© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ueber die Entwickelung der Mesenterien, der Leberligamente und der Leberform bei den Lungenfischen.

Von

Ivar Broman,
Professor an der Universität Upsala.

Mit Tafel XLIII und 54 Figuren im Text.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Frühere Untersuchungen.

Ueber die mesenterialen Verhältnisse der Fische im Allgemeinen liegen in der Literatur nur wenige und meistens sehr unvollständige Angaben vor.

Am eingehendsten hat meines Wissens RATHKE (1824, 1827, 1830 und 1837) dieses Kapitel der vergleichenden Anatomie behandelt. Die betreffenden Beobachtungen dieses Autors sind indessen zum grossen Theile unbeachtet geblieben und nunmehr fast ganz in Vergessenheit gerathen. Da sie indessen für das Verständniss der mesenterialen Verhältnisse bei den Lungenfischen und deren Entstehung von Interesse sind, finde ich es angemessen, sie hier kurz zu referiren.

RATHKE untersuchte zuerst (1824) den Darmkanal und die Zeugungsorgane bei 56 verschiedenen Fischarten, welche alle in Danzig frisch zu haben waren. In einem besonderen Capitel „Befestigung des Verdauungsweges" behandelt er die uns hier interessirenden Verhältnisse.

Es giebt nach RATHKE (1824) sowohl

I. Fische, denen ein Mesenterium vollständig fehlt und aller Wahrscheinlichkeit nach auch immer gefehlt hat; wie auch

II. Fische mit Mesenterium.

Diese letztgenannten Fische haben im Allgemeinen entweder:

A. ein einfaches, dorsales Mesenterium; oder

B. 2 dorsale Mesenterien (ein Mesenterium für den Oesophagus + Magen und ein zweites Mesenterium für den Darm).

1) Diese beiden Mesenterien liegen im Allgemeinen neben einander und verschmelzen in der Pylorusgegend mit einander.

2) Beim Heringsgeschlechte liegen aber diese beiden dorsalen Mesenterien „über einander"; d. h. das Mesenterium des Darmes inserirt an der Ventralseite des Magens, dessen Dorsalseite durch das Mesogastrium mit der dorsalen Bauchwand verbunden ist.

Einige Fische haben ausserdem

C. ein ventrales Mesenterium.

Zur Gruppe I rechnet RATHKE (1824) die Karpfen und die Pricken. Den letztgenannten fehlt bekanntlich jede Anheftung des Darmes an die Bauchwände. Bei den erstgenannten sind dagegen alle Bauchorgane mit Ausnahme der Schwimmblase und der Nieren durch zahlreiche Fäden und Bänder sowohl unter sich wie mit der Bauchwand verbunden. Einige von diesen Fäden enthalten Blutgefässe, andere nicht. — Die Entstehung dieser Verbindungsfäden erklärt nun RATHKE in folgender Weise:

Von Anfang an fehlte wahrscheinlich diesen Fischen das Mesenterium. Da nun die Venen des Darmes und der Milz nicht durch ein Omentum minus zur Leber hingehen konnten, „so schlugen sie andere Wege ein, um dahin zu gelangen". . . „Ehe sich aber ein Gefäss bildet, muss ein Schleimgewebe

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

vorhanden sein, in welchem das Blut seinen Fluss nehmen und sich einen Kanal, bildlich gesprochen, auswaschen kann. Ein aus Schleimgewebe bestehender Verbindungsfaden musste mithin schon vorher entstanden sein, ehe ein vom Darme zur Leber hinüber gehendes Blutgefäss sich entwickeln konnte. Hatte sich nun an mehreren nahe gelegenen Stellen ein Streben des Blutes gezeigt, vom Darme zur Leber hinüber zu fliessen, war an einer jener Stellen aber dieses Streben früher zum Zweck gelangt, so verblieben an den übrigen nur aus Schleimgewebe bestehende, noch nicht zur Entwickelung von Venen gelangte Verbindungsfäden, oder sanken wohl gar auf eine frühere Stufe zurück, nachdem früher schon kleine Venenzweige aus ihnen hervorgegangen waren." — In ähnlicher Weise sucht RATHKE die fadenförmigen Verbindungen der Geschlechtstheile und der Bauchwände mit dem Darm und der Leber dadurch zu erklären, dass die Venen dieser Partien zu einer Verbindung mit dem Pfortadersystem tendirten und, da die Mesenterien fehlten, andere, mehr selbständige Wege wählen mussten.

Die Möglichkeit, dass diese Fische früher vielleicht Mesenterien hatten, welche secundär verloren gegangen sind, hält RATHKE zu dieser Zeit (1824) für sehr unwahrscheinlich; und dieses, obgleich er einsieht, dass der Darmkanal dieser Thiere sich solchenfalls in principiell anderer Weise bilden musste als bei anderen Wirbelthieren. Er gesteht, dass nur embryologische Untersuchungen hierüber entscheiden können, glaubt jedoch, „dass man bei den Karpfen jemals ebensowenig, als bei den Pricken, ein Gekröse finden wird". — Die Ueberzeugung RATHKE's, dass die Karpfen niemals ein Gekröse gehabt haben, muss zu dieser Zeit ganz besonders fest gewesen sein; denn er vergisst sogar an einer Stelle, dass der ursprüngliche Mangel eines Gekröses bei den Karpfen noch nicht embryologisch bewiesen war. Er sagt nämlich zuletzt: „Noch lehrt die Zergliederung der Karpfen, dass auf dem Darm sich ein Bauchfell ausbilden kann, ohne Fortsetzung des Gekröses zu sein" (loc. cit. p. 107).

Später fand RATHKE (1830), dass ausser bei den Cyprinen und bei den Petromyzonten (*Petromyzon fluviatilis, Petromyzon planeri* und *Ammocoetes branchialis*), auch bei *Syngnathus ophidion* ein Gekröse fehlt, und dass die Blutgefässe, die von der Rückenwand des Leibes zu dem bei *Syngnathus* ganz einfachen Darme hingehen, sich als frei liegende Fäden darstellen. „Dieser Mangel des Gekröses", schreibt RATHKE (1830), „ist der Entwickelungsgeschichte wegen aller Aufmerksamkeit werth, und es lässt sich eine zweifache Ursache desselben denken. Entweder nämlich löst sich das ganze Gefässblatt der Keimhaut, wenn der Embryo der oben genannten Thiere sich ausbildet, in der ganzen Länge der Bauchhöhle von der Rückenwand dieser Höhle ab und folgt durchaus dem Darme, in welchem Falle die Aorta vielleicht nicht, wie in anderen Wirbelthieren, ihr Dasein dem Gefässblatte verdankt, oder es bildet sich wirklich ein Gekröse, wird späterhin aber völlig aufgelöst. Für das Statthaben des letzten Falles lassen sich einige, für das des ersteren jetzt, meiner Einsicht nach, noch gar keine Gründe angeben. Jene Gründe nun sind 1) die Analogie, die sich uns in der ersten Entwickelung der verschiedenen Wirbelthiere darbietet, und 2) die Erscheinung, dass bei mehreren Pleuronecten das Gekröse vielfach durchlöchert ist" (loc. cit. p. 439).

Wie wir hieraus sehen, hat RATHKE schon jetzt seine frühere Auffassung betreffs der Entstehung des totalen Gekrösemangels bedeutend modificirt, obgleich er noch nicht Gelegenheit gehabt hatte, die betreffenden Fische embryologisch zu untersuchen. Einige Jahre später (1837) bekam derselbe Autor Gelegenheit, *Syngnathus*-Embryonen zu untersuchen, was zu einer vollständigen Veränderung seiner ursprünglichen Meinung führte. Er schreibt jetzt über die mesenterialen Verhältnisse der Fische Folgendes: „Unter den Fischen, die ich im südlichen Russlande zergliederte, sah ich bei den meisten den Darm durch ein Gekröse befestigt. Vermisst aber habe ich ein solches Haltungsband bei allen dort untersuchten Syngnathen, selbst bei beiden *Cyprinus*-Arten. Jedoch muss ich hier zugleich bemerken, dass ich dasselbe bei den Embryonen der Syngnathen, selbst bei den ältesten, vorgefunden und somit eine Vermuthung, die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ich schon früher geäussert hatte, bestätigt gefunden habe, diese nämlich, dass, wenn bei einem Fische das Gekröse fehlt, dasselbe ursprünglich vorhanden gewesen, nachher aber in Folge einer stattgehabten Resorption verschwunden ist [MECKEL's Archiv, 1833 [1])]" (loc. cit. p. 351).

Dieser Meinung scheint RATHKE später treu geblieben zu sein. In seinen nach seinem Tode von GEGENBAUR herausgegebenen „Vorträgen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere" sagt RATHKE (1862) nämlich hierüber: „Ein Gekröse findet sich ursprünglich wohl bei allen Fischen vor, einige aber giebt es, bei denen es allmählich mehr oder weniger vollständig aufgelöst wird, weshalb denn bei ihnen in späterer Lebenszeit der Darmkanal zum grossen und grösseren Theile nur durch Gefässe mit der Rückenwand des Leibes zusammenhängt."

Zur Gruppe II A gehören nach RATHKE (1824) diejenigen Fische, „welche, wie die Cobiten und Hornhechte, noch gar keinen oder, wie die Stichlinge, einen mit dem Darme in gerader Linie verlaufenden Magen besitzen". Es giebt aber auch Fische, deren Darm mehrere Biegungen macht und trotzdem ebenfalls ein einfaches dorsales Mesenterium besitzt. „Beim Dorsche z. B., obschon derselbe 3 neben einander liegende Darmstücke besitzt, verläuft das Gekröse ganz gerade, wie etwa bei dem Hornhechte, indem nämlich jene Darmstücke durch kurzes Zellgewebe dicht mit einander verbunden werden, das Bauchfell in einer Flucht sich über sie herüberzieht und nur an dem ersten absteigenden Darmstücke sich zu dem Gekröse zusammenschlägt." — „Beim Seehasen dagegen und dem Schleimfische, deren Darm viele Biegungen macht, zieht sich das Gekröse in alle einzelnen Darmschlingen hinein, demnach etwa wie bei den Säugethieren."

Zur Gruppe II B gehörten die meisten von RATHKE (1824) untersuchten Fische.

„Ganz abweichend und höchst merkwürdig" fand RATHKE (1824) „das Gekröse bei den kleineren hieländischen Schollen (*Pleuronectes platessa*), insofern dieselben eigentlich mehrere hinter und neben einander liegende Gekröse besitzen." Das Gekröse der Steinbutte (*Pleuronectes maximus*) sieht ganz anders aus; es hat sich „ganz in einzelne Fibern und Bänder aufgelöst". — Dem Sandaale (*Ammodytes tobianus*) fehlt nach RATHKE der kraniale Theil des dorsalen Gekröses; bei anderen Fischen, „namentlich den höheren Lachsarten und dem Dorsche" wird die caudale Partie des Mesenterium dorsale vermisst.

Ganz besonders interessant finde ich die Beschreibung RATHKE's über „ein unteres Haltungsband" (= Mesenterium ventrale) des Darmes bei gewissen Fischen und über ein Rudiment desselben bei anderen. Die betreffenden Paragraphen citire ich hier wörtlich:

§ 68. „Ausser dem Gekröse findet man bei allen Lachsen, mit Ausnahme der Stinte (*Salmo eperlanus* und *Salmo spirinchus*), ferner bei den ihnen verwandten Heringen, desgleichen beim Barsche (*Perca fluviatilis*) und, falls ich nicht sehr irre, auch bei der Makrele (*Scomber scombrus*), ein zweites jenem entgegengesetzes Band vor, welches also für den Darmkanal ein unteres Haltungsband abgiebt, so wie jenes das obere. Dieses untere Band nun, welches übrigens nicht selten auch mit Fett erfüllt ist, erstreckt sich bei den Lachsen, Stinten und der Alse (*Clupea alosa*), vom After immer breiter werdend, nur bis zu den Bauchflossen, ist also auch verhältnissmässig zur ganzen Unterleibshöhle verschiedentlich lang, je nachdem nämlich die Bauchflosse mehr oder weniger weit vom After entfernt ist. Beim Heringe dagegen verläuft dies Band nach der ganzen Länge des After- und Mitteldarmes, kommt so wie bei den früher genannten Fischen von der Mittellinie der Bauchdecken und nimmt, was für die Zusammensetzung des Pfortadersystems wichtig ist, eine grosse Menge Venenzweige auf, die von den Bauchdecken ihren Ursprung beziehen."

---

1) Dieses Citat muss unrichtig sein, denn MECKEL's Archiv existirt nur bis zum Jahre 1832. Offenbar bezieht sich diese Aeusserung auf die schon oben referirte Arbeit vom Jahre 1830.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

§ 69. „Gewissermaassen als Analogon jenes unteren Haltungsbandes, aber auch als die erste Spur eines Netzes (Omentum), kann man die von dem Bauchfelle gebildete Falte ansehen, welche entgegengesetzt dem Gekröse sich auf ähnliche Weise, wie die Hautfalte an dem Eileiter der Vögel, bei mehreren Fischen am Darme von hinten nach vorne hinaufzieht. Bei den Cobiten ist sie nur schmal, am freien Rande ganz glatt, geht vom After bis zur Leber hinauf und schliesst eine lange, in die Leber einmündende Vene ein. Ein ähnliches Band kommt vor bei den Stichlingen (*Gasterosteus*), nur geht dasselbe hier vom After bis an das Ende des Mitteldarmes, ist hinten sehr breit und flacht sich nach vorne allmählich ab. Gleichfalls erscheint beim Schleimfische (*Blennius viviparus*) ein unteres frei schwebendes Band, das vom After bis über den Anfang des Dickdarmes geht, sehr breit ist und sogar, gleich dem Netze der Säugethiere, immer eine dicke Lage von Fett zwischen seinen beiden Blättern einschliesst. Am freien Rande geht es in eine Menge verschiedentlich grosser, zungenförmiger Lappen aus. Aehnliche, jedoch schmälere und nur selten mit Fett gefüllte Falten des Bauchfelles kommen auch bei anderen Fischen am hinteren Theile des Darmes vor, so z. B. beim Welse (*Silurus glanis*) und Aale (*Muraena anguilla*)" (l. c. p. 112 und 113).

Die mir zugänglichen Lehr- und Handbücher der vergleichenden Anatomie haben betreffs der Fischmesenterien nur unvollständige und einander zum Theil widersprechende Angaben. Mehrere von diesen Autoren erwähnen nur kurz, dass die Fische ein dorsales Mesenterium haben, welches jedoch bei den meisten in Fäden und gefässleitende Bänder aufgelöst worden ist (Cuvier u. Valenciennes, 1828; Meckel, 1829; Wagner, 1834; Stannius, 1854). — Von der Beschreibung anderer Autoren (Monro, 1782; Carus, 1834; Owen, 1846) bekommt man umgekehrt den Eindruck, als wäre ein vollständiges dorsales Mesenterium bei vielen oder sogar bei den meisten Fischen zu finden.

Dass bei gewissen Fischen ein ventrales Mesenterium existirt, scheint den meisten Lehrbuchverfassern ganz unbekannt zu sein. (Nur Owen [1846] und und Hatchett Jackson erwähnen ein solches und zwar bei *Muraena*.) Daraus erklärt es sich wohl, dass Balfour und Parker (1882) ein ventrales Mesenterium bei *Lepidosteus* als etwas noch nicht Gesehenes beschreiben können [1]). Oder sollte die Beobachtung von Rathke (1824), dass z. B. beim Heringe ein ventrales Mesenterium in grosser Ausdehnung existirt, vielleicht unrichtig sein?! Doch eher ist wohl anzunehmen, dass Balfour und Parker diesen allzu gewöhnlichen Fisch niemals untersucht haben.

Suchen wir in der Specialliteratur, so finden wir indessen noch einige Angaben über die Existenz eines ventralen Mesenteriums bei den Fischen. Howes (1890) und Böhi (1901) erwähnen ein solches Mesenterium bei *Salmo*. Bei *Protopterus annectens* beschreiben Owen (1840), Ayers (1885) und Parker (1892), bei *Ceratodus forsteri* Günther (1872), Ayers (1885), ich (1904) und Neumeyer (1905) und bei *Lepidosiren paradoxa* Hyrtl (1845) und Ehlers (1895) ein wohlentwickeltes ventrales Mesenterium. Wir sehen also, dass das ventrale Mesenterium ein Attribut aller Lungenfische ist.

Nach diesem Ueberblick über die Literaturangaben betreffs der Mesenterien der Fische im Allgemeinen gehe ich zu der speciellen Literatur über, welche die uns hier interessirenden Verhältnisse bei den Lungenfischen behandelt.

Der erste Lungenfisch wurde bekanntlich (im Jahre 1837) von Natterer in Brasilien entdeckt. Natterer konnte nach Europa nur zwei Exemplare mitbringen, welche sowohl von ihm selbst wie von

1) Bei *Lepidosteus* fixirte nach Balfour und Parker (1882) dieses ventrale Mesenterium die caudale Partie des Darmes („from the beginning of the spiral valve to the anus") an der ventralen Bauchwand. „This mesentery", fahren Balfour und Parker fort, „which together with the dorsal mesentery divides the hinder section of the body-cavity into two lateral compartments is, we believe, a persisting portion of the ventral mesentery which, as pointed out by one of us (Comparative Embryology, Vol. II, p. 514), is primitively present for the whole length of the body-cavity. The persistence of such a large section of it as that found in the adult *Lepidosteus* is, so far as we know, quite exceptional. This mesentery is shown in section in the embryo in Plate 25, Fig. 53 (*v. mt*). The small vessel in it appears to be the remnant of the subintestinal vein" (l. c. p. 429).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fitzinger und Bischoff (1840) untersucht wurden. Fitzinger nannte diesen Lungenfisch *Lepidosiren paradoxa.* Ueber die mesenterialen Verhältnisse und über die Leber des Thieres konnten diese Autoren indessen keine Mittheilung machen, weil den betreffenden Exemplaren die Bauchorgane grösstentheils fehlten (Bischoff, 1840, p. 141).

Hyrtl (1845) bekam einige Jahre später ein vollständiges, mit allen Eingeweiden versehenes Exemplar von *Lepidosiren paradoxa*, das er monographisch beschrieben hat. Dieser Beschreibung entnehme ich Folgendes (l. c. p. 20, 21, 26 und 27):

Der Darmkanal „besitzt ein Mesenterium, welches nicht von der Wirbelsäule ausgeht, sondern vom Eintritte des Darmkanales in die Bauchhöhle an, in der Länge von 5 Zoll an die innere Oberfläche der rechten Bauchwand geheftet ist. Für das hintere, 8 Zoll lange Stück des Darmkanals entspringt das Mesenterium von der inneren Oberfläche der linken Bauchwand. Das dazwischen liegende Stück des Darmes von 2 Zoll Länge hat keine Befestigung an der Bauchwand. Es liegt vollkommen frei in der Bauchhöhle. Da das vordere Segment des Darmes an die rechte, das hintere längere an die linke Bauchwand befestigt ist, so muss das mittlere gekröslose Stück desselben eine quere, von rechts nach links gehende Lage einnehmen. Man kann unter ihm mit 2 Fingern der Hand bequem durchkommen. Der vordere oder rechtsseitige Abschnitt des Mesenteriums ist im Maximum 4 Lin., der hintere $1^1/_2$ Zoll breit. Die Ursprungsstelle dieser Mesenterien liegt der Medianlinie der unteren Bauchwand viel näher als der Wirbelsäule. Die Entfernung von der Wirbelsäule beträgt für das linksseitige Mesenterium 2 Zoll 4 Lin., von der Medianlinie der unteren Bauchwand nur 7 Linien."

„Zum hintersten Ende des Darmkanales tritt noch ein drittes, 2 Zoll langes, von der Wirbelsäule entspringendes Mesenterium hinzu, so dass es zwischen diesen Befestigungsmitteln, wie der Uterus zwischen den breiten Bändern, zu liegen kommt. Man könnte die beiden ersteren Mesenterien als parietale, das letztere als vertebrales bezeichnen. Die beiden Blätter des hinteren parietalen Mesenteriums weichen, bevor sie den Darmkanal erreichen, auseinander, umfassen denselben nicht an allen Punkten seiner Oberfläche, sondern lassen ein gutes Drittel desselben frei zwischen sich. Der durch die Divergenz der beiden Blätter entstandene und durch einen Theil der Darmwand abgeschlossene dreieckige Raum bildet keine continuirliche Höhle, sondern wird durch mehrere schräg durchsetzende zellige Blätter in ungleich grosse Fächer abgetheilt, die mit einander communiciren."

„Nebst den eben beschriebenen Mesenterien hat das vordere Ende des Darmkanales, welches, da es vor der Einmündung des Ductus choledochus liegt, ohngeachtet seiner geringen Capacität, als dem Magen entsprechend aufgefasst werden muss, noch andere zahlreiche Befestigungen an der Bauchwand. Es entspringen nämlich von der äusseren Fläche desselben eine grosse Anzahl dünner, durchscheinender Blättchen, welche sich rechtwinklig durchkreuzen und zur inneren Oberfläche der Bauchwand oder zu anderen den Magen berührenden Eingeweiden hinziehen. Die winklige Durchkreuzung dieser Blättchen bedingt ein System eckiger Zellen, welche mit einander communiciren. Sie haben wohl zuweilen über 3, aber nirgends weniger als 2 Linien Durchmesser bei einer Höhe von 2—4 Linien. Von der unteren und linken Seite des Magens gehen die Zellen zur inneren Oberfläche der Bauchwand, von der rechten Seite zur entgegensehenden Fläche der Leber, und von der oberen zur unteren Fläche der zelligen Lungensäcke."

„Diese Zellenbildung ist so fremdartig und überraschend, dass ich sie bei der ersten Eröffnung der Bauchhöhle für eine zellige Schwimmblase hielt und nicht wenig erstaunt war, eine solche unter dem Darmkanale zu finden. Ich überzeugte mich jedoch bald, dass diesen Zellen eine peripherische Hülle, die zum Begriffe einer Blase gehört, fehlt, und dass das Bindungszellgewebe aller übrigen Organe genau denselben Charakter besitzt. Wurde in eine dieser Zellen sorgfältig ein Tubus eingeführt und Luft einge

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

blasen, so verbreitete sich diese weit unter dem Peritonaeum und füllte ein ausgedehntes Zellenlabyrinth, welches sich bis zum hinteren Ende der Bauchhöhle zwischen Lunge und Leber, Leber und Darm, Ovarium und Niere etc. ausdehnte."

„Die parietalen Mesenterien des Darmes schliessen keine Blutgefässe ein. Diese gelangen auf anderen Wegen zu oder von ihnen. Nur das vertebrale Mesenterium enthält eine zum Darme gehende Schlagader, hinter welcher es durchbrochen ist, und eine rundliche Oeffnung von 5 Linien Durchmesser zeigt."

„Die Leber liegt rechts vom Darmkanal. Ihre Länge beträgt 8 Zoll, ihre grösste Breite unter der Gallenblase 1 Zoll, ihre Dicke in der Mitte nicht über 4 Linien. Sie ist mit ihrer äusseren und oberen Fläche durch eine Folge von Zellen an die Bauchwand, mit dem vorderen Theile ihrer inneren Fläche ebenfalls durch grossnetzige Zellen an den Magen geheftet, mit dem Reste der inneren Fläche, der von einem zellenlosen Peritonäalblatte bedeckt wird, an kein anderes Organ befestigt. Beiläufig in der Mitte ihrer Länge besitzt sie einen von aussen und oben nach innen und unten laufenden Einschnitt, der die grosse Gallenblase aufnimmt, welche durch ähnliche in Zellen gruppirte Blättchen allenthalben an die sie berührenden Wände der Leber und des Magens geheftet wird. — Das vordere Ende der Leber ist vom Diaphragma 1 Zoll entfernt. Die rechte Hohlvene senkt sich an ihrem hinteren Ende in sie ein, verlässt sie am vorderen und läuft neben dem Darme, durch kleingenetzte Zellen mit ihm verbunden, zum Diaphragma."

In einem speciellen Capitel über die *Lepidosiren*-Leber schreibt Hyrtl weiter (l. c. p. 26): „Sie ist ein 7 Zoll langes und in der Mitte 7 Linien breites, flachgedrücktes, vorne und rückwärts zugespitztes Organ, dessen Form sehr an die Leber der Ophidier erinnert. Ihr Gewebe ist eher schwammig als dicht zu nennen; ihre Farbe braun und schwarz gesprenkelt, indem die an der Oberfläche erkennbaren Verästlungen der gröberen Lebervenen- und Pfortaderäste mit schwarzem Pigmente gefärbt sind. In der Mitte ihrer Länge besitzt sie einen schräg nach innen und hinten laufenden Einschnitt für die Gallenblase. An ihrer vorderen Hälfte lassen sich 3, an ihrer hinteren nur 2 Ränder unterscheiden. Nur die innere Fläche des hinteren Lappens ist durch das glatt darüber weggehende Bauchfell bedeckt, alle übrigen werden durch das oben erwähnte grosszellige Bindungsgewebe an benachbarte Organe geheftet. Man sieht deshalb keinen Theil ihrer Oberfläche bei der ersten Eröffnung der Bauchhöhle . . . Die Gallenblase ist sehr gross. Ihr Längendurchmesser beträgt im aufgeblasenen Zustande 15 Linien, bei 6 Linien Querdurchmesser. Sie ist eiförmig wie die Harnblase. Sie setzt sich in einen klappenlosen Ausführungsgang von $1^1/_2$ Linien Durchmesser fort, der in seinem Laufe zwei Ductus hepatici vom vorderen und hinteren Leberlappen aufnimmt, die in der Entfernung von 3 Linien in ihn einmünden."

Erst 50 Jahre später wurden die mesenterialen Verhältnisse bei *Lepidosiren* wieder, und zwar von Ehlers (1895) untersucht. Dieser Autor schreibt hierüber Folgendes:

„Der in Hyrtl's Darstellung gemachten Unterscheidung eines links- und rechtsseitigen Mesenteriums kann ich nicht zustimmen: und wenn ich auch unter den Haltebändern des Darmes ein vorderes und ein hinteres unterscheide, die den in Hyrtl's Darstellung gesonderten entsprechen können, so kann ich doch nicht verstehen, wie die Verhältnisse des rechten Mesenteriums sich so haben darstellen können, dass dieses peritonäale Blatt von der Bauchwand zum durchscheinenden Darm zieht, während die Leber (und Lunge) von der Bauchhaut gedeckt sind. Denn in meinen Präparationen liegen in der eröffneten Leibeshöhle die beiden ungleich langen Leberlappen derartig über der vorderen Strecke des Darmkanals, dass sie diese ganz umschliessen und verdecken. Das blasige Bindegewebe verbindet die innere Fläche der Leibeswand mit der Oberfläche der Leber. Die vordere Strecke des Darmes kann nur mit Beseitigung der Leber freigelegt werden."

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

„Nach meinem Befunde ist die bei weitem grösste Strecke des mit einer Spiralklappe versehenen Mitteldarmes an ihrem dorsalen Umfange völlig frei, am ventralen Umfange aber durch ein Mesenterium an die Mittellinie der Bauchwand angeheftet. Dieses Mesenterium besteht aus zwei Blättern, die gemeinsam von der Mittellinie der Bauchwand entspringen, aber in ihrem Verlaufe zur Darmoberfläche auseinanderweichen, so dass zwischen ihnen ein zeltförmiger Raum bestehen bleibt. Die First des Zeltes bilden die an der Medianlinie der Innenfläche der Bauchwand zusammenstossenden Blätter, den Boden des Zeltes die Darmwand, die beiden Peritonäalblätter die rechte und linke Zeltwand. Diese Wände sind unter der mittleren Darmstrecke am weitesten von einander entfernt, nähern sich nach vorn und hinten mehr und mehr, bis sie vorn in der vorderen freien Kante des Doppelblattes zusammenstossen, hinten gleichfalls, zugleich auch mit der peritonealen Bekleidung der Bauchwand zusammentreten. Von den beiden Blättern ist das rechte fast senkrecht von der Innenfläche der Bauchwand zur Darmoberfläche gespannt, während das linke winklig zu ihm steht. So wird die Darmoberfläche auf zwei Längslinien mit der Medianlinie des Bauches verbunden. Der zwischen beiden Zeltblättern bestehende Raum ist von bindegewebigen Lamellen derartig durchsetzt, dass hier grosse blasige Räume unregelmässig von einander abgegrenzt werden. Dieses Gewebe stimmt in seinem Aussehen ganz mit dem blasigen Bindegewebe überein, das nach aussen vom Peritonaeum so weit im Körper des Fisches verbreitet ist, und dessen Hohlräume hier wie dort die Bedeutung von Lymphräumen haben mögen. Zu dieser Ansicht bringt mich die Erfahrung, dass die bindegewebigen Platten, die die Hohlräume begrenzen, von einem Endothel bekleidet sind. Feinkörnige Gerinnsel, die sich in den Hohlräumen finden, würde ich für die in ihnen geronnene Lymphe halten, wenn nicht durch die Verwundung, die die Thiere beim Fang erhalten haben, Blutergüsse wie in die Leibeshöhle, so auch in diese Räume stattgefunden hätten, und solche Gerinnsel daher, auch wenn sie keine Blutkörperchen enthalten, doch Blutgerinnsel sein könnten."

„Diese eigenartige Bildung des ventralen Mesenteriums stellt vielleicht einen frühen Entwickelungsstand dar. Wie der Darm mit seinem geradlinigen Verlauf das Verharren auf einer frühen Entwickelungsstufe zeigt, so thun das wohl auch die beiden von einander getrennten mesenterialen Blätter. Ich vermuthe, dass sie die nicht zur Vereinigung und Verschmelzung gekommenen Bestandtheile der Verbindungsblätter zwischen der Somatopleura und Splanchnopleura des Peritonaeums darstellen; sie weichen um so mehr auseinander, je näher sie dem Darm kommen, und Bindegewebe, welches bei Embryonen höherer Wirbelthiere diesen Raum füllt, liegt hier in der besonderen Ausgestaltung des blasigen Gewebes. Am Vorder- und Hinterrand des ventralen Mesenteriums sind dann beide Blätter verschmolzen; nach vorn waren sie darüber hinaus embryonal vielleicht angelegt, aber bei voller Ausbildung resorbirt. Bei solcher Auffassung fehlt der Darmwand, soweit sie den Boden des Zeltraumes bildet, die Splanchnopleura. Das Aussehen dieser Fläche spricht nicht dagegen; sie ist nicht so glänzend als die äussere Darmoberfläche, von einer glatten bindegewebigen Haut bekleidet, die einen Bestandtheil der Wände der Lymphräume bildet. Entscheiden kann über die Richtigkeit dieser Auffassung nur die Erkenntniss der Entwickelung."

„Da, wo mit dem vorderen Rande das ventrale Mesenterium aufhört, heftet sich auf dem dorsalen Umfange des Darmes ein kurzes in der Sagittalebene liegendes dorsales Mesenterium an, das einen freien Vorder- und Hinterrand besitzt; dies dorsale Mesenterium ist ein kurzes, straffes einheitliches Blatt, das von der Innenfläche der peritonäal bekleideten Körperwand nahe dem medianen Rande des grösseren Leberlappens entspringt und gradlinig an den dorsalen Umfang der vorderen Strecke des Spiraldarmes sich anheftet. Das ventrale Mesenterium entspricht wahrscheinlich dem Mesenterium, das Hyrtl als das linke bezeichnet hat; vielleicht hat Hyrtl nur das linke der beiden Blätter erhalten gefunden und danach die von meinem Befunde abweichende Beschreibung gegeben. Ich komme auf die Vermuthung, da ich in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einem Fische in dem rechten Blatte einen langen Schlitz fand, die Nachbarschaft einer Bauchwunde lässt aber diesen Schlitz als eine Verletzung auffassen. Ist der Erhaltungszustand des von Hyrtl untersuchten Fisches nicht gut gewesen, so könnte darauf das Fehlen des einen Blattes zurückgehen. Varietätenbildung ist nicht auszuschliessen, da ich in einem Fische das dorsale Mesenterium nicht gesehen habe, ohne dass Spuren einer Verletzung vorhanden waren. Das rechte Mesenterium Hyrtl's kann ich dagegen nicht auf das von mir als dorsales beschriebene beziehen, da nach der Beschreibung und Zeichnung Hyrtl's dieses rechte Mesenterium sich nicht an den Darm, sondern an den ‚Magen' anheftet."

