

Untersuchungen
zur vergleichenden Histologie der Leber
der Wirbelthiere.

Von

Dr. Hermann Braus,
Assistent an der Anatomischen Anstalt zu Jena.

Mit Tafel XXVII—XXXII und 11 Textfiguren.

I. Probleme der Leberhistologie.

Die zahlreichen Untersucher, welche sich mit dem Bau der verwickeltesten aller Drüsen des Wirbelthierkörpers, der Leber, beschäftigt haben, bedienten sich bei ihren Studien stets besonderer Vorbereitungs-methoden, um die Gallencapillaren sichtbar zu machen. Nur ausnahmsweise sahen geübte Mikroskopiker in dünnen Schnitten des mit den herkömmlichen Mitteln gehärteten und gefärbten Organs die Lumina der feinen Drüsengänge. Aber die Beobachtung war so schwierig und ergab so unvollständige Bilder, dass auch sie im Allgemeinen nicht ohne Hilfsmethoden auskommen konnten. So ist die Geschichte unserer Kenntniss vom Bau der Leber eng verknüpft mit der Ausbildung besonderer Vorbehandlungen des Organs: der Injection der Gallencapillaren mittelst Farbstofflösungen und der Darstellung derselben mittelst der GOLGI'schen Chromsilberimprägation. Erst in neuester Zeit hat KRAUSE (25) gezeigt, dass bei den feineren Fixierungsmitteln, den ausgebildeten Färbefahren und besonders den enorm verbesserten mikroskopischen Linsen, die uns jetzt zu Gebote stehen, auch ohne besondere Vorbehandlung ein Studium der Gallencapillaren möglich ist; denn es gelang ihm sogar den feineren Bau der Wandung der Gallencapillaren zu untersuchen.

Die Methoden sind zweischneidige Waffen, häufig wohl geeignet den gordischen Knoten schwer entwirrbarer Wissenschaft mühelos zu trennen, häufig aber auch unheilvoll für denjenigen, der sie nicht weise zu handhaben versteht. Wie verschieden und widerspruchsvoll sind nicht die Resultate mancher entwickelungsmechanischer Untersuchungen, bei welchen doch gleiche oder ähnliche Objecte in derselben Weise behandelt wurden! So hat es denn seinen besonderen Reiz ein Gebiet aufs neue zu durchforschen, welchem wir nicht mehr auf Umwegen zu nahen brauchen, in welchem vielmehr sich die Aussicht bietet, ohne Aufwand anderer als der gewöhnlichen, längst erprobten Hilfsmittel geraden Wegs aufs Ziel loszugehen. Ich will deshalb in meinen Untersuchungen davon ausgehen, an der Hand vorwiegend herkömmlicher Methoden, wie wir sie bei allen feineren Zellarbeiten anzuwenden pflegen, den Bau der Leber zu prüfen, inwieweit die mit Injectionen und Imprägnationen gewonnenen Resultate das Rechte getroffen haben, und wie wir diese mit Rücksicht auf ihre scheinbaren Widersprüche beurtheilen sollen.

Erst die Injection der Gallencapillaren, welche BUDGE (8) im Jahre 1859 vollständig gelang, war im Stande eine Klärung in dem Chaos von Vorstellungen herbeizuführen, welche die früheren Untersucher sich über die feinere Architectur der Leber gemacht hatten. Wenn es auch noch Jahre dauerte, bis der Widerstand derjenigen, welche die Resultate dieser Injectionen für Kunstproducte erklärten, überwunden war, so sprach doch schon KÖLLIKER (22) im Jahre 1863 die Vermuthung aus, die Kanäle BUDGE's müssten, falls sie überhaupt die Anfänge der Gallenwege seien, dem Lumen von Drüsen entsprechen, die Leber-

balken also Drüsentubulis mit mächtigem Epithel vergleichbar sein. Das Jahr 1866 brachte die Entscheidung dieser Frage. Gleichzeitig erschienen Mittheilungen von HERING (19) und EBERTH (11) über ausgedehnte Untersuchungen an den verschiedensten Objecten, die mit Injectionen theils mit Berlinerblau auf mechanischem, theils mit Indigokarmin auf physiologischem Wege angestellt waren. Das übereinstimmende Resultat gipfelte in dem Nachweis, dass die Wirbelthierleber in ihrer einfachsten Form nichts anderes ist als eine Drüse und zwar von netzförmig-tubulösem Bau — so bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln — und dass die Leber der Säugethiere zwar Abweichungen von diesem Drüsenbau aufweist, die aber nur als eine besondere Differenzirung des auch ontogenetisch noch rein tubulösen Organs sich darstellen. Damit schien das Leberproblem gelöst, und wenn man bedenkt, dass vorher die Leber sogar als eine Art cavernösen Organs von namhaften Histologen aufgefasst worden war, so ist es kein Wunder, dass diese klaren und einfachen Vorstellungen in kurzer Zeit ihren Triumphzug durch die wissenschaftliche Welt machten und allgemein angenommen wurden. Das verdankte man zum grossen Theil der Anwendung der Injectionsmethode. Und doch barg dieselbe Mängel, welche gerade da bald fühlbar wurden, wo es galt, den Lebertypus der Säugethiere in Zusammenhang mit dem der anderen Wirbelthiere zu bringen. Folgen wir der Entwicklung dieses Problems!

HERING hatte in zwei wahrhaft classischen, kleinen Abhandlungen, die in den Sitzungsberichten der Wiener Akademie (19) zuerst erschienen und die sofort von MAX SCHULTZE, der ihre hohe Bedeutung wohl erkannte, im Archiv f. mikr. Anat. (20) wörtlich reproducirt wurden, in besonders klarer Weise den Bau der Wirbelthierleber geschildert. Das HERING'sche Schema der Kaninchenleber ist ja in aller Hand, und ich kann

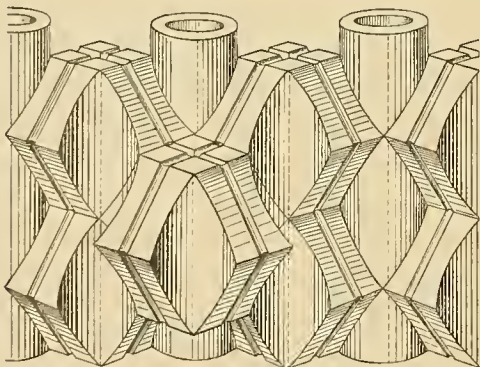


Fig. 1. Schema der Leber des Kaninchens (HERING), das Lageverhältniss der Gefäss- und Gallencapillaren zu den Leberzellen darstellend.

mich deshalb darauf beschränken die Hauptgesichtspunkte, welche den genialen Forscher leiteten, hier kurz zusammenzustellen. Im weiteren Verlauf der Arbeit werde ich oft Gelegenheit haben auf seine Ansichten zurückzukommen. HERING findet bei ausgewachsenen Säugethieren, und speciell beim Kaninchen, nichts von einem tubulösen Bau der Leber. Die einzelnen Leberläppchen, aus welchen sich das Organ zusammensetzt, und die ja schon makroskopisch sichtbar sind, stellen eine solide Masse von Leberzellen vor. Diese wird allenthalben durchbrochen von Blutcapillaren, welche von der Peripherie des Läppchens radiär zur Centralvene ziehen und häufig quere Anastomosen unter einander aufweisen. Die Leberzellenbalken, wie wir sie im Schnitt zu sehen vermeinen, haben wir erst mit dem Rasirmesser aus der soliden

Masse herausgeschnitten, sie sind also Kunstproducte. Das ist der erste wichtige Punkt der HERING'schen Argumentation. Der zweite betrifft das Verhältniss der Zellen zu den Capillaren, welches die Erklärung für den Mangel des tubulösen Baues giebt. Denn auch von der gewöhnlichen Drüsenanordnung der Zellen weist die Kaninchenleber nichts auf. Vielmehr wird jede Zelle an vier ihrer Kanten von Blutcapillaren begrenzt, während doch die gewöhnliche Drüsenzelle nur an einer Fläche von Blut bespült wird. Die Leberzellen sind also wie Kautschukbälle zwischen die radiär zur Centralvene ziehenden Blutcapillaren gepresst, immer je eine zwischen vier Capillaren. Die Drüsenausführungsgänge dagegen, an deren Lumen jede gewöhnliche Drüsenzelle mit einer Kante heranragt — die Gallencapillaren in unserem Falle — liegen auf den Zellenflächen. Wie sich ihre Lage HERING vorstellt, ersieht man am besten aus seinem Schema (Textfig. 1).

Hervorheben will ich nur, dass somit bei der Säugerleber die Gallencapillaren von den Blutcapillaren durch den Abstand nur einer halben Zellenlänge getrennt sind. Der zweite Cardinalsatz HERING's ist also der: Die Zellen der Säugerleber erinnern nur dadurch noch an Drüsenzellen, dass sie an Blutcapillaren und Ausführungsgänge stossen, die immer durch Zellschubstanz von einander getrennt bleiben. Sie unterscheiden sich jedoch von ihnen dadurch, dass jede Zelle an mehrere Blutcapillaren mit ihren Kanten, an mehrere Gallencapillaren mit ihren Flächen grenzt. „Spricht man von der Wirbelthierleber im Allgemeinen“, so fasst HERING selbst seine Anschauungen zusammen, „so muss man dieselbe allerdings als eine netzförmig angeordnete tubulöse Drüse bezeichnen; die Säugethierleber im Besonderen aber weicht derart ab, dass von einem eigentlich tubulösen Bau gar nichts zu sehen ist. Alle die oft wiederholten Angaben von einem tubulösen Baue der Säugethierleber muss ich als irrig bezeichnen“ (19, S. 514). Diese Auffassung der Säugerleber hat HERING auch in einer späteren Arbeit (21) im Wesentlichen festgehalten, und sie wurde wohl allgemein von den Histologen übernommen.

