

Die Entwicklung des Darmkanales,  
von Lunge, Leber, Milz und Pankreas  
bei *Ceratodus Forsteri*.

Von

L. Neumayer,  
München.

---

Mit Tafel XXXVI und 34 Figuren im Text.

---



Zu vorliegender Untersuchung stand mir das von Professor Dr. R. SEMON in den Jahren 1891 und 1892 in Australien gesammelte Material von *Ceratodus Forsteri* zur Verfügung. Der grösste Theil der mir in liberalster Weise überlassenen Embryonen war bereits in Serien zerlegt; zur Ergänzung einiger Lücken, namentlich aber für Reconstructionszwecke, wurden noch mehrere Embryonen geschnitten und speciell für letzteren Zweck mit Orientirungsebenen unter Anwendung von Lampenschwarz und Zaponlack versehen.

Ueber die hier behandelten Entwicklungsvorgänge hat R. SEMON (1) bereits in Kürze in den „Normen- tafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere“, Heft 3 berichtet. Einige unwesentliche Ab- weichungen in den Ergebnissen mögen ihre Erklärung zum Theil in individuellen Variationen der Embryonen, zum Theil in der intensiveren Durcharbeitung finden, welche dem hochinteressanten Material selbstver- ständlich in einer Specialabhandlung zu Theil werden konnte.

Die Ausarbeitung des Stoffes erfolgte der Uebersichtlichkeit halber in getrennten Capiteln. So be- handelt das erste Capitel speciell die Entwicklung des Darmkanales; der zweite Abschnitt enthält Beobach- tungen über die Entwicklung der Lunge, der dritte über die Entwicklung von Leber, Pankreas und Milz.

## I. Die Entwicklung des Darmkanales.

Die Untersuchungen SEMON's (2) über die Furchung und Entwicklung der Keimblätter bei *Ceratodus Forsteri* haben ergeben, dass sich aus der Urdarmhöhle das Lumen des definitiven Darmes bildet. Die Entodermzellen der Basis der Urdarmhöhle wachsen dorsalwärts einander entgegen, indem sie an der Unterseite der dorsalen Urdarmwand — dorsalen Platte — sich gegen die Medianebene hin vorschieben und so nach Verschmelzung in der Mittellinie die Epitheldecke des definitiven Darmes bilden. Es ist das ein Vorgang, wie er z. B. von GOETTE (3) in ähnlicher Weise für das Flussneunauge beschrieben wurde.

Bei Embryonen mit 5—6 Urwirbeln ist bei *Ceratodus* die Unterwachsung der dorsalen Urdarmwand durch das Entoderm erfolgt und damit ein geschlossenes Entodermrohr aufgetreten (SEMON). Dasselbe dehnt sich zu dieser Zeit in einem Bogen von etwa 180° vom Blastoporus resp. Anus über der noch mächtigen Dottermasse aus, — vide Textfigur F in SEMON's Normen- tafeln p. 8 — und bildet eine Röhre, deren Lichtung in dorsoventraler Richtung comprimirt erscheint. Die das Darmlumen umrahmenden Zellen weisen zwei wohl unterscheidbare Charaktere auf und können ihrer Lage nach in Dach- und Bodenzellen ge- trennt werden.

Jenes sind schmale, annähernd cylindrische Zellen, deren Kerne zumeist alternirend in verschiedenen Höhen liegen: das Epithel des Darmes ist hier mehrzeilig. Die Bodenzellen des Darmes hingegen sind grosse, polygonale Elemente, die im Vergleich zu jenen des Daches reicher an Dotterelementen sind. Aus diesen Verhältnissen erklärt sich einerseits die relativ geringe Anzahl der Kerne, die sich in dieser Darmzone vorfindet, andererseits die wenig präcise Abgrenzung der Bodenzellen von einander. Doch besteht keine scharfe Sonderung zwischen Dach- und Bodenzellen; seitlich gehen beide Formen allmählich in einander über.

So präsentirt sich der Darm noch in einem Stadium, das SEMON (1) in Textfigur F, p. 8 der Normen- tafeln von einem Embryo von 5—6 Urwirbeln und noch offener Medullarrinne abbildet und die Scheidung des Darmes in Dach- und Bodenplatte findet sich auch noch gewahrt, wenn der Dotter bereits zum grössten

Theil resorbiert ist. Erst von diesem Zeitpunkt ab beginnen die Zellen der Darmwand ein mehr einheitliches histologisches Gepräge zu tragen.

Aber schon in dem oben erwähnten Stadium haben sich Umbildungen am Darmrohre eingeleitet, die in der Folgezeit zu einer eigenartigen Bildung, zu einem sog. „ventralen Darmlumen“ führen.

Von dem cranialen Ende des Darmrohres erstreckt sich nämlich bereits zu dieser Zeit „eine spornartige Verlängerung“ (SEMON [1]) des Darmlumens ventralwärts in den gefurchten Dotter hinein, und diese ventrale Ausbuchtung ist es, die im Verlaufe der weiteren Entwicklung den Dotter in seiner ventralen Peripherie durchsetzt. Dadurch kommt es zur Bildung eines Dotterkanales, der hinter der Kiemenregion, im Bereiche des Magenabschnittes beginnt und sich weit zurück bis an die hintere Dottergrenze erstreckt.

Die das ventrale Darmlumen umschliessenden Zellen zeigen ein ähnliches Verhalten wie jene des dorsalen Darmes. Die gegen die Oberfläche des Dotters gerichteten Dachzellen des ventralen Darmes treten zuerst als kurze, cylindrische, aber auffallend dotterreiche Formen auf, deren Kerne in 1—2 Lagen über einander stehen. In späteren Stadien nehmen diese Zellen typische Cylinderform an und bilden ein mehrzeitiges Epithel. Die Bodenzellen sind polygonal mit grossem, dotterreichem Zellkörper; auch hier gehen beide Zellformen seitlich ohne scharfe Grenze in einander über.

Das dorsale Darmlumen erscheint immer als ein einfacher, einheitlicher Kanal, welcher, im grössten Theil seines Verlaufes in dorsoventraler Richtung abgeflacht, sich bis an den caudalen Pol des Dotters erstreckt. Anders verhält sich der ventrale Darm. Schon bei seinem ersten Auftreten wächst derselbe nicht als ein einfacher Kanal nach rückwärts und unten in den Dotter hinein, sondern er sendet nach den Seiten zunächst kurze, blind endigende Gänge, die vielfach im Verlaufe der Entwicklung unter einander in Verbindung treten oder zum Theil parallel neben einander hinziehen. So kommt es, dass in vielen jungen Embryonalstadien (Stadium 36—45) der ventrale Darm auf Querschnitten anstatt eines einzigen 2—5 spaltförmige oder rundliche neben einander gelegene Lumina aufweist (vergl. SEMON [1] Normentafeln p. 9). Aber niemals erreichen dieselben, seien sie nun in der Einzahl oder Mehrzahl vorhanden, das caudale Ende des Dotters. Das ist also charakteristisch für den dorsalen Darmabschnitt, dass er nie frei an der Oberfläche des Dotters ausmündet und nie eine Vereinigung des ventralen Darmes mit dem dorsalen in der Gegend des Afters zu beobachten ist.

Um die Beziehungen des ventralen Darmes und das Verhalten beider zum hinteren Abschnitt des Kiemendarmes klarzulegen, war es von Bedeutung, ein entsprechendes Stadium vergrössert im Modelle nachzubilden. Fig. 1, Taf. XXXVI, giebt ein derartig reconstruirtes Stadium (Stadium 40 nach Normentafel) von der Seite und etwas von unten gesehen wieder.

In der Abbildung ist die ovoid geformte Dottermasse wiedergegeben und von derselben umschlossen die Darmanlage, die, um die Abbildung zu vereinfachen, in Form solider Stränge gezeichnet, oben und unten annähernd parallel der Dottergrenze hinzieht. Links gehen dorsaler (*ddl*) und ventraler (*vdl*) Darm in einen gemeinschaftlichen Gang über, der schliesslich ausserhalb des Dotters den Kiemendarm (*kd*) bildet, an dem 2 bis 3 entodermale Kiementaschen bereits zur Entwicklung gekommen sind. Unmittelbar hinter diesen verjüngt sich das Darmrohr im Bereiche des künftigen Oesophagus immer mehr und wird zu einem dünnen, fast runden Gang, dessen Lumen von hohen, cylindrischen und dotterreichen Zellen gebildet wird. Nach kurzem Verlaufe senkt sich dieser Kanal (in der Abbildung ein solider Strang) in die auf dem Querschnitt fast kreisrunde Dottermasse ein und theilt sich kurz nach seinem Eintritt in den Dotter in zwei über einander, und zwar dorsal und ventral gelegene Gänge: in den dorsalen (*ddl*) und ventralen (*vdl*) Darm.

Als directe Fortsetzung des Oesophagus und der davon noch nicht differenzirten Magenanlage ist der dorsale Darm zu betrachten. Derselbe zieht in leicht dorsal convexem Bogen zum oberen und hinteren

Abschnitt des Dotters. Während seines ganzen Verlaufes ist das Lumen dieses Darmabschnittes ungetheilt und bis zum Bereich des letzten Viertels seiner Länge in dorsoventraler Richtung comprimirt. Im letzten Viertel des Darmkanales beginnt er jedoch die Horizontalebene zu verlassen, und die spaltförmige Lichtung stellt sich unter allmählicher Drehung zunächst schief von links unten nach rechts oben ein. Das kann unschwer aus der Modellfigur 1 der Taf. XXXVI ersehen werden, und die Stellung des Darmes zur Horizontalen ist aus beistehender Textfigur 1 ersichtlich, die einer in der Fig. 1, Taf. XXXVI, mit *a* bezeichneten Querschnittsebene entnommen ist. In dieser Ebene findet sich nur ein einziges Darmlumen, das dorsale (*ddl*), und zwar in Form einer eiförmigen, schief von links unten nach rechts oben gerichteten Höhle.

Fig. 1.

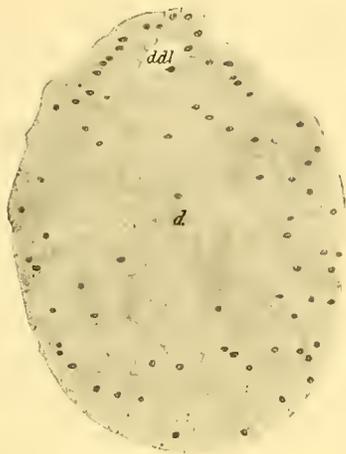


Fig. 2.

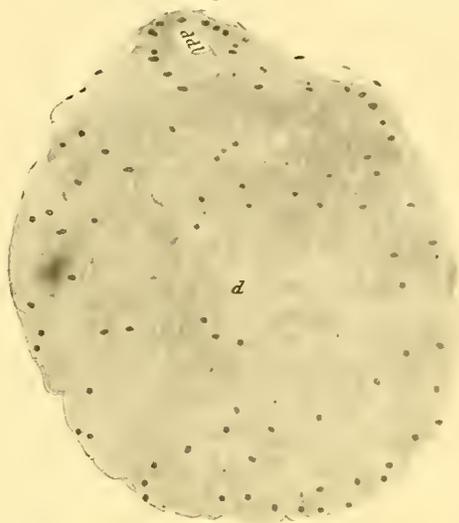


Fig. 1. Querschnitt durch den caudalen Abschnitt eines *Ceratodus*-Embryos des Stadiums 40. *ddl* dorsales Darmlumen, *d* Dotter.

Fig. 2. Querschnitt durch den caudalen Abschnitt eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 40 (Schnitt durch Ebene *b* der Fig. 1, Taf. XXXVI). Buchstaben wie Textfigur 1.

Verfolgt man dieses Lumen weiter caudalwärts, so hat der nunmehr verengte Darm nach einer kurzen Strecke eine Vierteldrehung ausgeführt, d. h. die jetzt mehr verengte Lichtung hat im Vergleich zum Schnitt der Querschnittsebene *a* eine Drehung um  $90^\circ$  gemacht und zwar so, dass der Darm im Sinne einer von links nach rechts laufenden Schraube gedreht erscheint (Textfigur 2). Verfolgt man das Darmlumen in der Schnittserie bis zu seinem caudalen Ende, so sieht man schliesslich, wie dasselbe mit seiner grössten Lichtungsqueraxe in genau dorsoventraler Richtung eingestellt ist. Das abgeflachte Darmlumen hat also von der in Fig. 1, Taf. XXXVI, mit *b* bezeichneten Ebene bis zu dem äussersten Ende des Darmes eine weitere Drehung ausgeführt und zwar eine Achteldrehung. Damit steht nunmehr die grösste Lichtungsqueraxe senkrecht zu der im ganzen oralen Bezirk horizontal oder quer gestellten Axe.

Das eben geschilderte Verhalten des dorsalen Darmlumens ist in seiner Gesamtheit an dem in Fig. 1, Taf. XXXVI, abgebildeten Modelle leicht zu erkennen. Von dem verjüngten Abschnitte im oralen Bezirke, welcher dem späteren Oesophagus-Magentheil entspricht, zweigt sich, dorsal im Dotter verlaufend, das dorsale Darmlumen (*ddl*) ab, ventralwärts der ventrale Darm (Taf. XXXVI, Fig. 1 *vd*), der in diesem Stadium zu seiner grössten Ausbildung gelangt ist. Die im Stadium 23 spornartig in den Dotter vorspringende Verlängerung (vergl. SEMON [1] Textfigur F) ist weitergewachsen und erstreckt sich jetzt in fast rechtem Winkel bajonettförmig vom ventralen Abschnitt des Oesophagus-Magentractus weit in den

Dotter hinein. Es besteht nunmehr der ventrale Darm aus einem vertikal absteigenden Schenkel, der nach kurzem Verlauf fast rechtwinklig umbiegt und dann an der Unterseite — also ventral — des Dotters zwei Drittel von dessen Ausdehnung durchzieht und so einen horizontalen Schenkel bildet. Schon eine kurze Strecke nach dem Ursprünge des ventralen Darmes beginnt sich dessen Lumen im absteigenden Schenkel zu erweitern, um im vorderen Theil seines horizontalen Abschnittes eine breite, zunächst einheitliche Lichtung zu bilden. Aber bald beginnt sich das Darmlumen zu theilen; es bilden sich 2 (vergl. Taf. XXXVI, Fig. 1 *vdl*), in manchen Stadien jedoch bis zu 5 und mehr Gänge, die entweder blind endigen oder nach kurzem Verlauf sich wieder mit dem Hauptabschnitt des ventralen Darmes vereinigen. In ihrem Verlauf zeigt die Wandung des ventralen Darmlumens sowie der Seitensprossen und deren Gabelungen keinen glatten Contour. Man sieht zahlreiche taschenförmige Ausbuchtungen sowie Einziehungen namentlich an den Seiten auftreten. Dadurch wird diesem ganzen Darmabschnitt der Charakter einer rudimentären Bildung aufgeprägt. Darauf weist auch eine andere Eigenschaft hin, auf die bereits SEMON aufmerksam gemacht hat: niemals findet sich nämlich eine Vereinigung des ventralen mit dem dorsalen Darmlumen noch eine vollständige, an irgend einer Stelle des Dotters freie Ausmündung. *Ceratodus* besitzt in dem ventralen Darm eine Bildung, die in ähnlicher Weise bis jetzt weder bei meroblastischen noch holoblastischen Eiern beschrieben worden ist.

In dem eben beschriebenen Stadium sehen wir also die mächtige Dottermasse durchsetzt von den zwei Gangsystemen der Darmanlage. Diese wird an der der freien Oberfläche des Dotters zugewandten Seite von epithelial geformten Zellen, den cylindrischen Dachzellen, umschlossen. In der an dieses Stadium anschliessenden Embryonalzeit beginnt nun behufs Ernährung und Wachsthum des Embryos eine energische Resorption des Dotters einzusetzen. Ich gebe in Fig. 2, Taf. XXXVI, die Abbildung eines Modelles in Seitenansicht, das diesen Resorptionsvorgang bei Stadium 43 (nach SEMON's Normentafel) veranschaulicht.

Auch hier liegt noch wie in Fig. 1, Taf. XXXVI, der grösste Teil des Darmtractus im Dotter eingebettet und dieser ist ebenso wie dort in der Abbildung als durchsichtige Hülle um das Ganze gedacht und gezeichnet. Doch hat sich die Configuration des Dotters im Vergleich zu Stadium 40 in mancher Beziehung geändert. Die Form desselben, die in Fig. 2, Taf. XXXVI, getreu nach der Natur wiedergegeben ist, erscheint nunmehr birnförmig. Der Dotter hat sich verlängert und gegen den caudalen Pol hin (in der Abbildung rechts) nehmen sämtliche Querdurchmesser an Länge ab, während im oralen Theil (in der Abbildung links) der Dickendurchmesser des auf der Oberfläche vollkommen glatten Dotters vergrössert ist. In diesem Theile der Embryonalanlage haben sich in der Zwischenzeit Entwicklungsvorgänge abgespielt, die eine eingehendere Darstellung verlangen.

Im oralen und dorsalen Theil der Embryonalanlage, zur Hälfte ausserhalb des Dotters, findet sich eine plattenförmige, in dorsoventraler Richtung abgeflachte Bildung, an deren Ventralseite eine kleine, zapfenförmige Anlage (*lg*) sichtbar ist. Dieser ganze Abschnitt entspricht dem in Fig. 1, Taf. XXXVI, beschriebenen und als Vorderdarm resp. als Oesophagus-Magen gedeuteten Intestinaltrakt. Seine Wand wird zu dieser Zeit von typischen Cylinderzellen gebildet, und sein Lumen zeigt eine spaltförmige, in ventraler Richtung convexe Configuration. Jener ventralwärts vorragende, zapfenartige Auswuchs, in Fig. 2, Taf. XXXVI, mit *lg* bezeichnet, ist die bereits weiter vorgeschrittene Lungenanlage. Ihr Auftreten kann zeitlich sehr differiren, denn nach SEMON's (1) Angaben tritt dieselbe erst im Stadium 45  $\frac{1}{4}$ , also bedeutend später als in dem obigem Falle, in Erscheinung. Eingehender soll über die Entwicklung der Lunge in dem speciellen Abschnitt gehandelt werden.

Eine kurze Strecke hinter der Lungenanlage tritt der Darm in den Bereich des Dotters ein, und hier nimmt derselbe sowohl an Höhe wie Breite zu.

Und auf diesen Theil folgt der in Fig. 2, Taf. XXXVI, mit *le* bezeichnete und als primitiver Lebergang bezeichnete Abschnitt. Seine Entwicklung wird ebenfalls in einem besonderen Capitel eingehend beschrieben werden.

Hinter dem Lebergang (*le*) wendet sich der Darm, der von dieser Stelle an als Mitteldarm zu bezeichnen ist, etwas nach rechts und unten. Er giebt auf dieser Strecke nach links und unten einen Nebengang ab, der nach kurzem, geradlinigem Verlauf im Dotter rechtwinklig umbiegt und dann caudalwärts im Dotter gerade weiterzieht. Er endigt schliesslich unter Bildung einer gabelförmigen Theilung. Seine eigentliche Fortsetzung findet das dorsale oder definitive Darmlumen in einem über dem eben beschriebenen Nebengang gelegenen Lumen (*ddl*), das nach Abgabe eines kurzen, direct nach oben und leicht nach rechts gebogenen Ganges (*pad*) etwa in der Mitte der Dottermasse sein Ende findet. Während seines Verlaufes giebt der dorsale Darm (*ddl*) noch einige Seitengänge ab. Ich fasse dieselben ebenso wie die Hauptkanäle als Bildungen auf, die in Folge der Dotterresorption secundär entstehen und dem dorsalen Darmlumen nicht zu homologisiren sind. Der dorsal gerichtete Gang (*pad*) ist die dorsale Pankreasanlage, auf deren Entwicklung ich später eingehen werde.

Ausser den eben beschriebenen Kanälen durchsetzen den Dotter noch andere, zahlreiche und vielfach verzweigte Gänge, ich bezeichne dieselben als Dottergänge (*dg* Taf. XXXVI, Fig. 2). Ihr Lumen wird nie von epithelialen Wandungen gebildet, es sind nur die grossen, grobkörnigen Dotterelemente, die es umschliessen. Diese Dottergänge verlaufen in der Hauptsache in orocaudaler Richtung meist gerade gestreckt. Die Gänge bilden aber kein einheitliches, zusammenhängendes System; es sind meist für sich abgeschlossene, den Dotter durchziehende weitere oder engere Spalten, die nur selten durch Queranastomosen mit einander in Verbindung stehen. Ja sogar das sog. dorsale Darmlumen, das in früheren Stadien continuirlich vom Kiemendarm bis zum After sich erstreckt, kann als solches verloren gehen. Das ist in dem in Fig. 2, Taf. XXXVI, abgebildeten Stadium zum Theil der Fall, wo eine deutliche Unterbrechung zwischen oralem und caudalem Teil zu beobachten ist.

Der Mitteldarm, dessen Beginn dorsal durch die Pankreasanlage, *pad*, gekennzeichnet ist, erstreckt sich so ungefähr bis zur Mitte des Dotters, wo er endigt. Die caudale Fortsetzung dieses Darmabschnittes lässt sich in einem dorsal verlaufenden Dottergang erkennen. Derselbe zieht bis an das Ende des Dotters und zeigt kurz vor der Ausmündung an der Oberfläche zwei kleine Höcker (*ng*); es sind die Einmündungsstellen der Vornierengänge.

Es wirft sich nun die Frage auf, ob in diesem Stadium bestimmte Kriterien existiren, die mit Sicherheit in einem der Dottergänge das definitive Darmlumen erkennen lassen, oder ob zu dieser Zeit alle die Dottermasse durchziehenden Kanäle als gleichwerthige Bildungen im Sinne von Dottergängen, d. h. labiler Natur, zu betrachten sind.

Die Entscheidung dieser Frage kann an der Hand von Durchschnitten dieses Stadiums erbracht werden. Ein Schnitt durch den hinteren Bezirk der Pankreasanlage in der Ebene *pad* der Fig. 2, Taf. XXXVI, gelegt, ist in nachstehender Textfig. 3 in der Ansicht von vorn wiedergegeben. Der Dotterquerschnitt *d* hat im Wesentlichen eine concav-convexe, in dorsoventraler Richtung abgeplattete Configuration. Die centrale Partie des Dotters ist kernarm, und die Grenzen der grossen Dotterelemente sind nicht deutlich zu erkennen. Die cortical gelegenen Dotterpartien zeichnen sich hingegen durch Kernreichthum aus, und hier sind auch wohlausgeprägte Abgrenzungen bestimmter Dotterzellbezirke vorhanden.

In der im Wesentlichen compacten Dottermasse finden sich 4 Höhlen, eine grössere (*md*) links oben, rechts davon eine kleinere (*dg*) und 2 kleinere (*dg*, *dg*) mehr ventral. Erstere wird an ihrer Dorsalseite von hohen, cylindrischen Zellen umschlossen; dieselben nehmen nach links und unten allmählich an Breite

zu und gehen schliesslich in die Dottermasse über, welche den Boden und den grösseren Theil der rechten Mitteldarmwand bilden.

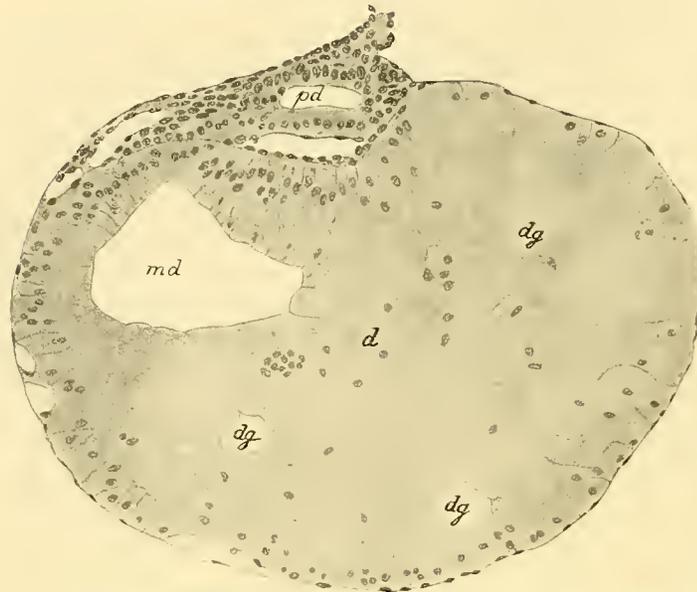


Fig. 3. Querschnitt durch Fig. 2, Taf. XXXVI, in der Ebene *pad*. *pd* dorsales Pankreas, *d* Dotter, *dg* Dottergänge, *md* Mitteldarm.

bildet zunächst eine Lage kurzer, cylindrischer Zellen das Dach des definitiven Darmes. Später werden diese Zellen höher, umschliessen aber das Darmlumen immer noch in einfacher Lage. Dann, etwa von Stadium 46 ab (siehe Textfig. 3 und 4) treten die Kerne in mehreren Reihen auf: es entsteht ein

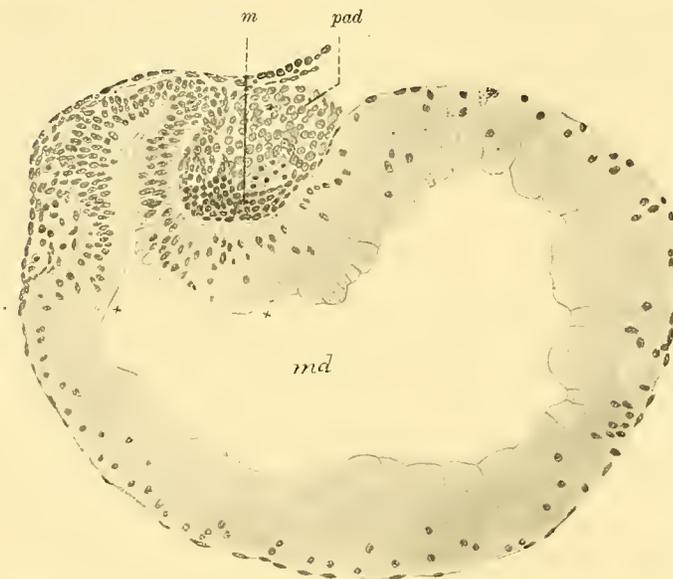


Fig. 4. Querschnitt durch den Darm von *Ceratodus Forsteri* in Stadium 46 nach SEMON (Tafelfigur 3, hinter *x*). *m* Milz, *md* Mitteldarm, *pad* dorsales Pankreas, \* Stelle, wo die epitheliale Darmrinne in den von dotterreichen Zellen begrenzten Mitteldarm übergeht.