„In der von der Bauchfläche her eröffneten Leibeshöhle zeigt sich die dann vorliegende ventrale Fläche der Leber völlig von dem hier mächtig entwickelten blasigen Bindegewebe bedeckt, das zwischen ihr und der inneren Fläche der Körperwand ausgespannt ist. Von der ventralen Fläche der Leber löst sich bei der Präparation dieses Gewebe leicht im Zusammenhang ab und lässt sich als ein Blatt verfolgen, welches den Magen umhüllt und membranös in die peritonäale Bekleidung der Bauchdecken übergeht. Auf der nach hinten gewendeten Fläche der Leber fehlt eine Bekleidung mit dem blasigen Gewebe; sie ist von einer glatten peritonäalen Haut bekleidet, von der ein breites Band sich quer hinüber zum Vorderdarm spannt. Dieses Band grenzt die Bauchhöhle nach vorne ab."

„Vor dem cloakalen Endtheil des Darmes schliesst sich der Peritonäalsack nach hinten trichterförmig zugespitzt ab. Oeffnungen, die von hier aus der Leibeshöhle nach aussen führten, habe ich nicht gesehen."

Owen beschrieb (1840) die Mesenterien und die Leber bei einem zweiten, in Afrika entdeckten Lungenfische, *Protopterus annectens* (= *Lepidosiren annectens*), mit folgenden Worten:

„From the anterior or under part of the intestine the two laminae of the peritoneum are continued in a straight line, forming a kind of mediastinum to the opposite parietes of the abdomen, which is thus divided into two lateral compartments in the two posterior thirds of its extent: these compartments gradually contract posteriorly into peritoneal canals, which intercommunicate by an oval aperture three lines in length, and have a common external outlet in front of the anus, but within the common cloacal sphincter."

„The liver is a flattened subelongate unilobate gland, situated between the stomach and right ovarium, chiefly in the anterior undivided part of the abdominal cavity, but extending about half an inch beyond the commencement of the peritoneal mediastinum: it is convex externally, and concave towards the alimentary canal, measuring two inches three lines in length, and eight lines in width. It is of a light brown colour, having its peritoneal coat speckled with dark brown spots. The gall-bladder is lodged in a notch on the anterior surface of the left margin of the liver; it is sunk in the substance of the liver, with part of its surface exposed. The gall-bladder receives the bile by two cyst-hepatic ducts, which enter its cervix, and the secretion is carried to the intestine by a single, short, but moderately wide cystic duct, which terminates close to the pylorus, and by a similar but smaller valvular projection (l. c. p. 343 u. 344).

Ueber die Leber und die Mesenterien bei *Protopterus annectens* schreibt Parker (1892):

„The liver is somewhat truncated at either end, and extends from close behind the pericardium, about half-way along the body cavity, ending slightly anteriorly to the first turn of the spiral valve. It is divided into an anterior and a posterior lobe by an oblique fissure along its dorso-lateral surface, in which the coeliaco-mesenteric artery runs. A large globular gall-bladder lies partially imbedded in its left border, between the anterior and posterior lobes. The common bile-duct, which enters the ventral wall of the intestine just posterior to the pylorus, is made up of three main factors: a hepatic duct from each of the two lobes of the liver, and a cystic duct entering between them. The liver abuts against the right kidney posteriorly."

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

„A strong ventral, as well as a dorsal mesentery, attaches the intestine to the body-walls. The former is incomplete, one or two fenestrae being present in its anterior part."

„The mesogastrium is much more delicate than the mesentery proper, and is also more incomplete. Peritoneal folds connect the liver with the body-wall laterally, and these, like those in relation with the stomach and urogenital organs, give rise to a sponglike meshwork of connective tissue, which extends throughout the coelome between the body-walls and the viscera. The arrangement and structure of the peritoneum appears to be very similar to that seen in *Lepidosiren* (Hyrtl, 1845) and *Ceratodus* (Günther, 1871); its visceral layer is especially thick and strong" (l. c. p. 139 und 140).

Ueber die Mesenterien des erst in späterer Zeit entdeckten australischen Lungenfisches, des *Ceratodus forsteri* Krefft, schreibt Günther (1872) Folgendes: „This large intestinal sac[1]) 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, 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. — On its dorsal side the intestine is fixed by its attachments to various organs thus, along the median line, to the smooth band of the lung; more towards the side a portion of the testicles or ovaries adheres so firmly to the intestine that it is difficult to separate them."

Ueber die *Ceratodus*-Leber und ihre Ligamente schreibt derselbe Autor: „The liver lies immediately below the diaphragm, to which it is attached only in the neighbourhood of the large vessels penetrating the diaphragm; its upper lobe is thin and short, covering the uppermost part of the intestine, and subdivided in the middle by the very large and pear-shaped gall-bladder, which thus occupies the median line of the abdomen. This upper lobe is connected by a narrow bridge with a lateral triangular lobe lying on the right side of the intestine; it is also thin, and its tapering posterior end is firmly attached to the extremity of the testicle or ovary of the same side. The liver has no other attachment to the intestine, except at the place where the ductus choledochus enters the wall of the latter" (l. c. p. 543).

In einem besonderen Capitel über die Leber des *Ceratodus* schreibt Günther: „Its texture is spongious, not dense, in consequence of the great width of all the venous and biliferous cavities and ducts in its interior; certain portions may be inflated like the lung of a mammal. The gall-bladder is very large, pear-shaped, and continued into the ductus choledochus, which is rather wide in its commencement, and enters by a small opening below the pyloric valve on the right side of the ventral wall of the abdomen. In order to reach this spot, the ductus choledochus has to traverse a rather long course below the mucous membrane of the stomach. Of the ductus hepatici, one, coming from the lateral lobe of the liver, and running nearly along the entire length near to the inner surface of the lobe is particularly conspicuous. These ducts are collected into one trunk, which enters the ductus choledochus in the upper half of its course, before it has reached the wall of the stomach. The common opening of the hepatic ducts is much wider than that of the ductus choledochus."

„The vena cava which ascends along the line of attachment of the peritoneum to the right testicle enters the hindmost extremity of the lateral lobe of the liver; it becomes much wider within this lobe, and penetrates through its substance, through the bridge connecting the two lobes, and through the upper lobe, where it reappears to enter the sinus venosus communis. Its inner walls are perforated by

1) Der Magen + der Spiraldarm.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

the openings of numerous small branches; and the venous system of the liver can be filled with matter of injection from either end of the vena cava."

„The arteria coeliaca, which takes its origin on the right side of the aorta, runs round the bridge, connecting the lateral lobe of the liver with the upper one, and divides into several branches on entering the intestinal canal at the end of the axis of the spire. One of its branches is destined for the liver itself, another for the dorsal portion of the lung. At the same spot several venous trunks leave the intestine, and, entering the liver, where they branch off into smaller stems, represent the portal system" (l. c. p. 545).

Ayers (1885) beschreibt die Eingeweide von *Ceratodus forsteri* und *Protopterus annectens.* Nach Studium des *Protopterus* und einer Vergleichung des letzteren mit den Beschreibungen des *Lepidosiren*, die Hyrtl, Bischoff, Peters und Natterer gegeben hatten, kommt Ayers zu der bestimmten Schlussfolgerung, „dass die beiden Thiere keine specifischen Unterscheidungsmerkmale besitzen", sondern dass sie höchstens als „Variationen derselben Species" zu betrachten sind. Er beschreibt darum *Protopterus annectens* unter dem Namen *Lepidosiren paradoxa.*

Aus seiner Beschreibung interessirt uns hier Folgendes:

„Die allgemeinen Verhältnisse der Abdominalviscera sind annähernd identisch, so dass eine Beschreibung der Lage bei *Lepidosiren* mit wenigen Veränderungen auch auf *Ceratodus* passen wird. Die Leibeshöhle beginnt dicht hinter dem Schultergürtel zu beiden Seiten des Herzbeutels und erstreckt sich rückwärts in die Schwanzgegend zu beiden Seiten der Cloaca. Da die Vorderhälfte grösser ist, so zeigt sie eine asymmetrische mandelartige Gestalt. Von dem Beginn des Mitteldarmes an nach hinten verjüngt sich die Leibeshöhle allmählich und endet schliesslich in 2 Peritonäaltrichtern, den sogenannten Pori abdominales, welche hinter dem Anus (*Ceratodus*) nach aussen münden."

„Die Leber liegt rechts und ventral vom Ernährungskanal. Bei *Lepidosiren* befindet sich die Gallenblase gänzlich rechts vom Darme und mündet in denselben vor der Mitte der Leber. Bei *Ceratodus* liegt die Gallenblase gerade ventral vom Darme und ist an die zwerchfellähnliche Membran beim Beginne der Abdominalhöhle befestigt. Der Ductus choledochus geht von der Bauchmittellinie nach rechts. Er mündet nicht weit von der Mitte der Seitenwand der ersten Spiralklappenwindung in der Nähe des Pylorus. Dagegen liegt seine Mündung bei *Lepidosiren* gerade am Pylorus. Sie ist trichterförmig, ähnlich wie die des Vorderdarmes."

„Der Raum zwischen den Eingeweiden und der Abdominalwand füllt ein zartes Zellgewebe aus. Die Zellen dieses Gewebes stehen unter einander in Verbindung und nehmen ihren Ursprung als Falten der Peritonealmembran. Soweit bis jetzt festgestellt ist, haben sie keine Funktion. Der Oesophagus steht in enger Berührung zur Dorsalwand des Herzbeutels und wird in dieser Gegend dicht umgeben von der Musculatur des Schultergürtels. Das Peritonäum zeigt häufige individuelle Variationen in seinen Verhältnissen zu den Eingeweiden. Das gilt namentlich für das dorsale und ventrale Mesenterium. Das dorsale Mesenterium des Darmes bei *Lepidosiren* kann vom Herzbeutel bis zur Blase sich ununterbrochen erstrecken, aber es hat, was häufiger ist, eine Oeffnung in der Pylorus- und nicht selten eine in der Blasengegend. Dieses gilt auch für die Ventralfalte. Diese Oeffnungen bieten die einzigen Communicationswege zwischen den beiden Hälften der Körperhöhle. Nach Leydig (1851) fehlt das Mesenterium gänzlich bei *Chimaera.* Ein theilweises Fehlen bemerkt man auch oft bei *Ceratodus* und *Lepidosiren.*"

„Die Form und Beziehungen der Leber zu den übrigen Organen sind bei den beiden Gattungen völlig verschieden. Bei *Ceratodus* ist das Organ deutlich zweilappig, und der grössere Lappen liegt ventralwärts in der Medianlinie zwischen der Körperwand und dem Darme, der kleinere Lappen liegt rechts vom

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Darme in einer ähnlichen Stellung, wie die ganze Drüse bei *Lepidosiren*. Die Drüse beginnt unmittelbar hinter dem Herzbeutel und steht in Berührung mit einer Pericardial- oder zwerchfellähnlichen Membran, die sich zwischen Herz und die Bauchhöhle einschiebt. Bei keiner von beiden Gattungen erstreckt sich die Leber bis zur ersten Kammer der Spiralklappe nach hinten. Bei *Lepidosiren* wird die Leher durch die Insertion der Gallenblase in einen vorderen und einen hinteren Lappen abgetheilt. Bei beiden Gattungen besteht eine Verbindung des Seiten- (Hinter-)lappens und der rechten Geschlechtsdrüse, wie oben schon beschrieben wurde. Um Gestalt und Lage der Leber in den beiden Gattungen in Uebereinstimmung zu bringen, braucht man nur das Organ bei *Ceratodus* nach rechts um den Ductus choledochus zu verschieben und dasselbe stark lateral zu comprimiren. Bei *Ceratodus* bildet die Leber zwei breite, flache, dünne Gewebslappen, die an vielen Stellen von schwammiger Consistenz sind; dieses Schwammgewebe hat seinen Grund in der grossen Ausdehnung der venösen Räume, die sich nahe der Mitte jedes Lappens befinden. Es fehlt bei *Lepidosiren*. Die Lymphräume sind bei beiden Gattungen von ungewöhnlicher Grösse. Häufig erweitern sie sich zu Lacunen."

Ayers bestätigt die Angabe von Günther, dass bei *Ceratodus* zwei Pori abdominales existiren, und hebt hervor, dass diese — so viel bekannt — constant zu finden sind. Bei *Protopterus* findet sich dagegen nach Ayers im Allgemeinen nur ein Porus abdominalis, welcher entweder ausserhalb oder innerhalb des Kloakensphincters liegen kann. Im letztgenannten Falle können aber auch zwei Abdominalporen existiren, „welche in die dorsale Kloakenwand münden." — „Bei dieser Lage sind sie homolog denen des *Ceratodus*."

Bluntschli (1903) bildet die *Ceratodus*-Leber sowohl von der ventralen wie von der linken Seite ab (l. c. Textfig. 1 und 2). In der letztgenannten Figur sind auch die Leberligamente bezw. ihre Insertionslinien an der Leber zu sehen. Die Angaben von Bluntschli betreffs der Leberligamente weichen von den meinigen[1]) (Broman, 1904) darin ab, dass Bluntschli das von mir so benannte „Nebengekröse", welches den Lobus venae cavae hepatis an die Lunge fixirt, als zwei parallele Ligamente (ein „Ligamentum hepato-pulmonale" [*l. h. pu*] und ein zweites Ligament [*l. h. pe*], „das den Seitenlappen der Leber an der oberen Bauchhöhlenwand befestigt"), beschreibt. Ausserdem erwähnt Bluntschli unter dem Namen „Ligamentum suspensorium hepatis" (= Ligamentum falciforme) eine kurze, „ventrale, median gelegene Peritonäalduplicatur", welche bei den von mir untersuchten Exemplaren nicht zu finden war.

Neumayer (1904) beschreibt die Mesenterien beim erwachsenen *Ceratodus* in folgender Weise[2]):

An der Ventralseite des Darmkanales, „etwa der Mediane entlang, entspringt ein ventrales, etwa 1 cm hohes Mesenterialblatt; doch fixirt dasselbe den Darm an die Bauchwand nicht in Form einer continuirlichen 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".

„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."

---

1) In meiner Arbeit über die Entwickelungsgeschichte der Bursa omentalis (1904) konnte ich diese Angaben nicht berücksichtigen, weil die betreffende Arbeit von Bluntschli noch nicht erschienen war.

2) Durch die Freundlichkeit des Herrn Geheimrath Fürbringer, mir die betreffende Abhandlung in Correctur zu senden, ist mir diese Arbeit vor ihrem Erscheinen bekannt geworden. Inzwischen ist sie in der vierten Lieferung des ersten Bandes der Zoolog. Forschungsreisen (Jena, 1904) erschienen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zusammenfassung der Hauptergebnisse früherer Untersuchungen.

Die Mesenterien der Fische im Allgemeinen.

Die ausführlichsten Literaturangaben betreffs der mesenterialen Verhältnisse der Fische im Allgemeinen stammen von Rathke her. Nach diesem Autor giebt es sowohl Fische mit, wie solche ohne Mesenterium.

Zu den letztgenannten, denen ein Mesenterium vollständig fehlt, rechnet Rathke die Cyprinen, die Petromyzonten und die Syngnathen. Von diesen haben die Syngnathen im Embryonalstadium ein Mesenterium. Ob dasselbe auch mit den Cyprinen und Petromyzonten der Fall ist, findet Rathke anfangs (1824) sehr unwahrscheinlich, später (1837) aber glaubhaft. Ob diese letzte Annahme richtig war oder nicht, konnte er indessen aus Mangel an solchen Embryonen nicht constatiren.

Die meisten Fische besitzen aber nach Rathke dorsales Mesenterium, und zwar entweder

1) ein einfaches dorsales Mesenterium oder

2) zwei dorsale Mesenterien (ein Mesenterium für den Oesophagus + Magen und ein zweites Mesenterium für den Darm). Diese können entweder neben einander (das Gewöhnlichste!) oder (wie z. B. beim Heringgeschlechte) über einander liegen.

Einige von diesen Fischen haben nach Rathke ausserdem in der caudalen Partie der Körperhöhle ein ventrales Mesenterium. Ein solches Mesenterium fand Rathke bei fast allen Lachsfischen (mit Ausnahme der Stinte), bei den Heringen und beim Barsche. Ein Rudiment desselben Mesenteriums in Form einer mehr oder weniger hohen Peritonäalfalte an der ventralen Darmwand fand er ausserdem bei *Cobitis, Gasterosteus, Blennius, Silurus* und *Muraena*.

Die meisten Lehr- und Handbücher erwähnen nichts über die Existenz eines solchen ventralen Mesenteriums bei erwachsenen Fischen. Nur Owen (1846) und Hatchett Jackson beschreiben ein solches bei *Muraena*. Bei *Salmo* ist indessen diese Beobachtung Rathke's von Howes (1890) und Böhi (1904)[1]) bestätigt worden. Ein ähnliches ventrales Mesenterium ist ausserdem bei allen Lungenfischen gefunden und beschrieben worden. Zuletzt ist hier zu erwähnen, dass Balfour und Parker (1882) ein solches ventrales Mesenterium bei *Lepidosteus* beschreiben. Diese hervorragenden Autoren heben diese betreffende Bildung bei *Lepidosteus* als eine bei erwachsenen Thieren bisher beispiellose Merkwürdigkeit hervor. — Es fragt sich nun: ist die Beschreibung Rathke's von einem Mesenterium ventrale beim Heringe und beim Barsche unrichtig, oder haben Balfour und Parker *Lepidosteus* beschrieben, ohne vom Bau der allergewöhnlichsten anderen Fische Kenntniss genommen zu haben?

Mehr oder weniger grosse Defectbildungen scheinen fast regelmässig in den Mesenterien der Fische vorzukommen.

Die Mesenterien, die Leberform und die Pori abdominales der Lungenfische.

Ueber die Mesenterien von *Lepidosiren* haben Hyrtl (1845) und Ehlers (1895) Beschreibungen gegeben, welche nur wenig mit einander übereinstimmen. Hyrtl beschreibt drei Mesenterien: 1) ein craniales, rechtsseitiges Mesenterium („5 Zoll" lang); 2) ein caudales, linksseitiges Mesenterium und 3) ein caudales, dorsales Mesenterium. Das dorsale Mesenterium ist nach Hyrtl im Querschnitte triangulär und enthält eine Arterie. Hinter dieser Arterie zeigt es eine Defectbildung. — Ehlers

1) Das Mesenterium ventrale der Lachse ist nach Böhi (1904) kein primäres Mesenterium, sondern eine secundäre Bildung, durch Verwachsung der ventralen Darmfläche mit der Körperwand entstanden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

beschreibt bei demselben Thier 1) ein langes ventrales Mesenterium, welches im Querschnitt dreieckig ist, und 2) ein craniales, dorsales Mesenterium, das sehr kurz ist und bisweilen ganz fehlen kann. Ein caudales, dorsales Mesenterium wird nicht von EHLERS erwähnt. EHLERS führt die abweichende Beschreibung HYRTL's darauf zurück, dass HYRTL vielleicht ein beschädigtes Exemplar untersucht hatte; er lässt aber auch die Möglichkeit einer individuellen Variation der von den beiden Autoren untersuchten Exemplare offen. — Uebereinstimmend beschreiben dagegen HYRTL und EHLERS, dass die Leber nur caudalwärts von der grossen Gallenblase an ihrer medialen Seite von Peritonaeum bekleidet wird. Die übrigen Partien der Leberfläche fanden sie mit dem Vorderdarme und den Körperwänden durch grossblassiges Gewebe verbunden. Dieses Gewebe bildet nach HYRTL in der betreffenden Höhe einen Ersatz der Mesenterien und der Leberligamente.

Bei *Protopterus* giebt es nach OWEN (1840), AYERS (1885) und PARKER (1892) sowohl 1) ein dorsales Mesenterium wie 2) ein ventrales Mesenterium. Nach OWEN finden sich diese Mesenterien nur in den caudalen zwei Dritteln der Peritonäalhöhle, wo sie eine Art „Mediastinum" bilden. Nach AYERS findet man bei gewissen Exemplaren von *Protopterus* ein vollständiges Mesenterium dorsale. Im Allgemeinen soll aber dieses Mesenterium sowohl in der Pylorusgegend wie in dem Blasenbereich Defectbildungen zeigen. Auch das ventrale Mesenterium zeigt nach AYERS caudalwärts eine Defectbildung.

Nach OWEN ist die *Protopterus*-Leber einlappig, nach AYERS und PARKER dagegen zweilappig. Die Grenze der beiden Lappen wird nach AYERS von der Gallenblase, nach PARKER von einer schiefen Fissur der dorso-lateralen Leberfläche markirt. In dieser Fissur verläuft die Arteria coeliaco-mesenterica (PARKER). Die grosse Gallenblase liegt nach PARKER in dem linken Leberrande.

Nach GÜNTHER (1872) ist bei *Ceratodus* der ganze Darmkanal dorsalwärts (an der Lunge und an den Geschlechtsdrüsen) stark fixirt. Der Spiraldarm ist ausserdem durch ein starkes, sehnenähnliches Mesenterium ventrale mit der ventralen Bauchwand verbunden. In der Pelvisgegend ist das Mesenterium ventrale defect (GÜNTHER u. A.).

Die *Ceratodus*-Leber ist nach GÜNTHER, AYERS (1885), BLUNTSCHLI (1903) u. A. zweilappig. Der obere (craniale) Lappen, welcher ventralwärts vom Darme liegt, trägt in der Mitte die grosse Gallenblase. Durch eine schmale Brücke ist dieser Lappen mit dem lateralen (rechts vom Darme liegenden) Lappen verbunden. In diesem lateralen Lappen steigt die Vena cava inferior hinauf, kommt durch die interlobäre Brücke in den „Oberlappen" hinein und mündet von hier aus in den Sinus venosus communis (GÜNTHER). Die Arteria coeliaca, welche von der rechten Seite der Aorta ausgeht, windet sich um die erwähnte, interlobäre Leberbrücke herum und mündet in den Darm an derselben Stelle, wo die Vena portae ausgeht (GÜNTHER). Mit dem Darmkanal wird nach GÜNTHER die Leber nur durch die Porta hepatis und mit dem „Diaphragma" (= Septum pericardiaco-peritonaeale) nur durch die grossen Gefässe verbunden, welche das „Diaphragma" perforiren.

Bei *Ceratodus* öffnet sich nach GÜNTHER (1872), AYERS (1885) u. A. die Peritonäalhöhle nach aussen durch 2 Abdominalporen, deren Mündungen caudalwärts vom After liegen. — Bei *Protopterus* giebt es nach AYERS (1885) nur in seltenen Fällen 2 Pori abdominales, welche solchenfalls in die dorsale Kloakenwand münden und denen des *Ceratodus* homolog sind. Gewöhnlicherweise findet man aber bei *Protopterus* nur einen unpaaren Abdominalporus, welcher sich, je nachdem der After rechts oder links von der Mittellinie liegt, links oder rechts von dem After nach aussen öffnet (AYERS, 1885, PARKER, 1892, WIEDERSHEIM, 1902). Schon OWEN (1840) beschreibt bei *Protopterus* einen unpaaren Abdominalporus, durch welchen die Bauchhöhle unmittelbar cranialwärts vom After nach aussen münden sollte. Nach PARKER

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(1892) und WIEDERSHEIM (1902) führt indessen die betreffende Oeffnung nur in einen cranialwärts blind geschlossenen Kanal hinein, welcher also mit der Bauchhöhle nicht communicirt.

Nach CARUS (1868—1875) soll auch *Lepidosiren* einen unpaaren, vor dem After gelegenen Abdominalporus besitzen (l. c. p. 504). HYRTL (1845) erwähnt indessen nichts von einer solchen Bildung, und EHLERS (1895) konnte bei diesem Thier keine Spur von einem Abdominalporus finden.

Eigene Untersuchungen.

Meine eigenen Untersuchungen sind hauptsächlich an dem von Herrn Professor R. SEMON nach Europa gebrachten Embryonalmateriale des *Ceratodus forsteri* ausgeführt worden. Speciell um die Mesenterialrecesse, welche — wie ich im voraus vermuthete — auch bei den Dipnoern zu finden sein würden, bei *Ceratodus* zu studiren, habe ich nämlich im Jahre 1903 eine Reise nach München vorgenommen, wo ich durch das freundliche Entgegenkommen des Herrn Professor SEMON Gelegenheit bekam, nicht nur ein erwachsenes Exemplar von diesem Thier, sondern auch alle die Schnittserien zu untersuchen, welche Herr Professor SEMON für seine „Normentafel" (1901) und andere Arbeiten hergestellt hatte. Das Resultat dieser Untersuchung, welche nach einer Woche durch Krankheit abgebrochen wurde, habe ich in meiner Arbeit „Die Entwickelungsgeschichte der Bursa omentalis und ähnlicher Recessbildungen bei den Wirbelthieren" (Wiesbaden 1904) vorläufig mitgetheilt (l. c. p. 541—547).

Für die vorliegende, erweiterte Untersuchung hatte Herr Professor SEMON die Freundlichkeit, mir das erwähnte *Ceratodus*-Material hier in Upsala noch 5 Wochen zur Verfügung zu stellen. Durch Vermittelung vom Herrn Geheimrath M. FÜRBRINGER habe ich noch 2 erwachsene Exemplare aus den SEMON-schen Sammlungen hier in Upsala zur Untersuchung gehabt.

Herr Professor ERIK MÜLLER hat mir freundlichst zu comparativen Studien Gelegenheit gegeben, indem er mir nicht nur 2 erwachsene, besonders gut conservirte Exemplare von *Ceratodus*, sondern auch je ein Exemplar von *Lepidosiren paradoxa* und *Protopterus annectens* zur Verfügung stellte.

Ausserdem habe ich *Lepidosteus osseus* L. und einige Teleostier (*Clupea harengus* L., *Salmo salar* L., *Perca fluviatilis* L., *Muraena anguilla* L., *Esox lucius* L., *Abramis brama* L., *Leuciscus rutilus* L., *Leuciscus erythrophthalmus* L., *Lota vulgaris* C., *Lucioperca sandra* C., *Platessa vulgaris* C. und *Cobitis fossilis* L.) betreffs der Existenz eines Mesenterium ventrale makroskopisch untersucht.

Um mich über die Frage, ob es Fische giebt, denen ein Mesenterium ursprünglich ganz fehlt, äussern zu können, habe ich ausserdem einige Embryonen von *Cyprinus carpio* L., welche ich Herrn Dr. L. NEUMAYER verdanke, mikrotomirt.

Im Allgemeinen habe ich mich darauf beschränken können, das embryonale Material von *Ceratodus* auf den Schnitten zu studiren. Von einigen Stadien habe ich indessen ausserdem mit Hülfe der BORN'schen Plattenmodellirmethode Reconstructionsmodelle hergestellt, welche verschiedene Entwickelungsstadien der Mesenterialrecesse illustriren und die Formentwickelung der Leber plastisch darstellen.

Ich gehe jetzt zunächst zu einer Beschreibung der uns hier interessirenden Embryonalstadien des *Ceratodus* über.

Stadienbeschreibung.

Ceratodus-Embryo I (Stadium 30 von SEMON, 1901).

In der Kopfgegend, und zwar unmittelbar cranialwärts von der Gehörbläschenhöhe, finde ich bei diesem Embryo, ventralwärts vom Vorderdarm, die erste Anlage des definitiven Cöloms in Form von zwei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Spalten zwischen Somato- und Splanchnopleura (Textfig. 1 *Pch*). Diese spaltenförmigen Höhlen, welche in cranio-caudaler Richtung eine Ausdehnung von etwa 0,15 mm besitzen, sind in der Medianebene überall durch eine relativ breite Mesodermalmasse von einander getrennt. Sie repräsentiren, wie ein Vergleich mit älteren Stadien zeigt, die paarige Anlage der Pericardialhöhle. Die noch paarige Herzanlage (Texfig. 1 *H*) ist nur undeutlich zwischen diesen Höhlen und dem Vorderdarm zu erkennen.

In diesem Stadium besitzt der *Ceratodus*-Embryo, wie wir durch Semon (1901) wissen, 28 metotische Urwirbel. In der Gegend des 5. und 6. metotischen Myotoms fand Semon eine deutliche Vornierenanlage „als einen soliden Wulst (vergl. Semon, 1901, Fig N *vw*) des parietalen Mesoblasts zwischen Somiten und Seitenplatten". „Weder jener Wulst noch auch die Seitenplatten besitzen in diesem Stadium ein Lumen." Dagegen ist das Lumen des Myotoms noch erhalten (Semon).

Fig. 1.

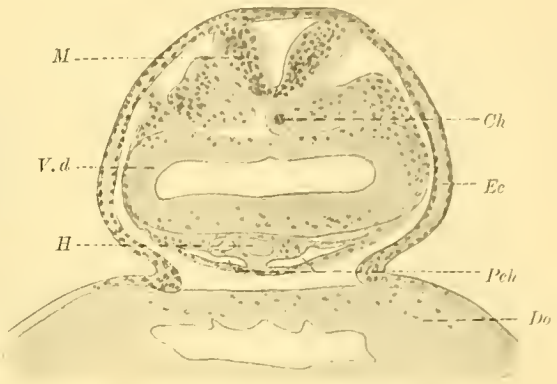


Fig. 2.

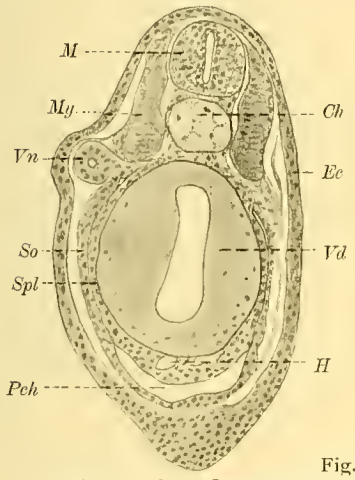


Fig. 3.

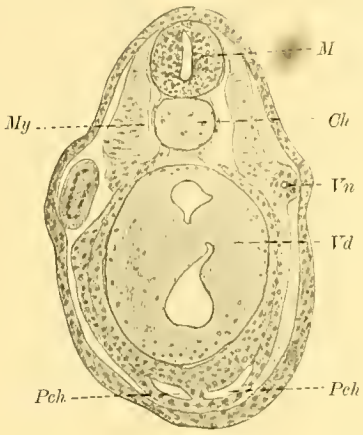


Fig. 4.

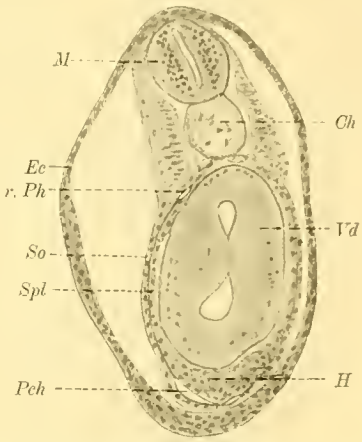


Fig. 1. Querschnitt durch den cranialen Abschnitt eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 30. 50 : 1.

Fig. 2 und 3. Querschnitte in der Höhe der mittleren (Fig. 2) und caudalen (Fig. 3) Herzpartie eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 34. 50 : 1.