Ein so complicirter Aufbau, wie ihn die Säugerleber nach HERING aufweist, gebiert von selbst die Frage nach seiner Genese. Dass ein Zusammenhang mit der Leber niederer Wirbelthiere besteht, lehrt die Entwicklungsgeschichte. Denn ontogenetisch besitzt auch die Säugerleber einen netzförmig-tubulösen Bau. Mit dieser Frage haben wir eine Lücke in den HERING'schen Darstellungen erreicht. Dies erkannten schon zeitgenössische Mitarbeiter auf dem Gebiete der Leberhistologie, und hier setzt auch die mit GOLGI'scher Methode arbeitende neuere Richtung ein, um, wie sie glaubt, eine grosse Bresche in das Gebäude der älteren Vorstellungen zu legen. Ich will versuchen zu zeigen, dass es im Wesentlichen die Unzulänglichkeit der Methoden ist, welche dieses neuere Leberproblem ungelöst sein lässt.

HERING sagt: „Von der, dem üblichen Drüsenschema genau entsprechenden Anordnung der Leberzellen bis zu derjenigen, welche das Säugethier zeigt, findet sich eine zusammenhängende Reihe von Uebergängen. Die Zahl der Leberzellen, welche auf dem Querschnitt zur Bildung eines feinsten Gallenweges zusammentreten, wird spärlicher, reducirt sich auf vier, drei und endlich auf zwei. Letzteren Falls“ rückt der Gallenweg von der Zellkante zwischen die Zellflächen. Das ist Alles, was ich bei ihm finde von einem Versuch, die beiden Typen der Leberarchitectur in Zusammenhang zu bringen. Bedenken wir nun aber, dass diese beiden Leberzellen nicht nur da, wo sie selbst aneinander stossen, Gallenwege begrenzen, sondern dass noch andere Flächen dieser Zellen wieder mit anderen Leberzellen zusammenhängen und auch dort allenthalben Gallencapillaren bilden helfen, so ergibt sich ohne weiteres die Frage: Woher stammen diese zahlreichen Gallengänge, die nach HERING sich überall maschenförmig verbinden? Oder mit anderen Worten: Welche Momente führen zur Auflösung der tubulösen Anordnung der Leberzellen? Dass die Verminderung ihrer Zahl zur Erklärung nicht ausreicht, geht schon daraus hervor, dass es, wie ich später zeigen werde, Leberschläuche giebt, die auf dem Querschnitt nur zwei Zellen aufweisen. Es müssen sich also ausser den Centralcapillaren der Drüsenschläuche auf irgend eine Weise neue Gallengänge bilden, die sich zu den die einzelnen Zellen umgebenden Netzen zusammenschliessen. Den Beginn solcher Bildungen will EBERTH (12, 13) gesehen haben. Er beschreibt bei Amphibien und Sauropsiden blinde Ausläufer der centralen Gallengänge, welche seitlich und terminal zwischen die Leberzellen eindringen, und bemerkt ausdrücklich, dass er diese als den Beginn eines Typus auffasst, den wir bei den Säugethieren ausgebildet sehen. Giebt es nun solche blinden Seitenäste? Ueber diese Frage haben die Injectionspräparate keinen definitiven Aufschluss gegeben. Denn da sowohl die mechanischen als auch physiologischen Injectionen bei anscheinend noch so gutem Gelingen stets die Möglichkeit bestehen lassen, dass Theile der Gallencapillaren ungefüllt geblieben sind, so fehlt es bei blinden Endigungen der Injectionsmasse an einer Controle, ob auch die Capillare an diesen Stellen endigt oder ob sie, nur ungefüllt, weiterläuft. Dass es sich bei blinden

Endigungen um derartige Täuschungen handle, behaupten GERLACH, BUDGE und — wenigstens für Säugethiere — mit aller Entschiedenheit HERING; dass dieselben in der That bestehen, mit derselben Bestimmtheit EBERTH und v. KÖLLIKER. Wenn ich hier feststellen möchte, dass durch diese Unsicherheit in der Deutung der Befunde, also vor allem durch die Unzulänglichkeit der Injectionsmethoden die ganze Frage ins Stocken gerieth, so will ich damit nicht sagen, dass mit dem Nachweis der Realität blinder Seitenäste an den Gallencapillaren die Lösung schon gefunden sei. Es drängen sich da noch andere Fragen auf: Wie können sich diese blinden Aeste vereinigen, da sie doch nie die Blutgefässe erreichen, wie alle Forscher übereinstimmend annehmen, und daher nicht an die Aussenseite der Leberbalken gelangen können? Wie kommt die Abänderung im Verlauf der Blutcapillaren zu Stande? u. a. m. Hierauf giebt EBERTH keine Antwort. Es ist dies um so auffallender, als er, entgegen HERING, daran festhält, dass auch die Säugethierleber einen, wenn auch nicht reinen, tubulösen Bau besitze. Ich frage da erst recht: Wie können sich die Gallencapillaren zu so ausgedehnten Netzen, wie sie EBERTH zugiebt, zusammenschliessen, ohne die Gefässwände zu berühren? Ein Tubulus aber, der nicht ringsum von Blut umgeben ist, trägt seinen Namen mit Unrecht.

Eine andere Lösung der Frage nach dem Zusammenhang zwischen der Leber der niederen Wirbelthiere und der Säuger hat RETZIUS (37, 38) zu geben versucht. Mit ihm wenden wir uns denjenigen Untersuchern zu, welche die mit der Chromsilbermethode GOLGI's gewonnenen Befunde zur Grundlage ihrer Schlussfolgerungen machten. Nachdem einmal nachgewiesen war, dass die Gallencapillaren sich mit Hülfe dieses Verfahrens imprägniren liessen, was etwa gleichzeitig BÖHM (28) und RAMON Y CAJAL (9) gelang, war es ein sehr aussichtsreiches Beginnen von neuem das Leberproblem in Angriff zu nehmen. RETZIUS hat dies auf breiter Grundlage gethan, indem er Vertreter fast aller Wirbelthierklassen in seine Untersuchungen hineinzog. Er kommt nun zu dem überraschenden Resultat, „dass wenigstens die meisten Capillaren nicht mit einander anastomosiren, also keine Netze bilden, sondern sich mit ihren Zweigen in verwickelten Bahnen um einander winden und mithin eher ein Geflecht als ein Netz constituiren.“ Die Leber sei, auch bei den Säugern, nicht als netzartig-tubuläre, sondern als verästelt-tubuläre Drüse zu betrachten. Diese Befunde an GOLGI-Präparaten des in dieser Methode so erfahrenen Forschers wurden bald bekannt; v. KÖLLIKER (23) bestätigte für die Maus und das Kaninchen dieselben; wir finden sie von STÖHR in die 6. Auflage seines Lehrbuches der Histologie aufgenommen; v. BRUNN erklärt sich für dieselben in seinem ausführlichen Referate über die Leber (7) und auf dem Anatomencongress zu Basel machte STÖHR den Vorschlag das HERING'sche Lebermodell denselben entsprechend abzuändern. Wenn RETZIUS in der Einleitung zu seiner ersten Abhandlung erklärt: „Mir ist es immer sonderbar erschienen, dass eine tubulär angelegte Drüse, welche bei niederen Wirbelthieren und noch bei Reptilien eine tubuläre . . Anordnung beibehalten hat, während der ontologischen Entwicklung bei den Säugethieren sich in der Weise verändert, dass die feinen Drüsengänge normal ihre tubuläre Natur verlieren und so reichlich verschmelzen“, so schafft er freilich dieses Problem, welches, wie wir sahen, an der Hand von Injectionspräparaten allein nicht gelöst werden konnte, dadurch aus der Welt, dass für ihn die Säugethierleber im Princip nicht anders gebaut ist als diejenige niederer Wirbelthiere. Im einen Falle sind nur die Capillaren feiner und enger in einander geknäuelte als im anderen Falle. Ich hoffe später zeigen zu können, dass die seltenen Maschen, welche RETZIUS auf Grund seiner GOLGI-Präparate zugiebt, diese Vorstellung zulassen (vgl. Myxine), und muss anerkennen, dass er bis auf die „streckenweise angeordneten Netzmaschenpartien der Gallencapillaren“ in der ausgebildeten Leber des Hundes und Menschen, die er erwähnt, und auf die ich noch zurückkomme, consequent seine Auffassung der Leber als einer tubulösen Drüse durchführt. Und das ist wohl neben den Sympathieen für die Silbermethode der Grund für die schnelle Verbreitung, welche seine Anschauungen unter den Histologen gefunden haben.

