kardinalvenen und das die Nierenkanälchen umgebende lymphoide Gewebe. Zur Zeit, wo die Blutkörperchen sich eben in sogen. *hématies vieilles* zu umwandeln beginnen, giebt es noch im Blute seltene Elemente, die an diejenigen Blutkörperchen erinnern, welche aus der Mittelplatte herkommen, — d. h. solche Elemente, welche an die *hématies adultes* erinnern. Aber ausser diesen Elementen giebt es schon im Blute viele Körperchen, welche die ersten wandernden Blutzellen darstellen und welche auch dann in ihm erscheinen, wenn das Milzgewebe sich zu differenzieren beginnt. Beim Lebenden sind diese wandernden Zellen ungefärbt, aber abgerundet und lichtbrechend. Bei der Einwirkung von Reagentien behält der Kern

dieser Zellen im allgemeinen seine sphärische Gestalt und erscheint selten gelappt; ihr homogener Protoplasmakörper färbt sich gut mit Karmin. Viele dieser Zellen befinden sich in den Kardinalvenen, wo sie das Übergewicht nehmen. „Erinnern wir uns daran, sagt Laguesse, dass die Kardinalvenen sich aus der Mittelplatte so gebildet haben, dass die zentralen Zellen sich in Blutkörperchen, die peripheren in die endotheliale Wand umgewandelt haben. Man kann aber sehen, dass stellenweise auf dieser Wand noch ganze Gruppen von Zellen sitzen, die sich erst nachträglich abschnüren. Dieser Prozess dauert noch lange fort. Bei der weiteren Entwicklung der Kardinalvenen, wo sie die Wolffschen Kanäle zu umwachsen bestrebt sind, bilden ihre Wände echte ampulläre Erweiterungen. Auf dem Grunde dieser Erweiterungen geschieht ebenfalls eine Abschnürung von wandernden Blutzellen, wobei es scheint, dass solche auch vom anliegenden Mesenchym, welches ungenügend durch das Gefässendothel begrenzt ist, sich abschnüren. Auf Kosten dieses Mesenchyms entwickelt sich eben das lymphoide Gewebe, welches zwischen den eigentlichen Nierenelementen liegt und welches höchstwahrscheinlich auch beim Erwachsenen Blutkörperchen bildet (Ziegler, — Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikr. Anat. XXX, 1887 — und Emery, — Etudes sur le développement et la morphologie du rein des poissons osseux, Arch. ital. de biol. 1882, p. 135)“. —

Nachdem Laguesse auf solche Weise die Neubildungsstätten der Blutkörperchen erörtert hat, wendet er sich zur ersten Milzanlage. Er findet sie bei der Forelle in der Duodenalgegend in engster Verbindung mit der Wand der Subintestinalvene; noch mehr, er betrachtet die erste Milzanlage bei der Forelle einfach als eine Verdickung der äusseren resp. der linken dorsalen Wand der genannten Vene. Diese Verdickung beginnt an derjenigen Stelle, wo in die Subintestinalvene die von vorne nach hinten verlaufende Vena gastrosplenica mündet, und erstreckt sich weit

nach hinten, indem sie immer schwächtiger wird, sodass die erste Milzanlage die Form eines Kommas mit dickem Kopfe und sehr langem und dünnen Schwanze hat. Dieses Komma befindet sich zwischen äusserer (resp. linker dorsaler) Wand der Subintestinalvene und dem Peritonealepithel. In der hinter der Milzanlage gelegenen Gegend erscheint die Subintestinalvene auf Querschnitten äusserlich von einer dreifachen Wand begrenzt, nämlich vom Gefässendothel, Mesenchym und Peritonealepithel. In der Milzgegend erscheint diese dreifache, das Venenlumen halbmondförmig umgebende Wand viel dicker, wobei ihre innere Schicht, d. h. das Endothel, verschwunden ist. Dieses Endothel ist aber auf der entgegengesetzten Seite der Subintestinalvene sichtbar. Das Peritonealepithel zeigt keine Veränderungen; dafür aber erscheint der mesenchymatöse Teil der Verdickung stark lichtbrechend und man kann in ihm mit Not grosse helle Kerne unterscheiden. Näher zum Venenlumen wird das Bild ein wenig deutlicher, und man bekommt hier den Eindruck, als hätte man vor sich eine Anhäufung zusammengedrängter kleiner runder Zellen; „die innersten dieser Zellen bilden eine Hervorragung in das Innere der Vene hinein; einige von ihnen erscheinen noch mehr frei zu liegen“; endlich kann man auch solche Zellen finden, welche sich vollständig abgeteilt haben und mit den Blutkörperchen sich vermengt haben. „So, sagt Laguesse, erhalten wir eine Wand von zerrissenem Aussehen, welches für ein Gefäss nicht charakteristisch ist. Dieses Aussehen kann auf zweierlei Weise erklärt werden; entweder durch Ansammlung an der betreffenden Stelle von Elementen, welche vom Blutstrom hergebracht wurden, oder vielmehr durch Wucherung der Wand selbst, deren Zellen sich von ihrem Orte abschnüren. Das Fehlen des Endothels macht von diesem Momente an die zweite Hypothese mehr wahrscheinlich“. Was die Zellen selbst in der Milzanlage anbetrifft, so treten sie, wie schon oben erwähnt, in den dem Venenlumen näher gelegenen

Partien deutlicher hervor und zeigen einen grossen von einem dünnen protoplasmatischen Ring umgebenen Kern. — Nach einigen Tagen hat der Schwanz der Milz noch das ursprüngliche Aussehen, in ihrem Kopfe aber sind schon Veränderungen bemerkbar: die Endothelwand erneuert sich und stellenweise sieht man schon in derselben platte Zellen. Im Innern des Milzgewebes selbst machen sich dunklere Elemente bemerkbar, welche bestrebt sind, die helleren Zellen mit den grossen Kernen zu umgeben. Aber nach Zusatz von Osmiumsäure beginnt zwischen letzteren eine Art hell-braunen Netzwerkes hervorzutreten, welches lichtbrechend ist und von in den verschiedensten Richtungen sich kreuzenden Zügen gebildet wird. Dieses Netzwerk ist dem mesenchymatösen Netzwerke an anderen Stellen analog. In seinen Maschen sieht man je eine oder zwei helle Zellen mit undeutlichen Konturen und grossem Kern. Ausserdem sind schon von diesem Momente an in der Milz seltene Blutkörperchen bemerkbar, welche die charakteristischen Eigenschaften der sogenannten *hématies vieilles* besitzen. „Es ist kein Grund vorhanden, sagt Laguesse, anzunehmen, dass diese Blutkörperchen an Ort und Stelle, d. h. in der Milz, sich gebildet haben, sondern dass sie höchst wahrscheinlich dorthin aus dem Blutstrom durch die Räume zwischen den locker verbundenen Elementen der vom Endothel entblösten Wand verschleppt worden sind. Nach ein bis zwei Tagen sieht man schon neue Veränderungen: das Endothel ist schon vollständig hergestellt, aber stellenweise sind kleine in das Milzgewebe eindringende Venen bemerkbar, welche am Eingange in letzteres vom umgeschlagenen Endothel der Subintestinalvene begrenzt sind. Diese winzigen kurzen Venen verlieren schon unweit von der grossen Vene (*vena subintestinalis*) ihre eigene Wand und kommen so dem Milzgewebe gegenüber in der Art zu liegen, wie es anfangs mit der Subintestinalvene der Fall war. Die zerstreuten Blutkörperchen treten schon reichlicher auf, stellenweise in ganzen Häufchen oder

Reihen; häufig füllen sie die kleinen Venen vollständig und erstrecken sich von hier in unbestimmter Ordnung in das Innere des Milzgewebes hinein“, indem sie in den Maschen des letzteren sich lagern. Hier stossen die Blutkörperchen an die freien Zellen der Milz an, welche letztere ungehindert in den Blutstrom gelangen können. — Die Milz selbst beginnt von nun ab, aus dem umgebenden Gewebe deutlicher hervorzutreten, die kleinen Venen dringen tiefer in sie ein; das Organ wird blutreicher. Die Zahl der kleinen Zellen mit schmalem protoplasmatischem Saum, welche stark lichtbrechend erscheinen, wird immer grösser. Laguesse nennt sie von diesem Momente an, mit Pouchet übereinstimmend, *noyaux d'origine*. Diese können, wie gesagt, ungehindert in den Blutstrom gelangen. — Die Milz beginnt immer mehr von der Endothelwand der Subintestinalvene sich abzuheben und bleibt schliesslich mit ihr nur noch durch die ausgezogenen erwähnten kleinen Venen und durch das Hinterende des Schwanzes in Verbindung, welche letzterer von der Vena subintestinalis viel später sich abteilt.

Indem Laguesse nun zur Untersuchung des Blutes nach der Entstehung und einiger Entwicklung der Milz übergeht, findet er in den kleinen in die Subintestinalvene mündenden Milzvenen alle Übergangsformen von den *noyaux d'origine* bis zu den *hématies vieilles* und den fertigen Leukocyten. In der Subintestinalvene aber sind die *noyaux d'origine* spärlicher, in der Pfortader noch weniger vorhanden, im Herzen und in der Aorta in ganz minimaler Zahl aufzufinden. Daraus zieht Laguesse den Schluss, dass die Milz schon von Anfang an als Bildungsstätte von roten Blutkörperchen und Leukocyten dient; er setzt dabei auch voraus, dass die Leukocyten aus der Milz als vollständig fertig gebildete Elemente auswandern, während die roten Blutkörperchen erst dann das Hämoglobin in sich aufnehmen und sich definitiv formieren, wenn sie in den Blutstrom (der Subintestinalvene) gelangt sind.

Auf Grund des oben Erörterten nimmt Laguesse an, dass „die Milz ziemlich spät entsteht — in einer Zeit, wo der Magen als solcher bereits hervorgetreten ist; sie wird in unmittelbarem Zusammenhang mit der Vena subintestinalis in der Dicke der primitiven mesodermalen Darmwand angelegt.“ Das Peritonealepithel bleibt immer deutlich begrenzt und beteiligt sich also (bei der Forelle) an der Milzanlage nicht im mindesten, und daher kann auch Laguesse nicht mit Toldt übereinstimmen, welcher dem Peritonealepithel eine ausschliessliche Bedeutung in der Entstehung der Milz zuschreibt. „Das Milzgewebe, sagt Laguesse, ist von Anfang an eine einfache Verdickung des mit der Vene (Subintestinalvene) und ihren Ästen in Verbindung stehenden Mesenchyms, welches aus sternförmigen unter einander anastomosierenden Zellen besteht und in dessen Maschen viel freie runde Elemente vorhanden sind. Das so entstandene Netzwerk modifiziert sich und wird in das definitive Netzwerk des Milzgewebes umgewandelt, und die in den Maschen dieses Netzwerkes enthaltenen freien runden Zellen — *Noyaux d'origine* — beginnen nach der Differenzierung des Milzgewebes weisse und hauptsächlich rote Blutkörperchen zu bilden. Die Milz ist also von vornherein ein blutbildendes Organ und teilt diese Rolle mit einem ähnlichen die Nieren infiltrierenden Gewebe. — Die eigentlichen Milzvenen bilden sich von Anfang an nach einer ganz besonderen Art: sie stellen nichts mehr und nichts weniger als unregelmässige Reihen von Maschen des ursprünglichen Netzwerkes dar, welche mit der Vena subintestinalis in Verbindung getreten sind und auf solche Weise die in ihnen enthaltenen runden Zellen befreit haben, — Reihen, welche sich nachträglich ordnen und in Kanäle umwandeln, die nur eine gewisse Strecke lang eine eigene Wand besitzen: die angrenzenden Zellen des Netzwerkes spielen für diejenigen Venenteile, welche im Innern desselben enthalten sind, die Rolle eines Endothels, das als Fortsetzung des eigentlichen Venenendothels dient. Die Milz

ist also von Anfang an eine Art netzförmigen Venensinus, der ein Divertikel des Pfortadersystems darstellt, — eines Sinus, welcher in seinen von der Vene am meisten entfernten Maschen einen Vorrat von Noyaux d'origine (= weisse Pulpa) enthält. Das Milzgewebe stellt ein ganz spezielles Gebilde dar und kann von einem gewissen Moment ab als ein zur Regeneration von Blutkörperchen bestimmter Rest des embryonalen Mesenchyms betrachtet werden, in welchem die bindegewebigen und Gefäss-elemente im selben engen Zusammenhang bleiben, wie es im ursprünglichen Mesenchym der Fall war.“ „Das ist, sagt Laguesse (L. 52) in einem anderen speziellen Artikel über das Milzgewebe und seine Entwicklung, ein mesenchymatöser Herd, welcher sich nicht ohne weiteres nach dem Typus eines Gefäss- oder Bindegewebes entwickelt, sondern seinen genetischen Charakter, welchen er im embryonalen Zustande besass, beibehalten hat ...“

Die Entstehung der Milz beim *Acanthias* ist nach Laguesse fast dieselbe, wie bei der Forelle. Indessen „ist aber beim *Acanthias* das Verhältnis der Milz zum Pankreas ein engeres. Mit der Vena intestinalis ist ebenfalls ein Zusammenhang vorhanden, aber nur im hinteren Teil der Milz, weil beim *Acanthias* zwischen letzterer und der Vena ein Teil des Pankreas liegt. Doch zieht ein kleiner Zweig dieser Vene nach vorne zum Grunde der Milz hin.“ — Was das Peritonealepithel anbetrifft, so nimmt es nach Laguesse auch beim *Acanthias* keinen Anteil an der Milzanlage. Er findet dieses Epithel genau vom darunter liegenden Mesenchym abgegrenzt, und wenn in ihm stellenweise auch Embryonalzellen aufgefunden werden, die „auszutreten (aus dem epithelialen Verband) bereit sind“, so soll diese Erscheinung ebenso oft in der Gegend der künftigen Milz, wie auch an anderen Stellen anzutreffen sein. „Das einzige, was man sagen kann, ist das, dass in einer der Entstehung der Milz weit vorausgegangenen Epoche das Peritonealepithel fast in seiner ganzen Ausdehnung eng mit dem darunterliegenden Mesenchym verbunden war, was

augenscheinlich in hohem Masse das Wachstum des letzteren gefördert hat; aber das Milzgewebe besitzt keine engere Verwandtschaft mit dem genannten Epithel, als das Darmmesenchym im allgemeinen...“ Indessen fügt Laguesse hierselbst hinzu, dass bei den Säugern (beim Schaf und Kaninchen) er selbst eine starke Verdickung des Peritonealepithels in der Gegend der künftigen Milz gesehen habe, wie es Toldt beschreibt. Daher kann man die von Laguesse gemachten Schlüsse nicht verallgemeinern.

Wir wollen hier noch erwähnen, dass Laguesse manchmal bei der Forelle zwei Milzanlagen gesehen hat, die eine im engen Zusammenhang mit der Vena subintestinalis, die andere — mit der in letztere mündenden Vena gastro-splenica. Er schliesst daraus, dass in denjenigen Fällen, in welchen beim Erwachsenen zwei oder mehr Milzen vorhanden sind, auch zwei oder mehr Anlagen von vorneherein vorhanden sein müssen.

Aus allen hier erörterten Ausführungen von Laguesse kann man den endgültigen Schluss ziehen, dass die Milz im Mesenchym, im engen Zusammenhang mit der Wand der Vena subintestinalis entstehe. Doch bleibt es unklar, in welchem Masse die beiden genannten Faktoren, d. h. Mesenchym und Gefässwand, sich an der Milzanlage beteiligen. In der That beweist Laguesse, indem er das Auflösen und Schwinden des betreffenden Abschnittes der Gefässwand betont, durchaus noch nicht, dass aus letzterer Elemente zur Bildung der Milzanlage entstehen. Was das Mesenchym anbetrifft, so könnte Laguesse kaum die wirkliche Grenze zwischen letzterem und der künftigen Milz angeben, zumal auch das Peritonealepithel, welches nach ihm in keinem Verhältnis zur Milzanlage steht, hier nicht massgebend sein kann.

Die Beziehungen zwischen Milz und Pankreas wurden von Laguesse in der ersten von uns citierten Arbeit (L. 51) wenig berücksichtigt. Erst nach dem Erscheinen der v. Kupfferschen Arbeit fühlte sich Laguesse veranlasst, alle seine alten Präparate durchzusehen und auch neue anzufertigen, um genau die Be-

ziehungen der entstehenden Milz zum Pankreas festzustellen. Die Resultate seiner neuen Untersuchungen hat er in einem kleinen Artikel unter dem Titel: „La rate est-elle d'origine entodermique ou mesodermique?“ (L. 53) auseinandergesetzt. In diesem Artikel sagt Laguesse, dass bei der Forelle die Milzanlage erst dann an ihrem vorderen Ende mit dem linken Rande des dorsalen Pankreas in Zusammenhang trete, wenn in ihr schon die dem Milzgewebe eigentümlichen Veränderungen sichtbar sind. Dazu ist schon zu dieser Zeit „die Oberfläche des Pankreas vollständig deutlich abgegrenzt, und es giebt keine pankreatische Schlinge, die in die Milz überginge“. Noch besser könne man sich von der Abwesenheit pankreatischer Schlingen in der Milzanlage bei der Untersuchung von Acanthiasembryonen überzeugen. Hier trete das Cylinderepithel des schon vielfach in sekundäre Divertikel verzweigten Pankreas ganz deutlich aus der Mitte des hellen Mesenchyms hervor, welches aus sternförmigen Zellen besteht, und „höre in keinem Moment auf, von letzterem durch eine ganz genaue Linie begrenzt zu sein; in keinem Momente sehe man epitheliale Zellen (des Pankreas) aus dem Verbande, in dem sie sich befinden, zur Bildung von Milzgewebe heraustreten.“ „Es ist selbstverständlich schwer, sagt Laguesse, zu behaupten, dass Zellen nicht imstande sein sollten, sich langsam auszuscheiden, eine nach der anderen, verstohlen (insidieusement), nach der von Maurer angegebenen Art; allein, ich fand keine Thatsache, welche für diese Hypothese sprechen könnte“. Laguesse glaubt also, dass es bei der Forelle und dem Acanthias „keine Spur von einem Milzdivertikel gebe, welches auf Kosten des Pankreas entstanden wäre“. Der mesenchymatöse Ursprung der Milz scheint ihm, „für die Forelle und den Acanthias ganz genau bewiesen zu sein“, und er sagt, dass er „in keinem Falle seine ersten Schlüsse über diese Frage ändern könne“. „Aber dasselbe Organ (die Milz), fügt er hinzu, stammt nach v. Kupffer augenscheinlich aus dem Entoderm.

Sind denn aber diese Schlüsse (d. h. von v. Kupffer und von Laguesse) absolut unvereinbar? Ich glaube es nicht. Es ist sehr möglich, dass wenn diese einander widersprechenden Ansichten genau bewiesen sind, die Milz in einem Falle (bei Selachiern und Teleostiern) — aus einem Keimblatt, im anderen Fall (bei den Ganoiden) — aus einem anderen Keimblatt entstehe“. Obgleich Laguesse es auch weiss, „wie schwierig es sei zuzugeben, dass ein Organ je nach den Umständen einmal direkt aus dem Entoderm, das andere Mal indirekt und zwar vermittelt der sogenannten mesodermalen Gebilde aus demselben entstehen könnte“, — versucht er doch, die v. Kupffersche Ansicht mit der seinigen in Einklang zu bringen. Das Mesoderm, sagt er, ist aus dem Entoderm entstanden (ähnlich der Chorda dorsalis), und darum muss man den mesodermalen Ursprung eines Organs in der That nur für einen indirekten entodermalen Ursprung halten. Aber welche Ursachen veranlassen die Milz beim Stör ihren Ursprung aus dem Entoderm zu nehmen, während sie sonst aus dem Mesoderm entsteht? Beim Stör, antwortet Laguesse, geht die Entwicklung ungeheuer rapid vor sich, aber Darmmesenchym giebt es hier wenig. „Es kommt die Stunde, wo die Milz entstehen muss. Das eigentliche Material, d. h. das Mesenchym, ist nicht vorhanden oder sehr spärlich. Das Pankreas befindet sich aber im selben Moment im Stadium starker Proliferation und liegt in der nächsten Nachbarschaft. Die Milz muss aber an seiner Seite entstehen; sie benutzt das einzige zu ihrer Verfügung stehende Material und entsteht also unmittelbar auf Kosten des Entoderms (d. h. des Pankreas) . . .“

Auf solche Weise will Laguesse zwischen der v. Kupfferschen Ansicht und der seinigen Frieden stiften. Wir überlassen es dem Leser selbst, über die Tauglichkeit und den Wert solcher Interpretationen von Ansichten und Thatsachen zu urteilen und gehen zu den nächsten Autoren, die sich mit der Frage über die Milzanlage beschäftigt haben, über. —

Einige Zeit nach dem Erscheinen des letzten von uns citierten Artikels von Laguesse, erschien im selben Journal „Bibliographie anatomique“ ein kurzer Artikel von Janosik über die Entstehung der Bauchspeicheldrüse und der Milz bei Säugern, Vögeln und Reptilien (L. 40). Dieser Forscher sagt: „ich fand bei keinem der von mir untersuchten Tiere eine Abhängigkeit der Milz von den Pankreasschlingen. Auch Laguesse erkennt diese Abhängigkeit nicht an; ich kann aber mit seinen Schlüssen nicht übereinstimmen¹⁾, da man doch nach meiner Ansicht unterscheiden muss zwischen der Entstehung eines mesenchymatösen Gewebes und der Entstehung eines solchen Gewebes, welches seinen Ursprung aus dem mesodermalen Epithel nimmt, — wenn es auch wahr ist, dass aus dem Mesothel auch mesenchymatöse Zellen stammen können; aber letztere haben schon ihren ursprünglichen Charakter verloren, weil keine von ihnen an Ort und Stelle imstande ist, eine mesotheliale Zelle, welche den epithelialen Charakter beibehalten hat, hervorzu- bringen. Wenn wir sagen, dass ein Gebilde aus dem Mesenchym oder aus dem Mesothel entstanden ist, so drücken wir hiermit zwei verschiedene Sachen aus, wenn wir überhaupt die histogenetischen Grundsätze anerkennen . . . Diesbezüglich fand ich, dass zur Zeit, wo die ersten Spuren der Milz auftreten, das angrenzende Mesothel zu proliferieren beginnt. Diese Proliferation tritt sehr deutlich bei den Embryonen von *Lacerta agilis* auf, weniger beim Hühnchen und bei den Säugern. Zellen, welche unmittelbar aus dem Mesothel herkommen, häufen sich in Gruppen an, welche die Flemmingschen Proliferationscentren („Schlussbemerkung über d. Zellvermehrung in d. Lymphdrüsen“. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24, 1884) bilden. Das ist eine Ansicht, die mit den von Toldt an menschlichen Embryonen gemachten Beobachtungen übereinstimmt. Auch bei *Lacerta* finden wir in

¹⁾ Laguesse macht keinen strengen Unterschied zwischen Mesoderm und Mesenchym und gebraucht manchmal den einen Ausdruck statt des andern.

späteren Stadien keine so deutlich ausgesprochene Proliferation, und letztere schwindet bald vollständig. Die pankreatischen Schlingen, welche oft ganz nahe der Milzanlage liegen, sind immer von der letzteren durch konzentrische Schichten mesenchymatösen Gewebes deutlich abgegrenzt.“

Diese Ansicht von Janošik hat für uns einen unzweifelhaft grossen Wert, dank ihrem verallgemeinernden Charakter, welcher daraus folgt, dass Janošik seine Beobachtungen an verschiedenen Abteilungen der Wirbeltiere angestellt hat.

Wir müssen hier noch der kürzlich erschienenen Arbeit von Woit (L. 99) erwähnen. Ausführlicher sprechen wir über diese Arbeit im speziellen Teil unseres Werkes, bei der Beschreibung der Milzanlage beim Hühnchen und bei den Urodelen. Woit hat alle seine Kräfte angewandt, um den genetischen Zusammenhang zwischen Milz und Pankreas zu beweisen. In welche Fehler er dabei geriet, geben wir im speziellen Teil unserer Arbeit an, wo es uns, wie wir glauben, gelingt, die von ihm über die Entstehung der Milz bei den Urodelen und beim Hühnchen gemachten Schlüsse vollständig zu widerlegen. Indem Woit durchaus die Milz vom Pankreas herkommen lassen will, deutet er auch die bis auf ihn vorhanden gewesene Litteratur so zu sagen zu seinen Gunsten. Er legt dabei augenscheinlich sehr grossen Wert auf den von einigen Autoren (Peremeschko, Götte, etc.) betonten rein äusserlichen Zusammenhang zwischen der Milzanlage und dorsalem Pankreas, — einen Zusammenhang, der nur darin besteht, dass Milz und Pankreas in einem und demselben Mesenchym liegen. Woit nimmt für bare Münze die von diesen Autoren beschriebene Abschnürung der Milz vom Pankreas an, welche eigentlich, wie wir es beweisen, nur eine Entfernung der Milz von ihrem nächsten Nachbarn — dem Pankreas — darstellt. Die Thatsache, welche Woit besonders betont, nämlich, dass die Milz in den jüngeren Stadien immer näher dem Pankreas gelegen ist, beweist durchaus noch nicht

den genetischen Zusammenhang dieser Organe: das ist eine selbstverständliche Erscheinung, dadurch erklärbar, dass in den jüngeren Stadien, wo die Organe selbst und ihre Entfernungen äusserst klein sind, alle Organe überhaupt einander näher liegen müssen.

Die Göttesche Ansicht über die Entstehung der Milz bei der Unke (L. 19) hat Woit überhaupt nicht verstanden, da er die sog. Dotterbildungszellen für Elemente mesodermalen Ursprungs hält. Daher sagt er auch, dass nach Götte „die Milz ein mesodermales Gebilde“ sei. Dieser Fehler von Woit, welcher augenscheinlich nicht alles im Götteschen Werk über die Dotterbildungszellen angegebene aufmerksam gelesen hat, ist höchst wahrscheinlich dadurch zu erklären, dass Götte die Dotterbildungszellen mit den Worten: „embryonale Blutzellen“ umschreibt. . . Woit sieht daher einen wahren Abgrund zwischen den Ansichten von Götte und Maurer, während eigentlich die beiden Autoren die Milzanlage bei den Batrachiern vom Entoderm ableiten, wie es aus unserer Übersicht der betreffenden Litteratur hervorgeht.

Woit weist auf eine sehr interessante Thatsache hin, nämlich, dass „nur diejenigen Tiere, die ein Pankreas haben, auch eine Milz besitzen“. Es ist klar, dass Woit darin noch einen Beweis für den genetischen Zusammenhang zwischen Milz und Pankreas sehen muss. Aber wir begreifen durchaus nicht, woher Woit diese unbegründete Thatsache nimmt. Soweit uns bekannt ist, fehlt das Pankreas nur bei einigen Fischen und bei den Cyclostomata. Was die Fische anbetrifft, so fanden wir bei Vogt und Jung (L. 96) das Gegenteil von dem, was Woit behauptet, nämlich folgendes: „eine Milz findet sich (bei den Fischen) immer, in den meisten Fällen auch ein Pankreas“ (S. 473). Bei den Cyclostomata ist zwar kein Pankreas vorhanden, doch fand hier Schneider (ib. S. 447) „einige körnige Follikel, welche er als Anlage einer Milz ansieht.“ Auf Grund

der hier angeführten Stellen von Vogt und Jung müssen wir die vollständig unbegründete Angabe von Voit zurückweisen, obgleich er dieselbe als unerschütterliche Thatsache in die Zahl der Grundsätze, die als Ergebnisse aus seiner Arbeit folgen sollen, aufnimmt (sub. 11).

Die von uns gegebene Übersicht der Litteratur über die Entstehung der Milz enthält alles, was bis jetzt über diesen Gegenstand gedruckt wurde. Wir haben in diese Übersicht nur die Lehrbücher nicht aufgenommen, in denen nur Mitteilungen über die Untersuchungen anderer vorhanden sind.

2.

Litteratur über die Entstehung der Leber, Gallenblase und Bauchspeicheldrüse.

Über die Entstehung der Leber, Gallenblase und Bauchspeicheldrüse ist eine sehr reiche Litteratur vorhanden. Zu der Zeit, wo unsere Arbeit schon zu Ende war, erschien ein umfangreicher Artikel von Brachet (L. 7), in welchem eine systematische und gut auseinandergesetzte Übersicht dieser Litteratur enthalten ist. Es wäre daher ganz überflüssig, wenn wir unsererseits eine zweite Übersicht dieser Litteratur geben wollten, und wir beschränken uns daher auf eine kurze Auseinandersetzung der Ansichten über die Entstehung der genannten Organe, wobei wir hauptsächlich auf diejenigen Punkte hinweisen, welche bei der Entscheidung dieser Frage besonders zu berücksichtigen sind. Der erwähnte Artikel von Brachet hat uns hier grosse Dienste geleistet.

A. Leber und Gallenblase.

1. Selachier. — Über die Entstehung der Leber und der Gallenblase bei den Selachiern sind Untersuchungen von Balfour, Hammar (L. 23), Laguesse (L. 49) und Brachet (L. 5) vorhanden. Alle genannten Autoren finden bei den Selachiern, speziell bei Torpedo, eine Ausstülpung der Ventralwand des Darmtraktes (*renflement longitudinal*, Brachet), welche ein wenig vor dem Nabel gelegen ist und sich bald in drei sekundäre Divertikel teilt, von denen die zwei seitlichen mehr vorne liegen und die primären Anlagen der beiden Leberlappen bilden (Balfour), das mittlere dagegen mehr hinten liegt und die Gallenblase mit dem Ductus choledochus bildet. Brachet glaubt, dass nicht nur die beiden seitlichen Divertikel Lebergewebe produzieren, sondern auch derjenige Wandabschnitt der primären Ausstülpung, welcher zwischen diesen beiden Divertikeln und vor dem mittleren Divertikel sich befindet, — sodass man nach dieser Ansicht von Brachet kaum berechtigt wäre anzunehmen, dass die seitlichen Divertikel die primären Anlagen der beiden Leberlappen darstellen. Nach Brachet bilden die beiden seitlichen Divertikel zusammen eine „Ebauche hépatique proprement dite“, zum Unterschiede vom mittleren und mehr nach hinten gelegenen Divertikel, welches er „Ebauche cystique“ nennt. Ausserdem nimmt er an, dass die primäre Ausstülpung (*Renflement longitudinal*) mit der in ihr eingeschlossenen Gouttière hépatique in ihrem vorderen Teil dorsoventral abgeplattet wird: „daher rührt die Formation beider Seitendivertikel“. Laguesse sagt, dass bei *Acanthias* beide Seitendivertikel erst nur nach dem Erscheinen des dorsalen Pankreas sich bilden, was Brachet aber für einen Fehler der Beobachtung hält. Nichtsdestoweniger will Laguesse auf Grund seiner Beobachtung die beiden seitlichen Divertikel der Selachier mit dem ventralen Pankreas der anderen Wirbeltiere identifizieren. Mayr (L. 64) kann ebenfalls nicht die Ansicht von Laguesse teilen.

2. Amphibia. — Götte fand bei *Bombinator igneus* (L. 19) eine hohle Ausstülpung der Ventralwand des Vorderdarmes, welche sich in Leberbalken verzweigt und späterhin an ihrem hinterem Teile die Anlagen der Gallenblase und der beiden ventralen Pankrease bildet. Aus den Arbeiten von Shore, Weyssse (L. 98) und Hammar (L. 21) über die Entstehung der Leber bei den Amphibien ist es ersichtlich, dass auch hier wesentlich ein „renflement longitudinal“ vorhanden ist, in dem ein Teil des Darmlumens, die sog. „Gouttière hépatique“, eingeschlossen ist und aus dessen vorderem Teil die „Ebauche hépatique proprement dite“, aus dessen hinterem Teil die „Ebauche cystique“ entsteht. Nach Shore und Weyssse ist „das erste Anzeichen der Leberbildung (bei den Amphibien) eine Verlängerung des Darmlumen, die sich in die unmittelbar hinter dem Herzen gelegene ventrale Partie der Dotterzellen einsenkt. Die grossen Dotterzellen, welche diesen Divertikel der Darmhöhle umsäumen, unterliegen einer ganzen Reihe histologischer Veränderungen, um schliesslich zu echten Leberzellen zu werden“. Nach Shore „geht die Differenzierung der grossen Dotterzellen ganz allmählich in kranio-kaudaler Richtung vor sich, sodass kaudalwärts die Zellen der Leberanlage sich unmittelbar auf die grossen Dotterzellen fortsetzen, die die ventrale Wand des Darmrohres beherrschen. Gleichzeitig mit dieser Differenzierung trennt sich die noch kompakte Leberanlage vom Verdauungstraktus, weil der Sinus venosus, der vom Herzen her gebildet wird, sich zunächst zwischen die Leberanlage und den Verdauungstraktus einschiebt.“ Nach Weyssse sind die Zellen, welche die ursprüngliche Leberspalte oder die ursprüngliche Ausbuchtung des Darmlumen umsäumen, äusserst pigmentreich. „Ja, diese Pigmentierung der Zellen tritt fast früher auf, als die Spalte selbst, -- und so sieht Weyssse diese Pigmentation als das erste Anzeichen dafür an, dass diese betreffenden Zellen eine besondere Bestimmung haben (die Leber

zu bilden). Das ist, wenn man will, das erste Stadium der zukünftigen Differenzierung der Dotterzellen in Leberzellen. Es kann sich hier nicht, wie Weyssse treffend sagt, um einen eigentlichen Divertikel der Darmwand handeln. Das ist mechanisch unmöglich. Später wird die ganze vordere Partie dieser Zellenmasse, aus der nachher die Leberzellen sich herausbilden sollen, von der ventralen Fläche des Darmrohres dadurch getrennt, dass sich eine mehr oder weniger dicke Gewebsschicht des Mesoderms zwischen beide einschiebt. Aus alledem folgt, dass die sichtbar allerdings noch nicht differenzierten Dotterzellen in ganz ausserordentlich früher Zeitperiode des Werdegangs bereits ihre Bestimmung in sich tragen. Die einen werden zum Epithel des Darmrohres, andere gestalten sich zur Leber, wieder andere bilden Lungen und Pankreas.“

Weyssse selbst glaubt, dass man theoretisch annehmen könnte, dass schon in der Zeit der Gastrulabildung bestimmte Zellengruppen gewissermassen auserwählt sind, sich nach einer bestimmten Richtung hin weiter zu entwickeln.

Das wichtigste Resultat dieser Untersuchungen von Shore und Weyssse ist nach Brachet „augenscheinlich die Entdeckung einer direkten Umwandlung der Dotterzellen in Leberzellen innerhalb eines umschriebenen Bezirkes im Embryo, — eine Umbildung, die unmittelbar dem Eindringen einer einfachen Verlängerung der Darmhöhle in die Mitte dieser Zellenmasse folgt.“

Die Bildung der Leberbalken wird bedingt, nach Shore, durch das Eindringen des Sinus venosus in die Zellenmasse „zur Zeit der Differenzierung des Lebergewebes“, nach Hammar — durch das Eindringen in dieselbe „eines vom Herzen herkommenen Gefässes, welches die ursprünglich massiv angelegte Leberbildung durchschneidet und in zahlreiche Teile zerlegt, und ihr das Aussehen eines aus unter sich anastomosierenden Schläuchen bestehenden Netzwerkes verleiht.“

3. Reptilia. — Hoffmann (L. 36) fand bei der *Lacerta* zwei primäre Leberdivertikel, ein rechtes und ein linkes (p. 2042—2043). Beide Divertikel verzweigen sich vielfach in Leberbälkchen und bilden in ihren proximalen Teilen zwei Lebergänge, aus welchen der rechte den Ursprung der Gallenblase abgibt, die in Form eines aus seiner Wand sich ausstülpenden Blindsackes entsteht. Hammar (L. 23) kommt zum Schluss, dass bei *Lacerta agilis* die Leber in Form eines einzigen Darmdivertikels entstehe, welches gleich darauf sich in zwei Teile spaltet und in Leberbälkchen verzweigt. Brachet (L. 5) findet bei *Lacerta muralis* das schon erwähnte „renflement longitudinal“, welches sich wie bei den Selachiern in eine Pars hepatica und Pars cystica teilt. Aber die die vorderen zwei Drittel des renflement einnehmende Pars hepatica lässt ihrerseits bei der Verzweigung in Leberbälkchen eine schmale, quere Zone („Zone libre“) unverzweigt. Diese Zone libre zerteilt auf solche Weise die Pars hepatica in zwei sekundäre Leberdivertikel, ein vorderes und hinteres, deren distale Teile Leberbälkchen bilden, deren proximale Teile sich in einen vorderen und hinteren Lebergang umwandeln. Der hintere Lebergang wird zusammen mit der Gallenblase so isoliert, dass er nicht mehr direkt in den Darmtrakt mündet, sondern eben in die Gallenblase; Brachet nennt ihn daher Ductus hepato-cysticus, zum Unterschied vom vorderen Lebergang, der in direkter Verbindung mit dem Darmlumen bleibt und daher von Brachet Ductus hepato-entericus genannt wird. Der eine wie der andere Ductus teilen sich ihrerseits in zwei Teile. Über die weiteren Schicksale des Ductus hepato-cysticus sagt Brachet nichts. Er setzt auch nicht die mechanischen Ursachen auseinander, welche die so interessanten Veränderungen des ursprünglichen renflement longitudinal hervorrufen.

4. Aves. — Bei den Vögeln wurden schon vor langer Zeit [v. Baer (L. 1), Rathke (L. 71), Götte (L. 18), His (L. 28), Koelliker (L. 43), Felix (L. 13)] zwei primäre Leberdivertikel

beschrieben, von denen das eine als rechtes, das andere als linkes bezeichnet wurde. Hammar (L. 21) war der erste, der darauf hingewiesen, dass diese beiden Divertikel, von denen das eine mehr vorne und dorsalwärts, das andere mehr hinten und ventralwärts liegt, augenscheinlich sekundäre Bildungen darstellen, ähnlich den beiden sekundären Leberdivertikeln der Reptilien, welche zusammen die sogenannte Leberfalte („renflement hépatique primitif“ Brachet resp. „Gouttière hépatique primitive“) darstellen. Die Gallenblase entsteht nach Hammar aus dem hinteren Teil der „Leberfalte“. — In der letzten Zeit hat Brouha (L. 10) sich bemüht, die allererste (primäre) Leberausstülpung beim Hühnchen nachzuweisen. Über seine Ausführungen sprechen wir eingehender im speziellen Teil unserer Arbeit.

5. **Mammalia.** — Über die Entwicklung der Leber bei den Säugern giebt es einander widersprechende Ansichten. Nach His entsteht die Leber beim Menschen (L. 27) und beim Kaninchen nur aus einer Darmausstülpung, wobei die Gallenblase erst später als ein sekundäres Divertikel des Leberganges sich bildet. Hammar (L. 23) hat später die Ansicht von His bestätigt. Koelliker (L. 43) und Felix (L. 13) fanden indessen bei den Säugern zwei primäre Leberausstülpungen, der erstere beim Kaninchen, der zweite beim Menschen. Aber die von Felix angegebenen Ausstülpungen entsprechen gar nicht denjenigen von Koelliker, denn nach der Ansicht des ersteren giebt es eine vordere und hintere Ausstülpung, nach der Ansicht des zweiten — eine linke und rechte. Bromann (L. 9) fand jedoch beim Menschen nur eine Leberausstülpung, was auch von Janošik (L. 41) bestätigt wird. Brachet (L. 5) hat eine ganze Serie von Kaninchenembryonen untersucht und fand bei ihnen das schon bekannte renflement longitudinal, welches aus einer Pars hepatica und Pars cystica besteht; die Pars hepatica soll sich aber nach Brachet hier nicht in zwei sekundäre Divertikel teilen, wie wir es bei den Reptilien und Vögeln sehen.

Swaen (L. 92) fand in der letzten Zeit bei einem menschlichen Embryo von 3 mm Länge eine Leberausstülpung, welche an das „renflement longitudinal“ von Brachet erinnert.

Vor ganz kurzer Zeit erschien der schon erwähnte Artikel von Hammar (L. 21) über die Entstehung der Leber bei den verschiedenen Abteilungen der Wirbeltiere. In Anbetracht des verallgemeinernden Charakters dieses Artikels geben wir hier einen ausführlichen Auszug aus demselben. Nach der Ansicht dieses Forschers besteht „der gemeinsame Zug der Leberentwicklung bei allen Wirbeltieren in der Entwicklung einer kaudalwärts vom Herz liegenden Leberfalte resp. einer Leberprominenz und deren Abschnürung zu einem kranialwärts gerichteten Gang. In dieser einfachen Form findet sich ja auch die Leber zeitlebens bei *Amphioxus*“. Die erwähnte Abschnürung der Leberprominenz geschieht vermittelt eines „kaudalwärts fortschreitenden“ Abtrennungsprozesses, infolgedessen sich ein Ductus choledochus bildet, unabhängig davon, ob auf der ursprünglichen Leberfalte von vornherein ein oder zwei Divertikel vorhanden waren. „Bei den Vögeln entstehen auch zwei kranial gerichtete unpaare (primäre!) Divertikeln, die jedes für sich zu einer zelligen frontal gestellten Platte auswachsen. Diese Platten begegnen einander lateralwärts“ und, indem sie den „Meatus“ venosus umgeben, werden sie von Gefäßen durchwachsen und in die trabekuläre Lebermasse umgewandelt. Die Divertikel als „rechtes“ und „linkes“ zu bezeichnen, „ist offenbar unrichtig: sie sitzen, sobald sie überhaupt fertig gebildet sind, vom Anbeginn median“. Richtiger wäre es, von einem „vorderen“ und „hinteren“ Leberdivertikel oder Gang zu sprechen . . . Schon frühzeitig wird die Gallenblase mit dem Ductus cysticus als eine anfangs kaudalwärts gerichtete Ausbuchtung an der Basis des kaudalen Leberganges angelegt . . . Bei den Sela-chiern entstehen aus dem kranialen Teil der Leberfalte zwei bilateral-symmetrische Divertikeln, welche sich allmählich in je

einen trabekulären Leberlobus auflösen. Zwischen beiden Divertikeln und beinahe gleichzeitig mit ihnen entsteht als eine kranio-ventrale Verlängerung (des hinteren Teiles!) der Leberfalte noch ein drittes medianes Divertikel, aus welchem die Gallenblase und der Gallenblasengang hervorgehen. Die bilateral-symmetrischen Divertikeln der Selachier können offenbar nicht den längs der medianen Darмнаht beim Hühnchen auftretenden unpaaren Divertikeln homolog sein . . . Bei den Amphibien differenziert sich das trabekuläre Leberparenchym aus der dicken Zellenmasse, die den kranialen Teil der Leberprominenz bildet . . . Bei den Säugetieren wuchert eine kompakte Zellenmasse — die kompakte Leberanlage (His) — hervor, welche erst sekundär eine trabekuläre Auflösung erfährt . . . Unterdessen „wird die Leberfalte allmählich durch eine kaudalwärts fortschreitende Abschnürung als ein selbständiger Gang vom Darmrohre abgetrennt. Dieser Gang ist offenbar der „linke“ Lebergang Koellikers. Unmittelbar kaudalwärts von der kompakten Leberanlage sprosst ein anfangs ganz kurzer Zapfen von der ventralen Wand dieses Ganges hervor. Dieser Zapfen krümmt sich bald hakenförmig kaudalwärts um und wächst in dieser Richtung zu einem mit kolbiger Auftreibung blind endenden Gang von bedeutender Länge aus. Aus dem kranialen Ende dieses Ganges sprossen Leberbalken hervor; der kaudale Teil ist von solchen Balken ganz frei und sein angeschwollenes blindes Ende wird zur Gallenblase“. Der erwähnte Gang ist der Ductus cysticus und Hammar glaubt, dass er mit dem in Koellikers „Grundriss“ (2. Aufl., Fig. 255) angegebenen „rechten“ Lebergang identisch sei, zumal dieser auch nach Koelliker mehr kaudalwärts entspringt. Indessen darf dieser „rechte“ Lebergang nicht mit einem der kranialwärts gerichteten „primären Lebergänge“ des Hühnchens identifiziert werden, wogegen „schon seine kaudale Richtung, sowie noch mehr sein Verhältnis zu dem „linken“ Lebergang“ zu sprechen scheint. Der letztere,

d. h. „der aus der Leberfalte durch Abschnürung hervorgehende „linke“ Lebergang, der zum Ductus choledochus wird, ist nicht dem kranialen Divertikel des Hühnchens, sondern dem gemeinsamen Stamme beider Leberdivertikel des letzteren an die Seite zu stellen. Dieser Stamm hat ja einen ganz entsprechenden Ursprung und wird ja ebenfalls zum Ductus choledochus. Der „rechte“ Lebergang entspricht offenbar dem Divertikel, das beim Hühnchen und bei den Selachiern an der entsprechenden Stelle entsteht. Bei allen diesen Tieren gehen der Ductus cysticus und die Vesica fellea aus diesem Divertikel hervor. Aus der kompakten Leberanlage entspringen das Leberparenchym und die definitiven Lebergänge, somit eben die Gebilde, welche beim Hühnchen von den Leberdivertikeln herkommen“. — Bei den Reptilien „scheint die Entwicklung der Leber sich in den Hauptzügen, wie bei den Säugern abzuspielen; nur scheint hier die kompakte Leberanlage nicht aus einer einheitlichen Zellenmasse, sondern vom Anfange an aus dicht gedrängten, krummen Zellensträngen (Natter) oder Tubuli (Eidechse) zu bestehen“. — Hammar vergleicht ferner die „primären Lebergänge“ der Vögel mit den von Brachet bei den Reptilien beschriebenen, voneinander durch die „zone libre“ getrennten sekundären Lebergängen (d. h. Ductus hepato-entericus und Ductus hepato-cysticus) und identifiziert sie mit Recht. Hammar sagt, dass die Beschreibung Brachets „offenbar zeigt, wie aus der kompakten Leberanlage gröbere Lebergänge sich herausbilden. Während bei den Vögeln diese Gänge zuerst auftreten und die Lebertrabekeln später aus ihnen hervorgehen, ist das Verhältnis somit bei den Reptilien umgekehrt. Aber eben dieses Verhältnis ist sehr geeignet, zu zeigen, dass die oben gezogene Parallele zwischen der kompakten Leberanlage und den primären Lebergängen der Vögel berechtigt ist“. — Zum Schluss citiert noch Hammar die Worte von Brachet (l. 5), welche im allgemeinen seine eigenen Worte bestätigen: „Bei den Selachiern,

Reptilien und Säugern, sagt Brachet, entwickelt sich die Leber auf Kosten einer länglichen Ausstülpung (*renflement longitudinal*) der Ventralwand des Darmtraktes, — einer Ausstülpung, welche die ganze Länge dieses Organs zwischen Sinus venosus und dem Darminabel einnimmt. Das Hauptsächliche ist, dass 1. es nur eine Ausstülpung giebt, aus der die eigentliche Leber sowie auch die Gallenblase entsteht; 2. dass diese Ausstülpung überall ein und dieselben charakteristischen Eigenschaften hat, und 3. dass die Leberdivertikel des Darmtraktes nichts anderes sind als sekundäre Modifikationen dieser primären Ausstülpung. — Fügen wir noch hinzu, dass bei allen drei von uns untersuchten Tiergruppen¹⁾ die primäre Ausstülpung sich vom Darmtrakte immer vermittelt eines Abschnürungsprozesses abteilt“ . . .

In Bezug auf die Entstehung der Gallenblase bringt Hammar die Ansicht von Brachet, welcher darauf besteht, dass die Gallenblase aus dem hinteren Teil des *renflement longitudinal* entsteht, im Gegensatz zu einer alt verbreiteten Ansicht, dass „die Gallenblase eine sekundäre Ausstülpung des hinteren resp. des einheitlichen Leberdivertikels — je nach dem Autor — sei“. „In der That, fügt Hammar hinzu, verhält es sich ja so, dass man die Gallenblasenanlage, wenn sie früh auftritt, wie z. B. bei den Selachiern, als eine Ausbuchtung von der Leberfalte findet, wenn sie sich relativ spät entwickelt, aus dem auf Kosten der Leberfalte entstandenen Ductus choledochus (welcher ja bisher im allgemeinen als Lebergang bezeichnet worden ist) hervorsprossen sieht. Das letztere scheint bei den Säugetieren gewöhnlich vorzukommen“.

Aus der hier angeführten Litteratur über die Entstehung der Leber und der Gallenblase muss man, wie Brachet mit Recht sagt, den Schluss ziehen, dass die beiden genannten Organe

1) Brachet (L. 5) hat die Entstehung der Leber bei den Selachiern, Reptilien und Säugern untersucht.

„auf Kosten zweier verschiedener Teile einer und derselben Anlage entstehen, die ursprünglich die gleichen Charaktere bei allen Tierklassen hat. Später verändert sich diese Anlage, sie modifiziert sich je nach den Tierklassen, sie schnürt sich ab, bildet sekundäre Divertikel, und zeigt besondere Eigentümlichkeiten je nachdem, welche Tierart man untersucht. Eine für alle Wirbeltiere gültige Eigentümlichkeit ist die, dass der Ductus choledochus zuerst aus einer Abschnürung entsteht, welche die Leberanlage zum Teil von der ventralen Darmwand trennt.“

Die von uns angestellten Untersuchungen über die Entstehung der Leber und der Gallenblase hatten einerseits den Zweck, die Details dieses im allgemeinen bereits bekannten Prozesses zu verfolgen und zu kontrollieren. Andererseits haben wir unsere besondere Aufmerksamkeit auf das Verhältnis der ersten Anlage der Gallenblase zur ersten Leberanlage gelenkt, um uns von der Richtigkeit der von Brachet ausgesprochenen Ansicht über das Vorhandensein einer gemeinsamen Anlage für die genannten Organe (*renflement longitudinal*) zu überzeugen. Speziell in Bezug auf die erste Leberanlage bei den Vögeln wollten wir uns davon überzeugen, ob man hier wirklich eine primäre Leberausstülpung nachweisen kann, welche erst später sich in zwei sekundäre Divertikel teilen soll. Ausserdem haben uns besonders die vor uns fast von niemand berührten mechanischen Momente interessiert, welche die bedeutende Differenz in der ersten Leberanlage bei den verschiedenen Wirbeltierabteilungen bedingen. Davon sind wir unmittelbar auf die nicht minder interessante Frage über den rein mechanischen Einfluss der ersten Leberanlage auf die Entwicklung des embryonalen Venensystems übergegangen. Wir wollten noch ausserdem teilweise auch die sogen. Abschnürungsprozesse aufklären, mit Hülfe derer sich allmählich nicht nur die Leber und Gallenblase, sondern überhaupt alle vom Darmtrakt herstammenden Anhangsorgane bilden und fortentwickeln. Endlich lag es uns

auch daran, das Verhältnis der Gallenblasenanlage zu den Anlagen der ventralen Pankrease festzustellen. Die von uns über alle diese Punkte erzielten Resultate werden in Kürze im Schlusswort unserer Arbeit wiederholt werden.

B. Bauchspeicheldrüse.

1. Dorsales oder Hauptpankreas.

Schon die älteren Autoren haben bei allen höheren Wirbeltieren ein dorsales Pankreas beschrieben, welches seinen Ursprung aus der dorsalen Darmwand, ein wenig hinter dem Ursprungsniveau der Leber, nimmt. Alle neueren Untersuchungen haben das Vorhandensein eines dorsalen Pankreas bei allen Wirbeltierabteilungen bestätigt; zweifelhaft blieb dieses nur für ammocoetes (Cyclostomata), wo nur v. Kupffer (L. 45) allein ein dorsales Pankreas gesehen und sogar genau beschrieben hat. Aber Götte (L. 17) und Brachet (L. 8) haben hier nichts ähnliches gefunden, und die von Langerhans bei den Cyclostomata beschriebene ringförmige Drüsenmasse hält Schneider für die Milz (L. 7). Legouis aber hält höchstwahrscheinlich, wie Brachet (ibid.) glaubt, eben dieses ringförmige Organ für die Bauchspeicheldrüse der Cyclostomata.

Das dorsale Pankreas entsteht im allgemeinen in Form einer Furche oder Falte, welche erst nachdem sie einen gewissen Abschnürungsprozess durchgemacht hat, sich in ein echtes Divertikel umwandelt. In Bezug auf die Richtung dieses Abschnürungsprozesses sind die Meinungen aber geteilt, selbst in betreff eines und desselben Tieres; so z. B. schnürt sich nach Laguesse (L. 49) diese Drüse beim *Acanthias* von hinten nach vorne ab¹⁾ während nach Mayr (L. 64) sie sich beim selben Tiere von vorne nach hinten abschnürt.

¹⁾ In einem anderen Artikel verallgemeinert sogar Laguesse (L. 59) diese Ansicht, indem er sagt, dass das dorsale Pankreas überall „par un étranglement graduel marchant d'arrière en avant“ sich abschnürt.

Das so entstandene Divertikel „wächst und bringt sekundäre Blindsackbildungen hervor, teilt sich in einzelne Läppchen und lässt so allmählich eine tubuläre Drüse entstehen, die vielfach verästelt ist und durch einen mehr oder minder langen Ausführungsgang mit dem Darmrohr verbunden erscheint. Beim Menschen heisst dieser Gang Ductus Santorini“.

In dieser Weise wurde schon lange die Entstehung des dorsalen Pankreas bei den Säugern von Koelliker (L. 43), His (L. 27) und Balfour (L. 2) beschrieben und in letzter Zeit von Felix (L. 13), Stoss (L. 90), Jankelowitz (L. 38, 39), Wlassow („Zur Entwicklung des Pankreas beim Schweine“, Morph. Arbeit v. Schwalbe, Bd. 4, H. 1) und Brachet (L. 5) bestätigt. Doch muss man erwähnen, dass nach Stoss das dorsale Pankreas beim Schaf aus zwei nebeneinander liegenden seitlichen Anlagen zusammengesetzt wird, und dass nach Wlassow die erste Anlage dieser Drüse beim Schwein schon von vornherein zweilappig erscheint. Wir selbst haben etwas Ähnliches beim Hühnchen gefunden, wie wir es im speziellen Teile unserer Arbeit beschreiben. Im allgemeinen wurde bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln die Entstehung des dorsalen Pankreas ähnlich wie bei den Säugern beschrieben. Von allen Autoren, die darüber geschrieben haben [v. Baer (L. 1), Rathke (L. 71), Götte (L. 18, 19), His (L. 28), Foster und Balfour (L. 14), Duval (L. 11), Felix (L. 13), Hammar (L. 23), Göppert (L. 16), Hoffmann (L. 36), Weyssse (L. 98), Janošik (L. 40), Stöhr (L. 87, 88) und Brachet (L. 5)], wollen wir hier nur auf Weyssse hinweisen, welcher annimmt, „dass der Vorgang, welcher beim Frosche sich ventral abspielt, um die Leber zu erzeugen, genau so dorsal statthabe, um den dorsalen Pankreas hervorzubringen“, d. h. Weyssse will auch für das Pankreas keine Ausstülpungsprozesse annehmen, sondern die frühe Differenzierung einer gewissen Zellengruppe, welche schon in den jüngsten Entwicklungsstadien — vielleicht schon

im Stadium der Gastrula — zur Bildung des dorsalen Pankreas vorausbestimmt sein soll. Diese Vorausbestimmung besteht nach Weyssse in der Ablagerung eines Pigments in der betreffenden Zellengruppe. Stöhr weist ebenfalls auf das Vorhandensein von Pigment in den Zellen der ersten Anlage des dorsalen Pankreas hin. Wir selbst haben auch bei den Amphibien, besonders beim Frosche, in den Zellen der ersten Anlage des dorsalen Pankreas und der Leber Pigment gefunden. Doch haben wir eine ähnliche Pigmentierung nicht nur in den Zellen der genannten Organe gesehen, sondern fast in sämtlichen das Darmlumen begrenzenden Zellen, besonders aber in denjenigen Zellenteilen, welche dem Darmlumen zugewandt sind so dass wir nicht ohne weiteres mit Weyssse übereinstimmen können. — Janošik giebt an, dass bei *Lacerta agilis* die Mündung des dorsalen Pankreas sich zur Mündung des Ductus choledochus nähert, sodass diese beiden Mündungen verschmelzen, — eine Thatsache, auf die schon vor langer Zeit Rathke bei der Natter hingewiesen hat (L. 71) Über die Entstehung des dorsalen Pankreas bei den Knochenfischen ist uns dasselbe bekannt (Stöhr (L. 86), Göppert (L. 15), Laguesse (L. 58)), was wir darüber in Bezug auf die anderen Wirbeltierabteilungen wissen. Göppert und Laguesse sahen, dass das dorsale Pankreas, indem es sich mit dem rechten ventralen Pankreas vereinigt, sich vollständig von der dorsalen Darmwand abteilt und so seinen ursprünglichen Ausführungsgang verliert, um von nun ab zusammen mit dem ventralen Pankreas in den Ductus choledochus zu münden (siehe unten). —

Beiden Selachiern haben Balfour, Hammar, Laguesse, Brachet und Mayr ebenfalls ein dorsales Pankreas gefunden, welches vollständig dem bei den übrigen Wirbeltieren beschriebenen dorsalen Pankreas entspricht. Über die Differenz zwischen Laguesse und Mayr in der Beschreibung der Abschnürungsart dieser Drüse beim *Acanthias* haben wir schon oben gesprochen.

Wir haben jetzt nur noch auf den schon oben erörterten Artikel von v. Kupffer (L. 44) über die Entstehung der Milz und des Pankreas beim Stör hinzuweisen. Hier beschreibt v. Kupffer nicht ein dorsales Pankreas, wie wir es bei allen anderen Wirbeltierabteilungen gesehen haben, sondern zwei. Die Entfernung dieser beiden dorsalen Pankrease voneinander ist der ganzen Länge des „Mitteldarms“ gleich. Mit letzterem Namen bezeichnet aber v. Kupffer nur denjenigen Darmteil, welcher der duodenalen Schlinge des erwachsenen Störs — von der Mündungsstelle des Ductus choledochus bis zum vorderen Ende des Spiraldarms — entspricht, sodass im Grunde genommen, die Entfernung beider dorsalen Pankrease voneinander nicht bedeutend ist. Man kann daher kaum mit Stöhr (L. 87) einverstanden sein, welcher auf die entsprechend dem Anfange des Schwanzdarmes befindliche Verdickung der dorsalen Darmwand beim Frosch hinweist, die nach seiner Meinung dem von v. Kupffer beim Acipenser beschriebenen zweiten resp. hinteren dorsalen Pankreas entsprechen soll, wodurch er also den Irrtum des letzteren beweisen will. v. Kupffer bemerkt mit Recht, dass das von ihm gefundene hintere, dorsale Pankreas nichts Gemeinschaftliches mit dem weit hinter letzterem befindlichen Schwanzdarm hat (L. 88, Diskussion). Brachet glaubt, dass das Erscheinen zweier dorsaler Pankrease beim Stör vielleicht ebenso zu erklären wäre, wie das Entstehen von zwei Leberdivertikeln bei den Reptilien und Vögeln. „Selbstredend ist das nur eine Hypothese,“ sagt Brachet.

2. Ventrale oder Nebenpankreas.

„Bei allen Wirbeltieren, mit Ausnahme der Cyclostomen und Selachier, entwickelt sich kürzer oder länger nach der Ausbildung des dorsalen Pankreas ein ventraler, der gewöhnlich aus zwei Divertikeln der Wand des Ductus choledochus hervorgeht, ganz nahe an der Stelle, wo dieser Gang ins Darmrohr einmündet“ (Brachet).