Die 3 anderen Höhlen (*dg*) werden von der grobkörnigen Dottermasse umschlossen, nirgends zeigt sich die Spur einer epithelialen Wandung. Es erscheint schwer, in einer dieser Höhlen einen Rest des vordem bestandenen ventralen Darmlumens wiederzuerkennen. Am wahrscheinlichsten kann das rechts unten gelegene Lumen als ein Rudiment desselben angesehen werden: es liegt am meisten ventral, und seine untere Wand weist, wenn auch nur noch in geringem Grade, auf die im vorigen Stadium p. 48 beschriebene, epithelartige Anordnung der Wandung dieses Darmabschnittes hin.

Die das definitive Darmlumen umschliessenden Cylinderzellen treten schon zu einer Zeit auf, wo das ventrale Darmlumen sich erst zu bilden anfängt. Da bildet zunächst eine Lage kurzer, cylindrischer Zellen das Dach des definitiven Darmes. Später werden diese Zellen höher, umschliessen aber das Darmlumen immer noch in einfacher Lage. Dann, etwa von Stadium 46 ab (siehe Textfig. 3 und 4) treten die Kerne in mehreren Reihen auf: es entsteht ein mehrzeiliges Epithel. So wie die Entwicklung des Darmepithels für diesen dorsalen Abschnitt des Mitteldarmes sich gestaltet, in derselben Weise spielt sich die Bildung der ganzen Darmwand ab, und Hand in Hand mit dieser definitiven Ausgestaltung geht die Entstehung einer grossen, einheitlichen Darmhöhle. Die Entwicklung derselben erfolgt in der Weise, dass die Dottergänge immer zahlreicher werden, ein grosses Lacunensystem bilden und schliesslich zu einem einzigen grossen Darmlumen zusammenfliessen. Das zeigen die beiden Textfigg. 4 und 5, von denen erstere ein Querschnittsbild des in Fig. 3, Taf. XXXVI, abgebildeten Modelles von Stadium 46 ist und zwar eine kurze Strecke hinter der mit *x* bezeichneten Ebene. Etwas weiter caudal, und zwar

in der Höhe der Führungslinie bei *x* der Fig. 4, Taf. XXXVI, ist der in Textfig. 5 abgebildete Schnitt entnommen.

In vorstehender Textfig. 4 wird eine grosse centrale Höhle (*md*) von einer dicken Wand umschlossen. Diese Wand zerfällt in zwei Abschnitte, deren Grenze etwa an der mit den beiden \*\* bezeichneten Stelle ist. Hier geht die grosse Höhle *md* nach links und oben in ein spaltförmiges, enges Lumen über, das von einem mehrzeiligen schmalen Cylinderepithel begrenzt wird. Die Wand des weiten Hohlraumes *md* wird von epithelial angeordneten Dotterelementen gebildet, deren Protoplasma mit groben Dotterkörnern durchsetzt ist.

Verfolgt man die Serie weiter caudalwärts, so löst sich die grosse centrale Höhle *md* in ein unregelmässig geformtes System von Spalten auf (*md* Textfig. 5). Die grosse Dottermasse selbst wird von einer grossen Anzahl kleiner Kanäle, Dottergänge (*dg*), durchzogen. Dieselben weisen auf lebhaftere Resorptionsvorgänge in diesem Dotterabschnitt hin. Von besonderem Interesse ist an dieser Stelle ein bestimmter Abschnitt der ventralen Dottermasse. Von der U-förmig gestalteten Mitteldarmhöhle erstreckt sich ventralwärts ein schnabelförmiger Spalt (*epds*). Derselbe ist in seinem oberen Theil wie der ganze Hauptabschnitt des Mitteldarmes (*md*) von kernarmer Dottermasse begrenzt. Aber je weiter ventralwärts der Spalt geht, desto epithelartiger und kernreicher wird seine Wand, und man sieht, soweit es bei dem Erhaltungszustand des Embryos möglich ist, bestimmte Territorien des Dotters als zu diesen Kernen gehörig abgegrenzt. Und namentlich die Kuppe dieses Spaltes ist es, welche von einer ein- bis zweireihigen Kernschicht und cylinderartigen Zellkörpern überlagert wird.



Fig. 5. Querschnitt durch Stadium 46, aber weiter caudal (in der Ebene *x* des Modelles Taf. XXXVI, Fig. 4). *dg* Dottergänge, *epds* angeschnittene epitheliale Darmspirale. *md* Anlage des Mitteldarmlumens.

Verfolgt man die Serie oralwärts, so bemerkt man, wie dieser Spalt sich Schnitt für Schnitt von der Mittelebene entfernt und, von links nach rechts emporsteigend, zur Dorsalseite des Dotters zieht. Je weiter nach vorn, desto mehr sieht man die Spalte von typischen Cylinderzellen umschlossen und schliesslich in jenen Theil des Mitteldarmes übergehen, der in Textfig. 4, p. 52, nach oben von den \*\* gelegen ist.

Auch caudalwärts von der mit *x* bezeichneten Ebene auf Fig. 4, Taf. XXXVI, kann der Spalt verfolgt werden, und zwar rückt er in auf einander folgenden Schnitten von links unten nach rechts oben vor, um schliesslich in den epithelial begrenzten Enddarm überzugehen.

Vollkommen klar lässt sich das Verhalten dieser Bildung bei Betrachtung der beiden Modelle Fig. 3 und 4, Taf. XXXVI, überblicken. Hier sieht man in dem durchscheinend gezeichneten, spindelförmigen Dotter die centrale Höhle in Form eines Ausgusses wiedergegeben und um dieselbe eine spiralig gewundene Leiste (*epds*). Diese Leiste war auf den Querschnittsbildern der Textfigg. 4 und 5 als jener epitheliale Spalt zu sehen, welcher dort dorsal, hier ventral in der Dottermasse gelegen ist, je nachdem eben der Schnitt durch eine bestimmte Stelle des Darmes geführt wurde. Sie bildet im Dotter eine von links nach rechts verlaufende Rinne, welche ich als epitheliale Darmrinne oder wegen ihres spiraligen Verlaufes als epitheliale Darmspirale (*epds*) bezeichnete.

Als einfache, epithelial bekleidete Rinne in gewissen Embryonalstadien auftretend, ist die epitheliale

Darmspirale als ein bestimmter Abschnitt des durch Resorption entstehenden Darmlumens zu betrachten, und zwar als jener Abschnitt, der als erster eine epitheliale Wandung aufweist.

Da erscheint es nun von besonderer Bedeutung, festzustellen, wie diese epitheliale Rinne zu Stande kommt. Darüber geben Stadien Auskunft, die zwischen den in Fig. 2 sowie 3 und 4, Taf. XXXVI, abgebildeten Entwicklungsperioden des Darmes liegen.

Bei einem Embryo, der um wenig älter ist als Stadium 40 der Tafel Fig. 1, ist noch neben dem dorsalen Darmlumen ein ventrales vorhanden; aber die Resorption des Dotters hat bereits begonnen, es sind einige enge Kanäle im Dotter aufgetreten. Vergleicht man die Wandung des dorsalen Darmlumens dieses Stadiums mit derjenigen von Stadium 40, so zeigt sich im oralen wie caudalen Abschnitt des Mitteldarmes eine auffallende Veränderung. Während hier zuerst nur das Dach aus epithelial angeordneten Zellen bestand, wird nunmehr auch der Boden von solchen gebildet. Auch sind die Dachzellen länger und schmaler geworden, und die Kerne am Firste des Darmdaches fangen an, sich in dorsoventraler Richtung zu verschieben. Dadurch kommt es zur Bildung eines mehrzeiligen Epithels zunächst im oralen und caudalen Abschnitt des Mitteldarmes, denn die centrale Partie desselben hat zu dieser Zeit erst im Bereiche des Daches eine aus Epithelzellen gebildete Wandung. Der Boden, vordem von der centralen Dottermasse gebildet, verfällt der Resorption, und an die Stelle des Dotters tritt schliesslich eine Höhle.

Gleichzeitig mit dieser Aushöhlung des Dotters geht ein Auswachsen der epithelialen Zellen vom oralen und caudalen Abschnitt des Mitteldarmes einher, so dass schliesslich auch der centrale Abschnitt desselben epitheliale Begrenzung erhält. Aber diese beschränkt sich anfangs nur auf den oben als „epitheliale Darmspirale“ bezeichneten Theil, deren Lumen continuirlich in die grosse, centrale Dotterhöhle übergeht; die Wandung dieser wird von grossen kernhaltigen Dotterelementen gebildet. Sobald so ein gegen die Dotterhöhle offenes, spaltförmiges, epitheliales und continuirliches Darmlumen entstanden ist, leitet sich auch die spirale Drehung desselben ein, und in einer Entwicklungsperiode, welche dem Stadium 44 nach SEMON entspricht, ist der epitheliale Abschnitt des Darmes bereits in einer halben Tour gedreht. Diese Drehung des Mitteldarmes ist eine Verlagerung des spaltförmigen, epithelialen Darmlumens im Raume, und zwar in der Dottermasse in der Richtung von links nach rechts. Wie diese Drehung zu Stande kommt, ist aus der Beobachtung der Schnittserien nicht zu erschliessen. Nur so viel glaube ich mit Sicherheit behaupten zu können, dass die Drehung auf das Darmlumen resp. den Darm allein beschränkt bleibt; es ist keine Drehung des Dotters damit verbunden. Damit wäre die Möglichkeit gegeben, die spirale Drehung in einem gewissen Sinne wenigstens mit Wahrscheinlichkeit zu erklären.

R. KANTOROWICZ (4) glaubt, dass im Mesenchym die Ursache für die spirale Aufrollung zu suchen sei, indem durch dasselbe die Darmepithelien theils passiv durch den Seitendruck geschoben, theils durch den Druck zum eigenen Wachstum gereizt würden und so die Grundlage für die spirale Aufrollung der Schleimhaut abgeben.

RÜCKERT (5) schreibt zwar auch dem Mesenchym für die Mechanik der Spiraldarmentwicklung bei den Selachiern eine gewisse active Mitwirkung zu, sieht aber die Hauptursache in einer activen Thätigkeit des Epithelrohres, das bei der räumlichen Beschränkung, welche die Leibeshöhle bedingt, keine andere Ausdehnung erfahren kann. Und für letztere Deutung sprechen nun gerade die Verhältnisse bei *Ceratodus Forsteri*.

Es hat sich nämlich gezeigt, dass hier bereits zu einer Zeit eine spirale Drehung des Darmes in Erscheinung tritt, wo der Dotter noch nicht resorbirt ist und der Darm noch die Form einer Halbrinne hat. Hier kann von irgend einer äusseren Einwirkung, z. B. des Mesenchyms, noch keine Rede sein. Nur ein einziger Factor käme hier in Betracht, der aber sicherlich nur secundäre Bedeutung hat. Ich habe bei der Reconstruction des Stadiums 46 auch die Gefässe, welche an der Oberfläche des Dotters zu dieser Zeit

schon zahlreich entwickelt sind, mitberücksichtigt — dieselben wurden auf den Figg. 3 und 4, Taf. XXXVI, der Klarheit wegen nicht eingetragen — und konnte feststellen, dass die Subintestinalvene mit ihrem Hauptstamme auf eine grosse Strecke im caudalen Teil dem epithelialen Darmlumen aussen auf der Oberfläche des Dotters folgt und demnach ebenso wie dieses eine Spiraltour beschreibt. Damit wäre die Möglichkeit gegeben, zwischen diesen beiden Bildungen gewisse Relationen zu sehen. Aber an dem vorliegenden Materiale dürfte es nicht möglich sein, mit Sicherheit zu unterscheiden, welche von den beiden Anlagen als bestimmend für den Verlauf der anderen anzusehen sei.

Da war es nun K. REUTER (6), der die Entwicklung der Darmspirale an einem holoblastischen, dotterreichen Ei, bei *Alytes obstetricans*, untersuchte und in der excentrischen Lage des Dottermaterials im ventralen Theil der Darmwand sowie im Längenwachsthum die Hauptursache der Spiraldarmbildung bei Amphibien sah. Da bei *Alytes* — ebenso wie bei *Ceratodus* (siehe p. 48) — das Dach des Darmrohres zu einer gewissen Zeit aus einer dünnen Zelllage besteht, während Seitenwände und Boden von der mächtigen Dottermasse gebildet werden, so muss nach REUTER's Ansicht bei fortschreitendem Wachsthum eine Spiralkrümmung des Rohres auftreten. Während die grossen, dotterreichen Bodenzellen des Darmes eine bedeutende Oberflächenvergrösserung bei ihrer Theilung im Gefolge haben, sollen unter sonst gleichen Verhältnissen die Dachzellen, also die entgegengesetzte Seite, in dieser Hinsicht zurückbleiben. Die Folge dieses ungleichmässigen Wachstums ist nun nach REUTER eine spiralförmige Krümmung des Darmes. Hierbei geht REUTER von der Hypothese aus, dass die grossen und dotterreichen Zellen eine grössere Oberflächenausdehnung erfahren als die kleineren Dachzellen. Aber schon die Thatsache, dass der Beweis für dieses ungleichmässige Wachsthum nicht erbracht wurde und auch schwer zu erbringen sein dürfte, lässt die Möglichkeit der Spiraldarmentstehung in dieser Form sehr problematisch erscheinen, und direct entgegen steht dieser Annahme die Thatsache, dass mit Beginn der Spiraldarmentwicklung auch die Dotterresorption sehr energisch einsetzt. Das ist bei *Ceratodus* der Fall und das zeigt in derselben Weise *Alytes*. Wenn also auf der einen Seite durch die immerhin träge Zellenvermehrung der Dotterelemente wirklich eine Flächenvergrösserung erzielt werden sollte, so wird dieses Wachsthum durch die Resorptionsvorgänge andererseits, wenn nicht ins Gegentheil gekehrt, so doch bis zu einem gewissen Grad compensirt werden. Jedenfalls geht auch aus dieser Untersuchung REUTER's nur soviel mit Bestimmtheit hervor, dass auch bei *Alytes obstetricans* dem Darmepithel selbst eine aktive Rolle bei der Bildung der Darmspirale zufällt. Und da scheinen es bei *Ceratodus* gerade die histologisch am höchsten differenzirten Dachzellen zu sein, welche in Folge ihres äusserst intensiven Wachstums in dem sich lösenden Dottermaterial eine Deviation, dann bei weiterschreitendem Längenwachsthum eine Drehung des zunächst eine Halbrinne darstellenden Darmrohres bedingen. Wenn nun im Verlaufe der Entwicklung durch Zusammenfluss der zahlreichen Dottergänge eine grosse centrale Höhle entstanden ist, beginnt ihre Wandung epithelialen Charakter anzunehmen, die von der epithelialen Darmspirale sowohl wie vom oralen und caudalen Ende des Mitteldarmes ausgeht. In dieser Zeit beschreibt dann die Darmspirale meist schon  $1-1\frac{1}{2}$  Touren (vergl. Modell Taf. XXXVI, Fig. 3 und 4), und ihre Zahl nimmt dann nach erfolgter Umwandlung des Darmes zu einem epithelialen Rohr rasch zu. Eine eigenthümliche Erscheinung ist in dieser Periode mehr oder minder deutlich zu beobachten.

Das Lumen des Vorderdarmes ist im Stadium 40 in dorsoventraler Richtung abgeflacht und stellt im Ausgusse eine dünne Platte dar. In dem Abschnitte zwischen Lungenanlage und hinterster Kiementasche verjüngt sich das Vorderdarmlumen so, dass unmittelbar hinter der letzten Kiementasche ein kaum sichtbarer Kanal die Communication zwischen dieser Region und dem Lungendarm herstellt. Ja es kann hier sogar zu einem völligen Schwunde des Darmlumens kommen, worauf bereits R. SEMON (1) hinweist. Er hebt mit Recht hervor, dass in den Stadien 40–45 $\frac{1}{4}$  der hintere Theil des respiratorischen Darmab-

schnittes sein Lumen verliert, das aber nicht immer ganz verschwindet, sondern zuweilen „noch stellenweise als feiner Spalt nachweisbar“ ist. Ueber die Art und Weise, wie der Verschluss erfolgt, vermag ich an der Hand des zur Verfügung stehenden Materials nur so viel zu sagen, dass Hand in Hand mit der Verengung des Darmlumens eine Verdickung der ventralen und der daran anschliessenden unteren Partie der Seitenwandungen zu beobachten ist. Das kommt vornehmlich dadurch zum Ausdruck, dass in den genannten Theilen der Darmwand die Kerne in drei-, ja vierfacher Reihe über einander gelagert erscheinen. Da in keinem der Stadien mit Sicherheit die Grenzen der Epithelien zu erkennen waren, konnte ich auch nicht entscheiden, durch welche Epithelumformung die Verdickung des Bodens und der Seiten dieses Darmabschnittes erfolgt: ob durch Bildung eines mehrschichtigen oder eines mehrzeiligen Epithels.

Dieser temporäre Verschluss des Vorderdarmes ist eine vielfach beobachtete Erscheinung und z. B. schon von BALFOUR bei Selachiern und Knochenfischen, von H. PIPER bei *Amia calva*, von KUPFFER bei *Ammocoetes Planeri*, von DE MEURON bei Amphibien und Reptilien beschrieben worden. Da nun ein ähnlicher Verschluss des Darmrohres bei Selachiern auch caudal, und zwar zwischen dem Spiraldarm und der fingerförmigen Drüse zu einem soliden Stück auftritt, liegt nach RÜCKERT (5) die Möglichkeit vor, eine gewisse Beziehung zwischen diesem Vorgang und der Spiraldarmbildung zu vermuten. Zur Erklärung der Drehung ist nämlich, wie RÜCKERT (5) ausführt, die Annahme nothwendig, dass vor und hinter der Spiraltour zwei fixe Punkte gegeben sind. Nach den Gesetzen der Mechanik müsste nun die spirale Drehung entweder durch eine gleichgrosse Gegendrehung oder durch eine Verschiebung in der Darmwand d. h. ihrer Epithelzellen gegen einander aufgenommen werden. Für letztere Annahme spräche nun nach RÜCKERT die Thatsache, dass „sich während der Spiraldarmentwicklung die zwischen diesem Darmabschnitt und der fingerförmigen Drüse gelegene Strecke des Darmrohres in ähnlicher Weise zu einem soliden Abschnitt“ umwandelt, „wie dies für den Oesophagus seit BALFOUR bekannt ist.“ Dazu kommt noch, dass gerade an dieser soliden Partie des Mitteldarmes „die regelmässige radiäre Stellung der Epithelzellen eine Zeit lang in hohem Grade gestört“ ist, „so dass die Zellen ganz irregulär durcheinander liegen“ (RÜCKERT 5). Dieser Anschauung tritt A. OPPEL (7) entgegen. Er hält es nicht für erforderlich, dass die hinter dem Spielraum gelegene Strecke der Darmwand die spirale Deckung ausgleicht. Er glaubt vielmehr, „dass ungleiches Wachstum des Epithels die Bildung der Spiralfalte bedingt“. Es gelang ihm auch, an einem Rohr aus Modellirthon den ganzen Entwicklungsmodus nur „durch Druck mit dem Finger oder einem gebogenen Modellirholz ohne jede Drehung und Gegendrehung“ zur Anschauung zu bringen. Nach meinen Beobachtungen können die Verhältnisse, wie sie sich bei *Ceratodus* abspielen, keine Entscheidung dieser Controverse bringen, und das um so weniger, als beide Vorgänge, wie mir scheint, wohl auch zugleich sich abspielen können und ontogenetische Vorgänge nicht immer mit Bestimmtheit in einer gewissen Richtung gedeutet werden können. So findet sich z. B. auch beim Hühnchen in einer bestimmten Embryonalperiode ein completer Verschluss, wie das GASSER (51) und in letzter Zeit CH. S. MINOT (52) an Sagittalschnitten nachwiesen. Bei einem 6 Tage alten Hühnchen beschreibt MINOT die Verhältnisse folgendermaassen: „Upon the cloaca abuts the large intestine, the epithelium of which, . . . has proliferated rapidly since the fourth day, so as almost to close the end of the intestine next to the cloaca, and to leave only a very small lumen through the remaining part.“ Und so wie hier erhält sich dieser Zustand noch bei 9-tägigen Hühnerembryonen und erst vom 11. resp. 12. Tag ab öffnet sich dieser Darmverschluss wieder. Hier müssen wohl andere Ursachen für die Obliteration des Darmlumens angezogen werden, denn beim Hühnchen kommt kein Spiraldarm in Betracht, ja selbst eine Schlingenbildung ist in diesem Stadium noch nicht erfolgt.

Mag nun dieser Verschluss bei *Ceratodus* sekundär sein, d. h. im ursächlichen Zusammenhang mit der Spiraldrehung stehen oder durch das gerade zu dieser Zeit sich mächtig entwickelnde Herz veranlasst oder

überhaupt ein durch Wechselvorgänge in der Darmwandung ausgelöster Vorgang sein: soviel kann aus dieser Erscheinung erschlossen werden, dass die von RÜCKERT (5), REUTER (6) und OPPEL (7) dem Epithel zugetheilte Rolle von ausschlaggebender Bedeutung für die Spiraldarmentwicklung ist, und zwar nicht nur im Anfang, sondern im ganzen Verlauf der Darmentwicklung.

Ich wende mich nunmehr zur Beschreibung eines bedeutend älteren Stadiums, dessen Darmkanal modellirt und in den Figg. 5, 6 und 7, Taf. XXXVI, abgebildet ist. Dem Entwicklungsgrade nach entspricht der untersuchte Embryo einem Stadium, das zwischen den Stadien 46 und 47 nach SEMON'S Normentafel gelegen ist.

Die bedeutsamste Wandlung, welche im Laufe der Entwicklung in Erscheinung getreten ist, kommt in der vollständigen Resorption des Dotters zum Ausdruck, so dass jetzt ein epitheliales Darmrohr nach allen Seiten von dem visceralen Blatte des Peritoneums umschlossen wird.

Ich beginne mit der Beschreibung der Fig. 5, Taf. XXXVI, die das Darmrohr mit Leber (*le*) und Lungenanlage (*lg*) von oben her gesehen darstellt. Der ganze Darmtractus lässt sich zu dieser Zeit, wie das schon GÖTTE (8) für die Unke, in jüngster Zeit auch REUTER (7) bei *Alytes obstetricans* gethan hat, in drei ziemlich gleich grosse Abschnitte eintheilen.

Es besteht 1. ein vorderer, in der Fig. 5, Taf. XXXVI, zwischen *kd* und *c* gelegener Abschnitt, der in seinem rechten, d. h. caudalen Theil eine grosse Spiraltour beschreibt. Dieser Bezirk entspricht dem ganzen späteren Oesophagus-Magenkanal. An ihn reiht sich 2. ein mehrfach spiralig gedrehter Darmabschnitt an, es ist der Mitteldarm; derselbe beginnt von der Einmündung des Pankreas-Leberganges (*m leg*) in den Darm bei *c* und endet mit auslaufender Spirale. Ein 3. Gebiet umfasst den gerade gestreckten, sich caudal verjüngenden und dorsoventral comprimierten Enddarm *g*.

Der erste Abschnitt, Vorderdarm, stellt seiner Ausdehnung nach den weitesten Abschnitt der ganzen Darmanlage dar und kann mit Rücksicht auf seinen Verlauf in zwei Unterabtheilungen getrennt werden: in einen oral gelegenen (in der Figur links), gerade gestreckten und in einen sich nach rechts anschliessenden, gedrehten Theil. Der vordere, gerade verlaufende Abschnitt besteht aus einem in dorsoventraler Richtung abgeflachten Epithelrohr und besitzt an allen Stellen ein deutliches Lumen. Niedere, in der Längsrichtung verlaufende Falten erstrecken sich an der Innenseite von Dach und Boden dieses Darmabschnittes entlang (Textfig. 6 bei *vd*). Das Epithel ist ein einschichtiges, hohes Cylinderepithel; die Zellen tragen an der Oberfläche einen feingestrichelten, schmalen Cuticularsaum. Zwischen den Cylinderzellen liegen sehr vereinzelt Becherzellen.

In obenstehender Textfig. 6 ist ein Querschnitt durch die bei *a* in der Fig. 5, Taf. XX XVI, bezeichnete Ebene wiedergegeben. Der Schnitt trifft eben jene Stelle, wo der gerade verlaufende Teil des Vorderdarmes in den spiralig gedrehten Abschnitt übergeht. Demzufolge ist das Darmlumen (*vd*) schief von links oben

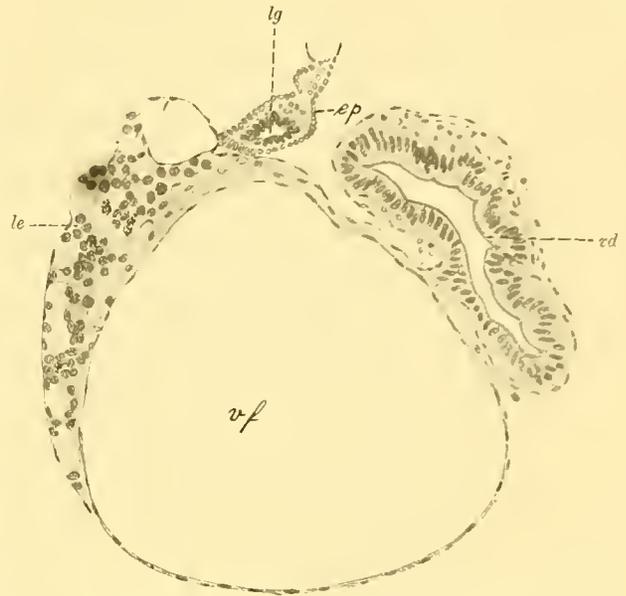


Fig. 6. Querschnitt durch den Darm und seine Umgebung von *Ceratodus*, Stadium  $46\frac{1}{2}$  (durch Ebene *a* der Fig. 5, Taf. XXXVI). *ep* Splanchnopleura, *lg* Lunge, *le* Leber, *vd* Vorderdarm, *vf* Gallenblase.

nach rechts unten eingestellt (die Bezeichnungen sind nach der Figur genommen; in Wirklichkeit steht der Darm von rechts oben nach links unten orientiert, da die Figur, wie alle, dem Beschauer zugekehrt gezeichnet ist). An der Innenseite der Darmwand zeigen sich niedere Erhebungen, es sind die Querschnitte der oben als Längsfalten bezeichneten Bildungen. Der ganze Darm (*vd*) erscheint nach rechts (resp. links) hin verlagert, da sich hier bereits jene Drehung bemerkbar macht, die weiter zurück im Vorderdarm in eine reguläre, von links nach rechts gedrehte Spiraltour übergeht.

