

# Zur Entwicklungsgeschichte von *Phocaena communis* Less.

Von

**Herbert Constantin Müller.**

(Aus dem Zoologischen Museum der Universität Königsberg, Pr.)

(Mit 10 Tafeln und 25 Textfiguren.)

## Inhalts-Verzeichnis.

	Seite		Seite
Einleitung . . . . .	1	Kiemendarm . . . . .	61
Material und Technik . . . . .	2	Lunge . . . . .	68
Normentafel . . . . .	4	Darmrohr . . . . .	71
Eihüllen . . . . .	8	Leber und Pancreas . . . . .	74
Körperform . . . . .	20	Mesenterien . . . . .	76
Extremitäten . . . . .	26	Coelom . . . . .	79
Integument . . . . .	27	Harn- und Geschlechts- organe . . . . .	82
Chorda dorsalis . . . . .	28	Nervensystem . . . . .	90
Mesoderm . . . . .	30	Hirn . . . . .	90
Zirkulationsorgane . . . . .	40	Rückenmark . . . . .	98
Herz . . . . .	40	Sinnesorgane . . . . .	101
Arterien . . . . .	48	Nerven . . . . .	102
Venen . . . . .	55	Asymmetrie . . . . .	105
Milz . . . . .	61	Literatur . . . . .	106
Darm und Anhangsor- gane . . . . .	61	Figurenerklärungen. . . . .	111

### Einleitung.

Die erste Anregung zu der vorliegenden Arbeit gab das Vorhandensein dreier sehr junger *Phocaena*-Embryonen im Königsberger Zoologischen Museum. Ich will hier den Dank vorausnehmen, den ich meinem hochverehrten Chef, Herrn Geheimen Regierungsrat Braun für das Überlassen des Materials und für das freundliche Interesse an dem Fortschritt der Arbeit schulde. Auch Herrn Professor Keibel danke ich, daß er seit seiner An-

wesenheit in Königsberg i. Pr. mir manche Anregung und manchen Fingerzeig gab.

Embryonen von *Phocaena communis* oder anderen Walen von 6–7 mm Nacken-Steißlänge oder ähnlichem Alter sind in der Literatur nicht unbekannt. Man hat sich jedoch bisher darauf beschränkt, die äußere Körperform zu betrachten, um das Vorhandensein der Hinterextremitäten in diesem Stadium zu demonstrieren. Nur Guldberg (18) und Anderssen (1) untersuchten den Bau der Hinterextremitäten und der Milchdrüsen junger Wal-embryonen auf Schnitten. So wird durch die vorliegende Arbeit, die den anatomischen Bau zweier junger *Phocaena*-Embryonen ausführlich beschreibt, der erste Schritt auf einem Wege getan, der uns hoffentlich zu einer gründlichen Kenntnis der Walembryologie führen wird. Ähnlich wie wir die Entwicklungsgeschichte des Menschen aus der gründlichen Beschreibung der einzelnen seltenen Eier kennen gelernt haben, müssen wir auch die Kenntnis der Walentwicklung durch ein umfassendes Studium der einzelnen, so sehr seltenen jungen Embryonen zu gewinnen suchen.

Das Resultat meiner Untersuchungen wird also erst in vollem Maße zutage treten, wenn der Vergleich mit jüngeren und besonders etwas älteren ebenso ausführlich beschriebenen Embryonen möglich geworden ist. Für die Kenntnis von der Entwicklung der einzelnen Wirbeltierorgane jedoch bringt meine Arbeit schon heute Ergänzungen, die von weitgehendem Interesse sein dürften.

### Material und Technik.

Die 3 Embryonen wurden im Jahre 1909 von Bergens Museum erworben. Ich nenne sie dem Alter nach A, B und C, beim jüngsten beginnend. Embryo C trocknete bedauerlicherweise beim Transport durch Zerbrechen des Glases ein. So blieben für meine Untersuchungen nur A und B übrig. Der Embryo A ist nun anscheinend bei der Konservierung durch eine Verwirrung der Eihäute im Kopfteil stark zusammengedrückt worden und weist außerdem eine sehr starke seitliche Verkrümmung auf. Aus diesen Gründen kann ich diesen Embryo, der nur um ein ganz Geringes jünger ist als B, im wesentlichen nur zu Vergleichen und Ergänzungen für diesen heranziehen. Im Folgenden werde ich die Verhältnisse schildern, wie ich sie bei B fand, und betone, daß A mit B in allen Dingen übereinstimmt, sofern nicht ausdrücklich etwas anderes bemerkt wird.

Der Embryo A stammt aus dem Jahre 1902<sup>1)</sup>, B aus dem Jahre 1901<sup>2)</sup>. Aus dem Briefwechsel über den Ankauf der Stücke geht mit einiger Sicherheit hervor, daß A und C in Perenyis Flüssigkeit konserviert worden sind. Von B vermutet Prof. Ap-

<sup>1)</sup> Bergens Museum, Nr. 1579, *Phocaena communis*, Hjeltefjord 30./8. 02.

<sup>2)</sup> Bergens Museum, Nr. 1545, *Phocaena communis*, Hjeltefjord 15./8. 01; Embryo C trug das Etikett: Bergens Museum, Nr. 1715, *Phocaena communis*, Hjeltefjord 27./8. 07.

pellöf „aller Wahrscheinlichkeit nach“ dasselbe. Ein Vergleich der Schnitte von A und B zeigt jedoch, daß bei A die Zellelemente etwas verquollen und nicht sehr deutlich sind, was der Anwendung von Perenyis Gemisch entspricht (vgl. Lee und Mayer (38) p. 35), während bei B die Zellen sehr viel klarer zu erkennen sind und besonders die Kerne in einwandfreier Deutlichkeit sich zeigen. Ich nehme also an, daß Embryo B auf eine andere Weise konserviert worden ist. Der Erhaltungszustand beider Objekte ist ein sehr guter in Anbetracht des langen Liegens in starkem Alkohol. Sie zeigen eine Anzahl Kernteilungsfiguren, besonders im Rückenmark, werden also in noch lebenswarmem Zustande konserviert worden sein.

Nach dem Studium der Eihäute wurden die Embryonen unter der Zeichenlupe in auffallendem Sonnenlichte gezeichnet. Dann wurden sie unter Anwendung einer Richtebene in Celloidin geschnitten. Schnittdicke  $15\ \mu$ , nur durch den Kopfteil von B wurden einige Schnitte in  $20\ \mu$  Dicke geführt. Die Schnitte wurden einzeln gefärbt und unter Anwendung von Carbol-Xylol in Damarharz eingeschlossen. Sie erwiesen sich als nicht sehr geeignet für die Aufnahme von Farbstoffen. Ich verwandte für A: Hansensches Haematoxilin 3—5 Min., darauf Eosin 16—18 Stunden; für B: Boraxkarmin bis 15 Stunden, Hansensches Haematoxilin 5 bis 7 Min., Eosin bis 24 Stunden.

Zur Darstellung der einzelnen Organe bediente ich mich meistens der graphischen Isolierung. Diese Methode erwies sich als die schnellste, bequemste und sicherste, soweit es sich um plastisch nicht zu komplizierte Gebilde handelte. Ich ging dabei so vor, daß ich nicht jeden Schnitt einzeln zeichnete, sondern auf einem Karton nur Richtebene und Körperachsen festlegte und zu letzteren ein System paralleler und senkrechter Linien zog. Dann konnte ich, indem ich unter dem Zeichenapparat die Richtebene des Kartons mit der des Schnittbildes zusammenfallen ließ, die Maße der einzelnen Schnitte direkt von dem auf den Karton projizierten Bilde mit dem Zirkel auf Millimeterpapier übertragen. Diese Methode erwies sich als ebenso sicher, wie wenn ich jeden Schnitt einzeln gezeichnet und auf ihm die Projektionsebene festgelegt hätte. Für Seitenansichten, die stets von der linken Seite, auf der die Richtebene lag, gemacht wurden, war es von Vorteil, daß die Medianebene des Körpers von B nicht genau parallel zur Richtebene verläuft, sondern in ganz geringem Winkel schwanzwärts ihr zugeneigt ist. Dadurch sind die Rekonstruktionsbilder so geartet, daß sie die seitlichen Ansichten etwas von unten gesehen wiedergeben. In gleicher Höhe liegende Organe verdecken sich auf diese Weise nicht gegenseitig.

Plastische Rekonstruktionen wurden vom Kiemendarm und vom Hirn ausgeführt. Der Mangel an Wachs, der sich in Deutschland im Jahre 1919 bemerkbar machte, zwang mich zur Verwendung von Kartonscheiben mit zwischengelegten Pappstückchen

und Ausstreichung der Oberfläche mit Wachs, wie es Triepel (57) empfiehlt. Zeitsparend ist diese Methode keineswegs, und der feineren und genaueren Modellierung der Oberfläche setzt sie bei trächtliche Schwierigkeiten entgegen. Ich suchte dies zu überwinden, indem ich mir eine gefärbte Wachssalbe zurechtmachte, die nur langsam erstarrte. Ein weiterer Übelstand der Triepel'schen Methode, die ja nur ein Notbehelf ist, ist der, daß sich Längs- oder Frontalschnitte (nach Querschnittserien) bei komplizierten Organen nur sehr schwer oder gar nicht anfertigen lassen. So war ich bei dem Modell des Hirns von B auf das Bestehenlassen von Querschnitten angewiesen, um einen Einblick in das Innere zu bekommen; dies macht sich bei den Abbildungen Taf. III, Figg. 7—9 sehr störend bemerkbar.

Schnitte, plastische Modelle und die Entwürfe für die graphischen Rekonstruktionen verbleiben als Vergleichsmaterial für ergänzende Untersuchungen im Zoologischen Museum der Universität Königsberg i. Pr., Sternwartstr. 1.

### Normentafel.

Im Folgenden bringe ich außer einer Normentafel zur Entwicklungsgeschichte von *Phocaena communis* Less. noch eine Tabelle p. 5, die dem Zwecke dienen soll, den Stand der Organentwicklung meiner beiden Embryonen mit dem der entsprechenden Entwicklungsstufe anderer Säugetiere zu vergleichen, also eine tabellenmäßige Vergleichung der Normentafeln (Keibel 29). Beim Vergleich der Entwicklungszustände einzelner embryonaler Organe ist der individuellen Auffassung der einzelnen Autoren insofern ein Spielraum gelassen, als man bei der Entwicklung eines Organs diesen oder jenen Punkt als charakteristisch für das betreffende Entwicklungsstadium ansehen kann. Abweichungen in den Entwicklungsvorgängen können nicht berücksichtigt werden. Ich habe mich bemüht, die hervorstechendsten Eigenschaften herauszufinden, und hoffe, nach Möglichkeit unparteiisch geurteilt zu haben.

Zur Festlegung des meinen Embryonen entsprechenden Entwicklungsstadiums diene mir die äußere Körperform, die ich aus Abbildung und Beschreibung der N. T. erkennen konnte. Man findet also in der Tabelle unter der Rubrik „Körperform“ die betreffende laufende Nummer der einzelnen Normentafeln. Wenn z. B. für die Tabelle Embryo B unter der Körperform für Schwein die Zahl 70 steht, so bedeutet das, daß die Körperform des Embryos Nr. 70 aus der N. T. zur Entwicklung des Schweines der Körperform meines Embryos B entspricht, und daß ich die einzelnen Organe meines Embryos B mit denen des Schweineembryos Nr. 70 vergleiche. Dies geschieht durch Zeichen: = bedeutet, daß das betreffende Organ des Schweineembryos Nr. 70 auf gleicher Entwicklungsstufe mit *Phocaena*-Embryo B steht; — heißt, *Phocaena* ist in diesem Organ zurückgeblieben und +, *Phocaena* ist hier in

Tabelle zum Vergleich mit den Keibelschen Normentafeln über Säugetiere.  
Embryo A.

	Maße	Alter	Körperform	Primitivstreifen	Ursegmente	Thorax	Nervensystem	Auge	Ohr	Nase	Hypophysen	Mund	Verdauungstractus, Leber u. Pankreas	Kleinen, Thyreoiden, Linsen	Trachea u. Lungen	Urogenitalsystem	Herz u. Gefäße	Integument	Skellet	Extremitäten	Amnion	Allantois	
Schwein	69		69	(77)	+		=	+	70	69-73	59 a-76		68-69	65-72	69-79	69-75							
Reh	(32)		35	+	+			36	33-36		+			34-36	32-38	32-37							
Kaninchen	13		12-13	+	+	14-16		13	12				13-15	16 <sup>+</sup>	13-15	12-15							
Primier	18		16				12-21	16-17	16-18		16-19	14-17	16-18	15-19	18-21	19-26							
Mensch	19-25		18	+		15-37	15-25	23-25	21		20-29		11-20	18-25	16-23	19-36 (?)							

## Embryo B.

Schwein	70		70	(77)	+			70	70-73	68	59-76		70-73	73-75	70-79	69-75							
Reh	35		35-36	+	+			35	33-36	32-38	36-38			34-36	32-38	32-57							
Kaninchen	16		13	+	+	14-16		13	11-13	13			+	16	13-15	12-15							
Primier	22		16				12-21	16-17	16-18	15-17	16-19	14-17	16-22	15-19	18-21	19-26							
Mensch	31		24	+		15-37	15-25	24-25	21	23-25	20-29		11-27	18-25	17-25	19-36 (?)							

1) abgesehen vom Tuberculum impar. 2) Hirnnerven 33. 3) Hirnnerven 33. 4) abgesehen vom Tuberculum impar. 5) Lunge 13.

## Normentafel zur Entwicklungs-

Bez.	Maße	Alter	Körperform	Urwirbel	Chorda
Phocaena communis Embryo A. Zoologisches Museum Königsberg Pr. von Bergens Mus. Nr. 1579, Hjiltetjord, 30. 8. 1902; bearbeitet 1919	Am konservierten Material: Gr. L. (Scheitel-Steiß- länge (6.2 mm, 281 Schnitte zu 15 $\mu$ = 4.215 mm, Rückenlänge ca. 15.8 mm, Stirn-Scheitellänge 2.1 mm, Scheitel-Nackellänge 2.31 mm		Sehr stark spiralig verkrümmt (ca. 180°), so daß das Schwanz- ende parallel dem oberen Teile des Rückens verläuft. Scheitelbeuge 84°. Nacken- beuge 86°. Kopf stark seit- lich komprimiert (künstlich). 5 Kiemenbögen erkennbar, sehr flacher sinus praecer- vicalis. Oberkieferfortsatz angelegt. Auge unpigmen- tiert	56 Ur- wirbel	Chorda relativ dünn. Am cran- ialen Ende hakenförmig zur Hypophyse abgebogen. Am Schwanz- ende in enger Berührung mit dem Schwanz- darm und dem Rückenmark
Phocaena communis Embryo B. Zoologisches Museum Königsberg Pr. von Bergens Mus. Nr. 1545, Hjiltetjord, 15. 8. 1901; bearbeitet 1919	Am konservierten Material: Gr. L. (Scheitel-Steiß- länge) 8 mm, 411 Schnitte zu 15 $\mu$ und einige zu 20 $\mu$ = 6.54 mm, Rückenlänge 21.3 mm, Stirn-Scheitellänge 2.7 mm, Scheitel-Nackellänge 3 mm		Spiraldrehung nach rechts äußerst gering, nur im Schwanzteil stärker. Kopf im Verhältnis zum Körper klein. Schwanzspitze vom Scheitel 3.6 mm entfernt. Scheitelbeuge 60°. Nacken- beuge 118°. Stirnnasenfort- satz dem Rücken parallel. 5 Kiemenbögen erkennbar, sehr flacher sinus praecer- vicalis. Oberkieferfortsatz kurz. Nasenfeld und Ohrblase schwach erkennbar, Auge noch ohne Pigment	56 Ur- wirbel	Chorda relativ dünn. Am Vor- derende haken- förmig zur Hy- pophyse abge- bogen; verläuft dicht über dem Dache des Kiemendarms. Am Schwanz- ende in Berüh- rung mit dem Rückenmark

Bez.	Verdauungstractus, Leber und Pancreas	Kiementaschen, Thyreoidea, Thymus, Trachea und Lungen	Urogenitalsystem
Phocaena communis Embryo A.	Oesophagus bis zum Ende der Trachealrinne ohne Lumen. Magen spindelför- mig, mit sehr schmalem spaltförmigem Lumen, et- was nach links gedreht. Schwanzdarm am Ende et- was erweitert, Abschnürung eingeleitet. Dottergang so- lide, in Rückbildung. Leber groß, Pancreas dorsale und ventrale	5 Kiementaschen, von denen die 4. und 5. zusamen- hängen. Bis auf die 5. er- reichen alle das Ektoderm. Kein Durchbruch nach außen. Keine Schlundspaltenorgane angelegt. Thyreoidea me- diana ohne Stiel mit Lumen; flach linsenförmig, vom Mund- boden abgeschnürt. Tra- chealrinne 0.36 mm, Trachea 0.46 mm. 2 Lungensäckchen, ungeteilt	Glomeruli fehlen nur im caudalen Teil der Urnieren. Gewundene Kanälchen. Primäre Harnleiter münden in die Kloake. Ure- terenknospen ange- legt. Nephrogener Strang. Keimanlage als schwache Epithel- verdickung angelegt.
Phocaena communis Embryo B.	Oesophagus bis zum Ende der Trachealrinne ohne Lumen. Magen spindelför- mig nach links gedreht, mit sehr schmalem spalt- förmigem Lumen. Schwanz- darm am Ende erweitert, beginnt sich abzuschnüren. Leber groß, Gallenblase an- gelegt (?); Pancreas dorsale groß, in Sprossung; Pan- creas ventrale paarig (zwei Lumina)	5 Kiementaschen, von denen die 4. und 5. zusammenhängen. Alle, bis auf die 5. erreichen das Ektoderm der äußeren Kiementfurchen. Kein Durch- bruch nach außen. Keine Schlundspaltenorgane. Thy- reoidea mediana abgeschnürt, ohne Verbindung mit dem Mundboden, längliche Form, im unteren Teile angedentet zweilappig. 3 Lumina. Tra- chealrinne 0.76 mm, Trachea 0.572 mm. 2 ungeteilte Lun- gensäckchen, an der Trachea rechts Anlage eines Tracheal- bronchus	Glomeruli fehlen nur im caudalen Teile der Urnieren. Ge- wundene Kanälchen. Primäre Harnleiter münden in die Klo- ake. Septum urore- ctale. Ureterenknos- pen entwickelt. Nephro- gener Strang. Keim- epithel schwach. Ge- schlechtshöcker.

geschichte von *Phocaena communis*.

Nervensystem	Auge	Ohr	Nase	Hypophyse	Mund
Am Rückenmark sind Mantelschicht und Randschleier gesondert. Vorderhörner. Vorder- und Hinterseitenstränge. Spinalganglien bis zur Beckenregion gesondert; kaudalwärts davon Ganglioleiste. Rückenmark endigt in der Schwanzspitze, wo es mit dem Darm in Verbindung steht	Sekundäre Augenblase ohne Pigment. Linsengrube weit offen	Hörbläschen abgeschnürt. Ductus endolymphaticus angelegt		Hypophysentasche in weiter Kommunikation mit der Mundhöhle. 2lappig	Keine Rachenhaut, kein Tuberculum impar.
Am Hirn deutliche Neuromerie. Großhirnhemisphären fehlen, Kleinhirnhemisphären angelegt. Am Rückenmark Mantelschicht und Randschleier gesondert. Vorderhörner; Hinterhörner in der Cervicalregion angedeutet. Vorder- und Hinterseitenstränge. Spinalganglien bis zu den Hinterextremitäten erkennbar	Sekundäre Augenblase ohne Pigment. Linsengrube offen, bis auf einen kleinen Hohlraum mit einem Zellpfropf ausgefüllt	Hörbläschen abgeschnürt. Ductus endolymphaticus kurz und weit. Bogentaschen als ganz seichte Ausbuchtungen angedeutet	Riechfelder flach	Hypophysentasche in weiter Kommunikation mit der Mundhöhle. 2lappig	Keine Rachenhaut, kein Tuberculum impar.

Herz und Gefäße	Integument	Skelet	Extremitäten	Amnion	Allantois	Bemerkungen
Vorhof bis auf das Foramen ovale I aufgeteilt, Ventrikel nahezu. Septum II angelegt. Endocardkissen getrennt. Foramen ovale II beginnt sich zu bilden. Aorten vereinigen sich in Höhe der unteren Lungengrenze zw. 6. u. 7. Segmentararterie. Rechter Ductus Cuvieri fehlt.	z. T. einschichtig, z. größeren Teil zweischichtig. Ohne deutliche Sonderung in Periderm und Keimschicht		Vordere Extremität plattenförmig. Länge 0.5 mm, größte Breite 0.87 mm. Hintere Extremität sehr gering, wulstförmig	eng anliegend, geschlossen	Allantois langgestreckt, in der Mitte stärker als an den beiden dünnen Enden. ca. 68 mm lang. Gefäße in Bildung begriffen	Fixierung in Perenyia - Gemisch. Schnitte quer, 15 $\mu$ dick. Färbung: Hämatoxylin nach Hansen, Eosin
Wie A. 1.-2. Arterienbogen nur in Resten vorhanden. 3. 4. u. 6. Bogen vollständig. Keine ventralen Segmentalarterien. Um Trigeminalganglien und N. Vagus Venenringe. Im übrigen vena capitis lateralis. Vena cava posterior beiderseits angelegt	Epithel meist zweischichtig (Pflasterepithel mit platten Deckzellen)		Vordere Extremität plattenförmig. Länge 1 mm, größte Breite 1.23 mm. Hintere Extremität wulstförmig	eng anliegend, geschlossen	Allantois langgestreckt wie bei A. 71 mm lang. Umfang durchschnittlich ca. 7 mm. Gefäße z. T. ausgebildet. Allantoiskörperchen.	Fixierung angebl. in Perenyia - Gemisch (?). Schnitte quer, 15-20 $\mu$ dick. Färbung: Borax - Karmin, Hansensches Hämatoxylin, Eosin.

der Entwicklung vorausgeleitet. Zum exakteren Vergleich fügte ich unter diesen Zeichen noch die laufenden Nummern hinzu, unter denen ich in den N. T. den Entwicklungszustand meines Embryos A oder B fand. Ein Beispiel möge dies deutlicher erklären: Beim Vergleich von Embryo A mit dem menschlichen Embryo Nr. 18 der N. T., die in ihrer äußeren Körperform übereinstimmen, ergibt es sich, daß das Ohr des Embryos A in der Entwicklung dem des menschlichen Embryos Nr. 18 voraus ist (+), und daß es dem Ohr des menschlichen Embryos Nr. 21 der N. T. entspricht (+21).

Die Tafel gibt einige interessante Aufschlüsse. Bei Betrachtung der wagerechten Reihen ist ins Auge fallend, daß die Entwicklung der einzelnen Organe der Entwicklung der äußeren Körperform in engen Grenzen entspricht; dies deuten die vielen = Zeichen und die betr. Zahlen an. (Siehe Tab. S. 5). Man kann also bei all diesen Säugern aus dem Zustande der Körperform oder einzelner Organe, wenn sie unsern beiden Stadien entsprechen, den Zustand aller Organe bestimmen und umgekehrt. Auch Ausnahmen hiervon erkennen wir. Z. B. sind die Organe des inneren Keimblattes beim Kaninchen etwas gegenüber den anderen Säugern zurückgeblieben. Von *Phocaena communis* kann man aus der Zahl der + gegenüber den spärlichen – ersehen, daß die Organe im allgemeinen die Tendenz haben, der Körperform vorauszuweichen. Eine Betrachtung der senkrechten Reihen zeigt uns, daß die Ursegmente bei A und B durchweg (und in erheblichem Maße) weiter entwickelt sind als bei anderen Säugern und ähnlich ist es auch mit den Maßen des Körpers.

Die Entwicklung der einzelnen Organe ist demnach in Übereinstimmung mit der der Gesamtheit der Organe. Neuerdings hat dies Peter hinsichtlich rudimentärer Organe auch durch Vergleich der Normentafeln festgestellt (45, p. 198).

### Eihüllen.

Die zoologische Literatur aus der zweiten Hälfte des vergangenen Jahrhunderts weist eine Anzahl von Arbeiten auf, die die Cetaceenplacenta beschreiben. Die letzte dieser Arbeiten stammt von Guldberg aus dem Jahre 1894 (17). Bis auf diese und die von Turner (59) haben alle Beschreibungen die fertige oder fast fertige Placenta zum Gegenstand, so daß wir über diese bei verschiedenen Cetaceen unterrichtet sind und uns ein Gesamtbild vom Typus der Cetaceenplacenta zusammenstellen können. Dagegen ist über die Entwicklung der Placenta bei den Walen noch recht wenig bekannt. Nach den eingehenderen Literaturübersichten von Guldberg (17) und Klaatsch (32) sind die Placenten untersucht von *Platanista Delphinus delphis* L., *Lagenorhynchus acutus* Gray, *Phocaena communis* Less., *Orcella*, *Orca gladiator* Bonnaterre, *Monodon monoceros* L., *Balaenoptera Sibboldi* Gray und *Balaena mysticetus* L. Danach steht es fest,

daß die Cetaceenplacenta dem diffusen Typus angehört. Die Entwicklung der Eier scheint stets im linken Horn des Uterus vor sich zu gehen, wobei sich das Chorion der aufgetriebenen Form des linken Hornes völlig anpaßt und auch in das rechte Horn hinüberreicht. Daraus ergibt sich, daß die Fruchtblase eine langgestreckte, oft schlauchförmige Gestalt hat. Die Verhältnisse bei *Phocaena communis* nach Klaatsch (32) zeigen, daß hier die Schlauchform ganz besonders ausgebildet ist, indem das Chorion an der Spitze des linken Uterushornes umbiegt und an der kleinen Krümmung des Hornes ein beträchtliches Stück nach dem Uterusmunde hin verläuft. Hier ist also der Chorionschlauch bedeutend länger als die beiden Uterushörner. Zur Charakterisierung der Cetaceenplacenta gehört ferner, daß das Chorion auf seiner Oberfläche gefaltet und mit Zotten — die meist nicht einfach, sondern verzweigt (blumenkohlartig) sind — besetzt ist, und daß die so gestaltete Oberfläche aufs innigste der Uterusschleimhaut anliegt; diese bildet so das Negativ für die Chorionform. Eine Verschmelzung von Chorion und Uterusschleimhaut findet nicht statt, beide lassen sich ohne weiteres voneinander trennen. Die Zotten werden reichlich von Blutgefäßen versorgt. Zottenfreie Stellen am Chorion sind in wechselnder Anzahl, bis zu dreien, bemerkt worden. Die Allantois persistiert als schlauchförmiger, zweizipfeliges Sack, der mit der Gegenpolseite des Embryos dem Chorion anliegt. Die übrige Fläche der Chorioninnenwand wird vom Amnion eingenommen, das voluminöser ist als die Allantois. Eine Nabelblase ist in der fertigen Cetaceenplacenta nicht gefunden worden, dagegen kann der Dottergang persistieren, z. B. bei *Phocaena communis*. Das häufigere aber ist das Fehlen aller Spuren der Dotterblase.

Dies Bild von der fertigen Cetaceenplacenta wird nur in geringem Maße ergänzt durch Beschreibungen sich entwickelnder Eihäute. Turner (59)<sup>3)</sup> berichtet über die Eihüllen eines Embryos von *Monodon monoceros* von  $3\frac{1}{4}$  Zoll Länge, die keine beträchtlichen Unterschiede gegenüber der fertigen Placenta aufweisen. Einen besseren Aufschluß über die Entwicklung der Eihüllen einiger Wale bekommen wir von Guldberg (17). Nach ihm zeigte eine Fruchtblase von *Lagenorhynchus acutus*, deren Embryo 8 mm lang war, eine länglich ovale Form (75 mm lang) mit einer Einschnürung; auf der glatten Oberfläche ließ sich der Beginn der Zottenbildung bereits wahrnehmen. Die lange und schmale Allantois (10—11 mm lang) besaß ein rundes und ein verbreitertes Ende, welches eine lanzettförmige Spitze trug. Dieses Ende bedeckte das Amnion, das dicht um den Embryo lag. Anfänge von Gefäßbildungen schienen in dem durchsichtigen Gewebe aufzutreten. Eine Nabelblase fehlte wahrscheinlich, doch ist Guldberg hierin nicht ganz sicher.

<sup>3)</sup> Die Arbeit war mir nicht zugänglich; ich gebe Guldbergs Referat (17) darüber wieder.

Bei einem 30 mm langen Embryo derselben Art ist das Chorion umfangreicher, länglich in der Form und der Uterinhöhle angepaßt; Längsfalten und weitstehende Zotten sind schon vorhanden. Die Allantois ist ebenfalls größer und weiter geworden, sie hängt stellenweise mit dem Amnion zusammen. Dieses hat sich auch ausgedehnt, steht aber noch hinter der Allantois zurück; in der Nähe des Nabelstranges, der 8–10 mm lang ist, bilden Blutgefäße ein weitmaschiges Netzwerk. Von der Nabelblase ist hier nichts zu sehen.

Die Eihüllen eines 53 mm langen Embryos sind gegen die eben beschriebenen nur wenig verändert. Das Chorion hat jetzt mehr Zotten in Warzenform, auch sind die Falten zahlreicher und größer geworden. Die Allantois liegt dicht am Chorion und hängt mit dem Amnion zusammen, welches stark gewachsen ist. — Spätere Stadien von *Lagenorhynchus acutus* zeigen Zunahme und Wachsen der Zotten. Vermutlich wächst auch das Amnion weiter.

Weiter schildert Guldberg, daß bei 2 Embryonen von *Orca gladiator* von 40 und 87,5 cm Länge die Umbilicalgefäße nach Austritt aus dem Nabelstrang zwischen Allantois und Amnion zum Chorion hinlaufen. Bei beiden ist die Allantois größer als das Amnion; doch geht aus Turners (58) Diagramm unzweifelhaft hervor, daß auch bei *Orca gladiator* an der ausgewachsenen Fruchtblase das Amnion viel größer ist, als die Allantois.

Außer dem Vorstehenden gibt Guldberg noch eine Schilderung der Eihüllen von 2 Embryonen von *Phocaena communis* von  $6\frac{1}{2}$ –7 und 17 mm Länge, die für den Vergleich mit den Eihüllen meiner Embryonen von größtem Interesse sind. Bei dem  $6\frac{1}{2}$  mm langen Embryo ist die schlauchförmige Fruchtblase  $11\frac{1}{2}$  cm lang; der mittlere Teil von über 4 cm Länge, der den Embryo beherbergt, ist von Kleinfingerdicke ( $1-1\frac{1}{2}$  cm). Die Seitenteile sind sehr dünn, von 2–3 mm Durchmesser. Hier ist — im Gegensatz zu dem 8 mm langen Embryo von *Lagenorhynchus acutus* — die Oberfläche des Chorions völlig glatt, die Membran sehr durchsichtig. Ein engmaschiges Netzwerk von feinen Gefäßen soll darin sichtbar sein. Die Allantois ist lang und bandförmig, sie würde in gefülltem Zustande einen größeren Hohlraum einnehmen, als bei dem 8 mm Embryo von *Lagenorhynchus acutus*. Sie ist viel größer als das Amnion, das in 2 konzentrischen Membranen um den Foetus liegt, das Amnion internum dicht am Foetus, das Amnion externum in weiterem Abstände von ihm. Eine kleine, gestielte und birnförmige Knospe von 0,75 oder 0,90 mm Länge und 0,50 mm größtem Durchmesser am Anfange des Nabelstranges hält Guldberg für das Rudiment der Nabelblase.

Beim 17 mm langem Embryo stellt die Fruchtblase ein ovales Gebilde von 15 cm Länge dar. Auf der Oberfläche des Chorions finden sich im mittleren Teil vereinzelt kleine warzenförmige Er-

hebungen. Im gesamten Choriongewebe ist ein feines Gefäßnetzwerk zu erkennen. Die Allantois ist auch hier bandförmig, dem Chorion anhaftend; ihr Lumen stellt wahrscheinlich einen langen zylindrischen Sack dar, dessen Enden gegen die Chorionzipfel gerichtet sind.

Die Eihäute waren an den mir vorliegenden *Phocaena*-Embryonen erhalten; beim Embryo B, von 8 mm Länge, zeigten sie auch noch ihre ursprüngliche Lage zueinander. Ich nehme ihn bei der Schilderung voraus.

**Embryo B.** Der Embryo ist vom Amnion ziemlich dicht umschlossen; mit seiner rechten Seite liegt er einer relativ mächtigen Blase auf, der Nabelblase (Fig. 1, 2 und 3). Ventralwärts und ein wenig nach links gedreht liegt eine sehr lange schlauchförmige

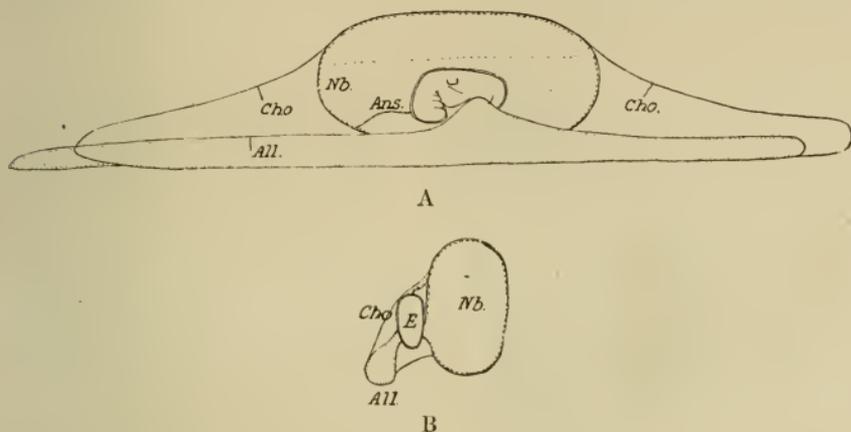


Fig. 1.

Schema von den Eihüllen des Entwicklungsstadiums der Embryonen A und B von *Phocaena communis*. A: Längsschnitt. B: Querschnitt. All. = Allantois; Ans. = Amnionnabelstrang; Cho. = Chorion. E. = Embryo; Nb. = Nabelblase.

Blase, die Allantois, und an sie anschliessend das Chorion. Beide sind in einem so stark gefälteltem Zustande, daß ich sie in der Zeichnung nur andeutete, um das Bild nicht zu verwirren. An der Schwanzseite des Embryos sind Allantois und Chorion ein Stück weit zu einem Strang künstlich zusammengedreht und mit einem Bindfaden umknotet worden. Die äußere Form der ganzen Fruchtblase war nicht mehr erhalten, weil vom Chorion ein sehr großes Stück fehlte. Nabelblase und Allantois waren — anscheinend für die Konservierung — angeschnitten worden. Eine histologische Untersuchung der Eihüllen in Schnitten erwies sich als erfolglos, da, anscheinend durch die Konservierung, die Inter-

<sup>4)</sup> Da nach Braun (8) Schwanzlage der Embryonen bei *Phocaena communis* das Normale zu sein scheint, so würde dieser Chorionzipfel dem des linken Uterushornes entsprechen.

zellulärsubstanzen und Zwischenschichten so stark gequollen waren, daß sie die dünnen Epithelien verdeckten und undeutlich machten. Die Epithelien selbst waren z. T. abgefallen und zerstört (langer Transport!); so waren eindeutige Präparate nicht zu erlangen.

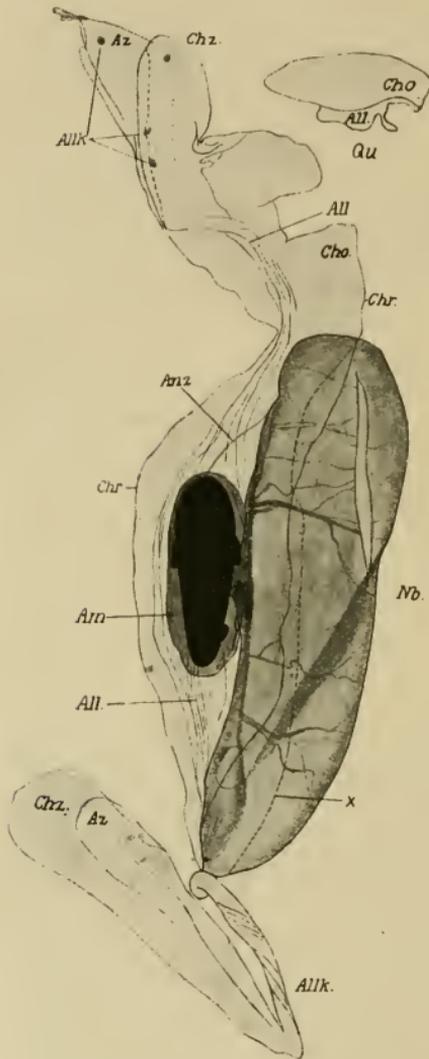


Fig. 2.

Embryo B mit den Eihüllen. Vergr. 3fach. Der Embryo ist vom Rücken gesehen; Allantois und Chorion nur angedeutet. All. = Allantois; Allk. = Allantoiskörperchen; Am. = Amnion; Anz. = Amnionnabelstrang; Az. = Allantoiszipfel; Cho. = Chorion; Chr. = abgeschnittener Rand des Chorions; Chz. = Chorionzipfel; Nb. = Nabelblase; Qu. = Querschnitt durch das craniale Ende von Chorion und Allantois; x = Verwachsungsrand des Chorions mit der Nabelblase längs der Embryorückenseite.

Das Chorion zeigt eine völlig durchsichtige, glatte, dünne und strukturlose Membran, die sehr zart ist. Nirgends ließen sich Blutgefäße oder Anlagen dazu wahrnehmen. Im mittleren Teile fehlen Stücke des Chorions. An den Enden offenbart sich sein schlauchförmiger Charakter. Das schwanzwärts vom Embryo gelegene Ende des Chorions ist hinter der Nabelblase zu dem er-

wähnten Stränge zusammengedreht, zeigt sich aber am Ende als deutlich schlauchförmiger Blindsack mit rundlichem Abschluß. Die Länge des ganzen Chorions beträgt ca. 7 cm. Dort wo die Allantois an das Chorion stößt, sind beide in einem schmalen, gleichmäßigen Bande von ca. 4 mm Breite und fast in ganzer Länge des Chorions miteinander verwachsen. Eigenartig sind die Verhältnisse an dem kopfwärts gelegenen Zipfel des Chorions. Während am entgegengesetzten Ende die Allantois den Pol des Chorions nicht erreicht, hat es hier den Anschein, als ob die Allantois das Chorion durchbohrt hat und über dessen Zipfel hinausragt. Jedenfalls sind zwei übereinanderliegende Zipfel vorhanden, von denen es unzweifelhaft ist, daß der obere dem Chorioninnenraum, der untere, über den ersten hinausreichende, der Allantoishöhle angehört. Schnittbilder durch diese Region (vgl. den Querschnitt neben Fig. 2) scheinen es durch den Verlauf der Epithelien tatsächlich zu bestätigen, daß hier die Allantois durch das Chorion durchgebrochen ist; doch ist die Deutung der Schnittbilder nicht unzweifelhaft. Mit Sicherheit geht aus ihnen nur hervor, daß die innere Schicht des Chorions die Allantois an der Spitze nicht überzieht, sondern unter ihr herläuft. Die äußere Schicht dagegen scheint entweder ganz zu fehlen oder sich über die Allantois wegzuziehen. Möglich ist es auch, daß die stark wachsende Allantois den Chorionzipfel mit ihrer Spitze vorgetrieben hat. Vom mittleren Teile der Allantois geht das Chorion zur Nabelblase und umschließt sie zu  $\frac{4}{5}$ , so daß nur ein schmaler Streif von der Nabelblase freibleibt, nämlich dort, wo ihr der Embryo anliegt. (Siehe Figg. 2, 3 und 4). Desgleichen bleiben die Spitzen der Nabelblase frei vom umwachsenen Chorion. Auf der einen Seite ist das Chorion zwischen Allantois und Nabelblase erhalten, auf der anderen Seite fehlt es zum größeren Teile.

Das Amnion umschließt den Embryo dicht; an keiner Stelle beträgt sein Abstand von der Körperoberfläche des Embryos mehr als  $\frac{1}{2}$  mm. An der Nabelöffnung schlägt sich das Amnion unmitttelbar um, vom Nabelstrang ist noch nichts zu merken. Der Schwanz des Embryos hat sich, vermutlich beim Konservieren, aus dem ihn umschließenden Amnion gezogen und liegt nun dicht am Körper, während der blindsackförmige Amnionzipfel leer ist. Im übrigen ist das Amnion glatt-sackförmig. Es ist auch strukturlos, durchsichtig, schwach bräunlich und durch das Konservieren ganz leicht geschrumpft. Nahe seiner Umschlagsstelle ist es stellenweise, besonders in der Nähe großer Gefäße, mit Allantois und Nabelblase verklebt. Am ungeschnittenen Objekte glaubte ich um den Kopf eine Spaltung des Amnions in zwei Schichten zu erkennen. (Taf. I—II, Figg. 4—6). Innerhalb der Amnionhöhle erschien von den Kieferwülsten bis zur Nackenbeuge eine zarte Schicht über dem Integument, die ich für ein Amnion internum hielt. Das Amnionepithel ist aber einschichtig, wie aus den

Schnittbildern hervorgeht. Was es mit der erwähnten Schicht auf sich hat, vermag ich nicht zu sagen.<sup>5)</sup>

Beachtenswert ist das Vorhandensein des Amnionnabelstranges, der über dem Scheitel des Embryos vom Amnion abgeht und in leichter Wellenlinie zum Chorion verläuft. Dieses erreicht er gerade an der Verwachsungsgrenze mit der Nabelblase, auf der Seite ventral vom Embryo. (Figg. 2 und 3). Der Amnionnabelstrang stimmt mit dem überein, was Bonnet 1884 und 89

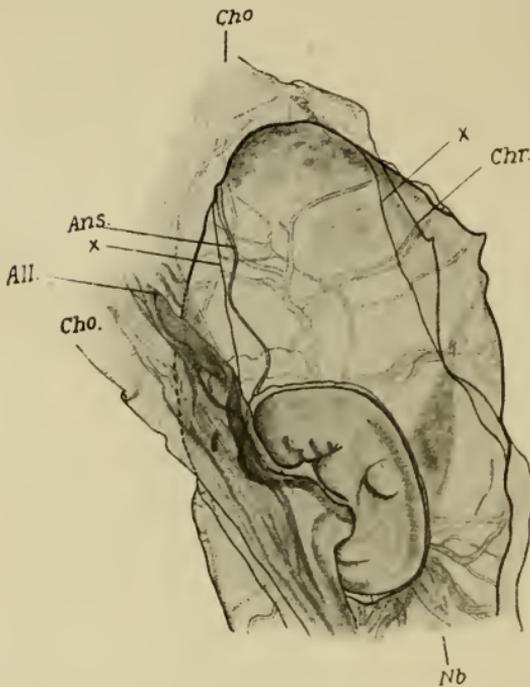


Fig. 3.

Embryo B, von der Seite gesehen, mit einem Teil der Eihüllen. Bez. wie bei Fig. 2. Vergr. ca. 3fach.

Zellen einzeln hervortreten. Guldberg erwähnt nichts von einem Amnionnabelstrange bei *Phocaena communis*.

Der Embryo liegt mit seiner rechten Seite der Nabelblase direkt auf, so daß sich Teile des Amnions und der Nabelblase unmittelbar berühren (Fig. 2). Der Nabelblasengang — wenn man überhaupt von einem solchen reden kann — ist eng und sehr kurz. Die Blase selbst ist verhältnismäßig sehr groß; es ist ein länglich-ellipsoider Sack, der sich in seiner Mitte zu dem

<sup>5)</sup> Guldberg 1894 (17) gibt an, daß das Amnion seines 6,5–7 mm Embryo aus 2 Schichten, a. externum und internum besteht; in Tafel IX, Fig. 6 u. 10 zeichnet er dieselbe zarte Schicht um den Kopf, wie ich sie bei B sehe.

über dasselbe Gebilde am Schafei beschrieben hat. Er ist 8 mm lang und durchgehend hohl, bis ans Chorion. Sein Hohlraum setzt sich anfänglich relativ weit von der Amnionhöhle aus fort, um sich dann allmählich zu verengern; in der Mitte ist er am engsten, da hier auch die Wände am stärksten sind. Die Dicke des Stranges beträgt am Amnion gemessen  $176\mu$ , in der Mitte, wo er am dünnsten ist,  $95\mu$  und vor Erreichung des Chorions wird er  $210\mu$  stark. Vermutlich reißt er später in der Mitte auseinander. Sein zweischichtiges Epithel setzt sich vom Amnion aus unverändert fort, seine Oberfläche ist nicht glatt, da die

Nabelblasengang fortsetzt. Seine Länge beträgt 25 mm, seine größte Breite 12 mm. In der Nähe der beiden Pole waren, einander diagonal gegenüber, 2 Einschnitte gemacht, was darauf schließen läßt, daß die Blase mit Flüssigkeit gefüllt war. Die Nabelblase ist ziemlich durchsichtig, von leicht gelblicher Farbe. Ihre Wand wird durchzogen von einem sehr dichten Netz von Blutgefäßen, die zum großen Teil gefüllt und daher schon mit bloßem Auge zu erkennen sind (Figg. 2—4). Dabei sind die Arterien durchweg schwächer gefüllt als die Venen. Die Arterien



Fig. 4.

Nabelblase von Embryo B, aufgeschnitten, von außen gesehen, den Verlauf der Gefäße zeigend. Vergr. 2,8fach. Die gleichen Zahlen bezeichnen die gleichen Gefäße an den entsprechenden Schnitträndern. A. = Arterie; Nbg. = Nabelblasengang; V. = Vene; X = Verwachsungsrand des Chorions mit der Nabelblase.

sind auch in ihrem Verlaufe mehr gerade als die vielfach geschlängelten Venen (Fig. 4). Das Capillarnetz ist sehr deutlich überall ausgebildet, die Capillaren durchweg gefüllt. Abbildung 4 zeigt nur die größeren Gefäße, die sich über die ganze Blase verteilen. Vom Embryo aus gehen kopf- und schwanzwärts je eine Arteria und eine Vena omphalo-mesenterica auf die Nabelblase. Sie verzweigen sich sehr reichlich und ihre Äste laufen meist eine Strecke weit nebeneinander her. Ein Ringsinus fehlt vollkommen; die ganze Fläche der Nabelblase ist mit Gefäßen durchsetzt. Arterien und Venen stehen nur durch Capillaren in Verbindung.

Das Chorion ist dort, wo es mit der Nabelblase zusammenhängt, nicht von dem in der äußeren Schicht sehr weitmaschigen Gewebe der Nabelblase zu unterscheiden. Die Gefäße verlaufen meist direkt unterhalb des Chorions.

Die Allantois ist eine sehr langgestreckte Blase, in normalem gefüllten Zustande vermutlich von Schlauchform. Ihre Länge beträgt insgesamt 71 mm. Sie ist nicht gleichmäßig stark; ihr Umfang beträgt im Mittel ca. 7 mm, nach den Enden zu ist sie schmaler. In ihrem mittleren Teile hängt sie mit dem Embryo zusammen. Daß ihr durchsichtiges Gewebe sich in einem stark gefalteten Zustande befindet, wurde bereits erwähnt, ebenso daß der caudale Teil ein Stück lang zu einem Strick zusammengedreht und mit einem Bindfaden zugebunden war. Am Kopfpol befindet sich ein Einschnitt, der ebenso wie bei der Nabelblase, auf Flüssigkeitsfüllung schließen läßt. Am anderen Pol, wo kein Einschnitt gemacht worden ist, ist die Allantois wie auch der dortige Chorionzipfel mit Flüssigkeit gefüllt. Bei der Zartheit des Gewebes war mir ein völliges Strecken der gefalteten und zusammengedrehten Allantois nicht möglich, wenigstens in toto. Vom Bauchnabel des Embryos aus geht die Allantois breit und umfangreich ventralwärts und biegt dann allmählich nach links um; so liegt sie an der linken Ventralseite des Embryos. Der Kopfzipfel ist spitz, der Schwanzzipfel rund. An der vom Embryo abgekehrten Seite der Allantois ist sie mit dem Chorion in einem gleichmäßig schmalen Bande verschmolzen, das etwas schmalere ist als die Hälfte ihrer Peripherie. Dadurch entsteht eine Scheidung der Allantoiswand in 2 Längshälften, eine äußere mit dem Chorion verschmolzene und eine innere, dem Embryo zugekehrte Hälfte. Beide unterscheiden sich in ihren Strukturen.

