

Der feinere Bau  
der Leber von *Ceratodus forsteri*,  
zugleich ein Beitrag  
zur vergleichenden Histologie der Fischleber.

Von

Hans Bluntschli,

Assistent am Anatomischen Institut Heidelberg.

Mit Tafel XXXV und 24 Figuren im Text.



## I. Einleitende Bemerkungen.

Nach den epochemachenden und umfassenden Arbeiten von HERING (1866 und 1867) und EBERTH (1866 und 1867), welche gleichzeitig und von einander unabhängig den Leberbau fast aller Wirbelthierklassen untersuchten, haben sich in den letzten Jahrzehnten des vergangenen Jahrhunderts die meisten Leberforscher nur mit Specialuntersuchungen befasst. Erst die letzten Jahre haben unsere Literatur wieder durch zusammenfassende Werke bereichert. BRAUS (1896) verfolgte die Veränderungen des Drüsenparenchyms der Leber in der Wirbelthierreihe, er suchte insbesondere die phylogenetischen Gesichtspunkte dieser Umgestaltung zu ergründen und hat auch unsere Kenntniss über die Histogenese der Leber wesentlich vermehrt, während OPPEL (1900) in einem ausserordentlich umfangreichen Abschnitt seines Lehrbuches der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbelthiere die ganze Leberliteratur kritisch sichtet und durch eigene Studien ergänzte. Sein sehr vollständiger Literaturnachweis wird von jedem Untersucher auf diesem Gebiete sehr dankbar empfunden werden, wie er auch mir die Arbeit recht wesentlich erleichterte. In ziemlich vollständiger Reihe können wir heute die phylogenetische Entwicklung der wichtigsten Darmdrüse vergleichend-histologisch durch eine Reihe von Typen, von der tubulösen Einzeldrüse des *Amphioxus* bis zu dem enorm differenzirten Gebilde der menschlichen Leber illustriren.

Das Organ des *Amphioxus lanceolatus*, welches wir, insbesondere aus Vergleichen mit höheren Wirbelthieren, als Leber zu deuten gewohnt sind, ist ein einfacher Blindsack, der durch eine ventrale Ausstülpung der Darmwandung, eine kurze Strecke hinter dem Kiemendarm, zur Entwicklung kommt. Er ist, wie der Darm selbst, mit einem einfachen Cylinderepithel ausgekleidet. Lange war es sehr ungewiss, ob dieser Ausstülpung wirklich, wie es schon öfters vermuthet worden war, eine secretorische Thätigkeit zuzuschreiben sei, bis dies neuerdings durch SCHNEIDER's Untersuchungen (1899) sehr wahrscheinlich geworden ist. Dadurch gewinnen wir das Recht, den Leberblindsack der Akranier als tubulöse Einzeldrüse zu betrachten. Diese Form ist aber, sei es nun, dass die *Amphioxus*-Leber nur eine ausserordentlich niedrige Entwicklungsstufe oder eine secundär rückgebildete Leber höherer Vertebraten repräsentirt (an letztere Möglichkeit muss man, wie OPPEL mit Recht betont, wohl denken), der Ausgangspunkt für die Modificationen des tubulösen Baues, wie sie schon bei den **Cyclostomen**, freilich noch in recht bescheidenem Maasse, auftreten. Hier finden wir vielfach verästelte und geschlungene Leberschläuche, welche somit den Typus einer zusammengesetzt-tubulösen Drüse repräsentiren. Zu dieser Abweichung vom primitivsten Lebertypus treten weitere hinzu. Einmal gehen von dem Centralkanälchen eines jeden Tubulus zahlreiche grössere oder kleinere blind endigende Seitenkanälchen ab, welche stets zwischenzellig verlaufen und niemals die Peripherie des Leberzellschlauches erreichen (BRAUS 1896). Was den letzteren

Punkt anbelangt, so hat zwar HOLM (1897) die gegentheilige Behauptung aufgestellt, wird sich aber vermuthlich getäuscht haben, denn abgesehen davon, dass ich selbst an den *Myxine*-Präparaten, welche ich daraufhin untersuchte, niemals die Seitenkanälchen bis an die Zellbasis verfolgen konnte, muss ein derartiges Verhalten schon a priori als ausserordentlich unwahrscheinlich bezeichnet werden und findet in der ganzen Wirbelthierreihe nirgends ein Analogon, nachdem eine Reihe ähnlicher Angaben sich alle als unrichtig erwiesen haben.

Das Auftreten der Seitenkanälchen ist in phylogenetischer Beziehung von grosser Bedeutung. Mit Recht hat BRAUS (1896), dem wir eine eingehende Studie der Myxinoiden-Leber verdanken, darauf aufmerksam gemacht, dass in allen Drüsen von unverändert tubulösem Bau solche Seitenkanälchen fehlen, dagegen überall dort, wo Drüsentubuli Abweichungen vom tubulösen Bau zeigen, solche Seitenäste auftreten. Gerade an der Leber von *Myxine glutinosa* konnte er zeigen, wie mit dem Auftreten von Seitenkanälchen die Leberzellen eine grössere Beweglichkeit erlangen, wie sie sich zu verschieben vermögen und wie sich schliesslich einzelne Zellen vom Centrallumen ganz zurückziehen können, um nur durch Seitenäste mit diesem zu communiciren. Erfolgt dieses Zurückweichen einzelner Zellen vom Centrallumen an solchen Stellen, wo ein Leberschlauch sich dichotomisch verästelt, dann verdrängen sie die Blutcapillaren aus dem Winkel der Tubuli. Damit ist die Möglichkeit zur Bildung neuer Seitenkanälchen gegeben, — der nächste Schritt ist die Vereinigung derselben, und das Bild, dass eine „centrotubuläre Zelle“, die nirgends eine Membrana propria oder ein Blutgefäss berührt, von einer Masche der Gallenkanälchen umzogen wird, wie es BRAUS bei *Myxine* an Verzweigungsstellen von Leberschläuchen beobachten konnte, ist vollständig. Eine solche Masche bezeichnete er als eine „cytozonale“, und weil sie nur eine einzige Zelle umspinnt, als eine monocytische oder unicelluläre, im Gegensatz zu polycytischen oder pluricellulären Maschen, wie sie bei höheren Wirbelthieren häufig gefunden werden.

Was die *Petromyzonten*leber anbetrifft, so zeigt nur die Jugendform von *Petromyzon* ein einigermaassen einfaches Verhalten des Leberbaues, welcher in den wesentlichen Punkten demjenigen von *Myxine* gleicht (HOLM 1897, RENAUT 1899). Cytozonale Maschenbildungen sind jedoch nicht beobachtet worden. Demgegenüber ist die Leber des erwachsenen *Petromyzon* gänzlich verändert, und wie die Gallengänge scheinen auch die Gallenkanälchen vollständige Atresie zu zeigen (SHORE and JONES 1889, VOGT und YUNG 1894, WIEDERSHEIM 1898, KULJABKO 1898), es muss also ein wesentlicher Functionswechsel eingetreten sein.

Zusammenfassend lassen sich also (abgesehen von der Leber des erwachsenen *Petromyzon*) die Abweichungen der Cyclostomenleber vom rein tubulösen Bau insbesondere darin finden, dass ihr zahlreiche Seitenkanälchen des centrotubulären Secretlumens eigen sind, welche selbst zu cytozonalen Maschenbildungen Veranlassung geben können.

Unsere Kenntnisse vom histologischen Bau der Leber der **Fische** ist zur Zeit noch eine recht beschränkte, einzelne Ordnungen, wie die der Ganoiden, sind auf den Drüsenbau noch gar nicht untersucht worden, und die Mittheilungen über die Leber der Selachier und Teleostier sind wenig zahlreich. Sehr oft bereitete der grosse Fettgehalt der Leberzellen feineren Untersuchungen gewaltige Schwierigkeiten. Die von einzelnen Autoren auf Grund ihrer Untersuchungen gezogenen allgemeinen Schlüsse über den Bau der Fischleber bedürfen daher noch vielfach einer eingehenderen Begründung.

Soviel wir bis jetzt wissen, anastomosiren bei den Fischen die Leberzellschläuche und damit natürlich auch deren Centralkanälchen ganz allgemein mit einander, — aus der zusammengesetzt-tubulösen Drüse der Cyclostomen ist eine netzig-tubulöse Drüse geworden. Die auf diese Weise zu Stande gekommenen Maschen der Gallenkanälchen umkreisen, ihrerseits allseits von Leberzellen umgeben, die Blutcapillaren und



wurden deshalb von BRAUS als „vasozonale Maschen“ jenen kleineren „cytozonalen“, welche wir bereits kennen lernten, gegenübergestellt.

Die ältere Literatur über die Fischleber lässt durchweg Angaben über den drüsigen Aufbau des Organes vermissen, dagegen konnte ich bei einer Anzahl neuerer Arbeiten werthvolle Anhaltspunkte gewinnen.

Die Selachierleber haben SHORE and JONES (1889, Untersuchungsobject: *Scyllium*), PILLIER (1890, *Raja Torpedo* und *Squalus canicula*) sowie BRAUS (1896, *Acanthias vulgaris*) untersucht und schildern das Organ als eine netzig-tubulöse Drüse, mit oftmals ausserordentlich grossen, stark fetthaltigen Zellen und ausserordentlich feinen centralen Gallenkanälchen, an welchen grössere Seitenkanälchen fehlen.

Aehnlich lauten die Berichte über die Leber der Teleostier. Wir besitzen hierüber Mittheilungen von EBERTH (1867, *Leuciscus dubula* und *rutilus*, *Barbus fluviatilis*, *Tinca Chrysis*, *Cyprinus auratus* und *Acerina cernua*), MACALLUM (1884, *Amiurus catus*), PILLIER (1889, *Syngnathus acus*, *Callionymus lyra*), SHORE and JONES (1889, *Muraena*), RETZIUS (1892, *Anguilla vulgaris*, *Esox lucius*) und BRAUS (1896, *Anguilla vulgaris*). Alle Autoren geben auch hier eine besondere Feinheit der Gallenkanälchen an, während über den Drüsenbau verschiedene Ansichten vertreten sind. RETZIUS schildert den Bau als einen verästelt tubulösen, im Gegensatz zu EBERTH und BRAUS, welche den netzigen Charakter der Drüsenschläuche betonen und auf die Aehnlichkeit mit der Reptilienleber hinweisen. Nun hat bekanntlich RETZIUS nach dem Erscheinen von BRAUS' umfassender Leberstudie 1898 zugegeben, dass seine früheren Angaben über das Fehlen von Maschenbildungen in der Leber niederer Wirbelthiere zu berichtigen seien, und hat eine Reihe von Nachuntersuchungen, die sich im Wesentlichen mit BRAUS' Angaben decken, veröffentlicht. Ueber die Fischleber jedoch findet sich in dieser Richtigstellung kein Wort. Trotzdem darf es wohl als erwiesen gelten, dass auch bei den Teleostiern ein netzförmiger Typus ständig vorkommt.

In einem anderen Punkte, nämlich in der Frage nach dem Vorkommen von Seitencapillaren, stehen sich die Ansichten schroff gegenüber. Weder EBERTH noch BRAUS haben gut ausgebildete, grössere Seitenäste der centralen Gallenkanälchen gesehen, während RETZIUS bei *Anguilla* und *Esox* eine reichliche Zahl solcher Seitenkanälchen beobachtete.

So ist das Facit über den Drüsenbau der Fischleber aus all diesen Beobachtungen in Kürze das folgende: Die Fischleber ist eine netzig-tubulöse Drüse, charakterisirt durch besonders feine Secretkanälchen, an denen Seitenäste im Allgemeinen nur selten vorkommen. Durch die Lücken des Netzes der Drüsenschläuche verläuft ein zweites Netz von Blutcapillaren, überall aus einem Gerüst annähernd gleich dicker Balken bestehend. Die Leberzellen können durch eine mehr oder weniger reichliche Ansammlung von Fetttröpfchen in ihrem Zelleib bis zu einer beträchtlichen Grösse anschwellen, ja es kann der Fettgehalt schliesslich so hochgradig werden, dass er das Bild des Leberaufbaues gänzlich zu verdecken vermag.

Ueber den feineren Bau der Dipnoer-Leber existiren in der Literatur keinerlei Angaben.

Viel mehr als bei den Cyclostomen und Fischen weicht der Bau der **Amphibien**-Leber vom ursprünglichen, tubulösen Drüsentypus ab. Die Leber der Urodelen und Anuren ist in älterer wie in neuerer Zeit ausserordentlich oft untersucht worden und war stets ein besonders beliebtes Object für Zellstudien aller Art. Das leicht zu beschaffende Untersuchungsmaterial, die relativ grossen Zellen und die bedeutendere Weite der Gallenkanälchen machen es verständlich, dass die verschiedensten Autoren, welche die Drüsenstructur der Wirbelthierleber, besonders in Hinsicht auf die Säugethierleber, untersuchten, meist auf die Amphibien und nur selten auf die Fische zurückgriffen. Es kann nicht meine Aufgabe sein, alle diese Autoren hier anzuführen, doch will ich die wichtigsten Befunde in Kürze charakterisiren.

Besonders eingehend wurde die Amphibienleber durch HERING (1866 und 1867) und EBERTH (1867)

erforscht und als netzförmig-tubulös beschrieben. Dabei wies EBERTH auf die zahlreichen blinden Seitenkanälchen hin, welche, er gewissermaassen als erste Andeutungen der bei den Säugethieren so reichlich entwickelten Netzwerke ansah. Ja, er hat auf einer seiner Figuren (VIRCH. Arch., Bd. XXXIX, Taf. I, Fig. 5 d) bereits eine echte cytozonale Masche der Gallenkanälchen abgebildet, ohne indessen die volle Bedeutung dieses Vorkommnisses für die Umwandlung der rein tubulösen zur theilweise conglobirten Drüse zu ermessen. Weitere Fortschritte in der Erkenntniss verdanken wir namentlich OPPEL (1889), R. KRAUSE (1893), BRAUS (1896) und GAUPP (1901). Insbesondere die Arbeit von BRAUS ist als bedeutungsvoll für die Erkenntniss des Drüsenaufbaues zu bezeichnen, indem er nachwies, dass die Amphibienleber nicht mehr als rein tubulöse Drüse angesehen werden darf. „Die Leberzellbalken“, das sind die tubulösen Leberschläuche, „sind nicht überall gleich dick. Es kommen Verschmälerungen vor, einmal durch Abnahme der Zahl der Zellen, welche den Querschnitt eines Balkens zusammensetzen, ferner durch Auseinanderweichen der Zellen zu Platten. Vergleichen wir die Leber mit einem Gerüst, so ist dieses aus Balken und Brettern gezimmert.“ Der Umordnung der Drüsenzellen entsprechend haben die Gallenkanälchen vielfach ihre Lage gewechselt. Indem beim Auseinanderweichen der Leberzellen zu Zellplatten die Blutcapillaren bei Seite gedrängt werden, ist nun das Moment gehoben, welches die Vereinigung der zahlreichen Seitenkanälchen zu Netzen hinderte, und so finden wir im Innern dieser Zellplatten und Zellreihen zahlreiche cytozonale Maschen.

Die Amphibienleber zeigt somit bedeutende Abweichungen vom tubulösen Grundtypus, welche wir in weit höherem Maasse bei den Säugethieren ebenfalls ausgebildet finden. Wodurch aber werden diese Abweichungen bei den Amphibien bedingt? Sind sie die wirklichen Vorstufen des „Säugethiertypus“? Auch mit diesen Fragen hat sich BRAUS eingehend beschäftigt, und da seine Ansichten für die vorliegende Arbeit von wesentlicher Bedeutung geworden sind, muss ich hier einige Punkte näher berühren.

BRAUS sieht das ursächliche Moment der Umlagerungsvorgänge in der Leber bei den Säugethieren wie bei den Amphibien in einer Druckänderung in der Leber. Während dort mit dem Auftreten von Zwerchfellcontractionen, und damit eines positiven Druckes in der Bauchhöhle, die Umbildung einsetzt, sind es hier Ansammlungen leukocytärer Elemente, vor allem von Pigmentzellen, welche eine Aenderung der Drüsenstructur bewirken sollen. Zu dieser Deutung glaube ich einige Einwände und Ergänzungen machen zu müssen.

Bedenkt man,<sup>1</sup> dass die pigmentreiche Amphibienleber nicht, wie man nach dem BRAUS'schen Standpunkt erwarten sollte, grösser ist als die pigmentlose, sondern gerade umgekehrt, kleiner, so erscheint die Erklärung BRAUS' nicht gerade als besonders wahrscheinlich. Und doch glaube ich, dass sie im Grunde das Richtige getroffen hat. Es handelt sich in den einwandernden Lymphoiden um ein der Leber ursprünglich fremdes Element, welches zu bestimmten Zeiten in ihr auftritt, in anderen wieder mehr oder weniger verschwindet. Dabei scheint mir die Frage, ob dieses Einwandern rein activ oder mehr passiv erfolgt, oder ob beide Modalitäten neben einander in Betracht gezogen werden müssen, noch keineswegs klargestellt, und ebenso verhält es sich mit dem Zurücktreten der lymphoiden Elemente, unter denen die Pigmentzellen ja eine Hauptrolle spielen. Es ist daher wichtig, erst unsere bisherigen Kenntnisse vom Wesen und der Bedeutung der Pigmentzellen kurz zu beleuchten, wobei ich natürlich nur die wesentlichsten Punkte hervorzuheben vermag.

Dass die Leber der Amphibien einem periodischen Farbenwechsel unterworfen ist, welcher nicht ohne Relationen zu anderen Organen des Körpers, zu Nahrung und Lebensweise sein kann, ist längst bekannt, und zwar ist das Verhältniss derart, dass (ich folge hierin den Angaben GAUPP's 1901) z. B. beim Frosch die hellen, mehr gelben Lebern grösser zu sein pflegen als die dunkel pigmentirten, und dass die



Leber des Aprilfrosches ein Minimum an Grösse, aber ein Maximum an Pigmentirung aufweist, dieweil beim Sommerfrosch die Verhältnisse gerade umgekehrt liegen.

Der Erste, der, meines Wissens, diese Beziehungen näher untersuchte, war E. H. WEBER (1850), welcher auf den zeitlichen Zusammenhang zwischen der Entfärbung der Leber und der Production der Geschlechtsstoffe aufmerksam machte. Freilich dachte er sich diese Relationen in recht eigenartiger Weise: die Leber, die er auch als dauernden Entstehungsort der rothen Blutkörperchen ansah, sollte direct bei der Production der Eier, des Samens und auch des Fettes mitwirken. REMAK (1854) stellte fest, dass das Pigment an bestimmte Zellen gebunden sei, die niemals in den Blutgefässen lägen und wahrscheinlich aus normalen Leberzellen derart entstünden, dass der farblose, aus Körnchen der Fettkugeln bestehende Inhalt der Leberzellen sich in Pigmentkörnchen umwandle. Diese Pigmentbildung auf Kosten des Fettes sollte vor allem mit Mangel an Bewegung und Nahrung, nicht mit gewissen Geschlechtszuständen zusammenhängen. EBERTH (1867) widmet den Verhältnissen der Lymph- und Pigmentzellen in der Leber eine eigene Studie. Er unterscheidet einen corticalen Lymphzellensaum und die Lymphzelleninseln im Innern der Leber, beschreibt lebhaft amöboide Bewegungen der ungefärbten Lymphzellen und weist darauf hin, dass ein grosser Theil der Pigmentzellen zweifellos nur pigmenthaltige Stromazellen darstelle. Bei den Anuren sollten sie innerhalb der Blutgefässe liegen. Einen Zusammenhang zwischen Zeugungsgeschäft und Geschlechtszuständen mit der Melanose giebt er zu, äussert sich aber sehr skeptisch über eine stetige Coincidenz. A. LEONARD (1887) unterscheidet zwei Arten von Pigment, gelbes, grobkörniges, spärliches, das in den Leberzellen selbst liegt, und schwarzes, sehr feinkörniges, das sich hauptsächlich in besonderen Pigmentzellen findet, welche zum Theil wenigstens den Endothelzellen zugerechnet werden. Das Pigment selbst soll durch Umformung aus dem Kernmaterial entstehen, und zwar in Verknüpfung mit der periodischen Erneuerung des Blutes. „Dadurch wird augenscheinlich, wie der Ausgangspunkt für die letztere der Wechsel in der Nahrungsaufnahme ist, und es scheint in der letzteren der Schlüssel für die in den Organismen sich abspielenden periodischen Prozesse gefunden.“ Auch MARQUIS (1892) bringt die Pigmentirung mit der Blutregeneration im Spätfrühling und Frühsommer in Zusammenhang und macht im Speciellen auf eigenthümliche Verhältnisse beim Frosch aufmerksam. Die Copulationsperiode setzt sofort nach dem Erwachen der Thiere aus dem Winterschlaf ein. Unmittelbar nach dem Abläichen verkriechen sich die Thiere von neuem im Schlamm und kommen erst nach etwa 14 Tagen wieder zum Vorschein. Nun beginnt erst die Nahrungsaufnahme, und jetzt erst setzen die anatomischen Umwandlungen ein, welche die Blutregeneration einleiten.

LOEWIT (1889) sucht die Vermehrung der Pigmentzellen zu gewissen Zeiten mit einer Störung des Processes der normalen Verarbeitung der Blutkörperchentrümmer zu Gallenfarbstoff zu erklären. OPPEL (1889), und ihm schloss sich später auch BRAUS (1896) an, hält die Pigmentzellen für lymphoide Wanderzellen, welche stets in den Lymphscheiden der Blutgefässe sitzen, nicht in der Leber entstehen, sondern mit dem Lymphstrom vor allem aus der Darmwandung dorthin gelangen und daselbst zu Grunde gehen.

Neuerdings hat ALICE GAULE (1901) durch Wägung von 300 Froschlebern zu verschiedenen Jahreszeiten den sicheren Beweis des zeitlichen Zusammenhanges zwischen relativem Lebergewicht (und damit hängt im umgekehrten Verhältniss die Pigmentirung zusammen) und dem Aufbau der Geschlechtsproducte wie dem Laichact erbracht.

Ich stelle mir nun das Wesen und den Einfluss der Pigmentzellen auf das Leberparenchym etwa folgendermaassen vor:

Das Pigment ist zum weitaus grössten Theil (vielleicht auch gänzlich) in Wanderzellen eingeschlossen, welche aus dem Darm und anderen Organen zur Leber wandern (cf. OPPEL 1889, BRAUS 1896,

GAUPP 1901). Diese Einwanderung wird bedingt durch einen ausserordentlichen Stoffverbrauch im ganzen Thierkörper, welcher vor Allem auf Kosten des Fettes, insbesondere der Fettkörnchen in den Leberzellen stattfindet. Die Leberzellen verkleinern sich ausserordentlich, die einzelnen Tubuli und Zellhaufen nehmen an Grösse ab, während das umgebende Bindegewebe dieser Reduction nicht in gleichem Maasse folgt. So entstehen Lücken in demselben, insbesondere die Lymphräume vergrössern sich und üben so gewissermaassen eine Saugwirkung auf die im ganzen Körper so reichlich angesammelten Lymphzellenmassen aus. Die Lymphbahnen zur Leber sind nun leicht gangbar, und so kommt es, dass mehr Lymphoidelemente einwandern, als zur Erfüllung der erweiterten Lymphräume nöthig wären. Die einmal eingeleitete Action setzt sich also auch nach Aufhören des ursächlichen Momentes noch eine Strecke weit fort, eine Erscheinung, die wir ja bei den mannigfachsten Entwicklungsprocessen beobachten können. Dass dabei eine gewisse Activität der Lymphzellen selbst ebenfalls mitspielt, scheint mir sehr wahrscheinlich. Nun sind aber diese grossen Lymphmassen nicht ohne Einfluss auf das Parenchym der Leber. Dieses besteht ja aus besonders geschwächten Zellen, die ihre abgelagerten Nährstoffe alle an die Geschlechtsdrüsen abgegeben haben, sich aber durch eine neue Nahrungszufuhr von aussen nicht regeneriren können. Sie werden daher dem mechanischen Einfluß der Lymphzellmassen keinen Widerstand entgegenzusetzen vermögen und sich den veränderten Verhältnissen dadurch anpassen, dass sich die einzelnen Elemente zu Zellbalken und Zellplatten an einander legen. Da aber auch in der verminderten Verdauungsthätigkeit im Winterschlaf die Leberzellen stets noch ihre Aufgabe für die Secretion und Excretion erfüllen müssen, erfolgt keine Reduction der Gallenwege, die unter dem Bilde der Atresie von Gallenkanälchen und Gallengängen auftreten müsste, sondern es bleibt auch jetzt jede Leberzelle mit einem Gallenkanälchen und wohl auch einer Blutcapillare in Zusammenhang. Daraus resultiren die Verlagerungen der Gallenkanälchen in der Pigmentleber. — Umgekehrt sind die Verhältnisse bei der Umwandlung der Pigmentleber zur pigmentlosen. Jetzt vergrössern sich die Leberzellen durch Nahrungsaufnahme und treiben die Lymphoidmassen in die Bahnen zurück, in denen sie eingewandert waren.