Am meisten dorsal in der Abbildung und nach links gelegen ist ein oblonges Lumen (*lg*), das von dicht an einander liegenden spindelförmigen Zellen mit runden, stark chromophilen Kernen umrahmt wird. Es ist ein Querschnitt durch den caudalen Theil der Lungenanlage, die zunächst von einer Lage Bindegewebe und dieses von dem meist cubischen Epithel der Splanchnopleura umschlossen ist. Nach rechts und links wird dieses Epithel niedriger und setzt sich einerseits auf den Darm (*vd*), andererseits auf Vena cava und Leber (*le*) fort. Der ganze untere Theil der Abbildung wird von einer grossen, blasenförmigen Bildung mit dünner epithelialer Wandung, der Gallenblase (*vf*), eingenommen.

Diese, sowie die Leber sind in den Modellabbildungen 5 und 7 als ein einheitlicher Körper (*le*) dargestellt, der in Fig. 6, Taf. XXXVI, nicht eingezeichnet wurde, um die Lage der Lunge (*lg*) zur Anschauung bringen zu können.

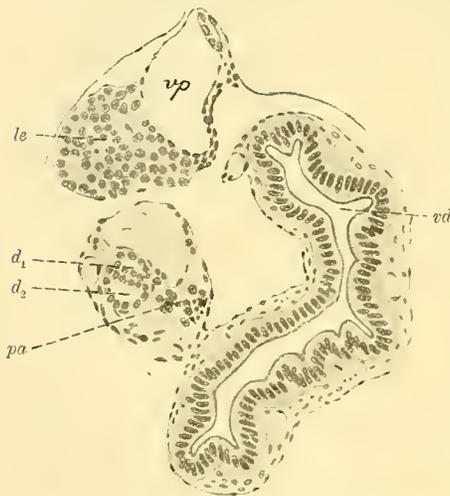


Fig. 7. Querschnitt durch den Vorderdarm von *Ceratodus*, Stadium  $46\frac{1}{2}$ , Ebene *b* der Fig. 5, Taf. XXXVI. *d*<sub>1</sub> *d*<sub>2</sub> Pankreas-Lebergang, *le* Leber, *pa* Pankreas, *vd* Vorderdarm, *vp* Pfortader. (Caudalansicht.)

Unmittelbar hinter der frei endigenden Lunge, also etwa in der Mitte zwischen hinterer Kiementasche (*kd* Taf. XXXVI Fig. 5) und Einmündung des Pankreasleberganges (bei *c* Taf. XXXVI, Fig. 5) beginnt der Vorderdarm die Horizontalebene zu verlassen und in einer von links nach rechts gedrehten Spirale eine  $360^\circ$  betragende Tour zu beschreiben (*gds* Taf. XXXVI, Fig. 6). Auch in dem gedrehten Abschnitt zeigt die Darmwandung der Länge nach verlaufende Falten, und zwar sind dieselben hier stärker entwickelt als im oralen Theil des Vorderdarms. Dass es sich hierbei um eine thatsächlich im Leben vorkommende Bildung handelt, erscheint durch die Beobachtung an einer Reihe gut conservirter Embryonen erwiesen.

In diese Spiraltour des Vorderdarmes ist eine zweite eingeflochten, die aus 2 parallel zu einander hinziehenden, durch eine Furche getrennten Strängen (*leg* und *pam* Taf. XXXVI, Fig. 5) besteht und die, nachdem sie eine  $\frac{3}{4}$  Tour gebildet, etwas links von der Medianebene an den Darm herantritt. Die beiden Stränge schliessen in sich den anfangs getrennten, später aber vereinigten Pankreas-Lebergang, durch deren Einmündungsstelle die Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm gegeben ist.

Einen Querschnitt durch diesen Theil des Darmes in der durch den Buchstaben *b* in Fig. 5, Taf. XXXVI bezeichneten Ebene gebe ich in Textfig. 7 wieder.

Ein Vergleich dieser mit der vorhergehenden Textfig. 6 ergibt vor allem eine auffallende Verlagerung des Vorderdarmes (*vd*). Der Querschnitt desselben ist auf der rechten Seite des Embryos ventralwärts gerückt, sein Lumen ist nunmehr in dorsoventraler und von links nach rechts unten (im Bilde von rechts nach links unten) gehender Richtung eingestellt. Epitheliale Formation und Faltenbildung der Wand sind dem vorhergehenden Schnitt gleich. Unterhalb der Pfortader (*vp*) liegt auf dem Querschnitt getroffen der caudale Theil der Leber (*le*), noch weiter ventral 2 epitheliale Gänge, *d*<sub>1</sub> und *d*<sub>2</sub>, die hier noch getrennten

Ausführungsgänge des Pankreas und der Leber. Zwischen Pankreas-Lebergang und Vorderdarm liegen im Präparat äusserst intensiv gefärbte Kerne tragende Zellen, zwischen welche gröbere und feinere Körnchen von Pigment eingelagert sind. An dieser Stelle ist der vorderste Theil des Pankreas angeschnitten (*pa* Textfig. 7).

Verfolgt man die Serie noch weiter zurück bis zu einer Stelle, welche in Fig. 5, Taf. XXXVI, durch die Führungslinie *c* bezeichnet ist, so zeigt der Darm (*vd* Textfig. 8) im Vergleiche zum vorhergehenden Schnitte keine wesentliche Verschiedenheit in Lage und Bau. Seine Wandung ist von kernreichem, mesodermalem Gewebe umschlossen, und in dieses eingelagert finden sich (links in der Textfig. 8) folgende Gebilde. Lateral vom Darm liegt ein von hohen cubischen Zellen umschlossenes Lumen (*pa leg*). Dasselbe ist der Querschnitt eines Kanales, und zwar des gemeinschaftlichen Pankreas-Leberganges. An seiner unteren und inneren Seite ziehen epitheliale Gänge, die aus kubischen Zellen mit stark gefärbten Kernen aufgebaut sind. Dorsal davon liegt ringförmig um ein Gefäß Gewebe mit drüsenähnlichem Charakter. In beiden Fällen handelt es sich um Anschnitte des Pankreas (*pa*). Auch hier sind zwischen den Zellen zahlreiche Pigmentkörner eingeschlossen. Zwischen Pankreas und Darm liegen Haufen lymphoider Zellen, die namentlich an einer Stelle (*m*) dichter gehäuft sind und unten als milzartiges Organ beschrieben werden sollen.

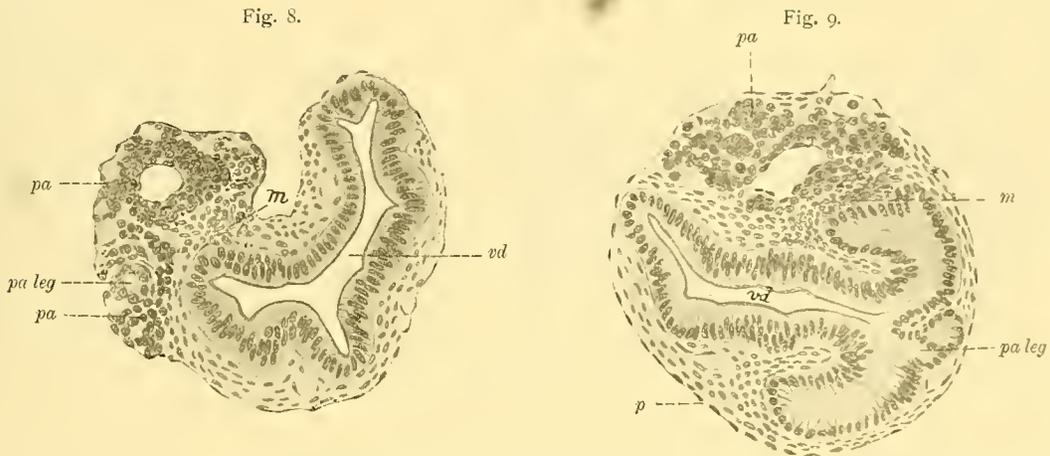


Fig. 8. Querschnitt durch den Vorderdarm von *Ceratodus*, Stadium 46<sup>1/2</sup>, Ebene *c* der Fig. 5 Taf. XXXVI. *m* Milz, *pa* Pankreas, *pa leg* Pankreaslebergang, *vd* Vorderdarm. (Caudalansicht.)

Fig. 9. Querschnitt durch dasselbe Stadium wie Textfig. 8 in der Ebene *d*.

Verfolgt man die Serie weiter, bis zu der durch den Buchstaben *d* Fig. 5, Taf. XXXVI, gekennzeichneten Ebene (Textfig. 9), auf so hat das Epithelrohr des Darmes (*vd*) eine Achteldrehung ausgeführt, so dass das Lumen desselben in seiner grössten Ausdehnung der Quere nach eingestellt ist. Nach rechts gabelt sich der Darm in 3 Gänge: je einer wendet sich dorsal und ventral, ein dritter (*pa leg*) bildet die directe Fortsetzung des quergestellten Hauptabschnittes (*vd*). Dadurch hat hier der Darm auf dem Querschnitt die Form eines liegenden  $\div$ . Verfolgt man die Serie oralwärts, so zeigt sich, dass der Abschnitt (*pa leg*) sich mehr und mehr vom Darne abschnürt und schliesslich in den isolirt gelegenen Pankreas-Lebergang (*pa leg*), wie ihn Textfig. 8 zeigt, übergeht. Es ist also in der auf Textfig. 9 abgebildeten Stelle bei *pa leg* die Einmündungsstelle des Pankreas-Leberganges in den Darm wiedergegeben, und damit die Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm. Von Bedeutung ist die Lage der Einmündungsstelle in diesem Stadium, und zwar links etwas ventral. Das zeigt auch die Fig. 6, Taf. XXXVI, wo das Modell des Darmes

von der Ventralseite her gesehen abgebildet ist. Das innerhalb der Peritonealhülle (Textfig. 9, *p*) gelegene Darmrohr wird rings von meist locker gelagerten, lymphoiden Zellen umgeben; nur an einer Stelle (*m*) sind dieselben sehr dicht gelagert und setzen sich oralwärts in den bereits bei Textfig. 8 beschriebenen und als Milzanlage gedeuteten Zellcomplex (*m*) fort. Im oberen Theil des Schnittes (Textfig. 9) sieht man zahlreiche, gangförmig angeordnete Epithelgänge (*pa*), die, in allen Richtungen getroffen, ein Bild des Pankreas im caudalen Abschnitt wiedergeben.

Von der Einmündungsstelle des Pankreas-Leberganges in den Darm beginnt der Mitteldarm und damit der am stärksten gedrehte Abschnitt dieses Stadiums. Das zeigen die beiden Figg. 5 und 6 (*md*), Taf. XXXVI, und Querschnitte durch dieselben.

Das epitheliale Darmrohr, das in diesen Modellen ohne Peritonealhülle abgebildet ist, dreht sich auch hier im Sinne einer rechtsgewundenen Schraube. Die Anzahl der Windungen beträgt in dieser Entwicklungsperiode meist 4, und zwar sind die oralwärts gelegenen immer mehr in die Länge gezogen als die caudalen (rechts in der Figur). Am weitesten gestreckt erscheint die erste Tour des Mitteldarmes, die in ihrer ganzen Ausdehnung fast ebenso lang ist wie die 3 übrigen zusammen. Es ist das eine auffallende und bedeutungsvolle Uebereinstimmung mit den Verhältnissen, wie sie durch RÜCKERT (5) bei Selachiern festgestellt wurden.

Querschnittsbilder (Textfig. 10 und 11) mögen die speciellen Verhältnisse in diesem Abschnitt ergänzen. Dieselben sind durch die mit *e* und *f* bezeichneten Ebenen der Figg. 5 und 6, Taf. XXXVI, gelegt und zeigen den Unterschied der verschieden starken Drehung auf das deutlichste.

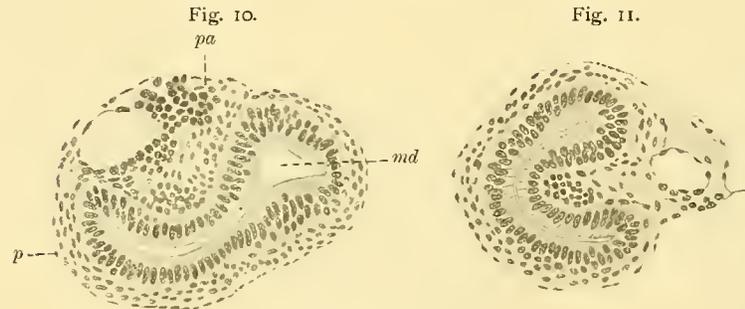


Fig. 10. Querschnitt durch den Mitteldarm von Stadium  $46\frac{1}{2}$  in der Ebene *e* der Figg. 5 und 6, Taf. XXXVI. *md* Mitteldarm, *m* Milz, *p* Peritoneum.  
Fig. 11. Querschnitt durch Stadium  $46\frac{1}{2}$  in der Ebene *md*.

Während das in Textfig. 10 noch quergestellte epitheliale Darmrohr (*md*) nur leicht in dorsoventraler Richtung gekrümmt ist, weist der Darm in der Querschnittsebene (*f*) eine einem Halbkreis nahe kommende Krümmung mit sehr kleinem Radius auf (Textfig. 11).

Auf der ganzen Strecke *e* bis *md* (Taf. XXXVI Fig. 5) beträgt die Drehung, die das Darmrohr von links nach rechts beschreibt, nicht ganz  $180^\circ$ , d. h. nicht eine halbe Tour. Aber schon hinter der Ebene *md* und von hier weiter tritt der intensiv gewundene Abschnitt des Mitteldarmes auf, so dass z. B. in der Querebene *f* der grösste Querdurchmesser des Darmes sich wieder in die Horizontalebene eingestellt hat, d. h. der Darm hat auf der Strecke von *md* bis *f* sich um weitere  $90^\circ$  gedreht.

Auch in diesem Abschnitt liegt das epitheliale Darmrohr von lymphoiden Zellen umschlossen im Peritonealschlauch, und es mag darauf hingewiesen sein, dass gerade an der concaven Seite des Darmrohres wie in einer Rinne die Lymphocyten in dichten Haufen angeordnet liegen. Aber diese Einbuchtung ist nicht direct vergleichbar mit jener von RABL (9) und RÜCKERT (5) beschriebenen und als Längsrinne oder seitliche Einfaltung bezeichneten Bildung, wie sie bei Selachiern vorkommt. Nach RÜCKERT (5) ist die Längsrinne eine seitliche Einbuchtung des noch gestreckt verlaufenden Schlauches, die gesteigert zu einer förmlichen Einrollung führt. Die Längsrinne ist nach seinen Untersuchungen völlig unabhängig von der Drehung entstanden, und aus ihr leitet sich durch Verstärkung der rinnenartigen Einbiegung eine besondere Form des Spiraldarmes ab, der sog. „gerollte Spiraldarm“.

Der in Textfig. 11 abgebildete Querschnitt des Mitteldarmes erscheint nun in der That rinnenartig zusammengebogen und es fragt sich: ist diese Einbuchtung thatsächlich vorhanden oder nur vorgetäuscht? Die richtige Deutung dieses Bildes hat RÜCKERT (5) gegeben. Die von ihm in den Textfigg. 12—14 und 17—20 abgebildeten Schnitte „sind wohl in der Querebene des Rumpfes und des ganzen Spiraldarmes geführt, das Epithelrohr aber treffen sie nicht der Quere nach, sondern in einer schrägen Richtung<sup>1)</sup>, welche sich um so mehr der longitudinalen nähert, je enger gezogen die Spirale des Rohres ist.“ Und ein in der Höhe *f* der Fig. 5, Taf. XXXVI, durch den Mitteldarm wirklich quer geführter Schnitt zeigt keine Spur einer Einbuchtung, sondern, wie die beistehende Contourzeichnung Textfig. 12 ergibt, die Form einer kurzen Spindel mit abgeflachter, ja sogar ausgebuchteter Wand. Ich füge bei, dass an einigen Stellen des Mitteldarmes in diesem Stadium der Spiraldarm bei *Ceratodus* wirklich Einbuchtungen zeigt, aber diese Bildungen sind in Genese und Bedeutung vollkommen verschieden von der Längsfalte des Selachierspiraldarmes, denn bei *Ceratodus* existirt a priori keine Längsfalte, und die rinnenförmige Einbiegung am Selachierdarm verstreicht wieder in „Folge der fortschreitenden spiraligen Aufwindung des Rohres durch die Drehung“ (RÜCKERT, 5). In Textfig. 13 gebe ich noch einen Querschnitt durch den Enddarm des Modelles 5 durch die Ebene *g*, also etwa in der Mitte durch diesen Darmtheil gelegt.

Darmrohr und Darmlumen zeigen hier eine spindelförmige Form, die grösste Queraxe ist von oben links nach unten rechts eingestellt. Das Epithel ist mehrschichtig; die dem Lumen zugekehrten Zellen sind hoch, cylindrisch, mit spindelförmigen Kernen, untermengt mit wenigen Becherzellen. Die darunterliegenden Zellen zeigen mehr cubische Form mit runden Kernen. Die obersten Zellen tragen an ihrem freien Rande einen deutlichen Cuticularsaum. Das ganze Epithelrohr wird von circular angeordneten, mesodermalen Zellen (*mes*) umschlossen. Weiter caudal ändert sich die Stellung des Darmes in der Weise, dass die grössere Queraxe sich von links nach rechts im Sinne der Uhrzeigerbewegung um etwa 45° dreht. Es führt also der Darm auch in seinem Endabschnitt eine, wenn auch geringe, Drehung aus, die wenig mehr als eine Achteldrehung in der Richtung einer nach rechts gedrehten Schraube beträgt. Es beschreibt demnach in diesem Stadium der Darm vom Oesophagus bis zum After im Ganzen  $5\frac{1}{4}$  Touren.

Aber die Anzahl der Windungen ist für gleichaltrige Stadien nicht constant und kann an Zahl bei älteren Embryonen jüngeren gegenüber sogar zurückbleiben. Das zeigt auch der älteste mir zur Verfügung stehende Embryo aus SEMON's Material, der als Stadium 48 bezeichnet ist.

Ich habe von dem Darmkanale dieses Embryos sowie von dessen Anhangsorganen zwei Modelle angefertigt, die in den Figg. 8, 9 und 10, Taf. XXXVI, in verschiedenen Ansichten wiedergegeben sind. Auch hier wurde, wie beim vorhergehenden Stadium, das Epithelrohr modellirt. Bei einem Vergleiche der beiden Figg. 5 und 8, Taf. XXXVI, fällt an letzterer die bedeutende Dickenzunahme des Darmes in allen Querdurchmessern in die Augen, während in Bezug auf das Längenwachsthum keine oder nur eine geringe Zunahme eingetreten ist. Diese Erscheinung erklärt sich aus den nunmehr veränderten Lebensbedingungen des Embryos.

Bis zum Stadium 48 konnte der Embryo durch die Resorption des Dotters von seinem eigenen

Fig. 12.



Fig. 13.

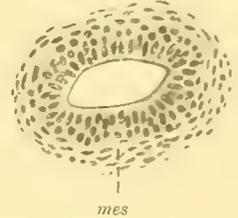


Fig. 12. Querschnitt des Darmes (Aussencontour) senkrecht auf die Lichtungsaxe des Stadiums  $46\frac{1}{2}$ .

Fig. 13. Querschnitt durch den Darm von Stadium  $46\frac{1}{2}$  in der Ebene der Fig. 5, Taf. XXXVI. *mes* Mesoderm.

1) Im Originale nicht gesperrt.

Materiale leben. Der Darm hatte keine andere Aufgabe zu erfüllen, als das in Lösung kommende Dottermaterial zu resorbieren. Eine Aufnahme von Nahrungsstoffen von aussen war nicht nothwendig, ja sogar unmöglich, da, wie wir gesehen haben, ein zeitweiliger Verschluss im Bereiche des Vorderdarmes existirte. Vom Stadium  $46\frac{1}{2}$  ab war diese temporäre Verlegung des Darmlumens wieder aufgehoben und zugleich die Resorption des Dotters abgeschlossen. Damit war einerseits die Möglichkeit, andererseits die Nothwendigkeit einer neuen Art von Darmfunction gegeben.

So sehen wir denn in der Folge die Ernährung des Körpers von aussen her sich einleiten und von nun ab das Darmlumen namentlich mit Pflanzenresten erfüllt. Die directe Folge dieser Thatsachen ist eine compensatorische Erweiterung des Darmkanales, die im Verlaufe der Entwicklung zu jener äusseren Configuration des Darmes führt, wie sie in den Figg. 8 und 9, Taf. XXXVI, des Stadiums 48 vor Augen tritt. Auch hier findet sich dieselbe Gliederung des Darmes wieder, wie ich sie im Stadium  $46\frac{1}{2}$  beschrieben habe: es lassen sich Vorder-, Mittel- und Enddarm unterscheiden, und die Marken für die Begrenzung dieser Abschnitte sind dieselben wie früher. Die Grenze von Vorder- und Mitteldarm ist durch die Einmündungsstelle des Pankreas-Leberganges (*leg* und *m leg* Taf. XXXVI, Fig. 8 und 9) gegeben. Weniger präcise ist auch hier die Sonderung zwischen Mittel- und Enddarm. Hier bildet das Ende der Darmspirale die Scheidegrenze, die in Folge der verschieden grossen Anzahl der Darmwindungen, ihres mehr oder minder gestreckten Verlaufes, sowie ihres allmählichen Auslaufens keine scharfe sein kann.

Ich wende mich zur Beschreibung der beiden Modelle 8 und 9 der Taf. XXXVI, von denen das erstere den Darm von der Ventralseite, das letztere von der Dorsalseite gesehen wiedergibt. In Fig. 8, Taf. XXXVI, ist die Leber-Pankreasanlage nicht eingezeichnet, wohl aber das Endstück des Leber-Pankreasganges (*leg*). Dadurch war es möglich, Lage und Beziehung der Lungenanlage (*lg*) zum Darm anschaulich zu machen.

Der Vorderdarm verjüngt sich in seinem oralen Theil und nimmt hier im Querschnitt eiförmige Form an; weiter caudalwärts verbreitert er sich mehr und mehr und beginnt sich in der Richtung von links nach rechts zu drehen in der Weise, dass derselbe bis zur Stelle der Einmündung des Leber-Pankreasganges eine Viertel-Spiraltour ausgeführt hat. Die Wandung des Vorderdarmbodens ist glatt, wenig dorsalconvex gekrümmt; am Dach entlang verlaufen mehrere, gegen das Lumen vorspringende und auch aussen am Epithelrohr sichtbare, niedere Falten. Unmittelbar hinter der Kiemenregion, etwas rechts von der Mittelebene, nimmt die Lungenanlage ihren Ursprung (*lg* Taf. XXXVI, Fig. 8). Ihre Entwicklung wird auf p. 72 (404) eingehend geschildert werden, ebenso sollen in einem speciellen Abschnitt die Untersuchungen über Pankreas, Leber und Milz, sowie das Verhalten des Leber-Pankreasganges mitgetheilt werden. Ich schliesse hier an die Beschreibung des Vorderdarmes diejenige des Mitteldarmes (*md* Taf. XXXVI, Fig. 8 und 9) an. Dieser Darmabschnitt bildet den grössten Theil des ganzen Darmtractus: in seiner Längenausdehnung beträgt er mehr als ein Drittel der ganzen Darmlänge, von der Kiemenregion an gerechnet bis zum After. Die transversalen Darmdurchmesser sind hier an allen Stellen grösser als in der Region des Vorder- und Enddarmes. Dadurch ist selbstverständlich eine bedeutend grössere Flächenausdehnung der Mitteldarmwand bedingt, die durch die spiralige Anlage dieses Darmtheiles, sowie das Auftreten sekundärer Bildungen, z. B. von Falten, eine weitere Steigerung erfährt.

Ich habe bereits oben [p. 61 (393)] darauf hingewiesen, dass die Anzahl der Darmwindungen für Embryonen ein und desselben Entwicklungsstadiums eine sehr verschiedene sein kann, und ein Vergleich der Serien mit specieller Rücksicht hierauf zeigt, dass sogar ausgewachsene Thiere im Vergleich mit Embryonen eine geringere Zahl Touren aufweisen können.

Das sind Verhältnisse, die auch von H. AYERS (10) für vollkommen entwickelte Thiere bestätigt

wurden. Nach seinen Angaben finden sich in der Spiralklappe 5—9 Windungen. Davon abweichend erscheinen die diesbezüglichen Angaben von A. GÜNTHER (11), der findet, dass „the intestine is traversed throughout by a spiral valve, which performs nine gyrations“.

Die von mir selbst daraufhin untersuchten Darmtractus von 3 ausgewachsenen Thieren, die ich ebenfalls der Güte des Herrn Professor SEMON verdanke, zeigten in dem einen Fall 5, in dem anderen  $7\frac{1}{2}$  und 9 Touren, und zwar constant von links nach rechts gedreht.

In dem in den Figg. 8 und 9, Taf. XXXVI, abgebildeten Stadium 48 lassen sich mit Einschluss der Vorderdarmdrehung 4 Touren zählen, bei einem anderen ebenfalls reconstruirten, gleich alten Stadium sind es  $5\frac{1}{4}$  Windungen.