Die Blutgefäße der Allantois sind in der Ausbildung begriffen. Wenn wir sie vom Embryo aus betrachten, finden wir je 2 große Gefäße nach jeder Seite gehend. Die nach der Kopfseite zu verlaufenden sind sehr viel stärker ausgebildet als die, die nach der Schwanzseite ziehen und ebenso sind die Gefäße der rechten Seite sehr viel weiter entwickelt als die der linken. Die Gefäße verlaufen in der Längsrichtung der Allantois unter vielfacher Teilung. Die einzelnen Äste biegen unter sehr starker Schlingelung ab und beschreiben einen Halbkreis, wobei sie sich in Capillaren auflösen. An beiden Seiten der dem Embryo zugekehrten Hälfte läuft unmittelbar neben der Anlagerungsgrenze des Chorions je 1 starkes Längsgefäß, das auch mit Blut, wie die Mehrzahl der übrigen, gefüllt ist. Stellenweise spalten sich diese beiden Randgefäße in mehrere Zweige. Sie stehen mit dem Embryo in keiner Verbindung und sind mit den vom Embryo kommenden Gefäßen nur durch Capillaren vereinigt. In der äußeren Längshälfte der Allantois sind keine Gefäße zu finden; desgleichen hören die größeren Gefäße der inneren Längshälfte gegen die Enden der Allantois zu auf. Es finden sich dort nur Capillaren; die Pole sind gefäßfrei.

Die äußere, gefäßfreie Längshälfte der Allantois ist nicht ganz strukturlos. Man findet auf ihr kleine, dunkle, bräunliche Körperchen und blasenförmige Gebilde. Die dunklen Allantoiskörper, die nur an der Außenseite der Allantois, also zum Uterusraume gewandt, liegen, können möglicherweise auch dem Chorion angehören, doch ist das Chorion außerhalb seiner Berührungsfläche mit der Allantois frei davon. Die Größe dieser Körperchen, deren Zahl 11 beträgt, ist wechselnd; eine Vorstellung von ihnen gibt Fig. 2. Einige sind gestielt; sie hängen mit dem Epithel nur durch einen gewellten, sehr feinen und stark lichtbrechenden Faden zusammen. Die meisten von ihnen ließen diesen Stiel jedoch nicht erkennen. Querschnitte zeigen, daß die Körperchen von einem relativ starken Pflasterepithel umgeben sind, und daß im Innern eine Zellmasse sich drängt. Diese Zellen bestehen aus sehr chromatinarmen Kernen mit deutlichem Nucleolus, um die sehr wenig Plasma gelagert ist. Zellgrenzen sind nicht zu erkennen. Es sieht aus, als ob Teile dieses Syncysiums zerfallen sind. An einer Stelle sah ich eine Wucherung des äußeren Epithels der Allantois, die vermutlich ein Bildungsstadium eines solchen Körperchens darstellt. Die Bedeutung der Körperchen ist durchaus unklar. Sie mit den Hausmannschen Allantoiskörperchen (19) zu identifizieren, ist nicht angängig, da diese sich nur an den Spitzen der Allantois finden. Wahrscheinlicher ist dagegen die Übereinstimmung mit den Körperchen des Amnions von *Orca gladiator*, die Turner (58) beschreibt. Auch die von Keibel (28) an einem älteren Nilpferdembryo im Amnion gefundenen Körperchen haben Ähnlichkeit mit denen der Allantois von B. Bei *Orca* fand Turner auch teils gestielte, teils ungestielte Körperchen von gelblichbrauner oder olivenartiger Farbe, die kleiner als Senfkörner waren. Doch saßen sie bei *Orca* am Amnion, und zwar besonders am Nabelstrang und dem Teile des Amnions, der der Allantois anlag; spärlicher waren sie am Chorionteile des Amnions. Die von Turner gesehenen Körperchen wurden vom Amnion überzogen und dort, wo sie gestielt waren, wurde der dünne, faserige Haftstiel vom Amnion gebildet. Der zellige Inhalt der Turnerschen Körperchen könnte dem meiner Körperchen entsprechen. Klaatsch (32) scheint diese Körperchen bei der fertigen Placenta von *Phocaena communis* nicht gefunden zu haben. Ihre Natur ist höchst problematischer Art, doch liegt der Gedanke an parasitäre Gebilde nicht fern.

Einen gänzlich anderen Charakter haben die bläschenförmigen Stellen der Allantois. Sie liegen auch in der Hauptsache in der äußeren Längshälfte, sind aber auch an den Enden der Allantois an der dem Embryo zugekehrten Seite zu finden, also überall dort, wo die Allantois noch keine Blutgefäße ausgebildet hat. Die Bläschen sind mitunter mit einer degenerierenden Zellmasse angefüllt. Sie sind dem Anschein nach Spalträume des Epithels oder der membrana intermedia. In der inneren Wand dieser

Bläschen zeigen sich mitunter wieder kleine Spalträume, die ich für die erste Anlage von Blutgefäßen halte. Es ist kein Zweifel, daß diese bläschenartigen Stellen die ersten Stadien einer Strukturveränderung der Allantois darstellen, und zwar sind es die Anfänge der Vaskularisation an den Stellen, wo noch keine Gefäße vorhanden sind. Die Blutgefäße der Allantois liegen in einem weitmaschigen Gewebe zwischen den beiden Epithelien. Dort, wo die letzten Ausläufer der Capillaren liegen, wird es offenbar, daß die Bläschen, in denen Capillaren verlaufen, unmittelbar in das erwähnte weitmaschige Gewebe übergehen. Dementsprechend treten auch die Bläschen an der Grenze der vaskularisierten Zone am häufigsten auf. An einer Stelle beginnen die Gefäße vom inneren Teil der Allantois auf den äußeren, mit dem Chorion verwachsenen, überzugehen, und zwar geschieht dies ebenfalls in einem solchen Bläschen, das mit dem vaskularisierten Teil des inneren Allantoisgewebes zusammenhängt.

**Embryo A.** Die Eihäute des Embryo A waren vollständig erhalten, auch das Chorion, doch waren sie in der Nachbarschaft des Embryos vollständig verwirrt worden. Erst nach Lostrennung des Embryos gelang es, die Eihäute zu entwirren. Sie zeigten dieselben Verhältnisse wie bei B. Das Chorion erwies sich als ein an beiden Enden geschlossener Schlauch von ziemlich gleichmäßiger Stärke. Seine Länge beträgt 68 mm, sein Umfang ca. 4 mm. Nach der Mitte zu, wo Embryo und Nabelblase liegen, wird er stärker (bis 8 mm). Die umfangreiche Nabelblase drückt das Chorion in der Mitte stark heraus, so daß es hier zwischen Allantois und Nabelblase sehr straff gespannt ist. Das Gewebe des Chorions ist sehr zart, völlig durchsichtig und strukturlos.

Das Amnion liegt, wie bei B, eng um den Embryo.

Die Nabelblase ist infolge des Raummangels in dem engen Chorionschlauche gekrümmt, indem ihr Mittelteil die freie Chorionfläche herauswölbt, ihre Enden aber gegen die Allantois heruntergebogen sind. Die Länge der stark gefalteten Blase beträgt 21 mm, der Umfang ca. 13 mm. Die Verwachsung mit dem Chorion und der Verlauf der Gefäße entsprechen den Verhältnissen bei B.

Die Allantois liegt ebenso wie bei Embryo B im Innern des Chorionschlaches. Ihr Umfang beträgt zwei Dritteile von den des Chorions, mit dem sie ebenfalls zu  $\frac{2}{3}$  ihres eigenen Umfanges in länglichen Streifen verwachsen ist. Wie bei B ragt auch hier die Allantois an einem der Pole 2 mm über das Chorionende hinaus, anscheinend an dessen Außenfläche; an dem anderen Pol war wegen einer teilweisen Zerstörung der Gewebe nichts zu erkennen. Die Vaskularisierung ist hier nicht soweit vorgeschritten wie bei der Allantois von Embryo B, der ebenfalls auf die Embryo-seite beschränkte Bezirk ist wesentlich kleiner. Von den Randgefäßen ist nur an einer Stelle etwas zu bemerken, und das hier sichtbare Stück steht mit den vom Embryo kommenden Gefäßen in direkter Verbindung.

Zusammenfassend kann ich sagen, daß die Placenta von *Phocaena communis* bei einer Größe des Embryos von 8 mm einen Zustand aufweist, der bei langgestreckter, schlauchförmiger Form, die nur in der Mitte durch Embryo und Nabelblase erweitert ist, noch keinerlei Anlage von Zotten aufweist. Die ebenfalls schlauchförmige Allantois füllt die Chorionhöhle zum Teil aus; die Allantoisgefäße sind in Ausbildung begriffen. Die auffällig große Nabelblase hat ein sehr gut ausgebildetes Gefäßsystem und ist zu  $\frac{1}{5}$  ihrer Oberfläche mit dem Chorion verwachsen. Das Amnion schmiegt sich dicht um den Embryo und ist mit einem Amnionnabelstrang versehen.

Es kann kein Zweifel sein, daß auf diesem Stadium die große und blutgefäßreiche Nabelblase Ernährung und Atmung des Embryos bewirkt, man also von einer Nabelblasenplacenta in diesem Stadium zu sprechen berechtigt ist. Möglicherweise wird die Nabelblase bereits unterstützt durch den gefäßhaltigen Teil der Allantois, da durch die so überaus zarte Chorionmembran Ernährungsflüssigkeit der Uterinhöhle sicherlich in das Innere der Fruchtblase zu diffundieren vermag.

Trotzdem Guldberg an den Eihäuten seines 6,5—7 mm langen Embryo ein so gänzlich von meinen Befunden abweichendes Bild fand, zweifle ich seine Angaben keineswegs an. Er fand bis auf ein geringes Rudiment keine Nabelblase, ebenso sagt er nichts von einem Amnionnabelstrang; dafür ist das Chorion bei ihm bereits mit Gefäßen versehen. Der Guldbergsche Foetus wird also vom Chorion ernährt und mit Sauerstoff versorgt. Dies wird bei dem 17 mm Embryo von ihm noch deutlicher offenbar. Die Differenz zwischen Guldberg und mir wird in allen Teilen gelöst, wenn man annimmt, daß Guldbergs 6,5—7 mm Embryo älter ist als mein 8 mm Embryo. Bei Berücksichtigung der starken individuellen Schwankungen in der Körpergröße, die von mehreren Autoren bei der eingehenden Untersuchung der Entwicklung verschiedener Säugetiere konstatiert worden sind, liegt eine solche Annahme durchaus im Bereich der Möglichkeit. Eine Vergleichung der Körperformen zwischen den *Phocaena*-Embryonen, wie ich sie im nächsten Kapitel vornehme, ergibt in der Tat, daß Guldbergs Embryo in Bezug auf Hand, Fuß, Schwanz, Auge usw. weiter ausgebildet ist, als mein 8 mm Embryo.

Ich glaube also nicht zu irren in der Annahme, daß Guldberg ein reiferes Placentastadium vorlag als mir. Danach ist die Weiterentwicklung von meinem Stadium aus so zu denken, daß das Chorion mit der Allantois noch weiter in die Länge wächst, daß die Nabelblase stark und schnell reduziert wird unter gleichzeitigem Auftreten eines Gefäßnetzes im Chorion (vermutlich von der Allantois aus) und Anlage von Chorionzotten.

Nachdem Karl Ernst von Baer (2) die Cetaceenplacenta mit der von Dickhäutern verglichen hatte, stellte Turner sie 1871 (58) als weitgehend übereinstimmend mit der des Pferdes hin. Seit-

dem hat aber die Meinung immer mehr Platz gegriffen (so z. B. bei Klaatsch 1886 (32) und Bonnet 1918 (5)), daß die fertige Cetaceenplacenta der der Wiederkäuer am nächsten steht. Was wir nun durch die Untersuchungen Guldbergs und die vorstehenden Angaben über die Entwicklung der Cetaceenplacenta, besonders der von *Phocaena communis* wissen, bestätigt ergänzend, daß die Cetaceenplacenta sich ebenso entwickelt wie die der Wiederkäuer; freilich entwickelt sich auch die Placenta des Schweines auf die gleiche Art wie die der Wiederkäuer und Cetaceen. Ihnen allen ist innerhalb des Typus einer diffusen Placenta gemeinsam die Schlauchform der Fruchtblase, die ebenso schlauchförmige, zweizipfelige Nabelblase, die vor der Geburt verschwindet, und der ein sinus terminalis fehlt (bekannt von Reh, Schaf und Schwein). Bei allen persistiert ferner die Allantois, die ungefähr ebenso lang ist wie der Chorionschlauch — besonders anfänglich —, und die parallel der Längsachse dieses Schlauches liegt; allen kommt ihnen ein Amnionnabelstrang zu. Die Entwicklung der Pferdeplacenta geht völlig anders vor sich, wenn man die Kugelform der ganzen Fruchtblase, das bleibende Nabelblasenfeld, den vorhandenen Ringsinus und den fehlenden Amnionnabelstrang berücksichtigt. Es scheint, daß der auffälligste Unterschied zwischen der Placenta der Wale und der der Wiederkäuer darin zu suchen ist, daß bei dieser die Allantois den größten Raum einnimmt, während bei jener das Amnion überwiegt.

### Körperform.

Embryo A war verkrümmt in die Eihüllen verwickelt, und es schien mir nicht tunlich, diese zu lösen; deshalb konnte ich nur wenig von der äußeren Körperform dieses Embryos erkennen. Anders war es beim Embryo B, der nach Befreiung vom Amnion und möglichst weitgehender Entfernung der Eihüllen eine wundervolle Plastik zeigte. Nachdem die Abbildungen<sup>6)</sup> (Taf. I, Figg. 1 bis 6) hergestellt worden waren, fertigte ich ein Tonmodell des Embryos B in 30 facher Vergrößerung an.

Das Alter der beiden Foeten läßt sich nicht bestimmen. Da die Paarung bei *Phocaena communis* wahrscheinlich in der 2. Hälfte des Juni vor sich geht, käme rechnermäßig ein Alter von 6 bis 10 Wochen in Frage. Das halte ich für zu hoch gegriffen, würde vielmehr die 4. Woche als richtig annehmen. Tatsächlich kann auch bei *Phocaena communis* nach Grieg (vgl. Braun (8)) die Paarungszeit bis in den Oktober hinein erfolgen; so läßt sich über das Alter der am 15. und 30. August konservierten Exemplare nichts feststellen.

Über die Körperform von Walembryonen in ähnlich jungen Entwicklungsstadien wie A und B sind wir in der Literatur be-

<sup>6)</sup> Die hier nicht wiedergegebenen Abbildungen werden mit dem übrigen Material im Zoologischen Museum zu Königsberg Pr. aufbewahrt.

reits unterrichtet. Dies Altersstadium, in welchem die Embryonen die Stummel von Hinterextremitäten besitzen, ist mitunter zu Demonstrationen benutzt worden. In der im vorigen Kapitel erwähnten Arbeit von 1894 bringt Guldberg (17) eine nähere Beschreibung der Körperform seines 6,5—7 mm Embryo von *Phocaena communis* mit Abbildungen. Ferner liegen noch 2 Abbildungen ähnlicher Embryonen in der Literatur vor: einmal gibt Guldberg 1899 (18) gelegentlich der Untersuchung der Hinterflossen- und Milchdrüsenanlagen eine solche von einem 7 mm langen Embryo von *Phocaena communis*, andererseits bildet Kükenenthal 1914 (36), der die Entwicklung der äußeren Körperform der Wale eingehend und an reichlichem Material studiert hat, einen Embryo von *Phocaena Dalli* True in entsprechendem Entwicklungsstadium ab.

Ich deutete im vorigen Kapitel an, daß ich meine Embryonen A (6,2 mm dir. Länge) und B (8 mm dir. Länge) für weniger weit entwickelt halte als die Guldbergschen Embryonen von 1894 und 1899, welche 6,5—7 mm und 7 mm messen. Zu dieser Ansicht wurde ich durch den Zustand der Eihüllen und besonders durch die starke Reduktion der Nabelblase bei den Guldbergschen Objekten gebracht. Der Vergleich der Körperformen zwischen meinen und Guldbergs Embryonen bestätigt meine Ansicht durchaus: die höhere Differenzierung der Brustflossen, der längere Oberkieferwulst, die äußerlich sichtbare Nasenanlage, das deutlich entwickelte tuberculum genitale, der bereits vorhandene Nabelstrang und vieles andere bei den Guldbergschen Embryonen sind unzweifelhafte Belege für deren ältere Entwicklungsform. Zur bequemeren Vergleichung meiner Abbildung (Taf. I, Fig. 4) mit der von Guldberg 1899 gegebenen (7 mm Embryo) erwähne ich, daß letztere von Keibel (30) in Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte (S. 148) wiedergegeben wird. Nur in der Gesamtgröße ist mein Embryo B den Guldbergschen voraus. Diese Unstimmigkeit verliert ihre Bedeutung, wenn man sie der weitgehenden und genugsam bekannten Variabilität (vgl. z. B. Mehnert (41)) der Embryonen zuschreibt. Unzweifelhaft ist hier eine Variation vorhanden, die sich auf die Körpergröße bezieht; es ist nur zu entscheiden, ob B in der Größe dem normalen Zustande vorausgeeilt, oder ob die anderen Embryonen in dieser Hinsicht zurückgeblieben sind. Diese Frage kann auch erst durch Untersuchung weiteren Materials klargestellt werden. Bemerkenswert ist, daß Guldberg selbst die relative Kleinheit seines 6,5 bis 7 mm Embryo von 1894 auffiel.

Bei der festgestellten Variation der Körpergröße erscheint ein direkter Vergleich der Maße zwischen Guldbergs und meinen Embryonen wenig lohnend. Trotzdem habe ich — dem Kükenenthalischen Muster (34) folgend — eine Tabelle dieser Maße aufgestellt, mit dem überraschenden Resultat, daß, außer der Gesamtgröße, die Guldbergschen Maße die meinen fast durchweg überragen.

Hierbei betone ich freilich, daß mir nur diejenigen Maße von Wert sind, die nicht durch die Körperkrümmungen beeinflusst werden (in der Tabelle fett gedruckt). Die Körperkrümmungen sind Entwicklungsvorgänge für sich, die ebenso wie die einzelnen Organe und Körperpartien ihrer besonderen Variabilität unterworfen sein können. Es ist also nicht angängig, daß diese variable Konstante einzelne Rubriken der Tabelle (die nicht fett gedruckt) beeinflusst. — Die Maße der Guldbergschen Embryonen sind seinen Abbildungen entnommen.

Maße	Embryonen			
	A 6,2 mm	B 8 mm	Guldberg 1894 6,5—7 mm	Guldberg 1899 7 mm
	mm	mm	mm	mm
1. Direkte Körperlänge	6,2	8	6,5—7	7
2. Länge über den Rücken <sup>1)</sup>	ca. 15,8	21,3	20	20,7
3. Oberkieferspitze — äußere Nasenöffnung	—	0,1 (?)	—	0,35
4. Nasenöffnung — Scheitel	—	1,95	2,25	2,54
9. Unterkiefer — Mundwinkel, längs der Unterkiefer	—	2,1	2,4	—
10. Mundwinkel — Vorderrand der Brustflosse	2,25	2,5	2,1	1,7
11. Länge der Basis der Brustflosse	0,9	1,16	0,5	0,7 (?)
12. Hinterrand der Brustflosse — Schwanzende <sup>2)</sup>	6	10	5	—
13. Länge in der Bauchlinie	8 (?)	10,5	4	—
14. Unterkieferspitze — Nabelmitte	—	5,3 (?)	—	2,7 (?)
19. Körperumfang über dem Scheitel <sup>3)</sup>	—	8,7	—	—
20. Körperumfang über dem vorderen Brustflossenansatz	—	9,6	—	—
25. Länge der Brustflosse vom distalen Ende des Humerus zur Spitze	0,5	1	1	1,5
26. Größte Breite der Brustflosse	0,87	1,23	0,5	1
Dazu:				
31. Basis der Hinterextremitäten	0,625 × 0,326	0,53 × 0,9	—	0,77
32. Höhe der Hinterextremitäten	—	0,37	—	0,5

<sup>1)</sup> Kükenthal mißt hier, wie Messungen seiner Abbildungen ergeben, Oberkieferspitze bis Schwanzende, was bei meinen Objekten wegen des noch nicht geschlossenen Oberkiefers nicht möglich war. Ich nahm daher Stirnrand — Schwanzspitze.

<sup>2)</sup> Kükenthal mißt hier offenbar längs der Seitenlinie.

<sup>3)</sup> Über den Unterkieferwulst hinweg.

Zur Anschauung über die Körperformen von A und B gebe ich die Abbildungen Taf. I—II, Fig. 1—6. Auf den ersten Blick

fällt die starke Verkrümmung von A auf. Der caudale Teil hat eine Linksdrehung von ca.  $180^{\circ}$  erlitten, wodurch die Beckenbeuge ungefähr der Nackenbeuge parallel verläuft. Der Schwanz ist auf den Abbildungen nicht sichtbar. Keibel weist in seiner Normen-tafel über das Schwein (29, 1. Heft) auf ähnlich stark verdrehte Embryonen hin, die durchaus nicht selten vorkommen. Gewöhnlich ist diese starke Spiraldrehung von links nach rechts erfolgt, sehr selten umgekehrt. Bei Embryo A ist sie von rechts nach links gerichtet und so stark, wie ich sie sonst nirgends abgebildet gefunden habe. Ich nehme an — unter Hinweis auf die Verwirrung der Eihäute und der Kompression des Kopfteles dieses Embryos —, daß die Spiraldrehung künstlich verstärkt worden ist. Die Scheitelbeuge beträgt  $84^{\circ}$ , die Nackenbeuge  $86^{\circ}$ .

Bei Embryo B beträgt die Scheitelbeuge  $60^{\circ}$ , die Nackenbeuge  $118^{\circ}$ ; der Stirnnasenfortsatz verläuft dem oberen Rücken parallel. Der Rücken ist gekrümmt, fast könnte man von einer Beugung unterhalb der Vorderextremitäten reden. Die Beckenbeuge beträgt in ihrer Gesamtheit ungefähr  $180^{\circ}$ . Der Schwanz ist in seinem letzten Ende eigentümlich geknickt; es ist fraglich, ob dies natürlich ist, besonders da er aus seiner Amnionhülle herausgezogen war. Die Spitze des Schwanzes nähert sich sehr dem Herzen; vom Rande des Stirnnasenfortsatzes ist sie 1,4 mm entfernt (bei Guldbergs Embryo von 1894 0,5 mm). Das Schwanzende zeigt eine deutliche Verlagerung nach rechts (Taf. II, Fig. 5), gleichzeitig ist der Kopf ein wenig nach links gedreht; wir haben also im Gegensatz zu A hier eine Spiraldrehung von links nach rechts, ein Verhalten, das der Mehrzahl der bisher bekannten Säugerembryonen zukommt. Kükenthal wirft die Frage auf, ob bei den Walembryonen eine Verlagerung der distalen Schwanzregion aus der Sagittalebene stattfindet und findet bei seinen älteren Stadien eine Rechtsdrehung des Schwanzes. Die Rechtsdrehung des Schwanzes bei B ergänzt diese Befunde für ein junges Stadium.

Kükenthal (36) fand bei der Vergleichung von Bartenwal-embryonen, daß bei diesen die Foetalkrümmung in den ersten Entwicklungsstadien stark zunimmt, bis zu einem Stadium von 33 mm direkter oder 85 mm Rückenlänge und von da an wieder abnimmt. Dem entspricht bei *Phocaena communis*, daß bei A die Krümmungen von Nacken und Scheitel zusammen geringer sind ( $170^{\circ}$ ) als bei B ( $178^{\circ}$ ) und diese wiederum geringer als bei den Guldbergschen Embryonen. Hierin kann man wieder einen Beweis dafür sehen, daß letztere weiter entwickelt sind als B.

Die Köpfe von A und B sind, was besonders bei B stark ins Auge fällt, im Verhältnis zur gesamten Körpergröße sehr klein. Auch Guldberg fiel der kleine Kopf seines 6,5—7 mm Embryo von 1894 auf. Ich stelle die Kopfmaße in folgender Tabelle zusammen:

	In mm				
	Phocaena communis				Phocaena Dalli True
	A <sup>1)</sup>	B	Guldbergs Embryonen		Kükenthal 1914
			1894 (6,5--7 mm)	1899 (7 mm)	(Rückenslänge 31 mm)
1. Scheitel — Nacken	(2,31)	3	3,5	2,5	4
2. Scheitel.— Stirnmasenrand	(2,1)	2,37	2,5	2,8	4
3. Zwischenhirnfläche. — 2. Visceralfurche	(2,3)	2	2,6	2,8	4,6
4. Kopfdicke	(1)	2	2,5	—	2,7
5. Verhältnis der Rückenslänge zu Nr. 3	(1:0,145)	1:0,094	1:0,125	1:0,12	1:0,13

<sup>1)</sup> Die Zahlen von A sind durch die seitliche Kompression des Kopfes beeinflusst.

Ein menschlicher Embryo von ungefähr demselben Entwicklungsstadium N. T. Nr. 24 (XIr) (29. 8. Heft) würde unter Nr. 5 mit 1:0,14 rangieren. Man sieht also aus der Tabelle, daß die *Phocaena*-Embryonen einen gegen die Menschenembryonen kleineren Kopf haben; daß aber besonders der Kopf von B auffällig klein ist.

Am Kopfe von A ist der Maxillarhöcker angedeutet (vgl. Taf. I, Fig. 1). Der 1., 2. und 3. Visceralbogen sind deutlich zu erkennen, die folgenden nicht. Der Stirnnasenfortsatz hat eine deutliche Knickung (künstlich?) erfahren. Das unpigmentierte Auge ist nur mit großer Mühe zu entdecken (Taf. I, Fig. 2).

Der Kopf von B ist rund und hochgewölbt. Seine Oberfläche ist an den Seiten leicht wellenförmig, anscheinend durch dorsale Fortsätze oder Ausläufer der ersten beiden Bögen. Die fovea rhomboidalis ist deutlich sichtbar. Der Stirnfortsatz zeigt in der Medianlinie eine seichte und ziemlich breite Furche (Taf. II v. III, Figg. 5 u. 10). Quer dazu ist die mittlere Stirnfläche ganz leicht eingezogen.

Die 5 vorhandenen Kiemenbögen sind deutlich erkennbar. Der 1. ist der größte, er bildet den hervorspringendsten Teil des Gesichtes, sowohl lateral als auch ventral. In der Medianlinie besitzt er eine tief einschneidende Furche (vgl. auch Taf. VIII, Fig. 21). An seinem Hinterrand ist er mit der Körperwand, an seiner caudalen Fläche mit dem 2. Bogen verschmolzen<sup>7)</sup>; ebenso sind die folgenden Bögen miteinander und ventral mit der Körperwand verschmolzen, so daß sie nur lateral freiliegen. Der Maxillarwulst am Grunde des 1. Bogens ist kurz aber relativ dick. Der

<sup>7)</sup> Zum Teil durch Verschlussmembranen.

Hyoidbogen ist schwächer als der 1., jedoch noch immer von beträchtlicher Größe. Die nächsten Bögen sind dagegen wesentlich kleiner; sie liegen etwas zurückgezogen in einem flachen sinus praecervicalis und nehmen kontinuierlich an Größe ab. Neben der Fig. 4, Taf. I, gibt die linke Seite der Fig. 20, Taf. VII Aufschluß über diese Verhältnisse. Dorsal wird der sinus praecervicalis durch eine schwache Retrobranchialleiste begrenzt.

Das Auge liegt unmittelbar vor dem Grunde des Oberkieferfortsatzes auf einem sehr flachen Höcker, um den eine ebenso flache ringförmige Vertiefung sich zieht. Es ist noch völlig pigmentlos. Kükenthal (36) betont die Größe der Augen bei jungen Bartenwalembryonen und bei einem Embryo von *Phocaena communis* von 2,5 cm. Guldbergs Abbildung (17) hält er für fehlerhaft. Dem kann ich nicht beistimmen; denn das Auge bei meinen Objekten, A sowohl wie B, ist klein. Auf Schnitten gemessen hat der Augenbecher einen Umfang von 0,4 mm. In so jungen Stadien ist also das Auge von *Phocaena communis* noch klein. — Bei günstiger Beleuchtung konnte ich die Stelle der Nasenfelder unterhalb des Auges vor der Spitze des Maxillarhöckers erkennen; ich habe das in den Abbildungen Taf. II u. III, Figg. 5 u. 10 angedeutet. Vom Hörbläschen konnte ich äußerlich nichts erkennen; es liegt nicht mit Nase und Auge in einer Ebene.

Auch vom Rumpf ist am Embryo A nicht viel zu erkennen, und der Schwanz liegt ganz verborgen. Das Herz ist relativ mächtig. Von den Wirbeln waren nur ungefähr 30 bis zur Hinterextremität erkennbar. Auf die Anlage der Extremitäten gehe ich in einem besonderen Kapitel ein.

Beim Embryo B sind bis 1 mm vor der Schwanzspitze 51 Ursegmente zu zählen. Das Herz ist auch hier groß und mächtig vorgewölbt; deutlich kann man von außen her seine Gliederung, Vorhöfe, Ventrikel und Bulbus erkennen (Taf. II u. III, Figg. 5 u. 10). Von der Seite des Herzens, vor der Brustflosse, zieht sich jederseits eine Falte schräg zur Körperachse bis zum cranialen Rande der großen Nabelöffnung. Dies ist die Grenze zwischen Herz- und Leberwölbung. Ungefähr parallel zu dieser Falte zieht eine sehr flache Einsenkung vom Hinterrande der Brustflosse bis zur Nabelöffnung und markiert damit die caudale Grenze der Leber. Zwischen den Extremitäten zieht sich ein Wulst hin, der der Anlage der Urniere entspricht; dorsal wird er durch eine Furche begrenzt. Caudal von der Nabelöffnung und ventral von der Hinterextremität liegt der Geschlechtshöcker. Er ist noch flach; rechts ist er kaum wahrzunehmen, links etwas besser ausgeprägt. Vom Schwanz ist der Geschlechtshöcker durch eine deutliche, kurze Furche getrennt. Jener ist drehrund und  $2\frac{1}{2}$  mm lang. Seine Abknickung gegen das Herz hin wurde schon erwähnt. Der Schwanz des Guldbergschen Embryos von 1894 (6,5–7 mm) ist länger als der von B. Die Rückenlinie von Embryo B wird scharf markiert durch das durchscheinende Rückenmark mit

seinem dünnen, dunkel-strichförmig erscheinenden Dach. Bemerkenswert ist eine Ausbiegung des Rückenmarkes nach links an seinem cranialen Ende, die bis zum 4. Segment (1. Cervicalsegment) reicht (Taf. II, Fig. 6)

### Extremitäten.

Ich nehme in diesem Kapitel, wie in allen folgenden, die Schilderung der Verhältnisse bei B voran und gebe von A nur Ergänzungen, Abweichungen und Berichtigungen.

Die Vorderextremität bei B liegt in Höhe des 7.—11. Urwirbels. Es ist ein lappenförmiges, fast quadratisches Gebilde mit abgerundetem Vorderrand, das flach auf der Körperoberfläche liegt. Über seine Form und seinen Aufbau geben die Tafel-Abbildungen Fig. 4—6, 21, 22, 24 und Fig. 17 Aufschluß. Seine Basis wird äußerlich durch eine Rinne markiert. Zwischen dieser und der Rückenkante verläuft caudalwärts eine zweite Rinne, die bereits im vorigen Kapitel erwähnt wurde. Die Vorderextremität von A ist kleiner als die von B (vgl. die Tabelle S. 6). Ihre Gestalt ist halbkreisförmig mit dem Durchmesser als Basis. Sie liegt in Höhe der 8.—11. linken und der 9.—11. rechten Ursegmente.

Die Hinterextremität von B erstreckt sich vom 31. oder 32. Ursegment bis zum 36. einschließlich. Ihre Form kommt der eines längsdurchschnittenen Rotationsellipsoid am nächsten. Wie die Schnittbilder zeigen, ist ihre Basis vom Körper teilweise durch eine kleine Rinne abgegrenzt. Die dorsal und cranial gerichteten Flächen der Hinterextremitäten steigen sanft an, die caudale ist überfallend. Die höchste Stelle der Extremität liegt im cranialen Teile. Bei A ist die Hinterextremität ein kleiner buckelförmiger Längswulst an der Basis des Schwanzes und zwar ist er nur an der rechten Seite des Körpers bemerkbar; dies ist möglicherweise auf die starke Verkrümmung des Körpers zurückzuführen.

Die Hinterextremitäten, wie sie bei B vorliegen, stellen noch nicht das Stadium der höchsten Entwicklung dieser abortiven Gebilde dar. Guldberg (18) und Kükenthal (36) fanden Anlagen von Hinterextremitäten, die in der Form noch etwas weiter entwickelt waren als die von B. Dies prägt sich in der Tabelle S. 6 darin aus, daß die Hinterextremitäten von B ungefähr denselben Umfang haben wie die des Guldbergschen 7 mm Embryo von 1899, aber nicht dessen Höhe erreichen. Die Hinterextremitäten dieses Guldbergschen Embryos sind die am weitesten entwickelten unter den uns bekannten Walembryonen. Guldberg (18) läßt die Frage offen, ob sie überhaupt das höchste Entwicklungsstadium dieser Organe darstellen.

Durch Guldbergs Untersuchungen (18) kennen wir die Struktur der Hinterextremitäten dreier Embryonen von *Phocaena communis* von 7, 17 und 18 mm Nacken-Steißlänge. Sie bestehen aus Me-

sodermgewebe, das von Epithel überzogen ist. Von den Hintergliedmaßen des 7 mm langen Embryos sagt Guldberg S. 9: „Im Mesodermgewebe bemerkt man keine Differenzierungen, nur hie und da den Querschnitt eines ganz kleinen Gefäßes; doch erkennt man in einigen Schnitten teils undeutliche Längszüge, teils Gewebeerverdichtungen.“ Da meine Embryonen noch jünger sind als der Guldbergsche Embryo von 7 mm, so wird man also erwarten können, bei ihnen ebenso wenig differenzierte Hintergliedmaßen zu finden. In der Tat ist ihr Mesodermgewebe auch homogen, nur ist es etwas dichter als das der nächst benachbarten Körperpartien. Hier und da findet man bei B auf den Schnitten kleine Capillaren. Ein Streifen von etwas dunkler gefärbten, unregelmäßig verteilten Zellen ist senkrecht quer durch den dorsalen Teil der Extremitätenhöcker zu bemerken. Ob er irgend eine Bedeutung für die Differenzierung hat, ist fraglich. Das Mesoderm der Vorderextremitäten meiner Embryonen ist ebenfalls dicht und undifferenziert; nur die Blutgefäße sind hier schon etwas deutlicher und weiter. Bei B ist eine geringfügige besondere Gewebeerverdichtung an der dem Körper zugewandten Fläche zu bemerken, nahe der Ansatzstelle. In der Mitte sieht man gefüllte stärkere Capillaren und längs des freien Randes einen wandlosen, engen Hohlraum vorlaufen, der vermutlich die Anlage der Hohlvene ist. Ein Zusammenhang der Capillaren und des Rand-Hohlraumes mit der A. subclavia oder mit den Körpervenen ist nicht festzustellen. Der Nervenplexus reicht nicht in die Extremitäten hinein.

Das Integument der Vorderextremitäten bei A und B besteht in den gespannten (gewölbten) Teilen der Oberfläche aus einer dünnen Schicht embryonalen Epithels von 1 oder meist 2 Zelllagen. Die nicht gespannten Teile der Oberfläche, also die dem Körper zugekehrte Fläche und die den dorsalen Rand der Extremität darstellende Rinne sind von dickerem Epithel von 3—4 Kernlagen übereinander bedeckt. Besonders auffällig gestaltet ist das Integument der freien Kante der blattförmigen Vorderextremität, also gerade die Stelle der stärksten Oberflächenspannung. Hier hebt sich auf den Schnitten das Epithel meist ein wenig vom Mesoderm ab und ist stark verdickt. Gewöhnlich hat es hier eine Stärke von 4—6 Zellagen. Besonders scharf abgegrenzt und dick ist diese Epithelkante in dem caudalen Teile der Extremität. — Das Integument der Hinterextremitäten von B ist im allgemeinen ein wenig dicker als das der Vorderextremitäten. Eine Verstärkung zeigt es in der Rinne, die seine Basis teilweise umgrenzt, und merkwürdigerweise auch an der Seitenfläche, die zugleich ventral und cranial zeigt. Möglicherweise ist diese Fläche dem freien Rande der Vorderextremität homolog.

### Integument.

Ein nicht unbeträchtlicher Teil der Epidermis ist einschichtig, so über dem Medullarrohr, über dem Herzen, über dem Hirn in

der Umgebung der Kopfbeugen und über den unteren Urwirbeln. Wie bei den Vorderextremitäten fällt auf, daß es Körperstellen mit großer Oberflächenspannung sind, an denen das Epithel dünn ist. Bei A hat die einschichtige Epidermis eine relativ größere Ausdehnung als bei B. Zellgrenzen sind in der Epidermis nur selten zu erkennen. Die Kerne des einschichtigen Epithels sind dort, wo es sehr dünn ist, flach und weitläufig verteilt; an anderen Stellen sind sie rund und stehen dichter beieinander. Mitunter stehen die Kerne des einschichtigen Epithels auch sehr dicht und senkrecht zur Oberfläche. Stellenweise kann man an dem einschichtigen Epithel einzelne Zellen erkennen, die aus diesem Epithel sich herauschieben und, teils rund, teils flach der unteren Zelllage aufliegen. Mitunter liegen diese äußeren Zellen schon so dicht beieinander, daß sie eine äußere, wenn auch sehr flache Zellschicht bilden.

Der größte Teil der Epidermis wird von einem Epithel gebildet, dessen Kerne wenig oval bis rund sind und in zwei Schichten übereinander liegen. Eine gleichmäßige, deutliche Sonderung dieser beiden Schichten in Keim- und Deckschicht konnte ich nicht feststellen.

Die Kiemenbögen, einige Stellen der Umgebung der Vorderextremitäten und der engste Umkreis um die Hinterextremitäten werden von mehrschichtiger, dicker Epidermis bedeckt (Taf. VII, Fig. 18). Hier liegen die Kerne bis zu 4 Lagen übereinander. Eine Sonderung der obersten Zelllage in ein Periderm ist auch dabei nicht zu sehen.

Von dem unterliegenden mesodermalen Gewebe ist die Epidermis durch eine scharf konturierte Membran getrennt. Eine Anlage der Milchleiste ist nicht vorhanden. Ein Vergleich mit den Normentafeln über die Säugetiere (29) ließ dies auch nicht erwarten, wengleich der Zeitpunkt des ersten Auftretens der Milchleiste nicht mehr fern sein kann. Guldberg (18) fand die ersten Mammaranlagen bei 18 mm langen Walembryonen, bei denen das temporäre Hinterglied im Begriffe ist, äußerlich zu verschwinden.

#### **Chorda dorsalis.**

**Embryo B.** Die Chorda durchzieht als dünner, gleichförmiger Strang den Körper von der Gegend der Hypophyse bis zur Schwanzspitze. Diese wird wahrscheinlich nicht erreicht; das ist jedoch nicht feststellbar, da der dorsale Teil der äußersten Schwanzspitze auf den Schnitten zerstört ist. Verlauf und Lage der *Chorda dorsalis* von B zeigt (Taf. VI, Fig. 17). Das craniale Ende der Chorda ist scharf hakenförmig abgebogen nach dem Grunde der Rathkeschen Tasche zu. Von hier beschreibt die Chorda zunächst einen ventral-konvexen Bogen bis sie das Dach der Kiemendarmhöhle erreicht, über dem sie, zum Teil es fast berührend, hinzieht. Hinter der Nackenbeuge verläuft sie dann in regelmäßigem, kaudalwärts immer geringer

werdenden Abstände vom Rückenmark bis sie, ungefähr beim 49. Urwirbel, unmittelbar an das Rückenmark grenzt. Auch die solide Fortsetzung des Schwanzdarmes reicht mit einer dorsalen Leiste stellenweise bis an die Chorda, so daß diese an ihrem Ende unmittelbar zwischen Darm und Rückenmark liegt. In der caudalen Hälfte der Chorda bemerkt man sowohl an den Querschnitten wie an den tangential verlaufenden Schnitten in der Beckenbeuge, daß hier der Chordastrang gewellt verläuft, ähnlich wie ein prall gefüllter Grimmdarm (Taf. X, Fig. 26).

Was den Aufbau der Chorda anbetrifft, so ist sie von einer auffällig starken, strukturlosen Scheide umgeben, deren Oberfläche leicht gewellt ist. Diese Scheide, die im caudalen Ende der Chorda dünner wird, hat im cranialen Teile einen kreisrunden Querschnitt. In Höhe der Vorderextremitäten geht dieser in einen ovalen über, dessen größter Durchmesser in der Frontalebene liegt. Am caudalen Ende wird er wieder drehrund. Entsprechend dieser Form der Scheide ist der Chordastrang selbst cranial und caudal drehrund und in der Mitte oval. Er füllt jedoch den von der Scheide umschlossenen Raum nur an wenigen Stellen ganz aus. Zumeist sieht man in den Querschnitten zu beiden Seiten des Stranges — also in der größeren, frontalen Achse — einen freien Raum, durch den anscheinend Plasmafäden zu Scheide hinlaufen. Die Grenzen der Chordazellen lassen sich kaum erkennen. Die Kerne liegen gewöhnlich dicht nebeneinander in der Peripherie des Stranges; einzelne von ihnen sind aber auch im centralen Teile zu finden. Dieser kernarme innere Teil der Chorda ist nach ihrer jeweiligen Dicke größer oder kleiner. Er ist von homogenem oder vakuolisiertem Plasma gebildet; mitunter, so im cranialsten Teile der Chorda, finde ich kleine Hohlräume in ihm.

**Embryo A.** Die Chorda dieses Embryos zeigt im allgemeinen dieselben Verhältnisse, wie wir sie bei B sahen. An ihrem caudalen Ende, wo sie ebenfalls zwischen Darm und Rückenmark liegt (Figg. 6a u. 14), zeigt es sich, daß sie die Schwanzspitze nicht erreicht, sondern vorher endigt. Die drehrunden Teile der Chorda an den Enden sind länger als die bei B, so daß der mittlere ovale Teil kürzer ist. In diesem Teile der Chorda, auf einer Strecke von 1 mm, lassen sich an einigen Stellen Verdoppelungen der Chorda feststellen. An diesen Stellen findet man, daß sich die Chorda lateral verbreitert, wobei das Lumen im Innern des Stranges spaltförmig wird. Dann teilt sich dieser längs der Medianebene, so daß zwei nebeneinander liegende Stränge entstehen, die durch Plasmabrücken miteinander verbunden sind und gemeinschaftlich von der Scheide umgeben werden. Die längste dieser Chordaverdoppelungen beträgt 105  $\mu$ .

### Mesoderm.

Die Zahl der Urwirbel beider Embryonen beträgt 56. Von denen gehören die ersten 3 unzweifelhaft der Kopfregion, die folgenden 8 der Halsregion an. Das letzte Halssegment schließt mit dem Hinterrand der Vorderextremität ab. Für eine weitere Einteilung der Embryonen in Körperabschnitte habe ich keine Anhaltspunkte. Daß beide Embryonen trotz ihres etwas verschiedenen Entwicklungsgrades die gleiche Anzahl Urwirbel — und zwar eine erstaunlich hohe Anzahl — haben, darf m. E. nicht zu der Vermutung veranlassen, daß eine Ausbildung neuer Urwirbel bei ihnen nicht mehr stattfindet, auch wenn, wie es hier der Fall ist, das caudale Mesoderm keinerlei Anzeichen einer weiteren Differenzierung zeigt. Nach Giebel (15) beträgt die definitive Zahl der Rückenwirbel einer *Phocaena communis* 66—67. Wenn diese Zahl allgemein gültig ist, so hätten wir bei A und B noch die Anlage von 10—11 Wirbeln zu erwarten.

**Embryo B.** Der Entwicklungsgrad der Urwirbel in einem Embryo pflegt vom Kopf zum Schwanz kontinuierlich abzunehmen, weil sich die cranialen Urwirbel früher anlegen und ausbilden als die caudalen. Wenn ich im Folgenden eine Schilderung des Zustandes der einzelnen Urwirbel vom Schwanz zum Kopf gebe, so gebe ich damit gleichzeitig die Schilderung der Urwirbelentwicklung während einer gewissen Periode. Ich begrüße die Gelegenheit, hier aus meinen beiden Objekten einen umfassenden Aufschluß über die Entwicklung eines Organes ziehen zu können, um so mehr, als gerade in der Frage der Urwirbelentwicklung noch viel aufzuklären ist. Ich fange bei der Beschreibung der Urwirbel mit dem Schwanzende an. Der letzte, 56., relativ große (Fig. 5) Urwirbel ist im Querschnitt ungefähr oval. Seine innere Wand ist in ihrem ventralen Teile durchbrochen und durch die Lücke wandert der Urwirbelkern aus. Ein Myocoel ist nur in der dorso-medialen Ecke des cranialen Teiles vorhanden. Das Epithel des Urwirbels ist mehrschichtig.

In den folgenden 10, sehr viel kleineren Urwirbeln ist das Epithel ebenfalls mehrschichtig; das Myocoel ist hier größer und liegt unmittelbar unter der ganzen Lateralplatte. Der Austritt der Sklerotome ist hier nicht sehr deutlich wegen der Schnitt- richtung (Fig. 5); zu erkennen ist aber, daß an der Medialseite der Urwirbel des Epithel fehlt und hier eine (dorso-ventral geschichtete) undifferenzierte Zellmasse in das Mesoderm überleitet. Zwischen den einzelnen Urwirbeln liegt eine dünne, einzellige Schicht Bindegewebe; nur im ventralen Teile werden sie durch kernlose Lamellen (Myosepten) getrennt. In jedem Intersegmentalraum sind Blutgefäße zu erkennen.

Erst das 46. Segment ist wieder mehr quer getroffen. Sein laterales Blatt ist nach außen gewölbt; es besteht aus Cylinderzellen und ist mehrschichtig. An seinem Ventralrande ist es median abgebogen und dann nach innen umgeschlagen, so daß

es an der Innenseite bis zu einem Drittel seiner Höhe wieder aufsteigt. Zwischen diesem umgeschlagenen ventralen und dem dorsalen Rand des Lateralblattes, doch undeutlich an sie angeschlossen, liegt eine zum größten Teil einschichtige Lamelle, das Muskelblatt, ähnlich wie es Fig. 6c zeigt. Dies liegt also medial von der Laterallamelle (= Cutisblatt). Zwischen beiden Lamellen

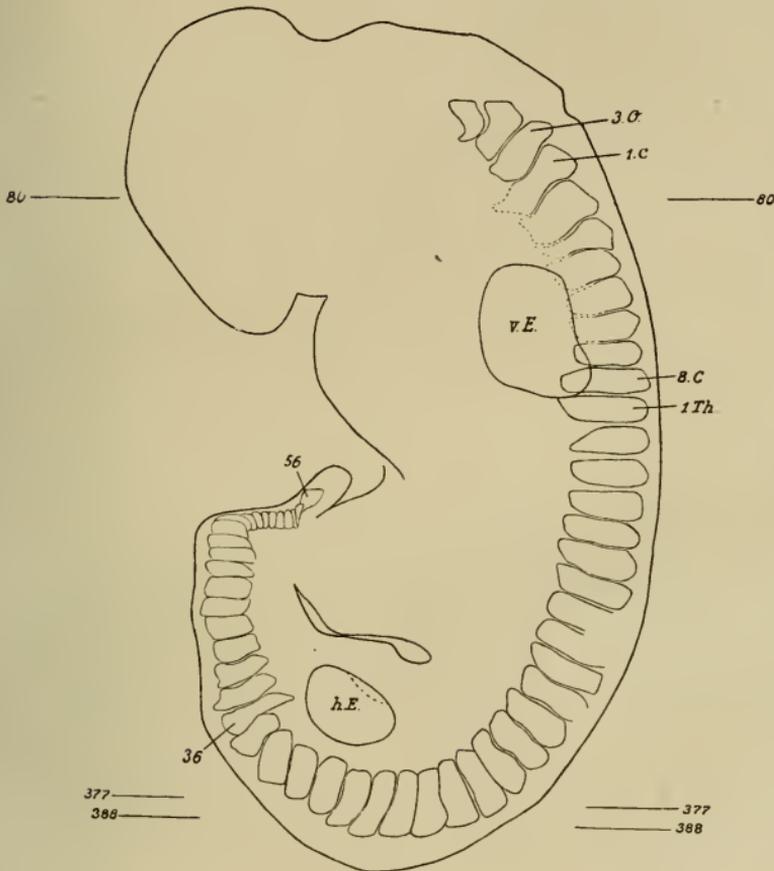


Fig. 5.

Embryo B, linke Urwirbel von der linken Seite gesehen. Graphische Rekonstruktion. Vergr. 17fach. h. E. = Hinterextremität; v. E. = Vorderextremität; 1. C. und 8. C. = 1. und 8. Cervicalsegment; 3. O. = 3. Occipitalsegment; 1. Th. = 1. Thoracalsegment.

liegt ein schmales Myocoel. An den cranialen und caudalen Enden des Urwirbels sind die Ränder der Lamellen nicht umgeschlagen. In dem Raum, den die gewölbte Laterallamelle einfaßt, liegt, durch einen schmalen Spalt vom Muskelblatt getrennt, das abgestoßene Sklerotom. Im Gegensatz zum letzten Urwirbel liegt es hier dorsal, nicht ventral. Daraus geht hervor — eine pro-

gressive Entwicklung der Urwirbel in cranio-caudaler Richtung vorausgesetzt —, daß nicht nur der ventrale Teil der medialen Wand in die Sklerotombildung einbezogen wird, sondern die ganze Wand. Ferner kann man daraus schließen, daß der ventrale Übergang vom Cutis- in das Muskelblatt dem ventralen Rande der lateralen Wand im letzten Urwirbel entspricht.