Alexander Götte war der erste, der bereits in einer Studentenarbeit (L. 18) auf das Vorhandensein eines dorsalen (Hauptpankreas) und ventralen (Neben-)Pankreas beim Hühnchen hingewiesen hat. Interessant ist es, dass nach der Ansicht dieses Forschers das ventrale oder Nebenpankreas nicht aus dem Ductus choledochus, sondern direkt aus der Darmwand seinen Ursprung nimmt, nahe der Mündungsstelle des Ductus choledochus und des Ductus Santorini resp. Ductus pancreaticus dorsalis, — eine Thatsache, auf die wir noch im speziellen Teil unserer Arbeit zurückkommen werden, da es auch für uns viel wahrscheinlicher ist, dass das ventrale Pankreas direkt aus der Darmwand zusammen mit der Gallenblase entsteht, welche letztere mit beiden ventralen Pankreasanlagen eine kreuzförmige Ausstülpung bildet (siehe unten). Indes wusste aber noch damals Götte nicht, dass es zwei ventrale Pankreasanlagen giebt. Er wusste nur, dass beim erwachsenen Huhn drei Pankreasgänge gefunden werden; daher hat er nur voraussetzen können, dass wahrscheinlich beim Hühnchen zwei ventrale (Neben-)Pankrease gebildet werden, und hat rein theoretisch die von Remak und Koelliker gegebene Erklärung bestritten, wonach aus der primären Drüse (d. h. aus dem dorsalen Pankreas) Nebengänge gebildet werden können, welche erst nachträglich mit der Darmwand in Verbindung treten. Von weiteren Forschern (Duval [L. 11] und Bonnet) wurde das Vorhandensein eines dorsalen und ventralen Pankreas bestätigt. Unterdessen hat Götte (L. 19) genau die Entstehung der Bauchspeicheldrüse bei der Unke erforscht, wo es ihm schon gelungen ist, zwei ventrale (Neben-)Pankrease zu finden, sodass eben ihm die Ehre gebührt, drei Pankreasanlagen zuerst entdeckt zu haben. Beide ventrale Pankreasanlagen der Unke entstehen nach Götte symmetrisch aus beiden Seitenwänden des Ductus choledochus. Die rechte ventrale Pankreasanlage wächst nach rechts und dorsalwärts und verschmilzt mit der dorsalen Pankreasanlage. Andererseits verschiebt sich dieselbe rechte

ventrale Pankreasanlage längs der vorderen Wand des Ductus choledochus, bis sie sich endlich mit der linken ventralen Pankreasanlage vereinigt, und trennt sich dann vollständig vom Ductus choledochus ab. Die linke ventrale Pankreasanlage „schnürt sich allmählich vom Ductus choledochus bis zum Duodenum ab“, d. h. sie teilt sich so ab, dass sie von nun ab direkt in das Duodenum mündet. Nachträglich schwindet auch der dorsale Pankreasgang, und die ganze aus den drei Anlagen gebildete Bauchspeicheldrüse steht jetzt in Verbindung mit dem Darmlumen nur noch vermittelt eines einzigen Ganges, nämlich des ursprünglichen Ductus pancreaticus ventralis sinister. Die linke ventrale Pankreasanlage scheint nach Götte kein Drüsengewebe zu produzieren, sondern nur den definitiven Ausführungsgang der Bauchspeicheldrüse zu bilden. Göppert (L. 16) hat die Göttesche Ansicht genau geprüft und fand drei Pankreasanlagen bei den Anuren, wie auch bei den Urodelen (Triton). Nach Göppert findet ebenfalls eine Vereinigung der dorsalen Pankreasanlage mit der rechten ventralen und andererseits der letzteren mit der linken ventralen Anlage statt. Die letztere Vereinigung kommt auch nach Göppert längs der vorderen Wand des Ductus choledochus zu stande. „Beiden Ordnungen, d. h. den Anuren und Urodelen, sagt Göppert, gemeinsam ist, dass die Verbindung der beiden ventralen Ductus pancreatici mit einander um die rechte resp. vordere Peripherie des Leberausführungsganges herum vor sich geht.“ Nach Göppert sollen alle drei Pankreasanlagen Drüsengewebe produzieren. Ausserdem hat derselbe Forscher noch darauf hingewiesen, dass bei den Urodelen ein dorsaler und ventraler Ausführungsgang in der Bauchspeicheldrüse erhalten bleiben, während bei den Anuren der dorsale Ausführungsgang atrophiert und nur ein ventraler nachbleibt. Die nach der Göppertschen erschienenen Arbeiten [Stöhr (L. 86), Laguesse (L. 58), v. Kupffer (L. 44), Saint-Remy (L. 80, 81, 82), Janošik (L. 40), Brachet (L. 5)] haben

im allgemeinen die Angaben Göpperts auch in Bezug auf die anderen Wirbeltierabteilungen bestätigt, mit Ausnahme der Cyclostomen und Selachier, bei denen es niemand gelungen ist, ein ventrales Pankreas zu entdecken (Balfour, Hammar, Laguesse, Brachet, Mayr); bei den Vögeln blieb die Frage vom Vorhandensein zweier ventraler Pankrease bis auf die letzte Zeit unentschieden; die jüngst erschienene Arbeit von Brouha (L. 10) machte das Vorhandensein zweier ventraler Pankrease beim Hühnchen nur wahrscheinlich (siehe unten). Von Göppert erschien noch eine Arbeit über die Entwicklung des Pankreas bei den Knochenfischen (L. 15), bei denen er ebenfalls drei Pankreasanlagen findet. Nur hat er hier beobachten können, dass die Mündungen der beiden Ductus pancreatici ventrales sich einander längs der linken resp. hinteren Peripherie des Ductus choledochus allmählich nähern und vereinigen. Was die Vereinigung der rechten ventralen Pankreasanlage mit der dorsalen anbetrifft, so soll sie nach Göppert bei den Knochenfischen insofern anders sein, als die dorsale Pankreasanlage zuerst vom Darm sich vollständig abtrennt, längere Zeit im Mesenchym ohne Ausführungsgang liegen bleibt, wobei sie sogar eine gewisse Degeneration durchmacht, und erst nachträglich mit der rechten ventralen Pankreasanlage sich vereinigt. Durch die Verschmelzung der Mündungen beider ventralen Pankreasanlagen entsteht der sogenannte Ductus Wirsungianus, welcher nun dicht an seiner Mündungsstelle sich in zwei Äste spaltet. „Allmählich rückt dann die Mündung desselben immer mehr gegen den Darm vor, bis schliesslich der Ductus Wirsungianus selbständig neben dem Ductus choledochus in den Darmkanal mündet.“ Göppert setzt die bis auf ihn vorhanden gewesene Litteratur über die Entstehung des Pankreas auseinander [Balfour und Parker, Laguesse (L. 54), v. Kupffer (L. 44), Götte (L. 19, 18), Göppert (L. 16), Felix (L. 13), Stoss (L. 90), Zimmermann (L. 100), Phisalix, Hamburger (L. 20)]

und kommt zum Schluss, dass „stets die linke ventrale Anlage mit der rechten, diese mit der dorsalen verschmilzt. Diese Gesetzmässigkeit beruht darauf, dass die Anlagen entweder von vornherein oder infolge späterer Verlagerungen einander so nahe benachbart sind, dass ihr Wachstum sie notwendig zusammentreffen lassen muss. Das erstere ist, wie ohne weiteres verständlich, für die beiden ventralen Anlagen der Fall, das zweite gilt für die Verbindung der rechten ventralen und der dorsalen Anlage. Hierbei kommt in Betracht, dass die Lagebeziehung zwischen Leber und Darm im Laufe der Entwicklung nicht die ursprüngliche bleibt, sondern in dem Sinne eine Änderung erfährt, dass der Ductus choledochus später nicht mehr, wie anfänglich von der Ventralseite, sondern von rechts her zu seiner Mündungsstelle hinzieht. Damit sieht der ursprünglich nach rechts gerichtete Teil seiner Peripherie dorsalwärts, und das von hier ausgehende rechte ventrale Pankreas kommt in die unmittelbare Nachbarschaft des dorsalen Teiles der Drüse zu liegen, sodass beide Drüsenabschnitte bald zur Vereinigung kommen. Derselbe Vorgang, der eine Annäherung dieser beiden Drüsenteile bewirkt, vergrössert die um die linke Cirkumferenz des Darmes gemessene Entfernung zwischen linkem ventralen und dorsalem Pankreas, sodass hier nie eine Vereinigung beider zustande kommen kann . . . Wenn verschiedene Teile des Pankreas einander berühren, verschmelzen sie. Es treten Anastomosen zwischen ihnen auf . . . Darauf beruht es, dass sehr oft der eine oder der andere der Ausführungsgänge der Rückbildung verfällt. Meist ist dies der Fall bei denjenigen Gängen, welche den dorsalen Anlagen entstammen. Ganz ausnahmsweise dagegen geht der ventrale Gang verloren (so weit bekannt nur beim Schwein und Rind).“ Dort, wo beide Ausführungsgänge erhalten sind, unterscheidet man beim erwachsenen Tier einen Ductus Santorini (der dorsalen Anlage) und einen Ductus Wirsungianus (Ductus pancreaticus ventralis), wie z. B. bei den Uro-

delen und Säugern. Wir erinnern hier daran, dass nach Götte (L. 19) der Ductus Wirsungianus ein Derivat der linken ventralen Pankreasanlage darstellt, welche letztere nach ihm kein Drüsengewebe bilden soll. Beim Huhn werden bekanntlich alle drei Ausführungsgänge der Bauchspeicheldrüse erhalten. „Man könnte nun denken, sagt Göppert, dass die Rückbildung von Ausführungsgängen ihren Grund hat in einer Rückbildung der zu ihnen gehörigen Teile der Drüse. Eine derartige Auffassung ist aber nicht möglich, da die Anlagen, welche später ihren Ausführungsgang einbüßen, also meistens die dorsalen, in wenigen Fällen die ventralen, trotzdem einen sehr erheblichen Anteil des Drüsengewebes liefern, an welchem keinerlei Rückbildungserscheinungen zu bemerken sind. Es bleibt damit nur übrig, anzunehmen, dass ein Ausführungsgang aufgegeben wird, weil er funktionslos geworden ist, indem andere Gänge bessere Abflussbedingungen bieten . . .“

Laguesse (L. 58) hat die Untersuchungen von Göppert nachgeprüft und kam zum Schluss, dass bei den Knochenfischen in der That ausser dem dorsalen Pankreas noch zwei ventrale Pankreasanlagen vorhanden sind, von denen „le droit — un peu plus volumineux que le gauche. Dès l'origine ils ne sont pas franchement latéraux, mais reportés un peu en arrière et unis entre eux par une traînée cellulaire formant bourrelet dans l'angle cholédo-intestinal . . . On voit l'insertion du cholédoque, complètement entourée en arrière par la base d'un large mamelon en forme de cœur, dont la pointe regarde en arrière. Ce mamelon est bilobé: le lobe droit plus volumineux répond au bourgeon ventral droit, le gauche au bourgeon ventral gauche. Aussitôt apparus les deux bourgeons pancréatiques accessoires se réunissent donc de plus en plus étroitement . . .“ So beschreibt Laguesse die erste Anlage der beiden ventralen Pankrease, welche nach seiner Meinung schon von vornherein bestrebt sind, sich zu einem ventralen Pankreas zu vereinigen. Diese Vereinigung

kommt seiner Beschreibung nach an der hinteren Peripherie des Ductus choledochus zustande, wie es auch Göppert für die Knochenfische angegeben hat. Die letzteren unterscheiden sich also von den Amphibien (den Urodelen und Anuren), bei welchen Göppert selbst eine Vereinigung der beiden ventralen Pankreasanlagen an der vorderen Peripherie des Ductus choledochus bewiesen hat. Laguesse erwähnt aber, dass er bei den Knochenfischen eine Vereinigung der ventralen Pankreas auch an der vorderen Peripherie des Ductus choledochus gesehen hat; mit anderen Worten, letzterer sei von einem Pankreasring umgeben. Dasselbe fand auch Göppert bei den Knochenfischen. Wir selbst haben solch einen Pankreasring auch bei den Amphibien beobachten können, bei den Urodelen, wie bei den Anuren. Nicht uninteressant für den Leser wird es sein, dass schon in den dreissiger Jahren Rathke (L. 71) dasselbe bei der Natter gefunden hat, trotz der Schwierigkeiten der damaligen Untersuchungsmethoden. Er hat nicht einmal geahnt, dass es ein ventrales Pankreas giebt, und nichtsdestoweniger ist die Bildung des erwähnten Pankreasringes von ihm so deutlich beschrieben, dass wir es nicht umgehen wollen, seine eigenen Worte zu citieren: „Mit den Ausführungsgängen der Leber und der Gallenblase bleibt es (d. h. das Pankreas) für immer in der innigsten Verbindung . . . Es umwächst nämlich, indem es zwei nach vorne sich richtende Arme aussendet, das Ende jener Ausführungsgänge und stellt nach einiger Zeit einen offenen Ring dar, der in seiner Mitte am dicksten ist und gegen sein Ende spitz ausläuft: bald darauf bildet es einen völlig geschlossenen Ring . . .“ Unter den „zwei nach vorne sich richtenden Armen“ muss man beide ventralen Pankreas verstehen, die aber nicht, wie Rathke fälschlich beobachtet hat, aus dem dorsalen Pankreas hinauswachsen, sondern aus dem proximalen Ende des Ductus choledochus. Die ventralen Pankreas umgeben augenscheinlich die dorsale resp. vordere Wand des Ductus

choledochus und vereinigen sich unter sich, sowie auch mit dem dorsalen Pankreas, — daher auch das Bild zweier aus dem dorsalen Pankreas ausströmenden Arme, welche den Ductus choledochus zu umringen bestrebt sind. Letzterer ist auch in der That gleich darauf ringförmig von den genannten „Armen“ umgeben, weil die Mündungsstellen der ventralen Pankrease sich längs der ventralen resp. hinteren Peripherie des Ductus choledochus allmählich verschieben und endlich miteinander verschmelzen. So muss man nach unserer Ansicht die Worte Rathkes deuten. „Mais ce sont là des détails“, sagt Laguesse in seiner Arbeit in Bezug auf einige von ihm angegebene Ausführlichkeiten der Entwicklung des ventralen Pankreas, — „l'important c'est la constatation du double mamelon initial, sur lequel nous sommes tous (d. h. Laguesse, Stöhr und Göppert) d'accord, et qui permet d'appliquer aux Téléostéens la loi qui semble généralisable aujourd'hui à presque tous les vertébrés. La fusion précoce qui existe ici est à rapprocher des descriptions des observateurs (Hamburger par exemple) qui ont vu chez les Mammifères un pancréas ventral unique.“ Nachdem Laguesse diesen Satz ausgesprochen hatte, wurde die Litteratur noch mit neuen Arbeiten bereichert, welche alle seine Worte bestätigen [Janošik (L. 40), Jankelowitz (L. 38, 39), Brouha (L. 10), Brachet (L. 7)]. Ein gewisser Zweifel war nur noch in Betreff der Säugetiere vorhanden, bei denen die beiden ventralen Pankreasanlagen sehr früh miteinander verschmelzen, sodass man eine grosse Zahl von Embryonen haben muss, um sie sehen zu können. Aber die letztgenannten Autoren haben eben neues Material geliefert, welches dazu geeignet ist, das Vorhandensein zweier ventraler Pankreasanlagen bei allen Wirbeltieren — mit Ausnahme der Cyklostomen und Selachier, bei denen es überhaupt kein ventrales Pankreas giebt — vollständig zu sichern. Nichtsdestoweniger erschien noch vor ganz kurzer Zeit ein Artikel von Hammar (L. 22), in dem das Vorhandensein zweier ventraler

Pankreasanlagen bezweifelt wird. Auf Grund zweier eigener Modelle und der Zeichnungen von Brachet (L. 4) kommt Hammar zum Schluss, dass das vermeintliche linke ventrale Pankreas höchstwahrscheinlich ein sich sehr langsam entwickelndes drittes Leberdivertikel sei. . . Nach ihm stellt das ventrale Pankreas wenigstens „beim Kaninchen, Hund und wahrscheinlich auch bei den anderen Säugetieren eine Verdickung resp. Ausbuchtung dar, welche die kaudale sowie die seitlichen Flächen des Ganges (d. h. Ductus choledochus) halbringförmig umfasst. Sobald die Anlage frei hervorsprosst, zeigt sie sich auch als ein einheitliches kaudal gerichtetes Divertikel des Ductus choledochus.“ In diesem Artikel scheint Hammar, Brachet den Vorwurf machen zu wollen, dass letzterer (L. 5) sich nicht vom Gedanken der symmetrischen Duplizität des ventralen Pankreas lossagen könne . . .

Damit sei die Übersicht der Litteratur über die Entstehung der Bauchspeicheldrüse zu Ende. Als wir unsere Arbeit anfangen, war die Frage über die Herkunft und Entwicklung der ventralen Pankreasanlagen weit noch nicht so bearbeitet, wie wir es jetzt aus der angegebenen Litteratur sehen. Nichtsdestoweniger sollen unsere, wenn auch spät veröffentlichten Untersuchungen¹⁾, welche fast alle Wirbeltierabteilungen umfassen, neues Licht auf die Entwicklung der ventralen Pankreasanlagen und ihr Verhältnis zu den benachbarten Organen werfen. So können wir z. B. darauf hinweisen, dass vor uns noch niemand die erste Anlage der beiden ventralen Pankrease beim Hühnchen beschrieben hat, obgleich doch letzteres das allerzugänglichste Material für embryologische Untersuchungen darstellt. Nicht uninteressant ist es, dass Duval in seinem Atlas (L. 11) auf Fig. 481 die beiden ventralen Pankreasanlagen genau zeichnet,

¹⁾ Im Russischen wurde diese Arbeit anfangs 1898 abgefasst und im April desselben Jahres der Moskauer „Physico-medizinischen Gesellschaft“ zur Drucklegung überreicht.

ohne zu wissen, dass sie es sind. Diese Zeichnung entspricht ganz der von uns gegebenen Fig. 64. Duval hat also genau den mikroskopischen Schnitt kopiert, ohne zu ahnen, dass auf ihm zwei neue Anlagen zu sehen sind. Sie sind auch bei ihm ohne Bezeichnung mit Buchstaben geblieben. Bei einem etwas älteren Hühnchen (auf Fig. 535 seines Atlases) sind abermals die beiden schon etwas grösseren ventralen Pankreasanlagen gezeichnet; doch wurden sie auch hier von ihm nicht erkannt, wobei eine derselben, wie aus der Buchstabenbezeichnung (VB) ersichtlich, von ihm sogar für einen Gallengang erklärt wird.

3.

Torpedo ocellata.

I.

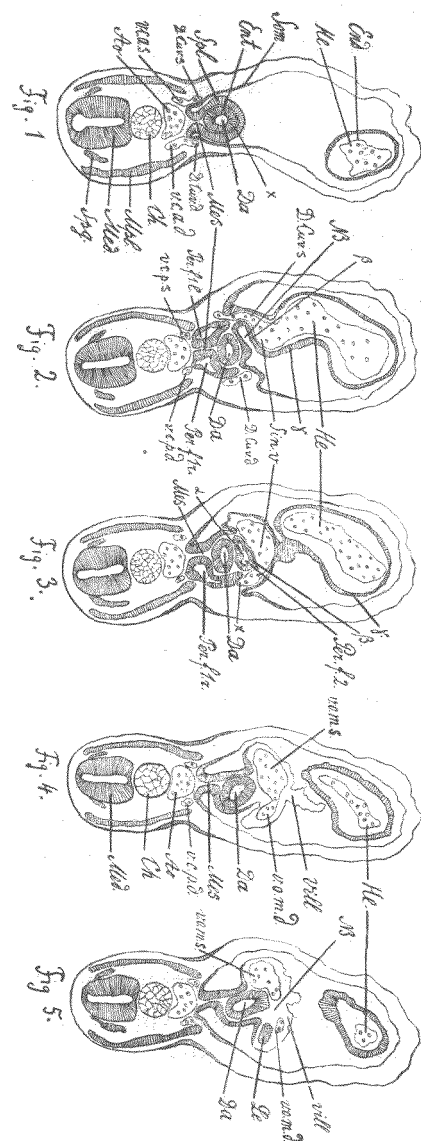
Der jüngste in unserem Besitze befindliche Embryo von *Torpedo ocellata* hat folgende Eigenschaften: Sein im Querschnitt trapezförmiger Rachenraum geht plötzlich in den schmalen Vorderdarm über, welcher im Querschnitt schon vollständig rund erscheint (Fig. 1, Da¹) und von einem mehrschichtigen cylindrischen Epithel umgeben ist. Dieses entodermale Epithel (ib. Ent.) scheint von einer schmalen glänzenden Basallinie umgeben zu sein. Untersucht man genauer, so sieht man, dass diese Linie als solche nicht existiert, sondern der optische Ausdruck der Summe sämtlicher Basalabschnitte der unteren Entodermis ist. Unter dieser glänzenden Linie befindet sich ein schmaler cirkulärer Spaltraum (ib. x), welcher das

¹) Auf Fig. 1--10 sind 10 Querschnitte eines und desselben Embryo von *Torpedo ocellata* gezeichnet. Die Schnitte waren 10 μ dick.

Entoderm vom Visceralblatt des Mesoderms (ib. Spl.) abteilt.

Letzteres stellt ebenfalls ein mehrschichtiges Cylinderepithel dar und geht an der dorsalen Seite des Darmkanals in das Mesenterium über, welches eigentlich nur eine Duplikatur des Visceralblattes darstellt (ib. Mes.). Darmmesenchym ist bei diesem Embryo im allgemeinen sehr wenig vorhanden.

Der Vorderdarm behält seine runde Gestalt auf etwa 40 Querschnitten, d. h. auf einer Strecke von $40 \times 10 = 400 \mu = 0,4 \text{ mm}$. Auf der Höhe des 28. bis 32. Schnittes erscheint der Vorderdarm (Fig. 2 u. 3, Da) etwas dorsoventral zusammengedrückt. Das geschieht offenbar, weil auf dieser Höhe der Sinus venosus des Herzens mit den beiden Ductus Cuvieri in Verbindung steht und dadurch etwas dorsalwärts herangezogen wird. Weiter hinten ist aber der Vorderdarm auf dem Querschnitt schon wieder kreisrund (Fig. 4).

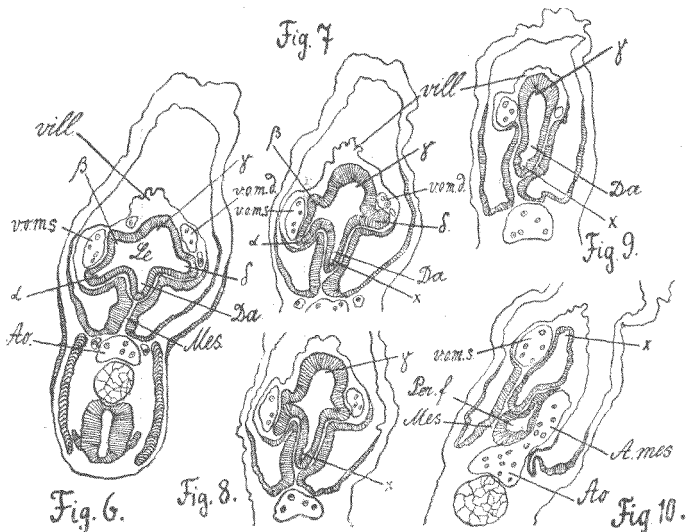


Die beiden Ductus Cuvieri (Fig. 1—3, D. Cuv.), welche beiderseits durch die Vereinigung je einer vorderen und hinteren

Kardinalvene entstehen (ib. v. c. a. und v. c. p.), liegen in der Dicke der Rumpfplatte und ziehen ventralwärts, um zum Sinus venosus des Herzens (ib. Sin. v.) zu gelangen. Dabei müssen sie die beiden Mesodermlätter (ib. Som. und Spl.) durchbrechen und die Leibeshöhle durchkreuzen. Die Folge davon ist beiderseits die Bildung eines sogenannten Peritonealfensters (ib. Per. f. 1 r. und Per. f. 1 l.) auf dem Querschnitte; in der That sind diese Fenster Teile der Leibeshöhle, welche nach hinten und nach vorne mit derselben kommunizieren. Ein drittes Peritonealfenster ist auf Fig. 3 (Per. f. 2) zu sehen; dieses Fenster entsteht dadurch, dass das Visceralblatt des Mesoderms zwischen Sinus venosus und Vorderdarm von vorne nach hinten eine trichterförmige Vertiefung bildet, welche auf dem Querschnitt eben als Peritonealfenster erscheint. Auf Fig. 2 sieht man die Einmündung des Ductus Cuvieri in den Sinus venosus nur links, auf Fig. 3 nur rechts (x). Auf Fig. 2 ist das letztgenannte Peritonealfenster nur teilweise sichtbar (NB); man sieht hier, dass der ventrale Umfang dieses Peritonealfensters vom Peritonealüberzug des Sinus venosus (β) umsäumt ist, welcher die direkte Fortsetzung des Peritonealüberzuges des Herzens (γ) ist. Der dorsale Umfang des genannten Fensters (Fig. 3, α) ist vom Peritonealüberzug des Vorderdarms umsäumt. Weiter hinten (Fig. 4) verschwinden alle drei Peritonealfenster und auf den Querschnitten ist die Integrität der beiden Mesodermlätter hergestellt; zu gleicher Zeit ist auch das Darmlumen hier wieder kreisrund (ib. Da). Auf Fig. 4 ist der 36. Schnitt von den oben genannten 40 Schnitten gezeichnet. Innerhalb des Visceralblattes sehen wir hier ventralwärts vom Darmlumen die hintere Partie des Sinus venosus, welche etwa in der Mitte eingeschnürt erscheint: wir haben hier die Stelle, wo die beiden kaudo-kränial verlaufenden Venae omphalo-mesentericae (ib. v. o. m. d. und v. o. m. s.) konfluieren und in den Sinus venosus einmünden, resp. denselben bilden. Ventralwärts von

dieser Konfluenzstelle hat das Visceralblatt ein zottiges Aussehen; es ist die sogenannte *Villositas mesodermalis* der älteren Autoren, welche in gewisser Beziehung zur Bildung des Zwerchfells stehen soll (ib. vill.).

Auf Fig. 5 ist schon die *Vena omphalo-mesenterica dextra* von der sinistra abgeteilt und beide verlaufen mehr oder weniger parallel zu einander. Sie sind von ungleicher Stärke, nämlich die Dextra viel schwächer als die Sinistra. Zwischen beiden



ist ein von lockerem Mesenchym eingenommener Zwischenraum (NB) entstanden. Die ventrale Darmwand kann sich nun ventralwärts mehr oder weniger frei ausdehnen. Wir sehen auch hier, dass das Darmlumen schon etwas dorsoventral erweitert und die ventrale Darmwand verdickt erscheint. Ein wenig rechts davon liegt ein kleiner kompakter Zellhaufen (Le). Der hier gezeichnete Querschnitt ist, von vorne nach hinten gezählt, der 41. vom vorderen Anfang des Vorderdarms.

Vier Schnitte weiter hinten, auf Fig. 6, sehen wir schon an Stelle der verdickten ventralen Darmwand und des

genannten kompakten Zellhaufens eine grosse Ausstülpung der ventralen Darmwand (Le). Es ist die Leberanlage. Im Querschnitt erscheint diese Ausstülpung vielmal grösser als das Darmlumen (ib. Da) selbst. Es macht den Eindruck, als ob die Ausstülpung in ihrem Bestreben immer breiter und weiter zu wachsen in die Zwischenräume zwischen den parallel zueinander verlaufenden Gefässen einschneiden würde. Dadurch entstehen auf der Ausstülpung Erhabenheiten und Vertiefungen. Letztere entsprechen den Gefässen, erstere den Zwischenräumen zwischen denselben.

Man unterseheidet auf der primären Ausstülpung ganz deutlich (Fig. 6) vier sekundäre Divertikel: α , β , γ und δ . Zwischen α und β befindet sich die Vena omph.-mes. sinistra, zwischen β und γ ein Zweig derselben; zwischen γ und δ liegt die Vena omph.-mes. dextra. Alle diese Gefässe verlaufen in der Längsrichtung des Körpers; daher muss die Leberanlage, welche hauptsächlich in der Querrichtung wächst, auf dieselben anstossen und in die zwischen ihnen befindlichen Zwischenräume eindringen. Wir sehen also hier eine gewisse mechanische Anpassung.

Von den vier sekundären Divertikeln hat das Divertikel γ folgende Eigenschaften: 1. es liegt in der Mittelebene des Körpers, gegenüber dem Darmlumen (Fig. 6, Da), resp. dem Mesenterium (ib. Mes.); 2. es ist augenscheinlich grösser, als die anderen drei Divertikel.

Fünf Schnitte weiter hinten, auf Fig. 7, sehen wir noch alle vier Divertikel: α und β sind schwach ausgeprägt, δ ist ganz tangential getroffen; dagegen ist γ bedeutend grösser und dickwandiger.

Noch zwei Schnitte weiter hinten, auf Fig. 8, sind α , β und δ nur noch angedeutet, γ dagegen immer noch gleich gross. Sieben Schnitte weiter, auf Fig. 9, ist schon von α , β und δ keine Spur vorhanden, während γ noch ziemlich gross ist. Aber allmählich

schwindet auch das Divertikel γ aus dem Gesichtsfelde und 13 Schnitte weiter hinten, auf Fig. 10, sehen wir es schon nicht mehr: es ist allmählich in die ventrale Wand des Mitteldarms übergegangen, welche hier schon mehr keine Verdickung zeigt (Fig. 10, x). — Das Lumen des Mitteldarms ist viel grösser als dasjenige des Vorderdarms (vgl. Fig. 1, Da).

Welche Schlüsse kann man aus allem Gesagten über den Entstehungsort, Form und Grösse der Leberanlage machen? Was den Entstehungsort der letzteren anbetrifft, so muss folgendes gesagt werden. Wir sahen auf der auseinandergesetzten Schnittserie (Fig. 1—10) die erste Spur der Leberanlage auf Fig. 5, d. h. einige Schnitte hinter der Konfluenzstelle der beiden Venae omph.-mesentericae oder hinter dem kaudalen Ende des Sinus venosus. Wir können also sagen, dass die Leberanlage bei *Torpedo ocellata* zwischen kaudalem Ende des Sinus venosus und vorderem Anfang des Mitteldarms entsteht. Es muss aber hier gleichzeitig bemerkt werden, dass der Mitteldarm schon 5—6 Schnitte weiter nach hinten von dem auf Fig. 10 kopierten Schnitt sich in den Dottersack eröffnet (der betreffende Schnitt ist von uns nicht gezeichnet), sodass man mit Brachet einverstanden sein kann, welcher sagt, dass bei *Torpedo ocellata* die Leber zwischen dem hinteren Ende des Sinus venosus und dem Nabel angelegt wird.

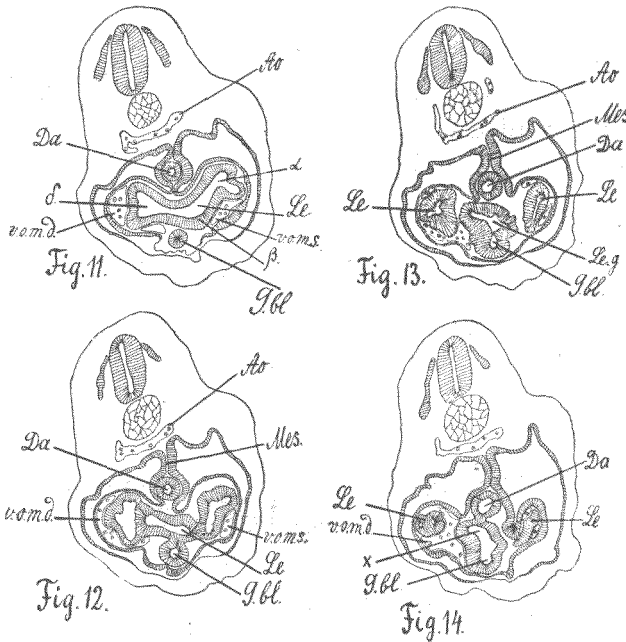
Der Sinus venosus kann, wie aus der geschilderten Lage der Leberanlage hervorgeht, keinen mechanischen Einfluss auf die Konfiguration derselben haben. Er berührt überhaupt gar nicht die Leberanlage. Dagegen hängt die Form der letzteren, wie schon oben auseinandergesetzt, von den in der Längsrichtung des Körpers verlaufenden und in den Sinus venosus mündenden Venen (Venae omph.-mesentericae und ihre Zweige) direkt ab.

Was die Grösse der Leberanlage anbetrifft, so kann sie aus der Zahl der Schnitte berechnet werden, auf denen sie sichtbar

ist. Es sind in allem 25 Schnitte, auf denen sie zu sehen ist. Ungefähr auf den vordersten 5—6 Schnitten sind alle vier sekundären Divertikel gleichmässig ausgeprägt (Fig. 6); auf den folgenden 10 Schnitten (Fig. 7 und 8) sind die Divertikel α , β und δ schwach ausgeprägt, während das Divertikel γ viel deutlicher hervortritt; auf den letzten 10 Schnitten sind α , β und δ nicht mehr vorhanden: diese Schnitte gehören also ausschliesslich dem Divertikel γ an. Daraus ist es ersichtlich, dass das Divertikel γ eigentlich nur auf den hintersten 20 Schnitten gut ausgeprägt ist, während die anderen drei Divertikel (α , β und δ) nur auf den vordersten fünf Schnitten deutlich hervortreten. Wenn wir also die ganze Leberanlage, en face betrachtet, uns vorstellen, so können wir sie mit einem auf der ventralen Darmwand deutlich hervortretenden Reliefbaum vergleichen; das Divertikel γ würde seinen Stamm darstellen. Die Höhe dieses Baumes würde $25 \times 10 = 250 \mu = 0,25 \text{ mm}$ betreffen, d. h. die Leberanlage ist 0,25 mm lang: sie ist also etwas länger als die Hälfte des Vorderdarms, dessen Länge, wie oben berechnet, 0,4 mm betrifft.

Bei dem hier von uns betrachteten Embryo sehen wir ausser der Leberanlage noch den Anfang eines anderen Organs, nämlich des dorsalen Pankreas. Wenn wir Fig. 6 mit Fig. 7 vergleichen, so sehen wir auf letzterer, dass die dorsale Darmwand sich dorsalwärts ausgestülpt und zwischen die beiden Mesenterialblätter vorgeschoben hat. Dasselbe sehen wir auch auf Fig. 8 und 9. Auf allen drei Figuren haben wir die kleine Ausstülpung oder Verlängerung des Darmlumens nach der dorsalen Seite hin mit dem Buchstaben x bezeichnet. Einige Schnitte weiter hinten hat sich schon die Dorsalwand (Fig. 10) ventralwärts zurückgezogen. Im allgemeinen ist das Darmlumen auf etwa 12 Schnitten dorsalwärts verlängert; mit anderen Worten, wir finden bei diesem Embryo eine längliche furchenförmige Ausstülpung der dorsalen Darmwand. Es ist die erste

Anlage des dorsalen Pankreas, welches, wie gesagt, auf etwa 12 Schnitten sichtbar ist. Diese 12 Schnitte entsprechen ungefähr dem 10. bis 21. Schnitt der Leberanlage. Man kann daher sagen, dass das dorsale Pankreas als eine längliche Ausstülpung der dorsalen Darmwand, etwa entsprechend dem Niveau des mittleren Teiles der Leberanlage, entsteht.



Bevor wir zur Beschreibung des zweiten Stadiums übergehen, machen wir den Leser auf eine interessante Einzelheit aufmerksam, welche auf Fig. 10 sichtbar ist. Hier ist gerade diejenige Stelle getroffen, wo die Aorta die mächtige Arteria mesenterica abgibt. Letztere zieht von der Aorta ventralwärts, benutzt aber nicht den vorhandenen natürlichen Weg, d. h. das Mesenterium, sondern bahnt sich einen eigenen Weg, indem sie die beiden Blätter des Mesoderms durchbricht und die Leibes-

höhle durchkreuzt. Dadurch entsteht auch hier ein sogenanntes Peritonealfenster (Fig. 10, Per.f.).

II.

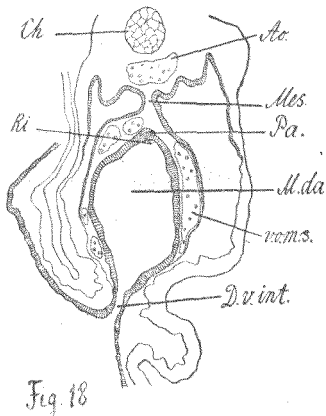
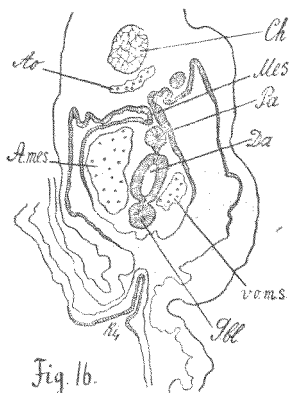
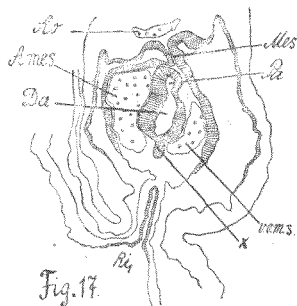
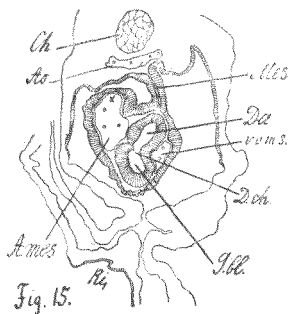
Wir gehen jetzt zur Schilderung des zweiten Stadiums von *Torpedo ocellata* über und geben hier acht Zeichnungen (Fig. 11 bis 18), welche acht Schnitte eines diesbezüglichen Embryo darstellen. Die Schnitte wurden $20\ \mu$ dick angefertigt.

Die Leberanlage ist in diesem Stadium auf 13 Schnitten sichtbar, sie hat hiermit dieselbe Länge, wie im ersten Stadium, nämlich $20 \times 13 = 260\ \mu = 0,26\ \text{mm}$. Dafür ist aber ihre Konfiguration im zweiten Stadium eine ganz andere als im ersten.

Fig. 11 stellt den dritten der genannten 13 der Leberanlage entsprechenden Schnitte dar. Wir sehen hier, dass die Leberanlage (Le) nicht mit dem kleinen Darmlumen (Da) kommuniziert. Solch eine Kommunikation ist auch auf den nächstfolgenden drei Schnitten, welche auf Fig. 12—14 abgebildet sind, nicht zu sehen. Im ganzen sind es vier Schnitte. Zählen wir noch die ersten zwei von uns nicht kopierten Schnitte, auf denen die Leber tangential getroffen und ganz klein ist, hinzu, so haben wir zusammen sechs Schnitte, auf denen keine Kommunikation zwischen Leber- und Darmlumen sichtbar ist. Die Schlussfolgerung daraus ist die, dass die Leberanlage in diesem Stadium sich schon vom Darm von vorne nach hinten eine gewisse Strecke lang abgeschnürt hat. Diese Strecke ist gleich der Dicke von sechs Schnitten, d. h. $20 \times 6 = 120\ \mu = 0,12\ \text{mm}$. Diese Zahl ist etwa der Hälfte der ganzen Länge der Leberanlage gleich. Letztere hat sich hiermit in ihrer vorderen Hälfte, von vorne nach hinten, von der ventralen Darmwand abgeschnürt.

Einen ähnlichen Abschnürungsprozess macht auch das Divertikel γ durch. In diesem Stadium bezeichnen wir das

selbe schon mit den Buchstaben G.bl., weil es sich schon zu einem besonderen Organ, der Gallenblase, hervorgebildet hat. Wir sehen nämlich auf Fig. 11 einen kreisrunden Zellhaufen (G.bl.), welcher die tangential getroffene vordere Spitze der Gallenblasenanlage darstellt. Mit der Leber kommuniziert letztere auf diesem Schnitte nicht. Auf dem nächstfolgenden



Schnitt, auf Fig. 12, ist die Gallenblasenanlage hohl, berührt die Leberanlage, kommuniziert aber nicht mit ihrem Lumen. Diese Kommunikation ist aber schon auf dem folgenden Schnitt (Fig. 13) vorhanden. Das ursprüngliche Divertikel, oder die Gallenblasenanlage hat sich also ein wenig von der eigentlichen Leberanlage von vorne nach hinten abgeschnürt. Als eigentliche Leberanlage bezeichnen

wir von jetzt ab die Summe der drei sekundären Divertikel α , β und δ oder die ganze primäre Leberanlage ohne das Divertikel γ , d. h. ohne die Gallenblasenanlage.

Dank der beschriebenen Abschnürung der eigentlichen Leberanlage sowie auch der Gallenblasenanlage hat sich das Verhältnis dieser Organe zum Darmtrakt bedeutend geändert. Im ersten Stadium konnten wir die ganze primäre Leberanlage mit einem auf der ventralen Darmwand ausgeprägten Reliefbaum vergleichen; von jetzt ab werden wir aber mit Recht dieselbe mit einer etwas eingeknickten Blume vergleichen können, welche an die ventrale Darmwand mit ihrem ganzen deutlich hervortretenden Stengel befestigt ist.

Betrachten wir nun die eigentliche Leberanlage, so sehen wir, dass ihre drei Bestandteile, d. h. die sekundären Divertikel α , β und δ sich verschieden stark verändert haben (Fig. 11). Das Divertikel β blieb fast unverändert, während α und δ , sich an die anliegenden Gefäße anpassend, sich zu verzweigen begannen. Im allgemeinen erscheint in diesem Stadium die Leberanlage dorsoventral abgeplattet und nach den Seiten hin ausgedehnt. Ihr Lumen erscheint kleiner als im ersten Stadium; es ist die Folge der beginnenden Verzweigung der Leberanlage, welche, wie Brachet richtig sagt, nicht nur von innen nach aussen, sondern auch von aussen nach innen geschieht. Die Beeinträchtigung des Leberlumens in dorsoventraler Richtung ist deutlich aus Fig. 11 ersichtlich. Doch noch bedeutender ist die Beeinträchtigung desselben in kranio-kaudaler Richtung, was man gut aus den gegebenen Figuren ersieht: das Leberlumen ist nur auf Fig. 11 gut zu sehen; auf dem folgenden Schnitt (Fig. 12) ist es schon zweimal unterbrochen, auf dem nächstfolgenden (Fig. 13) ganz klein. Die kranio-kaudale Weite des Leberlumens ist also kaum der Dicke zweier Schnitte, d. h. kaum $20 \times 2 = 40 \mu = 0,04 \text{ mm}$, gleich, während im ersten Stadium das ganze Leberlumen auf mindestens acht Schnitten zu sehen

war, d. h. mindestens $8 \times 10 = 80\mu = 0,08$ mm weit (in kranio-kaudaler Richtung) war.

Auf Fig. 12 haben wir zwei seitliche Unterbrechungen des Leberlumens gesehen. Auf Fig. 13 sind die seitlichen Lebertteile, entsprechend diesen Unterbrechungen, schon vollständig vom mittleren Lebertteil abgetrennt. Auf dem nächsten Schnitt (Fig. 14) sind die seitlichen Lebertteile tangential getroffen, auf dem nachnächsten (von uns nicht kopierten) Schnitt schon mehr nicht zu sehen, während der mittlere Lebertteil auf allen genannten Schnitten gut zu sehen ist. Letzterer ist auf Fig. 13 mit Le.g bezeichnet, auf Fig. 14 mit x. auf Fig. 15, d. h. etwa vier Schnitte weiter hinten, mit D.ch. Während auf Fig. 14 (bei x) nur eine Berührung des mittleren Lebertteiles mit der ventralen Darmwand sichtbar ist, kann man auf Fig. 15 (bei D.ch) schon eine Kommunikation des Darmlumens (Da) mit dem Lumen des noch sichtbaren mittleren Lebertteiles (D.ch) konstatieren. Letzterer stellt also gewissermassen einen hohlen Stiel dar, welcher einerseits in den Darm mündet (Fig. 15), andererseits in die Leberanlage übergeht (Fig. 12 und 11) und als Ausführungsgang derselben dient. Auf Fig. 13 hat dieser Stiel noch die Bedeutung eines Ductus hepaticus, dagegen auf Fig. 14 und 15, wo er breit mit der Gallenblasenanlage kommuniziert, hat er schon die Bedeutung eines Ductus choledochus.

Auf dem nächstfolgenden Schnitt (Fig. 16) ist schon der Ductus choledochus nicht mehr zu sehen. Dagegen sieht man hier noch einen Rest der Gallenblasenanlage (G.bl.), deren Lumen aber nicht mehr mit dem Darmlumen kommuniziert. Die Gallenblasenanlage hat also auch in ihrem hinteren Teil schon einen ganz kleinen Abschnürungsprozess von hinten nach vorne durchgemacht.

Die Bauchspeicheldrüse hat sich in diesem Stadium schon weiter entwickelt. Sie ist hier auf etwa 8 bis 9 Schnitten

sichtbar, d. h. sie ist etwa $160-180\mu$ oder $0,16-0,18$ mm lang, während im ersten Stadium ihre Länge $0,12$ mm betraf. Ihre Konfiguration hat sich jetzt insofern geändert, dass ihr vorderer Teil einen kleinen Abschnürungsprozess durchgemacht hat. Auf Fig. 16 stellt die Bauchspeicheldrüse (Pa) einen runden kompakten Zellhaufen dar, der vermittelt einer ganz schmalen Brücke mit der dorsalen Darmwand verbunden ist. Auf dem nächsten Schnitt, der von uns nicht kopiert ist, sehen wir statt dessen schon einen hohlen Zellhaufen, welcher durch eine breitere Brücke mit der dorsalen Darmwand verbunden ist. Auf dem darauf folgenden Schnitt (Fig. 17) sehen wir aber schon eine Kommunikation des Pankreaslumens (Pa) mit dem Darmlumen (Da.). Es hat also nur der ganz vordere (etwa $\frac{1}{4}$) Teil der Bauchspeicheldrüse einen Abschnürungsprozess von vorne nach hinten durchgemacht. Der übrige Teil der Drüse kommuniziert auf allen Schnitten mit dem Darmlumen, wird weiter hinten immer kleiner und geht allmählich in die dorsale Darmwand über, wie wir es aus Fig. 18 sehen, wo das Pankreas (Pa) nur noch als eine Verdickung dieser Wand zu erkennen ist.

Auf welcher Höhe liegt nun in diesem Stadium die Pankreasanlage? Mit anderen Worten, entspricht auch noch jetzt ihre Lage dem mittleren Teil der primären Leberanlage, wie wir es im ersten Stadium gesehen haben? Nein. Wir sehen auf Fig. 17 noch den vorderen Teil der Pankreasanlage und daneben schon keine Spur mehr von der Leber (nur bei x sehen wir noch eine schwache Andeutung der hintersten Spitze der Gallenblasenanlage). Es scheint als ob die dorsale Darmwand zusammen mit dem Pankreas sich nach hinten stark verschoben hätte. Das ist aber nicht der Fall. Es hat sich hier der ganze Darmtrakt ventralwärts vorgeschoben und geknickt, wahrscheinlich infolge der Wucherung des Pankreas, welches jetzt zwischen Darm und Rumpfplatte liegt. Vergleichen wir nämlich Fig. 11 und 16,

so sehen wir, dass auf letzterer die dorsale Darmwand viel weiter von der Chorda dorsalis entfernt ist als auf ersterer. Mit dieser Darmknickung ist zwar keine gegenseitige Verschiebung der dorsalen und ventralen Darmwand verbunden, doch trifft jetzt der Querschnitt gleichzeitig solche Abschnitte dieser Wände, welche im ersten Stadium einander nicht entsprochen haben, da die mit der ventralen Darmwand verbundene Leberanlage infolge der Darmknickung etwas nach vorne und die mit der dorsalen Darmwand verbundene Pankreasanlage etwas nach hinten gerückt sein muss. Infolge dieser relativen Verlagerung der Bauchspeicheldrüse nach hinten wird jetzt ihr hinterstes Ende (Fig. 18 Pa.) auf dem Querschnitt zugleich mit dem Ductus vitello-intestinalis (D. v. int.) getroffen, was im ersten Stadium nicht der Fall war. Schon auf Fig. 17, 16 und 15 sehen wir denjenigen Teil des Entoderms (Ri_1), welcher den Dotter umgreift: er sieht auf diesen Bildern wie ein Trichter aus, der mit seiner Spitze den Darm zu erreichen sucht. Auf Fig. 18 hat er schon denselben erreicht, d. h. der Ductus vitello-intestinalis mündet schon hier in den weiten Mitteldarm (M.da.) ein, dessen Entoderm (Ri) in das den Dotter umgreifende Entoderm übergeht.

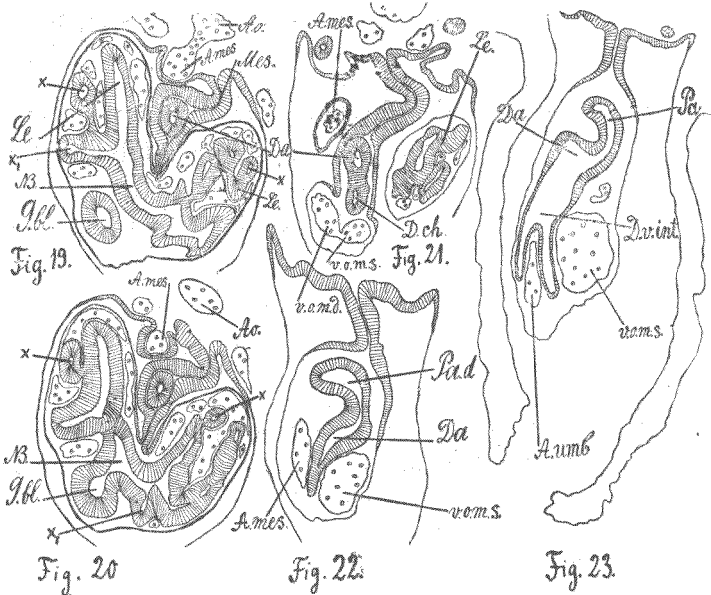
Was die Gefäße anbetrifft, so sehen wir rechterseits auf Fig. 11—14 die Vena omph.-mes. dextra, linkerseits die Vena omph.-mes. sinistra, welche auf Fig. 13 und 14 in der Längsrichtung gespalten erscheint. Auf Fig. 15 stellt sie schon wieder ein Gefäß dar. An Stelle der Vena omph.-mes. dextra sehen wir auf der letztgenannten Figur die mächtige A. mesenterica, welche, wie schon oben beschrieben, beide Mesodermblätter durchbricht. Diese Durchbruchsstelle sieht man auch (entsprechend dem auf Fig. 15 angemarkten x) in diesem Stadium auf einigen Schnitten, welche von uns nicht kopiert sind und welche den zwischen Fig. 14 und 15 übergangenen Schnitten entsprechen.

III.

Wir haben gesehen, dass die eigentliche Leber im zweiten Stadium schon vom Darm abgeschnürt war und auf dem Ductus choledochus hing, welcher in seiner ganzen Ausdehnung mit dem Darmtrakt in Zusammenhang stand. Die Gallenblasen-anlage war in ihrem vordersten Teil von der eigentlichen Leber-anlage abgeschnürt, während sie sonst im übrigen Teil als Ausstülpung der ganzen ventralen Wand des Ductus choledochus aufzufassen war.

Im dritten Stadium sind noch weitere bedeutende Veränderungen hinzugetreten, wie die fünf beigegebenen Figuren (Fig. 19 bis 23) zeigen. In der Leber sehen wir (Fig. 19—20) grosse hohle Schläuche, auf denen hie und da kleine hohle Knospen (ib. x) sitzen, die mit den Hohlräumen der Schläuche kommunizieren (ib. x₁). Diese Kommunikation ist nicht überall sichtbar, weil die kleinen Knospen auf dem Schnitt oft tangential getroffen sind. Die Leber macht im allgemeinen den Eindruck einer verzweigten Drüse. Sie ist auf 48 Schnitten ($\approx 10 \mu$) sichtbar, d. h. sie ist $10 \times 48 = 480 \mu = 0,48 \text{ mm}$ lang, folglich fast zweimal länger als im vorigen Stadium. Fig. 19 stellt den 20. der genannten 48 Schnitte dar; wir sehen auf dieser Figur, dass nur die seitlichen Leberanteile verzweigt sind. Der mittlere Leberteile (NB) stellt einen hohlen Balken dar, welcher die beiden Seitenteile vereinigt. Dank eben der Verzweigung der Seitenteile hat die Leber jetzt solche grosse Dimensionen angenommen; auf allen genannten 48 Schnitten sind auch nur die Seitenteile sichtbar, während der mittlere Leberteile nur auf etwa 16—17 Schnitten zu sehen ist, welche dem 10. bis zum 26. der genannten 48 Schnitte entsprechen. Die Leber scheint jetzt schon aus zwei seitlichen Lappen zu bestehen, von denen der linke aus den Divertikeln α und β , der rechte aus dem Divertikel δ entstanden ist. Der mittlere Leberteile (ib. NB),

welcher die beiden Seitenteile verbindet, erscheint als eine Vereinigung der Ausführungsgänge beider Leberlappen, welche weiter hinten in den Ductus hepaticus übergeht. Auf Fig. 20 hat sich schon das Lumen des rechten Leberlappens vom Lumen des mittleren Leberteils abgeteilt; einige Schnitte weiter geschieht dasselbe auf der linken Seite, und allmählich erscheinen auf den Querschnitten die beiden seitlichen Leberteile vom mittleren ab-



geteilt; letzterer liegt dann in der Mittelebene des Körpers und zieht nach hinten als Ductus hepaticus oder richtiger als Ductus choledochus, da seine ventrale Wand die Gallenblasenausstülpung trägt. Etwa 20 Schnitte weiter hinten (Fig. 21) berührt das hinterste Ende des Ductus choledochus die ventrale Darmwand (ib. Da), um auf dem nächstfolgenden Schnitt, welcher von uns nicht kopiert ist, schon in den Darm einzumünden. Diese Einmündung nimmt eine kleine cirkumskripte Stelle der ventralen Darmwand ein, nicht so wie

im zweiten Stadium, wo sie der ganzen Länge des Ductus choledochus entsprach. Mit anderen Worten, im dritten Stadium hat sich schon der ganze Ductus choledochus von vorne nach hinten von der ventralen Darmwand abgeschnürt, um erst an seinem hintersten Ende in den Darm zu münden.

Die Gallenblase ist grösser geworden und tritt deutlicher hervor. Sie erscheint auf acht Schnitten (cf. Fig. 19) von der eigentlichen Leberanlage abgeschnürt, d. h. auf einer doppelt grösseren Strecke als im zweiten Stadium. Im ganzen ist die Gallenblase im dritten Stadium auf 20 Schnitten sichtbar; auf den 12 hintersten davon steht sie in Zusammenhang mit dem Ductus choledochus (cf. Fig. 20) resp. stellt eine Ausstülpung des vorderen Teiles seiner ventralen Wand dar, während sie im zweiten Stadium eine Ausstülpung seiner ganzen ventralen Wand darstellte. Diese Erscheinung könnte man auf zweierlei Weise erklären: entweder hat der hintere Teil der Gallenblase auf einer grösseren Strecke von hinten nach vorne sich von der Ventralwand des Ductus choledochus abgeschnürt oder der letztere hat sich in seiner ganz hintersten Partie unverhältnismässig stark verlängert. Die erstere Erklärung scheint uns deshalb unwahrscheinlich, weil wir in diesem Stadium auf unseren Schnitten keine abgeschnürte hintere Partie der Gallenblase sehen. Dagegen ist die zweite Erklärung sehr plausibel, da wir in diesem Stadium eine Abschnürung des Ductus choledochus in seiner ganzen Länge gesehen haben. Bei solch einer Abschnürung findet immer eine Verlängerung und Neubildung von Wänden des sich abschnürenden Organes statt. In unserem Falle haben wir eine Neubildung der ganzen früher noch nicht vorhanden gewesenen Dorsalwand des Ductus choledochus vor uns. Aber auch seine gegenüberliegende Ventralwand hat sich gleichzeitig nach hinten verlängert — höchst wahrscheinlich auf Kosten der anliegen-

den ventralen Darmwand, welche gewissermassen in den Bereich des Ductus choledochus hineingezogen wurde. Solch ein Hineinziehen von benachbarten Wänden in den Bereich sich entwickelnder Organe ist eine Erscheinung, die in solchen Fällen oft beobachtet wird. Wir werden noch unten die Gelegenheit haben, darüber zu sprechen.

Aus allem Gesagten ersehen wir, dass die ganze Leberanlage, welche im ersten Stadium nur einen auf der ventralen Darmwand ausgeprägten Reliefbaum darstellte und im zweiten Stadium noch mit dem ganzen Stiel (d. h. Ductus choledochus) an diese befestigt war, jetzt schon in ihrer ganzen Länge vom Darm sich abgeschnürt hat und nur noch am hintersten Ende des Ductus choledochus mit dem Darmlumen kommuniziert. Dadurch ist das abgeschnürte Organ beweglicher geworden und hat sich auch ein wenig ventralwärts und nach hinten verschoben. Infolge dessen haben auch die Oberflächen dieses Organs ihre Lage verändert: die früher rein ventralen Flächen sind jetzt teilweise als hintere aufzufassen, die früher rein vorderen — teilweise als ventrale, die früher rein dorsalen — teilweise als vordere. Der Ductus choledochus, welcher im zweiten Stadium eine rein kranio-kaudale Richtung hatte, verläuft jetzt (zum Darm) nach hinten und dorsalwärts; die Gallenblasenanlage, welche im zweiten Stadium eine Ausstülpung seiner Ventralwand darstellte, kann schon jetzt als Ausstülpung seiner hinteren Wand aufgefasst werden. Was jetzt als Vorderwand des Ductus choledochus aufgefasst werden kann, ist im zweiten Stadium überhaupt noch nicht vorhanden gewesen: es hat sich erst bei seiner Abschnürung von der ventralen Darmwand gebildet.

Die Bauchspeicheldrüse ist bedeutend ausgewachsen. Sie ist jetzt auf 42 Schnitten ($\approx 10 \mu$) zu sehen, d. h. sie hat eine kranio-kaudale Länge von $10 \times 42 = 420 \mu = 0,42 \text{ mm}$, folglich ist sie jetzt $2\frac{1}{2}$ mal so lang, wie im zweiten Stadium. Auf den vorderen 20 Schnitten erscheint sie als eine rundliche, vom

Darm abgetrennte Schlinge, welche erst auf dem 21. Schnitt mit der dorsalen Darmwand sich vereinigt. Dabei verliert sie ihre rundliche Gestalt und wird dorso-ventral abgeplattet, wobei ihr blindes Ende nach rechts gewandt ist (cf. Fig. 22, Pa. d.). Weiter hinten behält die Bauchspeicheldrüse auf den Querschnitten zwar dieselbe Gestalt, wird aber immer kleiner und geht allmählich in die dorsale Darmwand über. Wir sehen also, dass die Bauchspeicheldrüse im dritten Stadium sich schon in ihrer ganzen vorderen Hälfte vom Darm abgeschnürt hat. Ihre hintere Hälfte steht noch mit letzterem in Zusammenhang, hat sich aber stark nach rechts gedreht.

Eine interessante Besonderheit dieses Stadiums besteht in folgendem: auf Fig. 22 ist das Lumen des Mitteldarms (Da), welches bedeutend grösser ist als das Lumen des Vorderdarms (Fig. 19 bis 21, Da), dorso-ventral ausgezogen, wodurch das Herannahen der Mündung des Ductus vitello-intestinalis angedeutet wird. Dreizehn Schnitte weiter hinten (Fig. 23) ist das Darmlumen auf dem Querschnitt noch grösser geworden (Da) und zwar auf Kosten des proximalen Endes des Darmdotterganges (ib. D. v. int.). Das distale Ende dieses Ganges erscheint hier in zwei parallele Zweige gespalten, weil die aus der A. mesenterica auslaufende Arteria umbilicalis, die ventralwärts und zugleich nach hinten zieht, schief an der vorderen resp. ventralen Wand des Darmdotterganges vorübergeht und dieselbe rinnenförmig eindrückt (cf. Fig. 30, A. umb.), was auf dem Querschnitt eine Zweispaltung vortäuscht.

Was die Blutgefässe anbetrifft, so sehen wir die Vena omph.-mes. sinistra linkerseits vom Darmdottergang (Fig. 23) und weiter vorne — linkerseits vom Mitteldarm (Fig. 22) liegen. Gehen wir noch weiter nach vorne (Fig. 21), so sehen wir nahe der Mündung des Ductus choledochus in den Darm die Vena omph.-mes. sinistra an seiner ventralen resp. hinteren Wand sich in zwei kaudo-kränial verlaufende Äste spalten, von

denen der eine (ib. v. o. m. s.) zum linken, der andere (ib. v. o. m. d.) zum rechten Leberlappen hinzieht. In der Leber werden beide genannten Äste vielfach verzweigt und in der Längsrichtung nach Art eines Rete mirabile gespalten. Dieses Netz ist von den vielen Leberbalken und Knospen durchkreuzt und durchwachsen (Fig. 19—20). An den vorderen Polen der beiden Leberlappen sammeln sich die einzelnen Gefässchen wieder zu je einem starken venösen Stamm. Die beiden Stämme verlassen dann die Leberlappen und ziehen nach vorne zum Sinus venosus des Herzens. In den letzteren mündet neben diesen beiden venösen Stämmen noch die Vena mesenterica, welche von hinten und der dorsalen Seite her kommt, die rechte Darmwand umkreist und in den Sinus sich ergiesst.

Von den zwei beschriebenen venösen Lebergefässen ist das linke die direkte Fortsetzung der linken Vena omph.-mes., das rechte — ein Rest der rechten Vena omph.-mes., welche also nur in ihrem proximalen Teil als rechte Lebervene erhalten worden ist, während ihr distaler Teil gänzlich verschwunden ist. Nahe der Mündungsstelle des Ductus choledochus anastomosieren die beiden venösen Lebergefässe miteinander (Fig. 21. v. o. m. s. und v. o. m. d.).