Wie verhält es sich aber mit den Sicherheiten, die uns die Methode der Imprägnation der Gallencapillaren mittelst Chromsilber für die Erkenntniss des wahren Thatbestandes bietet? Die völlige Disharmonie zwischen dem, was Injectionspräparate lehren, die allüberall bei niederen und höheren Wirbelthieren Netze zeigen, und dem völligen oder fast völligen Fehlen solcher Maschen in Imprägnationspräparaten derselben Organe fordert zur eingehenden Kritik heraus. Ich hielt es selbstverständlich für meine Pflicht, zumal einem so genauen und hochverdienten Untersucher wie RETZIUS gegenüber, eine Kritik nicht nur auf Grund theoretischer Erwägungen zu wagen, sondern sie durch möglichst ausgedehnte eigene Untersuchungen mit Chromsilbermethoden zu fundiren.

Ich bediente mich zur Imprägnation der Gallencapillaren vor allem des schnellen GOLGI'schen Verfahrens. Mit demselben Erfolg wendete ich Mischungen von $\frac{1}{8}$ -proc. Chromsäurelösungen und Formol an oder Gemische von MÜLLER'scher Flüssigkeit und Formol. Zu diesen Chromformolgemischen nehme ich ungefähr 75 Volumprocent Chromlösung und 25 Volumprocent 40-proz. wässriger Formaldehydlösung. Namentlich bei sehr fettreichen Lebern lieferte die Formolmethode sehr viel klarere Bilder als das Osmiumgemisch, da das Fett ungefärbt bleibt, und in diesen Fällen schien mir auch der Erfolg ein sicherer zu sein. Wenigstens bekam ich bei einer Reihe von Präparaten, die bei der ersten Behandlung mit Osmium keine Resultate ergeben hatten, sofort sehr schöne Färbungen, als ich Chromformol im zweiten Gange gebrauchte. Ueberhaupt gelang es oft bei immer und immer wiederholtem Ueberführen der Leberstückchen von Chromosmiumlösungen in Silber, von dort in Chromformol, dann wieder Silber und sofort, nach Wochen noch Resultate bei scheinbar ganz hoffnungslosen Präparaten zu erhalten. So kamen bei der *Echidna*-Leber, welche ursprünglich in Stückchen in FLEMMING'scher Chromosmiumessigsäure fixirt worden war, seitdem aber schon mehrere Jahre in Alkohol gelegen hatte, nach einer derartigen mehrwöchentlichen Cur die Capillaren sehr schön zum Vorschein.

Wenn nun RETZIUS beim Hund und Menschen selbst „streckenweise angeordnete Netzmaschenpartieen der Lebercapillaren“ beschreibt und abbildet, so kann ich diesen Beispielen eine Reihe anderer beifügen, die dasselbe Verhalten sehr deutlich aufweisen. Bei *Siredon pisciformis*, bei *Platytyctylus mauritanicus*, *Gongylus ocellatus*, *Varanus indicus*, *Echidna aculeata* und *Erinaceus europaeus* konnte ich bald sehr häufige, bald vereinzelte Netzbildungen verschiedener Art mit der Chromsilbermethode nachweisen und für den Hund den erwähnten Befund bestätigen. Mittlerweile hat BERKLEY (4) dasselbe für die Kaninchenleber gezeigt. Aber auch in einer Reihe der Fälle, für welche RETZIUS ausdrücklich bemerkt, dass Anastomosen nie von ihm gesehen worden seien, weisen meine Präparate sehr deutliche und zahlreiche Maschenbildungen auf. Ich fand dieselben beim Aal, beim Frosch, bei *Anguis*, *Lacerta* und namentlich bei der Maus. „Bei der Katze wie auch bei der Maus kann ich deshalb keineswegs eine netzförmig anastomosirende Anordnung der Gallencapillaren anerkennen“, sagt RETZIUS (38, S. 69). Die Katze hat vor Kurzem GEBERG (16) nach untersucht und bei ihr ebenfalls ein „dichtes Netz“ von Gallencapillaren mit Chromsilber gefärbt, „dessen Maschen diese oder jene einzelne Leberzelle umfassen“ (S. 86). Ich verweise vorläufig nur auf die Abbildungen BERKLEY's, GEBERG's und meine eigenen (Taf. XXVII, XXIX, XXXI) und werde erst weiter unten eine genauere Beschreibung geben. Um einen Irrthum kann es sich bei Feststellung solcher Netze nicht gut handeln, wie es v. BRUNN (7) für die Funde BERKLEY's und GEBERG's anzunehmen scheint, wenn man sich guter Linsen mit starker Ocularvergrößerung bedient. Die ZEISS'schen apochromatischen Immersionen zumal gestatten mit absoluter Sicherheit die topographische Analyse der Lageverhältnisse der Capillaren und schliessen bei so klaren Präparaten, wie gut gelungene GOLGI-Präparate der Leber sind, eine Verwechselung sich nur kreuzender Capillaren mit sich verbindenden aus. Nachdem ich anfangs die Vorsicht gebraucht hatte, nach dem Beispiel von RETZIUS dünne Schnitte zu untersuchen, die ich nach Einbettung der Präparate in

Paraffin mit dem Mikrotom herstellte, und auch in diesen Maschenbildungen gefunden hatte, machte ich später nur noch Rasirmesserschnitte, hellte diese sehr stark auf, indem ich sie aus dem absoluten Alkohol durch Kreosot, Bergamottöl und Xylol in Canadabalsam brachte und von der Kehrseite des Deckglases mit Immersionslinsen betrachtete. Namentlich in etwas dickeren Schnitten weisen dann viele Präparate massenhafte Maschen auf. Da bei niederen Wirbelthieren die Maschen einen Durchmesser von durchschnittlich $65\ \mu$ haben und die Weite derselben bei Säugern kaum unter $17\ \mu$ beträgt, verringert sich natürlich die Wahrscheinlichkeit, vollständige Maschen in dünnen Schnitten, die RETZIUS bevorzugte, zu Gesicht zu bekommen, gegenüber dicken, ganz ausserordentlich. Bei einem negativen derartigen Befund kann dann doch die betreffende Leber eine Unmenge gefärbter Maschen besitzen.

Ich will mich an dieser Stelle nicht darauf einlassen zu entscheiden, ob die Imprägnationsmethode mehr oder weniger Netze zur Anschauung bringt als die Injectionsmethoden gethan haben, und in welchem numerischen Verhältniss die mittelst dieser verschiedenen Methoden veranschaulichten Maschen zu den thatsächlich vorhandenen stehen. Nur das möchte ich meinen Befunden entnehmen, dass man, selbst wenn sichtbare Gallencapillarnetze bei GOLGI-Behandlung fehlen, aus diesem Mangel nicht den Schluss ziehen darf, dass auch thatsächlich derartige Netze nicht oder nur spärlich vorhanden sind. Denn an Objecten, bei welchen ein in der Methode sehr geübter Untersucher solche Netze stets vermisst hatte, liess dieselbe Methode in anderen Fällen doch mit Sicherheit zahlreiche Maschen erkennen. Aber dieser Nachweis lässt sich auch direct führen. Zu dem Zweck fixirte ich nach GOLGI gefärbte Schnitte der Igelleber mit Hydrochinon und Fixirnatron, wie dies KALLIUS angegeben hat, und färbte sie dann intensiv mit Hämatoxylin. Ich konnte dann deutlich an Stellen, wo die Chromsilberimprägnation aufhörte, die Capillare, freilich ungeschwärzt, weiterlaufen sehen. Auch Stellen, wo die imprägnirte Gallencapillare mit abgerundeter Kuppe aufhörte, erwiesen sich nur als scheinbare blinde Endigungen. Denn die Capillare liess sich weiter verfolgen, und kleine schwarze Brocken bildeten in ihr unvollkommene Ergebnisse der Chromsilberbehandlung. Also auch dieses Kennzeichen, welches RAMÓN Y CAYAL hervorhob, ist nicht stichhaltig. Rein theoretisch würde es zudem grosse Schwierigkeiten bieten, bei Thieren im ausgewachsenen Zustand eine verästelte tubulöse Drüse zu finden, aus deren Entwicklungsgeschichte wir wissen, dass auf den verästelt-tubulösen Zustand durch Verschmelzen der Schläuche ein netzförmig-tubulöser folgt. Soll nun dieser Entwicklungsgang im weiteren Verlauf rückläufig werden, oder beruht auch die embryonale Netzbildung auf Täuschung, wie RETZIUS nach seinen Befunden an Hühnchen- und Schweineembryonen anzunehmen scheint? Wie soll man sich ferner zu den Ergebnissen der Injectionsmethoden stellen? Sind alle diese Netze und Netzchen etwa Kunstproducte? Das hiesse die Einwände wiederholen, die den ersten Injectionsversuchen BUDGE's gegenüber gemacht wurden.

Es bleibt also meines Erachtens nichts anderes übrig, als die Resultate der Chromsilberimprägnation, soweit sie negativer Art sind, für wenig beweisend zu halten. Die positiven Ergebnisse sind ja so ausgezeichnet, geben so klare Bilder und zeichnen sich durch mühelose Technik so sehr vor vielen Injectionsmethoden aus, dass man stets mit grossem Vortheil diese Behandlungsweise anwenden wird. Ich komme also im Wesentlichen zu keinem anderen Resultat als die meisten Forscher, welche nach GOLGI über das Nervensystem gearbeitet haben. Auch auf diesem Gebiete ist die sonst so vortreffliche Methode längst als überaus launisch bekannt. Schlüsse lassen sich hier wie dort aus einem Ausbleiben der Schwärzung nicht ziehen.