Schon im nächstfolgenden Urwirbel, dem 45., ist das Muskelblatt stärker, man könnte sagen zweischichtig, wenn die Kerne regelmäßiger liegen würden. In den cranialwärts folgenden Urwirbeln wird es sehr schnell mehrschichtig, wobei sich die Zellen lockern. Das Myocoel wird dabei kleiner und kleiner, bis es schließlich als einheitlicher Hohlraum (bereits im 38. Segment) gänzlich verschwindet. — Schon im 46. Segment konnte man eine Orientierung der ovalen Kerne des Muskelblattes mit der Längsachse senkrecht zur Sagittalebene erkennen. Diese Tendenz verstärkt sich cranialwärts immer mehr, wobei einzelne Kerne Spindelform annehmen. Ferner vergrößern sich die Myotome unter Aufrollen ihres ventralen Randes und durch Strecken des gewölbten Lateralblattes immer mehr. Auch der Sklerotomblock rückt etwas von der Mediallamelle ab. Mit ihren caudalen und cranialen Enden scheinen die Myotome unvermittelt aneinanderzustoßen. Die Grenze zwischen Cutisblatt und Epidermis ist scharf markiert. Besonders deutlich ist sie in einer schmalen Zone längs des cranialen Randes der ersteren, wo diese eine feingekörnte Masse zwischen beiden Lamellen ausscheidet.

Diese eben beschriebene Entwicklung vollzieht sich in der Hauptsache schon in den ersten, vor dem 46. gelegenen Segmenten und bleibt bis zum 33. Segment bestehen. Dabei nehmen die Segmente an Größe zu, indem sie breiter werden und sich ventralwärts ausdehnen. Auffällig sind die Segmente 36–38, die ventralwärts besonders weit reichen und dabei schmal auslaufen. An der Lateralplatte drückt sich von außen her eine seichte Furche ein, die parallel zur Längsachse des Körpers verläuft. Sie war äußerlich am Embryo kenntlich. Die nun folgenden Segmente sind infolge der Beckenbeuge frontal geschnitten worden. Bis ungefähr zum 38. Segment sind die Kerne des Muskelblattes einheitlich orientiert und undifferenziert; daß darin einzelne Ausnahmen bestehen, wurde schon erwähnt. Von hier ab beginnen sie sich aber zu drehen und ungefähr vom 30. Segment ab haben sie sich in cranio-caudaler Richtung, also parallel zur Längsachse des Körpers orientiert. Diese Längsorientierung findet nur in dem medialen — also vom Cutisblatt abgekehrten Teile — des Muskelblattes statt. Der laterale, dem Cutisblatt gegenüberliegende Teil ist noch nicht differenziert; dies geschieht erst später. In dem medialen Teile rücken die Kerne mit der Einstellung in die Längsrichtung nach der Mitte zusammen und lassen den cranialen und caudalen Teil, in welchen ich bereits Muskelfibrillen zu erkennen glaube, frei (Taf. IX, Fig. 24). Mit dem Zusammen-

rücken nach der Mitte werden die Kerne noch länger und dunkel tingiert.

Kaestner (26) gibt für die Amnioten allgemein an, daß der primäre Seitenmuskel aus der dorsalen Hälfte der medialen Wand des Würfels entstände. Dem trat Ingalls (25) für den Menschen entgegen, indem er betonte, daß bis in die cranialsten Myotome hinein die Zellen der dorsalen Kante ihre epitheliale Beschaffenheit bewahren. Ich muß für die *Phocaena*-Embryonen ebenfalls behaupten, daß die Differenzierung der primären Seitenmuskulatur nicht — auch nicht in der ersten Anlage — aus dem dorsalen Teile der medialen Wand, sondern aus deren ganzen Fläche vor sich geht, wobei nur die äußersten Ränder epithelial bleiben.

Im 34. Ursegment tritt nun noch eine neue Erscheinung zutage. Bisher war das laterale Blatt auf beiden Flächen scharf begrenzt. Besonders deutlich ist dies auf der medialen Seite, wo die Kerne an die Epitheloberfläche stoßen und so das dunkel gefärbte Gewebe sich sehr scharf von dem hellen Muskelblatt abheben lassen; dessen Myoblastzellen zeichnen sich durch helle Kerne aus, zwischen denen die kleinen und dunklen Kerne der differenzierten Muskelfasern liegen. Beim 34. Segment sieht man nun zum ersten Male deutlich Zellen der Laterallamelle in die Muskellamelle eindringen. Die cranio-ventrale Ecke des Lateralblattepithels verliert ihre mediale Grenze und ein Haufen dunkel gefärbter Zellen, die nur aus dem Cutisblatt stammen können, füllt den Raum zwischen diesem und den etwas medialwärts gedrängten Myoblasten. Diese Zellen vermischen sich mit den Myoblasten, und ich zweifle nicht daran, daß auch aus ihnen Muskeln entstehen. Hier ist also der Anfang der Beteiligung der Cutislamelle an der Muskelbildung. Solange die Cutislamelle besteht, sieht man dann fortwährend Zellen von der ganzen Fläche des Cutisblattes in das Muskelblatt eintreten; auch dann geschieht dies noch, wenn sich die Cutislamelle bereits mit dem lateral von ihr liegenden Bindegewebe vermischt hat.

An den frontal gerichteten Schnitten durch die Beckenbeuge ist ferner festzustellen, daß die Segmente dicht aneinanderstoßen, nur durch eine fein gekörnte Membran voneinander getrennt, von derselben Struktur wie die Membran zwischen Cutislamelle und Epidermis. Diese Myosepten bilden bis zum 1. Occipitalsegment die Grenze zwischen den Myotomen.

Von der Beckenbeuge bis zu den Vorderextremitäten, also vom 37.—11. Segment, nehmen die Myotome kontinuierlich an Ausdehnung in ventraler Richtung zu, wobei die Form der einzelnen Myotome durchaus nicht bei allen dieselbe ist. Eine Berührung zwischen Epidermis und der lateralen Lamelle findet in dieser Region nur im dorsalen Teile des einzelnen Urwirbels statt (Taf. X, Fig. 25). Von der Ventralseite her schiebt sich zwischen beide Bindegewebe keilförmig ein. Die Form der lateralen Lamelle dieser Urwirbel ist, entsprechend deren Gesamtform, in der Seiten-

ansicht ungefähr die eines langgestreckten Vierecks, dessen längste Achse in dorsoventraler Richtung liegt (Fig. 5). Im Querschnitt zeigt sich die Laterallamelle fast gerade gestreckt, nur in der Mitte weist es eine sehr seichte und breite Rinne auf (25), entsprechend einer Längsrinne, die am äußeren Körper parallel zur Rückenlinie verläuft. Die Abbildungen der äußeren Körperform (Taf. II—III, Fig. 4—6) zeigen, daß das Cutisblatt im Frontalschnitt gewölbt erscheinen würde. Die Ränder dieser Platte sind nach innen zu umgebogen. Am cranialen Rande und am cranialen Teil des dorsalen Randes hört die Cutislamelle unmittelbar nach der Umbiegung auf. An den übrigen Rändern geht die umgeschlagene Lamelle allmählich in die Muskulatur über (Taf. X, Fig. 25). Von dem medialen Blatt ist der ventrale, epitheliale Teil größer als der dorsale. Der caudale Umschlagsrand und sein Übergang vom Epithel in die Enden der Muskelfasern ist nicht sehr deutlich ausgeprägt und auf den Querschnitten schwer zu erkennen.

Im ganzen finden wir an diesen Segmenten, sowohl in den einzelnen Myotomen als auch in ihrer Gesamtfolge, eine Bestätigung der Regel, daß der Verlauf der Entwicklungsvorgänge einmal in cranio-caudaler und gleichzeitig in dorso-ventraler Richtung vor sich geht.

Die Struktur der Cutislamelle ist so, daß sie in ihrem dorsalen und ventralen Teile ein mehrschichtiges, sehr kernreiches Epithel darstellt; der dazwischenliegende mittlere, in cranio-caudaler Richtung verstreichende Teil der Platte ist nach innen zu verdickt. Sein Epithelcharakter ist verwischt, da die Kerne regellos in ihm gehäuft sind und seine Grenze gegen den Muskelteil des Urvirbels nicht mehr scharf ausgeprägt ist. Man sieht vielfach die Kerne der lateralen Platte zwischen den Muskelzellen liegen, namentlich im caudalen Teil. An einer schmalen Stelle der Außenseite der Cutislamelle ist ihre Grenze auch gegen das Mesenchym — das, wie gesagt, keilförmig sich von der Ventralseite einschiebt, — verwischt. Es läßt sich an dieser Stelle ein Unterschied zwischen den Mesenchymzellen — die hier nach Kaestner (26) zum Teil ein Produkt der Somatopleura sind — und den Zellen der lateralen Lamelle überhaupt nicht finden. Diese ungefähr in der Mitte der Lamelle liegende Übergangsstelle erweitert sich in den kopfwärts gelegenen Myotomen mehr und mehr, bis sich schließlich so die ganze Cutislamelle auflöst und vom Mesenchym nicht mehr zu unterscheiden ist. Es scheint, als ob dieser Vorgang der Auflösung der Cutisplatte für *Phocaena* eigentümlich ist. Nach dem, was wir aus der Literatur über die weiteren Vorgänge in dieser Entwicklung wissen, muß man annehmen, daß bei jener kleinen Stelle beginnend und sich rings verbreiternd der Hauptteil der Cutiszellen sich mit denen des Mesenchyms vermischt zu den Bildungszellen, aus denen dann sowohl Muskulatur als auch das Coriumgewebe hervorgehen. Doch es ist nur ein geringer Teil der Cutislamelle, der zu den Muskeln tritt, die von der Medianlamelle gebildet werden.

Daraus, daß die Kerne der Laterallamelle zwischen den Muskelzellen verstreut liegen, geht hervor, daß sich die erstere nicht als besondere, flache Muskelschicht an das mediale Muskelgewebe anlegt, sondern in dieses eindringt und mit ihm verschmilzt. Ebenso konnte ich von einer Sonderung der Laterallamelle in 2 Gruppen, deren mediale zur Muskulatur wird und deren laterale mit dem lateralen Bindegewebe verschmilzt (Kaestner 26), nichts feststellen. In allen Urwirbeln stellt bei mir die Laterallamelle ein homogenes Gewebe dar, das erst gegen die Muskulatur und dann gegen das laterale Bindegewebe seine Grenzen verliert und schließlich ein mit letzterem völlig identisches Aussehen besitzt.

Nach dem Umschlagen auf die Medianseite nimmt die Cutislamelle an Dicke ab. Sie schließt mit ihrem dorsalen und ventralen Umschlagsrande einen geringen Hohlraum ein (Taf. X, Fig. 25). Der dorsale Rand der Platte hat die Bezeichnung: dorsale Myotomkante, der ventrale Rand: ventraler Myotomfortsatz. Aus beiden Teilen entsteht primäre Muskulatur; besonders wichtig ist der ventrale Myotomfortsatz aus dem sowohl Bauch- als auch Extremitätenmuskulatur entsteht. (Vgl. Literatur von Kaestner (26 u. 27), Kollmann (33), Fischel (13), Mollier (42) u. a.). Bis einschließlich des 11. Myotoms nimmt dieser ventrale Myotomfortsatz an Größe zu; cranial davon ist er nicht mehr als Epithelgebilde erkennbar. — Fast unvermittelt geht das Epithel der umgeschlagenen Cutislamelle dorsal und ventral in die muskulöse Partie über. Ventral geht jedoch von der Mitte des Epithelrandes ein Streifen von Zellen nicht mit den übrigen in die Muskulatur, sondern in das medial gelegene Mesenchym über. Zwischen den dorsalen und ventralen Umschlagsrändern nun liegt der Teil des Urwirbels, der aus ausgebildeten Muskelfasern besteht. Er ist im Querschnitt linsenförmig. Die Kerne drängen sich in seinem mittleren Teile zusammen. Man findet alle Stadien der Umwandlung der Epithelkerne in Muskelkerne. Der Spinalnerv tritt an die Medialseite des Muskelbündels, an dessen ventralen Teil heran. Von der Aorta geht — dies fand ich jedoch nur am 12.—14. Myotom einschließlich — intersegmental ein Zweig direkt zum cranialen Rande der Urwirbel und dringt hier, rechtwinklig abbiegend, in das Muskelblatt ein. Die Arterie verzweigt sich caudalwärts und löst sich sehr bald in Capillaren auf, so daß man die Blutzellen vereinzelt zwischen den Muskelzellen findet. Auch in die sich auflösende Cutislamelle dringen Capillaren ein. Die bisher geschilderten Verhältnisse gelten bis zum 11. Urwirbel einschließlich, dessen Spinalnerv schon an der Bildung des Brachialplexus mitbeteiligt ist.

Die Halsmyotome, mit Ausnahme des letzten (8.), also das 4.—10. Myotom der Gesamtreihe, stellen einen besonderen Typus, der von den caudal gelegenen, bisher beschriebenen sich durch seinen weiter entwickelten Zustand unterscheidet. Die dorsale Myotomkante wird allmählich immer schmaler, indem sie sich

anscheinend medial in die Muskulatur und lateral in das (muskelbildende) Bindegewebe auflöst. Jedoch nur der mittlere Teil der dorsalen Myotomkante grenzt an die Muskulatur und geht in sie über; an ihren Ecken, die das schmalere Muskelbündel nicht berührt, legt es sich an die Innenseite der lateralen Lamelle und geht mit dieser zusammen unzweifelhaft in das Bindegewebe über, das zwischen Muskulatur und Epidermis liegt (Taf. III, Fig. 11).

Der bedeutsamste Unterschied zwischen den ersten 7 Halsmyotomen und den caudal folgenden (einschl. des 11.) besteht darin, daß bei jenen keine Spur mehr von dem ventralen Epithel zu erblicken ist, daß also der ventrale Myotomfortsatz sich in Bindegewebe aufgelöst hat. Nach Fischel (13) bildet in solchen Myotomen das ventrale Ende der Muskellamelle das ventrale Ende des Myotoms selber. Das ventral davon gelegene Bindegewebe setzt sich zusammen aus Zellen der Somatopleura und des ventralen Myotomfortsatzes. Der Muskelteil dieser Halsmyotome wird zu einer flachen Platte, die parallel zur Körperoberfläche steht. Ihre ventrale und ventrolaterale Grenze ist vermischt, da hier die Bindegewebszellen in Massen zwischen die Muskelzellen eindringen, so daß im ventralen Teile des Muskels die Bindegewebskerne bei weitem die Muskelkerne überwiegen. So ist vom Urvirbel in der Halsregion nur noch diese Muskelplatte mit der dorsalen Urvirbelkante übrig, die beide lateral und ventral von einem dichten Bindegewebe umgeben sind. Dieses Bindegewebe stammt zum Teil von Zellen des Urvirbels her.

Die Occipitalmyotome sind noch weiter vorgeschritten, indem sich bei ihnen auch noch die dorsale Myotomkante aufgelöst hat. Im 3. Kopfmotom sind zwar noch Zellen vorhanden, die offenbar von diesem Teile herkommen, aber ihren epithelialen Charakter bereits verloren haben. So bestehen die 3 ersten Urvirbel nur aus differenzierten Muskelzellen. Die Bindegewebskerne zwischen diesen sind nicht mehr so zahlreich, dagegen sind auch die Muskelbündel lateral und ventral nicht gegen das Bindegewebe abgegrenzt, sondern sie gehen in dieses über.

Die Muskulatur des Kopfes ist noch nicht differenziert, doch ist das Mesenchym der Kiemenbögen stark und gleichmäßig verdichtet, ebenso wie die Umgebung der Occipitalmyotome. Am 1. Schlundbogen erstreckt sich diese Gewebsverdichtung am weitesten dorsalwärts, wobei an dieses dorsale Ende eine weitere cranialwärts sich erstreckende Verdichtung anschließt, die zwischen der vena capitis lateralis und der Körperwand verläuft und sich soweit dabei senkt, daß sie mit der Verdichtung über der Augenblase in Berührung kommt. Diese Verdichtung liegt dorsal und caudal von der Augenblase und hebt sich deutlich vom Mesoderm ab (Taf. VII, Fig. 20); an ihrer Oberfläche sind Capillaren verteilt. Ich zweifle nicht, daß diese Verdichtung die Anlage der Vormuskelmasse des Auges ist, wie sie vom Schwein und vom Menschen bekannt ist. Das unter dem Mundboden liegende Gewebe zeigt noch keinerlei

Verdichtung. Das Gewebe, das unmittelbar unter der Epidermis liegt, ist etwas verdichtet.

**Embryo A.** Der Embryo A zeigt im allgemeinen dieselben Verhältnisse wie B, nur ist der Entwicklungsgrad der Urwirbel ein etwas niedrigerer. Naturgemäß zeigt sich dies besonders in den letzten, jüngsten Urwirbeln. Die letzten Coccygealwirbel sind von kubischer Form. Ihr Epithel schließt eine große Höhlung ein, von der nur ein geringer Teil durch Zellen ausgefüllt wird, die mit Teilen der ventralen, medialen und auch der caudalen Wand zusammenhängen (Fig. 6a). Vergleicht man kopfwärts vorschreitend die Urwirbel, so sieht man, daß das Myocoel sehr rasch an Größe abnimmt,

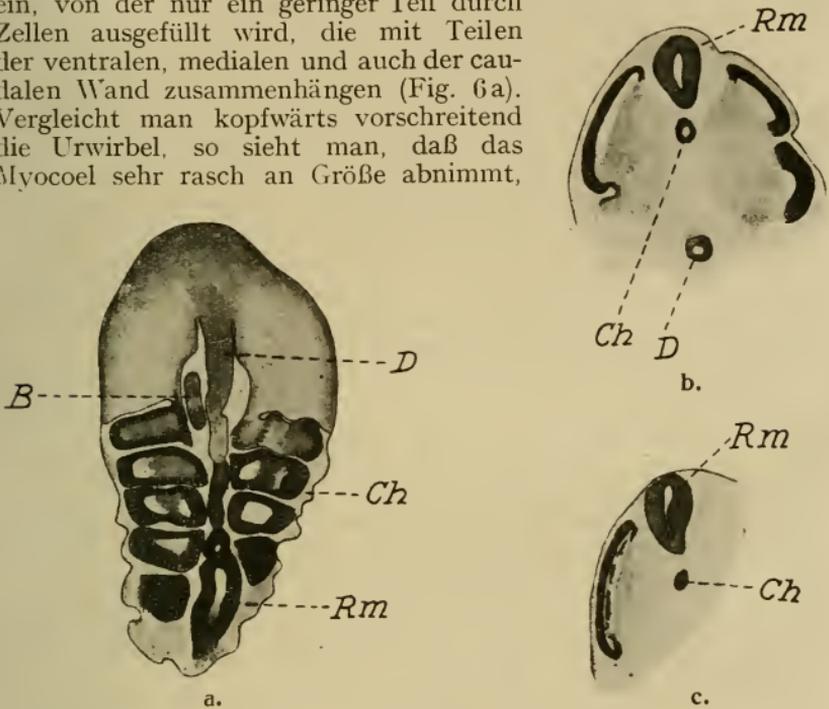


Fig. 6.

Embryo A, Urwirbelbildung im caudalen Teil. Vergr. 70fach. a) Schnitt 272: Bildung des Urwirbelkerns in den würfelförmigen Urwirbeln. b) Schnitt 246: Anflösung der Wände bis auf die laterale in den Urwirbelkern. c) Schnitt 218: Bildung der Mediallamelle unter dem abgelösten Urwirbelkern. B. = freies Band neben dem Darm; Ch. = Chorda; D. = Darm; Rm. = Rückenmark.

indem die Zellmasse in seinem Innern wächst. Es wird jetzt auf den lateralen Teil des Urwirbels beschränkt, reicht aber auch hier nicht ganz bis zur Ventralwand hinab. Dieser an der Lateralwand liegende Spaltraum wird immer schmaler. Dann runden sich die Urwirbel immer mehr ab, so daß die Querschnitte eine ovale Form ergeben. Die Epithelwände gehen allmählich vollständig in den Urwirbelkern über, so daß man außer an der lateralen Seite, wo die Wand erhalten bleibt, die Grenzen des Urwirbels gegen das Mesoderm nur an der größeren Dichte des Urwirbels erkennen kann (47. und 48. Urwirbel).

Beim 46. Urwirbel ist zum ersten Male der Austritt der Sklerotomzellen zu erkennen. Dabei löst sich der austretende Urwirbelkern deutlich sichtbar von dem nach innen umgebogenen Ventralrand der Lateralplatte (Fig. 6b). Gleichzeitig erscheint von deren ebenfalls umgebogenen Dorsalrande ausgehend und medial von der Lateralplatte liegend eine sehr dünne, sehr wenig formfeste Lamelle, die dem Ventralrande rasch entgegenwächst. (Fig. 6c). Dies ist die Muskellamelle. Die Entstehung dieser Lamelle, die ziemlich unvermittelt auftritt, ist ungewiß. Nach meinen Präparaten will es mir fast scheinen, als ob sie sich aus den Sklerotomzellen sondert und dabei von Anfang an mit der Dorsalkante der Laterallamelle zusammenhängt. Von dem Studium der Muskelplattenbildung an finden wir bei A und B dieselben Verhältnisse. Am 31. Urwirbel ist zum ersten Male die Beteiligung der Cutisplatte an der Muskulatur wahrzunehmen. Dem Anschein nach geht dieser Vorgang von der cranialen Kante aus. Im 17. Urwirbel beginnt das Verschmelzen der Cutisplatte mit dem lateral von ihr gelegenen Mesenchym. Dies geschieht zunächst an einer sehr beschränkten Stelle im caudalen Teile des Urwirbels dicht ventralwärts der äußeren Körperfurche.

Wie bei B, so reichen auch hier die ventralen Myotomfortsätze bis zum 11. Urwirbel (8. Cerv.) einschließlich weit ventral hinab, wogegen beim 10. und den kopfwärts folgenden die ventrale Myotomgrenze nicht mehr deutlich festzustellen ist, da hier das Epithel sich im Bindegewebe aufgelöst hat. Auch bei A gibt die craniale und caudale Ecke des dorsalen Myotomrandes Material an das Bindegewebe ab zugleich mit der Laterallamelle, während der mittlere Teil in die Muskulatur übergeht.

Die Mesenchymverdichtungen sind wie bei B vorhanden. Nur ist der verdichtete Komplex über der Augenblase etwas kleiner als bei B und etwas mehr dorsal gebogen.

Aus den sich so ergänzenden und bestätigenden Verhältnissen bei A und B ergibt sich hinsichtlich der Urwirbelentwicklung bei *Phocaena* folgendes. In den würfelförmigen Urwirbeln geben die Epithelwände mit Ausnahme der Lateralwand Zellen in das Innere ab zur Bildung eines Urwirbelkerns. Die Würfelform des Urwirbels rundet sich ab und die Epithelwände lösen sich in den Urwirbelkern auf; nur die gewölbte Lateral- und ein Teil der Ventralwand bleiben übrig. Hier ist zwischen A und B ein Unterschied zu bemerken. Bei A löst sich der Urwirbelkern erst dann von der Laterallamelle, wenn die anderen Epithelwände ganz in ihn aufgegangen sind. Bei B dagegen beginnt der Urwirbelkern schon während der Würfelform des Urwirbels auszuwandern und zwar durch die Medialplatte; während dieser Auswanderung lösen sich die angrenzenden Wände auf. Gleichzeitig mit der Loslösung des Kerns von der Laterallamelle entsteht an ihrer Innenseite die Mediallamelle, die zur Muskelplatte wird. Das Ursegment besteht also nach Ablösung des Urwirbelkerns aus 2 Lamellen, die

parallel zueinander liegen und durch ihre umgebogenen Ränder ineinander übergehen. Die Mediallamelle differenziert sich zu Muskulatur; die Außenlamelle gibt dazu Zellmaterial ab und löst sich dann in Bindegewebe auf. So bleibt von dem Urwirbel nur die Muskelplatte übrig, an der dorsal und ventral die Umschlagsränder des Epithels sitzen. Diese lösen sich auch auf, zunächst der ventrale Myotomfortsatz und dann die dorsale Myotomkante; beide werden zu Bindegewebe. Schließlich bleiben nur noch die Muskeln übrig, von dichtem Bindegewebe umgeben.

Der unvermittelte Übergang zwischen Myotomen mit ventralem Fortsatz und solchen ohne diesen am caudalen Ende der Halsregion und ferner der Umstand, daß dieser Übergang bei den nicht auf gleicher Entwicklungsstufe stehenden Embryonen A und B gerade zwischen 10. und 11. Segment erfolgt und ebenso die Tatsache, daß die Kopfmyotome sich durch das Fehlen der dorsalen Myotomkante scharf von den folgenden Halsmyotomen unterscheiden, dies alles legt den Gedanken nahe, daß die Entwicklung der Urwirbel abschnittsweise vor sich geht, daß also beispielsweise die Kopf- und ebenso die ersten 7 Halsurwirbel unter sich stets in annähernd gleichen Entwicklungszustand stehen und sich somit immer um eine beträchtliche Stufe über den auf sie folgenden Abschnitt erheben. Andernfalls müßte man vom Kopf zum Schwanz eine stetige und allmähliche Übergangsreihe unter den Urwirbeln finden.

Die an meinen Embryonen gemachten Befunde bestätigen die Angaben der Autoren über die erste Differenzierung der Muskulatur aus den Urwirbeln aufs Erfreulichste. Neu ist vielleicht die Art, in der die Cutislamelle sich an der Muskelbildung der medialen Lamelle beteiligt, ferner die Art der Auflösung der lateralen Lamelle im Bindegewebe und endlich die Auflösung von Teilen der medialen Lamelle zu lateralen Bindegewebe in der dorsalen Myotomkante. Auch die abschnittsweis einheitliche Entwicklung in den vorderen Körperregionen ist bisher noch nicht aufgefallen. Die Segmentierung der aus den ausgewanderten Urwirbelkernen entstehenden Sklerotome ist durch Intersegmentalarterien im ganzen Embryo durchgeführt. Intersegmentalspalten ließen sich bei B deutlich nur in der Beckengegend erkennen, wo die Schnittrichtung frontal durch den Körper geht (Taf. X, Fig. 26). Zwischen 37. und 38. Segment scheint die letzte Spalte in caudaler Richtung zu liegen. Ob cranial vom 23. Segment sich auch noch Spalten befinden, läßt sich auf den Querschnitten nicht feststellen. Sicher ist, daß bei den ersten Cervicalmyotomen, bei denen die Schnittrichtung etwas schräger liegt, keine Spalten zu erkennen sind. Intervertebralspalten sind nicht vorhanden. Im übrigen ist noch wenig von einer Differenzierung des Mesenchyms zu merken, bis auf die Verdichtungen in der Nähe der Extremitäten und der cranialen Myotome. Nur am cranialen Teil der Chorda kann man um diese herum den Beginn einer konzentrischen

Schichtung bemerken; es wäre jedoch verfrüht, schon von einem perichordalen Ring zu sprechen. Eingeleitet scheint aber eine allgemeine Veränderung in dem Gewebe um die Chorda herum bereits zu sein.

### Zirkulationsorgane.

#### Herz.<sup>8)</sup>

Die Herzen von A und B stimmen überein bis auf geringe Unterschiede, die ich bei der Beschreibung des Herzens von B erwähnen werde. Der Füllungszustand ist bis auf den sinus venosus bei B sehr gut.

Die Form des Herzens von B ist schwer mit einem Stadium der bisher beschriebenen Embryonalherzen zu vergleichen. Unter den Bornschen (7) Kaninchenherzen gleicht es dem des Stadiums von 3,4 mm Länge, doch ist der Auricularkanal nicht mehr äußerlich sichtbar, wie es anscheinend bei jenem Stadium der Fall ist. Im Vergleich mit menschlichen Embryonalherzen würde es ungefähr einem Alter von 4—5 Wochen entsprechen; es ist der Abbildung ähnlich, die Gage (14) von seinem 3wöchentlichen Embryo gibt, ist jedoch etwas weiter entwickelt als dieses.

Äußerlich betrachtet stellt das Organ eine dicke Scheibe dar, die etwas breiter als lang ist (Taf. IV, Fig. 12). Möglicherweise machen sich darin bereits die Verhältnisse des ausgewachsenen Walherzens geltend, das nach Marschner (39) stets breiter als lang sein soll. Die Dicke (dorsoventrale Ausdehnung) beträgt ungefähr die Hälfte der Länge (Fig. 9). Das Herz liegt im Körper schräg zur Längsachse, so daß es sich von dorso-cranialer nach caudo-ventraler Richtung erstreckt.

Bereits in der äußeren Form zeigt sich ein beträchtlicher Größenunterschied in den 4 Teilen des Herzens, der sich auch in der inneren Einteilung des Herzens offenbart. Die beiden Längshälften des Herzens sind an Größe einander fast gleich. Auf der linken Seite überwiegt das Ventrikel den Vorhof um ein beträchtliches, und umgekehrt ist auf der rechten Seite der Vorhof erheblich größer als der Ventrikel. Dabei ist der rechte Vorhof noch größer als der linke Ventrikel, so daß jener den größten Raum des Herzens einnimmt. Die Lage der Septen, die die innere Einteilung des Herzens bewirken, entspricht den äußeren Grenzen. Eine so geartete Einteilung des Herzens in ungleich große Abschnitte ist in diesem Stadium nicht selten und ist wohl als Entwicklungserscheinung zu deuten; immerhin bleibt die überragende Größe des rechten Vorhofes hier besonders auffällig. Beim Embryo A ist der gesamte Ventrikelteil etwas niedriger als bei B.

<sup>8)</sup> In diesem Kapitel sind häufig die Bezeichnungen: oben, unten, vorn und hinten statt cranial, caudal usw. gebraucht; diese Bezeichnungen sind so aufzufassen, daß der Embryo senkrecht steht und von der Ventralseite aus betrachtet wird.

Der Bulbus aortae (Taf. III—IV, Fig. 12 und Figg. 7 und 9) verläuft in der Richtung der Längsachse des Herzens; er ist sehr wenig dorsalwärts abgelenkt und ein wenig aus der medianen Lage nach links gerückt. Vor der Stelle an der die Schlundarterien in ihm zusammenlaufen, ist er dorsalwärts abgelenkt. Die Stelle des Übergangs des Bulbus in den rechten Ventrikel ist weder außen noch innen genau festzulegen. Man könnte aber eine leichte Einschnürung an der linken Seite des Bulbus oberhalb des ostium interventriculare dafür ansprechen. Der obere Rand dieses ostiums kennzeichnet sich äußerlich durch einen kleinen Vorsprung der linken Bulbuswand an der Interventricularspalte.

Gestaltung und Form des rechten Ventrikels ergeben sich am besten aus den Abbildungen Taf. III—IV, Fig. 12 und Figg. 7 u. 9. Beachtenswert ist, daß sein caudales Ende die tiefste Stelle des Herzens, also die Herzspitze, bildet. Gegen den linken Ventrikel setzt sich der rechte durch eine tiefe Interventricularspalte ab, die, nachdem sie in ihrem geraden Verlaufe durch den vorher erwähnten Vorsprung am ostium interventriculare unterbrochen wurde, an ihrem caudalen Ende nach

links abbiegt. Der an der Ventralseite des Herzens gelegenen Spalte entspricht an der Caudalfläche eine seichte Interventricularfurche.

Der linke Ventrikel übertrifft den rechten an Größe ganz bedeutend; er ist nicht nur um vieles höher als jener, sondern auch in dorso-ventraler Ausdehnung größer. Lateralwärts hat er, wie auch der rechte, eine fast spitze Ausbuchtung.

Die Vorhöfe sind von den Ventrikeln durch eine Furche getrennt; der Auricularkanal ist also im Herzzinnern verschwunden. Dies will mir im Hinblick auf die sonstige Differenzierungshöhe des Herzens als frühzeitig erscheinen. Wie erwähnt, sind auch die Vorhöfe ungleich groß, der rechte bedeutend größer als der linke. Ihre cranialen Begrenzungen stehen in gleicher Höhe,

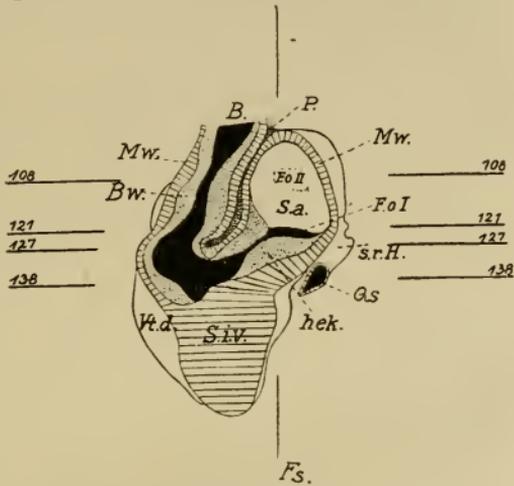


Fig. 7.

Embryo B, Medianschnitt durch das Herz von links gesehen. Graphische Rekonstruktion. Vergr. 22 fach. B. = Bulbus cordis; Bw. = Bulbuswulst; Fs. = Frontalschnitt (vgl. Tafel IV, Fig. 13); F. O. I und F. O. II = Foramen ovale I und II; hek. = hinteres Endothelkissen; Mw. = Muskelwand des Herzens; P. = Pericard; Qs. = Querschnitt durch den Sinus venosus; S. a. = Septum atriorum; S. i. v. = Septum interventriculare; s. r. h. = Sinus, rechtes Horn; vt. d. = rechter Ventrikel.

ebenso ist die seitliche Ausdehnung bei beiden die gleiche. Dafür reicht der rechte Vorhof sehr viel weiter caudalwärts als der linke, und auch ventralwärts ragt er viel weiter hervor — wenn auch ein Herzohr sich nicht deutlich herausprägt. Der rechte Vorhof ragt über die ventrale Wand des Bulbus hinaus, während der linke deren Höhe nicht erreicht. Die Grenze zwischen den beiden Vorhöfen macht sich in der Medianlinie durch eine seichte Rinne kenntlich. An der Dorsalwand erreicht diese Rinne den Vorhofsboden nicht ganz, sondern hört schon in Höhe der Lungensäckchen auf. Nach His. (20) wird diese dorsale Rinne durch die Lungenanlage gebildet. Ob dies wirklich der Fall ist, will ich dahingestellt sein lassen, Tatsache ist aber, daß bei den beiden Herzen, sowohl dem von A wie dem von B, die Modellierung der Rückenfläche der der Ventralseite der Lungenanlage entspricht, besonders dort, wo sich die Lungensäckchen befinden. Dabei spielt der Füllungszustand der Herzen sicherlich eine Rolle. An der Ventralseite ist die mediane Rinne sehr tief, und der Bulbus aortae in sie eingebettet.

Von der Höhe der Bifurkationsstelle der Lungensäckchen caudalwärts ist die Lungenanlage mit dem Herzen durch das mesocardium posterius verbunden. Seine Ansatzstelle an der Dorsalwand des Herzens liegt zumeist ein wenig rechts von der Medianlinie — wie auch Born (7) das für Kaninchenherzen fand — und dem Ansatz des Septum atriorum im Vorhofsinnern entsprechend. Mit der ventralen Leibeswand ist das Herz durch kein Gekröse verbunden, wohl aber ist ein Stück des Truncus arteriosus mit der ventralen Leibeswand direkt verwachsen.

Der Sinus venosus (Taf. IV, Fig. 14) liegt an der Dorsalwand des Herzens nach rechts und links symmetrisch zu dessen Medianebene. Sein Querstück liegt etwa unterhalb der Mitte der Herzhöhe, die Hörner weisen nach oben. Bis auf die nächste Umgebung seiner Einmündungsstelle in das Herz ist der Sinus venosus vollkommen von diesem getrennt. Seine Gestalt ist bei einer gewissen Asymmetrie sichelförmig. Sein rechtes Horn ragt weiter cranialwärts als das linke; es ist blindsackförmig geschlossen, während das linke sich in den Ductus Cuvieri fortsetzt. Die Kommunikation zwischen Sinus venosus und Herz liegt an einer Stelle unterhalb des rechten Hornendes. Gegen die ganze Ausdehnung des linken Hornes trifft, von hinten unten kommend, ein weites Gefäß, das in der Hauptsache aus der linken Umbilicalvene besteht, zu der einige Lebergefäße hinzugetreten sind. Dies kurze, sehr weite Gefäß kommuniziert nach rechts mit der Vena hepatica communis. Diese tritt, indem sie sich an ihrem Ende etwas verengt, von hinten her gegen das Anfangsstück des rechten Hornes, wo sie in breiter Öffnung einmündet. Das Mittelstück des Sinus venosus bleibt frei von einmündenden Gefäßen. Die Verbindung zwischen rechtem Horn und rechter Jugularvene — der rechte Ductus Cuvieri fehlt — geht etwas unter dem blinden Ende des Hornes vor sich und zwar durch eine senkrecht gestellte Spaltöffnung, die

unmittelbar vom Horn zur Vene führt (Taf. VIII, Fig. 22). Gegenüber diesem Spalte liegt im rechten Horn der sehr enge Eintritt vom Sinus venosus ins Herz. In der Umgebung dieser Sinusöffnung steht der Sinus nicht mehr weit von seiner Einbeziehung in das Herz; nur eine geringfügige Furche trennt beide voneinander (Taf. II u. VIII, Fig. 22 u. Fig. 8c).

Die Wände der Vorhöfe bestehen aus einer glatten, relativ dünnen Muskelwand, die innen mit einem einschichtigen kernreichen Endocard ausgekleidet ist. Im linken Vorhof findet man in der ventrocaudalen Ecke, wo die Vorderwand des Vorhofs auf den linken Ventrikel stößt, den Beginn einer Trabekelbildung; bei A fehlt dies noch. Im rechten Vorhof ist die Trabekelbildung viel weiter vorgeschritten. Hier springen vom Dach und dem anschließenden Teil der rechten Seitenwand Muskelsepten in das Vorhofslumen vor. In der Mitte der Seitenwand verbinden sich diese Septen zu einem Maschenwerk, so daß wir hier ein deutliches, wenn auch niedriges Trabekelwerk haben. Der caudale Teil der rechten Seitenwand weist nur schwache Leisten und einzelne Buckel auf. Die übrigen Vorhofswände sind glatt.

Aus dem Trabekelwerk, etwas über der halben Höhe der rechten Seitenwand, hebt sich ein beträchtlich starker Wulst hervor. Dieser zieht in dorsaler Richtung nach der Hinterwand und biegt dann etwas caudalwärts ab, auf die Sinusöffnung zu (Taf. III, Fig. 13). An der Außenseite des Herzens markiert sich dieser Wulst als geringfügige Furche, bei A jedoch nicht, sondern nur bei B. Während das ventrale Ende des Wulstes sich im Trabekelwerk der Wand verliert, geht das entgegengesetzte Ende in die Sinuskappen über. Hier will ich zunächst die Verhältnisse bei A schildern, weil sie klarer erscheinen und Wulst und Sinuskappen auf den Schnitten quer getroffen sind. Der Wulst ist bis zu den Sinuskappen  $165 \mu$  lang. Seine Herkunft ist unzweifelhaft von einem Muskelseptum des Trabekelwerkes abzuleiten. Fig. 8a zeigt die Stelle des Wulstes im Querschnitt, wo dieser sich in zwei Flügel, die beiden Sinuskappen, teilt, in die er unmittelbar übergeht. Diese Klappen zeigen ihre Herkunft aus einer Duplikatur der Muskelwand noch deutlich (Fig. 8a und c). Unterhalb der rechten Klappe ist eine weitere solche Wandduplikatur zu sehen, die sich an die Klappenwand anlegt und teilweise mit ihr verschmolzen ist (Fig. 8b). Die Sinusöffnung ist ein schmaler, schräg von rechts oben nach links unten verlaufender Schlitz, der von den Rändern der Sinuskappen gebildet wird. Die rechte Klappe, die erheblich größer als die niedrigere aber dickere linke ist, verläuft nach unten zu gegen den Boden des Vorhofs, während die linke gegen die hintere untere Ecke des Septum primum verstreicht und mit dieser in geringer Ausdehnung verschmilzt. Der hinter den Klappen liegende Teil des Sinus venosus ist auf einem gewissen Umfang um die Sinusöffnung herum mit der Vorhofswand ver-

schmolzen (Fig. 8b u. c). Von oben her springt eine Falte der mit der Sinuswand verschmolzenen dorsalen Vorhofswand gegen den Sinuseingang vor, so die Sinusklappen in ihrem oberen Teil frei auf dieser Falte aufsitzen. Die hier beschriebenen Verhält-



Fig. 8.

Embryo A, 3 Schnitte durch die Gegend der Sinusöffnung. Die Schnitte sind so geführt, daß der Wulst an der Vorhofsinnenseite quer getroffen ist. Vergr. 115fach. a) Schnitt 58. b) Schnitt 61. c) Schnitt 66. F. = Falte; r. und l. K. = rechte und linke Klappe; S. I = Septum I; S. rh. = Sinus venosus, rechtes Horn; S. v. = Sinus venosus; V. j. d. = V. jugularis dextra; Viw. = Vorhofsinnenwand; W. = Wulst.

nisse sind also durchaus entsprechend denen beim Menschen (Tandler 56) und Kaninchen (Born 7), wenn wir von dem Wulst absehen.

Auch bei B geht das dorsale Ende des Wulstes auf die Sinusklappen über. Abweichend von A ist hier aber die Gestaltung der Klappen. Sie sind nicht freistehende Septen, die in ihrem cau-

dalen Teile über die Sinusöffnung hinausgehen und cranial zusammenstoßend in den Wulst übergehen, sondern sie sind hier ober- und unterhalb der Sinusöffnung miteinander verschmolzen und die Öffnung selbst bis zu einem kleinen Loch verengert (Taf. III, Fig. 13). Bei B zeigen weder die Sinuskappen, noch die gemeinschaftliche Wand zwischen Sinus und Vorhof ihre zweischichtige Herkunft mehr. Die bei A erwähnte Wandfalte unter der rechten Klappe zeigt sich bei B als Verdickung der Klappe selbst (Taf. VIII, Fig. 22). Was nun die Bedeutung des beschriebenen Wulstes anbelangt, so kann ich ihn nur mit dem Septum spurium der Autoren identifizieren. Born (7, S. 306) definiert dieses Septum spurium folgendermaßen: „Das septum spurium ist also eine obere unpaare Fortsetzung der valvulae venosae, welche an der vorderen Vorhofswand neben dem inzwischen gebildeten septum primum endigt.“ Eine obere unpaare Fortsetzung der Sinuskappen ist der Wulst auch bei meinen Objekten. Nur hat er eine völlig andere Lage wie bei allen bisher untersuchten Säugetierherzen, indem er nicht cranial, sondern lateral verläuft. Röse (50), der statt des „Septum spurium“ den Ausdruck „Spannmuskel der Sinuskappen“ angewandt wissen will, wegen seiner Funktion bei der Schließung der Sinuskappen, definiert ihn (S. 441) als einen frühzeitig und ausgiebig entwickelten musculus pectinatus. Dies scheint mir beim *Phocaena*-Herzen ebenfalls deutlich der Fall zu sein, und es will mir von keinerlei prinzipieller Bedeutung erscheinen, daß dieser Spannmuskel der Sinuskappen hier nicht, wie bei den anderen Säugerherzen, an der cranialen Herzwand mit dem Septum Atriorum konvergiert, sondern an der Lateralseite verläuft. Seine Spannfunktion kann er in dieser Lage ebenfalls gut erfüllen, weil ja auch die Sinusöffnung, wie bei allen Säugerherzen, ein von rechts oben nach links unten verlaufender Spalt ist. Letzteres ist bei A deutlich erkennbar, bei B nicht.

Entsprechend der von außen sichtbaren Medianfurche, die ventral, cranial und im cranialen Teile der Dorsalwand die Vorhöfe einschnürt, werden diese durch ein Septum getrennt, das in der Mitte der Furche inseriert (Taf. VIII, Fig. 21) und nur an der Dorsalwand nach rechts von der Medianlinie abweicht, und zwar je weiter caudal um so stärker (Taf. III, Fig. 13). Dadurch bekommt an der Dorsalwand das Septum Atriorum eine Ansatzlinie von links oben nach rechts unten. Das Septum I ist eine dünne muskulöse Wand, auf beiden Seiten von einer dünnen Endocardlage bekleidet. Es zieht sich in gleichmäßiger Stärke durch die ganze Höhe des Vorhofraumes und endet mit dem freien unteren Rande ziemlich dicht über der Atrioventricularöffnung. Dieser Rand ist bei A verdickt, bei B aber nicht; in der Literatur findet man überall für den freien Rand des Septum I kolbige Endocardverdickung angegeben. Dorsal und ventral stößt der Rand an die Endocardkissen des Ostium atrioventriculare an (Fig. 7). An der Ventralseite läßt sich ein direkter Übergang zwischen

Kissen und Septum feststellen. Das Foramen ovale I ist bereits sehr eng, einmal weil das Septum I tief herabreicht (Fig. 7), so daß nur ein schmaler Spalt zwischen ihm und der Atrioventricularöffnung bleibt, und weil das ventrale Endothelkissen es einengt. Eine besondere Erscheinung tritt in der oberen Hälfte des Septum I zutage. Hier (Taf. III, Fig. 13 und Fig. 7) ist das Muskelgewebe an einer Stelle etwas aufgetrieben und auf der linken Seite in Rückbildung begriffen; gleichzeitig heben sich die Endothellagen von der Unterlage etwas ab und die linke bildet dabei eine deutliche Falte. Die gleiche Erscheinung zeigt sich beim Embryo A, so daß von einer Zufallsbildung nicht gesprochen werden kann. Höchstwahrscheinlich bedeutet diese Veränderung am Septum die Anlage des Foramen ovale II. Bemerkenswert ist dies insofern, als bei den bisher untersuchten Säugerherzen das Foramen ovale II stets am obersten Rande des Septum I entsteht, nie in der Mitte, wenn nicht die Bildung des Foramens durch zahlreiche Perforationslücken eingeleitet wird (vgl. Hochstetter (22) und Röse (50)). Letzterer sagt freilich (S. 447): „Richtig ist wohl, daß die erste Durchbrechung (des F. O. II) meist hinten oben beginnt, jedoch niemals oder doch selten so peripher, daß nicht ein geringer Rest, vom Septumursprungrande an der Vorhofswand sitzen bliebe.“ Röse will infolgedessen nicht von einer Bandform, sondern von einer Ringform des Septum I mit sehr excentrischem Loche (F. O. II) sprechen. Bei *Phocaena* wäre das Loch fast konzentrisch.

Dadurch, daß das rechte Atrium sehr viel tiefer reicht als das linke, beschreibt der Boden des gesamten Vorhofsackes einen Bogen (Taf. III, Fig. 13). In dessen Mitte, dicht über dem Boden resp. der Atrioventricularöffnung liegt das Foramen ovale II.

An der Dorsalwand der linken Kammer mündet dicht neben dem unteren Rande des Septum I die Lungenvene, die noch capillär und kurz ist. In der Taf. III, Fig. 13 ist sie als Punkt unmittelbar unter dem freien Rande des S. I eingezeichnet.

Dicht neben dem Ansatz des Septum I ist am Dache des rechten Vorhofes eine niedrige Leiste zu sehen, die im Begriffe ist, auf die Vorder- und Hinterwand überzugreifen. (Taf. III, Fig. 13). Dies ist die Anlage des Septum II (Limbus Vieussenii), die das Foramen ovale II überdecken soll. Bei A fehlt die Anlage noch.

Infolge der eigentümlichen inneren Größenverhältnisse, insofern nämlich, als der obere Teil des linken Ventrikels in gleicher Höhe mit dem unteren Teile des rechten Vorhofes liegt, ist die Atrioventricularöffnung fast horizontal -- bei senkrecht gestelltem Körper -- gerichtet. Sie führt vom oberen Teile des linken Ventrikels ungefähr in  $\frac{1}{3}$  Höhe des rechten Vorhofes. So kommt es, daß dies Ostium atrioventriculare, die Mündung der Pulmonalvene und die Sinusmündung ungefähr in einer Ebene liegen (Taf. III, Fig. 13). An der ventralen und an der Dorsalwand ist die Öffnung durch mächtige Endothelkissen eingengt,

so daß nur ein schmaler Spalt übrig bleibt, der einmal schräg von oben nach unten, dann aber auch schräg von rechts nach links verläuft (Taf. III, Fig. 13, Fig. 7, Taf. VIII—IX, Figg. 23 u. 24).