Mit dieser meiner Auffassung stimmt insbesondere MARQUIS' (1892) Beobachtung, dass die anatomischen Veränderungen, welche die Blutregeneration einleiten — und dazu gehört auch die Vergrösserung der Leber — nicht direct nach dem Laichacte, sondern erst nach der neuen Nahrungsaufnahme einsetzen. Und dafür, dass die starken Pigmentmassen in der Leber einen directen Einfluss auf das Parenchym ausüben können, scheint mir insbesondere eine Beobachtung von BRAUS (1896) zu sprechen. Es ist von vornherein einleuchtend, dass bei starker Reduction der Leberzellbalken zu nur 2-zelligen Reihen oder bei der Bildung von nur einschichtigen Zellplatten die Gallenkanälchen nicht mehr, wie sonst stets, an den Kanten der Leberzellen verlaufen können — sie müssten ja sonst nothwendigerweise mit den Blutgefässen zusammentreffen, — sondern auf die an einander stossenden Flächen zweier Leberzellen zu liegen kommen müssen. Demgemäss verhalten sich denn auch die Befunde der Amphibienleber, und stets, wenn man auf Querschnittsbildern (diese sind allein maassgebend, wie BRAUS 1896 und 1903 betonte) flächenständige Gallenkanälchen zu Gesicht bekommt, muss man sich darüber Rechenschaft geben, daß damit ein tubulöser Charakter nicht mehr verbunden sein kann. Nun hat BRAUS bei *Salamandra* das eigenthümliche Verhalten constatiren können, dass die pigmentarme Winterleber nur kantenständige, die stark pigmentirte Sommerleber zahlreiche flächenständige Gallenkanälchen besitzt, dass also der Aufbau des Drüsenparenchyms in seinem Charakter gleichzeitig mit dem Pigmentgehalt wechselt.

Wenn auch noch manches unklar sein mag über die Natur und Bedeutung der Lymphoid- und Pigmentmassen im Innern der Amphibienleber, — ich denke insbesondere an die noch nicht genügend geklärte Frage nach der Genese des Pigmentes, — so muss doch sicherlich zugegeben werden, dass in



diesen der Leber ursprünglich fremden Bindegewebsmassen ein Factor liegt, welcher vielleicht die alleinige Ursache der Umgestaltung der rein netzig tubulösen zur theilweise conglobirten Drüse genannt werden darf, zum mindestens aber einen nicht zu unterschätzenden Einfluss auf den Bau des Parenchyms besitzen muss.

Da gar keine weiteren Untersuchungen über diese Beziehungen angestellt worden sind, so lockte es mich, die Frage zu untersuchen, ob nicht auch in anderen Wirbelthierklassen, wo Pigmentinseln in der Leber zwar schon längst beschrieben worden sind, ein Abweichen vom rein tubulösen Bau bisher aber nicht constatirt werden konnte, ein Einfluss des Pigmentzellegehaltes zu constatiren sei. Ich dachte insbesondere die Fischleber, wo schon JOH. MÜLLER (1843) und LEYDIG (1857) Pigmentinseln in der Umgebung der Blutgefässe fanden, auf den feineren Aufbau des Parenchyms zu untersuchen. Im Laufe der Beobachtungen traten dann noch andere Fragen in den Vordergrund, so dass meine Untersuchungen sich nicht nur auf die Drüsenstructur und den Pigmentzellegehalt, sondern überhaupt über den histologischen Aufbau der untersuchten Lebern erstrecken.

Von ganz besonderem Interesse musste das Studium der Leber der zwischen Fischen und Amphibien stehenden Dipnoer sein, wo doch die nahen Beziehungen dieser eigenthümlichen und äusserst interessanten Wirbelthierklasse zu den Amphibien immer mehr Betonung finden, während ihr andererseits noch so manche Heredivcharaktere anhaften, welche eine Relation zu den Fischen beweisen.

Durch die Liebenswürdigkeit meines hochverehrten Lehrers und Chefs Herrn Geh. Hofrath Professor Dr. M. FÜRBRINGER wurde ich in die Lage gesetzt, diese Wünsche zu erfüllen und an der Leber von *Ceratodus forsteri* meine Beobachtungen zu machen. Das bezügliche Material war von Herrn Professor Dr. R. SEMON während seines Aufenthaltes in Queensland frisch conservirt worden und erwies sich für die mikroskopische Untersuchung als sehr wohl brauchbar. Auch nahm ich Gelegenheit, die Lebern eines *Ganoiden* (*Acipenser ruthenus*) und zweier *Teleostier* (*Anguilla vulgaris* und *Barbus vulgaris*) zu untersuchen. So bin ich Herrn Geh. Hofrath M. FÜRBRINGER denn auch für die Ueberlassung des kostbaren Materials, sowie für die freundliche Unterstützung während der ganzen Arbeit und ebenso den Prosectoren des Institutes Herren Professor H. BRAUS und Professor E. GOEPPERT für mannigfachen Rath, den sie mir bei meinen Untersuchungen gaben und die Antheilnahme, die sie an denselben nahmen, zu aufrichtigem Dank verpflichtet, welchen auch an dieser Stelle auszusprechen mir eine angenehme Pflicht ist.

### Vorbemerkung betreffend die Technik der Untersuchung.

Zur Fixation der Lebern von *Acipenser ruthenus*, *Anguilla vulgaris* und *Barbus vulgaris*, welche ich lebensfrisch einzulegen im Stande war, wählte ich verschiedene Gemische, die sich mir bei meinen Vorstudien an der Amphibienleber (*Salamandra*, *Rana* etc.) bewährt hatten. Insbesondere erwiesen sich Sublimatgemische von grossem Nutzen, da bei ihnen die Färbung der Kittleisten, wie sie ZIMMERMANN (1898) zuerst eingehend beschrieb, am schönsten gelang. Mit den verschiedenen Combinationen, wie Sublimat-Eisessig (nach LANG), Sublimatformol, vor allem aber mit einem Gemisch gleicher Theile von concentrirter wässriger Sublimat- und concentrirter wässriger Pikrinsäurelösung nach SCHAFFER (1896) erzielte ich sehr befriedigende Resultate. Neben der Sublimatfixation wandte ich schwache FLEMMING'sche Lösung an, sowie zur Imprägnation des Gallencapillarnetzes nach GOLGI das von KOPSCH angegebene Kaliumbichromicumformolgemisch.

Das Präparat von *Ceratodus forsteri* bestand in einem kleinen Stückchen, das in Sublimat-Pikrin-Essigsäure fixirt war.

Die Färbung (der durchweg in Paraffin eingebetteten Präparate) bewerkstelligte ich in der verschiedensten Weise. Stets habe ich eine grössere Anzahl von Schnitten mit BIONDI's Dreifarbengemisch, als auch mit der Eisenhämatoxylinmethode nach M. HEIDENHAIN gefärbt, daneben aber stets auch Karmin und Hämatoxylinpräparate hergestellt. Für specielle Zwecke benutzte ich die Elastinfärbung (Fuchsin-Resorcin) nach WEIGERT, sowie die Bindegewebsfärbungen nach VAN GIESON und HANSEN. Bei der Färbung mit BIONDI's Gemisch liess ich die mit Wasser aufgeklebten Schnitte jeweils vor der Färbung einige Stunden in Essigsäurewasser (1:500) stehen, ebenso wie ich nach der Färbung die Schnitte meist mit derselben Lösung kurz nachbehandelte. Die nach M. HEIDENHAIN mit Hämatoxylineisen gefärbten Präparate habe ich entweder mit S-Fuchsin oder mit Orange-S-Fuchsin nachgefärbt. Besonders die letztere Nachfärbung mit dem Gemisch von SQUIRE (cf. LEE MAYER, Grundzüge der mikroskopischen Technik, 1901, p. 211), welche HOLMGREN (1902) warm empfiehlt, leistete ausgezeichnete Dienste.

## II. Beschreibender Theil.

### A. Die Leber von *Ceratodus forsteri*.

(Hierzu Taf. XXXV, Fig. 1—3.)

#### a) Die makroskopischen Verhältnisse.

Die Leber von *Ceratodus* ist ein zweilappiges Organ, das mit seinem oberen Lappen den Magentheil des gerade verlaufenden weiten Darmrohres überdeckt, während der Seiten- oder Unterlappen die rechte Seite des Darmes einnimmt. Beide hängen durch eine schmale Substanzbrücke mit einander zusammen. Eine ausführliche Beschreibung von Lage, gröberem Bau und Nachbarbeziehungen der Leber hat A. GÜNTHER (1871) gegeben, es sollen deshalb hier nur diejenigen Punkte des makroskopischen Befundes Erwähnung finden, welche für die Erkenntniss des feineren Aufbaues von Wichtigkeit sein können.

Ich folge hierbei im Wesentlichen GÜNTHER's (1871) Angaben.

Von der Consistenz der *Ceratodus*-Leber sagt dieser: „Die Textur der Leber ist schwammförmig, nicht dicht, in Folge der grossen Weite aller venösen Gefässe und der Gallengänge in ihrem Innern. Einige Theile können wie die Lunge eines Säugethieres aufgeblasen werden.“ Auch AYERS (1885) beschreibt diese schwammartige Consistenz und sieht den Grund in der grossen Ausdehnung der venösen Räume, die sich nahe der Mitte eines jeden Lappens befinden. Ausserdem hebt er auch die ungewöhnliche Grösse der Lymphräume im Parenchym hervor. Beiden Untersuchern hat, wie mir auch, für die makroskopischen Untersuchungen alkoholgehärtetes Material zur Verfügung gestanden. Es ist nun gewiss leicht verständlich, dass ein so empfindliches Organ wie die Leber bei nicht tadelloser Conservirung leicht zerfallen kann und dann den erwähnten schwammartigen Eindruck zu machen vermag. Auch ich sah verschiedene Lebern, die enorm weich, ja beinahe breiig waren, dagegen erwiesen sich diejenigen, welche von ausgezeichnet conservirten Thieren stammten, keineswegs mehr schwammartig, so dass ich die Consistenz anders benennen zu müssen glaube. Die Leber ist vielmehr weich, etwa wie ein weicher Käse, dabei aber doch durchweg von einer gewissen Festigkeit, die freilich geringgradiger ist als z. B. bei der menschlichen Leber. Die Leber ist von gelbbrauner Farbe und auf der Oberfläche überall mit schwarzen Tüpfelchen gesprenkelt, gerade wie es HYRTL (1845) von der Leber der *Lepidosiren paradoxa* beschreibt. Die schwarze Sprenkelung führt er ganz richtig darauf zurück, dass „die an der Oberfläche kennbaren Verästelungen der gröberen Lebervenen und Pfortaderäste mit schwarzem Pigment gefärbt sind“.



Im Verhältniss zu der Grösse des Thieres und dem mächtig entwickelten Spiraldarm ist die *Ceratodus*-Leber eigentlich klein. Bei einem ausgewachsenen, geschlechtsreifen, männlichen Exemplar von 98 cm Länge konnte ich folgende Maasse nehmen:

Oberlappen		Seitenlappen	
Grösste Länge	6,4 cm	Grösste Länge	9,5 cm
„ Breite	5 „	„ Breite	3,4 „
Tiefe des Ausschnittes für die Gallenblase	3,2 „	Grösster Umfang	11 „
Gallenblase. Länge 6 cm, grösste Breite 2,2 cm, Länge des Ductus cysticus choledochus 4,5 cm.			

Sehr gross ist die birnförmige Gallenblase, welche auf der Unterseite des Oberlappens gelegen, bei Besichtigung der Bauchorgane von der Ventralseite her nur mit der Kuppe in der Medianlinie des Körpers sichtbar wird und durch einen Ausschnitt des betreffenden Lappens sich vorwölbt.

Fig. 1. Die Leber von *Ceratodus forsteri*. Ansicht von der ventralen Seite bei geöffneter Bauchhöhle. *ol* Oberlappen, *sl* Seitenlappen, *vf* Gallenblase, *o* Ovarium, *i* Darm, *st* Septum transversum, *lsh* Ligamentum suspensorium hepatis (ventrale, median gelegene Peritonealduplicatur).  $\frac{1}{2}$  nat. Grösse.

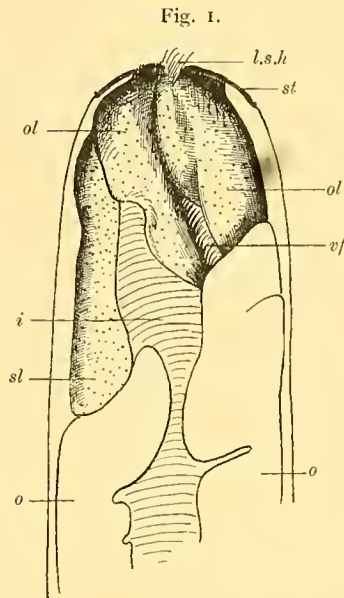
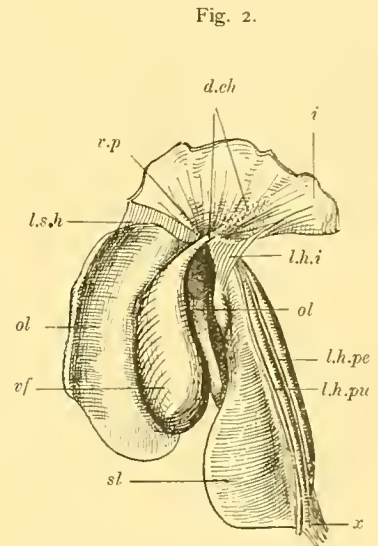


Fig. 2. Die Leber von *Ceratodus forsteri*. Dorsalansicht des aus dem Körper genommenen und auf horizontaler Unterlage ausgebreiteten Organes. Der durchschnittene Darm (*i*) in seinem erhaltenen Theil nach oben geklappt. Das Septum transversum nicht sichtbar. *d.ch* Ductus choledochus, *v.p* Vena portae, *l.h.i* Ligamentum hepato-intestinale, *l.h.pe* durchschnittenes Ligament, das den Seitenlappen der Leber an der oberen Bauchhöhlenwand befestigt (die äussere Lamelle in das parietale Blatt des die Bauchhöhle auskleidenden Peritoneums übergehend), *l.h.pu* Ligamentum hepato-pulmonale (quer durchschnitten). Bei *x* geht ein Peritonealzug zur Peritonealüberkleidung des rechten Ovariums. Sonstige Bezeichnungen siehe Erklärungen zu Fig. 1.  $\frac{1}{2}$  nat. Grösse.



Wie schon GÜNTHER angab, ist der Seitenlappen in seinem untersten Theil der rechten Geschlechtsdrüse innig verbunden, indem nicht nur die Peritonealhülle beide Organe gemeinsam überkleidet, sondern auch eine Anzahl von Blutgefässen durch Geschlechtsdrüse und Leberlappen hindurchziehen, um ihren Weg zur Vena cava inferior zu finden. Diese letztere sammelt das Blut aus dem Schwanz, dem Rumpf und den Abdominalorganen mit Ausnahme von Lunge und Darm, steigt längs der Peritonealüberkleidung der rechten Geschlechtsdrüse in die Höhe, tritt in die hinterste Partie des seitlichen Leberlappens ein, erweitert sich innerhalb desselben, stets nahe der Unterfläche gelegen, und durchdringt ihn, die oben genannte Substanzbrücke und auch den Oberlappen, um dann nach Durchtritt durch das Diaphragma in den Sinus venosus communis einzumünden. Von Wichtigkeit scheint mir die Beobachtung zu sein, dass diese grosse Vene während ihres Verlaufes entlang der Niere und Geschlechtsdrüse von dem Lymphoidgewebe, welches diese Organe umgiebt, eingehüllt wird. Wenn man berücksichtigt, dass in neuerer Zeit die Untersuchungen über das Lymphoidgewebe und die Pigmentzelleninseln in den grossen parenchymatösen Organen des Körpers darin übereinstimmen, dass es sich hierbei um Haufen von Zellelementen in den erweiterten perivascularären Lymphscheiden handelt, wird man mit der Annahme wohl kaum fehl gehen,



dass auch hier die Massen lymphoiden Gewebes in näherer Beziehung zur Gefässwand stehen. Damit ist für die Wanderzellen, von denen vielfach die Rede sein wird, ein Weg von Geschlechtsdrüse zu Leber, resp. umgekehrt gegeben.

Die Vena portae, welche in der Spiralklappenachse des Darmes verläuft, tritt, nachdem sie die Darmwand verlassen und sich in mehrere Gefässe aufgelöst hat, mit der Leberarterie zusammen an die Hinterfläche der Leber, um dort in die beiden Lappen getrennt einzutreten. Auch sie hat innige Beziehungen zu einzelnen Lymphoidmassen, wie sie sich in der Wandung des ganzen Darmes, besonders aber auch, ausgezeichnet durch intensiv schwarze Farbe, in der Axe der Spiralklappe finden. Diese Lymphoidorgane der Spiralklappe hat KLAATSCH (1892) in seiner Studie über die Phylogense der Milz bekanntlich als Homologon der, bei höheren Thieren dem Darmkanal gegenüber selbständig gewordenen, Milz aufgefasst.

Ueber die Entwicklung der *Ceratodus*-Leber hat SEMON (1901) einige Mittheilungen gemacht. Die Leber bildet sich (im Stadium 40 der Normentafel) als eine unpaare, cranialwärts gerichtete Hervorwölbung der Ventralwand des ventralen Darmlumens und wächst dann cranialwärts in 2 Schläuche aus, die ihrerseits in rascher Folge neue Sprossen treiben. Leider konnte SEMON Berichte über die weiterschreitende Leberentwicklung nicht geben, die von ihm beobachteten jungen Thiere hatten entweder eine Länge unter 2 cm oder dann von mindestens 1—2 Fuss. „Es ist einigermaassen räthselhaft, wo und wie sich die kleinen Exemplare verbergen.“

## b) Der mikroskopische Bau.

### 1. Der structurelle Aufbau und die lymphoiden Elemente.

Betrachtet man Schnitte der *Ceratodus*-Leber mit schwachen Vergrößerungen, so fällt auf den ersten Blick auf, dass hier, wie es für die Amphibienleber allgemein gilt, „zweierlei Substanz“ vertreten ist. Es handelt sich hier wie dort einmal um das Parenchym, andererseits um grössere Ansammlungen von leukocyitären Elementen, die zum Theil als typische Pigmentzellen zu bezeichnen sind. Die

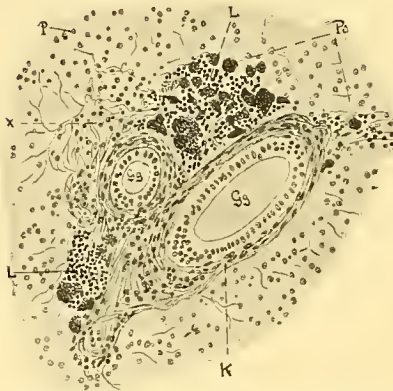


Fig. 3. Leber von *Ceratodus forsteri*. 2 Gallengänge (*Gg*) von einer bindegewebigen Kapsel (*K*) umgeben; *P* das Parenchym. Zwischen der Bindegewebkapsel und dem Parenchym sind zahlreiche leukocytäre Elemente (*L*), welche zum Theil typische Pigmentzellen (*Pi*) darstellen, eingestreut in ein zartes bindegewebiges Reticulum. Färbung: Carmin-Bleu de Lyon. Vergr. der Originalzeichnung 110-fach, der Abbildung 73-fach.

letzteren sind jedoch sehr in der Minderheit gegenüber der grossen Masse gewöhnlicher, meist mononucleärer Wanderzellen, die sich, wie die Lymphocyten der höheren Thiere durch einen grossen centralen Kern und einen nur schmalen Protoplasmasaum auszeichnen, und, oft zu grossen Haufen vereint, sich stets in der nächsten Nachbarschaft der Blutgefässe oder Gallengänge finden.

Eine reguläre Gliederung des Parenchyms fehlt der *Ceratodus*-Leber, aber auch hier, wie bei den Amphibien, zeigen die verschiedenen grösseren Gefässe und Ausführungsgänge, die stets in ungefähr gleich grossen Zwischenräumen gemeinsam die Drüsensubstanz durchziehen und durch ihre grosse Weite und eine starke Bindegewebkapsel ausgezeichnet sind, vor allem aber wegen ihrer erweiterten, meist Pigmentzellen enthaltenden Lymphscheiden auffallen, bei schwachen Vergrößerungen eine scheinbare Gliederung des Parenchyms zu einzelnen Lobuli. Bekanntlich haben frühere Untersucher ähnlichen Befundes halber die Amphibienleber als ein aus Läppchen aufgebautes Organ angesehen. Hiezu ist man aber keineswegs berechtigt, denn einmal

wird das Parenchym niemals in geschlossene Partien zerlegt, die, wie bei der Säugethierleber, durch Bindegewebe von einander getrennt sind, und dann kann man niemals eine Beziehung der Drüsensubstanz zu den grösseren Gefässzügen mit ihren lymphoiden Ansammlungen, wie sie sich durch eine bestimmte Lageanordnung äussern müsste, beobachten. RENAUT (1899) hat diesen Lebertypus, den er besonders bei den Batrachiern fand, als pseudolobulären bezeichnet und dem tubulösen der Fischleber gegenübergestellt. Wenn ich diese Bezeichnung nicht aufnehme, so geschieht es deshalb, weil sie meines Erachtens doch leicht die falsche Vorstellung zu erwecken vermöchte, als handle es sich um läppchenähnliche Gebilde. Dies ist aber absolut nicht der Fall. Zudem werde ich in dieser Studie zeigen, dass der „pseudo-lobuläre Batrachiertypus“ jedenfalls dem tubulösen Fischtypus nicht gegenübergestellt werden kann, indem er auch bei einzelnen Vertretern der Fische (*Acipenser*) deutlich ausgeprägt sich findet. An den erwähnten grösseren Gefässstämmen sind, wie bei allen Wirbelthieren, zwei Systeme wohl zu unterscheiden, das der Vena hepatica und das der Vena portae, mit welcher letzterer die Aeste der Leberarterie und die Ausführungsgänge gemeinsam verlaufen. Für sie hat RENAUT den kurzen Namen der *Formatio porto-biliaris* eingeführt und betont, dass diese eine bindegewebige Kapsel besitze, welche im Gegensatz dazu den Lebervenenästen nicht zukomme. Diesen Beobachtungen, die er an *Ammocoetes branchialis* anstellte, kann ich mich für *Ceratodus* nicht ganz anschliessen, hier ist auch die Lebervene in ihren Aesten von einer deutlichen, aber schwachen Bindegewebsschicht umgeben. Stets sind die Lebervenenäste ausser durch ihre isolirte Lage dadurch kenntlich, dass sie auf dem Querschnitt nicht rund erscheinen, die dünne Wandung zeigt Einbuchtungen, welche durch den Druck des von den Seiten andrängenden Parenchyms entstanden sind.