Auch die Imprägnationsmethode lässt uns also, wie wir sehen, in der Hauptsache im Stiche. Haben die Gallencapillaren blinde Endigungen oder verbinden sich alle Gallengänge zu Netzen? Mit der Lösung dieser Frage hängt die Entscheidung darüber zusammen, wie die Leber niederer Wirbelthiere gebaut ist,

welche Structur die Säugerleber besitzt und auf welche Weise beide verknüpft sind. Im Grunde reichen Injections- und Imprägnationsmethoden allein in der gleichen Weise nicht aus, um zu einer Lösung zu führen: bei beiden wissen wir nicht, ob die Grenze der Farbe auch die Grenze der Capillare ist.

Da es aber möglich ist die Gallencapillaren mit starken Vergrößerungen bei gut fixirten und gefärbten Präparaten zu sehen und auf längere Strecken zu verfolgen, möchte ich versuchen, nach allgemeinen vergleichend-anatomischen Grundsätzen das Leberproblem erneut in Angriff zu nehmen. Dazu bedarf es natürlich eines genauen Studiums nicht nur der Capillaren als solcher, sondern auch ihrer Lagebeziehungen zu den Leberzellen, zu den Blut- und Lymphgefäßen und der Leberzellen zu letzteren.

Veranlasst wurde ich zu meinen Untersuchungen durch Herrn Professor SEMON, welcher bei seinen Reisen in Australien in Hinsicht auf das fehlende Bindeglied zwischen den verschiedenen Lebertypen der HERING'schen Schemata besonders sorgfältig kleine Stückchen der Monotremen- und Marsupialierleber conservirt hatte. Dieses werthvolle Material, für dessen Ueberlassung ich hierdurch meinen aufrichtigen Dank ausspreche, bildete für mich den Ausgangspunkt. Es schloss sich bald ein vergleichendes Studium anderer Säugethiere an; eine gerade in die Zeit fallende Hinrichtung gab mir Gelegenheit ganz frisches Material vom Menschen mit unseren besten Methoden zu fixiren. Als sich die Nothwendigkeit herausstellte auch niedere Wirbelthiere in den Kreis der Untersuchungen hineinzuziehen, kam es mir einmal zu Statten, dass die hiesige Anatomische Anstalt von Herrn Dr. DRÜNER und mir selbst in Bergen (Norwegen) conservirte Leberstückchen von Myxinoiden und Haifischen besitzt, besonders aber, dass Herr Hofrath Prof. FÜRBRINGER mir in liberalster Weise die Mittel zur Verfügung stellte, um lebende Amphibien und Reptilien, soviel ich brauchte, zu erwerben.

Zur Fixirung benutzte ich ausser den Chromgemischen, die ich in keinem Falle unversucht liess, namentlich die best bewährte Sublimatessigsäure (50:50:1000). In der speciellen Beschreibung der einzelnen Objecte will ich jedesmal Auskunft über die Fixirung, die angewendet worden ist, geben. Hier nur einige Worte über eine Combination von Formol und Sublimat, die ich häufig benutzte. Ich ersetzte in dem Sublimatessigsäuregemisch die Essigsäure durch Formol, wobei ich nach mehrfachen Versuchen folgendes Verhältniss am zweckmässigsten fand:

75 ccm conc. wässrige (7,5-proc.) Sublimatlösung,
25 ccm conc. wässrige (40-proc.) Formaldehydlösung.

Eine Prüfung dieses Gemisches an möglichst verschiedenen Objecten ist noch nicht abgeschlossen. Für die Leber hat dasselbe den Vortheil, dass fast gar keine Schrumpfung des Gewebes eintritt und dabei die Fixirung an Klarheit der mit Sublimatessigsäure erreichten mindestens gleichsteht. Besonders möchte ich darauf aufmerksam machen, dass für die Granulationen der Leukocyten diese Behandlung sehr distincte Bilder giebt. Die Objecte färben sich gut, das Präparat bleibt bei makroskopischer Besichtigung dem frischen Zustande ähnlicher an Farbe und Form als bei irgend einer anderen, gleich guten Fixirungsmethode.

Es wurden die verschiedensten Färbemittel benutzt. Auch hierüber findet man in der Detailbeschreibung und Figurenerklärung das Nähere. Im Allgemeinen gebrauchte auch ich, wie KRAUSE, die Eisenhämatoxylinmethode mit Bordeaux R-Vorfärbung nach den Vorschriften M. HEIDENHAIN's mit grossem Nutzen. Bei sehr dünnen Schnitten giebt diese Färbung vortreffliche Bilder der Gallengänge. Aber auch das Dreifarbengemisch: Methylgrün-Orange-Fuchsin ohne und mit saurer Nachbehandlung (letztere nach DRÜNER) steht in seinen Resultaten kaum zurück und hat den Vortheil schneller zum Ziele zu führen.

II. Specielle Histologie der Leber.

I. Die Leber der Cyclostomen. (Vergl. Taf. XXVII, XXXII).

Ueber die Leber der Cyclostomen fand ich in der Literatur kurze Angaben von RETZIUS (38). Er beschreibt GOLGI-Präparate von *Myxine* und *Ammocoetes* und giebt Abbildungen von diesen. Die Gallencapillaren sind auffallend dick und senden blinde Endäste aus, welche selbst mit kurzen Seitenästchen versehen sind. Wirkliches maschenartiges Anastomosiren hat RETZIUS nie gesehen. Bei *Ammocoetes* bildet er in der Umgebung der Gallenwege verschieden grosse Kugeln ab, welche bald mit der Capillare durch einen feinen Stiel verbunden sind, bald isolirt liegen. Er vergleicht diese mit den Secretvacuolen, welche v. KUPFFER bei Injectionspräparaten erhielt.

Obgleich mir mit verschiedenen Chrommethoden ganz frisch conservirtes Material von *Myxine glutinosa* L. zur Verfügung stand, gelang es mir nicht auch nur eine Spur von Gallencapillaren mit der Imprägnationsmethode zu schwärzen. Dagegen erwiesen sich die in Stücken in Sublimatessigsäure fixirten Lebern als sehr gut conservirt; auch in toto mit aufgeschnittenem Leib in FLEMMING'sche Lösung gebrachte junge Thiere (7 cm Länge) waren für meine Zwecke recht brauchbar.

Die Leber von *Myxine* ist eine schlauchförmige Drüse. Die Leberschläuche, auf dem Querschnitt aus vier bis sechs grossen Zellen zusammengesetzt, sind allenthalben von Blut umspült und setzen sich schon bei geringen Vergrösserungen deutlich gegen die Gefässe ab. Die Lumina, die Gallencapillaren, erkennt man ebenso schon bei Betrachtung mit schwachen Linsen. Bei ihrer Weite ist es verhältnissmässig leicht auch in dicken Schnitten (15 μ und mehr) sie zu verfolgen.

Doch ehe ich von den Befunden als solchen spreche, möchte ich der kurzen Ausdrücke, welcher ich mich für die verschiedenen Arten von Netzbildungen der Gallenwege in der Leber überhaupt bediene, Erwähnung thun. Ich nenne Capillarmaschen dort, wo sie eine Zelle umschliessen, unicellulär oder monocytisch, wo sie zwei oder mehrere Zellen umgeben, pluricellulär oder polycytisch. Von polycytischen Netzen giebt es zwei Arten: vasozonale, d. h. solche, welche ein Blutgefäss umgürten, und cytozonale, d. h. solche, welche nur Zellen umschliessen.

Trotz allen Suchens konnte ich selbst in dicken Schnitten nie eine Stelle finden, wo sich die Capillaren zu einer vasozonalen Masche geschlossen hätten. Stets wichen da, wo ein Lebertubulus ein genau im Querschnitt getroffenes Blutgefäss umkreiste, an einer Stelle die Enden der Gallencapillaren einander aus, um an die Ober- oder Unterfläche des Schnittes sich zu begeben. Wenn man freilich sieht, wie gross diese Leberbalkenschleifen sind — die einzelne Zelle ist durchschnittlich 30 μ gross, also eine vasozonale Masche würde mehr als 60 μ im Durchmesser haben müssen — so würde es ja immer ein besonders glücklicher Zufall sein, wenn gerade eine derartige Masche vom Messer verschont bliebe. Es könnte dies der Grund sein, warum RETZIUS, der ja dünne Schnitte nach seinen Angaben bevorzugte, keine Netze sah. Immerhin fiel mir auf, dass an den Stellen, wo immer am leichtesten eine Masche zu finden ist, nämlich da, wo Blutgefässe quer getroffen sind, die Gallencapillaren sich bis auf einige Zellbreiten nähern, aber dann unter scharfem Winkel abbiegen. Der optische Längsschnitt durch die Mitte des Leberbalkens geht ziemlich unvermittelt in einen Querschnitt über. Es ist nicht gerade wahrscheinlich, dass so scharf abbiegende Balken sich doch noch vereinigen. Es kommt hinzu, dass man auf Längs- und Querschnitten von Leberbalken unverkennbare blinde Endigungen der centralen Drüsenlumina häufig sieht. Es scheint mir daher sicher, dass *Myxine* eine verästelte tubulöse Leber besitzt. Ob ihr der netzige Charakter ganz

abgeht, oder ob vereinzelte vasonale Netze vorhanden sind, darüber könnten eine endgültige Entscheidung, solange die Ontogenie von *Myxine* unbekannt ist, nur Reconstructionen geben oder, im letzteren Falle, Injections- oder Imprägnationspräparate, bei denen sich ja bedeutend dickere Schnitte noch verwerthen lassen als bei der directen Untersuchung. Für wahrscheinlich halte ich das Vorkommen vasonaler Netze nicht.