Von meinen Beobachtungen weichen die von R. SEMON (1) in den beiden Textfig. K und L p. 10 der Normentafel gegebenen Abbildungen in einiger Hinsicht ab. In der Textfig. K ist das Totalpräparat des Darmtractus im Stadium 47 gezeichnet. Es finden sich da 8 Touren, die in der Richtung einer von rechts nach links verlaufenden Schraube verlaufen. In dem älteren in Textfig. L abgebildeten Stadium 48 ist, soweit aus der Figur ersehen werden kann, eine weitere halbe Tour hinzugetreten und die Verlaufsrichtung der Windungen ebenfalls von rechts nach links. Die beiden Figuren sind nach mündlicher Mittheilung von H. Prof. SEMON im Spiegelbilde nach Aufsichtspräparaten wiedergegeben und die jeweils nach unten, d. h. ventral ziehende Hälfte der Spiraltouren als im durchscheinenden Bilde gesehen eingetragen. Dadurch erklärt sich einerseits die Umkehr der Spiraltourrichtung von rechts nach links, anstatt von links nach rechts, andererseits erscheint die Zahl der Windungen um das Doppelte vermehrt. Sie beträgt also in Wirklichkeit im vorliegenden Falle nur die Hälfte, somit 4 resp. circa  $4\frac{1}{2}$  Touren.

Vergleicht man den Spiraldarm dieser älteren *Ceratodus*-Stadien mit dem in Modell C von RÜCKERT (5) abgebildeten Spiraldarm eines *Pristiurus*-Embryos von 28 mm Körperlänge, so findet man bei *Ceratodus* die Anordnung der Touren nicht so regulär in Spiralen gedreht wie dort. Bei *Pristiurus* folgen sich dieselben in regelmässiger Folge und nehmen nur in oraler Richtung ganz allmählich an Höhe zu. Die vorderste Tour ist unter Bildung einer halben Windung am meisten in die Länge gezogen.

Betrachtet man das von der Ventralseite wiedergegebene Darmmodell des *Ceratodus* (Taf. XXXVI, Fig. 8), so erkennt man, dass die erste Spiraltour etwas höher als die zweite ist, und umgekehrt erscheinen die Verhältnisse im dorsalen Gebiet (Taf. XXXVI, Fig. 9). Aber diese Differenz der Höhen der Spiraltouren ist nur eine scheinbare und durch die verschiedene Breite des regelmässig gedrehten Abschnittes bedingt. Es ist diese Erscheinung der Ausdruck eines zu dieser Zeit neu aufgetretenen Entwicklungsprocesses.

Mit dem Beginn der Nahrungsaufnahme von aussen nimmt, wie oben ausgeführt wurde, der Querschnitt des Darmes zu, und zwar vergrössert sich derselbe um das 2—3-fache. Diese Dickenzunahme des Darmes beruht aber nicht auf einer passiven Ausdehnung des Rohres allein durch die Darmcontenta, dazu tritt noch eine active Erweiterung desselben, die ja wohl primär durch ersteren Factor mitveranlasst sein mag.

Es zeigen sich nämlich auf Querschnittsbildern durch den Mitteldarm des Stadiums 48 an den Ebenen  $x$  der Figg. 8 und 9, Taf. XXXVI, faltenförmige Aus- resp. Einstülpungen der Darmwand, Verhältnisse, die in den Textfigg. 14 und 15 an den Stellen  $r$  und  $r_1$  wiedergegeben sind. Die so sich präsentirenden Falten entsprechen Quer- resp. Schiefschnitten durch die um den Darm spiralgig ziehende Falte  $x$  der Figg. 8 und 9, Taf. XXXVI. Die in Textfig. 15 mit  $f$  bezeichnete Einstülpung ist natürlich aussen am Modelle ebensowenig zu sehen wie  $f$  und  $f_1$  in Textfig. 14. Sie werden beide von der darüber hinziehenden Falte  $r$ , in Textfig. 14 von der Doppelfalte  $r, r_1$  verdeckt. Verfolgt man die ganze Querschnitt-

serie, so fällt sofort auf, dass sich am freien Rand der spiralig verlaufenden Darmfalte  $x$  (Tafelfigg. 8 und 9,  $r$  und  $r_1$  der Textfigg. 14 und 15) eine relativ grosse Anzahl von Kerntheilungsfiguren findet. Das lässt den sicheren Schluss zu, dass gerade an der Kuppe der Falten ein sehr intensives Wachstum statthaben muss.

Da der Grössenzunahme des Darmes in transversaler Richtung bei ihrem verhältnissmässig raschen Wachstum ein passiver Widerstand in dem der Darmwand eng anliegenden Peritonealschlauche und der Körperwand entgegen steht, so muss es, wenn anders eine Oberflächenvergrösserung der Darmwand erfolgen soll, zu einer gewissen Zeit zu einer Faltenbildung kommen. Daraus und aus dem activen Wachstum der Darmwand in transversaler Richtung erklären sich die Bilder, die in den Textfigg. 14 und 15 wiedergegeben sind, und die in einer gegenseitigen Ueber- und Unterschiebung der Darmwand bestehen, die ich in diesem Falle nach dem Vorgange RÜCKERT's (5) in modificirtem Sinne als Einrollung bezeichnen will. Damit hat RÜCKERT einen ganz bestimmten und von ihm genau präcisirten Entwicklungsvorgang am Selachierdarm gekennzeichnet. Er versteht darunter „eine seitliche Einbiegung des noch

Fig. 14.

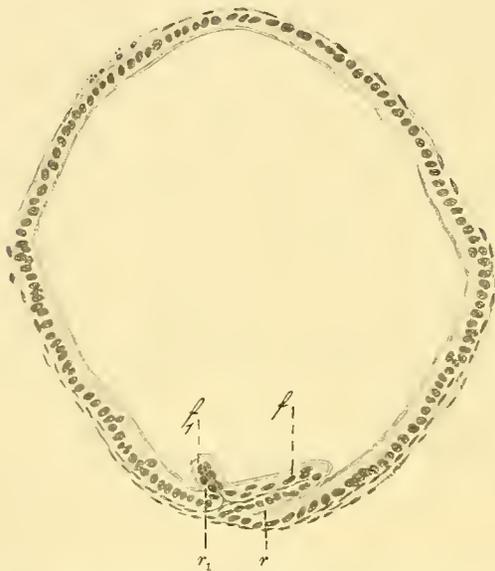


Fig. 15.

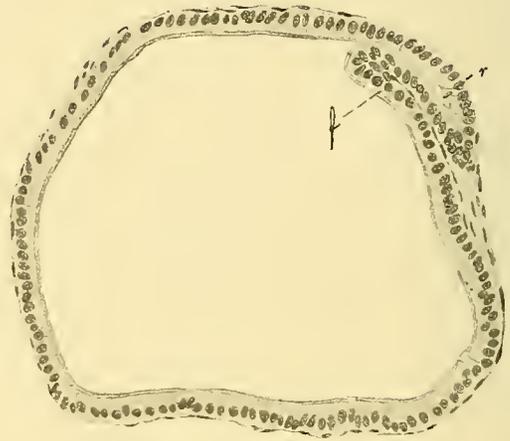


Fig. 14. Querschnitt durch den Darm von *Ceratodus* im Stadium 48 durch die Ebene  $x$  der Fig. 8, Taf. XXXVI.  $f$  und  $f_1$  innere,  $r$  und  $r_1$  äussere übergreifende Falten.

Fig. 15. Querschnitt durch den Darm von *Ceratodus* im Stadium 48 durch die Ebene  $x$  der Fig. 9, Taf. XXXVI.  $f$  innere,  $r$  äussere übergreifende Falte.

gestreckt verlaufenden Schlauches zu einer Längsrinne, welcher Process sich zu einer förmlichen Einrollung steigern kann“. Den durch Einrollung entstandenen Abschnitt des Selachierdarmes bezeichnet nun RÜCKERT als Rollspirale zum Unterschied von der „Drehspirale“, d. h. dem durch Drehung entstandenen Darm. Drehung und Rollung kommen zu gewisser Zeit nicht an ein und demselben Abschnitt des Selachierdarmes vor, diese verliert sich vielmehr, wie oben bereits erwähnt, an derjenigen Stelle, wo die Drehung beginnt. Damit ist klar der Anschauung RÜCKERT's über diesen Vorgang bei Selachiern Ausdruck gegeben.

Ich habe nun die Bezeichnung Rollung für eine Etappe der Entwicklung des *Ceratodus*-Spiraldarmes entlehnt, die sich im Wesentlichen als ein Auswachsen der freien Ränder der Darmspirale charakterisirt und kurz vor Stadium 48 einsetzt. Damit muss aber keine weitere Drehung des Spiraldarmes verbunden sein: die Anzahl der Spiraltouren kann von diesem Zeitpunkt an constant bleiben, und ihre weitere Zu-

nahme ist sogar von jetzt ab sehr beschränkt. Dieser als Einrollung des *Ceratodus*-Darmes bezeichnete Process ist weiter nichts als eine Vergrößerung der Gesamtdarmoberfläche, die aber bei dem beschränkten Raume innerhalb der Leibeshöhle nicht mehr in Form einer einfachen Verbreiterung des Querdurchmessers, sondern auf dem Wege der Faltung erfolgt. Denkt man sich das Epithelrohr in verschiedenen Entwicklungsstadien aufgeschnitten und flach ausgebreitet, so träte dem Gesagten zu Folge keine wesentliche Verlängerung, wohl aber eine gradatim zunehmende Vergrößerung des transversalen Durchmessers der Darmoberfläche in Erscheinung.

Verfolgt man die in Fig. 9, Taf. XXXVI, mit *x* bezeichnete Falte weiter caudalwärts, so sieht man dieselbe unter allmählicher Höhenabnahme in einer weithin gezogenen Tour sich verlieren. Damit ist ein wesentlicher Unterschied zwischen dem embryonalen Selachierdarm einerseits und dem *Ceratodus*-Spiraldarm andererseits gegeben. Denn nach der Beschreibung und Abbildung, die RÜCKERT (5) von einem 28 mm langen *Pristiurus*-Embryo (Fig. C) giebt, beschreibt der Darm dieses Embryos  $7\frac{1}{2}$  Touren, und die 7 hinteren verlaufen ziemlich in der gleichen Richtung, eine Verlängerung der letzten findet sich nicht, wohl aber ist die vorderste halbe Windung mehr in die Länge gezogen.

Es fehlt mir von dem oben beschriebenen *Ceratodus*-Stadium 48 ab weiteres Material, und es besteht also von hier ab bis zu dem ausgebildeten Darm des *Ceratodus* eine Lücke. Ein Vergleich des ältesten Embryonalstadiums mit dem ausgebildeten *Ceratodus*-Darm ergibt aber, dass mit jenem letzten Embryonalstadium die definitive Form in der Hauptsache erreicht ist.

Ich gebe im Folgenden unter Berücksichtigung der von A. GÜNTHER (II) gegebenen Beschreibung des Spiraldarmes von *Ceratodus* eine kurze Darstellung der einschlägigen Verhältnisse an der Hand des mir zu Gebote stehenden Materials ausgewachsener Thiere.

Eröffnet man die Bauchhöhle eines ausgewachsenen *Ceratodus* durch einen etwas lateral von der Medianlinie geführten Sagittalschnitt, so sieht man an Alkoholpräparaten den immer strotzend gefüllten Darm im vorderen Abschnitt schwarzbraun, im hinteren dunkelblau gefärbt. Der ganze Darmkanal hat die Form einer Spindel mit vorn abgestumpften, hinten spitz auslaufendem Pol, d. h. er verjüngt sich in oro-caudaler Richtung. An seiner Ventralseite, etwa der Mediane entlang, entspringt ein ventrales, etwa 1 cm hohes Mesenterialblatt; doch fixirt dasselbe den Darm an die Bauchwand nicht in Form einer kontinuierlichen Lamelle, sondern an zwei Stellen zeigen sich Lücken: eine grössere orale etwa in der Gegend hinter dem Magen, und eine kleinere, caudale, unmittelbar vor dem After.

Ich gebe zum Vergleiche die von A. GÜNTHER (II) mitgetheilten Beobachtungen wieder, die gerade in Bezug auf letzteren Punkt von den meinen abweichen: „This large intestinal sac is fixed by a ligament . . . to the ventral surface of the cavity; this very peculiar ligament commences from the first turn of the spiral valve and is continued to the end of the intestine, fixing it, not exactly along the median line of the abdomen, but somewhat to the right hand of it. It is a very strong ligament and, behind, firm like a tendon; there is a slit in it . . ., on the level of the pelvis<sup>1)</sup>, allowing of communication between the two sides of the abdominal cavity. The ventral portion of the upper part of the intestine is without mesenteric ligament.“

Das ventrale Mesenterium ist eine ziemlich starke, am conservirten Objecte undurchsichtige Lamelle; das dorsale Mesenterium ist kurz und derb, der Darm liegt hier der Wirbelsäule dicht an. Bei eröffneter Bauchhöhle zeigt sich aussen am Darm die spiralige Drehung nur schwach angedeutet. Entfernt man aber das viscerale Peritoneum, so lässt sich die Anzahl der Touren des Mitteldarmes genau feststellen. Dieselbe

1) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

schwankt, wie bereits oben angegeben, von 5—9, und kann ich demnach A. GÜNTHER'S Angaben nicht als für alle Fälle zutreffend bestätigen. Seine Beschreibung besagt: „The intestine is traversed throughout by a spiral valve, which performs nine gyrations<sup>1)</sup>. The extent of the intestine traversed by the first turn is the greatest, measuring about 4 inches; the second is much shorter, and the following are of nearly the same length as the second; the last two or three are again lengthened<sup>1)</sup>. The valve retains its spiral course nearly to its end, which is close to the vent.“

Von besonderem Interesse ist die hier auch von A. GÜNTHER hervorgehobene Beobachtung über das Verhalten der 2 oder 3 letzten Spiraltouren, die im Vergleich mit den unmittelbar davor liegenden mehr in die Länge gezogen sind, und zwar ist es gerade die letzte, wie ich hervorhob, die, weit ausgezogen, das Ende des Mitteldarmes bezeichnet. Durch dieses Verhalten der Endspiralen ist dem *Ceratodus*-Darm ein charakteristisches Merkmal aufgeprägt, das ihn selbst von einer nahe verwandten Gruppe, von *Lepidosiren*, unterscheiden lässt.

Fig. 16.



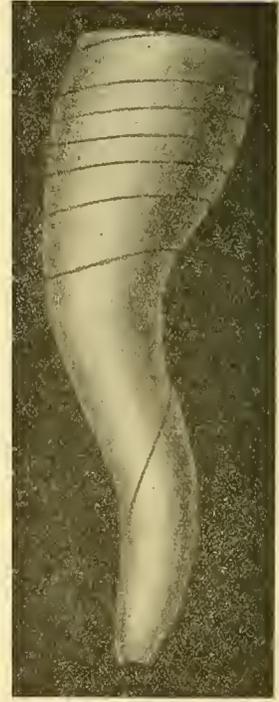
Fig. 17.



Fig. 18.



Fig. 19.

Fig. 16. Darmkanal von *Lepidosiren paradoxa* nach J. G. KERR.Fig. 17. Spiraldarm eines *Aranthias*; älterer nicht ausgewachsener Embryo.Fig. 18. Spiraldarm von *Ceratodus* im Stadium 48, Totalpräparat.Fig. 19. Spiraldarm von *Ceratodus*, ausgewachsenes Thier, Totalpräparat.

Am Spiraldarm von *Lepidosiren* beschreibt H. AYERS (10) 5—9 Windungen, von denen die erste die grösste ist, während die nach hinten folgenden immer kleiner werden. Wie eine Abbildung von J. G. KERR (12) eines eben ausgeschlüpften Embryos von *Lepidosiren* (Textfig. 16) erkennen lässt, beschreibt hier der Mitteldarm circa  $5\frac{1}{2}$  Umdrehungen, die in orocaudaler Richtung schmaler und kürzer werden, also Zustände aufweisen, wie sie sich in ähnlicher Weise, jedoch bei vermehrter Tourenzahl, auch bei Selachiern

1) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

finden. Und doch bestehen Merkmale, die auch diesen Darm von ähnlichen Bildungen bei anderen Thierklassen charakterisiren.

Ich gebe in den 3 folgenden Textfigg. 17, 18 und 19 Abbildungen von 3 weiteren verschiedenen Spiraldärmen. Textfig. 16 zeigt den spät-embryonalen Darm von *Lepidosiren* nach einer Abbildung von J. G. KERR, Textfig. 17 den ausgebildeten Darm eines Selachiers, und zwar von *Aconthias* nach einem Totalpräparat, Textfig. 18 den Spiraldarm von *Ceratodus Forsteri* im Stadium 48 und die Textfig. 19 den Darm von *Ceratodus*, aber im ausgewachsenen Zustand; die beiden letzten Figuren sind ebenfalls nach Totalpräparaten entworfen.

Die Unterschiede sind in die Augen fallend.

Das Charakteristische des *Lepidosiren*-Darmes wurde oben schon hervorgehoben, auch auf die Eigenthümlichkeiten des Selachierdarmes wurde bereits hingewiesen. Hier sei nur betont, dass die vorderste der Touren (in den vier Abbildungen ist oben das orale, unten das caudale Ende) lang ausgezogen ist, während die folgenden in gleich quergestellter Richtung bis ans Ende verlaufen. Nur die zweite und ganz wenig die dritte Tour zeigen noch nicht die freien Ränder parallel, die Touren sind auf der einen Seite (rechts in der Figur) etwas höher. Fast dasselbe Bild zeigt der von RÜCKERT (5) in der Fig. C wiedergegebene embryonale Darm eines *Pristiurus*-Embryos von 28 mm Körperlänge. In wesentlichen Punkten abweichend von dem Selachierdarm ist der Mitteldarm von *Ceratodus Forsteri* sowohl im embryonalen, wie die Textfig. 18 ihn zeigt, und im ausgewachsenen Zustande (Textfig. 19).

Beide Abbildungen lassen sofort denselben Grundtypus erkennen, wenn auch hier oder dort die charakteristischen Formeigenthümlichkeiten mehr minder prägnant erscheinen; sie wurden im Verlaufe der Ausbildung entweder durch secundäre Bildungen — Ueberlagerung — verwischt oder haben eine excessivere Weiterentwicklung erfahren. So zeigen beide Formen die orale Tour höher, d. h. weiter ausgezogen, und am embryonalen Darm (Textfig. 18) ist auch die zweite und dritte noch länger als die folgenden. Das sind fast querverlaufende Touren, also mit anderen Worten sehr stark gedrehte, und beginnen in beiden Fällen mit der vorletzten Tour wieder eine grössere Ausdehnung zu zeigen, die dann, in die letzte übergehend, in der charakteristischen Weise langgezogen endet.

Es lassen sich nun mit Rücksicht auf den Verlauf der Windungen zwei Typen des Spiraldarmes unterscheiden.

Die eine Form findet sich bei Selachiern und *Lepidosiren*. Ihr kommen eine oder mehrere langausgezogene orale, aber kurze caudale Touren zu.

Eine zweite Art ist die von *Ceratodus*, wo sowohl die oralen wie caudalen Windungen in die Länge gezogen sind.

Allen Arten gemeinsam sind die langgezogenen oralen Touren, und bei beiden Arten ist die Spirale im Sinne einer von links nach rechts gewundenen Schraube gedreht.

Zum Typus 1 zählt auch der Darm von *Protopterus annectens*. Darüber liegt auch eine von BASHFORD DEAN am lebenden Thiere gemachte Beobachtung vor, die auf die interessante Thatsache hinweist, dass die frischen Excremente dieses Lungenfisches in exacter Weise die Form des Darmes aufgeprägt zeigen. Ihre Form ist spindelförmig und auf ihrer Aussenseite zeigt sich der Abdruck einer von links nach rechts gedrehten Schraubentour. Soweit aus den von BASHFORD DEAN gegebenen Figuren ersichtlich ist, führt der Darm 3–4 Windungen aus, die in orocaudaler Richtung an Höhe abnehmen (Textfig. 20), so dass die vorderste Tour die längste, die hinterste die kürzeste Strecke der Darmlänge einnimmt. Es gehört demnach der *Protopterus*-Darm zu einem Typus, wie ihn Selachier und *Lepidosiren* besitzen.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass ausser bei den oben angeführten Thiergruppen eine sog.

Spiralklappe noch bei den Ganoiden, besonders bei den Stören, bei *Polypterus*, *Amia* und *Lepidosteus* vorkommt. Der Spiraldarm dieser Formen hat ein charakteristisches Merkmal: unmittelbar hinter dem Pylorus liegt eine mehr oder minder grosse, klappenfreie Strecke des Mitteldarmes. Bei *Acipenser* und *Amia* bildet der Mitteldarm in seinem vorderen Abschnitt eine Schlinge, an seinem caudalen Ende sind noch 3 Windungen vorhanden. Es ist also hier die Spiralfalte im oralen Mitteldarmabschnitt verschwunden, und an ihre Stelle ist eine andere Einrichtung getreten, die Darmoberfläche zu vergrössern: die Schlingenbildung. Zugleich mit dem Zurückweichen der Spiralfalte aus dem oralen in den caudalen Theil geht eine Verlängerung des klappenfreien Bezirkes einher. Daraus schliesst GEGENBAUR (14): „mit der Zunahme der Darmlänge muss die ursprüngliche Bedeutung der Falte verloren gehen. Diese Zunahme ist bei *Amia* und *Lepidosteus* erfolgt, bei denen nur die letzten Windungen der Klappe sich erhalten.“

Demnach würde der primitive Typus des Spiraldarmes derjenige sein, welcher, wie z. B. von *Ceratodus Forsteri*, im vorderen Bereich des Mitteldarmes die Spiralklappe zeigt; den phylogenetisch jüngeren besässen dann einige Selachier, sowie *Lepidosiren*, wo, die Hauptzahl der Spiraltouren an das Ende des Darmes verschoben ist, die oral in langgezogene Windungen übergehen. Eine Mittelstellung käme dem Spiraldarm einiger Selachier zu, wie z. B. *Acanthias vulg.*, wo die Spiralfalte unmittelbar hinter dem Pylorus beginnt und sich bis zum Enddarm erstreckt, während

bei anderen Haien, z. B. *Galeus canis*, bereits eine klappenfreie Zone, die Bursa Entiana, eingeschoben ist. Der höchstorganisirte Darm wäre dann der einiger anderer Haie und der Rochen, wo nach einem längeren, klappenlosen Mitteldarm die Spiralfalte nach dem Ende verschoben ist.

Es ergibt sich hieraus wohl so viel, dass das Auftreten der Schlingenbildung im Darmkanal eine sekundäre Erscheinung ist, die zu immer grösserer Ausbildung gelangt, je höher das Individuum in der Wirbelthierreihe steht, und dass Hand in Hand mit ihr eine

Reduction des Spiraldarmes zu beobachten ist. Schwierig ist die Entscheidung zu treffen, ob sich phylogenetisch der spiralig gedrehte Darm aus dem einfach gerollten Darm im Sinne RÜCKERT's (5) ableitet oder ob beide Formen als von einander unabhängige Entwicklungsstufen a priori in Erscheinung getreten sind. Für letztere Annahme sprächen neben ontogenetischen Thatsachen auch phylogenetische Erwägungen.

Nach den Untersuchungen RÜCKERT's (5) ist die von C. RABL (9) geäusserte Anschauung, dass die Anlage der Selachierspiralklappe — bei *Pristiurus* — „zunächst unter dem Bilde einer Längsfalte in die Erscheinung“ (C. RABL, l. c.) tritt, in dem Sinne einzuschränken, dass die „Längsfalte mit Ausnahme ihres vordersten Endes sich . . . nicht in die Spiralfalte umwandelt, sondern die Spiralklappe, immer mit Ausnahme des genannten kurzen, vordern Stückes, eine andere Bildung ist, die mit der primären Längsfalte überhaupt nichts zu thun hat“ (RÜCKERT, l. c.). Das heisst mit anderen Worten, die primäre Längsfalte gewisser Selachier ist nicht durch einen mit einer wirklichen Axendrehung des Darmes (im Sinne RÜCKERT's) verbundenen Prozess entstanden, sondern ist eine Bildung für sich, hervorgerufen durch innere, im Epithel gelegene oder von aussen auf das Epithelrohr wirkende Einflüsse.

Jedenfalls ergibt sich aus dem Vergleiche der einzelnen ausgebildeten Formen des Spiraldarmes soviel mit Sicherheit, dass an dem durch Axendrehung entstandenen Spiraldarm von einer primären Längsfalte weder bei Selachiern noch bei *Ceratodus* etwas nachweisbar ist, und weiter, dass eine oral vom Spiraldarm gelegene Falte des Mitteldarmes entweder der Rest einer primären Längsfalte, einer „primären

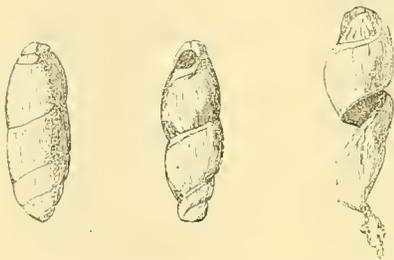


Fig. 20. Faeces von *Protopterus annectens* nach BASHFORD DEAN (13).

Einrollung“ nach RÜCKERT sein kann, oder sie verdankt ihre Entstehung der dahinter gelegenen Darmdrehung, die oralwärts das kreisrunde Rohr zu einer Rinne einfaltet.

Daraus erhellt das Unrichtige jener Anschauung, die in einer Längsfaltenbildung des vor dem Spirdarm gelegenen Abschnittes des Mitteldarmes den primitiveren Darmtheil sehen will. Dagegen spricht auch die Thatsache, dass eine spirallige Drehung des Darmes ohne vorhergehende Einfaltung des Darmrohres erfolgen kann, wie das der Mitteldarm von *Ceratodus* beweist und die Untersuchungen von K. REUTER (6) bei *Alytes obstetricans* gezeigt haben.

Leider ist ein Vergleich der *Ceratodus*-Darmentwicklung mit den in mancher Hinsicht in der Ontogenese Aehnlichkeiten zeigenden Amphibien nicht möglich. Unsere Kenntnisse von der Entstehung des Amphibiendarmes sind noch zu lückenhaft und beschränken sich noch auf so wenige Formen, dass es unmöglich erscheint, mit einiger Sicherheit hieraus Schlüsse zu ziehen.