Die *Formatio porto-biliaris* zeichnet sich durch äusserst starke Bindegewebsentfaltung aus, sowohl jedes einzelne Gefäss, als auch alle gemeinsam sind von concentrischen Bindegewebslagen einer beträchtlichen Dicke umhüllt, die, wie Färbungen mit WEIGERT's Resorcin-Fuchsin ergaben, zum grössten Theil sich als breite elastische Fasern erwiesen (Taf. XXXV, Fig. 2). Gegen die Gefässwand hin liegen sie einander enge an, während sie nach aussen zu weniger dicht werden, Lücken zwischen sich lassen, die, je näher dem eigentlichen Parenchym, desto weiter werden. Hier finden sich die kleineren oder grösseren Anhäufungen der Leukocyten und Pigmentzellen, zweifellos, wie es OPPEL (1889) und BRAUS (1896) von der Amphibienleber nachwiesen, in erweiterten Lymphräumen der bindegewebigen Gefässscheide gelagert. Mit Vorliebe scheinen sich diese Lymphräume an den Wandungen der grösseren Gallengänge zu bilden (s. Textfig. 3). Niemals finden sich rothe Blutkörperchen in ihnen, und bei genauerer Beobachtung der Wandung kann man die Lymphräume häufig von einem feinen Reticulum leimgebender und elastischer Bindegewebsfibrillen durchsetzt sehen und denselben, ebenso wie den Innenflächen der Lymphräume selber, typische Endothelkerne angelagert finden.

Die lymphoiden Zellansammlungen finden sich stets inselweise und folgen den Gefässen des porto-biliaren Systems, wie den Aesten der Lebervenen bis zur Auflösung in das Capillarsystem. Da nun die Blutgefässe der *Formatio porto-biliaris* früher sich in Capillaren auflösen als die Gallengänge in ihre später zu erwähnenden Schaltstücke, so findet man häufig kleinere Gallengänge mit angelagerten lymphoiden Massen mitten im Parenchym, ohne dass Blutgefässe in der Nähe verlaufen. Hier und da sieht man auch mitten im Parenchym einen von Zellen ausgefüllten Lymphraum, eine scheinbar gefässlose Insel, in Wirklichkeit wird hier wohl das Blutgefäss oder der Gallengang, dem die Insel attachirt ist, vom Schnitte nicht getroffen sein. Sobald die Blutgefässe sich in Capillaren auflösen oder die Ausführungsgänge, welche sich inzwischen in die Schaltstücke fortgesetzt haben, zu Gallenkanälchen werden, hört jede Beziehung zu den Lymphräumen auf.

Die Leber der Amphibien zeigt neben diesen Lymphräumen im Innern des Organs noch eine



lymphoide Aussenzone, die seit langer Zeit bekannt ist. Bei *Ceratodus* konnte ich dieselbe nicht beobachten, kann ihre Existenz aber auch nicht bestimmt in Abrede stellen, ganz abgesehen davon, dass das Verhalten zu verschiedenen Jahreszeiten und in verschiedenen Ernährungszuständen wechseln könnte. In dem mir zur Verfügung stehenden Leberstückchen war die Randpartie wohl durch zu intensive Einwirkung der Fixationsflüssigkeit (Essigsäure) derart verändert, dass die zelligen Elemente der Leberkapsel und Grenzzone des Parenchyms nicht mehr intact waren, während sich bei Specialfärbungen sehr deutlich eine ziemlich breite Lage von Bindegewebsfibrillen, teils leimgebender, teils elastischer Natur, abhob. In circumscribten Partien dieser Bindegewebskapsel fand ich einige Male auch noch wohlerhaltene rundliche oder mehr polymorphe Pigmentzellen, welche gelbe bis braune Pigmentkörnchen enthielten, andere Male diffus zerstreute Pigmentgranula der gleichen Farbe. Die letzteren werden wohl von zu Grunde gegangenen Pigmentzellen herrühren. Aus diesem Befund geht jedenfalls das Eine mit Sicherheit hervor, dass an einzelnen Stellen die Gefässe oder Gallenwege mit ihren Lymphscheiden direct unter oder in der Kapsel verlaufen, dagegen muss die Frage nach der Existenz einer continuirlichen lymphoiden Aussenzone offen bleiben.

## 2. Allgemeineres vom Leberparenchym.

Das eigentliche Parenchym erinnert beim ersten Blick an die von der Amphibienleber bekannten Verhältnisse. Große Leberzellen, mit einem runden, der Basalseite der Zelle genähert liegenden Kern, gruppieren sich um die weiten Gallenkanälchen und lassen deren Lage durch eine ausgesprochene Verdichtung des Zellprotoplasmas gegen die Centralkanälchen hin, eine sogenannte „Innenzone“, leicht auffinden (Taf. XXXV, Fig. 1). Besonders bei Präparaten, welche mit BIONDI's Dreifärbengemisch behandelt waren, prägte sich dieses Verhältniss doppelt auffallend aus. Die nur in ihren Contouren blass roth-orange gefärbten Gallenkanälchen sind allseits von einer mindestens ebenso breiten, fein gekörnten Zone von intensiv roth-gelber Farbe eingefasst. Zu eingehenderen Texturstudien eignen sich besser als die BIONDI-Präparate, Schnitte, die nach HEIDENHAIN mit der Eisenhämatoxylinmethode behandelt wurden. Hier zeigen sich die Gallenkanälchen ausserordentlich deutlich von einer blauschwarzen Linie begrenzt, während die von der Fläche gesehene Wandung, welche ich freilich nicht im Sinne BROWICZ' (1902) als selbständige Wand, sondern wie die meisten anderen Autoren, insbesondere EBERTH (1866), als eine cuticulaartige Modification der secretausscheidenden Zelloberfläche ansehe, einen leicht blaugrauen Ton angenommen hat. Bekanntlich hat ZIMMERMANN (1898) mit der Eisenhämatoxylinmethode an den Secretcapillaren sämmtlicher von ihm untersuchten Drüsen ein feines Kittleistennetz nachgewiesen, welches sich stets dort findet, wo der dem Lumen zugekehrte, also secretabscheidende Theil einer Drüsenzelle an eine Nachbarzelle angrenzt. Ich habe deshalb auch bei den Gallenkanälchen der *Ceratodus*-Leber danach gefahndet, ohne zu positiven Resultaten zu gelangen. Dagegen sah ich das Kittleistennetz, wenn auch weniger deutlich als bei meinen Präparaten von frischfixirten Fisch- oder Amphibienlebern, an einzelnen Theilen des intrahepatischen Gallengangesystemes. Da ich aber bei allen anderen von mir untersuchten Lebern die ZIMMERMANN'schen Befunde über die Kittleisten der Secretkanälchen bestätigt fand, möchte ich meine bei *Ceratodus* negativ ausgefallene Beobachtung auf einen Kunstfehler zurückführen. Wenn mich mein Material der *Ceratodus*-Leber in diesem Punkt im Stiche liess, so kann ich im Uebrigen die Fixation, mit Ausnahme einer mässigen Schrumpfung, welche sich insbesondere an den zu erwähnenden Netzen der Schaltstücke bemerkbar machte, doch recht loben, besonders wenn ich die grossen Schwierigkeiten bedenke, welche sich einer exacten Ausführung der feineren mikroskopischen Technik im australischen Busch naturgemäss entgegenstellen mussten. In seiner erwähnten Arbeit sagt ZIMMERMANN: „Doch ist es mir zuweilen begegnet, dass die Kanalwände überall



schwarzgrau gefärbt erschienen und die Kittleisten in Folge dessen nicht zu erkennen waren. Ich sah dies bei der Leber, dem Pankreas, der Submaxillaris und der Sublingualis aber nur dann, wenn das Material nicht so balde nach dem Tode eingelegt war. Bei ganz frischem Material habe ich dergleichen nie beobachtet.“ Wie weit diese Möglichkeit einer etwas verspäteten Fixation bei meinem Präparat zutrifft, vermag ich nicht zu beurtheilen, betone aber nochmals, dass ich andere nachtheilign Erfahrungen (mit Ausnahme einer leichten Schrumpfung) an demselben in keiner Weise gemacht habe.

Bei genauerer Betrachtung der anfänglich als ziemlich rein tubulös erscheinenden *Ceratodus*-Leber stellten sich bald Verhältnisse heraus, die auf bedeutende Abweichungen von diesem Typus hinwiesen. Vor allem beobachtete ich Beziehungen der grossen, meist zu echten Tubulis angeordneten Leberzellen zu weit kleineren Zellelementen, welche mit den Ausführwegen in Zusammenhang stehen, vielleicht auch diesen zuzurechnen sind. Ich glaube deshalb, der Schilderung des eigentlichen Leberaufbaues, also der Drüsenendstücke, eine Beschreibung der ausführenden Kanäle vorausschicken zu müssen, und werde hierbei den Weg einschlagen: in rückläufigem Sinne die grösseren Ausführgänge, dann die Schaltstücke und schliesslich deren Uebergang in die Leberzellschläuche zu beschreiben.

### 3. Die Gallengänge.

Die grösseren intrahepatischen Gallengänge zeigen, wie bei allen Wirbelthieren, ein einschichtiges, mässig hohes Cylinderepithel, bei welchem sich die Zellhöhe zur Breite etwa wie 3 : 1 oder 4 : 1 verhält. Während die Höhe der Zellen im Allgemeinen 33–38  $\mu$  mass, fand ich die Breite meist um 10  $\mu$  herum. Die Zellen selber zeigen bei den verschiedensten Färbungen eine fein granulirte Innenzone, die sich bei Schleimfärbungen tingirt, und welche etwa das innere Drittel der Zellhöhe einnimmt, und eine mehr homogene, heller gefärbte, auf Schleimfarben nicht reagirende Aussenzone. In ihr liegt, stets der Basis genähert, der längsovale Zellkern. An den dem Lumen zugewandten Zellgrenzen vermochte ich einige Male deutliche Kittleisten zu sehen, während eine basale Membrana propria stets leicht und deutlich zu constatiren war. Zwischen den Cylinderzellen liegen nicht selten grosse, bauchige Becherzellen mit typischem basalen Kern (Textfig. 4 b). Meines Erachtens handelt es sich hierbei nicht um eine besondere Zellart, sondern, wie das ja vom Darmtractus allgemein bekannt ist, um einen bestimmten Secretionszustand der Gallengangzellen. Häufig fand ich im Lumen der Gallengänge vereinzelte kleine Leukocyten und konnte auch eine Durchwanderung zwischen den Cylinderzellen in der Richtung von aussen nach innen öfters beobachten, wie sie für die menschliche Gallenblase und die grossen Gallengänge von RÜDINGER (1895) beschrieben worden ist.

Die grösseren Gallengänge finden sich fast nie allein in der Formatio porto-biliaris vielmehr meist zu 2–3 vereint und sind dabei im Verhältniss zu den kleinen mit ihnen verlaufenden Blutgefässen von ganz beträchtlicher Weite. Die Abnahme am Lumen erfolgt (im aufsteigenden Sinne) ziemlich rasch, dabei behält das Epithel seine Zellgrösse und Cylinderform.

### 4. Die Schaltstücke.

Mit den kleineren Gallengängen bis zu einem Lumen von 30  $\mu$  Durchmesser tritt plötzlich ein ganz anders gebautes Kanalsystem in Beziehung. Besonders leicht kann man auf Längsschnitten der Gallengänge beobachten, wie einzelne Cylinderzellen auseinanderweichen, einen ganz feinen Kanal zwischen

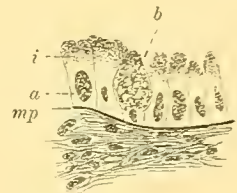


Fig. 4. *Ceratodus forsteri*. Partie aus der Wandung eines grösseren intrahepatischen Gallenganges. *a* Aussenzone, *i* Innenzone der Epithelzellen, *b* Becherzelle, *mp* Membrana propria. Hämatoxylin-Eosinfärbung. Vergr. der Orig.-Zeichn. 480-fach, der Textfig. 320-fach.

sich entstehen lassen, und wie nun dieses Lumen sich in einen feinen Zellschlauch fortsetzt, der in spitzem Winkel zur Achse des Gallenganges gestellt ist. Ich möchte diese Partien als Schaltstücke bezeichnen, da sie sich morphologisch sowohl von den Gallengängen, als auch den Gallenkanälchen der Drüsenendstücke wohl unterscheiden und, wie ich zeigen werde, mit den als Schaltstücken bezeichneten Partien der Drüsen höherer Wirbelthiere am meisten Aehnlichkeit haben. Das Lumen eines solchen Schaltstückes ist durchwegs ein sehr enges, gewöhnlich  $0,8 \mu$ , selbst noch weniger und nur selten bis zu  $1,2 \mu$  im Durchmesser. Das enge Lumen ist in seinem Schlauche meist ziemlich central gelegen und von schmalen Wänden umgeben, deren Zellbreite selten über  $10 \mu$ , in den meisten Fällen aber nur  $4-6 \mu$  beträgt. Dabei finden sich die breiteren Zellen, welche auch durch weniger längsgestreckte, ovale Kerne ausgezeichnet sind, in den Partien des Schaltstücksystems, wo dieses in die Gallengänge überzugehen sich anschickt. Diese cubischen oder wenig langgestreckten Zellen legen sich an der Ausmündung des Schaltstückes an die auseinandergewichenen

Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.

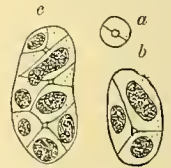


Fig. 5. *Ceratodus forsteri* Leber. Schaltstück im Längsschnitt. Färbung: Eisenhämatoxylin-S-Fuchsin. Vergr. der Orig.-Zeichn. 850-fach, der Abbildung 566-fach.

Fig. 6. *Ceratodus forsteri*. Zusammengesetztes Schaltstück, dessen Kanälchen eine Masche bilden. Färbung und Vergr. wie vorige Figur.

Fig. 7. *Ceratodus forsteri*. Querschnitte von einfachen (a u. b) und zusammengesetzten Schaltstücken (c). Die Kittleisten meist gut sichtbar. Färbung und Vergr. wie vorige Figur.

Cylinderzellen des Gallenganges direct an. Nach kurzem Verlauf (im aufsteigenden Sinus) ändert sich die Zellform der Schaltstückzellen und der Verlauf der Schaltstücke selber wesentlich. Die Zellwandung wird schmaler, die Kerne langgestreckter und schliesslich beinahe spindelförmig (Textfig. 5—7), aber das Lumen zeigt stets

ungefähr dieselbe Weite, und statt des anfänglich gestreckten Verlaufs der Schaltstücke erfolgt eine reichliche Verästelung und Anastomosenbildung mit benachbarten Schaltstücken. Schon bei schwächeren Vergrößerungen und ge-

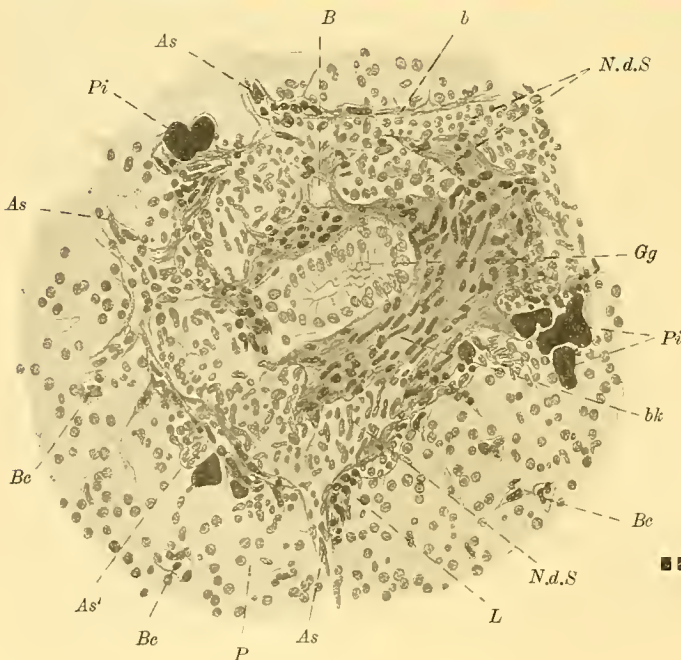


Fig. 8. *Ceratodus forsteri* Leber. Die Umgebung eines kleinen Gallenganges (Gg). Um das Epithel desselben findet sich eine derbe Kapsel circular angeordneter Bindegewebszüge (bk). In Lücken der Bindegewebszüge liegen mässig zahlreiche Leukocyten (L) und Pigmentzellen (Pi). Zwischen der Bindegewebskapsel des Gallenganges und dem Bindegewebe (b), welches die Grenze gegen die Leberschläuche (P, gekennzeichnet durch die grossen runden Kerne), bildet, findet sich eine reichliche Ansammlung meist länglicher, heller Kerne, sie entspricht den Netzen der Schaltstücke (N.d.S). An einzelnen Stellen strahlen aus diesen Netzen langgestreckte Schaltstücke geradlinig in das Drüsenparenchym aus (A.s). Bc Blutcapillaren. Färbung: Hämatoxylin-Congorot. Vergr. der Orig.-Zeichn. 250-fach, der Abbildung 196-fach.



wöhnlichen Präparaten sind diese Organpartien durch ihren Reichthum an länglichen Kernen, ihr charakteristisches, homogen erscheinendes Protoplasma und ihre scharfe Scheidung von dem streifigen umgebenden Bindegewebe, mitten in die *Formatio porto-biliaris* eingelagert, erkennbar (Textfig. 8). Besonders auffallend werden aber die Bilder bei Bindegewebs- oder Elastinfärbungen. Es zeigen sich alsdann (Taf. XXXV, Fig. 2) zahlreiche Schaltstücke, theils im Querschnitt, theils längs oder schräg getroffen, durch starke Bindegewebszüge, die ihrerseits nicht nur leimgebende, sondern auch nicht wenig elastische Fasern enthalten, sowie durch Blutgefäßscapillaren und schmale Lymphräume von einander getrennt. Da mir diese Partien den Eindruck eines doppelten, in einander geflochtenen Netzwerkes von Schaltstücken und Bindegewebszügen machten, möchte ich für sie den Namen: „Netz der Schaltstücke“ vorschlagen. Dabei bin ich mir wohl bewusst, dass ich, obwohl ich einzelne Maschen beobachten konnte, den Beweis dafür, dass es sich um eine ausgedehnte echte Netzbildung, und nicht um eine vielfache Verzweigung mit nur gelegentlichen Anastomosirungen der Schaltstücke handelt, zur Zeit nicht erbringen kann. Eine Imprägnation der feinen Kanälchen mit GOLGI's Silbermethode gestattete mein sehr spärliches Material nicht, und für genaue Reconstructionen zeigten sich gerade diese Partien des Parenchyms, welche wie das Bindegewebe sich als mässig geschrumpft erwiesen, wenig geeignet. Auch dürfte eine plastische Reconstruction bei den nöthigen sehr starken Vergrößerungen und der Schwierigkeit einer genauen Orientirung der auf einander folgenden Schnitte eine sehr schwere und zeitraubende Aufgabe sein. Wenn ich trotz des mangelnden sicheren Beweises doch von einem Netzwerk der Schaltstücke spreche, so vermag wohl ein Blick auf die Textfig. 9 besser als eine lange Ausführung diese Benennung verständlich zu machen.

Die Zellbreite verhält sich in diesem Netz der Schaltstücke stets annähernd gleich, ebenso steht es mit dem Lumen, das nur an den Verzweigungsstellen kleine Erweiterungen des Röhrensystems zeigt. Diese sonst sehr engen Lumina sind nur bei starken Vergrößerungen sichtbar, ebenso wie

Fig. 9. Leber von *Ceratodus forsteri*. Partie aus dem Netz der Schaltstücke. Das Parenchym gegenüber dem Bindegewebe leicht getönt. Das Präparat zeigt die Erscheinungen einer mässigen Schrumpfung, so dass die Bindegewebszüge nicht überall den Schaltstückschläuchen direct anliegen, sondern Lücken zwischen beiden Geweben entstanden sind. Die Schaltstücke *S* sind theils längs, theils quer oder schräg getroffen, enthalten ein sehr enges Lumen, an welchem, auf Querschnittsbildern, die begrenzenden Kittleisten sichtbar sind. *L* Leberzellen der Endschläuche, *Be* Blutcapillare. Bei *x* strahlt ein Schaltstück aus dem Netz aus, um zu Endschläuchen hinzuführen. Färbung: Eisenhämatoxylin-Orange-S-Fuchsin. Vergr. der Orig.-Zeichn. 850-fach, der Abbildung 566-fach.



erst bei diesen der feinere Aufbau dieses eigenartigen Organtheiles, bei dem es a priori nicht leicht ist zu entscheiden, ob er zu den Ausführwegen oder den secretorischen Partien gehört, zu erkennen ist. Auf Querschnitten fand ich fast stets 3 Zellen um ein enges dreieckiges Lumen, in dessen Ecken deutliche



Querschnitte von Kittleisten sich fanden. Auf diesen Bildern waren auch stets die Zellgrenzen recht deutlich, welche auf Längs- und Schiefschnitten meist nicht zu erkennen waren. Das weist ebenso wie die langgestreckte Gestalt der Kerne auf eine ziemlich gedehnte schmale Zellform hin. Das Aussehen der Schaltstückzellen ist bei schwächeren Vergrößerungen ein eigenthümlich glasiges, homogenes, oft muss man direct an hyaline Zellmassen denken, aber bei stärksten Vergrößerungen wird man stets eine feinste Granulirung gewahr. Auf Eisenhämatoxylin-Fuchsinpräparaten sind die Schaltstücke durch einen bläulichen Ton gegenüber den Leberschläuchen charakterisirt, die Entfärbung geht hier langsamer vor sich, während die S-Fuchsinlösung weniger intensiv eindringt. Gegenüber den Gallengangcylinderzellen setzen sich die Schaltstückzellen einerseits durch ihre cubische bis langgestreckte Gestalt, andererseits durch das Fehlen von Aussen- und Innenzone, sowie die längliche Kernform scharf ab, die ganz gleichartige Kernstruktur lässt aber doch erkennen, dass beide Zellformen wohl von gleichwerthigen Zellen durch verschiedene Umwandlung entstanden sind.

Aus den Schaltstücknetzen strahlen radienartig langgestreckte, unverästelte Schaltstücke in das secernirende Parenchym aus (Taf. XXXV, Fig. 2 *AS*; Textfig. 8 *As*; Textfig. 9 *x*), und die zwischen den Lebertubulis nicht selten zu beobachtenden langgestreckten Kernreihen länglicher, fast spindeligter Kerne, welche ich anfangs für feinste Blutgefäße zu halten geneigt war, sind stets solche gerade verlaufenden Schaltstücke, die nur von einer Membrana propria umgeben sind. Auf ihrem Verlauf kommen sie öfters in Berührung mit Blutcapillaren, und dann kann man ihrer Membrana propria typische Endothelkerne angelagert sehen. Das Lumen dieser Schaltstückpartien ist keineswegs immer genau central gelegen, scheint also in seiner Lage von der wechselnden stärkeren oder geringeren Ausbildung der Schaltstückwand abzuhängen. In vielen Fällen findet man, wie auf Textfig. 7a u. b, nur ein Lumen, doch sah ich öfters längere Schaltstücke mit 2, selbst 3 nur durch eine Zelllage getrennten Lumina, die durch Anastomosen zuweilen sich wie ein ausserordentlich in die Länge gezogenes feinstes Netzwerk verhielten (Textfig. 6 u. 7a).

Indem die radienartig ausstrahlenden Schaltstücke nun immer mehr in das Innere der secernirenden Lebertheile sich begeben, gehen sie in verschiedener Weise in die Endstücke der Drüse über. In den einfachsten Fällen ist dieser Uebergang ein rein continuirlicher, indem das Schaltstücklumen sich erweitert und in ein Secretkanälchen mit den charakteristischen Einschnürungen übergeht, und indem sich die Zellen der Leberschläuche direct an die Zellen des Schaltstückes anlegen; meist jedoch findet sich dieser Uebergangsmodus durch einen anderen ersetzt. Aehnlich wie es seit längerer Zeit von den Schaltstücken im Pankreas der höheren Wirbelthiere bekannt ist, setzen sich auch hier die Schaltstücke in das Innere der meist gewundenen Lebertubuli fort, es kommt zur Erscheinung der sogenannten centrotubulären Zellen.

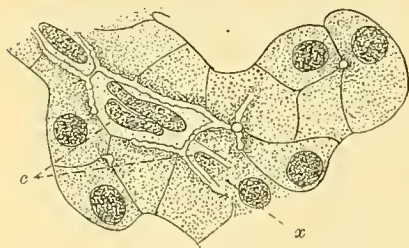


Fig. 10. Leber von *Ceratodus forsteri*. Leberzellschlauch im Längsschnitt, der in seinem Innern mehrere centrotubuläre Zellen (*c*) enthält, für dieselben besonders charakteristisch ist das homogene Plasma ihres Zellleibes sowie der langgestreckte Kern. Bei *x* waren die Zellgrenzen nicht deutlich zu erkennen, offenbar weil diese Partien schräg angeschnitten waren. Färbung: Eisenhämatoxylin-S-Fuchsin. Vergr. der Orig.-Zeichn. 850-fach, der Abbildung 566-fach.