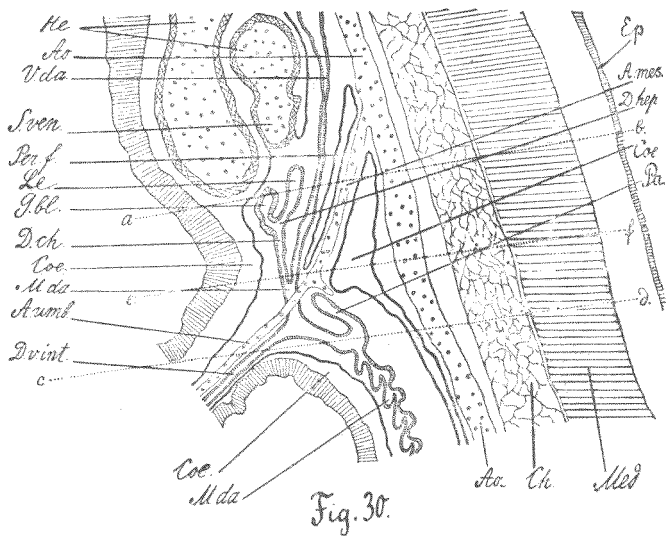
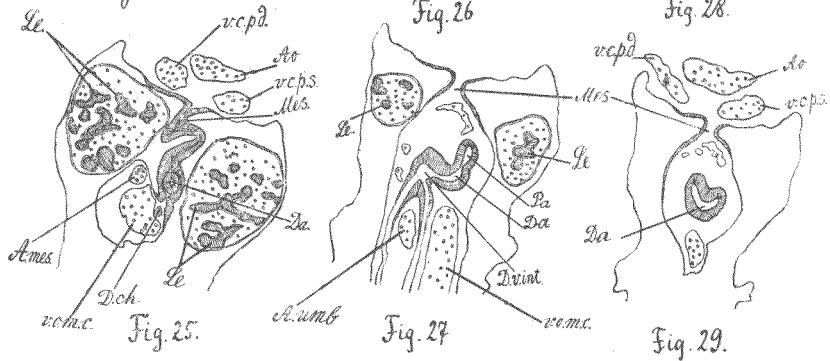
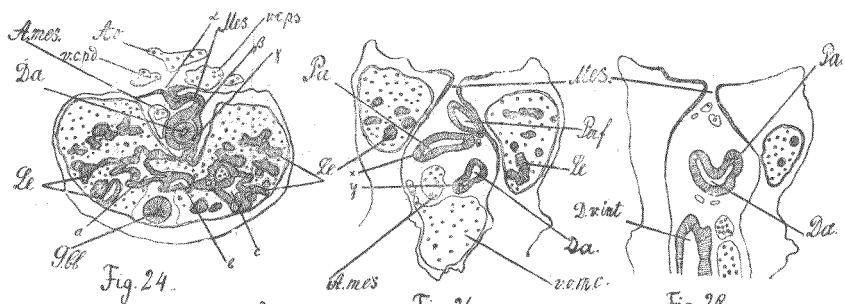
Die Arteria mesenterica verläuft in diesem Stadium nicht rein dorso-ventral, sondern teilweise auch kranio-kaudal, so dass sie auf den Querschnitten nicht länglich getroffen werden konnte. Auf Fig 19 sieht man ihren Austritt aus der Aorta. Von hier aus ist sie bestrebt, die beiden Mesodermblätter zu durchbrechen. Auf Fig. 20 ist das parietale Mesodermblatt schon stark durch die A. mesenterica in die Leibeshöhle hineingestülpt. Auf Fig. 21 ist die A. mesenterica zusammen mit dem sie umgebenden Mesenchym und Mesoderm innerhalb der Leibeshöhle getroffen. Es ist klar, dass dabei auf dem Querschnitt kein Peritonealfenster zustande kommen konnte. Auf Fig. 22 ist die A. mesenterica schon an der rechten Seite des Mitteldarms

innerhalb des visceralen Mesodermblattes, getroffen. Ein wenig weiter hinten giebt sie ihren mächtigsten Ast ab, die Arteria umbilicalis, welche an der vorderen resp. ventralen Seite des Ductus vitello-intestinalis schief vorüberzieht (cf. Fig. 30), wodurch die oben beschriebene scheinbare Zweispaltung des letzteren vorgetäuscht wird (Fig. 23). —

IV.

Das vierte Stadium der Entwicklung von *Torpedo ocellata* (Fig. 24—29)⁴ unterscheidet sich bedeutend vom dritten Stadium. Im letzteren bestand die Leber noch aus hohlen Schläuchen, auf denen hie und da kleine hohle Knospen sassen. Im vierten Stadium sehen wir schon anstatt der hohlen Schläuche stark verzweigte solide Leberbalken, in denen keine Spur von Hohlräumen nachzuweisen ist. Das ursprüngliche Lumen der Leberanlage ist teilweise nur noch im mittleren Leberteil (Fig. 24, b) und in den proximalen Partien der Seitenteile (ib. a und c) erhalten; die übrigen Partien der Leber bestehen schon also in diesem Stadium aus für dieses Organ charakteristischen soliden Balken.

Was die Dimensionen der Leber anbetrifft, so sind sie in diesem Stadium dieselben, wie im vorigen. Dasselbe kann man auch in Bezug auf die Gallenblase sagen, welche sich wenig verändert hat und jetzt einen kleinen nach vorne und ventralwärts gewandten Blindsack darstellt. Die Mündung der Gallenblase ist in diesem Stadium viel kleiner als im vorigen, da ihre schon früh begonnene kranio-kaudale Abschnürung unterdessen zugenommen hat. Infolgedessen tritt jetzt der Ductus hepaticus deutlicher hervor, da er sich um so viel verlängert hat, als die Abschnürung der Gallenblase vom mittleren Leberteil betrifft. Der Ductus choledochus hat sich auch bedeutend verlängert.



Um diese Verhältnisse deutlicher zu machen, haben wir einen schematischen Sagittalschnitt (Fig. 30) gezeichnet, welcher durch Kombination zweier benachbarter Sagittalschnitte eines Torpedoembryo des vierten Stadiums erhalten worden ist. Von der Leber sehen wir hier (Fig. 30, Le) nur eine vertikale Schlinge, welche dem auf Fig. 24 mit b bezeichneten mittleren Leberteile entspricht. Der hinterste Teil dieser Schlinge kann schon jetzt als Ductus hepaticus bezeichnet werden (D. hep.). Hinter der Mündung der Gallenblase (G.bl.) geht letzterer in den Ductus choledochus (D. ch.) über, welcher einen langen nach vorne gerichteten Stiel darstellt, auf dem die Leber und Gallenblase sitzen. Die Mündung des Ductus choledochus in den Darm (M. da.) findet nicht weit vor dem Ductus vitello-intestinalis (D. v. int.) statt. Neben letzterem verläuft die A. umbilicalis (A. umb.), welche aus der mächtigen A. mesenterica entspringt. Letztere (A. mes.) ist zusammen mit dem sie umgebenden Mesenchym und Mesoderm (das Mesoderm ist auf dieser Zeichnung durch eine dicke schwarze Linie angedeutet) längs getroffen, so dass vor ihr ein Peritonealfenster (Per.f.) oder ein schmaler Teil der Leibeshöhle (Coe.) zu sehen ist.

Wenn wir einen dem Niveau der Linie ab (Fig. 30) entsprechenden Querschnitt machen, bekommen wir ungefähr das auf Fig. 24 gezeichnete Bild, wo die Gallenblase an ihrer vorderen Spitze und die Arteria mesenterica mit dem sie umgebenden Mesenchym und Mesoderm innerhalb der Leibeshöhle getroffen sind. Dem Niveau der Linie ef entspricht Fig. 25, wo die Arteria mesenterica schon innerhalb des Visceralblattes und der Ductus choledochus nicht weit von der ventralen Darmwand getroffen sind. Ein wenig weiter hinter der Linie ef sehen wir schon (Fig. 30) die Mündung des Ductus choledochus; das entspricht der Fig. 26, wo mit dem Buchstaben y das hinterste in den Darm mündende Ende dieses Ganges bezeichnet ist.

Was die Bauchspeicheldrüse anbetrifft, so ist ihre Mündung in den Darm in diesem Stadium noch kleiner als im vorigen, d. h. die von vorne nach hinten fortschreitende Abschnürung derselben hat jetzt bedeutend zugenommen und betrifft schon den grössten Teil der Drüse (Fig. 30 Pa.). Ihre ursprünglich dorsale Kante hat sich noch mehr nach rechts und sogar ventralwärts gewandt, was man am besten aus Fig. 26 (Pa) sieht, wo wir eben mit x die ursprünglich dorsale Pankreaswand bezeichnet haben. —

Fig. 27 entspricht der auf Fig. 30 gezeichneten Linie cd und zeigt schon den Ductus vitello-intestinalis verdoppelt oder gespalten, ähnlich der Fig. 23; dazwischen liegt die A. umbilicalis. Wir sehen auf Fig. 27 auch die Mündung des Pankreas (Pa) in den Darm (Da); sie ist auch noch auf Fig. 28 (Pa), welche einen etwas weiter hinten geführten Schnitt darstellt, zu sehen. Der Ductus vitello-intestinalis ist auf Fig. 28 schon vom Darm abgeteilt und nicht mehr gespalten.

Bevor wir zur Beschreibung des fünften Stadiums übergehen, wollen wir noch darauf hinweisen, dass auf Fig. 26 ein Peritonealfenster (Per.f.) sichtbar ist. Letzteres ist dadurch entstanden, dass das vordere Pankreasende sich stark nach rechts gedreht und hierdurch das rechte Visceralblatt stark hervorgebaucht hat; letzteres bildet dabei zwischen vorderem Pankreasende und Mesenterium eine nach hinten gerichtete trichterförmige Vertiefung, welche im Querschnitt eben ein Peritonealfenster abgibt.

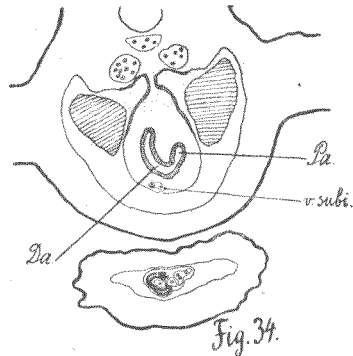
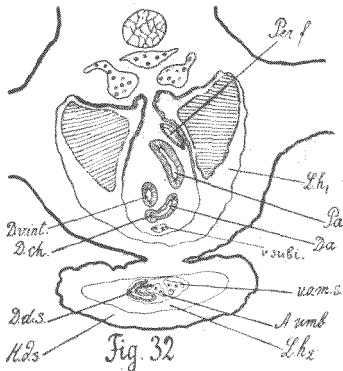
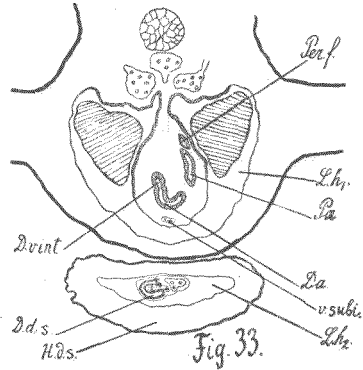
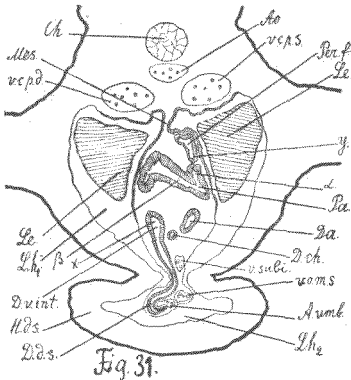
Im vierten Stadium sehen wir schon zwischen den beiden Mesenterialblättern, welche in den ersten drei Stadien eng aneinander lagen, hie und da Anhäufungen von mesenchymatösem Gewebe. Auf Fig. 24 haben wir mit α , β und γ drei typische Stellen angedeutet, an denen auf den Querschnitten zuerst Mesenchymanhäufungen sichtbar sind.

V.

Im fünften Stadium der Entwicklung von *Torpedo ocellata* ist die Leber schon bedeutend grösser geworden: sie ist jetzt auf mehr als 110 Schnitten ($\approx 10 \mu$) sichtbar, d. h. sie hat eine kranio-kaudale Länge von mehr als $110 \times 10 = 1100 \mu$ oder 1,1 m/m. Sie stellt ein parenchymatöses Organ dar, dessen mikroskopischer Bau schon sehr nahe demjenigen der erwachsenen Leber ist. Aus beiden Seitenteilen der Leber zieht medianwärts je ein hohler Lebergang. Beide Lebergänge vereinigen sich in der Mittelebene des Körpers zu einem gemeinschaftlichen kurzen Ductus hepaticus, welcher auf etwa 10 Schnitten sichtbar ist. Letzterer verläuft kranio-kaudal, vereinigt sich mit der etwa auf 20 Schnitten sichtbaren Gallenblase und geht dann in den langen Ductus choledochus über, welcher seinerseits in den Darm mündet (Fig. 32, D. ch.). Vom sogenannten mittleren Leberteile der vorigen Stadien ist jetzt schon nichts nachgeblieben, ausser dem Ductus hepaticus, welcher früher als hinterstes Ende des mittleren Leberteiles aufzufassen war (Fig. 30, D. hep.). Die Seitenteile der Leber haben sich aber dafür stark verzweigt und ausgedehnt; sie nähern sich einander in der Mittelebene des Körpers und umfassen beiderseits die Gallenblase, sodass letztere jetzt in das Leberparenchym eingesunken erscheint; nur die hintere oder ursprünglich ventrale Fläche der Gallenblase ist frei und vom Lebergewebe unbedeckt geblieben, während im vierten Stadium noch die ganze Gallenblase frei und rings vom Mesenchym umgeben war (Fig. 24, G. bl.). Hinter dem Niveau der Gallenblase entfernen sich beide Leberlappen voneinander und verlaufen weiter hinten als zwei längliche Zipfel innerhalb der Leibeshöhle zu beiden Seiten des Mesenteriums und Darms (Fig. 31—34, Le.).

Die nach vorne und rechterseits gerichtete Bauchspeicheldrüse hat sich unterdessen ein wenig verzweigt. Auf Fig. 31

erscheint das blinde Pankreasende (Pa) in zwei Zweige geteilt, von denen der stärkere (β) nach rechts, der schwächere (α) dorsalwärts zum oben erwähnten Peritonealfenster gewandt ist (Per.f.; vergl. Fig. 26). Die Entstehung des letzteren haben wir oben erklärt, und gerade Fig. 31 scheint unsere Erklärung zu be-



stätigen, da auch hier das rechte Visceralblatt durch denjenigen Pankreasteil hervorgebaucht worden ist, welcher nach rechts gewandt ist, während der dorsalwärts gerichtete Pankreasast (α) bestrebt ist, seine Lage zwischen beiden Visceralblättern des normalen Mesenteriums zu behaupten, und der mit y bezeichneten Stelle zugewandt ist. — Die Bauchspeicheldrüse ist jetzt

im allgemeinen auf etwa 50 Schnitten sichtbar. Doch kann man darnach über die Dimensionen dieser Drüse nicht mehr urteilen, weil sie nicht mehr rein kaudo-kranial verläuft, sondern sich schräg nach rechts ausgedehnt hat, was durch ihre allmähliche Rechtsdrehung geschehen ist. Die Mündung der Bauchspeicheldrüse in den Darm sehen wir erst auf Fig. 34 (Pa); zwischen letzterer und Fig. 31 ist eine Entfernung von mehr als 40 Schnitten vorhanden.

Vergleichen wir die hier gezeichneten vier Querschnitte (Fig. 31—34) eines Torpedoembryo fünften Stadiums untereinander, so fällt es uns auf, dass das Mündungsende des Pankreas bestrebt ist, die Dorsalwand des Darmes zu erreichen, während letztere sich immer mehr ventralwärts verschiebt und so die Vereinigung mit dem Pankreas vermeidet, sodass letztere erst auf Fig. 34 stattfindet. Das erklärt sich dadurch, dass der Mitteldarm schon die Form einer echten Spirale angenommen hat, welche bereits in den früheren Stadien teilweise angedeutet war, wie wir es z. B. aus Fig. 30 (M. da.) ansehen, wo der Längsschnitt des Mitteldarmes kein regelmässiges, sondern ein gezacktes Rohr darstellt. Im fünften Stadium erscheint der spiralige Mitteldarm oder Spiraldarm auf den Querschnitten immer als hufeisenförmige Schlinge mit nach innen gewandter Konkavität, wobei aber die beiden Enden der Schlinge je nach dem Schnitt entweder nach links (Fig. 34) oder dorsalwärts (Fig. 33) oder nach rechts (Fig. 32) oder ventralwärts gewandt sind. Daher scheint es uns auch beim Vergleichen der Querschnitte (Fig. 31—34), dass die dorsale Darmwand sich immer vom Pankreas entfernt.

Die spiralige Form des Mitteldarmes hat noch eine zweite Erscheinung zur Folge. Schon im vierten Stadium, wo der Mitteldarm im Querschnitt (Fig. 27—29) noch keine echte Hufeisenform, sondern vielmehr die Nierenform besass, sahen wir, dass der Ductus vitello-intestinalis (Fig. 27, D. v. int.) mit der rechten, das Pankreas (Pa) mit der linken Darmwand sich ver-

einigte, während eigentlich die Verhältnisse so sein sollten, wie es auf Fig. 22 der Fall ist, d. h. der Ductus vitello-intestinalis müsste in die ventrale, das Pankreas in die dorsale Darmwand münden. Daraus ist es ersichtlich, dass schon im vierten Stadium im Niveau dieser beiden Mündungen der Mitteldarm sich um etwa 90° nach rechts (in der Richtung des Uhrzeigers) gedreht hat (Fig. 27). Im fünften Stadium finden wir eigentlich dasselbe; der Unterschied ist nur der, dass hier infolge der stärkeren Spiraldrehung des Mitteldarmes das proximale Ende des Ductus vitello-intestinalis (Fig. 31, D. v. int. x) durch den Mitteldarm nach hinten, d. h. kaudalwärts gezogen wird; mit anderen Worten, der Darmdottergang, welcher dorsalwärts zum Darm zieht, biegt, bevor er in den Darm mündet, nach hinten (resp. kaudalwärts) um, verläuft eine Strecke lang parallel der Darmlängsachse (cf. Fig. 31—33) und vereinigt sich erst dann mit dem Darmlumen (Fig. 33, D. v. int.). Deswegen sehen wir auch auf Fig. 32 nur den Querschnitt vom proximalen Ende des Ductus vitello-intestinalis, welcher erst vier Schnitte weiter hinten (auf Fig. 33) in den Darm mündet. Diese Mündung ist also nicht weit hinter der Mündung des Ductus choledochus (Fig. 32, D. ch.) gelegen.

Auf allen vier diesem Stadium gehörenden Figuren (Fig. 31—34) ist der Nabelstrang getroffen, vermittelt dessen der Embryo mit dem Dottersack vereinigt ist. Der Nabelstrang war am fixierten und gehärteten Präparat nach hinten abgeknickt; darum ist er auch auf den hintersten Schnitten quer getroffen (Fig. 33 und 34). Auf dem vordersten Schnitt (Fig. 31) ist er an derjenigen Stelle getroffen, wo er in den Körper des Embryo übergeht; wir können hier deutlich den Hautnabel (Fig. 31, H. d. s.) und den Darmnabel (ib. D. d. s.) unterscheiden. Da letzterer zusammengeschrumpft ist, so sehen wir zwischen beiden den hier befindlichen Teil der ausserembryonalen Leibeshöhle (Lh_2), welche auf der Figur zu beiden Seiten des Darmnabels mit der embryonalen Leibeshöhle (Lh_1) kommuniziert. Im Mesenchym

des Darmnabels sieht man (Fig. 31—34) neben dem Darmdottergang die Arteria umbilicalis (A. umb.) und die Vena omphalo-mesenterica sinistra (v. o. m. s.). Innerhalb des Visceralblattes in der Längsachse des Körpers verläuft kaudo-kranial unterhalb (d. h. an der ventralen Seite) des Darmes die Vena subintestinalis (Fig. 31—34, V. subi.), welche links am proximalen Ende des Ductus vitello-intestinalis (Fig. 31) vorüberzieht, um weiter vorne in die Vena omphalo-mesenterica sinistra zu münden. Letztere zieht als mächtiges Gefäß weiter nach vorne, um an der hinteren resp. ventralen Seite des Ductus choledochus sich in zwei Gefässe zu spalten, von denen ein jedes in den entsprechenden Leberlappen übergeht, wie wir es schon bei der Beschreibung des dritten Stadiums erwähnt haben (cf. Fig. 21).

Hiermit schliessen wir unsere Untersuchungen an Torpedoembryonen. Da wir von letzteren keine älteren Stadien besaßen, so konnten wir an ihnen die Entwicklung der Milz nicht verfolgen.

Im Schlusswort dieser Arbeit werden die Resultate unserer an den Torpedoembryonen angestellten Untersuchungen noch kurz wiederholt werden und in Zusammenhang mit den Ergebnissen unserer Untersuchungen an anderen Wirbeltierabteilungen gebracht werden.

Wir müssten jetzt eigentlich zur Auseinandersetzung unserer Untersuchungen an Amphibienlarven übergehen. Wir halten aber für zweckmässig, zuerst über unsere Untersuchungen an Hühnchen mitzuteilen, da wir an diesen Embryonen am meisten gearbeitet haben und es uns daher bei der Schilderung der anderen Tierklassen am bequemsten sein wird, auf die beim Hühnchen erzielten Resultate zurückzuweisen und damit Vergleiche anzustellen.

4.

Hühnchen (*Gallus domesticus*).

I.

Die ersten Spuren einer Leberanlage finden wir bei einem etwa

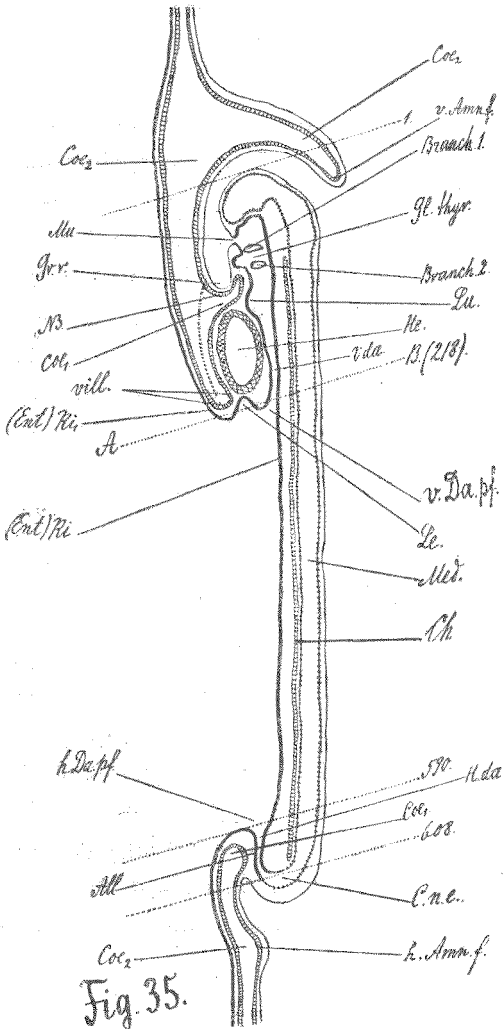


Fig. 35.

6 mm langen Hühnchen. Um dieses Stadium zu charakterisieren, geben wir hier einen schematischen Längsschnitt durch dasselbe (F. 35). Wir sehen einen langgestreckten Körper, dessen vorderer Teil, der Kopf, helmartig von der vorderen Amnionfalte (v. Amn. f.) bedeckt ist. Dazwischen befindet sich die tiefe vordere Grenzrinne (Gr. r.). Aus der letzteren kann man durch die bereits durchbrochene Mundöffnung (Mu.) in den Rachenraum gelangen. Die in den jüngeren Stadien an Stelle der Mundöffnung befindliche Rachenhaut ist noch teil-

weise in der Gestalt von sogenannten primitiven Gaumensegeln

beiderseitigen *Venae omphalo-mesentericae* als mechanisches Hindernis entgegentreten. Wie die Leberanlage dieses Hindernis vermeiden wird, werden wir bei der Betrachtung der nächsten Stadien sehen.

Ein Hühnchen dieses Stadiums wurde von uns in mehr als 600 Querschnitte à 10 μ zerteilt, wobei etwa die ersten 220 Schnitte dem Vorderteil des Hühnchens, bis zur vorderen Darmpforte, gehören, die folgenden 370 Schnitte — dem mittleren Teil bis zur hinteren Darmpforte, die letzten einige und zwanzig Schnitte — dem hinteren Teil, von der hinteren Darmpforte bis zum Ende, gehören. Wir geben hier die Kopie eines dieser Schnitte, welcher die Leberanlage enthält und etwa der 218., von vorne gezählt, ist (Fig. 36). Er entspricht der Linie AB auf Fig. 35. Betrachten wir diesen Querschnitt (Fig. 36), so unterscheiden wir Rumpf- und Darmplatte, welche wie zwei Paar Flügel aussehen, die in der Mitte, entsprechend dem Mesenterium (Mes.), miteinander verbunden sind. Die Rumpfplatte ist zu beiden Seiten von der Grenzrinne (Gr. r.) begrenzt. Entsprechend der letzteren dringen beiderseits in die Leibeshöhle die Seitenfalten ein (S. f.), wodurch eine annähernde Grenze zwischen embryonaler (Coe₁) und ausserembryonaler (Coe₂) Leibeshöhle gegeben ist. In der Dicke der Rumpfplatte sehen wir zu beiden Seiten der Aorta (Ao.) die mächtigen Kardinalvenen (v. c. p. d. und v. c. p. s.). In der Dicke der Darmplatte sehen wir das dorso-ventral zusammengedrückte, ovale Lumen des Vorderdarms (Da.). Ventralwärts von diesem liegt ein ähnliches, aber kleineres Lumen, welches den Querschnitt der beschriebenen Leberanlage darstellt. Zu beiden Seiten der letzteren liegen die mächtigen *Venae omph. mesentericae*, welche kaudo-kranial zum Sinus venosus des Herzens verlaufen. Ventralwärts von der Leberanlage ist das den Dotter umfassende Entoderm ausge dehnt, welches in der Mitte (Ri₁) der auf den Dotter umgeschlagenen ventralen Darmwand entspricht (cf. Fig. 35, (Ent.) Ri₁).

So sieht der 218. Schnitt aus. Auf dem 219. ist das Lumen der Leberanlage grösser und berührt einerseits die ventrale Darmwand, andererseits das den Dotter umfassende Entoderm, um auf dem 220. und 221. Schnitt schon völlig zu verschwinden. Weiter hinten, vom 221. Schnitt ab, werden die Querschnitte gleichförmig: man sieht auf ihnen nur die sich glatt ausdehnende Rumpf- und Darmplatte. Die Grenzrinne wird allmählich seichter und schwindet nach einigen und zwanzig Schnitten zusammen mit den entsprechenden Seitenfalten vollständig. Der Darm ist nur als seichte, rinnenförmige Vertiefung des Entoderms sichtbar; auf dem Längsschnitt (Fig. 35, (Ent.) Ri.) konnte dieser Darmteil nur als Linie, d. h. in seiner dorsalen Begrenzung, angedeutet werden. So sehen die Querschnitte bis zum 590. Schnitt aus, wo auf einmal auf den Präparaten die hintere Darmfalte sichtbar wird. Ein wenig weiter hinten wird das ovale Lumen des Hinterdarms sichtbar. Das ist die Stelle, welche der hinteren Darmpforte (Fig. 35, h. Da. pf.) entspricht. Auf den entsprechenden Querschnitten sind auch beiderseits die vorderen Ausläufer der hinteren Grenzrinne getroffen; ihr entsprechend sind beiderseits die seitlichen Rumpf- und Darmfalten sichtbar. Letztere werden immer grösser und tiefer und vereinigen sich in der Mittelebene, wodurch eben das Lumen des Hinterdarms zustande kommt. Dieses lässt sich (Fig. 35, H. Da.) auf etwa zwanzig Schnitten verfolgen, bis zu seinem Übergang in die Medulla, d. h. bis zum Canalis neuro-entericus (ib. C. n. e.).

Weiter hinten hebt sich das Hinterende des Embryo von der Umgebung ab, Dank der tief einschneidenden hinteren Grenzrinne. Hinter letzterer sieht man die schwach ausgeprägte hintere Amnionfalte (h. Amn. f., Fig. 35).

Die beschriebenen Eigenschaften besitzt der Embryo, bei dem wir die allererste Leberanlage gesehen haben. Sein Alter glauben wir auf etwa 36 Stunden schätzen zu können; doch

möchten wir im allgemeinen von der Altersbezeichnung absehen, da sie niemals genau sein kann.

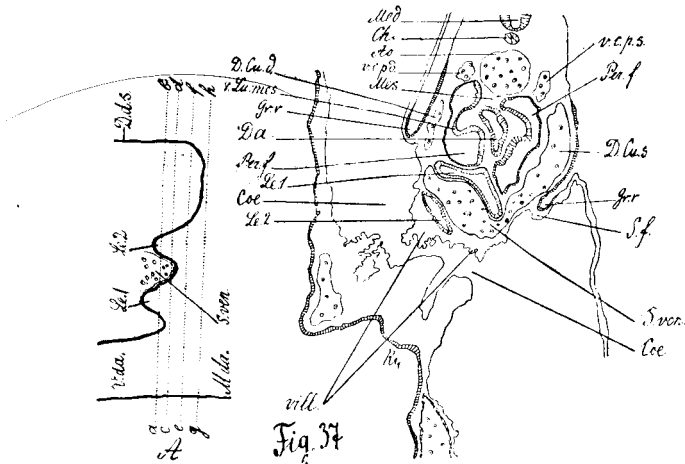
Wenn wir jetzt auf die Leberanlage zurückkommen (Fig. 35, Le), so sehen wir, dass ihr Lumen kaum als Fortsetzung des Darmlumen betrachtet werden kann, ebensowenig wie die Leberanlage selbst als Ausstülpung der ventralen Darmwand aufzufassen sei. Wir haben es hier vielmehr mit einer Ausstülpung des vorderen Umfanges oder Randes des Darmnabels zu thun, — einer Ausstülpung, welche der Kante der vorderen Darmfalte entspricht. Erst später, wenn letztere sich nach hinten verschieben und die ventrale Darmwand sich nach hinten verlängern wird, wird die Leberanlage allmählich in den Bereich des Darmes hineingezogen werden, indem sie sich wie um eine transversale Achse nach hinten, d. h. mit dem Lumen dorsalwärts, drehen wird. Aber unterdessen wird sich noch die Leberanlage bedeutend verändern, wie wir unten sehen werden.

II.

Zur Erklärung des zweiten Stadiums der Entwicklung des Hühnchens geben wir vier Querschnitte (Fig. 37—40). Wir sehen hier, dass die den embryonalen Körper zusammensetzenden Rumpf- und Darmplatte sich rinnenförmig eingerollt haben, sodass der Embryo jetzt viel höher gewordsn ist, d. h. viel grössere Dimensionen in dorso-ventraler Richtung angenommen hat. Die Grenzrinne (Fig. 37—40, Gr. r.) schneidet jetzt in ihrem ganzen Umfange viel tiefer ein, die ihr entsprechenden Rumpf- und Darmfalten (ib. S.f.) treten viel deutlicher hervor und sind bestrebt, in der Körpermittelebene sich zu vereinigen und hierdurch die Ventralwand des Körpers und des Darmes zu vervollständigen; mit anderen Worten, es findet eine allmähliche Einschnürung des Haut- und Darmnabels statt, wodurch eine strengere Abgrenzung der embryonalen von der ausserembryonalen Leibeshöhle zu-

stande kommt. Auf Fig. 38 und 40 haben wir durch die punktierte bogenförmige Linie den Annäherungsweg der Seitenfalten der Rumpfplatte angedeutet; dorsalwärts von dieser Linie befindet sich der embryonale (Coe₁), ventralwärts der ausserembryonale Teil (Coe₂) der Leibeshöhle. Ebenso haben wir auf Fig. 35 durch eine bogenförmige punktierte Linie die Verlängerungsrichtung der Vorderfalte angedeutet.

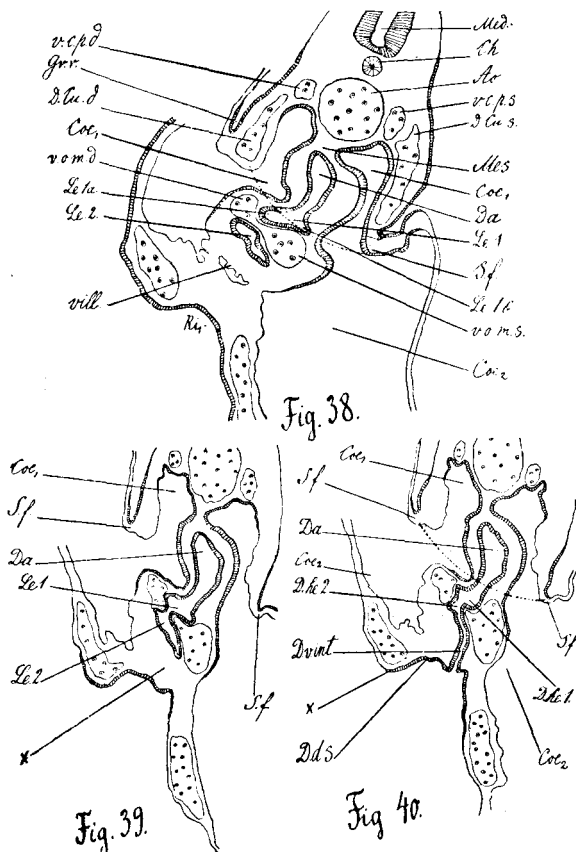
Wenden wir uns jetzt zur Betrachtung der Leberanlage, welche wir im ersten Stadium als eine einfache Ausstülpung



des Entoderms am vorderen Umfange des Darmnabels resp. an der Kante der vorderen Darmfalte gesehen haben, so können wir folgendes wahrnehmen:

Auf Fig. 37 sehen wir ventralwärts vom Darmlumen (Da) zwei dorso-ventral zusammengedrückte Lumina (Le₁ und Le₂), welche durch den dazwischenliegenden Sinus venosus (S. ven.) von einander geschieden sind. Dieser Schnitt entspricht dem Niveau der beiden Ductus Cuvieri; man sieht hier auch die Mündung des linken Ductus Cuvieri (D. Cu. s.) in den Sinus venosus und die beiderseitigen Peritonealfenster (Per. f.).

Einige Schnitte weiter hinten, auf Fig. 38, sehen wir noch die beiden Ductus Cuvieri, aber ihre Mündungen, sowie die Peritonealfenster sind schon nicht mehr vorhanden. Von den beiden erwähnten dorso-ventral abgeplatteten Lumina hat sich das dem Darmlumen näher gelegene mit demselben vereinigt (Le_1) und



ist zu gleicher Zeit kleiner geworden; das andere Lumen (Le_2) ist unverändert. Das zwischenliegende hintere Ende des Sinus venosus ist in der Mitte eingeschnürt, d. h. es beginnt hier die Teilung in die beiden Venae omphalo-mesentericae oder wir haben hier die Mündungen dieser beiden Venen vor uns (*v. o. m. d.* und *v. o. m. s.*).

Etwas weiter hinten (Fig. 39) sind diese Venen schon von einander abgeteilt und die beiden früher erwähnten Lumina miteinander vereinigt (Le 1 und Le 2). Wir sehen jetzt ein grosses, unregelmässiges Lumen, welches durch Zusammenfliessen dreier auf Fig. 37 noch von einander geschiedener Lumina entstanden ist (Da, Le 1 und Le 2).

Auf den drei beschriebenen Figuren (Fig. 37—39) sahen wir das den Dotter umfassende Entoderm (Ri_1) sich immer den beschriebenen Lumina resp. dem Darm nähern. Auf Fig. 37 sehen wir am Boden der vorderen Darmfalte die Villosität mesodermalis (vill; cf. Fig. 35, vill). Auf Fig. 38 ist von letzterer nur noch sehr wenig sichtbar (vill.), auf Fig. 39 schon gar nicht, weil hier schon die Kante der vorderen Darmfalte resp. das dieselbe ausfüllende Mesenchym (Fig. 39, x) getroffen ist. Das den Dotter umfassende Entoderm liegt schon hier nahe dem ventralen Umfange des genannten gemeinschaftlichen Lumens, um zwei Schnitte weiter hinten (Fig. 40) sich mit demselben zu vereinigen. Auf Fig. 40 sehen wir also die Verbindung des Darmdottersackes (D. d. s.) mit dem Darm resp. die Mündung des Darmdotterganges (D. v. int.). Es ist klar, dass die oben erwähnten zwei dorso-ventral abgeplatteten Lumina (Le 1 und Le 2), welche auch noch auf Fig. 40 angedeutet sind (D. hep. 1 und D. hep. 2), zwei entodermale Divertikel darstellen, welche aus dem vorderen Umfange des Darmdotterganges kranialwärts in das Mesenchym sich hineinstülpen; dabei kommt das eine Divertikel (Le 1) dorsalwärts, das andere (Le 2) ventralwärts vom hinteren Ende des Sinus venosus zu liegen. Es unterliegt keinem Zweifel, dass diese beiden Divertikel aus der im ersten Stadium geschilderten Leberanlage (Fig. 35, Le) entstanden sind. Dort war letztere noch klein und berührte noch nicht mit ihrer Spitze das hintere Ende des Sinus venosus; im zweiten Stadium aber, wo sie bedeutend gewachsen ist, tritt ihr derselbe als mechanisches Hindernis in den Weg und sie sucht ihn eben durch Zwei-

spaltung zu umgehen. So sind aus der primären einheitlichen Leberanlage zwei sekundäre Divertikel entstanden, von denen das eine (Le 1) mehr dorsal, das andere (Le 2) mehr ventral liegt. Wenn wir aber die schon oben erwähnte Drehung der Leberanlage um eine transversale Achse und ihre Hineinziehung in den Bereich des Darmes im Auge behalten, so können wir schon jetzt das dorsale Leberdivertikel vorderes (Le 1), das ventrale — hinteres (Le 2) nennen.

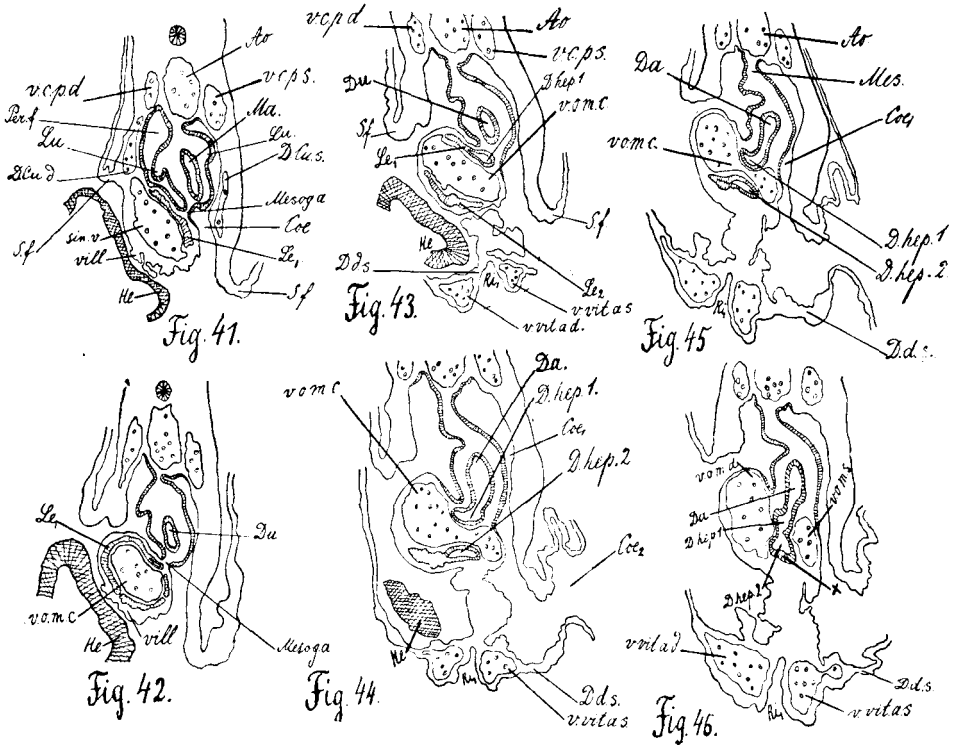
Kombinieren wir die vier gegebenen Schnitte (Fig. 37—40) und versuchen wir, einen schematischen Längsschnitt zu zeichnen, so bekommen wir das auf Fig. 37A entworfene Schema, wo die ventrale Darmwand am Übergang des Vorderdarms (V.da.) in den Mitteldarm (M.da.), an der Umschlagstelle auf den Dotter, zwei kraniale Divertikel (Le 1 und Le 2) abgibt. Die Linie ab entspricht dem auf Fig. 37 gezeichneten Querschnitt; cd entspricht der Fig. 38, ef — Fig. 39, gh — Fig. 40.

Vergleichen wir Fig. 37 und 40, so sehen wir, dass auf ersterer die Querschnitte der beiden Leberdivertikel (Le 1 und Le 2) grösser sind als auf letzterer (D. hep. 1 und D. hep. 2). Die beiden Leberdivertikel sind also in ihren distalen Teilen stark gewuchert, sodass ihre Mündungen jetzt schon verhältnismässig eng sind; mit anderen Worten, es sind hierdurch schon die Anfänge zweier Lebergänge angedeutet (Fig. 40, D. he. 1 und D. he. 2).

III.

Zur Erklärung des dritten Stadiums geben wir neun Querschnitte eines Hühnchens à 10 μ dick (Fig. 41—49). Auf dem ersten Schnitt (Fig. 41) ist die Stelle getroffen, wo die dorsale Darmwand sich ein wenig dorsalwärts hervorgebuchtet hat, wodurch der Anfang des Magens angedeutet ist (Ma). Zu beiden

Seiten des letzteren zeigt das Visceralblatt des Mesoderms je eine längliche, im Querschnitte ziemlich breite Falte (Lu), welche beiderseits durch die sich ausdehnenden Lungen hervorgerufen wird. Diese Falten sind die Anfänge der Peritonealüberzüge der Lungen resp. der Lungenpleuren. Weiter hinten verschwin-

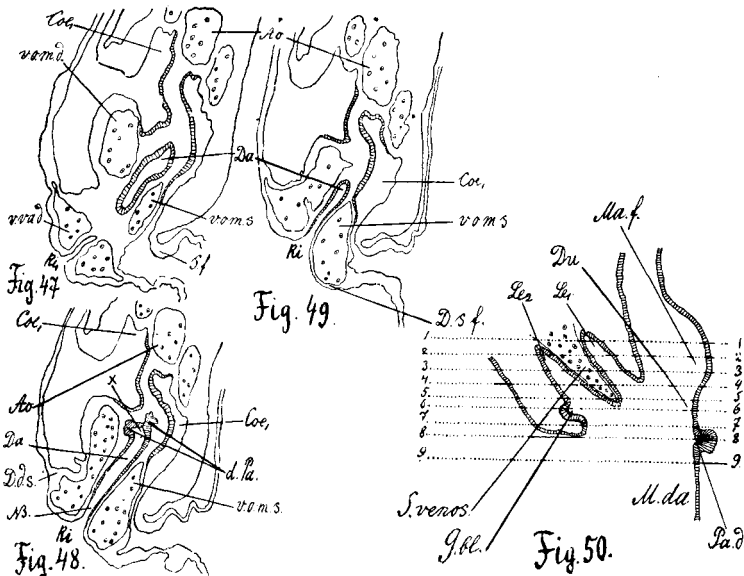


den sie allmählich aus dem Gesichtsfelde. Ventralwärts vom Magen liegen die beiden Visceralblätter sehr nahe zu einander, wodurch eine Art ventralen Mesogastriums (Mesog. a) zwischen Magen und Leberanlage gebildet wird. Ventralwärts von diesem Mesogastrium, zwischen diesem und dem Sinus venosus, sehen wir eine kompakte Drüsenmasse (Le 1), welche das vordere Ende resp. die Spitze des unterdessen stark gewucherten dorsalen

Leberdivertikels darstellt. In dieser Drüsenmasse ist auf dem genannten Schnitt (Fig. 41) kein Lumen sichtbar: letzteres wurde durch die stark gewucherte Divertikelwand ausgefüllt. Die Wucherung dieser Wand hat den Charakter eines Faltungsprozesses, wobei eben die nach innen gerichteten Falten das Lumen des Divertikels ausfüllen. Zwischen den nach aussen gerichteten Falten sieht man hie und da eine Ausbuchtung des Sinus venosus liegen. Hierdurch ist der Anfang der Bildung von Lebergefäßen und Kapillaren angedeutet.

Ein wenig weiter hinten, auf Fig. 42, ist das hintere Ende des Sinus venosus, welches man als *Vena omphalo-mesenterica communis* oder *Ductus venosus* (v. o. m. c.) bezeichnen kann, von der erwähnten Drüsenmasse (Le_1) ringförmig umgeben: es sind zwei seitliche Äste des dorsalen Leberdivertikels, welche eben von der dorsalen Seite her den *Ductus venosus* umfassen, um auf der ventralen Seite des letzteren sich untereinander, sowie auch mit der vorderen Spitze des ventralen Leberdivertikels zu vereinigen. Auf Fig. 43 sehen wir auch schon diese Spitze (Le_2); dagegen sind hier die genannten Äste des dorsalen Leberdivertikels schon nicht mehr sichtbar. Von letzterem können wir hier nur den proximalen Teil (Le_1) mit dem darin eingeschlossenen Lumen (D. hep. 1), d. h. den dorsalen resp. vorderen Lebergang wahrnehmen. Auf der nächsten Figur sehen wir die Mündung dieses Ganges (Fig. 44, D. hep. 1) in den Darm (Da). Vom ventralen resp. hinteren Leberdivertikel ist hier der proximale Teil mit dem darin eingeschlossenen hinteren Lebergang (D. hep. 2) getroffen. Fig. 45 zeigt fast dasselbe Bild, nur dass hier die *Vena omph.-mes. communis* in der Mitte eingeschnürt ist, um auf dem nächsten Schnitt (Fig. 46) schon in die *Vena omph. mes. sinistra* und *dextra* geteilt zu sein (v. o. m. s. und v. o. m. d.). Die beiden Lebergänge sind auf Fig. 46 (D. hep. 1 und D. hep. 2) vereinigt. Wir haben hier das Bild wie auf Fig. 39, nur mit dem

Unterschied, dass auf Fig. 46 die ventrale Wand des hinteren Leberganges (x) am Übergang in die ventrale Wand des Mitteldarms verdickt erscheint. Wir sagten: am Übergang in die ventrale Wand des Mitteldarms, denn einige Schnitte weiter hinten, auf Fig. 47, sehen wir schon das eigentliche Lumen des Mitteldarms (Da) ohne jegliche Andeutung der Lebergänge. Der Darmdottergang liegt hier (Ri₁) schon nahe der



Ventralwand des Mitteldarms, aber münden thut er erst 12 Schnitte weiter hinten, auf Fig. 48 (Ri).

Zwischen Stadium II und III sind also folgende Unterschiede vorhanden: 1. Im zweiten Stadium waren die beiden Leberdivertikel noch unverzweigt; im dritten Stadium sind dieselben faltenartig verzweigt, wobei das dorsale resp. vordere Divertikel zwei seitliche Äste aussendet, die den Ductus venosus von der dorsalen Seite her gürtelartig umgreifen, um an der ventralen Seite des letzteren miteinander, sowie auch mit der vorderen Spitze

des ventralen resp. hinteren Divertikels sich zu vereinigen.

2. Im zweiten Stadium mündeten die beiden Leberdivertikel (Fig. 37 A) auf der Höhe der Mündung des Darmdotterganges, d. h. ebenso wie im ersten Stadium; mit anderen Worten, im zweiten Stadium waren die beiden Leberdivertikel noch mehr oder weniger als Ausstülpungen der Vorderwand des Darmdotterganges resp. des vorderen Umfangs des Darmnabels zu betrachten. Im dritten Stadium mündet der Darmdottergang (Fig. 48) ziemlich entfernt vom Mündungsniveau der Leberdivertikel (Fig. 46); d. h. im dritten Stadium hat sich die vordere Darmfalte resp. die Ventralwand des Darms nach hinten verlängert, wodurch eben die beiden Leberdivertikel schon in den Bereich des Darms hineingezogen worden sind. Dabei hat sich auch die ganze Leberanlage etwas um eine transversale Achse, mit dem Vorderende ventralwärts, mit den Lumina der Lebergänge dorsalwärts, gedreht, sodass die beiden Leberdivertikel jetzt schon als Anhänge des Darmes und die Lebergänge als Fortsetzungen des Darmlumens betrachtet werden können. Infolge dieser Drehung ist das dorsale Leberdivertikel zum vorderen, das ventrale zum hinteren geworden.

3. Am Übergang der Ventralwand des hinteren Leberdivertikels in die Ventralwand des Mitteldarms ist im dritten Stadium eine Verdickung (Fig. 46, x) sichtbar, die den ersten Anfang der Gallenblase darstellt. Diese Verdickung ist nur auf 3—4 Schnitten sichtbar; sie muss als Anfang der an dieser Stelle im vierten Stadium sich bildenden Ausstülpung der ventralen Darmwand betrachtet werden: schon im dritten Stadium ist die betreffende Wand dort, wo die Verdickung am stärksten ist, am weitesten ventralwärts vorgeschoben. — Gehört die erste Gallenblasenanlage der Ventralwand des Darmes oder des hinteren Leberdivertikels an? Darüber würde sich streiten lassen, da es in diesem Falle weder für das eine noch für das andere genügende Beweise gibt. Jedoch in Anbetracht der unten näher zu erörternden Unter-

suchungen an Amphibienlarven sind wir geneigt, das erstere als das Richtigere zu betrachten und die Gallenblasenanlage sowie auch die beiden ventralen Pankrease als Ausstülpungen der Darmwand anzusehen.

Ausser der Leber- und Gallenblasenanlage finden wir in diesem Stadium noch den Anfang einer dorsalen Bauchspeicheldrüse. Letztere ist auf 10 Schnitten ($\approx 10 \mu$) sichtbar, und Fig. 48 stellt etwa den mittleren dieser Schnitte dar. Wir sehen auf dieser Figur eine ansehnliche Verdickung (d. Pa.) der dorsalen Darmwand, verbunden mit einer unbedeutenden Ausstülpung derselben (ib. x). Es scheint, als ob diese Wand an zwei Stellen verdickt wäre. Doch müssen wir diese scheinbare Duplizität als eine früh angedeutete Verzweigung der Bauchspeicheldrüse betrachten, denn schon im nächsten resp. vierten Stadium, wo diese Drüse nicht viel grösser und komplizierter erscheint, ist sie durchaus einheitlich. Wir wollen jedoch hier bemerken, dass in der Litteratur Hinweise auf eine scheinbare Duplizität der dorsalen Pankreasanlage auch bei Säugetieren vorhanden sind. So fand Stoss (L. 85) beim Schaf „eine zweibäuchige dorsale Pankreasanlage“ und Wlassow (Morph. Arb. v. Schwalbe, Bd. 4, H. 1) beim Schwein „eine Zweilappung der dorsalen Pankreasanlage“. Man kann daraus den Schluss ziehen, dass die dorsale Pankreasanlage im allgemeinen schon früh die Tendenz hat sich zu verzweigen.

Um eine bessere Vorstellung von den besprochenen Organen des dritten Stadiums zu geben, haben wir die demselben gehörenden Querschnitte kombiniert und danach einen schematischen Längsschnitt gezeichnet (Fig. 50). Die neun punktierten Linien entsprechen den neun Querschnitten (Fig. 41-49). Der Leser wird sich auf diesem Schema mit Hülfe der beigegebenen Bezeichnungen leicht zurecht finden. Es ist klar, dass die seitlichen Äste des vorderen (dorsalen) Leberdivertikels (Le_1) auf diesem Schema nicht angedeutet werden konnten. Das

Niveau der dorsalen Pankreasanlage (Pa. d.) entspricht dem vorderen Umfange des Darmnabels resp. des Darmdotterganges, wie auch aus Fig. 48 sichtbar ist, wo der letztere eben in den Darm mündet (Ri). Wir wollen jedoch gleich hinzufügen, dass man in diesem Stadium noch kaum von einem eigentlichen Darmdottergang sprechen kann, da weiter hinten, wie schon teilweise aus Fig. 49 sichtbar ist, die Darmplatte sich immer mehr und mehr abflacht und schliesslich ganz flach dem Dotter aufliegt; mit anderen Worten, die Kommunikation zwischen Darm und Darmdottersack ist in diesem Stadium noch zu breit, zu ausgedehnt, um als Darmdottergang bezeichnet werden zu können.

Auf Fig. 48 sieht man neben der Mündung des Darmdotterganges noch die Mündungen einer links- und rechtsseitigen vorderen Dottervene in die entsprechenden Venae omph.-mesentericae, während auf Fig. 43—47 diese Dottervenen (v. v. a. d. und v. v. a. s.) noch von den letzteren getrennt sind.

Bevor wir zur Beschreibung des vierten Stadiums übergehen, wollen wir noch darauf hinweisen, dass der Darmtrakt, welcher in den frühesten Stadien genau in der Mittelebene des Körpers liegt, allmählich bei seiner fortschreitenden Entwicklung und Schliessung seiner Ventralwand von dieser Ebene abweicht und seitlich verlagert wird. Diese Abweichung und Verlagerung trifft die Gegend des Magens und Duodenum, welche schon im zweiten, besonders aber im dritten Stadium nach links verschoben erscheinen (Fig. 41 ff.). Als Ursache dieser Verschiebung muss einerseits die schon erwähnte Hervorbuchtung der dorsalen Darmwand behufs Bildung des Magenfundus betrachtet werden: der Anfang dieser Erscheinung ist eben zu gleicher Zeit der Anfang der sog. gastroduodenalen Drehung des Darmtraktes, welche darin besteht, dass der Magen bei seiner Bildung allmählich nach links abweicht; das hinter ihm liegende Duodenum folgt ihm anfangs nach, d. h. es verlagert sich ebenfalls nach links, wird aber bei seiner weiteren Entwicklung und Längenzunahme

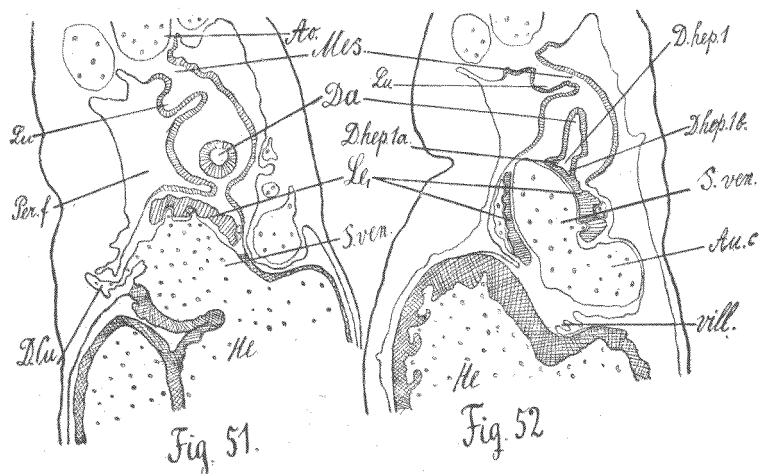
allmählich nach vorne und ventralwärts und zugleich auch nach rechts verschoben. Noch ein anderes Moment ist hier von Bedeutung: die nach vorne wachsende Leber müsste eigentlich in der Mittelebene des Körpers zu liegen kommen; da sie aber hier keinen genügenden Platz findet, weicht sie nach rechts ab (Fig. 42—44) und verdrängt dadurch den Magen nach links. —

IV.

Zur Erklärung des vierten Stadiums geben wir acht Querschnitte (Fig. 51—58) und einen schematischen Längsschnitt (Fig. 59). Auf den Querschnitten ist in diesem Stadium die oben beschriebene Verlagerung des Darmtraktes nach links noch deutlicher ausgeprägt als im dritten Stadium. Mesenterium, Darm und Leber bilden jetzt auf dem Querschnitt einen nach rechts offenen Bogen: es macht den Eindruck, als ob diese Organe sich nach rechts einrollen würden. Auf der rechten Seite sieht man am Mesenterium auf allen Querschnitten die rechte Lungenfalte (Lu), d. h. die Fortsetzung des Peritonealüberzuges der rechten Lunge. Die linke Lungenfalte ist dagegen auf keinem der gegebenen acht Querschnitte sichtbar. Das erklärt sich eben durch die erwähnte Bogenbildung, wobei die linke resp. konvexe Seite des Bogens für das Zustandekommen von Falten des Visceralblattes ungünstig, die rechte Seite aber sehr günstig ist, sodass auf letzterer die rechte Lungenfalte noch weit hinten sichtbar ist.

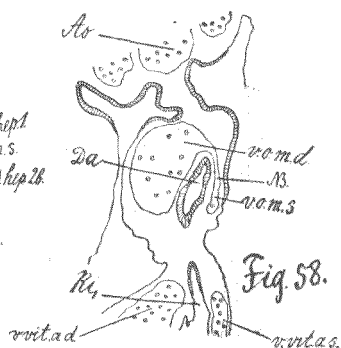
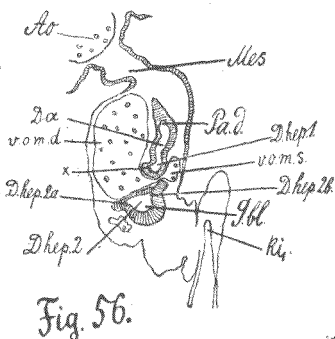
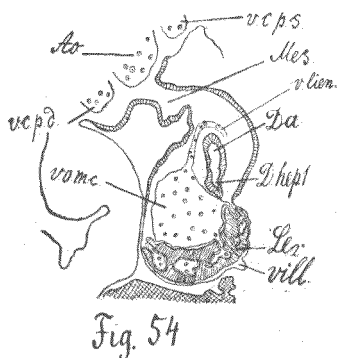
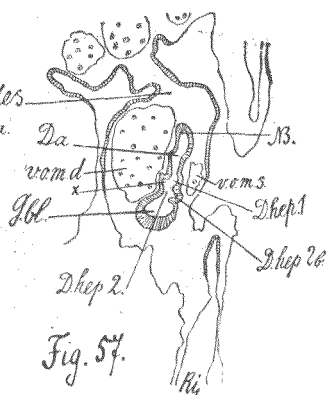
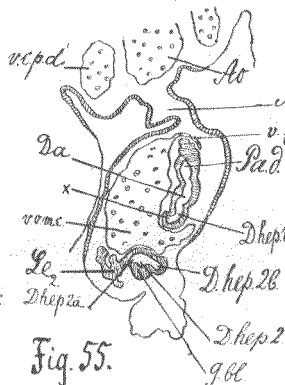
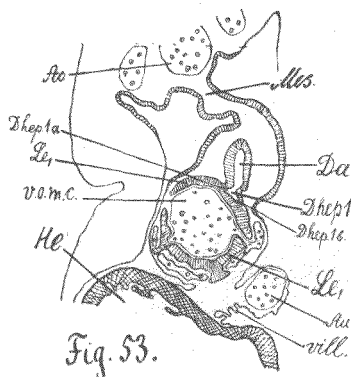
Auf Fig. 51 ist die Mündung des rechten Ductus Cuvieri in den Sinus venosus und die Mündung des letzteren in das Herz getroffen. Zwischen Sinus venosus und Darmtrakt liegt die vordere Spitze des vorderen Leberdivertikels (Le_1). Auf Fig. 52 ist die Mündung des letzteren sichtbar (D. hep. 1); man sieht hier zugleich auch die Mündungen seiner beiden Äste (D. hep. 1a und D. hep. 1b), welche, wie oben beschrieben, den Sinus

venosus von der dorsalen Seite her gürtelartig umfassen. Auf Fig. 53 sieht man eben die Fortsetzung des Sinus venosus resp. die Vena omph.-mes. communis (v. o. m. c.) vom Gewebe des vorderen Leberdivertikels (Le_1) ringförmig umgeben. Der ventrale Teil dieses Ringes geht hinten unmittelbar in das Gewebe des hinteren Leberdivertikels über. Dieses Gewebe ist auf Fig. 54 (Le_2) sichtbar. Es ist von Gefäßen durchsetzt, welche aus der Vena omph.-mes. communis resp. aus dem Ductus venosus stammen. Diese venösen Gefäße dringen jetzt viel tiefer in das



Lebergewebe ein, als im vorigen Stadium, wo die Verzweigung der Leberdivertikel noch eine faltenförmige war und die Gefäße zwischen diesen Falten, d. h. mehr weniger tangential lagen. Jetzt sehen wir schon dagegen Gefäßquerschnitte in der Dicke des Lebergewebes, welches seinerseits schon mehr schlauch- und balkenförmig verzweigt ist. Wenn es auch auf den gezeichneten Querschnitten aussieht, als ob nur die Gefäße den aktiven Teil bildeten, d. h. als ob nur die Gefäße ihrerseits das Lebergewebe durchsetzten und es dadurch zu einem Netz gestalteten, so muss man doch eher annehmen, dass es gerade die schlauch-

und balkenförmigen Verzweigungen der Leber sind, welche von allen Seiten her in den Ductus venosus eindringen und ihn gewissermassen zerfasern und zerfetzen, sodass dadurch viele kleine aus ihm stammende Gefässe sich bilden, welche vielleicht auch ihrerseits gleich nach der Entstehung aktiv werden und imstande



sind, tiefer in das Lebergewebe einzudringen. Wie es dem auch sei, das Gewebe beider Leberdivertikel ist im vierten Stadium schon schlauch- und balkenförmig verzweigt und von vielen Gefässen durchsetzt (Fig. 51—54). Von den ursprünglichen Lumina der beiden Leberdivertikel sind nur kleine Reste in den Lebergängen sichtbar.

Auf Fig. 54 sieht man vom vorderen Leberdivertikel nichts ausser einer Andeutung der Mündungsstelle des vorderen Leberganges (D. hep. 1). Das hintere Divertikel (Le_2) ist aber hier in seiner ganzen Ausdehnung sichtbar: es umgreift schon jetzt die ganze ventrale Seite der Vena omph.-mes. communis. 16 Schnitte weiter hinten, auf Fig. 55, sieht man von seinem Gewebe nur einen kleinen Rest (Le_2) und daneben seinen quer durchschnittenen Ausführungsgang, d. h. den hinteren Lebergang (D. hep. 2). Man sieht in letzteren seitlich zwei kleinere Gänge einmünden (D. hep. 2a und D. hep. 2b): das sind zwei seitliche Äste des hinteren Leberdivertikels, deren Verzweigungen aber nicht wie beim vorderen Leberdivertikel zwei nach beiden Seiten ausgehende Arme bilden, sondern eine einheitliche Gewebsmasse zustande bringen, wie wir sie auf Fig. 54 sehen.

Zwischen beiden Lebergängen (D. hep. 1 und D. hep. 2) liegt auf Fig. 55 das hintere Ende der Vena omph.-mes. communis (V. o. m. c.). Fast dasselbe Bild zeigt Fig. 56, nur dass auf letzterer die beiden Lebergänge näher aneinander gerückt sind und die dazwischen liegende Vena omph.-mes. communis entsprechend stärker eingeschnürt erscheint, so dass man hier schon deutlich ihre beiden Bestandteile, d. h. die Vena omph.-mes. sinistra und dextra (V. o. m. s. und V. o. m. d.) unterscheidet, welche auf Fig. 57 vollständig von einander abgeteilt sind. Auf letzterer Figur sind die beiden Lebergänge schon zusammengeschmolzen und wir haben hier ein gemeinschaftliches Lumen, ähnlich wie auf Fig. 46, vor uns.