Da war es nun gerade von grösstem Interesse, die Darmform ausgestorbener Amphibien in vergleichende Untersuchung ziehen zu können. Durch die Güte von Herrn Professor C. v. ZITTEL erhielt ich eine Anzahl zum Theil vorzüglich erhaltener Koprolithen zur Untersuchung, welche Herr Privatdocent Dr. F. BROILI im Jahre 1901 bei Seymour, Baylor County, Texas, in den Vereinigten Staaten gesammelt wurden. Das Material stammt aus dem an Amphibien, und Reptilienresten reichen Perm und gehört zwei Stegoccephalenarten an, die als *Diplocaulus* und *Eryops* bezeichnet werden. Der Grösse nach lassen sich zwei Koprolithenformen unterscheiden; eine grössere Form, welche von *Eryops* und eine kleinere, die zumeist von *Diplocaulus*, stammt. Ich gebe im Folgenden an der Hand der Figg. 11—18, Taf. XXXVI, eine kurze Beschreibung einiger dieser Koprolithen<sup>1)</sup>.

Der in Fig. 11, Taf. XXXVI in natürlicher Grösse abgebildete Koprolith besitzt eine Länge von 6,2 cm bei 2,1 cm und 1,4 cm Querdurchmesser. Seine Gestalt ist bohnenförmig, abgeplattet und von den beiden Polen der eine mehr spitz auslaufend. Die Oberfläche des Präparates zeigt eine charakteristische Configuration, welche wahrscheinlich als das Negativ der Oberflächenstructur des Darmes anzusehen ist. Im Bereiche der oberen Hälfte des Koprolithen finden sich in regelmässigen Intervallen bandartig verlaufende circuläre Impressionen, die in 7 Spiraltouren von links nach rechts ziehen. Die letzte — in der Figur unterste — Tour verläuft auf der rechten Seite bis etwa zur Mitte fast parallel zu den übrigen Windungen; von hier biegt dieselbe im scharfen Bogen zum linken Rande ab, wo sie noch etwa 1 cm weit verfolgt werden kann. Es lässt sich aber nicht mit Sicherheit entscheiden, ob diese letzte Tour bis an den unteren Pol heranreicht oder ob dieselbe sich bereits früher verliert.

Auf einem weniger gut erhaltenen Objecte (Taf. XXXVI, Fig. 12) finden sich 5 ebenfalls von links nach rechts verlaufende spirallige Impressionen, die aber in etwas grösseren Zwischenräumen als am vorigen Präparate sich folgen. Die letzte Tour ist hier nicht gut erhalten, doch scheint auch sie, soweit das zu erkennen ist, nach unten lang ausgezogen zu sein.

Um zu unterscheiden, ob diese charakteristische Structur auch im Innern, etwa in Form eines lamellosen Baues ihren Ausdruck finde, wurde durch ein Stück ein Querschliff angelegt und in Fig. 13, Taf. XXXVI, abgebildet. Es lassen sich da zwei wohldifferenzirte Zonen unterscheiden: 1) eine äussere, von circulären Bändern gebildete Rindenpartie und 2) eine innere, homogene Kernzone. Die äussere Zone ist die mächtigere, sie nimmt auf dem Querschnitt fast  $\frac{2}{3}$  der ganzen Fläche ein. Die sie zusammensetzenden, zum Theil spirallig verlaufenden Bänder sind die Durchschnitte von Lamellen und zeigen im Originalpräparat ein abwechselnd weisses und braunröthliches Colorit. Das Breitenmaass der einzelnen Bänder beträgt für die

1) Eine eingehende Beschreibung des Materials mit Beigabe einer grösseren Anzahl von Abbildungen, auch mikroskopischer Schliffe ist in den *Palaeontographica* (17) erschienen.

hellen Schichten durchschnittlich  $\frac{1}{2}$  mm, für die dunklen  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{8}$  mm, ihre Anzahl 9. Der ganze Koprolith ist also von schichtweise auf einander folgenden Lamellen gebildet, die in der äusseren Hälfte der Rindenzone in Form eines von links nach rechts aufgerollten spiralförmigen Bandes in einander übergehen. In der inneren Hälfte umkreisen die Bänder in concentrischen Ringen den homogenen Kern des Koprolithen. Dieser hat auf dem Querschnitt eine oblonge Form mit an einigen Stellen ausgezacktem Contour und braunroth marmorirter Färbung.

Um zu zeigen, wie verschieden gross diese Koprolithen sein können, gebe ich zum Vergleich in Fig. 14, Taf. XXXVI, einen kleineren wieder, der demselben System angehört wie die eben beschriebenen. Derselbe ist 1,75 cm lang und hat einen grössten Querdurchmesser von 8 mm. Die nach dem stumpfen Pol (in der Figur oben) zusammengedrängten 5 Spiraltouren folgen sich proximal dicht hinter einander; bei den beiden letzten wird die Entfernung der freien Ränder grösser, und namentlich die letzte Windung beginnt nach links hin sich länger auszuziehen. Der untere, spitze Pol zeigt deutlich an einer abgesprengten Stelle, dass auch dieser Koprolith lamellosen Bau besitzt. Es ist nun schwer zu entscheiden, ob dieser kleine Koprolith einer Jugendform von *Eryops* zuzuschreiben ist, — weist er ja doch alle charakteristischen Merkmale der Darmform dieses Stegocephalen auf, — oder ob er von einer gleich organisirten, ähnlichen, aber kleineren Art stammt. Ich erwähne noch, dass dies der einzige dieser kleinen Art in dem grossen von BROILI gesammelten Materiale ist, und nichts stände im Wege, in ihm eine embryonale Form zu sehen. Die Entwicklung des *Ceratodus*-Darmes hat gezeigt, dass von dem Zeitpunkt ab, wo die Embryonen anfangen die Nahrung von aussen aufzunehmen, die Formentwicklung des Spiraldarmes ihr charakteristisches Gepräge bereits erlangt hat und dass das Auswachsen der Windungen sowohl wie das Grössenwachsthum überhaupt erst mit dem Abschluss des Körperwachsthums zum Stillstande kommen. Aehnlich geformte Koprolithen wurden auch z. B. von A. GAUDRY (15) und L. AMMON (16)<sup>1)</sup> beschrieben.

Ersterer giebt 2 Abbildungen von Koprolithen, die in der Nähe von Autun in Südfrankreich gefunden wurden und einem permischen Reptil, *Actinodon*, zugesprochen werden.

Diese beiden Koprolithen sind ebenfalls spindelförmig und zeigen auf der oberen Hälfte spiralförmig verlaufende Touren, die in 7—8 Reihen dicht einander folgen. Die letzte unterste Spirale läuft, wie das namentlich die linke Abbildung deutlich erkennen lässt, im Bogen ablenkend gegen den unteren Pol aus. Die Verlaufsrichtung der Windung ist schwer aus den Abbildungen zu erkennen, doch glaube ich aus der linken Figur entnehmen zu können, dass die Windung nach Art einer von links nach rechts gedrehten Schraube erfolgt. Aus der Form der Koprolithen schliesst GAUDRY: „leur forme nous apprend, que les *Actinodon* avaient un intestin à valvules spirales, comme les squales actuels et les *Ichthyosaurus* secondaires.“ Auch Einschlüsse findet GAUDRY in den Koprolithen, die von ihm als Schuppen eines Ganoiden (*Palaeoniscus*) gedeutet werden und ihn zu dem Schluss führen, dass „les débris qu'ils renferment montrent que les *Actinodon* mangeaient des *Palaeoniscus*“. Auch die Koprolithen des Perms von Texas zeigen derartige oberflächlich liegende Einschlüsse, und ich verweise hier auf eine diesbezügliche Abbildung, welche meiner eingehenden Beschreibung in den *Palaeontographica* beigegeben ist.

Um aber weitere Aufschlüsse über die von diesen Thieren aufgenommene Nahrung zu erhalten und damit auch einen weiteren Beweis zu erbringen, dass es sich hier um Koprolithen handelt, habe ich durch Stücke aus der Rindenzone von Koprolithen Dünnschliffe für die mikroskopische Untersuchung anfertigen lassen, die einige allgemein interessante Befunde ergaben. Die mikroskopischen Abbildungen wurden, um diesen Theil des Themas hier nicht zu sehr auszudehnen, ebenfalls in den „*Palaeontographica*“

1) Die Litteratur ist eingehend in der Abhandlung in den *Palaeontographica* (17) berücksichtigt.

veröffentlicht. Die für die Herstellung der Schliffe verwendeten Bruchstücke waren von braunrother Farbe, und an verschiedenen Stellen der Oberfläche zeigten sich grauweiß bis gelblich gefärbte Einschlüsse in den verschiedensten Formen. Während nun die braunrothen Partien bei mikroskopischer Untersuchung ein krystallinisches oder amorphes Gefüge aufweisen, zeigen die Einlagerungen eine typische Organisation, die dem Bau eines spongiösen Knochens entspricht. In einer netzförmig verzweigten, homogenen Grundsubstanz liegen zahlreiche ovale oder spindelförmige Gebilde, die zum Theil durch eingelagerte Erdsalze, hellgelb, zum Theil schwarz, weil lufthaltig, erscheinen. Viele derselben haben keinen glatten Contour, sondern es gehen oft strahlenförmig feine, kürzere oder längere Fortsätze davon aus. Aus all dem und aus weiteren Thatsachen ergibt sich, dass wir es hier mit Knochenhöhlen zu thun haben, die in der homogenen Grundsubstanz ohne bestimmte, gesetzmässige Anordnung eingelagert sind und nur allein durch ihre feinen Fortsätze, die Primitivröhrchen, in Verbindung stehen. Ein lamellärer Bau des Knochens resp. charakteristisch angeordnete Lamellensysteme konnten nicht nachgewiesen werden.

Da die meisten der Knochenhöhlen von Erdsalzen in charakteristischer Weise ausgefüllt erscheinen, so dürfte auf die Möglichkeit hingewiesen werden, dass die Fossilisation auch die in den Höhlen gelegenen Zellen, die Knochenkörperchen, betroffen hat.

Darauf deuten auch andere Thatsachen hin.

Zwischen die Knochenbälkchen sind inselartig, aussen meist braunroth, innen grau gefärbte Felder eingelagert. Es sind die Markräume des Knochens. Von besonderem Interesse ist nun gerade die braunrothe Randpartie dieser Markräume, die als dunkler Saum diese scharf gegen die Knochenbälkchen abgrenzt. Doch liegt diese Randschicht den Knochenbälkchen nicht in Form eines kontinuierlichen, gleichbreiten Bandes an. Der dem Markraum zugekehrte Contour ist meist wellig; oft liegen auch ganz aus dem Zusammenhang gelöst 3, 4 und mehr, runde, wie Zellen aussehende braun gefärbte Gebilde der Aussen- seite der Knochenbälkchen an und rufen so ein Bild hervor, wie es allgemein in der Histologie der Knochen als die den Knochenbälkchen aufsitzenden Osteoblastenreihen bekannt ist. Grösse, Anordnung und Lage dieser Gebilde ist so charakteristisch, dass zum mindesten der Hinweis auf ihre Aehnlichkeit mit den Osteoblasten recenter Knochen berechtigt erscheinen dürfte.

Damit ist mit grösster Wahrscheinlichkeit die Koprolithennatur dieser Gebilde und ferner erwiesen, dass in den Koprolithen dieser permischen Stegocephalen Knochenreste eingeschlossen sind, die, wie wohl angenommen werden darf, mit der Nahrung in den Verdauungskanal gelangten.

Wie bereits erwähnt, beschreibt auch L. AMMON (16) zwei ähnlich geformte Koprolithen, von denen der eine in dem Grenzkalclager der Königsberger Schichten (unteren Cuseler Schichten) von Wolfstein im Lauterthal in der Pfalz gefunden wurde und einem Saurier zugeschrieben wird. Der grössere unterscheidet sich von den in Texas und Autun gefundenen durch die geringere Anzahl und viel grössere Höhe der Windungen, deren, soweit es die Abbildungen resp. das Präparat erkennen lässt, 2 vorhanden zu sein scheinen. Ein kleinerer lässt mit genügender Sicherheit 3 Spiraltouren erkennen, die auch hier wie bei dem grösseren auf den einen Pol zusammengedrängt sind. Seine Fundstätte war das Kalkkohlenflötz auf der Kohlenhalde von Hundheim am Glan und stammt nach AMMON von einem *Sclerocephalus*. In seiner Masse finden sich wie bei den Koprolithen von Autun zahlreiche Schuppen von Fischen (*Palaeoniscus*).

Einen ganz anderen Typus als die eben beschriebenen zeigen die in den Figg. 15, 16, 17 und 18, Taf. XXXVI, abgebildeten Koprolithen aus dem Perm von Texas. Abgesehen von ihrer Kleinheit und der einer kurzen Spindel mit abgestumpften Enden gleichenden Form charakterisirt sie der durchweg scharf ausgeprägte Abdruck einer spiraligen Impression. Meist sind es nur 3—5 Windungen, die in gleichen Abständen von einem Pol bis zum anderen ziehen. In der Configuration der Spindel besteht also eine gewisse

Analogie mit jener des Selachierdarmes, doch scheint eine, an dem einen Pol gelegene, länger ausgezogene Tour, wie sie bei diesem am oralen Ende constant gefunden wird, zu fehlen, wenigstens nicht scharf ausgeprägt zu sein. Ich verweise mit Rücksicht auf diesen Punkt namentlich auf die Fig. 16, Taf. XXXVI, wo der untere Abschnitt diese längere Tour zeigen und demnach dem oralen Theil des Darmes entsprechen dürfte.

Ich habe mich im Vorausgehenden im Wesentlichen auf die Beschreibung der äusseren Form der Koprolithen beschränkt und die Anschauung zu begründen gesucht, dass diese Gebilde thatsächlich Koprolithen seien. Die Deutung dieser fossilen Kothsteine und die Möglichkeit, von ihnen auf eine bestimmte Structur des Darmes zu schliessen, bedarf noch eingehender Untersuchungen, die in einer speciellen Abhandlung gegeben werden wird. Es sind das hauptsächlich zwei Punkte, die hier in Erwägung zu ziehen sein werden; vor allem die Frage: geben die Koprolithen einen Abdruck des ganzen Darmtractus wieder oder nur eines Theiles davon, indem vielleicht der Koth beim Hindurchgleiten durch den Darm speciell vom Enddarm resp. nur vom Ende des Mitteldarmes die charakteristische Configuration desselben eingedrückt erhält? Weiter ist zu entscheiden: haben wir in den Koprolithen nur diese, d. h. die fossilisirten Faeces vor uns, oder ist bei der Versteinering des ganzen Thieres die Darmwand zusammen mit ihrem Inhalt in diesen Process miteinbezogen worden?

Das sind Fragen, die für die Charakteristik des Darmes dieser permischen Amphibien von fundamentaler Bedeutung sind und die in der Specialabhandlung eingehende Würdigung finden sollen.

## II. Entwicklung der Lunge.

Ich habe im vorausgegangenen Abschnitte an verschiedenen Stellen einige Phasen der Entwicklung der Lunge erwähnt; es hat sich aber dabei um Stadien gehandelt, die vorgerücktere Stufen darstellen. Die erste Andeutung einer beginnenden Lungenanlage findet sich im Stadium 44, und zwar, wie bereits SEMON (I) in den Normentafeln berichtet, unmittelbar hinter der Kiemenregion und vor dem Anfang der Vorniere.

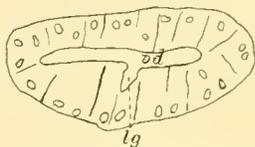


Fig. 21. Querschnitt durch den Vorderdarm des Stadiums 44 von *Ceratodus Forsteri* in der Höhe der Lungenanlage (*lg*). *vd* Vorderdarmlumen.

In dieser Zeit erscheint der Querschnitt des Darmes hinter der Kiemenregion im Wesentlichen als querliegendes abgeflachtes Ovoid (Textfig. 21). Der dorsale Wandcontour verläuft ziemlich eben, der ventrale buchtet sich an einer Stelle etwas convex nach aussen und unten vor. Das Darmlumen (Textfig. 21 *vd*) ist ebenfalls quergestellt, schlitzförmig und erstreckt sich nach der Ventralseite in Form einer einfachen, zapfenförmigen Ausbuchtung (Textfig. 21 *lg*) bis etwa in die Mitte des Darmbodens hinein. Auch am Aussencontour der Darmwand kommt diese Ausbuchtung des Darmlumens zum Ausdruck; es ist jene bereits oben erwähnte nach unten leicht convex vorspringende Partie der Darmwand, welche genau der vom Vorderdarm ventralwärts gerichteten Aussackung (*lg*) entspricht. Am Grunde dieser Tasche ist das Epithel niedriger als im übrigen Bodengebiet, welches hinwieder stellenweise das Dachepithel um das Doppelte an Höhe übertrifft.

Diese Ausbuchtung des Darmlumens erfolgt genau an der Stelle, wo die spätere Lungenanlage gelegen ist, und muss in ihrer ersten Entwicklungsform als einfache, ventral gerichtete, von links nach rechts ziehende Erweiterung des Darmlumens betrachtet werden, welche sich in das Epithel einsenkt und dieses vor sich her schiebt und ausbuchtet. Nirgends ist eine Orientirung der Zellen auf diese primäre Lungenbucht zu sehen. Sie scheint demnach dadurch zu entstehen, dass zunächst einige der Bodenzellen ventral

vorgeschoben und vielleicht verkürzt werden. In einem etwas älteren Stadium erscheint diese Lungenausstülpung als deutliche, ventralgerichtete, unpaare Ausbuchtung (Textfig. 22 *lg*), und zwar in der Form genau der Anlage einer einfachen tubulösen Drüse mit rundem Querschnitt gleichend. Dieselbe entspringt etwas lateral von der Medianebene nach rechts und stellt eine blind endigende epitheliale Tasche dar, die sich gegen den Grund hin allmählich verzüngt. Das Epithel dieser primitiven Lungenanlage ist eine direkte Fortsetzung des Darmepithels. Es ist einschichtig und wird von der Basis gegen den Grund hin immer niedriger, doch ist die Form der Epithelien wegen des grossen Dotterreichthums und der nicht sehr scharfen Abgrenzung der Zellen gegen einander nicht mit Sicherheit zu definiren. Diese verschiedene Form der Zellen kommt aber in bestimmter Weise in den Kernen zum Ausdruck, wie das in der schematischen Figur sich auch zeigt. Dort sind die Kerne der Darmbodenzellen elliptisch und behalten diese Form bei bis an den freien Rand der Lungenausstülpung; von da ab finden sich dann runde Kernformen, die im Grunde der Lungenanlage sogar abgeflacht sein können.

Die äussere Form eines frühen Stadiums der Lungenanlage ist an dem Modell des in Fig. 2, Taf. XXXVI, abgebildeten Darmes zu ersehen. Es zeigt sich da an der Ventralseite des Vorderdarmes, und zwar an der vom Dotter freien Partie desselben, ein kleines, zapfenförmiges Gebilde (*lg*), das mit breiter Basis von der Unterseite der Darmwand entspringt. Es ist also keine rinnenförmige Ausbuchtung, die der Ventralseite des Vorderdarmes entlang zieht, von der die primitive Lunge ihren Ausgang nimmt, sondern der Vorgang lässt sich bei *Ceratodus* am besten einer Ausstülpung vergleichen, die vom Boden des Darmes in Form eines Handschuhfingers nach aussen vorgetrieben wurde.

In einem etwas älteren Stadium (Stad. 46) hat sich eine Formveränderung der Lungenausstülpung eingeleitet, die sich am besten mit der Umwandlung einer einfachen tubulösen Drüse in eine einfache alveoläre vergleichen lässt. Während im vorhergehenden Stadium ein kurzer, schlauchförmiger Gang vom Boden des Darmes ausging, dessen Lumen zunächst gleich weit am Grunde sich verzüngte, zeigt sich jetzt am Eingang in die Lungenanlage eine Verschmälerung des Ganges, der sich dann zu einer bläschenförmigen Auftreibung erweitert, die, wie der Querschnitt *lg* in der Textfig. 23 zeigt, auch am Aussencontour deutlich gegen den Darm abgesetzt erscheint.

Untersucht man ein Stadium, das um wenig älter — zwischen Stadium 46 und 47 — ist, so findet man die Lungenanlage auf einem Schnitte, der das primitive Lungenbläschen in der Axe seines Ausführungsganges trifft, in nichts von dem in Textfig. 23 gegebenen Bilde verschieden. Verfolgt man aber die Serie etwas caudalwärts, so setzt sich die anfangs bläschenförmige Lungenanlage in Form eines kurzen, runden Ganges nach hinten fort, und zwar geht dieser Gang von der hinteren Wand und einer etwas nach rechts gelegenen Partie der Anlage aus.

Dieser sekundär entstandene Gang hat ein charakteristisch angeordnetes Epithel. Es lassen sich hohe cylindrische Dachzellen mit spindelförmigen Kernen von niederen, cubischen Boden zellen unterscheiden, deren Kerne rund oder abgeflacht sind. Zwischen den Epithelzellen liegen vereinzelt Becherzellen; jene lassen an einigen Stellen einen schmalen Cuticularsaum erkennen.

Die äussere Form der Lungenanlage zeigen die Figg. 6 und 7 *lg*, Taf. XXXVI. In Fig. 6 ist die

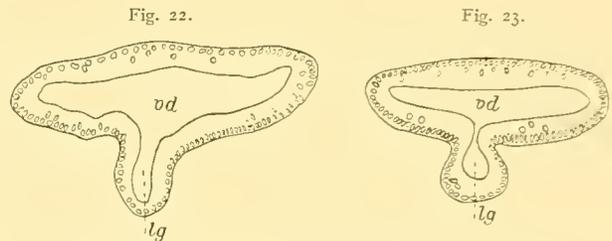


Fig. 22. Querschnitt durch Darm und Lungenanlage von *Ceratodus*, Stadium 45 $\frac{1}{4}$ . *lg* Lungenanlage. *vd* Vorderdarm.

Fig. 23. Querschnitt durch die Axe der Lungenanlage von *Ceratodus* im Stadium 46. *lg* Lungenanlage. *vd* Vorderdarm.

Darmanlange und der linke Oesophagusabschnitt von der Ventralseite her zu sehen. Von der Unterseite des Vorderdarmes, also dem Beschauer zugekehrt, springt ein kolbiger Zapfen vor, der sich nach unten und etwas nach rechts hin verjüngt, wobei er in einem Winkel von etwa  $45^{\circ}$  geknickt ist. Diese Verhältnisse sind in Fig. 7 zu erkennen, wo die mit *lg* bezeichnete Lungenanlage sich nach rechts und oben an den Vorderdarm (*vd*) anschliesst. Nach der rechtwinkligen Biegung zieht dann die Lungenanlage bis an den seitlichen rechten Rand des Oesophagus, wo sie sich unter Bildung eines rechten Winkels direct caudalwärts wendet und dabei, immer dem rechten Rande des Vorderdarmes folgend, einen leicht geschwungenen, nach aussen concaven Bogen bildet. So zeigt das ganze Gebilde im Wesentlichen eine bajonettförmige Gestalt mit abgerundetem caudalen Ende. Während seines ganzen Verlaufes ist dieser Lungengang von fast gleichem Kaliber und in dorsoventraler Richtung abgeflacht.

Aehnlich in ihrer äusseren Form präsentirt sich die Lungenanlage auch in dem ältesten Stadium 48, wie sie namentlich in ihrer äusseren Configuration die Fig. 8, Taf. XXXVI, deutlich zeigt. Vom Boden des Vorderdarmes geht ein kurzer, ventralwärts gerichteter Zapfen aus, der im rechten Winkel in einen horizontal gestellten Schenkel (*lg*) sich fortsetzt. Dieser verläuft, von oben her gesehen, schräg von links vorne nach rechts hinten; in dieser Richtung verjüngt er sich auch unter Bildung eines staffelförmigen Absatzes. Vergleicht man die äussere Form der Lungenanlage in diesem Stadium mit jener des vorher-

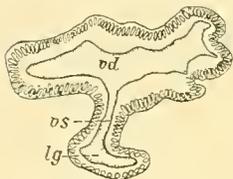


Fig. 24. Schnitt durch Vorderdarm (*vd*) und Lungenanlage (*lg*) in der Axe des verticalen Schenkels (*vs*). Stadium 48.

gehenden, so ergibt sich ein auffallendes Zurückbleiben der Entwicklung. Das Epithel des Vorderdarmes setzt sich unmittelbar in das Lungenepithel fort und bildet eine seichte Grube, die sich ampullenförmig erweitert. Von hier gehen nun 2 Gänge aus, der eine, oralwärts gerichtet, ist breit und kurz, der andere, die directe Fortsetzung von jenem in caudaler Richtung, hat anfangs ein weites, dorsoventral abgeflachtes Lumen, das sich immer mehr verjüngt. Das Epithel dieser schlauchförmigen Lungenanlage besteht aus hohen, cylindrischen Zellen im dorsalen Abschnitt, aus cubischen im ventralen, so dass eine durch die Form der Epithelien wohlcharakterisierte Dach- und Bodenpartie des horizontalen Schenkels der Lungen-

anlage gebildet wird. Hier wie dort bekleidet ein gut erhaltener Flimmersaum die Epithelien, der sich durch den vertikalen Verbindungsschenkel (*vs*) bis auf das Darmepithel des Vorderdarmes (*vd*) hin erstreckt (Textfig. 24).