Doch konnte ich bei *Myxine* cytozonale Netzbildungen nachweisen (Fig. 4). Es kommt, wenn auch selten, vor, dass der centrale Gallengang eines Leberschlauches sich dichotomisch theilt, und dass die beiden gleich starken Aeste nach kurzem getrennten Verlauf sich wieder vereinigen. Diese Netze sind unverkennbar, wenn man sie von der Fläche sieht. Man erkennt das leicht, dass sie nicht eine Zelle ganz umgeben, sondern dass sie um kleinere Abschnitte mehrerer Zellen herumlaufen. Auf dem Querschnitte würde der Leberschlauch an einer solchen Stelle das nebenstehende Bild geben. Man sieht auch solche Bilder in der *Myxine*-Leber nicht sehr selten, jedenfalls häufiger, als nach meiner Schätzung die cytozonalen Maschen vorkommen. Es erklärt sich dies daraus, dass Paratangentialschnitte, welche durch eine Umbiegungsstelle eines Leberschlauches so hindurchgehen, dass die Centralcapillare ausserhalb des Schnittes bleibt, genau gerade so aussehen können. Denn es gehen durch Schnitte derartiger, vom Messer abgehobener Kuppen oft noch Seitenäste der Centralcapillaren hindurch, mit denen wir uns weiter unten beschäftigen werden. Beweisend sind daher nur die Flächenbilder für Vorkommen und Anordnung der Netze bei *Myxine* während die Querschnitte nur für den, der erstere kennt, eine Ergänzung der Vorstellungen von den Netzbildungen geben können.

Wie kommen nun diese Netze zu Stande? Zur Beantwortung dieser Frage muss ich etwas weiter ausholen.

Der centrale Gallengang der Leberschläuche ist an verschiedenen Stellen verschieden weit. Bald sich verengernd, bald zu beträchtlicher Weite anschwellend, verläuft er in sanften Biegungen zwischen den centralen, abgestumpften Kanten der den Leberschlauch zusammensetzenden Zellen hindurch (Fig. 2). Von dieser Centralcapillare gehen zahlreiche Seitencapillaren ab. Sie dringen zwischen die Leberzellen da, wo ihrer drei mit ihren Seitenkanten zusammenstossen, ein und enden nach längerem oder kürzerem Verlaufe blind. Auch die Seitencapillaren haben verschiedene Weite. Sie sind darin nicht von der Centralcapillare zu unterscheiden. Sie erreichen nie die Peripherie des Leberschlauches, doch können sie sich derselben bis auf ca. $\frac{1}{6}$ des Durchmessers eines Schlauches nähern. Die meisten sind freilich bedeutend kürzer. Dass diese Querschläge der Gallenwege in der That an den Kanten liegen, ist nur dann mit Sicherheit zu constatiren, wenn sie quer getroffen sind (Fig. 77). Meist sieht man freilich die Seitencapillaren in Seitenansicht, und zwar liegen sie auf der Grenzlinie zwischen zwei Leberzellen. Ob aber diese Linie eine Zellkante oder der Querschnitt einer Zellwand ist, ist meist nicht leicht zu beurtheilen. Ich erkläre mir die mannigfachen Irrthümer, die einigen älteren Autoren bei ihren Angaben über die Lage der Gallencapillaren in ähnlichen Fällen untergelaufen sind, daraus, dass sie nur Seitenansichten der Capillaren berücksichtigten und sich damit begnügten nachzusehen, ob diese nur mit Zellgrenzen zusammenfallen oder auch entfernt von solchen sich finden. Es ist bei der Feinheit solcher Grenzlinien immer bedenklich sich allein auf solche Beobachtungen zu stützen, und ich habe deshalb grundsätzlich nach Querschnitten der Gallenwege gesucht, um zu entscheiden, ob sie auf der Kante oder Fläche der Zellen liegen. Bei diesen ist ein Irrthum nicht mehr möglich, wie ein Blick auf die schematische Zeichnung Textfig. 2 lehrt.

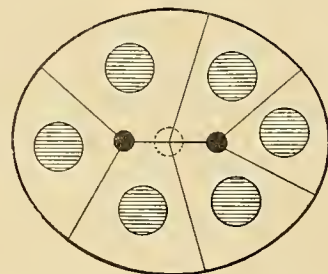


Fig. 2. Querschnitt durch eine cytozonale Gallencapillarmasche der *Myxine*-Leber. Der punktierte Querschnitt deutet die ursprüngliche Lage der Centralcapillare vor ihrer Theilung an.

Ausserdem giebt es aber noch Seitenäste des Centralganges, welche zu Leberzellen verlaufen, die vom Hauptlumen abgedrängt sind, und denen nur durch diesen Seitengang eine Verbindung mit dem secretabführenden Kanalsystem gesichert ist. Es ist ein ähnliches Verhalten wie bei den Belegzellen der Magenfundusdrüsen. Die Leberzellen sind dann oft so schmal oder schmaler, als die Seitengänge breit sind, und es kommt vor, dass das Zellenende in den Blindsack des Gallenganges sich einstülpt wie die Papille einer MALPIGHI'schen Pyramide in einen Nierenkelch (Fig. 2).

Ich vermurthe nun, dass die spärlichen Maschen der *Myxine*-Leber ihre Entstehung dem Zurückweichen von Zellen an die Peripherie des Leberschlauches verdanken. Diese Maschen liegen an Verästelungsstellen der Centralcapillaren, wo naturgemäss die Zellen sehr leicht ins Gedränge gerathen. Rücken nun ein oder mehrere Leberzellen in derselben Ebene, in welcher die Verästelung des Leberschlauches liegt, vom centralen Gallengang weg der Peripherie zu, so wird sich der Gallenstrom theilen, um den ihm dadurch gebotenen kürzeren Weg zu seinen Aesten zu benutzen. Die Nachbarn der ausweichenden Leberzellen aber werden

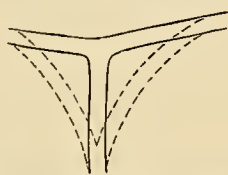


Fig. 3. Schema der Theilung einer sich verzweigenden Centralcapillare in zwei (punktirt dargestellte) Tochteräste. Es resultiren drei Capillaren, welche eine dreieckige Masche bilden.

von oben und unten dort verschmelzen, wo anfänglich die Capillare lag. In dem Schema Textfig. 2 habe ich die ursprüngliche Lage der Capillare punktirt dargestellt und in der nebenstehenden Figur einen einfachen Fall des Zustandekommens solcher Maschen von der Fläche gezeichnet. Da ich vergeblich nach Anfangsstadien der Bildung der Maschen suchte, was bei dem sehr spärlichen Vorhandensein ausgebildeter nicht Wunder nimmt, muss ich es bei dieser Vermuthung bewendet sein lassen, die sich auf die beiden Thatfachen stützt, dass Zellen der *Myxine*-Leber nicht selten vom Centrallumen abgedrängt liegen und dass, wie ich später bei anderen

Objecten (vgl. Amphibien, Säugethiere) Schritt für Schritt zeigen kann, die Gallencapillaren im Stande sind von ungünstigen zu ihnen günstigeren Stellen zu wandern.

Die einzelnen Leberzellen der *Myxine* lassen in ihrem Protoplasma fädige Gerüstwerke erkennen, die stellenweise maschenartig sich zusammenschliessen. Mit Osmiumsäure schwärzen sich in Präparaten, die in MÜLLER'scher Flüssigkeit aufgehoben waren, hin und wieder in den Maschenzwischenräumen liegende Kügelchen. Ausser diesen liegen in dem Gerüstwerk selbst grössere kugelige Gebilde, welche mit Eisenhämatoxylin sich schwarz färben, bei gewöhnlicher Hämatoxylin-Eosinfärbung sich aber nicht tingiren lassen. Ganz gleich aussehende Kugeln, die auch zu grösseren Klumpen verbacken sein können, sah ich in den Leukocyten, welche ziemlich zahlreich in den Gefässen oder deren Scheiden liegen. In der Nähe der Gallencapillare ist das Fadenwerk des Zellleibes meist dichter und oft streifig angeordnet. Bei weitem am auffallendsten sind aber in den meisten Zellen dunkel gefärbte Parthieen, welche bald in nächster Nachbarschaft des Kerns, bald etwas von ihm entfernt, meist zwischen Kern und Peripherie des Leberschlauches liegen. Diese „Nebenkörper“, wie ich sie nennen will, haben sehr wechselnde Formen. Sehr oft sind sie zipflig nach der Peripherie ausgezogen und liegen dem Kern halbmondförmig an. Manchmal umgeben sie auch den ganzen Kern, nach beiden Seiten zipflig auslaufend. Ein anderes Mal können sie als gebogene oder wurstförmige Gebilde in der Zelle liegen oder als selbständige Halbmonde sich dem Kern anschmiegen. Sie erinnern in diesem ganzen Habitus an die Nebenkern des Pancreas, wie sie NUSSBAUM (34) zuerst beschrieben hat. Einer feineren Structur entbehren sie selten; meist sieht man sie aus Fäden zusammengesetzt, die entweder parallel verlaufen oder nach einem Mittelpunkt convergiren. Ich versuchte, um über die Natur dieser Nebenkörper mir Klarheit zu verschaffen, zunächst mit geeigneten Tinctionsmitteln Centrosomen sichtbar zu machen, weil bei dem fädigen Charakter dieser Gebilde der Gedanke an eine archiplasmatische Herkunft sehr nahe lag. Es gelang mir jedoch nicht, solche zu finden. Da wies sich