Bei näherer Prüfung sehen wir, dass das gemeinschaftliche Lumen des vierten Stadiums (Fig. 57) sich wesentlich von demjenigen des dritten Stadiums (Fig. 46) unterscheidet: 1. auf Fig. 57 sehen wir linkerseits eine kleine Ausstülpung des gemeinschaftlichen Lumens, welche mit D. hep. 2b bezeichnet ist. Es ist die Mündung des linken Astes des hinteren Leberdivertikels, welche man noch auf zwei bis drei Schnitten weiter

hinten verfolgen kann und welche schon auf Fig. 55 und 56 (D. hep. 2b) sichtbar war. 2. Auf Fig. 57 ist der ventrale Umfang des gemeinschaftlichen Lumen (G.bl.) stärker verdickt und mehr hervorgewölbt, als es im dritten Stadium der Fall war (cf Fig. 46). Ähnlich wie auf Fig. 57 sieht es auch auf Fig. 56 aus (G.bl.). Es ist die Gallenblasenanlage, welche in diesem Stadium bedeutend grösser ist, als im vorigen. Schon auf Fig. 55 ist sie angedeutet (G.bl.). 3. Auf Fig. 57 sehen wir eine kleine Ausstülpung der rechten Wand des gemeinschaftlichen Lumens. Diese Ausstülpung ist mit x bezeichnet. Sie ist schon auf Fig. 56 und 55 (x) sichtbar gewesen. Was ist das für eine Ausstülpung? Gehört sie der rechten Wand des Darmes oder des vorderen Leberganges an? Ist das vielleicht eine Andeutung der Mündung des rechten Astes des vorderen Leberdivertikels, ähnlich wie bei D. hep. 2b auf Fig. 57 eine Andeutung der Mündung des linken Astes des hinteren Leberdivertikels sichtbar ist? Letztere Voraussetzung muss entschieden zurückgewiesen werden, da schon auf Fig. 54, d. h. 16 Schnitte weiter vorne, keine Spur von der Mündung des rechten Astes des vorderen Leberdivertikels vorhanden war. Diese Mündung war nur auf Fig. 52 und 53 (D. hep. 1a) sichtbar. Folglich stellt die erwähnte Ausstülpung x etwas Neues dar, was wir im dritten Stadium noch nicht gesehen haben. Es ist die Anlage des rechten ventralen Pankreas, welche also eine Ausstülpung der rechten Wand des Darmlumen darstellt. Wenn wir auf Fig. 54—57 den ventralen Teil des Darmlumen mit D. hep. 1 bezeichnen, so wollen wir hiermit angeben, dass dieser Teil in der Richtungslinie des vorderen Leberganges sich befindet, und so müssen wir auch sagen, dass das rechte ventrale Pankreas, welches auf den Querschnitten eben diesem Teil des Darmlumen gehört, ebenfalls in der Richtungslinie des vorderen Leberganges sich befindet.

Um die gegenseitige Lage der Organe im vierten Stadium übersichtlicher zu machen, geben wir auf Fig. 59 einen schematischen Längsschnitt durch die Mittelebene des Körpers. Auf diesem Schema haben wir auch einige Details gezeichnet, die auf einem Längsschnitt gar nicht sichtbar wären. Man muss es sich so vorstellen, als wenn wir den Darm von rechts betrachten würden. Die punktierten Linien 1, 2, 3 etc. entsprechen den Querschnitten der Fig. 51, 52, 53 etc. Mit Pa. v. d. ist das rechte ventrale Pankreas bezeichnet. Es befindet sich in der Richtungslinie des vorderen Leberganges (D. hep. 1) und stellt eben eine Ausstülpung der rechten Darmwand dar. Mit NB haben wir den rechten Ast des vorderen Leberdivertikels (Le_1) angedeutet: dieser Ast vereinigt sich an der ventralen Seite des Sinus venosus (S. ven.) mit dem linken Ast desselben Divertikels und mit der vorderen Spitze des hinteren Leberdivertikels (Le_2). Die Topographie der Leber ist also in diesem Stadium fast dieselbe wie im vorigen Stadium. Nur hat sich im vierten Stadium die Quantität und Qualität des Lebergewebes geändert und im hinteren Leberdivertikel sind beiderseits Spuren eines aus dem hinteren Lebergang ausgehenden Astes (Fig. 55—56, D. hep. 2a und D. hep. 2b) resp. eine Zweiteilung des hinteren Leberganges sichtbar.

Die Gallenblase (Fig. 59, G.bl.) hat im vierten Stadium dieselbe Lage, wie im dritten Stadium (cf. Fig. 50, G.bl.): nur ist sie deutlicher hervorgestülpt und dickwandiger.

Was das dorsale Pankreas anbetrifft, so hat es sich unterdessen ein wenig kranio-kaudal von der dorsalen Darmwand abgeschnürt (Fig. 59, Pa. d.) und mit dem blinden Ende etwas nach rechts verlagert (Fig. 55—56, Pa. d.), was teilweise wahrscheinlich auch mit der beschriebenen Verlagerung des Darmtraktes nach links zusammenhängt. Auf Fig. 57 ist mit NB der hintere Teil des dorsalen Pankreas bezeichnet, welcher

ganz allmählich in die Dorsalwand des Darmes übergeht, wie aus Fig. 59 ersichtlich ist.

Wenn wir jetzt zur Betrachtung der uns interessierenden Gefässe übergehen, so sehen wir, dass die linke Vena omph. mesenterica, welche im ersten (Fig. 36) und zweiten (Fig. 39 bis 40) Stadium grösser und im dritten Stadium (Fig. 46–47) nicht viel kleiner als die rechte Vena omph. mesenterica war, jetzt, d. h. im vierten Stadium (Fig. 56–57), im Vergleich mit der letzteren ein ganz winziges Gefäss darstellt. Die Ursache dieser Erscheinung liegt in der schon öfters erwähnten Verlagerung des Darmes nach links und der Leber nach rechts, wobei auf dem Querschnitt Mesenterium, Darm und Leber gewissermassen einen nach rechts offenen Bogen bilden. Die rechte Vena omph. mesenterica kommt innerhalb dieses Bogens zu liegen (Fig. 54–57) und gewinnt hierdurch allmählich die Bedeutung einer Sammelvene für die sie umgebenden Bauchorgane. Schon in diesem Stadium münden in dieselbe die Vena lienalis (Fig. 54, V. lien.) und die Vena pancreatica (Fig. 55, V. pa.). Zwischen diesen beiden Venen ist ein Abstand von 16 Schnitten vorhanden. Sie nehmen beide ihren Anfang im Darm-Mesenchym, dorsalwärts vom Darmtrakt, und verlaufen nach rechts und ventralwärts, um in die rechte Vena omph. mesenterica resp. in den rechten Teil der Vena omph. mesenterica communis zu münden. Die linke Vena omph. mesenterica (Fig. 55–57, V. o. m. s.) liegt dagegen an der konvexen Seite des Bogens, gewissermassen ausserhalb des Gebietes der Bauchorgane. Es kommt noch der Umstand hinzu, dass diese Vene dicht an ihrer Mündungsstelle zwischen den beiden Lebergängen stark zusammengedrückt wird (Fig. 56), wodurch sie in ihrer Funktion stark behindert wird. Die beiden genannten Umstände führen eine allmähliche Verkleinerung der Vena omph. mesenterica sinistra herbei.

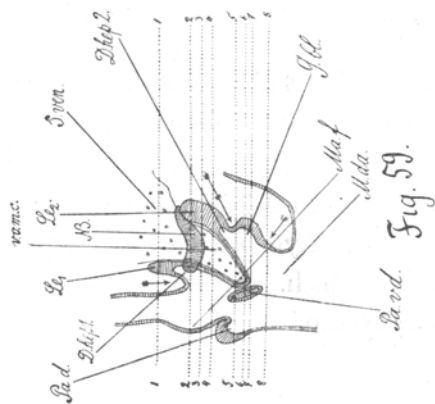
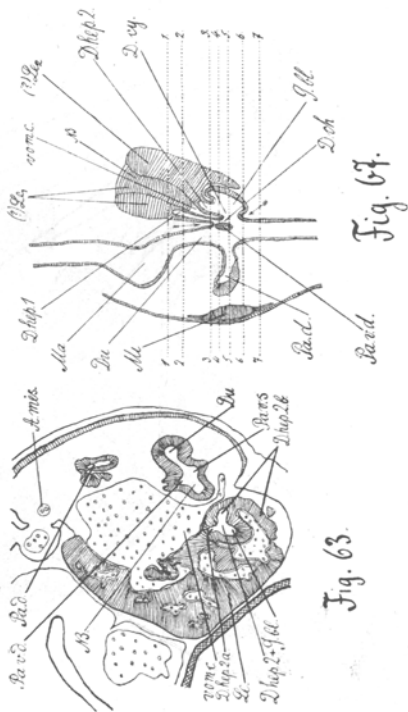
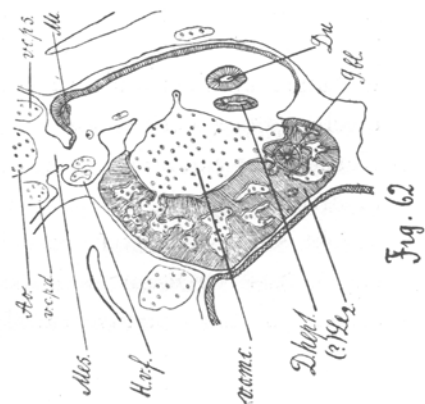
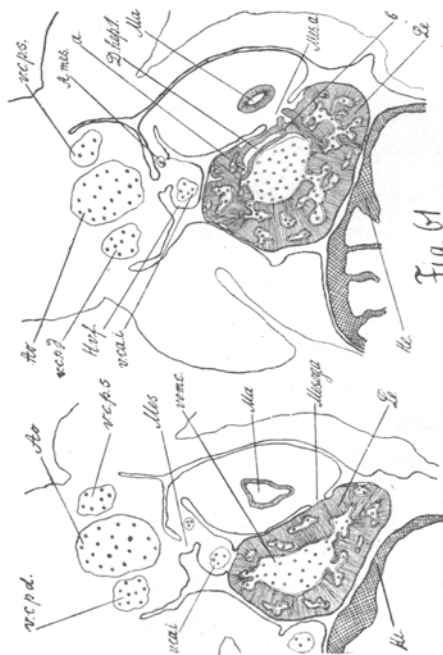
Auf Fig. 58 haben wir mit NB die auf dem entsprechenden Schnitt getroffene Anastomose zwischen linker und rechter Vena omph.-mesenterica bezeichnet. Diese Anastomose verläuft in einer transversalen Ebene und umbiegt die dorsale Darmwand hinter dem dorsalen Pankreas. Die Anastomose ist auf 5—6 Schnitten sichtbar. Wir nennen sie dorsale Anastomose.

Bevor wir zur Beschreibung des fünften Stadiums übergehen, wollen wir noch auf die auf Fig. 52—53 sichtbare Ausstülpung des venösen Endes des Herzens hinweisen (Au. c.). Auf Fig. 52 steht diese Ausstülpung noch im Zusammenhang mit dem Sinus venosus, auf Fig. 53 ist sie von ihm getrennt. Der Lage nach kann diese Ausstülpung als die Anlage eines Herzhohls (*Auricula cordis*) betrachtet werden.

V.

Zur Erklärung des fünften Stadiums geben wir sieben Querschnitte eines Hühnchenembryo (Fig. 60—66) und einen schematischen Längsschnitt (Fig. 67). Auf einem der Querschnitte (Fig. 64) ist der mikroskopische Bau der uns interessierenden Organe gezeichnet.

Wir sehen, dass das Lebergewebe in diesem Stadium aus charakteristischen kompakten Balken besteht, welche auf dem Schnitt (Fig. 64, Le) in den verschiedensten Richtungen getroffen sind. Dort, wo diese Balken längs getroffen sind, bestehen sie aus einer doppelten Reihe mehr oder weniger scharfkantiger polygonaler Zellen; zwischen beiden Reihen dieser Zellen sieht man ähnliche, aber kleinere polygonale Felder ohne Kerne. Diese Felder sind tangential getroffene Leberzellen. Man muss sich also die Leberbalken als kompakte Cylinder vorstellen, in denen um eine gedachte Längsachse eine einzige Schicht polygonaler Zellen gruppiert ist. Dort, wo die Leberbalken quer getroffen sind, stellen sie auch einen kompakten Kreis dar, in dem



um das Centrum eine einzige Schicht nach innen zugespitzter, kegelförmiger Zellen gelagert ist. Kernlose Felder sieht man in den querdurchschnittenen Balken selbstverständlich nicht.

In den Leberzellen sieht man rundliche Kerne und in diesen ein deutliches Kernkörperchen. Ähnliche Kerne sehen

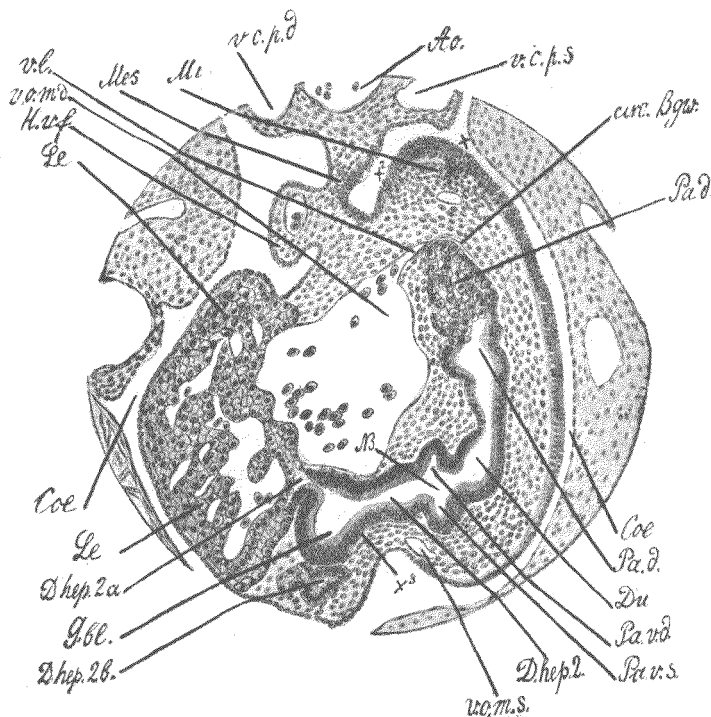


Fig. 64.

wir auch in allen anderen Geweben des Embryo. Je nach den mechanischen Verhältnissen des betreffenden Gewebes sind diese Kerne mehr rund oder mehr oval. So erscheinen sie z. B. in den mehrschichtigen Epithelien, wo die Zellen seitlich zusammengedrückt sind, meistens oval, im Mesenchym und in den parenchymatösen Organen — meistens rundlich. In den Leberzellen sehen wir daher immer rundliche Kerne.

Das Lebergewebe ist von zahlreichen Venen durchsetzt, welche aus dem Ductus venosus stammen (Fig. 60—63, Le.). Die Zahl dieser Venen ist in diesem Stadium bedeutend grösser, als im vorigen. Wie man ihre Entstehung erklären könnte, haben wir schon bei Beschreibung des vorigen Stadiums angedeutet. Die Leber hat jetzt an Umfang zugenommen, der Ductus venosus — verhältnismässig abgenommen. Es scheint, als ob in diesem Stadium die Leber noch einen grösseren Teil des Ductus venosus in sich aufgenommen hätte, wodurch eben letzterer an Umfang abgenommen, während die Zahl seiner in die Leber eingedrungenen Äste bedeutend zugenommen hat. Der Ductus venosus wird also gewissermassen immer mehr und mehr von dem ihn umgebenden Lebergewebe aufgelöst und erscheint jetzt verhältnismässig kleiner als im vorigen Stadium; es scheint, als ob er von dem umgebenden Lebergewebe komprimiert wäre.

Im Lebergewebe selbst kann man jetzt unmöglich die Grenze zwischen vorderem und hinterem Leberdivertikel aufweisen, da das Gewebe beider zusammengeschmolzener Divertikel gleich ist. Doch hat die Leber im fünften Stadium noch die topographischen Eigenschaften beibehalten, welche dadurch entstanden sind, dass das vordere Leberdivertikel seinerzeit zwei ventralwärts auslaufende seitliche Äste gebildet hat, welche den Ductus venosus von der dorsalen Seite her gürtelartig umwachsen haben und auf seiner ventralen Seite mit einander, sowie auch mit der Spitze des hinteren Leberdivertikels verschmolzen sind. Wir sehen daher, dass auch in diesem Stadium der vordere Teil der Leber (Fig. 60—61, Le.) mehr weniger cylindrisch geformt ist, d. h. dass er allseitig den Ductus venosus (ib. v. o. m. c.) umgiebt; auf dem Querschnitt ist er daher mehr oder weniger ringförmig. Schon auf Fig. 6 sehen wir im ursprünglich dorsalen Teil dieses Ringes — die Leber ist jetzt schon so stark nach rechts verschoben, dass ihre ursprünglich dorsalen Teile nach links gewandt sind — das

Lumen des vorderen Leberganges hervortreten (D. hep. 1). Es sind auch die Mündungen seiner beiden Äste (ib. a und b) angedeutet. Zwischen Leber und Magen befindet sich das ventrale Mesogastrium (ib. Mes. a.). Aber schon auf Fig. 62 ist dieses Mesogastrium stark ausgedehnt oder richtiger als solches verschwunden; der vordere Lebergang (Fig. 62, D. hep. 1), welcher aus dem Lebergewebe ausgeschieden ist, hat dadurch die Möglichkeit bekommen, sich dem Duodenum (ib. Du.) zu nähern. Vom Gewebsring der Leber ist auf diesem Schnitt fast nur der ursprünglich ventrale Teil (ib. Le₂) nachgeblieben, welcher von dem vorderen Lebergang (ib. D. hep. 1) durch die dazwischenliegende Vena omph.-mes. communis oder Ductus venosus (ib. v. o. m. c.) getrennt ist. Wir haben den auf diesem Schnitt sichtbaren Abschnitt des Lebergewebes mit Le₂ bezeichnet, weil er, der Topographie nach, dem Gewebe des hinteren Leberdivertikels entspricht. Und in der That sehen wir schon auf der nächsten Figur (Fig. 63) in diesem Gewebsabschnitt den hinteren Lebergang erscheinen (D. hep. 2). Es sind auch die beiden seitlichen Äste des letzteren angedeutet (D. hep. 2a und D. hep. 2b). Der vordere Lebergang (ib. NB.) hat sich unterdessen mit dem Duodenum (Du.) vereinigt. Zwischen vorderem (NB.) und hinterem Lebergang (D. hep. 2) muss eigentlich das hinterste Ende der Vena omph.-mes. communis liegen. Das wäre auch der Fall, wenn beide Zweige der letzteren, d. h. die Vena omph.-mes. dextra und sinistra gleich stark wären. Doch haben wir schon im vorigen Stadium gesehen, dass die linke Vena omph.-mesenterica (Fig. 56–57, v. o. m. s.) ganz klein geworden ist, während die rechte Vena omph.-mes. als mächtiges Gefäß zur direkten Fortsetzung der Vena omph.-mes. communis sich gestaltet hat. Die Communis, sowie die Dextra sind von der Mittelebene abgewichen und sind jetzt gewissermassen innerhalb der Bauchorgane eingeschlossen, indem sie zusammen ein kontinuierliches Gefäß darstellen. Von einem hinteren Ende der

Vena omph.-mes. communis kann folglich jetzt nicht mehr die Rede sein und dasjenige winzige Gefäss, welches jetzt auf Fig. 63 zwischen vorderem (NB.) und hinterem (D. hep. 2) Lebergang liegt, ist der vorderste Abschnitt der Vena omph.-mes. sinistra, welche also ein wenig nach rechts hinübergezogen worden ist, sodass sie jetzt den Zwischenraum zwischen beiden Lebergängen passieren muss, um in die Vena omph.-mes. communis oder richtiger in die Übergangsstelle der letzteren in die Vena omph.-mes. dextra zu münden. Auf der nächsten Figur (Fig. 64) ist schon der hintere Lebergang (D. hep. 2) mit dem vorderen (NB.) vereinigt, sodass an der ursprünglich rechten Seite des gemeinschaftlichen Lumen die Vena omph.-mes. dextra (Fig. 64, v. o. m. d.), an der ursprünglich linken Seite desselben — die Vena omph.-mes. sinistra (ib. v. o. m. s.) liegt. Fig. 63 des fünften Stadium ist mit Fig. 56 des vorigen zu vergleichen; ebenso ist Fig. 64 mit Fig. 57 zu vergleichen. Die daraus resultierenden Ähnlichkeitszüge und Unterschiede wird der Leser mit Leichtigkeit selbst erkennen können.

Wir wollen jetzt nur darauf hinweisen, dass auf Fig. 64, wo die Mündung der jetzt bedeutend ausgewachsenen dorsalen Bauchspeicheldrüse (Pa. d.) in das Duodenum (Du.) sichtbar ist, das gemeinschaftliche Lumen ein winkelig geknicktes Aussehen bekommen hat, wobei im Knie dieses Winkels das dem Duodenum (Du.) gehörende Lumen liegt. Den einen Schenkel des Winkels bildet das in einer sagittalen Ebene gelegene dorsale Pankreas (Pa. d.), den anderen Schenkel — der übrige grosse Teil des gemeinschaftlichen Lumen, welcher in einer frontalen Ebene gelegen ist. Diese Lage des gemeinschaftlichen Lumen hängt eben mit der schon oben erwähnten starken Verlagerung der Leber nach rechts zusammen. Die Bestandteile des gemeinschaftlichen Lumen sind jetzt dieselben wie im vorigen Stadium: der mit NB bezeichnete Teil liegt in der Richtungslinie des vorderen, der mit D. hep. 2 bezeichnete —

in der Richtungslinie des hinteren Leberganges. Das rechte ventrale Pankreas ist jetzt dorsalwärts gewandt (Fig. 63—64, Pa. v. d.), die Gallenblase (ib. G.bl.) nach rechts und ein wenig ventralwärts. Auf Fig. 64 ist noch die Mündung des rechten Astes des hinteren Leberganges (D. hep. 2a) sichtbar; der linke Ast des letzteren (D. hep. 2b) ist hier quer durchschnitten und seine Mündung, welche der mit x3 bezeichneten Stelle entsprechen würde, ist auf einem weiter vorne gelegenen Schnitt sichtbar und auch auf Fig. 63 angedeutet.

Gegenüber dem rechten ventralen Pankreas liegt auf Fig. 63 und 64 eine Ausstülpung der ursprünglich linken Wand des gemeinschaftlichen Lumen. Diese Ausstülpung, welche mit Pa. v. s. bezeichnet ist, stellt die erste Anlage des linken ventralen Pankreas dar. Letzteres wird also in Form einer Ausstülpung der linken Duodenalwand, in der Richtungslinie des vorderen Leberganges, angelegt.

Das fünfte Stadium besitzt nun mehr drei Pankreasanlagen: eine dorsale und zwei ventrale. Die ältere ist die dorsale. Letztere stellt auch schon jetzt eine grosse Drüse dar (Fig. 64, Pa. d.), in welcher man einen Ausführungsgang und einen sekretorischen Teil unterscheiden kann. Der Ausführungsgang besitzt ein einschichtiges, stellenweise auch zweischichtiges Cylinderepithel. Den sekretorischen Teil bildet das knospenartig verzweigte blinde Ende der Drüse. Die Acini und Schläuche desselben sind mit polygonalen, teilweise scharfkantigen Zellen ausgekleidet, welche den Leberzellen ähnlich sind. Die Drüse liegt, wie schon erwähnt, in einer sagittalen Ebene und ist dorsalwärts gerichtet.

Die zweitälteste Pankreasanlage ist die rechte ventrale. Wir sahen sie schon im vierten Stadium (Fig. 55—57, x). Im fünften Stadium (Fig. 63, Pa. v. d.) zeigt sie schon Spuren einer Verzweigung: auf Fig. 63 ist eine Zweispaltung dieser Drüse angedeutet; sie ist zugleich auch verdickt.

Am spätesten tritt die linke ventrale Pankreasanlage auf. Wir sahen sie zuerst nur im fünften Stadium (Fig. 63—64, Pa. v. s.), wo sie eine kleine Ausstülpung darstellt, ohne jegliche Spur von Verzweigung. So ist der Entwicklungsgrad der drei Pankreasanlagen je nach der Zeit ihrer Entstehung verschieden.

Die Gallenblase stellt auf Fig. 63 (G.bl.) eine Ausstülpung der ursprünglich ventralen Wand des hinteren Leberganges (D. hep. 2) dar (vergl. Fig. 56), auf Fig. 64 — eine Ausstülpung der ursprünglich ventralen Wand des gemeinschaftlichen Lumen (vergl. Fig. 57); mit anderen Worten, sie hat auf diesen beiden Figuren dieselbe Lage, wie im vierten Stadium, und stellt folglich eine Ausstülpung dar, welche an der Übergangsstelle der ventralen Wand des hinteren Leberganges in die Ventralwand des Darms (Duodenum) sich befindet. Aber auf Fig. 62 und 65, d. h. vorne und hinten, ist die Gallenblase (G.bl.) als ein kleiner Kreis sichtbar, der in keinem Zusammenhang mit irgend welchen Leberteilen steht; er ist nur vom Lebergewebe umgeben. Man muss daraus schliessen, dass vorne und hinten die Gallenblase einen kleinen Abschnürungsprozess durchgemacht hat, vorne kranio-kaudal, hinten kaudo-kranial. Deutlich sieht man es auf dem schematischen Längsschnitt (Fig. 67), wo die punktierte Linie 3 dem Querschnitte der Fig. 62 entspricht und die Linie 6 dem der Fig. 65. Der Darmtrakt mit den Anhangsdrüsen ist auf diesem Schema so gezeichnet, als ob sie alle in einer Sagittalebene sich befinden und als wenn wir sie von rechts betrachten würden. Die Gallenblase (G.bl.) erscheint auf diesem Schema vorne und hinten ein wenig abgeschnürt. In der Leber haben wir drei Abschnitte angedeutet, von denen der dorsale und mittlere (Le_1) ungefähr dem ursprünglichen vorderen Leberdivertikel, der ventrale (Le_2) ungefähr dem ursprünglichen hinteren Divertikel entsprechen könnte. Infolge der starken Grössenzunahme konnte die Leber nicht ausschliess-

lich transversal sich ausdehnen, sondern musste mehr kranial wachsen, was auch aus diesem Schema ersichtlich ist. Die beiden Lebergänge (D. hep. 1 und D. hep. 2) haben sich einander genähert und verlaufen jetzt mehr oder weniger parallel oder in einem ganz spitzen Winkel zu einander. Zwischen beiden Lebergängen liegt mehr vorne die linke Seite der Vena omph.-mes. communis (ib. v. o. m. c.), mehr hinten, d. h. am Boden des spitzen Winkels, der quer hinüberziehende vorderste Teil der linken Vena omph.-mes., wie wir es oben schon erklärt haben (vergl. Fig. 63; auf dem Schema entspricht diese Figur der punktierten Linie 4). Die Mündung der ganzen Leberanlage ist im fünften Stadium (Fig. 67) bedeutend kleiner und enger als im vorigen Stadium (Fig. 59), wo die beiden Lebergänge noch sehr weite Öffnungen zum Darmtrakt hatten. Jetzt (Fig. 67) hängt schon die Leberanlage an einem doppelten Stiel, welcher aus den beiden Lebergängen des vorigen Stadiums vermittelt eines vorderen und hinteren Abschnürungsprozesses sich gebildet hat. Auf Fig. 67 sind diese Abschnürungsprozesse durch zwei Pfeile angedeutet, welche den zwei kleinen Pfeilen der Fig. 59 entsprechen. Der vordere Abschnürungsprozess ist ein kränio-kaudaler und trennt die dorsale Wand des vorderen Leberganges von der ventralen Darmwand ab. Der hintere Abschnürungsprozess ist ein kaudo-kranialer und nimmt auch die Gallenblase mit. Dadurch wird letztere in den hinteren Lebergang eingezogen und dieser Gang mündet nunmehr nicht direkt in den Darmtrakt (Fig. 67, D. hep. 2), sondern in die Gallenblase (G.bl.) und zwar in den vorderen Teil derselben, welcher sich schon ein wenig kränio-kaudal abgeschnürt hat (dieser Abschnürungsprozess ist auf Fig. 59 durch den grossen Pfeil angedeutet). Die Mündung der Gallenblase selbst (Fig. 67, D. cy.), wenn sie auch noch sehr gross ist, könnte man schon jetzt als Ductus cysticus bezeichnen. Dieser bildet zusammen mit dem vorderen Lebergang (D. hep. 1) schon einen echten Ductus chole-

dochus (D. ch.). Der hintere Lebergang (D. hep. 2) ist folglich kein Bestandteil des Ductus choledochus, da er in das vordere Ende der Gallenblase mündet; er kann daher als Ductus hepato-cysticus bezeichnet werden, im Gegensatz zum vorderen Lebergang, der direkt in den Darm mündet und daher als Ductus hepato-entericus bezeichnet werden kann. Die zwei letzten Bezeichnungen haben wir von Brachet (L. 5) entlehnt, der bei *Lacerta muralis* ein ähnliches Verhalten des hinteren Leberganges gefunden hat, wenn auch dort die erste Anlage der Leber eine ganz andere zu sein scheint.

Wie verhalten sich die beiden ventralen Pankreasanlagen zum Ductus choledochus? Aus dem Schema der Fig. 67 ersehen wir, dass die beiden mit je einem Pfeil bezeichneten Abschnürungsprozesse, welche den Ductus choledochus ausscheiden, das Niveau der ventralen Pankreasanlagen nicht erreichen. Diese beiden Anlagen, welche sich einander genau gegenüberliegen, sind folglich in diesem Stadium noch Ausstülpungen der eigentlichen Darmwand und stehen zum Ductus choledochus in keinen engen Beziehungen, wenn sie auch an der Stelle gelegen sind, wo die seitliche Wand des letzteren in die seitliche Darmwand übergeht. Man kann daher jetzt noch nicht voraussagen, welche Lage im Laufe der weiteren Entwicklung die beiden ventralen Pankreasanlagen zum Ductus choledochus, resp. zu seinen Bestandteilen, d. h. dem Ductus hepato-entericus und Ductus cysticus, einnehmen werden. Was den Ductus hepato-cysticus anbetrifft, so wird über sein Verhalten zu den ventralen Pankreasanlagen überhaupt nicht mehr die Rede sein, da er schon jetzt nicht mehr in den Darm, sondern in das vordere Ende der Gallenblase mündet und eo ipso von diesen Anlagen entfernt ist.

Wenn wir zur Betrachtung der Gefäße übergehen, so finden wir, dass sie im fünften Stadium folgende Veränderungen erlitten haben. Wir haben schon oben darauf hingewiesen, dass

die Vena omph.-mes. sinistra auf Fig. 64 (v. o. m. s.) ein ganz winziges Gefäss darstellt, im Vergleich mit der mächtigen Vena omph.-mes. dextra (ib. v. o. m. d.). Auf den weiter hinten gelegenen Schnitten wird die Vena omph.-mes. sinistra immer kleiner und kleiner, sodass endlich von ihr keine Spuren nachbleiben. Und in der That sehen wir schon dieselbe auf Fig. 65 nicht mehr. Die Vena omph.-mes. dextra liegt auf dieser Figur (v. o. m. d.) rechts und dorsalwärts vom Darm (Da). Auf der nächstfolgenden Figur (Fig. 66) liegt diese Vene (v. o. m. d.) schon ausschliesslich dorsalwärts vom Darm (Da). Auf den weiter hinten folgenden Schnitten, welche von uns nicht gezeichnet sind, schiebt sich diese Vene immer mehr und mehr zur linken Seite des Darmes hinüber und verläuft entlang demselben, bis sie sich am vorderen Umfang des Darmnabels in mehrere Dottervenen auflöst, die zur linken und rechten Seite des Darmdottersacks hinüberziehen. Wir sehen also, dass, während noch im vorigen Stadium die Dottervenen der rechten Seite in die rechte und die Dottervenen der linken Seite in die linke Vena omph.-mesenterica führten, münden jetzt die Dottervenen beider Seiten in eine an der linken Seite des Darmes liegende Vene, welche, wie wir gesehen haben, die direkte Fortsetzung der Vena omph.-mes. dextra darstellt. Was hat denn eigentlich veranlasst, die Vena omph.-mes. dextra solch einen eigenartigen Verlauf zu nehmen, d. h. etwa in Form einer Spirale dorsalwärts den Darm zu umbiegen und dann weiter nach hinten an seiner linken Seite zu verlaufen, um schliesslich in die beiderseitigen Dottervenen sich aufzulösen? Um das zu verstehen, muss man sich vergegenwärtigen, dass schon im vorigen Stadium die hinteren Teile der rechten und linken Vena omph.-mesenterica dicht vor dem Darmnabel sehr nahe zu einander lagen. Im fünften Stadium, mit der Vervollständigung des ventralen Darmverschlusses, wobei die vordere Darmfalte einerseits nach hinten verlängert und andererseits in transversaler Richtung verschmälert wurde, haben

sich die beiden Venae omph.-mesentericae dicht vor dem Darmnabel so weit einander genähert, dass sie an dieser Stelle miteinander verschmolzen sind. In das durch diese Verschmelzung entstandene Gefässende münden auch jetzt die beiderseitigen Dottervenen. Dieses Gefässende führt nach vorne in das bereits beschriebene spiralförmige Gefäss. Der hintere Teil dieses Gefässes, welcher das Blut aus den beiderseitigen Dottervenen aufnimmt und längs der linken Darmseite nach vorne zieht, stellt den hinteren Teil der ursprünglichen linken Vena omph.-mesenterica dar. Durch diese Vene würde eben das Blut nach vorne direkt bis zum Ductus venosus strömen. Doch haben wir schon oben gesehen, dass diese Vene von beiden Lebergängen stark zusammengedrückt wurde, wodurch ein unüberwindliches Hindernis für den Blutstrom entstand. Das Blut musste sich einen anderen Weg suchen und benutzte die bereits im vierten Stadium vorhanden gewesene, damals allerdings noch unbedeutende, dorsale Anastomose (Fig. 58, NB) zwischen beiden Venae omph.-mesentericae. Diese Anastomose ist jetzt durch den mächtigen Blutstrom stark erweitert worden und stellt den mittleren Teil des spiralförmigen Gefässes dar, d. h. denjenigen Teil, welcher dorsalwärts den Darm umbiegt und auf Fig. 66 mit v. o. m. d. bezeichnet ist. Durch diese erweiterte Anastomose strömt jetzt das Blut weiter nach vorne in den vorderen Teil der ursprünglichen Vena omph.-mes. dextra hinein, welcher zu gleicher Zeit der vordere Teil des spiralförmigen Gefässes ist. Der hintere Teil der Vena omph.-mesenterica dextra, vom vorderen Umfang des Darmnabels bis zur Anastomose, hat infolge der beschriebenen Blutstromsveränderung seine Funktion eingebüsst und ist völlig verschwunden, sodass wir in diesem Stadium schon keine Spur von ihm sehen. Der vordere Teil der Vena omph.-mes. sinistra, von der Anastomose bis zum Ductus venosus, hat ebenfalls seine Funktion eingebüsst und ist, wie wir schon oben gesehen haben, teilweise obliteriert, bis auf den ganz vorderen Teil, welcher auf Fig. 63 und 64 (v. o. m. s.) sichtbar ist.

Aus dem ursprünglichen rein embryonalen Venensystem, dessen Grundlage die beiden *Venae omph.-mesentericae* bildeten, ist also ein einheitliches mächtiges, teilweise spiralgig gewundenes Gefäß entstanden, welches — von vorne nach hinten gezählt — aus 1. dem *Ductus venosus*, 2. dem vorderen Teil der *Vena omph. mes. dextra*, 3. der dorsalen Anastomose und 4. dem hinteren Teil der *Vena omph.-mes. sinistra* zusammengesetzt ist. Dieses Gefäß nimmt eben auf Grund obiger Zusammensetzung folgende Gefäße in sich auf: 1. Zahlreiche Lebervenen, entsprechend dem *Ductus venosus*; 2. die *Vena lienalis* und *pancreatica*, entsprechend dem vorderen Teil der *vena omph.-mes. dextra*; 3. zahlreiche beiderseitige Dottervenen und die *Vena subintestinalis* entsprechend dem hinteren Teil der *Vena omph.-mes. sinistra*.

Alle hier aufgezählten Venen sind ausser der *Vena subintestinalis* uns schon bekannt. Letztere verläuft beim Hühnchen ebenso wie bei *Torpedo*, d. h. kaudokranial entlang der ventralen Darmwand bis zum Darmnabel, welchen sie links umbiegt, um in der Nähe seines vorderen Umfanges in das hintere Ende des beschriebenen spiralförmigen Gefäßes einzumünden. Dieses mächtige Gefäß nimmt also bereits jetzt die Venen der meisten Bauchorgane in sich auf und bildet hierdurch die Grundlage der künftigen *Vena portae*.

Im fünften Stadium finden wir schon Spuren noch eines uns interessierenden Organes, welches seinen Ursprung im Mesenchym hat. Das ist die Milz. Um ihre Entstehung zu verstehen, muss man sich vergegenwärtigen, wie in diesem Stadium das Mesoderm und das Mesenchym zusammengesetzt sind. Was das Mesoderm anbetrifft, so sehen wir (Fig. 64), dass sein viscerales Blatt auf der ganzen rechten Seite aus einer einzigen Schicht polygonaler Embryonalzellen zusammengesetzt ist. Diese Zellen besitzen einen runden Kern, wie wir ihn bereits in den Leberzellen beschrieben haben. Im Kern ist ein deutliches Kernkörperchen vorhanden, um ihn ein ganz schmaler

protoplasmatischer Ring sichtbar. Dieser Ring ist ungefärbt und fällt deswegen, wie auch seiner Schmalheit wegen, bei schwacher Vergrößerung fast gar nicht auf: es macht den Eindruck, als stellte die rechte Hälfte des Visceralblattes nur eine einschichtige Reihe von runden Kernen dar, wie auch die Fig. 64 zeigt. So sieht auf dieser Figur das Mesoderm aus, welches die rechte Seite des Mesenteriums (Mes.), die Hochstettersche Hohlvenenfalte (H. v. f.) und die distale Fläche der Leber (Le.) überzieht. Je weiter wir aber nach links hinübergehen, sehen wir, dass die Zellenkette des Mesoderms immer mehrschichtiger wird und an dem mit Mi bezeichneten mesenchymatösen Vorsprung erreicht sie ihre grösste Dicke. Fast die ganze linke Hälfte des Visceralblattes ist also mehrschichtig; die zusammengedrängten Kerne erscheinen hier oval und stehen senkrecht zur Oberfläche des Mesoderms. Die protoplasmatischen Körper sämtlicher Zellen sind hier zu einer matten ungefärbten Masse zusammengeschnitten, welche den Eindruck einer Intercellularsubstanz macht, in der sämtliche Kerne eingebettet sind und in der man die Grenzen der einzelnen Zellen äusserst schwer unterscheiden kann. Nach innen von der mehrschichtigen Reihe der Kerne bildet diese Protoplasmasubstanz einen matten Saum, welcher gewissermassen eine Grenze zwischen Mesoderm und Mesenchym darstellt. Dieser Saum gehört der obersten Zellenreihe des mesodermalen Epithels an und ist durch das Zusammenfliessen der oberen Teile sämtlicher Protoplasmakörper dieser Zellenreihe entstanden. Bei starker Vergrößerung sieht man in diesem Saum viele parallele, zur Oberfläche des Mesoderms senkrecht stehende zarte Striche, welche die Grenzen der einzelnen protoplasmatischen Zellkörper bezeichnen. Der linke Teil des Visceralblattes stellt nach alledem ein mehrschichtiges Cylinderepithel dar.

Es muss hier erwähnt werden, dass in den jüngeren Stadien das ganze Visceralblatt des Mesoderms ein mehrschichtiges Epithel darstellte, welches allmählich in seiner rechten Hälfte durch

die stark wachsende Leber ausgedehnt und in eine einschichtige Zellenkette umgewandelt wurde, wie wir es auf Fig. 64 sehen. Bei dieser Ausdehnung des Epithels haben die einzelnen es zusammensetzenden Zellen infolge der ihnen innewohnenden Elastizität die rundliche polygonale Form gewöhnlicher Embryonalzellen angenommen. Im nächsten, d. h. sechsten Stadium wird auch schon die linke Hälfte des Visceralblattes durch den stark nach links und hinten sich ausdehnenden Magen ebenfalls in eine einschichtige Zellenreihe umgewandelt werden und vom mehrschichtigen Cylinderepithel wird in der Magen-Lebergegend nicht viel mehr zu sehen sein. Das mesodermale Cylinderepithel stellt folglich nicht etwas Konstantes dar: es scheint gewissermassen nur zeitweilig zusammengesetzt zu sein. Seine Zellen sind auch eigentlich keine echten Cylinderzellen mit deutlich ausgeprägten Kontouren, welche auch an und für sich, d. h. nicht nur im epithelialen Verbande, als solche gelten könnten. Sie behalten ihre cylindrische Gestalt nur solange sie von den benachbarten Zellen zusammengedrückt sind. Wird aber dieser Druck aufgehoben, so macht sich sofort die ihnen innewohnende Elastizität geltend und sie verwandeln sich momentan in polygonale Embryonalzellen.

Innerhalb des Visceralblattes des Mesoderm befindet sich das Darmmesenchym, d. h. dasjenige Mesenchym, in welches der ganze Darmtrakt samt seinen Anhangsorganen eingebettet ist und durch welches die Formen dieser Organe gewissermassen abgerundet sind (Fig. 64). Das Mesenchym stellt also ein Bindeglied zwischen Mesoderm und Entoderm dar. Auf Fig. 64 sehen wir im Mesenchym eine Anzahl rundlicher Kerne mit Kernkörperchen. Viele dieser Kerne haben einen nur bei starker Vergrößerung gut sichtbaren schmalen protoplasmatischen Körper um sich; mit anderen Worten, viele Zellen des Mesenchym sind gewöhnliche polygonale Embryonalzellen, wie wir sie schon in der rechten Hälfte des Mesoderms gesehen haben. Um einen

anderen Teil von Kernen sehen wir aber einen protoplasmatischen Körper, welcher feine dünne Ausläufer oder Fortsätze trägt. Die Ausläufer der benachbarten Zellen verbinden sich untereinander und bilden ein zartes protoplasmatisches Netz, in dessen Maschen die rundlichen Embryonalzellen — je zwei oder drei — liegen. Das Mesenchym stellt also ein echtes retikuläres Gewebe dar, welches freie Embryonalzellen und fixe Sternzellen enthält. Die letzteren bilden die Knotenpunkte des Netzes und zeigen auf den Schnitten gewöhnlich je 3—4 Ausläufer; die freien Zellen sieht man in den Maschen, sowie auch hie und da auf den protoplasmatischen Ausläufern liegen.

Wie verhält sich nun das Mesenchym zum Mesoderm und Entoderm? Was das Verhalten des Mesenchym zum Mesoderm anbetrifft, so muss man in dieser Beziehung die linke und rechte Hälfte des Visceralblattes besonders betrachten, da, wie wir oben gesehen haben, ihre Struktur eine verschiedene ist. Die rechte Hälfte des Visceralblattes stellt eine Kette rundlicher Embryonalzellen dar, die in keinem innigen Zusammenhang stehen, sondern mehr oder weniger locker nebeneinander liegen. Die freien Zellen des daneben liegenden Mesenchyms berühren an vielen Stellen die mesodermale Zellenkette. In letzterer sehen wir hie und da karyokinetische Figuren, unter denen auch solche vorhanden sind, deren Längsachse senkrecht zur Oberfläche des Mesoderms steht. Diese Figuren sind viel grösser als die übrigen Zellen des Mesoderms und ragen aus dem letzteren mehr oder weniger tief in das Mesenchym hinein. Es ist klar, dass nach der Teilung solcher Figuren die nach innen gewandten Tochterzellen dem Mesenchym angehören müssen, da wir keinen Grund haben anzunehmen, dass diese Tochterzellen etwa nachträglich in die kontinuierliche Zellenkette des Mesoderms sich einschieben. Andererseits findet auch nirgends in der rechten Hälfte des Visceralblattes eine sichtliche Verdoppel-

ung dieser Zellenkette statt, was doch vorhanden sein müsste, wenn sämtliche Tochterzellen dem Mesoderm als seine Bestandteile anhaften bleiben würden. Man muss daher annehmen, dass ein Theil der freien dem Mesoderm anliegenden Zellen vom letzteren abstammen; doch sind wir nicht imstande zu sagen, welche dieser Zellen mesenchymatösen und welche mesodermalen Urprungs sind, da sie doch alle die Gestalt rundlicher Embryonalzellen besitzen. Die Schlussfolgerung ist die, dass im Mesenchym entschieden mesodermale Elemente vorhanden sein müssen, deren weiteres Schicksal man aber nicht verfolgen kann, da sie sich durch nichts von den übrigen freien Zellen des Mesenchyms unterscheiden.

Was die linke Hälfte des Visceralblattes anbetrifft so können wir in Bezug auf ihr Verhalten zum Mesenchym folgendes sagen: wir sehen hie und da in der obersten Zellenreihe des mesodermalen Epithels der linken Seite karyokinetische Figuren, welche senkrecht zu seiner Oberfläche stehen und in seinen matten Begrenzungssaum hineinragen. Nach der Teilung solcher Figuren müssen die nach innen gewandten Tochterzellen in das Mesenchym übergehen. Bevor sie aber das thun, scheinen sie noch einige Zeit im matten Saum zu verweilen, denn wir sehen in letzterem hie und da rundliche Kerne, die auf der obersten Kernreihe lagern, d. h. solche Kerne, welche sich schon aus dem epithelialen Verbande gelöst haben, aber noch nicht aus dem matten Saum ins Mesenchym übergegangen sind. Es scheint ausserdem, dass manche dieser Zellen hier, d. h. solange sie noch im matten Saum liegen, sich abermals teilen, denn wir finden in letzterem solche karyokinetische Figuren, welche nicht der obersten Kernreihe angehören, sondern auf der letzteren liegen. Nach der Teilung der letztgenannten Figuren gehören schon die beiden daraus entstandenen Tochterzellen nicht mehr der obersten Kernreihe an; sie gehen eine nach der anderen ins Mesenchym über. Man sieht auch stellenweise,

besonders häufig aber an dem auf Fig. 64 mit Mi bezeichneten mesenchymatösen Vorsprung ganze Züge rundlicher Zellen, welche aus dem Mesoderm ins Mesenchym übergehen. Manchmal sind es sogar keine Züge, sondern grössere Anhäufungen von 8—12 runden Zellen, welche auf der obersten Kernreihe des mesodermalen Epithels liegen und in das Mesenchym weit hineinragen. Zwei solche Stellen sind auf Fig. 64 mit x und x2 bezeichnet. Die linke Seite des Visceralblattes zeigt also, besonders entsprechend dem mit Mi (Fig. 64) bezeichneten Vorsprung, einen Massenübergang von mesodermalen Zellen ins Mesenchym. Diese Zellen gestalten sich gleich nach ihrem Austreten aus dem epithelialen Verbande infolge der ihnen innewohnenden Elastizität zu runden Embryonalzellen und vermehren hierdurch die Zahl der freien Zellen des Mesenchyms. Ihr weiteres Schicksal kann nicht mehr verfolgt werden, da sie von jetzt ab sich durch nichts von den anderen freien Zellen des Mesenchyms unterscheiden.

Die auf Fig. 64 mit Mi bezeichnete Stelle, wo die Zahl der freien Mesenchymzellen auf Kosten des Mesoderms resp. Mesothels ganz bedeutend zugenommen hat, stellt die erste Anlage der Milz dar. Letztere wird eben durch die Zunahme der Zahl der freien Mesenchymzellen, gewissermassen durch Verdichtung des hier befindlichen Mesenchymgewebes auf Kosten des Mesothels, eingeleitet.

Das Verhältnis des Entoderm zum Mesenchym ist in diesem Stadium kein so enges wie das des Mesoderm zum Mesenchym. Das Entoderm stellt jetzt ein mehrschichtiges Cylinderepithel dar, welches konstanter und haltbarer zu sein scheint als das mehrschichtige Cylinderepithel des Mesoderm. Letzteres wird nämlich, wie wir schon oben gesehen haben, kontinuierlich durch den in das Visceralblatt eingeschlossenen und stark wachsenden Darmtrakt ausgedehnt und scheint daher schon von vorn herein gewissermassen zur Auflösung bestimmt

zu sein. Kein Wunder, dass dabei viele seiner Zellen ins Mesenchym übergehen. Ganz anders verhält sich das entodermale Cylinderepithel. Es besteht aus regelmässigen Zellenreihen und zeigt keine Tendenz zur Auflösung. Das ihm anliegende Mesenchym hat um den ganzen Darmtrakt samt seinen Anhangsdrüsen ein cirkulär angeordnetes aus Spindelzellen und Fasern bestehendes Gewebe gebildet, welches das Entoderm vom übrigen Mesenchym abgrenzt. Es ist klar, dass dieses cirkulär angeordnete, den Darmtrakt umspinnende Gewebe das Entoderm fest zusammenhalten und es gewissermassen vor Auflösung schützen muss. Wir sehen zwar hie und da in der Grundsicht des Entoderm, welche an das Mesenchym grenzt, senkrecht zu seiner Oberfläche stehende karyokinetische Figuren, nach deren Teilung die eine Tochterzelle in das Mesenchym gelangen könnte. Wir sehen auch andererseits unter dem entodermalen Epithel, zwischen letzterem und dem cirkulär angeordneten Gewebe freie rundliche Embryonalzellen, welche eben die vom Entoderm ausgeschiedenen Zellen sein könnten. Aber mit Entschiedenheit kann man dies nicht behaupten, da diese zwischen Entoderm und cirkulärem Gewebe stecken gebliebenen Zellen ebensogut mesenchymatösen Ursprunges sein können. Wenn also ein Übergang von entodermalen Elementen ins Mesenchym überhaupt in diesem Stadium vorhanden ist, so ist er ganz minimal, denn widrigenfalls müsste zwischen Entoderm und cirkulär angeordnetem Gewebe eine grössere Anhäufung von freien Embryonalzellen zu stande kommen, da doch letztere eben durch das cirkuläre Gewebe verhindert sind, nach dem Austreten aus dem Entoderm sofort in das eigentliche Mesenchym zu gelangen und auf solche Weise unserer Beobachtung zu entgehen.

Ganz anders waren die Verhältnisse in den jüngeren Stadien. Dort war der Darmtrakt noch nicht vom cirkulär angeordneten Gewebe umspinnen; das Entoderm bestand noch nicht aus regelmässigen Zellenreihen und erinnerte mehr an das mehr-

schichtige Cylinderepithel, welches wir im fünften Stadium in der linken Hälfte des Visceralblattes gesehen haben. In der Grundschicht des Entoderm der jüngeren Stadien sahen wir auch viel öfter senkrecht zu seiner Oberfläche stehende karyokinetische Figuren und unter dem Entoderm viele freie Embryonalzellen, welche hie und da sogar ganze Züge und Haufen bildeten, die direkt aus dem Entoderm ins Mesenchym übergingen, ganz so wie wir das im fünften Stadium an der linken Hälfte des Visceralblattes beobachtet haben. Es unterliegt also keinem Zweifel, dass in den jüngeren Stadien ein reger Übergang von entodermalen Elementen ins Mesenchym vorhanden war. Im fünften Stadium ist dieser Übergang schon ganz unbedeutend und vielleicht fast gleich Null.

Wir wollen nun zum Verhalten des dorsalen Pankreas zum Mesenchym übergehen. Diese Frage ist für uns von besonderem Interesse, da das dorsale Ende dieser Drüse so nahe der Milzgegend liegt und von vielen Autoren die Milzanlage in Zusammenhang mit dem Pankreas überhaupt und mit dem dorsalen Pankreas insbesondere gebracht wird. Wir müssen hier teilweise das wiederholen, was wir schon über das Entoderm im allgemeinen gesagt haben. In den jüngeren Stadien, wo das dorsale Pankreas noch eine längliche Ausstülpung der dorsalen Darmwand darstellt, verhält es sich zum Mesenchym ebenso wie die übrige Darmwand, d. h. man sieht einen regen Übergang von pankreatischen Zellen ins Mesenchym. Im fünften Stadium aber ist das stark gewucherte Pankreas schon vom cirkulär angeordneten Gewebe umsponnen (Fig. 64, circ. Bgw.). Dieses Gewebe dringt zwischen sämtliche Verzweigungen der Drüse ein und bildet um jede derselben eine Art Drüsenkörbchen. Die pankreatischen Verzweigungen sind auf unseren Schnitten in den verschiedensten Richtungen getroffen. Dort, wo sie quer getroffen sind, stellen sie im Mesenchym nahe der Drüse liegende kreisrunde Schläuche mit kleinerem oder grösserem runden,

centralen Lumen dar. Um das Lumen liegt eine einzige Schicht kegelförmiger, nach innen zugespitzter Drüsenzellen, mit rundem Kern und deutlichem Kernkörperchen. Diese Zellen erinnern, wie schon erwähnt, an die Leberzellen. Wenn ein Drüsenschlauch tangential getroffen ist, so sieht man in ihm kein Lumen, sondern um einen centralen Punkt eine Schicht kegelförmiger Zellen. Das centrale Lumen ist desto grösser, je näher zur Drüse der Schlauch getroffen ist. Im allgemeinen sieht man fast auf jedem Schnitt in der Nähe des dorsalen Endes der Drüse im Mesenchym zerstreut hie und da in den verschiedensten Richtungen getroffene Drüsenschläuche, welche alle aber vom cirkulären Gewebe umspannen sind. Nirgends sieht man aus diesen Schläuchen Zellen ins Mesenchym austreten. Das wäre auch unmöglich, weil gerade das cirkuläre Gewebe es verhindert. Wenn das aber der Fall wäre, so würde es nicht unbemerkt bleiben, da die pankreatischen Zellen durch ihren grossen Protoplasmakörper und die deutlichen Konturen sich leicht von den Mesenchymzellen unterscheiden lassen. Die pankreatischen Schläuche sind aber überall intakt und zeigen nirgends einen Austritt von Zellen. Man sieht auch keine karyokinetischen Figuren in den pankreatischen Drüsenzellen.

Es fragt sich nun, ob nicht etwa ganze Pankreasschläuche von der Drüse sich ablösen und im Mesenchym resp. in der Gegend der Milzanlage liegen bleiben, um nachher oder vielleicht schon gleich darauf zu zerfallen, mit anderen Worten, im Mesenchym sich aufzulösen. Diese Hypothese können wir mit absoluter Sicherheit zurückweisen. Denn, wenn wir auch in der Nähe des dorsalen Drüsenendes im Mesenchym liegende Pankreasschläuche sehen, so stehen sie doch alle auf dem einen oder anderen benachbarten Schnitt in Verbindung mit der Drüse, und wir haben beim Hühnchen niemals vollständig vom Pankreas abgetrennte Schläuche finden können, welche auf keinem Schnitt mit ihm in Zusammenhang ständen. Man kann aber anderer-

seits auch nicht voraussetzen, dass sich wohl Drüsenschläuche vom Pankreas abtrennen, die jedoch rasch im Mesenchym zerfallen, sodass wir schon im nächsten Stadium keine Spur von ihnen wahrnehmen. Gerade das cirkulär angeordnete Gewebe ist es, welches den raschen Zerfall der vom Pankreas abgetrennten Drüsenschläuche verhindern müsste. Wir könnten höchstens, wenn eine Abtrennung derselben wirklich vorhanden wäre, im nächsten Stadium neue mikroskopische Bilder bekommen, wie z. B. im Zerfallen begriffene Drüsenschläuche, im Mesenchym zerstreute Drüsenzellen, mit oder ohne Zeichen von Degeneration. Wir finden aber weder das Eine noch das Andere. Und da wir in den nächsten Stadien auch keine solchen Drüsenschläuche aufweisen können, welche zwar unverändert aber doch vom Pankreas völlig abgetrennt sind, d. h. mit diesem auf keinem Schnitt in Zusammenhang stehen, so können wir mit absolutester Sicherheit sagen, dass beim Hühnchen im fünften Stadium, d. h. vom Momente ab, wo das Pankreas als verzweigte, vom cirkulären Gewebe umspinnene Drüse sich repräsentiert —, keine pankreatischen Elemente mehr, weder einzelne Zellen, noch ganze Schläuche, ins Mesenchym resp. in die Milzanlage übergehen. Letztere bildet sich folglich ganz unabhängig vom Pankreas. Die enge Nachbarschaft zwischen Milz und Pankreas ist also eine rein zufällige, wenn man sich so ausdrücken darf. Betrachten wir Fig. 64, so sehen wir zwischen der Milzanlage (Mi), d. h. dem verdichteten Mesenchym und dem dorsalen Ende des dorsalen Pankreas eine mehr weniger beträchtliche Schicht von normalem resp. unverdichtetem Mesenchymgewebe, welches gewissermassen die beiden Organe von einander trennt. Wir haben allerdings auch andere dem fünften Stadium angehörende Präparate, wo manchmal die Verdichtung des Mesenchyms bis an das cirkulär angeordnete, das Pankreas umspinnende Gewebe (Fig. 64, circ. Bgw.) reicht. Dadurch wird aber niemals ein Zusammenhang zwischen Milzanlage und Pan-

kreas geschaffen: die Nachbarschaft dieser beiden Organe wird nur dadurch eine engere. Ein etwaiger Übergang von pankreatischen Elementen in die Milzgegend ist auch in diesen Fällen vollständig ausgeschlossen.

Was die Topographie der Milzgegend anbetrifft, so können wir darüber folgendes sagen. Die Milzanlage befindet sich an dem schon mehrmals erwähnten mesenchymatösen Vorsprung (Fig. 64, Mi) und ist etwa auf 40 Schnitten sichtbar (Fig. 62—66, Mi). Der genannte Vorsprung entspricht der Kante einer kranio-kaudalen Falte des Mesenterium, welche durch die gastro-duodenale Drehung des Darmtraktes bedingt ist. Infolge letzterer wurde das Mesenterium zusammen mit dem Magen stark nach links verlagert (Fig. 60—61) und hat zwei Knickungen erfahren: eine nahe der Wurzel, die andere an der Stelle, wo es auf den Magen übergeht. Diese beiden Knickungen sieht man deutlich auf Fig. 61, wo die beiden Mesodermblätter des Mesenteriums nahe zu einander liegen und letzteres also eine doppelt geknickte oder doppelt gefaltete Platte darstellt. Uns interessiert hier diejenige Falte, welche am Übergange des Mesenteriums auf den Magen sich befindet. Im Querschnitt bildet diese Falte einen mit der Kante nach links und dorsalwärts gerichteten Winkel. Der eine Schenkel dieses Winkels ist nach rechts gerichtet, zur sog. Hohlvenenfalte (Hochstetter; Fig. 61, H.v.f.), der andere Schenkel ventralwärts, um auf den Magen überzugehen. Dieser Schenkel ist eben, weil er auf den Magen übergeht, viel breiter als der erstere. Weiter hinten (Fig. 63—66), wo der Magen aufhört und das schmalere Duodenum sichtbar wird, müsste der genannte Schenkel auch schmaler werden. Das ist aber nicht der Fall, weil an Stelle des Magens zwischen beide Mesodermblätter des Mesenteriums jetzt die mächtige Vena omph.mes. dextra und das dorsale Pankreas sich eingeschoben haben (Fig. 64), durch welche das rechte Visceralblatt des Mesenteriums weit nach rechts verdrängt

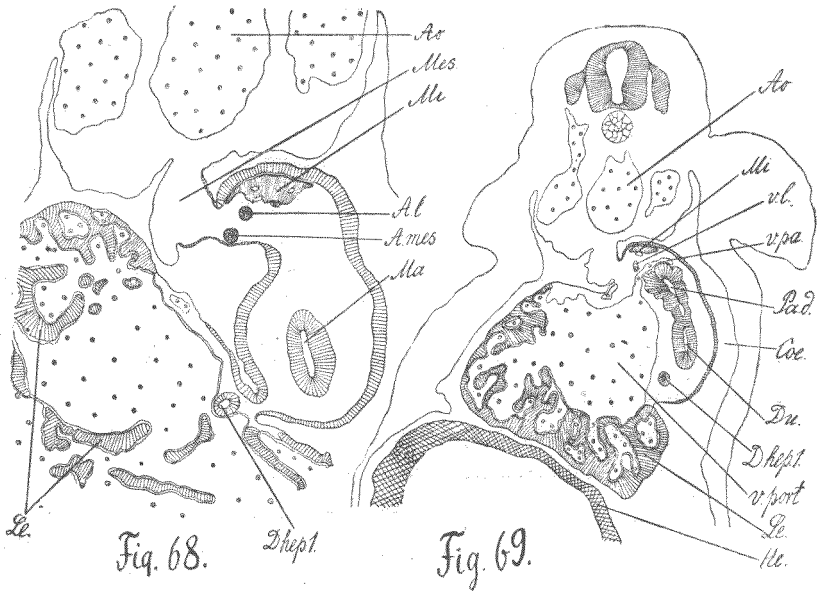
wird. Dadurch wird die Form des Mesenteriums dermassen verändert, dass man seine beiden Falten nicht mehr deutlich erkennt. Der mesenchymatöse Vorsprung Mi (Fig. 64) entspricht aber der Kante derjenigen Falte, welche im Querschnitt den oben erwähnten Winkel bildet. Das dorsale Pankreas ist mit seinem dorsalen Ende direkt nach dieser Kante hin gerichtet, sodass letztere dadurch noch deutlicher in die Leibeshöhle hineingestülpt wird. Die Milzanlage entspricht also beim Hühnchen der Kante einer kranio-kaudalen Falte des Mesenteriums, welche durch die gastro-duodenale Drehung des Darmtrakts bedingt ist und durch das stark wuchernde dorsale Pankreas noch deutlicher ausgeprägt wird.