Auf Taf. XXXV, Fig. 1, sowie den Textfig. 10—14 habe ich eine ganze Reihe derartiger Bilder wiedergegeben. Direct beweisend sind nur Querschnitte, und auf diese habe ich deshalb auch besonders gefahndet. Auf ihnen (Taf. XXXV, Fig. 1) kann man unschwer im Innern eines Leberzellschlaches einen zweiten, viel kleineren Tubulus, eben das centrotubulär liegende Schaltstück sehen, seinerseits durch kleine Zellen mit kleinen Kernen und den bekannten sehr engen 1—3 Lumina charakterisirt. Solche Bilder eignen sich am besten zu Messungen, und diese ergaben z. B. bei einem Durch-

messer des Lebertubulus von 45—55  $\mu$  in demselben ein Schaltstück von 9—12  $\mu$  mit einem centralen Lumen von etwa 1  $\mu$  Weite, während seitlich den centrotubulären Zellen anliegende Gallenkanälchen, wie sie öfters gesehen werden (Textfig. 10), schon eine Weite von 2,5—3,5  $\mu$  besitzen. — Nicht immer ist dieses Verhalten des in den Lebertubulus eingestülpten Schaltstückes so einfach, als es nach der bisherigen Beschreibung vielleicht erscheinen möchte. Der Grund liegt in verschiedenen Complicationen, die mit der Endverzweigung der Schaltstückkanälchen in die zwischenzelligen Gallenkanälchen und mit den Umwandlungen der centrotubulären Schaltstücke zusammenhängen. Häufig beobachtet man nämlich Bilder, wie auf Textfig. 11, wo zwischen den centrotubulären Zellen sich kein centrales Lumen, dagegen in Ein- oder Mehrzahl ein sehr enges Kanälchen, wie es für das Schaltstücklumen charakteristisch ist, an der Aussenseite

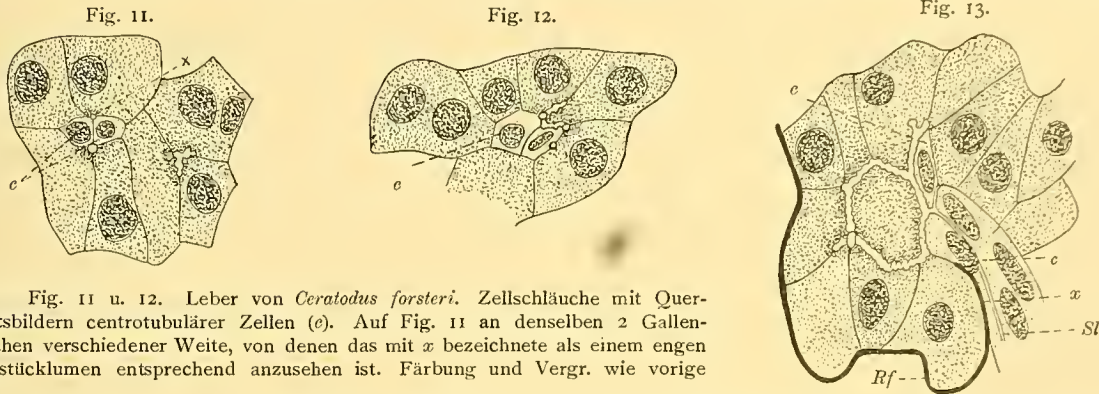


Fig. 11 u. 12. Leber von *Ceratodus forsteri*. Zellschläuche mit Querschnittsbildern centrotubulärer Zellen (*e*). Auf Fig. 11 an denselben 2 Gallenkanälchen verschiedener Weite, von denen das mit *x* bezeichnete als einem engen Schaltstücklumen entsprechend anzusehen ist. Färbung und Vergr. wie vorige Figur.

Fig. 13. Leber von *Ceratodus forsteri*. Echte monocytische Gallenkanälchenmasche. *e* centrotubuläre Zellen, sie umschliessen das Schaltstücklumen *Sl*. *Rf* Radiärfaser, welche bei *x* zwischen Schaltstück- und Leberzelle in das Drüsenendstück sich einschiebt. Färbung und Vergr. wie vorige Figuren.

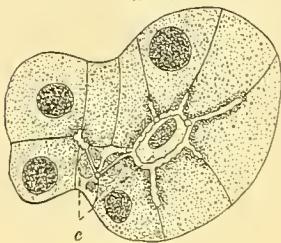
der im optischen Querschnitt getroffenen Schaltstückzellen quer durchschnitten findet. Ebenso wiesen mich Bilder, wo neben einem typisch ausgebildeten Gallenkanälchen centrotubulär eine einzige Schaltstückzelle lag, darauf hin, dass in den letzten Endverzweigungen der Schaltstücke Umwandlungen vor sich gehen, welche den typischen Bau von in die Drüsenendstücke eingestülpten Schaltstücken durch einen atypischen ersetzen. Aus vorerst nicht zu ermittelnder Ursache haben sich in diesen letzteren Fällen einzelne Schaltstückzellen weiter in den Tubulus hineingeschoben, als das mit centralem Lumen versehene Schaltstück selber. So können also einzelne centrotubuläre Zellen direct neben die Gallenkanälchen zu liegen kommen (Textfig. 13, siehe die obere centrotubuläre Zelle), oder das enge Schaltstücklumen kann nach Lockerung des Zellverbandes der Schaltstückzellen aus dem Centrum zwischen ihre Seitenwände und schliesslich, bei Betheiligung der secernirenden Leberzellen, zwischen Schaltstück- und Drüsenzellen treten (Textfig. 11). Diese Beobachtung scheint mir deshalb besonders interessant zu sein, weil zur Bildung dieses extracentralen, feinen Kanälchens die Betheiligung von Drüsenzellen nothwendig wird, falls man nicht, wie nur noch ganz vereinzelte neuere Forscher, den feinsten Gallenkanälchen eine eigene Wandung zuschreibt. Die für die centralen Schaltstücklumina vorhandene, durch die Schaltstückzellen repräsentirte Wandung ist aber bei der erwähnten Umlagerung der Verhältnisse nur noch einseitig vorhanden. Es hat also der Mitwirkung verschiedenartiger Zellen mindestens einer Leber und einer Schaltstückzelle bedurft, um das extracentral, genauer bezeichnet, sogar (zur Schaltstückzelle) peripher gelegene, Schaltstückkanälchen zu bilden. Daraus darf man wohl, ohne sich auf das Gebiet vager Hypothesen zu begeben, den Schluss ziehen, dass Leberzelle und Schaltstückzellen in ihrer Function eine gewisse Aehnlichkeit haben müssen. Wie weit jedoch ihre functionelle Aehnlichkeit geht, vermag ich nicht zu sagen.



Die feinen, zu den Schaltstückzellen auf Querschnitten peripher gelegenen „Schaltstücklumina“ sind gewiss nur von kurzem Verlauf. Dafür spricht einerseits die Seltenheit solcher Bilder, welche ich im Uebrigen fast nur auf Querschnitten zu sehen vermochte, und dann die theoretische Erwägung, dass die Leberzellen wohl jedes Lumen, das sie berühren, zu einem directen Abfuhrweg wählen werden. Würden aber auch diese feineren Kanälchen auf weitere Strecken verlaufen und Secretionsflächen sein, wie sie die Zellwand der Leberzellen bei der Bildung der Gallenkanälchen darstellen, dann wäre es recht unverständlich, warum nicht auch hier eine Erweiterung der Kanälchen zu der Weite der Gallenkanälchen in den Drüsenendstücken statthätte. Die weiten Secretkanälchen müssen aber, da die Fische durchwegs viel engere besitzen, als ein Adaptivcharakter der Dipnoer angesehen werden und sind also als nothwendig zu betrachten. Demgegenüber würden solch feinste Kanälchen eine viel geringere Secretionsfläche darstellen und also recht wenig leistungsfähig sein. So sehe ich sie, wie gesagt, nur als kurze Verbindungskanälchen zwischen Gallenkanälchen und centrotubulär liegenden Schaltstückkanälchen an.

Der Uebergang vom Schaltstücklumen in die Gallenkanälchen der Leberschläuche erfolgt durch eine rasche, trichterförmige Erweiterung, die sich dort findet, wo die centrotubulären Zellen des Schaltstückes mit ihrem Scheitel an Leberzellen stossen (Textfig. 13). Von

Fig. 14.



einem Schaltstück, das sich gegen sein Ende durch Verästelung compliciren kann (Textfig. 14), gehen Aestchen ab, welche in Gallenkanälchen überführen. Ausserordentlich häufig bilden diese letzteren nahe bei ihrem Ursprung cytozonale Maschen, sei es um Drüsen —, sei es, wie es häufiger vorkommt, um vereinzelte Schaltstückzellen oder ganze Schaltstücke herum (Textfig. 13 u. 14).

Fig. 15.

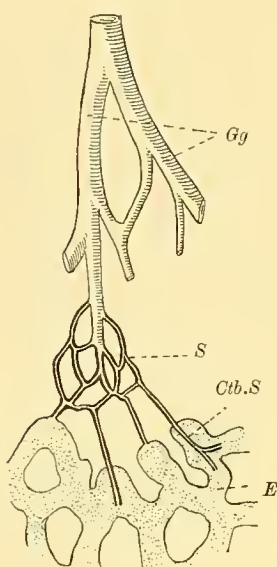


Fig. 14. Querschnitt durch einen complicirten Lebertubulus von *Ceratodus forsteri*, in dessen unterer Wand 3 Schaltstückzellen ein enges Lumen umschliessen, von welchem 2 kleine Kanälchen ausstrahlen, die sich zu Gallenkanälchen erweitern. In der Mitte des Tubulus eine monocytische Masche des Gallenkanälchens um eine centrotubuläre Zelle herum. Färbung und Vergr. wie vorige Figuren.

Fig. 15. Schema des (wahrscheinlichen) Aufbaues des Röhrensystems in der *Ceratodus*-Leber. Gg Gallengänge, S Schaltstücke, Ctb.S centrotubuläres Schaltstück, E Leberendstücke.

Nach diesen Ausführungen glaube ich das Röhrensystem der *Ceratodus*-Leber in Kürze folgendermaassen charakterisiren zu können, wobei ich auf nebenstehendes Schema (Textfig. 15) verweise:

1) Die weiten Gallengänge verästeln sich (im aufsteigenden Sinne) vielfach zu kleineren Gallengängen.

2) Aus diesen gehen Schaltstücke hervor, welche nach kurzem Verlauf sich verästeln und mit benachbarten anastomosiren — es entsteht das Netz der Schaltstücke, aus welchem gerade verlaufende, radienartige Schaltstücke zur Verbindung mit den Leberschläuchen abgehen.

3) Für den Uebergang der Schaltstücke in die Endstücke besteht ein zwiefacher Modus:

a) Der erste und einfachere zeigt eine continuirliche Fortsetzung des Schaltstückes in der Weise, dass sich das Lumen bedeutend erweitert und an die Schaltstückzellen sich Drüsenzellen anreihen.

b) Beim zweiten Modus findet sich eine Einstülpung der Schaltstücke in die Tubuli hinein, somit entstehen Bilder von centrotubulären Zellschläuchen und, indem einzelne Schaltstückzellen sich weiter



als der Schlauch zwischen die Leberzellen einschieben, von centrotubulären Einzelzellen. Ausserdem können die centrotubulären Schaltstücke sich so umwandeln, dass ihr Centrallumen verloren geht und das „Schaltstückkanälchen“ vor seinem Uebergang in ein Gallenkanälchen für kurze Zeit auf die Aussenfläche der centrotubulären Zellen zu liegen kommt.

Durch rasche Erweiterung gehen aus dem Schaltstückkanälchen die Gallenkanälchen hervor, die an ihrer Uebergangsstelle mit Vorliebe cytozonale Maschen um Schaltstücke, Schaltstückzellen oder echte Drüsenzellen herum bilden.

### 5. Die Endstücke (Leberzellbalken).

Nach der aus descriptiven Gründen vorausgeschickten Schilderung des Röhrensystems der *Ceratodus*-Leber gehe ich nunmehr dazu über, die Leberschläuche zu beschreiben. Ich habe bereits erwähnt, dass bei flüchtiger Untersuchung die *Ceratodus*-Leber den Anschein eines netzig-tubulösen Baues gewährt, und es wird diese Bemerkung nicht erstaunlich erscheinen, wenn ich daran erinnere, wie bis vor wenigen Jahren selbst die Amphibienleber, von der wir doch heute wissen, dass sie zeitweise ganz beträchtlich vom tubulösen Charakter abweicht, durch die meisten Autoren, insbesondere durch RETZIUS (1892) als eine rein tubulöse Drüse geschildert wurde. Dass aber der tubulöse Charakter bei der Leber von *Ceratodus forsteri* nicht rein erhalten sein wird, scheint mir bei genauerem Zusehen schon daraus hervorzugehen, dass man in einzelnen Leberpartien sehr lange suchen muss, um echte Tubuli im Querschnittsbild zu Gesicht zu bekommen. In anderen Partien sind sie häufiger, und dann kann man sehen, wie meist 3—4 grosse Drüsenzellen sich um ein 2,5—3,5  $\mu$  weites Gallenkanälchen, das keineswegs immer genau central sich findet, gruppieren. Ueber den Bau derjenigen Leberpartien, wo dieser tubulöse Charakter verschwunden ist, gewähren insbesondere Fuchsin- und Elastinpräparate etwelche Aufklärung. Finden sich doch auf derartigen Präparaten (Taf. XXXV, Fig. 1 Bf, Fig. 2 x), schon bei relativ schwachen Vergrösserungen sichtbare, lange, bisweilen recht dicke und geschlungene Fasern, welche das Parenchym durchziehen. Ihrer Natur nach ist der grösste Theil zweifellos den leimgebenden Bindegewebsfasern zuzuzählen, während andere, weniger zahlreiche Fasern (Taf. XXXV, Fig. 2 x und 2a EF und Q), die sich mit WEIGERT'schem Resorcin-Fuchsin hellgrau färben (dabei ist ein Unterschied gegenüber den dunkler gefärbten elastischen Fasern der Gefässwände vorhanden), elastischen Elementen nahestehen. Niemals konnte ich zu den beiderlei Fasern gehörige Kerne nachweisen. Dadurch und durch ihre gleich zu beschreibende Lage scheinen sie mir einem Theil jenes Leberstützgewebes, das, zwischen Leberzellen und Blutcapillarendothelien gelegen, von OPPEL 1891 mit dem Namen: Gitterfasern belegt wurde, anzugehören. Solche Gitterfasern finden sich bei allen Cranioten und lassen zweierlei Arten unterscheiden, dickere Fasern von längerem Verlauf, die sich mehrfach verästeln können und, da sie bei der Säugethierleber radienartig die Läppchen durchziehen, „Radiärfasern“ (v. KUPFFER 1876) genannt wurden, und feinere Fasern, die zwischen ihnen ein dichtes Netz bilden, die sogenannten „umspinnenden Fasern“. Beide Systeme finden sich besonders dicht angeordnet um die Blutgefässe, Gallenwege und Lymphräume. Ueber ihre Natur bestehen verschiedene Auffassungen. v. EBNER (1899) hält sie, weil sie sich mit Orcein nicht färben, für collagene Bündel und Bündelchen, während v. KUPFFER (1899) und OPPEL (1900) ihnen eine elastische Natur zuschreiben, ohne sie mit elastischen Fasern zu identificiren. Ich möchte die oben beschriebenen Bindegewebsfasern der *Ceratodus*-Leber den Radiärfasern homolog erachten, obgleich ich die speciellen Färbemethoden, welche für die Gitterfaserfärbung angegeben wurden, nicht anzuwenden in der Lage war. Der Verlauf dieser Bindegewebsselemente ist besonders typisch (vergl. insbesondere Taf. XXXV, Fig. 1). Sie

umziehen die echten Tubuli, stets den Drüsenzellen angelagert und vom Endothel der Blutcapillaren überdeckt, wie ein dichtes Netz von meist circular verlaufenden Fäden, die gewöhnlich den Drüschlauch nicht ganz ringsum umfassen, also nur Halbkreis- oder  $\frac{3}{4}$  Kreistouren beschreiben. Dort aber, wo echte Tubuli wenig zahlreich sich finden und statt dessen die Drüsenelemente anscheinend mehr zu Zellhaufen gelagert sind, dringen diese Bindegewebsfasern zwischen die Drüsenzellen ein (Taf. XXXV, Fig. 1), ebenso wie sie auch, eingestülpten Schaltstücken angelagert, ins Innere eines Tubulus gelangen können (Textfig. 13 *x*). Niemals aber kommen sie in Berührung mit Gallenkanälchen oder Schaltstücklumina, sind vielmehr stets durch Zellpartien von diesen getrennt.

Aus diesem Verhalten der Bindegewebelemente kann, wie mir scheint, leicht ein Rückschluss auf die Structur des Drüsenaufbaues der *Ceratodus*-Leber gezogen werden. Nach unseren bisherigen Kenntnissen von der Fischleber ist diese ein Organ, in welchem 2 Netzwerke, das der Lebertubuli und das der Blutcapillaren, durch einander geflochten sind. Hier berührt also niemals ein Tubulus mit seiner Seitenfläche einen Nachbartubulus, stets aber wird er von ihm durch eine Blutcapillare getrennt. Bei der entwickelten *Ceratodus*-Leber aber ist das Verhalten ein anderes (Taf. XXXV, Fig. 1). Auch bei *Ceratodus* wird wohl in der Ontogenie ein einfacher Schlauchtypus das Primäre gewesen sein, es erfolgt dann die Netzbildung der Tubuli, welche ihrerseits bereits von den Radiärfasern, wie ich die erwähnten Bindegewebsfasern aus später auszuführenden Gründen bezeichnen möchte, umzogen sind. Schliesslich aber ziehen sich, wie mir scheinen will, die Blutcapillaren stellenweise zurück, und nun kommt an solchen Stellen Tubulus an Tubulus zu liegen. An den Entstehungsmodus dieser Zellhaufen erinnern aber auch fernerhin die zwischen die Drüsenzellen eingeschobenen Radiärfasern. In den Zellhaufen kann, wenigstens theoretischen Erwägungen nach, der tubulöse Charakter sicherlich gewahrt bleiben, und dass dieser Fall gewiss gar nicht so selten ist, dafür sprechen Bilder, in welchen solche Zellhaufen durch Radiärfasern scharf zergliedert werden. Wo sich aber diese Fasern finden, da können sich keine Anastomosen der Zellschlauchkanälchen ausbilden. Immerhin scheint mir dieser Zustand nur eine erste Etappe der Umbildung der rein netzigen Schlauchdrüse zur conglomerierten Drüse zu sein, und an den Stellen, wo ich in solchen Zellhaufen cytozonale Gallenkanälchen-Maschen fand, muss schon ein anderer Zustand an ihre Stelle getreten sein. Die Radiärfasern müssen sich zwischen den Leberschläuchen zurückgezogen haben, oder durch eine Vermehrung der Leberzellen zurückgedrängt worden sein. Nun, da Leberzellen verschiedener Schläuche direct an einander zu liegen gekommen sind, können sich Anastomosen der Seitenkanälchen bilden und cytozonale Maschen zu Stande kommen.

Leider bin ich nicht in der Lage, über den genaueren Aufbau der Zellhaufen hier sichere Angaben zu machen. Insbesondere lässt sich die Frage, ob dieselben vielleicht, wie es BRAUS (1896) von der *Proteus*-Leber beschrieben hat, Zellplatten darstellen, ohne Reconstructionen, die ich leider vorzunehmen nicht in der Lage war, nicht entscheiden. Neben den Zellplatten sah BRAUS bei *Proteus* auch Reductionen an Leberzellbalken, Schläuche, die auf Querschnitten nur aus 2 Zellen mit einem zwischenliegenden flächenständigen Gallenkanälchen bestanden, und fasste auch deren Vorkommen als wichtige Symptome der Umwandlung im Drüsenbau auf. Ich konnte einwandfreie Bilder solcher zweizelligen Schläuche in der *Ceratodus*-Leber nicht beobachten, und Fälle, in denen sich mir Bilder von flächenständigen Gallenkanälchen darbieten, musste ich, dem ganzen Verhalten zum umgebenden Parenchym nach, stets als Quer- oder Schrägschnitte blinder Seitenkanälchen ansehen (Taf. XXXV, Fig. 2a).

Diese Seitenkanälchen, auf die ich schon mehrfach kurz zu sprechen kam, sind bei *Ceratodus* ebenso häufig und ebenso deutlich ausgebildet wie bei den Amphibien. Sie verlaufen stets zwischenzellig und können die Leberzellen bis auf etwa  $\frac{2}{3}$  ihrer Höhe an einer Seitenwand begleiten, niemals jedoch



erreichen sie die Basalfläche der Leberzelle. An Weite entsprechen sie mehr oder weniger axialen Gallenkanälchen der Leberbalken. Bekommt man Längsschnitte von typischen Tubulis zu Gesicht, dann kann man, wie es von den Lebern der verschiedensten Wirbelthiere beschrieben wurde, eine deutliche winklige Knickung des axialen Secretkanälchens beobachten, deren Grund in dem Prominiren der Zellmitte jeder einzelnen Drüsenzelle gegenüber den zurückbleibenden seitlichen Zellpartien liegt. Von den Knickungsstellen aus entspringt jeweils ein Seitenkanälchen.

Ich habe in der Einleitung auf die Bedeutung dieser Seitenkanälchen für die Umwandlung der tubulösen Leber hingewiesen und demgemäss, sobald ich bei *Ceratodus* ihren Reichthum gewahrte, nach Maschenbildungen gesucht. In der That finden sich cytozonale Maschen (Textfig. 13, 14, 16 u. 17) bei *Ceratodus* keineswegs selten, und zwar in den allermeisten Fällen, jedoch nicht ausnahmslos dort, wo die Lebertubuli durch Einstülpung von Schaltstücken verändert sind. Dort umkreisen sie vereinzelte centrotubuläre Zellen oder centrotubuläre Schaltstücke, während Bilder, wie auf Textfig. 13, wo eine echte Leberzelle von einer monocytischen Masche umschlossen wird, seltener sind. Ob vasozonale Maschen vorkommen, somit der Grundtypus ein netzig-tubulöser ist, diese Frage kann ich zur Zeit nicht entscheiden, da bei der Grösse der Drüsenzellen die Maschen, wenn sie vorkommen, ebenfalls eine beträchtliche Grösse haben müssen und die Wahrscheinlichkeit, eine solche auf dünnen Schnitten in ihrem ganzen Verlauf zu treffen, eine minimale ist. So gelang es mir, trotz eifrigen Suchens danach, niemals, eine solche zu finden. Dennoch zweifle ich keinen Augenblick daran, dass der Grundtypus ebenso wie bei den Fischen und Amphibien, so auch bei *Ceratodus* als ein netzig-tubulöser zu bezeichnen ist, welcher, wie bei der Amphibienleber, mit welcher die *Ceratodus*-Leber ja so viele Aehnlichkeit hat, in einzelnen Partien sich rein erhalten hat, in anderen Modificationen eingegangen ist. Dabei möchte ich noch ganz besonders darauf hinweisen, dass diese Verhältnisse, wie es z. B. BRAUS bei *Salamandra* sah (cf. Einleitung, p. 340, resp. 8), sehr wohl grösseren zeitlichen Schwankungen unterworfen sein können, über welche ich leider bei meinem beschränkten Material absolut keine Angaben machen kann.

## 6. Feinere histologische Einzelheiten.

Es bleibt mir noch übrig, einige Worte über die feinere Histologie der *Ceratodus*-Leber beizufügen.