Fig. 4. Aehnlicher Querschnitt eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 37. 50 : 1.

Ch Chorda dorsalis, *Do* Dotter, *Ec* Ektoderm, *H* Herzanlage, *M* Medullarrohr, *My* Myotom, *Pch* Pericardialhöhle, *r. Ph* rechte Peritonäalhöhle, *So* Somatopleura, *Spl* Splanchnopleura, *Vd* Vorderdarm, *Vn* Vorniere.

Ceratodus-Embryo II (Stadium 32 von Semon, 1901).

Die primitiven Pericardialhöhlen haben dasselbe Aussehen wie bei Embryo I. Wie Semon (1901) beschrieben hat, ist jetzt auf der Höhe des 5. und des 6. Myotoms in dem Vornierenwulst ein Lumen sichtbar (vergl. Semon, 1901, Fig. O). Der Wulst baut sich jetzt „aus zwei segmentalen Abschnitten" auf; „jedes dieser Segmente mündet mit einem Trichter in die unsegmentirte Leibeshöhle, deren Blätter in diesen Stadien[1]) noch fest auf einander gepresst erscheinen" (Semon). Zu dieser Zeit verlieren nach Semon die Myotome ihre Lumina.

Ceratodus-Embryo III (Stadium 34 von Semon, 1901).

Die früher paarigen Pericardialhöhlen sind jetzt in der Medianebene mit einander verschmolzen (Textfig. 2); nur caudalwärts ist die mediane Scheidewand in einer Ausdehnung von 40 μ noch erhalten

1) Stadien 31 und 32.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(Textfig. 3). Die Länge der Pericardialhöhle in cranio-caudaler Richtung beträgt etwa 0,24 mm. Auf dem Querschnitt sichelförmig (Textfig. 2 *Pch*), isolirt diese Höhle die jetzt unpaare [1]), aber noch sehr schwach entwickelte Herzanlage nicht nur von den ventralen, sondern auch von den lateralen Körperwänden. Mit der ventralen Vorderdarmwand ist die Herzanlage dagegen noch breit verbunden.

In derselben Höhe, wo die caudale Hälfte der Pericardialhöhle ventralwärts zu sehen ist, fangen auch dorsalwärts zu jeder Seite (an den Stellen, wo die Vornierentrichter münden), die Somato- und Splanchnopleura an, sich von einander zu trennen (Textfig. 2).

Die hierdurch entstandenen, noch sehr kleinen Höhlen können als die ersten Anlagen der Peritonäalhöhle betrachtet werden. Sie communiciren noch weder unter sich noch mit der Pericardialhöhle.

Ceratodus-Embryo IV (Stadium 37 von Semon, 1901).

Die Herzanlage hat sich merkbar vergrössert und buchtet jetzt stärker ventralwärts vor. Dagegen hat sich die Pericardialhöhle nicht nennenswerth vergrössert. Sie ist bei diesem Embryo cranialwärts an einem Paar Schnitten noch doppelt.

Die primitiven Peritonäalhöhlen haben sich nur wenig vergrössert. Sie communiciren noch nicht mit der Pericardialhöhle. In Textfig. 4 sehen wir die caudale Partie der Pericardialhöhle und das craniale Ende der rechten Pleurahöhle auf einmal von dem Mikrotommesser getroffen. Zwischen diesen Höhlen sieht man die Somato- und Splanchnopleura, mit einander intim verbunden. Man hätte sich nun denken können, dass diese Blätter in der That auch hier eine Cavität umfassen, welche auf den Querschnittspräparaten vielleicht nur dadurch unsichtbar wird, dass sie stark gegen einander gepresst liegen. Solchenfalls würden die Pericardialhöhle und die beiden primitiven Peritonäalhöhlen von Anfang an mit einander communicirt haben. Dass es sich aber aller Wahrscheinlichkeit nach nicht so verhält, geht meiner Meinung nach eben aus dieser Schnittserie hervor. Denn auf allen hier in Betracht kommenden Schnitten ist das Ektoderm der rechten Körperwand stark nach rechts hin dislocirt. Dass trotzdem die Somatopleura auf keinem Schnitt dem Ektoderm in der Dislocation gefolgt ist, spricht meiner Meinung nach mit grosser Bestimmtheit dafür, dass die Somato- und Splanchnopleura an dieser Stelle noch kein Lumen umfassen und dass eine primäre Verbindung zwischen Pericardial- und Pleurahöhlen fehlt.

Ceratodus-Embryo V (Stadium 38 von Semon, 1901).

Das Herz hat sich seit dem vorigen Stadium beträchtlich vergrössert. Auch die jetzt vollkommen unpaare Pericardialhöhle ist bedeutend grösser geworden. Sie hat in cranio-caudaler Richtung eine Länge von 0,6 mm. Sowohl cranial- wie caudalwärts hat die Pericardialhöhle noch auf dem Querschnitt etwa dasselbe Aussehen wie bei Embryo IV, d. h. die Herzanlage ist hier noch mit der ventralen Vorderdarmwand breit verbunden. Anders verhält sich dagegen jetzt die mittlere Partie des Herzens. Diese ist nämlich durch zwei medialwärts eingedrungene Pericardialrecesse von der ventralen Vorderdarmwand grösstentheils isolirt worden (Textfig. 5). Nur ein dünnes Mesocardium dorsale (Textfig. 5 *Mc. d*) fixirt hier noch die Herzanlage an der Vorderdarmwand.

In der Höhe der mittleren Partie der Pericardialhöhle sind die cranialen Spitzen der beiden Peritonäalhöhlen zu sehen. Diese Höhlen, welche — wie Semon (1901) beschrieben hat — „im Gebiet der Vorniere [2]) in der dorsalen Region" zu finden sind, haben jetzt eine Länge von etwa 0,9 mm. Sie haben

1) Die unpaare Herzanlage tritt nach Semon (1901) schon im Stadium 33 auf.

2) Nach Semon (1901) ist die Vorniere bei *Ceratodus* immer auf einen Bereich beschränkt, der cranialwärts von der 1. Rippe liegt und „secundär in den Schädelbereich einbezogen wird".

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sich sowohl dorso-medialwärts wie auch ventralwärts ausgedehnt (vergl. Textfig. 2 und 6). Mit der Pericardialhöhle haben sie indessen noch keine Communication. Zwar setzen sich die jede Peritonäalhöhle begrenzenden beiden Blätter der Seitenplatte in diejenigen, welche die Pericardialhöhle umgeben, direct fort; und auch dort, wo die Somato- und Splanchnopleura eng an einander liegen, ist die Grenze zwischen ihnen

Fig. 5.

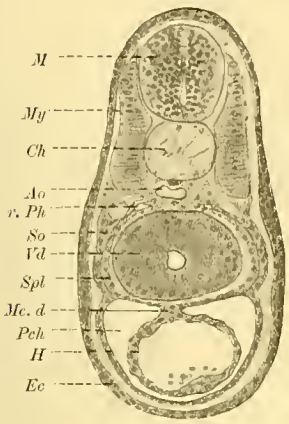


Fig. 6.

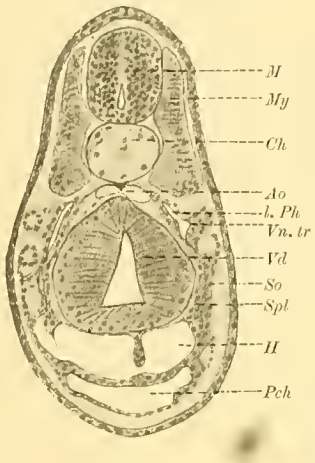


Fig. 7.

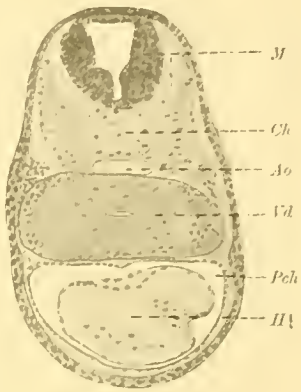


Fig. 5 und 6. Querschnitte in der Höhe der mittleren (Fig. 5) und caudalen (Fig. 6) Herzpartie eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 38. 50 : 1.

Fig. 7. Querschnitt in der Höhe der mittleren Herzpartie eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 40. 50 : 1.

Fig. 8 und 9. Querschnitte von einem *Ceratodus*-Embryo des Stadiums 41; Fig. 8 in der Höhe des caudalen Herzendes, Fig. 9 einige Schnitte weiter caudalwärts. 50 : 1.

Ao Aorta, *Ch* Chorda dorsalis, *D* Darm, *d. L* dorsales, *v. L* ventrales Lumen desselben, *Ec* Ektoderm, *Gl* Vornierenglomerulus, *H* Herz, L_1, L_2 Leberanlage, *M* Medullarrohr, *Med* Mesocardium dorsale, *Md* Mesenterium dorsale, *My* Myotom, *Ph* Peritonäalhöhle (*l. Ph* linke, *r. Ph* rechte Peritonäalhöhle), *Pch* Pericardialhöhle, *So* Somatopleura, *Spl* Splanchnopleura, *Vd* Vorderdarm, *Vntr.* Vornierentrichter.

Fig. 8.

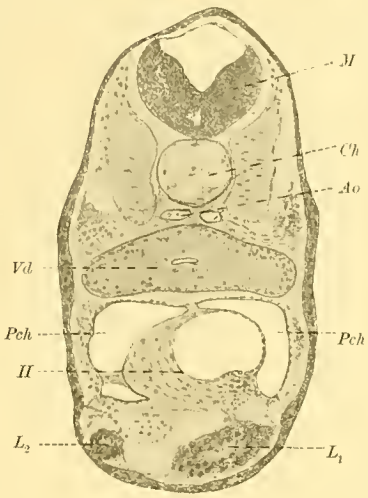
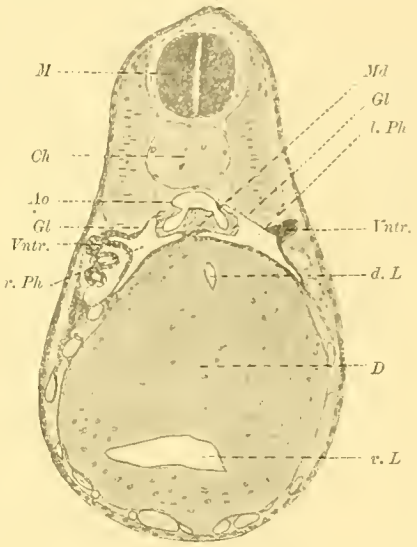


Fig. 9.



immer deutlich zu erkennen (Textfig. 5 u. 6). Man könnte also hier von einem „latenten" Cölom (im Sinne von Böhi, 1904) sprechen, welches jederseits die Pericardialhöhle mit der betreffenden Peritonäalhöhle in Verbindung setzte.

Meiner Meinung nach handelt es sich aber hier nicht um ein wahres Cölom, dessen Wände stark an einander gepresst liegen. Bei stärkerer Vergrösserung sieht man nämlich deutlich, dass an der betreffenden Stelle die Zellen der Somatopleura mit denen der Splanchnopleura direct verbunden sind. Uebrigens deutet schon die Form der Pericardialhöhle an den Grenzen der „latenten Cölome" (Textfig. 5) stark darauf hin, dass dem „latenten Cölom" ein Lumen vollständig fehlt. — Eine wahre Communication zwischen den Peritonäalhöhlen und der Pericardialhöhle existirt also noch nicht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ceratodus-Embryonen VI und **VII** (Stadium $39^1/_2$ von SEMON, 1901).

Zeigen ähnliche Verhältnisse wie Embryo V.

Ceratodus-Embryo VIII (Stadium 40 von SEMON, 1901).

Die mittlere Partie des Mesocardium dorsale ist jetzt in einer Ausdehnung von 80 μ vollständig verschwunden. Auf den betreffenden Querschnitten (Textfig. 7) ist also die Herzanlage von der Pericardialhöhlenwand allseitig frei. — Diese Defectbildung im dorsalen Mesocardium hängt wohl davon ab, dass — wie SEMON (1901) beschrieben hat — die mittlere Partie der früher fast geraden Herzanlage sich zu dieser Zeit als Ventrikelanlage schärfer absetzt und gleichzeitig eine mehr ventrale Lage annimmt.

Die Pericardialhöhle hat in cranio-caudaler Richtung nur eine Länge von 0,46 mm. Mit den Peritonäalhöhlen hat sie noch keine Communication.

Wie SEMON (1901) beschrieben hat, entsteht in diesem Stadium die erste Anlage der Leber als eine „unpaare cranialwärts gerichtete Hervorwölbung" der ventralen Darmwand. Dieses Leberdivertikel liegt wie SEMON's (1901) Fig. J zeigt, unmittelbar caudalwärts von der caudalen Herzpartie, mit welcher es intim verbunden ist.

Die Peritonäalhöhlen, deren craniale Spitzen etwa in derselben Höhe wie das caudale Ende der Pericardialhöhle liegen, haben sich nicht nennenswerth verändert.

Ceratodus-Embryo IX (Stadium 41 von SEMON, 1901).

Die Pericardialhöhle hat in cranio-caudaler Richtung eine Länge von 0,5 mm. Die cranialen zwei Fünftel der Herzanlage sind noch durch ein Mesocardium dorsale an der Vorderdarmwand fixirt; die danach folgenden zwei Fünftel derselben sind dagegen im Querschnitte allseitig frei. Das caudale Fünftel des Herzens ist wiederum fixirt, und zwar nicht nur durch ein dorsales Mesocardium, sondern auch durch ein ventrales. Dieses befestigt das Herz an der in der ventralen Körperwand sich entwickelnden Leberanlage[1]) (Textfig. 8). — Caudalwärts ist die Pericardialhöhle — mit anderen Worten — wieder paarig geworden.

5 Schnitte (à 20 μ) caudalwärts vom caudalen Ende der Pericardialhöhle liegen die cranialen Spitzen der beiden Peritonäalhöhlen. Diese Höhlen, welche fortwährend auf die Vornierengegend beschränkt sind, haben sich in cranio-caudaler Richtung nicht vergrössert; dagegen sind sie, und zwar besonders in der Höhe der Vornierentrichter (wie Textfig. 9 zeigt), recht viel weiter geworden. Das dorsale Mesenterium ist gleichzeitig dünner geworden.

Die schon im Stadium 38 erkennbare Anlage des Vornierenglomerulus ist jetzt deutlich vom eigentlichen dorsalen Mesenterium abgegrenzt (Textfig. 9).

Ceratodus-Embryo X (Stadium 42 von SEMON, 1901).

Die Pericardialhöhle, das Herz und die Befestigungen desselben zeigen ähnliche Verhältnisse wie beim vorigen Stadium. Die cranialen Spitzen der beiden Peritonäalhöhlen liegen in derselben Höhe wie das caudale Ende der Pericardialhöhle, haben aber mit dieser noch keine Communication.

Die beiden Peritonäalhöhlen haben (in cranio-caudaler Richtung) eine Länge von etwa 0,7 mm. Seit dem vorigen Stadium haben sie sich nicht nennenswerth verändert.

In diesem Stadium ist die erste Anlage des Pankreas zu erkennen (SEMON, 1901).

Ceratodus-Embryonen XI, XII, XIII und XIV (Stadium 43 von SEMON, 1901).

Zeigen keine nennenswerthen Veränderungen.

---

1) Die Leberanlage ist auf diesem Stadium von 2 Schläuchen repräsentirt, welche durch die Verzweigung des früher einfachen Leberdivertikels entstanden sind (SEMON, 1901).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ceratodus-Embryo XV (Stadium $43^3/_4$ von Semon).

Die Pericardialhöhle hat in cranio-caudaler Richtung eine Ausdehnung von 0,45 mm. Das craniale Viertel des Herzens ist durch ein Mesocardium dorsale an der ventralen Vorderdarmwand befestigt; die mittleren zwei Viertel des Herzens sind allseitig frei; das caudale Viertel desselben ist sowohl dorsalwärts (an der ventralen Vorderdarmwand) wie ventralwärts (an der cranio-dorsalen Leberfläche) fixirt.

Die Leberanlage hat sich recht bedeutend weiter entwickelt. Sie hat jetzt die Form einer breiten, transversalen Scheibe, welche ventral- und lateralwärts mit den betreffenden Körperwänden, cranialwärts mit der Herzanlage, caudal- und dorsalwärts mit dem Digestionskanal intim verbunden ist. An der rechten Seite des Darmes setzt sich diese transversale Leberplatte ein Stückchen (etwa 0,08 mm) caudalwärts fort. Diese caudale, rechte Leberpartie streckt sich caudalwärts in das Gebiet der rechten Peritonäalhöhle hinein und wird durch diese von der lateralen Körperwand theilweise isolirt (vergl. Textfig. 10 u. 11). Die mediale Fläche derselben Leberpartie ist jetzt auch vom Darme theilweise isolirt worden, und zwar durch einen neugebildeten Recessus der rechten Peritonäalhöhle (vergl. Textfig. 10 u. 11 *R. h-ms-e*). Dieser Recess, welcher cranialwärts blind endigt und sich caudalwärts in die rechte Peritonäalhöhle öffnet, ist noch nur sehr kurz. Er isolirt nicht nur die erwähnte Leberpartie, sondern weiter dorsalwärts auch eine Mesenterialfalte (Textfig. 11 u. 12 *P. msg*) vom Darme. Ich habe ihm darum den Namen Recessus hepato-mesenterico-entericus gegeben (Broman, 1904). Die erwähnte Mesenterialfalte habe ich Plica mesogastrica genannt.

Mit der Pericardialhöhle haben die beiden Peritonäalhöhlen noch keine Communication. Fortwährend sind sie nur dorsalwärts im Bereiche der Vorniere entwickelt.

Ceratodus-Embryonen XVI, XVII, XVIII, XIX und XX (Stadium 44 von Semon).

(Die Embryonen XVI—XVIII sind quer, Embryo XIX frontal und Embryo XX sagittal geschnitten.)

Die Pericardialhöhle hat in cranio-caudaler Richtung eine Länge von etwa 0,5 mm. Die cranialste, etwa 0,18 mm lange Partie der Herzanlage (= Truncus arteriosus) ist dorsalwärts (mit der ventralen Vorderdarmwand) breit verbunden. Die mittlere, 0,14 mm lange Partie des Herzens ist allseitig frei; die danach folgende, 0,18 mm lange caudale Partie ist ventralwärts mit der Leber breit verbunden. Nur im caudalsten Theil (0,06 mm lang) ist diese caudale Herzpartie ausserdem auch dorsalwärts mit der ventralen Vorderdarmwand verbunden. — Die paarigen Blindtaschen der Pericardialhöhle, welche caudalwärts zu jeder Seite des Herzens liegen, sind also kürzer geworden, und zwar dadurch, dass die Zerstörung des dorsalen Mesocardium caudalwärts weiter fortgeschritten ist.

Die caudalen Enden der beiden Pericardialblindtaschen liegen etwa in derselben Höhe wie die cranialen Enden der beiden Peritonäalhöhlen, communiciren aber noch nicht mit diesen. Hervorzuheben ist indessen, dass die Entfernung zwischen den Peritonäalhöhlen und der Pericardialhöhle merkbar kürzer geworden ist.

Die beiden Peritonäalhöhlen haben eine Länge von etwa 0,9 mm. Sie sind fortwährend nur dorsalwärts vom Darme zu sehen. Ihre cranialen Spitzen liegen etwa in derselben Höhe wie das craniale Ende des Vornierenglomerulus; die Hauptpartien der Peritonäalhöhlen sind auf den Bereich des Vornierenglomerulus beschränkt, und nur caudalwärts wird von den Höhlen dieser Bereich ein wenig überschritten.

Von der rechten Peritonäalhöhle geht, wie ich schon früher beschrieben habe (vergl. Broman, 1904) ein 45 μ langer Recessus hepato-mesenterico-entericus aus. Dieser Recess, welcher cranialwärts blind endigt (Textfig. 10), öffnet sich caudalwärts zwischen der Leber und der vom Mesenterium gebildeten Plica mesogastrica (Textfig. 11). Die den Hiatus recessus hepato-mesenterico-enterici dorsalwärts be-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

grenzende Partie dieser Plica hat eine Länge von 0,12 mm. Weder Lebersubstanz noch eine Vena-cava-Anlage ist noch in dieser Plica zu erkennen.

Die Leberplatte hat sich besonders ventralwärts verdickt (Textfig. 29 *L*). Sie ist sowohl ventral- und lateralwärts (Textfig. 29 und 31) mit den Körperwänden wie auch dorso-caudalwärts mit dem Darme

Fig. 10.

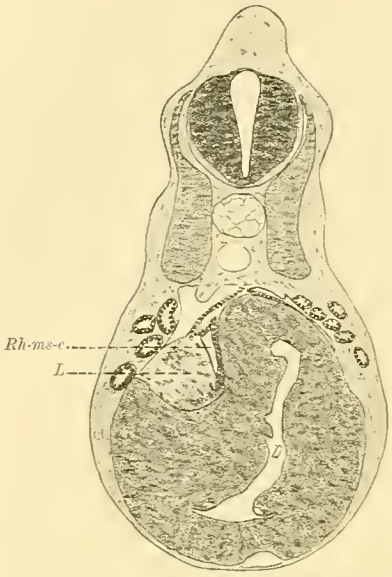


Fig. 11.

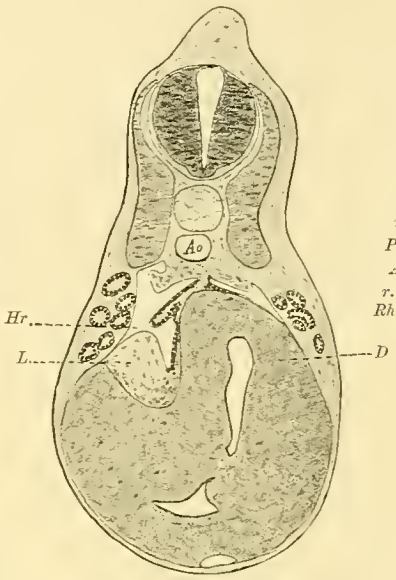


Fig. 12.

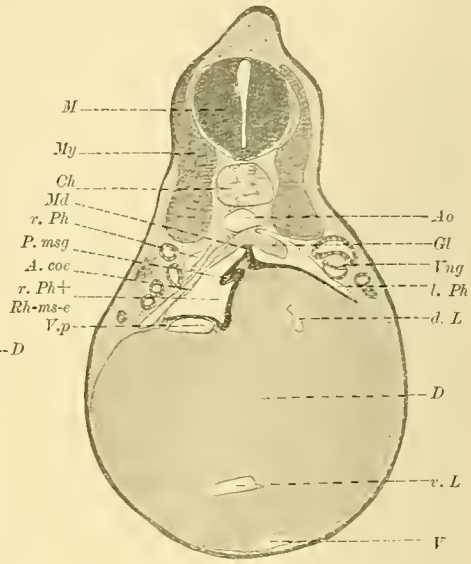


Fig. 14.

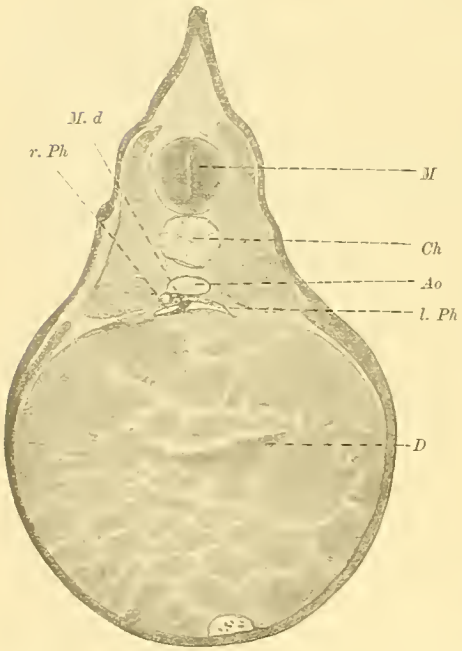


Fig. 13.

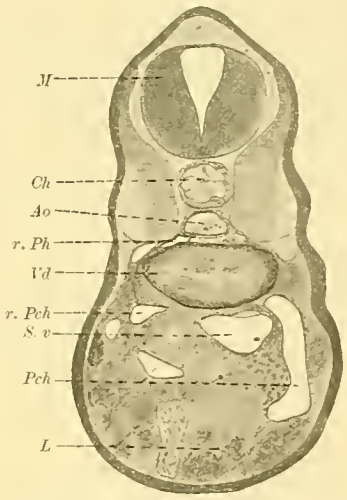


Fig. 10—12. Querschnitte in der Höhe des Recessus hepato-mesenterico-entericus von einem *Ceratodus*-Embryo des Stadiums 44. 50:1. (Fig. 10 und 11 nach BROMAN, „Die Entwickelungsgeschichte der Bursa omentalis und ähnlicher Recessbildungen bei den Wirbelthieren", Verlag von J. F. BERGMANN, Wiesbaden 1904.)

Fig. 13 und 14. Querschnitte von einem *Ceratodus*-Embryo des Stadiums 44½; Fig. 13 in der Höhe der caudalen Pericardialhöhlenpartie; Fig. 14 in der Höhe der caudalen Enden der primitiven Peritonäalhöhlen. 50:1.

A. coe Arteria coeliaca, *Ao* Aorta, *Ch* Chorda dorsalis, *D* Darm, *d. L* dorsales, *v. L* ventrales Lumen des Darmes, *Gl* Vornierenglomerulus, *H. r* Hiatus recessus hepato-mesenterico-enterici, *L* Leber, *l. Ph* linke *r. Ph* rechte Peritonäalhöhle, *M* Medullarrohr, *Md* Mesenterium dorsale, *My* Myotom, *Pch* Pericardialhöhle, *P. msg* Plica mesogastrica, *R. h-ms-e* Recessus hepato-mesenterico-entericus, *S. v* Sinus venosus des Herzens, *V* Vene, *Vd* Vorderdarm, *Vng* Vornierengang. *V. p* Vena portae.

intim verbunden. Nur die kurze, caudale, zapfenförmige Fortsetzung der Leberanlage streckt sich in den Bereich der rechten Peritonäalhöhle hinein und wird von dieser und dem Recessus hepato-mesenterico-entericus von der lateralen Körperwand bezw. vom Darme theilweise isolirt (Textfig. 10 und 11).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Unmittelbar caudalwärts von der Leberanlage ist an der rechten Seite die Anlage der Arteria coeliaca zu erkennen. Dieses Gefäss gelangt durch den rechten Vornierenglomerulus zur rechten Körperwand und zu der hiermit verbundenen Partie des Darmes (Textfig. 12 *A. coe*).

Ceratodus-Embryo XXI (Stadium $44^1/_2$ von Semon).

Die Pericardialhöhle hat nur eine Länge von 0,4 mm. Das Herz ist grösstentheils im Querschnitte allseitig frei. Die cranialste Partie (etwa 0,08 mm lang) ist jedoch fortwährend dorsalwärts und die caudalste Partie desselben (etwa 0,06—0,08 mm lang) sowohl dorsalwärts (an der ventralen Vorderdarmwand) wie ventralwärts (an der Leber) breit angeheftet.

Die paarigen caudalen Spitzen der Pericardialhöhle liegen fortwährend in derselben Höhe wie die cranialen Enden der beiden Peritonäalhöhlen, ohne jedoch mit diesen zu communiciren (Fig. 13). Die paarigen Peritonäalhöhlen haben je eine Länge von 0,7 mm. Sie sind fortwährend nur in der Region des Vornierenglomerulus zu erkennen und liegen ausschliesslich dorsalwärts vom Darme (Fig. 14 *r. Ph*, *l. Ph*).

Der Recessus hepato-mesenterico-entericus, die Plia mesogastrica, die Leber und die Arteria coeliaca zeigen ähnliche Verhältnisse wie in Stadium 44.

Ceratodus-Embryonen XXII und XXIII (Stadium 45 von Semon).
(Der Embryo XXII ist quer, der Embryo XXIII sagittal geschnitten.)

Die Pericardialhöhle hat sich caudalwärts stark vergrössert (vergl. Textfig. 29 und 30, *Pch*). Hierdurch ist die Leber nicht nur von der ventralen, sondern auch grösstentheils von den lateralen Körperwänden frei gemacht worden. Die caudale Herzpartie ist fortwährend mit der dorso-cranialen Leberfläche intim verbunden. Die caudale Partie des venösen Herztheils ist ausserdem zu jeder Seite durch einen Ductus Cuvieri an der lateralen Körperwand fixirt. Die unmittelbar caudalwärts von diesen Gefässstämmen gelegenen Partien der lateralen Leberflächen sind ebenfalls mit den lateralen Körperwänden eng verbunden. Caudalwärts von diesen lateralen Herz-Leber-Ligamenten verbindet sich jetzt die ventrale Partie der unpaaren Pericardialhöhle mit den beiden früher getrennten Peritonäalhöhlen. Auch die dorsalwärts von den erwähnten Ligamenten (Meso-hepato-cardia lateralia) gelegene Partie der Pericardialhöhle ist jetzt mit den beiden Peritonäalhöhlen direct verbunden. Die letztgenannten Communicationsöffnungen liegen etwas weiter cranial als die erstgenannten; zu bemerken ist aber, dass sie etwas caudalwärts (0,2 mm auf der linken Seite) von den cranialen Enden der ursprünglichen Peritonäalhöhlen liegen. Die unmittelbar cranialwärts von diesen cranialen Communicationsöffnungen liegende Darmpartie ist also nicht nur ventralwärts mit der Leber und dorsalwärts mit der dorsalen Körperwand durch Mesenterien verbunden, sondern hat auch an jeder Seite ein Mesenterium laterale (Textfig. 15 und 16 *M. l*).

Der Recessus hepato-mesenterico-entericus hat eine Länge von etwa 0,18 mm. Der craniale Theil der Plica mesogastrica, welcher die auf dem Querschnitte allseitig geschlossene Partie des Recesses begrenzt, ist jetzt theilweise von Lebersubstanz gefüllt. Die Anlage der Vena cava ist auch jetzt in der cranialen Partie dieser Falte deutlich zu erkennen. Der caudale Theil der Plica mesogastrica, welcher den Hiatus recessus hepato-mesenterico-enterici dorsalwärts begrenzt, verliert sich caudalwärts allmählich in das dorsale Hauptmesenterium. Dieser Theil der Falte zeigt noch keine Spur von Lebersubstanz; eine Vena-cava-Anlage ist in ihm nur sehr schwach angedeutet. — Die Anlage der Arterica coeliaca (Textfig. 15 *A. coe*) verbindet die rechte Körperwand mit dem Darme und bildet die caudale Grenze der caudalen Communicationsöffnung der Pericardialhöhle mit der rechten Peritonäalhöhle.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Caudalwärts von den caudalen Communicationsöffnungen mit der Pericardialhöhle sind die beiden ursprünglichen Peritonäalhöhlen fortwährend von einander getrennt und nur dorsalwärts vom Darme zu sehen. Sie hören caudalwärts etwa in der Höhe des caudalen Glomerulusendes auf.

Fig. 15.

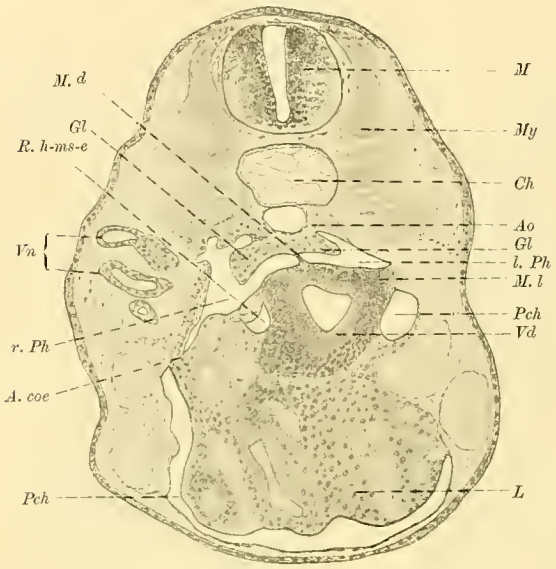


Fig. 16.