Wenn wir bedenken, dass durch die gastroduodenale Drehung des Darmtraktes und die Verlagerung des Mesenteriums nach links, wie sie im fünften Stadium bereits stark ausgeprägt ist, die Anlage der Bursa omentalis und des grossen Netzes gegeben ist, so ist es klar, dass die Milzanlage, welche mit dem linken Visceralblatt eng zusammenhängt, von vornherein ausserhalb des Netzbeutels sich befindet. In Bezug auf die Milzanlage beim Menschen hat Toldt, wie wir schon in der Übersicht der Litteratur erwähnt haben, dasselbe angegeben, indem er sagte, dass „gewöhnlich die Milz an der äusseren Seite des Mesogastriums angelegt wird, d. h. bei normaler Lage des Magens an der ursprünglich linken Seite des Mesogastriums“. Nun fügt aber Toldt hinzu, dass „bei umgekehrter Lage des Magens die Milz an der ursprünglich rechten Seite des Mesogastriums angelegt wird.“ Wir haben schon an betreffender Stelle erwähnt, dass Toldt für letztere Hypothese einen ungenügenden Beweis in der Gestalt zweier Sektionsbefunde mit umgekehrter Lage des Magens giebt. Wenn in diesen beiden Sektionsfällen nur eine rechtsseitige Milz gefunden wäre, so könnte das wirklich für die Toldtsche Hypothese sprechen. Das war aber nicht der

Fall, da die beiden Sektionsbefunde nur neben einer Milz innerhalb des Netzbeutels, d. h. neben einer linksseitigen Milz auch noch rechtsseitige Milzen ergaben. Allerdings können wir eine zutreffende Erklärung dieser Befunde nicht geben, aber die Toldtsche Hypothese scheint uns dazu durchaus ungenügend zu sein. Toldt glaubt, dass bei umgekehrter Lage des Magens anormale Druckverhältnisse und andere mechanische Hindernisse vorhanden seien, sodass die Milz sich nicht an normaler Stelle entwickeln kann, sondern an einer ganz anderen. Man müsste daraus schliessen, dass die Milz nur aus rein mechanischen Gründen entsteht und nicht deswegen, weil der betreffende Abschnitt des Mesothels, welcher die Milzanlage einleitet, schon von vornherein in sich die Bestimmung zur Bildung der Milz trägt. Wenn das wirklich der Fall wäre, so würden wir in allen Fällen von umgekehrter Lage des Magens höchst wahrscheinlich gar keine Milz haben. Es erscheint uns plausibel, dass anormale Druckverhältnisse und rein mechanische Hindernisse die Bildung eines Organs an normaler Stelle verhindern können, aber dass sie die Bildung dieses Organs an einer anderen Stelle veranlassen könnten, das ist zweifelhaft, denn man müsste sonst dem Mesothelabschnitt, welcher die Milzanlage einleitet, jede Spezificität absprechen, was Toldt auch thut, indem er sagt, dass die Entstehung der Milz an einer anormalen Stelle leicht erklärlich ist, da das Peritonealepithel anfangs auf beiden Seiten des Mesogastriums gleich beschaffen und in normalen Verhältnissen auch auf der ursprünglich rechten Seite des letzteren eine schwache Verdickung dieses Epithels vorhanden ist. Bei dieser Auffassung der Milzanlage muss man nach einem anderen und zwar nach einem rein mechanischen Moment suchen, welches die Milzanlage in normalen Verhältnissen an normaler Stelle, bei umgekehrter Lage des Magens an anormaler Stelle einleitet. „In dieser Beziehung, sagt Toldt, mag die Arteria gastro-epiploica zusammen mit der Richtung

ihres Blutstromes von Bedeutung sein.“ Wir können uns aber dieser Toldtschen Hypothese in keinem Fall anschliessen, da wir niemals, bei keiner Wirbeltierabteilung eine Abhängigkeit der Milzanlage von arteriellen Gefässen gesehen haben. Auch haben wir bei keinem Forscher, der die Entstehung der Milz untersucht hat, irgend welchen Hinweis auf eine solche Abhängigkeit der Milzanlage von einer Arterie gefunden. Die meisten Forscher betonen im Gegenteil einen gewissen Zusammenhang der ersten Milzanlage mit dem Venensystem und das späte Hinzutreten der Arteria lienalis. Dasselbe wird sich auch aus unseren weiter unten zu erörternden Untersuchungen ergeben, welche gleichzeitig dazu beitragen sollen festzustellen, dass die erste Milzanlage bei allen Wirbeltierabteilungen an einen gewissen Abschnitt des linken Visceralblattes gebunden ist, aber nicht in dem Sinne, wie es Toldt für die Entstehung der Milz beim Menschen angiebt. Nach Toldt nimmt an der Milzanlage nur das Mesoderm (Mesothel) teil, welches eine Verdickung und Zellvermehrung zeigt und so an und für sich die erste Milzanlage abgiebt. Das Mesenchym soll sich an letzterer beteiligen nur insofern es als Ausgangspunkt für die Blutgefässe dient, welche in gewisse Beziehung zum wuchernden Coelomepithel treten und auch in die Milzanlage hineinwachsen. Wir können uns dieser Ansicht nicht anschliessen und müssen darauf zurückweisen, dass die Milzanlage schon von vornherein einen gewissen Bezirk des Mesenchyms einnimmt, welcher allerdings auf Kosten des angrenzenden Mesothelabschnittes resp. mit Hülfe der aus letzterem herstammenden freien Zellen verdichtet wird und sich auf solche Weise zur Milzanlage spezifiziert. Das Mesothel stellt folglich für die erste Milzanlage gewissermassen nur ein Keimepithel dar, ohne welches sie nicht entstehen kann und an welches sie daher gebunden sein muss. Wir glauben ausserdem annehmen zu dürfen, dass der Mesothelabschnitt, welcher die Milzanlage einleitet, schon früh

in sich die Bestimmung dazu trägt, sodass es unmöglich ist, dass unter Umständen ein anderer Mesothelabschnitt die Rolle eines Keimepithels für die Milzanlage übernehmen soll. Der die Milzanlage einleitende Mesothelabschnitt entspricht beim Hühnchen, wie wir gesehen haben, der Kante einer Mesenterialfalte, — ein Umstand, welcher lediglich durch die gastroduodenale Drehung des Darmtraktes bedingt ist. Ähnliche Verhältnisse werden wir auch bei anderen Wirbeltierabteilungen sehen. Wir



werden aber zu gleicher Zeit auch Gelegenheit haben, bei einem von uns untersuchten Tier — beim Frosch — sehr abweichende Verhältnisse zu sehen, welche davon herrühren, dass bei diesem Tier der Darmtrakt schon sehr früh eine vielgewundene Schlinge darstellt, die so gelagert ist, dass die Milzanlage von ihr unberührt bleibt und daher ihren Entstehungsort am linken Visceralblatt beibehält, ohne nach links verdrängt zu werden (Fig. 79 a, Mi). Beim Frosch hat folglich die Milz ihre primitive Lage erhalten.

Was das Verhalten der Blutgefässe zur ersten Milzanlage anbetrifft, so können wir darüber folgendes sagen: die schon im vierten Stadium vorhanden gewesene Vena lienalis zerfällt im fünften Stadium in der Nähe der Milzanlage in mehrere kleinere Ästchen, welche zur letzteren hinziehen. Aber nicht alle diese Ästchen dringen in das verdichtete Mesenchym der Milzanlage ein, sondern einige hören an der Oberfläche der letzteren auf. Die Milz erscheint (Fig. 68, Mi; Fig. 68 und 69 stellen zwei Querschnitte eines anderen Hühnchenembryo des fünften Stadiums dar) an der der Vena lienalis zugewandten Seite in mehreren Stellen von den kleinen Ästchen eingedrückt. Verfolgt man letztere, so sieht man, dass sie nur ausserhalb der Milzanlage eine eigene Endothelwand besitzen, welche beim Eindringen der Ästchen in das verdichtete Mesenchym aufhört. Innerhalb des letzteren kann man die Lumina der kleinen Gefässe noch weiter verfolgen, aber sie haben dort schon keine eigentliche Endothelwand, sondern sind lediglich von den Fäden des retikulären Mesenchym- resp. Milzgewebes begrenzt. Sie haben daher innerhalb des letzteren keine regelmässige rundliche Form, sondern sehen eckig und unregelmässig aus. Innerhalb dieser unregelmässigen Lumina sieht man neben Embryonalzellen und echten Blutkörperchen noch andere freie Zellen, welche wir als Übergangsstufe zwischen den freien Embryonalzellen und den Blutkörperchen betrachten müssen. Während die Blutkörperchen einen grossen runden Protoplastmakörper und einen grobkörnigen intensiv gefärbten Kern besitzen, innerhalb dessen man das Kernkörperchen nicht unterscheiden kann —, besitzen die genannten Übergangszellen einen schwächer gefärbten Kern, in welchem man deutlich ein Kernkörperchen unterscheiden kann und welcher, ähnlich wie in den Blutkörperchen, von einem grossen rundlichen Protoplastmakörper umgeben ist. Von den freien Embryonalzellen unterscheiden sich diese Übergangszellen eben nur durch den grossen Protoplastmakörper, da bekanntlich

die Embryonalzellen einen sehr kleinen Körper besitzen, welcher in Form eines sehr schmalen protoplasmatischen Ringes den Kern umgiebt (auf dem mikroskopischen Bilde). Letzterer ist in beiderlei Zellen, d. h. in den Übergangszellen und in den Embryonalzellen, derselbe. Es ist klar, dass innerhalb der kleinen venösen Milzgefäße die Embryonalzellen in Blutkörperchen übergehen: anfangs wird der kleine Protoplasmakörper gewissermassen von der Blutflüssigkeit durchtränkt und quillt stark auf; wenn jetzt der Kern grobkörnig wird und sich intensiver färbt, so haben wir schon echte Blutkörperchen vor uns. Die Milzanlage steht also von vorne herein in sehr engen Beziehungen zum Venensystem: die Maschen ihres Gewebes sind gewissermassen direkte Fortsetzungen der Gefässlumina, sodass die freien Embryonalzellen unmittelbar in den venösen Blutstrom gelangen können. Ihre Umwandlung in Blutkörperchen lässt sich durch das Vorhandensein der geschilderten Übergangszellen feststellen.

Was die *Arteria lienalis* anbetrifft, so ist sie im fünften Stadium schon vorhanden (Fig. 68, A. l.) und stellt einen Ast der *Arteria mesenterica* dar, von welcher sie vor der Gegend der Milzanlage entspringt und zur letzteren hinzieht. Die *Arteria lienalis* erreicht aber in diesem Stadium die Milzanlage noch nicht und hört unweit von der letzteren ganz plötzlich auf, ohne in kleinere Äste zu zerfallen. Bemerkenswert ist es, dass die *Arteria mesenterica* sowie auch die von ihr entspringende *Arteria lienalis* in diesem Stadium (Fig. 68, A. mes. und A. l.) von Blutkörperchen vollgepfropft sind, sodass man in ihnen absolut kein Lumen sieht und bei schwacher Vergrösserung sie sogar übersehen kann, da sie von der Umgebung sich nicht deutlich genug unterscheiden. Bei starker Vergrösserung sieht man aber die beiden Anhäufungen von Blutkörperchen und um dieselben das Gefässendothel. Erst in der Nähe der Aorta wird die *Arteria mesenterica* freier und zeigt schon ein Lumen. — Die erste

Milzanlage steht also mit dem Arteriensystem in keinem Zusammenhang, während sie, wie wir gesehen haben, zum Venensystem schon von vorneherein ganz enge Beziehungen hat.

Wenn wir jetzt alles zusammenfassen, was wir in Bezug auf die erste Milzanlage gesagt haben, so können wir folgenden Schluss daraus ziehen: *die Milz ist von vorneherein ein mesenchymatöses Organ. Sie ist bei ihrer Entstehung an einen gewissen Abschnitt des Mesothels gebunden, welches für die Milzanlage eine Art Keimepithel ausmacht. Die Rolle dieses Keimepithels beschränkt sich nur auf eine massenhafte Aussendung von freien Embryonalzellen, welche den anliegenden Mesenchymbezirk überschwemmen, verdichten und so zur Milzanlage spezifizieren. Das Grundgewebe der letzteren ist also Mesenchym. Die Grenzen zwischen normalem und verdichtetem Mesenchym sind selbstverständlich keine scharfen. Die Ausdehnung der ersten Milzanlage lässt sich daher nicht ganz genau bestimmen, ebenso wie man auch nicht ganz genau die Grenzen ihres Keimepithels feststellen kann. Das verdichtete Mesenchym und das Keimepithel gehen ganz allmählich in die Umgebung über. Die Maschen des verdichteten Mesenchyms stehen in unmittelbarem Zusammenhange mit der Vena lienalis, d. h. sie stellen direkte Fortsetzungen ihrer Ästchen dar, sodass die freien Embryonalzellen der Milzanlage unmittelbar in den venösen Blutstrom gelangen können, wo sie sich in Blutkörperchen umwandeln. Mit der Arteria lienalis steht die erste Milzanlage in keinem Zusammenhang. Ebenso ist letztere vollständig unabhängig von der Bauchspeicheldrüse, mit welcher sie in keinem genetischen Zusammenhang steht.*

So ist nach unserer Meinung die erste Milzanlage aufzufassen. Blicken wir auf die Litteratur über die Entstehung der Milz zurück, so finden wir, dass schon Peremeschko (L. 69) darauf hingewiesen hat, dass die Milzanlage durch eine Vermehrung der Mesenchymzellen des Mesenteriums eingeleitet wird. Das Mesothel lässt er dabei unberücksichtigt und leugnet

das Vorhandensein von Fasern in der ersten Milzanlage, in welcher er jedoch Gefässlumina sieht. Wilhelm Müller (L. 68) war der erste, der darauf hingewiesen hat, dass die erste Milzanlage bei allen Wirbeltieren an einen gewissen Abschnitt des Mesothels gebunden ist. Wir haben schon in der Litteraturübersicht uns geäußert, dass man aus der kurzen Notiz W. Müllers schliessen muss, dass die erste Milzanlage auch einen gewissen Bezirk des Mesenchyms einnimmt. Sehr ausführlich und gewissenhaft hat letztere Ansicht Laguesse (L. 51) erörtert. Doch leugnet dieser Autor die Abhängigkeit der ersten Milzanlage von einem gewissen Abschnitt des Mesothels, welches nach ihm bei der Entstehung der Milz vollständig unbeteiligt sei. Andererseits soll nach Laguesse die erste Milzanlage im engsten Zusammenhange mit der Wand der Vena subintestinalis stehen, von welcher sie sogar ausgehen soll, sodass Laguesse die Milzanlage gewissermassen als „Divertikel des Pfortadersystems“ betrachtet. Die Beteiligung des Mesenchyms an der ersten Milzanlage lässt sich daher nach der Laguesseschen Arbeit nicht klar genug beurteilen. Der Zusammenhang der unregelmässigen Gefässlumina der Milzanlage mit dem Lumen der Vena subintestinalis erscheint nach Laguesse in einem anderen Lichte, als nach unserer Arbeit, weil nach ihm die Milzanlage eben von der Wand der Vena subintestinalis ausgeht und von vorneherein als „netzförmiger Venensinus“ angelegt wird. Was den Übergang der freien Embryonalzellen in den Blutstrom und ihre Umwandlung in Blutkörperchen anbetrifft, so schildert Laguesse eine ähnliche Erscheinung bei der Forelle, indem er die freien Embryonalzellen mit „noyaux d'origine“ bezeichnet.

Ein genetischer Zusammenhang zwischen Milz und Pankreas ist weder nach Peremeschko noch nach Müller und Laguesse vorhanden. Janošik (L. 40) hat darauf hingewiesen, dass überall die der Milzanlage nahe liegenden Pankreasschläuche von letzterer durch konzentrische Schichten mesenchymatösen

Gewebes abgegrenzt sind, — eine Thatsache, die wir in den meisten Fällen bestätigen konnten. Was die v. Kupffersche Ansicht (L. 44) über den genetischen Zusammenhang zwischen Milz und Pankreas beim Stör anbetrifft, so können wir uns darüber nicht äussern, da wir keine Störembrionen besaßen und daher seine Untersuchungen nicht nachprüfen konnten. Mit aller Entschiedenheit müssen wir aber gegen die Ansicht Woits (L. 99) auftreten, welcher behauptet, dass beim Hühnchen vom Pankreas einzelne Schläuche sich vollständig abtrennen und in der Milzanlage resp. in der Gegend, wo die Milz entstehen muss, liegen bleiben. Wir wollen zuerst auf eine Anmerkung unseres hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. D. Barfurth hinweisen, unter dessen Leitung die Woitsche Arbeit ausgeführt wurde, — eine Anmerkung, die Prof. Barfurth zu dieser Arbeit vorsichtshalber hinzufügt und die folgendermassen lautet: „Es ist doch möglich, dass diese Zellkomplexe (d. h. die pankreatischen Schläuche) mit dem Mutterboden (d. h. mit dem Pankreas) in Verbindung stehen und bleiben, wie es Tomarkin (Anat. Anz. Nr. 8, S. 202) für die Follikel und Krypten des Darmes nachgewiesen hat. Hier sind noch, fügt Barfurth hinzu, weitere Untersuchungen nöthig.“ Wir möchten unsererseits folgendes sagen: Woit weist darauf hin, dass die Milzanlage vom dorsalen Ende des dorsalen Pankreas durch eine Schicht normalen unverdichteten Mesenchyms abgeteilt ist, fügt aber hinzu, dass man die Pankreasschläuche bis zur Milzgegend verfolgen und sogar in der Milz selbst dunklere Stellen aufweisen kann, welche „eine gewisse Übereinstimmung“ mit den pankreatischen Schläuchen oder Knospen zeigen. Er giebt nämlich an, dass die dunkleren Stellen in der Milz und die pankreatischen Schläuche „stellenweise ähnlich von den Gefässlumina umgeben sind“ und dass die Elemente hier und dort der Grösse nach übereinstimmen und auch darin ähnlich sind, dass sie sich intensiver färben.

In Bezug auf die Verteilung der Blutgefässe geben wir zu, dass infolge des Gefässreichtums der ersten Milzanlage manche Bezirke in der letzteren oft wirklich fast vollständig von den unregelmässigen Gefässlumina umgeben erscheinen, ähnlich den Pankreasschläuchen, welche ebenfalls oft von Ästchen der Vena pancreatica vollständig umgeben sind, die zusammen mit dem cirkulär angeordneten Mesenchymgewebe zwischen die einzelnen Pankreasschläuche hineinwachsen und so gewissermassen die Drüsenkörbchen versorgen. Wir geben auch zu, dass bei schwacher Vergrösserung die genannten, von Gefässen umgebenen Bezirke der Milz, welche im allgemeinen infolge der Verdichtung des Milzgewebes intensiver gefärbt erscheinen, auf den ersten Blick wirklich ein wenig an die Pankreasschläuche erinnern könnten, welche ebenfalls auf dem sie umgebenden schwächer tingierten Mesenchym deutlicher hervortreten. Man braucht aber nur die starke Vergrösserung einzustellen, um sich sofort zu überzeugen, dass die einzelnen Elemente sowie ihre Verteilung in beiden Fällen ganz verschieden sind. Die Ähnlichkeit der Elemente hier und dort besteht nur in der gleichen Grösse und Färbung der Kerne, welche, wie wir es schon oben erörtert haben, in allen Geweben des embryonalen Körpers (ausgenommen die Blutkörperchen) dieselben sind. Die protoplasmatischen Zellkörper sind aber in den Pankreasschläuchen gross, kegelförmig, deutlich konturiert und stets so gelagert, dass ihre Spitzen dem Centrum des Schlauches zugewandt sind, wo man hier und da ein ausgesprochenes centrales Lumen sieht. Dazu ist noch jeder Pankreasschlauch vom cirkulär angeordneten Gewebe umspunnen, welches ein Drüsenkörbchen bildet, das schon seinerseits von den Gefässlumina umgeben ist. Nichts Ähnliches finden wir in der Milzanlage, wo die von Gefässumina umgebenen Bezirke nicht vom cirkulär angeordneten Gewebe umspunnen sind und wo die Elemente niemals kreisförmig um ein centrales Lumen oder einen centralen Punkt

gelagert sind, wo die Elemente selbst keine kegelförmigen, deutlich konturierten Drüsenzellen darstellen, sondern runde Zellen mit kleinem Protoplasmakörper oder Sternzellen mit dünnen protoplasmatischen Ausläufern, welche unter einander ein Netz bilden, wie wir es oben beschrieben haben.

Auf Grund der gegebenen Ausführungen müssen wir die Möglichkeit des Vorhandenseins von pankreatischen Elementen in der Milzanlage resp. in der Gegend, wo die Milz entstehen muss, vollständig zurückweisen.

VI.

Nachdem wir in den vorigen Kapiteln die Entstehung der Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüsen und Milz auseinander-gesetzt haben, wollen wir jetzt nur noch einige Bemerkungen über das weitere Verhalten dieser Organe beim Hühnchen geben. Zuerst die beiden ventralen Pankrease (Fig. 64, Pa. v. d. und Pa. v. s.). Im fünften Stadium waren diese Drüsen noch Ausstülpungen der Seitenwände des Darmes nahe der Mündungs-stelle des Ductus choledochus. Die zunächst eintretende Ver-änderung besteht darin, dass der auf Fig. 67 mit einem Pfeil be-zeichnete kranio-kaudale Abschnürungsprozess weiterfortschreitet und zwar so, dass die beiden ventralen Pankrease mitgenommen und in den Bereich des Ductus choledochus hineingezogen werden. Die in letzterem vorhandene doppelte Zwischenwand, zwischen Ductus hepato-entericus und Ductus cysticus, verlängert sich unterdessen nach dem Darm zu und nimmt solch eine Stellung ein, dass das linke ventrale Pankreas nun in den Ductus hepato-entericus, das rechte ventrale Pankreas in den Ductus cysticus mündet. Der Ductus hepato-entericus und cysticus münden aber solange noch immer jeder für sich in den Darm. Aber gleich darauf wird der Ductus choledochus in ein längliches Rohr ausgezogen und hat von nun ab nur eine einzige Mündung in

den Darm, wobei sein distales Ende in zwei Zweige sich spaltet, d. h. in den Ductus cysticus und Ductus hepato-entericus. Letzteren wollen wir von jetzt ab schon einfach als Ductus hepaticus bezeichnen. Während die Verlängerung des Ductus choledochus vor sich geht, verlassen die beiden ventralen Pankrease ihre zuletzt eingenommene Lage und werden in den Bereich des Ductus choledochus hineingezogen, sodass sie von nun ab schon in den letzteren münden, dicht an der Vereinigungsstelle des Ductus cysticus mit dem Ductus hepaticus.

Die hier beschriebenen auf den ersten Blick sehr auffallenden Einziehungs- und Verlagerungsprozesse der ventralen Pankrease werden leicht verständlich, wenn man bedenkt, dass die hier in Betracht kommenden Lumina sowie ihre Entfernungen sehr klein sind, während die Mündungen dieser Lumina in-einander verhältnismässig sehr gross sind. Es genügt hier die kleinste Verlängerung irgend einer Wand, damit die Mündungsverhältnisse sich sofort umgestalten. Wir finden auch daher bei den verschiedenen Autoren einander widersprechende Angaben in Betreff der Mündungen der ersten Anlagen der ventralen Pankrease. In Bezug auf die endgültige Gestaltung der hier in Betracht kommenden Mündungsverhältnisse stimmen aber die meisten Autoren darin überein, dass die beiden ventralen Pankrease endlich in den Ductus choledochus münden. Ursprünglich sind aber diese beiden Drüsen, wie wir oben gesehen haben, entschieden Ausstülpungen der Darmwand.

Während die oben beschriebenen Veränderungen vor sich gehen, verzweigen sich die beiden ventralen Pankrease ganz bedeutend, wobei das rechte derselben an das dorsale Pankreas anstösst, welches noch immer in den Darm von der dorsalen Seite her mündet. Dank diesem Umstande kann man jetzt nicht mehr die Schläuche des dorsalen von denen des rechten ventralen Pankreas unterscheiden, sodass man schon von einer beginnenden Verschmelzung dieser beiden Drüsen sprechen kann.

Unterdessen liegen die dem linken ventralen Pankreas gehörenden Schläuche noch immer separat an der ventralen resp. an der ursprünglich linken Seite des Ductus choledochus, während das rechte ventrale und dorsale Pankreas an der dorsalen resp. ursprünglich rechten Seite dieses Ganges gelagert sind (cf. Fig. 64). Aber schon nach einiger Zeit vereinigt sich auch das linke ventrale Pankreas mit den beiden anderen Drüsen. Diese Vereinigung findet am vorderen Umfange des Ductus choledochus statt, wobei das linke ventrale Pankreas eben den vorderen Umfang dieses Ganges gewissermassen umbiegen oder umwachsen muss. So entsteht aus den drei ursprünglichen Anlagen eine einzige Bauchspeicheldrüse, welche aber alle drei Ausführungsgänge beibehält und wahrscheinlich für das ganze Leben: wir finden wenigstens Hinweise darauf, dass beim erwachsenen Huhn die Bauchspeicheldrüse drei Ausführungsgänge hat (L. 18). Bei unseren Untersuchungen haben wir auch niemals weniger als drei Ausführungsgänge in der Bauchspeicheldrüse des Hühnchens gefunden, obgleich wir auch sehr späte Stadien desselben untersucht haben. — Wir wollen hier noch bemerken, dass der Ausführungsgang des dorsalen Pankreas, welcher auch nach dem Zustandekommen einer einzigen Bauchspeicheldrüse direkt in den Darm mündet, allmählich doch der Mündungsstelle des Ductus choledochus sich nähert, sodass diese beiden Mündungsstellen jetzt schon nahe beisammen liegen.

Was den Ductus hepato-cysticus anbetrifft, so wird, er im Laufe der oben beschriebenen Prozesse immer schwächer und trennt sich endlich vollständig von der Gallenblase ab, sodass die Leber von nun ab nur einen einzigen Ausführungsgang in der Gestalt des Ductus hepaticus, d. h. des ursprünglichen Ductus hepato-entericus hat. Die Ursache des Verschwindens des Ductus hepato-cysticus besteht höchst wahrscheinlich darin, dass er infolge der innigen Verschmelzung der den beiden ursprünglichen Leberdivertikeln gehörenden Gewebs-

massen seine Bedeutung als Ausführungsgang der Leber verliert und der Ductus hepato-entericus die Funktion eines solchen für die ganze Drüse übernimmt. Es ist aber möglich, dass in manchen Fällen der Ductus hepato-cysticus erhalten bleibt und sich nicht von der Gallenblase abtrennt, sodass wir dann beim erwachsenen Tier eine direkte Mündung von Gallengängen in die Gallenblase finden werden. Auch beim erwachsenen Menschen findet man manchmal solche Ductus hepato-cystici (L. 75), wofür die hier gegebene Erklärung wohl die zutreffendste sein wird. Aus dem Verschwinden des ursprünglichen Ductus hepato-cysticus kann noch ein zweiter wichtiger Schluss gezogen werden und zwar, dass der rechte und linke Leberlappen des erwachsenen Huhnes nicht den beiden ursprünglichen Leberdivertikeln entsprechen können, da die beiden Leberlappen je einen Ausführungsgang besitzen. Das Wahrscheinlichste ist, dass diese beiden Ausführungsgänge aus dem rechten und linken Ast des ursprünglichen Ductus hepato-entericus entstanden sind, wofür eben die Bildung eines rechten und linken und nicht eines vorderen und hinteren Leberlappens spricht, sowie auch der Umstand, dass die Ausführungsgänge der beiden Leberlappen zu einem einzigen mächtigen Stamm sich verbinden, welcher eben dem ursprünglichen Ductus hepato-entericus entspricht, denn sonst müsste einer dieser Ausführungsgänge in die Gallenblase münden.

Was die Milzanlage anbetrifft, so wird sie allmählich grösser, behält aber noch für längere Zeit ihre ursprüngliche innere Struktur bei, d. h. sie stellt noch immer einen Herd verdichteten Mesenchymgewebes dar. Dabei bemerken wir nur, dass dieser Mesenchymherd sich immer mehr und mehr in die Bauchhöhle hineinstülpt, indem er auf dem Querschnitt anfangs einen halbkreisförmigen, später aber schon einen fast runden Anhang des Mesenteriums darstellt. Noch später verliert die Milz ihre rundliche Form und nimmt im Querschnitt die Gestalt eines

stumpfwinkligen Vierecks an, welches mit einer Seite an das Mesenterium angeheftet ist. Endlich rundet sich die Milz abermals ab und stellt einen kreisrunden Herd verdichteten Mesenchyms dar, welcher mit dem Mesenterium nur mittelst einer verhältnismässig schmalen Brücke verbunden ist, in der die ein- und ausgehenden Gefässe der Milz verlaufen: das ist die Stelle des künftigen Hilus lienis.

Zum dorsalen Ende des dorsalen Pankreas und späterhin zum dorsalen Ende der Bauchspeicheldrüse überhaupt bleibt die Milz längere Zeit in der nächsten Nachbarschaft, ganz so wie das Verhältnis von vornherein war. Die Topographie ändert sich in späteren Stadien nur insofern, dass der Fundus des stark wachsenden Magens sich weit kaudalwärts verlagert, sogar hinter das Niveau der Bauchspeicheldrüse. Wenn wir Fig. 67 betrachten, wo der Magen noch mehr oder weniger kranio-kaudal gerichtet ist, und uns vorstellen, dass sein Fundus hinter das Niveau des dorsalen Pankreas sich verlagert und zwar so, dass er links vom letzteren zu liegen kommt, so ist es klar, dass auf Querschnitten in der Gegend der Milz und der Bauchspeicheldrüse links von diesen Organen ein grosses Lumen sichtbar sein wird, welches eben dem kaudalwärts verlagerten Magenfundus gehören wird. Zwischen letzterem einerseits und der Milz und Bauchspeicheldrüse andererseits wird auch auf mehreren Schnitten ein Peritonealfenster sichtbar sein, dessen Bildung sich durch die beschriebene Verlagerung des Magens leicht erklären lässt. Auf denselben Querschnitten wird ventralwärts vom Magenlumen noch das Lumen des quer durchschnittenen Duodenums sichtbar sein und daneben noch mehrere andere Lumina verschiedener Grösse, welche den Leber- und Pankreasgängen gehören werden. Die Zugehörigkeit aller dieser Lumina genau festzustellen gelingt es nur dann, wenn man systematisch von den jüngeren Stadien zu den älteren übergeht.

Hiermit schliessen wir unsere Untersuchungen an Hühnenembryonen und wollen hier nur noch einige Worte über eine uns spät zugegangene Arbeit von Brouha sagen, welche lautet: „Sur les premières phases du développement du foie et sur l'évolution des pancréas ventraux chez les oiseaux“ (L. 10). Brouha teilt eine sehr auffallende Erscheinung mit. Er sagt, dass ebenso wie bei allen übrigen Wirbeltieren so „auch beim Hühnchen die primäre Leberausstülpung anfangs vor dem Darmnabel sich befinde. Aber mit der Verlagerung des letzteren von hinten nach vorne sind die Wände der Leberausstülpung gezwungen, zeitweise in den Darmnabel überzugehen, dessen vorderen Umfang sie auch im Laufe einiger Zeit ausmachen. Später verschiebt sich beim Hühnchen der Darmnabel nach hinten, ganz so, wie bei den anderen Wirbeltieren; die Leberausstülpung modifiziert sich und wird allmählich isoliert, um endlich ihre gewöhnliche Lage an der ventralen Darmwand vor dem Nabel einzunehmen. Zum Schluss, fügt Brouha hinzu, kann man sagen, dass der bedeutende Unterschied in der Leberentwicklung bei den Vögeln und bei anderen Wirbeltieren auf der vorübergehenden Verlagerung des Darmnabels von hinten nach vorne beruht.“ Indem Brouha gar nicht daran denkt, die Ursache dieser auffallenden Verlagerung des Darmnabels nach vorne zu erforschen, glaubt er annehmen zu dürfen, dass die Spaltung der primären Leberausstülpung in zwei sekundäre Divertikel eben auf dieser Verlagerung des Darmnabels beruhe, und sagt, dass bei dieser Gelegenheit die Leberausstülpung anfangs in den Darmnabel übergehe und erst dann zusammen mit letzterem sich nach vorne verschiebe, wobei sie auf das hintere Ende des Sinus venosus anstosse und sich durch letzteres in zwei Teile spalte. Wir geben zu, dass eben durch das hintere Ende des Sinus venosus die primäre Leberausstülpung rein mechanisch in zwei Teile gespalten wird, aber wir können in keinem Falle eine Verlagerung des Darmnabels nach

vorne annehmen. Wenn wir die erste Leberausstülpung, ebenso wie Brouha, an der ventralen Darmwand, vor dem Nabel gefunden hätten, so könnten wir uns wirklich nicht vorstellen, wieso sie bei ihrem weiteren Wachstum auf das hintere Ende des Sinus venosus anstossen kann, und die Erklärung von Brouha wäre uns vielleicht dann zustatten gekommen. Wir fanden aber die erste Leberanlage nicht dort, wo Brouha sie sieht, sondern am vorderen Umfange des Darmnabels (Fig. 35, Le), wobei sie gerade nach vorne gerichtet ist, sodass sie bei ihrem weiteren Wachstum direkt an das hintere Ende des Sinus venosus oder richtiger des Ductus venosus anstossen wird. Wir haben indessen hier keine Verschiebung des Darmnabels nach vorne wahrnehmen können, sondern im Gegenteil eine allmähliche Verschiebung desselben nach hinten, wie man auch anders es sich kaum vorstellen kann. Wir müssen allerdings annehmen, dass das Wachstum der Leber nach vorne in viel rascheren Schritten vor sich geht, als die Verschiebung des Darmnabels nach hinten, denn sonst könnte man sich wirklich nicht vorstellen, dass die Leberspitze so rasch das hintere Ende des Sinus venosus erreichen wird. — Es scheint uns, dass Brouha überhaupt die erste Leberanlage gar nicht gesehen hat: wenn man die Abbildungen seiner ersten zwei Modelle vergleicht, so nimmt man erstens wahr, dass auf der dem ersten Stadium gehörenden Abbildung schon auffallend deutlich zwei Leberausstülpungen sichtbar sind, sodass es uns geradezu unverständlich ist, wieso Brouha mit Hülfe dieser Abbildung das Vorhandensein einer einzigen primären Leberausstülpung beim Hühnchen beweisen will. Wir sehen zweitens, dass auf der dem zweiten Stadium gehörenden Abbildung der Darmnabel zwar nach vorne verschoben erscheint, die ventrale (späterhin die hintere) Leberausstülpung jedoch kleiner als im vorigen Stadium aussieht, — sodass, wenn auf der dem zweiten Stadium gehörenden Abbildung die dorsale (späterhin die vordere) Leberausstülpung nicht

grösser als auf der Abbildung des ersten Stadiums ausgesehen hätte, wir unwillkürlich an eine Verwechselung der Abbildungen seitens Brouha gedacht hätten, d. h. ob nicht etwa die erste Abbildung dem zweiten und die zweite Abbildung dem ersten Stadium gehöre. Wie es dem auch sei, wir haben auf den Abbildungen Brouhas die allererste Leberanlage in Form einer einzigen Ausstülpung nicht wahrnehmen können, und wir sind sicher, dass, wenn Brouha eifriger nachgeforscht hätte, er sie bestimmt, wie wir, am vorderen Nabelumfang (cf. Fig. 35) gefunden und beim Vergleich mit seiner ersten Abbildung sich überzeugt hätte, dass diejenige Form, welche er primär genannt hat, als sekundär bezeichnet werden muss, da sie deutlich in zwei Teile geteilt und schon teilweise vom Nabel auf die ventrale Darmwand übergegangen ist. — Was das von Brouha angegebene dritte Leberdivertikel anbetrifft, welches er „*bourgeon hépatique postérieur et droit*“ nennt und von welchem er ausdrücklich sagt, dass es „*indépendamment du bourgeon postérieur ou ventral, du pourtour droit de l'extrémité postérieure de la gouttière hépatique*“ entsteht, — so glauben wir, dass Brouha als solches den rechten Ast des hinteren (ursprünglich ventralen) Leberdivertikels aufgefasst hat, welcher eben mehr nach hinten als der entsprechende linke Ast gerichtet ist und welcher den allerhintersten Teil des an der Ventralwand der Vena omph.-mes. dextra gelegenen Lebergewebes hervorgebracht hat. — Über das weitere Schicksal der Leberdivertikel sagt Brouha nichts.

Die erste Anlage der ventralen Pankrease hat Brouha ebenfalls nicht gesehen. Er zeichnet eine genaue Kopie eines Schnittes, auf welchem zwei verzweigte Drüsenmassen sichtbar sind, die eben die beiden ventralen Pankrease darstellen, und sagt, dass letztere zusammen mit dem Ductus cysticus und hepato-entericus von vier verschiedenen Seiten in den Ductus choledochus münden, — eine Thatsache, mit der wir vollständig einverstanden sind. Indem man aber aus solch einem späten

Stadium ausgeht, kann man nicht feststellen, wo die beiden ventralen Pankrease eigentlich ihren allerersten Ursprung nehmen, aus der Wand des Darmes oder des Ductus choledochus. Brouha hat übrigens dieses Ziel gar nicht verfolgt, er wollte nur das Vorhandensein zweier ventraler Pankrease feststellen, welches man z. B. nach einer unlängst erschienenen Arbeit von Hammar L. 21) als zweifelhaft betrachten könnte. Folglich hat Brouha sein Ziel erreicht.

5.

Salamandra maculosa.

Indem wir jetzt zur Beschreibung der Entstehung der uns interessierenden Organe, d. h. der Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse und Milz beim Salamander übergehen, wollen wir zuerst auf einen Umstand hinweisen, der die Untersuchung der jüngsten Stadien von Amphibien, Urodelen sowie Anuren, bedeutend erschwert. Es handelt sich nämlich darum, dass die Zellen junger Amphibienlarven mit Dotterkügelchen vollgepfropft sind, welche fast den ganzen protoplasmatischen Zellkörper, vom Kern bis zur Peripherie der Zelle, einnehmen. Mit dem beständigen Wachstum der Larven werden die Dotterkügelchen allmählich resorbiert; am längsten bleiben sie in den Darmzellen liegen, und zwar am reichlichsten in denjenigen Zellen, welche an der ventralen Darmwand die grosse Dottermasse bilden. Diese Zellen differenzieren sich also verhältnismässig sehr spät. Wenn man einen Querschnitt des Dotterdarmes einer sehr jungen Amphibienlarve betrachtet, so sieht man an seiner Ventralwand eine grosse Masse polygonaler Dotterzellen, in denen um den verhältnismässig kleinen Kern die den ganzen Protoplasmakörper ausfüllenden Dotterkügelchen liegen. Die Konturen dieser Zellen sind sehr zart und daher schwer sichtbar; das zwischen den Dotterkügelchen spärlich verteilte Protoplasma ist durchsichtig

und färbt sich nicht. Aus diesem Grunde kann man die einzelnen Zellen nur mit Schwierigkeit voneinander abgrenzen und der Beobachter sieht nur ein grosses von Dotterkügelchen überfülltes Feld, auf dem hier und da ein Kern sichtbar ist. Aus demselben Grunde gelingt es auch nicht hier, die Zahl der Zellen zu zählen oder eine Zellenreihe von der anderen zu unterscheiden. Dazu ist noch das Lumen des Darmtraktes und der aus ihm entspringenden Organe verhältnismässig sehr klein und fast immer von Dotterkügelchen verlegt, — ein Umstand, der sich selbst bei sorgfältigster Bearbeitung der Schnitte nicht beseitigen lässt. Die einzelnen Zellen sind besonders bei den Urodelen so gross, dass 3—4 derselben schon eine Ausstülpung oder ein Divertikel simulieren können. Andererseits ist es möglich, dass 5—6 schon völlig differenzierter Zellen, aus welchen die Dotterkügelchen bereits resorbiert sind und welche kreisförmig um ein Lumen eines Kanales oder Ganges gelagert sind, vom Beobachter nur deshalb nicht bemerkt werden, weil sie innerhalb der Masse grosser Dotterzellen liegen. Die aufgezählten Umstände versetzen den Beobachter oft in sehr schwierige Lage, sodass er nicht entscheiden kann, ob er vor sich eine Ausstülpung hat oder nicht, ob eine Kommunikation zweier Lumina vorhanden ist oder nicht u. s. w.

Um die Untersuchung junger Amphibienlarven zu erleichtern, wenden wir bei diesen immer eine Doppelfärbung mit Borax-Karmin und Pikrinsäure an. Die Larven werden in toto mit Borax-Karmin gefärbt und dann die aufgeklebten Schnitte mit Pikrinsäure nachgefärbt. Durch letztere wird die rote Farbe aus den Dotterkügelchen extrahiert und durch Gelbfärbung ersetzt. Die Kerne bleiben dabei intensiv rot, das Protoplasma durchsichtig und ungefärbt. Die Orientierung wird dadurch sehr erleichtert, da man die Zahl und Lage der Kerne rasch überblicken kann. Dadurch wird auch die Möglichkeit geschaffen, regelmässige Zellenreihen, Ausstülpungen und Kanäle zu unterscheiden.

rissenes Aussehen. Eine Kommunikation nach aussen hat der Vorderdarm aber noch nicht. Nach hinten geht er in den Dotterdarm über, dessen enges Lumen (Fig. 71, M. da.) geradlinig und parallel der Chorda (ib. ch.) nach hinten bis zur schon vorhandenen Analöffnung verläuft. Die Wand des Vorderdarmes stellt ein grösstenteils einschichtiges Cylinderepithel dar, dessen Zellen noch viele Dotterkügelchen enthalten. Dieses Epithel hat sich also noch nicht völlig differenziert. Ähnlich sieht auch die ganze dorsale Wand des Dotterdarmes aus, welche ebenfalls grösstenteils, besonders in der Mittellinie, ein einschichtiges Cylinderepithel mit vielen Dotterkügelchen darstellt. Ganz anders sieht die Ventralwand des Dotterdarmes aus, welche aus mehreren Lagen grosser polygonaler Dotterzellen besteht, die von Dotterkügelchen noch vollgepfropft sind (Fig. 70—72, Do).

Am Übergang des Vorderdarms in den Dotterdarm zeigt der Darmkanal (Fig. 71) eine schwache Knickung ventralwärts und entsprechend letzterer sitzt auf der Ventralwand des Darmes die Leberanlage (Fig. 71, Le). Sie stellt in der Körpermittel-ebene eine ventralwärts gerichtete Ausstülpung der ventralen Darmwand dar und ist aus einem einschichtigen Cylinderepithel zusammengesetzt, welches als direkte Fortsetzung des Vorderdarmepithels betrachtet werden muss. Nach hinten setzt sich das Cylinderepithel der Leberanlage noch eine kurze Strecke als solches fort (ib. NB), wobei es sich vom Vorderteil der Dottermasse abhebt, welche (Do) keilförmig kranialwärts in das Darm-lumen hineinragt. Der Übergang dieses Cylinderepithels (NB) in die polygonalen Dotterzellen ist ein allmählicher. Die Differenzierung des Darmepithels schreitet also allmählich von vorne nach hinten vor sich. Letzteres dehnt sich dabei stark aus und muss, um einen grösseren Flächenraum einzunehmen, sich in Falten legen. In diesem Moment scheint uns der erste Anstoss zur Leberanlage enthalten zu sein. Im nächsten Stadium, wo die Differenzierung des Darmepithels schon weiter nach hinten

gegangen sein wird, wird der jetzt schon teilweise abgehobene Entodermabschnitt (NB) sich in eine Falte legen, um die Gallenblase zu bilden. Ähnlich wird auch die Anlage des dorsalen Pankreas zu erklären sein.

Beiderseits von der Körpermittelebene ist die Leberanlage von der ventralen Darmwand abgeteilt und läuft in je einen blindsackförmigen Fortsatz aus. Auf Fig. 70 und 72 sehen wir daher je eine kreisrunde Schlinge mit kleinem centralen Lumen (Le): das sind die durchschnittenen blindsackförmigen Fortsätze der Leberanlage, welche beiderseits durch die entsprechende Vena omphalo-mesenterica von der ventralen Darmwand geschieden sind. Noch ein wenig weiter nach rechts und links hören die Leberfortsätze im ganzen auf. Im Querschnitt hat die Leber die Form eines Segmentes, dessen runde Seite der inneren Fläche der Bauchdecken anliegt und dessen Spitze mit dem Darne kommuniziert; die Seitenwände des Segmentes sind nach der Körpermittelebene zu durch die beiderseitigen Venae omphalo-mesentericae eingedrückt und liegen an der Mündung der Leber in den Darmkanal ziemlich nahe nebeneinander. An der Vorderfläche der Leberanlage findet die Vereinigung der beiderseitigen Venae omphalo-mesentericae zum kurzen Ductus venosus statt, welcher direkt in den Sinus venosus (Fig. 70, S. ven.) übergeht und ebenso wie letzterer ein wenig linkerseits von der Körpermittelebene liegt. Die Leberanlage stellt also eine hinter der hufeisenförmigen Vereinigungsstelle der beiden Venae omphalo-mesentericae gelegene, ventralwärts gerichtete Ausstülpung der ventralen Darmwand dar, — eine Ausstülpung, welche zwischen beide genannten Venen hineinwächst und von letzteren nahe der Darmwand seitlich zusammengedrückt wird, sodass sie erst ventralwärts von diesen Venen nach beiden Seiten sich ausdehnen kann. Aus diesem Grunde erhält auch die Leberanlage die beschriebene Form einer beiderseits in blindsackartige Fortsätze auslaufenden Darmausstülpung. Folglich üben beim Sala-

mander die Venae omphalo-mesentericae schon von vorne herein einen rein mechanischen Einfluss auf die Konfiguration der Leberanlage, welcher darin besteht, dass letztere an ihrer Mündung in den Darmkanal seitlich eingeschnürt wird.

Von den beiden Venae omph.-mesentericae ist die rechte viel schwächer als die linke und macht den Eindruck eines dünnen Zweiges der letzteren. Beide Venen nehmen ihren Ursprung auf der Ventralfläche des mächtigen Dotterdarmes resp. auf der Ventralfläche der aus grossen polygonalen Dotterzellen bestehenden Dottermasse und ziehen kranialwärts mehr weniger zu einander konvergierend. Am vorderen Teil der Dottermasse, in der Nähe des hinteren Endes des auf Fig. 71 mit NB bezeichneten Entodermabschnittes liegen die beiden Venen schon ganz nahe nebeneinander und zu gleicher Zeit nahe der Mittellinie. Weiter vorne gehen die Venen aus einander, um die Leberanlage beiderseits zu umkreisen und sich an ihrer Vorderfläche mit einander zu vereinigen. Im nächsten Stadium werden die beiden Venen an der zuerst genannten Stelle, entsprechend dem vordersten Teil der Dottermasse, sich ebenfalls mit einander vereinigen, wobei der vordere Teil der schwächtigen Vena omph.-mesenterica dextra von dieser Vereinigungsstelle ab bis zum Ductus venosus obliterieren wird. In dieser frühen Obliteration der Vena omph.-mes. dextra ist der Grund zu suchen, dass manche Autoren beim Salamander von vorne herein nur eine Vena omph.-mesenterica und zwar die linke gesehen haben wollen (Hochstetter, L. 35).

Im Mesenterium verläuft kranialwärts die Vena mesenterica (Fig. 72, V. mes.). Sie wendet sich nach rechts, umbiegt die rechte Darmwand und zieht zur Vereinigungsstelle der beiden Venae omph.-mesentericae, wobei sie dicht an der letzteren in die Vena omph.-mes. dextra einmündet. Im nächsten Stadium, wo die Vena omph.-mes. dextra schon obliteriert sein wird, wird die an der Vorderfläche der Leberanlage befind-

liche hufeisenförmige Venenvereinigung nur durch die Vena omph.-mes. sinistra einerseits und die Vena mesenterica andererseits gebildet sein.

Die oben erwähnte Vereinigung der beiden Venae omph.-mes. am vordersten Teil der Dottermasse und die Obliteration des von dieser Stelle ab kranialwärts verlaufenden Abschnittes der Vena omph.-mes. dextra entsprechen vollständig denjenigen Erscheinungen, welche wir beim Hühnchen gesehen haben. Dort fand die entsprechende Vereinigung der beiden Venae omph.-mesentericae am vorderen Umfang des Darmnabels statt und von dieser Stelle ab sahen wir ebenfalls eine Obliteration des kranialwärts verlaufenden Abschnittes der Vena omph.-mes. dextra. Eine weitere Komplikation entstand beim Hühnchen dadurch, dass die linke Vena omph.-mes. ganz vorne zwischen den beiden Lebergängen zusammengedrückt wurde, sodass der Blutstrom die dort beschriebene dorsale Venenanastomose sowie auch den vordersten Teil der rechten Vena omph.-mesent. benutzen musste. Beim Salamander fehlen selbstverständlich ähnliche Veränderungen.

Von anderen uns interessierenden Organen sehen wir beim Salamander in diesem Stadium noch nichts. Wir wollen nur darauf hinweisen, dass die Lungenanlage in diesem Stadium noch eine einheitliche Ausstülpung der Ventralwand des Vorderdarms darstellt. Die Schilddrüse ist noch nicht vorhanden.

Das Mesenterium stellt eine ganz dünne in der Körpermittelebene gelegene Platte dar und ist daher im Sagittalschnitt selten in toto getroffen (Fig. 71, Mes.). Gewöhnlich sehen wir daneben ein Peritonealfenster vorne (ib. Per.f.) oder hinten oder auch an zwei Stellen.

II.

Im zweiten Stadium ist die Leber schon weit in ihrer Entwicklung vorgeschritten (Fig. 73, Le). Sie ist jetzt kranial-

wärts gewandt, sieht im Sagittalschnitt pilzförmig aus und sitzt auf dem Ductus hepaticus (D. hep.) wie auf einem Stiel. Die Fortsetzung des Ductus hepaticus bildet der Ductus choledochus (D. ch.), dessen ventrale Wand hervorgebuchtet ist und die Gallenblasenanlage darstellt (G.bl.). Letztere entspricht dem auf Fig. 71 mit NB bezeichneten Entodermabschnitt, der jetzt in den Bereich der Leber schon hineingezogen ist.

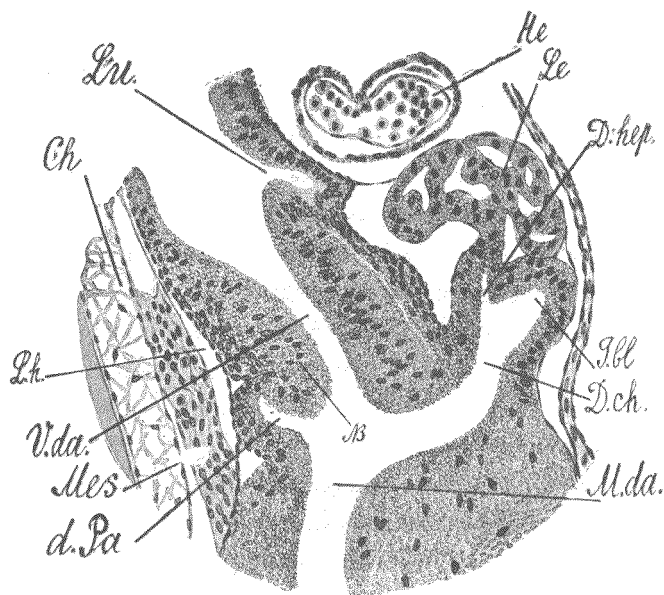


Fig. 73.

Die kraniale Richtung der Leber sowie die Hineinziehung der Gallenblasenanlage in deren Bereich erklären sich erstens dadurch, dass die im vorigen Stadium ventralwärts gerichtete Leber keinen Raum mehr hatte, sich transversal auszudehnen; zweitens aber und hauptsächlich dadurch, dass die Leber in grosser Ausdehnung von der Ventralwand des Vorderdarms sich abgeschnürt hat. Suchen wir diesen Abschnürungsprozess uns zu erklären, so sehen wir, dass seine Ursache in der vorgeschrittenen Differenzierung und Wucherung der Vorder-

darmwand liegt. Letztere ist mehrschichtig geworden und hat sich nach hinten verlängert. Das auf Fig. 71 mit x bezeichnete hintere Ende der Ventralwand des Vorderdarms hat sich jetzt so weit nach hinten verschoben, dass es ganz nahe dem Vorderende der Dottermasse liegt. Dadurch wurde der Eingang zur Leber- und Gallenblasenanlage bedeutend verengert und ein Ductus choledochus geschaffen (Fig. 73, D. ch.).

Unterdessen hat sich die Wand der eigentlichen Leberanlage vielfach in Falten gelegt und letztere haben sich wiederum in charakteristische kompakte Leberbalken umgewandelt, die das ursprüngliche Leberlumen ausgefüllt haben, sodass von letzterem nur noch das Lumen des definitiven Ductus hepaticus (Fig. 73, D. hep.) nachgeblieben ist. Zwischen den Leberbalken sehen wir viele kleine Gefäße. Letztere sind folgendermassen entstanden. Gleichzeitig mit der Verlängerung der Vorderdarmwand hat sich auch der Ductus venosus nach hinten verlängert und hat dem entsprechend sich zwischen Ventralwand des Vorderdarms und Dorsalwand der Leber und Ductus hepaticus gelagert. Das hintere Ende des Ductus venosus, welches, wie schon oben erwähnt, im zweiten Stadium durch die hufeisenförmige Vereinigung der Vena omph.-mes. sinistra und Vena mesenterica gebildet wird, reitet jetzt auf der Mündungsstelle des Ductus choledochus in den Darmkanal. Die kranialwärts gerichtete Leber berührt jetzt den etwas nach links von der Körpermittelebene lagernden Ductus venosus nicht nur an seiner ganzen Ventralseite, sondern auch an seiner linken und teilweise auch an seiner dorsalen Seite. Die Leber hat also den Ductus venosus mit ihrer linken Hälfte von der ventralen Seite her umwachsen. Bei dieser Gelegenheit haben die einzelnen Leberbalken wie beim Hühnchen vielfach die Wand des Ductus venosus durchwachsen und zerklüftet; aus letzterer entwickelten sich infolge dessen viele Ästchen, welche ihrerseits tief zwischen die Leberbalken eingedrungen sind.

Beim Salamander erhält also die Leber die erste Blutversorgung ebenso wie beim Hühnchen aus dem Ductus venosus. Die Umwachsung des letzteren durch die Leberanlage ist aber beim Hühnchen viel komplizierter, weil dort zwei sekundäre Leberdivertikel gebildet werden. Die hufeisenförmige Venenvereinigung am Hinterende des Ductus venosus entspricht beim Salamander sowie beim Hühnchen dem hinteren Leberpol und darin weichen diese beiden Tiere vom Torpedo ab, bei welchem die Vereinigungsstelle der beiden Venae omph.-mesentericae vor der Leber liegt, sodass letztere hier nicht vom Ductus venosus sondern eben von diesen beiden Venen versorgt wird, wie wir es bei Beschreibung der Entwicklung von Torpedo ausführlich geschildert haben.

Beim Hühnchen wurde der vorderste Abschnitt der Vena omph.-mes. sinistra obliteriert und die Vena omph.-mesent. dextra bildete die direkte Fortsetzung des Ductus venosus. Beim Salamander ist der vordere Abschnitt der Vena omph.-mes. dextra obliteriert und die direkte Fortsetzung des Ductus venosus wird von der Vena omph.-mes. sinistra gebildet.

Dem Hühnchen und Salamander ist aber, wie schon oben erwähnt, die frühe Vereinigung der beiden Venae omph.-mes. am Vorderende des Dotterdarms gemeinsam. Etwas Ähnliches sahen wir auch bei Torpedo, wo zwischen Ductus choledochus und Ductus vitello-intestinalis eine Vereinigung beider Venae omph.-mes. vorhanden ist (Fig. 21).

Im zweiten Stadium sehen wir beim Salamander schon ein deutlich ausgesprochenes dorsales Pankreas (Fig. 73, d. Pa. in der Gestalt einer dorsalwärts und gleichzeitig auch ein wenig nach vorne gewandten blindsackförmigen Ausstülpung der dorsalen Darmwand. Diese Ausstülpung entspricht der schon oben erwähnten ventralwärts gerichteten Darmknickung, welche durch das wuchernde dorsale Pankreas noch stärker wird. Die Form des letzteren spricht dafür, dass wir hier nicht mit der ersten

Anlage desselben zu thun haben, denn es hat schon einen, wenn auch nur minimalen kranio-kaudalen Abschnürungsprozess durchgemacht. In der That sahen wir bei Salamanderlarven welche zwischen dem ersten und zweiten von uns geschilderten Stadium sich befinden, eine seichte längliche Ausstülpung der dorsalen Darmwand, welche wir eben als erste Anlage des dorsalen Pankreas betrachten müssen. Im zweiten Stadium hat diese Anlage infolge der vorgeschrittenen Differenzierung und Verlängerung der Vorderdarmwand sich isoliert und ein wenig abgeschnürt. Auch hier erklärt sich der Abschnürungsprozess, ebenso wie bei der Leber, durch die Verlängerung des vor der Drüse liegenden Vorderdarmabschnittes (Fig. 73, NB). Betrachtet man Fig. 73, so bekommt man unwillkürlich den Eindruck, als ob der vor der Leber und dem dorsalen Pankreas gelegene Vorderdarmabschnitt sich fernrohrartig in den Dotterdarm einschieben wollte. Das ist eben der Ausdruck der starken Wucherung und Verlängerung des Vorderdarms, durch welche die beiden genannten Drüsen, Leber und dorsales Pankreas, aus dem Darmkanal ausgeschieden werden. Die kranio-kaudal fortschreitende Differenzierung des Vorderdarms ist also die Ursache der Anlage sowie der Isolation der grossen Bauchdrüsen.

In Betreff der Gallenblasenanlage, welche schon im ersten Stadium angedeutet war, wurde schon erwähnt, dass sie im zweiten Stadium bereits in den Bereich des Ductus choledochus hineingezogen ist. Ihr hinteres Ende geht aber noch direkt in die Ventralwand des Dotterdarms über. Die Gallenblasenanlage hat also ihr Verhältnis zum Dotterdarm nicht verändert und ihr Übergang in den Bereich des Ductus choledochus ist ein passiver. Im ersten Stadium wurde sie durch einen bestimmten Abschnitt der ventralen Darmwand gebildet; im zweiten Stadium gehört sie schon in ihrem grössten Teil der Ventralwand des Ductus choledochus an. Im Querschnitt sieht

jetzt die Gallenblasenanlage seitlich zusammengedrückt, d. h. dorsoventral ausgezogen, aus. Entsprechend ihrem hinteren Teil, wo ihre rechte Seitenwand in die rechte Wand des Darms übergeht, sehen wir eine leicht angedeutete Hervorbuchtung der letzteren, welche wir als erste Andeutung des rechten ventralen Pankreas betrachten.

Im zweiten Stadium hat die Leber und das dorsale Pankreas sich bereits nach rechts gewandt. Besonders stark ist die Rechtsdrehung beim dorsalen Pankreas ausgeprägt, dessen ursprünglich rechte Wand zur ventralen geworden ist. Zwischen dieser ventralen Pankreaswand und der rechten Darmwand zieht die von hinten kommende Vena mesenterica, welche von hier weiter nach vorne verläuft, die ganze rechte Darmwand umbiegend, um vor der Mündungsstelle des Ductus choledochus sich mit der Vena omph. mes. sinistra zum Ductus venosus zu vereinigen. Die Vena mesenterica wird in ihrem vordersten Teil ein wenig von der nach rechts gewandten Leber bedeckt und zur rechten Darmwand zugeedrückt. Ebenso wird sie auch vom dorsalen Pankreas bedeckt und zur genannten Darmwand zugeedrückt. Frei und unbedeckt bleibt sie nur eine kleine Strecke lang, zwischen den jetzt gegeneinander gewandten Drüsen, d. h. zwischen Leber und dorsalem Pankreas.

Die Wurzel der Vena mesenterica wird durch einen schwächtigen Mesenterialzweig gebildet, welcher von hinten kommt und ein wenig hinter dem dorsalen Pankreas sich mit einigen von links und vorne kommenden Dottervenen vereinigt, um von hier aus weiter nach vorne den beschriebenen Weg zum Ductus venosus zu verlaufen.

III.