Die grossen Leberzellen, welche manchmal einen maximalen Durchmesser bis zu  $40\ \mu$  zeigen, haben, solange sie echten Tubulis angehören, eine pyramidenähnliche Gestalt, wobei die abgestumpfte Spitze gegen das Secretkanälchen zu gelegen ist und dessen Wandung mitbilden hilft. In den Zellhaufen und an den Verzweigungsstellen der Gallenkanälchen kann ihre Form eine andere werden, aber stets grenzen mehr oder weniger platte Flächen der Drüsenzellen an einander. In ihrem Innern findet sich gewöhnlich ein einziger grosser und runder Kern von  $9-11\ \mu$  Durchmesser, bisweilen aber auch 2, sogar 3 analog gestaltete Kerne. Seiner Lage nach kann man den Kern meist als der Basalseite der Zelle genähert beschreiben, doch nimmt er auch gar nicht so selten das Centrum der Zelle ein. Vor allem seine rundliche Gestalt daneben aber auch seine reichliche Chromatinsubstanz und die Mehrzahl der Nucleolen charakterisiren ihn gegenüber den länglicheren, schmälern Endothelkernen, den kleineren Leukocyten und den langgestreckten, schmalen Kernen der Schaltstücke. Die Drüsenzelle zeigt eine deutliche Wabenstructur, in deren Maschen feinste und gröbere fuchsinophile Granula in grosser Zahl gelagert sind. Während dieses Maschenwerk im Zellinnern relativ grob ist und dort die Granula spärlich zu treffen sind, ist das Protoplasma an den Zellgrenzen, namentlich aber gegen das Secretkanälchen hin sehr verdichtet und durch

reichlichere Körnelung ausgezeichnet. Zwischen den im Zellcentrum weiten, an der Zellperipherie engen Maschen des Wabenbaues finden sich grössere oder kleinere Hohlräume, welche, wie ich aus Analogien zu schliessen mich für berechtigt halte, im Leben wohl mit Fetttropfchen und Glykogenschollen erfüllt gewesen sein werden, die aber durch den Alkohol bei der Härtung extrahirt wurden. Gegen das Centrallumen der Tubuli hin fanden sich in den Leberzellen noch andere Einschlüsse, grobkörnige, gelbliche Kügelchen, die sich auf gefärbten Schnitten vermöge ihrer Eigenfarbe stets gelblicher färbten als die übrigen Zellgranula (Taf. XXXV, Fig. 1). Ihrer Lagerung wegen, und weil diese Kügelchen von verschiedener Grösse waren, glaube ich sie für Secretgranula halten zu müssen, welche im Leben wohl als Tröpfchen vorhanden waren und erst durch die Fixation zu Körnchen gefällt wurden.

Von Interesse ist sicherlich, dass ich diese gelblichen Secretgranula der Innenzone der Leberzellen auch in einzelnen centrotubulären Schaltstückzellen deutlich beobachten konnte. Das wirft ein, wenn auch schwaches, Licht auf die Bedeutung dieser Zellformen. — Eine eigentliche Membrana propria konnte ich an den Leberendschläuchen nirgends nachweisen. Darin stimmen also meine Beobachtungen mit so vielen anderen Autoren (z. B. EBNER 1899, STÖHR 1903), welche ebenfalls das Fehlen einer Membrana propria als für die Leber typisch ansehen. Damit würde also die Leber in einen gewissen Gegensatz zu allen anderen Drüsen zu stellen sein, eine Ansicht, die freilich noch von manchen Autoren bestritten wird.

Die Gallenkanälchen halte ich wie die meisten Autoren, trotz der Einwendungen, welche in neuerer Zeit gemacht wurden (BROWICZ 1902), für wandungslos und möchte hier nicht auf diesen alten Streit eingehen, der in OPPEL's Lehrbuch (p. 911 ff.) historisch genau und ausführlich dargestellt ist. Meine Ansicht schliesst sich eng an R. KRAUSE's (1893) Beobachtungen an, und wie er, so sehe auch ich in der Gallenkanälchenwand kein selbständiges Gebilde, sondern nur eine Modification der Ektoplasmaschicht der Leberzellen. An den Gallenkanälchen von *Ceratodus* fand ich ausserordentlich zahlreiche

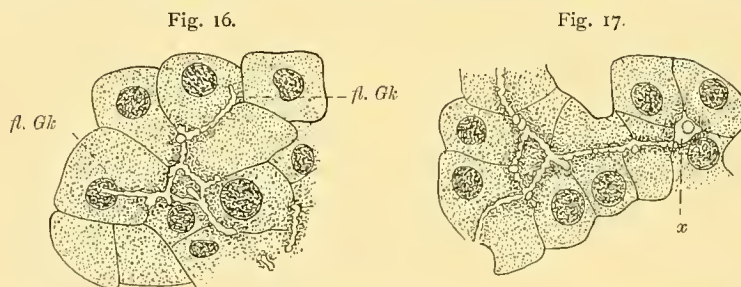


Fig. 16.

Fig. 17.

Fig. 16. Partie aus der Leber von *Ceratodus forsteri*. In der Mitte eine kleine cytozonale Masche, die wohl als paracytische (d. h. eine Zelle nicht am Aequator, sondern peripher umfassend) zu bezeichnen ist. Die Gallenkanälchen zeigen ringförmige Einschnürungen und einzelne beutelförmige Anhänge. *fl. Gk* über die Fläche einer Zelle verlaufende Seitenäste der Gallenkanälchen. Färbung nach BIONDI. Vergr. der Orig.-Zeichn. 850-fach, der Abbildung 566-fach.

Fig. 17. Partie aus der Leber von *Ceratodus forsteri* mit einer paracytischen Gallenkanälchenmasche. Bei *x* eine beträchtliche Erweiterung des Gallenkanälchens und ein ringförmiger Querschnitt eines abgehenden Seitenästchens. Färbung und Vergr. wie vorige Figur.

ringförmige Einschnürungen, nicht selten beutelförmige Anhänge (Textfig. 16) und ziemlich beträchtliche Erweiterungen an den Verästelungsstellen (Textfig. 17 *x*), also Befunde, die sich voll und ganz mit denen decken, welche BRAUS von *Siredon* und anderen Amphibien beschrieben hat.

Die Pigmentzellen in der *Ceratodus*-Leber sind grosse Schollen von sehr wechselnder Grösse und Gestalt, die aber stets einen abgerundeten Umriss zeigen. Im Allgemeinen enthalten sie keinen Kern, gehören also wohl zu jenen

untergehenden Formen der Pigmentzellen, welche OPPEL (1889) in der Leber von *Proteus anguineus* als kernlose Elemente gesehen hat. Neben den kernlosen Pigmentzellen sah ich aber nicht selten auch solche Zellformen, welche einen mässig grossen, central gelegenen Kern besaßen, meist nicht den ganz grossen Pigmentzellen angehörten und noch eine deutliche Zellgrenze besaßen. Die Grösse der Pigmentzellen ist sehr wechselnd, nur selten sind sie nicht grösser als die unpigmentirten Leukocyten, meist weit umfang-



reicher selbst als die Drüsenzellen, und nicht selten hatte ich den Eindruck, als ob diese ganz grossen Elemente durch Zusammenfluss mehrerer Einzelzellen entstanden wären. Fast überall, wo ausgebildete Pigmentzellen, die mit einer grossen Menge von gelbbraunen bis schwärzlichen Körnchen dicht erfüllt sind, vorkommen, sind auch die Trümmer dieser Zellen in kleinen, häufchenweise oder vereinzelt liegenden Pigmentkörnchen zu finden. Fuchsinophile oder orangeophile Granula, wie sie BRAUS in den Pigmentzellen der *Proteus*-Leber gesehen, konnte ich nie beobachten. Die Wanderzellennatur dieser Elemente scheint mir ausser aller Frage; wo aber die Bildungsstätte des Pigmentes liegt, ob in den zahlreichen Lymphoidorganen der Eingeweide, welche wie das Lymphoidorgan der Spiralklappe, ja durch pechschwarze Farbe schon makroskopisch einen reichen Pigmentgehalt beweisen, oder ob nicht doch die Leber selber zur Pigmentbelastung dieser Wanderzellen beiträgt, kann ich nicht sagen. Histologisches Material des Darmes und anderer Eingeweide stand mir nicht zur Verfügung. Nur auf die auffallende Aehnlichkeit zwischen den gelblichen Granula in der Innenzone der Leberzellen und den helleren Pigmentkörnchen, welche sich namentlich in den kleineren Pigmentzellen finden, möchte ich, so unerklärlich mir vorerst ein Zusammenhang erscheint, kurz hinweisen. Die Entstehung und Bedeutung dieser Pigmentzellen, auf die ich schon in der Einleitung zu sprechen kam, ist noch ein ganz dunkler Punkt in der vergleichenden Histologie, und noch weit schwieriger ist ihre physiologische Aufgabe und Bedeutung zu erklären. Ich erinnere nur an die direct entgegengesetzten Angaben über den Entstehungsort, der nach LEONARD (1887) und PILLIET (1889) in der Leber, nach OPPEL (1889) und BRAUS (1896) in den Lymphgewebeansammlungen der Darmwand zu suchen sein soll. Neben den Pigmentschollen kann man in den Lymphscheiden der *Ceratodus*-Leber häufig Mastzellen von der Grösse der Drüsenzellen beobachten, welche stets einen runden oder leicht wurstförmigen chromatinreichen Kern zeigen und deren Zelleib durch grosse eosino- und orangeophile Kugeln erfüllt ist.

Die einfacheren Formen der Leukocyten erinnern zum grössten Theil sehr an die Bilder der Lymphocyten, wie sie aus der menschlichen Histologie allbekannt sind, während plurinucleäre Elemente und solche mit gelappten Kernen in den Lymphscheiden nicht gerade häufig vorkommen. Dagegen prävaliren diese in den Blutgefässen gegenüber den lymphocytären Formen.

Die Blutkörperchen von *Ceratodus* hat BALDWIN SPENCER (1898) beschrieben und abgebildet. Was er von denselben sagt, kann ich nur theilweise bestätigen, denn ich habe niemals „weisse Blutkörperchen von ovaler Gestalt“, wie er sie in Fig. 4 auf Taf. IX abgebildet hat, zu sehen vermocht und möchte hier ausdrücklich betonen, dass ich bei Präparaten von gleicher Fixation und gleicher Färbung, wie er sie angiebt, niemals auch nur einen Augenblick im Zweifel war, dass es sich bei SPENCER'S weissen und rothen Blutkörperchen unbedingt um dieselben Elemente handeln muss, die eben je nachdem, ob man sie von der Fläche oder von der Seite betrachtet, bei ihrer Scheibenform eine verschiedene Intensität der Färbung zeigen. Beide Bilder sind nichts anderes als rothe Blutzellen, während die weissen, wie ich bereits erwähnte, durch kleinere, rundliche, mono- oder plurinucleäre Gebilde repräsentirt werden.

## B. Beitrag zur Kenntniss der Fischeleber.

### a) Die Leber von *Acipenser ruthenus*.

(Hierzu Taf. XXXV, Fig. 4—8.)

Die Leber des Sterlet erinnert in ihrem Bau in mancher Beziehung an die von *Ceratodus*, obgleich sie der rein netzig-tubulösen Fischeleber weit näher steht als jene. Wohlgelungene GOLGI'sche Prä-

parate (Textfig. 18) von *Acipenser ruthenus* zeigen, dass die Gallenkanälchen ein Netzwerk grosser, weiter, vazozonaler Maschen bilden, von welchem zahlreiche längere oder kürzere Seitenkanälchen ausgehen. Nach cytozonalen Maschen muss man recht lange suchen, und werden sie durch Silberimprägnationsbilder sehr häufig nur vorgetäuscht. Bemerkenswerth erscheint mir die stark wechselnde Grösse der Maschen, zeigte sich doch der Durchmesser der vazozonalen schwankend zwischen 20 und 85  $\mu$ , während die cyto-

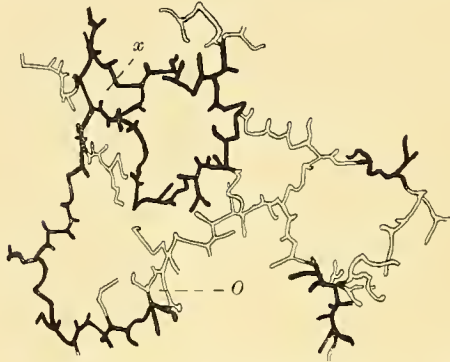


Fig. 18. Netz der Gallenkanälchen in der Leber von *Acipenser ruthenus*. Die oberflächlicheren Kanälchen nur contourirt, die tiefliegenden massiv gezeichnet. Bei *x* eine echte cytozonale Masche, während bei *o* eine solche nur vorgetäuscht wird. Silberimprägnation. Vergr. der Orig.-Zeichn. 580-fach, der Abbildung 386-fach.

zonalen, je nachdem es sich um paracytische, mono- oder polycytische Maschen (Textfig. 18, 20 und 21) handelt, auch ihrerseits sehr variiren. Die Seitenäste der meist ziemlich genau axialen Gallenkanälchen sind bei *Acipenser ruthenus* kürzer als bei *Ceratodus*, gewöhnlich begleiten sie die Leberzellen nur zu  $\frac{1}{3}$  oder  $\frac{1}{2}$  ihrer Seitenflächen. Sie zeigen gleiche Weite wie die centralen Gallenkanälchen, die ihrerseits wie bei *Ceratodus* einen geknickten Verlauf besitzen und nicht selten durch knopf- oder beutelförmige Anhänge oder trichterförmige Ausweitungen meist an Stellen, wo 2 Leberzellen an einander stossen, ausgezeichnet sind. Dagegen fehlen ihnen jene zahlreichen ringförmigen Einschnürungen, die bei *Ceratodus* und *Proteus* zu beobachten sind, ihre Wand ist vielmehr stets als eine glatte zu bezeichnen. Oefters sah ich in ihrem Innern, namentlich an Stellen localer Erweiterungen kleine corpusculäre Elemente

von rundlicher oder ovaler Gestalt mit ein oder zwei dunklen Pünktchen in ihrer Mitte, über deren Natur ich keine Klarheit erlangen konnte (Taf. XXXV, Fig. 4 e). Doch vermüthe ich, dass sie kleinste Leukozyten oder wenigstens Rudimente von solchen darstellen. Da ich nirgends etwas beobachtete, was auf eine Durchwanderung durch die Tubuli hätte hinweisen können, so muss eine aufsteigende Einwanderung dieser Theile entschieden in den Bereich der Möglichkeit gezogen werden. Oder sollte es sich um Parasiten resp. die Eier von solchen handeln?

Ganz prächtig gelang mir mit der Eisenhämatoxylinmethode die Färbung der Kittleisten. Oft, wenn die meist wenig deutlichen Zellgrenzen nicht zu sehen waren, gab die Zahl der Kittleistenquerschnitte Rechenschaft darüber, wie viele Zellen das Centrallumen begrenzen (Taf. XXXV, Fig. 4—8).

Die Leberschläuche sind im Allgemeinen von ungefähr gleicher Grösse und besitzen ebensowenig wie bei *Ceratodus* eine continuirliche Membrana propria. Radiärfasern waren, da sie viel feiner sind und sich nur selten deutlich färbten, oft schwer zu sehen, kommen aber zweifellos vor. Die Gallenkanälchen messen im Durchmesser 2—2,5  $\mu$ , sind also um ein Kleines enger als bei *Ceratodus*. Ebenso steht es mit den Drüsenzellen, deren Grösse nur  $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$  der entsprechenden Elemente bei *Ceratodus* beträgt und deren stets runder, chromatinreicher Kern, von 5—6  $\mu$  im Durchmesser, fast immer streng basal gelagert ist. So zeigen sich häufig die Blutcapillaren von einem Ring dunkler Kerne umsäumt. Aber auch im Auftreten einer dichteren protoplasmatischen Innenzone, der Structur und Dichte des Protoplasmas und der Zellgranula ähneln sich die Leberzellen von *Acipenser* und *Ceratodus* in hohem Maasse. Grössere Vacuolen im Zellinnern der Leberzellen des Sterlets, wie sie auf Präparaten zu sehen waren, die mit Alkohol entwässert worden waren, entsprechen auf Osmiumpräparaten geschwärzten Kugeln von wechselnder Grösse, sind also intra vitam wohl durch reichliche Fetttropfchen erfüllt gewesen. Im Kern der Leberzellen beobachtete ich constant 2—3 dunkle, ausserordentlich grosse Nucleoli. Nicht immer ist nur ein Kern, häufig sind 2, selten gar 3 Kerne



vorhanden. Zu Folge der kleineren Gestalt der Leberzellen fügen sich nur selten bloss 3 oder 4 Zellen, wie bei *Ceratodus*, zu einem Tubulus zusammen, viel häufiger sind Bilder, wo 5, ja 6 und mehr Zellen ein gemeinsames Lumen umschliessen (Taf. XXXV, Fig. 4a und 4b). Nur selten trifft man statt der regelmässigen Leberschläuche Partien des Parenchyms, wo der tubulöse Charakter sich aufgelöst hat, wo grössere Zellansammlungen und in diesen spärliche cytogonale Maschen zu beobachten sind. Im Allgemeinen

Fig. 19.

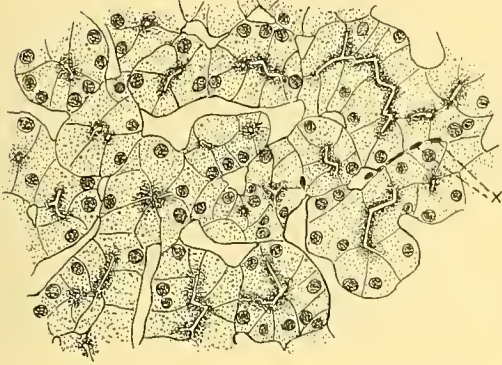


Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 19. Partie aus der Leber von *Acipenser ruthenus*. An den Leberzellen Aussen- und Innenzone deutlich zu unterscheiden, ebenso die basale Lage der Leberzellkerne. Die Gallenkanälchen zeigen dort, wo sie im Längsschnitt getroffen sind, vielfach winklige Knickungen. Färbung: Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. der Orig.-Zeichn. 510-fach, der Abbildung 340-fach.

Fig. 20 und 21. Zwei Partien aus der Leber von *Acipenser ruthenus* mit cytozonalen Maschen der Gallenkanälchen, welche in Fig. 21 monocytisch, in Fig. 22 polycytisch ist. In Fig. 21 sind die Kittleisten in die Gallenkanälchen eingezeichnet. Färbung: Eisenhämatoxylin-S-Fuchsin. Vergr. der Orig.-Zeichn. 850-fach, der Abbildung 566-fach.

prävalirt in ganz beträchtlichem Maasse jene Anordnung echter netzförmig anastomosirender Zellschläuche, die für die Reptilienleber zweifellos als typisch anzusehen ist und auch bei den Fischen die grösste Verbreitung besitzt. Oefters hatte ich den Eindruck, dass es sich bei den Zellhaufen im Parenchym sehr wohl um mehrschichtige Platten handeln könne, eine Vermuthung, die ich hier mit Vorbehalt aussprechen möchte und später durch Reconstructions auf ihre Richtigkeit zu prüfen gedenke.

Besonders möchte ich auch darauf hinweisen, dass meine Untersuchungen der Sterletleber nicht ohne weiteres für alle Knorpelganoiden verallgemeinert werden dürfen, ja dass sie wahrscheinlich nur einem relativ pigmentarmen, temporären Stadium entsprechen. Verschiedene Angaben in der Literatur (JOH. MÜLLER 1843, LEYDIG 1853) weisen auf einen grösseren Pigmentreichtum der Ganoidenleber hin, und ich selbst sah in der Junileber des Störs reichlichere Pigmentirung als in meinen Sterletpräparaten. Ueberhaupt ist ein Wechsel des Pigmentgehaltes, vermuthlich in Zusammenhang mit gewissen Geschlechtszuständen, genau wie bei den Amphibien, nicht nur für die Ganoiden, sondern ebenso für andere Ordnungen der Fische höchst wahrscheinlich, und alle Angaben über den Drüsenbau der Leber müssen, worauf ich ja bereits hinwies, stets mit Berücksichtigung des jeweiligen Pigmentgehaltes aufgenommen werden. Die pigmentarme Leber des *Acipenser ruthenus* repräsentirt also im Wesentlichen einen netzig-tubulösen Charakter, von dem sich nur geringgradige Abweichungen beobachten lassen.

Das Bindegewebe der GLISSON'schen Kapsel und die verschiedenen Gefässsysteme zeigen die von *Ceratodus* bekannte Anordnung. Auch hier sind elastische Züge neben leimgebenden Fasern in den bindegewebigen Gefässscheidern, in der Umgebung der grösseren Gallengänge und im Reticulum der Lymphscheidern ausserordentlich verbreitet.

Die lymphoiden Ansammlungen in den Lücken der Gefässcheiden fand ich viel seltener als in meinem *Ceratodus*-Präparat, dafür waren aber die einzelnen Haufen von stärkerer Entwicklung als dort und drängten stellenweise das Parenchym von den Gefässen weit ab. Eine subcapsuläre lymphoide Aussenzone besteht nicht, nur an einzelnen Stellen nähern sich Leukocytenmassen mit Gefässen oder Gallengängen der Kapsel. Diese besteht aus einer mässig breiten Lage reichlicher leimgebender und elastischer Faserzüge, welche von einem einschichtigen cubischen Epithel überkleidet sind. An Darmstückchen, welche ich demselben Thiere entnommen hatte, zeigte das Peritoneum sogar hohe Cylinderzellen. Vielleicht dass diese eigenthümliche Zellform dazu da ist, um bei Volumensschwankungen durch Abplattung der Zellen leichter eine Anpassung an neue Verhältnisse zu erreichen.

Die Pigmentschollen, auch hier meist gruppenweise in den Lymphscheiden gelagert, sind im Allgemeinen nicht grösser als die Leberzellen. Da ich nie eine Zellwand und nie einen Kern in ihrem Innern zu sehen vermochte, so sind sie wohl als abgestorbene, mit Pigment beladene Wanderzellen, welche nun im Zerfall begriffen sind, anzusehen. Es sind denn auch Zerfallszustände, d. h. isolirt gelagerte Pigmentkörnchen häufiger als noch wohlgeformte Pigmentschollen. Im Pigment sind zweierlei Formen vertreten: kleinere, gelbliche und, weniger zahlreich, grössere, braunschwarze, kugelige Körnchen, unregelmässig zwischen die ersteren zerstreut. Ueber die Blutkörperchen des Sterlet hat RAWITZ (1900) so ausführliche Beobachtungen veröffentlicht, dass ich auf diesen Punkt hier nicht einzugehen brauche.

Mit besonderem Interesse habe ich, nach den eigenartigen Befunden bei *Ceratodus*, das Röhrensystem der Sterletleber studirt.

Die grösseren Gallengänge zeigen einen ganz ähnlichen Aufbau wie in der *Ceratodus*-Leber, doch fehlt hier die Scheidung in Aussen- und Innenzone an den Epithelzellen und ebenso konnte ich Becherzellen nicht beobachten.

Sehr bald gehen diese grösseren Gallengänge in allmählich sich verjüngende kleinere Gänge über, deren Epithelzellen allmählich cubisch werden und schliesslich Pflasterzellentypus annehmen (Taf. XXXV, Fig. 6, 6a, 7). An solchen kleinsten Gallengängen, mit einer Wandung aus Pflasterzellen, konnte ich einige Male die Beobachtung der Mikrocentren dieser etwas langgestreckten Zellen machen. Wie Taf. XXXV, Fig. 7 zeigt, handelt es sich um kleine, von der Fläche aus gesehen, meist ziemlich in der Mitte der das Lumen begrenzenden Zellfläche und stets oberflächlich gelegene Pünktchen, welche bei genauestem Zusehen manchmal die Gestalt ganz kurzer Stäbchen zu haben schienen. Von der Seite bekam ich sie, trotz eifrigen Suchens, nie zu Gesicht, wohl deshalb, weil hier die Granulirung des Zellplasmas das Bild sehr complicirte. Diese Beobachtung reiht sich einer ähnlichen ZIMMERMANN's (1898) an, welcher im Epithel der stärkeren interlobulären Gallengänge der Säugethiere in jeder Zelle je ein kleines Stäbchen mit der freien Oberfläche in Contact stehen sah. Eine Geissel ist mit diesen Microcenten nicht im Zusammenhang.