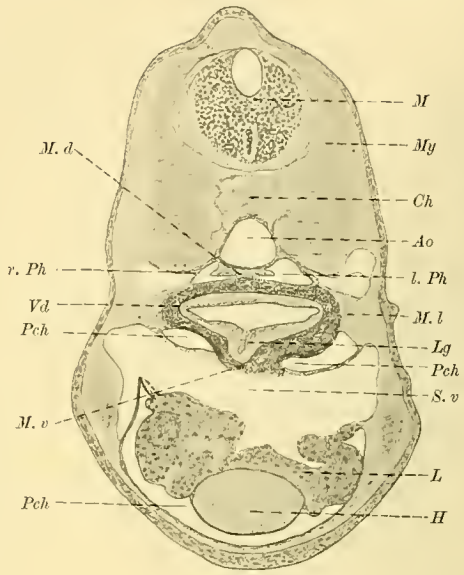


Fig. 17.

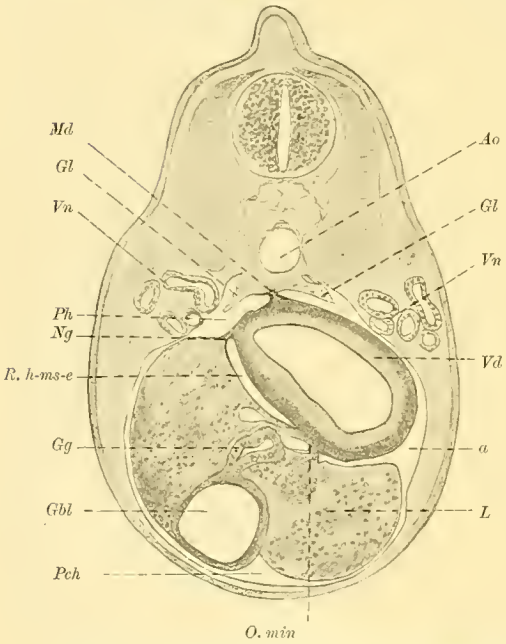


Fig. 18.

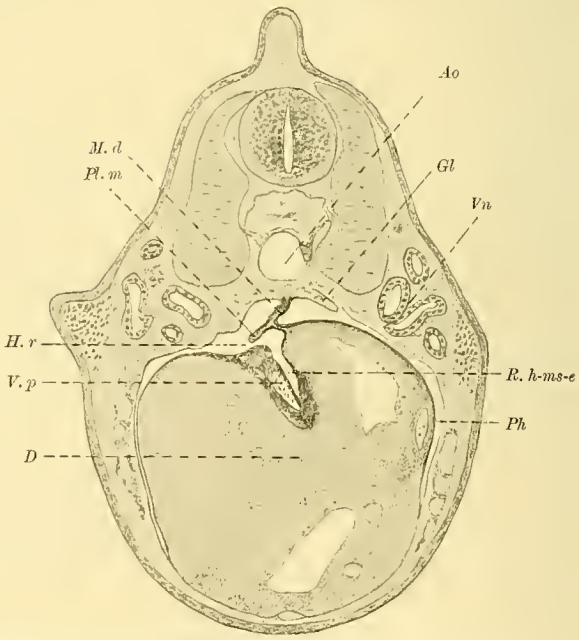


Fig. 15. Querschnitt (etwas schief gefallen) eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 45. 50 : 1.

Fig. 16—18. Querschnitte eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium $45^1/_4$; Fig. 16 in der Höhe der Lungenanlage (*Lg*); Fig. 17 in der Höhe der mittleren Leberpartie und Fig. 18 unmittelbar caudalwärts von der Leber. 50 : 1.

A. coe Arteria coeliaca, *Ao* Aorta, *Ch* Chorda dorsalis, *D* Darm, *H. r* Hiatus recessus hepato-mesenterico-enterici, *Gbl* Gallenblase, *Gg* Gallengang, *Gl* Vornierenglomerulus, *H* Herz, *L* Leber, *Lg* Lunge, *M* Medullarrohr, *M. d* Mesenterium dorsale, *M. l* Mesenterium laterale, *My* Myotom, *M. v* Mesenterium ventrale, *Ng* Nebengekröse, *O. min* Omentum minus, *Pch* Pericardialhöhle, *Ph* Peritonäalhöhle, *Pl. m* Plica mesogastrica, *R. h-ms-e* Recessus hepato-mesenterico-entericus, *S. v* Sinus venosus, *Vd* Vorderdarm, *Vn* Vorniere, *V. p* Vena portae.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ceratodus-Embryo XXIV (Stadium $45^1/_4$ von SEMON).

Cranialwärts ist das Herz durch den Conus arteriosus, caudalwärts (Textfig. 16) durch ein kurzes Mesocardium dorsale und die beiden Ductus Cuvieri (Mesocardia lateralia) fixirt. Ausserdem ist sowohl Kammer- wie Vorhofsanlage mit der cranio-dorsalen Leberfläche intim verbunden (Textfig. 16). Die mittlere, grössere Partie des Herzens ist auf dem Querschnitte allseitig frei. Die Mesocardia lateralia setzen sich caudalwärts in die Ligamenta hepatica lateralia fort. Das kurze (0,05 mm) Mesocardium dorsale, welches den Sinus venosus mit der ventralen Vorderdarmwand verbindet (Textfig. 16 *M. v*), setzt sich caudalwärts direct in das Ligamentum hepato-entericum (Omentum minus) fort. Etwa an der Grenze zwischen diesen beiden Abtheilungen des ventralen Mesenteriums wächst die erste Anlage der Lunge jetzt als eine gerade ventralwärts gerichtete Knospe in dasselbe hinein (Textfig. 16 *Lg*).

Die ventrale, unpaare Partie der Pericardialhöhle hat die ganze ventrale Leberfläche und einen kleinen Theil der ventralen Darmwand unmittelbar caudalwärts von der Leber von der ventralen Körperwand vollständig frei gemacht. Ein weiteres Vordringen der Pericardialhöhle in caudaler Richtung wird vielleicht dadurch verhindert, dass in der betreffenden Höhle ein in der Medianebene gelegenes Gefäss die Darmwand mit der ventralen Körperwand verbindet. Dieses Gefäss ist wahrscheinlich als eine der Ursachen zu betrachten, welche die Persistenz des definitiven Mesenterium ventrale bei *Ceratodus* bedingen.

Unmittelbar caudalwärts von der Leber ist die rechte Darmwandpartie durch die Arteria coeliaca mit der rechten Körperwand verbunden. Die von dieser Arterie erzeugte Falte geht aber jetzt nicht mehr (wie im vorigen Stadium) caudalwärts in die breite Verbindungsfläche des Darmes mit der rechten Körperwand über. Die nächste Partie dieser Darmfläche ist nämlich jetzt durch das Caudalwärtsdringen der Pericardialhöhle isolirt worden, und die Arteria coeliaca ist hierbei in einer kurzen Strecke allseitig frei geworden.

Die cranialen Spitzen der beiden ursprünglichen Peritonäalhöhlen liegen fortwährend dorsalwärts vom Darme in derselben Höhe wie das craniale Glomerulusende (Textfig. 16); in derselben Höhe sieht man jetzt ventralwärts vom Darme die Lungenanlage. Diese cranialen, auf dem Querschnitte allseitig geschlossenen Partien der Peritonäalhöhlen haben eine Länge von etwa 0,1 mm. Durch die kurzen (0,1 mm) Mesenteria lateralia (Textfig. 16 *M. l*) des Darmes werden sie von der dorsalen, paarigen Partie der Pericardialhöhle getrennt. Caudalwärts von diesen lateralen Mesenterien verbinden sich die beiden Peritonäalhöhlen mit der dorsalen, und caudalwärts von den lateralen Leberligamenten auch mit der ventralen Partie der Pericardialhöhle. Die Totallänge jeder Peritonäalhöhle beträgt jetzt etwa 1,45 mm. Sie strecken sich jetzt etwas weiter caudalwärts als der Vornierenglomerulus. Die caudalen Partien der Peritonäalhöhlen sind sehr schmal und nur dorsalwärts vom Darme zu sehen. Weiter cranialwärts, wo die vielen Darmlumina zu verschmelzen beginnen, werden die Peritonäalhöhlen allmählich weiter und isoliren den Darm nicht nur dorsalwärts, sondern auch lateralwärts von den Körperwänden.

Der Recessus hepato-mesenterico-entericus hat eine Totallänge von etwa 0,7 mm, von denen 0.45 mm auf den cranialen, auf dem Querschnitt allseitig geschlossenen Theil kommen. Diese Recesspartie bildet cranialwärts eine fast frontal gestellte Spalte, welche caudalwärts allmählich eine sagittale Stellung einnimmt. Die craniale Spitze des Recessus liegt nur 0,06 mm caudalwärts von der Lungenanlage. Die caudale, etwa 0,25 mm lange Partie des Recesses öffnet sich nach der rechten Seite hin in die rechte Peritonäalhöhle (Textfig. 18). Dieser Hiatus wird dorsalwärts von der Plica mesogastrica, ventralwärts von der Pankreasanlage begrenzt. Ein auf dem Querschnitt allseitig geschlossener Recessus pancreatico-entericus existirt noch nicht. Ein Lobus venae cavae hepatis ist noch nicht gebildet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ceratodus-Embryonen XXV, XXVI und XXVII (Stadium 46 von Semon).

Die caudale Herzpartie ist fortwährend mit der cranialen Leberfläche intim verbunden. Der grössere, dorsale Theil dieser Leberfläche hängt mit dem Sinus venosus, der kleinere ventrale Theil mit der Herzkammer zusammen. Der letztgenannte Theil zeigt jedoch jetzt Tendenz, von der Herzkammer isolirt zu werden.

Die ventrale Leberfläche ist vollständig, die lateralen Leberflächen fast vollständig von den Körperwänden isolirt. Von der caudalen Leberfläche, welche früher mit dem Darme breit verbunden war, adhärirt jetzt nur die werdende Porta hepatis und die caudale Wand der Gallenblase an den Darm. In die Plica mesogastrica ist jetzt die Lebersubstanz in caudaler Richtung hineingewachsen. Hierdurch ist ein noch kurzer Lobus venae cavae (Textfig. 36—39 *L. v. c*, *Nl*) gebildet worden.

Die dorsale Leberfläche ist noch nur sehr kurz. In der Medianebene ist sie durch das ventrale Hauptmesenterium (Ligamentum hepato-entericum oder Omentum minus) an die ventrale Darmwand fixirt (Textfig. 37 u. 39 *O. min*). Dieses Ligament endigt caudalwärts in die Porta hepatis. Cranialwärts ist es mit dem aus der Plica mesogastrica hervorgegangenen (rechten) Nebengekröse verbunden. — Dieses Nebengekröse fixirt die rechte Partie der dorsalen Leberfläche (Textfig. 39 *Ng*). Caudalwärts geht es in das dorsale Hauptmesenterium allmählich über. Cranialwärts verbindet es sich, wie erwähnt, mit dem ventralen Hauptmesenterium. Unmittelbar cranialwärts von der Stelle, wo das Nebengekröse sich in dem ventralen Hauptmesenterium verliert, sieht man im letztgenannten Mesenterium die knospenförmige Lungenanlage (Fig. 55 u. 57, Taf. XLIII). Und unmittelbar cranialwärts von der Lungenanlage liegt der craniale freie Rand des ventralen Mesenteriums.

Zwischen dem Haupt- und Nebengekröse, der Leber und dem Darme liegt der Recessus hepato-mesenterico-entericus. Dieser Recess hat eine Länge von etwa 0,57—0,76 mm. Seine craniale Hälfte bildet eine im Querschnitt allseitig geschlossene Spalte, welche cranialwärts eine fast frontale, caudalwärts aber allmählich eine sagittale Stellung einnimmt. Die caudale Hälfte öffnet sich nach rechts in die grosse Körperhöhle durch eine longitudinale Oeffnung (Hiatus recessus hepato-mesenterici), welche dorsalwärts von dem Lobus venae cavae hepatis, ventralwärts vom Darme und von der mit diesem verbundenen Pankreasanlage begrenzt wird. Die caudale Partie des Recesses isolirt jetzt theilweise auch die Pankreasanlage vom Darme und bildet caudalwärts eine auf dem Querschnitt allseitig geschlossen, 15 μ tiefe Blindtasche, die ich Recessus pancreatico-entericus genannt habe.

In der Höhe der Porta hepatis geht die Arteria coeliaca von der rechten Körperwand zum Darme über. Da nun die Leber jetzt beginnt sich caudalwärts zu vergrössern, stösst sie bald auf die Arterie, welche hierbei in die Leber hineinschneidet (Fig. 36—38). Die hierdurch erzeugte Furche, Fissura arteriae coeliacae, bildet die erste Andeutung zu einer Trennung der *Ceratodus*-Leber in „Oberlappen" und „Seitenlappen". Die rechte Seite der Leber wird also jetzt durch die Arteria coeliaca an der rechten Körperwand fixirt. Die im Stadium $45^1/_4$ existirenden Verbindungen der lateralen Leberflächen mit den Körperwänden sind dagegen jetzt verschwunden.

Die Peritonäalhöhlen haben sich gewaltig sowohl ventral- wie caudalwärts vergrössert (vergl. Textfig. 14 u. 19). Sie isoliren jetzt nicht nur die dorsale Darmfläche, sondern auch die laterale und grösstentheils auch die ventrale Darmfläche von den Körperwänden. Die caudalen Enden dieser Höhlen liegen jetzt nur 0,6 mm cranialwärts vom Anus. — Cranialwärts stehen die Peritonäalhöhlen noch durch 4 Oeffnungen mit der Pericardialhöhle in Verbindung.

Der Darm hat jetzt ein überall einfaches Lumen, in welchem eine Detritusmasse aus von der Darmwand isolirten Dotterelementen zu sehen ist (Textfig. 19 *Do. d*).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ceratodus-Embryonen XXVIII und XXIX (Stadium 47 von SEMON).

(Embryo XXVIII ist quer, Embryo XXIX frontal geschnitten.)

Die ventrale Partie der Pericardialhöhle communicirt fortwährend direct mit den beiden Peritonäalhöhlen. Von den beiden dorsalen Communicationskanälen, welche dorsalwärts vom Sinus venosus die Pericardialhöhle mit je einer Peritonäalhöhle in Verbindung setzten, persistirt bei Embryo XXVIII nur der

Fig. 19.

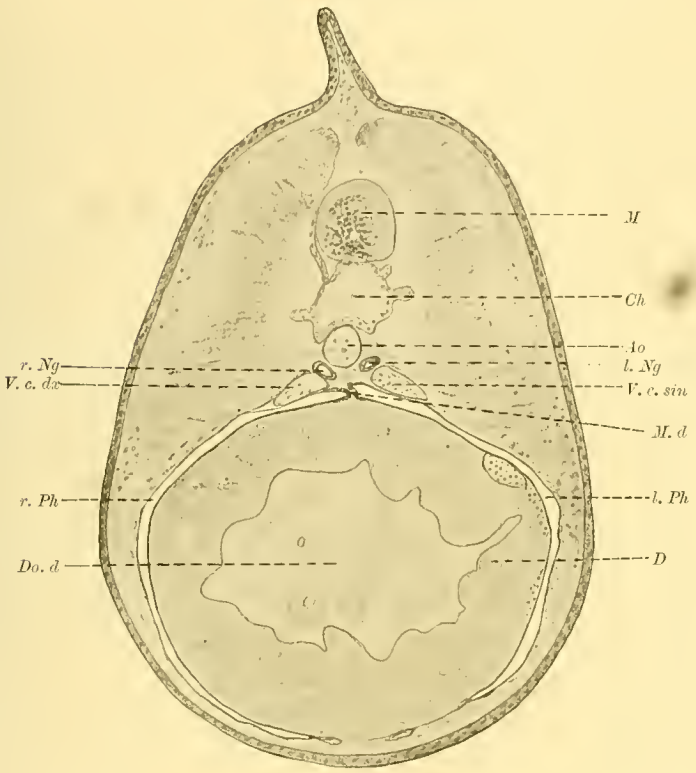


Fig. 20.

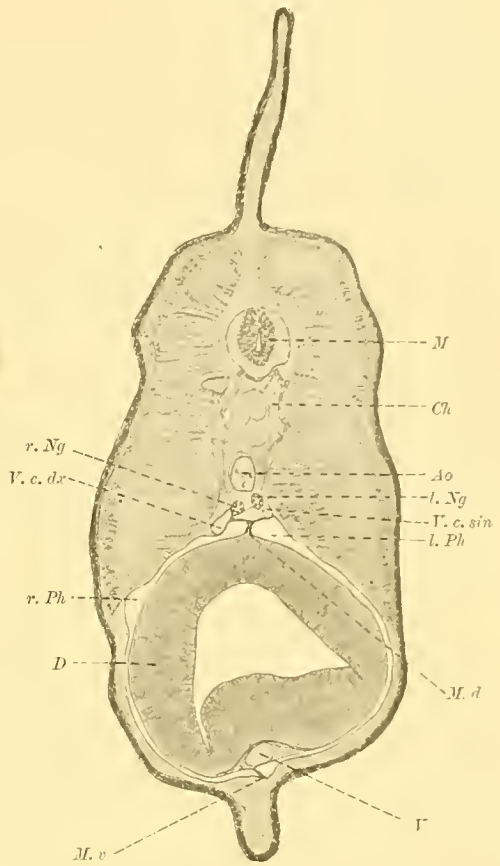


Fig. 19. Querschnitt durch den Hinterdarm eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 46. 50 : 1.
Fig. 20. Querschnitt durch den Hinterdarm eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 47. 50 : 1.
Ao Aorta, *Ch* Chorda dorsalis, *D* Darm, *Do. d* Dotterdetritus, *M* Medullarrohr, *Md* Mesenterium dorsale, *Mv* Mesenterium ventrale, *l. Ng* linker, *r. Ng* rechter Nierengang, *l. Ph* linke, *r. Ph* rechte Peritonäalhöhle, *V* Vene, *V. c. dx* Vena cardinalis dextra, *V. c. sin* Vena cardinalis sinistra.

linke. Der rechte ist geschlossen, und zwar dadurch, dass in der Höhe des cranialen Lungenendes die rechte Hälfte des Sinus venosus mit der ventralen Vorderdarmwand verwachsen ist. Bei Embryo XXIX ist auch der linke, dorsale Communicationskanal in ähnlicher Weise geschlossen. Das Herz — und zwar nicht nur der Sinus venosus, sondern auch der Kammertheil — ist noch mit der cranialen Leberfläche intim verbunden.

Das linke Mesenterium laterale des Vorderdarmes ist bei Embryo XXVIII verschwunden; d. h. die craniale Spitze der linken Pleurahöhle geht ventralwärts in die ventrale, unpaare Cölompartie direct über. Das rechte Mesenterium laterale hat nur eine Länge von 45 μ.

Caudalwärts strecken sich die beiden Peritonäalhöhlen bis zum Anus. Abdominalporen existiren nicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Mesenterien sind im Querschnitte kurz und theilweise recht breit. Dies gilt besonders für das ventrale Mesenterium im caudalen Theil. Das ventrale Mesenterium (Textfig. 20 *Mv*) streckt sich vom Anus aus etwa 4 mm cranialwärts. Das dorsale Mesenterium (Textfig. 20 *Md*), welches den ganzen im Cölom verlaufenden Darmkanal an die dorsale Körperwand fixirt, hat in cranio-caudaler Richtung eine Ausdehnung von etwa 6 mm.

Die entodermale Lungenanlage (Fig. 58, Taf. XLII) hat jetzt eine Länge von etwa 0,1 mm. Nach einem kurzen Verlauf ventralwärts biegt sie rechtwinklig um und verläuft caudalwärts an der ventralen Seite des Vorderdarmes und mit ihm parallel. Die ganze Lunge liegt auf diesem Stadium in dem in dieser Höhe einfachen ventralen Mesenterium (Lig. hepato-entericum) eingebettet und wird also weder vom Vorderdarm noch von der Leber durch Recessbildungen getrennt. — Erst 60 μ caudalwärts von der Lunge beginnt der Recessus hepato-mesenterico-entericus aufzutreten. Er hat eine Länge von 0,96 mm und setzt sich caudalwärts in einen 30 μ tiefen Recessus pancreatico-entericus fort. Die cranialen 0,45 mm des Recessus hepato-mesenterico-entericus sind auf dem Querschnitt allseitig geschlossen. Die danach folgende Recesspartie öffnet sich nach rechts in die gemeinsame, grosse Körperhöhle.

Dorsalwärts wird der Hiatus recessus hepato-mesenterico-enterici vom Lobus venae cavae hepatis, ventralwärts vom Pankreas und von der in diesem theilweise eingebetteten Vena portae begrenzt. Die letztgenannte Vene begrenzt auch das craniale Ende des Hiatus, indem sie hier ein wenig dorsalwärts umbiegt und in die Leber einmündet.

Gerade caudalwärts von der Porta hepatis mündet die Arteria coeliaca in Pankreas und Darm ein. Dieses Gefäss hat jetzt einen mehr descendenten Verlauf und schneidet in der caudalen Leberfläche tiefer ein. Die Grenze zwischen dem Hauptlappen und dem Lobus venae cavae hepatis ist hierbei deutlicher geworden.

Die Arteria coeliaca fixirt also — gleich wie im vorigen Stadium — die Einschnürungsstelle (zwischen dem Haupt- und dem Nebenlappen) der Leber mit der rechten Körperwand. Dorsalwärts und nach links wird die Leber durch das Omentum minus und das Nebengekröse mit dem Darme bezw. mit dem Mesenterium dorsale verbunden. Cranialwärts geht das Nebengekröse in das ventrale Hauptgekröse über; die dorsale Fixation der Leber wird also hier einfach.

Am cranialen Leberende breitet sich die dorsale Fixation der Leber lateralwärts aus und geht auf die lateralen Körperwände über. Das craniale Leberende ist also (bei Embryo XXIX) mit etwa der dorsalen Hälfte seiner Peripherie an der ventralen Vorderdarmwand und an den lateralen Körperwänden adhärent. Die ventrale Hälfte derselben Peripherie ist dagegen noch von den Körperwänden frei. Die Anlage der definitiven Pericardialhöhle steht — mit anderen Worten — ventralwärts noch mit der Bauchhöhle in Verbindung; dorsalwärts ist sie dagegen durch secundäre Adhärenzbildung zwischen dem cranialen Leberende und den angrenzenden Partien des Darmes und der Körperwände von der Bauchhöhle getrennt.

Ceratodus-Embryo XXX (Stadium $47^1/_2$ von Semon).

Dieser Embryo war mir für die erweiterte Untersuchung nicht zugänglich. Ich muss mich darum hier darauf beschränken, meine früheren, kurzen Angaben betreffs der Anlagen der Mesenterialrecesse zu citiren:

„Die entodermale Lungenanlage hat jetzt eine Länge von 0,63 mm. Die grössere craniale Partie (0,37 mm lang) liegt im ventralen Mesenterium zwischen dem Vorderdarm und der Leber eingebettet, d. h. ohne von diesen Organen durch Recessbildungen getrennt zu sein. Die caudale Lungenpartie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(0,26 mm lang) wird dagegen durch einen Recessus pneumato-entericus vom Vorderdarm und durch einen Recessus pneumato-hepaticus von der Leber getrennt. Die cranialen Enden dieser Recesse liegen beide 0,24 mm[1]) caudalwärts von der Einmündungsstelle der Lunge in den Vorderdarm. Caudalwärts vereinigen sich diese Recesse, indem sie in den Recessus hepato-mesenterico-entericus übergehen. Dieser setzt sich caudalwärts vom Hiatus in einen 75 μ tiefen Recessus pancreatico-entericus (Textfig. 25 *Rpce*) fort. Die vereinigten Recesse haben zusammengenommen eine Länge von 1,32 mm und öffnen sich an der rechten Seite des Mesenteriums durch einen 0,45 mm langen Hiatus in den Bauchraum" (Broman, 1904, p. 543—545).

Ceratodus-Embryo XXXI (Stadium $47^1/_2$ oder 48? von Semon).

Von diesem Embryo, welcher mir ebenfalls nur während meines kurzen Besuches in München zugänglich war, habe ich einige Reconstructionsmodelle hergestellt, welche ich hier abbilde.

Die Lunge ist etwas länger geworden. Ueber ihre Lage und Beziehungen zu den Mesenterialrecessen siehe Fig. 59—61, Taf. XLII. Die Mesenterialrecesse haben etwa dasselbe Aussehen wie im vorigen Stadium.

Die Leber hat sich recht bedeutend verlängert (Textfig. 41—44). An Masse hat sie indessen nicht viel zugenommen, denn sie ist gleichzeitig schmäler geworden. Die Gallenblase ist colossal gross geworden und nimmt die grössere Partie der linken Leberhälfte ein (Textfig. 41 und 44 *Gbl*). Bei der erwähnten Verlängerung der Leber ist die caudale Grenze des Hauptlappens relativ stark caudalwärts verschoben worden. Die durch die Arteria coeliaca veranlasste Furche, welche die Anlagen der beiden Leberlappen trennen, ist hierbei bedeutend tiefer geworden (Textfig. 43 *A. coe*). Gleichzeitig ist diese Arterie bedeutend länger geworden und hat einen mehr descendenten Verlauf angenommen.

Der Lobus venae cavae hepatis ist noch nur sehr klein; er bildet nur etwa $^1/_8$—$^1/_{10}$ der ganzen Leber. Die Porta hepatis, welche im Stadium 46 an der Grenze zwischen Haupt- und Nebenlappen der Leber zu sehen war, gehört jetzt (nach der Vertiefung des Sulcus arteriae coeliacae) dem Lobus venae cavae vollständig an (vergl. Textfig. 36 und 43 *Ph*). Die Porta hepatis ist also caudalwärts verschoben worden. Der Lobus venae cavae hepatis hat sich dagegen nicht nennenswerth caudalwärts verlängert. Das caudale Ende dieses Lappens liegt etwa 0,2 mm cranialwärts von dem caudalen Ende des Hiatus communis recessuum. Diese Oeffnung hat eine Länge von etwa 0,5 mm.

Die Insertionslinien der dorsalen Leberligamente sind aus den (Textfigg. 42 und 44) ersichtlich. Bemerkenswerth ist, dass das Nebengekröse fast gerade caudalwärts von dem cranialwärts einfachen ventralen Mesenterium ausgeht (Textfig. 42). Das Omentum minus zweigt sich dagegen fast rechtwinkelig vom einfachen Mesenterium ab. — Die zwischen dem Omentum minus und dem Nebengekröse gelegene Leberpartie benenne ich Lobus Spigeli (Textfig. 42 *L. Sp*).

Ceratodus-Embryonen XXXII—XXXIV (Stadium 48 von Semon).

(Embryo XXXII ist quer, Embryo XXXIII sagittal und Embryo XXXIV frontal geschnitten.)

Die definitive Pericardialhöhle ist jetzt gebildet, indem jetzt das craniale Leberende auch mit der ventralen Hälfte seiner Peripherie an die Körperwände verwachsen ist (Textfig. 34 und 35). Mit Absicht habe ich das Wort „verwachsen" gewählt, denn wenn man dieses Stadium mit Stadium 47 vergleicht (vergl. Fig. 34 und 30), so leuchtet sofort ein, dass diese Verbindung nur durch secundäre Verwachsung hat stattfinden können.

1) In der citirten Arbeit steht unrichtiger Weise μ statt mm.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die craniale Leberfläche bildet also jetzt zusammen mit ihren peripheren Verbindungsbrücken mit dem Vorderdarm, bezw. mit den Körperwänden ein vollständiges Septum pericardiaco-peritonaeale. Der Kammertheil des Herzens ist von diesem Septum resp. von der cranialen Leberfläche vollkommen frei (Textfig. 34 und 35). Dagegen ist der Sinus venosus fortwährend mit der Leber intim verbunden (Textfig. 34 *S. v*).

Fig. 21.

Fig. 22.

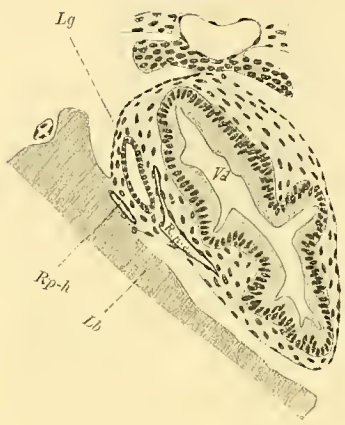
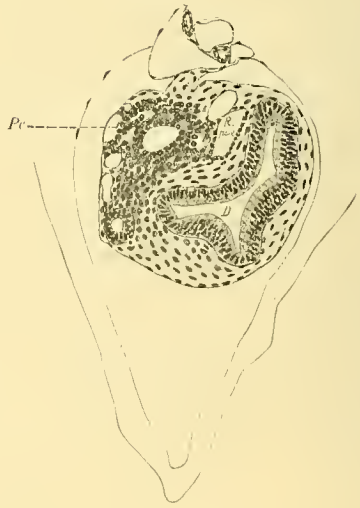


Fig. 23.

Fig. 24.

Fig. 25.



(Fig. 21—25. Nach BROMAN, Die Entwickelungsgeschichte der Bursa omentalis und ähnlicher Recessbildungen bei den Wirbelthieren, Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden 1904.)

Fig. 21—24. Querschnitte durch die Leber (*Lb*) und den Vorderdarm (*Vd*) eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 48. — In Fig. 22 und 23 ist nur die dorso-mediale Leberpartie (schematisirt) gezeichnet. 75 : 1.

Fig. 25. Querschnitt durch den Darm (*D*) und das Pankreas (*Pe*) eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium $47^1/_2$. 75 : 1.

Ao Aorta, *Gg* Gallengang, *H. c. r* Hiatus communis recessuum (Foramen Winslowi), *Lg* Lunge, *R. h. e* (*R. ph. e*) Recessus hepato-mesenterico-entericus, *R. pe-e* Recessus pancreatico-entericus, *R. p-e* Recessus pneumato-entericus, *R. p-h* Recessus pneumato-hepaticus, *V. c. i* Vena cava inferior (in dieser Höhe mit der Vena cardinalis dextra verschmolzen), *V. p* Vena portae.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ein eigentliches Mesocardium dorsale existirt nicht. Das Herz ist auf dem Querschnitte grösstentheils allseitig frei. Nur cranialwärts und caudalwärts wird es fixirt, und zwar cranialwärts durch den Conus arteriosus, caudalwärts durch den Sinus venosus und die in ihn einmündenden Venen.

Die Leber hat etwa dasselbe Aussehen wie bei Embryo XXXI. Bei Embryo XXXII wird indessen auch die linke Seite der Gallenblase, wenn auch spärlich, von Lebersubstanz begrenzt. — Der Lobus venae cavae hepatis streckt sich caudalwärts fast bis zur caudalen Grenze des Hiatus communis der Mesenterialrecesse. Dieser Hitaus hat jetzt nur eine Länge von etwa 0,37 mm und ist also absolut kleiner geworden. Die Totallänge der vereinigten Mesenterialrecesse beträgt etwa 1,33 mm, von welchen 0,09 mm auf den Recessus pancreatico-entericus (Textfig. 25 *R. pc-e*) und 0,86 mm auf denjenigen Theil des Recessus hepato-mesenterico-entericus, welcher auf dem Querschnitte allseitig geschlossen ist, kommen. Die cranialen 0,1—0,16 mm des Recessus hepato-mesenterico-entericus trennen die Leber nicht direct vom Vorderdarme, sondern von der hiervon ausgewachsenen Lunge und können darum mit dem Namen Recessus pneumato-hepaticus (Textfig. 22 *R. p-h*) bezeichnet werden. An der caudalen Grenze des Recessus pneumato-hepaticus geht ein etwa 0,12 mm langer Recessus pneumato-entericus (Textfig. 21 und 22 *R. p-e*) vom Recessus hepato-mesenterico-entericus aus (Textfig. 23 *R. h-e*).