Im dritten Stadium sehen wir schon zwei gut ausgeprägte ventrale Pankrease. Wenn wir einen Querschnitt in der Gegend der Choledochusmündung betrachten, so sehen wir entsprechend dem hinteren Ende der Gallenblase eine kreuz-

förmige Ausstülpung der ventralen Darmwand. Diese Ausstülpung besteht aus zwei seitlichen und einem mittleren Schenkel. Der letztere ist ventralwärts und ein wenig nach rechts gewandt und stellt eben den Querschnitt des Hinterendes der Gallenblase dar. Von den zwei seitlichen Schenkeln ist der rechte zugleich dorsalwärts gewandt; es ist das rechte ventrale Pankreas, welches bereits im vorigen Stadium angedeutet war. Jetzt stellt es schon einen teilweise dorsalwärts gerichteten Blind-sack dar, welcher entlang der Vena mesenterica an der rechten Darmwand dem dorsalen Pankreas entgegenwächst. Der linke seitliche Schenkel der genannten kreuzförmigen Ausstülpung ist das linke ventrale Pankreas, welches zugleich auch ventralwärts gerichtet ist. Es ist klar, dass die beiden ventralen Pankrease dort entstehen, wo die Seitenwände der Gallenblase resp. des Ductus choledochus in die Seitenwände des Darmes übergehen, und die geschilderte kreuzförmige Ausstülpung ist eben der Ausdruck dieser Erscheinung. Dasselbe sahen wir auch beim Hühnchen, wo auf Fig. 64 eine ähnliche kreuzförmige Ausstülpung angedeutet ist, nur mit dem Unterschiede, dass hier der mittlere, der Gallenblase entsprechende Schenkel vielmal länger ist als die seitlichen Schenkel, welche den ventralen Pankreasen entsprechen. Das hängt hier vom Vorhandensein zweier Lebergänge ab. Beim Salamander, wo nur ein Lebergang vorhanden ist, ist der mittlere Schenkel viel kürzer und sogar kleiner als die seitlichen Schenkel. Göppert (L. 16) giebt für Triton alpestris eine Zeichnung, wo eine kreuzförmige Ausstülpung sichtbar ist, ganz so, wie wir sie beim Salamander finden. Eine ähnliche Erscheinung sahen wir bei allen von uns untersuchten Wirbeltieren, mit Ausnahme der Selachier, wo überhaupt keine ventralen Pankrease vorhanden sind. Wir schliessen daraus, dass überall die beiden ventralen Pankrease aus den seitlichen Darmwänden entstehen, entsprechend den Übergangsstellen der seitlichen Choledochuswände in die letzteren, ebenso wie die

Gallenblase aus der ventralen Darmwand entsteht, entsprechend der Übergangsstelle der ventralen Leber- resp. Choledochuswand in die Ventralwand des Dotterdarms. Später werden bei allen Wirbeltieren die beiden ventralen Pankrease, ebenso wie die Gallenblase, in den Ductus choledochus hineingezogen. Bei den Selachiern wird die Gallenblase sehr früh in den Ductus choledochus hineingezogen. Darin liegt vielleicht ein mechanisches Moment, welches die Entstehung der ventralen Pankrease bei den Selachiern verhindert.

Die geschilderte kreuzförmige Ausstülpung muss selbstverständlich nur als Ausdruck der an der Übergangsstelle des Ductus choledochus in den Darmkanal sich abspielenden Prozesse betrachtet werden. Sie spricht nur dafür, dass die Anlagen der ventralen Pankrease und der Gallenblase einer und derselben Darmzone gehören, welche sich später als die der Leberanlage entsprechende Darmzone differenziert. Allerdings scheint auch innerhalb der ersteren eine gewisse Verschiedenheit vorhanden zu sein, indem die Gallenblase immer etwas früher zur Entstehung gelangt, als die ventralen Pankrease. Sollte aber die Gallenblase zu früh angelegt und zu früh in die Leber hineingezogen werden, so mag das eben die Entstehung der ventralen Pankrease völlig verhindern, wie es in Bezug auf die Selachier angenommen werden kann.

Was den Entwicklungsgrad der drei in diesem Stadium schon vorhandenen Pankrease anbetrifft, so ist das dorsale Pankreas am stärksten entwickelt. Es zeigt schon an seiner Oberfläche viele kurze Knospen oder Acini, welche der Drüse die Rebenform verleihen. Die einzelnen Acini sind auf den Schnitten selten quer getroffen, eben weil sie kurz sind. In den wenigen Fällen aber, wo sie quer getroffen sind, stellen sie runde Schlingen mit kleinem centralen Lumen dar, um welches eine einzige Reihe Cylinderzellen gruppiert ist, in denen noch viele Dotterkügelchen vorhanden sind. Die Dotterkügelchen sind in dem dem Lumen zugewandten Zellenteil enthalten

welcher viel grösser ist, als der basale, unter dem Kern befindliche, Zellenteil. Letzterer enthält keine Dotterkugeln und besteht nur aus durchsichtigen ungefärbtem Protoplasma; durch den Kern ist er vom oberen dem Lumen zugewandten Zellenteil geschieden, welcher infolge der von uns angewandten Doppelfärbung mit Borax-Karmin und Pikrinsäure gelb erscheint. Da die Kerne bei dieser Färbung rot bleiben, so erhält ein quer durchschnittener Pankreasacinus das Aussehen einer kreisförmigen, aus drei konzentrischen Ringen bestehenden Schlinge: der innerste Ring ist am breitesten und gelb gefärbt; der mittlere Ring ist rot gefärbt und stellt eine Kette dicht gedrängter Kerne dar; der äussere Ring ist am schmalsten, ungefärbt und durchsichtig. Wenn die Acini tangential oder in der Längsrichtung getroffen sind, so ändert sich entsprechend das mikroskopische Bild. Immer können wir aber in ihnen die Cylinderzellen wahrnehmen, deren innerer dem Lumen zugewandter Teil infolge des Dotterkugelngehalts gelb gefärbt erscheint. Der weite Ausführungsgang des dorsalen Pankreas mündet von der dorsalen und rechten Seite her in die dorsale Darmwand. Die Zellen dieses Ganges sind ebenfalls cylindrisch, aber reichhaltiger an Dotterkugeln, welche hier und da auch in ihren Basalteilen angetroffen werden. Das dorsale Pankreas wächst der Vena mesenterica entlang nach rechts und ventralwärts, teilweise auch kranialwärts, und ist bestrebt, mit dem rechten ventralen Pankreas sich zu vereinigen. In diesem Stadium ist die Vereinigung noch nicht zustande gekommen, doch liegen die beiden Drüsen schon nahe nebeneinander und berühren sich schon fast an ihren blinden Enden. Sie bedecken schon gemeinschaftlich fast den ganzen der rechten Darmwand anliegenden Abschnitt der Vena mesenterica, welche also zwischen dieser Darmwand einerseits und dem dorsalen und rechten ventralen Pankreas andererseits verläuft. Letzteres ist noch unverzweigt und lässt sich leicht vom dorsalen Pankreas unterscheiden. Das linke ventrale Pankreas ist kleiner als das rechte und ebenfalls unverzweigt.

Die Schlingen des dorsalen Pankreas lassen sich infolge ihrer oben beschriebenen Eigentümlichkeiten vom umgebenden Mesenchym leicht unterscheiden. Letzteres besteht hier, ebenso wie beim Hühnchen, aus fixen und freien Zellen (Fig. 73, Mes.). Die Kerne sind in beiderlei Zellen dieselben, d. h. von gleicher Struktur und Grösse. Es sind feinkörnige, rot gefärbte Kerne, wie wir sie auch in den übrigen Geweben, ausser den Blutkörperchen, sehen. Der protoplasmatische Körper der fixen Zellen sendet zarte durchsichtige Ausläufer aus. Die Ausläufer der benachbarten Zellen vereinigen sich zu einem Netz, in dessen Maschen die freien Zellen liegen. Letztere haben einen kleinen runden Protoplasmakörper, der im zweiten Stadium noch Dotterkügelchen enthielt, im dritten Stadium aber von letzteren schon vollständig frei ist. Die Konturen der freien Zellen sind nicht scharf und haben öfters ein zerrissenes Aussehen. Da das Protoplasma der fixen und freien Mesenchymzellen sich nicht färbt, die Kerne aber rot sind, so sieht man im dritten Stadium innerhalb des Mesenchym nur dort eine Gelbfärbung, wo entodermale Elemente, d. h. pankreatische Schlingen, liegen. Die Gelbfärbung hat also hier eine diagnostische Bedeutung, besonders in den Fällen, wo die Pankreasschläuche so getroffen sind, dass die Lage ihrer Elemente nicht vollständig klar erscheint. Das ist deswegen von besonderer Wichtigkeit, weil das dorsale Pankreas und seine Verzweigungen hier noch nicht von cirkulär angeordnetem Gewebe umgeben sind, welches beim Hühnchen uns die Diagnose erleichtert hat. Solches Gewebe sehen wir beim Salamander im dritten Stadium in der Umgebung des ganzen Vorderdarms, welcher von ihm vollständig umspinnen erscheint. Das dorsale Pankreas hat aber, wie gesagt, noch kein cirkuläres Gewebe um sich.

Die Leber hat sich unterdessen stark vergrössert und den Ductus venosus schon vollständig umgeben, sodass letzterer jetzt gewissermassen als centrales Gefäss die Leber von hinten

nach vorne durchbohrt. Die Leberbälkchen lassen im Längsdurchschnitt eine doppelte Reihe Drüsenzellen unterscheiden. Innerhalb der Bälkchen sieht man selten einen kleinen Hohlraum.

Um die Lage und Ausdehnung der Leber im dritten Stadium zu verstehen, muss man zuerst die unterdessen am Vorderdarm stattgefundenen Veränderungen kennen. Schon im vorigen Stadium war letzterer ein wenig von der Körpermittelebene nach links, die Leber und dorsales Pankreas nach rechts abgewichen. Hierdurch war also der Anfang der gastro-duodenalen Drehung angedeutet. Im dritten Stadium hat der Vorderdarm infolge der stark vorgeschrittenen Differenzierung und Wucherung seiner Wand an Länge bedeutend zugenommen, besonders in seinem hintersten dem Duodenum entsprechenden Abschnitt. Unter dessen ist auch nicht weit hinter der Mündung der primitiven Trachea der Magen zum Vorschein gekommen, welcher (Fig. 74, Ma) etwa $\frac{4}{5}$ des transversalen Durchmessers der Leibeshöhle einnimmt. Da der Magen nach links verlagert ist, so ist das Mesogastrium (ib. Mes.) ebenfalls nach links hinübergezogen. Das hinter dem Magen liegende Duodenum hat so stark an Länge zugenommen, dass es sich quer lagern musste. Es bildet jetzt eine in einer transversalen Ebene liegende, mit der Konvexität ventralwärts gerichtete Schlinge, welche fast den ganzen Querschnitt der Leibeshöhle einnimmt; ihr kraniales Ende liegt in der linken Hälfte der letzteren als direkte Fortsetzung des Magens; ihr kaudales Ende liegt in der rechten Hälfte der Leibeshöhle und biegt plötzlich nach hinten um, um in den Dotterdarm überzugehen. Bei dieser Verlagerung haben sich Magen und Duodenum, welche zusammen jetzt eine Spirale bilden, gleichzeitig ein wenig um ihre Längsachse gedreht und tordiert. Diese Drehungsbewegung geschah in der Richtung des Uhrzeigers (wenn man letzteren sich in der Ebene der Fig. 74 vorstellt). Dadurch wurde das Mesogastrium noch mehr nach links

hinübergezogen und das Duodenum lagerte sich so, dass seine ursprünglich ventrale Fläche zur vorderen, seine ursprünglich dorsale Fläche zur hinteren wurde. Die Choledochusmündung wurde dabei ein wenig nach vorne und rechts, die Mündung des dorsalen Pankreas ein wenig nach hinten verschoben. Die stark gewucherte Leber (Fig. 74, Le) liegt an der ventralen Magenfläche und sieht im Querschnitt halbmondförmig aus. Rechts geht von der Leber eine platte Lamelle dorsalwärts ab und zieht zwischen Magen und linker Leibeshöhlenwand bis zum Mesenterium (ib. NB), mit dem sie sich verbindet. Zwischen dieser Lamelle und Magen entsteht ein enges Peritonealfenster (Per.f.). Weiter hinten hört die genannte Lamelle auf und rechts vom Peritonealfenster taucht das dorsale und rechte ventrale Pankreas auf; links vom Peritonealfenster ist der hintere schmalere Magenabschnitt sichtbar. Noch weiter hinten, d. h. innerhalb der Konkavität der oben beschriebenen, transversal liegenden Duodenalschlinge, verschwindet das Peritonealfenster und wir sehen im breiten Mesenterium zwischen dem links liegenden kranialen Ende der Duodenalschlinge einerseits und dem dorsalen und rechten ventralen Pankreas andererseits die jetzt stärker gewordene Vena mesenterica. Letztere zieht im Mesenterium von hinten nach vorne, wendet sich innerhalb der Konkavität der Duodenalschlinge ventralwärts, verläuft hier, wie schon gesagt, zwischen kranialem Ende dieser Schlinge und beiden genannten Pankreasen schräg zum Ductus choledochus, nimmt dicht vor letzterem oder richtiger dorsalwärts vom letzteren, die schon sehr schwächige Vena omphalo-mesenterica sinistra in sich auf und senkt sich in die Leber ein, welche sie als Ductus venosus durchbohrt, um zum Sinus venosus zu gelangen. Die Vena omphalo-mesenterica sinistra, welche an der ventralen Wand des Dotterdarmes kaudo-kranial verläuft, muss jetzt, um sich am Ductus choledochus mit der Vena mesenterica zu vereinigen, die ventrale resp. konvexe Fläche der Duodenalschlinge über-

brücken. In den nächsten Stadien wird die Vena omphalo-mesenterica sinistra noch kleiner, bleibt aber gewöhnlich auch beim erwachsenen Tier als winzige Vena Rusconi (Hochstetter, I. 33) erhalten. Aus dem ursprünglichen embryonalen Venensystem, dessen Grundlage die beiden Venae omphalo-mesentericae bildeten, entstand also ein neues, definitives Venensystem, dessen Grundlage die Vena mesenterica bildet. Letztere liegt gewissermassen innerhalb der Bauchorgane, innerhalb der durch die Gastroduodenaldrehung entstandenen Spirale des Darmtraktes, und ist daher am geeignetsten, um als Sammelvene für die Bauchorgane zu dienen. Sie bildet auch daher die Grundlage der definitiven Vena portae.

Die Leber reicht hinten bis zur Duodenalschlinge. Dabei bedeckt sie mit ihrer hinteren Fläche die Gallenblase, den Ductus choledochus und die beiden ventralen Pankrease und dringt auch gewissermassen zwischen diese Organe ein, sodass letztere auf dem Querschnitt in Lebergewebe eingebettet erscheinen. Der Ductus choledochus mündet jetzt in die Vorderwand des kaudalen Endes der Duodenalschlinge. Während im zweiten Stadium (Fig. 73) die Choledochusmündung in einem Niveau mit der Mündung des dorsalen Pankreas lag, liegt jetzt letztere infolge der Gastroduodenaldrehung des Darmtraktes weiter hinten. Denken wir uns zwischen diesen beiden Mündungen eine gerade Linie gezogen, so wird sie ungefähr die Richtung bezeichnen, in welcher das dorsale und rechte ventrale Pankreas einander entgegenwachsen. Diese Linie verläuft von rechts, vorne und der ventralen Seite her nach links, hinten und dorsalwärts. Der Niveauabstand der beiden genannten Mündungen entspricht ungefähr der Dicke der Duodenalschlinge.

IV.

Im vierten Stadium erhält noch die Wand des Darmtraktes und der aus ihm entstammenden Organe eine gehörige Anzahl

von Dotterkügelchen. Die Leber hat sich wenig verändert; sie ist nur ein wenig grösser geworden. Die beiden ventralen Pankrease und die Gallenblase sind jetzt schon in den Ductus choledochus hineingezogen und stellen Anhangsorgane des letzteren dar. Die Gallenblase hängt schon an einem deutlich ausgeprägten Ductus cysticus, der nach rechts und ventralwärts verläuft (cf. Fig. 77, D. cy.). Die ventralen Pankrease haben sich verzweigt, das rechte mehr als das linke. Letzteres hat sich dabei um den vorderen resp. dorsalen Umfang des Ductus choledochus gedreht und mit seinen eigenen Verzweigungen diejenigen des rechten ventralen Pankreas berührt. Zur Verschmelzung derselben kam es aber noch nicht. Dafür haben sich schon dorsales und rechtes ventrales Pankreas innig verbunden, und obgleich die Verzweigungen des letzteren im allgemeinen eine weniger differenzierte Wand besitzen als die Schläuche des dorsalen Pankreas, so sind doch die beiden Drüsen schon nicht mehr genau von einander abzugrenzen. Die ursprünglichen drei Pankrease bilden jetzt eine einzige Drüsenmasse, in der man in den nächsten Stadien schon nicht mehr die einzelnen Bestandteile unterscheiden können. Wir können schon also von einer einheitlichen Bauchspeicheldrüse sprechen, die zwei ventrale, in den Ductus choledochus mündende Ausführungsgänge und einen weiter hinten liegenden, in das Kranialende der Duodenalschlinge mündenden, dorsalen Ausführungsgang besitzt. Die Bauchspeicheldrüse liegt innerhalb der Konkavität des Duodenums, hinter der Leber, und umfasst die Vena mesenterica oder schon richtiger die Vena portae von der rechten Seite her. Die zwei ventralen Ausführungsgänge der Bauchspeicheldrüse liegen an ihrem vorderen Pol, der dorsale Ausführungsgang, welcher eigentlich einem mehr kranialen Darmabschnitt gehört, liegt an ihrem hinteren Pol. Das erklärt sich, wie schon erwähnt, durch die Bildung der transversal liegenden Duodenalschlinge, wodurch der ganze Vorderdarm gewissermassen in eine Spirale umgewandelt wurde.

Im vierten Stadium finden wir die erste Anlage der Milz. Sie (Fig. 74, Mi) stellt einen dem linken Visceralblatt des Mesogastrium eng anliegenden, dorso-ventral abgeplatteten Herd verdichteten Mesenchymgewebes dar. Dieser Mesenchymherd ragt ein wenig in die Leibeshöhle hinein. Er besteht wie das übrige Mesenchym aus freien und fixen Zellen. Die letzteren

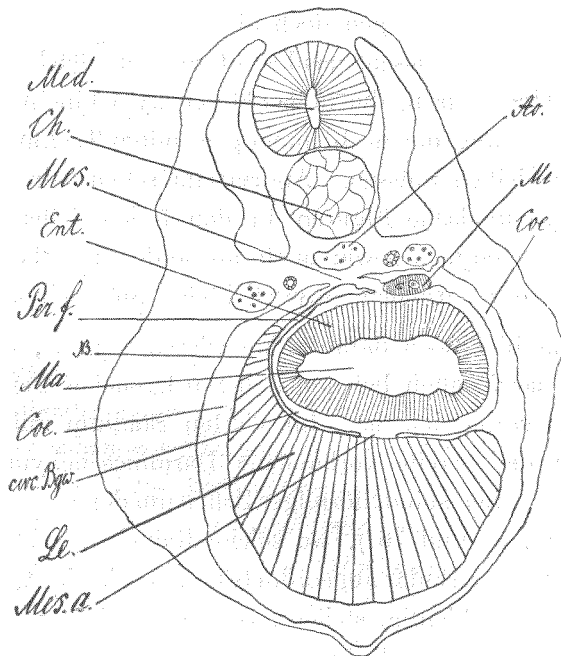


Fig. 74.

sind in kleinerer Zahl vorhanden als die ersteren. Der Mesothelüberzug der Milz unterscheidet sich wesentlich von dem übrigen Mesothel. Letzteres stellt im ganzen Visceralblatt ein einschichtiges plattes Epithel dar, welches im Querschnitt eine Kette lang ausgezogener Spindelzellen bildet. An der Milz stellt der Mesothelüberzug eine unregelmässige Reihe polygonaler Embryonalzellen dar, welche mit den freien Mesenchymzellen identisch sind.

Diese Zellenreihe hat ein zerrissenes Aussehen, die einzelnen Zellen liegen locker nebeneinander und in wechselnden Abständen, sodass man hier kaum von einem Epithel sprechen kann. Es macht vielmehr den Eindruck, als ob die Milzanlage ihres Mesothelüberzuges entblösst wäre, da man den letzteren nicht deutlich genug vom verdichteten Mesenchym abgrenzen kann. Wir sehen stellenweise in denjenigen Zellen, welche ihrer peripheren Lage wegen doch als dem Mesothel angehörend betrachtet werden müssen, senkrecht zur Oberfläche stehende karyokinetische Figuren, die in das Mesenchym hineinragen und nach deren Teilung die nach innen gewandten Tochterzellen im Mesenchym bleiben müssen. Andererseits sehen wir auch hier und da karyokinetische Figuren in den freien Zellen des verdichteten Mesenchym, sowie auch an anderen Stellen in den freien Zellen des normalen, unverdichteten Mesenchym.

Es muss hier noch darauf hingewiesen werden, dass beim Salamander sowie auch bei den anderen Urodelen wenig Darmmesenchym vorhanden ist. Im vierten Stadium bildet beim Salamander das bereits vorhandene Darmmesenchym cirkulär angeordnete Reihen spindelförmiger Zellen um den ganzen Vorderdarm (cf. Fig. 75 und 76¹⁾), wo solche Reihen den Magen umspinnen). Dieses cirkulär angeordnete Gewebe ist im Querschnitt gewöhnlich zweischichtig, stellenweise mehrschichtig, selten einschichtig. Es liegt dem Entoderm dicht an. Zwischen Mesothel und cirkulärem Gewebe ist sehr wenig normales retikuläres Mesenchymgewebe vorhanden; wir begegnen hier (Fig. 76) gewöhnlich nur einzelnen freien Mesenchymzellen, seltener fixen Sternzellen. Die Milzanlage (ib. Mi) liegt mit ihrer ventralen Fläche dicht dem cirkulär angeordneten Gewebe an. Seitlich ist sie spärlich von retikulärem Mesenchymgewebe umgeben.

¹⁾ Die Bilder der Nekturuslarven sind denjenigen der Salamanderlarven fast identisch und können daher hier zur Erklärung dienen.

Wenn wir uns jetzt fragen: wodurch wurde die Milzanlage eingeleitet, so müssen wir folgendes antworten. Das oben beschriebene Aussehen des mesothelialen Milzüberzuges, durch welches er sich vom übrigen Mesothel drastisch unterscheidet, spricht für seine aktive Beteiligung an der Milzanlage. Diese Beteiligung besteht höchst wahrscheinlich in einer Vermehrung der Zahl der freien Mesenchymzellen. Übrigens sahen wir auch innerhalb der letzteren hier und da karyokinetische Figuren, welche auf eine teilweise Vermehrung derselben durch eigene Proliferation hinweisen. Eine dritte Entstehungsquelle freier Mesenchymzellen ist das Entoderm. Zwar ist letzteres vom cirkulär angeordneten Gewebe umspinnen, doch sieht man öfters (Fig. 76), wie durch dasselbe Zellen, welche vom Entoderm sich abgelöst haben, ins Mesenchym hinüberwandern. Dabei müssen die Zellen ihre Form mehrfach ändern; anfangs tritt nur der eine Pol der Zelle durch die cirkulär angeordnete Gewebeskette hindurch; die Zelle bekommt eine birnförmige Gestalt. Allmählich zieht sich die eine Zellenhälfte hinüber und wir erhalten die Biskuitform. Noch später sehen wir abermals die Birnform, wobei schon der grösste Teil der Zelle hinübergewandert ist. In einem Falle sahen wir (beim *Necturus*) sogar einen aus dem Entodem ausgehenden Zellenzug, dessen letzte Zelle noch durch das cirkulär angeordnete Gewebe hindurchwanderte (Fig. 76, Mi). Es sei hier hinzugefügt, dass dieser Zellenzug nicht an ein Gefäss gebunden war, wie es Maurer (L. 62) für Triton und Axolotl angiebt, wo entodermale Zellen längs der kleinsten Arterien durch die Muscularis¹⁾ des Magens hindurchwandern sollen. Überhaupt sahen wir bei unseren Untersuchungen weder beim Salamander noch bei den anderen Urodelen zur Zeit der Milzanlage ähnliche Gefässe zum oder vom Entoderm durch das cirkulär angeordnete Gewebe hindurchtreten.

¹⁾ Das cirkulär angeordnete Gewebe nennt Maurer schon jetzt Muscularis.

Die beschriebenen Zellenbilder sprechen unzweifelhaft dafür, dass ein Teil der freien Mesenchym- resp. Milzzellen aus dem Entoderm her stammt. Da letzteres noch Dotterkügelchen enthält, so könnte man erwarten, dass die aus ihm stammenden freien Embryonalzellen ebenfalls solche enthalten werden. Das ist aber nicht der Fall, denn die Entodermzellen lösen sich niemals aus dem epithelialen Verbande in toto, d. h. als Cylinderzellen mit grossem Protoplasmakörper und Dotterkügelchengehalt, sondern als durch indirekte Teilung entstandene Tochterzellen, welche von der Mutterzelle nur ganz wenig Protoplasma mitbekommen¹⁾. In der That besitzen alle freien Mesenchymzellen einen kleinen Protoplasmakörper, dessen Konturen oft ein zerrissenes Aussehen haben. Es ist möglich, dass gerade, wo wir im Mesenchym eine Zelle mit solchen Konturen antreffen, wir sie als entodermalen Ursprungs betrachten müssen. Andererseits ist es aber auch möglich, dass die aus dem Mesothel stammenden Zellen ebenfalls zerrissene Konturen haben können.

Wie sich beim Salamander das Entoderm in den jüngeren Stadien zum Mesenchym verhielt, darüber können wir jetzt Näheres nicht angeben. Es gehört auch nicht in den Rahmen dieser Arbeit hinein, da wir hier nicht die Entstehung des Mesenchyms betrachten wollen. Darüber ein anderes Mal. Wir glauben mit Sicherheit sagen zu können, dass beim Salamander noch zur Zeit der Milzanlage aus dem Entoderm Zellen ins Mesenchym- resp. Milzgewebe übergehen. Beim Hühnchen haben wir Ähnliches in jüngeren Stadien gesehen, zur Zeit der Milzanlage aber war solch ein Zellenübergang dort nicht mehr möglich. Im übrigen ist die Milzanlage beim Salamander gleich derjenigen beim Hühnchen. Auch beim Salamander ist es ein an einen gewissen Abschnitt des linken Visceralblattes gebundener Herd mesenchymatösen Gewebes, welcher die eigent-

¹⁾ Ähnliches konstatiert auch Retterer (S. 78).

liche Milzanlage bildet. Letztere wird auch beim Salamander durch Zunahme der Zahl der freien Mesenchymzellen, gewissermassen durch Verdichtung des Mesenchymgewebes eingeleitet. Die Topographie der ersten Milzanlage beim Salamander unterscheidet sich von derjenigen beim Hühnchen nur dadurch, dass beim Salamander dieses Organ von vorne herein seine definitive Lage an der Dorsalwand des Magens einnimmt, während es beim Hühnchen viel später dies thut, als der Magen sich weit nach hinten verschiebt und mit seinem Fundus stark nach links ausbuchtet, wodurch die ursprünglich dem Niveau des Duodenums angehörende Milz (s. Fig. 67) ebenfalls nach links hinübergezogen und in die definitive Lage an der Dorsalwand des Magens gebracht wird. Beim Salamander, wo das Mesogastrium kurz und das Mesenchym spärlich vorhanden ist, wären solche Verschiebungen nicht gut möglich.

Der Unterschied in dem topographischen Verhalten der ersten Milzanlage zum Darmtrakt beim Hühnchen und Salamander spricht gerade am besten für die Unabhängigkeit derselben vom Darmtrakt. Die Milzanlage ist eben nur an einen gewissen Abschnitt des Mesothels gebunden und wenn sie ihre Lage zu den einzelnen Abschnitten des Darmtrakts ändert (wie z. B. beim Hühnchen), so ist es eigentlich der letztere, der sich verschiebt und seine Lage zum genannten Abschnitt des Mesothels ändert. Am besten werden wir es bei Betrachtung der ersten Milzanlage beim Frosch sehen.

Innerhalb der Milzanlage des Salamanders sehen wir einige Lumina, welche von den Fäden des retikulären Mesenchymgewebes begrenzt sind und Blutkörperchen enthalten. Gewöhnlich sieht man in jedem dieser Lumina 1—2 Blutkörperchen, selten schon drei. Betrachten wir eine kontinuierliche Serie von Querschnitten, so finden wir, dass auf den weiter hinten liegenden Schnitten die genannten Lumina allmählich zusammenfliessen, sodass wir zuletzt im hinteren Teil der Milzanlage, an

ihrer ventralen Seite, ein einziges, aber grösseres Lumen erhalten, in dem schon 5—6 oder noch mehr Blutkörperchen enthalten sind. Das ist der Querschnitt der Vena lienalis. Letztere hat schon ihre eigene Endothelialwand, während die innerhalb der Milzanlage eingeschlossenen Zweigchen derselben eine solche noch nicht besitzen. Auf einem den hinteren Teil der Milz treffenden Querschnitt liegt das Lumen der Vena lienalis rechts und ventralwärts und wird von der linken und dorsalen Seite her halbmondförmig vom Milzgewebe umgeben. Weiter hinten hört das Milzgewebe auf und wir sehen auf den Schnitten nur die Vena lienalis. Sie verläuft von der Milzgegend nach hinten, rechts und ventralwärts. Daher verschiebt sich ihr Lumen auf den weiter kaudalwärts folgenden Schnitten immer mehr nach rechts und ventralwärts. Unterdessen taucht auf den Schnitten die Bauchspeicheldrüse auf, anfangs ihr mehr ventralwärts liegender vorderer Pol und allmählich auch ihr mittlerer und hinterer Teil, dessen Gewebe schon mehr dorsalwärts liegt. Die Vena lienalis verläuft an der rechten Seite der Bauchspeicheldrüse, nimmt aus ihr einige venöse Zweigchen in sich auf und mündet dann, indem sie die hintere Pankreas-kante ein wenig umbiegt, in die Vena portae (ursprünglich Vena mesenterica).

Wir sehen, dass auf den Schnitten, wo die Milz noch getroffen ist, von der Bauchspeicheldrüse noch keine Spur vorhanden ist. Erst 7—8 Schnitte hinter dem kaudalen Milzende tauchen die vordersten Pankreasschläuche auf den Schnitten auf. Sie liegen aber, wie gesagt, weit ventralwärts. Weiter hinten wird aber die Zahl derselben grösser und sie nehmen immer mehr Raum nach der dorsalen Seite zu ein, sodass etwa 25 Schnitte hinter dem kaudalen Milzende der hintere dorsale Pankreaspol ungefähr dieselbe topographische Lage hat, wie weit vorne die Milzanlage. Dieser Umstand kann den Forscher leicht irre führen, indem man geneigt sein könnte, anzunehmen,

dass beim Salamander das dorsale Pankreasende in der Milz gegend liegt.

Beim Salamander ist also die enge Nachbarschaft von Milz und Pankreas, wie wir sie beim Hühnchen gesehen haben, nicht vorhanden. Der einzige Zusammenhang dieser beiden Organe besteht im geschilderten Verlauf der Vena lienalis. Ein Übergang von pankreatischen Elementen in die Milzgend ist unmöglich, weil diese Elemente einen sehr weiten Weg zurücklegen müssten. Es kommt noch der Umstand hinzu, dass wir beim Salamander niemals vom Pankreas abgetrennte Drüenschläuche finden konnten, sondern in allen Fällen waren letztere auf dem einen oder auf dem anderen Schnitt mit dem Mutterboden verbunden. Aber könnte nicht ein einziger Drüenschlauch vom Pankreas sich abgetrennt haben, in die Milzgend hinübergegangen sein und, nachdem er noch mesenchymatöse Elemente in sich aufgenommen hätte, die erste Milzanlage gebildet haben? Und ist nicht vielleicht in solchem Fall eines der in der Milzanlage vorhandenen Lumina das ursprüngliche Lumen des abgetrennten pankreatischen Drüenschlauches? Diese Hypothese, welche von Voit (L. 99) für Triton und Axolotl aufgestellt worden ist, müssen wir mit aller Entschiedenheit zurückweisen. Wenn die Milzanlage wirklich ein modifizierter Pankreasschlauch wäre, so müsste letzterer wie schon gesagt, einen sehr weiten Weg aus der Duodenal- in die Magenegend zurückgelegt haben, um an der Stelle der künftigen Milz zu liegen zu kommen. Zweitens können wir in der Milzanlage absolut nichts finden, was an das Pankreas erinnern sollte. Die Milzanlage besteht ebenso wie das übrige Mesenchym, aus freien und fixen Zellen, in welchen keine Dotterkugeln vorhanden sind, während die Pankreaszellen noch eine beträchtliche Anzahl derselben enthalten. Wir können nirgends in der Milzanlage eine kreisförmige Anordnung von Elementen um ein centrales Lumen finden; man sieht hier nirgends wenigstens 2—3 eng miteinander ver-

bundene Cylinderzellen oder überhaupt eine einzige Cylinderzelle, welche wenigstens durch ihre Form an die Pankreaszellen erinnern könnte, schon abgesehen vom Dotterkügelchengehalt der letzteren. Wenn ein Pankreasschlauch wirklich in die Milzanlage übergegangen wäre, so könnte er nicht unbemerkt hier bleiben, schon aus dem Grunde, weil die Dimensionen der ersten Milzanlage nicht diejenigen eines Pankreasschlaches, wenigstens im Querschnitt, übertreffen. Was die in der Milzanlage sichtbaren Lumina anbetrifft, so enthalten sie immer Blutkörperchen und stellen die Wurzeln der Vena lienalis dar, in welche sie auch alle ohne Ausnahme münden. Wir haben nie gesehen, dass ein und dasselbe Lumen auf zwei benachbarten Schnitten keine Blutkörperchen enthalten sollte, und wir haben überhaupt selten einen Schnitt auffinden können, wo in einem Lumen der Milzanlage keine Blutkörperchen vorhanden wären. Woit spricht indessen von einem einzigen Milzlumen und sagt, dass man in letzterem „stellenweise eine farblose, durchsichtige Masse sieht, welche einem Sekret ähnelt und in jedem Falle an das im Darm der der Axolotllarven enthaltene Sekret erinnert.“ Es scheint uns, dass Woit die farblosen, durchsichtigen Ausläufer der fixen Mesenchymzellen, welche die Milzlumina umgeben, für Sekret hält. Es macht nämlich auf uns den Eindruck, als hätte Woit vollständig an das Vorhandensein eines farblosen, undurchsichtigen Protoplasmas bei den Milzzellen vergessen. Aus diesem Protoplasma bestehen ja eben die Ausläufer der fixen Mesenchym- resp. Milzzellen. Wenn man bei den Urodelen nur die grossen intensiv gefärbten Kerne beachtet, so kann man wirklich, wenn man durchaus die Milz vom Pankreas ableiten will, manchmal eine mehr weniger kreisförmige Anordnung einzelner Kerne um ein Milzlumen konstatieren. Wenn man aber genauer zusieht, so bemerkt man sofort, dass ein Teil dieser Kerne fixen, der andere Teil freien Milzzellen gehört und dass die das Milzlumen umgebende farblose durchsichtige Masse einfach die mit

einander verbundenen Ausläufer der fixen Zellen darstellt. Stellenweise reicht auch eine freie Mesenchymzelle bis an den Rand des Lumens oder sogar über denselben hinüber, sodass ein Teil auch ihres Protoplasmakörpers in die das Milzlumen umgebende durchsichtige Masse hineingehört. Es scheint uns, auf Grund des Gesagten, dass Voit eben diese Masse für Sekret angesehen und das zufällig von Blutkörperchen befreite Milzlumen für einen Rest eines pankreatischen Lumens gehalten hat.

Wenn wir die obigen Ausführungen resumieren, so müssen wir sagen, dass auch beim Salamander die erste Milzanlage einen an einen gewissen Mesothelabschnitt gebundenen Mesenchymherd darstellt und in keinem genetischen Zusammenhang mit der Bauchspeicheldrüse steht. Was den Übergang von entodermalen Zellen in die Milzanlage anbetrifft, so ist das eine Erscheinung, welche sich nicht auf das Milzgewebe allein beschränkt, sondern das Darmmesenchym im allgemeinen betrifft. Das Milzgewebe enthält verhältnismässig nicht mehr entodermale Zellen als das übrige Darmmesenchym. Beim Salamander wird die Milzanlage ebenso wie beim Hühnchen durch Verdichtung des entsprechenden Mesenchymherdes eingeleitet. Diese Verdichtung ist aber beim Salamander nicht so deutlich wie beim Hühnchen ausgesprochen. Sie kommt hauptsächlich auf Kosten der aus dem Mesothel ausgeschiedenen freien Zellen zustande.

Was die weitere Entwicklung der Milz anbetrifft, so wollen wir nur kurz angeben, dass sie beim fortschreitenden Wachstum sich immer mehr in die Leibeshöhle hineinstülpt, wobei sie aber beständig einen Anhang des Mesogastriums bildet. Sie hängt mit dem linken Visceralblatt des letzteren schliesslich nur durch eine schmale Brücke zusammen und bildet im Querschnitt einen ovalen, dorso-ventral abgeplatteten mesenchymatösen Körper, welcher zwischen Mesogastrium und linker dorsaler Leibeshöhlen-

wand liegt. In der genannten Brücke verlaufen die ein- und ausgehenden Milzgefäße.

Hiermit schliessen wir unsere Untersuchungen an Salamanderlarven. Wir könnten hier die Beschreibung der Entstehung der uns interessierenden Organe bei *Salamandra atra*, *Siredon pisciformis* und *Menobranthus lateralis* folgen lassen. Indessen fanden wir bei diesen Tieren genau dasselbe, was wir über *Salamandra maculosa* mitgeteilt haben. Wir beschränken uns daher mit einer kurzen Notiz über *Menobranthus lateralis*.

6.

Necturus (*Menobranthus lateralis*¹).

Wir geben hier nur drei Abbildungen (Fig. 75—77), mit Hülfe derer der Leser das Hauptsächliche über die ersten Stadien der uns interessierenden Organe beim *Necturus* sich vergegenwärtigen kann. Figur 75 stellt einen schematischen von der Körpermittelebene ein wenig nach rechts abweichenden Sagittalschnitt einer *Necturus*larve dar, bei der Leber, Gallenblase, alle drei Pankrease und Milz schon angelegt sind. Die schmale Speiseröhre (Oes.) führt in den umfangreichen Magen (Ma.), welcher durch die mächtige Vena portae (v. p.) vom Dotterdarm (M. Da.) abgeteilt erscheint. Dieses Bild erklärt sich durch die transversale Lage der Duodenalschlinge. Das kaudale resp. rechte Ende der letzteren biegt plötzlich in den Dotterdarm um; auf Fig. 75 ist es auch an dieser Umbiegungsstelle getroffen (Du.),

¹) Choronshtzky. B., Entstehung der Milz und des dorsalen Pankreas beim *Necturus*. Comptes rendus du XII. congrès international de Médecine, Moscou. Vol. II, Sect. I, p. 115—120.

wo es zu gleicher Zeit den vorderen Pol des Dotterdarms repräsentiert. Die Dotterdarmwand ist noch von Dotterkügelchen vollgefropft, während die ganze Vorderdarmwand schon fast völlig differenziert ist.

Die Hauptwurzel der Vena portae, die Vena mesenterica (V. mes.), nimmt am hinteren Rande des dorsalen Pankreas

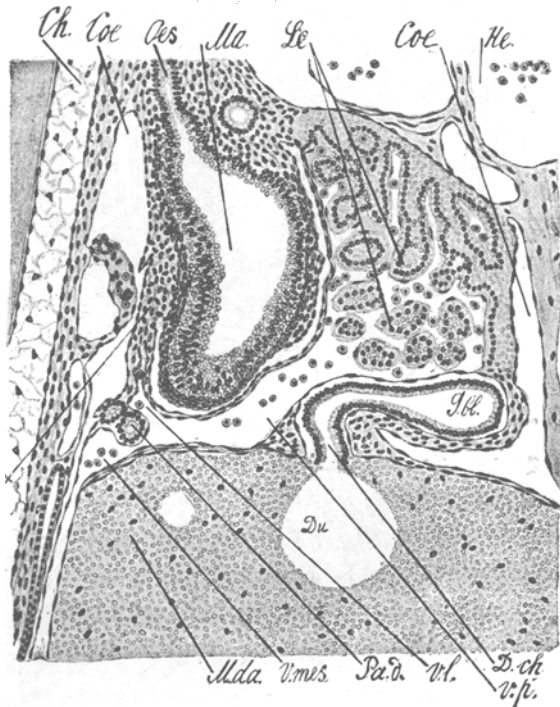
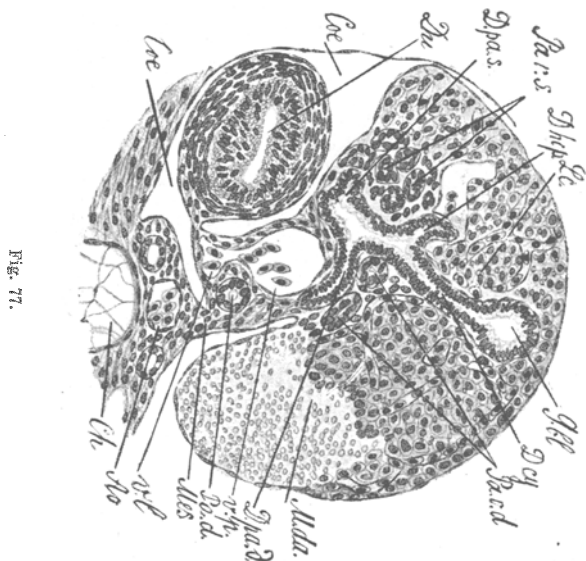
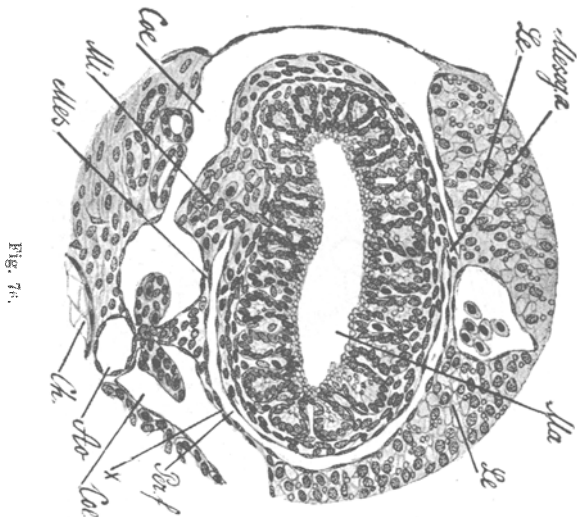


Fig. 75.

(Pa. d.) die Vena lienalis (v. l.) in sich auf, welche von vorne links und der dorsalen Seite her kommt. Die Vena portae zerfällt in der Leber (Le.) in viele Leberäste, welche am vorderen Leberpol sich wieder sammeln und in den Sinus venosus übergehen. — Die Milz ist auf diesem Bilde nicht getroffen, weil sie mehr links liegt; sie entspricht ungefähr dem Niveau der auf Fig. 75 mit x bezeichneten Stelle.

In die Vorderwand des kaudalen Endes der Duodenalschlinge mündet der Ductus choledochus (D. ch.). Letzterer



Figur 76 stellt einen Querschnitt einer etwas älteren *Necturus*-Larve dar. Er entspricht dem auf Fig. 74 gezeichneten Salamanderquerschnitt und zeigt die Milzanlage. Letztere (Fig. 76, Mi) stellt einen dem linken Visceralblatt des Mesogastriums anliegenden verdichteten Mesenchymherd dar. Der Mesothelüberzug der Milzanlage ist in diesem Stadium schon dem übrigen Mesothel ähnlich, d. h. besteht aus platten, auf dem Schnitt spindelförmig aussehenden Zellen, während er im vorigen Stadium eine lockere Kette polygonaler Embryonalzellen repräsentierte. Das Magenepithel ist noch nicht völlig differenziert, zeigt aber schon im ganzen Umfang charakteristische Krypten. Aus dem Magenepithel ausgeschiedene Zellen treten durch das circular angeordnete Gewebe hindurch und gehen also in das retikuläre Mesenchym- resp. Milzgewebe über; an einer Stelle sieht man sogar drei Zellen im Gänsemarsch ins Milzgewebe übergehen. Innerhalb des letzteren ist ein Gefäßlumen mit einem Blutkörperchen sichtbar. — Vom Mesogastrium (Mes.) zieht sich eine Platte (x) zur rechten dorsalen Leberkante; dadurch entsteht ein Peritonealfenster (Per.f.), welches ventralwärts bis zum ventralen Mesogastrium (Mesog. a.) sich ausdehnt.

Figur 77 stellt einen weiter kaudalwärts liegenden Querschnitt derselben Larve dar. Dieser Schnitt entspricht dem Niveau der Mündung der Vena lienalis (v. l.) in die Vena portae (v. p.; vergl. Fig. 75). Nahe dieser Mündung liegt eine Schlinge des dorsalen Pankreas (Fig. 77, Pa. d.). Die Leber (ib. Le) ist ganz nahe ihrer Hinterfläche getroffen, welche durch die darunter liegenden Organe stark eingedrückt ist, sodass der Ductus choledochus mit seinen Anhangsorganen auf dem Querschnitt gewissermaßen in Lebergewebe eingebettet erscheint. Der Ductus cysticus (D. cy.) ist in toto längs getroffen; er ist ein wenig nach rechts gerichtet und geht ventralwärts in die Gallenblase (G. bl.), dorsalwärts in den Ductus choledochus über. Letzterer nimmt noch den Ductus hepaticus (D. hep.), Ductus pancreaticus ven-

tralis dexter (D. pa. d.) und sinister (D. pa. s.) in sich auf. Zu seinen beiden Seiten sind Schlingen des rechten und linken ventralen Pankreas sichtbar (Pa. v. d. und Pa. v. s.). Im linken Teil der Leibeshöhle ist das kranialste Ende des Duodenum (Du), gleich hinter dem Magen, getroffen. Rechts ist das kraniale Ende des Dotterdarms (M. da.) getroffen. Die transversal liegende Duodenalschlinge ist auf einem etwas mehr kaudalwärts liegenden Querschnitt getroffen.

Die drei gegebenen Bilder, welche einander gewissermassen ergänzen, zeigen das Hauptsächlichste, was in Bezug auf die ersten Stadien der Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse und Milz beim Necturus anzugeben ist. Das Übrige lässt sich leicht aus der Beschreibung der Salamanderlarven erklären, welche fast genau dieselben Entwicklungsbilder zeigen wie die Necturuslarven.

7.

***Rana temporaria* (Frosch).**

A. Bei der Untersuchung der Froschlarven begegnen wir ebenfalls einem reichen Dotterkugelchengehalt innerhalb der Zellen des Darmtraktes und seiner Anhangsorgane. Die dadurch entstehenden Schwierigkeiten der Untersuchung haben wir auch hier durch Doppelfärbung mit Borax-Karmin und Pikrinsäure zu beseitigen gesucht. Da bei den anuren Amphibien schon Götte (Litt. 19) und Göppert (L. 16) drei Pankreasanlagen nachgewiesen haben, welche den von uns beim Hühnchen und Salamander beschriebenen Pankreasanlagen entsprechen, so beginnen wir die Schilderung der Froschlarven mit einem verhältnismässig späten Stadium, wo schon eine ausgesprochene Leber und Gallenblase vorhanden ist und wo die drei Pankreas-

anlagen sich bereits zu einer gemeinsamen Bauchspeicheldrüse vereinigt haben. Wir begegnen hier denselben topographischen Bildern, wie bei entsprechend alten Salamanderlarven. Auch beim Frosch bildet der Darmtrakt in der Duodenalgegend eine in einer mehr weniger transversalen Ebene liegende, mit der Konkavität ventralwärts gewandte Schlinge, wodurch gewissermassen eine Darmspirale entsteht. Während aber beim Salamander der Dotterdarm einen geradlinigen Verlauf hat, hat er

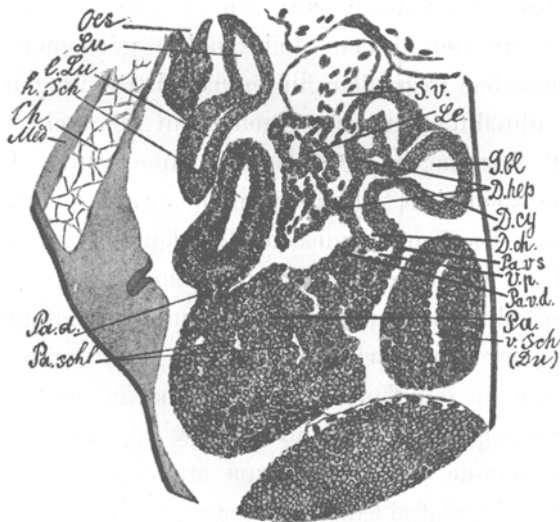


Fig. 78.

beim Frosch in diesem Stadium schon so stark an Länge zugenommen, dass er sich bereits in zwei Stellen seitlich knicken musste, sodass er im Sagittalschnitt Unterbrechungen zeigt. Indessen ist er in diesem Stadium noch stark mit Dotterkügelchen beladen und der Vorderdarm noch auf dem Wege zur völligen Differenzierung begriffen, d. h. ebenfalls noch reichlich mit Dotterkügelchen versehen. Figur 78 stellt einen schematischen Längsschnitt solch einer Froschlarve dar. Dieser Schnitt ist so ausgeführt, dass er ventralwärts nach rechts von

der Körpermittelebene, dorsalwärts nach links von derselben abweicht. Durch den reichen Dotterkügelchengehalt erscheint das Bild (ebenso auch Fig. 79) unklar: es wiedergibt aber getreu den ersten Eindruck, den man bekommt, wenn man einen einfach gefärbten Schnitt einer jungen Froschlarve betrachtet (z. B. nach Hämalaunfärbung). Die Duodenalschlinge ist auf Fig. 78 in zwei Stellen getroffen: der mit v. Sch. bezeichnete Schnitt entspricht dem in der rechten Leibeshälfte liegenden kaudalen Abschnitt des Duodenums, der mit h. Sch. bezeichnete entspricht dem in der linken Leibeshälfte gelegenen kranialen Abschnitt desselben resp. dem hinteren Teil des Magens, welcher hier ganz allmählich in das Duodenum übergeht. Zwischen Magen und Oesophagus (Oes.) ist die linke Lunge (l. Lu.) getroffen; man sieht ihre Mündung in die primitive Trachea (Lu). Der Übergang des Kaudalendes des Duodenums (v. Sch.) in den Dotterdarm ist nicht sichtbar, weil er noch mehr nach rechts liegt. Innerhalb der Konkavität der Duodenalschlinge liegt ein grosser Teil der Bauchspeicheldrüse (Pa. schl.); man sieht ihre zwei ventralen in den Ductus choledochus (D. ch.) mündenden Ausführungsgänge (Pa. v. d. und Pa. v. s.) und den dorsalen in das Kranialende des Duodenums mündenden Ausführungsgang (Pa. d.). Diese drei Gänge entsprechen den drei primären Pankreasanlagen und zeigen dieselbe Topographie, wie beim Salamander. Der Ductus choledochus (D. ch.) nimmt noch den Ductus hepaticus (D. hep.) und Ductus cysticus (D. cy.) in sich auf. Letzterer trägt die Gallenblase (G. bl.). Die Leber (Le) liegt vor der Bauchspeicheldrüse (Pa. schl.) und erscheint viel kleiner als letztere. Zwischen den charakteristischen Leberbalken sind viele kleine Äste des Ductus venosus zerstreut, der kaudokranial die Leber durchbohrt und sich in den Sinus venosus (S. v.) ergiesst. Zwischen den beiden ventralen Pankreasgängen scheint ein Ast der Vena portae zu liegen (V. p.).

Figur 79 stellt einen schematischen Querschnitt einer gleich alten Froschlarve dar. Die Duodenalschlinge ist hier nur in ihrem kaudalsten (Du), in den Dotterdarm übergehenden und kranialsten, in den Magen (Ma) übergehenden Teil getroffen. Ihr mittlerer Teil liegt mehr kaudalwärts, hinter den Gallen-

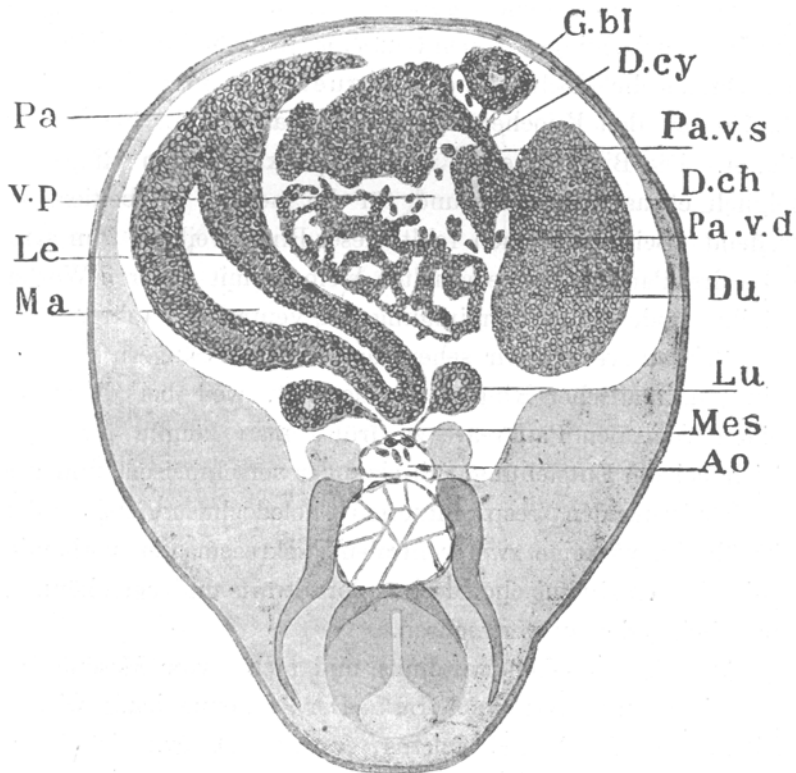


Fig. 79.

und Pankreasgängen, und ist daher auf dem Schnitte nicht getroffen. Man sieht die Mündungen beider ventralen Pankreasgänge (Pa. v. d. und Pa. v. s.) in den Ductus choledochus (D. ch.), welchen sie von der dorsalen Seite her umgreifen. Die Vereinigung des linken und rechten ventralen Pankreas geschieht also auch bei den Anuren am dorsalen (resp. vorderen) Umfange

des Ductus choledochus, während die Mündungen der Ausführungsgänge dieser beiden Drüsen bestrebt sind, an dem ventralen (resp. hinteren) Umfange des Ductus choledochus durch allmähliches Aneinanderrücken zu einer Mündung zu verschmelzen. Hierdurch entsteht ein pankreatischer Ring um den Ductus choledochus, nahe seiner Mündung in den kaudalen Abschnitt der Duodenalschlinge. Einen ähnlichen pankreatischen Ring um den Ductus choledochus fanden Laguesse (L. 58) und Göppert (L. 15) bei den Knochenfischen und Rathke (L. 71) bei der Natter. Die Bildung eines solchen pankreatischen Ringes ist folglich etwas Konstantes und für die meisten Wirbeltiere zutreffend. Beim Hühnchen fehlt dieser Ring, weil bei ihm sämtliche drei Pankreasgänge erhalten bleiben; mit anderen Worten, bei ihm findet keine Vereinigung der ventralen Pankreasgänge statt. Unten werden wir sehen, dass bei den Säugern ebenfalls kein pankreatischer Ring vorhanden ist, weil bei diesen die beiden ventralen Pankreas zu früh, man könnte fast sagen gleich bei der Entstehung, mit einander verschmelzen, und zwar an dem ventralen (resp. hinteren) Choledochusumfang, sodass hier überhaupt keine zwei ventralen Pankreasmassen vorhanden sind, die den Ductus choledochus dorsalwärts umbiegen könnten, um miteinander zu verwachsen.

Auf Fig. 79 sehen wir links und rechts vom Mesenterium (Mes.) je einen Lungenzipfel (Lu.). Der Zusammenhang zwischen Gallenblase (G.bl.) und Ductus cysticus (D. cy.) ist unterbrochen.

Das Mesenterium stellt eine Duplikatur des Visceralblattes des Mesoderms dar und enthält sehr wenig Mesenchym. Seine beiden Blätter berühren fast einander und zwischen ihnen sieht man nur hier und da Mesenchymzellen. Letztere repräsentieren sich meistens als freie polygonale Zellen mit unregelmässigen, stellenweise zerrissenen Konturen und wechselndem Dotterkugelhengehalt. Fixe Zellen giebt es im Mesenchym der Froschlarve

sehr wenig, sodass man hier kein kontinuierliches protoplasmatisches Fasernetz wahrnehmen kann. Nur stellenweise beobachtet man Faserzüge und wenig ausgedehnte Netzbildungen, wobei die fixen Zellen die Knotenpunkte einnehmen. Die Kerne sind in beiderlei Mesenchymzellen, sowie auch in den übrigen Geweben, mit Ausnahme der Blutkörperchen, rund, nicht sehr intensiv gefärbt und zeigen ein stärker gefärbtes Kernkörperchen sowie auch eine intensiv gefärbte Peripherie. Die Kerne der Blutkörperchen sind sehr intensiv gefärbt, sodass man hier kein Kernkörperchen wahrnehmen kann. Der Protoplasmakörper der Blutkörperchen hat eine mehr ovale Form, enthält hier und da Dotterkugeln und zeigt öfters zerrissene unregelmässige Konturen. Von den Mesenchymzellen lassen sich aber die Blutkörperchen leicht unterscheiden, eben durch die ovale Form und hauptsächlich durch den intensiv gefärbten Kern, in dem kein Blutkörperchen sichtbar ist.

B. Wenn wir nun das geschilderte Stadium verlassen und zu einem älteren übergehen, so nehmen wir bedeutende topographische Veränderungen wahr, welche für die Anurenlarven charakteristisch sind und ihnen von nun ab ein besonderes Gepräge verleihen, sodass man sie schon beim ersten Anblick von Urodelenlarven unterscheiden kann. Schon im vorigen Stadium war der Dotterdarm der Froschlarve in zwei Stellen geknickt, was für entsprechend alte Urodelenlarven uncharakteristisch ist. Im gegenwärtigen Stadium aber hat bei der Froschlarve der ganze Darmtrakt und besonders der Dotterdarm so bedeutend an Länge zugenommen, dass er viele Schlingen bildet, welche in den verschiedensten Richtungen gelagert sind (Fig. 79a, Da). Das Mesenterium muss den Schlingen folgen: es dehnt sich aus und legt sich in Falten, welche zusammen eine mit der Wurzel an die dorsale Leibeshöhlenwand befestigte Rosette bilden. Auf Querschnitten der Larve stellt diese Rosette einen dorso-ventral gerichteten Baum dar, dessen Äste die verschiedentlich getroffenen

Darmschlingen tragen. Im Stamme des Mesenterialbaumes verläuft in einer mehr weniger transversalen Ebene die aus der Aorta (Fig. 79a, Ao.) entspringende Arteria mesenterica (ib. A. mes.), welche ihre Äste zu den verschiedenen Darmschlingen absendet. Auf den Schnitten ist jede Darmschlinge mit ihrem eigenen Mesenterium getroffen. Letzteres stellt auch hier eine Duplikatur des Visceralblattes des Mesoderms dar und enthält zwischen seinen beiden Blättern äusserst wenig Mesenchym, sodass diese

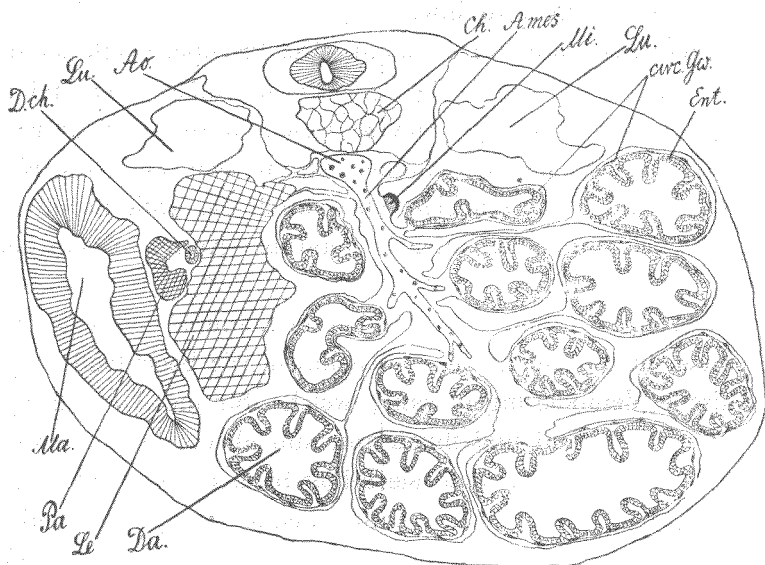


Fig. 79a.

Blätter fast einander berühren. Wie im vorigen Stadium stellt auch jetzt das Visceralblatt des Mesoderms ein einschichtiges Plattenepithel dar, welches auf den Schnitten gewöhnlich als eine einreihige Kette länglicher Spindenzellen sich repräsentiert. Das Mesenterium bildet daher auf den Querschnitten zwei nebeneinander liegende Reihen solcher Spindenzellen, welche distalwärts auseinanderweichen, um die Darmschlingen zu umgreifen. Zwischen Entoderm (ib. Ent.) und Visceralblatt (resp. Mesothel)

hat das Mesenchym bereits um den ganzen Darmkanal cirkulär angeordnetes Gewebe gebildet (ib. circ. Gw.), welches im Querschnitt gleichfalls als eine einreihige Kette von Spindeln sich repräsentiert. Zwischen Mesothel und cirkulärem Gewebe ist ebenso wie im Mesenterium äusserst wenig Mesenchym vorhanden. Letzteres zeigt meistens freie Zellen mit kleinem rundlichem Protoplastkörper ohne Dotterkugelhengehalt, während im vorigen Stadium in diesen Zellen noch Dotterkugeln vorhanden waren und ihr Protoplastkörper zugleich auch grösser war. Das Entoderm des Dotterdarmes ist jetzt schon zu einem einschichtigen niedrigen Cylinderepithel gestaltet, welches nach innen, d. h. zum Darmlumen zu, von einem deutlichen Kutikularsaum bedeckt ist. Die Kerne der entodermalen Zellen sind rund und unterscheiden sich durch nichts von den Kernen der Mesenchymzellen. In den Entodermzellen liegen die Kerne näher zur Basis und teilen dadurch den kleineren basalen Zellenteil vom grösseren oberen Zellenteil ab. Letzterer enthält noch eine Anzahl Dotterkugeln, während ersterer von diesen frei ist. Das Entoderm zeigt viele Falten. Zwischen diesen Falten und dem cirkulär angeordneten Gewebe befinden sich stellenweise freie runde Embryonalzellen mit kleinem Protoplastkörper, ohne Dotterkugelhengehalt. Diese Zellen sind mit den freien Mesenchymzellen identisch. Woher stammen sie?