Von den Gallengängen gehen sowohl seitwärts als terminal Röhrensysteme aus, welche durch ein viel engeres Lumen, das oft trichterförmig in das Kanalsystem der kleineren Gallengänge übergeht, gekennzeichnet sind (Textfig. 22 x). Ich möchte auch hier wieder diesem engen Kanalsystem den Namen von Schaltstücken zuweisen, obgleich sie nicht in allen Punkten mit den entsprechenden Theilen der *Ceratodus*-Leber übereinstimmen. Gewöhnlich bilden sie auch beim Sterlet nach nur kurzem Verlauf durch mannigfache Verzweigung und ausgedehnte Anastomosenbildung ein Netzwerk, welches sich stets dort findet, wo die Gefässe mit ihren Lymphscheiden, die bald durch reichlichere oder geringere Leukocytenansammlungen ausgefüllt sind und demgemäss mehr oder weniger prominiren, an die echten Leberzellschläuche



stossen. Auf Querschnitten durch die Gefässe zeigen sich die Schaltstücknetze nur als eine schmale Zone von Querschnitten feinsten Kanäle mit ziemlich dicker Zellwandung, dagegen kann man auf Schnitten, welche, der Richtung der grösseren Blutgefässe oder Gallengänge parallel geführt, die Grenze der Lymphgefässcheiden gegen die Leberzellenschläuche treffen, eine ausgedehnte Anastomosenbildung dieses Kanalsystemes beobachten, welches ringsum von Lymphräumen umgeben und durchsetzt ist (Textfig. 22). Aus diesem Netz der Schaltstücke strahlen in radienartigem, aber, im Gegensatz zu den entsprechenden Bildern von *Ceratodus*, nur kurzem Verlauf einzelne Schaltstückkanälchen in das Parenchym der Leberbalken aus, um bald continuirlich durch allmähliche Erweiterung des Lumens und allmähliche Vergrösserung der Zellen den Zusammenhang mit den Lebertubulis und deren Gallenkanälchen zu gewinnen. Niemals stülpen sich aber wie bei *Ceratodus* solche Schaltstücke in die Lebertubuli selbst ein, centrotubuläre Schaltstücke und centrotubuläre Zellen werden beim Sterlet nicht gefunden.

Die Berechtigung, das eben kurz in seinem Verlaufskizzierte Röhrensystem mit dem Namen von Schaltstücken zu belegen, leite ich aus seinem morphologischen Verhalten, ebenso wie aus der topographischen Analogie mit den Schaltstücken der *Ceratodus*-Leber her, verhehle mir aber nicht, dass beim Sterlet die Differenzirung dieser Zellschläuche gegenüber den anderen Leberpartien sowohl im aufsteigenden wie im absteigenden Sinne keineswegs so leicht ist wie bei der Dipnoerleber.

Ich habe auf Taf. XXXV, Fig. 5 und 5a ein solches Schaltstück im Längsschnitt- wie im Querschnittsbild abgebildet, welches sich also als ein Zellschlauch mit einem recht engen Lumen, das an Verästelungsstellen bisweilen recht beträchtliche Erweiterungen zeigt (cf. auch Textfig. 22), darstellt. Die Weite des centralen Lumens beträgt an derart typischen Stellen nur etwa  $0,75-1 \mu$ , dagegen sind weitere Kanälchen absolut nichts Seltenes. Das rührt daher, dass eine scharfe Grenze gegenüber den kleinen Gallengängen mit Pflasterepithel und einem noch relativ weitem Lumen (Taf. XXXV, Fig. 6 und 6a) nicht gezogen werden kann, so dass man oft im Zweifel ist, ob diese oder jene Partie als Schaltstück oder als feinsten Gallengang zu bezeichnen ist. Ebenso allmählich ist der Uebergang der einzelnen Zellelemente. Erst an typischen Schaltstücken zeigen die Zellen ein wohlcharakterisirtes Aussehen. Es sind langgestreckte Pflasterzellen, deren Zellgrenzen stets gut erkenntlich sind, welche ein Protoplasma von eigenthümlich homogenem Aussehen (cf. bei *Ceratodus*) zeigen, welches sich mit allen Plasmafärbungen sehr intensiv färbt und nur bei stärksten Vergrösserungen eine feine Granulirung erkennen lässt. Sekretkörnchen konnte ich in diesen Zellen nie beobachten. Die Zellkerne zeigen wie in den Epithelien der kleineren Gallengänge eine längs-ovale, selbst rundliche Gestalt und eine Grösse, die hinter der der secernirenden Leberzellen nur wenig zurücksteht. Sehr deutlich konnte ich auch an diesen Schaltstücken das Schlussleistennetz nachweisen.

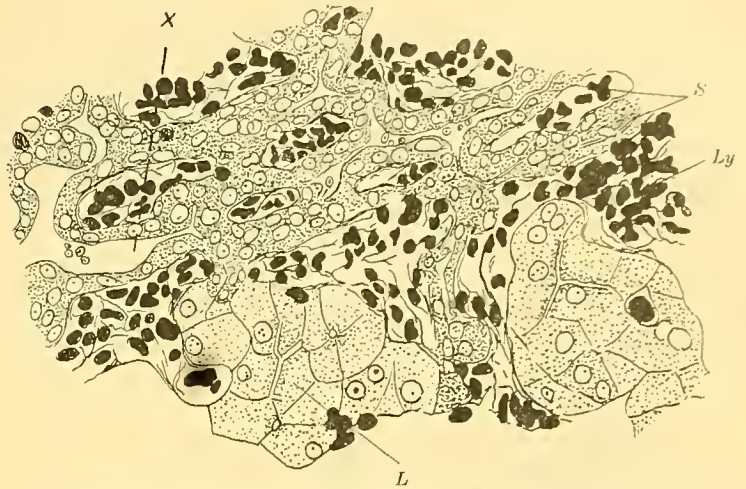


Fig. 22. Partie aus der Leber von *Acipenser ruthenus*. Vielfach gewundene und anastomosirende Schaltstücke mit wechselnd weitem Lumen sind allseits von Lymphzellenansammlungen (*Ly*) umgeben. Bei *L* Leberzellschläuche mit ihren Gallenkanälchen. An der mit *x* bezeichneten Stelle öffnet sich ein Schaltstück in einen kleineren Gallengang. Färbung mit Eisenhämatoxylin-S-Fuchsin. Vergr. der Orig.-Zeichn. und der Abbildung 440-fach.

Noch muss ich auf ein Detail eingehen, welches mir nicht ohne Interesse scheint. Beim aufmerksamen Durchsuchen der ausstrahlenden Schaltstücke finden sich, oft in den trichterförmigen Erweiterungen der Verästelungsstellen (nur selten in dem bauchig erweiterten Centrallumen), eigenartige Elemente, die mich absolut an jene corpusculären Bestandtheile der Leberzellschläuche erinnerten (cf. Taf. XXXV, Fig. 4 c und 5 e). Je enger die Schläuche und ihr Lumen, desto kleiner auch diese Elemente. Dort aber, wo die Schaltstücke ihr vielgeflochtenes Netz bilden, wo ihr Lumen bereits etwas weiter geworden ist, so dass es meist schon gegen  $2 \mu$  beträgt, dort finden sich in den Schaltstückkanälchen noch viel zahlreichere Zellelemente, welche sich als kleinste Leukocyten wohl charakterisiren. Nicht selten kann man auch Beobachtungen darüber anstellen, wie diese fremden Elemente in das Kanalsystem der Leber hineingelangen. Dort, wo die Schaltstücke so ausserordentlich reichlich von Lymphzellenhaufen umschlossen sind, also in dem Schaltstücknetz und den kleinsten Gallengängen, erfolgt eine Durchwanderung von Lymphzellen zwischen den Pflasterzellen hindurch, und in den Gallengängen findet man sie dann überall unschwer wieder (Taf. XXXV, Fig. 6 und 8). Was dieser Vorgang physiologisch zu bedeuten hat, ob diese Lymphzellen in den Darmkanal gelangen und dort noch irgend eine Aufgabe erfüllen, oder ob sie im Gallengangssystem eine Auflösung erfahren, bleibt vorerst völlig unklar. Und ebensowenig ist es möglich, zu entscheiden, ob die erwähnten corpusculären Elemente der Leberzellschläuche und der feinsten Schaltstücke mit den durchwandernden Leukocyten zu identificiren sind, wie sie in jene Kanalsysteme gelangten und welche Bedeutung ihnen zukommt.

Schliesslich mache ich noch darauf aufmerksam, dass dem absteigenden Leberlappen des Sterlets an der Hinterfläche das Pankreas (vielleicht auch nur ein Theil desselben) innig angelagert sich findet.

#### b) Die Leber von *Anguilla vulgaris* und *Barbus vulgaris*.

Ueber die Sommerleber von *Anguilla* und *Barbus*, welche nach meinen Präparaten einen rein netzig-tubulösen Charakter (ohne Bildung von cytozonalen Maschen) besitzt, möchte ich hier nur einige kurze Angaben mittheilen, welche sich insbesondere auf das Röhrensystem, das sich an die Lebertubuli anschliesst, beziehen.

Die Grösse der Leberzellen ist bei den beiden Telostiern noch stärker reducirt als beim Sterlet, und ebenso hat die Weite der Gallenkanälchen sich verringert. Bei beiden Thieren kommen grössere Seitenkanälchen, wie sie bei *Anguilla* schon RETZIUS (1892) sah, BRAUS (1896) hingegen bestritten hat, ganz regelmässig vor. Die topographische Lage der Blutgefässe stimmt vollkommen mit den bekannten Verhältnissen der Ganoiden- und Dipnoerleber überein; was aber als wesentlicher Unterschied den letzteren gegenüber zu betonen ist, das sind zwei Momente. Einmal findet sich um die Blutgefässe und Gallengänge herum nur ein recht spärliches, theilweise elastisches Bindegewebe, welches in Gestalt von Radiärfasern sich auch zwischen Tubuli und Gefässcapillarwände einschleibt, und zweitens waren in meinen Präparaten nirgends Pigmentzellen oder Ansammlungen von Lymphonelementen festzustellen. Ganz vereinzelt Lymphzellen im Bindegewebe der Gefässcheiden, wie sie auch bei den Säugethieren normaler Weise zu finden sind, waren die einzigen Anhaltspunkte für das Vorkommen von Lymphgewebe in der Sommerleber der beiden untersuchten Knochenfische. Ihre an Lymphonelementen arme, pigmentzellenfreie Leber besteht also nur aus dem Drüsenparenchym, dem Stützgewebe und den Gefässen, zeigt also zweifellos ein primitives Verhalten. Ob dieser Zustand aber ein constanter genannt werden darf, ist mir noch recht fraglich. Man begegnet in der Literatur mehrfachen Angaben über pigmenthaltige Lebern bei Knochenfischen, und auch gerade beim Aal konnten SHORE und JONES (1889) Pigmentinseln beschreiben, so dass es, meines Erachtens, sehr wohl in den



Bereich der Möglichkeit zu ziehen ist, dass der primitive Charakter der Aal- und Barbenleber nur einem zeitlichen Zustand entspricht, welcher zu anderen Lebensperioden einem Umwandlungsprocess unterliegt. Diese Frage zu entscheiden, wird nur dann gelingen, wenn unter Berücksichtigung der, bei den Knochenfischen ja keineswegs immer einfachen, biologischen Verhältnisse die Leber der verschiedensten Alters- und Geschlechtsperioden einer eingehenden Untersuchung unterworfen würde, — eine Aufgabe, die recht schwierig und zeitraubend werden dürfte.

Auf GOLGI-Präparaten der Aalleber gelang mir die Imprägnation jener zwischen die Gallengänge und die Gallenkanälchen eingeschalteten eigenartigen feinsten Kanälchen, welche vollkommen den von *Ceratodus* und *Acipenser ruthenus* beschriebenen Schaltstückkanälchen homolog zu erachten sind, in dieser und jener Beziehung jedoch eine eigenartige Ausbildung zeigen. Ich war, nachdem bei den Sterletpräparaten sich diese Partien mit Silber nicht geschwärzt hatten, einigermaassen überrascht, beim Aal mit der Chrom-

Fig. 23.

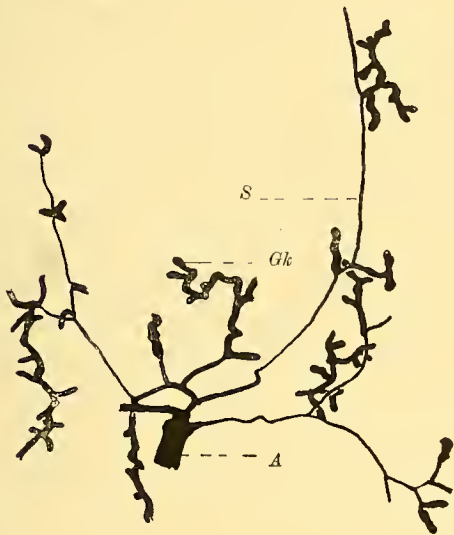


Fig. 23. Leber von *Anguilla vulgaris*. Durch Silberimprägnation dargestellte Partie des Röhrensystems. *A* Ausführungsgang, *S* Schaltstück, *Gk* Gallenkanälchen mit ihren Seitenästen von kürzerem oder längerem Verlauf. Es sind nur alle die imprägnirten Röhrchen gezeichnet, welche mit dem Gallengang *A* einen directen Zusammenhang nachweisen liessen. Vergr. 420-fach.

Fig. 24.



Fig. 24. Partie des Röhrensystems der Leber von *Anguilla vulgaris*. Die tiefer liegenden Kanälchen voll, die höher liegenden nur contourirt gezeichnet. Bei *N* grosser Silber Niederschlag, die anderen Bezeichnungen wie in voriger Figur. Silberimprägnation. Vergr. 420-fach.

formol-Silbermethode so prägnante Bilder zu erhalten, wie ich sie auf Textfig. 23 und 24 wiedergegeben habe. Sie bieten in verschiedener Hinsicht Interesse. So scheint anfangs aus ihnen als zweifellos hervorzugehen, dass die Schaltstückkanälchen eine Weite von ca.  $1\ \mu$  besitzen und zwischen die beträchtlich weiteren Gallengänge und die Gallenkanälchen von etwa  $2-3\ \mu$  Durchmesser eingeschaltet sind. Aber diese Maasse, welche nach den Imprägnationsbildern genommen wurden, reduciren sich ganz erheblich, sobald man die entsprechenden Partien an Eisenhämatoxylinpräparaten aufsucht. Dann stellt es sich bald heraus, dass die Weite der Gallenkanälchen thatsächlich nur etwa  $1-1,2\ \mu$  beträgt, und das feine Lumen der Schaltstücke zu erkennen,

war mir mehr als einmal ein Ding der Unmöglichkeit. Diese Beobachtung scheint mir ein neuer schlagender Beweis dafür zu sein, wie ausserordentlich vorsichtig man GOLGI-Bilder verwerthen muss, um nicht zu falschen Schlüssen Anlass zu geben, und andererseits wird aus ihr absolut klar, dass bei der Silberimprägnation sich eben nicht nur der Hohlraum schwärzt, sondern, wie es ja auch BRAUS ausdrücklich betonte und durch schematische Abbildungen erläuterte, stets auch eine mehr oder weniger breite Zone der an das Kanälchen anstossenden Zellpartien. Nach den Textfigg. 23 und 24 ist den Schaltstücken bei Aal und Barbe ein ausserordentlich gestreckter Verlauf eigen, und Maschenbildungen, wie sie bei *Ceratodus* und *Acipenser* sich fanden, scheinen hier zu fehlen. Doch möchte ich mich gerade über den letzteren Punkt etwas reservirt aussprechen, kann doch in anderen Leberpartien das Verhältnis vielleicht etwas anders liegen, — vielleicht aber ist die Imprägnation mit Silber, so sehr es auch den Anschein macht, doch keine vollständige. Der geradlinige Verlauf der Schaltstücke, gegenüber den vielfach geknickten Gallenkanälchen, dort das vollständig astfreie feine Centralkanälchen, hier die reiche Entfaltung von kleineren und grösseren Seitenästchen, — diese charakteristischen Merkmale fallen auch auf Schnitten auf, wo keine Versilberung, sondern eine Kern- und Plasmafärbung vorgenommen worden ist. Gegenüber den bekannten Verhältnissen bei der Ganoiden- und Dipnoerleber muss man hier recht lange nach einzelnen Schaltstücken suchen und findet sie nie in grösserer Anzahl beisammen oder zu ausgebreiteteren Netzen verzweigt. Nur selten sieht man in gestrecktem Verlauf einen schmalen Zellschlauch mit einem feinen centralen Kanälchen durch das Leberparenchym ziehen, es ist ein Schaltstück, das von dem ungeübten Auge anfangs leicht mit einem ganz kleinen Blutgefäss verwechselt werden könnte. Die Form der Zellen, aus welchen ein solcher Schlauch sich zusammensetzt, ist beim Aal mehr die von platten Pflasterepithel-elementen, entspricht also im grossen Ganzen den entsprechenden Zellpartien beim Sterlet, während bei der Barbe eine Zellform sich findet, die ich als Spindelgestalt bezeichnen muss und die an die analogen Elemente der *Ceratodus*-Leber erinnert. Auf Querschnittsbildern, die am äusseren Rand der schmalen Gefässcheiden ebenfalls recht spärlich zu treffen sind, sieht man mehrere, oft selbst 5—7 ganz schmale Zellen um ein feinstes Kanälchen gruppiert und auf ihrer Aussenfläche von einer Membrana propria umzogen. Den Leberschläuchen fehlt auch hier wieder eine ausgesprochene Basalmembran. Im Uebrigen erinnerte mich das Bild der Aal- und Barbenleber in fast allen Punkten an EBERTH's (1867) Beschreibung: „Die Leber der Fische zeichnet sich bekanntlich aus durch die Unregelmässigkeit in der Vertheilung der capillaren Blutgefässe. Enge, leicht polygonale und rundliche Maschen wechseln mit länglichen, gleichbreiten und weiteren Maschen. Die nur aus axialen Kanälen bestehenden, entsprechend den einzelnen Leberzellen geknickten, äusserst feinen Gallenwege correspondiren mit diesen Blutgefässen, so dass also immer in der Axe eines Leberzellenbalkens, der auf beiden Seiten begrenzt wird von den Blutgefässen, eine Gallencapillare verläuft. Die vielen Knickungen, welche ein solcher Gang erfährt, machen es an dünnen Schnitten schwer, den Verlauf desselben auf eine grössere Strecke zu verfolgen.“

Noch muss ich erwähnen, dass ich in einzelnen Schnitten der *Barbus*-Leber eigenartige Zellhäufchen traf, welche so ausserordentlich an die HASSAL'schen Körperchen der Säugethierthymus erinnern, dass eine genauere Beschreibung sie kaum näher zu charakterisiren vermag. Es sind concentrisch in mehreren Lagen geschichtete platte, kernhaltige Zellen, welche um eine mehr homogene, structurlose Masse herum sich finden. Was sie bedeuten, wie sie entstehen, — das vermag ich nicht zu sagen, muss aber gestehen, dass ich, zumal ich in derselben Leber an einer Stelle einen den Nematoden angehörigen Parasiten in einem Blutgefäss eingeschlossen gefunden hatte, an eine pathologische, wahrscheinlich durch Parasiten veranlasste Erscheinung denke.



### III. Vergleichender und zusammenfassender Theil.

#### A. Zur vergleichenden Histologie der Fisch- und Dipnoerleber.

Ich hatte in der Einleitung Gelegenheit, an Hand der Literatur die Fischleber als netzig-tubulöse Drüse zu beschreiben und anzuführen, dass dieser selbe Charakter als Grundtypus auch der Amphibienleber zukomme, in einzelnen Partien und zu verschiedenen Zeiten aber beträchtliche Modificationen erleide, welche als erste Andeutung der bei den Säugern ausgesprochenen Umbildung zur conglobirten Drüse anzusehen seien. Indem ich BRAUS' Anschauungen gefolgt war, sah ich das ursächliche Moment dieser Umwandlungen in der reichlichen Ansammlung von Lymph- und Pigmentzellen in erweiterten Lymphräumen der Gefässcheiden und sprach die Ueberzeugung aus, dass, wenn diese Ansicht richtig sei, wohl überall, wo Lymph- und Pigmentzelleninseln in der Leber sich fänden, auch Modificationen des tubulösen Charakters zu erwarten seien.

Diese Vermuthung hat sich, soweit ich aus meinen Untersuchungen Schlüsse ziehen kann, vollkommen bestätigt, und demgemäss wird unsere Charakterisirung der Fischleber etwas anders, als nach der gewöhnlichen Auffassung, lauten:

Die Fischleber zeigt in ihrem Drüsenbau einen netzig-schlauchförmigen Grundtypus, welcher da vollkommen rein auftritt, wo sich keine ausgedehnteren Zellansammlungen in den Lymphscheiden der Leber finden. Dort jedoch, wo es zu reichlicherer Ausbildung des Lymphgewebes gekommen ist, wird dieser Grundtypus, wenigstens in einzelnen Partien des Parenchyms, derart modificirt, dass Zellhaufen an Stelle der Leberzellschläuche treten und die Gallenkanälchen öftere cytozonale Maschenbildungen zeigen.

Es ist im Ferneren sehr wohl möglich, wenn nicht sogar wahrscheinlich, jedoch nur durch genauere histologische und biologische Forschungen sicher festzustellen, dass das Auftreten von reichlicherem Lymphgewebe in der Fischleber häufiger vorkommt, als bisher angenommen worden ist, und dass demgemäss Abweichungen vom reinen Netz-Schlauchtypus weniger selten sind, als es vorerst den Anschein hat. Wahrscheinlich wird auch hier eine gewisse Beziehung zu den allgemeinen Umwälzungen, die der ganze Körper zu Zeiten der Geschlechtsperioden erleidet, beobachtet werden können.

Die Gallenkanälchen der Ganoiden- und Teleostierleber liegen, soweit die Befunde an *Acipenser*, *Anguilla* und *Barbus* eine Verallgemeinerung zulassen, die ich denn auch mit aller Reserve ausspreche, stets axial, sind ziemlich fein und besitzen zahlreiche intercelluläre Seitenkanälchen. Die Leberzellen sind bei den Teleostiern kleiner als bei den Ganoiden, bei welchen letzteren sie gegen die Gallenkanälchen hin eine stärker granulirte Innenzone besitzen.

Zeigt somit die Ganoidenleber schon beträchtliche Differenzen gegenüber dem ursprünglichen Fischtypus, so leitet in noch viel ausgesprochenerem Maasse die Dipnoerleber zum Amphibientypus über. Hier begegnen wir in allen Punkten Verhältnissen, die uns von den Amphibien her bekannt sind. Die grossen Leberzellen mit ihrer feinkörnigen Innenzone, die weiten Gallenkanälchen mit öfteren localen Erweiterungen, beutelförmigen Anhängen und circulären Einschnürungen und die, wenn auch nicht gerade besonders häufigen, cytozonalen Maschen sprechen für diese nahe Verwandtschaft der Dipnoer- und Am-

phibienleber. Hier ist auch das Pigment in grösseren Schollen angehäuft und reichlicher vorhanden als beim Sterlet. Ich vermeide es, die Aehnlichkeit der Dipnoer- und Amphibienleber — was ja bei zahlreicherem und genauer bestimmtem Material voraussichtlich leicht wäre — durch weitere Ausführungen zu belegen, fehlt mir doch jede Nachricht über Geschlechts- und Ernährungszustand sowie über das Alter des Thieres, dem mein Material entstammte, und damit ein genaues Vergleichsobject für den Vergleich mit der Amphibienleber von in analogen Verhältnissen befindlichen Thieren.