Die entodermale Lungenanlage hat eine Länge von 0,74 mm. Etwa 0,24 mm caudalwärts von ihrer Verbindungsstelle mit dem Vorderdarm liegt das craniale Ende des Recessus pneumato-entericus (Textfig. 21 *R. p-e*). Etwa in derselben Höhe (oder einige Schnitte caudal- oder cranialwärts davon) liegt die craniale Spitze des Recessus pneumato-hepaticus (Textfig. 22 *R. p-h*). Von der caudalen Grenze dieses Recesses streckt sich die entodermale Lunge in dem Nebengekröse noch 0,24 mm caudalwärts. Dieser

Fig. 26.

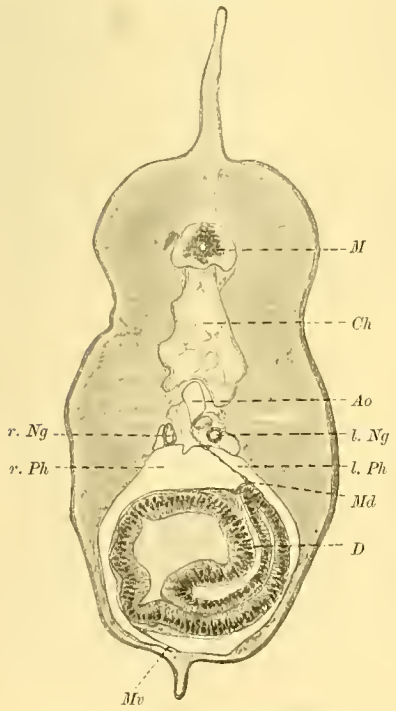


Fig. 27.

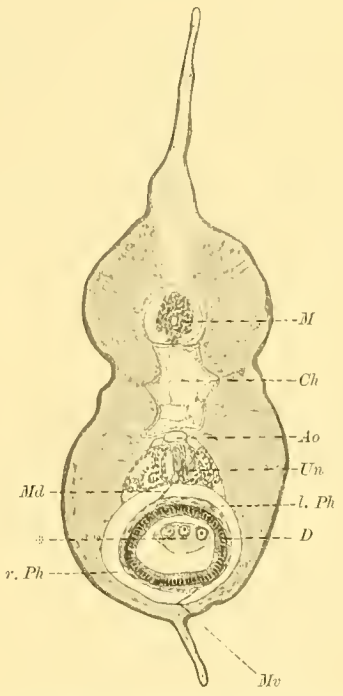


Fig. 28.

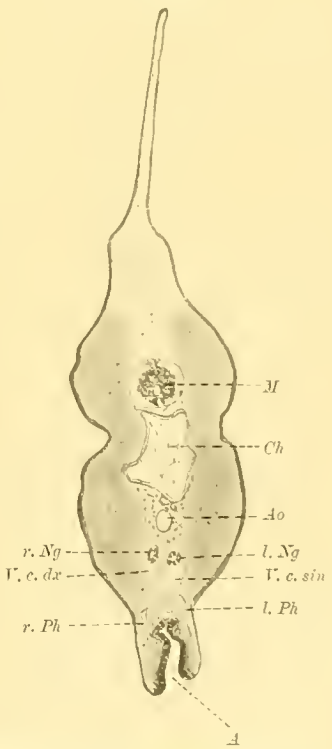


Fig. 26—28. Querschnitte durch die caudale Partie eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 48. 50 : 1.
A After, *Ao* Aorta, *Ch* Chorda dorsalis, *D* Darm, *M* Medullarrohr, *Md* Mesenterium dorsale, *Mv* Mesenterium ventrale, *l. Ng* linker, *r. Ng* rechter Nierengang, *l. Ph* linke, *r. Ph* rechte Peritonäalhöhle, *Un* Urniere, *V. c. dx* Vena cardinalis dextra, *V. c. sin* Vena cardinalis sinistra, * Darminhalt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Lungentheil bildet also die rechte Wand des Recessus hepato-mesenterico-entericus (Textfig. 23). Von dem caudalen Ende der entodermalen Lungenanlage aus ist die mesodermale Lungenanlage noch 0,3 mm weiter caudalwärts als Verdickung des Nebengekröses zu erkennen. In dieser Verdickung, welche caudalwärts allmählich abnimmt, nehmen nicht nur das Mesenchym, sondern auch in hohem Grade die epithelialen Peritonäalblätter Theil.

Etwa in der Höhe der cranialen Grenze des Hiatus communis recessuum geht die Vena cava inferior in die Vena cardinalis dextra über (Textfig. 24 *V. c. i*). Caudalwärts von dieser Stelle ist der Lobus venae cavae dem dorsalen Mesenterium und der dorsalen Bauchwand breit angeheftet. Das Nebengekröse hört in der Höhe des caudalen Endes des erwähnten Leberlappens auf. Von dieser Stelle aus und weiter caudalwärts ist also das dorsale Mesenterium einfach.

Das dorsale Mesenterium ist im Querschnitte recht dünn und lang geworden (Textfig. 26 *Md*). Der unmittelbar caudalwärts von der Porta hepatis gelegenen, etwa 1,35 mm langen Darmpartie fehlt ein ventrales Mesenterium vollständig. Die danach folgende, etwa 3,42 mm lange caudale Darmpartie hat wiederum ein deutliches ventrales Mesenterium (Fig. 26 und 27 *Mv*). Dieses caudale Mesenterium ventrale bildet auf dem Querschnitte eine recht lange, lineare Verbindung zwischen dem Spiraldarme und der ventralen Bauchwand. Defectbildungen sind in der caudalen Partie dieses Mesenteriums noch nicht zu entdecken. Caudalwärts sind also die beiden Peritonäalhöhlen noch vollständig von einander getrennt. Sie sind seit dem vorigen Stadium noch etwas weiter caudalwärts vorgedrungen und liegen jetzt mit ihren caudalen Spitzen (Fig 28 *r. Ph*, *l. Ph*) zu beiden Seiten der Kloake. Abdominalporen existiren noch nicht.

Die den Spiraldarm fixirenden Mesenterien haben in verschiedenen Höhen einen verschiedenen Verlauf. In der Höhe der cranialen Partie des caudalen Mesenterium ventrale haben sie den in Textfig. 26 abgebildeten Verlauf. Etwa 2,4 mm weiter caudalwärts verlaufen dieselben Mesenterien ganz umgekehrt (Textfig. 27). Da es wohl nicht wahrscheinlich ist, dass die Darminsertionen der Mesenterien durch Losmachung von der Mittellinie des Darmes in dieser Weise verschoben sind, erübrigt nur, anzunehmen, dass auch die Darmoberfläche spiralig gedreht worden ist. Ob dieses aber bei der Bildung des Spiraldarmes im Leben entstanden ist, oder erst bei der Fixirung und Härtung der Embryonen, will ich dahingestellt sein lassen. Nimmt man an, dass bei der Conservirung die Darmwand stärker als die Spiralklappe geschrumpft ist, so kann indessen einfach hierdurch die oben beschriebene Lage der Mesenterien vollständig erklärt werden.

Ueberblick über die Entwickelung der Körperhöhlen, der Mesenterien, der Leberligamente und der Leberform bei Ceratodus.

Die erste Andeutung eines manifesten Cöloms habe ich bei *Ceratodus*-Embryonen mit 28 metotischen Urwirbeln (von Semon's Stadium 30) gefunden. Es tritt hier in der Kopfgegend, und zwar cranialwärts von der Höhe, wo das Gehörbläschen zu beobachten ist, als zwei kleine, spaltenförmige Höhlen zwischen Somato- und Splanchnopleura auf. Diese Höhlen (Textfig. 1 *Pch*, p. 601), welche ventralwärts vom Vorderdarm liegen und in der Medianebene überall durch eine relativ breite Mesodermalmasse von einander getrennt sind, repräsentiren die paarige Anlage der später einfachen Pericardialhöhle.

Die Myotome haben auf diesem Stadium je ein Lumen. Dagegen besitzen die Seitenplatten (caudalwärts von den Pericardialhöhlen) noch kein Lumen. Dasselbe gilt von der Vornierenanlage, welche „als

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ein solider Wulst (vergl. SEMON, 1901, Fig. N) des parietalen Mesoblasts zwischen Somiten und Seitenplatten" in der Gegend des 5. und 6. Myotoms angelegt ist (SEMON, 1901).

Kurz nachher (im Stadium 32 von SEMON) verlieren die Myotome ihre Lumina (SEMON, 1901). Etwa gleichzeitig wird in dem oben erwähnten Vornierenwulst ein kleines Lumen sichtbar. Dieser Wulst baut sich jetzt „aus zwei segmentalen Abschnitten auf", welche mit je einem Trichter in die unsegmentirte und noch nur latente Anlage der Peritonäalhöhle münden (SEMON, 1901).

Die im Stadium 30 noch paarige Herzanlage (Textfig. 1 *H*), welche in dem Mesenchymgewebe zwischen den primitiven Pericardialhöhlen und der ventralen Vorderdarmwand undeutlich zu erkennen war, wird nach SEMON (1901) im Stadium 33 unpaar. Kurz nachher (im Stadium 34) verschmelzen auch die beiden primitiven Pericardialhöhlen (Textfig. 2, p. 601), indem die mediane Scheidewand schwindet. Die Herzanlage verliert hierbei ihre directe Verbindung mit der ventralen Körperwand. Dorsalwärts bleibt die Herzanlage aber noch eine Zeit lang mit der ventralen Vorderdarmwand in breiter Verbindung.

Erst wenn in einem späteren Stadium (Stadium 38) die Herzanlage anfängt, sich relativ stark zu vergrössern, wird diese breite dorsale Verbindung derselben in der Mitte in ein dünnes Mesocardium dorsale (Textfig. 5 *Mcd*, p. 603) umgewandelt. Die beiden Pericardialrecesse, welche jetzt die dorsale Herzwand von der ventralen Vorderdarmwand grösstentheils isoliren, gehen bald (Stadium 40) in einander direct über. Mit anderen Worten: das Mesocardium dorsale atrophirt grösstentheils und die mittlere Partie des Herzens wird dann auf dem Querschnitte allseitig frei (Textfig. 7). Nur cranialwärts durch den Conus arteriosus und caudalwärts durch die caudale Herzpartie und die hier einmündenden Venen bleibt das Herz in Verbindung mit den Wänden der Pericardialhöhle.

In Stadium 34 beginnen in derselben Höhe, wo ventralwärts die caudale Hälfte der Pericardialhöhle zu sehen ist, die Somato- und Splanchnopleura auch dorsalwärts sich von einander dort zu trennen, wo — an jeder Seite — die Vornierentrichter münden. Die hierdurch entstandenen, noch sehr kleinen Höhlen (Textfig. 2 u. 4) können als die ersten Anlagen der später einfachen Peritonäalhöhle betrachtet werden.

Diese beiden primitiven Peritonäalhöhlen communiciren ursprünglich weder unter sich, noch mit der Pericardialhöhle.

Im Stadium 38 haben sich die primitiven Peritonäalhöhlen von den Vornierentrichtern aus sowohl dorso-medialwärts wie ventro-lateralwärts ausgedehnt (Textfig. 5 u. 6 *Ph*). Sie sind indessen fortwährend nur sehr kurz (0,9 mm lang) und auf dem Gebiet der Vorniere[1]) dorsalwärts vom Darme beschränkt (SEMON, 1901). Von diesem Stadium ab würde man von einem Mesenterium dorsale der betreffenden Darmpartie sprechen können. — An den beiden Seiten dieses noch relativ sehr breiten Mesenteriums ist die paarige Anlage des Vornierenglomerulus — wenn auch nur undeutlich — zu erkennen. Erst wenn in späteren Stadien (Stadium 41) die Differenzirung des Vornierenglomerulus weiter fortschreitet, werden gleichzeitig die primitiven Peritonäalhöhlen geräumiger und das dorsale Mesenterium im Querschnitte schmäler (Textfig. 9). Noch im Stadium 45 strecken sich diese Höhlen nicht nennenswerth weiter caudalwärts als die Vornieren.

In Stadium 40 entsteht die erste Leberanlage als eine „unpaare, cranialwärts gerichtete Hervorwölbung" der ventralen Darmwand (SEMON, 1901). Dieses Leberdivertikel, welches von Anfang an mit dem caudalen Herzende intim verbunden ist, verzweigt sich bald und bildet so unmittelbar caudalwärts von der Pericardialhöhle eine breite Platte von Lebersubstanz[2]), welche ventralwärts am dicksten, dorsalwärts

1) Vergl. die Anmerkung 2 auf p. 602.

2) Betreffs weiterer Einzelheiten der ersten Leber- und Gallenblasenentwickelung verweise ich zu der Arbeit von NEUMAYER (1904).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

allmählich dünner wird (Textfig. 29 *L*). Diese Leberplatte ist noch in Stadium 44 sowohl ventral- und lateralwärts mit den Körperwänden wie auch dorsal- und caudalwärts mit dem Darme fast überall intim verbunden. Nur an der rechten Seite des Darmes streckt sich jetzt eine kleine Leberpartie caudalwärts in die Region der rechten primitiven Peritonäalhöhle herab und wird durch diese oder durch einen hiervon ausgehenden Mesenterialrecess von der Körper- resp. Darmwand theilweise isolirt (Textfig. 10 u. 11, p. 606).

Die primitiven Peritonäalhöhlen communiciren noch weder unter sich noch mit der Pericardialhöhle.

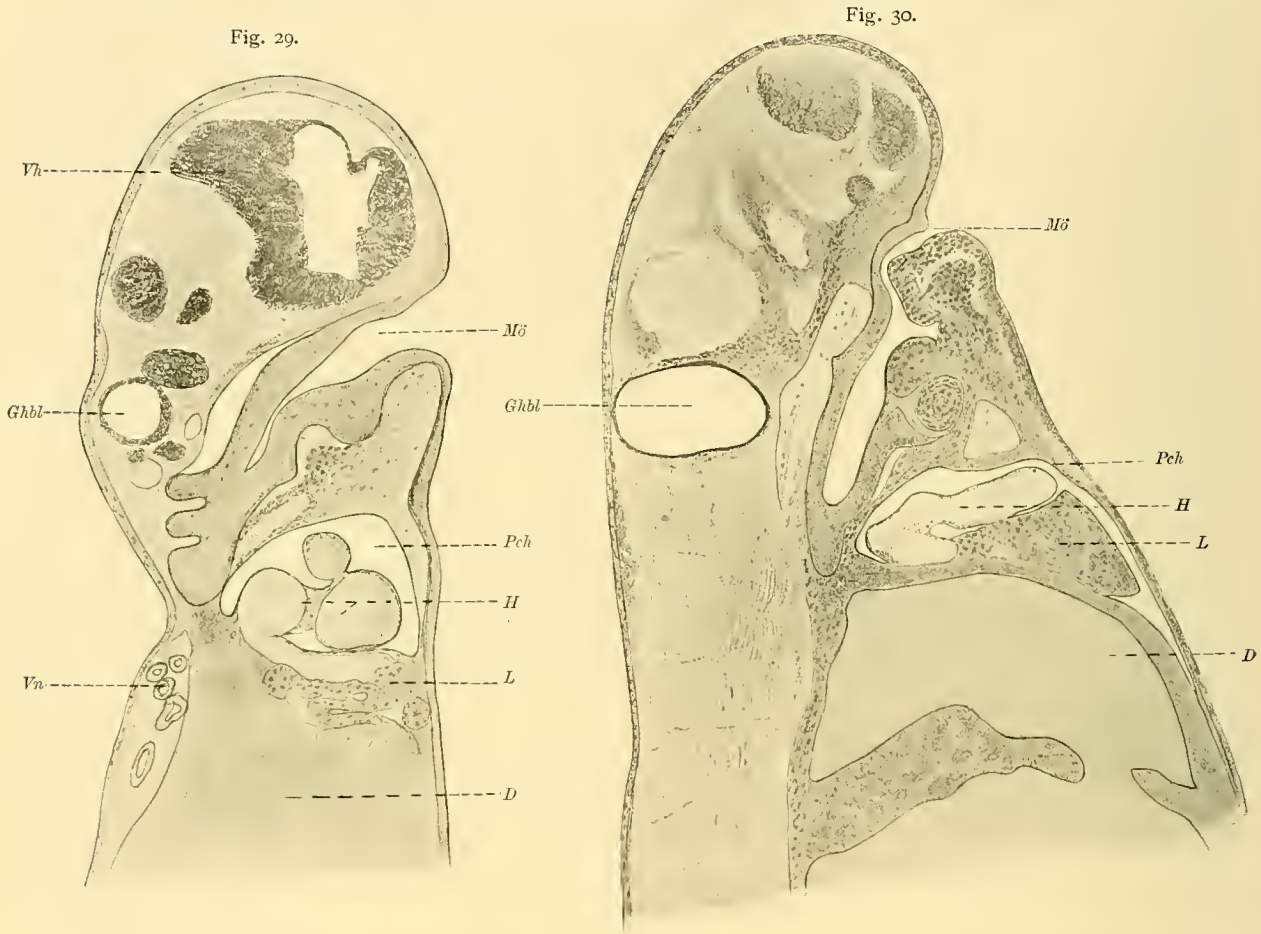


Fig. 29. Sagittalschnitt eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 44. 50 : 1.
Fig. 30. Sagittalschnitt eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 45. 50 : 1.
D Darm, *Ghbl* Gehörbläschen, *H* Herz, *L* Leber, *Mö* Mundöffnung, *Pch* Pericardialhöhle, *Vn* Vorniere, *Vh* Vorderhirn.

Wie ich glaube, hauptsächlich als Folge von der intimen Verbindung des Herzens mit der Leber und von der jetzt stärkeren Ausbildung und wohl auch stärkeren Bewegungsfähigkeit des Herzens wird in einem nächsten Stadium (Stadium 45) die Leber und die unmittelbar caudalwärts von der Leber gelegene Darmpartie von der ventralen und den lateralen Körperwänden fast vollständig frei gemacht. Die primitive Pericardialhöhle dringt — mit anderen Worten — an der Leber vorbei caudalwärts herab (vergl. Textfig. 29 und 30). Ventralwärts dringt sie als eine unpaare Höhle herab (Textfig. 15—17, p. 608). Ein Ligamentum falciforme hepatis existirt also nie bei *Ceratodus*. Dorsalwärts vom Sinus venosus dringt die Pericardialhöhle dagegen in Form von paarigen Blindtaschen (Textfig. 16) caudalwärts. Diese Blindtaschen ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

binden sich in Stadium 45 sowohl dorsalwärts mit den primitiven Peritonäalhöhlen wie auch ventralwärts mit der ventralen Prolongation der Pericardialhöhle.

In diesem Stadium communicirt also jede primitive Peritonäalhöhle an zwei Stellen (sowohl dorsal- wie ventralwärts vom Sinus venosus) mit der caudalwärts erweiterten Pericardialhöhle. Wir sind also jetzt zu einem Stadium gelangt, in dem die Anlagen der definitiven Körperhöhlen eine gemeinsame Höhle bilden.

Das Verhältniss dauert indessen nur bis zum Stadium 48 fort. Schon im Stadium 47 schliessen sich die dorsalen Communicationskanäle zwischen der Pericardialhöhle und der Peritonäalhöhle, und zwar

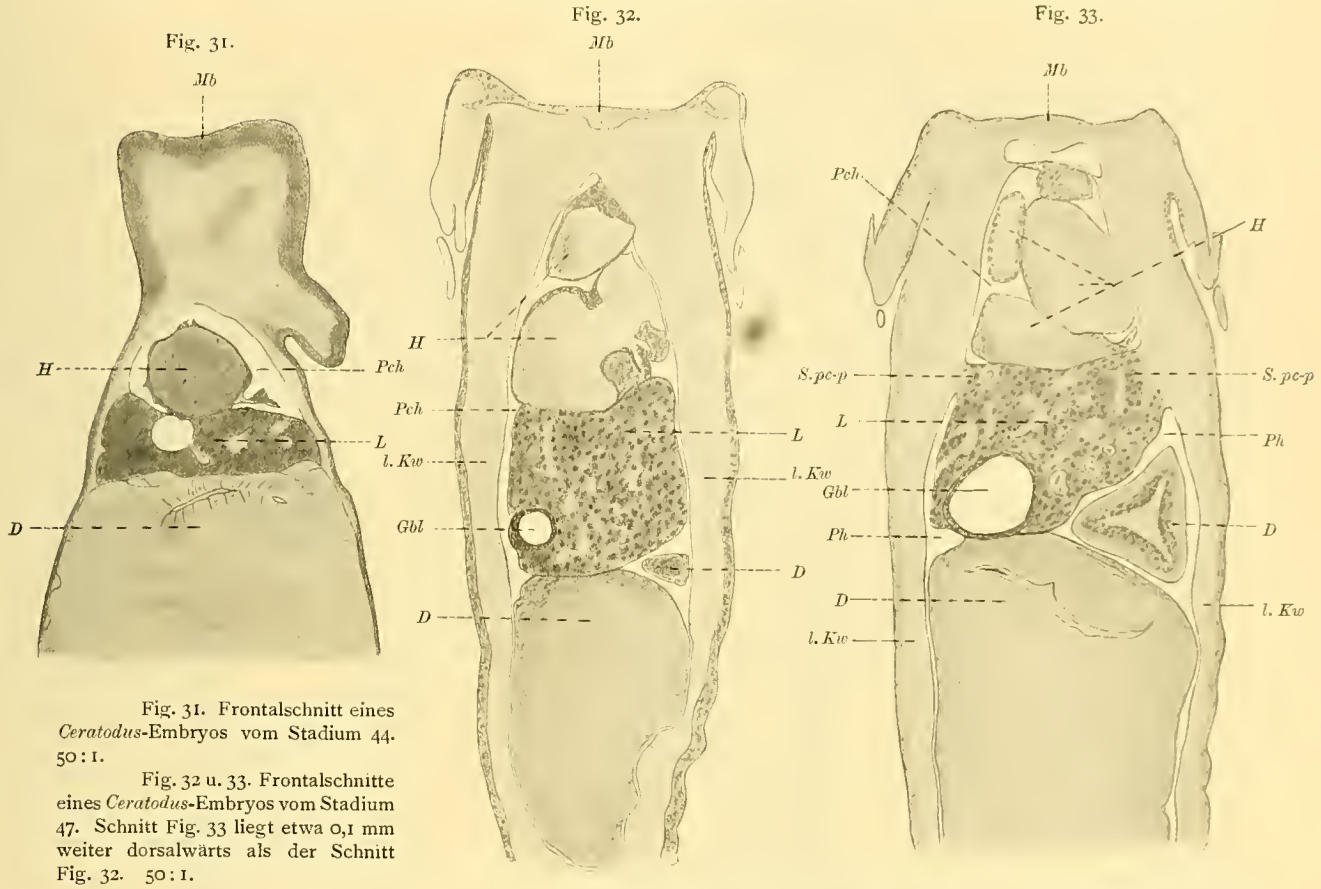


Fig. 31. Frontalschnitt eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 44. 50 : 1.

Fig. 32 u. 33. Frontalschnitte eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 47. Schnitt Fig. 33 liegt etwa 0,1 mm weiter dorsalwärts als der Schnitt Fig. 32. 50 : 1.

D Darm, *H* Herz, *l. Kw* laterale Körperwand, *L* Leber, *Mb* Epithel des Mundhöhlenbodens, *Pch* Pericardialhöhle, *Ph* Peritonäalhöhle, *S. pc-p* Septum pericardiaco-peritonaeale.

dadurch, dass die dorsale Fläche des Sinus venosus gegen die ventrale Wand und die lateralen Mesenterien [1]) Textfig. 16 *Ml*, p. 608) des Vorderdarmes gepresst wird und mit diesen Partien verwächst. In ähnlicher Weise verwächst bald nachher das craniale Leberende mit den Körperwänden (Textfig. 33). Durch diese Verwachsungen wird die definitive Pericardialhöhle von der Peritonäalhöhle vollständig getrennt (Textfig. 34 und 35). Das Bindegewebe der cranialen Leberfläche wird nachher theilweise von der Leber isolirt und bildet so das Septum pericardiaco-peritonaeale (*S. pc-p*).

1) Diese lateralen (nur sehr kurzen) Mesenterien, welche in den Stadien 45—46 in gleicher Höhe mit den cranialen Spitzen der primitiven Peritonäalhöhlen zu finden sind (Textfig. 16 *M. l*), verschwinden als solche bei der oben erwähnten Verwachsung mit dem Sinus venosus.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Unmittelbar ehe die eben erwähnte Verwachsung des cranialen Leberendes mit den Körperwänden stattfindet, löst sich der Kammertheil[1]) des Herzens von der cranialen Leberfläche ab. Diese Thatsache betrachte ich als eine wichtige Bedingung für die mehrerwähnte Verwachsung; denn es ist ja anzunehmen, dass die Leber nach dieser Losmachung der Herzkammer unbeweglicher zu liegen kommt. — Die in den Sinus venosus einmündenden, von den lateralen Körperwänden kommenden Venenstämme (die Ductus Cuvieri) werden im Stadium 47 durch ungleiches Wachsthum dorsalwärts verschoben und pressen dabei, wie erwähnt, die dorsale Fläche des Sinus venosus gegen die ventrale Darmwand. Aller Wahrscheinlichkeit

Fig. 34.

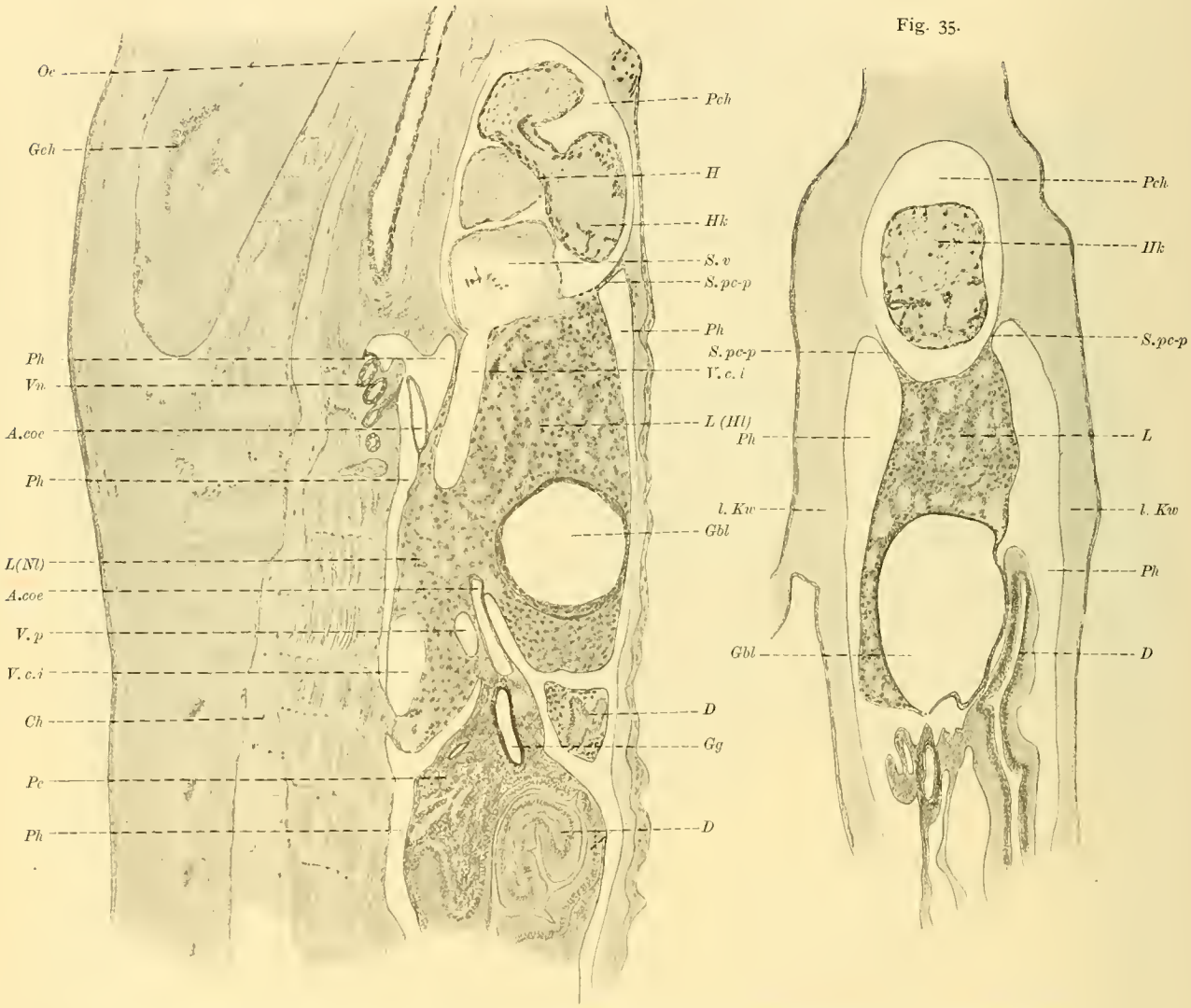


Fig. 34. Sagittalschnitt (etwas nach rechts von der Medianebene) eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 48. 50 : 1.
Fig. 35. Frontalschnitt eines *Ceratodus*-Embryos desselben Stadiums. 50 : 1.
A. coe Arteria coeliaca, *Ch* Chorda dorsalis, *D* Darm, *Gbl* Gallenblase, *Geh* Gehirn, *Gg* Gallengang, *H* Herz, *Hk* Herzkammer, *l. Kw* laterale Körperwand, *L* Leber, *Nl* Nebenlappen, *Hl* Hauptlappen, *Oe* Oesophagus, *Pe* Pankreas, *Pch* Pericardialhöhle, *Ph* Peritonäalhöhle, *S. pc-p* Septum pericardiaco-peritonaeale, *S. v* Sinus venosus, *V. c. i* Vena cava inferior, *Vn* Vorniere, *V. p* Vena portae.

1) Der Vorhofstheil bleibt mit der Leber in Verbindung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nach wird in der betreffenden Höhe auch die ventrale Körperwand von den genannten Venen dorsalwärts gezogen und dadurch relativ stark gegen die Leber gepresst. Die Unbeweglichkeit der Leber und die durch den Venenzug bewirkte locale Druckerhöhung in der betreffenden Höhe vermitteln also, meiner Meinung nach, die erwähnten Verwachsungen und hiermit auch die Entstehung des Septum pericardiaco-peritonaeale.

Bald nachdem die Peripherie des cranialen Leberendes mit den Körperwänden verwachsen ist, wird die Leber gleichzeitig damit, dass sie sich in cranio-caudaler Richtung stark verlängert, sowohl in frontaler wie sagittaler Richtung absolut kleiner (vergl. Textfig. 33 u. 35). Ich glaube darum, dass die oben erwähnte locale Druckerhöhung zwischen der Leber und den Körperwänden nur eine sehr kurze Zeit besteht.

Noch in Stadium 45 sind, wie erwähnt, die primitiven Peritonäalhöhlen nur auf das Vornierengebiet beschränkt. In diesem Stadium werden sie cranialwärts durch das caudale Vordringen der Pericardialhöhle mit einander in Verbindung gesetzt. Caudalwärts sind sie dagegen noch getrennt und nur dorsalwärts vom Darme zu sehen.