Die Endocardkissen sind nicht unterminiert. Der untere Teil der Atrioventricularöffnung wird nach der Vorhofseite verdeckt durch eine Falte der Herzvorderwand, die sich vor ihn legt (Taf. VIII, Fig. 23). Sie entspricht der Grenzfurche zwischen rechter Vorkammer und linkem Ventrikel und wird von außen her durch den Bulbus bzw. die rechte Kammer verdeckt.

Die Wände des linken Ventrikels sind mit relativ mächtigem Trabekelwerk ausgestattet (Taf. IX, Fig. 24). Zwischen beiden Ventrikeln, entsprechend der Interventricularfurche, erhebt sich das auffällig starke, muskulöse Septum interventriculare, das von links unten nach rechts oben verläuft, und durchzieht fast die ganze Höhe des Ventricularraumes (Fig. 7). Es besteht aus differenzierten, sagittal verlaufenden Muskelfasern. Im unteren Teil ist es, besonders an den Ansatzrändern, mit Trabekeln bekleidet, der obere Teil ist frei davon. Bei A ist dieses Septum noch viel niedriger, und es besteht hier auch in seiner mittleren Schicht noch nicht aus differenzierten Muskelfasern, sondern aus einer kompakten Zellmasse, in der sich die Kerne dicht beieinander drängen. Nur im unteren Teile haben sich an den Außenseiten des Septums Muskelfasern gebildet, die hier ebenfalls in Trabekeln ausgehen.

In der Spitze des rechten Ventrikels finde ich ebenfalls ein wohl ausgebildetes Trabekelwerk, das sich auch auf die Dorsal- und Ventralwand ausdehnt, während die Lateralseite und die ihr gegenüberliegende Fläche des Interventricularseptums nach oben zu frei davon sind. Das an der Vorder- und Hinterwand befindliche Trabekelwerk verdichtet sich nach oben zu je einem Wulst, die, immer höher werdend, in der Mitte des Ventrikelraumes zusammenstoßen und zwar dort, wo der Ventrikel die größte seitliche Ausdehnung hat. Von ihrem Zusammenfließen an setzen sich die Wülste weiter nach oben als Platte fort, die in die Lateralwand des Ventrikels übergeht. So ist hier ein halbmondförmiges Septum gebildet, das in Höhe des Unterrandes des Foramen interventriculare von der schrägen rechten Seitenwand des Ventrikels parallel zum Septum interventriculare in den rechten Ventrikelraum reicht. Nahe seiner cranialen Ursprungsstelle zeigt das Septum noch deutlich seine trabekuläre Herkunft, die weiter unten nur noch durch Reste von Endocardzellen und kleinen capillären Blutinseln angedeutet wird. Bei A ist an der betreffenden Stelle noch kein einheitliches Septum, sondern eine Anzahl von starken Muskelamellen vorhanden, die sich zum großen Teil kreuzen und von einer Wand zur anderen ziehen. Es ist zu erwarten, daß sich aus ihnen ebenfalls ein Septum bilden wird. A weicht ferner gegen B darin ab, daß auch die rechte Lateralwand mit einem, wenn auch schwachen Trabekelwerk bekleidet ist.

Das trabekuläre Septum im rechten Ventrikel ist nach Hochstetter (22) ein vorübergehendes Stadium, daß sich durch Unterminierung der Seitenwand bildet und dann zerstört wird, um so den proximalen Teil des Bulbusabschnittes in die Kammer einzubeziehen.

Der Bulbus cordis zeigt in seinem distalen Teile die Anlage der 4 Wülste deutlich, nur an einzelnen Stellen erscheinen sie verwischt, was anscheinend durch die Spiraldrehung veranlaßt wird. Diese geht, von oben gesehen, im Sinne des Uhrzeigers vor sich: die beiden stärkeren Wülste 1 und 3 stehen in Höhe der cranialen Herzspitze rechts (1) und links (3); in Höhe des . . . der Taf. IV, Fig. 12 liegen sie hinten (1) und vorne (3). Die Spiraldrehung geht nach unten weiter, wobei in Höhe der . . . derselben Abbildung die beiden kleineren Wülste 2 und 4 aufhören, so daß von nun an die stärkeren (1 u. 3) allein auf zwei Seiten (Taf. VIII, Figg. 22 u. 23) das Muskelrohr des Bulbus auskleiden, wobei sie durch mäßige Gewebsschichten an ihren zusammenstoßenden Rändern ineinander übergehen. Das vorher v ereckige Lumen des Bulbus wird so oval bis spaltförmig. Die Spiraldrehung ist schließlich so weit vorgeschritten, daß jetzt Wulst 1 links und Wulst 3 rechts liegt, so daß die ganze Drehung 180° beträgt. Dies wird erreicht an der oberen Öffnung des Foramen interventriculare, bei . . . . Aus der Fig. 12, Taf. IV kann man bei Betrachtung des cranialen Vorhofrandes, . . . und . . . entnehmen, daß die Spiraldrehung im oberen Teile stärker ist als im unteren. Durch das Foramen interventriculare werden die Wülste, von denen der rechte (3) jetzt als primärer Bulbuswulst B, der linke (1) als primärer Bulbuswulst A zu bezeichnen sind, an ihren dorsalen Rändern getrennt (. . .). Ventral hängen sie durch eine relativ mächtige Gewebsschicht (Taf. IX, Fig. 24) bis zum Ende des primären Bulbuswulst B (bei . . . .) zusammen. Dieser Wulst, der sich in seinem letzten Teile über die ganze Breite der rechten Wand der rechten Kammer erstreckt, endigt auf dem oben beschriebenen trabekulären Septum. Wulst A, der schmaler aber viel dicker ist, verstreicht in gerader Richtung abwärts in dem Winkel, den Interventricularseptum und die Vorderwand des rechten Ventrikels miteinander bilden, also entlang der Interventricularspalte. Er reicht bis . . . . hinab. Bei A scheint die Spiraldrehung der Bulbuswülste nicht so stark zu sein wie bei B. Die proximalen Bulbuswülste berühren am Ostium interventriculare die Endocardkissen des Aurikularkanal, was bei B nicht der Fall ist.

#### Arterien.

Der Truncus arteriosus biegt bei seinem Austritt aus dem Pericardialraum — wobei das Pericard ihn mit einem doppelten Ringe umschließt — rechtwinklig cranialwärts ab. Er ist unpaar. Von ihm gehen 3 wohl ausgebildete Aortenbögen zur A. dorsalis, die ich mit dem III., IV. und VI. Bogen identifiziere (Figg. 9 u. 10).

Vom 1. Aortenbogen ist jederseits nur ein Stück Lacune im Mandibularbogen zu erkennen. Vom 2. Bogen sind jederseits die

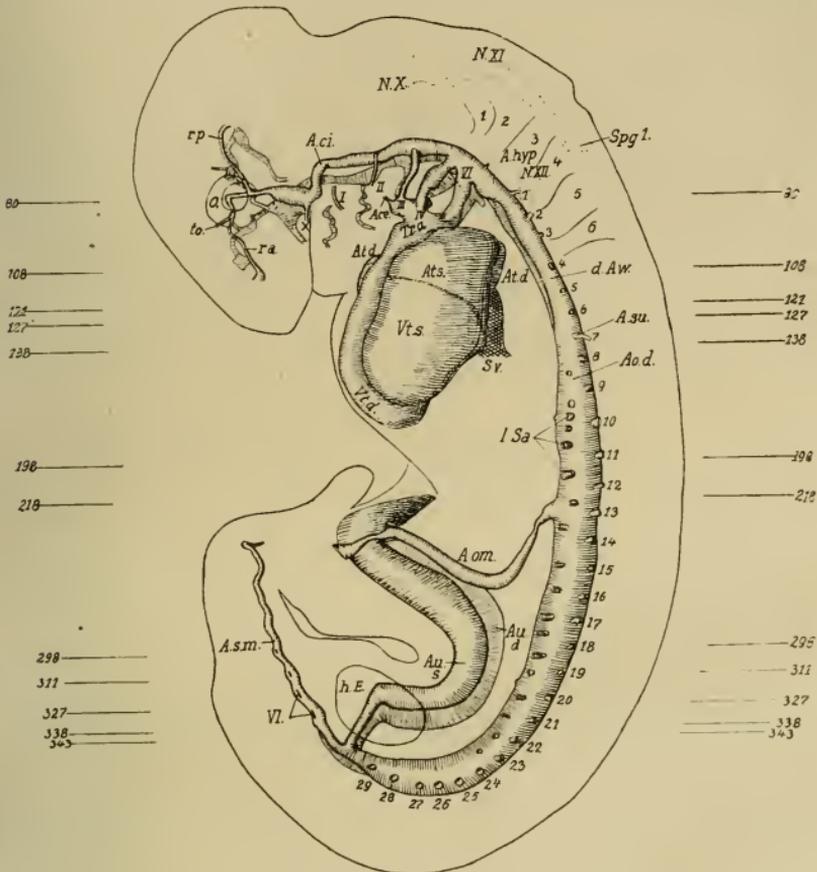


Fig. 9.

Embryo B, die Arterien der linken Seite und das Herz von links gesehen. Im Kopfteil sind die Aa. der rechten Seite miteingezeichnet. Graphische Rekonstruktion. Vergr. ca. 16 fach. Ace. = A. carotis externa; A. ci. = A. carotis interna; A. hyp. = A. hypoglossi; A. o. = A. ophthalmica; Ao. d. = Aorta dorsalis; A. om. = A. omphalo-mesenterica; A. s. m. = A. sacralis media; A. su. = A. subclavia; At. d. und s. = Atrium dext. und sin.; Au. d. und A. u. s. = Aa. umbilicalis dext. und sin.; d. Aw. = dorsale Aortenwurzeln; h. E. = hintere Extremität; l. Sa. = laterale Segmentarterien; N. X, N. XI und N. XII = 10. bis 12. Hirnnerv.; o. = Auge; r. a. und r. p. = ramus anterior und r. posterior A. carotis internae; Spg. I = Spinalganglion I; S. v. = Sinus venosus; Tr. a. = Truncus arteriosus; to. = A. ophthalmica; VI. = Verschmelzungslücken; Vt. d. und s. = rechter und linker Ventrikel; I, II, III, IV und VI = 1., 2., 3., 4. und 6. Aortenbogen; 1-6=1.-6. Urvirbel; 1-29 (neben der Aorta dorsalis) = dorsale Segmentarterien; x = zum Munddach gehende Arterie.

dorsalen Wurzeln an der Dorsalarterie im Hyoidbogen erhalten, rechts länger als links. Die Form, in der die Rudimente des 1.

und 2. Aortenbogens sich zeigen, stimmt damit überein, was Tandler (55, S. 338) über die Rückbildungsart dieser beiden Gefäße und der anderer Arterien sagt. Der III. und IV. Aortenbogen, die im III. und IV. Kiemenbogen verlaufen sind gegen den VI. relativ schwach (Taf. VII, Fig. 20). Ihre Einmündungsstellen in den Truncus arteriosus sind sehr lang; sie liegen an den Lateralseiten des Truncus. Der Verlauf des III. Aortenbogens ist ungefähr dorso-ventral. Der IV. Bogen ist über dem Truncus dorsal abgeknickt. Der VI. Aortenbogen mündet am Truncus jederseits im Unterschied gegen den III. und IV. von dorsalwärts her ein, dort wo dieser an seiner Austrittsstelle aus dem Pericardialraum cranial umbiegt. Die VI. Bögen sind, was auf den Abbildungen nicht zu sehen ist, bis tief auf den Truncus getrennt. In ihrem Verlaufe sind sie cranialwärts gekrümmt und münden dadurch dicht neben den IV. Bögen in die A. dorsalis. Vom rechten VI.

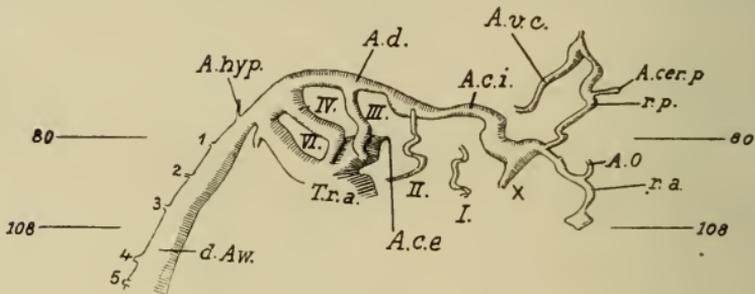


Fig. 10.

Embryo B, Kopfarterien der rechten Seite, von rechts gesehen Graphische Rekonstruktion Vergr. 22 fach. Bez. wie in Fig. 9. A. cer. p. = A. cerebri posterior; A. v. c. = A. vertebralis cervicalis.

Bogen geht caudalwärts dicht an der A. dorsalis ein kurzes Gefäß ab, das sich capillär verliert. Wahrscheinlich ist dies die Anlage der A. pulmonalis (Fig. 10 u. Taf. VII, Fig. 20). Links ist dies Gefäß nicht vorhanden, doch zeigt an der betreffenden Stelle die Dorsalarterie eine ventralwärts gerichtete Ausbuchtung (Fig. 9), die stark vermuten läßt, daß sich aus ihr ebenfalls ein solches Gefäß wie rechts entwickelt, als Pulmonalarterie. Ist diese Deutung richtig, so würde die Entstehung der A. pulmonalis aus der A. dorsalis auf der rechten Seite stattfinden, was von den Vorgängen bei allen anderen Säugern abweicht, wo die Pulmonalarterie vom VI. Bogen entspringt. Embryo A weist noch keins dieser fraglichen Pulmonalgefäße auf. Vom V. Aortenbogen ist bei beiden Embryonen nichts zu sehen.

Der Truncus arteriosus ist cranial, dicht vor der Abgangsstelle der III. Bögen, durch die unpaare Thyreoidea begrenzt. Seitwärts von dieser entsendet er von seinem dorsalen Teile je ein capillares kurzes Gefäß. Man kann dieses nur als die Anlage der äußeren Carotis deuten. Daß es nicht die ventralen Wurzeln

der II. Aortenbögen sind, erhellt aus der Abbildung der rechten Seite (Fig. 10). Die A. dorsalis setzt sich cranialwärts von den Aortenbögen als A. carotis interna fort. Sie erfährt noch im Bereiche des Mandibularbogens eine fast rechtwinklige Abknickung ventralwärts, der gleich darauf wieder eine solche apicalwärts folgt. An dieser 2. Abknickung, unmittelbar neben der Hypophysentasche geht ein kurzes Gefäß ab, nach dem Dache der Mundhöhle, das durch seine stark erweiterte Einmündungsstelle auffällt. Die drauffolgende Strecke der A. carotis interna verengert sich vor dem Auge unvermittelt und stark. Von dem weitlumigen Teil gehen bei B Capillaren zur Augenanlage, wo sie sich an der Grenze zwischen Augenbecher und Linse zu größeren blutgefüllten Capillaren sammeln (Taf. VII, Fig. 20). Vor dem Augenstiel teilt sich die A. carotis interna. Der obere Ast, der ramus posterior, verläuft dorsalwärts nach der Concavität der Mittelhirnbeuge. Hier biegt er auf der linken Seite ein kleines Stück caudalwärts um, während er rechts in ganz scharfer Abknickung in ein rücklaufendes Gefäß übergeht, die A. vertebralis cerebri, die ungefähr am Oberkieferbogen aufhört. Auf der rechten Seite geht von dem ramus posterior noch ein Ast nach der Seite des Mittelhirns (Fig. 10), der als Vorläufer der A. cerebri posterior anzusehen ist. Über der apicalen Umbiegungsstelle finde ich auf beiden Seiten ein Netz von Capillaren zum Hirn aufwärts ziehen. Der vordere Ast, der von der Teilungsstelle der A. carotis interna vor dem Auge abgeht, der ramus anterior, umkreist den Augenstiel und läuft an der Seite des Vorderhirns ventralwärts in Richtung auf den Stirnfortsatz zu. Er gibt auf der Craniaalseite einen kleinen Ast ab, der zur Oberfläche der Augenblase tritt, die A. ophthalmica. Sie verläuft links und rechts verschieden (Fig. 9 u. 10). Der ramus anterior ist an seinem Ende flach verbreitert.

Bei A liegen die Verhältnisse, soweit es sich bei dem zusammengepreßten vorderen Kopfteile erkennen läßt, viel einfacher, indem sich hier die A. carotis interna nach der zweiten Abknickungsstelle neben der Hypophyse in zwei Äste teilt, die nicht sehr lang sind.

Indem ich nun auf jenen vorhin erwähnten Ast der A. carotis interna ( $\times$  Fig. 9) zurückkomme, der neben der Hypophysenanlage abgeht, will ich zunächst auf unsere Kenntnisse von der frühen Entwicklung des vorderen Teiles der A. carotis interna bei den Säugern eingehen. Untersucht sind in dieser Hinsicht außer dem Menschen [Tandler (55), Elze (11), Ingalls (25), Piper (47) u.a.]; die Chiropteren [Grosser (16)], die weiße Ratte [Tandler (55)], *Talpa europea* [Sicher (52)] und *Sus. scrofa dom.* [v. Hofmann (24)]. Nach diesen Autoren charakterisiert sich der ramus posterior durchweg durch seinen dorsalen Verlauf in die Konkavität der Mittelhirnbeuge hinein und durch seine Kommunikation mit der A. verte-

bralis cerebialis. Die Verzweigungsstelle der A. carotis interna in ramus anterior und posterior liegt bei Ratte, Schwein und Chiropteren unmittelbar neben der Hypophyse, bei Talpa dicht cranial davor, wenigstens ist es so bei dem 4 mm Stadium, beim Menschen jedoch liegt diese Verzweigungsstelle kurz vor dem Abgang der A. ophthalmica, die hier direkt von der A. carotis interna entspringt. Die Angaben über den Verlauf des ramus anterior sind nicht durchweg ausführlich. Bei Mensch und Ratte verläuft er an der Seite des Vorderhirns nach vorn, bei den Chiropteren und Talpa europäica an der ventralen Seite des Zwischenhirns (Grenze zwischen Zwischenhirn und Hemisphären) resp. des Vorderhirns oralwärts. Bei Talpa, Mensch und Ratte ist angegeben, daß der ramus anterior den Stiel der Augenblase von oben unkreist. Bei allen untersuchten Objekten zieht er zum mittleren Stirnfortsatz und endet schließlich im Septum nasi; nur beim Menschen vereinigt er sich unmittelbar hinter dem Riechgrübchen mit dem Partner von der anderen Seite. Dieses endgültige Ziel ist das Bestimmende für den ramus anterior, mehr als die wechselnde Ursprungsstelle und der variierende Weg. An Ästen gibt der ramus anterior A. car. int. hinter seiner Ursprungsstelle in der Nähe des Opticus die A. ophthalmica ab, mit Ausnahme des Menschen, wo diese, wie erwähnt, von der Carotis interna selbst abgeht. Hier gibt der ramus anterior zunächst die A. chorioidealis ab. Bei der Ratte ist eine Teilung des ramus anterior in eine A. cerebialis und media erwähnt.

Was nun den oralwärts über dem Munddach verlaufenden Ast betrifft ( $\times$  Fig. 9 u. 10), so finde ich in der Literatur 3 oder 4 Fälle, die mit dieser Arterie in Einklang zu bringen sind. Piper (47) erwähnt kurz einen gleichen Ast und bezeichnet ihn als A. corporis callosi. Gegen diese Deutung wendet sich Elze (11). In der Darstellung seines 7 mm langen Embryo erwähnt er ebenfalls ein Gefäß, daß sich in der Gegend der Hypophysenanlage abzweigt und dicht über dem Mundhöhlendach verläuft, bald aber an das Gehirn herantritt. Deuten konnte aber Elze dieses Gefäß nicht. Sicher (52) beschreibt bei Talpa und zwar, wie ich annehmen muß, nur bei einem Embryo ( $4\frac{1}{2}$  mm) seines jüngsten Stadiums, eine ähnliche Arterie wörtlich (S. 470—471): „Von hier aus zieht die A. carotis interna bis zum Infundibularhirn, wo sie einen feinen Ast abgibt, der zwischen Gehirn und Pharynxdach, besonders dem ersteren eng angeschlossen, oralwärts verläuft und bald endet. Die Deutung dieses Gefäßes ist unklar.“ Auch Ingalls (25) zeichnet einen gleichen Arterienast über dem Munddach, ohne ihn aber in der Beschreibung zu erwähnen. Zweifellos ist die fragliche Arterie bei B dasselbe Gefäß, das die eben genannten Autoren beschrieben haben. Eine Deutung dieses Gefäßes vermag auch ich nicht zu geben; ich will nur darauf hinweisen, daß es bei den Objekten gefunden worden ist, bei denen die Verzweigungsstelle der Carotiden nicht wie gewöhnlich neben der Hypophyse, sondern weiter cranial-

wärts liegt.<sup>9)</sup> Das Gefäß tritt entweder selten auf oder sein Bestehen muß von sehr kurzer Dauer sein. Jedenfalls verdient diese Arterie, die den vordersten Teil der wachsenden Gehirnanlage zu versorgen scheint, unsere Beachtung, umso mehr als ihr auch eine Vene entspricht, wie wir unten sehen werden.

Außer dem erwähnten Stücke auf der rechten Seite ist von der *A. vertebralis dorsalis* nichts zu sehen, desgleichen nichts von der *A. stapedia*. Die Hypoglossusarterie ist als ein sehr kleines, kurzes Gefäß zu sehen, das auf der rechten Seite deutlich cranialwärts gerichtet ist (Figg. 9 u. 10). Bei A fehlen die *A. hypoglossi* ganz.

Vergleiche ich die Kopfarterien meiner Embryonen mit denen des Menschen, Ratte, Talpa, Chiropteren oder Schwein, so finde ich eine normale Übereinstimmung in dem Entwicklungszustand der Arterien mit dem der übrigen Organe, abgesehen von geringfügigen Änderungen oder Abweichungen bei solchen Gefäßen, die in dem betreffenden Zustande gerade eine schnelle Entwicklung erleben (wie z. B. der 1. und 2. Bogen). Bedeutsam aber ist das Fehlen oder der reduzierte Zustand der *A. pulmonalis*, die bei anderen Formen in diesem Alter sich stets schon bis in das Lungengekröse verfolgen läßt. Ferner fällt der Mangel an einer ausgeprägten *A. carotis externa* auf. Die *A. vertebralis cerebralis* ist in diesem Zustande nicht überall zu erwarten (vgl. Ratte).

Die beiden Aortenwurzeln vereinigen sich in Höhe des 6. Cervicalsegmentes. Der Verlauf der Aorta ist normal. Am 32. Körpersegment teilt sie sich vor Abgang der *A. umbilicalis* wieder, um hinter dieser Abgangsstelle abermals zusammenzufließen und sich als *A. sacralis media* fortzusetzen, wobei sie 4 weitere deutliche Trennungslücken aufweist (Fig. 9).

Die Dorsaläste der Aorta sind streng intersegmental angeordnet. Es sind bei beiden Embryonen mit Einschluß der erwähnten Hypoglossusarterie jederseits 30 Dorsaläste vorhanden. Bei der Einteilung der dorsalen Segmentalarterien folge ich der Ansicht, die jene Arterie, welche zum ersten Spinalnerven verläuft, auch als erste Cervicalarterie bezeichnet. Es ist dies bei mir das 2. Arterienpaar, das zwischen dem letzten Occipital- und dem 1. Cervicalsegmente entspringt. Danach muß ich das davorliegende 1. segmentale Arterienpaar, das zwischen 2. und 3. Occipitalsegmente seinen Ursprung nimmt, als Hypoglossusarterien bezeichnen. Diese Arterie liegt aber nicht neben dem N. hypoglossus selbst, wegen dessen tiefer Lage, sondern cranialwärts von ihm neben dem caudalen Abschnitt des X. Hirnnerven. Dafür liegt der nächstfolgende Dorsalast der Aorta, die 1. Cervicalarterie, neben dem Hypoglossus; sie weist in ihrer Verlaufsrichtung auf

<sup>9)</sup> Daß bei Embryo A die *A. carotis interna* sich neben der Hypophyse verzweigt, läßt nicht die Deutung zu, daß hier dasselbe Gefäß wie bei B abzweigt; es ist ebensogut möglich, daß dies die Teilung in *rami ant.* und *post.* ist.

den 1. Cervicalnerv. Die ersten 6 Cervicalarterien entspringen von den Aortenwurzeln, oberhalb von deren Vereinigungsstelle. Bei beiden Embryonen ist das 7. dorsale Segmentalarterienpaar (6. Cerv.) besonders weiltumig; es zeigt in seinem Verlaufe nicht gegen das Medullarrohr, sondern geht lateralwärts bis dicht an die Basis der vorderen Extremitäten. Es sind die Aa. subclaviae. Das letzte dorsale Segmentalarterienpaar nimmt seinen Ursprung aus der Aorta zwischen dem 31. und 32. Segment, cranial von der Ursprungsstelle der Umbilicalarterien.

Von lateralen Segmentalarterien zähle ich bei A 14 (?) und bei B 18. Sie sind segmental angeordnet, besonders die caudalen, doch wird das segmentale Bild gestört durch einzelne dazwischenliegende Arterienpaare (Figg. 9 und 10). Es hat den Anschein, als ob zwischen die ursprünglich rein segmentalen Arterien sich andere eingeschoben haben, wofür auch die geringere Größe einzelner unregelmäßig liegender Äste spricht. Da die Aorta fast unmittelbar an die Urnierenanlage grenzt, führen die lateralen Segmentalarterien mit äußerst kurzem Stamm von der Aorta in die Glomerule.

Auffällig ist das fast gänzliche Fehlen der ventralen Segmentalarterien. Bei A entspringt 1 Paar gegenüber den 13. dorsalen Segmentalarterien (Hypogl. A., eingerechnet), und an der linken Seite der Aorta findet sich eine einzelne ventrale Segmentalarterie der 12. dorsalen Segm. Art. gegenüber. Diese beiden ventralen Segmentalarterien liegen unmittelbar hinter der A. omphalomesenterica. Bei B ist von ventralen Segmentalarterien überhaupt nichts zu sehen, bis auf zwei unpaare buckelförmige Auftreibungen der Aortenwand gegenüber den 11. und 21. dorsalen Segmentalarterien. Auch von einer A. coeliaca und A. mesenterica inferior ist nichts zu sehen. Die A. omphalomesenterica ist ein verhältnismäßig schwaches Gefäß mit einheitlicher Wurzel. Sie liegt bei A gegenüber dem 11., bei B gegenüber dem 14. Segmentalarterienpaar, ist also bei B um 3 Segmente caudalwärts gerückt. Hinter ihrer Abgangsstelle ist die A. omph.-mes. etwas geknickt und eingengt; sie verläuft zunächst caudalwärts in der Mitte des Mesenteriums, um dann in einem Bogen ventralwärts — jetzt an der rechten Seite des Mesenteriums — zu verstreichen und — wie üblich an der rechten Seite des Darmes vorbei zum Nabelblasenstiel zu ziehen.

Die Aa. umbilicales entspringen hinter dem 30. dorsalen segmentalen Arterienpaar, dort wo die Aorta ein Stück lang zweiteilig ist. Sie ziehen jederseits als schwache Gefäße ventralwärts, quer an der Basis der Hinterextremitäten vorbei und biegen hier in rechtem Winkel cranialwärts ab, um im Halbkreise nach der Allantois zu verlaufen. Von dem Knick an werden sie sehr mächtig. Von Seitenästen an ihrer Wurzel bzw. an der Aorta in der Nähe ihrer Ursprungsstelle ist nichts zu sehen.

**Venen.** (Fig. 11).

Gemäß den Entwicklungsvorgängen bei den bisher auf diesen Punkt hin untersuchten Säugern, mußte ich hinsichtlich der Venen bei meinen Embryonen erwarten, Übergänge zu finden, die ein

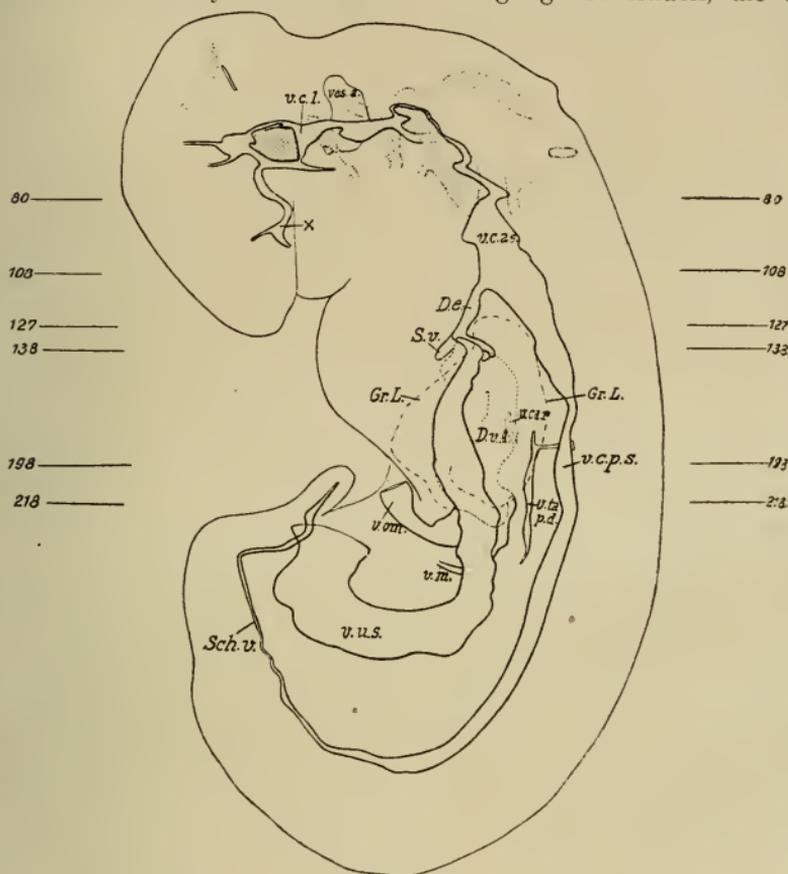


Fig. 11.

Embryo B, Venen der linken Körperseite, von links gesehen. Graphische Rekonstruktion. Vergr. ca. 16fach. Lebervenen punktiert. Ductus venosus Arantii und rechte Hohlvene sind mit eingezeichnet, linke Hohlvene fortgelassen. Die Hirnnerven sind mit eingezeichnet. D. e. = Ductus Cuvieri; D. v. A. = Ductus venosus Arantii; Gr. L. = Lebergrenze; Sch. v. = Schwanzvene; S. v. = Sinus venosus; v. ca. p. = Anfangsstück der V. cava posterior; v. ta. p. d. = V. cava posterior dextra; v. c. a. s. = V. cardinalis anterior sinistra; v. c. p. s. = V. cardinalis posterior sin.; v. c. l. = V. capitis lateralis; ves. a. = Hörbläschen; v. m. = V. mesenterica; v. om. = Vena omphalo mesenterica; v. u. s. = V. umbilicalis sinistra.

Ersetzen der medial von den Kopfnerven gelegenen Vv. cardinales anteriores durch die lateral davon gelegenen Vv. capitis laterales vermittelt Inselbildung bewerkstelligen. In der Tat findet sich bei B auch ein solcher Vorgang, jedoch werden die Venen nicht

medial zu lateral, sondern ventral zu dorsal verlagert! Vom Vorderhirn her kommt eine beträchtlich starke Vene, deren Ende gegabelt ist ( $\times$  Fig. 11). Sie zieht an der Caudalseite des Auges vorbei und entspricht in ihrem Verlaufe der oben erwähnten Gesichtarterie. Auf der rechten Körperseite läßt sich erkennen, daß der eine Ast dieser Vene bis zur Mitte der Nasenanlage reicht und der andere medialwärts an der Oberfläche des Munddaches verläuft.

Von der Gegend des Zwischenhirns — aber dieses nicht berührend — kommen zwei capilläre Gefäße, die sich in einem weiten Venenraum vereinigen. In der Furche der Mittelhirnbeuge, neben dem N. trochlearis sieht man ein Stückchen capillärer Vene ebenfalls in der Richtung auf diesen weiten, vordersten Venenraum verlaufen. Dieser reicht bis an das Trigeminalganglion und teilt sich, dessen Kante folgend, in einen schwachen dorsalen und einen starken ventralen Ast, der auf der rechten Seite nicht ganz vollständig zu sein scheint; diese Äste fließen unmittelbar hinter dem Ganglion wieder zusammen. In den ventralen Schenkel des Ringes mündet die vom Vorderhirn kommende erstbeschriebene desgl. eine zweite kleine, von der Gegend der Schlundbögen herkommende Vene. Der ventrale Schenkel des Ringes weicht ein wenig von der Medianebene des Trigeminalganglions nach innen zu, medialwärts, ab. Die von der Kiemenbogenregion herkommende Vene ist möglicherweise der ventrale Rest des um den N. acusticus gebildeten Ringes. Hinter dem Trigeminalganglion verläuft die Vene — *V. capitis lateralis* nach Salzer (51) — lateral am oberen Teil des N. acusticus vorbei, der hier medial zurückgebogen ist, weiter lateral vom Hörbläschen und ebenso lateral vom N. glossopharyngeus. Hinter diesem Nerven bildet die Vene abermals einen Ring mit einem schwachen dorsalen und starken ventralen Teil; durch diesen Ring zieht schräg von oben innen nach unten außen der N. vagus. Von der Vereinigungsstelle der beiden Schenkel zieht die Vene caudalwärts an der Dorsalkante des N. vagus entlang. Sie ist hier fast gar nicht gefüllt und infolgedessen auch fast ohne Lumen, das erst in der Höhe des N. hypoglossus wieder stärker wird. Mit diesem kommt die Vene nicht in Berührung. Die Kopfvenen des Embryo A zeigen mit denen von B Übereinstimmung. Nur kommt hier von der Gegend des Hinterhirns aus noch ein Ast, der die *V. capitis lateralis* in der Höhe des N. glossopharyngeus erreicht; möglich, daß dieser Ast bei B durch den schlechten Füllungszustand nicht zu erkennen ist; außerdem sind bei A bei den Ringen um den N. vagus und das Trigeminalganglion die dorsalen dünnen Schenkel nicht ganz ausgebildet. Da A jünger ist als B, so ist anzunehmen, daß sie noch vollständig ausgebildet werden. Dieser Umstand und die geringe mediale Abweichung der ventralen Schenkel gegen die dorsalen bei B deuten darauf hin, daß die ventralen Schenkel der Ringe den ursprünglichen Verlauf der *V. cardinalis anterior* darstellen und die

dorsalen Schenkel zur Vena capitis lateralis werden. Die ventralen Schenkel der Ringe um die Venen entsprechen also den medialen der anderen Säuger und die dorsalen den lateralen. Da gewöhnlich die Vene zunächst in der Gegend des Hörbläschens und der benachbarten Nerven den lateralen Weg einschlägt und erst später auch am Trigemini und Vagus, so kann ich wohl mit Recht annehmen, daß dieser erste Entwicklungsvorgang bei meinen *Phocaena*-embryonen bereits geschehen ist.

Die Vena cardinalis anterior geht beiderseitig in die V. cardinalis posterior über. Auf der linken Seite münden beide Cardinalvenen durch einen schräg caudal- und ventralwärts verlaufenden Ductus Cuvieri, der in Höhe des 5. Cervicalsegmentes abgeht, in das linke Horn des Sinus venosus; rechts jedoch ist dieser Ductus Cuvieri nicht vorhanden. Auf dieser Seite dehnt sich die ungeheuer weitlumige Vene bis zum rechten Horn des Sinus venosus aus und mündet unmittelbar in denselben. Ich vermute, daß der Ductus Cuvieri zunächst auch rechts ausgebildet war, denn Überreste von ihm glaube ich an der Venenwandung erkennen zu können. Die Vv. cardinales posteriores ziehen in gleichförmigem Verlauf und abnehmender Stärke dicht dorsal vom Urnierengang bis in die Schwanzspitze hinein, wo ihre Lumina gegen den vorhergehenden Teil etwas stärker werden. Durch das caudale Ende der Urniere kommen die Vv. card. post. für eine kurze Strecke lateral von der Aorta zu liegen; in den Schwanz treten sie aber wieder dorsal von diesem Gefäß. In der Höhe der Leber sind die Vv. cardinales post. auffällig wenig gefüllt, besonders die linke.

Hinsichtlich der Venae caeve kann ich ein von der V. hepatica communis in das Hohlvenengekröse abgehendes Gefäß nicht finden. Dagegen verläuft jederseits vor der medialen Seite der Urnieren, unmittelbar ventral von der Aorta je eine Vene. Diese beiden Gefäße sind von ungefähr der Mitte der Leberanlage bis schwanzwärts etwa über die untere Grenze der Leber hinaus zu erkennen. In der Fig. 11 ist von diesen Gefäßen der rechte gezeichnet als der stärkere und wichtigere (v. ta. p. d.). Das rechte Gefäß liegt etwas höher (cranial) als das linke. Die Enden sind wegen des geringen Füllungszustandes der Gefäße nicht genau zu erkennen. Cranialwärts glaube ich die Endothelwandungen noch eine Strecke weit über das in der Abbildung gezeichnete Stück hinaus erkennen zu können. Beide Hohlvenen stehen an einer Stelle ihres cranialen Teiles mit den Cardinalvenen durch Querstücke in Verbindung, die medial um die Urnieren herumziehen und dorso-medial in die Vv. card. post. münden (Figg. 11 u. 16). Bei A ist von den Hohlvenen noch nichts zu bemerken. Eine direkte Verbindung zwischen den Vv. caeve posteriores mit der V. hepatica communis kann ich, wie gesagt, bei B nicht feststellen. Wohl aber geht von dem Ductus venosus Arantii am cranialen Rande des Foramen Winslowii ein Gefäß schwanzwärts in das Nebengekröse und Mesogastrium ab (Fig. 11, v. ca. p.). Es teilt sich

zunächst in einen rechten und linken Ast und löst sich dann capillär auf; die Capillaren sind stark gefüllt. Von den beiden Ästen läßt sich je eine starke Capillare nach der Richtung der Vv. cavae post. dextra et sinistra hin verfolgen; doch ist die völlige Verbindung zwischen beiden nicht zu konstatieren, weil die Blutzellen aufhören. Möglich ist es aber, daß eine capilläre Verbindung zwischen Ductus venosus Arantii und den Hohlvenen bereits besteht. Ich halte das von Ductus venosus Arantii ausgehende Gefäß für die gemeinsame Wurzel der Vv. cavae post.

Hochstetter sagt (23 p. 561) im Anschluß an seine Untersuchungen über die Lebervenenentwicklung von Kaninchen, Katze und Mensch: „Jedenfalls steht zu erwarten, daß die Untersuchung des Lebervenensystems anderer Säuger in den Hauptzügen ähnliche Resultate, in den Details jedoch manche abweichende Befunde ergeben werden“. Das scheint auch für *Phocaena communis* zuzutreffen. Ich bin aber in der Deutung der einzelnen Venen in Verlegenheit, die sich aus einem Stadium allein mit Bestimmtheit nicht erklären lassen, und weil die Deutung dadurch noch schwieriger wird, daß die Entwicklung in der Gegend des Ringes der V. omphalo-mesenterica vor der Entwicklung der anderen Lebervenen vorausgeeilt ist oder vielmehr die Vv. umbilicales hinter der V. omph.-mes. zurückgeblieben sind.

Die Vena omphalo mesenterica kommt paarig aus der Nabelblase. Auf meinen Schnittbildern ist sie jedoch nur in ihrem unpaaren Verlauf getroffen. Sie biegt mit dem cranialen Ast der Darmschleife um und tritt in das stark verdickte, von einem Venennetz durchzogene Darmgekröse ein, wobei sie — dorsal vom Darm — zunächst scharf nach rechts und dann ebenso kopfwärts abbiegt (Taf. III—IV, Fig. 14 u. Fig. 11). Dieses quergestellte Stück halte ich für die mittlere Anastomose der beiden Vv. vitellinae oder den dorsalen Teil des Venenringes. Danach wäre caudal der rechte, cranial von ihr der linke Ast verschwunden. Für die Richtigkeit dieser Annahme, die durch Vergleich mit den betr. Entwicklungsstadien anderer Säuger gemacht ist, spricht auch, daß wie bei diesen, so auch bei meinen Objekten an der Umbiegungsstelle in das Querstück die V. mesenterica dorsal einmündet, die von schwanzwärts herkommt. In dem stark verdickten Darmmesenterium befindet sich ein Netzwerk von Venen, die in die V. mesenterica und hauptsächlich in die V. omphalo-mesenterica von der Caudal- und Dorsalseite her einmünden. Das rechte Ende des erwähnten Querstückes der V. omph. mes. tritt, lateral etwas vorspringend, in den unteren rechten Zipfel der Leber ein. Links von der aufsteigenden V. omphalo-mesenterica liegt die dorsale Pancreasanlage, an der rechten Seite gibt die Vene Zweige in das Geflecht der Lebervenen ab (Fig. 14, Taf. IV und Fig. 25, Taf. X), wie dies alle innerhalb der Leber verlaufenden Gefäße tun. Cranial von der Pancreasanlage wird das Darmgekröse niedriger, so daß sich hier die beiden Leberlappen ventral vom Darm vereinigen

können. Hier geht auch von der Ventralseite der *V. omph.-mes.* ein Netzwerk von Lebervenen ab, so daß in diesem Teil die Vene nur dorsal und medial eine glatte Wand aufweist (Fig. 16). Ein stärkerer Ast geht an der Dorsalwand der Leber von der *V. omphalomesenterica* nach oben; er dürfte den eigentlichen Verlauf der *V. omph.-mes.-dextra* darstellen, und ich bezeichne ihn, wie Hochstetter bei der Katze (23) als *V. hepatica advehens dextra* (Taf. 00, Fig. 14). Die *V. omph.-mes.* setzt sich cranialwärts dann in einem starken, allmählich enger werdenden Gefäß fort, das ich für den *Ductus venosus Arantii* halte. Er liegt nur zum Teil im *Ligamentum hepato-cavo-pulmonale*. Ein Stück unterhalb des *Sinus venosus* vereinigt er sich mit einem kurzen weiten, von rechts herkommenden Gefäß, das aus dem Lebervenennetz zusammenfließt. Dieses kurze weite Gefäß halte ich für den proximalen Rest der rechten *V. omph.-mes.*, nach Salzer wäre es der *ramus dexter venae hepaticae*. In diese kurze Vene mündet wieder von rechts her die *V. umbilicalis dextra*, so daß wir hier in einem weiten Gefäß 3 Venen vereinigt haben, *V. umb. d.*, *ramus d. V. hep.* und *Ductus ven. Arantii*, die nun vereinigt als *V. hepatica communis*, die nach Hochstetter der spätere proximale Abschnitt der *V. cava posterior* ist, zum *Sinus venosus* ziehen. Diese *V. hepatica communis* liegt in der rechten cranialen Leberspitze. Auf der linken Seite sammeln sich die Lebervenen ebenfalls in einem sehr kurzen Gefäß, das medial mit der *V. hepatica comm.* in Verbindung steht und gleichzeitig eine eigene Mündung in den *Sinus venosus* hat. Dieses Gefäß dürfte der proximale Rest der *V. omph.-mes. sinistra* sein. Es nimmt von der Seite her die linke *Umbilicalvene* auf, besteht vielleicht auch zum Teil mit aus dieser.

Der Verlauf der *V. omphalomesenterica* ist bei Embryo A nur bis zu dem Querstück zu verfolgen. Bei A und B sind die Lebern stark mit Blut gefüllt, so daß sie gebläht erscheinen. Bei A aber hat der auf dem Embryo ausgeübte Druck ein Zusammenpressen des mit Flüssigkeit gefüllten Organes zur Folge gehabt, wodurch die Blutzellen aus den Gefäßen gepreßt wurden. Man kann infolgedessen den Verlauf selbst der größeren Gefäße hier nicht mehr erkennen.

Die starken, sehr gefüllten *Venae umbilicales* kommen mit den *Aa. umb.* von der *Allantois* und drehen sich im Halbkreis kopfwärts, wobei sie an Stärke abnehmend in die Leibeswand eintreten. Hier ziehen sie an den Seiten aufwärts. Ihre Stärke ist, in den gleichen Höhen miteinander verglichen, ungefähr gleich. Die rechte *V. umbilicalis* zeigt in der Höhe der unteren Lebergrenze eine starke Auftreibung; es ist hier jedoch keine Verbindung mit dem Netz der Lebervenen vorhanden. Dann verläuft die Vene enger werdend in der seitlichen Leibeswand aufwärts und vereinigt sich von der Seite her mit dem *ramus dexter Venae hepaticae*, wie es schon oben beschrieben wurde. Die linke *Umbilicalvene* zeigt eigentümliche Verhältnisse. Wie die rechte so

besitzt auch sie ungefähr an der unteren Grenze der linken Leber — also etwas höher als die rechte Umbilicalvene — eine seitliche Ausbuchtung. Diese ist hier so stark, daß sie die linke Hälfte der ventralen Leibeswand einnimmt. In sie münden, aus caudo-ventraler Richtung kommend, weite Gefäße der ventralen Leibeswand (Taf. IV, Fig. 14, nur die stärksten gezeichnet). Durch solch ein Gefäß kommuniziert die linke Umbilicalvene auch mit der V. omphalo-mesenterica: ein starker Stamm dieses weiten Gefäßes in der Leibeswand geht an der linken Seite des Darmgekröses in die Leber hinein und sammelt hier die Venen der linken unteren und mittleren Leber; eins von den Gefäßen läßt sich ventral vom Darm bis an den oberen Teil des Ductus venosus Arantii verfolgen, wo es durch eine stark verengerte Öffnung einmündet gegenüber der Mündung des ramus dexter V. hepaticae (Taf. IV, Fig. 14 und Fig. 17a—c [u. =d]). Hochstetter sagt von der Katze (23) p. 556: „Diese Vene (umbilicalis sinistra) ist nämlich durch einen ziemlich bedeutenden Ast mit dem Ductus Arantii unmittelbar cranialwärts von jener Stelle, an welcher er durch den Zusammenfluß der beiden V. omphalo-mesentericae entstanden ist, in Verbindung getreten. So kann ein Teil des Blutes der V. umbilicalis sinistra in den Ductus venosus Arantii abfließen, während das proximale Ende dieser Vene sich in die Lebersubstanz einbettet und aus derselben einige Zweige aufnimmt, von denen einer, der ihrer Mündung zunächst gelegen ist, vielleicht als Rest der V. omphalo-mesenterica sinistra angesehen werden kann.“ Dementsprechend kann mein Gefäß d—u (Taf. IV, Fig. 14) diesem Verbindungsaste der Katze entsprechen, auch wenn er nicht soweit caudal in die V. omph.-mes. mündet wie dort, sondern viel weiter cranial. Anzunehmen ist, daß die enge Öffnung in den Ductus venosus Arantii sich erweitern wird. Für die Anlage des Ductus venosus Arantii selbst vermag ich das Verbindungsstück nicht zu halten. Möglich wäre es indes; dann müßte das bisher mit diesem Namen bezeichnete Stück die Fortsetzung der V. omph.-mes. dextra sein, und jenes Querstück von der Leibeswand aus in die Leber hinein müßte der Rest der V. omph. mes. sinistra sein, da diese bekanntlich mit dem proximalen Teile der V. omph.-mes. dextra durch den Ductus venosus Arantii verbunden wird. — Hier sei mir eine Bemerkung gestattet: Je nachdem ich die Leber von B mit der Entwicklung der Kaninchenleber oder der Katzenleber vergleiche — es ist beides möglich — komme ich zu verschiedenen Deutungen der einzelnen Gefäße. Ich bin schließlich den Vorgängen bei der Katze gefolgt. Sollte die Beschreibung der benachbarten Stadien von *Phocaena communis*-Lebern lehren, daß ich geirrt habe, so lassen sich die Gefäße leicht umbenennen. — Oben mündet die linke Umbilicalvene durch einen seitlichen schmalen Gang, ohne selbst in die Leber einzutreten, in den proximalen Teil der V. omph.-mes. sin. (linken Teil der V. hepatica communis), der von dorsal und von der Seite her in weiter Öffnung das rechte Horn

des Sinus venosus mündet. Nach Hochstetter und His wissen wir, daß bei Säugern die Mündung dieses Gefäßes sich nach links verschiebt und (nach Hochstetter) später die seitliche Verbindung mit der rechten *V. hepatica communis* der einzige Abfluß dieses Gefäßes ist, weil die Öffnung in den Sinus venosus verschwindet. Beim Embryo A tritt die rechte Umbilicalvene oben in die Leber ein und verläuft dicht an deren Rande in den Sinus venosus. Die linke Umbilicalvene steht mit den Gefäßen der ventralen Leibeswand nicht wie bei B in weiter Verbindung, sondern nur durch eine enge Pforte. Oben mündet die linke Umbilicalvene in das rechte Horn des Sinus venosus, nachdem sie wie die rechte die Leber kurz passiert hat.