Das aber dürfte feststehen, dass in Bezug auf den drüsigen Aufbau des Parenchyms und auf die Leberzellen selbst die *Ceratodus*-Leber der Amphibienleber näher steht als die Fischleber. R. SEMON (1901) hat in einer Zusammenstellung über das Verwandtschaftsverhältniss der Dipnoer und Amphibien die auffallende Uebereinstimmung der Gewebeelemente nach Grösse und Beschaffenheit hervorgehoben — meine Untersuchungen können als ein weiterer Beweis für diese Auffassung gelten. Weitergehende phylogenetische Schlüsse, wie sie sich z. B. aus der Combination von Spiraldarm und Amphibienleber ergeben, möchte ich an diese grosse Aehnlichkeit im Leberbau jedoch nicht knüpfen. Dazu scheint mir ein so leicht veränderliches Organ wie die Leber, die in ihrem Bau selbst bei erwachsenen Thieren (cf. BRAUS 1896 über die Amphibienleber) noch bedeutende structurelle Schwankungen in periodischer Reihenfolge zeigen kann, nicht sonderlich geeignet. Es wäre ferner unbedingt nöthig, die Leber zu verschiedenen Jahreszeiten, bei verschiedenen Ernährungs- und Geschlechtszuständen zu beobachten, und nicht zum wenigsten müsste die Fischleber noch umfassenderen Studien unterworfen werden. In kurzen Worten lässt sich die *Ceratodus*-Leber (über die Schaltstücke und ähnliche Verhältnisse vergleiche man den folgenden Abschnitt) folgendermaassen beschreiben:

Die *Ceratodus*-Leber zeigt einen netzig-tubulösen Grundcharakter, der aber vielfach alterirt ist durch das Aneinanderlegen von einzelnen Zellschläuchen. So entstehen Zellhaufen, die anfangs durch Radiärfasern getrennt bleiben, später aber offenbar zusammenschmelzen. Die Leberzellen sind von beträchtlicher Grösse und besitzen eine ausgesprochene Innenzone. Die Gallenkanälchen liegen im Allgemeinen centrotubulär, bilden wahrscheinlich ein weitmaschiges vazozoneales Netzwerk und sicher (dort wo sich Zellhaufen statt der Leberzellschläuche finden) cytozonale Maschen. Ihr Lumen ist relativ weit und zeigt zahlreiche ringförmige Einschnürungen, sowie öfters beutelförmige Anhänge.

In den Lymphscheiden sind zahlreiche Ansammlungen einfacher Lymph-elemente und grosse Pigmentzellen zu constatiren, welche, inselweise angeordnet, stets in Beziehung zu den Gefässwänden stehen.

Ueber die physiologische Bedeutung der Lymph- und Pigmentzellen, die sich bei niederen Wirbelthieren ja im ganzen Intestinaltractus zu bestimmten Perioden in gewaltigen Massen finden, sind wir völlig im Unklaren. Sehr wahrscheinlich werden sie auch auf die Function der Leber, vielleicht auch auf die Verdauung einen Einfluss haben. Sicher ist aber die Anschauung, welche AYERS (1885) aussprach, dass die Leukocyten des Intestinaltractus der Dipnoer eine mechanische Verdauung (wohl so eine Art Phagocytose!) ausüben sollten, als unrichtig abzuweisen. Wenn er in seinen alten Spirituspräparaten keine wirklichen Verdauungsfermente chemisch nachweisen konnte, so beweist das noch lange nicht, dass auch *intra vitam* solche gefehlt haben, und mit dieser Voraussetzung müssen auch seine obigen Schlüsse von der mechanischen Verdauung durch die Lymphzellen fallen. Sie widersprechen so sehr all unseren Anschauungen von der Verdauung, welche ja selbst bei viel niedrigeren Thieren schon durch dieselben Fermente



wie bei den höchsten Säugethieren und dem Menschen vor sich geht, dass ich kaum auf die Thatsache, dass noch niemals die oft behauptete active Wirksamkeit der Leukocyten bei der Verdauung bewiesen wurde, wohl aber mannigfacher Gegenbeweis vorliegt, hinzuweisen brauche. So bleibt die Rolle, welche diese massenhaften Pigmentzellen und farblosen Wanderzellen im Intestinaltractus spielen, zunächst noch eine dunkle. Auch die Bedeutung der Leukocytendurchwanderung durch die Gallenwege der Sterletleber ist mir zur Zeit unerklärlich.

## B. Die intrahepatischen Gallenwege der Fische und Dipnoer.

Die Nomenklatur über die verschiedenen Theile des Röhrensystems, in welches die Galle secernirt und worin dieselbe weiter transportirt wird, ist bedauerlicherweise eine sehr wenig einheitliche und klare. Seit längerer Zeit sind mancherlei Anstrengungen gemacht worden, namentlich die vielgebrauchte Bezeichnung der „Gallencapillaren“ für die Kanälchen, in welche die Galle direct von den Wandzellen secernirt wird, zu eliminiren und durch einen besseren Ausdruck zu ersetzen. Viel Anklang haben diese Bestrebungen bisher nicht gefunden. Theilweise scheinen mir hieran auch die wenig glücklichen Vorschläge, wie „Bildungsgänge der Galle“ (HERING 1866) oder „Leberendgänge“ (OPPEL 1900) schuld zu sein. Wohl beachtenswerth scheint RAWITZ's (1894) Vorschlag, diese Kanälchen einfach als „Drüsenlumen“ zu benennen. — Eine fast grössere Unklarheit besteht aber über die nächstfolgenden Partien der Gallenwege, insbesondere die Uebergangskanäle. Einzig bei den Säugethieren, deren Leber allein einen echten lobulären Bau besitzt, passt für sie die vielgebrauchte Bezeichnung als „interlobuläre Gallengänge“ und ich halte es für direct unrichtig, diese Benennung auch auf die betreffenden Gallenwege niederer Wirbelthiere, deren Bau niemals ein lobulärer ist, zu übertragen. Um diesen Fehler zu vermeiden, hat offenbar RENAUT (1899) die erwähnten Partien „passages de HERING“ genannt und sie den „REMAK'schen Cylindern“ oder den Leberschläuchen einerseits, den Gallengängen andererseits gegenübergestellt.

Ich habe in vorliegender Studie überall eine neue Benennungsweise durchgeführt, welche ich in Anlehnung an die bezeichnendsten und dabei aber auch gangbaren Namen zusammenstellte. Ich bezeichne die Gesamtsumme aller Kanälchen in der Leber, die mit der Galle in irgend einer Beziehung stehen, als intrahepatische Gallenwege (kurz Gallenwege). Dieselben setzen sich aus verschiedenartigen Röhren und dementsprechend auch verschiedenartigen Zellschläuchen zusammen. Die grössten Kanäle dienen der Gallenabfuhr, sie besitzen cylindrische oder cubische Epithelzellenumkleidung und entsprechen den Ausführungsgängen anderer Drüsen. Demgemäss werden sie Ausführ- oder Gallengänge genannt, sowie ihr Hohlraum als Gallenganglumen bezeichnet. Die Uebergangskanäle, welche sowohl gegenüber den Gallengängen wie den Leberschläuchen sich absetzen, nenne ich überall dort, wo sie sich nicht speciell differenzirt und somit zu Schaltstücken geworden sind, intermediäre Gallengänge oder kurz Intermediärgänge, und schliesslich bezeichne ich die Bildungskanälchen der Galle, indem ich BRAUS' (1903) Vorschlag: „Secretkanälchen“, um Verwechslungen vorzubeugen, specieller fasse, als Gallenkanälchen.

Das System der Gallenwege hat, so sehr wie die secernirenden Leberzellen selbst, der Forschung allzeit interessante Probleme geboten, und jede neue Methode hat neue Erkenntnis gebracht. Entwicklungsgeschichtlich gehören Gallengänge und Drüsenschläuche zusammen und stellen nur verschiedene Differenzirungen ein und desselben Gewebes dar. Was HERING (1866) sagte: „Die Leberzellen sind sonach die

eigentlichen Epithelien der capillaren Gallenwege, und das Lumen dieser entspricht dem Lumen der grösseren Gänge“ ist heute fast allgemeine Ansicht, und die öfteren Versuche, diese Auffassung umzustossen, sind stets gescheitert, da auch nicht ein einziges Moment aufgeführt werden konnte, das histologisch oder entwicklungsgeschichtlich eine eigene Wand der Gallenkanälchen hätte einigermaassen wahrscheinlich machen können. Die „Wand“ ist vielmehr stets, auch bei jungen Thieren, ein einfaches Ausscheidungsproduct, mag man es nun als Cuticula oder anders bezeichnen. Als ein schwerwiegender Beweis für diese Ansicht müssen insbesondere ZIMMERMANN'S (1898) Befunde von Kittleisten in der Wand der Gallenkanälchen angesehen werden.

Neben diesen capillaren Gallenkanälchen und den sie umgebenden Leberzellschläuchen sind besonders die Ausführungsgänge vielfach untersucht und von den verschiedensten Wirbelthieren beschrieben worden. Ihr Bau ist überall derselbe. Ein hohes Cylinderepithel, das in der Jugend zuweilen, beim erwachsenen Thier nur selten Cilien trägt und manchmal durch Becherzellen unterbrochen ist, wird von einer Faserhaut von wechselnder Dicke umschlossen. Diese Bindegewebskapsel enthält stets elastische Elemente, und zwar oft in grossen Massen, während den Gallengängen, welche ausserhalb des Leberparenchyms frei verlaufen, noch eine mehr oder weniger entwickelte glatte Musculatur zukommt.

Bei den feineren Gallengängen ist das bindegewebige Stratum proprium der Faserhaut durch eine mehr oder weniger starke Basalmembran ersetzt. In der ganzen Wirbelthierreihe führen die Gallengänge vielfach zu Anastomosirungen und Netzbildungen, und zwar haben wir, wie schon HERING (1871) betonte: die Hauptverästelung, welche stets der Pfortader folgt und in der GLISSON'schen Kapsel liegt, wohl von den Nebenverzweigungen zu unterscheiden, die in der Fossa transversa beginnen, „wie sie schon E. H. WEBER vor Jahren entdeckte“ (OPPEL 1900).

Wie aber wird der Uebergang der Galle aus den Gallenkanälchen in die Ausführungsgänge bewerkstelligt? Dieser Aufgabe dienen besondere Kanäle, die Intermediärgänge.

Noch im Jahre 1854 musste KÖLLIKER den Zusammenhang der Gallengänge mit den Leberzellschläuchen als unklar bezeichnen, und erst HERING gelang es, diesen Zusammenhang 1866 zu entdecken. „Der Uebergang der Gallencapillaren in die Ausführungsgänge findet in der Art statt, dass an Stelle der grossen Leberzellen die kleinen Zellen des Pflasterepithels treten, bald mit, bald ohne deutliche Uebergangsstufen, während die Lichtung des Gallenweges sich dabei nur sehr wenig und allmählich erweitert.“ Aber die letzten Leberzellen vor diesem Uebergang sind (bei den Reptilien wenigstens) schon etwas verkleinert, so „ist man oft zweifelhaft, ob man auch die an der Uebergangsstelle gelegene Zelle noch als Leberzelle oder schon als Epithelzelle des abführenden Gallenweges bezeichnen soll“. Auch darauf hat HERING bereits in seiner ersten Publication über die Wirbelthierleber hingewiesen, dass die Intermediärgänge stets in der Begleitung der Pfortaderäste mit einander anastomosiren und so weitmaschige Netze in der Peripherie der Gefässcheiden bilden. EBERTH machte darauf aufmerksam, dass der Uebergang zwischen Leberzellschläuchen und Intermediärgängen bei den Amphibien und Reptilien besonders schön zu beobachten sei, weil hier nicht nur das grössere Kaliber der „interstitiellen Gänge“, sondern auch der kürzere Verlauf derselben und der raschere Uebergang in die Leberzellbalken bei der beträchtlichen Grösse der auskleidenden Epithelien die Untersuchung erleichtere. „Beim Frosch und dem Salamander bestehen die Uebergangsgefässe aus einer äusserst zarten, bindegewebigen Hülle, die kaum mehr als eine besondere Wandung wird aufgefasst werden können, und einer einfachen Schicht kleiner Plattenzellen, die meist rasch gegen das Parenchym sich vergrössern und in Leberzellen übergehen. Der helle, wenig körnige Inhalt dieser Epithelien kennzeichnet sie auf kleine Strecken leicht von den feinkörnigen Parenchymzellen, deren Kerne ebenso durch ihre mehr runde



Gestalt von der mehr ovalen der Gänge leicht zu unterscheiden sind.“ An den Interlobulärgängen der Säugethiere finden sich den reichen Anastomosenbildungen, welche wir ja an den Gallenkanälchen so häufig finden — worauf EBERTH besonders aufmerksam macht —, analoge zwischenzellige Spältchen ausgebildet. 1871 ergänzte HERING seine Beobachtungen durch weitere Mittheilungen. „Die kleinsten Gallengänge“ der Säugethiere „erkennt man nur noch an ihrem scheinbar frei ins lobuläre Bindegewebe eingelagerten Epithel, welches aus polyedrischen oft nach der Axe des Ganges etwas gestreckten Zellen besteht“. Die Kernform richtet sich nach der cubischen oder platten Gestalt der Zellen. ASP (1873) schildert die Zellform sogar als eine spindelige und beschreibt Intercellularbrücken zwischen den einzelnen Elementen. Die Angaben HERING's und EBERTH's sind heute allgemein anerkannt und haben in den verschiedenen Lehrbüchern der Histologie (KÖLLIKER, STÖHR, BÖHM und DAVIDOFF) Aufnahme gefunden. Von neueren Publicationen sind es nur noch wenige, welche neue Gesichtspunkte brachten. Unter ihnen sind zwei Gruppen zu unterscheiden, solche, welche sich auf die Gallenübergangskanäle der Fische, und solche, die sich auf die höherer Wirbelthiere beziehen.

Ueber die ersteren berichtet PILLIET (1889) der zwei Teleostier (*Syngnathus acus* und *Callionymus lyra*) untersuchte und folgende anschauliche Schilderung seiner Beobachtungen giebt: „Mais les veines portes, qui ne sont pas toutes accompagnées de canaux biliaires, ont une disposition qui frappe immédiatement l'œil.

Chacune paraît entourée de gros cordons cellulaires fortement colorés par tous les réactifs. Ces cordons engainent aussi, quand il se trouve à côté de la veine, le canal biliaire, reconnaissable à son épaisse paroi, à son épithélium composé de cellules prismatiques très hautes sur un seul rang. On les voit se continuer sur les plus grosses des branches afférentes des veines portes, puis cesser brusquement après un court trajet. Avec un fort grossissement on constate que ces cordons si fortement colorés sont en réalité des tubes, qui se montrent coupés sous toutes les incidences, en long, en travers, obliquement, autour d'une même veine porte remplie de sang. La paroi veineuse se trouve en général mince. Ces tubes sont tapissés par de petites cellules prismatiques serrées, à gros noyau basal, à cytoplasma clair, réservant une lumière au centre du canal.

Ces singulière productions ne sont pas canaux biliaires, puisqu'on retrouve ces derniers avec leurs caractères ordinaires dans un certain nombre d'espaces. Nous admettrions volontiers que ce sont des voies biliaires intermédiaires aux gros canaux et aux cordons cellulaires, et dispersés en réseau anastomosé en véritable rete mirabilis, autour des veines portes. Leur siège, leur épithélium, l'absence même de canaux biliaires dans un certain nombre d'espaces portes où l'on voit exister ces tubes nouveaux sont autant de raisons plaidant en faveur de cette hypothèse. Le fait serait d'ailleurs exceptionnel.“

Von den Publicationen, in welchen ich Angaben über die Intermediärgänge der Amphibien und höherer Vertebraten fand, möchte ich folgende hier erwähnen: TROUW (1893), dessen Arbeit mir nur durch OPPEL's Lehrbuch bekannt wurde und die ich leider nicht im Original zu Rathe ziehen konnte, giebt 2 Schemata, eines vom Frosch, das andere vom Kaninchen. Beim Frosch ist der Zusammenhang zwischen Drüenschläuchen und Ausführgängen „ein zur Seitenlinie gehöriger, nicht terminal, beim Kaninchen unterbrechen dagegen eine Anzahl Leberzellen an einer Seite des Ganges die Reihe der Gangepithelzellen“ (citirt nach OPPEL, p. 902). R. KRAUSE (1893) bildet sehr klare Bilder von der Amphibienleber ab und sagt: „An einigen Orten sieht man, dass an die Stelle der relativ niedrigen Gangzellen direct die sie an Umfang weit übertreffenden Leberzellen treten, mit ihrem charakteristischen weitmaschigen, dickfädigen Protoplasmanetz. An anderen Stellen ist der Uebergang ein mehr allmählicher. Das Protoplasma in der

dem Lumen des Ganges abgewandten Partie der Gangzellen lichtet sich mehr und mehr auf, die Zellen nehmen an Ausdehnung rasch zu, womit auch eine stärkere Entwicklung der weitmaschigen Zone Hand in Hand geht, bis wir die Zellen schliesslich als echte Leberzellen bezeichnen müssen. Die nun entstandene Gallencapillare zeigt in ihrer Weite ganz beträchtliche Schwankungen, oft ist ihr Durchmesser kaum kleiner, häufig sogar grösser als der des Gallenganges, aus dem sie hervorging.“ Sehr wenig einleuchtend erscheint mir GEBERG's (1893) Beschreibung des Uebergangsmodus bei der Katze durch nackte capillare Röhrchen ohne Epithelumkleidung. RENAUT (1899), der die Uebergangskanäle etwa wie R. KRAUSE beschreibt, giebt als Grund, warum es bei Amphibien und Reptilien so schwer ist, den Uebergang von Lebertubuli in Intermediärgänge zu sehen, den an, dass beinahe direct an dem Punkt, wo Tubulus und Intermediärgang in einander übergehen, der Drüsen Schlauch sich krümmt und in eine andere Schnittebene als der Intermediärgang gelangt.

Vergleiche ich nun diese Angaben der Literatur mit den Thatsachen, die ich durch meine eigenen Untersuchungen feststellen konnte, so muss ich mit PILLIET (1889) sagen, dass in der Leber der Fische, und (ich kann hinzufügen) auch der Dipnoer, zwischen die Leberendschläuche und die ausführenden Gallengänge ein Kanalsystem eingeschaltet ist, welches den spärlichen und kurzen Intermediärgängen der Amphibien und Amnioten homolog ist, jedoch nach zwei Richtungen eine besondere Differenzirung erfahren hat, indem 1) eine histologische Differenzirung in diesen Schläuchen gegenüber jenen Intermediärgängen statthatte, welche durch das Auftreten von Schaltstücken charakterisirt ist, und 2) es durch mehr oder weniger ausgebildete Verzweigungen und Netzbildungen, schliesslich zu ausgedehnten, besonders auffälligen Organpartien gekommen ist. Diese beiden charakteristischen Eigenthümlichkeiten in Kürze näher zu beleuchten, wird die Aufgabe der folgenden Zeilen sein.

1) Die Schaltstücke in vergleichend-histologischer Hinsicht. Unter einem Schaltstück verstehen wir, ganz allgemein gesprochen, einen schmalen, stets an die Endstücke anschliessenden Theil des Drüsenhalses, welcher mit bald platten, bald cubischen Zellen ausgekleidet ist und sich gegen die Secretröhren oder Ausführungsgänge absetzt (STÖHR 1903).

Diese Definition, der ich mich anschliesse, ist also eine rein morphologische. Demgemäss können Schaltstücke bei den verschiedensten Drüsen vorkommen und sind auch in der That bei physiologisch absolut ungleichartigen Drüsen beobachtet worden, welche jedoch, wie MAZIARSKI 1902 zeigte, alle dem alveolären Typus angehören<sup>1)</sup>. Ob diese Coincidenz zwischen Schaltstücken und alveolärem Typus wirklich allgemein aufrecht zu erhalten ist, dürfte nach dem Auffinden von Schaltstücken an der tubulösen Fisch- und Dipnoerleber mehr als zweifelhaft sein. Insbesondere (aber nicht ausschliesslich) sind es Drüsen des Intestinaltractus, bei welchen zwischen Alveolus und Ausführungsgang ein verengtes Schaltstück sich eingeschoben findet, und zwar ist dieser Bau nicht nur bei höheren Wirbelthieren, sondern bereits bei den Anamniern (z. B. Pankreas der Selachier, OPPEL 1900) zu constatiren. Die physiologische Bedeutung der Schaltstücke ist keineswegs klar. NUSSBAUM (1877) und RANVIER (1888) sahen in den Schaltstückepithelien Secretgranula, F. MERKEL (1883) spricht ihnen als besonders secretorische Function die Wasserabsonderung zu. Demgegenüber leugnet R. KRAUSE (1895) jedwelche secretorische Thätigkeit und hält die Schaltstücke für

1) Die sogenannten Schaltstücke der Niere lasse ich hier ganz ausser Betracht, sie sind ja den Schaltstücken anderer Drüsen absolut nicht gleich zu setzen und ihre Benennung als eine recht unglückliche zu bezeichnen.



indifferente Uebergangsepithelien. v. EBNER (1899) wiederum vertritt die gegentheilige Ansicht und bringt die Schaltstücke in Parallele zu den Secretröhren. Auch MAZIARSKI (1902) stellt sich auf diesen Standpunkt: „Einen gewissen Einfluss auf das Secret können auch die Schaltstücke ausüben. Es ist bekannt, dass der frische Pankreassaft, aus der Drüse direkt ausgepresst, kein Trypsin enthält, sondern selbstverständlich einen Körper, aus dem das Trypsin gebildet werden kann (Protrypsin HEIDENHAIN); dennoch wirkt er verdauend, wenn wir ihn direct aus dem WIRSUNG'schen Ausführungsgang bekommen. Lange und enge, die Drüse charakterisirende Schaltstücke, deren Wände eine grosse Oberfläche zeigen, erlauben anzunehmen, dass eben in Folge des längeren Verweilens des Secretes in diesen engen Gängen dasselbe gewissen Veränderungen unterliegt, welche zur Bildung seiner eigenthümlichen Eigenschaften führen“. Die Frage nach der physiologischen Bedeutung ist, wie aus den widersprechenden Berichten hervorgeht, also noch keineswegs genügend geklärt.

Was nun die Schaltstücke in der Leber von *Ceratodus*, *Acipenser*, *Anguilla* und *Barbus* betrifft, so liegen die Verhältnisse nicht überall genau gleich. Während in der *Ceratodus*-Leber die langen, dünnwandigen Schläuche mit ihren spindelförmigen Kernen, gerade wie es R. KRAUSE (1895) von den Schaltstücken der Igelleber sagt, „wie auf vielen Uebergangsepithelien“ die Zellgrenzen oft nur sehr schwer erkennen lassen, konnte ich doch andererseits wieder hier und da gelbliche Secretgranula in ihnen nachweisen, welche es verbieten, diese Zellschläuche als indifferente Uebergangsepithelien anzusehen. Bei den anderen Thieren konnte ich keine Wahrnehmungen ähnlicher Art machen. Immerhin halte ich es für wahrscheinlicher, dass wir es in den Schaltstücken mit besonderen Partien des Röhrensystemes zu thun haben, welche nicht ohne weiteres zu den indifferenten ausführenden Kanälen gezählt werden dürfen, sondern eine eigenartige Aufgabe zu erfüllen haben dürften. Das sehr enge Lumen dieser Gänge, welches den Verbindungskanal zwischen weiteren Partien der Gallenwege bildet, liess mir die Idee aufkommen, ob man nicht daran denken könnte, dass hier eine Eindickung des Secretes, ähnlich wie in den sogenannten Schaltstücken der Niere, erfolge. Es ist dies eine blosser Vermuthung, die rein theoretisch construirt ist, aber ich finde ohne diese Annahme eben keinen Grund, warum auf einmal ein so enges Kanalsystem in die weiteren Gallenwege eingeschaltet sein sollte, wenn nicht die dadurch bedingte Hemmung des Secretabflusses durch eine physiologisch bedeutsamere Function nöthig geworden wäre.

Die Schaltstücke der *Ceratodus*-Leber zeigen, wie wir gesehen haben, noch eine Besonderheit insofern, als sie sich nicht in allen Fällen continuirlich an die Leberendschläuche anlegen, vielmehr häufig in dieselben eingeschoben sind. Dadurch kommt es zum Auftreten von centrotubulären Zellen. Durch diese Befunde ist ein neuer Vergleichspunkt zwischen Leber und den übrigen Drüsen des Intestinaltractus, insbesondere dem Pankreas, festgestellt. LANGERHANS (1869) hat zuerst beim Kaninchenpankreas die centrotubulären Zellen gesehen und schon damals die späterhin oft bestrittene Ansicht ausgesprochen, dass es sich dabei wohl um Zellen des ausführenden Apparates handeln werde. Spätere Untersucher, die allmählich durch zahlreiche Beobachtungen die LANGERHANS'sche Ansicht von der Bedeutung dieser Zellen festigten, haben auf die allgemeine Verbreitung dieser Zellelemente im Pankreas der Vertebraten aufmerksam gemacht. Es kommt hinzu, dass die centrotubulären Zellen bei niedrigeren Thieren und Embryonen zahlreicher sind (PISCHINGER 1895) und anfangs aus polygonalen Elementen, ähnlich denen, welche die äussere Zelllage (des in frühen Stadien zweischichtigen Epithels der Pankreasschläuche) bilden, bestehen, sich dann im Sinne der Axe des Schlauches verlängern, spindelförmig werden und sich zu centrotubulären Zellen umwandeln (LAGUERRE 1893). In der älteren Literatur finden sich mehrfache Angaben von centroacinären Zellen in den Mundspeicheldrüsen, welche von neueren Autoren nicht mehr gesehen wurden. „Es handelt

sich also in jenen vereinzelt Angaben offenbar um ins Drüsenlumen einbezogene Schaltstückzellen“ (OPPEL 1900).