Erst in einem nächstfolgenden Stadium (Stadium 46) verschmelzen die zahlreichen Dotterkanäle zu dem definitiven Darmlumen, in welchem dann eine aus Dotterelementen bestehende Detritusmasse als Darminhalt zu sehen ist (Fig. 19 *Dod*, p. 611). Nachdem diese Detritusmasse digerirt worden ist, sind die *Ceratodus*-Embryonen offenbar dafür reif, Nahrung von aussen her einzunehmen (Textfig. 27 *, p. 615). In eben derselben Entwickelungsperiode findet auch die definitive Ausbildung der Peritonäalhöhle statt. Die primitiven Peritonäalhöhlen dringen hierbei nicht nur caudalwärts, sondern auch ventralwärts schnell hervor (vergl. Textfig. 14, 19 und 20) und isoliren so in den Stadien 46—48 die ganze caudale, früher überall adhärente Darmpartie fast vollständig von den Bauchwänden. Nur dorsal- und ventralwärts persistiren in der Medianebene die Verbindungen zwischen den Darm- und Bauchwänden als das dorsale und ventrale Mesenterium (Textfig. 20 u. 26). Diese sind anfangs im Querschnitte recht kurz (Textfig. 20), werden aber bald in die Länge ausgezogen (Textfig. 26). Noch bei dem ältesten, mir zugänglichen *Ceratodus*-Embryo (Stadium 48) zeigen sie keine Defectbildungen. Caudalwärts existiren also noch in Stadium 48 zwei getrennte Peritonäalhöhlen, welche erst später durch Defectbildungen in der caudalen Partie des ventralen Mesenteriums eine caudale Communication (oder mehrere) mit einander bekommen (Textfig. 48). Cranialwärts vom freien Rande des ventralen Mesenteriums communiciren die primitiven Peritonäalhöhlen mit einander, wie erwähnt, durch Vermittelung der caudalen Verlängerung der unpaaren Pericardialhöhle. Dass das caudale Vordringen dieser Höhle eben an der betreffenden Stelle aufhört, hängt wahrscheinlich grösstentheils davon ab, dass an dieser Stelle venöse Gefässverbindungen zwischen Bauch- und Darmwand existiren, welche den Darm hier besonders stark fixiren. Aus ähnlichen Gründen wird es wahrscheinlich auch verhindert, dass die grössere Partie des ventralen Mesenteriums vernichtet wird.

Dass überhaupt Gefässe in der embryonalen Entwickelung eine wichtige, formbildende Bedeutung haben können, wird noch deutlicher durch das Verhalten der Arteria coeliaca bei *Ceratodus*-Embryonen gezeigt. Dieses Gefäss ist zuerst in Stadium 43—44 deutlich zu erkennen. In diesem Stadium hat der Hauptstamm der Arterie einen fast transversalen Verlauf von der Aorta durch den rechten Vornierenglomerulus zur rechten Bauch- und Darmwand (Textfig. 12 *A. coe.*, p. 606). Die Arterie verläuft also von der Medianebene aus schief nach rechts und ventralwärts zu der Stelle, wo die rechte Bauchwand und die rechte Darmwand noch direct mit einander verbunden sind. Vielleicht übt sie schon jetzt auf die betreffende Darmpartie einen Zug aus, der die Entstehung eines Mesenterialrecesses an der rechten Seite des Mesenteriums erleichtert. Die Form der betreffenden Darmpartie deutet wenigstens darauf hin (vergl. Textfig. 12); dasselbe thut auch das gleichzeitige Entstehen der Arteria coeliaca und des

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mesenterialrecesses. Bei der Ausbildung der definitiven Leberform spielt aber, wie wir unten sehen werden, diese Arterie noch unzweideutiger eine formbestimmende Rolle.

Schon oben (p. 618) wurde hervorgehoben, dass die Leber bald nach ihrer Entstehung (in Stadium 40) eine breite, ventralwärts im Sagittalschnitt dicke, dorsalwärts aber allmählich dünner werdende Platte bildete (Textfig. 29). Diese Leberplatte hat zu den primitiven Peritonäalhöhlen keine directe Beziehung.

In Stadium 44 oder etwas früher sendet die Leberscheibe aber an der rechten Seite des Darmes einen kurzen Zapfen von Lebersubstanz caudalwärts in die Region der rechten primitiven Peritonäalhöhle herab. Durch diese Höhle wird der erwähnte Leberzapfen von der rechten Körperwand theilweise isolirt (Textfig. 10 u. 11, p. 606). Zu derselben Zeit entsteht von der rechten Peritonäalhöhle aus der erwähnte Mesenterialrecess, welcher sowohl denselben Leberzapfen wie eine Mesenterialfalte, die Plica meso-

Fig. 36.

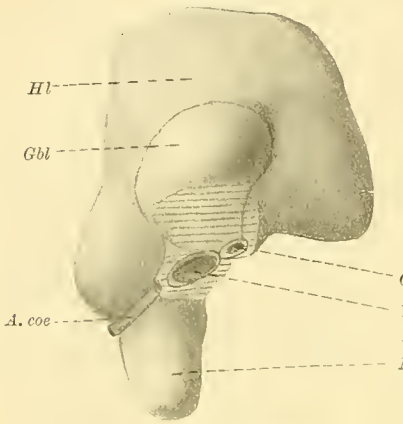


Fig. 37.

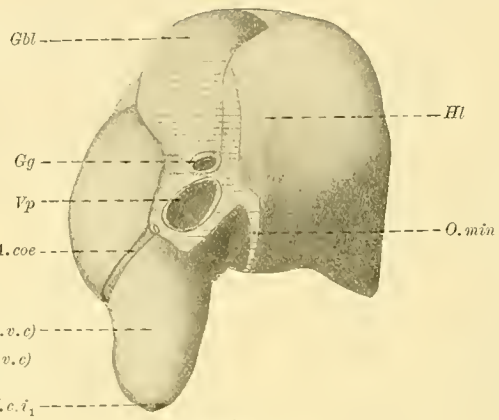


Fig. 38.

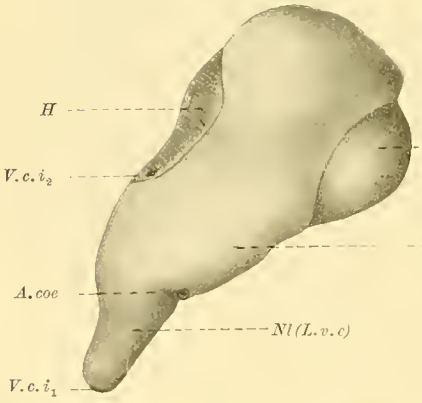


Fig. 39.

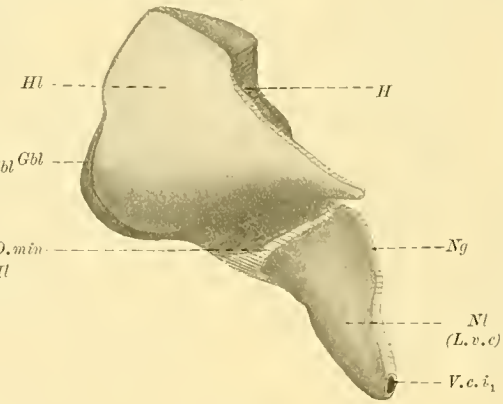


Fig. 36—39. Reconstructionsmodell der Leber eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 46. Fig. 36 von der ventralen, Fig. 37 von der caudalen, Fig. 38 von der rechten und Fig. 39 von der linken Seite gesehen. 50 : 1.

A. coe Arteria coeliaca, *Gbl* Gallenblase, *Gg* Gallengang, *H* die mit der Herzanlage verwachsene craniale Leberfläche, *Hl* Hauptlappen (Lobus anterior), *Nl (L.v.c)* Nebenlappen (Lobus venae cavae), *Ng* Schnittfläche des Nebengekröses, *O. min* Schnittfläche des Omentum minus, $V.c.i_1$ Eintrittsstelle und $V.c.i_2$ Austrittsstelle der Vena cava inferior, *V.p* Vena portae.

gastrica (Textfig. 11 u. 12 *P. msg*) vom Darme theilweise isolirt. Ich (1904) habe diesen Recess darum Recessus hepato-mesenterico-entericus genannt. Dieser bildet cranialwärts eine auf dem Querschnitte allseitig geschlossene Tasche (Textfig. 10); caudalwärts öffnet er sich dagegen nach rechts (Textfig. 11 u. 12) in die Hauptpartie der rechten Peritonäalhöhle, von welcher aus der Recess durch Einstülpung entstanden ist. Diese Oeffnung des Recesses wird ventralwärts von dem erwähnten Leberzapfen, dorsalwärts von der Plica mesogastrica begrenzt. Die craniale Begrenzung der Recessöffnung wird durch die Verbindung der Plica mesogastrica mit der Leber gebildet. Die caudale Grenze der Oeffnung ist anfangs nicht scharf markirt. Man kann sie dort setzen, wo die caudalwärts allmählich niedriger werdende Plica mesogastrica vollständig aufhört.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In diese Plica mesogastrica wächst in späteren Stadien (von Stadium 46 ab) die Leber hinein. So entsteht ein anfangs mässig langer Leberlappen, der Lobus venae cavae hepatis (Textfig. 36—39 *L. v. c.*), welcher die dorsale Begrenzung des Hiatus übernimmt (Textfig. 24 *Lb*, p. 614).

Bald nachdem die Pankreasanlage einigermaassen gross geworden ist, entsteht (in Stadium 46) von der caudalen Partie des Recessus hepato-mesenterico-entericus aus ein kurzer caudaler Blindsack, Recessus pancreatico-entericus (Textfig. 25 *R. pc-e*), welcher die Pankreasanlage zum Theil vom Digestionskanal trennt. Die Eingangsöffnung des Hauptrecesses bekommt hierbei auch caudalwärts eine distincte Grenze.

Durch die Vergrösserung der Leber wird bald die craniale Begrenzung der Recesseingangsöffnung caudalwärts verschoben. Nach dieser Verschiebung wird die ventrale Begrenzung der Oeffnung nicht mehr von der Leber, sondern vom Darme und dem in dieser Darmwandpartie sich entwickelnde Pankreasanlage gebildet (Textfig. 24 zwischen *Vp* und *Gg*). In dieser Pankreaspartie, welche bald durch eine ventrale Prolongation des Recessus hepato-mesenterico-entericus vom Darme theilweise frei gemacht wird (Textfig. 24 *R. p-h-e*), verlaufen die Vena portae und der Gallengang zu bezw. von der Leber.

In Stadium 46, wenn die erste Lungenanlage als eine kleine, ventralwärts gerichtete Knospe am Vorderdarm zu erkennen ist (Fig. 55, Taf. XLIII), findet man die craniale Spitze des Recessus hepato-mesenterico-entericus fast unmittelbar caudalwärts von der Lunge. In den nächstfolgenden Stadien wird nun diese craniale Recessspitze von der Einmündungsstelle der Lunge am Vorderdarm beträchtlich caudalwärts verschoben (Fig. 58, Taf. XLIII). Nehmen wir an, dass die Einmündungsstelle der Lungenanlage nicht (durch eine in caudo-cranialer Richtung verlaufende Abschnürung der Lunge vom Darme) cranialwärts verschoben wird, sondern dass die Lunge sich nur durch Wachsthum selbständig verlängert, so kann — da eine wirkliche Caudalwärtsverschiebung des Recessendes wohl nicht glaubhaft ist — diese Thatsache nur so erklärt werden, dass in der Zwischenzeit die zwischen der Lungeneinmündung und dem Recessende gelegene Darmpartie ganz besonders stark in die Länge gewachsen ist.

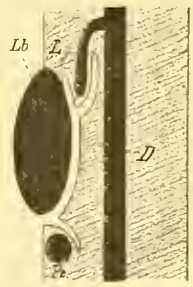


Fig. 40. Schematischer Frontalschnitt durch das Mesenterium eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 48. (Nach Broman, „Die Entwickelungsgeschichte der Bursa omentalis" etc., Wiesbaden 1904).
D Digestionskanal, *Lb* Leber, *Lg* Lunge, *Pc* Pankreas.

Wenn die Lunge eine Länge von 0,1 mm erreicht hat, bildet sich vom Recessus hepato-mesenterico-entericus aus ein Recessus pneumato-entericus, welcher die caudale Lungenpartie vom Digestionskanal trennt (Fig. 60, Taf. XLIII; Textfig. 22, p. 614). Bemerkenswerth ist, dass dieser Recessus pneumato-entericus nicht, so wie es bei anderen Wirbelthieren[1]) im Allgemeinen der Fall ist, von der cranialen Spitze des Recessus hepato-mesenterico-entericus, sondern etwas caudalwärts von dieser Spitze ausgeht (Textfig. 40). Die vereinigten Recesse sind — mit anderen Worten — beim *Ceratodus*-Embryo cranialwärts gabelig getheilt. Den ventralen Recesszweig (Recessus pneumato-hepaticus, Textfig. 22 *R. p-h*) fasse ich als die eigentliche craniale Spitze des Recessus hepato-mesenterico-entericus auf; den dorsalen Recesszweig (Recessus pneumato-entericus, Textfig. 21 u. 22 *R. p-e*) betrachte ich als einen mehr speciell für die Isolirung der Lunge entstandenen Recess. Ob der Recessus pneumato-entericus sich gleichzeitig mit oder später als der Recessus pneumato-hepaticus entwickelt hat, lässt sich nicht mit Sicherheit aus dem mir zugänglichen Material entscheiden. Im ersten Falle würde der Recessus pneumato-entericus ursprünglich von der cranialen Spitze des Recessus hepato-mesenterico-entericus entstanden sein, wenn auch diese Entstehungs-

1) Vergl. hierüber meine öfters citirte Bursa-omentalis-Arbeit (Broman, 1904) Figg. 645—650, p. 564.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

weise dadurch unmerklich wird, dass ein Recessus pneumato-hepaticus gleichzeitig und von derselben Stelle aus cranialwärts vordringt. Dass die Lunge, wenn sie bei ihrer Verlängerung caudalwärts in die Region des einfachen Recessus hepato-mesenterico-entericus herabkommt, das craniale Ende desselben durch secundäre Verwachsung in den zwei mehrerwähnten Recessen theilen sollte, finde ich weniger wahrscheinlich.

Die anfangs sehr kurze craniale Blindtasche des Recessus hepato-mesenterico-entericus verlängert sich in den folgenden Stadien (Stadien 46—48) beträchtlich, und zwar in dreierlei Weise: 1) wahrscheinlich durch actives Vordringen der Höhle zwischen früher adhärenten Organpartien; 2) durch besonders starkes Längenwachsthum der angrenzenden Organe und 3) durch die oben erwähnte Caudalwärtsverschiebung der cranialen Hiatusbegrenzung. Der Hiatus communis der Mesenterialrecesse wird hierbei absolut kleiner.

In späteren Entwickelungsstadien verschmelzen wahrscheinlich die beiden cranialen Recesszweige mit einander, denn beim erwachsenen *Ceratodus* findet man an der betreffenden Stelle nur eine einfache Tasche, deren craniale Spitze unmittelbar caudalwärts von der Einmundungsstelle der Lunge in den Digestionskanal liegt (Textfig. 45, p. 626). Während derselben Entwickelungsperiode verschwindet der Recessus pancreatico-entericus, und der Lobus venae cavae hepatis verlängert sich colossal (vergl. Textfig. 44 u. 46). — Der Hiatus communis der vereinigten Mesenterialrecesse streckt sich in Stadium 48 vom caudalen, freien Rande des Omentum minus (oder der Porta hepatis) zum caudalen Ende des Lobus venae cavae. Bei der oben erwähnten colossalen Verlängerung dieses Leberlappens wird natürlich auch die von demselben begrenzte Recessöffnung entsprechend verlängert. Der Hiatus wird hierbei so gross (etwa 90 mm lang), dass er kaum mehr als solcher zu erkennen ist, und die in derselben Höhe gelegene Recesspartie sieht nicht wie eine Recessbildung, sondern mehr wie eine Partie der grossen Bauchhöhle aus.

Die craniale, auf dem Querschnitt allseitig geschlossene Recesspartie ist bei erwachsenen Exemplaren von *Ceratodus* bloss 15 mm lang. Nur diese Partie bildet eine eigentliche Tasche, welche medialwärts von dem kurzen Omentum minus (Textfig. 45 u. 46 *O. min*), lateralwärts von dem den Lobus venae cavae an die Lunge fixirenden Nebengekröse (Textfig. 46 *Ng*), dorsalwärts vom Digestionskanal und der medio-cranialen Lungenpartie und ventralwärts von der Leber begrenzt wird.

Die oben beschriebene, beim erwachsenen *Ceratodus* persistirende Recessbildung ist der menschlichen Bursa omentalis theilweise gleichzustellen. Der Einfachheit halber können wir sie auch bei *Ceratodus* so benennen. Zu bemerken ist aber, dass bei *Ceratodus* 1) keine craniale Recesspartie abgeschnürt wird und dass 2) hier keine der menschlichen Bursa omenti majoris analoge Tasche persistirt.

Die Lunge, welche in Stadium 48 nur in der Höhe der cranialen Leberhälfte zu sehen ist (vergl. Textfig. 42 u. Fig. 59, Taf. XLIII), verlängert sich in späteren Entwickelungsstadien ungeheuer, so dass beim erwachsenen *Ceratodus* das caudale Lungenende fast das caudale Ende der Bauchhöhle erreicht. Die Lunge wächst hierbei zuerst in das den Lobus venae cavae dorsalwärts fixirende Nebengekröse hinein; und wenn sie die caudale Grenze dieses Gekröses erreicht hat, wächst sie noch ein langes Stück caudalwärts, und zwar wahrscheinlich in dem Inneren des dorsalen Mesenteriums. In dieser Hypothese finde ich eine befriedigende Erklärung für die sonst merkwürdige Thatsache, dass beim erwachsenen *Ceratodus* das in Stadium 48 dünn ausgezogene dorsale Mesenterium (Textfig. 26, p. 615) durch eine breite dorsale Anheftung (Textfig. 53) des Darmes an die in der dorsalen Bauchwand liegenden Lunge ersetzt worden ist. Wahrscheinlich wurde das dorsale Mesenterium zuerst vollständig als Lungenserosa verwendet und bei der starken transversalen Vergrösserung der Lunge zu der dieses Organ zuletzt einschliessenden dorsalen Bauchwand dislocirt.

Denkbar wäre aber auch, dass die Lunge, nachdem sie die caudale Grenze des Nebengekröses erreicht hat, in die dorsale Bauchwand direct hineinwächst und von hier aus bei ihrer transversalen Vergrösserung das dorsale Mesenterium in oben erwähnter Weise umwandelt. Dass es der Darm selbst sein

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

könnte, welcher bei seiner Dickenzunahme zu der Verstreichung des membranartigen Mesenterium dorsale führen könnte, ist auch nicht ganz in Abrede zu stellen, obwohl — meiner Meinung nach — weniger wahrscheinlich.

Betreffs der cranialen Lungenpartie kann ich dagegen mit Bestimmtheit behaupten, dass sie zuerst in das membranartige Nebengekröse hineinwächst und erst secundär bei ihrer starken Dickenzunahme in die dorsale Körperwand zu liegen kommt. Die dorsale Partie des Nebengekröses verstreicht hierbei vollständig als solches, und nur die ventrale Partie desselben persistirt als das, den Lobus venae cavae hepatis an die Lunge fixirende Leberligament.

Fig. 41.

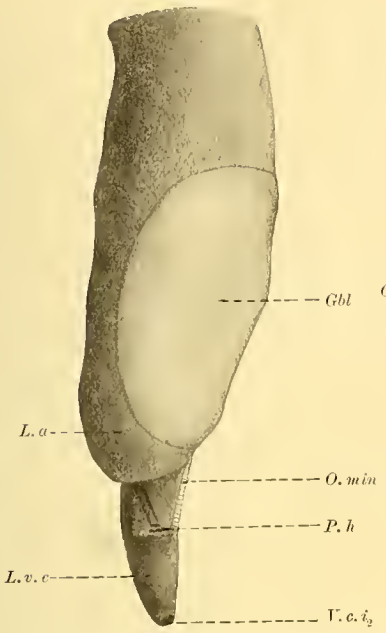


Fig. 42.

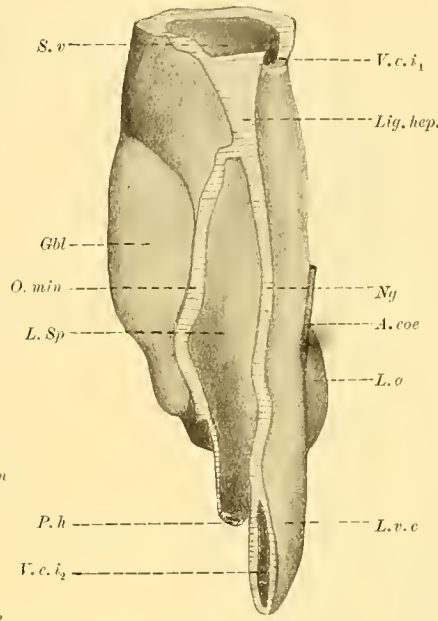


Fig. 43.

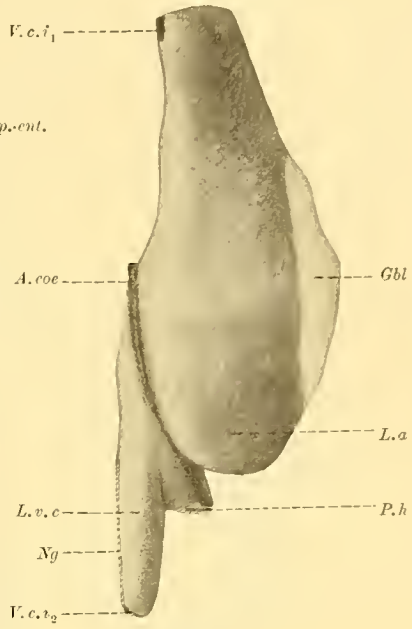


Fig. 44.

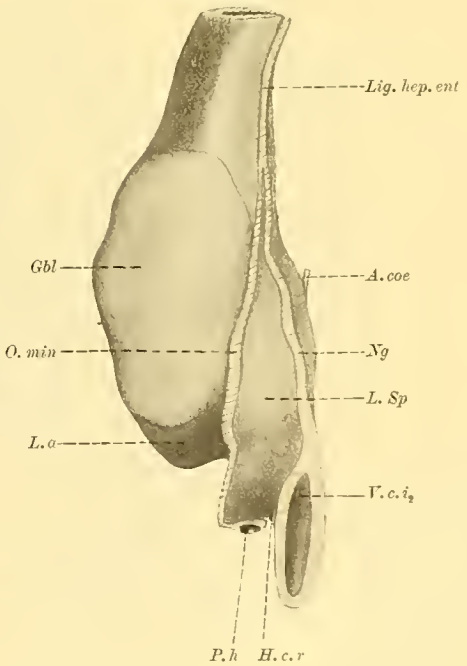


Fig. 41—44. Reconstructionsmodell der Leber eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 47½. Fig. 41 von der ventralen, Fig. 42 von der dorsalen, Fig. 43 von der rechten und Fig. 44 von der linken Seite gesehen. 50 : 1.

A. coe Arteria coeliaca, *Gbl* Gallenblase, *H. c. r* Hiatus communis recessuum (= Foramen Winslowi), *L. a* Lobus anterior (Hauptlappen), *L. Sp* Lobus Spigeli, *L. v. c* Lobus venae cavae (Nebenlappen), *Lig. hep-ent* Ligamentum hepato-entericum (= Mesenterium ventrale), *Ng* Nebengekröse, *O. min* Omentum minus, *P. h* Porta hepatis, *S. v* Sinus venosus, *V. c. i₁* Austrittsstelle und *V. c. i₂* Eintrittsstelle der Vena cava inferior.

Die bei der ersten Mesenterialrecessbildung isolirte Mesenterialfalte, welche ich bis auf Weiteres mit dem indifferenten Namen Plica mesogastrica bezeichnet habe (Textfig. 18 *Pl. m*, p. 608), bildet ventralwärts die mesodermale Anlage des Lobus venae cavae hepatis und dorsalwärts die mesodermale Anlage der Lunge. Etwa gleichzeitig mit der Bildung des erwähnten Leberlappens entsteht auch die Vena cava inferior, deren caudales Ende sich (etwa im Stadium 46) mit der rechten Vena cardinalis in Verbindung setzt. Cranialwärts ist die Vena cava durch die rechte, dorsale Ecke der Leber (Textfig. 21, p. 614) bis zum Sinus venosus des Herzens zu verfolgen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mit Rücksicht darauf, dass die Plica mesogastrica später auch die Vena cava enthält, dagegen aber ausserdem keine Plica arteriae coeliacae aus sich hervorgehen lässt, würde man diese Falte auch mit dem Namen Plica venae cavae bezeichnen können. Von dem Hauptmesenterium bei der Recessbildung isolirt, trägt dieselbe Falte auch mit Berechtigung den Namen Nebengekröse.

Wie oben (p. 618) erwähnt, wird die ventrale ursprünglich mit der ventralen Körperwand intim verbundene Leberfläche nicht durch ein ventrales Vordringen der beiden primitiven Peritonäalhöhlen frei gemacht, sondern durch eine caudalwärts fortschreitende Erweiterung der hier schon unpaaren Pericardialhöhle. Daraus erklärt sich, dass ein Ligamentum falciforme hepatis bei *Ceratodus* nie gebildet wird. In dieser Höhe persistirt nur dorsalwärts von der Leber ein ventrales Mesenterium in Form eines Ligamentum hepato-entericum. Dieses Ligament ist cranialwärts einfach (Textfig. 42 *Lig. hep. ent*); caudalwärts geht es aber bald in zwei Ligamente über, welche die von der rechten primitiven Peritonäalhöhle ausgehende Recessbildung umfassen. Das laterale (rechte) von diesen dorsalen Leberligamenten ist das Nebengekröse (Textfig. 42 *Ng*); das mediale ist das Omentum minus (Textfig. 42 *O. min*). Die nächste Entstehungsursache dieser beiden Ligamente sehe ich in der erwähnten Recessbildung. Die Veranlassung hierzu ist phylogenetisch wahrscheinlich darin zu suchen, dass bei den Lungenfischen eine Vena cava inferior auftritt, deren

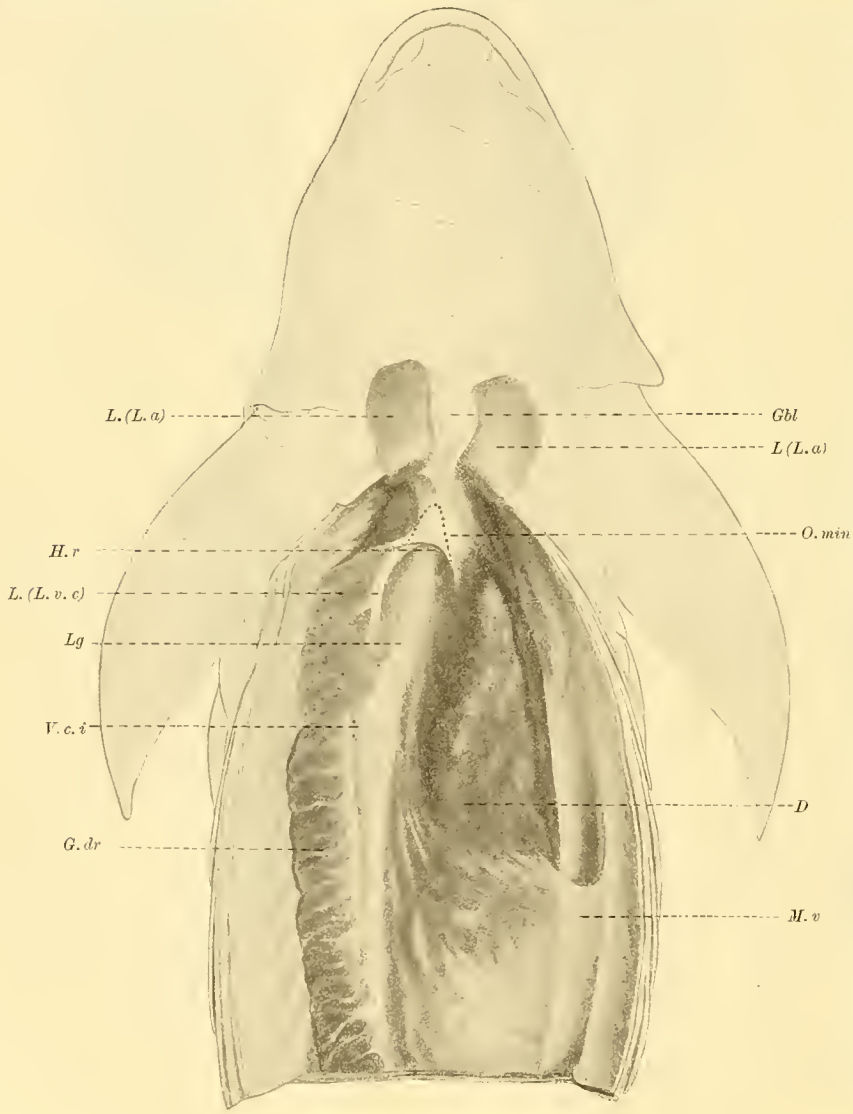


Fig. 45. Craniale Hälfte der Bauchhöhle eines erwachsenen *Ceratodus*. 5 : 12. Die ventrale Bauchwand ist durch einen Schnitt geöffnet worden, welcher cranialwärts in der Medianebene beginnt, caudalwärts aber einige Centimeter nach rechts abweicht. Die Schnittflächen sind stark von einander gezogen, wobei das ventrale Mesenterium (*M. v.*), welches etwa in der Medianebene liegt, nach links hin dislocirt wurde. Der Hauptlappen (Lobus anterior) der Leber [*L.* (*L. a*)] ist ventralwärts gezogen und cranialwärts umgebogen, so dass die dorsale Fläche dieses Leberlappens sichtbar geworden ist. Die Lage der cranialen auf einem Querschnitt allseitig geschlossenen Partie der Bursa omentalis ist durch + + + markirt.

D Darm, *Gbl* Gallenblase, *Gdr* rechte Geschlechtsdrüse, *Lg* durch das Nebengekröse durchschimmernde Lungenpartie, *L.* (*L. v. c*) Nebenlappen (Lobus venae cavae) der Leber mit einem durchschimmernden Vena-portae-Zweig, *O. min* Omentum minus, *V. c. i* Vena cava inferior, *H. r* craniale Grenze des Hiatus communis recessuum (Foramen Winslowi). Die caudale Grenze dieser Oeffnung ist in der Höhe des Verweisstriches *V. c. i* zu setzen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Eingangsstelle einen dritten, stärker fixirten Punkt der Leber bildet. (Näheres hierüber siehe meine Arbeit: „Die Entwickelungsgeschichte der Bursa omentalis und ähnlicher Recessbildungen bei den Wirbelthieren", Wiesbaden 1904, p. 559—569.)

Von diesen dorsalen Leberligamenten ist das Omentum minus anfangs relativ lang (Textfig. 42 *O. min*); später wird es bei der starken Verlängerung des Lobus venae cavae und des Nebengekröses relativ sehr kurz (Textfig. 46 *O. min*).

Die caudale Leberfläche war ursprünglich mit dem Vorderdarm überall intim verbunden (Textfig. 29, p. 618). Schon in Stadium 46 (Textfig. 37, p. 622) sind indessen die lateralen Partien dieser Fläche vom Darme frei gemacht; und zuletzt bleibt von dieser grossen Adhärenzfläche nur die der Porta hepatis (das caudale Ende des Omentum minus) bestehen.