Ein Vergleich der frühesten Lungenentwicklung von *Ceratodus* mit jener anderer Wirbeltiere zeigt interessante Besonderheiten. Unsere Kenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge auf diesem Gebiete beschränkt sich auf die Untersuchungen an Amphibien- und Amniotenlungen, und zwar seien hier speciell die Arbeiten von A. GOETTE (3), A. W. WEYSSE (19), M. HEMPSTEAD (20), S. H. GAGE (21), L. GIANNELLI (22) und A. WEBER (23) berücksichtigt. Bei den Amphibien, die ja in vieler Hinsicht ähnliche Verhältnisse in der Entwicklung aufweisen wie *Ceratodus*, legt sich die Lunge als eine kurze, am Boden des Vorderdarmes hinziehende Längsrinne an, die unmittelbar hinter der letzten Kiemenspalte beginnt und als „Lungenrinne“ bezeichnet wird. Bei *Triton* ist diese primitive Lungenanlage nach L. GIANNELLI durch einen „abozzo“ gekennzeichnet, und in ihn hinein erstreckt sich in dorsoventraler Richtung vom Darmlumen aus eine Spalte. Sie wird ventral von den Dotterzellen umgeben. Die Spalte gabelt sich an ihrem caudalen Ende in zwei Aeste, welche rechts und links von der Medianebene hinziehen. Es ist mir bei *Ceratodus* nicht möglich gewesen, weder an Quer- noch an Sagittalserien eine Bildung zu finden, die die erste Anlage der Lunge als eine „Lungenrinne“ bezeichnen liesse. Wohl erstreckt sich, wie das Modell *lg*, Fig. 2, Taf. XXXVI, zeigt, der Aussencontour der Lungenanlage in caudaler Richtung weiterhin, aber das hier umschlossene Lumen ist ein einfacher Gang, der in früheren Stadien wie ein schmaler dorsoventral gerichteter Spalt aussieht. Wie nun die weitere Entwicklung zeigt, erweitert sich dieser kurze Lungen-

gang an seinem blinden Ende zu einer kleinen Blase, von deren rechter Seite ein secundärer Gang hervorsprosst, der später rechts vom Darmkanal gelegen ist; ein Rudiment eines linken könnte in der nach links gelegenen Aussackung des zu einer kleinen Ampulle erweiterten primitiven Lungenganges gesehen werden. Der anfangs fast in der Mitte entspringende Lungengang verlagert sich im Verlaufe der Ontogenese sowohl mit seiner Ursprungsstelle um wenig nach rechts und rückt auch durch gesteigertes Wachstum des Querstückes mit seinem Hauptabschnitt zunächst an den rechten Rand und schliesslich an die Dorsalseite des Vorderdarmes. Damit erklärt sich die charakteristische Lagerung der *Ceratodus*-Lunge in ungezwungener Weise, und die Entwicklung giebt zugleich eine präzise Deutung dieses Organs, das sich in ausgewachsenem Zustande als ein unpaarer, allerdings durch ein Septum in zwei Hälften getheilter Sack über die ganze Bauchhöhle erstreckt.

Mit dem eben beschriebenen Entwicklungsgange des von mir als Lunge bezeichneten Gebildes konnte ich SEMON'S (1) Beobachtungen bestätigen und zugleich der Deutung dieses Organs in gewisser Richtung eine Stütze verleihen. Denn so viel erscheint nunmehr feststehend, dass wir es hier vom ontogenetischen Standpunkt aus thatsächlich mit einer lungenähnlichen Bildung zu thun haben. In einer Abhandlung von F. MOSER (26) über die Entwicklungsgeschichte der Schwimmblase, welche während der Abfassung dieser Arbeit erschien, werden die zur Zeit bestehenden Controversen auf dem vorliegenden Gebiete eingehend behandelt und findet die einschlägige Literatur Berücksichtigung. Ich hebe hier nur hervor, dass für die von SAGEMEHL (24) vertretene Theorie eine weitere, wichtige Bestätigung bei *Ceratodus* erbracht zu sein scheint, welche im Gegensatz zu BOAS (25) eine ursprünglich ventrale Entstehung der Schwimmblase resp. Lunge postulirt, die dann in jenem Falle (bei den eigentlichen Schwimmblasen der Knochenfische) um die linke, in diesem (bei *Protopterus*, *Ceratodus* und *Lepidosiren*) um die rechte Seite des Darmes dorsal gewandert sei.

Dass bei *Ceratodus* die secundär dorsal gelagerte Lunge als unpaare Bildung erscheint, ist für ihre Homologisirung mit den analogen paarigen Bildungen bei *Protopterus* von nebensächlicher Bedeutung. Es lässt diese Erscheinung vorerst, bis weiteres Material zur Verfügung steht, nur darauf schliessen, dass bei Dipnoern entweder nur eine unpaare Lunge zur Entwicklung kommt, die sich secundär durch Septenbildung in ein paariges Organ sondern kann (*Ceratodus*), oder dass eine paarige Anlage a priori entsteht und damit eine höhere Stufe der Ausbildung gekennzeichnet ist (*Protopterus*). Mit dieser Deutung der *Protopterus*-Lunge stimme ich mit GEGENBAUR (14) überein, der dieselbe als einen höher differenzirten Zustand der *Ceratodus*-Lunge betrachtet, wenn er auch, noch unbekannt mit der Entwicklung der *Ceratodus*-Lunge, ihre Deutung im Ungewissen lässt.

### III. Entwicklung von Leber, Pankreas und Milz.

Im I. Abschnitt dieser Abhandlung habe ich bei Beschreibung der Entwicklung des Spiraldarmes jenen Theil des ventralen Darmlumens, der unmittelbar an den dorsalen Darm anschliesst, als primitiven Lebergang bezeichnet. Damit war der Hinweis gegeben, dass bei *Ceratodus* die erste Leberanlage keine Bildung für sich, sondern ein anfangs nicht bestimmt abgrenzbarer Theil jenes rudimentären Darmabschnittes ist, welcher als ventrale, zum Theil nur von Dotterelementen begrenzte Darmlichtung des Vorderdarmes erschien und die nach dem Vorgange SEMON'S als „ventrales Darmlumen“ bezeichnet wurde.

Damit ist ein fundamentaler Unterschied in der Entwicklung der Leber und zum Theil auch des Pankreas im Vergleich zu den übrigen Wirbelthieren gegeben.

Wie die Untersuchungen, von den Cyclostomen angefangen bis hinauf zu den Säugethieren gezeigt

haben, tritt die Leber fast allgemein als eine sack- oder taschenförmige, ventral gerichtete Ausstülpung an der Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm auf, und zwar bei allen Anamniern und Amnioten in Form eines hohlen Gebildes. Nur bei den Teleostiern findet sie sich nach den Untersuchungen von BALFOUR (27), GÖPPERT (28), STÖHR (29) und LAGUESSE (30) als eine solide Wucherung an der ventralen Seite des noch soliden Darmes. Bei den primitiveren Formen der Wirbelthiere, z. B. den Cyclostomen und Amphibien, ist die erste Anlage der Leber eine Ausstülpung des Urdarmes, die sich von dessen vorderem Ende in den Dotter hinein erstreckt. Und mit dieser Form der Entwicklung zeigt die Leberanlage bei *Ceratodus* viele Uebereinstimmung.

Ich gebe in der Textfig. 25 die Ansicht der vorderen Rumpfggend des Stadiums 40 eines *Ceratodus*-Embryos im Medianschnitt wieder (SEMON's [1] Fig. J). Es ist dort der einheitliche Vorderdarm über der Herzanlage (*cor*) angeschnitten und theilt sich nach links hin in 2 Gänge, das dorsale (*ddl*) und ventrale (*vdl*) Darmlumen. Eine compacte, centrale Dottermasse bildet einerseits den Boden des dorsalen, andererseits die Decke des ventralen Darmlumens. Von diesem erstreckt sich ein rechtwinklig und dorsal gerichteter Gang zum dorsalen Darmlumen, welchen ich (31) als primären Lebergang (passage hépatique primaire) bezeichnet habe. Die Begrenzung dieses Ganges bildet caudal die centrale Dottermasse, oral und ventral

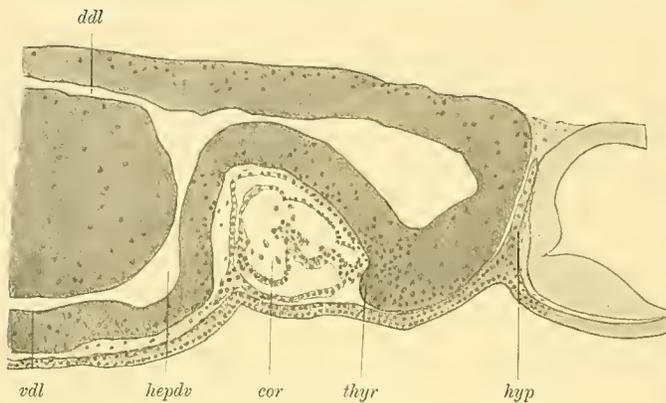


Fig. 25. Medianschnitt durch die vordere Rumpfggend von Stadium 40. Nach Semon (1). Erstes Auftreten des Leberdivertikels *hep dv* als unpaare cranialwärts gerichtete Vorbuchtung des ventralen Darmlumens *vdl*. *cor* Herz, *ddl* dorsales Darmlumen, *hyp* Hypophysis, *thyr* Anlage der Thyreoidea als solider ventraler Vorsprung des Kiemendarmes. Vergr. 31.

eine epitheliale Wand, die von hohen Cylinderzellen gebildet wird. Dieselben zeigen in einer Lage gestellt die Kerne abwechselnd höher und tiefer gelegen, wodurch ein sogenanntes mehrzeiliges Epithel gebildet wird. Am deutlichsten ausgeprägt ist die epitheliale Structur der Darmwand da, wo dieselbe im Bogen vom oralen in den ventralen Abschnitt übergeht und eine nach vorn und unten vorspringende Kuppe (*hep dv*) bildet. Dadurch kommt es an dieser Stelle zu einer Erweiterung des Darmlumens in Form einer flachen Bucht, die von SEMON (1) als Leberdivertikel, von mir (31) als primäre Leberbucht (*ébauche hépatique primitive*) bezeichnet

wurde. Dieselbe ist als Theil des ventralen Darmlumens von *Ceratodus* zu betrachten und in ihrer Entwicklung in gewissem Sinne mit dem bei anderen Wirbelthieren beschriebenen Leberdivertikel zu vergleichen. Doch bestehen wesentliche Unterschiede. So entsteht dasselbe nach den Angaben von GOETTE (8) bei *Bombinator* als eine hohle, sackförmige Ausstülpung des Vorderdarmes, die an ihrem cranialen Theil eingeschnürt und so vom Darm abgetrennt wird. Diese kurzen Angaben GOETTE's fanden eine werthvolle Erweiterung durch die Untersuchungen von SHORE (32), später von WEYSSE (18) und HAMMAR (39).

Nach den Angaben der ersteren beiden Autoren ist das erste Anzeichen einer Leberanlage beim Frosch durch das Auftreten einer in dorsoventraler Richtung verlaufenden Spalte gegeben, die unmittelbar hinter dem Herzen vom Darmlumen aus in die ventrale Dottermasse einschneidet. Es sind demnach hier die Dotterzellen, welche das Leberdivertikel beim Frosch umschliessen, und zwar jene, welche ventral dem Vorderdarm anliegen. Dass es sich bei dieser ersten Anlage der Leber des Frosches nicht um ein eigentliches Divertikel des Darmes handelt, hebt WEYSSE (18) besonders hervor, und seine Beobachtung, dass,

schon bevor der Spalt auftritt, die Dotterzellen an dieser Stelle eine deutliche Pigmentirung zeigen, weist darauf hin, dass in diesen Zellen frühzeitig Differenzirungen erfolgen, die erst mit ihrer Umwandlung in Leberzellen ihren Abschluss finden. Das haben WEYSSE'S Untersuchungen mit aller Bestimmtheit ergeben, dass die Leberausstülpung bei *Rana* keine epitheliale Wandung hat, und damit stimmen SHORE'S (32) Angaben überein, wonach sich die Dotterzellen in einem bestimmt umschriebenen Bezirke des Embryos direct in Leberzellen umwandeln.

Aehnlich liegen die Verhältnisse bei *Triton*, wo nach L. GIANNELLI'S (22) Angaben die erste Anlage der Leber (Stadium A) in folgender Weise erscheint: „L'abbozzo del fegato è rappresentato nello stadio A da una data porzione di quell'ammasso di cellule vitelline, che chiudono ventralmente l'intestino. Solo nella parte anteriore della larva esso è separato dalla parete intestinale per interposizione dell'abbozzo del cuore, . . . posteriormente vi penetra un prolungamento del lume intestinale che diverrà in prosieguo il condotto epatico“<sup>1)</sup>.

Es erscheint nun von grösstem Interesse, mit diesen Angaben die Resultate zu vergleichen, welche BALFOUR (27), GOETTE (3), KUPFFER (33) und BRACHET (34) über die Entwicklung der Petromyzontenleber mittheilen. Hier tritt die Leberanlage als eine ventralwärts gerichtete Ausbuchtung des Darmrohres auf, und zwar dort, wo der Vorderdarm in den Mitteldarm übergeht. Es hat sich hiebei gezeigt, dass die Leberbucht bei *Ammocoetes* in frühesten Entwicklungsstadien eine epitheliale orale resp. ventrale Wand hat, während die dorsale noch von den polygonalen Dotterzellen gebildet wird: es sind das Verhältnisse, wie sie in diesem Sinne oben (p. 76 [408]) für *Ceratodus* geschildert wurden. Doch ist die Leberanlage bei *Ceratodus* nicht ein Product des definitiven, sondern ein Theil des ventralen, nur temporär bestehenden Darmes, und die primitive Leberbucht besteht bei *Ceratodus* aus einer einheitlichen, ungetheilten Tasche. Damit ist ein weiterer Unterschied der Leberanlage bei *Ammocoetes* und *Ceratodus* gegeben. Dort haben nämlich KUPFFER (33) und BRACHET (34) in frühesten Stadien die Leberanlage in drei Divertikel, einen mittleren und zwei seitliche, getheilt gefunden und es muss bestätigenden Untersuchungen überlassen bleiben, ob diese Dreitheilung des Organs eine primäre ist, oder ob nicht auch hier eine einfache, ungetheilte Anlage vorausgegangen ist.

Deutlich erkennbar ist die primäre Leberbucht von *Ceratodus* an dem in Fig 1, Taf. XXXVI, abgebildeten Modell. Man sieht dort am rechtwinkligen Uebergange des vertikalen in den horizontalen Schenkel des ventralen Darmlumens (*vd*) eine deutlich prominente Kuppe. Diese ist caudal (in der Fig. 1 nach rechts) von dem folgenden Darmlumen durch eine quer einschneidende Furche deutlich abgesetzt. Da das Modell nicht den Aussencontour der Epithelwand des Darmrohres, sondern den Ausguss des Darmlumens wiedergibt, so ist jene kuppenartige Vorwölbung als der Ausdruck derjenigen Ausweitung des Darmlumens zu betrachten, welche oben als primäre Leberbucht, Leberdivertikel nach SEMON (1), bezeichnet wurde.

Aus diesem Modell ergibt sich auch mit aller Bestimmtheit, dass bei *Ceratodus* die erste Anlage der Leber sowohl in der Quer- wie Sagittalebene eine einheitliche, ungetheilte ist, deren orale und ventrale Wand aus hohem, mehrzeiligem Cylinderepithel besteht. Diese unpaare Anlage der Leber wurde auch bereits von SEMON (1) beschrieben, ich wiederhole hier seine Angaben wörtlich: „Das ventrale Darmlumen hat in der *Ceratodus*-Entwicklung deshalb eine besondere Bedeutung, weil von dem vordersten Abschnitt seiner Wandung die Bildung der Leber ihren Ausgang nimmt. Im Stadium 40 bildet sich hier eine unpaare<sup>2)</sup>, cranialwärts gerichtete Hervorwölbung (Textfig. J *hepb*), es ist die Anlage des Leberdivertikels.“

1) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

2) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

Von grösster Wichtigkeit für die Entwicklung der Leber ist nun die orale und ventrale Wand der primären Leberbucht, und ich bezeichne nach A. NICOLAS (35) ihre epitheliale Wandung als „plaque hépatique“, Leberplakode: an ihr spielen sich in der Folgezeit alle jene Vorgänge ab, die zur Bildung der definitiven Leber und eines Theiles der Pankreasanlage führen. Die Zellen der Leberplakode zeichnen sich schon im Stadium 40 durch ihren geringen Gehalt an Dotterkörnern, ihren Reichthum an Protoplasma aus, und ihre Lage ist, wie das auch Textfig. 25 zeigt, sofort durch den verhältnissmässig grossen Reichthum an Kernen von den dorsal und caudal anschliessenden Zellen des primären Leberganges und des ventralen Darmes zu erschliessen. In einem etwas älteren Stadium (*Ceratodus*-Stadium 41) haben sich schon bedeutsame Umformungen der primitiven Leberbucht eingeleitet.

Man findet in dieser Entwicklungsperiode die Leberbucht in oral-caudaler Richtung erweitert, und bereits hat sich eine secundäre Gliederung in der Quere gebildet: das primitive Leberdivertikel wächst, wie auch SEMON (I) hervorhebt, „cranialwärts in zwei Schläuche aus, deren linker meist etwas stärker entwickelt zu sein pflegt als der rechte“. Es entwickelt sich demnach aus einer primären unpaaren Leberanlage eine im oralen Abschnitte paarige, und damit ist auch eine charakteristische Gliederung in der Sagittale gegeben: von jetzt ab existirt eine orale „Pars hepatica“, eben jene paarigen, oralen Abschnitte, die aus einem unpaaren, caudal gelegenen Theil, „Pars cystica“ nach A. BRACHET (36, 37), hervorsprossen.

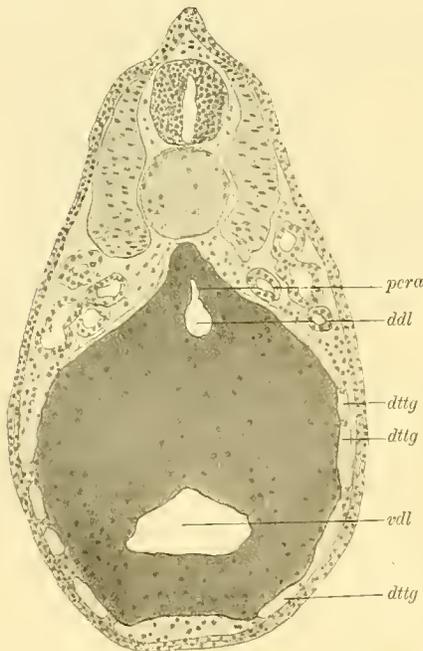


Fig. 26. Querschnitt durch die vordere Rumpfgegend mit den beiden wohlausgebildeten Darmlumina auf Stadium 42. *ddl* dorsales, *vdl* ventrales Darmlumen, *dtg* weitwandige Dottergefässe, *pera* Pankreasanlage. Vergr. 51.

Die paarige Gliederung der Pars hepatica besteht in prägnanter Weise nur kurze Zeit; denn von nun ab erfolgt ein intensives Auswachsen der epithelialen Leberschläuche, die sich nach vorn unter die Herzanlage einschieben und bald den Raum zwischen Herzanlage und Vorderdarm in einheitlicher Masse ausfüllen. Die Entwicklung der Leberschläuche erfolgt nur von jenem oben als Pars hepatica bezeichneten Gebiete aus; die Pars cystica ist hieran nicht betheiligt, und die Zellen dieses Abschnittes zeigen noch spät, wenn bereits deutlich entwickelte Leberschläuche mit protoplasmareichen Zellen existiren, den Charakter wenig differenzirter Darmepithelien.

Verfolgt man eine Querschnittserie des Stadiums 42 in oro-caudaler Richtung, so sieht man knapp hinter der Einmündungsstelle des primitiven Leberganges in den dorsalen Darm die Lichtung desselben nach Art eines sich verjüngenden Spaltes nach oben fortgesetzt (Textfig. 26 *pera*). Dadurch bekommt der Querschnitt des dorsalen Darmlumens an dieser Stelle eine birnförmige Configuration. Dieser Spalt erstreckt sich zu dieser Zeit nur auf wenige Querschnitte ( $15\ \mu$  Dicke), und seiner Ausdehnung entsprechend springt die dorsale Darmwand an dieser Stelle in Form einer Kuppe vor. Die Zellen, welche diese Ausbuchtung der dorsalen Darmwand bilden, sind protoplasmareicher und dotterärmer als die übrigen Zellen der dorsalen Darmwand; ihre

Form ist cubisch, und sie liegen in einfacher Reihe neben einander. Dieser Auswuchs der dorsalen Darmwand ist, wie bereits SEMON (I) hervorhob, die erste Anlage des dorsalen Pankreas.

Ich konnte in einem Falle bei einem früheren Stadium (Stadium 41) kleinere, epitheliale Erhebungen der dorsalen Darmwand finden, und zwar 3 hinter einander, aber dieselben stellten keine Divertikel des

Darmes im Sinne der eben geschilderten Pankreasanlage dar. Es waren lumenlose, knopfähnliche Verdickungen des Darmdaches, deren dotterreiche Zellen sich in keiner Weise von den übrigen Zellen der Darmwand differenzieren liessen. Ich halte dafür, dass es sich hier vielleicht um Reste jener von PH. STÖHR (38) bei *Rana temporaria* beschriebenen Ausstülpungen der dorsalen Darmwand handeln dürfte, die derselbe als Hypochordabrücken im Zusammenhange mit der Anlage des vorderen Pankreas von *Rana* beschreibt.

Im Verfolge der Angaben von STÖHR (38), dass die erste Anlage des vordern dorsalen Pankreas bei *Rana* eine deutliche mediane Verdickung, also zunächst kein Divertikel der dorsalen Darmwand darstelle, habe ich nach ähnlichen Verhältnissen bei *Ceratodus* gesucht. Es hat sich nun auch hier an Querserien, namentlich aber an einer Sagittalserie des Stadiums 41 eine Dickenzunahme des Darmrohres nachweisen lassen und zwar an einer Stelle, wo später das Pankreasdivertikel auftritt, d. i. unmittelbar gegenüber der Mündung des primitiven Leberganges. Ein Analogon zu dem von STÖHR bei *Rana* beschriebenen „hinteren Pankreas“ habe ich bei *Ceratodus* nicht gefunden.

Ich schliesse hier die Beschreibung von Leber und Pankreas eines *Ceratodus*-Embryos im Stadium 43 an, dessen Modell in Fig. 2. Taf. XXXVI, abgebildet wurde. Die linke Seite entspricht der oralen Partie des Embryos und zeigt unter dem Vorderdarm mit der zapfenförmigen Lungenanlage die zum Theil ausserhalb des Dotters gelegene Leber (*le*). Da, wo der Vorderdarm, im Dotter eingebettet, in dorsoventraler Richtung fast rechtwinklig abbiegt, entspringt von seiner ventralen und oralen Seite, etwas rechts von der Medianebene, ein Gang mit weitem Lumen. Anfangs noch im Dotter gelegen und von dotterreichen, cylindrischen Zellen gebildet, zieht er zunächst ventralwärts, wobei er sich zugleich etwas nach vorn und links wendet. Auf diesem Wege tritt er oral aus der Dottermasse hervor, erreicht dabei seine grösste Lichtungsweite und biegt dann im spitzen Winkel nach oben rechts und hinten um. Dabei kommt er wieder in die Dottermasse zu liegen, wo er etwa in gleicher Höhe mit seiner Abgangsstelle aus dem Vorderdarm resp. der Vorder-Mitteldarmgrenze unter allmählicher Verjüngung seines Lumens endigt. Unmittelbar nach seinem Ursprung bis an sein Ende sitzen demselben namentlich im oralen und ventralen Theil continuirlich eine grössere Zahl epithelialer Sprossen oder Aussackungen auf, die in der Abbildung 2 an der Stelle der Leberanlage der Uebersichtlichkeit halber nicht dargestellt wurden. Dieser ganze Abschnitt mit Ausnahme seines Anfangsstückes unmittelbar nach dem Abgang vom Darm ist als *Pars hepatica* zu betrachten, aus deren Wandung sich von nun ab durch Proliferation des Epithels die Leberschläuche entwickeln. Das Anfangsstück selbst wird zum definitiven Lebergang. Nur eine grössere, an der Ventralseite der ganzen Leberanlage gelegene Tasche entwickelt keine epithelialen Sprossen (in Fig. 2, Taf. XXXVI, endet dort die Führungslinie *le*); aus ihr, der *Pars cystica* der Leberanlage, geht unter fortschreitender Ausweitung des Lumens die Gallenblase hervor.

*Pars cystica* und *Pars hepatica* zeigen in dem Bau ihrer Wandung charakteristische Eigenthümlichkeiten, welche die beiden Bildungen im Stadium 43 auf dem Schnitt leicht unterscheiden lassen.

Das Gangsystem der *Pars hepatica* wird von Cylinderzellen gebildet, die wie das Epithel der Darmwand in ihrem Protoplasma eine geringe Anzahl Dotterkörner enthalten. Auf einer weniger fortgeschrittenen Stufe der Histogenese befindet sich die *Pars cystica*. Hervorgegangen aus dem ventralen und caudal gelegenen Theil der primitiven Leberbucht bewahrt dieselbe bis in das Stadium 43 hinein den Charakter einer einfachen taschenförmigen Ausstülpung mit allen Eigenschaften des dotterreichen, noch wenig differenzirten Darmepithels und behält auch später noch bis zum Stadium 45 diesen Charakter bei.

Zu dieser Zeit ist das dorsale Pankreas zu einer schlauchförmigen Bildung geworden, die vom Dache des dorsalen Darmes (Taf. XXXVI, Fig. 2 *pad*) nach der rechten Seite der Embryonalanlage hinüberwächst. Ein Querschnitt durch die Anlage desselben ungefähr zu dieser Zeit ist in Textfig. 27 wieder-

gegeben. Hier ist das ventrale Darmlumen verschwunden und das dorsale (*md*) bereits im ganzen Umkreis seiner Lichtung von cylindrischen Zellen umrahmt. An verschiedenen Stellen finden sich im Dotter grössere und kleinere Lumina (*dg*), die denselben in verschieden langer Strecke durchsetzen und bereits als Dottergänge bei Beschreibung der Fig. 2, Taf. XXXVI, erwähnt wurden. Das dorsale Pankreas (*pd*) erscheint in der Textfigur 27 auf dem Querschnitt getroffen. Es liegt der dorsalen Wand des Mitteldarmes (*md*) direct an und erscheint auf dem Querschnitt eiförmig mit nach links gewendetem spitzen Pol.