mir ein anderer Weg meine Vermuthung zu bestätigen. Die Leber erwachsener Exemplare von *Myxine* enthält nämlich vereinzelte Leberzellen mit Kerntheilungsfiguren. Ich sah nur solche Bilder, welche dem Beginn der Metaphase (FLEMMING) entsprechen. Die achromatischen Fäden, welche sich an die kurz stäbchenförmigen, beinahe kugeligen Chromosomen ansetzen bestehen theils aus einfachen Fäserchen, zum grössten Theil jedoch aus hellen Bändchen mit einer dunklen Mittelrippe. Wenn schon diese achromatischen Spindeln in der Form mit vielen der Nebenkörper völlig übereinstimmen und in den in Theilung begriffenen Zellen neben den Spindeln Nebenkörper nie vorhanden sind, so wird meines Erachtens die Identität beider sichergestellt dadurch, dass die achromatischen Bändchen mit stärkerer Mittelrippe auch in solchen Nebenkörpern nachweisbar sind, welche in Spindelform dem ruhenden Kern anliegen (Fig. 76). Diese ruhenden Kerne, welche in die Spindel eingebettet sind, oder an welche die Spindelfasern von der Seite herantreten, gleichen in diesen Beziehungen ausserordentlich den Furchungskernen junger Blastulae des *Triton alpestris* (6). Die Aehnlichkeit geht so weit, dass hier wie dort besondere Zugbändchen an die Kernmembran herangehen, ehe diese Spuren von Auflösung zeigt. Die Centrosomen der Kerntheilungsfiguren sind äusserst klein und in meinen Präparaten von *Myxine* eigentlich nirgends, auch bei Leukocyten nicht, mit der Schärfe wie etwa in Amphibienlebern zu erkennen. Ich kann deshalb nicht sagen, ob die „Nebenkörper“ Centrosomen besitzen. Winzige Körnchen sind zwar hin und wieder in den Spindelcentren zu sehen (auch bei Eisenhämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN's Angaben), aber solche finden sich auch anderswo und wie Centrosomen sehen sie nicht aus. Alle verschiedenen Formen der archiplasmatischen Substanz dieser Zellen in ihrem Zusammenhang zu erklären, kann in dieser Arbeit nicht meine Aufgabe sein, obgleich sie gewiss dankenswerth wäre. Denn secernirende Zellen von solcher Grösse, in welchen bei völliger Ruhe des Kerns so entwickelte achromatische Fadenwerke gebildet sind, kennen wir sonst meines Wissens nicht (Fig. 2, 3, 75, 76, 77).

Zusammenfassung.

- 1) Die Myxinoiden-Leber ist eine tubulöse Drüse, deren Schläuche sich sehr stark verästeln und zweigen. Die Schläuche endigen blind und vereinigen sich wahrscheinlich nirgends zu Netzen.
- 2) Die feineren Gallenwege setzen sich aus einer Centralcapillare von wechselnder Weite und zahlreichen blinden Seitenästen zusammen. Letztere dringen an den Kanten der Leberzellen zwischen diese verschieden weit ein, ohne jemals die Peripherie der Schläuche zu erreichen. Manche Seitenäste verlaufen zu Leberzellen, welche sich vom Lumen des Leberbalkens zurückgezogen haben.
- 3) Es kommt, wenn auch sehr selten, vor, dass die Centralcapillare in zwei Aeste getheilt ist. Diese bilden inmitten des Leberschlauches eine kleine Masche.
- 4) In den Leberzellen finden sich neben dem Kern „Nebenkörper“, welche wechselnde Gestalt annehmen und in bestimmten Stadien mit den achromatischen Spindeln der Kerntheilungsfiguren von Leberzellen derselben Präparate structurell völlig übereinstimmen. Die Nebenkörper sind also archiplasmatischer Natur.

Das sind die Hauptergebnisse einer Untersuchung der Myxinoiden-Leber. Ob die Leber aller Cyclostomen ebenso gebaut ist, kann ich nicht sagen. Wenn auch GOLGI-Präparate für *Ammocoetes* ein gleiches Verhalten der Gallencapillaren wie bei *Myxine* aufweisen, so mögen sich vielleicht mit anderen Methoden doch Anastomosen derselben nachweisen lassen. T. W. SHORE und H. LEWIS JONES (41) haben die *Petromyzon*-Leber als abweichend von Allem, was sonst für die Wirbelthierleber typisch ist, geschildert. Diese Angaben bedürfen jedoch sehr der Nachprüfung.

Ueber die Anordnung der Gallenwege bei *Myxine* stimme ich mit RETZIUS überein. Nur in einem Punkte weiche ich ab, indem ich nämlich kleine Netzbildungen nachweisen konnte. Diese möchte ich noch einer besonderen Beleuchtung unterwerfen.

Wir können gewiss die Leber von *Myxine* noch als eine schlauchförmige Drüse bezeichnen. Und doch kommen bei diesem primitiven Typus schon Anfänge einer Veränderung des tubulösen Baues vor. Wenn, gleichviel aus welchen Ursachen, an der Verzweigungsstelle eines Leberschlauches ein centraler Gallengang sich nicht mehr findet, statt dessen aber die Zellen sich um zwei abführende Gänge gruppiert haben, so sehen wir hier eine Beweglichkeit und Verschiebbarkeit der einzelnen Elemente des Drüsen-schlauches auftreten, die in anderen schlauchförmigen Drüsen, wie der Niere oder dem Hoden, sich nicht finden. Eine ähnliche Verschiebbarkeit äussert sich in dem Zurückweichen einzelner Zellen vom Lumen des Centralkanals, das wir, freilich in stärkerem Maasse, bei Belegzellen der Fundusdrüsen oder den Lunulae der Speicheldrüsen sehen. Die Ursache zu der Möglichkeit den starren Drüsenverband zu lockern finde ich in dem Vorhandensein der blinden Seitenäste der Centralcapillaren, die in allen diesen Fällen bestehen, bei den anderen jedoch fehlen. Je reichlicher diese vorkommen und je ausgebildeter sie im Einzelnen sich erweisen, um so unabhängiger vom Centralkanal sind natürlich die von ihnen berührten Zellen.

Das Zurückweichen der Zellen vom Centrallumen ist nur eine geringe Abweichung vom rein tubulösen Bau, welche auch bei anderen tubulösen Drüsen sogar in weit stärkerem Maasse vorkommt. Es kommt nur deshalb hier für uns in Betracht, weil es manchmal zur Spaltung der Gallencapillare und zur Entstehung der Netzbildung bei *Myxine* führt. Letztere ist eine bei anderen tubulösen Drüsen unbekannte Veränderung des rein schlauchförmigen Drüsenschemas. Darauf beruht die Wichtigkeit dieser kleinen Maschen für die Auffassung der Myxinoiden-Leber und für die symptomatische Bedeutung, die ich ihnen im weiteren Verlauf meiner Untersuchungen beigelegt habe.

II. Die Leber der Fische.

A. Vergleichend-anatomischer Befund. (Vergl. Taf. XXXII, XXVII.)

Ueber die feinere Histologie der Leber von Selachiern und Holocephalen habe ich ausser den kurzen Bemerkungen LEYDIG's (31, S. 58 und 32, S. 359) aus den Jahren 1852 und 1857 in der Literatur nichts finden können. LEYDIG hat die gröberen Gallengänge gesehen und bildet sie bei Rochen ab. Im Uebrigen nimmt er, den Anschauungen der damaligen Zeit entsprechend, einen schwammartigen Bau des Organs an.

Der ungeheure Fettreichthum der Leber dieser Knorpelfische setzt der Untersuchung auch heute noch grosse Schwierigkeiten entgegen. Namentlich die Leber von *Chimaera*, von der schon LEYDIG berichtet, dass das Fett beim Einschneiden in dieselbe in Tropfen herausquillt, ist im Wesentlichen ein grosser Thransack. Im lebenden Zustande ist das Gewebe so brüchig (weil eben ausser dem Thran so wenig Gewebe vorhanden ist), dass man beim Oeffnen der Leibeshöhle des Thieres schon Gefahr läuft das grosse Organ zu verletzen und einen Strom von Thran dadurch zu entfesseln. Grössere Haifischarten, wie *Laemargus borealis*, werden des Thrangehalts ihrer Leber wegen im nördlichen Norwegen eifrig gejagt.

Das Material von *Acanthias*, *Raja* und *Chimaera*, das ich in Bergen in der gewöhnlichen Weise in kleinen Stückchen mittelst Sublimatessigsäure conservirt hatte, liess auf Schnitten kaum mehr als den ungeheuren Fettreichthum der Zellen erkennen. Im Uebrigen war die Erhaltung der Gewebe eine sehr mangelhafte. Die GOLGI-Methode versagte bei dem Material, das in MÜLLER'scher Flüssigkeit aufgehoben war.

Dagegen erwies sich die Leber derjenigen Fische, welche in toto mit Sublimatessigsäure durchströmt, ebenfalls vom Gefässsystem als Ganzes ausgewaschen und mit Alkohol durchtränkt worden waren, als sehr brauchbar, jedenfalls ein Erfolg dieser Methode (5), die in erster Linie dazu bestimmt war Material für feinere Nervenpräparationen zu gewinnen.