Auf diese Frage hat schon Maurer (L. 62) die Antwort gegeben, dass diese Zellen aus dem Entoderm herkommen. Wir teilen diese Ansicht und fügen folgendes hinzu. Bei allen von uns untersuchten Wirbeltieren fanden wir, dass das cirkulär angeordnete Gewebe dicht dem Entoderm anliegt und keine Zeichen von Proliferation zeigt. Dasselbe ist auch beim Frosch der Fall. Dagegen ist aber das Entoderm hier in der stärksten Proliferation begriffen, als deren Folge die vielen Darmschlingen und Falten zu betrachten sind. Ausser dieser immensen Flächen-

ausdehnung des Entoderms muss man noch eine Ablösung einzelner Zellen von letzteren annehmen, da man, wie auch Maurer schon angegeben hat, stellenweise in den Zellen des Entoderms senkrecht zur Oberfläche des letzteren stehende Mitosen beobachtet, nach deren Teilung die eine Tochterzelle ins Mesenchym übergehen muss. Wir haben öfters solche Mitosen gesehen und fanden immer, dass sie viel grösser als die benachbarten Entodermzellen sind und dass sie schon vor der Teilung teilweise aus dem Entoderm hinausragen. Die unter dem Entoderm, zwischen letzterem und dem cirkulär angeordneten Gewebe liegenden runden Zellen müssen eben als durch Teilung dieser Mitosen hervorgegangen betrachtet werden, da wie gesagt das cirkuläre Gewebe keine Zeichen der Proliferation zeigt und erfahrungsgemäss dicht dem Entoderm anliegt, sodass zwischen ihm und letzterem gewöhnlich kein anderes Mesenchymgewebe vorhanden ist. Wir haben ausserdem beobachtet, dass die genannten runden Zellen durch das cirkulär angeordnete Gewebe ins Mesenchym hinüberwandern. Zwar finden wir bei den Froschlarven nicht die bei den Urodelen gesehenen birn- und biskuitförmigen Zellenbilder, doch kann man besonders an denjenigen Stellen, wo das Mesenterium an die Darmschlingen sich anheftet, die runden Zellen durch das cirkuläre Gewebe sich hindurchpressen sehen. Hiermit ist der Übergang von Entodermzellen ins Mesenchym bewiesen. Da bei den Froschlarven im allgemeinen sehr wenig Darmmesenchym vorhanden ist, so tragen die hineingewanderten runden Entodermzellen ganz besonders zur Vermehrung desselben bei. Diese Zellen sammeln sich, wie auch Maurer angiebt, am meisten in der Umgebung der Mesenterialarterien an.

Wenn wir nun zur Entstehung der Milz übergehen, so finden wir, dass in diesem Stadium schon die erste Anlage derselben vorhanden ist (Fig. 79a, Mi). Sie stellt einen dem linken Visceralblatt des Mesoderms eng anliegenden verdichteten Mesen-

chymherd dar, welcher hauptsächlich aus freien runden Mesenchymzellen besteht, zwischen denen hie und da auch eine fixe Mesenchymzelle beobachtet wird. Ein regelmässiges kontinuierliches Fasernetz kann man hier in der ersten Milzanlage nicht sehen, da sie zu stark von den freien Mesenchymzellen überschwemmt ist. Die Milzanlage ragt in die Bauchhöhle hinein und sieht im Querschnitt halbkugelig aus, d. h. sie sitzt mit breiter Basis auf dem Mesenterium. Ihr Mesothelüberzug unterscheidet sich deutlich von dem übrigen Mesothel, da er nicht wie dieses eine einreihige Kette von Spindelzellen darstellt, sondern wie bei den Urodelenlarven aus runden Embryonalzellen besteht, welche mit den freien Mesenchymzellen identisch sind. Wir bekommen daher auch beim Frosch den Eindruck, als ob die erste Milzanlage des Mesothelüberzuges entblösst wäre, da letzterer von dem verdichteten Mesenchym nicht abgegrenzt werden kann. Seine Zellen liegen mehr weniger locker nebeneinander, zeigen manchmal senkrecht zu seiner Oberfläche stehende Mitosen und gehen seitlich allmählich in das normale Mesothel über. Dieses Aussehen des Mesothelüberzuges der Milzanlage muss auch hier so gedeutet werden, dass derselbe an der Entstehung der letzteren aktiv beteiligt sei. Wir können daher nicht mit Maurer übereinstimmen, welcher sämtliche freie Zellen der Milzanlage als Entodermzellen betrachtet, die sich hier zur Bildung der letzteren angesammelt haben sollen. Dass aber entodermale Elemente in der Milzanlage des Frosches vorhanden sind, geben auch wir zu. Wieviel jedoch von den freien Milzzellen dem Entoderm und wieviel dem Mesothel gehören, das zu entscheiden sind wir nicht imstande, da die Zellen beiderlei Ursprungs identisch sind. Wenn wir aber die von uns bei der Untersuchung des Hühnchens und der Urodelen gewonnenen Resultate in Betracht ziehen, so müssen wir die Teilnahme der entodermalen Elemente an der Milzanlage des Frosches als eine passive und gewissermassen zufällige betrachten

und sie durch die ausserordentliche Beteiligung dieser Elemente an der Vermehrung des Darmmesenchyms der Froschlarven im allgemeinen erklären. Die Einleitung der Milzanlage erfolgt auch hier seitens eines gewissen Mesothelabschnittes, aus dem ein gewisses Quantum von Zellen in den anliegenden Mesenchymherd ausgeschieden wird, welcher letzterer dann die eigentliche Grundlage der Milzanlage darstellt. Der Mesothelüberzug ist also nur als Keimepithel der letzteren zu betrachten.

Was den Blutgehalt der Milzanlage des Frosches anbetrifft, so gelang es uns nicht, schon in diesem Stadium die Vena lienalis aufzufinden. In einem etwas älteren Stadium konnten wir öfters innerhalb der Milzanlage charakteristische unregelmässige Lumina auffinden, in denen je 1 oder 2 Blutkörperchen enthalten waren. Diese Lumina, welche den von uns beim Hühnchen und Salamander beschriebenen Lumina vollkommen entsprechen, sind jedoch, wie gesagt, in der allerersten Milzanlage noch nicht vorhanden. Sie tauchen erst dann auf, wenn letztere etwas grösser geworden ist und sich noch mehr in die Leibeshöhle hineingestülpt hat.

Mit der Bauchspeicheldrüse hat die Milzanlage des Frosches nichts Gemeinschaftliches. Durch die vielen Darmschlingen wurde die Bauchspeicheldrüse zusammen mit der Leber und dem Magen weit nach rechts verdrängt (Fig. 79a). Von der Bauchspeicheldrüse und der Leber verläuft je eine dünne Mesenteriallamelle zur rechten Seite des Mesenterialbaumes. Die Milzanlage liegt aber im linken Visceralblatt der Mesenterialwurzel, sodass sie weit von der Bauchspeicheldrüse entfernt ist.

Was die Frage anbetrifft, welchem Darmabschnitt eigentlich die Milzanlage angehört, so müssen wir darauf antworten, dass letztere mit dem Darmtrakt überhaupt nichts Gemeinschaftliches hat und von einer Zugehörigkeit derselben zu einem gewissen Darmabschnitt überhaupt nicht die Rede

sein kann. Wollten wir aber nur durch einen gewissen Darmabschnitt das Niveau der Milzanlage genauer bestimmen, so würde es gerade bei der Froschlarve, wo die Darmschlingen eine so unregelmässige Lage einnehmen, sehr schwer gelingen. Selbst beim erwachsenen Frosch gelingt dieses nicht: man findet bei letzterem die Milz durch ihren Hilus an die linke Seite der Mesenterialwurzel befestigt, und reisst man letztere heraus und sucht sie zusammen mit dem Darm zu strecken, so findet man, dass die Milz einmal dem einen, das andere Mal einem anderen Darmabschnitt gegenüberliegt. Wenn wir bedenken, dass die Milz in keinem genetischen Zusammenhang mit dem Darmtrakt steht, so müssen wir sagen, dass es überhaupt nicht von Bedeutung ist zu bestimmen, welchem Darmabschnitt die Milzanlage entspricht, zumal solch eine Bestimmung hier infolge der unregelmässigen und schwer zu präzisierenden Lage der einzelnen Darmabschnitte selbst keine genaue Vorstellung vom Niveau der Milzanlage geben würde. Da wir aber gesehen haben, dass bei allen von uns untersuchten Wirbeltieren die Milzanlage an einen gewissen Mesothelabschnitt gebunden ist, so wäre es viel wichtiger, das Niveau des letzteren zu bestimmen. Beim Frosch entspricht es, wie wir aus Fig. 79a ersehen, dem Niveau der Arteria mesenterica. Dasselbe werden wir unten auch beim Schaf sehen. Bei den anderen Wirbeltieren haben wir es nicht finden können. Jedoch ist die Arteria mesenterica infolge ihrer wechselnden Lage bei den verschiedenen Wirbeltieren kein guter Anhaltspunkt zur Bestimmung des Niveau der Milzanlage. Letzteres wird daher gewöhnlich auf einen gewissen Darmabschnitt bezogen, obgleich solch eine Bestimmung, wie wir gesehen haben, im allgemeinen ebenfalls ungenau und beim Frosch überhaupt unmöglich ist.

Wenn wir das oben über die Milzanlage Gesagte zusammenfassen, so müssen wir konstatieren, dass beim Frosch die Milz im Grunde genommen ebenso entsteht, wie beim Hühnchen

und Salamander. Nur ist bei letzteren die Topographie der Milzanlage durch die gastro-duodenale Drehung des Darmtraktes kompliziert. Bei der Froschlarve wird aber die Milzanlage trotz der vielen Darmschlingen nicht wie beim Hühnchen und Salamander nach links verlagert und hat daher eine mehr primitive Lage als bei letzteren. Gerade dieser Umstand zeigt am besten, dass die Milzanlage nichts Gemeinschaftliches mit dem Darmtrakt hat, an dessen Verlagerungen sie beim Frosch gar nicht teilnimmt. Die Milz behält nämlich bei letzterem für das ganze Leben ihre ursprüngliche Lage am oder richtiger im linken Visceralblatt der Mesenterialwurzel bei. Sie stülpt sich später mehr in die Leibeshöhle hinein, rundet sich ab und hängt mit dem linken Visceralblatt nur noch durch den engen Hilus zusammen, in dem die ein- und ausgehenden Milzgefässe verlaufen. — Was die lebhaftete Beteiligung der entodermaleu Elemente an der Milzanlage des Frosches anbetrifft, so ist das, wie wir oben ausgeführt haben, eine Erscheinung, die mit der ausserordentlichen Beteiligung der entodermalen Elemente an der Vermehrung des Darmmesenchyms des Frosches im allgemeinen zusammenhängt und daher nicht eine ausschliessliche Bedeutung für die Milzanlage hat. Letztere ist nur als Mesenchymherd daran beteiligt. —

Hiermit schliessen wir unsere Untersuchungen an Froschlarven. Bei der Unke haben wir genau dieselben Resultate erhalten und wir wollen daher hier nicht unsere Beobachtungen, die wir an einigen Larven der Unke gemacht haben, beschreiben, und gehen jetzt zu den Reptilien über, von denen wir eine ganze Serie von Embryonen der Blindschleiche besaßen.

8.

Blindschleiche (*Anguis fragilis*).

Die Leberanlage repräsentiert sich bei der Blindschleiche nicht nur als Ausstülpung, sondern gleichzeitig auch als starke Verdickung der ventralen Darmwand dicht vor dem Darmnabel, zwischen letzterem und der hufeisenförmigen Vereinigung der beiden Venae omph.-mesentericae resp. dem hinteren Ende des Sinus venosus des Herzens. Die Wand der ventralwärts gerichteten Leberanlage wird immer dicker, verzweigt sich aber nicht dabei, sondern wächst unregelmässig in das umgebende Mesenchym hinein und macht den Eindruck, als ob ihre Zellen aus dem epithelialen Verbande sich lösen wollten, da dieselben scharf in das Mesenchym hineinragen. Zu einer Lösung dieser Zellen kommt es aber nicht. Im Gegenteil, schon nach kurzer Zeit zeigen sich in der stark verdickten Wand der Leberausstülpung kleinere Lumina, welche für die beginnende Verzweigung derselben sprechen. Da die Leberanlage der Blindschleiche bei ihrem Wachstum sich hauptsächlich in transversaler Richtung ausdehnt, so verhält sie sich zu den Venae omph.-mesentericae ebenso wie bei *Torpedo*, nämlich sie umgreift diese Gefässe von der dorsalen Seite her und wächst auch zwischen dieselben hinein. Die Wand der beiden Venen wird durch die proliferierende Leberanlage zerklüftet; dadurch entstehen viele venöse Lebergefässe, welche die Leberanlage in den verschiedensten Richtungen durchkreuzen und miteinander vielfach anastomosieren. Zwischen beiden Venae omph.-mesentericae bildet sich, entsprechend etwa der Grenze zwischen hinterem und mittlerem Drittel der Leberanlage, eine starke quere Anastomose, durch welche die Leberwand dorsalwärts eingedrückt wird. Dadurch wird die schon teilweise verzweigte Leberanlage nachträglich gewissermassen in zwei sekundäre Divertikel ge-

spalten, welche ventralwärts von der queren Anastomose sich miteinander vereinigen, sodass letztere zwischen den proximalen Teilen resp. den Ausführungsgängen der beiden sekundären Divertikel liegen bleibt und später durch dieselben auch stark komprimiert wird. Die genannte quere Anastomose spielt also hier dieselbe Rolle, wie beim Hühnchen die hufeisenförmige Vereinigung der beiden Venae omph.-mesentericae. Beim Hühnchen entsteht aber die Spaltung der primären Leberanlage in zwei sekundäre Leberdivertikel verhältnismässig früh, zu einer Zeit, wo die Leberanlage noch keine Spur von Verzweigung zeigt, sodass dort die Spaltung eine vollkommenere ist. Bei der Blindschleiche dagegen ist die Spaltung eine unvollkommene: man sieht keine zwei voneinander abgetrennten Divertikel, wohl aber zwei durch die quere Anastomose getrennte Ausführungsgänge.

Die zwischen der queren Anastomose und hinterem Ende des Sinus venosus befindlichen und in die Leberanlage eingeschlossenen Teile der beiden Venae omph.-mesentericae wurden unterdessen durch die starke Zerklüftung ihrer Wände in ein doppeltes Rete mirabile umgewandelt, wobei aber von der rechten Vena omph.-mes. noch ein die Leberanlage kaudo-kranial durchbohrender starker Ast nachblieb, während die linke Vena omph.-mes. sich in ganz schwächliche Lebervenen aufgelöst und von der queren Anastomose abgetrennt hat. Der hinter dieser Anastomose befindliche Abschnitt der Vena omph.-mes. sinistra muss jetzt sein Blut in die gen. Anastomose ergiessen, damit es durch den in die Leberanlage eingeschlossenen Teil der Vena omph.-mes. dextra zum Herzen gelangen kann. Aber die quere Anastomose wird, wie schon erwähnt, stark durch die beiden Lebergänge komprimiert. Das Blut muss sich einen anderen Ausweg suchen und findet einen solchen in der Gestalt einer anderen Anastomose, welche weiter hinten liegt und, die dorsale Darmwand umbiegend, beide Venae omph.-mes. vereinigt. Durch

diese zweite Anastomose — wir nennen sie dorsale Anastomose — strömt das Blut, welches aus den linken Dottervenen in den kaudalen Teil der Vena omph.-mes. sinistra gelangt, weiter nach vorne, um durch den kranialen Teil der Vena omph.-mes. dextra sich in das Herz zu ergiessen. Der vor der dorsalen Anastomose befindliche Teil der Vena omph.-mes. sinistra obliteriert und verschwindet. Zur selben Zeit findet eine Vereinigung beider Venae omph.-mes. dicht vor dem Darmnabel statt — letzterer hat sich unterdessen bedeutend nach hinten verschoben —, wobei das aus den beiderseitigen Dottervenen herkommende Blut in den kaudalen Abschnitt der Vena omph.-mes. sinistra sich ergiesst und der kaudale Abschnitt der Vena omph.-mes. dextra obliteriert, von dieser Vereinigungsstelle ab bis zur dorsalen Anastomose. So erhalten wir auch bei der Blindschleiche ein definitives spiralförmiges Gefäss, welches aus dem kaudalen Teil der Vena omph.-mes. sinistra, der dorsalen Anastomose und dem kranialen Teil der Vena omph.-mes. dextra besteht und die Grundlage der zukünftigen Vena portae bildet. Dieses Gefäss nimmt, ausser den beiderseitigen Dottervenen, noch am linken Umfang des Darmnabels die kaudo-kranial verlaufende Vena subintestinalis und am vorderen Leberpol die ebenfalls kaudo-kranial verlaufende Vena mesenterica in sich auf, welche letztere im dorsalen Mesenterium verläuft, die rechte Darmwand umbiegt und in die Vena portae resp. rechte Vena omph.-mes. nahe dem hinteren Ende des Sinus oder Ductus venosus sich ergiesst. An derselben Stelle nimmt jetzt die rechte Vena omph.-mes. den in die linke Leberhälfte eingeschlossenen, in ein Rete mirabile aufgelösten kranialsten Teil der Vena omph.-mes. sinistra in sich auf. Der aus dem vorderen Leberpol ausgehende, zum Ductus venosus führende Abschnitt der rechten Vena omph.-mes. kann übrigens schon Vena hepatica revehens genannt werden. — Es sei hier noch hinzugefügt, dass in einem späteren Stadium die Vena pancreatica und Vena

lienalis zu einem Stamm sich vereinigen, welcher in der Nähe des dorsalen Pankreas in die Vena mesenterica mündet.

Bei der Blindschleiche hat sich also ebenso wie beim Hühnchen aus dem ursprünglichen embryonalen Venensystem, dessen Grundlage die beiden Venae omphalo-mesentericae bildeten, ein neues Venensystem entwickelt, dessen Grundlage das oben beschriebene spiralförmige Gefäß resp. die Vena portae darstellt. Wir sahen, welchen Einfluss die Leberanlage auf die Entwicklung dieses definitiven Venensystems ausgeübt hat. Andererseits blieb auch letzteres nicht ohne Einfluss auf die Leberanlage, in welcher durch die oben beschriebene quere Anastomose zwei Ausführungsgänge gebildet wurden. Die Anastomose hat in dieser Beziehung, wie schon oben erwähnt, für die Blindschleiche dieselbe Bedeutung wie die hufeisenförmige Mündungsstelle der beiden Venae omphalo-mesentericae in den Ductus venosus für das Hühnchen.

Unterdessen hat sich die ventrale Darmwand mehr geschlossen, mit anderen Worten der Darmnabel hat sich verengt und sein vorderer Umfang nach hinten verschoben. Dicht hinter der Leberanlage, wo die Wand der letzteren in die Ventralwand des Darmes übergeht, hat sich unterdessen die Gallenblasen-anlage in Form einer einfachen kleinen Ausstülpung der Darmwand gebildet. Im Laufe der weiteren Entwicklung wird die Gallenblasenanlage allmählich in den hinteren Lebergang so hineingezogen, dass letzterer nicht mehr direkt in den Darm mündet, sondern in die Gallenblase (vergl. Fig. 67). Wir erhalten hier ebenso wie beim Hühnchen einen Ductus hepato-cysticus. Der vordere Lebergang, welcher jetzt neben dem Ductus cysticus in den Darm mündet, kann als Ductus hepato-entericus bezeichnet werden. Beide letztgenannten Gänge bilden zusammen den Ductus choledochus. Später obliteriert der Ductus hepato-cysticus und verschwindet und die Leber bleibt bei einem Ausführungsgang, welcher als Derivat

des Ductus hepato-entericus resp. des ursprünglich vorderen Leberganges betrachtet werden muss.

Die Bauchspeicheldrüse hat auch bei der Blindschleiche drei Anlagen, eine dorsale und zwei ventrale. Die dorsale Pankreasanlage entsteht viel früher, zu einer Zeit, wo die Leberanlage noch nicht zwei Ausführungsgänge gebildet hat. Anfangs stellt das dorsale Pankreas eine einfache längliche Ausstülpung der dorsalen Darmwand dar, entsprechend dem Niveau des mittleren Leberteils, aber schon gleich darauf schnürt es sich am vorderen Teil von der Darmwand ab und bildet einen dorsalwärts und ein wenig nach rechts und vorne gerichteten Blindsack. Die Mündung des dorsalen Pankreas rückt allmählich von der dorsalen auf die rechte Darmwand hinüber und verschiebt sich immer mehr ventralwärts, bis sie endlich an die Mündungsstelle des Ductus choledochus anlangt, in welchen sie auch später teilweise hineingezogen wird, sodass das dorsale Pankreas dann ein Anhangsorgan des Ductus choledochus bildet. Diese merkwürdige Verschiebung der Mündung des dorsalen Pankreas scheint für die Reptilien charakteristisch zu sein. Bei Embryonen von *Coluber natrix* haben wir dasselbe beobachten können. Übrigens wurde diese Erscheinung bei der Natter schon in den dreissiger Jahren von dem vorzüglichen Forscher Rathke (L. 71) konstatiert, welcher sie durch eine „Verschmälerung“ des entsprechenden Teiles der rechten Darmwand erklärt. Nach unserer Meinung hängt diese „Verschmälerung“ der rechten Darmwand mit der gastro-duodenalen Drehung des Darmtraktes zusammen. Letztere ist, wie wir schon beim Salamander angegeben haben, immer mit einer gewissen Torsion der Darmwand verbunden. Durch diese Torsion werden gewisse Abschnitte der Darmwand ausgedehnt, dafür aber andere Abschnitte derselben zusammengedrückt und im Wachstum behindert. Zu den letzteren Abschnitten gehört der zwischen der Choledochusmündung und der dorsalen Pankreasmündung be-

findliche Teil der Darmwand, welcher gewissermassen innerhalb der durch die Gastroduodenaldrehung entstehenden Darmspirale sich befindet und daher zusammenschrumpfen muss. Infolge dieser Zusammenschrumpfung nähern sich die beiden genannten Mündungen und vereinigen sich schliesslich miteinander.

Während dieses Annäherungsprozesses des dorsalen Pankreas zum Ductus choledochus behält ersteres seine oben angegebene Richtung nach rechts und dorsalwärts bei. Es dreht sich also nicht wie bei den Amphibien mit dem blinden Ende nach rechts und ventralwärts, um mit letzterem das rechte ventrale Pankreas zu erreichen, sondern nähert sich demselben mit der anderen, d. h. offenen Seite oder mit der Mündung.

Die beiden ventralen Pankrease entstehen ein wenig später als die Gallenblase und bilden zusammen mit der letzteren eine kreuzförmige Ausstülpung der ventralen Darmwand, d. h. sie gehören derselben Darmzone an. Letztere liegt auch bei der Blindschleiche dicht hinter der Leberanlage, sodass bei weiterem Wachstum die beiden ventralen Pankreasanlagen und die Gallenblasenanlage schon in kurzer Zeit in den Ductus choledochus hineingezogen werden. Die Gallenblasenanlage wird auch hier etwas früher in den letzteren hineingezogen.

Die rechte ventrale Pankreasanlage wendet sich schon gleich darauf dorsalwärts und kommt in Berührung mit dem unterdessen nahe gerückten dorsalen Pankreas und verschmilzt schliesslich mit ihm. Diese Verschmelzung geschieht hier gewöhnlich so, dass zu gleicher Zeit auch die teilweise in die rechte Choledochuswand hineingezogene Mündung des dorsalen Pankreas mit der Mündung des rechten ventralen Pankreas verschmilzt. [Wir wollen hier bemerken, dass die letztgenannte Mündung früher in den Ductus choledochus hineingezogen wird als die Mündung des dorsalen Pankreas]. Bei dieser Art der Verschmelzung kann selbstverständlich die Vena mesenterica nicht wie bei den Amphibien von den beiden hier beteiligten Drüsen

umfasst werden, sondern sie biegt das dorsale Pankreas an seiner rechten Seite um, um von hier zum vorderen Leberpol zu verlaufen, wo sie in die Vena hepatica revehens mündet.

Unterdessen wendet sich das linke ventrale Pankreas, welches zugleich auch ein wenig ventralwärts gerichtet ist, nach vorne und dorsalwärts, biegt um den vorderen resp. dorsalen Choledochusumfang und verschmilzt schliesslich mit den beiden anderen zur Zeit schon vereinigten Pankreasanlagen. Die Mündungen beider ventralen Pankrease verschieben sich zur selben Zeit am hinteren resp. ventralen Choledochusumfang und rücken aufeinander zu, bis sie schliesslich zu einer Mündung verschmelzen. So entsteht auch bei der Blindschleiche ein pankreatischer Ring um den proximalen Choledochusabschnitt und aus den drei ursprünglichen Pankreasanlagen entwickelt sich eine einzige Bauchspeicheldrüse mit einem Ausführungsgang. Finden wir aber in einem späteren Stadium bei der Blindschleiche zwei pankreatische Ausführungsgänge, so ist einer von diesen der ursprüngliche dorsale Pankreasgang, welcher, nicht genügend weit in den Ductus choledochus hineingezogen wurde und daher sich nicht rechtzeitig mit der Mündung des rechten ventralen Pankreas verbunden hat. Dagegen vereinigen sich die Mündungen der beiden ventralen Pankreasanlagen am ventralen resp. hinteren Choledochusumfang regelmässig, so dass wir in einem späteren Stadium niemals bei der Blindschleiche zwei ventrale Pankreasmündungen finden.

Von den drei Pankreasanlagen verzweigt sich die dorsale, weil die älteste, am frühesten. Zur Zeit, wo alle drei Pankreasanlagen sich zu einer einzigen Drüse vereinigen, fangen auch die beiden ventralen Pankreasanlagen an sich zu verzweigen. Das dorsale Pankreas zeigt auf seiner Oberfläche kleine Knospen noch vor der Entstehung der ventralen Pankreasanlagen. Solch ein Stadium ist auf Fig. 80 wiedergegeben, wo man zwei junge Pankreasknospen sieht (Kn. 1 und Kn. 2). Das dorsale

Pankreas (ib. Pa. d.) ist schräg durchschnitten, seine Mündung in den Darm (ib. Du) ist hier nicht getroffen. In jedem Falle mündet die Drüse in diesem Stadium noch in die dorsale Darmwand ein. Von den beiden Pankreasknospen steht die linke auf Fig. 80 (Kn. 1) in Verbindung mit dem Mutterboden, während die rechte (ib. Kn. 2) auf einem benachbarten Schnitt mit dem Mutterboden verbunden erscheint. Die Art dieser Verbindung unterscheidet sich von einer eigentlichen Mündung, denn die

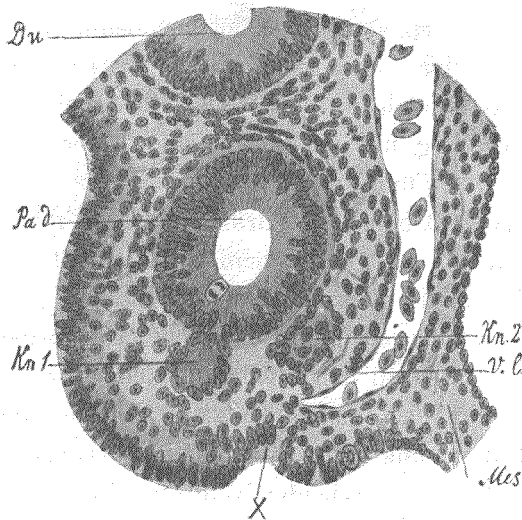


Fig. 80.

Knospen sind nicht hohl, sondern innen vom Protoplasma ihrer Zellen ausgefüllt, welches eine matte ungefärbte Masse darstellt. Die Kerne dieser Zellen sind dagegen gefärbt und zeigen noch intensiver gefärbte centrale Kernkörperchen. Da die Zellen oblong sind, so erscheinen die Kerne dicht an einander gedrängt. Doch sieht man in beiden Knospen besonders in der rechten ein Hinaustreten von Kernen aus der kontinuierlichen Reihe und ein Übergehen derselben ins Mesenchym. Betrachtet man genauer diese ausgetretenen Kerne, so sieht man um dieselben

einen ganz feinen protoplasmatischen Körper in Form eines Ringes (auf Fig. 80 nicht gezeichnet). Wir sehen also auch bei der Blindschleiche ähnlich wie bei den anderen Wirbeltieren entodermale Zellen in das umgebende Mesenchym hinauswandern. Ob solche Zellen auch vom Darm selbst sich abschnüren, haben wir hier nicht genauer beobachten können; doch ist solch eine Abschnürung sehr wahrscheinlich.

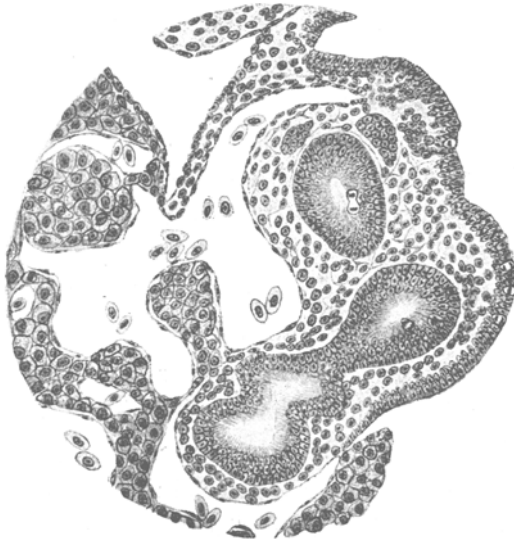


Fig. 81.

Die Auswanderung von Zellen aus den Pankreasknospen währt aber nicht lange, denn schon nach kurzer Zeit ändern letztere ihre Gestalt: sie werden kompakter, grösser und zeigen schon hier und da cirkulär angeordnetes Mesenchymgewebe in ihrer Umgebung. Solche zwei kompakte Pankreasknospen sieht man auf Fig. 81. Sie erscheinen auf dem Schnitt nicht mit dem Mutterboden verbunden. Die Mündung des dorsalen Pankreas ist hier auch nicht sichtbar; in jedem Falle entspricht sie schon jetzt der rechten Darmwand und liegt nicht weit von

der Choledochusmündung. Dafür sieht man aber hier die ein wenig nach rechts gewandte kreuzförmige Ausstülpung an der ventralen Darmwand. Das mehr weniger dorsalwärts gewandte, noch unverzweigte rechte, ventrale Pankreas hat sich noch nicht mit dem dorsalen Pankreas vereinigt. Letzteres wird rechts von der auf der Figur sichelförmig aussehenden Vena mesenterica umzogen. Aus den beiden kompakten Pankreasknospen oder schon richtiger Pankreasschläuchen sieht man keine Zellen ins Mesenchym hinauswandern. — Später werden die Pankreasknospen resp. Schläuche hohl und bekommen allmählich ein charakteristisches cylindrisches Drüsenepithel. Zugleich werden sie auch von einem stärkeren cirkulären Gewebe umspinnen und zeigen keine Abschnürung von Zellen.

Wir sahen also, dass nur aus den ganz jungen Pankreasknospen (Fig. 80) einzelne Zellen ins Mesenchym übergehen. Wir wollen hier noch hinzufügen, dass wir in zwei Fällen ganz junge Knospen beobachtet haben, welche vollständig zerzupft und aufgelöst erschienen und, wie es uns scheint, nicht mit dem Mutterboden in Verbindung standen. Bei der grossen Anzahl der von uns beobachteten Embryonen der Blindschleiche müssen die zwei genannten Fälle als Ausnahmen betrachtet werden. Solche Ausnahmen sind aber hier leicht verständlich, wenn man bedenkt, dass die ganz jungen Knospen viele Zellen aus sich ausscheiden und dass es daher vorkommen kann, dass gerade die Zellen, welche die Knospen mit dem Mutterboden verbinden, sich ausgeschieden haben. In jedem Falle haben wir, wie gesagt, nur zweimal diese Erscheinung beobachtet, in einem ganz jungen Stadium, wo die ventralen Pankreasanlagen noch nicht vorhanden waren (cf. Fig. 80). In den späteren Stadien haben wir aber nie etwas Ähnliches finden können.

Die erste Milzanlage stellt bei der Blindschleiche, ebenso wie beim Hühnchen, einen an das linke Visceralblatt gebundenen verdichteten Mesenchymherd dar. Wenn wir Fig. 81 mit Fig. 64

vergleichen, so fällt sofort die grosse Analogie derselben auf. Wir sehen auch auf Fig. 81 das durch das stark dorsalwärts gewucherte dorsale Pankreas erweiterte Mesenterium, in dem auf der linken Seite ein nach links und dorsalwärts gerichteter mesenchymatöser Vorsprung sich bemerkbar macht. Dieser Vorsprung entspricht auch hier einer quer durchschnittenen kranio-kaudalen Mesenterialfalte, welche durch die erwähnte Erweiterung des Mesenteriums unkenntlich geworden ist. Der Mesothelüberzug des Vorsprungs unterscheidet sich vom übrigen Mesothel dadurch, dass er aus sich ganze Zellenzüge in das Mesenchym hineinwuchern lässt. Diese Zellenzüge lösen sich in letzterem allmählich auf und bilden auf solche Weise Ausstrahlungscentra von freien Embryonalzellen, welche das benachbarte Mesenchym überschwemmen und verdichten. Auch vom übrigen Mesothel lösen sich stellenweise einzelne Embryonalzellen ab, doch nicht in solcher Anzahl und immer nur einzeln. Am mesenchymatösen Vorsprung dagegen sind es weit in das Mesenchym hineinragende Zellenzüge, welche diese Stelle spezifizieren und sie schon jetzt als zur Milzanlage vorausbestimmt erkennen lassen. Die unweit von diesen Zellenzügen liegenden Pankreasknospen verhalten sich vollständig indifferent zu dem in ihrer Nachbarschaft vor sich gehenden Zerfallsprozess: sie sind meistens schon von cirkulärem Gewebe umspinnen, sind kompakt, scheiden keine Zellen aus und stehen ohne Ausnahme mit dem Mutterboden in Verbindung. Die trügerische Nachbarschaft von Milz und Pankreas ist also auch bei der Blindschleiche eine rein zufällige und schliesst jeden genetischen Zusammenhang dieser beiden Organe vollständig aus. Die Vena lienalis konnten wir in dem Fig. 81 entsprechenden Stadium nicht nachweisen, wohl aber in einem etwas älteren Stadium, wo sie sich mit der Vena pancreatica vereinigt und in die Vena mesenterica mündet. Letztere sieht auf Fig. 81 sichelförmig aus; sie biegt um das dorsale Pankreas an seiner rechten Seite und wird hier nicht

wie bei den Amphibien von dem sich vereinigenden dorsalen und rechten ventralen Pankreas umgriffen und an die rechte Darmwand angedrückt.

In einem etwas späteren Stadium ändert sich das Aussehen des genannten mesenchymatösen Vorsprungs, indem die Verdichtung seines Gewebes diffuser wird. Wir sehen jetzt auch hier in den Maschen des durch die Ausläufer der fixen Milzzellen gebildeten Netzes, ebenso wie in der Milzanlage des

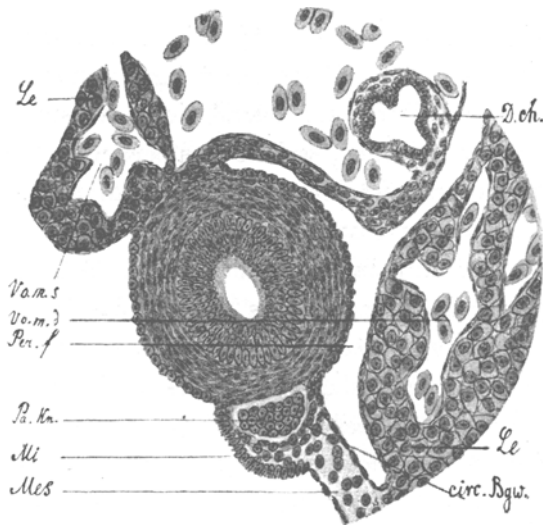


Fig. 82.

Hühnchens, eine vermehrte Anzahl freier Embryonalzellen, von denen viele aus den oben beschriebenen Zellenzügen hervorgegangen, d. h. mesothelialen Ursprungs sind. Zwischen dem verdichteten Mesenchymherd und den Pankreasschläuchen liegt gewöhnlich eine Zone normalen unverdichteten retikulären Mesenchymgewebes, welches dicht um die Pankreasschläuche cirkulär angeordnete Zellenreihen gebildet hat, wodurch diese gewissermassen vor Zerfall geschützt und an den Mutterboden befestigt sind.

Später wird die Milzanlage immer grösser, stülpt sich mehr in die Leibeshöhle hinein, rundet sich ab und bildet schliesslich ein mit dem linken Visceralblatt durch eine schmale Brücke verbundenes kugeliges Körperchen. Durch die Brücke, welche den Hilus lienalis darstellt, verlaufen die ein- und ausgehenden Milzgefässe. Wenn man die allmähliche Abrundung und Isolierung der Milzanlage verfolgt, so bekommt man oft Querschnitte zu sehen, welche den Eindruck machen könnten, als ob eine Pankreasknospe in die Milzanlage hinübergehen würde. Fig. 82 stellt solch einen Querschnitt dar. Hier ist der hintere Teil des Magens getroffen, welcher von vielen Schichten cirkulär angeordneten Gewebes umspinnen ist. Ventralwärts und rechts liegt die Leber (Le), welche mit ihrer dorsalen Kante das Mesogastrium (Mes.) berührt, wodurch ein Peritonealfenster (Per.f.) entsteht, das vom dorsalen bis zum ventralen Mesogastrium sich erstreckt. Wir sehen am linken Visceralblatt den hintersten Teil der Milzanlage (Mi) getroffen. Dicht daneben liegt eine isoliert erscheinende Pankreasknospe (Pa.kn.). Bei einer gewissen Unvorsichtigkeit könnte man annehmen, man habe hier mit einer vom Mutterboden abgelösten Pankreasknospe zu thun, welche in die Milzanlage übergegangen ist. Das wäre aber ganz falsch, denn verfolgt man die weiter kaudalwärts liegenden Schnitte derselben Serie, so sieht man, dass das Peritonealfenster allmählich schwindet und an Stelle desselben die Bauchspeicheldrüse auftaucht, mit der die erwähnte Knospe in direktem Zusammenhang steht. Dazu ist diese Knospe schon auf Fig. 82 vom hintersten Milzende (Mi.) durch cirkulär angeordnetes Gewebe (circ. Bgw.) getrennt, sodass von einem Übergang der Knospe in die zukünftige Milz überhaupt die Rede nicht sein kann. Wir haben hier nur ein Bild, welches den Forscher leicht irre führen kann.

9.

Schaf (*Ovis aries* L.).

I.

Der jüngste Schafsembryo, den wir besitzen, hat folgende Eigenschaften: Die Leber repräsentiert sich als vielfach verzweigte Drüse, zwischen deren Balken kleinere und grössere Lebervenen eingelagert sind. Letztere sind Äste der beiden *Venae omphalo-mesentericae*, welche kaudo-kranial die Leber durchbohren, innerhalb derselben beiderseits die entsprechende *Vena umbilicalis* in sich aufnehmen und am vorderen Leberpol hufeisenförmig mit einander zur Bildung des *Sinus venosus* sich vereinigen. Die beiden *Venae omph.-mesentericae* sind schon am vorderen Umfang des Darmnabels gleichfalls mit einander vereinigt, sodass jetzt die beiderseitigen Dottervenen in das kaudale Ende der *Vena omph.-mes. sinistra* sich ergiessen und die *Vena omph.-mes. dextra* von dieser Vereinigungsstelle ab bis zur schon vorhandenen dorsalen Anastomose der beiden *Venae omph.-mes.* obliteriert und verschwunden ist. Von dieser Anastomose ab verlaufen beiderseits die *Venae omph.-mes.* weiter nach vorne mit einer leichten Neigung ventralwärts, gehen seitlich am *Ductus choledochus* vorüber und senken sich in die entsprechenden Leberhälften ein, wo sie in viele Lebervenen sich auflösen, um am vorderen Leberpol sich wieder zu sammeln und als *Venae hepaticae revehentes* sich zur Bildung des *Sinus venosus* hufeisenförmig zu vereinigen. Die linke und rechte *Vena umbilicalis*, welche vom Hautnabel kranialwärts innerhalb der äusseren Bauchdecke verlaufen, senken sich in die entsprechenden Leberhälften ein und vereinigen sich mit den entsprechenden *Venae omph.-mesentericae*.

Dort, wo die Ventralwand des *Ductus choledochus* in die ventrale Darmwand übergeht, sehen wir eine bedeutende

Verdickung und Ausstülpung der letzteren. Das ist die Gallenblasenanlage. Von den ventralen Pankreasanlagen können wir in diesem Stadium noch nichts wahrnehmen.

Dafür finden wir aber hier schon ein ziemlich grosses dorsales Pankreas. Es stellt einen dorsalwärts und nach hinten gerichteten Blindsack dar. Wir müssen daraus schliessen, dass beim Schaf das dorsale Pankreas einen kaudo-kranialen Abschnürungsprozess durchmacht. Die Säugetiere bilden also in dieser Beziehung eine Ausnahme, da wir sonst bei allen Wirbeltieren eine Abschnürung des dorsalen Pankreas von vorne nach hinten gesehen haben. Wir müssen daher entschieden der Laguesse'schen Ansicht (L. 59) entgegentreten, wonach diese Drüse überall „*par un étranglement graduel marchant d'arrière en avant*“ sich abschnüren soll.

Das dorsale Pankreas liegt in diesem Stadium noch vollständig in der Körpermittelebene und mündet in die dorsale Darmwand entsprechend dem Niveau der Choledochusmündung.

II.

Das zweite Stadium unterscheidet sich im allgemeinen wenig vom ersten Stadium, doch ist es für uns von besonderer Bedeutung, da wir hier die beiden ventralen Pankreasanlagen finden. Letztere (Fig. 83, Pa. v. d. und Pa. v. s.) bilden im Querschnitt zusammen mit der Gallenblasenanlage (ib. G.bl.) die uns schon bekannte kreuzförmige Ausstülpung. Das ist ein Beweis, dass auch beim Schaf die ventralen Pankreas und die Gallenblase aus einer und derselben Darmzone stammen, wobei die ersteren mehr den seitlichen Darmwänden angehören, die Gallenblase aber ausschliesslich von der ventralen Darmwand her stammt. Das rechte ventrale Pankreas scheint auch beim Schaf (Fig. 83, Pa. v. d.) etwas früher zu entstehen, als das linke (ib. Pa. v. s.). Ersteres zeigt nämlich

schon die Tendenz zur Verzweigung und unterscheidet sich dadurch bedeutend vom letzteren. Dieser Unterschied spricht am besten für das Vorhandensein zweier ventraler Pankreasanlagen auch bei den Säugetieren und entkräftet die noch unlängst ausgesprochene Meinung von Hammar (L. 22), wonach diese beiden Anlagen Bestandteile eines Ganzen darstellen sollen. Er sagt nämlich, dass „beim Hund, Kaninchen und wahrscheinlich auch bei den anderen Säugetieren eine Verdickung oder Aus-

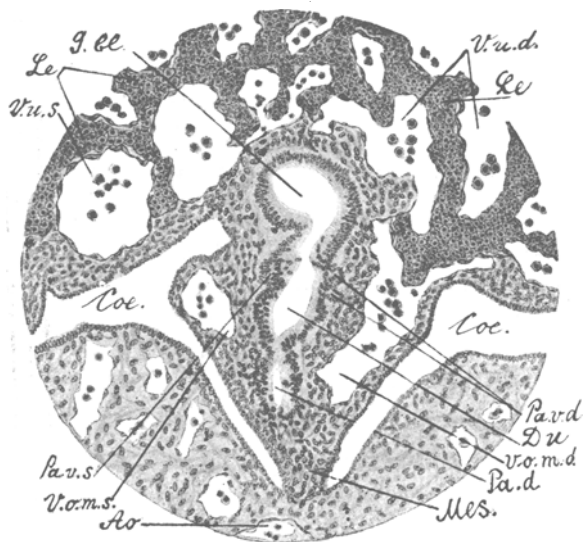


Fig. 83.

buchtung entstehe, welche die kaudale (resp. ventrale) sowie die seitlichen Flächen des Ductus choledochus halbringförmig umfasst“ und auf solche Weise eine einzige ventrale Pankreasanlage darstellt. Als Beweis dafür führt Hammar die Thatsache an, dass „sobald die Anlage frei hervorsprosst, sie sich als ein einheitliches kaudal gerichtetes Divertikel des Ductus choledochus zeigt.“ Wir geben Hammar zu, dass bei den Säugern und in unserem Fall beim Schaf die beiden ventralen Pankreasanlagen schon gleich darauf, noch bevor sie sich verzweigt haben, zu

einer gemeinsamen Drüse sich vereinigen. Aber der bereits geschilderte Unterschied der rechten und linken Anlage, sowie auch die Thatsache, dass bei den anderen Wirbeltierabteilungen — ausser den Selachiern, wo überhaupt kein ventrales Pankreas vorhanden ist — ebenfalls zwei ventrale Pankreasanlagen nachzuweisen sind, genügen vollständig zur Annahme, dass wir auch beim Schaf mit zwei solchen Anlagen zu thun haben, von denen die rechte wahrscheinlich ein wenig früher als die linke entsteht. Wir sind sogar bereit zuzugeben, dass die kaudale (resp. ventrale) Choledochuswand zwischen den beiden ventralen Pankreasanlagen von vornherein halbringförmig verdickt oder ausgebuchtet sein mag¹⁾, wodurch gewissermassen eine Verbindung zwischen diesen Anlagen geschaffen ist. Wenn wir aber die Kleinheit dieser Anlagen sowie ihrer gegenseitigen Entfernung bedenken, so werden wir leicht begreifen, dass diese halbringförmige Verdickung resp. Ausbuchtung der kaudalen Choledochuswand ganz einfach durch das frühe Bestreben der beiden ventralen Pankreasanlagen, sich einander zu nähern und mit einander eben an der genannten Choledochuswand zu verschmelzen, bedingt ist. Wir sehen beim Schaf auch in der That schon im nächsten Stadium neben dem dorsalen Pankreas ein einziges ventrales Pankreas, welches durch Konfluenz der beiden geschilderten ventralen Pankreasanlagen entstanden ist. Die Säugetiere unterscheiden sich folglich von den übrigen Wirbeltieren dadurch, dass bei ersteren zuerst die beiden ventralen Pankreasanlagen konfluieren, während bei letzteren zuerst die rechte ventrale mit der dorsalen Pankreasanlage sich vereinigt. Bei den Säugetieren tritt erst später zu dem vereinigten ventralen Pankreas das dorsale hinzu, wodurch dann eine gemeinschaftliche, aus drei ursprünglichen Anlagen zusammengesetzte Bauchspeicheldrüse entsteht. Die frühe Vereinigung

1) Diese Verdickung resp. Ausbuchtung kann auch dem hintersten Abschnitt der Gallenblasenanlage oder ihrer Fortsetzung angehören.

der beiden ventralen Pankreasanlagen bei den Säugetieren ist eben die Ursache, weswegen diejenigen Forscher, welche nur an Säugetieren ihre Untersuchungen angestellt haben, leicht die Duplizität des ventralen Pankreas übersehen konnten.

Das dorsale Pankreas ist in diesem Stadium noch mehr als im vorigen kaudo-kranial abgeschnürt und schon ein wenig nach rechts gewandt (Fig. 83, Pa. d.). Es ist noch nicht verzweigt, besitzt aber auf mehreren Querschnitten eine Herzform, als ob es aus drei Lappen bestehen würde, von denen der eine nach rechts, der andere nach links, der dritte dorsalwärts gerichtet ist.

III.

Das dritte Stadium zeichnet sich vor allem durch eine weit vorgeschrittene Gastroduodenaldrehung des Darmtraktes aus, wodurch der Magen und vordere Abschnitt des Duodenums zusammen mit dem ihnen entsprechenden Mesenterium stark nach links verlagert und gleichzeitig auch nach rechts tordiert sind, sodass die ursprünglich dorsale Darmwand zur linken, die ursprünglich ventrale zur rechten geworden ist. So sehen wir auch auf Fig. 84 das dorsale Pankreas (Pa. d.) linkerseits in das Duodenum (Du) münden, während der Ductus choledochus (D. ch.) und das bereits vereinigte ventrale Pankreas (Pa. v.) rechts in dasselbe münden. Das dorsale Pankreas ist bereits mehrfach verzweigt und infolge der Gastroduodenaldrehung ein wenig nach links gerichtet. Das aus beiden ventralen Anlagen zusammengesetzte ventrale Pankreas (Pa. v.) ist nicht kaudalwärts gerichtet, sondern mehr dorsalwärts, was ebenfalls hauptsächlich mit der Gastroduodenaldrehung des Darmtraktes zusammenhängt. Die Mündung des ventralen Pankreas ist noch nicht vollständig in den Ductus choledochus hineingezogen. Letzterer ist aus dem Ductus hepaticus und Ductus cys-

ticus zusammengesetzt. Auf dem letztgenannten Gang hängt die bereits isolierte Gallenblase.

Die Vena omph.-mes. dextra liegt jetzt an der dorsalen (resp. ursprünglich rechten) Wand des Duodenums (Fig. 84, V.o.m.d.) zwischen dorsalem und ventralem Pankreas, nimmt an dieser Stelle die von hinten kommende Vena mesenterica in sich auf, verläuft von hier kranialwärts und nach rechts, geht am vorderen Rand des ventralen Pankreas vorbei und zieht



Fig. 84.

dann an der rechten Seite des Ductus choledochus weiter nach vorne, um in die rechte Leberhälfte sich einzusenken. Verfolgen wir die Vena omph.-mes. dextra nach hinten, so finden wir, dass sie dicht hinter dem dorsalen Pankreas in die schon oben erwähnte dorsale Anastomose (Fig. 84, R. sin.) übergeht, welch letztere ihrerseits in den hinteren Teil der Vena omph.-mes. sinistra führt. Letztere zerfällt am vorderen Umfang des Darmnabels in mehrere Dottervenen, welche beiderseits in den Seitenwänden des Darmdottersacks verlaufen. Wir finden folg-

lich in diesem Stadium schon das uns bereits bekannte spiralförmige Gefäß, welches aus dem vorderen Abschnitt der Vena omph.-mes. dextra, der dorsalen Anastomose und dem hinteren Abschnitt der Vena omph.-mes. sinistra zusammengesetzt ist und die Grundlage der zukünftigen Vena portae bildet. Der vordere Abschnitt der Vena omph.-mes. sinistra, von der dorsalen Anastomose ab bis zur Leber, ist jetzt schon obliteriert und verschwunden. Nur innerhalb der linken Leberhälfte ist noch ein Rest dieses Gefäßes vorhanden, insofern sämtliche Venen dieser Leberhälfte eben aus der Vena omph.-mes. sinistra herkommen. Mit diesem Rest der letzteren vereinigt sich innerhalb der linken Leberhälfte die von hinten kommende Vena umbilicalis communis (Fig. 84, v. u. comm.) oder richtiger Vena umbilicalis sinistra. Wir erinnern uns, dass im ersten Stadium noch eine linke und rechte Nabelvene vorhanden waren. Unterdessen haben sich aber diese beiden Venen am vorderen Umfang des Hautnabels vereinigt, ähnlich wie die beiden Venae omph.-mes. am vorderen Umfang des Darmnabels sich vereinigen. Infolge der erstgenannten Vereinigung wendet sich der ganze Blutstrom des Hautnabels der Vena umbilicalis sinistra zu, während die Vena umbilicalis dextra von dieser Vereinigungsstelle bis zur Leber obliteriert und verschwindet. Die übrig gebliebene Vena umbilicalis sinistra oder, wie wir sie jetzt nennen können, Vena umbilicalis communis oder kurzweg Vena umbilicalis verläuft vom Hautnabel kranialwärts innerhalb der äusseren Bauchdecke, senkt sich in die linke Leberhälfte ein und vereinigt sich mit dem in die letztere eingeschlossenen Rest der Vena omph.-mes. sinistra, um dann am vorderen Leberpol als Vena hepatica revehens sinistra zu erscheinen. Die durch die rechte Leberhälfte ziehende Vena omph.-mes. dextra vereinigt sich hierselbst mit einem noch übrig gebliebenen Rest der Vena umbilicalis dextra und erscheint dann am vorderen Leberpol als Vena hepatica

revehens dextra, um sich mit der gleichnamigen sinistra hufeisenförmig zum Sinus venosus zu vereinigen. — So entsteht beim Schaf die Grundlage eines definitiven Venensystems. Die Thatsache, dass wir auch hier dem uns schon bekannten spiralförmigen Gefäss begegnen, spricht dafür, dass wahrscheinlich auch beim Schaf durch die Konfiguration der Leberanlage ein Hindernis für den Blutstrom im kranialen Abschnitt der Vena omph.-mes. sinistra entsteht. Beim Hühnchen entstand dieses Hindernis durch Kompression der Mündungsstelle der linken Vena omph.-mesenterica dicht am hinteren Ende des Ductus venosus. So etwas ist beim Schaf unmöglich, denn hier liegt die hufeisenförmige Vereinigung der beiden Venae omph.-mes. resp. der beiden Venae hepaticae revehentes am vorderen Leberpol, ausserhalb der Leber. Ähnliches sahen wir bei Torpedo und bei der Blindschleiche. Bei letzterer begegneten wir aber auch dem spiralförmigen Gefäss, welches hier infolge der Kompression der innerhalb der Leber enthaltenen queren Anastomose entstanden ist. Es ist daher möglich, dass auch beim Schaf eine ähnliche quere Anastomose vorhanden ist, welche also auch hier die Bildung zweier Lebergänge verursachen konnte, durch welche diese Anastomose selbst nachträglich komprimiert wird. Mit Entschiedenheit können wir aber das nicht behaupten, denn wir besitzen keine ganz jungen Schafsembryonen, bei welchen man die Entwicklung des Leberganges, resp. der Lebergänge verfolgen könnte. In jedem Falle haben wir bei unserem jüngsten Schafsembryo nicht mit Sicherheit zwei Lebergänge nachweisen können.

Aus diesen Ausführungen erhellt es, dass die Selachier, Reptilien und Säugetiere sich von den Amphibien und Vögeln dadurch unterscheiden, dass bei ersteren die hufeisenförmige Vereinigung der beiden Venae omphalo-mesentericae am vorderen, bei letzteren am hinteren Leberpol sich befindet. Die Folge davon ist die, dass bei den Amphibien und Vögeln innerhalb

der Leber keine Spur von den *Venae omphalo-mesentericae* vorhanden ist, sondern dieses Organ umwächst hier den sogenannten *Ductus venosus*, welcher zwischen der hufeisenförmigen Vereinigung der beiden *Venae omphalo-mesentericae* und dem *Sinus venosus* sich befindet resp. die kaudale Fortsetzung des letzteren darstellt. Auf die verschiedene Art der Umwachsung des *Ductus venosus* bei den Amphibien und Vögeln und deren Ursache haben wir schon oben in unserer Arbeit hingewiesen und wir übergehen es hier. Da bei diesen beiden Wirbeltierabteilungen die *Venae omphalo-mesentericae* hinter der Leber liegen, so obliteriert bei den Amphibien (Urodelen) die rechte *Vena omphalo-mesenterica* total, die linke bleibt als winzige *Vena Rusconi* erhalten, wird aber nicht am kranialen Ende komprimiert, da hier keine zwei Lebergänge vorhanden sind; bei den Vögeln obliteriert der ganze vordere Abschnitt der *Vena omphalo-mesenterica sinistra*, weil letztere hier eben am kranialen Ende durch die beiden Lebergänge komprimiert wird. Innerhalb der Leber ist, wie gesagt, weder bei den Amphibien noch bei den Vögeln ein Rest der beiden *Venae omphalo-mesentericae* vorhanden. Ganz anders sind die Verhältnisse bei den Selachiern, Reptilien und Säugetieren. Hier giebt es keinen eigentlichen *Ductus venosus*, sondern innerhalb der Leber sind Reste der beiden *Venae omphalo-mesentericae* vorhanden, da eben diese Gefäße hier von vorneherein von der Leberanlage umwachsen wurden. Die Entstehung des spiralförmigen Gefäßes erklärt sich bei den Reptilien und wahrscheinlich auch bei den Säugetieren durch das Vorhandensein innerhalb der Leberanlage der oben erwähnten queren Anastomose, welche also hier dieselbe Rolle spielt wie bei den Vögeln die hufeisenförmige Vereinigung der beiden *Venae omphalo-mesentericae* zum *Ductus venosus*. Durch die quere Anastomose werden bei den Reptilien und wahrscheinlich auch bei den Säugetieren zwei Lebergänge gebildet, welche dann ihrerseits diese Anastomose komprimieren und die oben beschriebenen Veränderungen des Venensystems verursachen.

Aus allem Gesagten ergibt sich der gegenseitige Einfluss des embryonalen Venensystems und der ersten Leberanlage.

IV.

Im vorigen Stadium war das dorsale Pankreas schon verzweigt, während das ventrale noch einen unverzweigten Blindsack darstellte, auf dessen Oberfläche hier und da ganz geringe Ausbuchtungen der Wand sichtbar waren. In den jetzt folgenden Stadien nähern sich allmählich die beiden Drüsen zu einander und verschmelzen schliesslich an den Seitenwänden und an den blinden Enden. Wenn man Fig. 84 betrachtet, so könnte man geneigt sein, anzunehmen, dass bei dieser Verschmelzung die Vena omphalo-mesenterica dextra von den beiden daran beteiligten Drüsen umfasst und an die dorsale (ursprünglich rechte) Darmwand angedrückt wird. Das ist aber nicht der Fall. Ebenso wenig wird von den beiden miteinander verschmelzenden Drüsen die Vena mesenterica umfasst, wie wir es z. B. bei den Amphibien gesehen haben, denn diese Vene mündet beim Schaf in die Vena omphalo-mesenterica dextra ein wenig hinter dem Niveau der beiden Pankrease. Letztere unterscheiden sich auch nach der Verschmelzung längere Zeit von einander durch ihre Verzweigungsart. Allmählich verwischt sich aber dieser Unterschied der ventralen und dorsalen Pankreashälfte und wir erhalten eine homogene Bauchspeicheldrüse mit zwei Ausführungsgängen, von denen der eine in die dorsale Darmwand mündet und der dorsalen Anlage entspricht (= Ductus Santorini), der andere in den proximalen Teil des Ductus choledochus mündet und dem vereinigten ventralen Pankreas entspricht (= Ductus Wirsungianus). Der erste Ausführungsgang entspricht jetzt annähernd der linken, der zweite — der rechten Pankreashälfte. Beide Pankreashälften unterscheiden sich, wie gesagt, noch

längere Zeit durch ihre Verzweigungsart, sowie auch durch den mikroskopischen Bau.

Es sei hier nochmals darauf hingewiesen, dass bei den Säugetieren infolge der frühen Verschmelzung der beiden ventralen Pankreasanlagen miteinander und der nachträglichen Vereinigung derselben mit dem dorsalen Pankreas an der dorsalen (resp. rechten) Darmwand, kein sogenannter pankreatischer Ring um den Ductus choledochus gebildet wird, wie er bei den Fischen, Amphibien und Reptilien vorkommt (s. oben Kap. *Rana temporaria*, Abschnitt A.).

Die Milzanlage stellt beim Schaf ebenso wie bei den anderen Wirbeltieren einen an das linke Visceralblatt des Mesenteriums gebundenen verdichteten Mesenchymherd dar. Sie liegt im Niveau des hinteren Magenabschnittes und entspricht der Kante einer kranio-kaudalen Mesenterialfalte (Fig. 85, Mi). Dieser Kante ist auch beim Schaf das dorsale Ende des dorsalen Pankreas (ib. Pa.) zugewendet. Letzteres ist zur Zeit der ersten Milzanlage noch nicht mit dem ventralen Pankreas verschmolzen, liegt aber sehr nahe demselben an. Fig. 85 erinnert an Fig. 82. Auf beiden Figuren sieht man im Mesogastrium (Mesog.) einen Pankreasschlauch resp. eine Pankreasknospe, und man könnte auf den ersten Blick hin geneigt sein anzunehmen, dass man hier mit einem vom Mutterboden abgetrennten und in der Milzanlage stecken gebliebenen Pankreasschlauch zu thun hätte, was, wie schon oben erklärt, durchaus nicht der Fall ist, denn auf den weiter kaudalwärts folgenden Querschnitten sieht man diesen Schlauch allmählich in das dorsale Pankreas übergehen. Letzteres ist in dem der Fig. 85 entsprechenden Stadium schon grösstenteils von einem cirkulär angeordneten Gewebe umspannen und zeigt keine Ablösung von einzelnen Zellen oder Knospen, sondern ist überall genau vom umgebenden Mesenchym abgegrenzt und unterscheidet sich von letzterem durch eine viel intensivere Färbung sowie auch durch einen ganz anderen mikroskopischen Bau,

ähnlich wie wir es beim Hühnchen gesehen haben. — Die Milzanlage (Fig. 85, Mi) enthält fixe Zellen, welche ein Netz bilden, in dessen Maschen reichlich freie rundliche Embryonalzellen enthalten sind. Letztere sind hier reichlicher vertreten als im übrigen Mesenchym. Dieser Umstand ist auch hier durch einen Austritt von Zellen aus dem Mesothelüberzug der Milzanlage zu erklären. Dieser Mesothelüberzug ist hier anfangs verdickt, d. h.