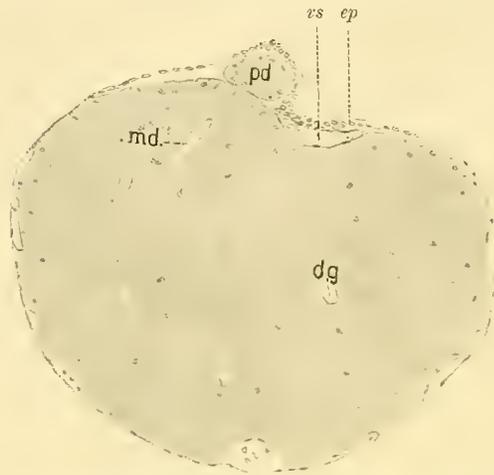


Fig. 27. Querschnitt durch den vorderen Abschnitt des Mitteldarmes (*md*) mit der dorsalen Pankreasanlage im Stadium 44. *ep* Splanchnopleura, *vs* Subintestinalvene.

Das kleine centrale Lumen dieser Pankreasanlage wird von cylindrischen resp. pyramidenförmigen Zellen umschlossen, deren Kerne nach aussen an die Basis gerückt erscheinen.

Ueber die Anlage des dorsalen Pankreas hinweg, und zugleich den Darm umschliessend, breitet sich die Splanchnopleura (*ep*) aus, die über dem Pankreas und nach links hin stark verdickt erscheint. An der linken Seite der Pankreasanlage liegt in einer Mulde des Mitteldarmes ein in dorsoventraler Richtung abgeflachtes Gefäss (*vs*), die auch weiter caudalwärts verfolgbare Subintestinalvene. Auf eine bestimmte Strecke im Verlaufe der Subintestinalvene, und zwar hauptsächlich an deren dorsaler Wand, findet sich die oben erwähnte Verdickung der Splanchnopleura, die, soweit es die zur Verfügung stehenden Präparate erkennen liessen, in dieser Zeit im Wesentlichen in einer Verdickung des Cöloepithels ihren Grund hat. Hie und da zwischen Splanchnopleura

und Wand der Subintestinalvene zerstreute lymphoide Zellen deuten auf die Betheiligung mesenchymatöser Elemente an der Entwicklung dieser Region hin. Das verdickte Cöloepithel beginnt im hinteren Bereiche der Pankreasanlage, in seiner grösseren Ausdehnung liegt es caudal davon; und so bleiben die Verhältnisse auch in späteren Stadien der Embryonalperiode. Aus all dem, was die Untersuchung in diesem Stadium und der Vergleich mit älteren Embryonen ergibt, zeigt sich, dass jene Verdickung des Cöloepithels mit den spärlich eingelagerten Leukocyten als erste Anlage der Milz zu betrachten ist.

Aus den topographischen Beziehungen und dem morphologischen Verhalten dieses Organs bei *Ceratodus* in seinem frühesten Auftreten ergeben sich eine Reihe von Schlüssen in Bezug auf seine Ontogenese.

Ich kann es unterlassen, auf die Controversen über die Provenienz der Milz in der Wirbelthierreihe einzugehen. Die Arbeiten von CHORONSHITZKY (40), WOIT (41), TONKOFF (42), GLAS (43), PIPER (44, 45), LAGUESSE (46), sowie MAURER (47, 48) geben die diesbezüglichen Anschauungen sowie die Literatur in erschöpfender Ausführlichkeit.

Bei ihrem ersten Auftreten liegt die Milz von *Ceratodus* an der linken, dorsalen Seite des Darmes in gleicher Höhe mit dem Pankreas. Von der Darmwand ist dieselbe durch ein Gefäss, die Subintestinalvene (*sv*) getrennt. Durch dieses topographische Verhalten allein erscheint die Möglichkeit einer Entstehung des Organs unter Mitbetheiligung des Entoderms ausgeschlossen, und in keiner der mir zur Verfügung stehenden Serien liess sich eine Beziehung dieses zur Milz in der Weise erkennen, wie das von MAURER (47) bei Amphibien gesehen wurde. Eine deutlich ausgeprägte Basalmembran, die dem Darmepithel in seiner ganzen Ausdehnung anliegt, lässt an keiner Stelle eine Unterbrechung durch ihren gemeinsamen Verband verlassende Entodermzellen erkennen.

Aber auch eine Beteiligung des dorsalen Pankreas an der Entwicklung der Milz, wie das KUPFFER (33) für Ammocoeten zuerst beschrieb, vermag ich mit genügender Sicherheit auszuschliessen. Es liegen zwar craniales Milzende und der caudale Pankreasabschnitt in diesem und späteren Stadien (vergl. Textfig. 33) neben einander, aber die Grenzen zwischen den beiden Anlagen sind zu jeder Zeit scharf gegeben.

Es sind das Verhältnisse, wie sie in gleicher Weise von PIPER (45) bei *Amia calva* beschrieben wurden. Doch ist nach PIPER's Angaben eine direkte Beteiligung des Cölomepithels an der Milzentwicklung ausgeschlossen; die Milz entsteht bei *Amia* als verdichteter Mesenchymherd, „der bei seiner Entstehung auf das engste mit dem Pfortadersystem verbunden erscheint“.

Die Angabe PIPER's (45), dass die Endothelien der Vena subintestinalis „nur ganz vereinzelt mit Sicherheit nachweisbar sind“, veranlasste mich, die diesbezüglichen Verhältnisse bei *Ceratodus* daraufhin zu untersuchen. Es ergab sich, dass im Wesentlichen ähnliche Verhältnisse auch hier existiren und Bilder gefunden werden, die den von PIPER in den Textfigg. 29 und 31 gegebenen ähnlich sind. Ich vermag demnach eine Beteiligung des Pfortadersystems an der Entwicklung der Milz bei *Ceratodus* nicht auszuschliessen, finde aber mit aller Bestimmtheit eine im Bereiche der Milzanlage auftretende Wucherung des Cölomepithels. Im Zusammenhalt hiemit möchte ich auch auf das von PIPER angegebene und abgebildete Verhalten des Cölomepithels bei *Amia* verweisen, das gerade auch hier im Bereich der Milzanlage dichter gedrängte cubische Zellen aufweist. Es kommen dadurch Bilder zu Stande, die in vieler Hinsicht den von mir bei *Ceratodus* beobachteten gleichen und dort gerade in den frühesten Stadien der Milzentwicklung den ersten und einzigen Hinweis auf das sich entwickelnde Organ bieten. Erst in späteren Stadien treten im Gebiete des verdickten Cölomepithels mesodermale Elemente auf, über deren Herkunft ich an dem mir zur Verfügung stehenden Materiale keinen sicheren Entscheid fällen konnte.

Ich wende mich nunmehr zur Beschreibung der Anhangsorgane des Darmes bei einem etwas älteren Embryo, der ungefähr dem Stadium 45 von SEMON entspricht.

Ueber die topographischen Beziehungen der einzelnen Gebilde zu dieser Zeit orientirt die Textfig. 28, welche die Reconstruction einer Sagittalserie dieses Stadiums wiedergibt.

Ich schicke der Beschreibung voraus, dass die rechte Seite des Embryos und zwar dessen oraler Theil dem Beschauer zugekehrt ist.

Unter dem Oesophagus (*vd*) sieht man die orale Wand des Darmes in nach oben und links convexem Bogen ventralwärts ziehen und in einen schnabelförmigen Fortsatz wie der Sporn eines Schiffes (bei und vor *vf*) auslaufen. Dieser Sporn setzt sich aus drei Componenten zusammen, die in der Abbildung durch ihre verschiedene Tonung hervorgehoben sind. Der am meisten oral gelegene, dunkel gehaltene Theil erstreckt sich als ein nach oben und caudal gerichteter Wulst *le* über den oralen Pol des Mitteldarmes nach dessen linker Seite, wo er an der durch eine punktirte Linie gekennzeichneten Stelle endigt. Mit der grössten Masse liegt also die Leberanlage in diesem Stadium auf der rechten Seite des Darmes und überlagert zwerchsackähnlich einen von der Ventralseite des Darmes nach oben und hinten aufsteigenden — in der Textfig. 28 etwas heller markirten — Wulst *pv*, der sich etwa in halber Höhe des Mitteldarmes am unteren Leberrand absetzt und etwas unter die Leberanlage hinaufreicht. Auch dieser Wulst überschreitet die Medianebene des Darmes

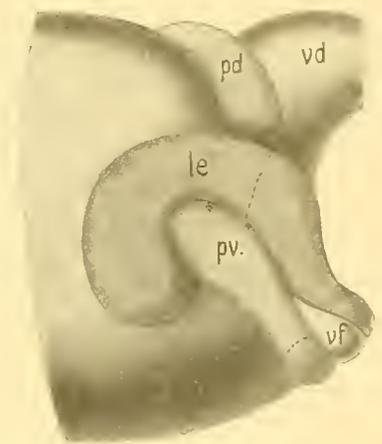


Fig. 28. Reconstruction des Vorder- und Mitteldarmes von *Ceratodus* im Stadium 45. *le* Leber, *pd* dorsales, *pv* ventrales Pankreas, *vd* Vorderdarm, *vf* Gallenblase.

und zieht auf dessen linker Seite eine kurze Strecke empor; sein Ende dort ist durch die punktirte Linie in der Anlage *pv* gekennzeichnet.

Zwischen den eben beschriebenen Wulst (*pv*) und die Leberanlage schiebt sich von der ventralen und oralen Seite mit nach oben und links gerichteter Spitze eine keilförmige Bildung (*vf*) ein, und vom Dache des Mitteldarmes, und zwar von dessen Mittelebene, zieht an der rechten Seite ein sackförmiger Wulst (*pd*) bis nahe an die Leberanlage (*le*) herab.

Zum besseren Verständniss dieses Reconstructionsbildes gebe ich im Folgenden drei Sagittalschnittbilder dieses Stadiums (Textfig. 29, 30, 31) wieder.

Die Fig. 29 stellt einen Schnitt etwas rechts von der Medianebene dar. Die orale Wand des Mitteldarmes (*dw*) steigt steil in ventral-dorsaler Richtung empor und fällt in ihrem unteren Abschnitt durch ihre Dicke auf. Hier liegen die Zellen in mehreren Reihen über einander, die Kerne derselben durchsetzen 2—3 Lagen hoch die ganze Wand. Dieser Abschnitt zeigt zwei Ausbuchtungen, *le<sub>1</sub>* und *vf*; diese letztere ist viel grösser und entspricht dem in der Textfig. 28 gleich benannten Wulste, der demnach nahe der Medianebene in offener Communication mit dem Mitteldarm steht und als Theilproduct jenes Darmabschnittes zu betrachten ist, der in früheren Stadien als Leberplakode bezeichnet wurde. Ihrer Lage nach ist diese Bildung aus dem caudalen Theil der Plakode, der Pars cystica, hervorgegangen und zur Gallenblase geworden.

Fig. 29.

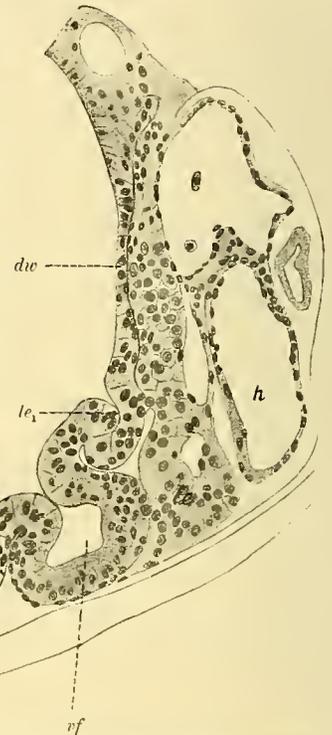


Fig. 29. Sagittalschnitt nahe der Mittelebene durch Stadium 45. *dw* Darmwand, *h* Herz, *le* Leber, *le<sub>1</sub>* Leberdivertikel der Darmwand, *pv* ventrales Pankreas, *vf* Gallenblase.

Fig. 30.

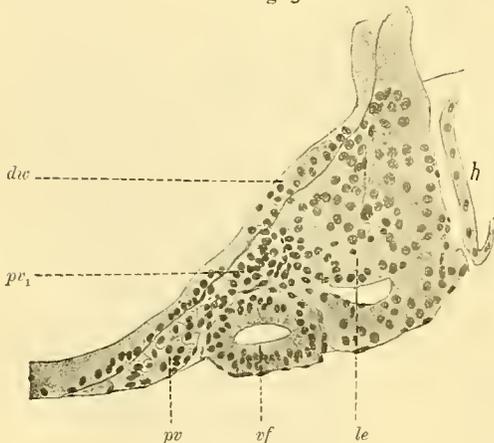


Fig. 30. Lateraler Sagittalschnitt durch den oralen Theil der Embryonalanlage von Stadium 45. *dw* Darmwand, *h* Herz, *le* Leber, *pv* und *pv<sub>1</sub>* ventrales Pankreas, *vf* Gallenblase.

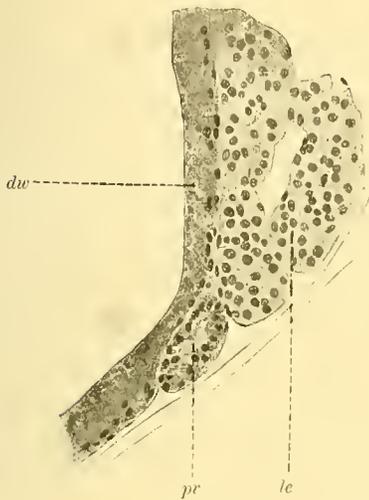
Das Gewebe (*le*) dorsal und oral vor der Gallenblase (*vf*) und vor der oralen Darmwand (*dw*) wird von grossen polygonalen Zellen zusammengesetzt, welche, dem rechten Leberabschnitt zugehörig, sich zwischen Herz (*h*) und Darm einschieben. Specielles Interesse beansprucht jener Theil der Darmwand, welcher unmittelbar caudal von der Gallenblase gelegen ist.

Hier ist die Wand verdickt, und eine in oro-caudaler Richtung ziehende Scheidungslinie lässt einen in Abgliederung begriffenen Theil (*pv*) erkennen, der mit dem in Textfig. 28 ebenfalls mit *pv* bezeichneten Wulste — und zwar dessen ventralem Abschnitt — identisch ist und der ventralen Pankreasanlage entspricht. Die Zellen dieser Pankreasanlage unterscheiden sich histologisch in keiner Weise von den anliegenden Elementen der Darmwand. Sie sind wie diese reich an Dotterkörnern und weniger hoch differenzirt als die in unmittelbarer Nähe gelegenen Zellen des Gallenblasendivertikels.

Ein etwas weiter nach rechts lateral gelegener Sagittalschnitt durch dasselbe Stadium ist in der Textfig. 30 abgebildet.

Die schief nach vorn ansteigende Darmwand (*dw*) wird oral vom Lebergewebe (*le*) begrenzt, deren grosse, protoplasmareiche Zellen vorn an die Herzanlage (*h*) stossen. Ventral und caudal von der Leber liegt ein aus hohen cylindrischen Zellen gebildeter Ring (*vf*), dessen Lumen in dorso-ventraler Richtung abgeflacht ist. Verfolgt man die Serie gegen die Mediane hin, so geht diese Anlage direct in die bei Beschreibung der Textfig. 29 als Gallenblase (*vf*) gedeutete Ausbuchtung des Darmes über. In Textfig. 30 ist also der geschlossene Sack der Blase getroffen, die in dieser Schnittebene nicht mehr dem Darne unmittelbar anliegt. Zwischen sie und Darmwand (*dw*) haben sich zwei epitheliale, solide Zellhaufen (*pv* und *pv*<sub>1</sub>) eingeschoben, welche die directe Fortsetzung der ventralen Pankreasanlage des vorhergehenden Schnittes (Textfig. 29) darstellen. Die Theilung der Anlage in 2 getrennte Zellinseln erklärt sich aus einer an dieser Schnittebene befindlichen Krümmung des Pankreas.

Fig. 31.



Textfig. 31 giebt den dritten, noch mehr lateral gelegenen Sagittalschnitt durch das Stadium 45 wieder.

Fig. 32.

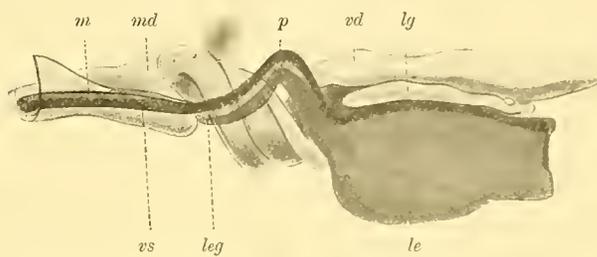


Fig. 31. Lateraler Sagittalschnitt durch den oralen Theil der Darmanlage von *Ceratodus Forsteri* im Stadium 45. *dw* Darmwand, *le* Leber, *pv* ventrales Pankreas.

Fig. 32. Reconstruction von Vorderdarm und oralem Abschnitt des Mitteldarmes eines *Ceratodus*-Embryos im Stadium 46<sup>1</sup>/<sub>2</sub>. *le* Leber, *leg* Lebergang, *lg* Lunge, *m* Milz, *md* Mitteldarm, *p* Pankreas, *vd* Vorderdarm, *vs* Subintestinalvene.

Die Gallenblase fällt hier nicht mehr in den Bereich der Schnittebene; die Leber (*le*) liegt der tangential getroffenen Darmwand (*dw*) überall direct an. Nur die ventrale Partie der Leber ist von derselben auf eine kurze Strecke getrennt: hier schiebt sich der Anschnitt des Pankreas (*pv*) zwischen ein. Die Form desselben erscheint ovoid, und die Zellen zeigen im Wesentlichen den Charakter der Darmepithelien. Sie sind dotterreich und liegen auf einen centralen Punkt hin orientirt.

Ich wende mich nunmehr zur Beschreibung eines älteren Stadiums (46<sup>1</sup>/<sub>2</sub>), wo sich bereits im vorderen Bereiche des Darmkanales Umbildungen eingeleitet haben, die direct zur definitiven Form desselben hinüberleiten.

Im Folgenden soll zunächst an der Hand der Textfig. 32 eine Beschreibung der topographischen Beziehungen der Organe dieser Entwicklungsperiode gegeben werden.

Die Abbildung ist eine Reproduktion der Fig. 7, Taf. XXXVI. Um die Anhangsorgane des Darmes übersichtlicher hervortreten zu lassen, wurden dieselben verschieden getont eingetragen. An der Ventralseite des gerade verlaufenden Vorderdarmabschnittes liegt rechts seitlich die Lunge (*lg*) und unter derselben, die ganze Breite und Länge dieses Theiles einnehmend, die Hauptmasse der Leber (*le*), welche die (in der Abbildung nicht speciell hervorgehobene) Gallenblase in sich schliesst. Caudal setzt sich die Leber in Form eines lang ausgezogenen Streifens (*leg*) fort, der von dem hinteren, rechten Abschnitt der Leberanlage ausgeht.

Bald nach seinem Ursprung wendet sich derselbe, dem spiralig gedrehten Darne folgend, in einer halben Tour nach links oben und tritt etwas links von der Mittellinie an den Darm heran. Dieser strangförmig ausgezogene Theil der Leber ist der „Lobus venae cavae“. Doch erstreckt sich das Lebergewebe nicht, wie Querschnitte lehren, auf die ganze Ausdehnung des in Fig. 32 im gleichen Ton wie die Leber gezeichneten Lobus venae cavae. Nur die vorderen 3 Vierteltheile werden von demselben eingenommen, im hinteren, d. h. caudalen Abschnitt findet sich nur der Ductus choledochus (*leg*).

Der Leber liegt im oralen Theil, und zwar rechts oben die (in Textfig. 32 dunkel gezeichnete) Vena cava inferior an, wird aber bald da, wo der Lobus venae cavae beginnt, durch das dazwischentretende Pankreas (*p*, hell gezeichnet) abgedrängt. Das Pankreas kann seinem Verlaufe gemäss in 2 Abschnitte zerlegt werden: einen Vorder- und einen Mitteldarmtheil. In ersterem verläuft es mit dem Lobus venae cavae im Bereiche des spiralig gedrehten Vorderdarmes zunächst an der medialen Seite der Leber, dann medial und dorsal davon. Im caudalen Theil des letztgenannten Abschnittes tritt ein Pankreasgang auf, der dorsal und etwas medial vom Lebergang gelegen ist.

Der auf p. 58 (390) abgebildete Schnitt (Textfig. 7), welcher durch die Ebene *b* der Fig. 5, Taf. XXXVI, gelegt ist, giebt ein ergänzendes Bild der in Betracht kommenden Verhältnisse. Es liegen da Pankreas- und Lebergang (*d*<sub>1</sub> und *d*<sub>2</sub>) in unmittelbarer Nähe neben einander. Medial von diesen beiden Gängen ist die Pankreasanlage (*pa*) getroffen, die an dieser Stelle nur von wenigen Schläuchen gebildet wird. Ueber Pankreas- und Lebergang liegt der Querschnitt der Vena portae, von der dorsal der Lobus venae cavae (*le*) angeschnitten ist.

Etwas caudal von der Stelle, wo in Textfig. 32 die Führungslinie *leg* zieht — auf Fig. 5, Taf. XXXVI, entspricht dieser Ebene etwa die Linie *c* — vereinigen sich Leber- und Pankreasgang zu einem gemeinschaftlichen Kanal, dem Ductus hepato-pancreaticus. Ein Querschnitt durch diese Stelle wurde auf p. 59 (391) in Textfig. 8 abgebildet. Hier ist kein Lebergewebe mehr zu finden; der Ductus hepato-pancreaticus ist rechts und oben von dem stark entwickelten Pankreas begleitet. Zwischen Pankreas und Darm finden sich an einer Stelle zahlreiche lymphoide Zellen angehäuft, die als orales Ende der Milzanlage anzusprechen sind.

Aber die Pankreasanlage endet nicht an der Stelle, wo der Ductus hepato-pancreaticus in den Darm mündet. Sie erstreckt sich (Textfig. 32 *p*) in das Gebiet des Mitteldarmes hinein und hat dort ungefähr dieselbe Ausdehnung wie im Vorderdarmabschnitt. Die auf p. 60 (392) gegebene Textfig. 10 stellt einen Querschnitt durch diesen Theil der Anlage dar. Dort ist das Pankreasgewebe (*p*) in Form von Zellhaufen getroffen, die links und ventral einem grossen Gefässlumen, der Pfortader, anliegen. Zwischen dieser und der dorsalen Darmwand, in einer Mulde der letzteren, liegt die Milz. Dieselbe liegt hier an der Innenseite des Gefässes, und Reste derselben finden sich noch bis in die Mitte der Darmanlage hinein, wie der Querschnitt Textfig. 11, p. 60 (392) lehrt, wo am Grunde der concaven Darmseite Haufen lymphoider Zellen gelegen sind.

Vergleicht man Form und Lage der Anhangsorgane des Darmes in diesem Stadium mit den Verhältnissen der vorhergehenden Periode (Stadium 45), so zeigen sich grosse Verschiedenheiten.

Die auffallendste Veränderung weist der Darmkanal im Bereiche des Vorderdarmes auf, der seinen geradegestreckten Lauf geändert hat und eine ganze Spiraltour ausführt. Dabei hat sich derselbe unter Abnahme seines Querdurchmessers stark in die Länge gezogen.

Die Leberanlage hat sich im Stadium 46½ mehr aus dem innigen Connex mit dem Darm gelöst und ist zu einem selbständigeren Gebilde geworden, das durch einen langausgezogenen Lappen, Lobus venae cavae, und den Ductus hepato-pancreaticus mit dem Darm in Verbindung steht. Die Mündungsstelle dieses Leberganges liegt fast genau an der Stelle, an welcher im Stadium 45 die Gallenblase ausgestülpt erscheint.

Bedeutsame Umformungen hat auch die Pankreasanlage erfahren. Während dieselbe im Stadium 45 aus 2 getrennten Abschnitten, einem dorsalen und ventralen, zusammengesetzt war, zieht sie im Stadium 46<sup>1/2</sup> als ein einheitlicher Körper der Vena cava und dem Lobus venae cavae entlang. Ein einfacher, meist mit dem Ductus hepaticus gemeinschaftlich ausmündender Gang vermittelt nunmehr die Verbindung zwischen Drüse und Darm.

Zur Erklärung der hier stattgehabten Vorgänge sei Folgendes nachgetragen. In der Zeit zwischen Stadium 45 und 46<sup>1/2</sup> ist das dorsale Pankreas (Textfig. 28 *pd*) in ventraler und oraler Richtung ausgewachsen und hat sich mit dem von unten her entgegenwachsenden rechten ventralen Pankreas vereinigt. Im Verlaufe dieses Entwicklungsprocesses hat sich das dorsale Pankreas von seinem Mutterboden getrennt, dadurch ist die dorsale Pankreasmündung verschwunden und der primär ventral angelegte Ausführungsgang persistirt als definitiver Ausführungsgang. So wie sich die Vorgänge bei der Entwicklung des Pankreas bei *Ceratodus* abspielen, hat sie PIPER (44 und 45) in jüngster Zeit auch bei *Amia* geschildert. Ob sich bei *Ceratodus* auch eine Etappe findet, die ein vollkommen isolirtes dorsales Pankreas zeigt, wie das PIPER bei *Amia* fand, war an dem mir zur Verfügung stehenden Materiale nicht mit Sicherheit zu entscheiden.

Den Zeitpunkt der eben erfolgten Lostrennung des dorsalen Pankreas (*pd*) vom Darm (*dw*) illustriert die Textfig. 33. Dieselbe ist einer Sagittalserie (Stadium 46) entnommen und giebt einen etwas lateral von der Medianebene gelegenen Schnitt im oralen Darmabschnitt, d. h. Pankreas-Lebergebiet, wieder. Die Darmwand (*dw*) wird nach rechts (oral) und oben von der Milzanlage (*m*) gedeckt. Dieser liegt nach vorne und dorsal die aus 2 getrennten Abschnitten bestehende

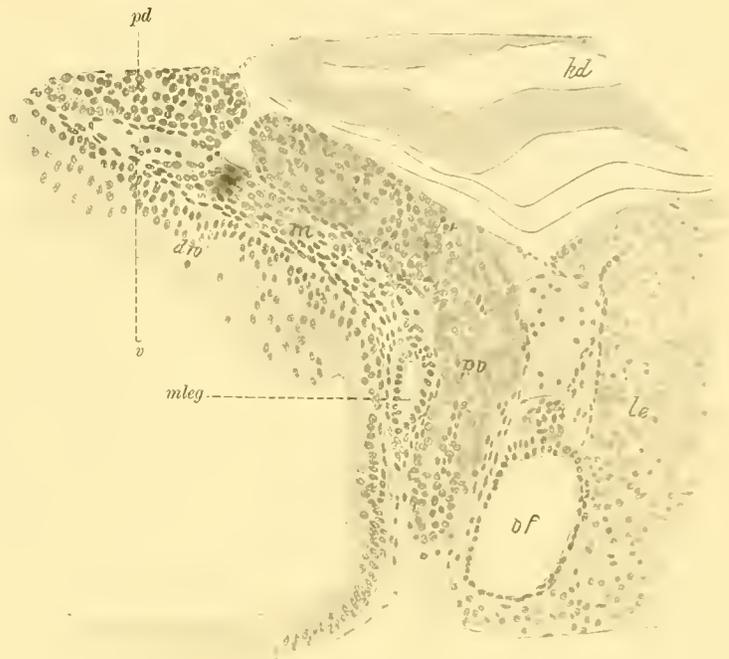


Fig. 33. Lateraler Sagittalschnitt durch einen *Ceratodus*-Embryo, Stadium 46. *dw* Darmwand, *hd* Kiemendarm, *le* Leber, *m* Milz, *mleg* Pankreaslebergang, *pd* dorsales Pankreas, *pv* ventrales Pankreas, *df* Gallenblase, *vs* Vena cava.