### Milz.

Die erste Anlage der Milz ist vorhanden in einer Verdickung des Coelomepithels an der linken Seite des Mesogastrium, unmittelbar cranial der dorsalen Pancreasanlage. Bei B ist diese Epithelverdickung durch 34 Schnitte hindurch zu sehen (510  $\mu$  Längenausdehnung). Seine Breite beträgt 0,7 mm, seine Dicke besteht im stärksten Teil aus 5 Zellschichten. Bei A ist diese Epithelverdickung von noch größerer Dicke, doch ist die Ausdehnung geringer; vielleicht beruht die größere Dicke auf der Abgabe von Epithelzellen ans Mesoderm zur Milzbildung bei B. Die Länge beträgt bei A 255  $\mu$  (17 Schnitte), die Breite 0,6 mm, die größte Stärke 6 Zellschichten.

## Darm und Anhangsorgane.

### Kiemendarm.

Zur besseren Erkenntnis der Mundhöhle fertigte ich ein Plattenmodell der Mundhöhlung an. Da Mundhöhle und Schlundspalten an den meisten Stellen meiner Schnitte kaum einen Hohlraum aufweisen, sondern die Epithelien sich zumeist aneinander legen, so sah ich mich gezwungen, nicht den Hohlraum des Mundes etc. selbst auf meine Platten aufzuzeichnen, sondern den Umriß der sie begrenzenden Epithelien. Deshalb gibt mein Modell die Kopfdarmhöhle wieder, wie sie erscheint, wenn man das umgebende Gewebe bis auf die begrenzenden Epithelien abpräpariert hätte. Da diese aber nicht gleichmäßig stark sind, so entspricht mein Modell dem Lumen der Mundhöhle nicht genau. Wenn ich mich dennoch zu diesem Verfahren entschloß, so geschah es deshalb, weil ich kein anderes Mittel wußte, die Form der Kiemen­spalten klar darzustellen; bestärkt wurde ich außerdem in meinem Vorhaben dadurch, daß Born (6) die gleiche Methode gebrauchte. Das Modell wurde in 51facher Vergrößerung ausgeführt (Taf. V, Figg. 15 und 16). Die Mundhöhle des Embryo A konnte ich nur in sehr geringem Maße benutzen, da durch die erwähnte Zusammen­pressung des Kopfes natürlich auch die Region der Kiemenbögen

in Mitleidenschaft gezogen worden ist. Die Ausführungen über den Kiemendarm beziehen sich also nur auf den Embryo B, soweit nicht ausdrücklich ein Vergleich mit A angegeben ist.

Taf. VII, Fig. 20 zeigt, daß das Mittelstück des Kopftheiles, der die Kiemenbögen trägt, etwas nach links verschoben ist; eine Betrachtung der zweimal getroffenen Chorda und der medianen Thyreoidea läßt darüber keinen Zweifel. Diese Verschiebung macht sich auch am Hirn bemerkbar und zeigt sich als Asymmetrie natürlich auch am Modell der Mundhöhle (Taf. V, Fig. 16). Eine seitliche Verschiebung des Kiemenbogenstückes erscheint möglich, wenn man bedenkt, daß durch die beiderseitigen Sinus praecervicales die Dicke des Embryos eine beträchtliche Einbuße erleidet und andererseits die Mundspalte tief in den Kopf einschneidet. So konnte das zwischen diesen beiden Stellen liegende Stück, das oben von der Mundbucht und unten von der tiefen Furche zwischen Herz und Kiemenbögen begrenzt wird, durch irgend eine, vielleicht mechanische Ursache nach links verschoben werden. Neben dieser Lageasymmetrie besteht aber am Kiemendarm eine Asymmetrie in dem Zustande der Ausbildung verschiedener Teile der rechten und linken Seite.

Die Mundhöhle ist ein flacher, in dorso-ventraler Richtung abgeplatteter Spalt, der zuerst die ganze Breite des Kopfes einnimmt, sich aber noch vor der ersten Schlundspalte von den Seiten her zu verschmälern beginnt, und nun allmählich an Breite abnimmt, bis er hinter der letzten Schlundtasche in die flache breite Darmrinne übergeht. Im Umriß hat diese flache Spalte eine ungefähr dreieckige Gestalt. Sie ist in ihrer Längsrichtung entsprechend der Scheitel- und Nackenkrümmung des Embryos, also dorsal konvex, gebogen (Taf. VI, Fig. 17). In querer Richtung sind ihre Seitenränder nur in kaum merkbarem Maße ventralwärts abgebogen, also ebenfalls dorsal konvex. Während im Vorderteil des Mundes, vom Ansatz der Rathkeschen Tasche aus, die Mundhöhle in ihrem medialen und rechten Teile nach hinten zu abbiegt, setzt sich links ihr Seitenrand noch in gerader Richtung fort, entsprechend dem Verlauf der äußeren Mundfurchung (Taf. V, Fig. 15, WM). Die Mundfurchung ist nach den Seiten hin durchweg offen; soweit man also von außen her die Mundfurchung sieht, soweit erstrecken sich auch die Seitenteile der Mundfurchung. Die Medianfurchung des Mandibularbogens (Taf. III, Fig. 10) setzt sich in die Mundhöhle als tiefe schmale Rinne im Mundboden fort bis in die Höhe der Sesselschen Tasche (Taf. V, Fig. 16 Mr.). Bei der beginnenden Krümmung des Mundbodens wird sie flacher und findet ihren Abschluß durch beiderseits je einen flachen Wulst im Mundboden, der vom ersten Kiemenbogen nach hinten zu verlaufend, sich schräg vor die Rinne legt (Taf. V, Fig. 16, W. 1, Kb.). Die mediane Rinne ist auch bei Embryo A im Mundboden deutlich erkennbar. Am Gaumendach senkt sich, der Medianfurchung des Mundbodens gegenüber, eine breite, ungefähr

trapezförmige Grube ein, die Rathkesche Tasche (Taf. V, Figg. 15, 16, 17), deren seitliche Ränder überstehen, so daß sie seitwärts unterhöhlt erscheint. Der caudale Rand erstreckt sich zungenförmig etwas in den Eingang der Grube vor, so daß dieser Eingang seitlich und von oben her verengert wird. Die seitlichen, tiefegelegenen Ränder der Grube setzen sich scheidelwärts als zwei flache Blindsäcke fort (Taf. VII, Fig. 20), die sich der Rundung des Infundibularhirns anschmiegen und mit ihren medianen Rändern zusammenstoßen. Die ganze Rathkesche Tasche ist insofern asymmetrisch, als die Höhlung rechts etwas tiefer als die linke ist, und sie rechts auch etwas weiter unten, also näher an der Mundöffnung beginnt. Die Rathkesche Tasche bei A scheint der von B zu entsprechen. — Das Mundepithel zeigt oberhalb der linken oberen Ecke der Rathkeschen Tasche eine kleine, sehr kurze Längsfalte; ich halte sie für zufällig und postmortal. Am Modell der Mundhöhle erkennt man links eine Rinne vom Seitenrande der Mundspalte schräg aufwärts zum oberen Rande der Rathkeschen Tasche verlaufen (R. M.); auf der rechten Seite ist diese Rinne nur schwach angedeutet.

Vom Menschen ist bekannt, daß an der 1. Schlundtasche der ventral gerichtete Teil atrophiert, während dorsal eine flügelartige Verlängerung auswächst, deren Spitze und Außenrand mit dem Ektoderm der 1. Kiemenfurche in Verbindung steht. Von dieser dorsalen flügelartigen Verlängerung läuft am Munddache oralwärts die tubotympanale Rinne, aboralwärts die Tensorrinne. An meinem Modell kann man nur erkennen, daß links auf der Ventralseite die 1. Tasche noch vorhanden, aber niedriger als die folgenden ist. Sie ist sehr langgestreckt und verläuft bis kurz vor die Medianlinie, wo sie mit scharfem Rande vor der Medianfurche endigt. (Taf. V, Fig. 16). Rechts sind sowohl 1. ventrale Tasche als auch ihre mediane Verlängerung nur noch andeutungsweise vorhanden. Dorsal erheben sich beide 1. Schlundtaschen über das Gaumendach, auf dem sie durch eine Rinne verbunden werden. Diese Rinne verläuft in einem oral konvexen Bogen über die ganze Breite des Munddaches. Ihren mittleren Teil halte ich für die Seesselsche Tasche, ihre Seiten identifiziere ich mit der Rachenrinne Piersols (46). Links fehlt der 1. Schlundtasche ein besonderer dorsaler Auswuchs, rechts dagegen hebt sie sich flügelartig am Ende der Rinne empor, wobei der Flügel nach rückwärts geneigt ist. Es ist also kein Zweifel, daß die rechte Seite hier der linken vorausgeeilt ist, sowohl in der Rückbildung der ventralen Anlage, als auch in der Ausbildung der dorsalen Ausstülpung. Wir haben in den dorsalen 1. Schlundtaschen die Anlage der primären Paukenhöhle zu sehen. Der dorsale flügelähnliche Auswuchs wird zur vorderen Paukenfelltasche, die quergerichtete, bogenförmige Rinne (Piersols Rachenrinne) zur tubotympanalen Rinne. Die aboral verlaufende Tensorrinne ist erst andeutungsweise vorhanden.

Die Verschlußmembranen stehen nicht senkrecht vor den Schlundspalten, sondern schräg zu ihnen; sie inserieren am hinteren Kiemenbogen stets weiter median als am vorderen. Dieser Umstand trägt dazu bei, die dünnen Verschlußmembranen vor den sehr engen Spalträumen auf den Schnitten schwer erkennbar zu machen. — Hinter der linken 1. Tasche ragt ein Gewebszapfen vom Munddach in die Höhle hinein, wodurch eine Verengung des Schlundtaschenlumens an dieser Stelle entsteht (Taf. V, Fig. 15, V. Seite). Median im Gebiete zwischen 1. und 2. Schlundtasche weist der Mundboden eine sehr flache kleine Einsenkung auf; möglicherweise ist hier die Ursprungsstelle der medianen Thyreoidea zu suchen. Am rechten Seitenrande zwischen 1. und 2. Schlundtasche ist die Mundhöhle verschmälert.

Während die ersten Schlundtaschen über das Dach der Mundhöhle dorsalwärts reichen, dehnen sich die drei folgenden Schlundtaschen nur seitlich und ventralwärts von der platten Mundhöhle aus. Nur bei der 2. ragt die rechte Tasche auch dorsalwärts etwas über das Munddach hinaus. Die 2. und 3. Schlundtasche sind einfache, nicht differenzierte Spalträume, die von den entsprechenden äußeren Kiemenfurchen durch dünne Membranen getrennt sind. Ihre etwas von der Frontalebene abweichende Lage macht Taf. V, Fig. 16 klar. Auf der rechten Seite sind sie niedriger und länger als auf der linken. Histologisch weisen sie keinerlei Differenzierungen auf. Nur bei der 3. Schlundtasche sind an der ventromedialen Ecke die Zellkerne heller und weisen relativ viele Kernteilungsfiguren auf. Diese Beschaffenheit deutet möglicherweise auf eine sich vorbereitende Differenzierung hin. Waren die bisher beschriebenen 1. bis 3. Schlundtaschen einfach gestaltet, ohne histologische Besonderheiten und ihre Beziehungen zu den äußeren Kiementaschen klar, so weicht das folgende letzte Schlundtaschenpaar hiervon ab. Diese Schlundtaschen sind von geringerer seitlicher Ausdehnung, dafür aber tiefer ventralwärts reichend als die vorderen (Taf. V—VI, Figg. 16 und 17). Man müßte annehmen, daß sie als 4. Schlundtaschenpaar zu den äußeren 4. Kiemenfurchen hinziehen. Dies tun sie auch unmittelbar unter ihrer Abgangsstelle von der Mundhöhlung, also in ihren dorsalen Teilen. Darunter aber teilen sie sich in einen kleineren oralen und größeren aboralen Teil. Von dem Rande aus, der an das Epithel der Kiemenfurchen stößt, sieht man den oboralen Hauptteil der Tasche tiefer gehen und schnell nach rückwärts weichen, indem er den 5. Bogen umfaßt, ohne aber das Epithel der 5. Kiemenfurchen zu erreichen (Taf. VII, Figg. 18a u. b u. 20). Er reicht noch weiter ventral als die 5. Kiemenfurchen. Dieser Teil der Tasche ist in seiner Grundform als spaltförmige Tasche und histologisch nicht von den vorhergehenden Taschen verschieden. Etwas anderes ist es mit dem oralen Teile der Tasche, der an die 4. Kiemenfurchen grenzt. Er ist viel kleiner, und man könnte ihn als einen Auswuchs des aboralen Teiles auffassen; sein histologisches Aussehen ist verändert, indem

er drüsig verdickt ist, auch hat er ein nur geringes Volumen. Soweit das Organ von außen betrachtet. Berücksichtigt man weiter die Lumina der Schlundtasche, so ergibt sich das gleiche Bild. Das schmale, taschenartige Lumen geht, wie bei den ersten Schlund-

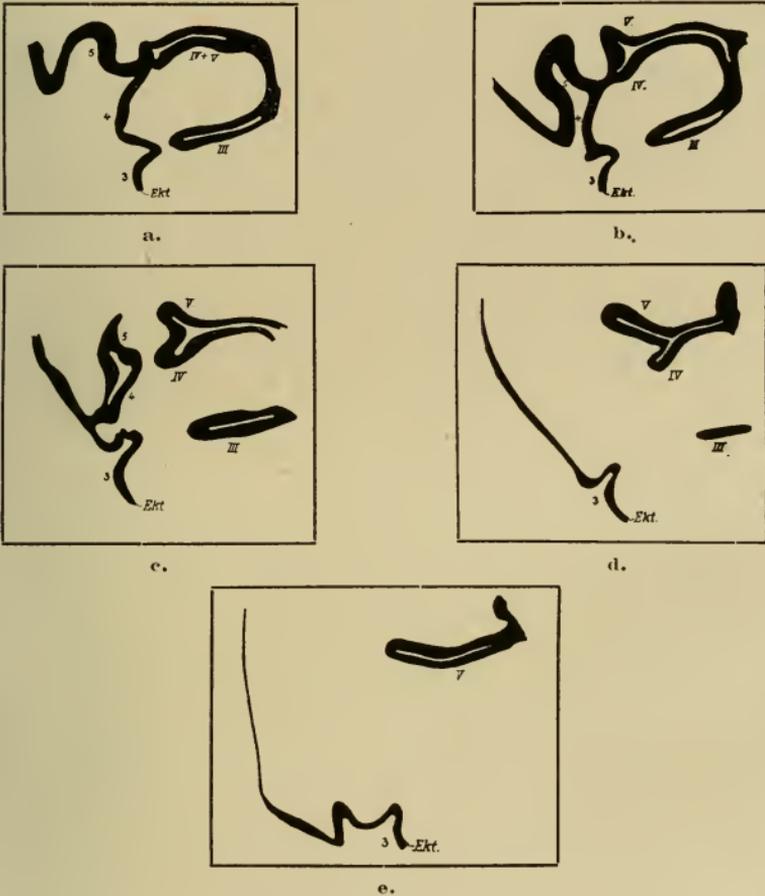


Fig. 12.

Embryo A, 5 Schnitte durch die rechte letzte Schlundtasche. Außer der Schlundtasche ist das Ektoderm gezeichnet. Das Organ erstreckt sich von Schnitt 28 bis Schnitt 39; Schnittdicke 15  $\mu$ . Vergr. 80 fach. a) Schnitt 29; b) Schnitt 31; c) Schnitt 32; d) Schnitt 34; e) Schnitt 36. Ekt. = Ektoderm: 3—5 = 3., 4. und 5. Kiemenbogen; III—V = 3., 4. und 5. Schlundtasche: IV + V = gemeinschaftlicher Teil der 4. und 5. Schlundtasche.

taschen, von der Ventralseite der Mundhöhle aus. An seinem lateralen Ende teilt es sich in zwei Flügel, deren vorderer der 4. Kiemenfurche gegenüber liegt und deren hinterer der 5. Kiemenfurche zustrebt. Weiter ventralwärts trennen sich die Flügel mehr und mehr, so daß sie in halber Höhe der Tasche sich bereits auch an

der medialen Seite trennen (Taf. VII, Fig. 18). Der orale Flügel des Lumens hört, entsprechend den Epithelien, auf halber Höhe auf, während der hintere viel weiter hinabreicht. Die rechte letzte Schlundtasche entspricht in ihrem Aufbau der linken; nur ist bei jener der vordere Flügel der Tasche, der an die 4. Kiemenfurche stößt, kleiner als bei der linken. Zusammenfassend können wir also über das letzte Schlundtaschenpaar sagen, daß es aus einer Tasche besteht, die nach unten hinten zur 5. Kiemenfurche zieht und auf ihrer oralwärts gekehrten Fläche oben eine Ausstülpung hat, die drüsig verdickt ist und die 5. Kiemenfurche berührt.

Der Embryo A zeigt auf seiner rechten Seite, wo die Zusammenpressung des Kopfes weniger in Wirkung tritt, an dem entsprechenden Organ ähnliche Verhältnisse (Fig. 12). Hier ist die Schlundtasche in ihrer medialen Hälfte noch ungeteilt. Von dem oberen, lateralen Teil geht zur äußeren 4. Kiemenfurche ein Lappen ab, dessen Epithel aber noch nicht drüsig verdickt ist — wahrscheinlich wegen des jüngeren Stadiums.<sup>10)</sup> In seinem dorsalen Teile erreicht dieser Lappen das Epithel der äußeren 4. Kiemenfurche und ist mit ihm verschmolzen. Der hintere aborale Lappen strebt auch hier der 5. Kiemenfurche zu. Er bildet mit dem medialen gemeinsamen Teil der Tasche die Hauptmasse dieses Gebildes (Fig. 12d).

Daß ein 5. Kiemenbogen deutlich ausgebildet ist, darauf deuten sowohl die äußere Form des Embryos als auch die Schnittbilder. Er unterscheidet sich von den übrigen Bogen nur dadurch, daß er kleiner ist als diese, und daß ihn kein Aortenbogen durchzieht. Die letzte Schlundtasche, wie sie bei beiden Embryonen vorliegt, läßt nun weiter keine andere Deutung zu, als daß sie eine Vereinigung der 4. und 5. Schlundtasche darstellt, wobei beide, wie dies auch natürlich ist, medialwärts verschmolzen sind. Im dorsalen Teile ist die Verschmelzung bereits sehr weit durchgeführt, während sie weiter unten noch nicht soweit gediehen ist. Bei dieser Verschmelzung ist es nun auffallend, daß die 5. Schlundtasche erhalten bleibt, während die 4. in Rückbildung begriffen ist und sich drüsig verändert. Welche Rolle diese in der weiteren Entwicklung spielen wird, ist nicht vorauszusehen. Es gibt kein Organ, welches ihrer Lage entspräche. Bei der Deutung, welche ich den Teilen der letzten Schlundspalte gebe, dient mir als Hauptstütze meiner Annahme die Lage der beiden Lappen zur 4. und 5. Kiemenfurche. Die Annahme, es könnte sich bei dem oralen Lappen überhaupt nicht um die 4. Schlundtasche, sondern um den postbranchialen Körper handeln, der von der ventralen Seite sich auf die orale verschoben hätte, kann ich der hohen dorsalen Lage des Lappens wegen nicht machen. Auch alle anderen der 4. Schlundtasche zukommenden Derivate kommen für eine Erklärung des oralen Lappens nicht in Frage, da sie ausschließlich

<sup>10)</sup> Auf der linken Seite glaube ich freilich auch hier an dem vorderen Lappen der 4. Schlundtasche den Beginn einer Epithelverdickung erkennen zu können, ähnlich wie bei B.

ventral oder dorsal auftreten, nicht aber auf der oralen Fläche. Den Epithelkörperchen kommt bisweilen eine mittlere Lage zu, aber meines Wissens stets am lateralen Teil der Tasche. So bleibt nur die Deutung, daß es sich um eine Verschmelzung der 4. und 5. Tasche handelt.

Rabl (48) sagt auf Seite 555 vom Stadium I ( $3\frac{1}{2}$  mm Scheitelsteißlänge) des Maulwurfes: „Die vierte, breite und plumpe Ausbuchtung des Schlundes muß als die gemeinsame Anlage der vierten und fünften Tasche angesehen werden. Da jene Ausbuchtung weder von der einen noch von der anderen Tasche allein gebildet wird, will ich sie als caudales Pharynxdivertikel bezeichnen. Sein vorderer, nur durch eine unbestimmte Furche vom hinteren Teile geschiedener Abschnitt stellt die vierte Tasche dar, welche — gleich den vorderen Taschen — quer aus dem Pharynx herausragt. Der größere Teil des Divertikels wird von der fünften Tasche beigestellt, die schon in diesem Stadium caudalwärts gerichtet ist.“ Bei Rabls nächstem Stadium II ist die Trennung zwischen 4. und 5. Tasche deutlicher; die 4. steht als deutliche Ausbuchtung mit dem Ektoderm an einem Punkte in Berührung. Das Wurzelstück des caudalen Pharynxdivertikels ist doppelt so breit wie die 3. Tasche. Rabl glaubt, daß die craniale Wand des gemeinsamen Wurzelstücks von der 4., die caudale von der 5. Tasche gebildet seien. Wir sehen, daß Rabl ähnliche Verhältnisse vorlagen, wie bei A und B. Mein Stadium würde zwischen dem ersten und zweiten Rabls liegen, mehr nach dem zweiten hin, trotzdem im allgemeinen der Pharynx des Rablschen Stadiums I etwas weiter entwickelt ist als B. Auf Rabls Schlüsse, die er aus seinen Untersuchungen zieht, einzugehen, reizt sehr, da der Pharynxdivertikel meiner Objekte eine sehr interessante Ergänzung zu seinen Befunden darstellt. Ich will es mir aber versagen, besonders, weil ich Rabls Ansichten nicht ohne Kritik hinnehmen kann, um nicht in müßiges Theoretisieren da zu verfallen, wo zunächst noch eingehende Untersuchungen am Platze sind.

In der Region der letzten Schlundtaschen ist in das Dach der Mundhöhle eine ungefähr parabelförmige Rinne deutlich sichtbar eingesenkt, deren Scheitel caudalwärts zeigt. Sie steht auf der Dorsalseite hinter dem Aditus laryngis. Die 3. und 4. Schlundtaschen werden an ihren medianwärts gelegenen Rändern durch je eine senkrecht zu ihnen gestellte — also parallel der Medianebene des Körpers laufende — Rinne im Mundboden miteinander verbunden, die rechts wieder deutlicher ausgeprägt ist als links. Der Aditus laryngis liegt als vorderster Rand der Trachealrinne ventral zwischen 3. und 4. Schlundtasche. Gleich hinter der letzten Schlundtasche wird die Mundhöhle auch seitlich so schmal, daß sie ein bandförmiges Gebilde darstellt, dessen Ränder leicht ventralwärts abgebogen sind; dieser Teil ist also schon als Darm anzusprechen.

Eine Differenzierung der Schlundtaschen in ventrale und dorsale Flügel oder in Thymusanlagen, Epithelkörperchen und

postbranchiale Körperchen liegt bei meinen Embryonen nicht vor. Naturgemäß ist auch von einer Anlage der Zunge oder sonstigen Differenzierungen nichts zu sehen. Wir müssen also erwarten, daß diese Differenzierungen noch auftreten werden, daß also die Schlundtaschen selbst noch in der Entwicklung begriffen sind. Nach der Größe des Embryos und seinem allgemeinen Entwicklungszustande hätte man erwarten dürfen, von den Derivaten der Schlundtaschen einiges vorzufinden, zumal auch die Entwicklung der Thyreoidea über das Anfangsstadium hinaus ist. Bemerkenswert ist es, daß die linke Seite bei beiden Embryonen der rechten voraus ist.

Die mediane Anlage der Thyreoidea liegt im Bereich des zweiten Bogens, nahe der Grenze zwischen Mandibular- und Hyoidbogen ventral von der Mundhöhle als ein unpaares Organ. Sie hat den Zusammenhang mit dem Mundboden völlig verloren (Taf. VI, Fig. 17). Ihre Form ist im Längsschnitt doppelt so lang als breit, in der Mitte von beiden Seiten etwas eingezogen. Die Querschnitte ergeben in der oberen Hälfte ein beinahe kreisrundes Bild, in der unteren ein bohnenförmiges, dessen konkave Seite dem Rücken zugekehrt ist. Das Organ ist im unteren Teile, also nach den Seiten hin, ausgedehnt und damit umfangreicher als im oberen Teil. Im Inneren sind 3 Höhlungen zu erkennen, doch sind sie sämtlich sehr klein. Die größte liegt in der oberen Hälfte in der Medianlinie, etwas näher der der Mundöffnung zugekehrten Seite; die beiden anderen liegen in gleicher Höhe nebeneinander in dem unteren Teile; sie sind sehr eng. Durch diese Öffnungen zeigt sich, daß die Bläschenbildung von innen heraus, aus dem Organ erfolgt, ehe von außen Bindegewebe eindringt und die Bläschen markiert. Das Organ ist in seinem unteren Teile durch die beiden Hohlräume paarig, wenngleich sich das nicht in der äußeren Form offenbart. Die Mehrzahl der Kerne häufen sich an der Oberfläche der Drüse zu einer dichtgedrängten flachen Lage. Die übrigen Zellkerne sind gegen die 3 Lumina im Innern strahlenförmig angeordnet und lassen deren nächste Umgebung frei, so daß man hier erkennen kann, daß das Protoplasma streifenförmig gegen die Lumina gelagert ist. Um diese herum ist ein dunkler Wall zu erkennen. Die Höhlungen selbst sind erfüllt mit einer körnigen, durch Eosin färbbaren Masse. Man hat im Ganzen den Eindruck einer Drüse mit drei Sekretäumen. Bei A ist die Thyreoidea ein flaches linsenförmiges Gebilde, das mit seiner flachen Seite etwas schräg zum Mundboden liegt. Sie scheint hier jedoch weiter rückwärts zu liegen, mehr im Bereich des 3. Bogens als in dem des zweiten. An der Ventralseite hat sie einen kleinen flachen Ansatz; dieser hat nur ein einheitliches, relativ großes Lumen.

#### Lunge.

Die Trachealrinne reicht bei B als in der Sagittalebene gelegener Spalt nach vorne bis in den Bereich des 4. Kiemenbogens

zwischen dritter und letzter Kiementasche (Taf. V—VI, Figg. 16 u. 17). Hier beginnt sie seicht, vertieft sich aber schnell. Die Lungenanlagen bei A und B (aus Fig. 13 ersichtlich) stellen ein primitives Stadium dar, bei denen die beiden Säckchen zur Ausbildung gelangt sind, die jedoch noch keinerlei eigene Differenzierung aufweisen. Das spaltförmige Lumen der Trachealrinne nimmt in der Trachea rasch an Weite zu, so daß sie eine kurze Strecke hindurch

einen ringförmigen Querschnitt zeigt, bis er wieder schmal und spaltförmig wird, jetzt aber senkrecht zur Sagittalebene (in der Frontalebene liegend). Im allgemeinen ist das Lumen sehr weit. Bei A ist das Lumen der Trachealrinne durchgehend, während bei B die vom Darm abgekehrte ventrale Hälfte solide ist, wobei in diesem Teil die Kerne auffällig blaß, ohne Chromatin sind (Taf. VII, Fig. 20). Ich gebe nachstehend die Maße der Lungenanlagen bei A und B, die aus den Rekonstruktionsbildern gewonnen wurden:

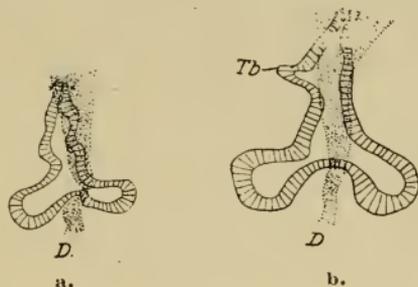


Fig. 13.

Unterer Teil der Lungenanlagen von A (a) und B (b) in ventraler Ansicht. Graphische Rekonstruktion. Vergr. 33 fach. D. = Darm; Tb. = Trachealbronchus; ×× = Trennungsstelle der Trachea vom Darm.

	A	B
Größte Länge (Beginn der Trachealrinne — bis Ende des Sackes)	0,92	1,57
Länge der Trachealrinne — Bifurkation in die Lungensäckchen	0,82	1,33
Länge der Trachealrinne	0,36	0,76
Länge der freien Trachea	0,46	0,72
Länge des rechten Sackes	0,15	0,36
Länge des linken Sackes	0,12	0,26

Vergleicht man das Verhältnis von Trachealrinne und freier Trachea zwischen den beiden Embryonen, so fällt das starke Wachstum der Trachealrinne bei B auf, die der von A um das 2,1-fache überlegen ist, während die freie Trachea nur um das 1,24-fache größer ist. Die gesamte Lungenanlage bei B ist um das 1,72-fache größer als bei A. Bei A ist die freie Trachea länger als die Trachealrinne, bei B ist das umgekehrt. Diese Verhältnisse sind unverständlich, wenn man annimmt, daß die Trachea durch Abschnürung der Trachealrinne vom Darm sich entwickelt, denn die Wachstumszunahme der Trachea müßte dann mindestens gleich der der Trachealrinne sein, wenn nicht größer. Dagegen sind sie mit den Anschauungen von Böker in Einklang zu bringen. Nach dessen Untersuchungen bei *Lacerta* ist die Trachealrinne eine Einfaltung

des Mundbodens, die nachher wieder schwindet. Die Trachea entsteht nicht durch Abtrennung vom Darm in cranialwärts vorschreitender Richtung, sondern durch Wachstum aus einer bestimmten Stelle des Darms, die später cranialwärts vorrückt. Böker vermutet dieselben Vorgänge wie bei *Lacerta* auch bei Säugetieren. Stimmen wir Böker zu, so erklären sich die Verhältnisse bei A und B so: die Trachealrinne ist noch nicht im Schwinden, sondern hat sich bei B noch weiter gefaltet als bei A, ein Vorgang, der natürlich viel schneller zustande kommt, als der eines Wachstums. Gleichzeitig ist die Trachea aus ihrer Trachealbasis etwas weiter herausgewachsen. Nicht bestätigen kann ich Bökers Befunde bei *Lacerta*, daß die Trachea mit einer kolbigen Aufschwellung und mit weitem Lumen beginnt. Bei B (A kommt nicht in Frage) geht die schmale Trachealrinne kontinuierlich in die erst weiter caudalwärts stärker werdende und hohle Trachea über. Kernteilungsfiguren finde ich in Trachea und Rinne gleichmäßig. Ich kann mit meinen Angaben Bökers Befunde bei *Lacerta* für *Phocaena* nicht generell bestätigen wegen meines zu spärlichen Materials; ich finde nur in der Bökerschen Anschauung eine Erklärung für die Verhältnisse bei meinen Objekten.

In der Abbildung 13 gebe ich die Lungenanlagen von A und B in Vorderansicht wieder. Die Anlage von A ist stark beeinflußt von der Druckveränderung an diesem Objekte. An der Lunge von B fällt rechts eine scharfe Ausbuchtung der Trachea ins Auge, deren Epithel sich deutlich von dem der übrigen Trachea unterscheidet; durch seine hellen, scharf konturierten Kerne, die mit einem deutlichen Nucleolus versehen sind, kommt es dem der Lungensäckchen gleich. Bei A ist eine solche Ausbuchtung der Trachea nicht zu bemerken, auch eine histologische Sonderung des Epithels an der entsprechenden Stelle noch nicht. Diese bei B ersichtliche Ausbuchtung — sie liegt auf halber Höhe der Trachea — kann nichts anderes sein als die Anlage des Trachealbronchus, der bei der ausgewachsenen *Phocaena*-Lunge als eparterieller Apicalbronchus auf der rechten Seite besteht. Durch die Anlage dieses Trachealbronchus ist bei B die Lungenanlage asymmetrisch. Die Form des Branchialbaumes modelliert sich auch in der Oberfläche des Mesoderms.

Das Auftreten eines trachealen Bronchus bei B ist von großem Interesse. Unsere Kenntnisse über das Bestehen trachealer Apicalbronchien sind bei Narath (44) 1901 zusammengefaßt, wobei er zu folgendem Resultate kommt (p. 330): „Soweit also bis jetzt Material vorliegt, ließe sich sagen, daß die Artiodactyla und Cetacea die Hauptvertreter für den trachealen Bronchus sind.“ Narath wird durch Otto Müller 1898 (43), dessen Arbeit er anscheinend nicht kannte, ergänzt und bestätigt. Nach der Narathschen Zusammenstellung und seinen eigenen Untersuchungen wird der tracheale Apicalbronchus schon bei Beginn der Lungenentwicklung an seiner definitiven Stelle an der Trachea angelegt.

und zwar wurde dies festgestellt beim Schwein, Rind und Schaf. Man kann es also bei den Cetaceen und speciell bei *Phocaena* erwarten, daß sich der Trachealbronchus ebenfalls sehr frühzeitig anlegt, was wir nun beim Embryo bestätigt sehen.

Bei B findet man aber auch eine Abweichung von einer allgemeinen Regel der Bronchialentwicklung. Die Reihenfolge, in der die einzelnen Bronchien angelegt werden, ist eine konstante. Zunächst legt sich stets der erste Ventralbronchus an, dann der rechte Apicalbronchus, sei er nun tracheal oder bronchial, dann kommt der infracardiale Ast usw. Es ist bisher keine Ausnahme dieser Regel mit Sicherheit festgestellt worden. Nur in Keibels Normentafel über das Schwein (29, 1. Heft) finde ich unter Nr. 75: „Bronchus trachealis angelegt. An den Hauptbronchen noch keine weitere Sprossung.“ Hier bei *Phocaena communis* ist aber der tracheale Apicalbronchus bereits sehr scharf differenziert, während vom ersten ventralen Bronchus noch keine Spur zu sehen ist. Über den Wert dieser Verschiebung in der ontogenetischen Reihenfolge zu urteilen, hat nicht eher Zweck, als bis mehr Material über diesen Fall untersucht worden ist. — Fest steht aber wohl heute schon, daß die Ähnlichkeit des Lungenbaus bei Artiodactylen und Cetaceen sich auch in der Entwicklung zeigt.

### Darmrohr.

Soweit die Trachealrinne an der Ventralseite des Oesophagus ansitzt, ist dieser dorso-ventral abgeplattet und seine Ränder ventral gebogen, im Querschnitt also halbmondförmig mit der Konkavität zur Trachealrinne (Taf. VII, Fig. 20). Dabei ist dorsal in der Medianlinie, gegenüber der Trachealrinne eine kleine Furche zu bemerken. Die Innenflächen des Epithelrohrs liegen eng aneinander, so daß kein Lumen vorhanden ist. Eine Verschmelzung ist aber nirgends zu erkennen. Caudal vom Abgang der Trachea ist der Oesophagus ein gerader länglicher Spalt. Doch die seitliche Ausdehnung des flachen Gebildes nimmt immer mehr ab, wofür es an Dicke in dorso-ventraler Ausdehnung gewinnt; das Lumen zwischen seinen Wänden erweitert sich. Diese Umformung geht mit einer Abnahme des Umfanges Hand in Hand (vgl. Taf. VI—VIII, Figg. 20 u. 21 und 17). In Höhe der Lungenbifurkation ist der Oesophagusquerschnitt und sein Lumen kreisförmig geworden. Er zieht im dorsalen Teile des Lungengekröses abwärts, geht aber unterhalb der Lungenanlage in die Mitte des Mesenteriums. Von hier an nimmt der recht dünn gewordene Darm wieder an Umfang zu, um allmählich in den Magen überzugehen. Dies geschieht in der Höhe des 6. Cervicalsegmentes. Das Epithel des Schlundrohres zeigt 3 Lagen von Kernen, die sich im unteren Teile der Zellen drängen, so daß um das Lumen des Rohres ein kernfreier Ring bleibt. Das Mesoderm im Verlaufe des gesamten Darmes ist undifferenziert mit sehr vielen, dicht gedrängten Kernen. Sie

ordnen sich in der nächsten Umgebung von Trachea und Oesophagus ringförmig um diese.

Beim Übergang in den Magen plattet sich das Darmrohr zunächst lateral ab, um sich gleich darunter schräg zu stellen, so daß die Dorsalkante etwas nach links, die ventrale etwas nach rechts gedreht werden. Gleichzeitig ist die ganze Magenanlage

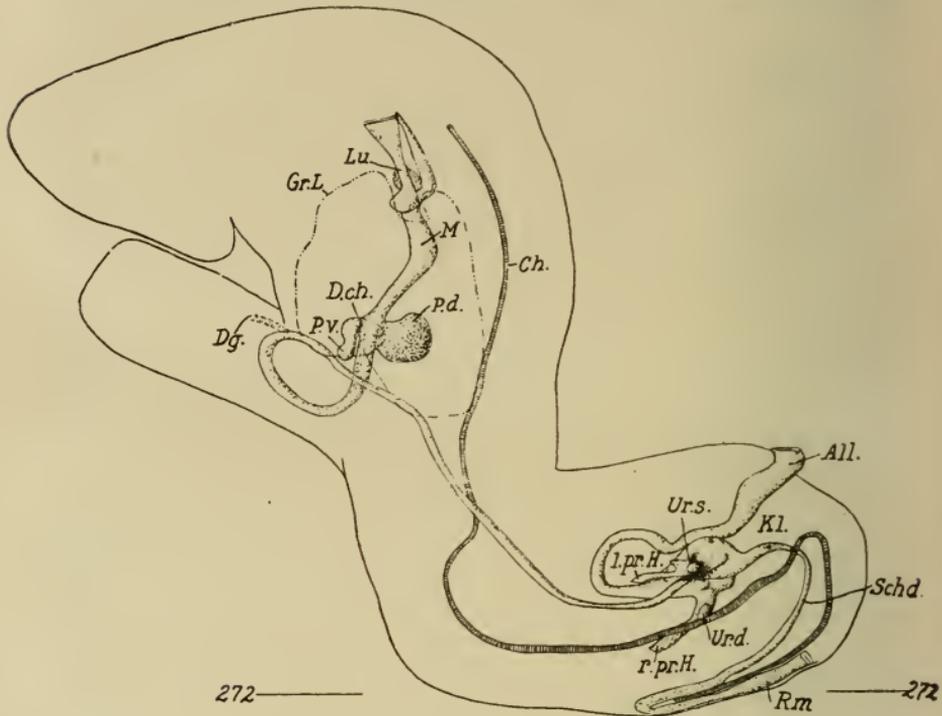


Fig. 14.

Embryo A, Darm und Chorda, von links gesehen. Graphische Rekonstruktion. Vergr. ca 20fach. Das letzte Stück des Rückenmarks ist eingezeichnet, um seine Verbindung mit dem Darm darzustellen; All. = Allantoisgang; Ch. = Chorda; D. ch. = Ductus choledochus; Dg. = Dotterring; Gr. L. = Lebergrenze; Kl. = Kloake; Lu. = Lunge; M. = Magen; P. d. und P. v. = Pankreas dorsale und P. ventrale; l. pr. H. und r. pr. H. = linker und rechter primärer Harnleiter; Rm. = Rückenmark; Schd. = Schwanzdarm; Ur. d. und s. = Ureter dexter und sinister.

etwas nach links von der Medianebene verschoben (Taf. IV–VI, Fig. 14 und Figg. 16 u. 17). Das Lumen der ziemlich mächtigen Magenanlage ist durch Aneinanderliegen der Innenflächen zu einem sehr schmalen Spalt zusammengedrückt. Vor seinem caudalen Ende nimmt der Magen wieder an Umfang ab. Das Epithel des Magens ist stärker als das des Oesophagus; die Kerne, die blasser sind, sind in 5 Reihen angeordnet, die sich über die ganze Höhe der Zellen erstrecken (bei A in 4). Um den Magen herum und im dor-

salen Teile des Mesogastriums sieht man verschiedene stark gefüllte capilläre Blutgefäße.

Beide Pancreasanlagen und der Lebergang verlassen den Darm am Ende des Magenrohrs. Der Übergang von diesem in den Dünndarm geht allmählich vor sich. Der Dünndarm nimmt in seinem Verlaufe an Umfang ab. Er biegt sich in scharfer Krümmung ventralwärts. Ich habe bei B die Verbindungen des Embryo mit den Eihüllen so dicht am ersteren abgeschnitten, daß der vordere Teil der Darmschlinge mit entfernt wurde; bei A jedoch ist die Schlinge vollständig auf den Schnitten erhalten. Sie beschreibt einen Kreis, so daß der absteigende Schenkel links an dem vom Kopfe herkommenden vorbeizieht. An dem am weitesten cranial liegenden Punkte des Kreisbogens sind bei A Reste des Dotterganges zu erkennen (Fig. 14). Er ist als ein Strang protoplasmareicher, dunklerer Zellen zu erkennen, der unzweifelhaft bis zum Darne reicht. Von einer Coecumanlage ist nichts zu sehen, wie ja auch der Darm der erwachsenen *Phocaena* kein Coecum besitzt (Süßbach 54). Das Epithel des Dünndarms besitzt wie das des Magens blasse Kerne, die zumeist in 2 Schichten liegen und wie beim Oesophagus um das Lumen herum einen kernfreien Ring lassen. Mit sehr engem, meist spaltförmigen Lumen verläuft das Dünndarmrohr dann in weitem Bogen bis zur Kloake, die in Höhe des 35.

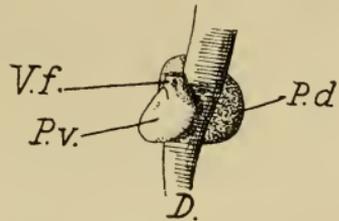


Fig. 15.

Embryo B, Pancreasanlagen ventral gesehen. Graphische Rekonstruktion. Vergr. 32fach. D. = Darm; P. d. und P. v. = Pancreas dorsale und ventrale; V. f. = mutmaßliche Anlage der Vesica fellea.

bis 38. Segmentes liegt. Vor dem Eintritt in die Kloake erweitert sich der Darm zum Rectum, das lateral abgeplattet ist. Die Mündung in die Kloake liegt dorsal. Caudal setzt sich das Darmrohr in einen zunächst sehr dünnen, gegen das Ende jedoch erweiterten Schwanzdarm fort. Bei A ist der Schwanzdarm vollständig; bei B aber ist er kurz hinter der Kloake auf 8 Schnitten (= 120  $\mu$ ) unterbrochen. Einige dunkel gefärbte Zeilen sind hier als Rest des Darmepithels im Mesoderm zu erkennen. Der Schwanzdarm besteht aus Epithel, dessen Kerne in 1 bis 2 Schichten stehen. Bei A ist das Rohr des Schwanzdarmes, soweit es ein Lumen zeigt, in das Mesoderm des Schwanzes eingebettet. Darüber hinaus aber ist der Darm noch verlängert durch ein solides Band, das in eine Höhlung des Schwanzmesoderms von der Ventralseite aus hineinhängt. Dieses Gewebsband liegt dem Ende der Chorda dicht an, so daß keine Lücke zwischen beiden zu erkennen ist (Figg. 6a und 14). Ob Chorda und Darmverlängerung miteinander verschmolzen sind oder sich nur innig berühren, kann ich nicht entscheiden, zumal die Schnitte beide Organe schräg getroffen haben; wahrscheinlich liegt aber nur

Berührung vor. Das den Darm verlängernde Band gibt kurz vor seinem Ende ein merkwürdiges, frei neben ihm in der Höhlung nach vorn verlaufendes und auch frei endigendes Band ab (Fig. 6a, B). Die Höhlung im Schwanzende ist dorsal vom Medullarrohr, seitlich und ventral vom Mesoderm eingeschlossen. In das ventrale Mesoderm ragt die solide Darmverlängerung als dichteres Gewebe deutlich hinein und erreicht gegen Ende des Schwanzes hier von innen das Ektoderm. So liegen an der Schwanzspitze in der Medianebene dorsal das Rückenmark und ventral das die Verlängerung des Darmes (Fig. 14). Beide stoßen am Schwanzende zusammen. Wo der Übergang von dem einen Gewebe in das andere stattfindet, ist nicht zu sagen. An den Seiten reicht das Mesoderm bis zum Schwanzende. Bei B ist die Stelle der Schwanzspitze, wo Medulla, Chorda und Darm endigen, bedauerlicherweise zerstört — anscheinend durch mechanische Verletzung. Doch die Verhältnisse scheinen die gleichen zu sein wie bei A. Jedenfalls setzt sich auch hier der Schwanzdarm als solider Zellstrang in eine mit ihm verlaufende Höhlung fort. Er verschmälert sich zu einer Platte und ist vom Beginn der Höhlung an, an deren Ventralrand befestigt. Dorsal liegt er stellenweise der Chorda an.

### Leber und Pancreas.

Die Form der Leber bei B ist in Taf. VI, Figg. 14 und 17 dargestellt; von A ist sie in Fig. 14 schräg von vorn zu sehen. Sie ist am besten vorzustellen als ein flacheres Organ, das ventral vor dem Darm liegt und an den Seiten an diesen herangeklappt ist. Man kann also 3 Lappen, einen medialen und zwei seitliche, unterscheiden. Der Querschnitt hat eine U-förmige Gestalt um den Darm herum (Figg. 16 u. 17). Da der Magen hier etwas nach links verlagert ist, so ist dementsprechend der rechte Seitenteil der Leber mehr als doppelt so stark (in seitlicher Ausdehnung) als der linke; bei A ist dies um ein mehrfaches der Fall, doch spricht hier wohl wieder die Druckwirkung auf den ganzen Körper mit. Links und rechts, oben sowie unten läuft die Leber in 4 Spitzen aus. Der linke Teil der Leber liegt etwas mehr caudalwärts als der rechte. Auf das Septum transversum, in dessen caudalen Teil die Leber eingewuchert ist, komme ich weiter unten zu sprechen. Die Lage der Leber ist bei A und B dieselbe. Sie liegt in der Region des 9. bis 15. Segmentes. Die craniale Begrenzung ist so, daß der ventrale Mittelteil nicht soweit hinaufreicht wie die beiden Zipfel. Dadurch entsteht eine cranial konkave Begrenzungslinie, deren Bogen in einem gewissen Abstände um die Lungensäckchen herumreicht. Die ventrale Fläche wird vom Herzen, die dorsale median vom Magen und lateral von den Urnieren begrenzt. Die caudale Grenze ist median durch den Lebergang gegeben, während seitlich davon noch das Lebergewebe in zwei stumpfen Zipfeln weiter caudalwärts hinabreicht.

Die Leber steht mit dem Darm durch einen kurzen dickwandigen und weitleumigen Gang, den Ductus choledochus, in Verbindung, der in Höhe der unteren Lebergrenze aus dem Darm heraustritt und dann rechtwinklig kopfwärts abbiegt; er führt als Ductus hepaticus in das mittlere Lebergewebe über. Dorsal hängt die Leber mit dem Darm durch das Ligamentum hepatoentericum und das Nebengekröse (Lig. hepato-cavo-pulmonale) zusammen, das jedoch keine Ausdehnung hat, cranial mit dem

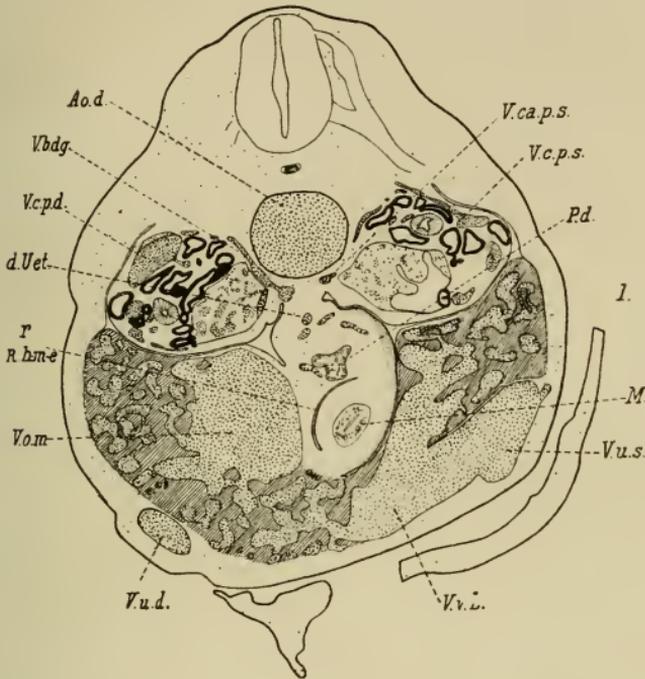


Fig. 16.

Embryo B, Schnitt durch die Lebergegend; Schnitt 198. Verg. 40fach. A.o. d. = Aorta dorsalis; d. Uet. = d. Mes. = dorsales Mesenterium; l. = links; M. = Magen; P. d. = Pancreas dorsale; r. = rechts; R. h.-m.-e. = Recessus hepato-mesenterico-entericus; V. ca. p. d. = V. cava posterior dextra; V. c. p. d. und s. = V. cardinalis posterior dextra und sinistra; V. o.-m. = V. omphalo-mesenterica; V. u. d. und s. = V. umbilicalis dextra und sinistra; V. v. L. = Venen der ventralen Leibeswand, von denen ein starkes Gefäß in die Leber abgeht.