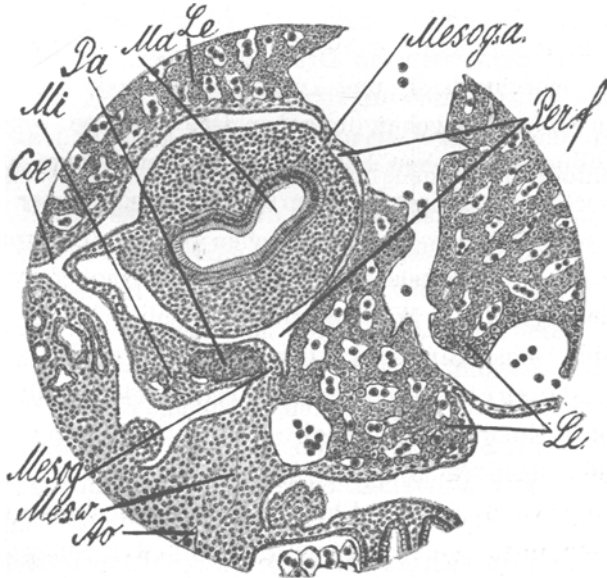


Fig. 85.

höher als das übrige Mesothel, welches ein mehrschichtiges cylindrisches oder richtiger kubisches Epithel darstellt. Aber gleich darauf ändert sich das Bild so, dass der Mesothelüberzug der Milzanlage einschichtig und locker wird, während das übrige Mesothel noch einige Zeit mehrschichtig bleibt. In beiden Fällen, d. h. wo der Mesothelüberzug der Milzanlage mehrschichtig und einschichtig ist, sieht man einzelne Zellen von ihm sich ab-schnüren und in das anliegende Mesenchym resp. zukünftige Milzgewebe hineinwandern. Durch diese einwandernden Zellen

wird das Mesenchym ansehnlich verdichtet, mit anderen Worten, die Zahl seiner freien Zellen wird vermehrt. Diese Verdichtung erstreckt sich manchmal bis nahe ans Pankreas heran, doch bleibt letzteres immer genau begrenzt und hebt sich scharf vom umgebenden Mesenchym sowie auch vom verdichteten Milzgewebe ab. Zwischen letzterem und Pankreas sieht man schon zur Zeit der ersten Milzanlage cirkulär angeordnetes Gewebe, welches das Pankreas umspinnt. Dieses Gewebe bildet um letzteres gewissermassen ein Drüsenkörnchen, welches alle Pankreasschläuche umfasst und von aussen noch reichlich von kleineren Gefässzweigchen umgeben ist, ganz so, wie wir es beim Hühnchen gesehen haben. Wir sehen daher auch beim Schaf gewöhnlich zwischen Milz und Pankreas ausser dem cirkulären Gewebe noch Gefässzweigchen liegen. Dadurch ist ein Übergang von Pankreaselementen in die Milzanlage vollständig unmöglich gemacht. Wir finden also auch beim Schaf keinen genetischen Zusammenhang zwischen Milz und Pankreas. — Was den Blutgehalt der ersten Milzanlage anbetrifft, so sehen wir auch beim Schaf innerhalb der letzteren kleine, von den Fäden der fixen Milzzellen begrenzte unregelmässige Lumina, in denen gewöhnlich 1—2 Blutkörperchen enthalten sind. Diese Lumina sammeln sich zu einem grösseren Lumen, welches aus dem hinteren Milzabschnitt ventralwärts herauskommt und gewöhnlich etwa 8—10 Blutkörperchen in sich einschliesst. Dieses Lumen zeigt schon eine eigentliche Endothelialwand und stellt einen Schnitt durch die Vena lienalis dar. Letztere vereinigt sich unweit von der Milzanlage mit mehreren pankreatischen Venenästchen und mündet dann in die Vena mesenterica.

Allmählich stülpt sich der verdichtete Mesenchymherd zusammen mit seinem Mesothelüberzug immer mehr in die Bauchhöhle hinein. Dadurch wird die Milzanlage immer mehr isoliert, rundet sich ab und bleibt mit dem linken Visceralblatt nur noch durch eine schmale Brücke verbunden, in welcher die ein- und

ausgehenden Milzgefäße verlaufen und welche also den zukünftigen Hilus lienis darstellt.

Aus den gegebenen Ausführungen sehen wir, dass bei den Säugetieren die Milz ebenso angelegt wird, wie bei den anderen Wirbeltierabteilungen. Die Milzanlage ist danach überall mesenchymatösen Ursprungs und beständig an einen gewissen Abschnitt des linken Visceralblattes des Mesenteriums gebunden. Sie steht in keinem genetischen Zusammenhang mit der Bauchspeicheldrüse noch mit dem Darmtrakt überhaupt. Der Mesothelüberzug der Milzanlage dient für dieselbe gewissermassen als Keimepithel, indem er durch Abgabe von Zellen an den anliegenden Mesenchymherd letzteren eben zur Milzanlage spezifiziert. *Entodermale Elemente sind in der Milzanlage vorhanden nur insofern letztere einen Herd mesenchymatösen Gewebes darstellt, welches bei den verschiedenen Wirbeltierabteilungen verschieden reich an entodermalen Zellen ist. Mit anderen Worten, je reicher das Mesenchym an entodermalen Zellen ist, desto reichlicher sind letztere auch in der Milzanlage vertreten und umgekehrt. Am reichsten an entodermalen Zellen ist das Mesenchym der anuren Amphibien, am ärmsten — das der Vögel und Säugetiere.*

Der Mesothelabschnitt, an den die Milzanlage gebunden ist, befindet sich überall annähernd im selben Niveau, und wenn die Teile des Darmtraktes auch ihre Lage zu ihm ändern, so kann man doch sagen, dass im allgemeinen die Milzanlage in der Höhe des Überganges des Magens in das Duodenum liegt. Diese Lagebestimmung ist allerdings, wie wir schon oben in unserer Arbeit ausgeführt haben, nicht von besonderer Bedeutung eben wegen der wechselnden Lage der einzelnen Darmabschnitte zum Mesothelüberzug der Milzanlage. Es wäre wichtig andere Anhaltspunkte für solch eine Lagebestimmung zu finden und in dieser Beziehung haben wir beim Frosche gesehen, dass die Milzanlage in der Höhe der Ursprungsstelle der Arteria mesen-

terica (aus der Aorta) liegt. Ähnliches haben wir auch beim Schaf sehen können. Hiermit wäre gewissermassen ein mehr weniger fester Anhaltspunkt zur Bestimmung des Niveaus der Milzanlage gegeben. Doch trifft das, wie gesagt, nur für den Frosch und das Schaf zu. Es muss hier in jedem Falle noch hinzugefügt werden, dass ein genetischer Zusammenhang zwischen Milz und Arteria mesenterica durchaus ausgeschlossen ist.

10.

Ergebnisse.

Wenn wir jetzt die Resultate aller unserer Untersuchungen über die Entstehung der Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse, Milz und des Pfortadersystems bei den verschiedenen Wirbeltierabteilungen kurz zusammenfassen, so kommen wir zu folgenden Schlüssen:

1. Die Leberanlage stellt überall eine einheitliche Ausstülpung der ventralen Darmwand dar, an der Grenze zwischen Vorder- und Dotterdarm. Bei den Vögeln entspricht die erste Leberanlage der Kante der vorderen Darmfalte, d. h. der Stelle, wo die Ventralwand des Vorderdarms auf den Dotter übergeht, mit anderen Worten, dem vorderen Umfange des Darmnabels. Erst in einem späteren Stadium, wo die Leberanlage schon in sekundäre Divertikel geteilt ist, wird sie bei den Vögeln in die Ventralwand des Vorderdarms hineingezogen und stellt dann ein Anhangsorgan des eigentlichen Darmkanals dar.

2. Die weiteren Veränderungen der ersten Leberanlage hängen vom Einfluss des embryonalen Venensystems auf dieselbe ab. Bei allen Wirbeltierabteilungen findet man zuerst zwei *Venae omphalo-mesentericae*, eine linke und eine rechte, welche ihr Blut an der Oberfläche der Dottermasse oder des Dottersacks

und teilweise auch in den Seitenwänden des Dotterdarms sammeln und von hier kranialwärts verlaufen, um sich hufeisenförmig zum Sinus venosus zu vereinigen. Diese hufeisenförmige Vereinigung der beiden genannten Venen liegt bei allen Wirbeltierabteilungen vor der ersten Leberanlage, d. h. kranialwärts von derselben. Von der Richtung des weiteren Wachstums der Leberanlage hängt nun die Art und Weise ab, wie sich der Einfluss der beiden Venae omph.-mesentericae auf die weitere Konfiguration der Leberanlage geltend macht. Bei den Selachiern, Reptilien und Säugetieren, wo die Leberanlage hauptsächlich in transversaler Richtung sich ausdehnt, bleibt die Vereinigungsstelle der beiden Venae omph.-mesent. vor derselben liegen. Die Leberanlage umwächst daher hier die proximalen Abschnitte der beiden gen. Venen, zerklüftet ihre Wände und bildet aus jeder dieser Venen je ein Rete mirabile für die entsprechende Leberhälfte. Bei den Selachiern, Reptilien und Säugetieren sind folglich in der Leber Abschnitte der beiden Venae omph.-mes. enthalten, mit anderen Worten, die zwischen den Leberbalken befindlichen kleineren und grösseren Lebervenen stammen hier von den beiden gen. Venen ab. Ganz anders sind die Verhältnisse bei den Amphibien und Vögeln. Hier wächst die Leber kranialwärts und kommt schliesslich so zu liegen, dass die hufeisenförmige Vereinigung der beiden Venae omph.-mes. am *hinteren* Leberpol sich befindet. Die Leberanlage umwächst dann nicht die genannten Venen, sondern den hinteren Abschnitt des Sinus venosus resp. den Ductus venosus. In der Leber der Amphibien und Vögel sind folglich keine Reste der beiden Venae omph.-mes. enthalten. Die zwischen den Leberbalken befindlichen kleineren und grösseren Venen stammen hier vom Ductus venosus ab, welcher nicht ein doppeltes Rete mirabile bildet, sondern so zerklüftet und verzweigt wird, dass ein gröberer Stamm von ihm noch nachbleibt. Dieser Stamm durchbohrt dann, als vorderster Teil der zukünftigen Vena portae, kaudo-kranial

die Leberanlage, um am vorderen Pol derselben als einheitliche Vena hepatica revehens zu erscheinen und in den Sinus venosus überzugehen. Bei den Selachiern, Reptilien und Säugetieren bilden die kranialsten Abschnitte der beiden in die Leber eingeschlossenen Venae omph.-mes. je eine Vena hepatica revehens für die rechte und linke Leberhälfte.

3. Die Art und Weise, wie die Leberanlage den Ductus venosus umwächst, ist bei den Amphibien und Vögeln verschieden. Bei ersteren kommt anfangs der Ductus venosus dorsalwärts von der Leberanlage zu liegen und wird nachher von derselben von der ventralen Seite her umwachsen. Bei den Vögeln stösst die Spitze der primären Leberausstülpung auf die hufeisenförmige Vereinigung der beiden Venae omph.-mes. und wird durch dieselbe in zwei sekundäre Divertikel gespalten, in ein dorsales und ventrales. Ersteres umwächst dann den Ductus venosus von der dorsalen Seite her, indem es zwei ventralwärts gerichtete Äste aussendet, die den Ductus venosus umgreifen und an seiner ventralen Seite miteinander sowie mit der Spitze des ventralen Divertikels sich vereinigen.

4. Bei den Reptilien und Säugetieren kommt es nicht zur Bildung eigentlicher sekundärer Leberdivertikel, doch entstehen hier durch den Einfluss einer starken „queren Anastomose“ zwischen den beiden Venae omph.-mes. zwei Lebergänge. Diese quere Anastomose spielt also hier gewissermassen dieselbe Rolle, wie die hufeisenförmige Venenvereinigung beim Hühnchen.

5. Bei Torpedo finden wir vier sekundäre Leberdivertikel, von denen aber nur drei der eigentlichen Leberanlage gehören, während das vierte in der Körpermittelebene liegende Divertikel der früh in die Leber hineingezogenen Gallenblasenanlage entspricht. Die ersten drei Leberdivertikel entsprechen aber hier in keinem Fall den ventralen Pankreasanlagen der anderen

Wirbeltierabteilungen (wie es Laguesse angenommen hat, der übrigens ausser der Gallenblasenanlage nur zwei sekundäre Leberdivertikel bei den Selachiern gesehen hat). — Die Bildung der sekundären Leberdivertikel bei *Torpedo* ist ebenfalls durch den Venenverlauf bedingt. Jedoch sehen wir hier eine Teilung der primären Leberausstülpung in linke und rechte Divertikel, während bei den anderen Wirbeltierabteilungen ein vorderes und hinteres oder ein dorsales und ventrales Leberdivertikel gebildet wird (ausser den Amphibien). Es erhellt daraus, dass nur bei den Selachiern der spätere linke und rechte Leberlappen den sekundären Leberdivertikeln entsprechen und zwar so, dass der linke Leberlappen aus zwei, der rechte aus einem Leberdivertikel entstanden ist. Bei den Vögeln, Reptilien und Säugetieren entsprechen die Ausführungsgänge des linken und rechten Leberlappens höchstwahrscheinlich dem linken und rechten Ast des vorderen resp. dorsalen Leberdivertikels. Denn das hintere resp. ventrale Leberdivertikel verliert hier, nachdem in dasselbe die Gallenblasenanlage hineingezogen wird (siehe unten Punkt 10), seine direkte Kommunikation mit dem Darmkanal und mündet nun in die Gallenblase, von der es nachträglich abgeschnürt wird, ohne einen Lebergang nachzulassen, sodass der Ausführungsgang des vorderen (resp. dorsalen) Leberdivertikels die Funktion eines gemeinschaftlichen Leberganges übernimmt. Die logische Schlussfolgerung daraus ist eben die, dass die Ausführungsgänge des zukünftigen linken und rechten Leberlappens höchstwahrscheinlich dem linken und rechten Ast dieses gemeinschaftlichen Leberganges resp. des vorderen (oder dorsalen) Leberdivertikels entsprechen (cf. Kap. 4, Abschn. VI).

6. Das weitere Schicksal der beiden *Venae omphalo-mesentericae* ist bei allen Wirbeltierabteilungen folgendes: Die beiden Venen vereinigen sich miteinander am vorderen Umfang des Darmnabels resp. am vorderen Pol der Dottermasse (letzteres

ist der Fall bei den Amphibien, wo die Ventralwand des Dotterdarms die aus grossen polygonalen Zellen bestehende Dottermasse darstellt), sodass die beiderseitigen Dottervenen sich jetzt in die linke Vena omph.-mesent. ergiessen, und die rechte Vena omph.-mes. obliteriert von dieser Vereinigungsstelle ab bis weit kranialwärts. Bei den Amphibien obliteriert die rechte Vena omph.-mes. total, d. h. von der gen. Vereinigungsstelle bis zum hinteren Ende des Ductus venosus. Da diese Obliteration hier früh vor sich geht, so wurde auch von mancher Seite (Hochstetter, L. 35) angenommen, dass bei den Urodelen von vornherein nur eine Vena omph.-mes. (die linke) vorhanden ist. Bei den Selachiern obliteriert der grösste Teil der rechten Vena omph.-mes., von welcher hier fast nur der in die rechte Leberhälfte resp. in den rechten Leberlappen eingeschlossene Abschnitt nachbleibt. Dieser nachgebliebene Abschnitt ragt am hinteren Pol der Leber aus derselben ein wenig heraus, um an der ventralen resp. hinteren Fläche des Ductus choledochus sich mit der linken Vena omph.-mes. zu vereinigen. Bei den Vögeln wird die linke Vena omph.-mes. an ihrer Mündung in den Ductus venosus durch die beiden Lebergänge, welche aus den proximalen Teilen der beiden sekundären Leberdivertikel sich gebildet haben, so stark komprimiert, dass ihr Blutstrom diese komprimierte Stelle nicht passieren kann und daher eine hinter dem dorsalen Pankreas befindliche mehr weniger transversale Anastomose zwischen den beiden Venae omph.-mes. benutzt, um durch dieselbe in den kranialen Abschnitt der rechten Vena omph.-mes. zu gelangen. Die Folge davon ist die, dass hier die letztgenannte Vene vom vorderen Umfang des Darmnabels nur bis zur erwähnten Anastomose (wir nennen sie „dorsale Anastomose“) obliteriert, dafür obliteriert aber hier auch der kraniale Abschnitt der linken Vena omph.-mes. von dieser Anastomose ab bis zum hinteren Ende des Ductus venosus. Das Resultat ist ein spiralförmiges Gefäss, welches — von hinten nach

vorn gezählt — aus dem hinteren Abschnitt der Vena omph.-mes. sinistra, der dorsalen Anastomose und dem vorderen Abschnitt der Vena omph.-mes. dextra zusammengesetzt ist und die Grundlage der zukünftigen Vena portae bildet. Kranialwärts geht letztere in den in die Leber eingeschlossenen Ductus venosus über. Das spiralförmige Gefäß nimmt in seinem vorderen Abschnitte die Vena mesenterica, pancreatica und lienalis, am hintersten Ende ein wenig links vom vorderen Umfang des Darmnabels die Vena subintestinalis in sich auf. Ein ähnliches spiralförmiges Gefäß finden wir auch bei den Reptilien und Säugetieren; hier entsteht es durch Kompression der sog. queren Anastomose zwischen den beiden Lebergängen (S. Punkt 4). — Bei den Amphibien verwandelt sich später die nachgebliebene Vena omph.-mes. sinistra in ein schwächtiges Gefäß — die sog. Vena Rusconi, welche zeitlebens als ein in das kraniale Ende der Vena mesenterica mündender Ast persistiert, während letztere hier die eigentliche Grundlage der zukünftigen Vena portae bildet (cf. Kap. 9, Abschn. III).

7. Die Gallenblase entsteht bei allen Wirbeltieren zusammen mit den beiden ventralen Pankreasanlagen aus einer dicht hinter der Leberanlage gelegenen Darmzone; daher finden wir auch immer hinter der Leberanlage eine kreuzförmige Ausstülpung der ventralen Darmwand. Der mediale Schenkel dieser Ausstülpung repräsentiert die Gallenblasenanlage, die seitlichen Schenkel — die beiden ventralen Pankreasanlagen. Alle drei Schenkel werden allmählich in den Ductus choledochus hineingezogen und bilden dann Anhangsorgane des letzteren. Der mediale Schenkel resp. die Gallenblasenanlage entsteht überall etwas früher als die beiden ventralen Pankreasanlagen und wird auch etwas früher als die letzteren in den Ductus choledochus hineingezogen. Bei den Selachiern wird die Gallenblasenanlage zu früh in den Ductus choledochus resp. in die Leber hineingezogen. Das ist höchstwahrscheinlich die Ursache, weswegen

bei dieser Wirbeltierabteilung keine ventralen Pankreasanlagen zustande kommen.

8. Die Einziehung der Gallenblasenanlage und der ventralen Pankreasanlagen in den Ductus choledochus geht Hand in Hand mit der Abschnürung der Leberanlage von der ventralen Darmwand. Diese Abschnürung geschieht von vorne nach hinten. Je mehr infolge dieser Abschnürung die Leberanlage vorne an Anhaltspunkten verliert, desto mehr sucht sie hinten solche zu gewinnen und zieht in ihren Bereich den ventralen Abschnitt der hinter ihr liegenden Darmzone zusammen mit der kreuzförmigen Ausstülpung hinein. Die Abschnürung der Leberanlage hängt hauptsächlich mit der Verlängerung des vor ihr liegenden Darmabschnittes zusammen. Bei den Amphibien ist diese Verlängerung mit der kranio-kaudal fortschreitenden Differenzierung der Darmwand verbunden. Es ist daher klar, warum die mehr kranial liegenden Anhangsorgane des Darmtraktes früher zur Anlage kommen, als die mehr kaudal liegenden. Die Leber entsteht daher überall früher als die der Gallenblase. Wir sind überzeugt, dass man auch bei den Selachiern ein Stadium finden könnte, wo nur die Leberanlage vorhanden ist, ohne jegliche Spur von der Gallenblasenanlage. Das von uns beschriebene erste Stadium des Torpedo zeigt nicht die allererste Leberanlage, denn letztere trägt schon hier sekundäre Divertikel und hat bereits die Gallenblasenanlage in sich hineingezogen, welche jedoch einer mehr kaudalwärts liegenden Darmzone entspricht, als die anderen drei sekundären Leberdivertikel.

9. Der Ductus choledochus entsteht überall durch die Abschnürung der Leberanlage von der ventralen Darmwand. Wenn diese Abschnürung den hinteren Leberpol erreicht hat, setzt sie sich auch auf die hinter der Leberanlage gelegene Darmzone fort und trennt den ventralen Abschnitt derselben ab, welcher letzterer dann gewissermassen einen Stiel für die abgeschnürte Leber-

anlage oder den Ductus choledochus bildet. Mit der vollendeten Ausbildung des letzteren ist auch die Hineinziehung der kreuzförmigen Ausstülpung in denselben verbunden. Es ist klar, dass dort, wo die Bildung des Ductus choledochus zu früh zustande kommt oder wo die Gallenblase und die beiden ventralen Pankrease verhältnismässig spät angelegt werden, letztere von vorne herein als Anhangsorgane des Ductus choledochus sich repräsentieren können. Indessen sieht man selbst in solchen Fällen, wie z. B. bei den Reptilien und Säugetieren, die kreuzförmige Ausstülpung am Übergange des Ductus choledochus in die Darmwand liegen, sodass man auch hier die Gallenblasen-anlage und die ventralen Pankreasanlagen ohne weiteres als zur Darmwand gehörend betrachten kann.

10. Die Gallenblasen-anlage schnürt sich später kranio-kaudal vom Ductus choledochus ab und an ihrem hinteren Pol bildet sich der Ductus cysticus, ebenso wie am hinteren Leberpol der Ductus choledochus zustande gekommen ist. Bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren, wo zwei Lebergänge vorhanden sind, wird die Gallenblasen-anlage so in den hinteren (resp. ventralen) Lebergang hineingezogen, dass letzterer nicht mehr direkt in den Darmkanal, sondern in den vorderen Pol der Gallenblase mündet. Der hintere Lebergang wird dadurch in einen Ductus hepato-cysticus umgewandelt, während der vordere (resp. dorsale) Lebergang einen Ductus hepato-entericus repräsentiert, der mit dem Ductus cysticus sich zum Ductus choledochus vereinigt. Später trennt sich der Ductus hepato-cysticus vollständig vom Vorderpol der Gallenblase ab und die eigentliche Leber hängt dann nur noch am Ductus hepato-entericus, welcher also den definitiven Lebergang (Ductus hepaticus) darstellt. Daraus folgt erstens, dass der linke und rechte Leberlappen höchstwahrscheinlich dem linken und rechten Ast des ursprünglich vorderen Leberganges resp. des Ductus hepato-

entericus entsprechen (s. o. Punkt 5); zweitens, dass die oft beim erwachsenen Tier vorhandenen Ductus hepato-cystici, welche die Galle direkt aus der Leber in die Gallenblase führen, höchstwahrscheinlich Derivate des embryonalen Ductus hepato-cysticus resp. seiner Äste darstellen. — Als Endresultat erhalten wir bei allen Wirbeltieren nur einen Ductus hepaticus, unabhängig davon, ob im embryonalen Leben ein (wie bei den Selachiern und Amphibien) oder zwei Lebergänge (wie bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren) vorhanden waren.

11. Bei allen Wirbeltieren, ausser den Cyclostomata und einigen Fischen, findet man ein dorsales Pankreas. Es entsteht in Form einer länglichen Ausstülpung der dorsalen Darmwand, etwa gegenüber dem mittleren Teil der Leberanlage. Schon in kurzer Zeit schnürt sich diese Ausstülpung kranio-kaudal von der dorsalen Darmwand ab und bildet eine blindsackförmige Drüse, die mit dem blinden Ende sich mehr weniger nach rechts wendet, um schliesslich mit dem rechten ventralen Pankreas zu verschmelzen. Das dorsale Pankreas der Säugetiere schnürt sich von der dorsalen Darmwand kaudo-kranial ab und verschmilzt später mit dem vereinigten ventralen Pankreas. Bei den Selachiern giebt es keine ähnliche Verschmelzung, da hier kein ventrales Pankreas vorhanden ist. Diese Verschmelzung geschieht überall so, dass die daran beteiligten Drüsen sich mehr oder weniger an den blinden Enden mit einander vereinigen, wobei ihre Mündungen die ursprüngliche Lage nicht verändern. Das dorsale Pankreas wendet sich gewöhnlich mit dem blinden Ende nach rechts und ventralwärts, das rechte ventrale Pankreas (infolge der Rechtsdrehung des Ductus cholechochus) — dorsalwärts, sodass die beiden Drüsen eben an den blinden Enden einander berühren und schliesslich auch miteinander verschmelzen müssen. Eine Ausnahme bilden die Reptilien, wo die Mündung des dorsalen Pankreas sich allmählich

an der rechten Darmwand ventralwärts bis dicht an die Chole-
 dochusmündung verlagert und die Drüse selbst mit dem rechten
 ventralen Pankreas mehr durch seitliche Berührung verschmilzt,
 sodass zugleich auch die Mündungen beider Drüsen mitein-
 ander verschmelzen. Bei keinem Wirbeltiere haben wir bei den
 genannten Verlagerungen des dorsalen Pankreas eine völlige
 Abtrennung seiner Mündungsöffnung von der Darmwand be-
 obachten können, (wie es z. B. Göppert und Laguesse für
 die Teleostier angeben, wo das abgetrennte dorsale Pankreas
 einige Zeit im Mesenchym ohne Ausführungsgang liegen soll,
 um sich erst nachträglich mit dem rechten ventralen Pankreas
 zu vereinigen. Nie haben wir eine Abtrennung der Mündungs-
 öffnung des dorsalen Pankreas vor der Verschmelzung desselben
 mit dem rechten ventralen Pankreas finden können.)

Bei keinem Wirbelthiere haben wir ein doppeltes dorsales
 Pankreas gesehen.

Der kranio-kaudalen Abschnürung des dorsalen Pankreas
 liegt wahrscheinlich dieselbe Ursache zu Grunde, wie der gleich-
 namigen Abschnürung der Leberanlage (s. oben Punkt 8). Eine
 Erklärung für die bei den Säugetieren in dieser Beziehung be-
 beobachtete Abweichung gelang es uns vorläufig noch nicht zu
 finden.

12. Bei allen Wirbeltieren, ausser den Cyclostomata und
 Selachiern, entstehen zwei ventrale Pankreasanlagen (siehe oben
 Punkt 7). Sie liegen zu beiden Seiten der Gallenblasenanlage
 und entsprechen ungefähr derselben Darmzone, sodass mit der
 Einziehung der Gallenblase in den Ductus choledochus fast zu
 gleicher Zeit auch die ventralen Pankreasanlagen in denselben
 hineingezogen werden. Zusammen mit der Gallenblasenanlage
 bilden die beiden ventralen Pankreasanlagen die oben erwähnte
 kreuzförmige Ausstülpung, welche anfangs der Darm-
 wand, später dem Ductus choledochus gehört. Während die

Gallenblasenanlage ausschliesslich aus der ventralen Darmwand entsteht, entsprechen die ersten Anlagen der ventralen Pankrease mehr den seitlichen Darmwänden. Das rechte ventrale Pankreas entsteht überall ein wenig früher als das linke, sodass in den ersten Stadien gewöhnlich ein Unterschied im Entwicklungsgrad der beiden vorhanden ist. Dieser Unterschied spricht eben dafür, dass wir hier immer mit zwei ventralen Pankreasanlagen zu thun haben, nicht mit einer (wie es noch in der letzten Zeit Hammar angenommen hat. Vergl. Kap. 9, Abschn. II).

Die Ursache des Nichtvorhandenseins eines ventralen Pankreas bei den Selachiern liegt höchstwahrscheinlich, wie schon oben (Punkt 7) erwähnt, in der frühen Einziehung der Gallenblase in den Bereich der Leberanlage.

Am besten sieht man die beiden ventralen Pankrease bei den Vögeln, denn hier verzweigen sich alle drei Pankreasanlagen, d. h. die dorsale und die beiden ventralen, und bilden einige Zeit Drüsen für sich, bevor sie sich zu einer gemeinschaftlichen Bauchspeicheldrüse vereinigen. Dagegen bilden die Säugetiere das ungünstigste Objekt in dieser Beziehung, denn bei ihnen verschmelzen die beiden ventralen Pankreasanlagen sehr früh miteinander, sodass man hier ihr allererstes Auftreten sehr leicht übersehen kann.

Die beiden ventralen Pankrease vereinigen sich gewöhnlich miteinander vor (d. h. dorsalwärts) und hinter (d. h. ventralwärts) dem proximalen Ende des Ductus choledochus und zwar so, dass dorsalwärts die Drüsenmassen, ventralwärts die Mündungen miteinander verschmelzen. Letztere nähern sich einander allmählich am hinteren (resp. ventralen) Choledochusumfang und verschmelzen schliesslich miteinander, indem die proximalen Drüsenteile gewissermassen den Ductus choledochus von der dorsalen Seite her umfassen. Zu gleicher Zeit umbiegt die Drüsenmasse resp. das distale Ende des linken ventralen Pankreas den vor-

deren (resp. dorsalen) Choledochusumfang und vereinigt sich mit dem rechten ventralen Pankreas oder richtiger mit der aus der Verschmelzung des letzteren mit dem dorsalen Pankreas entstandenen Drüse. Auf solche Weise entsteht bei den Fischen, Amphibien und Reptilien ein pankreatischer Ring um das proximale Ende des Ductus choledochus. Bei den Selachiern fehlt selbstverständlich dieser Ring, weil hier keine ventralen Pankrease vorhanden sind. Bei den Vögeln ist er ebenfalls nicht vorhanden, weil hier keine Verschmelzung der Pankreasmündungen stattfindet: hier behält nämlich die vereinigte Bauchspeicheldrüse zeitlebens alle drei Mündungen und Ausführungsgänge. Bei den Säugetieren kommt ein pankreatischer Ring nicht zustande aus dem Grunde, weil hier die beiden ventralen Pankreasanlagen früh am ventralen (resp. hinteren) Choledochusumfang total miteinander verschmelzen, sodass keine zwei Drüsenmassen gebildet werden, die den Ductus choledochus beiderseits umbiegen könnten, sondern es kommt hier ein vereinigt ventrales Pankreas zustande, welches sich später rechterseits und dorsalwärts mit dem dorsalen Pankreas verbindet (vergl. vorigen Punkt).

13. Bei keinem Wirbeltier persistieren die verschiedenen Pankreasanlagen, ohne miteinander zu verschmelzen. Das Endresultat ist überall eine einheitliche Bauchspeicheldrüse, welche nur bei den Vögeln ihre drei Ausführungsgänge resp. Mündungen zeitlebens behält. Bei den anderen Wirbeltieren reduziert sich die Zahl der letzteren schon von vorne herein, Dank der Verschmelzung der Mündungen der ventralen Pankrease miteinander, auf zwei. Bei den Reptilien verschmilzt die Mündung der rechten ventralen Pankreasanlage mit derjenigen des dorsalen Pankreas (s. oben Punkt 11) und gleich darauf die hierdurch entstandene vereinigte Mündung mit derjenigen der linken ventralen Pankreasanlage, sodass wir hier schon sehr früh eine einzige Mündung in der definitiven Bauchspeicheldrüse sehen. Bei den Selachiern

ist in der letzteren von vorneherein nur eine einzige Mündung vorhanden. Bei den anuren Amphibien obliteriert in einem verhältnismässig späten Stadium die aus dem dorsalen Pankreas hervorgegangene Mündung, sodass auch hier nur eine einzige Mündung in der definitiven Bauchspeicheldrüse vorhanden ist. Zwei Mündungen resp. Ausführungsgänge bleiben, wie es scheint, zeitlebens nur bei den urodelen Amphibien und vielen Säugetieren bestehen. In letzteren Fällen nennt man den aus der Verschmelzung der Mündungen der beiden ventralen Pankreasanlagen hervorgegangenen Ausführungsgang *Ductus Wirsungianus*, den anderen von der ursprünglich dorsalen Pankreasanlage abstammenden Ausführungsgang — *Ductus Santorini*. Der erstere mündet gewöhnlich in oder zusammen mit dem *Ductus choledochus*, der zweite in gewisser Entfernung davon.

14. Bei allen Wirbeltierabteilungen stellt die Milzanlage einen an einen gewissen Abschnitt des linken Visceralblattes des Mesenteriums gebundenen Herd verdichteten Mesenchymgewebes dar. Wir unterscheiden daher auch im Gewebe der Milzanlage fixe und freie Zellen. Die ersteren bilden durch ihre Ausläufer ein Netz, in dessen Maschen die freien Zellen sich befinden. Letztere sind aber im Milzgewebe viel reichlicher vertreten, als im übrigen Mesenchym. Das erklärt sich durch eine gesteigerte Proliferation des Mesothelüberzuges der Milzanlage, welcher für letztere gewissermassen das Keimepithel darstellt. Dieser Mesothelüberzug unterscheidet sich nämlich vom übrigen Mesothel durch Verdickung, reichliche karyokinetische Figuren und gesteigerte Ausscheidung von rundlichen Embryonalzellen, welche die Zahl der freien Zellen im anliegenden Mesenchymherd vermehren. Dadurch wird eben letzterer verdichtet und gewissermassen zur Milzanlage spezifiziert. Die Grenzen der Milzanlage hängen von der Ausdehnung ihres Mesothelüberzuges ab.

Letzterer geht aber allmählich in das übrige Mesothel über. Ebenso geht auch der verdichtete Mesenchymherd ganz allmählich in das umgebende Mesenchym über. Erst später isoliert sich der verdichtete Mesenchymherd, indem er zusammen mit seinem Mesothelüberzug sich allmählich in die Leibeshöhle hineinstülpt, sich abrundet und schliesslich ein mit dem linken Visceralblatt nur noch durch eine schmale Brücke verbundenes rundes Körperchen darstellt. Diese Brücke ist der zukünftige Hilus lienis, in dem die ein- und ausgehenden Milzgefässe verlaufen.

Die erste Milzanlage entspricht meistens der Kante einer kranio-kaudalen Mesenterialfalte, welche dadurch entsteht, dass bei der Gastroduodenaldrehung des Darmtraktes das Mesogastrium zusammen mit dem Magen und vorderen Abschnitt des Duodenums stark nach links verlagert wird. Diese Falte ist die Anlage der Bursa omentalis. Da die Milzanlage mit dem linken Visceralblatt der letzteren verbunden ist, so liegt sie auch immer ausserhalb derselben.

Nicht überall ist aber die genannte Falte zur Zeit der ersten Milzanlage gleich stark ausgeprägt. Am stärksten tritt sie bei den Vögeln hervor, am schwächsten bei den urodelen Amphibien. Bei den anuren Amphibien ist sie in der Milzgegend, infolge der vielfachen Schlängelungen des Darmtraktes und der abweichenden Art der Lagerung seiner einzelnen Abschnitte, überhaupt nicht vorhanden, sodass hier die Milzanlage gewissermassen die primitivste Lage hat.

Da das dorsale Ende des dorsalen Pankreas resp. der definitiven Bauchspeicheldrüse gewöhnlich der Kante der oben genannten Mesenterialfalte zugewendet ist und infolge dessen in engster Nachbarschaft zur Milzanlage sich befindet, so könnte man einen genetischen Zusammenhang zwischen letzterer und der Bauchspeicheldrüse vermuten. Doch gelingt es überall nachzuweisen, dass die Milzanlage nichts Gemeinschaft-

liches mit der Bauchspeicheldrüse hat. Letztere ist zur Zeit des Auftretens der ersten Spur einer Milzanlage gewöhnlich schon von einem cirkulär angeordneten Gewebe umspannen, welches eine Art Drüsenkörbchen bildet. Von aussen ist das Drüsenkörbchen reichlich von Gefässen umgeben. Zwischen letzteren und der Milzanlage befindet sich noch gewöhnlich eine gewisse Menge unverdichteten retikulären Mesenchymgewebes, so dass ein Übergang von pankreatischen Elementen in die Milzgend jetzt schon unmöglich ist. Den besten Beweis hierfür liefern die anuren Amphibien: hier ist die Bauchspeicheldrüse durch die vielen Darmschlingen weit nach rechts verlagert, so dass ein Zusammenhang zwischen derselben und der Milzanlage sogar nicht vermutet werden kann.

Was im allgemeinen die Beteiligung entodermaler Elemente an der Milzanlage anbetrifft, so weicht letztere in dieser Beziehung nicht vom übrigen Mesenchym ab. Bei allen Wirbeltieren wandern in den jüngsten Stadien, wo keine scharfe Abgrenzung des Entoderms vorhanden ist, Elemente des letzteren in das Mesenchym hinein. Mit der Bildung eines den ganzen Darmtrakt umspinnenden cirkulär angeordneten Gewebes hört die Einwanderung entodermaler Elemente ins Mesenchym gewöhnlich auf. Am längsten hält sie aber bei den Amphibien an, sodass wir hier dieselbe noch zur Zeit der Entstehung der Milz beobachten können. Dadurch erklärt sich eben die Thatsache, dass die erste Milzanlage der Amphibien, besonders der Anuren, sehr reich an entodermalen Elementen ist. Doch ändert das nicht im mindesten das allgemeine Gesetz von der Entstehung der Milz aus einem mit dem linken Visceralblatt eng verbundenen Mesenchymherd. Denn auch bei den Amphibien zeigt der Mesothelüberzug der ersten Milzanlage die bei den anderen Wirbeltieren beobachteten charakteristischen Veränderungen, sodass er auch hier gewissermassen als Keimepithel der Milzanlage betrachtet werden kann.

Was das Niveau der Milzanlage anbetrifft, so entspricht es im allgemeinen dem Übergang des Magens in das Duodenum. Doch zeigt es Abweichungen nicht nur bei verschiedenen Wirbeltierabteilungen, sondern auch in verschiedenen Stadien desselben Tieres. Da aber die Milzanlage nichts Gemeinschaftliches mit dem Darmtrakt hat, so ist ihre Lagebestimmung zum letzteren nicht von Bedeutung. Es wäre viel wichtiger, das Niveau des mit der ersten Milzanlage verbundenen Mesothelabschnittes im Verhältnis zu einem fixen Punkt zu bestimmen. In dieser Beziehung fanden wir beim Frosch und beim Schaf die erste Milzanlage in der Höhe des Abganges der Arteria mesenterica von der Aorta. Doch ist ein genetischer Zusammenhang zwischen Arteria mesenterica und Milz in jedem Falle völlig ausgeschlossen.

Das venöse System verhält sich zur Milzanlage ebenso wie zum übrigen Mesenchym. Man sieht innerhalb der Milzanlage zwischen den fixen Zellen unregelmässige kleine Lumina mit je 1—2 Blutkörperchen. Die Lumina haben keine eigene Endothelwand. Sie sammeln sich alle zu einem grösseren aus dem hinteren Milzabschnitt ventralwärts herauskommenden Lumen, welches schon eine eigene Endothelwand besitzt und eine grössere Zahl Blutkörperchen in sich einschliesst. Das ist die Vena lienalis, welche sich also frei in das Milzgewebe eröffnet. Dieses Verhältnis kann aber durchaus nicht so aufgefasst werden, als wäre die Milzanlage ein „venöser Sinus des Pfortadersystems“, (wie es z. B. Laguesse annimmt). Denn ähnlich verhält sich das Venensystem auch zum übrigen Mesenchym. Was die aktive Beteiligung des Venenendothels an der Milzanlage betrifft, so haben wir nirgends eine Entstehung von Milzzellen aus dem selben beobachten können. Eine Abstammung der Milz von der Venenwand scheint uns danach völlig ausgeschlossen zu sein. —

Erklärung der Abbildungen.¹⁾

*Fig. 1—10. 10 Querschnitte eines Embryo von *Torpedo ocellata*. I. Stadium. Die Schnitte sind so gezeichnet, dass die Medulla dem Leser zugewandt ist. — Zwischen Fig. 1 und 2 sind 2 Schnitte übergangen, zwischen Fig. 2 und 3 — 3 Schnitte, zwischen Fig. 3 und 4 — ebenfalls 3 Schnitte, zwischen Fig. 4 und 5 — 4 Schnitte, zwischen Fig. 5 und 6 — ebenfalls 4 Schnitte, zwischen Fig. 6 und 7 — 5 Schnitte, zwischen Fig. 7 und 8 — 1 Schnitt, zwischen Fig. 8 und 9 — 7 Schnitte und zwischen Fig. 9 und 10 — 12 Schnitte übergangen.

Fig. 11—18. 8 Querschnitte eines Embryo von *Torpedo ocellata*. II. Stadium. Auf Fig. 11—14 sind aufeinander folgende Schnitte gezeichnet. Zwischen Fig. 14 und 15 sind 4 Schnitte übergangen; auf Fig. 15 und 16 sind 2 aufeinanderfolgende Schnitte gezeichnet; zwischen Fig. 16 und 17 ist 1 Schnitt zwischen Fig. 17 und 18 sind etwa 5 Schnitte übergangen.

Fig. 19—23. 5 Querschnitte eines Embryo von *Torpedo ocellata*. III. Stadium. Zwischen Fig. 19 und 20 sind 3 Schnitte übergangen, zwischen Fig. 20 und 21 — etwa 20 Schnitte, zwischen Fig. 21 und 22 — 27 Schnitte, zwischen Fig. 22 und 23 — 13 Schnitte.

Fig. 24—29. 6 Querschnitte eines Embryo von *Torpedo ocellata*. IV. Stadium.

Fig. 30. Ein schematischer Längsschnitt eines *Torpedo*embryo in der Mittelebene des Körpers. IV. Stadium.

Fig. 31—34. 4 Querschnitte eines Embryo von *Torpedo ocellata*. V. Stadium. Zwischen Fig. 31 und 32 sind 8 Schnitte übergangen, zwischen Fig. 32 und 33 — 3 Schnitte, zwischen Fig. 33 und 34 — 26 Schnitte.

¹⁾ Die mit einem Stern bezeichneten Abbildungen sind so ausgeführt, dass die Medulla dem Leser zugewandt ist.

Fig. 35. Ein schematischer Längsschnitt eines Hühnchenembryo in der Körpermittelebene. I. Stadium.

Fig. 36. Ein Querschnitt eines Hühnchenembryo. I. Stadium.

Fig. 37—40. 4 Querschnitte eines Hühnchenembryo. II. Stadium. Zwischen Fig. 39 und 40 ist 1 Schnitt übergangen.

Fig. 37 A. Ein schematischer Längsschnitt des Darmkanals eines Hühnchenembryo in der Körpermittelebene. II. Stadium. Die Lebergegend.

Fig. 41—49. 9 Querschnitte eines Hühnchenembryo. III. Stadium. Zwischen Fig. 47 und 48 sind 11 Schnitte übergangen.

Fig. 50. Ein schematischer Längsschnitt des Darmkanals eines Hühnchenembryo in der Körpermittelebene. III. Stadium. Gegend der grossen Bauchdrüsen.

Fig. 51—58. 8 Querschnitte eines Hühnchenembryo. Stadium IV. Zwischen Fig. 54 und 55 sind 15 Schnitte übergangen.

Fig. 59. Ein schematischer Längsschnitt des Darmkanals eines Hühnchenembryo in der Körpermittelebene. IV. Stadium. Gegend der grossen Bauchdrüsen.

Fig. 60—66. 7 Querschnitte eines Hühnchenembryo. V. Stadium. Fig. 62, 63 und 65 wurden nach einem grösseren Massstab gezeichnet als Fig. 60 und 61. Fig. 64 ist nach einem noch grösseren Massstab gezeichnet und zeigt den mikroskopischen Bau der Organe.

Fig. 67. Ein schematischer Längsschnitt des Darmkanals eines Hühnchenembryo. V. Stadium. Gegend der grossen Bauchdrüsen. Die dicht neben der Milz (Mi.) gezeichnete bogenförmige Linie deutet die Kante der Mesenterialfalte an.

Fig. 68—69. 2 Querschnitte eines anderen Hühnchenembryo des V. Stadiums. Fig. 68 wurde nach einem viel grösseren Massstab als Fig. 69 ausgeführt.

Fig. 70—72. 3 Sagittalschnitte einer Larve von *Salamandra maculosa*, von denen der mittlere der Körpermittelebene entspricht, die zwei seitlichen von letzterer um etwa 20 Schnitte nach links und rechts entfernt sind. I. Stadium.

Fig. 73. Ein Sagittalschnitt einer Larve von *Salamandra maculosa*. Stadium II.

Fig. 74. Ein Querschnitt einer Larve von *Salamandra maculosa*. Stadium IV.

Fig. 75. Ein von der Körpermittelebene ein wenig nach rechts abweichender schematischer Sagittalschnitt einer *Necturus*larve.

*Fig. 76—77. Zwei Querschnitte einer etwas älteren *Necturus*larve, von denen der erstere dem Niveau der Milz und des Magens, der andere dem Niveau der Gallen- und vorderen resp. ventralen Pankreasgänge entspricht.

Fig. 78. Ein kombinierter schematischer Längsschnitt einer Froschlarve, so ausgeführt, dass er ventralwärts nach rechts von der Körpermittelebene, dorsalwärts nach links von derselben abweicht.

*Fig. 79. Ein kombinierter schematischer Querschnitt einer gleichalten Froschlarve.

Fig. 79 a. Ein Querschnitt einer älteren Froschlarve. Hier ist die erste Milzanlage sichtbar.

*Fig. 80, Fig. 81 und *Fig. 82. Drei Querschnitte verschieden alter Embryonen der Blindschleiche. Auf Fig. 80 sind zwei ganz junge Pankreasknospen (Kn. 1 und Kn. 2), auf Fig. 81 zwei ältere teilweise von cirkulärem Gewebe umspinnene kompakte Knospen oder Schläuche sichtbar. Fig. 82 zeigt eine noch ältere Pankreasknospe (Pa. kn.) Fig. 81 zeigt unten die sog. kreuzförmige Ausstülpung, welche teilweise nach rechts gerichtet ist; oben sieht man das schräg durchgeschnittene dorsale Pankreas, dessen Mündung in den Darm hier nicht getroffen ist. Die Vena mesenterica sieht sichelförmig aus. Die Leberzellen sind deutlich konturiert. — Auf Fig. 80 ist mit \times eine Stelle des Mesothels bezeichnet, wo eine lebhaftere Zellenauswanderung sich bemerkbar macht; letztere wurde in einem späteren Stadium beobachtet, aber hier hineingezeichnet.

*Fig. 83. Ein Querschnitt eines Schafsembryo. Stadium II. Man sieht die erste Anlage der beiden ventralen Pankrease (Pa. v. d. und Pa. v. s.), welche zusammen mit der Gallenblasenanlage (G. bl.) die sog. kreuzförmige Ausstülpung der Darmwand bilden.

*Fig. 84. Ein Querschnitt eines Schafsembryo. Stadium III.

*Fig. 85. Ein Querschnitt eines Schafsembryo. Stadium IV.

Litteraturverzeichnis.

1. Baer, K. E. v., Über Entwicklungsgesch. der Tiere. 1828.
2. Balfour, Handbuch der vergl. Embryologie. Jena 1881.
3. Bischoff, Entwicklungsgeschichte der Säugetiere und des Menschen. Leipzig 1842.
4. Brachet, Rech. sur le dével. du diaphragma et du foie chez le lapin. Journ. de l'Anat. et de la Phys. T. 31, 1895.
5. — Rech. sur le dével. du Pancréas et du foie. Ib. 1896.
6. — Rech. sur le dével. de la cavité hépato-entérique etc. Arch. de Biol. T. 13.
7. — Die Entw. und Histogen. d. Leber u. d. Pankr. Ergebn. d. Anat. u. Entwick. Bd. 6. 1896. Wiesbaden 1897.
8. — Sur le dével. du foie etc. Anat. Anz. B. 13. 1897.
9. Bromann, Beschreib. eines menschl. Embryo u. s. w. Morph. Arb. v. Schwalbe. Bd. 5, 1896.
10. Brouha, Sur les prem. phas. du dével. du foie etc. Anat. Anz. Bd. 14. Nr. 9.
11. Duval, Atlas d'Embryologie. Paris 1889.
12. Endres, Beitr. z. Entwicklungsgesch. u. Anat. d. Darmes, d. Darmgekr. u. d. Bauchspeicheldr. Arch. f. mikr. Anat. 1892.
13. Felix, Zur Leber- und Pankreasentw. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte 1892.
14. Forster u. Balfour, Éléments d'embryolog. 1877.
15. Göppert, Die Entw. d. Pankr. der Teleostier. Morph. Jahrb. 20. 1893.
16. — Die Entw. u. d. spätere Verhalten d. Pankr. d. Amphib. Ib. Bd. 17.
17. Götte, Abhandl. z. Entw. d. Tiere. H. 5. Hamburg u. Leipzig 1890.
18. — Beitr. z. Entwicklungsgesch. des Darmkan. beim Hühnchen. Tübingen 1867.
19. — Die Entwicklungsgesch. d. Unke. Leipz. 1875.
20. Hamburger, Zur Entw. d. Bauchspeicheldr. d. Mensch. Anat. Anz. 1892.
21. Hammar, Über einige Hauptzüge der erst. embr. Leberentw. Anat. Anz. Bd. 13. 1897.

22. Hammar, Einiges über d. Duplicität der ventr. Pankreasanlage. Ib.
23. — Einige Plattenmodelle zur Beleuchtung d. früh. embr. Leberentw. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1893.
24. Hartmann, Quelqu. remarqu. sur le dével. et la torsion de l'intestin. Bull. de la soc. anat. de Paris 1889.
25. Henneguy, Rech. sur le dével. des poiss. osseux. Journ. de l'Anat. et de la Phys. 1888.
26. Hertwig, Lehrb. d. Entw. d. Mensch. u. d. Wirbelt.
27. His, Anat. menschl. Embr. Leipzig 1880—85.
28. — Untersuch. über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Leipz. 1868.
29. Hochstetter, Beitr. z. vergl. Anat. u. Entwicklungsgesch. des Venensyst. der Amphib. u. Fische. Morph. Jahrb. 1888.
30. — Dasselbe bei d. Amnioten. 1. Hühnchen. Ib. Bd. 13. 1888.
31. — Dasselbe bei d. Amnioten. 2. Reptilien. Ib. Bd. 19. 1893.
32. — Dasselbe bei d. Amnioten. 3. Säuger. Ib. Bd. 20. 1893.
33. — Üb. d. Entwick. d. Abdominalvene bei Salam. mac. Ib. Bd. 21.
34. — Üb. d. Gekröse d. hinteren Hohlvene. Anat. Anz. 1888.
35. — Entw. d. Venensyst. d. Wirbelt. Ergebn. d. Anat. u. Entw. Bd. 3. 1893
36. Hoffmann, C. K., Entw. d. Reptilien, in Bronns Klass. u. Ordnung. Bd. 6, Abt. III. 1890.
37. — Zur Entw. d. Venensyst. bei d. Selach. Morph. Jahrb. 20.
38. Jankelowitz, Ein jung. menschl. Embr. u. d. Entw. d. Pankr. bei demselben. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46. 1895.
39. — Zur Entw. d. Bauchspeicheldr. Diss. Berlin 1895.
40. Janošik, Le pancr. et la rate. Bibliographie anatomique 1895.
41. — Zwei junge menschl. Embryon. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30.
42. Klaatsch, Zur Morph. d. Mesenterialbildungen u. s. w. Morph. Jahrb. Bd. 18.
43. Koelliker, Entwicklungsgesch. d. Mensch. u. d. höhern Tiere. 2 A. 1879.
44. v. Kupffer, Über die Entwick. von Milz und Pankreas. Münch. med. Wochenschr. 1892. Nr. 28.
45. — Über d. Pankr. bei Ammocoetes. Münch. med. Abhandl. Reihe 7. 1893.
46. Laguesse, Structure du pancréas etc. Comptes rendus de l'Acad. d. Sc., 23. Février 1891.
47. — Note sur la rate et sur le pancréas etc. Ib. 1890.
48. — Sur la formation des îlots de Langerhans dans le pancréas. Ib. 1893.
49. — Dével. du pancréas chez les Sélaciens. Bibliographie anatomique. 1894.
50. — Sur le dével. du mesenchyme etc. Compt. rendus de la Soc. de Biolog. Sér. 9, T. 3. 1891.
51. — Rech. sur le dével. de la rate chez les poissons. Journ. de l'Anatom. et de la Phys. 26.
52. — Le tissu splénique et son dével. Anat. Anz. 1891.
53. — La rate est-elle d'origine entodermique ou mesodermique? Bibliographie anatomique 1894.
54. — Comptes rendus de l'Acad. des Sc. de Paris. Soc. biol. Sér. 9, T. 1.
55. — Ib. Sér. 9, T. 5, pag. 402—404.

56. Laguesse, Ib. pag. 622—624.
57. — Sur les principaux stades de dével. histogénique du pancréas. Anat. Anz. Ergänzungsheft z. Bd. 13. 1897.
58. — Dével. du pancréas chez les poissons osseux. Journ. de l'Anat. et de la Phys. 1896.
59. — Structure et dével. du pancréas d'après les travaux récents. Ib. 1894.
60. Langerhans, Beitr. z. mikr. Anat. d. Bauchspeicheldr. Diss. Berlin 1869.
61. Maslowski, Kursus der Entwicklungsgesch. der Tiere. Charkoff (russisch).
62. Maurer, Die erste Anlage der Milz u. d. erste Auftreten von lymphoiden Zellen bei Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. 16. 1890.
63. Mayer (Paul), Üb. d. Spiraldarm d. Selachier. Mitt. aus d. zool. Stat. zu Neapel. Bd. 12. 1897.
64. Mayr, Üb. d. Entw. d. Pankreas bei Selach. Anat. Hefte. Bd. 8. 1897.
65. Meckel, System d. vergl. Anatomie. Th. 4. 1829.
66. Minot, Lehrb. d. Entwicklungsgesch. des Mensch. Leipz. 1894.
67. Müller, J., Über d. Ursprung der Netze u. ihr Verhältnis zum Peritonealsack beim Menschen u. s. w. Meckels Arch. 1830.
68. Müller, W., Milz. Strickers Handbuch. Leipz. 1871. Bd. I. S. 260
69. Peremeschko, Üb. d. Entw. d. Milz. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, mat.-naturw. Klasse, Bd. 56. Abt. 2.
70. Prenant, Eléments d'embryologie etc. Livre 2-me: organogénie. Paris 1896.
71. Rathke, Entwicklungsgesch. d. Natter (Coluber natrix). Königsberg 1839.
72. — Entwicklungsgesch. d. Wirbeltiere. Leipzig 1861.
73. — Über d. Bildung d. Pfortader u. s. w. Meckels Arch. 1830.
74. — Über die früh. Form und die Entw. des Venensyst. und der Lungen beim Schafe. Ib.
75. Rauber, Lehrb. d. Anat. d. Menschen. Bd. 1. Leipzig 1892.
76. Reichert, Entwicklungsleben im Wirbeltierreich. Berlin 1840.
77. Remak, Untersuchungen über die Entwick. des Wirbeltierreichs 1850—55.
78. Retterer, Histogenèse du tissu réticulé aux dépens de l'épithélium. Anat. Anz. Ergänzungsheft z. Bd. 13. 1897.
79. Rudneff, Über die Entw. des Herzendothels bei Amphibien. Warschau 1892 (russisch, Arbeiten aus d. Zootom. Laborat. d. Warsch. Universität).
80. Saint-Remy, Rech. sur le dével. du pancréas chez les oiseaux. Revue biologique du Nord de la France. 1893.
81. — Sur le dével. du pancréas chez les ophiidiens. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., 1893. T. 117.
82. — Sur le dével. du pancréas chez les Reptiles. Journ. de l'Anat. et de la Phys. 1893.
83. Schenk, Die Bauchspeicheldrüse des Embryo. Wien 1872.
84. Schwink, Unters. üb. d. Entwick. des Endothels u. d. Blutkörperch. d. Amphib. Morph. Jahrb. 1891.
85. Stoss, Zur Entwicklungsgesch. des Pankreas. Anat. Anz. 1891.
86. Stöhr, Die Entw. v. Leber u. Pankr. d. Forelle Anat. Anz. Bd. 8, 1893.

- 87 Stöhr, Über d. Entwick. d. Hypochorda u. s. w. Morph. Jahrb. Bd. 23.
 88. — Dasselbe. Verhandlungen d. Anat. Gesellsch. in Basel. 1895, mit Diskussion.
 89. — Verdauungsapparat. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1892.
 90. Stoss, Unters. üb. d. Entwick. der Verdauungsorg., vorgenommen an Schafsemb. Diss. Leipzig 1892.
 91. Swaen, Rech. sur le dével. du foie etc. Journ. de l'Anat. et de la Phys. 1896.
 92. — Rech. sur le dével. du foie etc. Ib. 1897. Nr. 1 u. 3.
 93. Toldt, Bau- und Wachstumsveränderungen der Gekröse u. s. w. Denkschrift d. math.-naturw. Klasse d. Akad. d. Wiss. zu Wien, 1879—1880.
 94. — Die Darmgekröse u. Netze u. s. w. Ib. Bd. 56. 1889.
 95. Valentin, Handb. d. Entwicklungsgesch. des Menschen. Berlin 1835.
 96. Vogt u. Jung, Lehrb. der prakt. vergl. Anat. Braunschweig, 1889—94, Bd. 2.
 97. Wertheimer, Dével. du foie et du système porte abdominale. Lille 1883.
 98. Weyse, Über d. erste Anlage der Hauptanhangsorgane d. Darmkanals beim Frosch. Arch. für mikrosk. Anat. 1895.
 99. Voit, Zur Entw. d. Milz. Anatom. Hefte. 1897. Bd. 9.
 100. Zimmermann, Rekonstrukt. eines menschl. Embr. Verhandl. Anat. Gesellsch. 3. Versammlung, Berlin 10—12. Okt. 1889.
 101. Choronschitzky, B., Entstehung der Milz und des dorsalen Pankreas beim Nekturus. Comptes rendus du XII congrès international de Médecine, Moscou. Vol. II, Sect. I, pag. 115—120.
-

Abkürzungen (zu den Abbildungen).

- Ao. = Aorta.
All. = Allantois.
A. mes. = Arteria mesenterica.
A. umb. = Arteria umbilicalis.
Au. c. = Auricula cordis.
Branch. = Kiemenspalte.
Ch. = Chorda dorsalis.
circ. Bgw. = cirkuläres Bindegewebe.
C. n. e. = Canalis neuro-entericus.
coe. = Coelom.
coe. 1, coe. 2 = embryonale und ausserembryonale Leibeshöhle.
Da. = Darm.
D. ch. = Ductus choledochus.
D. Cu. (Cuv.) = Ductus Cuvieri.
d. = dexter, dextra.
D. d. s. = Darmdottersack.
D. he. (hep.) = Ductus hepaticus.
Do. = Dotter.
D. cy. = Ductus cysticus.
Do. v. = Dottervene; Do. vv. = Dottervenen.
D. pa. d. und D. pa. s. = Ductus pancreaticus ventralis dexter et sinister.
d. Pa. = Pa. d.
Du. = Duodenum.
D. v. int. = Ductus vitello-intestinalis.
End. = Endocardium.
Ent. = Entoderma.
G. bl. = Gallenblase.
Glom. = Glomerulus.
Gl. thy. = Glandula thyreoida.
Gr. r. = Grenzrinne.
h. Amu. f. = hintere Amnionfalte.
H. da. = Hinterdarm.
h. Da. pf. = hintere Darmpforte.
H. d. s. = Hautdottersack.

- He. = Herz.
 h. Sch. = Magen (zu Fig. 78).
 H. v. f. = Hohlvenenfalte (Hochstetter).
 Kn. 1, Kn. 2 = pankreatische Knospen.
 Le. = Leber, Le. 1, Le. 2 = sekundäre Leberdivertikel (vorderes und hinteres).
 Le. g. = Lebergang, Ductus hepaticus.
 Lh. 1, Lh. 2 = coe. 1, coe. 2.
 Lu. = Lunge.
 Ma. = Magen, Ma. f. Magenfundus.
 M. da. = Mitteldarm.
 Med. = Medulla.
 Mes. = Mesenterium, Mes. w. = Mesenteriumwurzel.
 Mes. a. = Mesog. a. = Mesogastrium anterius (ventr.).
 Mi. = Milz.
 Mpl. = Muskelplatte.
 Mu. = Mund.
 Oes. = Oesophagus.
 Pa. = Pankreas; Pa. schl. = Pankreasschläuche.
 Pa. kn. = Pankreasknospen.
 Pa. d. = Pancreas dorsalis.
 Pa. v. d. und Pa. v. s. = Pancreas ventralis dexter et sinister.
 Per. f. = Peritonealfenster.
 Ri., Ri. 1 = Darmrinne.
 R. sin. = Dorsalanastomose.
 S. f. = Seitenfalte.
 S. v. = Sin. v. = S. ven. = Sinus venosus.
 Som. = Somatopleura.
 Spg. = Spinalganglion.
 Spl. = Splanchnopleura.
 v. cav. i. = Vena cava posterior.
 v. c. p. d. und v. c. p. s. = Vena cardinalis posterior dextra et sinistra.
 v. Amn. f. = vordere Amnionfalte.
 V. da. = Vorderdarm.
 v. Da. pf. = vordere Darmforte.
 vill. = villositas.
 v. l. = v. lien. = Vena lienalis.
 v. o. m. d. et v. o. m. s. = Vena omphalomesenterica dextra et sinistra.
 v. pa. = Vena paucratia.
 v. p. = v. port. = Vena portae.
 v. Sch. = kaudaler Abschnitt des Duodenum (zu Fig. 78).
 v. subi. = Vena subintestinalis.
 v. u. d. et v. u. s. — Vena umbilicalis dextra et sinistra.
 v. umb. = Vena umbilicalis.
 v. vit. a. d. = Vena vitellina anterior dextra.