Pankreasanlage an, deren Herkunft aus einem dorsalen (*pd*) und ventralen (*pv*) Theil noch deutlich zu ersehen ist. Die dorsale Pankreasanlage tritt auf einem mehr medial gelegenen Schnitt noch direct an die Oberfläche des Darmes heran, ohne jedoch mit demselben in epitheliale Zusammenhang zu stehen. Die ventrale Anlage liegt in diesem Stadium in einer Mulde des Vorderdarmes eingebettet, die durch die beginnende Drehung dieses Darmabschnittes ihre Erklärung findet. Im cranial-convexen Bogen zieht das ventrale Pankreas nach oben und hinten bis nahe an die dorsale Anlage (*pd*) hin. Aber in der abgebildeten Schnittebene kommt es zu keiner Vereinigung der beiden Theile. Erst etwas mehr lateral gelegene Schnitte zeigen eine einheitliche, continuirlich die Seite des Vorderdarmes flankirende Pankreasmasse, und ein einfacher, ventral und rechts nahe der Medianlinie in den Darm mündender Ausführungsgang stellt jetzt die einzige Verbindung der gesamten Drüsenanlage mit dem Darne dar. Vor dem Pankreas

liegt die Leber (*le*) mit der von niederem, einschichtigem und cubischem Epithel gebildeten Gallenblase (*vf*).

In einer früheren Mittheilung (31) wurde die Frage berührt, ob die ventrale Einmündung des Pankreas- resp. Leberganges in den Darm als ursprüngliche Mündung des ventralen Pankreas anzusehen sei oder ob nicht die Eintrittsstelle des dorsalen Pankreas an die ventrale Stelle gewandert und dort zur definitiven Eintrittsstelle des Ductus hepato-pancreaticus geworden sei. Es wäre hier an Vorgänge zu erinnern, wie sie sich bei Selachiern finden und von LAGUESSE (49), RÜCKERT (5) und in der Folge von MAYR (50) beschrieben wurden. Dieser fasst die Ergebnisse seiner Untersuchungen dahin zusammen, dass sich „die Mündungsstellen der Gänge von der Zeit ihrer Anlage an bis zu einem Embryo von 40 mm um

180° verlagert“ haben. Er sieht die Veranlassung zu dieser Verlagerung in der auch von LAGUESSE angeführten spiraligen Drehung des Darmes.

Für *Ceratodus* scheinen die Verhältnisse, wie ich nunmehr angeben zu können glaube, anders zu liegen. Hier wird die ventrale Pankreasöffnung des ventralen Pankreas zur definitiven, und der Entwicklungsgang gleicht demnach der z. B. von GÖPPERT (28) und LAGUESSE (30) bei den Teleostiern beschriebenen Form.

Von Interesse ist die Thatsache, dass bei *Ceratodus* meist ein gemeinschaftlicher Pankreaslebergang in den Darm mündet. Das zeigt auch der in Textfig. 34 gegebene Querschnitt durch die Darmanlage des ältesten mir zur Verfügung stehenden Embryos vom Stadium 48. Der Schnitt ist etwas hinter der Ebene *mleg* der Fig. 9,

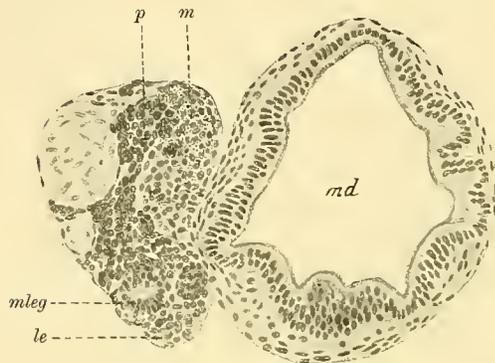


Fig. 34. Querschnitt durch den Darm und seine Anhangsorgane in der Ebene *mleg* des in Fig. 9, Taf. XXXVI, abgebildeten Stadiums 48. *le* Leber, *m* Milz, *md* Mitteldarm, *mleg* Pankreas-Lebergang, *p* Pankreas.

Taf. XXXVI, geführt, also eine kurze Strecke vor Einmündung des Pankreasleberganges in den Darm. Die Abbildung zeigt dem Darm direct anliegend die von zahlreichen Pigmentkörnern durchsetzte Milz (*m*), an deren linke und untere Seite sich die dunkelgefärbten Pankreasschläuche (*p*) anlegen. Im ventralen Abschnitt findet sich der Querschnitt eines von Cylinderzellen gebildeten Ganges (*mleg*), des Ductus hepato-pancreaticus. Nach unten und innen von demselben fällt das caudale Ende der Leber (*le*) noch in die Schnittebene.

## Ergebnisse und Schlussfolgerungen.

1) Die Untersuchungen über die Entwicklung des Spiraldarmes von *Ceratodus* haben gezeigt, dass diese vollkommen von allen bis jetzt bekannten Formen abweicht.

Aus einem dorsalen und ventralen Darm entsteht nach Untergang des letzteren der definitive Darm. Dieser stellt in frühesten Entwicklungsstadien eine epithelial begrenzte Spalte dar, die mit einer grossen, nicht von Epithel ausgekleideten Dotterhöhle communicirt. Zu dieser Zeit weist der caudale Abschnitt des definitiven Darmes bereits eine spiralförmige Drehung auf und mit fortschreitender Entwicklung umwächst die „epitheliale Darmspirale“ den Dotter. Dieser umschliesst die Spirale und spielt während des Entstehens des Spiraldarmes nur eine passive Rolle, d. h. er theilnimmt an der Drehung nicht.

Ist der Dotter vollständig resorbirt, so besteht eine gemeinsame, grosse Darmhöhle, die nunmehr in ihrer ganzen Ausdehnung eine deutliche spiralförmige Drehung aufweist. Von jetzt ab erfährt die spiralförmige Drehung nur noch eine geringe Steigerung, und das weitere Wachstum des Spiraldarmes besteht in einer Ueberwachsung resp. Unterwachsung der freien Ränder der Spirale.

Im Verlaufe der Entwicklung des Spiraldarmes von *Ceratodus* kommt es im oralen Theil des Darmes zu einem temporären Verschluss des Lumens; es ist das ein fast im ganzen Wirbelthierreiche beobachteter Vorgang, der in jüngster Zeit von E. KREUTER (53) bei Selachiern eingehend beschrieben wurde.

Die *Ceratodus*-Entwicklung hat keine Beweise dafür erbracht, in diesem zeitweiligen Verschluss des Vorderdarmlumens ein phylogenetisch bedeutsames Vorkommniss zu sehen (BALFOUR, KREUTER [53]), noch hat sich der sichere Nachweis erbringen lassen, dass dieser Vorgang in Connex mit der Entwicklung der Darmspirale steht (RÜCKERT [5]).

Der Spiraldarm von *Ceratodus* lässt bereits in frühen Stadien der Entwicklung seine definitive Form erkennen: schon beim Auftreten der sogenannten epithelialen Darmspirale ist die am meisten oral gelegene Tour nur wenig in die Länge gezogen und nimmt den vordersten Theil des Mitteldarmes ein, während die hinterste in charakteristischer Weise langgezogen gegen den Enddarm hin ausläuft. Diesen Grundtypus bewahrt auch noch der ausgewachsene *Ceratodus*-Darm, und nach den oben gegebenen Ausführungen (S. 68 [400]) ist derselbe als die primitivste Form eines Spiraldarmes anzusehen: er ist phylogenetisch älter als der Darm von *Lepidosiren* und *Protopterus*, wo die Spiraltouren bereits mehr in den caudalen Abschnitt verschoben erscheinen.

2) Die bei *Ceratodus* fast median gelegene unpaare Aussackung des Vorderdarmes ist als Lunge zu deuten. Ein caudal auswachsender hohler Spross verlagert sich im Laufe der Entwicklung mehr und mehr an die rechte, dann an die dorsale Seite des Darmkanales. Die primär ventral und median vom Vorderdarm gelegene Tasche wird hierbei in die Länge gezogen und wird zu dem an der rechten Seite des Darmes emporziehenden Lungengang. Die an der Lunge vom erwachsenen *Ceratodus* beobachtete Septenbildung ist eine secundäre Erscheinung und nicht bedingt durch eine primär auftretende paarige Anlage.

3) Die Leber von *Ceratodus* entsteht aus dem am meisten oral gelegenen Abschnitt des ventralen Darmes und zwar aus einer epithelialen Plakode (plaque hépatique nach A. NICOLAS), welche eine seichte Bucht, „primäres Leberdivertikel“, ébauche hépatique primitive, umschliesst. Diese Leberplakode erfährt bald eine Gliederung in der Sagittale: es kommt zur Sonderung in eine paarige, vordere, grössere Partie, „pars hepatica“ (BRACHET) und eine caudale, kleinere, „pars cystica“ (BRACHET). Erstere liefert das Lebergewebe, letztere die Gallenblase.

4) Das Pankreas von *Ceratodus* zeigt eine dreifache Anlage. Ein dorsales, median gelegenes Pankreas lässt sich zuerst mit Sicherheit im Stadium 42 nachweisen. Diese dorsale Pankreasanlage schnürt sich im Verlaufe der Entwicklung von der dorsalen Darmwand ab und verbindet sich mit einer ventral und rechts aus dem Darm hervorsprossenden zweiten Pankreasanlage. Eine zu gleicher Zeit mit dem rechten ventralen Pankreas auftretende linke Pankreasanlage scheint rudimentär zu bleiben, resp. rückgebildet zu werden.

5) Die erste Anlage der Milz findet sich auf der linken, dorsalen Seite des Darmes und scheint, soweit das zur Verfügung stehende Material erkennen liess, aus dem Cölomepithel und aus eingewanderten mesenchymatösen Elementen ihren Ursprung zu nehmen. Eine Bethheiligung des Entoderms resp. dorsalen Pankreas an ihrer Entwicklung konnte nicht festgestellt werden.

## Literaturverzeichnis.

- 1) SEMON, R., Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Heft 3. Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des *Ceratodus Forsteri*. Jena, G. Fischer, 1903.
- 2) —, Die Furchung und Entwicklung der Keimblätter bei *Ceratodus Forsteri*. Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Jena, G. Fischer, 1900.
- 3) GOETTE, A., Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. Heft 5. Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges (*Petromyzon fluviatilis*), 1. Theil, 1890.
- 4) KANTOROWICZ, R., Ueber Bau und Entwicklung des Spiraldarmes bei Selachiern. Inaug. Diss. Leipzig. 1898.
- 5) RÜCKERT, J., Spiraldarmentwicklung von *Pristiurus*. Verh. 10. Vers. Anat. Ges. Berlin 1896.  
— Ueber die Entwicklung des Spiraldarmes bei Selachiern. Arch. Entwicklungsmech., Bd. IV, 1896.
- 6) REUTER, K., Ueber die Entwicklung der Darmspirale bei *Alytes obstetricans*. Anat. Hefte, Heft 42/43, 1900.
- 7) OPPEL, A., Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Verdauungsapparat, 1897.
- 8) GOETTE, A., Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*), Leipzig 1875.
- 9) RABL, C., Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb., Bd. XIX, 1892.
- 10) AYERS, H., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoer. Jen. Zeitschr. Naturwissensch., Bd. XVIII, N. F. Bd. XI, 1885.
- 11) GÜNTHER, A., Description of *Ceratodus*, a genus of Ganoid Fishes, recently discovered in Rivers of Queensland. Phil. Trans. R. Soc. London, Vol. CLXI, 1871.
- 12) KERR, J. G., The external features in the development of *Lepidosiren Paradoxa* FITZ. Phil. Transact. R. Soc. London, S. B., Vol., CXCII, 1900.
- 13) DEAN, BASHFORD, Obituary notice of a Lung-Fish. Popul. Science Month., May. 1903.
- 14) GEGENBAUR, C., Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. II, 1901.
- 15) GAUDRY, A., L'*Actinodon*. Nouvelles Arch. du Mus. d'Histoire naturelle, Paris, 1887.
- 16) AMMON, L., Die permischen Amphibien der Rheinpfalz, München 1889.
- 17) NEUMAYER, L., Die Koproliithe von Texas. Palaeontographica, Bd. LI, 1904.
- 18) ZITTEL, K. A. v., Grundzüge der Paläontologie, 1895.
- 19) WEYSSE, A. W., Ueber die ersten Anlagen der Hauptanhangsorgane des Darmkanales beim Frosch. Arch. mikr. Anat., Bd. XLVI, 1895.
- 20) HEMPSTEAD, M., Development of the lungs in the frogs, *Rana Catesbiana*, *R. sylvatica* and *R. virescens*. Science, N. S., Vol. XII, 1900.
- 21) GAGE, S. H., Development of the lungs in the common toad, *Bufo lentiginosus*, and in the three toads (*Hyla Pickeringii* and *Hyla versicolor*). Science, New Ser., Vol. XII, 1900.
- 22) GIANNELLI, L., Sullo sviluppo del pancreas e delle ghiandole intraparietali del tubo digestivo negli Anfibi urodeli (gen. *Triton*), on o qualche accenno allo sviluppo del fegato e dei polmoni. Arch. Anat. e di Embr., Vol. I, 1902.
- 23) WEBER, A. et BUVIGNIER, A., Les premières phases du développement de l'appareil pulmonaire chez *Miniopterus Schreibersii*. Bibl. anat., T. XII, 1903.
- 24) SAGEMHIL, Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Fische. III. Morph. Jahrb., Bd. X, 1885.
- 25) BOAS, Ueber den Conus arteriosus und den Arterienbogen der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. VII, 1881.
- 26) MOSER, F., Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Schwimmblase. Arch. mikr. Anat. Entw., Bd. LXIII, 1904.
- 27) BALFOUR, F., A. treatise of comparative embryology, 1885.
- 28) GÖPPERT, E., Die Entwicklung des Pankreas der Teleostier. Morph. Jahrb., Bd. XX.
- 29) STÖHR, PH., Die Entwicklung von Leber und Pankreas der Forelle. Anat. Anz., Bd. VIII, 1893.
- 30) LAGUESSE, E., Développement du pancréas chez les Poissons osseux. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, 1894.

- 31) NEUMAYER, L., Recherches sur le développement du foie, du pancréas et de la rate chez *Ceratodus Forsteri*. Compt. Rend. Assoc. Anat. 6. Sess. Toulouse, 1904.
- 32) SHORE, Notes on the origin of the liver. Journ. Anat. Phys., Vol. XXV, 1891.
- 33) KUPFFER, C. v., Ueber das Pankreas bei *Ammocoetes*. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München, 1893.
- 34) BRACHET, A., Sur le développement du foie et sur le pancréas de l'*ammocoetes*. Anat. Anz., Bd. XIII, 1897.
- 35) NICOLAS, A., Recherches sur le développement du pancréas, du foie et de la rate chez le Sterlet (*Acipenser ruthenus*). Arch. Biol., T. XX, 1903.
- 36) BRACHET, A., Recherches sur le développement du pancréas et du foie (Sélaciens, Reptiles, Mammifères). Journ. Anat. et Phys., 1896.
- 37) — Die Entwicklung und Histogenese der Leber und des Pankreas. Ergebnisse der Anat. und Entwickl., 1897.
- 38) STÖHR, PH., Ueber die Entwicklung der Hypochorda und des dorsalen Pankreas bei *Rana temporaria*. Morph. Jahrb., Bd. XXIII, 1895.
- 39) HAMMAR, J. A., Ueber einige Hauptzüge der ersten embryonalen Leberentwicklung. Anat. Anz., Bd. XIII, 1897.
- 40) CHORONSHITZKY, B., Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse und des Pfortadersystems bei den verschiedenen Abtheilungen der Wirbelthiere. Anat. Hefte, Heft 42/43, 1900.
- 41) WOIT, O., Die Entwicklung der Milz. Anat. Hefte 28/30, 1897.
- 42) TONKOFF, W., Ueber die Entwicklung der Milz bei *Tropidonotus natrix*. Anat. Anz., Bd. XXIII, 1903.
- 43) GLAS, E., Ueber die Entwicklung der Milz bei *Tropidonotus natrix*. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Bd. CIX, Abth. 3, 1900.
- 44) PIPER, H., Die Entwicklung von Leber, Pankreas und Milz bei den Vertebraten. Inaug.-Diss. Freiburg i. B., 1902.
- 45) — Die Entwicklung von Magen, Duodenum, Schwimmblase, Leber, Pankreas und Milz bei *Amia calva*. Arch. Anat. Entw., Suppl. 1902.
- 46) LAGUESSE, E., La rate, est-elle d'origine entodermique ou mésodermique? Bibliogr. anat., 1895. Weitere Arbeiten von LAGUESSE über diese Frage sind bei CHORONSHITZKY (No. 40 dieses Verzeichn.) und PIPER (No. 44 und 45 dieses Verzeichn.) citirt.
- 47) MAURER, F., Die erste Anlage der Milz und das erste Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. XVI, 1890.
- 48) — Die Entwicklung des Darmsystems. In: Handbuch der vergl. und experim. Entwicklungslehre der Wirbelthiere. Herausgeg. von O. HERTWIG, Lieferung 6—8, Jena, G. Fischer, 1902.
- 49) LAGUESSE, E., Développement du pancréas chez les Selaciens. Bibliogr. anat., 1894.
- 50) MAYR, J., Ueber die Entwicklung des Pankreas bei Selachiern. Anat. Hefte, Bd. VIII, 1897.
- 51) GASSE, Die Entstehung der Kloakenöffnung bei Hühnerembryonen. Arch. Anat. Entw., 1880.
- 52) MINOT, CH. S., On the solid stage of the large intestine in the chick with a note on the ganglion coli. Journ. Bost. Soc. Med. Scienc., Vol. IV, 1900.
- 53) KREUTER, E., Ueber den soliden Oesophagus der Selachier, Erlangen 1903.
- 54) BALFOUR, F., A monograph on the development of elasmobranch fishes, London 1878.

---

**Corrigenda:** p. 48 (380), Zeile 19 von unten: ventralen anstatt dorsalen.  
 p. 56 (388), Zeile 18 von unten: Drehung anstatt Deckung.  
 p. 69 (401), Zeile 16 von oben: hat anstatt wurden.  
 p. 76 (408), Zeile 18 und 1 von unten: WEYSSE (19) anstatt (18).

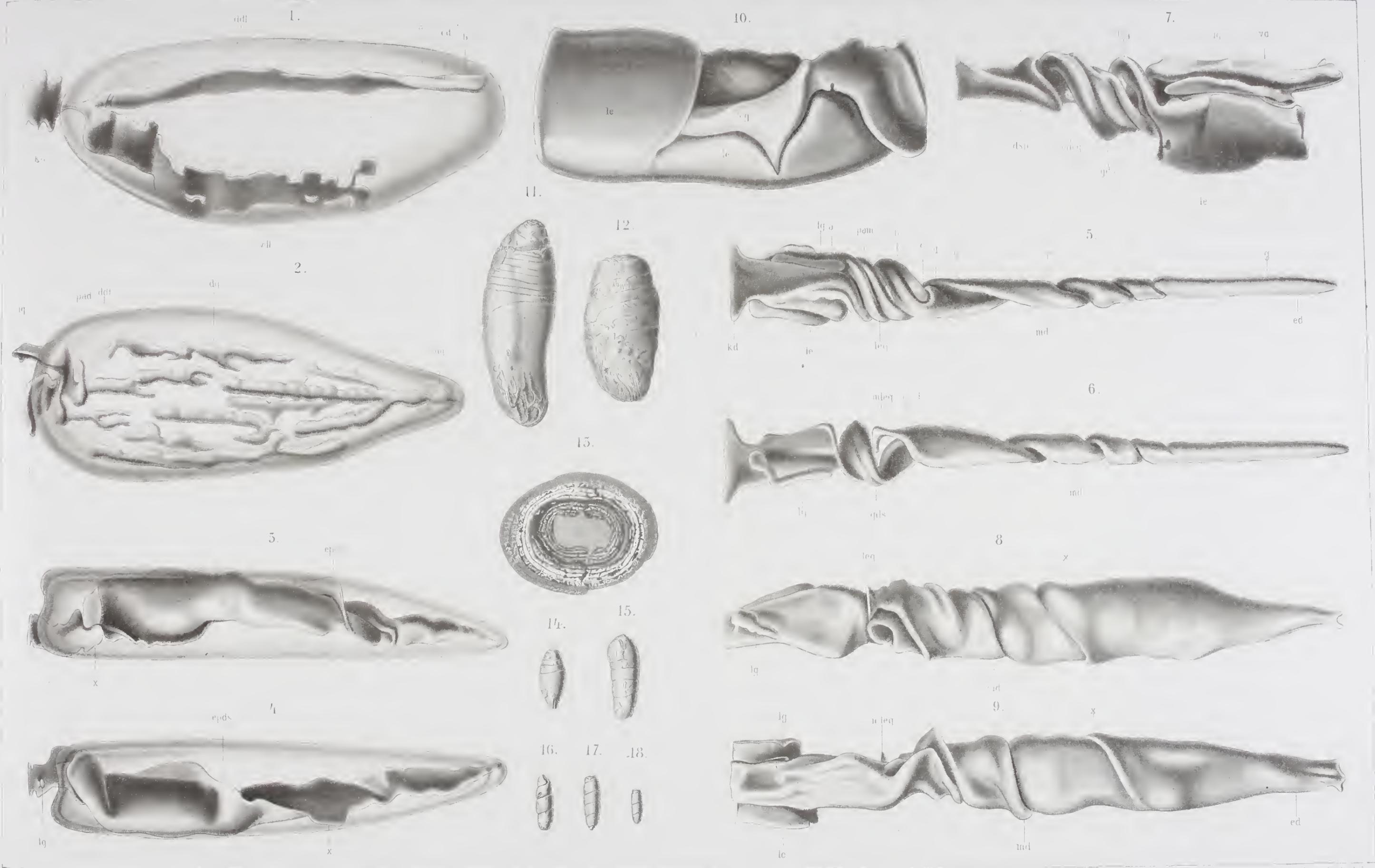
---

Tafel XXXVI.

## Tafel XXXVI.

<i>ddl</i> dorsales Darmlumen	<i>leg</i> Lebergang
<i>dg</i> Dottergang	<i>lg</i> Lunge
<i>dsp</i> Darmspirale	<i>md</i> Mitteldarm
<i>ed</i> Enddarm	<i>leg</i> oder <i>mleg</i> Pankreas-Lebergang(-Milz)
<i>epds</i> epitheliale Darmspirale	<i>ng</i> Vornierengang
<i>gds</i> Gastroduodenalschlinge	<i>pad</i> dorsales Pankreas
<i>kd</i> Kiemendarm	<i>pam</i> Pankreas-Lebergang
<i>le</i> Leber	<i>vd</i> Vorderdarm
<i>le<sup>1</sup></i> Lobus venae cavae	<i>vdl</i> ventrales Darmlumen

- Fig.** 1. Reconstruction des Stadiums 40. Im durchsichtig dargestellten ovoiden Dotter nur das dorsale (*ddl*) und ventrale (*vdl*) Darmlumen eingetragen.
- „ 2. Reconstruction des Stadiums 43. Der spindelförmige Dotter umschliesst dorsales Darmlumen (*ddl*), dorsale Pankreasanlage (*pad*), einen Theil der Leberanlage (*le*) und eine grosse Anzahl von Dottergängen (*dg*).
- „ 3. Reconstruction des Stadiums 46. In dem nunmehr langgestreckten Dotter hat sich eine gemeinsame, centrale Höhle gebildet, die spiralig von einer spaltförmigen Erweiterung („epitheliale Darmspirale“, *epds*) umzogen wird. Ansicht von oben.
- „ 4. Dasselbe Modell, Ansicht von unten.
- „ 5. Reconstruction des Darmes mit Anhangsorganen im Stadium 46<sup>1/2</sup>, Ansicht von oben.
- „ 6. Dasselbe Stadium. Ansicht von unten. Die Leberanlage weggelassen.
- „ 7. Vorderdarm (*vd*) und der orale Theil des Mitteldarmes desselben Stadiums, von der rechten Seite gesehen.
- „ 8. Reconstruction des Darmkanales von *Ceratodus*, Stadium 48, Ansicht von unten. Leberanlage weggelassen.
- „ 9. Dasselbe Stadium, Ansicht von oben.
- „ 10. Oraler Abschnitt des vorhergehenden Stadiums, von der Ventralseite her gesehen, mit Leber (*le*) und dem Lobus venae cavae (*le<sup>1</sup>*) und Lebergang (*leg*).
- „ 11 und 12. Koprolithen von *Eryops*. Natürl. Grösse.
- „ 13. Schliff durch das Lamellensystem eines Koprolithen von *Eryops*. Natürl. Grösse.
- „ 14. Kleiner Koprolith von demselben Typus wie Fig. 11 und 12. Natürl. Grösse.
- „ 15, 16, 17 und 18. Koprolithen von *Diplocaulus*. Natürl. Grösse.



# 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): Neumayer L.

Artikel/Article: [Die Entwicklung des Darmkanales, von Lunge, Leber, Milz und Pankreas bei Ceratodus Forsteri. 377-422](#)