Sinus venosus; durch das Septum transversum ist sie auch mit der Leibeswand verbunden und zwar caudal mit der ventralen Leibeswand und dann cranialwärts aufsteigend immer mehr lateral. Außerdem aber ist der rechte caudale und linke craniale Zipfel der Leber mit der Leibeswand verschmolzen, beide in relativ großer Fläche, wobei es offensichtlich ist, daß die Verschmelzung sekundär ist (Taf. IX, Fig. 24). Dort, wo der D. choledochus in den D. hepaticus abbiegt, setzt er sich ventral in eine

kleine bläschenförmige Ausstülpung fort (nur bei B), die durch Ausfüllung ihres Lumens mit Zellen solide ist. Es ist nicht ausgeschlossen, daß dies die Anlage der Vesica fellea ist (Fig. 15); möglicherweise ist es auch nur eine Fortsetzung des D. choledochus. Das Lebergewebe besteht aus unregelmäßigen Zellbälkchen mit dunkelgefärbten, protoplasmareichen und grobkernigen Zellen.

Das Pancreas ist in einer dorsalen und einer ventralen Anlage vorhanden. Das dorsale Pancreas ist eine nicht unbeträchtliche Drüse von ungefähr kugeliger Form (Figg. 14 u. 15 und Taf. VI, Fig. 17), die gegenüber dem Lebergang und etwas caudal von diesem in den Darm mündet in einer breiten und dickwandigen Mündungsstelle. Ihr Mündungsgang reicht mit seinem cranialen Rande soweit, wie der Ductus choledochus mit seinem caudalen. Das ventrale Pancreas ist bedeutend kleiner als das dorsale. Es ist flach, in dorsoventraler Richtung abgeplattet und liegt so ventral vor dem Darne. Bei A ist es seitlich zusammengedrückt, sicherlich durch mechanische Ursache. Das ventrale Pancreas geht von der caudalen Seite des Leberganges aus. Es springt scharf nach rechts ab, ist also unsymmetrisch (Fig. 15), und breitet sich erst weiter caudal auch nach links aus. Am rechten Rande ist es an einer Stelle wulstig verdickt, anscheinend verursacht durch die Einengung von der V. omphalo-mesenterica her. Das ventrale Pancreas ist unpaar. Dies ist sehr auffällig, da es bei allen Wirbeltieren — außer bei Cyclostomen und Selachiern, bei denen sie überhaupt nicht vorkommt — paarig angelegt wird (Maurer 40, p. 203).

Während bei A dorsale und ventrale Pancreas das Duodenum genau zwischen sich liegen haben, ist bei B eine Verschiebung der beiden Drüsen nach rechts hin von der Medianlinie des Duodenums zu bemerken, deutlich freilich nur im cranialen Teile der gesamten Pancreasanlage. Danach ist anzunehmen, daß sich ventrale und dorsale Pancreas auf der rechten Seite des Duodenums vereinigen werden. Nach Rapp (49), p. 144, nimmt beim „Braunfisch (*Delphinus phocaena*)“ der Ausführungsgang der Leber den der Bauchspeicheldrüse auf, ehe er in den Darm einmündet. So können wir hinsichtlich der weiteren Pancreasentwicklung annehmen, daß, nachdem sich die dorsale und die ventrale Anlage des Pancreas vereinigt haben, der Ausführungsgang der letzteren — der eben in den Lebergang hineinführt —, erhalten bleibt, und daß der Mündungsgang der dorsalen Pancreasanlage verschwindet. Dies ist ein Verhalten, wie es beim Schaf vorkommt, und umgekehrt von dem beim Rind und Schwein.

### Mesenterien.

Dorsales Mesenterium. Der Darm tritt cranial nur sehr allmählich aus der dorsalen Leibeswand. Zunächst hebt sich die Trachea von dieser empor, so daß sie in Höhe des Trachealbronchus mit dem größten Teile ihres Umfanges aus der Leibeswand her-

ausgetreten ist. Dabei ist auch der Darm ventral gerückt, oder richtiger, die Leibeshöhle dorsal erweitert, so daß der Darm hier innerhalb der Verbindung der Lunge mit der Leibeswand liegt. Unterhalb der Bifurkation der Lungensäckchen tritt der Darm ganz aus der Leibeswand heraus. Der die Darmanlage mit der dorsalen Leibeswand verbindende Streifen ist lateral zuerst breit, wird aber caudalwärts schmaler. Bis kurz über das Foramen Winslowii hat das dorsale Mesenterium überhaupt keine Ausdehnung in dorso-ventraler Richtung; es besteht nur eine unmittelbare Verbindung zwischen Darm und dorsaler Leibeswand. Wo der *Recessus pneumat-entericus* (*sup. sacci omenti*) breiter ist und dorsal in das Mesenterium eingreift — also in der Nähe des Foramen Winslowii — wird ein nach links liegendes ausgedehntes, dorsales Mesenterium gebildet, von dessen rechter Seite das rechte Nebengekröse abgeht. Ein Vergleich der aufeinanderfolgenden Schnittbilder weist auf die hohe Wahrscheinlichkeit hin, daß der *Recessus* in das Mesoderm der Darmanlage eingedrungen ist. Weiter caudalwärts bedingt die *Pancreasanlage* und darunter die *V. omphalo-mesenterica* ein ausgedehntes dorsales Mesenterium. Dann kommt der Teil des Mesenteriums, in dem die *V. mesenterica* und die *A. omphalo-mesenterica* verlaufen. In der Darmschlinge dehnt sich das Mesenterium zu einer dünnen, breiten Membran aus, die nur allmählich caudalwärts wieder schmaler wird. In der Beckenbeuge verliert das dorsale Mesenterium wieder wie im cranialen Teile ganz seine Ausdehnung, und der Darm tritt durch Verengerung des Coeloms wieder in die dorsale Leibeswand, so daß er dort, wo er an die Kloake tritt, völlig vom Mesenchym umschlossen ist.

**Ventrales Mesenterium.** Der mit der Lungenanlage zusammen aus der dorsalen Leibeswand heraustretende Darm hat zunächst kein ventrales Gekröse. Dieses erscheint erst in Höhe der Bifurkation der Lungensäckchen, also mit dem cranialen Rande des *Septum transversum*. Es stößt zunächst zwischen den Hörnern des *Sinus venosus* an die Rückwand des Herzens, um am Querstück des *Sinus venosus* auf das *Septum transversum* zu treffen. Da das Herz keine Verbindung mit der ventralen Leibeswand hat, bis auf sekundäre Verwachsungen, so steht der Darm also erst durch das *Septum transversum* mit der lateralen und ventralen Leibeswand in Verbindung. Die Verbindung zwischen Darm und Leber bzw. *Septum transversum* besteht darin, daß die Ventralkante des Darmes in einem caudalwärts breiter werdenden Streifen mit dem Gewebe des Septums verwachsen ist. In der Nachbarschaft der *V. hepatica* ist diese verbindende Brücke sehr breit. Sie wird caudal davon durch die *Bursa hepato-enterica* in ein schmales ventrales Mesenterium und ein breiteres rechtes Nebengekröse geteilt. Mit dem caudalen Ende der *Bursa hepato-enterica* laufen diese beiden Gekröse wieder zusammen, so daß an der Stelle des Eintritts der *V. omphalo-*

mesenterica aus dem Mesenterium in die Leber die Verbindung zwischen Darm und Septum transversum (bezw. Leber) in breiter Fläche an der rechten Seite der Darmanlage bis zu deren ventraler Kante besteht. Caudal davon besteht noch eine kurze Strecke eine Verbindung zwischen Darm und ventraler Leibeswand durch ein sehr dünnes, z. T. unterbrochenes Mesenterium (Taf. X, Fig. 25 u. Fig. 17d) bis in Höhe des 15. Segmentes. Dann hört es gänzlich auf. Das ventrale Mesenterium besteht also nur am Septum transversum und ein kurzes Stück caudalwärts von ihm.

Nebengekröse. Es ist ein rechtes Nebengekröse vorhanden, das die rechte Wand des dorsalen Mesenteriums mit dem medialen Dorsalrande des rechten Leberlappens verbindet, wo es dem Verlauf des Ductus venosus Arantii folgt (Figg. 16 u. 17a). Dies Ligamentum hepato-cavo-pulmonale schließt zusammen mit dem dorsalen Mesenterium, dem Magen-Duodenum und dem Ligamentum hepato-entericum den Recessus pneumato-entericus (nach Broman) (Bursa hepato-enterica) ein. Das Ligamentum hepato-cavo-pulmonale erstreckt sich ungefähr vom Cranialrande der mittleren Leber bis zur Höhe der Cranialgrenze des dorsalen Pancreas. Von der Höhe der halben Leber bis etwa oberhalb des cranialen Zipfels der dorsalen Pancreasanlage ist die Verbindung zwischen dem rechten Nebengekröse und der Leber unterbrochen als Foramen Winslowii, das also cranial zum Ductus choledochus liegt (Schnitt 173 -195 = 330  $\mu$ ). Das Ligamentum hepato-cavo-pulmonale ragt hier als dicker Wulst mit freiem Rande in die Coelomhöhle (Fig. 17b und c). Darunter ist die Verbindung zwischen Ligamentum und Leber wieder hergestellt, jedoch nur auf eine sehr kurze Strecke, so daß der hier gebildete caudale Abschnitt des Recessus pneumato-entericus (Recessus hepato-mesenterico-entericus) nur 75  $\mu$  lang ist. Am caudalen Ende dieses Recessus verschmilzt die mediale Fläche des rechten Leberlappens mit dem ventralen Teil des Mesenteriums und dem Magen-Duodenum (und dem Ligamentum hepato-entericum, das keine dorso-ventrale Ausdehnung hat). Diese Verschmelzung besteht bis zur caudalen Spitze des rechten Leberlappens. Durch sie tritt die V. omphalo-mesenterica (Venenring) aus dem Mesenterium in das Lebergewebe ein.

Ein linkes Nebengekröse ist nicht vorhanden. Wohl besteht an der dorsalen Leibeswand links neben der Ansatzlinie des Mesenteriums ein sehr niedriger Wulst ungefähr in der oberen Hälfte der Leber von 390  $\mu$  Länge, doch halte ich ihn für ein zufälliges Gebilde, da sich in der Höhe der Lungenanlage links und an einer anderen Stelle der dorsalen Leibeswand auch rechts gleiche Falten befinden.

Septum transversum. Cranial im Rumpf liegen Pericardial- und Pleuroperitonealhöhle. Links tritt der Ductus Cuvieri aus dem Mesenchym des Körpers in die Leibeshöhle und legt sich eng an die Rückwand des linken Herzvorhofs an und verschmilzt

mit ihm. Dies geschieht in Höhe des Cranialrandes des linken Lungensäckchens. Rechts, wo ein Ductus Cuvieri nicht existiert, besteht schon weiter cranialwärts eine Verbindung zwischen der Wand der V. jugularis und dem rechten Herzvorhofe in Gestalt von unregelmäßigen Epithelbändern, die dieselbe Struktur haben wie das Coelomepithel, und zwischen denen Mesodermzellen verstreut liegen; vermutlich hat auch der rechte Ductus Cuvieri bestanden und dies sind seine Überreste. So springt mit diesen Verbindungen zwischen Jugularvene und Herz das Septum transversum auf beiden Körperseiten in das Coelom vor, Pericardial- und Pleuroperitonealhöhle voneinander trennend. Weiter caudalwärts finden wir zunächst noch den mittleren Teil des Herzens an das Coelomepithel der Pleuroperitonealhöhle stoßend, bis links der Ductus Cuvieri und rechts die Jugularvene in den Sinus venosus übergehen. Da schiebt sich eine Mesodermschicht zwischen Sinus venosus und Coelomepithel, so daß wir erst hier, unterhalb der Lungenanlage, von einem von der linken nach der rechten Leibeswand gehenden Septum transversum reden können. Dieses trägt ventral den Sinus venosus, während dorsal das ventrale Darmmesenterium breit in dasselbe übergeht. Zu beiden Seiten des Mesenteriums dehnen sich hier bereits die cranialen Zipfel der Leberanlage in die Leibeshöhle aus. Die Lage des Septum transversum ist bestimmt durch die dorso-caudal gerichtete rückwärtige Fläche des Herzens, an der es entlang zieht. Es verläuft also von dorso-cranialer Richtung nach ventro-caudaler (Taf. VI, Fig. 17). Es nimmt im unteren Teil, entsprechend der Annäherung an die ventrale Leibeswand, an seitlicher Ausdehnung ab und erreicht die Mitte der ventralen Leibeswand unter der Herzspitze. Sein caudalster Teil liegt in Höhe der Mitte der ventralen Pancreasanlage. An Gefäßen treten von der ventralen Körperwand durch das Septum transversum in die Leber zunächst in dessen cranialen Teil die beiden Umbilicalvenen; ferner die linke Umbilicalvene noch einmal weiter caudal, dort wo sie die seitliche Erweiterung besitzt und durch die Gefäße der Leibeswand mit der Leber in Verbindung steht. Der caudalste Zipfel des Septum transversum wird durch solche Vene, die von der Leibeswand in das Lebergewebe eintritt, dargestellt.

Die bei der Beschreibung der Leber erwähnten Verwachungsstellen des rechten caudalen und linken cranialen Leberzipfels mit der Leibeswand sind vom Septum transversum völlig getrennt.

### Coelom.

Das Coelom ist in der cranialen Hälfte des Embryos durch die darin liegenden Organe bis auf schmale Spalträume zusammengedrängt. Alle seine Teile stehen untereinander in weiter Verbindung. Ausgekleidet ist es mit einem einschichtigen Epithel von ungefähr kubischen Zellen. Die Einteilung in die verschiedenen

Teile der Leibeshöhle ist hauptsächlich durch die schräge Lage des Septum transversum charakterisiert, die oben beschrieben wurde. Wenn man vom Kopfende beginnend die Leibeshöhle verfolgt, so findet man ihren Anfang zusammenfallend mit dem cranialen Rande des Herzens und mit dem Truncus arteriosus dort, wo er sich in die Aortenbögen teilt. Der craniale Teil der Parietalhöhle ist völlig der Form des Herzens, einschließlich des Truncus arteriosus, angepaßt; das Coelomepithel berührt die Oberfläche des Herzens direkt. Median greift die Leibeshöhle um den Truncus arteriosus herum, außer an der erwähnten Verwachungsstelle zwischen dieser und der ventralen Leibeswand. Dorsal reicht die Parietalhöhle bis an die Vv. cardinales anteriores, zunächst soweit wie das Herz reicht; dann aber, caudalwärts vom Sinus venosus, dringt sie an der Medianseite der Vv. card. post. in die dorsale Leibeswand ein und umfaßt so Lunge und Darm (Recessus parietales dorsales). Weiter unten dringt sie auch lateral, an den Außenseiten der Urnieren in die dorsale Leibeswand. Diese Recessus werden von dem Recessus parietalis ventralis (der primitiven Pericardialhöhle) getrennt. Eingeleitet wird diese Scheidung durch den aus der Leibeswand austretenden Ductus Cuvieri links und dessen Reste rechts. Bisher war die Parietalhöhle ventral und lateral begrenzt durch die entsprechenden Leibeswände, dorsal in der Medianlinie durch den Darm und zu dessen Seiten durch die Vv. cardinales ant. Jetzt tritt die eben erwähnte Scheidung ein, durch den Ductus Cuvieri eingeleitet und in der Hauptsache durch das Septum transversum bewirkt; diese Scheidung ergibt einen einheitlichen, ventralen Recessus parietalis einerseits und die Recessus parietales dorsales andererseits, die durch den Darm und das dorsale Mesocardium (ventrales Mesenterium) paarig gestaltet sind. Die Scheidung dieser beiden Höhlen erfolgt endgültig dort, wo der Ductus Cuvieri sin. resp. die rechtsseitige Cardinalvene in den Sinus venosus übertreten. Das schräg gelegene Septum transversum trennt also den caudalen Teil der primitiven Pericardialhöhle von der caudal und dorsal gelegenen übrigen Leibeshöhle. Seine bis auf den Sinus venosus glatte, ventro-craniale Fläche wendet er der Parietalhöhle zu, während in seine dorso-caudale Fläche das Gewebe der Leber eingewachsen ist und median an ihm die Darmanlage durch das ventrale Mesenterium befestigt ist (Ligamentum hepato entericum). Der Übergang von den Recessus parietales dorsales in die Pleuroperitonealhöhle ist völlig offen. In der Rückwand der Recessus parietales dorsales ist zu beiden Seiten des Mesenteriums je ein starker Wulst zu erkennen, der cranial zunächst von den Vv. cardinales post., dann aber von den Urnieren ausgefüllt wird. Wo diesen Urnierenwülsten die beiden Leberlappen entgegenstehen, erhält die paarige Leibeshöhle durch den medianen Darm die Form zweier nebeneinander stehender HH (vgl. beispielsweise Fig. 17b und c).

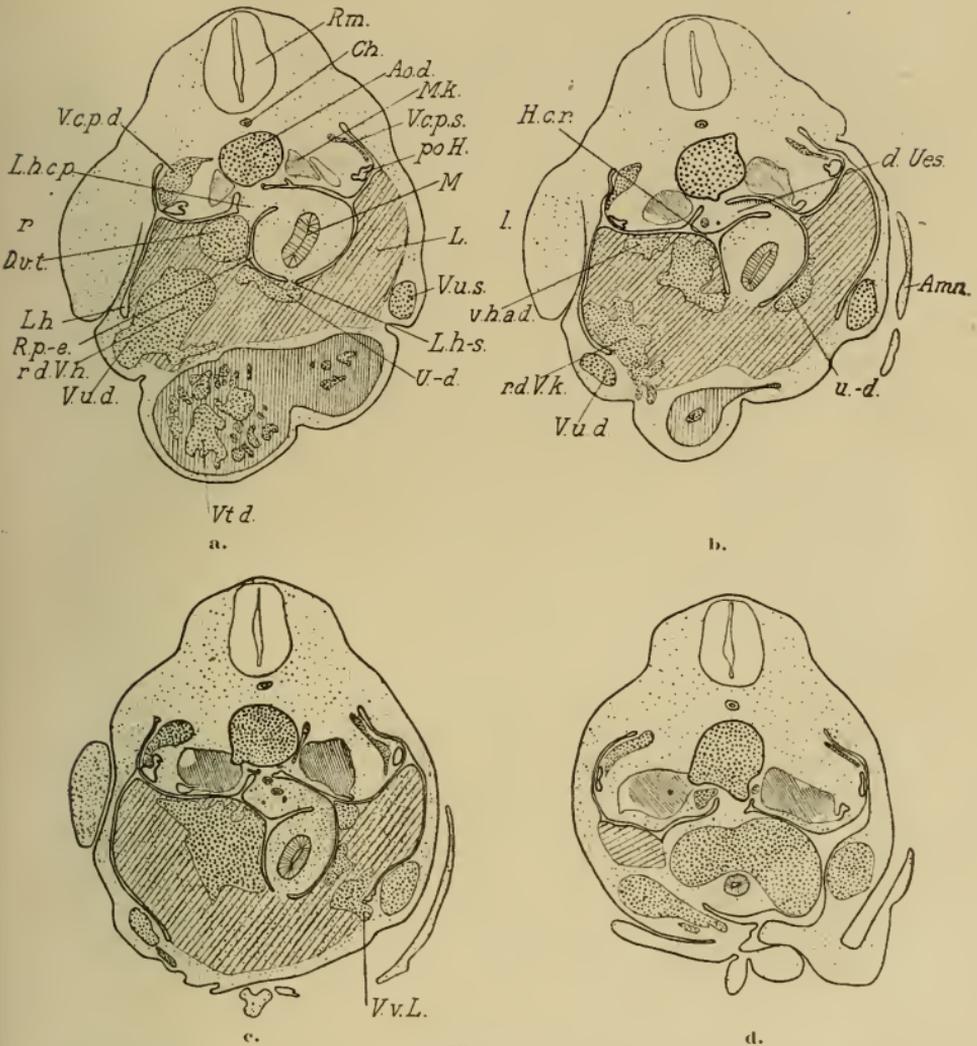


Fig. 17.

Embryo B, 4 Querschnitte, die das Nebengekröse und den Hiatus comm. recessum darstellen. Die Leibeshöhlenspalten sind übertrieben weit gezeichnet. Von der Urnierenanlage sind nur Malpighische Körperchen und primäre Harnleiter gezeichnet. Vergr. ca. 24 fach. a) Schnitt 163; b) Schnitt 178; c) Schnitt 188; d) Schnitt 226. Amn. = Amnion; Ao. d. = Aorta dorsalis; Ch. = Chorda; d. Ues. = d. Mes. = dorsales Mesenterium; D. v. t. = D. v. A. = Ductus venosus Arantii; H. c. r. = Hiatus communis recessum; L. = Leber; l. = linke Körperseite; Lh. = Leibeshöhle; L. h. c. p. = Ligamentum hepato-cavo-pulmonale; L. h. s. = L. h. e. = Ligamentum hepato-entericum; M. K. = Malpighisches Körperchen; po. H. = pr. H. = primärer Harnleiter; r. = rechte Körperseite; r. d. v. k. = r. d. V. h. = ramus dexter V. hepaticae; Rm. = Rückenmark; R. p.-e. = Recessus pneumato-entericus; U.-d. = Verbindung zwischen V. umb. d. und Ductus ven. Arantii. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Fig. 16.

Die rechte Seite der Leibeshöhle steht in Leberhöhe mit der Anlage der Bursa hepato enterica durch den Hiatus communis recessum (Foramen Winslowii) in Verbindung. Von diesem aus erstreckt sich cranialwärts der Recessus pneumato-entericus (sup. sacci omenti). Er reicht bis zur unteren Grenze des entodermalen rechten Lungsäckchens hinauf. Am cranialen Rande des Hiatus begrenzt er den Darm (Magen) sowohl lateral als auch dorsal (Fig. 17b). Weiter kopfwärts greift er ventral etwas mehr um den Magen als dorsal, so daß er hier halbkreisförmig lateral vom Magen liegt (Fig. 17a). Je weiter man ihn aufwärts verfolgt, desto weiter ist er ventralwärts verlagert und desto schmaler wird er. So liegt er an seinem cranialen Ende fast ventral vom Darm (Taf. IX, Fig. 24). Caudalwärts geht der Recessus pneumato-entericus unmerklich in den Recessus hepato-mesenterico-entericus über (ich folge der Nomenclatur von Broman [9]). Dieser im Querschnitt winklige Recessus (Fig. 17b) wird mit dem Dünnerwerden des Magens vor dem Übergang des Magens in das Duodenum und mit der Verbreiterung des Nebengekröse-Wulstes rinnenförmig (im Querschnitt bogenförmig). Er begrenzt in der Hauptsache den Darm lateral und dorsal und endet breit (Fig. 16). Die Länge der ganzen Bursa beträgt 65 Schnitte — 975  $\mu$ . Davon entfallen auf den oberen Zipfel (Rec. pneum.-ent.) allein 552  $\mu$ , auf den Hiatus communis recessum 345  $\mu$  und auf den unteren Zipfel nur 75  $\mu$ . Links ist kein Recessus vorhanden.

Die Einheitlichkeit der paarigen Leibeshöhle wird gestört durch das Anwachsen der Leberoberfläche an die Leibeswand mit ihrem cranialen linken und caudalen rechten Zipfel. Mit dem caudalen Ende der Leber wird die Pleuroperitonealhöhle geräumiger, da nur Darm und Urnieren noch ihr Lumen beschränken. Die Paarigkeit erhält sich noch ein Stück weit durch das ventrale Mesenterium, das Darm mit ventraler Leibeswand verbindet. Am Bauchstiel geht die Leibeshöhle in das extraembryonale Coelom über. Caudal reicht es geräumig bis zur Kloake, zum caudalen Rand der Hinterextremitäten (35.-36. Ursegment).

### Harn- und Geschlechtsorgane.

Ich nehme an, daß das mächtige Excretionsorgan beider Embryonen eine Urniere ist und nicht einer Vorniere entspricht. Für die Annahme einer Urniere spricht einmal der Vergleich mit den gleichaltrigen Stadien anderer Säugetiere, dann aber auch das Vorhandensein eines vollständig ausgebildeten Harnleiters und das Fehlen äußerer Glomeruli. Ob aber alle Kanälchen der Anlage wirklich Urnierenkanälchen sind, und nicht einzelne doch der Vorniere angehören, läßt sich nicht entscheiden.<sup>11)</sup> Die Aufeinanderfolge der einzelnen Kanälchen, ihre Lagebeziehungen zu-

<sup>11)</sup> Felix (12) sagt p. 777: „Es geht also nicht an, bei der ersten Untersuchung eines fertig gebildeten Organes über seinen Vornieren- oder Urnierencharakter zu bestimmen; das ist unmöglich.“

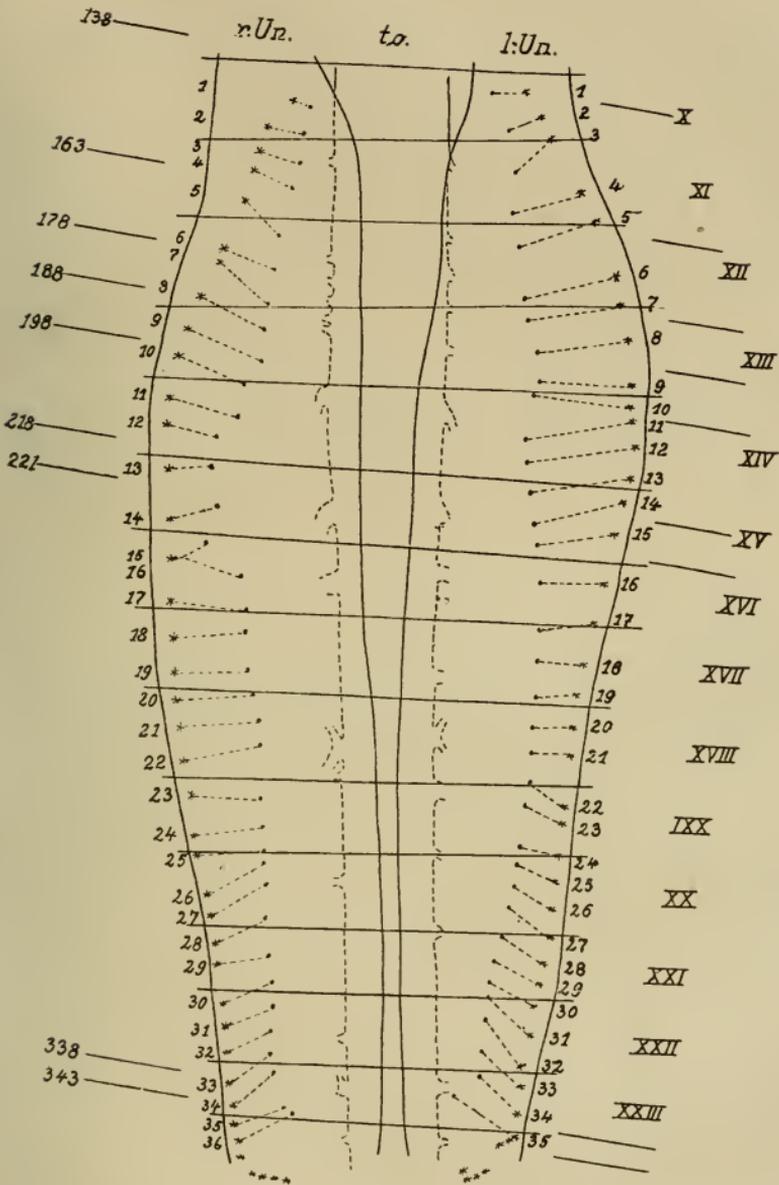


Fig. 18.

Embryo B, Schema der Urnierenanlage, die Verteilung der einzelnen Kanälchen auf die Körpersegmente zeigend. Ventralansicht. Es sind nur die Einmündungen der Kanälchen in die primären Harnleiter (+) und in die Bowmannschen Kapseln (•) gezeichnet. Vergr. 44fach. to. = Ao. = Aorta dorsalis mit abgehenden Urnierenarterien; r. und l. Un. = rechte und linke Urniere. Die römischen Zahlen geben die Körpersegmente an, deren Grenzen durch Querstriche dargestellt sind.

einander und ihre Verteilung auf die einzelnen Segmente des Körpers ist in Fig. 18 dargestellt, in der auch die segmentalen Seitenäste der Aorta angedeutet sind.

Wie im vorigen Kapitel bereits erwähnt wurde, setzt sich die Urnierengeschlechtsfalte noch cranialwärts über die Urniere hinaus fort und ist in dieser Fortsetzung mit der *V. cardinalis posterior* angefüllt. Die Urnierengeschlechtsfalte liegt zu beiden Seiten der Aorta und des Mesenteriums an der Rückwand der Leibeshöhle. Die Falte mit der *V. card.* beginnt bei B links in der Höhe der Bifurcation der Lungensäckchen, rechts etwas tiefer. Die Urniere selbst fängt links in der Höhe der Leberspitze, auf der Grenze zwischen 9. und 10. Segment, rechts im 10. Segment selber an. Caudal reichen die Urnieren bis in das Gebiet der Hinterextremitäten (31. Segment), bis ziemlich dicht an die Einmündung des primären Harnleiters in die Kloake heran (Taf. VI, Fig. 17), wobei die rechte Urniere etwas weiter caudal reicht als die linke. Im ganzen erstreckt sich die Urniere bei B über 22 Segmente. Die Form der Urniere wird beeinflusst durch die Lage und Größe der Malpighischen Gefäße, durch den primären Harnleiter und z. T. auch durch benachbarte Organe. Sie ist in ihrem mittleren Teil am stärksten und nimmt nach beiden Enden zu an Umfang ab. Die linke Urnierenfalte ist dicker als die rechte, ihre Kanälchen haben eine größere Ausdehnung als die der linken Seite. — Beim Embryo A beginnt das Cranialende der Urniere rechts im 11. Segment (106. Schnitt) links ebenfalls im 11. Segment (111. Schnitt). Dies ist gegen B sehr viel weiter caudalwärts, besonders im Vergleich zur Lage des Darmtractus und der Lungenanlage. Caudal reicht die Urniere bei A rechts bis zum 31., links bis zum 30. Segment.

Der primäre Harnleiter bei B endigt links dadurch, daß er in den Tubulus collectivus des ersten Kanälchens übergeht, rechts ragt er blind geschlossen etwas über die Abgangsstelle des ersten Kanälchens hinaus. Somit fällt das craniale Ende des primären Harnleiters mit dem der Urniere zusammen. Sein Verlauf ist im allgemeinen an den Lateralrand der Urniere gebunden. Nur im cranialen Teile der Urniere liegt er am Ventralrande der Falte, zieht aber bald nach der Außenseite der Falte, die er noch oberhalb des Hiatus communis recessum erreicht. Über das Caudalende der Urnierenanlage hinweg setzt sich der primäre Harnleiter nach der Kloake fort, wobei er allmählich in das Mesoderm zu liegen kommt. Beide prim. Harnleiter konvergieren etwas miteinander und münden von der Seite her in die Kloake ein (Taf. VI, Fig. 17 u. Fig. 14).

Der primäre Harnleiter ist bei A durchweg flach, bei B eine abgeplattete Röhre, die mit ihrer Breitseite an der Oberfläche der Urnierenfalte liegt. Das an der Kloake schwache Rohr verbreitert sich allmählich vom Caudalende der Urnierenanlage an, um cranialwärts dann an Umfang sehr allmählich wieder abzunehmen. Eine Erweiterung der primären Harnleiter in der Nähe

der Kanälchenmündungen habe ich auch im cranialen Teile nicht feststellen können.

Die Anzahl der angelegten Kanälchen bei A und B ist nicht dieselbe; A weist jederseits 36 auf und B 41. Figur 18, bei der die Mündungen der Tubuli in den primären Harnleiter einerseits und in die Bowmannschen Kapseln andererseits eingetragen und die beiden Mündungen von jedem Kanälchen durch einen Strich miteinander verbunden sind, gibt die Verteilung der Kanälchen an. Die Mündung in die Bowmannsche Kapsel aber gibt nicht die Lage des Malpighischen Körperchens genau wieder, da diese sich teils caudal, teils

cranial von der Mündung ausdehnen. Die Lage der einzelnen Kanälchen in der Urnierenfalte ist dadurch charakterisiert, daß die Malpighischen Körperchen die mediale und ventrale Ecke der Falte einnehmen. Hier liegen sie, dicht aneinander stoßend, in einer Säule übereinander. Die Mündungen der Kanälchen in die Bowmannschen Kapseln liegen an deren lateralen Enden. Nehmen die Bowmannschen Kapseln die inneren seitlichen Ecken der Urnieren-Geschlechtsfalten ein, so liegen die primären Harnleiter in den äußeren seitlichen

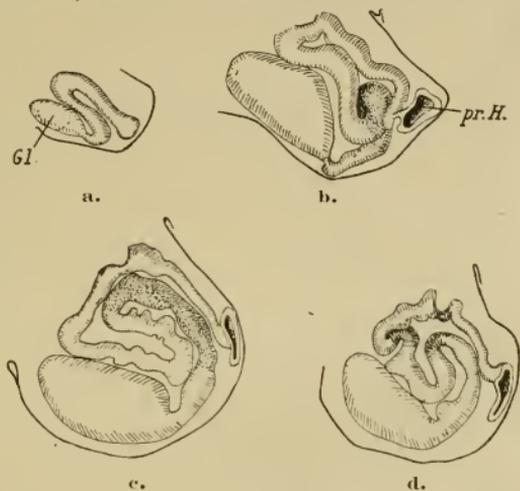


Fig. 19.

Embryo B, Urnierenkanälchen der linken Seite in der Aufsicht. Graphische Rekonstruktion. Vergr. 51 fach. Gl. = Glomerulus; pr. H. = primärer Harnleiter. Der sekretorische Teil der Kanälchen ist punktiert. a) 1. Kanälchen, Schnitt 136—140; b) 6. Kanälchen, Schnitt 170—179; c) 18. Kanälchen, Schnitt 246—251; d) 29. Kanälchen, Schnitt 306—310.

Ecken. Zwischen beiden erstrecken sich die Kanälchen (Fig. 19). Diese werden in ihrer Lage noch beschränkt durch die dorsal von dem primären Harnleiter verlaufende *V. cardinalis posterior*. Medial drängen die Kanälchen nicht über die Mitte der Malpighischen Körperchen hinaus. Jedem Malpighischen Körperchen entspricht ein in den Harnleiter mündendes Kanälchen, nur bei B in der rechten Urniere haben 15. und 16. Kanälchen eine gemeinschaftliche Mündung in den primären Harnleiter; sie stoßen in dem quergelegenen dorsalen Kanälchenteil zusammen.

Die Form der einzelnen Kanälchen ist verschieden. Vorausgeschickt sei, daß alle angelegten Kanälchen bei A und B mit dem primären Harnleiter in offener Kommunikation stehen. Die

ersten Kanälchen, von der cranialen Spitze an gerechnet, stellen eine einfache S-Schleife dar, deren ventral und medial gelegener Schenkel zur Bowmannschen Kapsel schwach erweitert ist und in seiner Mitte einen kleinen kugelförmigen Glomerulus trägt (Fig. 19a). Die zweiten Urnierenkanälchen sind in allen Teilen größer. Auffällig ist, daß die Bowmannsche Kapsel fast leer ist und nur im caudo-medialen Winkel ein ganz winziger Glomerulus sich findet. Weiter caudalwärts nehmen sowohl Kanälchen als auch die Malpighischen Körperchen immer mehr an Größe zu, wobei ich letztere, bis eben auf die cranialen, stets von ihrem Glomerulus gänzlich ausgefüllt finde. Ein Vergleich der caudalwärts aufeinanderfolgenden Kanälchen zeigt den Gang ihrer Entwicklung an. Sie bleiben nicht so glatt wie das erste, sondern verlaufen unregelmäßig geschlängelt, was auf ein Längenwachstum hindeutet. Sie behalten zunächst die S-Form bei, bald aber erfährt der an der Bowmannschen Kapsel gelegene Scheitel ein so starkes Längenwachstum, daß dieser Teil zunächst caudalwärts zur Schleife ausbiegt, die senkrecht zur Ebene des übrigen Kanälchens steht (Fig. 19b). Indem diese Schleife größer wird, dreht sie sich um  $90^{\circ}$  und legt sich so wieder in die Kanälchenebene hinein, wobei sie sich zwischen den äußeren und den mittleren Schenkel des S legt (Fig. 19c). Dadurch erhält das ganze Urnierenkanälchen mäandrische Form. Eine weitere Komplikation ist nicht vorhanden, nur finde ich in der Mitte der ganzen Urnierenanlage, wo die Kanälchen die höchste Ausbildung zeigen, daß der Teil des Kanälchens, der quer zu den anderen Schleifen an der Rückenwand der Urnierenfalte verläuft, sich stark fältelt (Fig. 19d). Daß die Kanälchen in der Mitte der Anlage am weitesten entwickelt sind, deutet darauf hin, daß die Urniere nicht nur caudalwärts, sondern auch cranialwärts gewachsen ist. Die mäandrische Form reicht ungefähr bis zum 23. Körpersegment. Von da an bis zum Caudalende der Urnierenanlage finden sich in abnehmender Reihenfolge alle Entwicklungsstadien der Kanälchen, von der S-Form bis zur T-Form, die hier durch Hochbiegen der Schenkel mehr einer Y-Form entspricht. Bei A zeigen die letzteren Kanälchen sogar noch Olivenform. Eine Erweiterung der Kanälchen unmittelbar hinter der Bowmannschen Kapsel (Fig. 19d) deutet vielleicht auf eine Sprossenbildung oder Abspaltung hin.

Was die innere Struktur der Kanälchen betrifft, so ist zu sagen, daß sich Tubulus collectivus und Tubulus secretorius beim ersten Kanälchen noch nicht unterscheiden lassen, beim zweiten aber beginnt der Unterschied zwischen ihnen bereits markant zu werden. Sämtliche Kanälchen stimmen darin überein, daß der Tubulus collectivus, der unmittelbar zum primären Harnleiter führt, geradegestreckt und von engem Lumen ist. An ihn schließt sich der oben erwähnte, quergestellte Schenkel mit der Tendenz zur Schlingelung und an diesen wieder die beiden nächsten Schenkel an, die ihrer Struktur nach noch zum Collectivus zu rechnen wären.

doch dürfte sich in diesen Teilen später noch Drüsenepithel bilden. Der nächstfolgende Schenkel stellt mit seinem hohen, scharfkantigen und blassen Cylinderzellen den eigentlichen sekretorischen Teil des Tubulus dar. Das letzte Stück des Kanälchens, das an die Bowmannsche Kapsel stößt, hat wieder das Aussehen des Tubulus collectivus. Der histologisch erkennbare sekretorische Teil des Kanälchens ist also sehr kurz. Desgleichen ist die Gegend der Urniere, in der überhaupt eine Differenzierung des sekretorischen Epithels bisher stattgefunden hat, beschränkt; nur die Kanälchen 2 bis 19 weisen solchen sekretorischen Teil auf. Das Epithel der Malpighischen Körperchen ist flach, nur gegenüber der Mündung des Tubulus ist es kubisch. Von Rückbildung ist an den Urnieren nichts zu bemerken.

Die Kloake ist in Taf. VI, Fig. 17 und Fig. 14 dargestellt. Das Septum urorectale, das den Mastdarm von dem ventralen Kloakenrest trennt, ist bereits weit ausgebildet, bei A jedoch viel weniger weit als bei B. Es erreicht hier beinahe die ganze Länge der Kloake. So kommt es, daß die Verbindung zwischen Mastdarm und ventralem Kloakenrest nur im dorso-caudalen Teil der Kloake besteht und relativ eng ist; bei A ist sie weiter als bei B. Das Epithel des Rectums ist hoch cylindrisch, das des ventralen Kloakenrestes flach. Der ventrale Kloakenrest hat eine fast vier-eckige Form. Er wird begrenzt ventral durch die Kloakenmembran und cranial durch eine neu gebildete Kloakenwand, die caudal eingebuchtet ist, womit die Längsteilung des Kloakenrestes in Harnblasen- Harnröhrenanlage und Sinus urogenitalis eingeleitet ist. Bei A ist diese Einbuchtung der neugebildeten Wand noch nicht zu bemerken. Die Allantois mündet cranial in die Kloake im Dorsalteile der neugebildeten Wand. Dicht daneben, in die Dorsalwand des ventralen Kloakenrestes, münden jederseits die primären Harnleiter, also ebenfalls in den cranialen Teil der Kloake. Das Lumen der Kloake nimmt ventralwärts immer mehr ab. Die Wände legen sich eng aneinander und verschmelzen miteinander, so daß das ventrale Drittel des ventralen Kloakenrestes ohne Lumen ist und eine Kloakenplatte gebildet wird. Diese Platte zeigt in der Mitte nach dem ventralen Rande zu eine Verdickung (Taf. VI, Fig. 17 u. Fig. 20a). Der Ventralrand, der so gebildet wird, bildet nur in seiner cranialen Hälfte eine Kloakenmembran, in der sich Ektoderm und Entoderm berühren (Fig. 20a). In der caudalen Hälfte sind beide durch Mesoderm getrennt.

Im Gebiete der Urnieren entspringen von der lateralen Peripherie der Aorta jederseits 16 Arterien. Sie sind weder paarig noch segmental angeordnet. Um zum nächsten Glomerulus zu gelangen, hat jede Arterie nur einen ganz kurzen Weg zurückzulegen, wegen der geringen Entfernung zwischen Aorta und medialer Urnierenwand. Die meisten Arterien treten in horizontaler Richtung aus der Aorta, nur einzelne in der Mitte der Urnierenanlage biegen caudalwärts ab. Jederseits haben die 10. und 11.

Arterie einen gemeinsamen Ursprung aus der Aorta, sie liegen links und rechts in gleicher Höhe.

Die Venen der Urniere sind wegen des sehr schlechten Füllungszustandes höchst undeutlich zu erkennen. Sicher ist, daß von der Vena cardinalis posterior mediale und laterale capilläre Seitenäste ausgehen (Taf. X, Fig. 25), von denen die medialen bis an die Dorsalseite der Kanälchenknäuel mit Sicherheit zu verfolgen sind, während die lateralen zwischen primärem Harnleiter und dem Knäuel an der ventralen Wand der Urnierenfalte bis an das Malpighische Körperchen heranlaufen. Hier bestehen z. T. Querverbindungen, die auf die Bildung einer Vena subcardinalis hindeuten.

Die Ureteren treten unweit der Kloake in dorsaler Richtung aus den primären Harnleitern (Taf. VI, Fig. 17 u. Fig. 14). Das Stück der letzteren zwischen der Uretermündung und der Kloake ist erweitert. Es ist der Länge nach eingeknickt, so daß es auf den Querschnitten einen Winkel darstellt, dessen Scheitel lateral liegt (Fig. 20c). Der dorsal gelegene Schenkel geht in die Ureterenknospen über, während der ventrale sich in den primären Harnleiter fortsetzt. Man muß also sagen, daß die Ureteren von der medialen Seite der primären Harnleiter abgehen. Die Ureteren gehen in dorsaler Richtung ab, biegen aber, der linke unmittelbar, der rechte nach kurzem dorsalen Verlaufe, cranialwärts ab, zur Dorsalseite der Urniere hinstrebend. Beide Knospen sind ungefähr gleich groß. Ihr Querschnitt ist in der Nähe des primären Harnleiters oval, wird aber gegen das blind geschlossene Ende kreisrund. Die Ureterenknospen bei A entsprechen in ihrer Lage denen bei B. Sie sind klein und kugelförmig und stehen durch einen Stiel mit dem primären Harnleiter in Verbindung.

Mit der Anlage des letzten Kanälchens ist die Urniere caudal begrenzt. Sie ist hier am Ende von Mesenchym umgeben. In ihrer Verlängerung aber, kurz hinter dem Caudalende, beginnt ein kleines Stück stark verdichteten Gewebes, das sich beiderseits medial und etwas dorsal vom primären Harnleiter parallel mit diesem erstreckt und nach der Spitze der Ureteren hinzieht. Dieses wird von dem verdichteten Gewebe wie von einer Kappe umschlossen. Das Gewebe nimmt auf seinem Wege an Dichtigkeit immer mehr ab, ist aber an der Ureterenspitze noch sehr deutlich erkennbar (Fig. 20, c—e). Dann verliert es sich im Verlauf mit den Ureteren allmählich im Mesenchym. Die Anlage ist das nephrogene Gewebe, das um die Spitzen der Ureteren als metanephrogenes Gewebe bestimmt ist, den Drüsenteiler der Nachniere zu bilden. Bei A ist die Trennung des Stranges von dem Caudalende der Urnierenanlage noch nicht ganz durchgeführt. Es besteht eine dünne Verbindung zwischen beiden. Der Verlauf des Stranges ist hier der gleiche wie bei B vom letzten Kanälchen zur Ureteranlage, die er wie eine Kappe umgibt. Er liegt ihr aber nicht direkt auf, sondern eine lichtere Gewebslage ist zwischen ihm und dem Ureterepithel zu sehen.

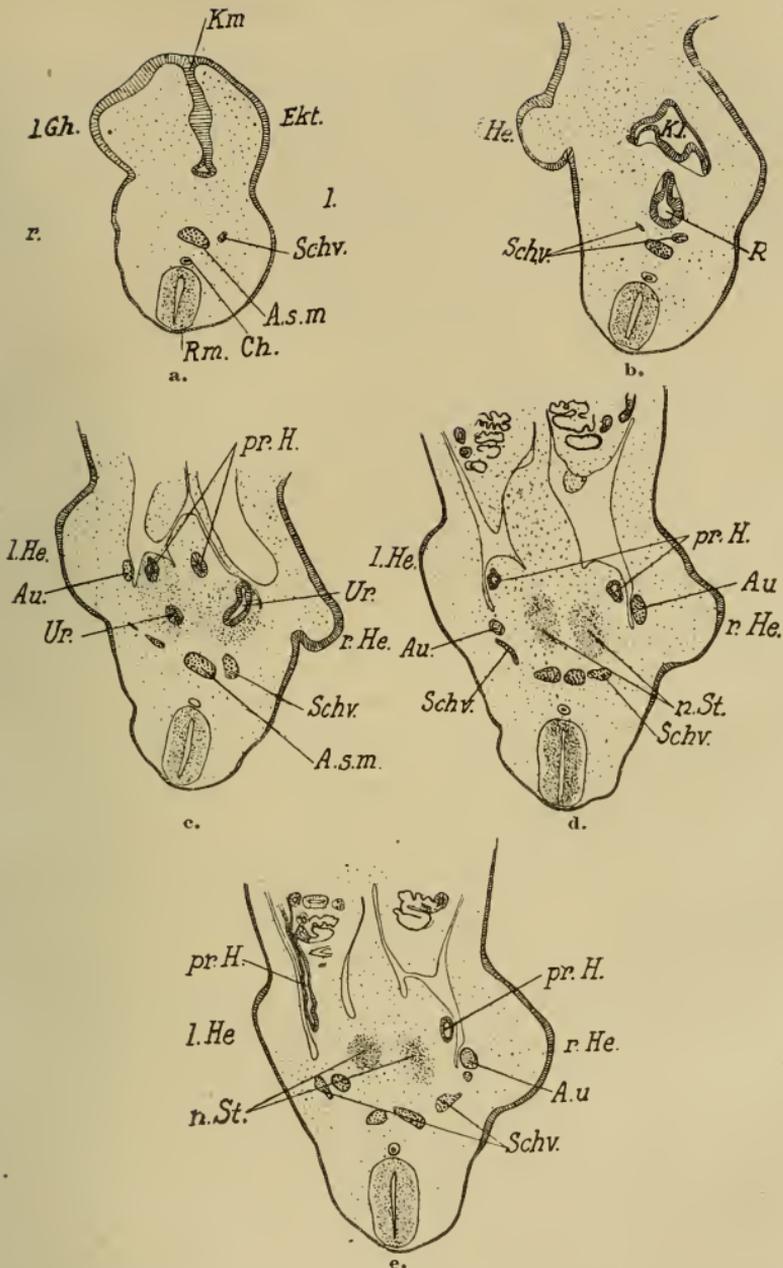


Fig. 20.

Embryo B, Schnitte durch die Gegend der Hinterextremitäten und der Kloake. Vergr. 26 fach. a) 298; b) 311; c) 327; d) 338; e) 343. A. s. m. = A. sacralis media; A. u. = A. umbilicalis; Ch. = Chorda; Ekt. = Ektoderm; l. Gh. = linker Geschlechtshöcker; l. und r. He. = linke und rechte Hinterextremität; Kl. = Kloake; Km. = Kloakenmembran; n. St. = nephrogener Strang; pr. H. = primärer Harnleiter; Rm. = Rückenmark; Schv. = Schwanzvene; Ur. = Ureter.

Keimanlage. Bei A und B ist das Epithel der Urnieren-geschlechtsfalte, das einschichtig ist, in der medianen Hälfte etwas verdickt, die Kerne sind senkrecht gestellt, das Plasma dunkler. Diese Erscheinung ist bei dem jüngeren Embryo deutlicher ausgeprägt als bei B. Das verdickte Epithel ist meist zweischichtig, nur an sehr beschränkten Stellen dreischichtig. Das Ganze stellt die Keimanlage dar.