Cranialwärts geht in Stadium 47 das Ligamentum hepato-entericum in die breite, transversale Verwachsung der Leber mit der ventralen Vorderdarmwand über (Textfig. 42). Diese Verwachsung setzt sich bald ventralwärts um die ganze Peripherie des cranialen Leberendes fort (vergl. p. 619). Von dem so entstandenen Septum pericardiaco-peritonaeale wird die Leber bald theilweise isolirt (vergl. Textfig. 33 u. 35, p. 620); theilweise persistirt indessen diese Verbindung, das von mir so benannte Ligamentum coronarium hepatis bildend.

Von den ursprünglichen Verbindungen der lateralen Leberflächen mit den Körperwänden persistirt nur an der rechten Seite eine kleine Brücke, durch welche die Arteria coeliaca von der rechten Körperwand zur Leber und zum Darme herüberkommt. Ursprünglich lag diese Arterie caudal wärts von der Leber. Wenn diese sich aber vergrössert, und die caudale Lebergrenze hierbei caudalwärts verschoben wird, kommt die Leber bald in die Höhe der Arteria coeliaca herab. Diese Arterie schneidet nun bei der fortgesetzten Caudalwärtsverschiebung der caudalen Lebergrenze allmählich immer tiefer in die Lebersubstanz ein (vergl.

Fig. 46.

Fig. 47.

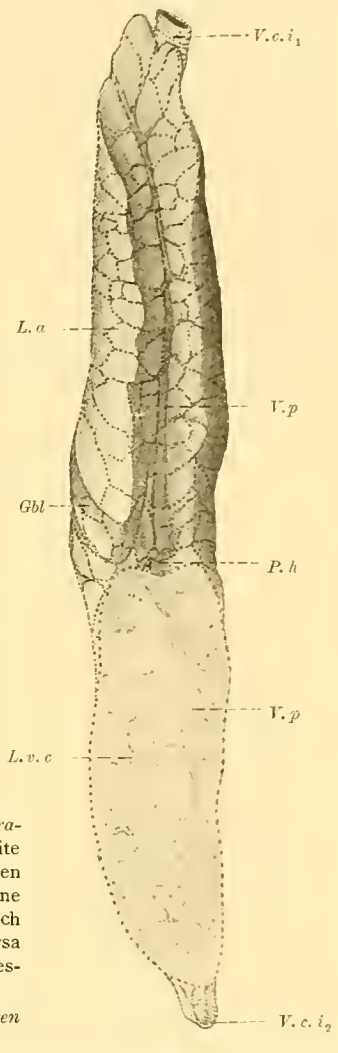


Fig. 46. Leber von einem erwachsenen *Ceratodus forsteri*. Von der linken (und caudalen) Seite gesehen. Der die Gallenblase tragende Hauptlappen ist ventral- und cranialwärts gezogen, so dass seine dorsale Fläche sichtbar geworden ist. 1 : 1. Nach BROMAN, „Die Entwickelungsgeschichte der Bursa omentalis" etc. (Verlag von J. F. Bergmann), Wiesbaden 1904.

Fig. 47. Leber von einer erwachsenen *Lepidosiren paradoxa*. Von der linken Seite gesehen. 1 : 1.

Die Schnittflächen sind schwarz punktirt. *a* craniale Begrenzung der Bursa omentalis (*B. om*), *Gbl* Gallenblase, *L. a* Lobus anterior (Hauptlappen), *L. v. c* Lobus venae cavae (Nebenlappen), *Ng* Nebengekröse, *P. h* Porta hepatis, *V. c.* i_2 Eintrittsstelle und *V. c.* i_1 Austrittsstelle der Vena cava inferior.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Textfig. 36, p. 622 u. 43, p. 625) und trennt so eine ventro-craniale Partie der Leber von einer dorso-caudalen Partie theilweise ab. Anfangs ist die von der Arteria coeliaca erzeugte Leberfurche auf die caudale Leberfläche beschränkt (Textfig. 36 u. 37). Allmählich wird aber die laterale, frei verlaufende Partie der Arterie stark descendent und schneidet dann auch in die rechte Leberfläche ein (Textfig. 43, p. 625; vgl. auch Textfig. 21—23, p. 614). Durch diese Furche, welche Sulcus arteriae coeliacae heissen mag, wird also die *Ceratodus*-Leber in zwei scharf getrennte Lappen getheilt, einen ventro-cranialen Hauptlappen und einen dorso-caudalen, rechtsseitigen Nebenlappen (Textfig. 43 u. 46). Der Hauptlappen oder Lobus anterior (von Günther u. A. weniger gut „Lobus superior" genannt) ist Träger der colossalen Gallenblase, welche anfangs median (Textfig. 36, p. 622), später asymmetrisch an der linken Seite (Textfig. 41, p. 625) und zuletzt wieder median (Textfig. 45 u. 46) liegt. Der Nebenlappen, Lobus lateralis oder besser Lobus venae cavae, ist noch in dem letzten von mir untersuchten Embryonalstadium verhältnissmässig klein (Textfig. 43 *L. v. c*). Erst in späteren Entwickelungsstadien vergrössert sich dieser Lappen so beträchtlich, dass er zuletzt den Hauptlappen an Masse übertrifft (vergl. Textfig. 44 u. 46).

Bemerkungswerth ist, dass der Sulcus arteriae coeliacae sich ventralwärts von der Porta hepatis in eine Furche an der caudalen Leberfläche fortsetzt. Daraus erklärt sich, dass die Porta hepatis und die caudale Partie des Omentum minus allmählich dazu kommen, dem Nebenlappen anzugehören (vergl. Textfig. 37, 43 u. 46).

Bei dem ältesten von mir untersuchten *Ceratodus*-Embryo (Stadium 48) findet man die paarigen caudalen Spitzen der Peritonäalhöhle an den Seiten der Kloakenöffnung (Textfig. 28, p. 615). Pori abdominales sind aber noch nicht gebildet.

Ueber die mesenterialen Verhältnisse bei den Fischen im Allgemeinen und speciell bei den Lungenfischen.

Das comparative Studium der Fischmesenterien wird dadurch erschwert, dass bei dieser Thierklasse verschiedene, besonders weitgehende secundäre Veränderungen der Mesenterien in der Ontogenie auftreten. Nur die comparative Embryologie kann also auf diesem Gebiet volle Klarheit geben.

Die Entstehung der Mesenterien ist so eng an die Bildung des Cöloms geknüpft, dass eine rationelle Beschreibung der Mesenterialentwickelung mit Nothwendigkeit auch die Cölombildung gleichzeitig behandeln muss.

Da nun das intraembryonale Cölom bei den Wirbelthieren — so viel wir bis jetzt wissen — ursprünglich paarig ist, so versteht sich von selbst, dass der Darm (und das Herz) sowohl dorsal- wie ventralwärts eine primäre Verbindung mit den betreffenden Körperwänden haben muss. Wenn wir also unter dem Namen „Mesenterium" nur eine Verbindung des Darmes mit der Körperwand (gleichgültig, ob diese Verbindung membranös ist oder nicht) verstehen wollen, können wir also Balfour's (1881) Hypothese acceptiren, dass alle Wirbelthiere in der Ontogenie ursprünglich sowohl ein dorsales als ein ventrales vollständiges Mesenterium besitzen.

Dieses ursprüngliche Verhältniss wird indessen im Allgemeinen sehr früh mehr oder weniger stark verändert:

1) durch Defectbildungen in den Mesenterien;
2) durch Recessbildungen, welche die Gekröse in Haupt- und Nebengekröse spalten;
3) durch secundäre Verwachsungen der schon freien Organpartien unter sich oder mit den Körperwänden, und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

4) dadurch, dass membranöse Mesenterien in seröse Bekleidungen einwachsender Organe oder in die Serosa der Cölomwände umgewandelt werden.

Bei den meisten Wirbelthieren persistirt bekanntlich das dorsale Mesenterium; dagegen verschwindet das ventrale Mesenterium mehr oder weniger vollständig schon in sehr frühzeitigen Embryonalstadien.

Bei den Petromyzonten, bei den meisten Fischen und Amphibien wird indessen während der Embryonalzeit auch das dorsale Mesenterium mehr oder weniger defect. Unter allen Knorpelfischen soll nach Howes (1890) nur *Hypnos* ein annähernd vollständiges dorsales Mesenterium besitzen. Auch bei diesem Thier giebt es indessen im dorsalen Mesenterium zwei Löcher, welche Howes als secundäre Perforationsöffnungen deutet. [Betreffs des cranialen von diesen beiden Löchern bin ich indessen anderer Meinung. Ich glaube, dass das craniale Loch eher als ein persistirender Hiatus recessus mesenterico-enterici zu deuten ist. Wie ich neulich gezeigt habe (Broman, 1904, p. 550), entsteht nämlich bei Embryonen von nahe verwandten Thieren (*Torpedo*) an der betreffenden Stelle ein Mesenterialrecess, dessen Eingangsöffnung bei erwachsenen Selachiern persistiren kann. Vergl. die Abbildung von Howes mit Fig. 634 meiner oben citirten Arbeit! Die von Howes mit dem Namen „Arteria mesenterica anterior" bezeichnete Arterie ist wohl meiner Arteria coeliaca gleichzustellen.] — Jedenfalls ist aber bisher kein einziger Knorpelfisch bekannt, dessen Mesenterium dorsale ganz vollständig persistirt. — Von dem Mesenterium ventrale persistirt bei den Knorpelfischen nur das Ligamentum hepato-entericum („Omentum minus"); aber auch dieses Ligament ist bei vielen Selachiern defect.

Bei den Knochenfischen findet man nur selten ein vollständiges dorsales Mesenterium. Nach Meckel (1829) soll ein vollständiges Mesenterium dorsale bei *Tetrodon mola* und *Lophius piscatorius* zu finden sein. Bei *Platessa vulgaris* C. giebt es ein vollständiges Mesenterium dorsale. Auch bei *Muraena anguilla* sind im dorsalen Mesenterium keine Defectbildungen zu finden. Es ist wohl anzunehmen, dass es noch mehr Fische[1]) giebt, bei welchen das dorsale Mesenterium vollständig persistirt, und es wäre der Mühe werth, festzustellen, bei welchen dies der Fall ist. Für comparativ-anatomische Untersuchungen betreffs der mesenterialen Verhältnisse würden nämlich Fische mit persistirenden Mesenterien sehr werthvoll sein.

Von einem Mesenterium ventrale findet man bei den meisten Knochenfischen nur cranialwärts zwischen Leber und Digestionskanal einen Rest, das Ligamentum hepato-entericum („Omentum minus"), welches indessen oft defect ist. — Die caudale Darmpartie ist nach Rathke (1824) bei einigen wenigen Knochenfischen (bei den Salmonen mit Ausnahme von *S. Eperlanus* und *S. spirinchus*, bei *Perca fluviatilis* und bei *Clupea*) durch ein ventrales Mesenterium an die Bauchwand fixirt. Nach Owen (1846) sollte ausserdem *Muraena* ein ventrales Mesenterium besitzen. Diese Angabe ist indessen betreffs *Muraena anguilla* unrichtig. Dagegen kann ich die Beobachtung von Rathke betreffs der Existenz eines ventralen Mesenteriums bei *Salmo salar*, *Perca fluviatilis* und *Clupea harengus* (vergl. Textfig. 51 *Mv*) vollkommen bestätigen. Ebenfalls kann ich die Beobachtung von Balfour und Parker (1882), dass bei *Lepidosteus osseus* ein ähnliches (caudales) Mesenterium ventrale existirt, bestätigen. Nach Böhi (1904) persistirt indessen, wie erwähnt, bei *Salmo* nicht das ursprüngliche ventrale Mesenterium in diesem Bereich, sondern das definitive ventrale Mesenterium entsteht hier durch secundäre Verwachsung. Ob dasselbe mit dem definitiven ventralen Mesenterium der anderen erwähnten Fische der Fall ist oder nicht, muss durch weitere embryologische Untersuchungen klargestellt werden.

Schon bei den Selachiern tritt ein Mesenterialrecess auf, welcher — wie ich in der öfters citirten Arbeit (Broman, 1904) gezeigt habe — einem Theil der menschlichen Bursa omenti majoris gleichzustellen

1) Owen (1846) giebt an, dass man ein vollständiges Mesenterium bei *Lepidosiren*, Plagiostomi und vielen anderen Fischen finden sollte; eine Angabe, die indessen, wenigstens theilweise, unrichtig ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ist. Eine ähnliche, caudalwärts gerichtete Mesenterialtasche findet man bei Embryonen von Knochenfischen (Forelle) wieder[1]). Ob es erwachsene Teleostier giebt, bei welchen dieser Mesenterialrecess persistirt, ist mir noch nicht bekannt[2]).

Secundäre Verwachsungen zwischen Bauchorganen und Bauchwänden scheinen bei den Teleostiern und den Ganoiden recht oft vorzukommen. Als solche secundäre Verwachsungen entstehen offenbar die

Fig. 48.

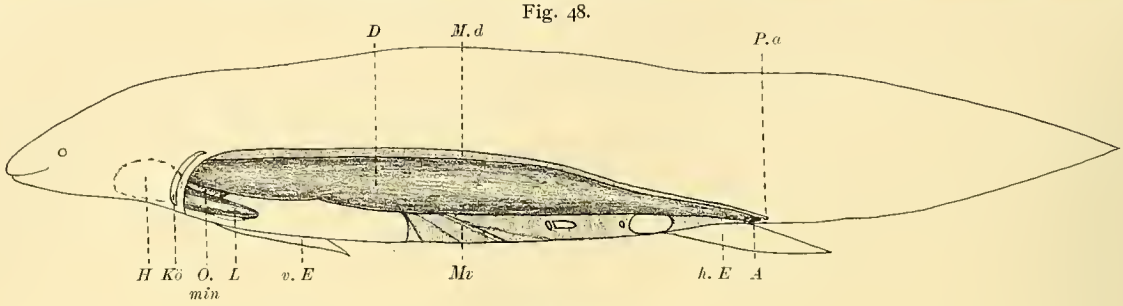


Fig. 49.

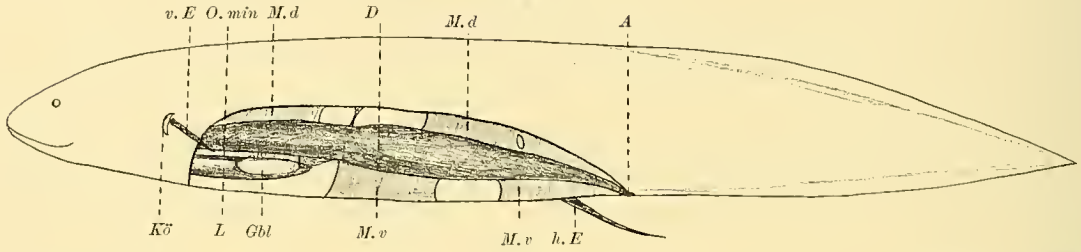


Fig. 50.

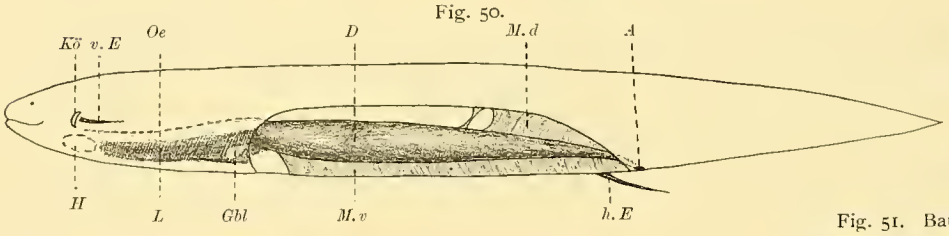


Fig. 51.

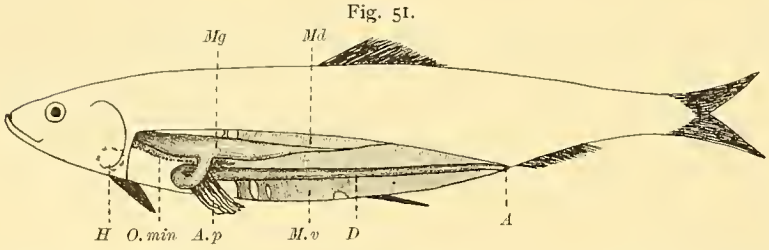


Fig. 48. Bauchhöhle eines erwachsenen *Ceratodus forsteri*. 5 : 21.

Fig. 49. Bauchhöhle eines erwachsenen *Protopterus annectens*. 5 : 12.

Fig. 50. Bauchhöhle eines erwachsenen *Lepidosiren paradoxa*. 5 : 18.

Fig. 51. Bauchhöhle eines erwachsenen *Clupea harengus*. Die Leber ist weggeschnitten. 5 : 12.

Die linke Bauchwand ist überall weggeschnitten. *A* After, *A.p* Appendices pyloricae, *D* Darm, *Gbl* Gallenblase, *h.E* hintere, *v.E* vordere Extremität, *H* Lage des Herzens, *Kö* Kiemenöffnung, *L* Leber (Hauptlappen), *Mg* Magen, *M.d* Mesenterium dorsale, *M.v* Mesenterium ventrale, *Oe* Oesophagus, *O.min* Omentum minus, *P.a* Porus abdominalis sinister.

meisten fadenförmigen Verbindungen zwischen der Leber, dem Darmkanal und den Bauchwänden bei den erwachsenen Karpfen. Schon Rathke (1824) hat die Entstehung dieser Fäden richtig aufgefasst. Dagegen hat sich Rathke (1824) geirrt, wenn er glaubte, dass die Entstehungsursache dieser Fäden in einem ursprünglichen vollständigen Mangel der Mesenterien zu suchen wäre (vergl. p. 587).

1) Zufälligerweise habe ich neulich in einer Arbeit von Laguesse (1890) über die Milzentwickelung eine kurze Beschreibung über die Mesenterialtasche bei Embryonen von *Acanthias* und *Trutta fario* gefunden. Laguesse fasst diese Bildung richtig als eine Peritonäalinvagination auf. Dagegen ist dieser Autor im Unrecht, wenn er die betreffende Tasche mit der ganzen Bursa omentalis der höheren Thiere homologisiren will.

2) Zwar sagt A. Günther (1880), dass „a broad, well-developed omentum" bei *Gobiesox cephalus* gefunden worden ist. Ob aber dieses „Omentum" eine Recessbildung enthält oder nicht, ist nicht aus dieser kurzen Angabe zu ersehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Unmittelbar nachdem der Dotter resorbirt worden ist, findet man nämlich auch bei Karpfenembryonen deutliche Mesenterien. Diese Beobachtung habe ich an einem etwa 6 mm langen Karpfenembryo gemacht. Bei diesem war ein kurzes dorsales Mesenterium überall deutlich zu sehen. Ventralwärts war der Darm theilweise vollständig frei, theilweise mit der ventralen Körperwand breit verbunden. Fadenförmige Verbindungen existirten noch nicht. Bei jüngeren Karpfenembryonen, deren Dotter grösstentheils noch nicht resorbirt war, war die Cölombildung (und hiermit auch die Mesenterien) nicht zu erkennen.

Es ist also anzunehmen, dass alle Fische, auch wenn ihnen im erwachsenen Zustande jede Spur eines Mesenteriums fehlt, ursprünglich ein solches gehabt haben.

Von den Lungenfischen hat *Ceratodus* constant ein vollständiges Mesenterium dorsale (Textfig. 48 u. 53 *M. d*). In seltenen Fällen findet man ein solches auch bei *Protopterus* (Ayers, 1885); bei diesem Thier ist indessen das dorsale Mesenterium im Allgemeinen mehr oder weniger defect (Textfig. 49 *M. d*). Bei *Lepidosiren* geht diese Zerstörung des dorsalen Mesenteriums noch weiter, indem nur caudalwärts eine kleine Partie desselben persistirt (Textfig. 50 *M. d*).

Dagegen persistirt bei *Lepidosiren* das ventrale Mesenterium am vollständigsten (vergl. Textfig. 48—50). Sowohl bei *Ceratodus* wie bei *Protopterus* findet man in diesem Mesenterium, wie es scheint constant, mehr oder weniger grosse Defectbildungen. — Im Querschnitte ist das ventrale Mesenterium bei *Protopterus* und *Lepidosiren* triangulär, d. h. es wird von zwei dicken Peritonäallamellen zusammengesetzt, welche ventralwärts zu einer gemeinsamen Insertionslinie an der Bauchwand convergiren, dorsalwärts aber divergiren und den Darm an verschiedenen Seiten treffen (Textfig. 54 *M. v*). Die zwischen den beiden Darminsertionslinien gelegene Darmpartie wird also ohne directe peritonäale Bekleidung. Der Zwischenraum zwischen den beiden Lamellen und der erwähnten Darmwandpartie wird von sehr lockerem, grossblasigem Bindegewebe ausgefüllt. Am cranialen, freien Rande des ventralen Mesenteriums und an den Grenzen der Defectbildung geht die linke Lamelle in die rechte direct über.

Fig. 52.

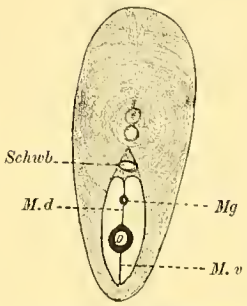


Fig. 53.

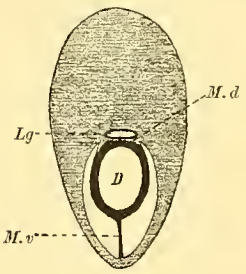


Fig. 54.

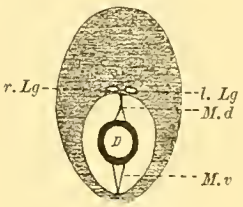


Fig. 52. Querschnitt von *Clupea harengus* (unmittelbar cranialwärts von der Rückenflosse). 5:6.
Fig. 53. Querschnitt von *Ceratodus forsteri*. Halbschematisch. Verkleinert.
Fig. 54. Querschnitt von *Lepidosiren paradoxa*. Halbschematisch. Verkleinert.
D Darm, *Mg* caudale Spitze des Magenblindsackes, *M. d* dorsales, *M. v* ventrales Mesenterium, *Lg* Lunge, *l. Lg* linke, *r. Lg* rechte Lunge, *Schwb* Schwimmblase.

Ganz anders verhält sich das ventrale Mesenterium bei *Ceratodus*. Hier liegen die beiden Peritonäallamellen mit einander in Contact und bilden — in derselben Weise, wie es im Allgemeinen die Mesenterien bei den Wirbelthieren thun — eine einheitliche Membran (Textfig. 53 *M. v*).

Das dorsale Mesenterium hat bei *Lepidosiren* im Querschnitt ein ähnliches, dreieckiges Aussehen wie das ventrale Mesenterium desselben Thieres (Textfig. 54). *Ceratodus* zeigt auch hier andere Verhältnisse: der Darm ist hier mit der in der dorsalen Bauchwand gelegenen Lunge breit verbunden (Textfig. 53). Dies ist um so mehr bemerkenswerth, da beim *Ceratodus*-Embryo ein membranöses Mesenterium dorsale existirt (Textfig. 26 u. 27, p. 615). Ueber die wahrscheinliche Ursache der Umwandlung dieses Mesenteriums vergl. das auf p. 624 Gesagte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wie schon erwähnt, entstehen bei *Ceratodus* an der rechten Seite des Mesenteriums verschiedene Recesse, welche Leber, Lunge und Pankreas vom Digestionskanal theilweise isoliren. Der Recessus pancreatico-entericus scheint durch die veränderten Relationen des Pankreas wieder unnöthig zu werden und verschwindet spurlos. Die cranial gerichteten Recesse verschmelzen dagegen und persistiren als eine Art „Bursa omentalis", welche der menschlichen Bursa omenti minoris + Bursa infracardiaca[1]) gleichzustellen ist. Diese Mesenterialbildung tritt in der ganzen Vertebratenserie zuerst bei *Ceratodus* auf und ist bei allen höheren Vertebraten wiederzufinden. Meiner Meinung nach ist dieses ein wichtiges Organisationsverhältniss, welches von der nahen Verwandtschaft der Dipnoer mit den Amphibien Zeugniss ablegt, und welches den schon von Semon (1901 : 2) zusammengestellten zahlreichen Verwandtschaftsbeweisen dieser Thiergruppen anzureihen ist.

Bei *Protopterus* ist wahrscheinlich eine ähnliche „Bursa omentalis" wie bei *Ceratodus* zu finden. Das von mir untersuchte Exemplar war indessen in dieser Gegend geschädigt, so dass ich mich hierüber nicht ganz bestimmt äussern kann. — Dagegen giebt es beim erwachsenen *Lepidosiren* keine Spur einer solchen Bursa. Die Leber ist nämlich fast überall nicht nur mit den Körperwänden, sondern auch mit dem Digestionskanal breit verbunden. Ob diese Verbindung aber primär oder secundär ist, können nur ontogenetische Untersuchungen entscheiden.

Ganz exceptionell in der ganzen Wirbelthierontogenie würde es aber sein, wenn diese Verbindungen der Leber primär wären. Solchenfalls würden wir in *Lepidosiren* ein merkwürdiges Ausnahmethier gefunden haben, bei welchem die Hauptpartie der Leber nie von Cölom umgeben werden sollte, und bei welchem die Pericardialhöhle nie mit den Anlagen der Bauchhöhle communiciren sollte. Wenn man aber die Regelmässigkeit bedenkt, mit welcher die Cölombildung bei allen Wirbelthieren in ihren Hauptzügen fortschreitet, ist eine solche Annahme sehr befremdend. Als wahrscheinlich erübrigt also — bis hierüber embryologische Untersuchungen vorliegen — nur anzunehmen, dass die Cölombildung bei *Lepidosiren* in hauptsächlich derselben Weise wie bei *Ceratodus* vor sich ging, und dass die definitiven, abweichenden Verhältnisse bei *Lepidosiren* durch secundäre Verwachsung der Leber entstanden sind. Es ist also meiner Meinung nach bis auf Weiteres anzunehmen, dass die grosse Verwachsungsfläche der *Lepidosiren*-Leber der bei *Ceratodus* stattfindenden Verwachsung des cranialen Leberendes gleichzustellen ist. In beiden Fällen wird durch die Verwachsung die definitive Pericardialhöhle von der Bauchhöhle getrennt. Bei *Ceratodus* (und wohl auch bei *Protopterus*) entsteht durch Vermittelung dieser Verwachsung eine membranartige Scheidewand, die Membrana pericardiaco-peritonealis; bei *Lepidosiren* wird die Trennung dieser Höhlen durch die Hauptpartie der Leber selbst bewirkt.

Wenn aber jemals die ventrale Fläche der *Lepidosiren*-Leber von der ventralen Bauchwand durch Cölom befreit war, so ist, glaube ich, auch anzunehmen, dass beim *Lepidosiren*-Embryo eine „Bursa omentalis" existirt, welche die Leber vom Darme isolirt und gleichzeitig mit dem Hauptcölom (in derselben Höhe) zu Grunde geht.

Bei dem von mir untersuchten *Lepidosiren*-Exemplar streckte sich die Leber bis zur caudalen Pericardialhöhlenwand. Ich hebe dies hier besonders hervor, weil Hyrtl (1845) eine andere Angabe hat (vergl. p. 592). Von eigentlichen Leberligamenten kann man natürlich bei *Lepidosiren* nicht sprechen. Bei *Protopterus* scheinen die Leberligamente sich ähnlich wie bei *Ceratodus* verhalten. Bei diesen Thieren giebt es: 1) ein kurzes Ligamentum hepato-entericum („Omentum minus"); 2) ein langes Nebengekröse, welches den Lobus venae cavae hepatis an die Lunge fixirt, und 3) ein Ligamentum coronarium

1) Vergl. hierüber meine öfters citirte Arbeit (Broman, 1904), p. 186.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hepatis, welches das craniale Leberende mit dem Septum pericardiaco-peritoneale verbindet. Ein Ligamentum falciforme hepatis existirt nicht und hat wenigstens in der *Ceratodus*-Ontogenie auch nie existirt (vergl. p. 597 u. 618).

Die Differenzirung der Leber in einem die grosse Gallenblase tragenden Lobus anterior und in einem Lobus venae cavae (Textfig. 46 u. 47, p. 627) ist bei *Ceratodus* am weitesten geführt. Den ersten Anstoss zur Abgrenzung der beiden Lappen scheint beim *Ceratodus*-Embryo die von der rechten Seite her kommende Arteria coeliaca zu geben (vergl. Textfig. 37 u. 43, p. 622 u. 625). Ich finde es aber wahrscheinlich, dass das Einschneiden dieser Arterie in die Leber nicht die einzige Ursache zu der erwähnten Lappenabgrenzung ist. Denn auch ventral und links von der Porta hepatis entsteht eine lappentrennende Furche. Bei *Protopterus* und *Lepidosiren* ist die Grenze ber beiden Leberlappen nur undeutlich markirt. Zu bemerken ist, dass die Form des Lobus anterior hepatis und die Lage der Gallenblase beim erwachsenen *Protopterus* und beim *Ceratodus*-Embryo vom Stadium $47^1/_2$—48 grosse Uebereinstimmung zeigen; was wohl darauf hindeutet, dass die Leberform bei *Protopterus* als die phylogenetisch ältere zu betrachten ist. Die *Ceratodus*-Leber ist mit anderen Worten wohl als eine höhere Entwickelungsform zu betrachten. Die Form der *Lepidosiren*-Leber stimmt am meisten mit derjenigen der *Protopterus*-Leber überein.

In Uebereinstimmung mit Ehlers (1895) konnte ich bei *Lepidosiren* keinen Abdominalporus entdecken. Die oben citirte Aeusserung von Carus (1868—1875) muss also unrichtig sein; vielleicht ist sie nur durch eine leicht erklärliche Verwechslung der Namen (*Protopterus* und *Lepidosiren*) hervorgerufen. — Von Interesse ist, dass die Abdominalporen des *Ceratodus* erst in einem sehr späten Entwickelungsstadium entstehen. Bei den ältesten von mir untersuchten Embryonen (Stadium 48) waren diese Poren noch nicht gebildet. Ob sich aber hieraus etwas über das phylogenetische Alter und die Bedeutung dieser in vielen Beziehungen räthselhaften Bildungen schliessen lässt, will ich dahingestellt sein lassen.

Ueber die nächsten Ursachen der Cölombildung beim Ceratodus-Embryo und über die Ursachen der Cölombildung im Allgemeinen.

Wie schon Semon (1901) beschrieben hat, entstehen die von mir so benannten primitiven Peritonäalhöhlen in der Höhe der Vornieren und bleiben eine Zeit lang auf dieses relativ kleine Gebiet beschränkt. Mir ist es darum sehr verdächtig, dass wir in der Secretion dieser Drüsen die nächste Ursache zu suchen haben, dass sich die beiden Blätter der Seitenplatten hier so früh von einander trennen.

Weiter caudal- und ventralwärts dringen die beiden Peritonäalhöhlen erst dann hervor, wenn der Darmkanal sein definitives, einfaches Lumen und einen digerirbaren Inhalt bekommt. Um aber diesen Inhalt — mag er aus Dotterdetritusmasse bestehen oder von aussen her eingenommen sein — digeriren zu können, muss wohl der Darm anfangen, peristaltische Bewegungen zu machen. Durch diese werden meiner Meinung nach die Verbindungen zwischen Somato- und Splanchnopleura aufgelockert, und die Peritonäalhöhlen nehmen darum in sehr kurzer Zeit ihre definitive Ausdehnung an.

In ähnlicher Weise giebt, glaube ich, das Herz durch seine Pulsationen dazu Anlass, dass die ventralwärts von ihm gelegenen Mesodermalblätter von einander getrennt werden. Ebenfalls sehe ich in den Bewegungen des Herzens, welches zu dieser Zeit mit der Leber breit verbunden ist, die Ursache dazu, dass die Pericardialhöhle sich secundär caudalwärts stark vergrössert und hierbei nicht nur die Leber, sondern auch eine Partie des Hinterdarmes von der ventralen Bauchwand isolirt.