Die Leberzellen eines ausgewachsenen *Acanthias vulgaris* Ris. übertreffen an Grösse fast diejenigen der *Myxine* und gehören jedenfalls zu den grössten Leberzellen, die ich in der Wirbelthierreihe kenne. Dabei sind sie ausserordentlich arm an Protoplasma. Die Kerne liegen wandständig in einem schmalen Protoplasmasaum. Der übrige Zelleib setzt sich aus sehr dünnwandigen, grossen oder auch winzigen Waben zusammen, die alle prall mit Fett gefüllt sind. Die Zellwände sind sehr fein und nur schwer zwischen den grossen Fettkugeln zu verfolgen.

Die Blutgefässe der Leber sind ziemlich reich an Bindegewebe. BIONDI'sche Mischung erlaubt dunkelrothe, dicke Fasern auf längere Strecken hin in den Gefässscheiden zu verfolgen.

Zwischen den Gefässen liegen die der Grösse der Zellen entsprechend dicken Leberschläuche, und in ihrem Centrum erkennt man sehr feine Lumina, die Gallencapillaren. Um sie zu sehen, darf man nicht zu dünne Schnitte nehmen. Denn nur dort, wo man die Gallencapillaren auf längere Strecken hin verfolgen kann, findet man sich zurecht zwischen dem Wirrwarr grosser und kleiner Fettkugeln, die bald Capillarquerschnitte vortäuschen können oder die Gallenwege ganz verdecken.

Die Gallencapillaren sind leicht winklig gebogen und folgen darin der Form der Leberzellenkanten, die sie begrenzen helfen. Blinde Ausstülpungen kommen selten vor und dann auch nur als sehr kleine der Capillare anhängende Beutelchen (Fig. 87).

Das ist Alles, was meine Präparate mir zu sehen gestatten. Die grossen Zellen und kleinen Capillaren bereiten der mikroskopischen Untersuchung zu grosse Schwierigkeiten, um genauere Vorstellungen vom feineren Bau der Leber erwachsener Thiere zu gewinnen.

Günstiger liegen die Verhältnisse bei den Knochenfischen. Ihre Leber ist in Folge dessen auch genauer untersucht worden. EBERTH (12, 13) hat mit Hülfe natürlicher Injectionen gefunden, dass die Leber rein tubulös gebaut ist und den Typus der Reptilienleber in den, wenn auch spärlichen, netzförmigen Verbindungen der Leberschläuche erkennen lässt. Die Gallencapillaren sind äusserst fein, feiner noch als bei der Säugethierleber, und sind rein axial gelegen. Seitencapillaren sind nicht vorhanden.

Zu dem direct entgegengesetzten Resultate kommt RETZIUS (38) auf Grund von GOLGI-Präparaten. Nur die besondere Feinheit der Capillaren giebt er übereinstimmend mit EBERTH an. Dagegen endigen nach RETZIUS bei *Esox* und *Anguilla* nicht nur die Centralcapillaren blind, sondern sie schicken auch zahlreiche feine Seitenäste aus, die ihrerseits oft in kleine, fast büschelartige Endverzweigungen auslaufen. „Ein wirkliches Anastomosiren der Gallencapillaren konnte ich auch hier niemals nachweisen.“

Auch ich wählte die Leber des Aales (*Anguilla vulgaris* L.) zur genaueren Untersuchung, weil bei ihr die Gallencapillaren leichter zu finden sind als bei anderen Knochenfischen. Das Protoplasma der Leberzellen besteht nämlich in der Nähe der Capillaren aus einem dichten Gewirr von Fäden und Körnchen und erscheint daher bedeutend dunkler als der übrige Zelleib. Die Gallenwege, die an sich sehr schmal sind, verlaufen daher in einer ziemlich breiten dunklen Strasse, die leicht ins Auge fällt.

Die Gefässe sind von ziemlich reichlichem, wahrscheinlich elastischem Gewebe umgeben, das durch Chromsilber sich als ein zartes Netz von feinen geschwärzten Fäserchen darstellen lässt. Es sind das ähnliche Fibrillen wie die umspinnenden Fasern oder Gitterfasern, die OPPEL (35) für die menschliche Leber abgebildet hat.

In Folge dieser bindegewebigen Grenze zwischen Drüenschläuchen und Gefässen sind erstere leicht zu verfolgen. Der tubulöse Bau ist ein reiner, die Tubuli weisen auf dem Querschnitt vier Zellen auf. Die Gallencapillaren liegen axial. Blinde Endigungen derselben konnte ich nicht entdecken, trotzdem sie sich auf längere Strecken verfolgen liessen. Ihr Verlauf ist ziemlich stark geknickt, da die einander gegenüberliegenden Zellen wie Zähne zweier Kammräder ineinander greifen, und die Gallenwege ihren centralen Kanten folgen. Zwischen den Zellen buchtet sich manchmal die Capillare etwas vor; es können diese Ausbuchtungen Knopfform besitzen oder sie haben das Aussehen gestielter Tropfen. Diese Anhänge sind stets auf einer Grenzlinie zwischen zwei Zellen zu finden und liegen also intercellular, nicht in den Zellen selbst. Grössere Seitencapillaren sind nicht vorhanden (Fig. 6, 7, 89).

Nach langen vergeblichen Versuchen erhielt ich gute Imprägnationspräparate der Aalleber. In denselben sind vasozonale Maschen reichlich zu sehen. In diesem Punkte komme ich also zum entgegengesetzten Befund von RETZIUS, der wirkliches Anastomosiren der Gallencapillaren nie fand (Fig. 5).

Bei anderen Knochenfischen hatte ich mit der GOLGI'schen Methode wenig Glück, so dass ich die Angaben von RETZIUS über den Hecht nicht nachprüfen konnte.

B. Ontogenetischer Befund. (Vergl. Taf. XXVII, XXXII.)

Da die Haifisch-Leber erwachsener Thiere wegen ihrer durch den Fettgehalt enorm geblähten Zellen und engen Gallencapillaren nicht Aufschluss über alle Fragen giebt, die uns beim Studium des feineren Baues dieses Organes interessiren, suchte ich die Entwicklung der Leber bei Embryonen und jungen Thieren zu verfolgen. BALFOUR (3) hat die erste Anlage der Leber als das Auswachsen einer blinden Ausstülpung aus dem Darm beschrieben. Aus dieser entwickeln sich alsbald zwei Blindschläuche, die sich stark verästeln und schnell in die Länge wachsen. Im folgenden Stadium anastomosiren die Leberschläuche und bilden ein regelmässiges Netzwerk.

Diese Darstellung der Leberentwicklung kann ich durchaus bestätigen. Die Bildung des Netzwerkes, die für uns ja von besonderem Interesse ist, ist bei einem *Acanthias*-Embryo von 38 mm Länge vollendet und sehr deutlich zu sehen. Die Capillaren sind von wechselnder Weite, aber nirgends so eng wie beim erwachsenen Thiere, und die Zellen sind noch klein und frei von Fett. Die Tubuli sind sehr regelmässig gebaut und weisen auf dem Querschnitt durchschnittlich sieben Zellen auf (Fig. 1).

Aeltere, fast ausgetragene *Acanthias*- und ebenso *Spinax*-Embryonen besitzen schon stark fetthaltige Lebern. Da sich die Embryonen von *Spinax niger* (52 mm Länge) als besser conservirt erwiesen, berücksichtige ich vor allem diese. Der tubulöse Bau ist noch zu erkennen, und die Gallencapillaren lassen sich auf längere Strecken verfolgen. Sie liegen streng axial (Fig. 88).

Besonders gut waren in der Leber eines jungen Exemplars von *Scyllium canicula* von 21,5 cm Länge die Gallencapillaren zu sehen. Auch sie wiesen keinerlei Anhänge oder Seitenzweige auf. Blinde Endigungen sah ich nicht.

Da also die Leber der Haifische in frühen Entwicklungsstadien schon einen netzförmig-tubulösen Bau besitzt und in diesem keine Aenderung sich bemerkbar macht während des Beginnes und Fortschreitens der Fettanhäufung in den Leberzellen, so kann man wohl schliessen, dass das Organ des erwachsenen Thieres ebenfalls netzförmig-tubulös gebaut ist.

Zusammenfassung.

- 1) Die Leber der Fische ist eine netzförmig-tubulöse Drüse. Die Leberschläuche bilden ein Balkenwerk, durch dessen Maschen wir uns das Gerüst der Blutgefässe hindurchgesteckt denken müssen, so dass das eine Netzwerk die Lücken des anderen ausfüllt.
- 2) Die Gallencapillaren zeichnen sich durch ihre Feinheit aus. Sie liegen streng axial in den Drüsen-schläuchen und sind hin und wieder mit kleinen knopf- oder pilzförmigen, intercellulär gelegenen Aussackungen besetzt. Grössere Seitencapillaren fehlen.
- 3) Die Leberzellen der Knochenfische sind klein. Bei Selachiern und Holocephalen sind dieselben ausserordentlich gross, da sie zahlreiche, zum Theil mächtige Fettkugeln einschliessen.

Diese Resultate stimmen im Wesentlichen mit der Darstellung EBERTH's von der Leber der Knochenfische überein. Nur unterscheiden sie sich darin, dass auch die Gallencapillaren der Fische kleine blinde Anhänge besitzen.