## Nervensystem.

### Hirn.

Da das Hirn von A besonders stark durch den Druck zusammengedrückt ist, fällt es für unsere Betrachtung völlig aus. Vom Zentralnervensystem von B wurde ein Plattenmodell in 88facher Vergrößerung angefertigt (Taf. III, Figg. 7—9). Das Hirn von B steht unter dem Zeichen vieler Falten. Überall begegnet man ihnen, besonders aber am Vorderhirn. Diese Falten, die in das Hirninnere als mächtige Wülste vorspringen, sind teilweise soweit eingestülpt, daß sie sackartige Vertiefungen bilden. An einzelnen Stellen, wo im Eingang zu solchen tiefen Falten die Oberflächen der Hirnwände aufeinander stoßen, sind diese miteinander verlötet (Figg. 21—23). Dies beweist deutlich, daß die Falten schon bei Lebzeiten bestanden haben und nicht erst durch die Konservierung hervorgerufen wurden. Diese hat anscheinend nur an wenigen Stellen die Falten vertieft, nämlich überall da, wo ein Zwischenraum zwischen Mesoderm und Hirnwand klafft. Die Falten nun zwingen zu dem Schluß, daß das Hirn stärker wuchs als der übrige Kopf, und zwar ist es sowohl in die Länge als auch in die Breite gewachsen. Die Längenausdehnung macht sich am Hirn in diesem Stadium normalerweise in den Krümmungen (Brücken- und Scheitelkrümmung) bemerkbar und wir sehen am Modell auch für unser Stadium sehr scharfe Krümmungen. Nur an einer Stelle hat sich die Längenausdehnung in einer Ringfurche Platz gemacht, gleich hinter der Brückenkrümmung, vor dem Myelencephalon. Für die Seitenausdehnung aber ist im Kopfe kein Raum, da das umgebende Kopfmesoderm jeder seitlichen Ausdehnung Widerstand entgegengesetzt. Das Dickenwachstum muß daher zur Faltung parallel der Längsachse führen, da die innere Lichtung den einzigen freien Raum des Kopfes darstellt. Bei dem Hirne von B ist nur das Myelencephalon von solchen Längsfalten frei. Abgesehen von diesen Wachstumsfalten finden sich auch noch andere seichte Falten oder besser Ausbuchtungen der Wände, die Hirnsegmente. Bei den Wachstumsfalten dokumentiert sich stets die Entstehung der Falte, auch dort, wo durch die Verschmelzung der Randschleier die Faltung äußerlich verborgen ist (cf. Fig. 22). Die Wachstumsfalten erschweren die Determination der normalen Hirnteile; sie können aber, wenn es sich hierbei nicht nur um einen individuellen Fall handeln sollte, zu einem außerordentlich

interessanten Problem werden, wenn erst ein größeres Material von *Phocaena communis* zum Vergleich vorliegt.

Am ungeschnittenen Embryo B waren das eingesunkene Dach des Rautenhirns, seine Neuromeren und die Ohrbläschen zu erkennen. Auf den ersten Blick fällt uns am Modell des Hirns die Mächtigkeit des Rautenhirns gegenüber dem Mittel- und Vorderhirn auf. Die Hirnbeugen sind so stark, daß die Basis des Hinter- und Vorderhirns in der Sattelspalte einander parallel verlaufen. Die Scheitelbeuge ist am Isthmus gelegen; zu ihr gehört wohl auch noch eine schwächere vordere Beugung unter der Grenze zwischen Mittel- und Zwischenhirn. Die Nackenbeuge liegt am Ende des Rautenhirndaches, die Brückenbeuge an der Stelle der größten Hirnbreite. Diese liegt im vorderen Rautenhirn. Die engste Stelle des Hirnes, sowohl dorso-ventral, als auch lateral, liegt an der Scheitelbeuge und entspricht dem Isthmus.

Bei der Betrachtung des vor dem Isthmus gelegenen Hirnteiles fällt zunächst ins Auge, daß das an den Isthmus anschließende Mittelhirn dorsoventral beträchtlich dünner ist als das Vorderhirn; ferner daß bei weit ausgebildeter Augenanlage die Hemisphären noch nicht zu erkennen sind. Dann aber, besonders bei Betrachtung von vorne, ist eine deutliche Neuromerie zu sehen, die, da das Hirnrohr geschlossen ist, nach von Kupffer (37) als sekundäre Neuromerie zu bezeichnen wäre.

Um näher hierauf einzugehen, muß ich zuerst die Grenzen der einzelnen Hirnabschnitte feststellen, soweit das möglich ist. Die Grenze zwischen Telencephalon und Diencephalon markiert sich deutlich durch eine stark ausgeprägte Furche (*Fossa mesodiencephalica*), die, im dorsalen Teile den Medianwulst unterbrechend, zum hinteren Teile des *Recessus opticus* verläuft. Beiderseits von der Medianlinie ist die Furche durch ein Grübchen vertieft. Solche Grübchen können auch nur als eine Folge starken Wachstums aufgefaßt werden. Auch ventral vom *Recessus opticus* ist die Furche weiter zu verfolgen. Sie ist hier aber flacher und biegt etwas ventralwärts ab. Hier liegen ebenfalls in ihrem Verlaufe am Grunde der Augenblasenstiele zwei Grübchen, die tiefer und größer sind als die dorsalen. Im Innern entspricht die Grenze zwischen Telencephalon und Diencephalon einem Vorspringen der Wand, jedoch nicht in leistenförmiger Art, sondern die Umgebung der äußeren Grübchen dringt bruchsackartig in das Innere vor; die dazwischenliegenden Stellen, soweit sie nicht von den Augenblasenstielen in Anspruch genommen werden, dringen verdickt ebenso in das Innere vor, wobei man aus der ganzen Form und der Mantelschicht erkennen kann, daß diese starken Verdickungen ursprünglich aus grübchenartigen Vertiefungen hervorgingen und dann durch Aneinanderlegen der äußeren Wände und Verschmelzung der Randschleier entstanden sind. Durch diese einzelnen Vorsprünge in das Innere wird das Lumen stark verengert. Ist die Grenze zwischen Telencephalon und Diencephalon sehr deut-

lich und in die Augen fallend, so sind die zwischen den anderen Hirnteilen sehr viel ungewisser. Als Grenze zwischen Diencephalon und Mesencephalon müßte die Lage der Commissura posterior bestimmend sein; Commissuren sind jedoch am Hirn nicht zu erkennen. Ich sehe deshalb eine seichte Furche, die gleichzeitig Encephalomergrenze ist, als die Grenze zwischen Vorder- und Mittelhirn an; sie verläuft von dorsal hinten nach ventral vorn bis auf den ventralen Basalteil, rings um das Hirnrohr herum. Einen Beweis dafür, daß dies tatsächlich die gesuchte Grenze ist, kann ich nicht geben, sondern es nur vermuten. Die Grenze zwischen Mesencephalon und Metencephalon ist im Isthmus gelegen, wo eine scharfe Furche vom höchsten Punkt der Sattelspalte zur Scheitelbeuge verläuft. Die Grenze zwischen Metencephalon und Myelencephalon ist ebenfalls ohne weiteres nicht zu erkennen. Da das Metencephalon dem ersten Rautenhirnneuromer entspricht, gehe ich besser auf diese Grenze erst bei der Besprechung der Neuromerie des Rautenhirns ein.

In dem vor dem Isthmus gelegenen Teile des Hirns verläuft auf der Dorsalseite eine mediale Längskante. Sie geht von der Isthmusenge bis vor den rostralen Hirnpol, nur unterbrochen durch die Grenzfurche zwischen Telencephalon und Diencephalon. In ihrem Verlauf zum Hirnpol macht sich eine Abweichung von der Medianlinie nach links geltend, die gegen das Ende so stark wird, daß hier die Kante fast die linke Seitenwand erreicht (Taf. II, Figg. 8, 21 u. 22). Auf diese Abweichung werde ich zum Schluß noch zu sprechen kommen. Von Encephalomeren des Vorder- und Mittelhirns sind 5 zu unterscheiden. Nach von Kupffer (37, p. 75) lassen sich diese zur Grenzbestimmung zwischen den vorderen Hirnabschnitten benutzen: „Es würden sich demnach die 5 vor dem Rautenhirne nachweisbaren Neuromeren derart auf bleibende Hirnabschnitte verteilen, das das erste sich mit dem Telencephalom deckt, das zweite und dritte als parencephales und synencephales Neuromer in das Diencephalon oder Zwischenhirn aufgehen, das vierte und fünfte zusammen das Mittelhirn bilden.“ Wir werden sehen, daß die von mir vermutete Grenze zwischen Mittel- und Vorderhirn nach diesen Vermutungen von Kupffers der Grenze zwischen 3. und 4. Encephalomer entspricht. Das vorderste dieser Segmente an meinem Modell ist das Telencephalon (Taf. III, Figg. 7—9), seine Grenze zum zweiten Segment ist die Grenzfurche zwischen Tel- und Diencephalon, die oben beschrieben wurde. Das zweite Encephalomer ist das kleinste und flachste. Es entspricht dem parencephalen Neuromer v. Kupffers. Seine Grenze wieder gegen das 3. deutet sich im Profil der Medianleiste an und wird jederseits davon durch zwei flache Gruben markiert, die in sehr flache Rinnen ventralwärts auslaufen. Auf der rechten Seite ist deutlich wahrzunehmen, daß sich diese Grenze mit der nächstfolgenden ventralwärts trifft. Von beiden eingeschlossen wird das dritte

Encephalomer, das Synencephalon v. Kupffers, das buckelförmig vorspringt. Durch das Zusammenstoßen der es umgebenden Grenzen und die Medianlinie wird es zu einem ungefähr kreisförmigen Gebilde eingeschlossen. Das nächste 4. Encephalomer, das ich zum Mittelhirn rechne, füllt den ventralen Teil, den das dritte freiläßt, mit aus. Das 5. hinterste Encephalomer, das letzte des Mittelhirns, ist deutlich ausgeprägt. Es stößt rückwärts gegen die Furche des Isthmus, die von der Sattelspalte zur Scheitelbeuge läuft.

Der rostrale Pol des Hirns ist etwas spitz. Von ihm aus geht in der Dorsallinie die mediale Kante. Diese ist im Stirnteile des Telencephalon besonders stark ausgeprägt, weil hier jederseits von ihr zwei flache Grübchen liegen. Sie prägt sich hier sogar in der Körperoberfläche aus. In den Figg. 21 und 22, Taf. VIII, ist sie etwas übertrieben deutlich, da sie hier schräg getroffen ist. Das Telencephalon ist im Großen und Ganzen noch eine undifferenzierte Blase. Der Hemisphärenteil tritt nur auf der rechten, größeren Seite und fast unmerklich hervor. Die Augenblasenstiele treten schräg aus der Wand des Grundteils, so daß sie ungefähr an der ventralen Medianlinie beginnen und dorsalwärts schräg nach außen verlaufen. Rechts ist dies nicht klar erkennbar, da hier die Basis des Augenstieles in das Hirninnere hineingedrückt ist; deshalb beschreibt der Stiel hier einen Bogen. Die Gegend der Augenblasenstiele und diese selbst weisen starke Falten auf. Auch hier sind diese keine Folgen der Konservierung, sondern sie bestanden schon im Leben, wie aus dem Verhältnis zwischen Mantel- und Schleierschicht zu ersehen ist. Auch dieser Hirnteil ist also offenbar sehr viel stärker gewachsen als seine Umgebung. Die Lamina terminalis ist glatt, die Basilarleiste vor dem Grunde der Augenblase sehr schwach. Der an das Telencephalon anschließende Hirnteil bis zum Isthmus ist außer durch die dorsale Medianleiste und die Encephalomeren noch durch zwei, scharf und tief einschneidende, einen ventralen Wulst abhebende Furchen gekennzeichnet. Diese beiden Furchen beginnen an den Augenblasenstielen und laufen nach dem Pol der Sattelspalte, also ungefähr in Richtung der Hirnachse —, wo sie sich bis auf einen kleinen Zwischenraum einander nähern (Taf. III, Figg. 7 u. 20, Fu. Sie stehen in Verbindung mit den Furchen der Isthmusenge; im Innern entsprechen ihnen Wülste. Der von ihnen eingefaßte Wulst stellt ein längliches Dreieck dar, das im Zwischen- und Mittelhirnboden die Sattelspalte von vorn her begrenzt. Die Basis dieses Dreiecks, das von der Neuromerie nicht berührt wird, liegt in der Augenstielbasis, die Spitze im Pol der Sattelspalte. Seine Fläche entspricht dem Tuber cinereum. Am Grunde des Dreiecks liegt eine sehr breite Aussackung, die sich schwanzwärts erstreckt, der Infundibulartrichter. Die Deutung dieser Furchen vermag ich nicht zu geben, es ist aber möglich, daß es sich um die Sulci Monroi handelt. Sie mögen in ihrer Tiefe durch die Konservierung ver-

stärkt worden sein, waren jedoch am lebenden Embryo vorhanden. Die Sattelspalte ist schmal; ihre Begrenzungsflächen stehen parallel miteinander. Eine Differenzierung der Umgebung der Sattelspalte fehlt. Die von ihrem Pol zur Scheitelbeuge jederseits emporlaufenden Furchen sind teils vom Mittel-, teils vom Klein-

hirn überwölbt. Sie hören kurz vor dem Erreichen der dorsalen Medianlinie auf. Ihnen entsprechen im Innern mächtige Wülste, die durch tiefe Einfaltungen entstanden sind, wie sich aus der Mantelschicht zeigt (Fig. 21). Solcher Wulst, der von außen betrachtet einheitlich ist, zeigt auf Schnitten durch den Verlauf seiner Mantelschicht, daß er einer tiefen Einfaltung der Hirnwand seine Entstehung verdankt; die zusammenstoßenden Randschleier sind verwachsen.

Das hinter dem Isthmus gelegene Hirn besteht offensichtlich aus zwei Teilen, einem mächtigen aber kurzen, lateral und ventral weit ausladenden Teil (Hinterhirn) und einem langen, dünneren, dem Nachhirn, welches allmählich in das Rückenmark übergeht. Diese Teile entsprechen aber nicht den vergleichend-morphologisch vorzunehmenden Abschnitten des Rautenhirns. Die gegen die Sattelspalte zeigende Wand des Rhombencephalons hat ein ähnliches

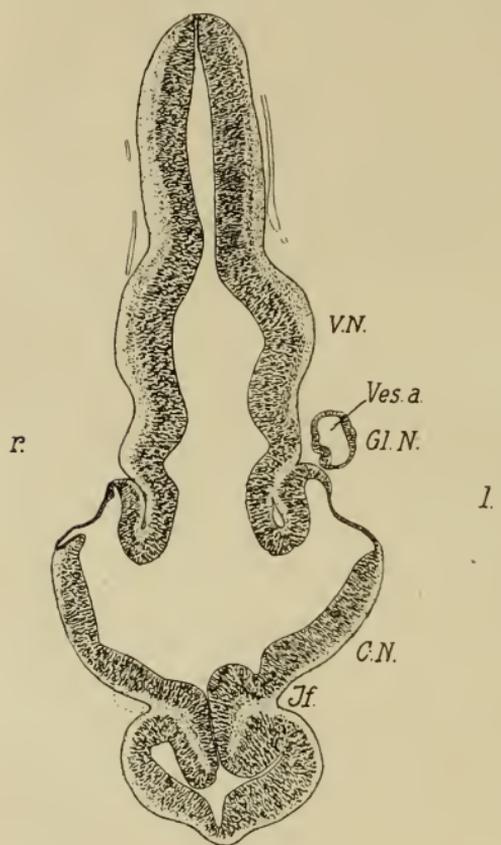


Fig. 21.

Embryo B, Schnitt durch das Hirn (Schnitt 38). Vergr. 31,6 fach. C. N. = Kleinhirnnuromer (1); Gl. N. = Glossopharyngens-Neuromer; Ist. = Isthmusfurche; l. = linke, r. = rechte Körperseite; Ves. a. = Hörbläschen; V. N. = Vagus-Neuromer.

dreieckiges, von zwei Furchen eingefasstes Medianfeld, wie das Mittel- und Zwischenhirn. Nur liegt es umgekehrt, so daß die Basis des einen der Spitze des anderen gegenüberliegt und umgekehrt. Ventral läuft das vordere Rautenhirn in eine tief hinabreichende Spitze aus, die zur Brückenkrümmung gehört. Hinter

dieser Spitze steigt die Wand steil an in eine scharfe und tief eingreifende Quersfurche hinein, die den vorderen dicken Teil vom Myelencephalon trennt. Dies ist die Furche der größten Rautenbreite (nach His Knie des Rautenhirns). Bemerkenswert ist, daß

die zu dieser Furche aufsteigende Wand eine mediale Kante trägt. Die Quersfurche setzt sich von der Ventralfläche her auf die Seitenwände fort und bildet hier den Winkel des verengerten Teils, in dem die Hörblase liegt. Im Innern zeigt es sich, daß die Furche durch einen mächtigen, tief nach innen und vorn ragenden Wulst gebildet wird, der an seiner hinteren Kante noch einen zweiten Wulst nach innen ausstülpt (Fig. 22, rechte Seite), (Fig. 21–23). Diese Furche entspricht der Grenze zwischen Met- und Myelencephalon nicht; diese liegt weiter vorwärts. Es ist die mächtigste der eingangs dieses Kapitels erwähnten Wachstumsfurchen. Dorsal fällt das hinter dem Isthmus noch hohe gewölbte Dach des Rauten-

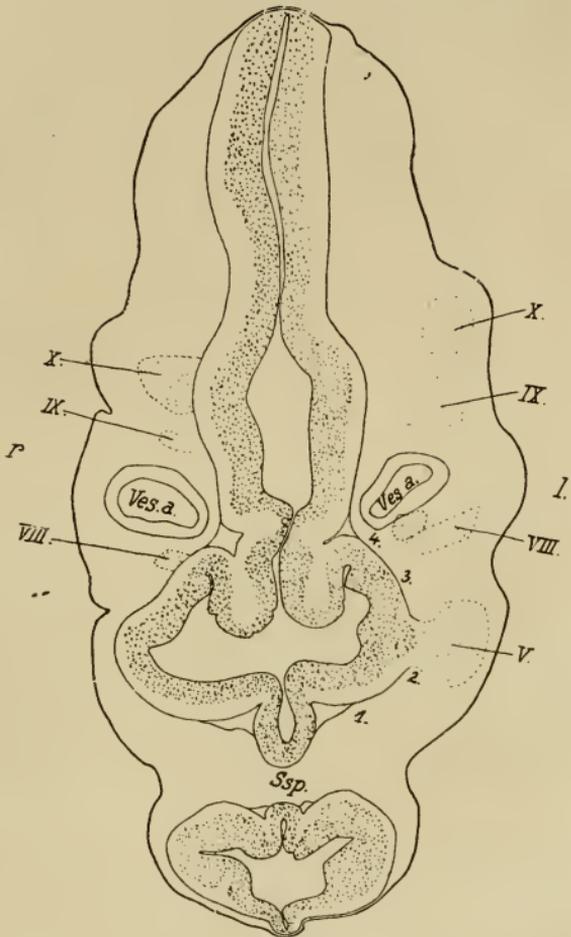


Fig. 22.

Embryo B, Schnitt durch das Hirn (Schnitt 56). Vergr. 31,6fach. Ssp. = Sattelspalte; V. = N. trigeminus; VIII. = N. acusticus; IX. = N. glossopharyngens; X. = N. vagus; 1.–4. = 1.–4. Nerven. Übrige Bezeichnungen wie bei Fig. 21.

hirns sehr bald ab zum Dache des verbreiterten Teiles dieses Hirns, das sehr viel tiefer liegt. Dabei sind die Ränder der Flügelplatte in diesem dorsal abfallenden Teile nach innen umgeschlagen und die Deckplatte eingefaltet im Innern verborgen. Das Myelencephalon ist am schmalsten an der Stelle, an der die Hörbläschen

liegen. Dahinter ist es lateral und ein wenig auch ventral und dorsal aufgetrieben (hinterstes Neuromer), um sich in der Gegend der Nacken-Krümmung wieder zu verengern und dann allmählich ins Rückenmark überzugehen. Das dünne Dach, das bei seinem Abfall zum verbreiterten Teile des Rautenhirns zwischen den Lippen nach innen eingefaltet ist, wird gleich dahinter breit ausgespannt, um sich dann allmählich bis zur Nackenbeuge zu verengern; es ist bei B eingerissen. Das Vallis lateralis des Rückenmarkes steigt während der Nackenkrümmung dorsal an und zieht über der hintersten Auftreibung der Seitenwände des Nachhirns, die dadurch noch stärker hervortritt, fort bis zum Hörbläschen, wo es sich verliert. Im Innern des Rautenhirns ist der Sulcus limitans angedeutet und der Rautenhirnboden zeigt auch eine schwache Rinne, den Sulcus medianus rhombi.

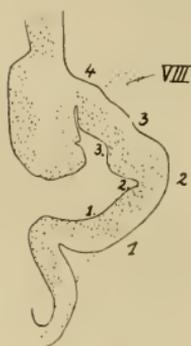


Fig. 23.

Embryo B, Stück des Schnittes 51 durch das Hirn (linke Hälfte des verbreiterten vorderen Rautenhirns). Vergr. 31,6 fach.

Deutlich besteht auch an diesem hinter dem Isthmus gelegenen Hirnabschnitt eine Neuromerie; sie ist freilich nur an den Seitenwänden dieses Hirnabschnittes kenntlich. Äußerlich lassen sich 4 Neuromeren unterscheiden. Als erstes und größtes käme der verdickte vorderste Teil des Rautenhirns in Frage, der so sehr viel ausgedehnter ist, als der hinter ihm liegende Teil. Dann folgen zwei kleine, sehr kurze, aber doch deutlich ausgeprägte Neuromeren, in der durch die Hörbläschen verengten Stelle (Taf. III, Fig. 7); als 4. und letztes folgt die Ausbuchtung der hintersten Seitenwände des Rautenhirns. Diesen 4 äußerlich sichtbaren Neuromeren entsprechen in Wirklichkeit aber 5 oder 6, was mit den wohl bei allen Wirbeltierklassen gemachten Befunden übereinstimmen würde. Die mehrfach erwähnten

Querfaltungen der Hirnwände verwischen die Neuromerie zum Teil. Diese wird aber offenbar bei der Betrachtung der Schnittbilder, wo sie in der Mantelschicht und der Innenseite der Hirnwände noch erhalten ist. Zudem sind mit Sicherheit die Beziehungen einzelner Hirnnerven zu den Neuromeren festgelegt, so daß wir auch aus der Lage dieser Hirnnerven Bestimmungen über die Neuromerie des Rautenhirns machen können. An unserm Objekt liegen die Beziehungen von Trigemimus, Acustico-facialis und Glossopharyngeus zum 2., 4. und 5. Neuromer deutlich zutage, soweit nicht sekundäre Verschiebungen stattgefunden haben sollten. Da die hintersten Neuromeren am klarsten ausgeprägt sind, möchte ich mit ihnen beginnen. Das letzte und größte Neuromer liegt in der Nachbarschaft des N. vagus; es ist schon beschrieben worden. Das davorliegende Neuromer, von innen her durch eine schärfere Einbuchtung gekennzeichnet, als es sich äußerlich aus-

prägt (Fig. 21), steht mit dem Glossopharyngeus in Verbindung, dessen Verlauf zum Hörbläschen aus Fig. 25 ersichtlich ist. Dieses neben dem Hörbläschen liegende Neuromer entspricht vielleicht dem 5., kann aber auch das 6. Neuromer sein. (Allem Anschein nach entspringt der N. glossopharyngeus ursprünglich dem 5. und wandert dann auf das 6. Neuromer über.) Auf dieses Neuromer nun folgt nach vorne jene starke Querfalte im Winkel der Hörbläschen. Der N. acustico-facialis liegt an dem vorderen Umschlagsrande zu dieser Falteneinstülpung; hier muß also das 4. Neuromer liegen (Figg. 22, 23). Ob die Falte aus dem 4. Neuromer oder aus dem 4. und 5. entstanden ist, ist an diesem Objekt allein nicht zu entscheiden. Desgleichen muß offenbleiben, ob es das 5. oder 6. Neuromer ist, von dem der N. glossopharyngeus abgeht. An das 4. schließt sich weiter das 3. an, das mit keinem Hirnnerven in Verbindung steht, was mit der Literatur über diese Frage bei Wirbeltieren in Einklang steht. Dies Neuromer hebt sich nach außen gar nicht ab, nach innen jedoch sehr scharf und ebenso in der Mantelschicht. Noch mehr nach vorn schließt sich das zweite Neuromer mit dem Trigemini an, der an der hinteren Grenze dieses Neuromers entspringt, und noch ein wenig auf das 3. über-

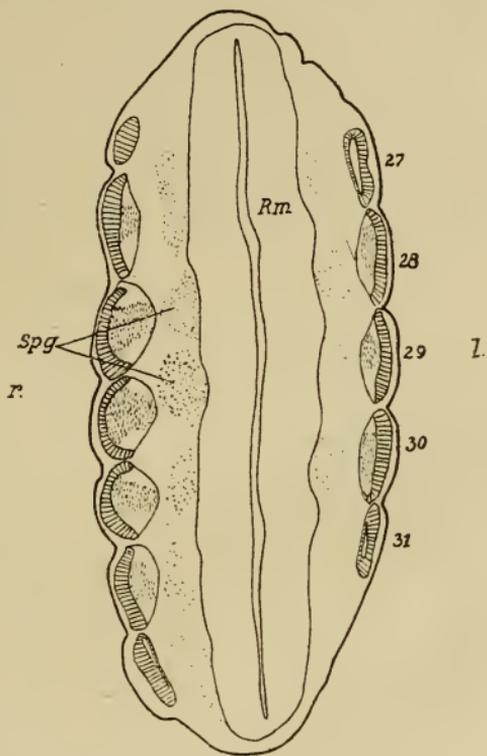


Fig. 24.  
Embryo B, Schnitt durch die Beckenbeuge (Schnitt 388). Vergr. 52,2 fach. l. und r. = linke und rechte Körperseite; Rm. = Rückenmark; Spg. = Spinalganglien; 27-31 = 27. bis 31. Urwirbel.

greift. Die vor diesem zweiten Neuromer zum Isthmus abfallende Wand des Rautenhirns zeigt innen, außen und in der Mantelschicht eine Wölbung, so daß wir hier unzweifelhaft das erste Rautenhirn-Neuromer vor uns haben (Figg. 21, 22, 23), das zum Cerebellum wird. In der Tat läßt die Lage dieses 1. Neuromers am Modell den Schluß zu, daß aus ihm das Cerebellum entstehen könnte. Es ist gegen die anderen Neuromeren groß, fast ebenso groß wie das letzte; dorsal verbreitert es sich mächtig, indem es in jenen

erhöhten dorsalen Teil des Rautenhirns übergeht, der an den Scheitel anschließt und zum breiten Dach absteigt. Die Grenze zwischen 1. und 2. steht auch wie die anderen Neuromerengrenzen senkrecht zur Hirnachse; sie stößt aber, durch die Aufwärtskrümmung an der Kopfbeuge veranlaßt, gegen den Isthmus. Die Grenzen zwischen den ersten 3 Neuomeren verwischen ventralwärts gegen die Brückenkrümmung zu. Das oben beschriebene dreieckige Feld am Rautenhirn, das zur Sattelspalte gerichtet ist, hat mit der Neuomerie dieses Hirns nichts zu tun. — Die Frage, ob es sich am Rautenhirn um 5, 6 oder 7 Neuomeren handelt, läßt sich wegen der Falte im Hörbläschenwinkel nicht entscheiden. Sicher aber ist die Neuomerie hier vorhanden, und mit Hilfe unserer Kenntnisse bei anderen Wirbeltieren können wir das erste bis dritte Neuomer bestimmt festlegen. Von Wichtigkeit ist es, daß dadurch auch die Lage des kommenden Kleinhirns durch das 1. Neuomer bestimmt werden kann.

### Rückenmark.

Die Form des Rückenmarkes ist vom Zentralnervensystem bis zur Schwanzspitze kontinuierlich abnehmend (Fig. 25). Am Schwanzende ist das Rückenmark fast kreisrund mit ebensolchem Lumen. Die senkrecht zur Oberfläche gestellten, länglichen und indifferenten Kerne, die in mehreren Reihen stehen, weisen viele Kernteilungsfiguren auf. Sie sind von der Oberfläche des Rohres, dessen Außenkontur nicht zu erkennen ist, etwas abgerückt, so daß hier ein kernfreier Rand bleibt. Bei A fehlt dieser kernfreie Rand gänzlich. Hier ist der Übergang des Rohres in den Zellstrang, der es mit dem Darm verbindet, deutlich zu verfolgen. Das Lumen füllt sich dabei mit Zellen, von denen sich die Wand zunächst noch durch ihre stärkere Färbung unterscheidet; der dem Rückenmark und dem Darm gemeinsame Strang reicht bis zum Schwanzende. Cranialwärts geht das kreisrunde Rückenmarkrohr in ein ovales über. Das ist bei B erst im 43., bei A erst im 46. Segment merklich wahrnehmbar. Da dabei die Seitenplatten am stärksten an Dicke zunehmen, wird das kreisrunde Lumen rascher als die äußere Form oval, dann lancettförmig und geht sehr bald in eine Spaltform über. Die Bodenplatte gibt den Seitenplatten nur wenig an Dicke nach, dagegen ist die Dachplatte bereits recht dünn. Kernteilungsfiguren stehen zumeist am Rand der Lichtung. Die ovale Gestalt der Querschnitte wird sehr rasch immer ausgeprägter. Dabei verengert sich der Zentralkanal, besonders im dorsalen Teile immer mehr, so daß er jetzt flaschenförmige Schnittbilder zeigt. Die Dachplatte ist bei A dünner als bei B. Weiterhin vergrößert sich im dorsalen Teile des Rückenmarks der Querdurchmesser etwas und damit erscheint eine kaum merkbare Andeutung eines Vallis lateralis beiderseits. Sehr bald aber verliert sich die dorsale Verstärkung wieder, nur das Vallis lateralis bleibt. Der Zentralkanal behält im wesent-

lichen seine Form bei, indem er dorsal enger ist als ventral. Weiter kopfwärts, aber immer noch hinter der Beckenbeuge, übertrifft der ventrale Teil des Rückenmarkes den dorsalen im Transversaldurchmesser.

Die äußere Form ändert sich nun nicht mehr bis zum Übergang ins Myelencephalon, außer daß der bestehende Dickenunter-

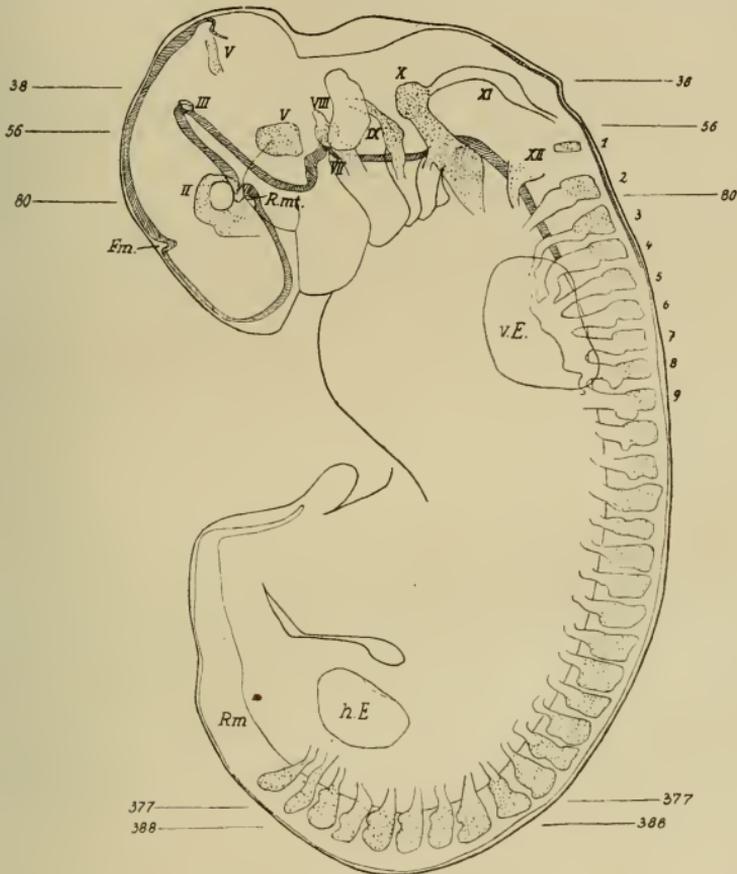


Fig. 25.

Embryo B, Nervensystem von der linken Seite gesehen. Hirn und vorderster Teil des Rückenmarks sind im Längsschnitt gezeichnet, Schnittfläche schraffiert. Graphische Rekonstruktion. Vergr. 22fach. F. m. = Fossa mesodiencephalica; h. E. und v. E. = hintere und vordere Extremität; Rmt. = R. inf. = Recess. infundibuli; II—XII (mit Ausnahme von VI) = 2. bis 12. Hirnnerv; 1—9 = 1.—9. Spinalganglion.

schied zwischen ventralem und dorsalem Teil beträchtlich wird. (Vgl. Taf. VIII, Fig. 21 mit 25). Der Zentralkanal, der dorsal eng und ventral breiter ist, verengert sich in seinem ventralen Teil, so daß seine weiteste Stelle jetzt in der Mitte liegt (Taf. VIII—X, Figg. 22, 24, 26 u. Fig. 16). Desgleichen nimmt im Verlauf der Becken-

beuge die Deckplatte an Dicke ab und wird dünn, während die Bodenplatte relativ stark bleibt, so daß sie das drei- bis vierfache der Dicke der Deckplatte beträgt. Das Vallis lateralis bleibt sehr flach; es markiert sich am besten in der Nachbarschaft der Ganglien. Eine mediane Längseinstülpung der Dachplatte ist im Halsmark angedeutet. Bei A haben wir dieselben Verhältnisse wie bei B; Abweichungen in der Form schiebe ich mechanischen Ursachen zu. Wo es die Krümmung des Schwanzes oder der Beckenregion oder, bei A, die Körperkrümmung mit sich brachte, daß das Rückenmark längs getroffen wurde, fand sich ein regelmäßiger Wechsel von dünnen und dicken Stellen und zwar so, daß die Verdickungen den Segmentgrenzen die ausgedehnteren Stellen, aber den Körpersegmenten selbst entsprachen (Fig. 24). Diese Anordnung macht es naheliegend, daß diese scheinbare Neuromerie durch den Druck der Sklerotome hervorgerufen wird, besonders, da der Abdruck der Sklerotome sich auch im Lumen des Rückenmarks bemerkbar macht. Daß nicht etwa die Nachbarschaft der Spinalganglien diese Segmentierung hervorruft, erkennt man aus Fig. 24, auf deren rechter Seite die Segmentierung undeutlich ist und die Spinalganglien in der Mitte getroffen sind, links dagegen sind die Ganglien nur am Rande getroffen und die Segmentierung ist doch deutlich zu sehen.

Bei B ist ein Randschleier im ganzen Rückenmark ausgebildet und zwar in seiner ganzen Peripherie; er fehlt nur über der Deckplatte. Bei A fehlt er vom unteren Lendenmark an schwanzwärts gänzlich und ist in dem vorderen Teile sehr dünn. Von der Kernschicht scheint sich gegen das Lumen zu bei B die Ependymschicht absondern zu wollen; eine Grenze zwischen beiden ist jedoch noch nicht vorhanden. Keimzellen liegen in der Ependymschicht in großer Menge, bei B mehr als bei A. Das Vorderhorn hebt sich im Halsmark als beträchtliche Anschwellung ab und nimmt caudalwärts ganz allmählich ab; am Ende des Lendenmarks verschwindet es ganz. Das Hinterhorn ist nur im Halsmark angedeutet; bei A fehlt es gänzlich.

Embryo B: Maße in  $\mu$ .

	Schnitt Nr.	dorso- ventral	Transversal- durchmesser		Boden- platte	Dach- platte	Seitenplatte	
			dorsal	ventral			dorsal	ventral
Halsmark	98	652	30	42	7	2	14	20
Brustmark	218	480	27	33	6,6	1,7	8	15
Lendenmark (schräg geschn.)	358	(570)	25	31	8	1,6	12	15
Schwanzmark (Schwanzbasis)	318	350	20	21,5	5	4	9	10

Die Zellen der Mantelschicht sind noch nicht differenziert, nur die Keimzellen der Ependymschicht unterscheiden sich von den übrigen; außerdem ist im Vorderhorn die Hälfte der Zellen kleiner

und dunkler gefärbt als die übrigen Kerne der Mantelschicht. Fasern sind im Rückenmark wie auch im Hirn nicht zu erkennen. Dagegen sieht man von der Gegend des Vorderhorns lateralwärts Faserstränge in den Ventralwurzeln und — freilich weniger deutlich — auch in den dorsalen Nervenwurzeln Faserstränge zum Rückenmark ziehen.

### Sinnesorgane.

Die Anlage des Geruchsorganes besteht als beträchtliche Epithelverdickung zu beiden Seiten des Vorderkopfes (Taf. VIII, Figg. 21 u. 22). Diese Riechfelder sind ziemlich scharf begrenzt und reichen dorsal bis an die Spitze des Oberkieferwulstes. Stellenweise hat sich das Epithel von dem darunter liegenden Gewebe abgehoben, was wohl auf die Konservierung zurückzuführen ist.

Die Stiele der Augenblase stehen in weiter Höhlung mit dem Hirnnern in Verbindung. Der Augenbecher steht nach dorsal und caudal über, ventral und (weniger auch) rostral geht der Stiel direkt in den Rand des Bechers über. Der Becher ist von der Seite gesehen nicht kreisrund, sondern auf der caudalen Seite schmaler als auf der rostralen. Die Einstülpung des Bechers ist nicht sehr tief, ihre tiefste Stelle liegt nach der caudalen Seite hin. Die Augenblasenhöhle ist bis auf einen Rest durch die eingestülpte distale Wand, die um ein wenig stärker ist als die proximale, zusammengedrückt. In der ventro-rostralen Ecke ist eine Andeutung der Becherspalte zu erkennen.

Das Linsengrübchen bei B ist bereits tief eingestülpt. Es besteht aus sehr hohen Cylinderzellen, deren Kerne basal liegen. Bei dem jüngeren Embryo A ist das Linsengrübchen noch flacher, etwa halbkugelförmig. Es zeigt hier auf dem Boden des Grübchens um den Mittelpunkt Verdickungen, von denen sich einzelne Zellen loszulösen scheinen. Bei dem älteren Embryo B nun macht das Linsengrübchen auf den ersten Blick den Eindruck einer geschlossenen Blase mit einer spaltförmigen Höhlung in der Mitte. In Wirklichkeit aber ist das Grübchen noch nicht geschlossen, wenigstens nicht durch Berührung und Verwachsung der Grubenränder. Diese stehen noch in einiger Entfernung voneinander. Der Zwischenraum zwischen ihnen wird bis tief in die Grube hinein von unregelmäßigen Zellen ausgefüllt und zwar so weit, daß nur noch ein Spaltraum am Grunde der glatten Grube übrigbleibt. Zwischen den hohen Cylinderzellen und dem Zellpfropf der Grubenmündung besteht keine scharf markierte Grenze; doch lassen sich die hohen Cylinderzellen mit den basalen Kernen wohl von den Zellen des Pfropfes sehr gut unterscheiden. Nur an den Rändern der Grube selbst liegen die Kerne der Cylinderzellen auch an der Oberfläche, und hier verwischt sich die Grenze zwischen den beiden Zellarten etwas. Die Zellen des Pfropfes im Grubeneingang können ebensowohl von denen am Boden der Grube (bei A) als auch von den Cylinderzellen des Grubenrandes abstammen. Jeden-

falls haben wir in der Mächtigkeit dieser unregelmäßigen Zellen im Innern des Grübchens eine gleiche Erscheinung mit der Augenentwicklung der Wiederkäuer, bei denen diese Zellen auch einen großen Raum einnehmen.

Das Hörbläschen ist ein mehrschichtiges Gebilde, das von Mesoderm umlagert in dem Winkel liegt, den das verengerte Rautenhirn seitlich bildet. Es ist im Querschnitt mehr breit als rund und steht mit seiner Breitseite fast senkrecht zur Epidermis (Figg. 21, 22 und 25). Es hat keine Verbindung mit dem Ektoderm. Ventral ist es am breitesten, dorsal endigt es in eine kurze und relativ weite Anlage des Ductus endolymphaticus (Taf. VII, Fig. 19). Die Anlage der verticalen Bogengänge ist angedeutet durch eine leichte Ausstülpung der lateralen Wand, in ihrem caudalen Teile unter dem Ductus endolymphaticus. Auch die Tasche für den horizontalen Bogengang ist angelegt. An der ventralen, rostral gerichteten Ecke des Hörbläschens ist der Ductus cochlearis als schwache Hervorstülpung angedeutet. Über die Anlage des Mittelrohrs am Kiemendarm wurde bei diesem berichtet.

#### Nerven.

Bei der Beschreibung der Nerven bin ich in einiger Verlegenheit. Die im zweiten Kapitel beschriebenen Färbungsmethoden ergaben wohl eine recht schöne Kernfärbung in allen Teilen, auch der nervösen Kerne, und eine brauchbare Plasma- und Membranfärbung; ohne Wirkung blieb sie jedoch auf die Nervenfasern bei B. Die Faserstränge der Nerven — wo ich solche vermute — sind bloß rosa gefärbt, ohne jede Struktur; sie erscheinen fast wie Lücken im Gewebe. Dadurch kommt es, daß ich das Nervengewebe nur mit großer Mühe von dem umgebenden Gewebe unterscheiden konnte. Wie ich schon erwähnte, konnte ich von Commissuren im Hirn nichts entdecken. Man kann aber nicht annehmen, daß in solchem Stadium im Hirne noch keine Commissuren ausgebildet sein sollten. Embryo A ist zum Vergleich nur im Spinalnervensystem zu gebrauchen.

Von den Hirnnerven sind erkennbar der III., IV., V., VII., VIII., IX., X., XI. und XII. angelegt. Sie bieten, einige Anhaltspunkte für die einzelnen Hirnabschnitte, die sich durch sie so bestätigen lassen, wie ich sie oben geschildert habe (Fig. 25). Der N. oculomotorius bezeichnet die Isthmuskrümmung; er liegt bei B etwas caudal davon. Der N. trochlearis entspringt nach His (21) stets nur aus dem Isthmus, an dessen Decke seine Fasern frei werden. Das entspricht an meinem Modell dem oberen Ende der Furche, welche in der Isthmusenge verläuft. Der N. trigeminus liegt an dem Ort der stärksten Brückenkrümmung, der VIII. (N. cochleae), an der größten Rautenhirnbreite und das Querstück der Facialiszurzel hinter der Furche der größten Rautenhirnbreite. Der N. oculomotorius tritt aus der Basis des Hirnrohres am Grunde

der Isthmusfurche und etwas caudal von ihr. Seine Größe und Lage sind aus Fig. 25 ersichtlich. Die Kerne der Medullarwand sind in den Nerv eingetreten, so daß seine Anlage den Charakter eines Ganglions zeigt. Am dorsalen Ende derselben Furche, also in der Nähe der Scheitelkrümmung glaube ich den Nervus trochlearis zu erkennen. Er ist jedoch von dem umgebenden Mesoderm so wenig verschieden, daß ich mit absoluter Sicherheit weder sein Vorhandensein, noch seinen Verlauf angeben kann. Eine direkte Verbindung mit dem Hirn scheint er jedenfalls nicht zu besitzen, sein Verlauf scheint entlang der Isthmusfurche zu gehen. Der N. trigeminus liegt als mächtiges, wohl abgegrenztes Ganglion an der Seite des vorderen Rautenhirns, und zwar gerade an der Stelle, an der das Hirn seine größte Breite besitzt. Die Ansatzstelle liegt bereits in der ventralen Hälfte. Mit der Hirnwand ist das Trigeminalganglion durch einen starken Zellstrang verbunden (Fig. 22). Es zeigt keinerlei Differenzierung; auch von abgehenden Ästen ist keine Spur vorhanden. Von der Seite gesehen hat es eine viereckige Form. Das Epithel über dem Trigeminalganglion ist zum Teil verdickt, doch gehört diese Verdickung unzweifelhaft zum Gebiete des 1. Schlundbogens. Vom N. abducens ist nichts zu sehen. Der N. acustico-facialis liegt rostral vor der ventralen Hälfte der Hörblase, in dem Raume zwischen dieser und dem verbreiterten vorderen Rautenhirnteile. Mit seinem dorsalen Ende liegt der acustico facialis an der Hirnwand; es besteht zwischen beiden eine Verbindung. Oben noch schwach, dehnt sich der acustico-facialis von der Hirnwand bis vor das Hörbläschen aus, so daß er eine Platte bildet, die parallel der rostralen Oberfläche des Hörbläschens steht. Sie ist in ihrem ventralen Verlaufe zum Ganglion verdickt. Von der Seite der Platte, die zum Hörbläschen zeigt, geht in dorso-ventraler Richtung ein langgestrecktes Ganglion ab, das dicht am Hörbläschen entlang bis zu dessen ventraler Spitze verläuft. Die Platte löst sich in ihrem weiteren Verlaufe ventralwärts immer mehr von der Hirnwand los und verläuft unter Verdickung gegen die Epidermis hin. Am Eingang in den Hyoidbogen liegt das Ganglion dicht der Epidermis an und zwar an der cauda'en Wand der 1. äußeren Schlundfurche. Eine besondere Verdickung der Epidermis kann ich hier nicht konstatieren. Der Facialisteil verläuft dann im Hyoidbogen. Der N. glossopharyngeus besitzt eine langgestreckte Anlage, die dorsal hinter dem Hörbläschen, ungefähr in dessen Mitte, in dem Winkel zwischen ihm und dem Hirn beginnt und von dort im allgemeinen etwas caudal und gegen die Epidermis gerichtet verläuft. So gelangt der Glossopharyngeus in den 3. Bogen, in dem er ausläuft und zwar entlang der Rückwand der zweiten äußeren Schlundfurche. Die Epidermis berührt er nicht; diese zeigt auch hier keinerlei besondere Verdickungen. Im dorsalen Teile des N. glossopharyngeus glaube ich eine Verbindung mit der Hirnwand feststellen zu können. Noch vor dem

Eintritt in den 3. Bogen schwillt der Nerv zu einem mäßig starken, langgestreckten Ganglion an. Der N. vagus ist von überwältigender Mächtigkeit gegen die anderen Hirnnerven. Er verläuft caudal und parallel zum Glossopharyngeus hinter dem 5. Bogen vorbei und kreuzt mit seinem ventralen Ende die Aorta (Taf. VII, Fig. 20). Kurz hinter seinem dorsalen Ende schwillt er zum Ganglion an, nimmt dann weiter ventralwärts an Umfang wieder ab, um in Höhe des Hirnbodens noch mächtiger anzuschwellen und sich dann ventral allmählich zu verzüngen. Dort wo er am Eingang in den 4. Bogen vorbeiläuft, gibt er in diesen einen Zweig ab. An der Körperoberfläche entspricht seinem Verlaufe ein Wulst. Mit dem dorsalen Ende des Vagus ist der N. accessorius verbunden, der in dorsal konvexem Bogen auf den ersten Spinalnerven zuläuft, ohne ihn zu erreichen. Der Nerv ist lateral stark abgeplattet und zeigt keinerlei Verdickung. Der N. hypoglossus liegt etwas caudal vom ersten Spinalganglion neben der Basis des Medullarrohrs. An ihm ist zu erkennen, daß aus einer breiten gangliösen Platte ein Nervenstrang herauswächst, der ein Stück weit in caudaler Richtung verläuft.