Als die nächsten Ursachen der Cölombildung beim *Ceratodus*-Embryo betrachte ich also:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1) die Herzbewegungen, 2) die Vornierensecretion, 3) die Darmbewegungen.

Ich könnte diese Ansicht vorsichtiger auch folgendermaassen ausdrücken: In der *Ceratodus*-Ontogenie bedient sich die Natur der drei oben erwähnten mechanischen Hülfsmittel, um die Körperhöhlen auszubilden.

Ich bin nämlich weit davon entfernt, behaupten zu wollen, dass wir in diesen drei Momenten die ursprünglichen Ursachen der Cölombildung überhaupt zu suchen haben sollten.

Ein ähnliches, zwischen den beiden Mesodermblättern entstandenes Cölom (= „secundäre Körperhöhle" oder „Deuterocöl") existirt bekanntlich nicht nur bei den Vertebraten, sondern auch bei vielen Evertebraten (z. B. bei gewissen Würmern, Echinodermen und Mollusken). Bei den letztgenannten hat nach Ernst Ziegler (1898) das Cölom immer eine excretorische Function. Bei gewissen Evertebraten ist das Cölom aber ausserdem Genitalhöhle, d. h. die Cölomwand producirt die Geschlechtszellen. Bei anderen sind die Genitalhöhlen vom Cölom getrennt. Die Möglichkeit, dass bei den letztgenannten Thieren diese Höhlen in der Phylogenie ursprünglich dem Cölom angehörten und secundär von diesem abgeschnürt wurden, ist indessen nicht auszuschliessen.

Ich meinestheils finde es — nach unseren bisherigen Kenntnissen betreffs der Cölombildungen der Evertebraten zu urtheilen — sehr wahrscheinlich, dass das Cölom in der Phylogenie ursprünglich ein Genitalorgan, ein Excretionsorgan oder beides war. (Welche von diesen beiden Functionen die primäre und welche die secundäre war, darf wohl noch nicht als endgültig festgestellt betrachtet werden.) — Ich kann aber nicht umhin, hervorzuheben, dass das Cölom auch sehr früh eine freimachende Bedeutung für bewegliche Organe (Herz und Darmkanal) bekommt. So findet man z. B. sehr früh in der Evertebratenserie, dass das Cölom in Form einer Pericardialhöhle auftritt, was nicht nur für die Fortbewegung des Excretes, sondern meiner Meinung nach auch für die unbehinderte Bewegung des Herzens von grossem Nutzen sein kann.

Bis auf Weiteres möchte ich also die phylogenetische Entwickelung des Cöloms folgendermaassen skizziren:

Das Cölom war ursprünglich eine an der Körperoberfläche mündende Höhle, deren Wände Geschlechtszellen producirten und ausserdem eine excretorische Function hatten. Bald bekam aber das Cölom auch eine isolirende Function für bewegliche Organe (z. B. für Herz und Darm).

In höheren Entwickelungsstadien wurde eine kleine Partie der Höhlenwand für die Geschlechtsfunction und eine andere Partie derselben für die excretorische Function speciell reservirt. So entstanden mehr concentrirte Geschlechtsdrüsen und Nieren (einschliesslich Vornieren und Urnieren), und die grösste Partie des Cöloms behielt nur die secundäre Function, bewegliche Organe frei zu machen.

Die isolirende Bedeutung des Cöloms scheint besonders bei den Wirbelthieren von Wichtigkeit zu sein. Hier entstehen nämlich auf relativ späten Entwickelungsstadien vom Cölom aus Recessbildungen, welche sicher eine isolirende Function haben (vergl. meine Arbeit: „Die Entwickelungsgeschichte der Bursa omentalis etc., p. 559) und wohl ursprünglich nie eine andere Function hatten. Dagegen können solche Recessbildungen später andere Functionen bekommen (z. B. „Omentum majus" der Säugethiere).

Ergebnisse.

Die Hauptresultate meiner Untersuchung fasse ich zuletzt in folgenden Thesen zusammen:

1) Beim *Ceratodus*-Embryo von Semon's Stadium 30 entsteht die erste Anlage des definitiven Cöloms in Form von paarigen Pericardialhöhlen (Textfig. 1 *Pch*, p. 601).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

2) Im Stadium 34 verschmelzen diese zu einer Höhle, indem das Mesocardium ventrale grösstentheils verschwindet (Textfig. 2 *Pch*, p. 601).

3) Im letzterwähnten Stadium entstehen dorsalwärts vom Darme zwei primitive Peritonäalhöhlen.

4) Diese communiciren ursprünglich weder unter sich noch mit der Pericardialhöhle (vergl. Fig. 6, p. 603).

5) Die mittlere Partie der in den Stadien 30—37 mit der ventralen Vorderdarmwand überall breit verbundenen Herzanlage (Textfig. 1 u. 2 *H*, p. 601) beginnt im Stadium 38 sich von dieser Darmwand freizumachen. So entsteht zuerst in dieser Höhe ein dünnes Mesocardium dorsale (Textfig. 5 *Mc. d*, p. 603), welches in Stadium 40 zu Grunde geht (Textfig. 7, p. 603). Nach dieser Zeit bleibt bei *Ceratodus* die mittlere Herzpartie auf dem Querschnitte allseitig frei.

6) Caudalwärts ist das Herz ursprünglich mit der Leberanlage breit verbunden (Textfig. 8, p. 603). Von dieser Verbindung persistirt diejenige des Herzvorhofes; dagegen befreit sich die Herzkammer im Stadium 47 von der Leber (Textfig. 34 u. 35, p. 620).

7) Im Stadium 45 dringt bei *Ceratodus* die primitive Pericardialhöhle weit caudalwärts herab und isolirt hierbei sowohl die Leber wie die unmittelbar caudalwärts von der Leber gelegene Darmpartie vollständig von den Körperwänden (vergl. Textfig. 29 u. 30, p. 618).

8) Ein Ligamentum falciforme hepatis existirt nie in der *Ceratodus*-Ontogenie, weil die Pericardialhöhle ventralwärts vom Sinus venosus als eine unpaare Höhle caudalwärts vordringt (Textfig. 15 bis 17, p. 608).

9) Dorsal vom Sinus venosus dringt dagegen die Pericardialhöhle mit paarigen Abtheilungen caudalwärts. Zwischen diesen beiden Abtheilungen persistiren die Mesenterien (Fig. 16, p. 608).

10) Die caudalen Prolongationen (sowohl die ventrale, unpaare wie die dorsalen, paarigen) der Pericardialhöhle verbinden sich im Stadium 45 mit den beiden primitiven Peritonäalhöhlen (vergl. Fig. 17, p. 608). Von diesem Stadium ab können wir also beim *Ceratodus*-Embryo von einer gemeinsamen Körperhöhle (Pericardiaco-pleuro-peritonäalhöhle) sprechen.

11) Diese einheitliche Körperhöhle findet sich beim *Ceratodus*-Embryo nur in den Stadien 45—47. Durch secundäre Verwachsung dorsalwärts zwischen dem Sinus venosus und der Vorderdarmwand, ventral- und lateralwärts zwischen dem cranialen Leberende und den Körperwänden wird nämlich im Stadium 48 die definitive Pericardialhöhle von der definitiven Bauchhöhle (Pleuro-peritonäalhöhle) vollständig getrennt (vergl. Textfig. 30, 32—35, p. 618—620).

12) Die Communicationen zwischen den dorsalen Prolongationen der Pericardialhöhle und den primitiven Peritonäalhöhlen finden nicht an den cranialen Spitzen der letztgenannten Höhlen statt, sondern etwas weiter caudalwärts. Daraus erklärt sich, dass der Vorderdarm in der betreffenden Höhe nicht nur ein Mesenterium dorsale und ein Mesenterium ventrale, sondern auch zwei Mesenteria lateralia besitzt (Textfig. 16 *Ml*, p. 608).

13) Diese lateralen Mesenterien verschwinden als solche bei der secundären Verwachsung, welche zur oben erwähnten Trennung der definitiven Körperhöhlen führt.

14) Das dorsale Mesenterium ist im Stadium 38 als eine breite dorsale Verbindung zwischen der in der Vornierenhöhe gelegenen Darmpartie und der dorsalen Bauchwand zu erkennen (Textfig. 6, p. 603). Vom Stadium 41 ab wird dieses Mesenterium absolut schmäler (vergl. Textfig. 6 u. 9). Erst in den Stadien 46 bis 47 dringen die Peritonäalhöhlen caudalwärts bis zum After hervor. Gleichzeitig erhält der ganze Darmkanal ein Mesenterium dorsale (Textfig. 19, 20, p. 611 und Textfig. 26—28, p. 615).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

15) Dieses Mesenterium wird im Stadium 48 membranartig ausgezogen (Textfig. 26 u. 27, p. 615), um in späteren Entwickelungsstadien wieder in eine breite und kurze Verbindung umgewandelt zu werden (vergl. Textfig. 26 u. 53, p. 631).

16) Caudalwärts von der Stelle, wo die ventrale, unpaare Prolongation der Pericardialhöhle aufhörte, bleibt die Peritonäalhöhle paarig (Textfig. 26—28). Gleichzeitig mit den oben erwähnten, starken Vergrösserung der beiden Peritonäalhöhlenabtheilungen in caudaler Richtung dringen diese (in den Stadien 46 u. 47) auch ventralwärts hervor und isoliren so den Darmkanal von der lateralen und grösstentheils auch von der ventralen Körperwand. Nur in der Medianebene persistirt ventralwärts die Verbindung, das definitive Mesenterium ventrale bildend (Textfig. 19, 20, 26, 27). Bei *Ceratodus* ist dieses Mesenterium also — im Gegensatz zu dem definitiven Mesenterium ventrale bei *Salmo salar* (nach Böhi) — eine primäre Bildung.

17) Dieses Mesenterium ventrale des *Ceratodus* wird schon im Stadium 48 membranartig ausgezogen (Textfig. 26 u. 27) und persistirt in dieser Form (Textfig. 53, p. 631).

18) Die secundären Perforationsöffnungen, welche in dem Mesenterium ventrale des erwachsenen *Ceratodus* zu finden sind (Textfig. 48, p. 630), entstehen erst in einem späten Entwickelungsstadium; noch im Stadium 48 sind sie nicht gebildet.

19) Beim *Ceratodus*-Embryo vom Stadium 44 entsteht an der rechten Seite des Darmes eine cranialwärts blind endigende Peritonäaltasche (Recessus hepato-mesenterico-entericus), welche ventralwärts eine Leberpartie und dorsalwärts eine Mesenterialfalte, die Plica mesogastrica, vom Darme isolirt (Textfig. 10—12, p. 606).

20) Im Stadium 46 entsteht von der caudalen Partie des Recessus hepato-mesenterico-entericus aus ein caudalwärts blind endigender Recess, Recessus pancreatico-entericus, welcher eine Partie des Pankreas vom Darme isolirt (Textfig. 25, p. 614).

21) In Stadium 47 entsteht ebenfalls von dem Recessus hepato-mesenterico-entericus aus, aber weiter cranialwärts ein neuer Recess, Recessus pneumato-entericus, welcher eine Partie der Lunge vom Darme isolirt (Textfig. 21 u. 22, p. 614).

22) Von diesen Recessen (Textfig. 40, p. 623) verschwindet der Recessus pancreatico-entericus wieder. Die anderen Recessbildungen persistiren dagegen und bilden eine Art „Bursa omentalis" (Textfig. 45, p. 626), welche der menschlichen Bursa omenti minoris + Bursa infracardiaca (Broman, 1904) gleichzustellen ist.

23) Im Stadium 46 wächst die Leber caudalwärts in die Plica mesogastrica hinein (vergl. Textfig. 18 u. 24, p. 608 u. 614). Diese in der Plica mesogastrica sich entwickelnde Leberpartie bildet den noch im Stadium 48 relativ sehr kleinen, später sich colossal vergrössernden Lobus venae cavae hepatis (vergl. Textfig. 36—39, p. 622; 41—44, p. 625; 46, p. 627).

24) Etwa gleichzeitig mit dem Lobus venae cavae hepatis entsteht die Vena cava als eine anfangs kleine Lebervene, welche sich im Stadium 46 mit der rechten Vena cardinalis in Verbindung setzt.

25) Gleichzeitig mit der ersten Anlage des Recessus hepato-mesenterico-entericus ist etwas caudalwärts von der Leberhöhe die Arteria coeliaca (Textfig. 12 *A. coe*, p. 606) als ein gerade nach rechts und ventralwärts verlaufendes Gefäss zu erkennen. Diese Arterie entsteht als eine Fortsetzung einer rechten Glomerulusarterie, welche zur rechten Körperwand und von hier aus zur rechten Darmwand übergeht.

26) Wenn die Leber sich nachher stark caudalwärts vergrössert, kommt sie bald — vom Stadium 46 ab — in die Höhe der Arteria coeliaca herab, und diese Arterie schneidet dann in die Leber ein, eine tiefe Leberfurche (Sulcus arteriae coeliacae) veranlassend (Textfig. 36, 37, p. 622; 43, p. 625). Gleich-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zeitig wird die anfangs transversal verlaufende Arterie stark descendent (vergl. Textfig. 38 u. 43; 12, p. 606; 34, p 620).

27) Ventralwärts von der Porta hepatis setzt sich (in den Stadien 47 u. 48) der Sulcus arteriae coeliacae nach links an der caudalen Leberfläche in eine frontale Furche fort, welche zusammen mit dem Sulcus arteriae coeliacae die Grenze zwischen dem Lobus venae cavae und dem Lobus anterior hepatis scharf markirt. Bei der Entstehung der oben erwähnten linken Fortsetzung des Sulcus arteriae coeliacae, wird die Porta hepatis, welche im Stadium 46 etwa an der Grenze der beiden Leberlappen lag (Textfig. 36, p. 622), allmählich zum Lobus venae cavae herüber verschoben (Textfig. 41—44, p. 625; 46, p. 627).

28) Die ursprünglich überall adhärente *Ceratodus*-Leber wird bei der Ausbildung der definitiven Körperhöhlen bald sowohl von den Körperwänden wie auch vom Darme grösstentheils frei. Von den dorsalen Leberverbindungen persistiren nur zwei longitudinale Ligamente, das Ligamentum hepato-entericum oder Omentum minus (Textfig. 42 *O. min.*, p. 625; 46, p. 627) und das vom Hauptgekröse durch die Recessbildung isolirte Nebengekröse (Textfig. 42 u. 46 *Ng*). Von der breiten Verbindung der caudalen Leberfläche mit dem Darme persistirt nur der die Porta hepatis mit dem Darme verbindende, caudale Rand des Omentum minus. — Von der Verbindung der Leber mit der ventralen bezw. mit den lateralen Körperwänden persistirt nur die fadenförmige Verbindung, welche die Arteria coeliaca einschliesst (Textfig. 41—44, p. 625).

29) Das Septum pericardiaco-peritonaeale (Textfig. 34 u. 35, p. 620) entsteht bei *Ceratodus* dadurch, dass nach der Schliessung der definitiven Pericardialhöhle (vergl. These No. 11) das Bindegewebe der cranialen Leberfläche sich relativ stark vermehrt und von der Leber theilweise isolirt wird. Die persistirende Verbindung der Leber mit dem Septum pericardiaco-peritonaeale bildet das von mir so benannte Ligamentum coronarium hepatis.

30) Die Gallenblase der *Ceratodus*-Leber liegt im Stadium 46 median (Textfig. 36 *Gbl*, p. 622), im Stadium $47^1/_2$ und 48 an der linken Seite des Lobus anterior hepatis (Textfig. 41 u. 44, p. 625). In späteren Entwickelungsstadien nimmt sie wieder eine mediane Lage (in der Mitte des Lobus anterior) ein (Textfig. 45 u. 46, p. 627).

31) Die Form der embryonalen *Ceratodus*-Leber vom Stadium $47^1/_2$ oder 48 stimmt mehr mit der entwickelten *Protopterus*-Leber als mit der entwickelten Leber des *Ceratodus* überein.

32) Der Hiatus bursae omentalis wird beim *Ceratodus*-Embryo zuerst absolut kleiner (vergl. Fig. 58 u. 61, Taf. XLIII), um in späteren Entwickelungsstadien wieder bei der starken Verlängerung des Lobus venae cavae colossal vergrössert zu werden (vergl. Textfig. 44, p. 625 und 46, p. 627).

33) Nachdem die embryonale Lunge des *Ceratodus* von den Mesenterialrecessen erreicht worden ist, verlängert sie sich caudalwärts zuerst in der dorsalen Partie des Nebengekröses; wenn sie das caudale Ende dieses Gekröses erreicht hat, setzt sie ihr Längenwachsthum entweder im dorsalen Mesenterium oder in der dorsalen Körperwand weiter fort. Bei der Breitenzunahme der Lunge wird dieses Organ später vollständig in der dorsalen Körperwand eingebettet. Hierbei verschwinden als solche die dorsale Partie des Nebengekröses (Textfig. 23, p. 614) und das membranöse dorsale Mesenterium (vergl. Textfig. 26, p. 615 und 53, p. 631).

34) Die Pori abdominales des *Ceratodus* sind noch im Stadium 48 nicht entwickelt.

35) Bei dem von mir untersuchten *Lepidosiren*-Exemplar existirte kein Porus abdominalis. (In Uebereinstimmung mit Ehlers, 1895; entgegen Carus, 1868—1875.)

36) Die von Hyrtl (1845) gegebene Beschreibung der *Lepidosiren*-Mesenterien ist unrichtig (in Uebereinstimmung mit Ehlers, 1895). Das von ihm (Hyrtl) so benannte „rechtsseitige Parietalgekröse"

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ist als ein Kunstproduct zu betrachten. In der betreffenden Region giebt es kein Cölom, und folglich auch kein Mesenterium. Dagegen ist die von HYRTL gegebene Beschreibung eines Mesenterium dorsale der caudalen Darmpartie (wie Textfig. 50, p. 630 zeigt) richtig.

37) Nicht nur bei *Lepidosiren*, sondern auch bei *Protopterus* ist das (caudale) ventrale Mesenterium im Querschnitte dreieckig (vergl. Textfig. 54).

38) Die, wie es scheint, vollständig vergessene Angabe von RATHKE (1824), dass die caudale Darmpartie bei *Clupea harengus* und *Perca fluviatilis* ein Mesenterium ventrale besitzt, ist richtig (vergl. Textfig. 51, p. 630; 52, p. 631). Dagegen ist die Angabe von OWEN (1846), dass sich bei *Muraena* ein ähnliches Mesenterium finden sollte, unrichtig.

39) Auch bei den Karpfen werden ursprünglich Mesenterien gebildet.

40) Bei dem von mir untersuchten *Lepidosiren*-Exemplar streckte sich die Leber bis zur caudalen Pericardialhöhlenwand (entgegen HYRTL, 1845).

41) Die Thatsache, dass bei *Ceratodus* ein cranialwärts gerichteter, taschenförmiger Recess, der Recessus hepato-mesenterico-entericus an der rechten Seite des Mesenteriums auftritt, deutet, in Verbindung mit den von SEMON (1901 : 2) zusammengestellten Verwandtschaftsbeweisen, auf eine nahe Verwandtschaft zwischen den Lungenfischen und den Amphibien hin. Denn, so viel wir bis jetzt wissen (vergl. BROMAN, 1904), existirt ein homologer Recess nicht bei den anderen Fischordnungen, ist aber bei den Amphibien und bei allen höheren Wirbelthieren constant wiederzufinden.

42) In der *Ceratodus*-Ontogenie bedient sich die Natur bei der Ausbildung der Körperhöhlen wahrscheinlich der folgenden, mechanischen Hülfsmittel: A. der Herzbewegungen, B. der Vornierensecretion und C. der Darmbewegungen.

43) Obgleich es nach unseren jetzigen Kenntnissen über die Cölombildung der Evertebraten anzunehmen ist, dass das Cölom ursprünglich ein Genitalorgan, ein Excretionsorgan oder beides war, ist jedoch nicht zu verkennen, dass schon bei den Evertebraten das Cölom sehr früh eine isolirende Function für bewegliche Organe bekommt, eine Function, welche bei den höheren Thieren offenbar zu der Hauptaufgabe des Cöloms wird.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Literaturverzeichniss.

Ayers, Howard (1885), Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoer. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Bd. XVIII (N. F. Bd. XI), Heft 3, p. 479, Jena.

Balfour, F. M. (1881), Handbuch der vergleichenden Embryologie. Aus dem Englischen übersetzt von Vetter, Bd. II, p. 561, Jena.

Balfour, F. M., and Parker, W. N. (1882), On the structure and development of *Lepidosteus*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Vol. CLXXIII, Part II, London.

Bischoff, L. M. (1840), Description anatomique du *Lepidosiren paradoxa*. Traduit de l'allemand par Hubotter. Annales des Sciences naturelles, 2. Série, T. XIV, Zoologie, Paris.

Bluntschli, H. (1903), Der feinere Bau der Leber von *Ceratodus forsteri*, zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Histologie der Fischleber. Semon's Zoologische Forschungsreisen etc., Bd. I, Lief. IV, Jena.

Böhi, U. (1904), Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Leibeshöhle und der Genitalanlage bei den Salmoniden. Gegenbaur's Morphologisches Jahrbuch, Bd. XXXII, p. 505, Leipzig.

Broman, Ivar (1904), Die Entwickelungsgeschichte der Bursa omentalis und ähnlicher Recessbildungen bei den Wirbelthieren, Wiesbaden.

Carus, C. G. (1834), Lehrbuch der vergleichenden Zootomie, Bd. II, p. 464, Leipzig.

Carus, J. V. (1868—1875), Handbuch der Zoologie, Bd. I, p. 504, Leipzig.

Cuvier, Georges (1838), Leçons d'anatomie comparée, T. II, p. 423, Bruxelles.

Cuvier et Valenciennes (1828), Histoire naturelle des poissons, T. I, p. 507, Paris.

Ehlers, E. (1895), Zur Kenntniss der Eingeweide von *Lepidosiren*. Nachrichten von der Königl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. Math.-phys. Klasse, Göttingen.

Gegenbaur, Carl (1901), Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. II, Leipzig.

Günther, Alb. (1872), Description of *Ceratodus*, a genus of Ganoid Fishes, recently discovered in rivers of Queensland, Australia. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Vol. CLXI, Part II, London.

— (1880), An Introduction of the study of Fishes, Edinburgh, p. 132.

Hochstetter (1902), Die Entwickelung des Blutgefässsystems [des Herzens nebst Herzbeutel und Zwerchfell, der Blut- und Lymphgefässe, der Lymphdrüsen und der Milz in der Reihe der Wirbelthiere]. In Hertwig's Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbelthiere, Jena, IV. u. V. Lief.

Howes, G. B. (1890), On the visceral anatomy of the Australian Torpedo (*Hypnos subnigrum*), with especial reference to the suspension of the Vertebrate alimentary canal. Proceedings of the scientific Meetings of the Zoological Society of London, 1890, p. 669.

Huxley, T. H. (1876), Contributions to Morphology. Ichthyopsida, No. 1. On *Ceratodus forsteri*, with observations on the classification of Fishes. Proc. Zool. Soc. London, p. 24.

Hyrtl, Joseph (1845), *Lepidosiren paradoxa*. Abhandl. der K. böhm. Ges. d. Wiss., V. Folge, Bd. III, Prag.

Kerr, J. Graham (1900), The external features in the development of *Lepidosiren paradoxa* Fitz. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Vol. CXCII, p. 299.

— (1902), The development of *Lepidosiren paradoxa*. Part II. With a Note upon the corresponding stages in the development of *Protopterus annectens*. Quarterly Journal of Microscopical Science, N. S. Vol. XLV, p. 1, London.

Laguesse, E. (1890), Recherches sur le développement de la rate chez les poissons, Thèse, Paris.

Margó, Theodor (1895), Studien über *Ceratodus*. Ein Beitrag zur Morphologie und Physiologie der Dipneusten. (Vorl. Mitth.) Mathematische u. Naturwissenschaftliche Berichte aus Ungarn, Bd. XII, p. 195.

Meckel, J. F. (1829), System der vergleichenden Anatomie, Bd. IV, p. 219, Halle.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Monro, Alexander (1782), Versuch einer vergleichenden Anatomie. In Monro's „Sämmtliche Werke praktischen und chirurgischen Inhalts". Aus dem Englischen übersetzt, p. 571, Leipzig.

Natterer, Johann (1840), *Lepidosiren paradoxa*, eine neue Gattung aus der Familie der fischähnlichen Reptilien. Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte, Bd. II, p. 165, Wien.

Neumayer, L. (1904), Die Entwickelung des Darmkanales, von Lunge, Leber, Milz und Pankreas bei *Ceratodus forsteri*. Semon's Zoolog. Forschungsreisen, Bd. I, Lief. 4, Jena.

Owen, Richard (1840), Description of the *Lepidosiren annectens*. Transactions of the Linnean Society of London, Vol. XVIII, Part III, London.

— (1846), Lectures on the comparative anatomy and physiology of the vertebrate animals, Part I, Fishes, London.

Parker, W. N. (1892), On the anatomy and physiology of *Protopterus annectens*. Transactions of the Royal Irish Academy, Vol. XXX, Part III, Dublin.

Rathke, Heinrich (1824), Ueber den Darmkanal und die Zeugungsorgane der Fische. Beiträge zur Geschichte der Thierwelt, II. — Schrifteu der Naturforschenden Gesellschaft zu Danzig, Bd. I, Heft 3, Halle.

— (1827), Bemerkungen über den inneren Bau des Querders (*Ammocoetes branchialis*) und des kleinen Neunauges (*Petromyzon planeri*). Beiträge zur Geschichte, der Thierwelt, IV. — Schriften der Naturforschenden Gesellschaft zu Danzig, Bd. II, Heft 2, p. 89, Halle.

— (1830), Ueber den Mangel des Gekröses bei *Syngnathus Ophidion*. Meckel's Archiv f. Anat. u. Phys., Leipzig p. 439.

— (1837), Zur Anatomie der Fische, II. J. Müller's Arch. f. Anat., Phys. u. wissensch. Med., Berlin.

— (1862), Vorträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, Leipzig, p. 70.

Semon, Richard (1901), Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des *Ceratodus forsteri*. In Keibel's Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere, Heft 3, Jena.

— (1901/2), Ueber das Verwandtschaftsverhältniss der Dipnoer und Amphibien. Zool. Anzeiger, Bd. XXIV, p. 180 Leipzig.

Stannius, Hermann (1854), Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Erstes Buch: Die Fische, p. 201, 2. Aufl., Berlin.

Strahl, H., und Carius, F. (1889), Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Herzens und der Körperhöhlen. Archiv f. Anat. u. Phys., Anat. Abth.

Wagner, Rudolph (1834), Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Bd. I, p. 120, Leipzig.

Wiedersheim, Robert (1902), Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, Jena.

Ziegler, Heinrich Ernst (1898), Ueber den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verhandl. d. Deutschen Zool. Gesellschaft, Leipzig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XLIII.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XLIII.

Fig. 55—57. Reconstructionsmodell der cranialen Partie der entodermalen Darmanlage und des Mesenterialrecesses (in Abguss, blau) eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 46. — Fig. 55 von der ventralen, Fig. 56 von der dorsalen und Fig. 57 von der rechten Seite gesehen. 50 : 1.

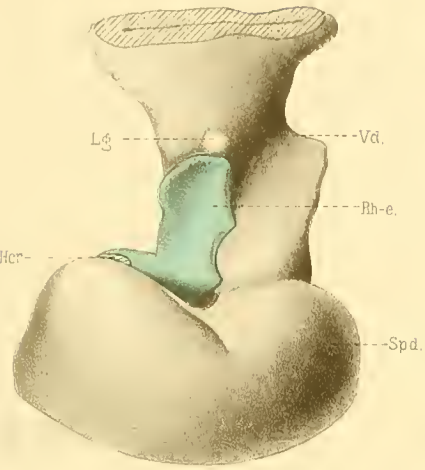
„ 58. Aehnliches Reconstructionsmodell eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium 47, von der rechten Seite gesehen. 50 : 1.

„ 59—61. Aehnliches Reconstructionsmodell eines *Ceratodus*-Embryos vom Stadium $47^1/_2$. Fig. 59 von der ventralen, Fig. 60 von der dorsalen und Fig. 61 von der rechten Seite gesehen. 50 : 1.

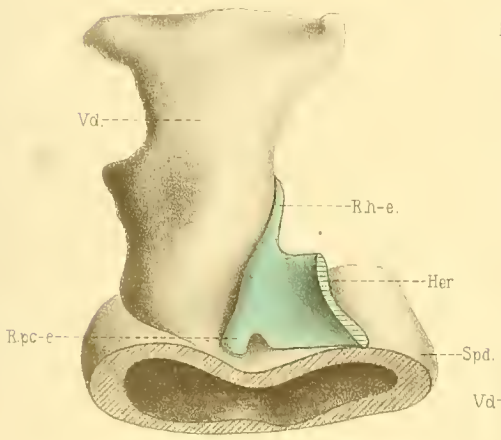
Die Schnittflächen sind schraffirt. *a* craniale Schnittfläche des Vorderdarmes (*Vd*); *Hcr* Hiatus communis recessuum (Foramen Winslowi); *Lg* entodermale Lungenanlage; *Spd* craniale Partie des Spiraldarmes; *B. om* Abguss der Bursa omentalis, aus dem Recessus hepato-entericus (*R. h-e* oder *R. hep-ent*) + Recessus pneumato-entericus (*R. pn-ent*) + Recessus pneumato-hepaticus (*R. pn-hep*) + Recessus pancreatico-entericus (*R. pc-e*) bestehend.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

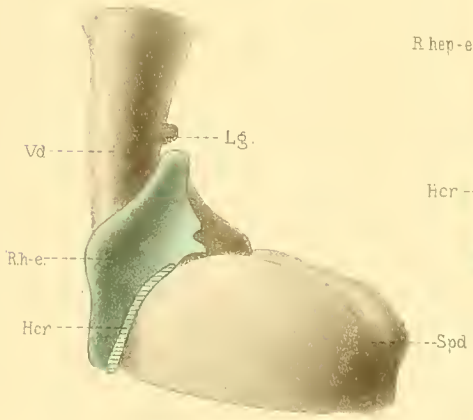
55



56.



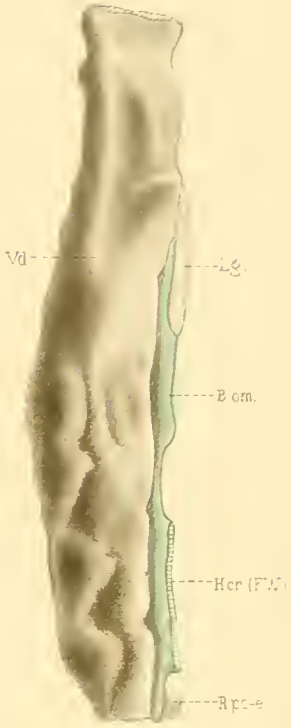
57.



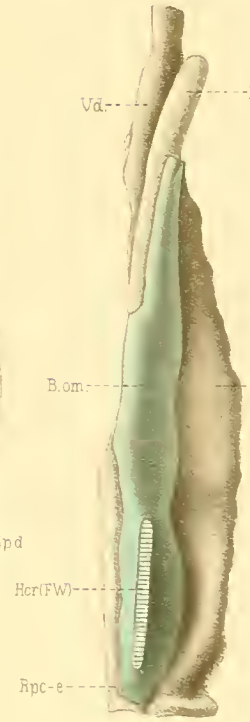
59

58.

60.



61



ZOBODAT - 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): Broman Ivar

Artikel/Article: Ueber die Entwicklung der Mesenterien, der Leberligamente und der Leberform bei den Lungenfischen. 585-640