Das Auffinden von Schaltstücken in der Fisch- und Dipnoerleber und von centrotubulären Zellen in der Leber von *Ceratodus forsteri* ist eine Beobachtung, welche, wenn sie auch vorerst nur ein vereinzelt und nicht ein allgemeines Vorkommen dieser Bildungen beweist, die Kenntniss von den Verwandtschaftsbeziehungen der beiden grossen Mitteldarmdrüsen zu bereichern im Stande sein dürfte. Es ist bisher stets auf die ausserordentlich nahen morphologischen Beziehungen zwischen den Speicheldrüsen der Mundhöhle und dem Pankreas hingewiesen worden, und doch ist diese Aehnlichkeit wohl nur secundär erworben. Stehen doch Pankreas und Leber in phylogenetischer Beziehung als altererbte Organe den verhältnismässig jungen Mundspeicheldrüsen gegenüber. Nicht unerwähnt darf hier auch die ausserordentlich innige genetische Beziehung beider Organe bleiben, welche sich, ausser bei Cyclostomen und Selachiern, bei allen Wirbelthieren in der ventralen Pankreasanlage findet. Diese entsteht ja, wie bekannt, als paarige Divertikelbildung von dem bereits stark verdünnten Ductus choledochus aus. Leber und Pankreas, ursprünglich demselben Theil des Rumpfdarmes entstammend, haben sich mit der verschiedenartigen Function ausserordentlich verschieden differenziert, dabei aber nicht alle Documente einer gemeinsamen Genese verloren. Als ein solches Moment, das auf den Zusammenhang ein geringes Licht zu werfen im Stande ist, möchte ich das Auftreten von Schaltstücken und centrotubulären Zellen in der *Ceratodus*-Leber auffassen. Ob nicht insbesondere eingehende, vergleichende Studien der Histiogenese von Leber und Pankreas, wie zur Zeit erst wenige (z. B. LAGUESSE 1893 über die Histiogenese des Selachierpankreas) in der Literatur vorliegen, mehr Licht auf diese Relationen zu werfen vermöchten? Mir scheint hier der Erforschung noch ein lohnendes und interessantes Problem zu harren.

2) Die Netzbildungen der Schaltstücke. Wie ich, besonders an meinen *Ceratodus*-Präparaten, zeigte, liegen zwischen Bindegewebskapsel und Lymphoidorganen der *Formatio biliaris* einerseits und dem Parenchym der secretorischen Leberendschläuche andererseits grössere Organpartien, denen ähnlich, die PILLIET (1889) bei Knochenfischen gesehen und beschrieben hat und welche dieser als Netzwerke intermediärer Gallengänge auffasste. Ich habe dieser Ansicht schon an anderer Stelle beigepflichtet. Bisher sind diese eigenartigen Organpartien nur bei Fischen und Dipnoern festgestellt, während bei der Amphibienleber, wo man a priori dieselben Bildungen am ehesten erwarten könnte, Schaltstückpartien bisher nicht gesehen wurden. Ich möchte jedoch nicht unterlassen, auf R. KRAUSE's (1893) Angaben, die ich bereits ausführlich citirte, nochmals aufmerksam zu machen, sie scheinen mir in mancher Beziehung meinen Angaben von Schaltstücken bei Fischen und Dipnoern zu entsprechen. Eine sichere Entscheidung ist vorerst nicht möglich. Ich beabsichtige denn auch, in nächster Zeit diese Frage an ausgedehnten Serienschnitten zu prüfen, und möchte daher vorerst die Frage offen lassen, ob in Bezug auf das Röhrensystem, wie es vorerst den Anschein macht, wirklich tiefgreifende Unterschiede zwischen den Fischen und Dipnoern einerseits und den Amphibien andererseits bestehen.

So ganz auffallend, wie diese Netzbildungen auf den ersten Blick erscheinen mögen, sind dieselben jedoch nicht mehr, wenn man eine mehr vergleichende Betrachtungsweise anstellt. Die Röhrensysteme der Leber, sowohl die Gallengänge als auch die Gallenkanälchen zeigen ja ganz constant eine hohe Tendenz zu Anastomosen- und Netzbildungen. So ist es gar nichts Ausserordentliches, dass diese Tendenz auch den Uebergangskanälen, den ausführlich beschriebenen Schaltstücken zukommt. Auch bei den Intermediärgängen höherer Wirbeltiere sind ja Anastomosen mehrfach beschrieben worden (z. B. HERING 1866). Dass es aber zu so ausgedehnten und umfangreichen Organpartien gekommen ist, das ist, meines Erachtens,



dann am ehesten erklärlich, wenn man bedenkt, dass die schmalen, langgedehnten Schläuche, als welche sich die Schaltstücke repräsentiren, selber keine grosse Festigkeit besitzen werden, sich also leicht an andere Nachbarschläuche anlegen können und dann auch mit ihren Lumina unschwer zu communiciren vermögen. Das reichliche Bindegewebe aber, welches ja bei *Ceratodus*, wie bei *Acipenser* diese Partien umgab, verleiht ihnen, nachdem es wahrscheinlich erst in ontogentisch späteren Perioden sich so stark entwickelt, die nöthige Stütze. Das Verhalten der einzelnen Theile zu einander variirt im Uebrigen auch bei Fischen und Dipnoern. Beim Sterlet bilden die Schaltstücke breitere Schläuche und grössere Maschen und sind von weniger Bindegewebe umschlungen als beim *Ceratodus*, wo die Epithelschläuche sehr dünn sind und kleinere Netze darstellen. Demgemäss ist im letzteren Fall das Bindegewebe in reicheren Massen nöthig. Ebenso wechselt auch der Modus der Verbindung mit den Leberendschläuchen, welche bei *Ceratodus* eine so eigenartige Ausbildung erlangt hat. Eines aber ist stets constant: die topographische Lage dieser intermediären Kanäle und Kanalgeflechte an der Grenze von GLISSON'Scher Kapsel und eigentlichem Leberparenchym. Dadurch charakterisiren sich die verschiedenen Bilder alle doch nur als Modificationen einer und derselben Einrichtung, die uns in morphologischer als auch vor allem physiologischer Hinsicht noch viel Räthselhaftes zeigt.

## Verzeichniss der im Text erwähnten Werke der Literatur.

- 1) ASP, Zur Anatomie und Physiologie der Leber. Verh. d. Kgl. sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Kl., Bd. XXV, p. 470—504, 1 Taf., 1873.
- 2) AYERS, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoer. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XVIII, p. 479—527, 3 Taf., 1885.
- 3) BÖHM u. DAVIDOFF, Lehrbuch der Histologie des Menschen, 2. Aufl., 1898.
- 4) BRAUS, H., Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Leber der Wirbelthiere. Habilitationsschr. med. Fac. Jena. SEMON, Zool. Forschungsreisen in Australien u. d. Malay. Archipel, Bd. II, Lief. 4, 68 pp. 6 Taf.; Jenaische Denkschr., Bd. V, 1896.
- 5) —, Secretkanälchen und Deckkleisten. Anat. Anz., Bd. XXII, p. 368—373, 1903.
- 6) BROWICZ, Meine Ansichten über den Bau der Leberzelle. Virch. Arch., Bd. CLXVIII, p. 1—22, 1902.
- 7) EBERTH, C. J., Ueber den feineren Bau der Leber. Centralbl. f. d. med. Wiss., Dec. 1866, No. 57, p. 897—899.
- 8) —, Untersuchungen über die normale und pathologische Leber. Arch. f. path. Anat. u. Phys., Bd. XXXIX, p. 70—89, Taf. I, 1867.
- 9) —, Untersuchungen über die Leber der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. III, p. 423—440, Taf. XXII, 1867.
- 10) EBNER, v., KÖLLIKER'S Handbuch der Gewebelehre des Menschen, Bd. III, 1. Hälfte, 1899.
- 11) GAULE, ALICE, Die geschlechtlichen Unterschiede in der Leber der Frösche. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. LXXXIV, p. 1—5, 1 Taf., 1901.
- 12) GAUPP, ERNST, ECKER'S und A. WIEDERSHEIM'S Anatomie des Frosches. Auf Grund eigener Untersuchungen durchaus neu bearbeitet, 3. Abth., 1. Hälfte, 1901.
- 13) GEBERG, A., Ueber die Gallengänge der Säugethierleber. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. X, p. 85—92, 1 Taf., 1893.
- 14) GÜNTHER, A., *Ceratodus*. Phil. Transact. Roy Soc. London, Vol. CLXI, p. 511—571, 1872.

- 15) HERING, E., Ueber den Bau der Wirbelthierleber. Wien. Sitzungsber., Bd. LIV, 1. Abth., 2 Taf., 1866.
- 16) —, Ueber den Bau der Wirbelthierleber. Arch. f. mikr. Anat., Bd. III, p. 88—114, 1867.
- 17) —, Von der Leber. STRICKER'S Handbuch der Lehre von den Geweben, p. 429—452, 1871.
- 18) HOLM, J. F., Ueber den feineren Bau der Leber bei den niederen Wirbelthieren. Zool. Jahrb., Abth. Anat., Bd. X, p. 277—286, 1897.
- 19) HYRTL, J., *Lepidosiren paradoxa*. Abhdlg. d. böhm. Ges. d. Wiss., 1845.
- 20) KÖLLIKER, A., Mikroskopische Anatomie. 1854.
- 21) KRAUSE, R., Beiträge zur Histologie der Wirbelthierleber. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLII, p. 553—582. 2 Taf. 1893.
- 22) —, Zur Histologie der Speicheldrüsen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLV, p. 93—133. 2 Taf. 1895.
- 23) KULJABKO, AL., Einige Beobachtungen über die Leber des Flussneunauges. Centrabl. f. Physiol., Bd. XII, p. 380—381, 1898.
- 24) KUPFFER, C. v., Ueber Sternzellen in der Leber. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XII, p. 352—358, 1876.
- 25) —, Ueber die sogenannten Sternzellen der Säugethierleber. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIV, p. 254—288, 1899.
- 26) LAGUESSE, E., Note sur l'histogénie du pancréas: La cellule centroacineuse. Compt. rend. de la Soc. biol., Année XLV, p. 622—624, 1893.
- 27) LANGERHANS, P., Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Bauchspeicheldrüse. Inaug.-Diss., Berlin 1869.
- 28) LEONARD, A., Der Einfluss der Jahreszeit auf die Leberzelle von *Rana temporaria*. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abth., Suppl. 1887, p. 28—48, 1 Taf.
- 29) LEYDIG, FR., Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien, Berlin 1853.
- 30) —, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere, Frankfurt 1857.
- 31) LÖWIT, M., Beiträge zur Lehre vom Icterus. 1. Mittheilung. Ueber die Bildung des Gallenfarbstoffes in der Froschleber. Beitr. z. path. Anat. u. z. allg. Path., Bd. IV, p. 223—264, 1899.
- 32) MACALLUM, A. B., Alimentary canal, liver, pancreas and air-bladder of *Amiurus catus*. Proceed. of the Canadian Institute Toronto, New Ser. Vol. II, p. 387—417, 1884. (Nach OPPEL'S Lehrbuch citirt, da Original nicht zugänglich.)
- 33) MARQUIS, C., Das Knochenmark der Amphibien in den verschiedenen Jahreszeiten. Inaug.-Diss., Dorpat 1892.
- 34) MAZIARSKI, ST., Ueber den Bau und die Eintheilung der Drüsen. Anat. Hefte, Abth. 1, Heft 18, p. 171—273; 4 Taf., 1901.
- 35) MERKEL, F., Die Speicheldrüsen. Rectoratsprogramm, Leipzig 1883.
- 36) MÜLLER, JOH., Ueber den Bau der Leber. Arch. f. mikr. Anat. u. Phys., p. 338—344, 1 Taf., 1843.
- 37) NUSSBAUM, M., Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen, 1. Mittheilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XIII, p. 721—755, 1877.
- 38) OPPEL, A., Beiträge zur Anatomie des *Proteus anguineus*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIV, p. 511—522, 3 Taf. 1889.
- 39) —, Ueber Pigmentzellen des Wirbelthierdarmes. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. in München. Sitzung vom 17. Dec. 1889, 16 pp. (1890 erschienen).
- 40) —, Eine Methode zur Darstellung feinerer Structurverhältnisse der Leber. Anat. Anz., Jahrg. V, p. 143—145, 1890.
- 41) —, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbelthiere, Bd. III, 1900.
- 42) PILLIET, A. H., Contributions à l'étude des espaces portes du foie chez quelques Vertébrés. Journ. de l'Anat. et Phys., Année XXV, p. 264—276, 1889.
- 43) —, Recherches sur la structure du foie des Sélaciens. Compt. rend. d. Soc. de biol., Année XLII, p. 690—694, 1890.
- 44) PISCHINGER, O., Beiträge zur Kenntniss des Pankreas. Inaug.-Diss., München 1895.
- 45) RAWITZ, B., Grundriss der Histologie, Berlin 1894.
- 46) RAWITZ, R., Ueber die Blutkörperchen einiger Fische. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LVI, p. 149—168, 1 Taf., 1900.
- 47) RANVIER, K., Le mécanisme de la sécrétion. Journ. de Microgr., 1888. (Citirt nach OPPEL'S Lehrb. d. mikr. Anat., 1900.)
- 48) REMAK, R., Ueber runde Blutgerinnsel und über pigmenthaltige Zellen. Arch. f. Anat. u. Physiol. u. wiss. Med., p. 115—163, 1 Taf., 1852.
- 49) RENAUT, J., Traité d'histologie pratique, Paris 1899.
- 50) RETZIUS, G., Ueber die Gallencapillaren und den Drüsenbau der Leber. Biol. Unters., N. F. Bd. III, p. 65—68 1 Taf., 1892.
- 51) —, Weiteres über die Gallencapillaren und den Drüsenbau der Leber. Biol. Unters., N. F. Bd. IV, p. 67—70, 3 Taf., 1892.
- 52) —, Ueber die Gallencapillaren. Biol. Unters., N. F. Bd. VIII, p. 98—101, 1898.



- 53) RÜDINGER, Ueber Leukocytowanderungen in den Schleimhäuten des Darmkanales. Sitzungsber. d. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss., München, math.-phys. Kl., p. 125—154, 1895.
- 54) SCHNEIDER, GUIDO, Einiges über Resorption und Excretion bei *Amphioxus tanceolatus* YARELI. Anat. Anz., Bd. XVI, p. 601—605, 1899.
- 55) SEMON, RICHARD, Verbreitung, Lebensverhältnisse und Fortpflanzung des *Ceratodus forsteri*. SEMON, Zool. Forschungsreisen in Austral. u. d. Malay. Archipel, Bd. I, Lief. 1, p. 11—28, 1893; Jenaische Denkschr., Bd. V.
- 56) —, Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des *Ceratodus forsteri*, Jena 1901.
- 57) —, Ueber das Verwandtschaftsverhältniss der Dipnoer und Amphibien. Zool. Anz., Bd. XXIV, 1901.
- 58) SHORE, TH., and JONES, H. L., On the structure of the Vertebrate liver. Journ. of Physiol., Vol. X, p. 408—428, 3 Taf., 1889.
- 59) SPENCER, B., Der Bau der Lungen von *Ceratodus* und *Protopterus*. SEMON, Zool. Forschungsreisen in Austral. u. d. Malay. Archipel, Bd. I, Lief. 2, p. 51—58, 2 Taf., 1898; Jen. Denkschr., Bd. V.
- 60) STÖHR, PH., Lehrbuch der Histologie und mikroskopischen Technik, 10. Aufl., 1903.
- 61) VOGT, C., u. YUNG, E., Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie, 2 Bde., Braunschweig 1894.
- 62) WEBER, E. H., Ueber die periodische Farbenveränderung, welche die Leber der Hühner und der Frösche erleidet. Bericht üb. d. Verh. d. Kgl. sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig, math.-phys. Kl., p. 15—29, 1850.
- 63) WIEDERSHEIM, R., Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, 3. Aufl., Jena 1893.
- 64) ZIMMERMANN, K. W., Beiträge zur Kenntniss einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LII, p. 552—706, 3 Taf., 1898.

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
<b>I. Einleitende Bemerkungen</b> . . . . .	335—341
Vorbemerkung betreffend die Technik der Untersuchung . . . . .	341—342
<b>II. Beschreibender Theil</b> . . . . .	342—365
A. Die Leber von <i>Ceratodus forsteri</i> . . . . .	342—357
a) Die makroskopischen Verhältnisse . . . . .	342—344
b) Der mikroskopische Bau . . . . .	344—357
1. Der structurelle Aufbau und die lymphoiden Elemente . . . . .	344—346
2. Allgemeineres vom Leberparenchym . . . . .	346—347
3. Die Gallengänge . . . . .	347
4. Die Schaltstücke . . . . .	347—353
5. Die Endstücke (Leberzellbalken) . . . . .	353—355
6. Feinere histologische Einzelheiten . . . . .	355—357
B. Beitrag zur Kenntniss der Fischleber . . . . .	357—364
a) Die Leber von <i>Acipenser ruthenus</i> . . . . .	357—362
b) Die Leber von <i>Anguilla vulgaris</i> und <i>Barbus vulgaris</i> . . . . .	362—364
<b>III. Vergleichender und zusammenfassender Theil</b> . . . . .	365—373
A. Zur vergleichenden Histologie der Fisch- und Dipnoerleber . . . . .	365—367
B. Die intrahepatischen Gallenwege der Fische und Dipnoer . . . . .	367—373
1. Die Schaltstücke in vergleichend-histologischer Hinsicht . . . . .	370—371
2. Die Netzbildungen der Schaltstücke . . . . .	372—373
Verzeichniss der im Text erwähnten Literatur . . . . .	373—375



Tafel XXXV.

## Tafel XXXV.

Alle Figuren sind, ebenso wie die Textillustrationen möglichst naturgetreu (die Textillustrationen sind meist etwas schematisch dargestellt, alle Umriss- aber alle absolut naturgetreu) mit dem ABBE-ZEISS'schen Zeichenapparat gezeichnet.

- Fig. 1. Leber von *Ceratodus forsteri*. Uebersicht über eine Partie des Leberparenchyms. Die vielgewundenen Leberzellschläuche zeigen centrotubuläre Zellen im Quer- und Längsschnitt an verschiedenen Stellen (*C.A.*). Zwischen Leberschläuchen und Gefässendothel (*E*) verlaufen an einzelnen Stellen die geschweiften, fuchsinrothen Radiärfasern (*rf*). Bei *rf*<sup>1</sup> eine Radiärfaser im Querschnitt. Man beachte, wie, namentlich im Centrum des Bildes, einzelne Radiärfasern zwischen die Leberzellen eingedrungen sind. *rk* rothe Blutkörperchen, *L* Leukocyten. Fixation: Sublimat-Pikrin-Essigsäure. Färbung nach BIONDI. ZEISS, hom. Imm. 2,0, Comp.-Oc. 2. Vergr. 435-fach.
- Fig. 2. Leber von *Ceratodus forsteri*. Die Umgebung zweier Blutgefässe (*vp*). Die Wandung der Blutgefässe enthält zahlreiche dunkelblau gefärbte elastische Fasern, nach aussen von dieser Kapsel liegen Lymphzellenansammlungen (*Ly*) und Pigmentzellen (*P*), sowie jene Partien, welche den Netzen der Schaltstücke (*S*) entsprechen. Zwischen den Schaltstücken verlaufen hellblau gefärbte elastoiden Fasern. Bei *Gg* ein kleiner Gallengang im Querschnitt. *A.S.* ein an seinen Kernen kenntliches, ins Parenchym ausstrahlendes Schaltstück. *L* Leberzellkerne, zwischen denen bei *x* hellblau gefärbte Radiärfasern verlaufen. *Bk.* Blutkörperchen, *E* Endothelkerne. Fixation: Sublimat-Pikrin-Essigsäure. Färbung: Karmin-Fuchsin-Resorcin (nach WEIGERT) ZEISS, Apochr.-Obj. 16,0, Comp.-Oc. 8. Vergr. 215-fach.
- Fig. 2a. Partie aus demselben Präparat, dem Fig. 1 entstammt. 2 Leberzellen mit flächenständigem Seiten-Gallenkanälchen (*gk*) und umspinnen von hellblau gefärbten, elastoiden Radiärfasern. Bei *Q* das Querschnittsbild einer solchen. Fixation und Färbung wie vorige Figur. ZEISS, hom. Imm. 2,0, Comp.-Oc. 4. Vergr. 850-fach.
- Fig. 3. Leber von *Ceratodus forsteri*. 3 Leberzellen mit ihrem Gallenkanälchen. An den Zellen sind gegen das Gallenkanälchen hin die dunklen Secretgranula, im übrigen Zelleib, namentlich an der Zellbasis, die fuchsinophilen Zellgranula zu sehen. Fixation: Sublimat-Pikrin-Essigsäure. Färbung: Eisenhämatoxylin-S-Fuchsin. ZEISS, hom. Imm. 2,0, Comp.-Oc. 4. Vergr. 850-fach.
- Fig. 4—8. Leber von *Acipenser ruthenus*. Verschiedene Partien des Röhrensystems. Fixation: Sublimat-Pikrinsäure. Färbung: Eisenhämatoxylin-S-Fuchsin. ZEISS, hom. Imm. 2,0, Comp.-Oc. 4,0. Vergr. 850-fach.
- Fig. 4. Lebertubulus im Längsschnitt. Man beachte den winklig geknickten Verlauf des Gallenkanälchens und seine Seitenäste. Die Kittleisten sind deutlich gefärbt und von der Fläche als schwarze Linien zu sehen. Bei *c* ein corpusculäres Element unbekannter Bedeutung. Die Leberzellen, mit theils einem, theils 2 Kernen, zeigen gegen das Gallenkanälchen hin eine verdichtete Innenzone. *rf* Radiärfaser.
- Fig. 4a und 4b. Lebertubuli im Querschnitt.
- Fig. 5. Schaltstück im Längsschnitt. Das Plasma der langgestreckten Pflasterzellen ist eigenthümlich homogen, das Lumen im Allgemeinen sehr eng und nur an Stellen, wo 2 Zellen aneinander grenzen, zipflig ausgezogen, sowie an der Verästelungsstelle erweitert. *c* corpusculäres Element. Die Kittleisten haben sich hier roth gefärbt, sind aber überall deutlich zu erkennen. *mp* Membrana propria.
- Fig. 5a und 5b. Schaltstücke im Querschnitt.
- Fig. 6. Kleiner Gallengang mit Pflasterepithel im Längsschnitt, aussen umgeben von einer Lymphzellenansammlung. Die Kittleisten als scharfe schwarze Linien zu sehen. Im ziemlich weiten Lumen finden sich zahlreiche ganz kleine Leukocyten. *E* Endothelkern, *mp* Membrana propria.
- Fig. 6a. Kleiner Gallengang im Querschnitt.
- Fig. 7. Kleiner Gallengang im Längsschnitt. Das Kittleistennetz und die Mikrocentren der Gallengangzellen sind von der Fläche sehr schön zu sehen.
- Fig. 8. Grösserer Gallengang mit cubischem Epithel im Querschnitt. Auch hier im Lumen einzelne Leukocyten. *K* die Bindegewebskapsel des Ganges.





# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denkschriften der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena](#)

Jahr/Year: 1893-1913

Band/Volume: [4\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Bluntschli Hans

Artikel/Article: [Der feinere Bau der Leber von Ceratodus forsteri 333-375](#)