Die Spinalganglien sind bei A und B im größten Teil des Rückenmarks deutlich ausgebildet. Sie stehen durch dorsale Wurzeln mit letzteren in Verbindung, nur das erste Cervicalganglion ist ein kleiner Zellhaufen ohne Strang. Ventral geht ein Strang von jedem Spinalganglion aus, der sich mit der ventralen Wurzel zu einem starken ventralen Ast vereinigt. Verzweigungen dieses Astes konnte ich nirgends feststellen. Fig. 25 zeigt alles, was von den Spinalganglien von B zu erkennen ist. Die ventralen Äste des 3. Cervical- bis ersten Thoracalganglions vereinigen sich zu einem Plexus, wie ihn die Abbildung zeigt. Dieser Plexus liegt in der Ansatzstelle der Vorderextremität. In die Extremität selber ist kein Strang zu verfolgen. Bei A ist die Verbindung des 3. Cervical- und 1. Thoracalstranges mit dem Plexus noch nicht erfolgt; es sind also nur 4. bis 8. Cervicalganglion an der Plexusbildung hier beteiligt. Die Hinterextremität zeigt noch keine Plexusbildung. Es ist ja auch fraglich, ob eine solche überhaupt erfolgt. In der Nähe dieser Extremität beginnen die Ganglien bereits undeutlich zu werden; dennoch zeigen die Stränge des 31. und 32. Ganglions eine auffallende Ausdehnung zum Hinterrand der Hinterextremität hin. Man wird wohl nicht fehlgehen, wenn man diese beiden Ganglien wenigstens mit der Versorgung der Hinterextremität in Verbindung bringt. Von wesentlicher Bedeutung ist diese Frage übrigens nicht, da wir wissen, daß die Lage der Extremitäten selbst die ihr nächst benachbarten Ganglien zur Plexusbildung reizt. Hinter dem 32. Ganglion läßt sich das Nervengewebe nicht mehr von der Umgebung unterscheiden, trotzdem es wohl vorhanden sein mag. Bei A hebt sich das Nervengewebe sehr viel deutlicher von der Umgebung ab. Hier kann man erkennen, daß hinter der Beckenregion die Ganglien zu einem einheitlichen

Strang zusammenfließen und daß dieser schwanzwärts zu einer dünnen Zelleiste an der Seite des Rückenmarks — dorsale Hälfte — wird, um bald zur Deckplatte aufzurücken. Er läßt sich jedoch nicht bis zur Schwanzspitze verfolgen, sondern verliert sich im dorsalen Gewebe des Rückenmarks.

### Asymmetrie.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, auf das Vorkommen der Asymmetrie bei meinen Embryonen einzugehen; dies hat natürlich nur dort ein Interesse, wo es normalerweise nicht vorzukommen pflegt; in unserem Falle also sind es Kiemendarm, Cuviersche Gänge und die Asymmetrie des Vorderhirns, die einer besonderen Beachtung wert sind. Hinsichtlich der ersten beiden Asymmetrien handelt es sich offenbar um Verschiedenheiten im Entwicklungszustand paariger Anlagen. An den Schlundtaschen des Kiemendarms sahen wir, daß die rechte Seite der linken in der Entwicklung voraus ist, namentlich beim ersten Schlundtaschenpaar. Desgleichen ist der rechte Ductus Cuvieri bereits zurückgebildet, während der linke noch vorhanden ist. Vergleicht man dazu in Figg. 9 und 10 die Arterien des Vorderkopfes, so wird man auch an diesen rechts eine weitergehende Entwicklung finden als links. Da diese Organe im ausgebildeten Zustande keine Asymmetrie zeigen, so kann man wohl sagen, daß wir hier temporäre Erscheinungen ungleichen Wachstums auf den beiden Körperseiten haben, wobei die rechte Seite der linken vorseilt. Auf solche Wachstumsasymmetrien paariger Organe in demselben Individuum machte schon Mehnert (41) aufmerksam. Ich führe die Asymmetrie, die Guldberg (18) bei 17 und 18 mm-Embryonen von *Phocaena communis* an deren Hinterextremitäten und ebenso die Asymmetrie in der Milchdrüsenanlage bei einem *Phocaena*-Foetus, die Kükenthal fand, auch auf Wachstums- resp. Rückbildungsasymmetrien zurück. Etwas gänzlich anderes scheint es mir aber mit der Asymmetrie im Vorderhirn zu sein. Hier ist es ein unpaares Organ, das deutlich asymmetrisch ist, indem der dorsale Medianwulst stark nach links abweicht, und so die rechte Seite erheblich größer wird als die linke. Äußerlich ist am Stirnteil des Kopfes nichts davon zu merken. Man kann dies unmöglich einem verschiedenen schnellen Wachstum der beiden Hälften zuschreiben, viel näher liegt es, hier einen Hinweis auf die bekannte Asymmetrie der Walschädel zu vermuten. Diese prägt sich auch bekanntlich im Hirne aus. Nach Kükenthal (35) wird von der Asymmetrie am stärksten betroffen der obere mittlere Teil des Schädels in der Umgebung der Nasenlöcher und zwar stets so, daß die rechte Seite größer oder breiter ist als die linke. Der Ort und die Art der Asymmetrie würden dem entsprechen, was wir am Vorderhirn von Embryo B fanden, ebenso eine weitere Angabe Kükenthals, daß die Asymmetrie sich meist auf den Schädel beschränkt und sich nicht äußerlich dokumentiert. Dagegen stimmt damit nicht

überein, daß nach demselben Autor die Asymmetrie des Schädels erst relativ spät auftritt — und wir können hier Schädel und Hirn wohl als konform betrachten —, und daß bei Embryonen und jungen Tieren die Asymmetrie stets sehr viel schwächer ist, als bei älteren; *Phocaena communis* aber weist keine besonders starke Asymmetrie auf. Die Befunde de Burlet's (10) bei seinen eingehenden Untersuchungen des Primordialcraniums von Embryonen von *Phocaena communis* 48 und 92 mm und *Palaenoptera rostrata* 105 mm bestätigen das insofern, als dieser Autor nichts von einer Asymmetrie an seinen Objekten berichtet. Dagegen fand er (10, IV.) bei einem Foetus von *Lagenorhynchus albirostris*, dessen Größe er leider nicht angibt, der aber beträchtlich weiter als Embryo B entwickelt ist, eine deutliche Asymmetrie des Primordialcraniums. Besonders die Befunde an den *Phocaena*-Embryonen müssen uns veranlassen, in der Asymmetrie des Vorderhirns von B eine zufällige oder temporäre Erscheinung zu erblicken. Jedenfalls ist auch hier eine Klärung durch ein reichlicheres Material am Platze. Die Lösung der Frage verdient insofern ein weitergehendes Interesse, als das Auftreten der Asymmetrie bei den Walen eine Rolle bei der Klärung der Stammesgeschichte dieser Säuger spielt und Steinmann (53) seine Abstammungstheorie auch darauf stützt, daß gerade bei kleineren Embryonen Drehung und Asymmetrie sehr markant hervortreten sollen.

Königsberg Pr., den 29. II. 1920.

#### Zitierte Literatur.

- 1) Anderssen, Marga Schram, Studier over mammarorganernes utvikling hos *Phocaena communis*, in: Bergens Mus. Aarb. 1917–18, Hefte 1 (Naturv. Raekke Nr. 3) 45 p.
- 2) v. Baer, Karl Ernst, Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. II. 315 p. T. 4–7, 1837.
- 3) Böker, Hans, Die Entwicklung der Trachea bei *Lacerta agilis*. Vorläufige Mitteilung. in: Anat. Anz. 50. Bd. p. 452 bis 455, 1917.
- 4) Bonnet, Robert, Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei; in: Arch. Anat. Phys., Anat. Abth. p. 170–225, T. 9–11, 1884 und p. 1–106, T. 1–6, 1889.
- 5) —, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. 3. Auflage, Berlin, VIII, 478, p. 1918.
- 6) Born, G., Über die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugetieren; in: Arch. Mikr. Anat. 22. Bd., p. 271–318, 2 T. 1883.

- 7) Born, G., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Säugtierherzens; n: Arch. Mikr. Anat. 33. Bd., p. 284—378. T. 19—22. **1889.**
- 8) Braun, M., Anatomisches und Biologisches über den Tümmler; in: Schr. Physik. Ök. Ges. Königsberg Pr. 46. Jahrg., p. 136—142, **1905.**
- 9) Broman, Ivar, Die Entwicklungsgeschichte der Bursa omentalis und ähnlicher Rezessbildungen bei den Wirbeltieren. Wiesbaden, 611 p., 22. T. 4<sup>o</sup>. **1904.**
- 10) De Burlet, H. M., Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. I—IV; in: Morph. Jahrb. I: 45. Bd., p. 523—556, T. 15—17, **1913**; II: 47. Bd., p. 645—676, T. 1—2. **1913**; III: 49. Bd., p. 119—178, T. 5—7, **1914**; IV: 49. Bd., p. 393 bis 406, **1915.**
- 11) Elze, Curt, Beschreibung eines menschlichen Embryo von zirka 7 mm größter Länge; in: Anat. Hefte, 1. Abth., 35. Bd., Heft 106, p. 409—492, T. 14—26, **1907.**
- 12) Felix, W., Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane; in: Keibel und Mall, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. 2. Bd., p. 732—955, **1910.**
- 13) Fischel, Alfred, Zur Entwicklung der ventralen Rumpf- und der Extremitätenmuskulatur der Vögel und Säugetiere; in: Morph. Jahrb. 23. Bd., p. 544—561, T. 28, **1895.**
- 14) Gage, Susanna Phelps, A three weeks' human embryo, with especial reference to the brain and the nephric system. in: Amer. Journ. Anat. Vol. 4. p. 409—443. T. 1—5, **1905.**
- 15) Giebel, C. G., Mammalia in: Bronns Klassen und Ordn. d. Thierr. 6. Bd., V. Abt., Bd.1, 1169 p., T. 1—121, **1874—1900.**
- 16) Großer, Otto, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystemes der Chiropteren. Anat. Hefte, 1. Abth., Bd. 17, p. 205—424, T. 13—225, **1901.**
- 17) Guldberg, Gustav und Nansen, Fridtjof, On the development and structure of the whale; in: Bergens Mus., Bd. V, 70 p., 7 T., **1894.**
- 18) Guldberg, Gustav, Neue Untersuchungen über die Rudimente von Hinterflossen und die Milchdrüsenanlage bei jungen Delphinembryonen; in: Intern. Monatschr. Anat. Phys., 16. Bd., p. 301—321, T. 20, **1899.**
- 19) Hausmann, U. F., Über die Zeugung und Entstehung des wahren weiblichen Eies bei den Säugetieren und Menschen. Hannover. gr. 4<sup>o</sup>. 136 p., 10 T., **1840.**
- 20) His, Wilhelm, Anatomie menschlicher Embryonen. III. Zur Geschichte der Organe. Leipzig IV, 260 p., T. 9 bis 14, **1885.**
- 21) —, Zur allgemeinen Morphologie des Gehirns; in Arch. Anat. Phys. Anat. Abth., p. 346—383, **1892.**

- 22) Hochstetter, Ferdinand, Die Entwicklung des Blutgefäßsystems (des Herzens nebst Herzbeutel und Zwerchfell, der Blut- und Lymphgefäße, der Lymphdrüsen und der Milz in der Reihe der Wirbeltiere) in: O. Hertwig, Handbuch der Entwicklungslehre. Jena, 3. Bd., 2. Teil, p. 21 bis 166, **1906**.
- 23) —, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. III. Säuger. In: Morph. Jahrb. 20. Bd., p. 541—648, T. 21—23, **1893**.
- 24) v. Hofmann, Lotar, Die Entwicklung der Kopfarterien bei *Sus scrofa domesticus*. In: Morph. Jahrb. 48. Bd., p. 645 bis 671, T. 16—17, **1914**.
- 25) Ingalls, N. W., Beschreibung eines menschlichen Embryo von 4,9 mm. In: Arch. Mikr. Anat. 70. Bd., p. 506—576, T. 29—31, **1907**.
- 26) Kaestner, Sandor, Über die allgemeine Entwicklung der Rumpf- und Schwanzmuskulatur bei Wirbeltieren. Mit besonderer Berücksichtigung der Selachier. In: Arch. Anat. Phys. Anat. Abth. p. 151—222, T. 9—12, **1892**.
- 27) —, Die Entwicklung der Extremitäten- und Bauchmuskulatur bei den anuren Amphibien. In: Arch. Anat. Phys. Anat. Abth. p. 257—292, T. 14, **1893**.
- 28) Keibel, Franz, Über den Nabelstrang des Nilpferdes. Anat. Anz. 8. Bd., p. 497—504, **1893**.
- 29) —, Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Jena. 4<sup>o</sup>. 1. H.: Keibel, Franz, Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Schweines (*Sus scrofa domesticus*), 114 p., 3 T., **1897**. 5. H.: Minot, Charles S. und Taylor, Ewing, Normal plates of the development of the Rabbit (*Lepus cuniculus* L.) 98 p., 3 T., **1905**. 6. H.: Sakurai, Tsunejiro, Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Rehes (*Cervus capreolus*) II, 100 p., 3 T., **1906**. 7. H.: Hubrecht, A. A. W. und Keibel, Franz, Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Koboldmaki (*Tarsius spectrum*) und des Plumplori (*Nycticebus tardigradus*) II, 76 p., 4 T., **1907**. 8. H.: Keibel, Franz und Elze, Curt, Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Menschen. VIII, 314 p., 6 T., **1908**.
- 30) —, Die Entwicklung der äußeren Körperform der Wirbeltierembryonen, insbesondere der menschlichen Embryonen aus den ersten 2 Monaten. In: O. Hertwig, Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere. 1. Bd., 2. Teil, p. 1—176, **1906**.
- 32) Klaatsh, Hermann, Die Eihüllen des *Phocaena communis* Cuv. In: Arch. Mikr. Anat. 26. Bd., p. 1—50, T. 1—2, **1886**.
- 33) Kollmann, J., Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13—35 Urwirbeln. In: Arch. Anat. Phys. Anat. Abth. p. 39—88, T. 3—5, **1891**.

- 34) Kükenthal, Willy, Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Wältieren. In: Denkschr. Med. Nat. Ges. Jena, 3. Bd. X, 366 p., T. 1—25, **1890**.
- 35) —, Über die Ursache der Asymmetrie des Walschädels. In: Anat. Anz. 33. Bd., p. 609—618, **1908**.
- 36) —, Untersuchungen an Walen (Zweiter Teil) in: Jena. Zeit. Naturw. 51. Bd. (N. F. 44), p. 1—122, T. 1—3, **1914**.
- 37) v. Kupffer, K., Die Morphogenie des Centralnervensystems. In: O. Hertwig, Handbuch der Entwicklungslehre, 2. Bd., 3. Teil, p. 1—272, **1905**.
- 38) Lee, A. B. und Mayer, Paul, Grundzüge der mikroskopischen Technik für Zoologen und Anatomen. Berlin, 3. Aufl., VII, 522 p., **1907**.
- 39) Marschner, Ludwig, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Herzens und der großen Gefäßstämme der Wasser-säugetiere. Inaug.-Diss. Schmalkalden. 53 p., **1901**.
- 40) Maurer, F., Die Entwicklung des Darmsystems. In: O. Hertwig, Handbuch der Entwicklungslehre, 2. Bd., 1. Teil, p. 109 bis 252, **1906**.
- 41) Mehnert, Ernst, Die individuelle Variation des Wirbeltier-embryo. In: Morph. Arb., 5. Bd., p. 386—444. **1896**.
- 42) Mollier, S., Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. II. Das Cheiropterygium. In: Anat. Hefte, 1. Abth., 5. Bd., 97 p., T. 31—38, **1895**.
- 43) Müller, Otto, Untersuchungen über die Veränderungen, welche die Respirationsorgane der Säugetiere durch die Anpassung an das Leben im Wasser erlitten haben. In: Jena. Zeit. Naturw. 32. Bd. (N. F. 15), p. 95—230, T. 3—6, **1898**.
- 44) Narath, Albert, Der Bronchialbaum der Säugetiere und des Menschen. In: Bibl. Med. Abt. A, Heft 3, Stuttgart. 380 p., 7 T., **1901**.
- 45) Peter, Karl, Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte. Eine finale Erklärung embryonaler und verwandter Gebilde und Vorgänge. Berlin. X, 323 p., **1920**.
- 46) Piersol, George, A., Über die Entwicklung der embryonalen Schlundspalten und ihre Derivate bei Säugetieren. In: Zeit. Wiss. Z. 47. Bd., p. 155—189, T. 16—17, **1888**.
- 47) Piper, H., Ein menschlicher Embryo von 6,8 mm Nackenlinie. In: Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. p. 95—132, T. 6—7, **1900**.
- 48) Rabl, H., Die Entwicklung des thyreo-thymischen Systems bei Maulwurf. Aus: Schaffer und Rabl, Das thyreo-thymische System des Maulwurfs und der Spitzmaus. 2. Teil. In: Sitzungsab. Akad. Wien 118. Bd. 3. Abt., p. 549—628, 9 T., **1909**.
- 49) Rapp, Wilhelm, Die Cetaceen, zoologisch-anatomisch dargestellt. Stuttgart und Tübingen. gr. 8<sup>o</sup>, 8 T., **1837**.

- 50) Röse, Carl, Zur Entwicklungsgeschichte des Säugetierherzens. In: *Morph. Jahrb.*, 15. Bd., p. 436—456, T. 16, **1889**.
- 51) Salzer, Hans, Über die Entwicklung der Kopfvenen des Meerschweinchens. In: *Morph. Jahrb.*, 23. Bd., p. 232—255, T. 18, **1895**.
- 52) Sicher, Harry, Die Entwicklungsgeschichte der Kopfarterien von *Talpa europaea*. In: *Morph. Jahrb.*, 44. Bd., p. 465 bis 487, T. 8—10, **1912**.
- 53) Steinmann, G., Über die Ursache der Asymmetrie der Wale. In: *Anat. Anz.*, 41. Bd., p. 45—54, **1912**.
- 54) Süßbach, Siegmund, Der Darm der Cetaceen. In: *Jena. Zeit. Naturw.* 35. Bd., p. 495—542, T. 16—17, **1901**.
- 55) Tandler, Julius, Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfarterien bei den Mammalia. In: *Morph. Jahrb.* 30. Bd., p. 275—373, T. 3—5, **1902**.
- 56) —, Die Entwicklungsgeschichte des Herzens. In: Keibel und Mall, *Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen*, 2. Bd., Leipzig, p. 517—550, **1911**.
- 57) Triepel, H., Ein neues Modellierverfahren. In: *Zeit. wiss. Mikrosk.* Bd. 35, p. 89—94, **1918**.
- 58) Turner, W., On the gravid Uterus and on the Arrangement of the Foetal Membranes in the Cetacea. In: *Trans. R. Soc. Edinburgh*, Vol. 26, p. 467—504, T. 17—18, **1872**.
- 59) —, A further Contribution in the Cetacea. In: *Proc. R. Soc. Edinburgh*, **1876—1877**.

Es sind abgebildet:

<b>Embryo A:</b>		Schnitt 80 in Taf. III, Fig. 11	
Schnitt	29 in Fig. 12a	„ 82	„ „ VII, „ 18b
„	31 „ „ 12b	„ 108	„ „ VIII, „ 21
„	32 „ „ 12c	„ 121	„ „ VIII, „ 22
„	34 „ „ 12d	„ 127	„ „ VIII, „ 23
„	36 „ „ 12e	„ 138	„ „ IX, „ 24
„	58 „ „ 8a	„ 163	„ Fig: 17a
„	61 „ „ 8b	„ 178	„ „ 17b
„	66 „ „ 8c	„ 188	„ „ 17c
„	218 „ „ 6c	„ 198	„ „ 16
„	246 „ „ 6b	„ 218	„ Taf. X, Fig. 25
„	272 „ „ 6a	„ 226	„ Fig. 17d
		„ 298	„ „ 20a
		„ 311	„ „ 20b
<b>Embryo B:</b>		„ 327	„ „ 20c
Schnitt	38 in Fig. 21	„ 338	„ „ 20d
„	51 „ „ 23	„ 343	„ „ 20e
„	56 „ „ 22	„ 377	„ Taf. X, Fig. 26
„	79 „ Taf. VII, Fig. 18a	„ 388	„ Fig. 24
„	80 „ „ VII, „ 20		

## Bezeichnungen der Tafelfiguren.

Ab. = Augenbecher.  
 A. d. = A. dorsalis.  
 A. c. i. = A. carotis interna.  
 Af. d. } At. d.  
 Af. s. } At. s.  
 All. = Allantois.  
 Ao. d. = Aorta dorsalis.  
 A. p. = mutmaßliche Anlage der A. pulmonalis.  
 At. d. } = Atrium dext. et sin.  
 At. s. }  
 B. = Bulbus cordis.  
 1. C. } = 1. und 2. Cervicalmyotom.  
 2. C. }  
 Ch. = Chorda dorsalis.  
 D. = Darm.  
 d. Aw. = dorsale Aortenwurzeln.  
 d. C. = Ductus Cuvieri.  
 d. ch. = Ductus choledochus.  
 D. e. = Ductus endolymphaticus.  
 D. h. = Ductus hepaticus.  
 Di. = Diencephalon.  
 d. Mk. = dorsale Myotomkante.  
 d. Mw. = dorsaler Medianwulst des Vorder- und Mittelhirns.  
 d. v. A. = Ductus venosus Arantii.  
 Ekt. = Ektoderm.  
 Ep. = Epidermis.  
 F. g. Rb. = Furche der größten Rautenhirnbreite.  
 F. m. d. = Fossa meso-diencephalica.  
 F. o. I } = Foramen ovale I und II.  
 F. o. II }  
 Fu. = Furche am Boden des Vorder- und Mittelhirns.  
 Gr. L. = Lebergrenze.  
 g. Rb. = größte Rautenhirnbreite.  
 h. ek. = hinteres Endothelkissen.  
 I. = Isthmus.  
 If. = Isthmusfurche.  
 Is. = Intersegmentalspalten.  
 1. Kb. = 1. Kiemenbogen.  
 Kl. = Kloake.  
 L. = Leber.  
 l = linke Körperseite.  
 Lg. = Linsengrübchen des Auges.  
 Li. = Lippen des vorderen Rautenhirndaches.  
 l. L. = laterale Lamelle des Urwirbels.  
 Lu. = Lungenanlage.  
 Lus. = Lungsäckchen.  
 M. = Magen.  
 Mes. = Mesencephalon.  
 M. K. = Malpighisches Körperchen.  
 Ml. = Myelencephalon.  
 m. L. = mediale Lamelle des Urwirbels.  
 Mr. = Medianrinne des Mundbodens.  
 Msp. = Mundspalte.

Mt. = Metencephalon.  
 m. T. = medialer, gemeinsamer Teil der IV. und V. Schlundtasche.  
 MÜ. h. = Mündung der V. hepatica communis in den Sinus venosus.  
 MÜ. j. = Mündung der V. jugularis in den Sinus venosus.  
 N. = Nackenbeuge.  
 N. g. = caudale Grenze der Urnieren.  
 Nm. = Neuromeren.  
 N. X. = N. vagus.  
 Oe. = Oesophagus.  
 P. d. = Pancreas dorsale.  
 pr. Bw. A } proximaler Bulbuswulst  
 pr. Bw. B } A und B.  
 Pr. H. = primärer Harnleiter.  
 p. R. = parabelförmige Rinne im Dache der Mundhöhle.  
 pr. R. o. m. s. = proximaler Rest der V. omphalo-mesenterica sin.  
 Puv. = Pulmonalvene.  
 P. v. = Pancreas ventrale.  
 R. = Rectum.  
 r. = rechte Körperseite.  
 r. d. v. h. = ramus dexter V. hepaticae (= prox. Rest der V. omph. mes. dextra).  
 Rf. = Riechfeld.  
 Rh. = Rautenhirn.  
 R. h.-m.-e. = Recessus hepato-mesenterico-entericus.  
 R. iuf. = Recessus infundibuli.  
 Rm. = Rückenmark.  
 R. M. = Rinne vom Mundrand zur Rathkeschen Tasche.  
 R. p.-e. = Recessus pneumato-entericus.  
 Rr. = Rachenrinne.  
 R. T. = Rathkesche Tasche.  
 S. = Scheitelbeuge.  
 s. Ab. = sekundärer Augenbecher.  
 Schd. = Schwanzdarm.  
 2, 3, 4. + 5. Scht. = Schlundtaschen.  
 S. l. H. = Sinus venosus, linkes Horn.  
 Su. = Spinalnerven.  
 Sö. = Sinusöffnung.  
 Spg. = Spinalganglion.  
 S. r. H. = Sinus venosus, rechtes Horn.  
 Ssp. = Sattelspalte.  
 S. T. = Senselsche Tasche.  
 S. tr. = Septum transversum.  
 S. v. = Sinus venosus.  
 S. I } = Septum I und II.  
 S. II }  
 T. c. = Tubulus collectivus.  
 Tel. = Telencephalon.  
 Th. = Thyreoidea.  
 T. h. = Anlage der Tasche für den horizontalen Bogengang.

Tr. = Trachealrinne.	Vf. d. } = Vt. d.
Tr. a. = Truncus arteriosus.	Vf. s. j } = Vt. s.
T. s. = Tubulus secretorius.	V. h. a. d. = V. hepatica advehens dextra.
T. v. = Anlage der Tasche für die verticalen Bogengänge.	Vhb. = Vorhofsboden.
n.-d. = Verbindung zwischen V. um- bilicalis sin. und Ductus venosus Arantii.	V. h. c. = V. hepatica communis.
Ur. = Ureter.	V. j. d. } = V. jugularis dextra und sin.
Un. = Urniere.	V. j. s. j }
uw. = Urwirbel.	V. l. = Vallis lateralis.
Va. = Ast der V. capitis lateralis, der zum Munddach führt.	v. m. = V. mesenterica.
V. c. = V. cardinalis.	v. Mf. = ventraler Myotomfortsatz.
V. ca. p. = V. cava posterior.	Vmm. = Vormuskelmasse des Auges.
V. c. a. = V. cardinalis anterior.	v. o. m. = V. omphalo-mesenterica.
v. c. p. d. = V. cardinalis posterior dextra.	V. l. Sch. = Verengung der 1. Schlund- tasche durch einen Gewebszapfen.
V. d. L. = Venen der ventralen Leibes- wand.	Vt. d. } = rechter und linker Ventrikel.
v. Ek. = vorderes Endothelkissen.	Vt. t. j }
v. E. d. } rechte und linke Vorder- v. E. s. j } extremität.	v. u. d. } = V. umbilicalis dextra und v. u. s. j } sinistra.
Ves. a. = Hörbläschen.	W. = Wulst der linken Vorhofsinnen- wand.
	W. 1. Kb. = Wulst des 1. Kiemen- bogens.
	W. M. = Winkel der Mundspalte.

## Erklärungen zu den Tafelfiguren.

### Tafel I—X.

- Fig. 1. Embryo A, in einen Teil seiner Eihüllen eingeschlossen. Kopf-  
gegend von der Seite gesehen. Vergr. 8fach.
- Fig. 2. Desgl., Kopfgegend von unten rechts gesehen, so daß der Rücken in  
der Nähe der Vorderextremitäten gegen den Beschauer zeigt. Vergr.  
9fach.
- Fig. 3. Desgl., Kopf von oben gesehen. Man sieht die linke Beckenpartie  
von der Seite. Vergr. 9fach.
- Fig. 4. Embryo B, rechte Seite. Vergr. 12,6fach.
- Fig. 5. Desgl., Ventralseite; zeigt in Kopf- und Schwanzstellung die geringe  
Spiraldrehung nach rechts. Vergr. 12,6fach.
- Fig. 6. Desgl., Dorsalseite; auch hier ist die Spiraldrehung zu erkennen.  
Vergr. 12,6fach.
- Fig. 7. Embryo B, Modell des Hirns; rechte Seite. Die Striche ohne Be-  
zeichnungen geben die Grenzen zwischen den Hirnabschnitten an.  
Recessus infund ist durch eine Stütze des Modells teilweise verdeckt.
- Fig. 8. Desgl., von vorne (Stirnseite) gesehen. 1—5: 1.—5. Encephalomer.
- Fig. 9. Desgl., von oben (Rautenhirn dorsal). 3—5: 3.—5. Encephalomer.
- Fig. 10. Kopf des Embryo B, von vorne und unten gesehen. Vergr. ca. 7fach.
- Fig. 11. Embryo B, Querschnitt durch die caudale Ecke der dorsalen Myotom-  
kante des 5. Myotoms (2. Cerv.), zeigt den gemeinschaftlichen Über-  
gang der inneren und äußeren Lamelle in das laterale Bindegewebe.  
Schnitt 80. Vergr. 200fach. Bg.-Bindegewebe, das zum größten  
Teil aus der Laterallamelle stammt.
- Fig. 12. Embryo B, Ventralansicht des Herzens. Graphische Rekonstruktion.  
Vergr. 26,4fach. Die untere Grenze des linken Vorhofs ist punktiert  
ingezeichnet.

- Fig. 13. Embryo B, Frontalschnitt durch das Herz; Ventralansicht der dorsalen Hälfte. Graphische Rekonstruktion. Vergr. 22fach. Der rechte Ventrikel ist nur gestreift. Pericard und Trabekelwerk sind nicht gezeichnet.
- Fig. 14. Embryo B, Ventralansicht der Lebergefäße und des sinus venosus. Graphische Rekonstruktion. Vergr. 24,7fach. Lebergrenze und Darm sind punktiert eingezeichnet.
- Fig. 15. Embryo B, Modell des Kiemendarms von der Dorsalseite gesehen. I—V = 1.—5. Schlundtasche.
- Fig. 16. Desgl., von der Ventralseite gesehen.
- Fig. 17. Embryo B, Darm, Chorda und primäre Haruleiter von der linken Seite gesehen. Der Kiemendarm ist bis zur Abgangsstelle der Trachea im Längsschnitt dargestellt, das caudale Darmende, nur soweit es röhrenförmig ist. Der letzte Teil der Chorda fehlt. Kiemenbögen sind punktiert eingezeichnet. Graphische Rekonstruktion. Vergr. 18fach. I—V = 1.—5. Schlundtasche.
- Fig. 18. Embryo B, 2 Schnitte durch die letzte Schlundtasche der linken Seite. Vergr. 106fach. a) Schnitt 79; b) Schnitt 82 (Schnittdicke 20  $\mu$ ). 4 und 5 = 4. und 5. äußere Kiemenfurche; IV und V = 4. und 5 Schlundtasche.
- Fig. 19. Embryo B, Modell des linken Hörbläschens, von seitlich vorne gesehen (Breitseite).
- Schnitte durch den Embryo B. Vergr. 30fach.
- Fig. 20. Schnitt 80. 1—5 = 1.—5. Kiemenbogen. III, IV und VI = 3., 4. und 6. Aortenbogen. Vergr. 26,7fach.
- Fig. 21. Schnitt 108. Vergr. 26,7fach.
- Fig. 22. Schnitt 121. Vergr. 26,7fach.
- Fig. 23. Schnitt 127. Vergr. 26,7fach.
- Fig. 24. Schnitt 138. Vergr. 35fach.
- Fig. 25. Schnitt 218. Vergr. 35fach.
- Fig. 26. Schnitt 377. 26—32 = 26.—32. Urwirbel. Vergr. 46,7fach.

## Systematisch-faunistische Beiträge zur Kenntnis exotischer Heterocera und Grypocera auf Grund von Material des Deutschen Entomologischen Museums.

Von

**Embrik Strand.**

### HETEROCERA.

Fam. **Amatidae** (Syntomididae).

Gen. **Neritonaclia** Strand n. g.

Im Hinterflügel ist das Geäder wie bei *Pseudonaclia* Butl., also 2 entspringt kurz vor der Ecke, 4 fehlt, 3 und 5 sind ziemlich lang gestielt, 7 fehlt, der Flügel ist aber kürzer und breiter mit steilerem Saum, in der Basalhälfte vorn ein wenig stärker ausgebaut, die Zelle breiter mit weniger schräger Discozellulare.



Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3



Fig. 8





Fig. 6



Fig. 4

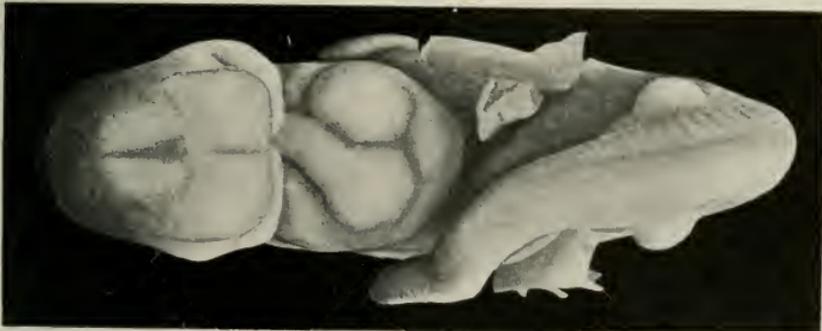


Fig. 5



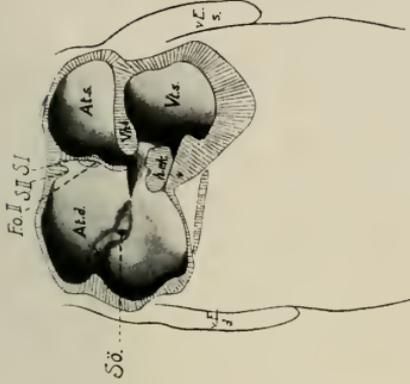


Fig. 13

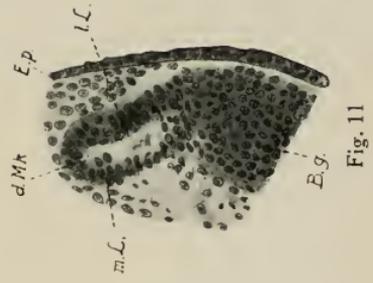


Fig. 11

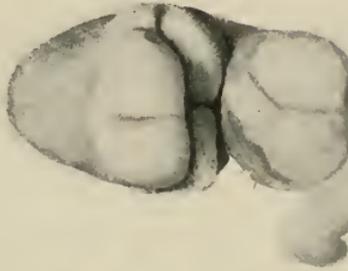


Fig. 10



Fig. 7



Fig. 9



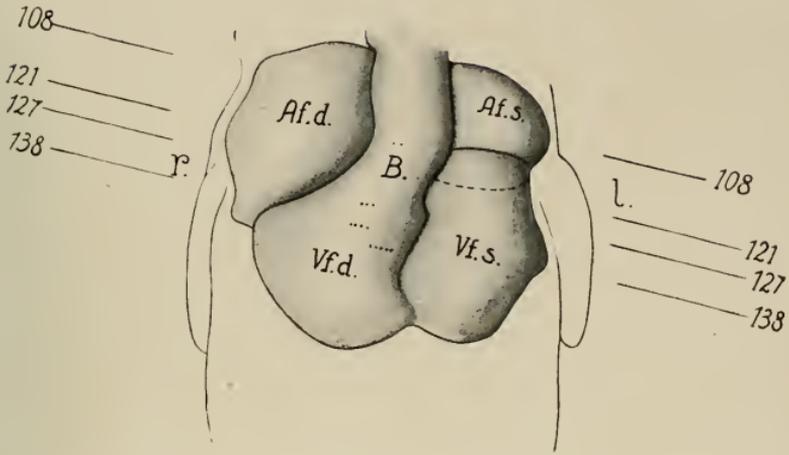


Fig. 12

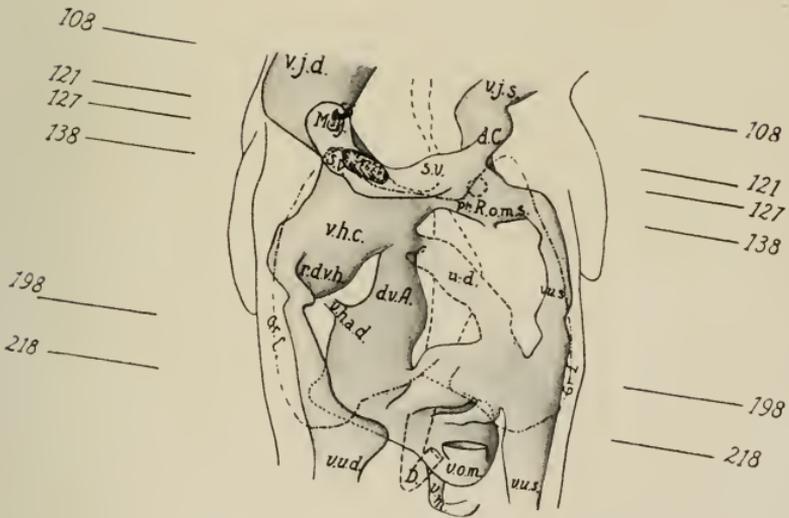


Fig. 14



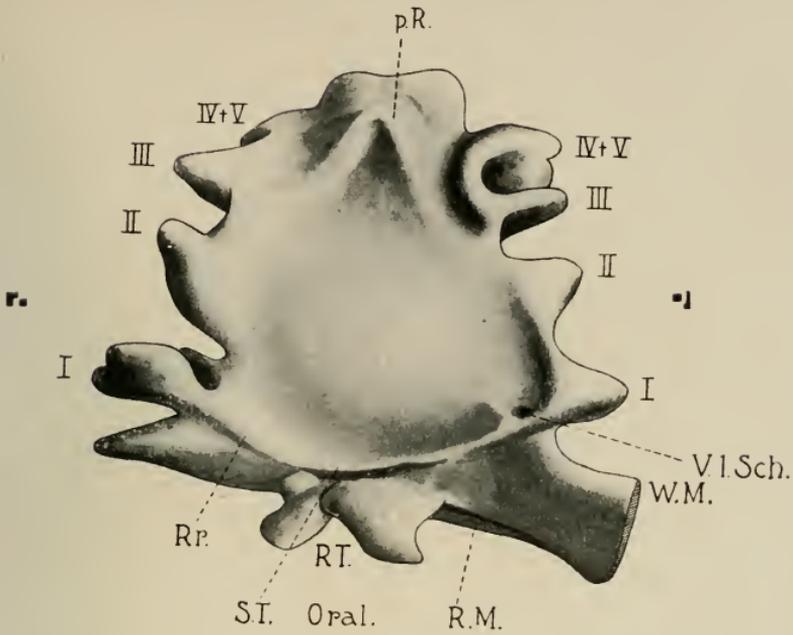


Fig. 15

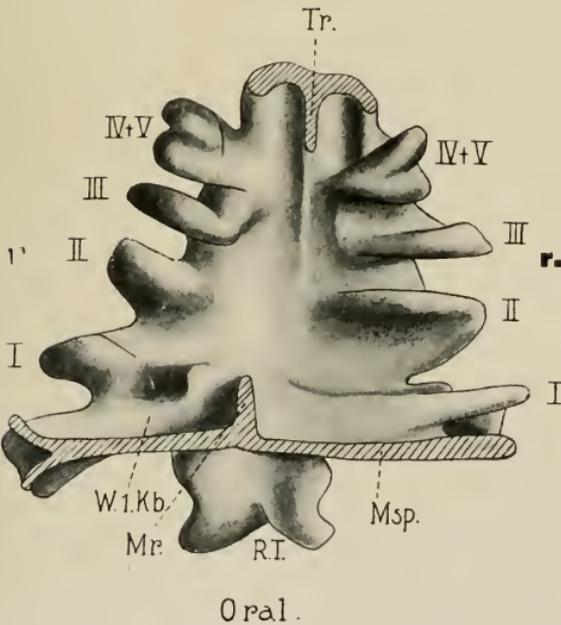


Fig. 16



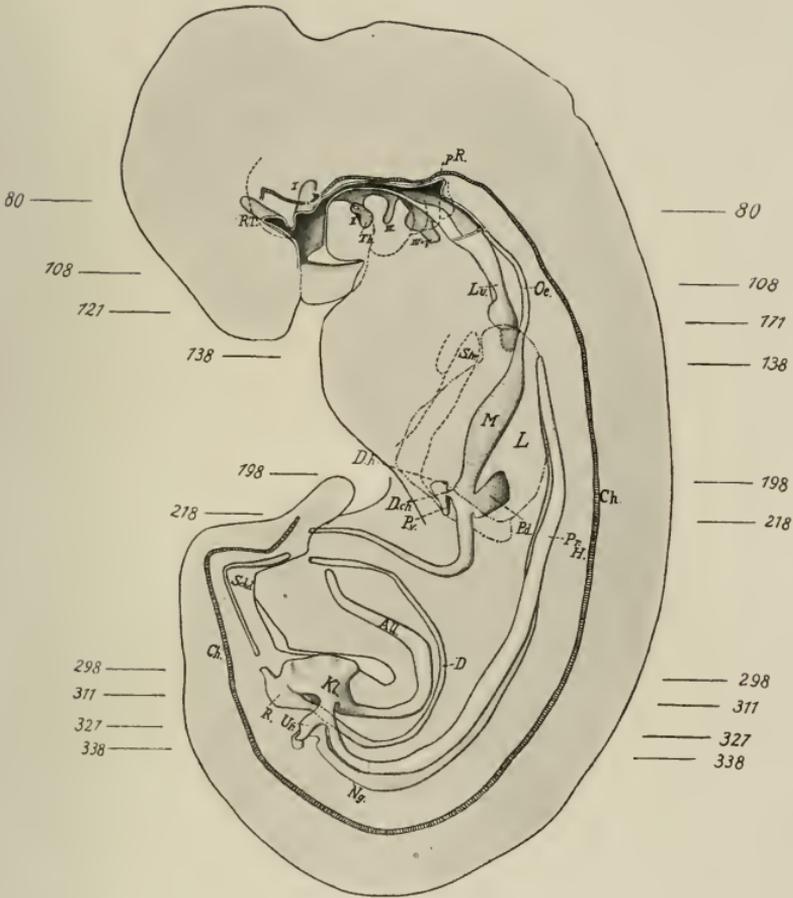


Fig. 17

H. C. Müller: Zur Entwicklungsgeschichte von *Phocaena communis* Less.



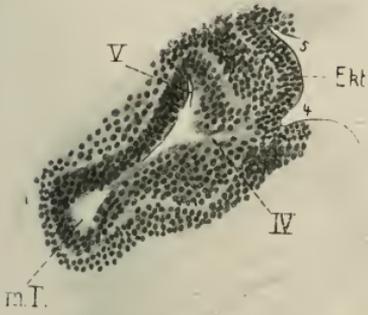


Fig. 18a

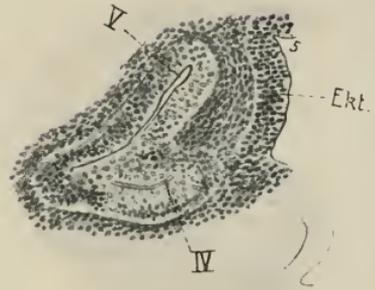


Fig. 18b

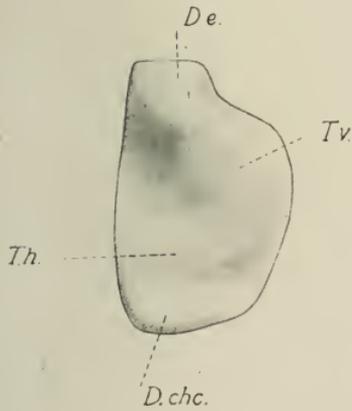


Fig. 19

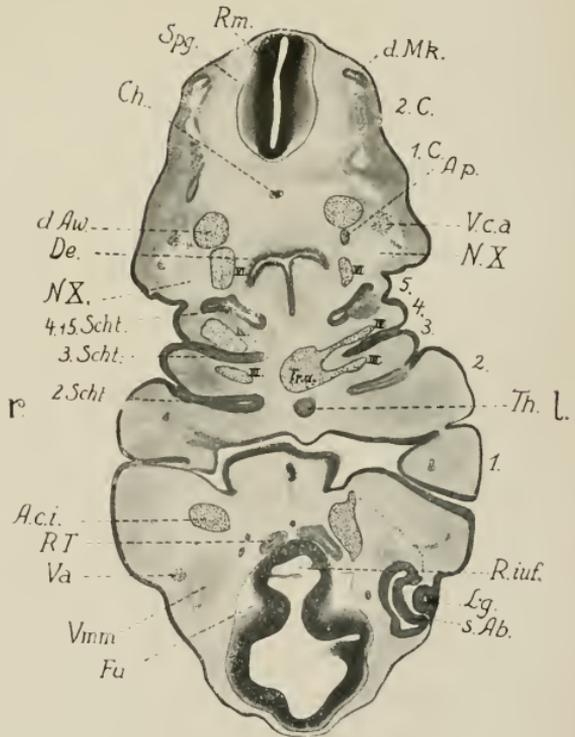


Fig. 20



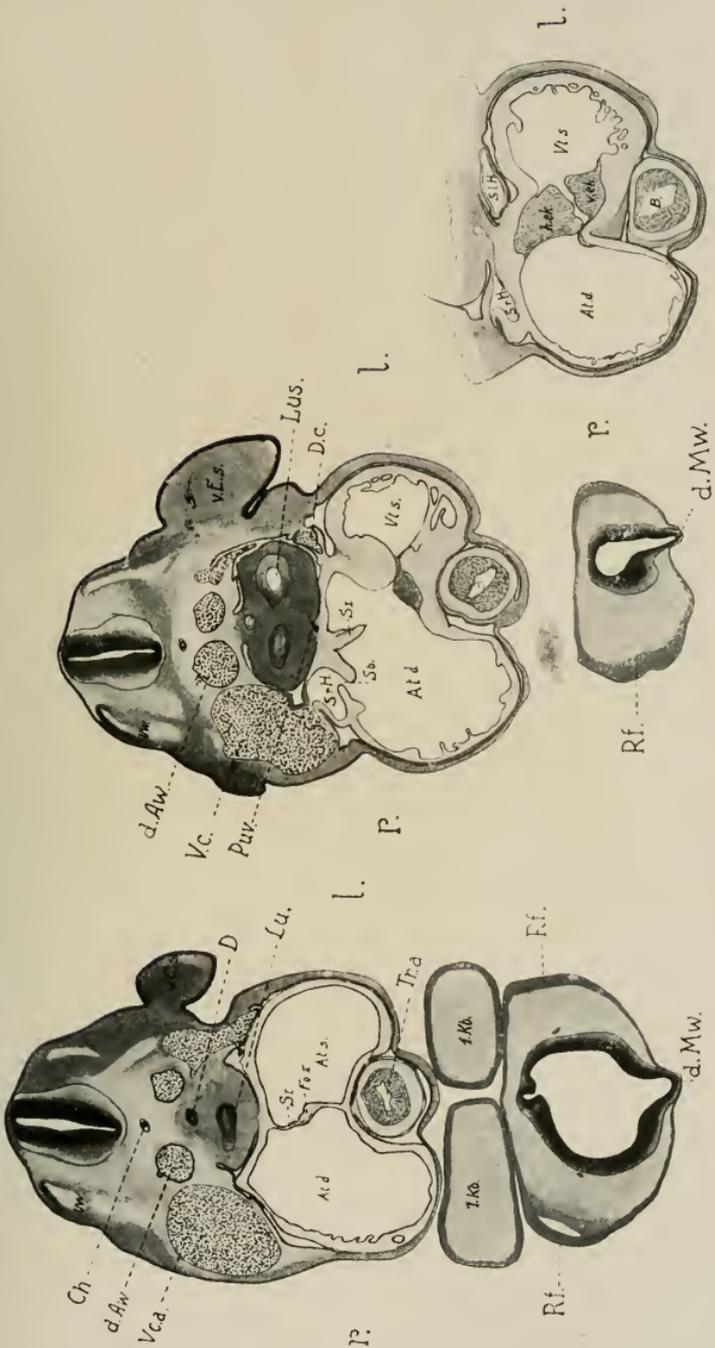


Fig. 23

Fig. 22

Fig. 21



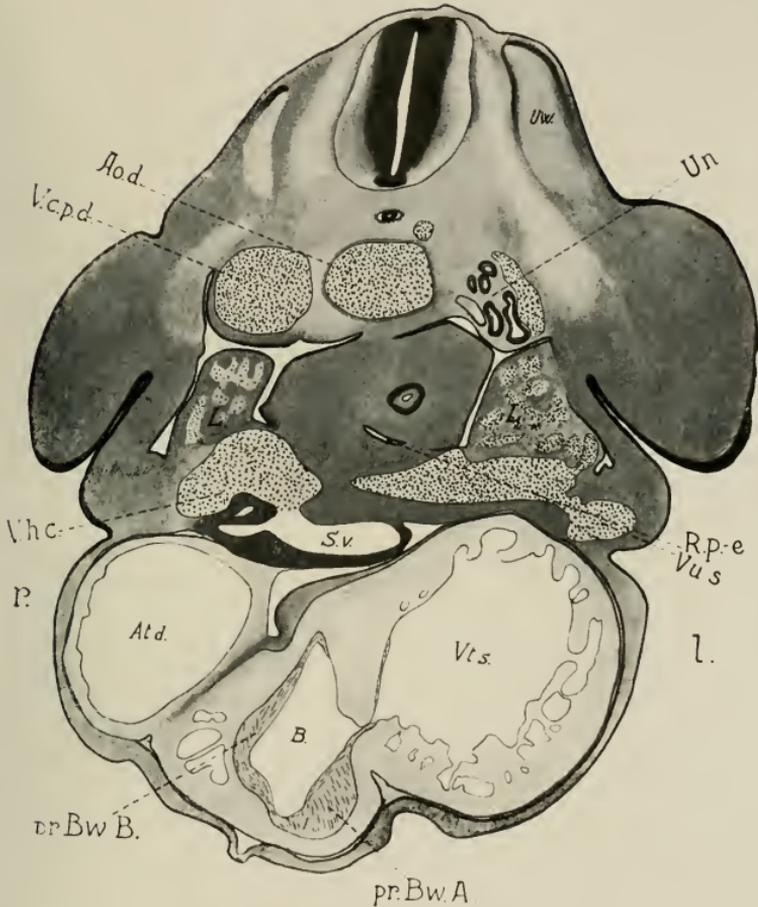


Fig. 24

H. C. Müller: Zur Entwicklungsgeschichte von *Phocaena communis* Less.