Der hohe Thran- und minimale Protoplasmagehalt der Leberzellen der Selachier und Holocephalen legt die Vermuthung nahe, dass die Leber dieser Thiere functionell in einseitiger Richtung sehr hoch differenzirt sei und vielleicht mit der Gallenbereitung nichts mehr zu thun habe. Doch ist der gallen-abführende Apparat morphologisch in derselben Ausbildung wie etwa bei Knochenfischen vorhanden, und nach den physiologischen Untersuchungen KRUKENBERG's (27) scheidet die Leber der Rochen Galle aus, welche dieselbe neutralisirende und alkalescirende Wirkung auf den Darminhalt auszuüben scheint, die wir überhaupt als charakteristisch für die Galle anzunehmen gewohnt sind. Immerhin glaube ich, dass chemisch-physiologische Untersuchungen der Leber der Haifische im Vergleich mit denen anderer niederer Wirbelthiere zu interessanten Resultaten führen müssten.

III. Die Leber der Amphibien.

A. Vergleichend-anatomischer Befund. (Vergl. Taf. XXVII, XXVIII, XXXII.)

Die Amphibien-Leber hat namentlich unter den älteren Histologen besonderes Interesse erregt durch die „zweierlei Substanzen“, aus welchen sie sich zusammensetzt. Die erste ausführliche Beschreibung derselben bei Gliedern fast aller Ordnungen und Unterordnungen verdanken wir EBERTH (12, 13). Ihm erscheinen die Unterschiede zwischen der Amphibien-Leber und der Leber der übrigen Wirbelthiere so ausgeprägt, dass er einen „Batrachiertypus“, der für erstere gilt, und einen „Säugethiertypus“, der sich bei Fischen, Reptilien, Vögeln und Säugethieren findet, unterscheidet.

Von den „zweierlei Substanzen“, welche hier in Betracht kommen, ist die eine das specifische Leberparenchym, die andere besteht aus häufig pigmentirten Zellen, deren Natur zunächst unbekannt war. Ich stiess auf diese Zellen bei der Untersuchung der Leber eines ausgewachsenen *Proteus anguineus*, die mit LANG'scher Flüssigkeit (S. E.) und Sublimatformol fixirt war. Ich will zunächst meine Befunde bei dieser schildern und dabei auf die ganze Frage und einschlägige Literatur näher eingehen.

Die *Proteus*-Leber lässt die „zweierlei Substanzen“ mit grosser Deutlichkeit unterscheiden. Zwischen den Leberzellenbalken bemerkt man grössere Klumpen oder Stränge von Zellen, welche an ungefärbten Schnitten gelblich oder bräunlich aussehen und welche ungefähr gerade so viel Antheil an dem Aufbau des Organs haben als die eigentlichen Leberzellen (Fig. 9). Das hat LEYDIG (32) zuerst gesehen.

Handelt es sich nun bei diesen Zellen um Leberzellen oder deren Abkömmlinge, oder um irgendwelche der Leber ursprünglich fremde Elemente? Dass sie keine parenchymatösen Leberzellen sind, hat schon EBERTH erkannt. In der That sind die Kerne nicht rund wie bei diesen, sondern länglich wurstförmig und oft in mehrere Stücke zerschnürt. Auch nehmen sie die Kern-Farbstoffe stärker auf als jene. Die Gallencapillaren, welche sich zwischen den Leberzellen schon bei schwachen Vergrösserungen sehr deutlich hervorheben, fehlen im Bereich dieser Zellen gänzlich. Da sich ein braunes Pigment in denselben befindet, fasst EBERTH sie als pigmentirte Bindegewebszellen, Stromazellen, auf.

Fasst man die Lage der pigmentirten Zellen genauer ins Auge, so ergibt sich eine offenbare Beziehung zum Gefässsystem. Regelmässig sah ich an eine oder mehrere Stellen der Peripherie der Zellhaufen Gefässe mit reichlichem Inhalt von rothen Blutkörperchen grenzen. An anderen Stellen, wo die pigmentirten Zellen vereinzelt vorkommen, findet man sie vergesellschaftet mit Erythrocyten. Oft ist dann eine Scheidewand zwischen beiden nicht zu sehen. Oft sieht man jedoch wohl eine solche, und an den Bindegewebskernen, die sich gelegentlich in ihr finden, lässt sich ihre Natur erkennen (Fig. 21). Wenn man nun, bedenkt, dass in den grösseren Anhäufungen von pigmentirten Zellen nie rothe Blutkörperchen sich finden, was doch der Fall sein würde, wenn diese Zellen in den Blutgefässen selbst lägen, so muss man annehmen, dass der häufige Mangel einer bindegewebigen Scheidewand zwischen rothen Blutkörperchen und pigmentirten Zellen auf Täuschung beruht. Mit anderen Worten: Die pigmentirten Zellen liegen in der Umgebung der Blutgefässe, in deren Lymphscheiden und in Lymphsäcken, welche ihrer Grösse wegen gewissermaassen unabhängig von den Blutgefässen geworden sind.

Die Zellen selbst sind vollgepfropft mit runden oder ovalen Schollen von der verschiedensten Grösse, welche sich mit Orange färben und von Osmium nicht geschwärzt werden. Zwischen diesen liegen zahlreiche dunkle Pigmentkörnchen und andere Granula, welche eine grosse Affinität zu Fuchsin besitzen. In solchen Zellen, bei welchen diese Einschlüsse spärlich vorhanden sind, kann man sich überzeugen, dass in ihnen eine wohl ausgebildete Sphäre mit Centrosom und concentrischen Ringen in dem reich entwickelten Radiensystem sich befindet. In allem diesem gleichen diese Zellen Leukocyten, und ihre Wanderzellennatur ergab sich daraus, dass ich dieselben Zellen zwischen den Epithelzellen des Darmes in der Nähe der Leber und in den Darmbeutelchen in derselben Gegend fand. Da unter diesen Wanderzellen im Darm solche häufig vorkommen, in denen die gelb gefärbten Schollen durchweg kleiner als bei den in der Leber befindlichen Wanderzellen sind, so kann es nicht zweifelhaft sein, dass die Wanderung vom Darm zur Leber und nicht umgekehrt stattfindet (Fig. 12, 13).

Dieser Befund, den ich, ohne die vortrefflichen Beobachtungen OPPEL's (36) an demselben Object zu kennen, erhoben hatte, dient also in den wichtigsten Punkten zu einer vollständigen Bestätigung der Resultate, welche jener Forscher folgendermaassen zusammenfasst:

- 1) Lymph- und Blutbahnen der Leber coincidiren nicht.
- 2) Die Pigmentinseln der Leber liegen innerhalb des Lymphsystems.
- 3) Die Pigmentzellen der Leber und des Darmes sind Wanderzellen.
- 4) Wanderzellen begrenzen stets kapselartig die Pigmentzellgruppen der Leber.

Den letzteren Punkt fand ich in meinem Präparat nicht bestätigt. Es lagen zwar häufig Leukocyten und zwar namentlich Mastzellen an der Peripherie der mit pigmentirten Zellen gefüllten Lymphsäcke, ohne aber eine völlig kapselartige Umhüllung zu bilden. Es scheint dies also zu verschiedenen Zeiten und bei verschiedenen Thieren verschieden zu sein, ebenso wie die lymphatische Randzone schwankt, welche OPPEL gerade so ausgebildet wie bei Salamandrinen fand, während sie EBERTH's und meinen Thieren fehlte¹⁾.

1) Ebenso wies die von mir untersuchte Leber keine deutliche radiäre Anordnung der Leberbalken auf ihrem Querschnitt auf.

OPPEL ist es gelungen nach der BÖHM'schen Methode ein dichtes Bindegewebsnetz darzustellen, welches die grossen Lymphsäcke der *Proteus*-Leber gegen die specifischen Leberzellen abschliesst. Mir scheint es so, als ob nur die enorme Grösse dieser Säcke sie unabhängig vom Blutgefässsystem erscheinen lässt, dass aber die ursprünglichen engen Beziehungen zu den Blutgefässen stets darin noch zu erkennen sind, dass neben den Lymphsäcken ein oder mehrere Blutgefässe liegen. Man findet alle Uebergänge von solchen Stellen, wo eine oder einige Pigmentzellen dicht neben oder scheinbar in den Blutgefässen liegen, zu solchen, wo man nur nach einigem Suchen neben den grossen Lymphsäcken im Verhältniss zu ihnen kleine Gefässe findet.

Die mit BIONDI'scher Mischung gefärbten Wanderzellen der *Proteus*-Leber erinnerten mich mit ihren wurstförmigen Kernen, dem enormen Reichthum an gelben Schollen, den kleinen, schwarzen Pigmentkörnchen und ausgebildeten archiplasmatischen Systemen an Dotterzellen des Amphibien-Eies. Die Blastomeren des Triton-Eies z. B. sind gerade so voll gestopft mit gelben Schollen, den Dotterkrystalloiden, die mit schwarzen und rothen Granulis gemischt sind und wenig Raum für den Kern und die Sphäre übrig lassen (6). Trotzdem kann es sich nicht um Dottersubstanz bei diesen Einschlüssen handeln. Denn das Verhalten gegen die Hämatoxyline ist ein anderes. OPPEL erhielt bei Behandlung der Schnitte mit Ferrocyankalium und Salzsäure nach PERLS eine deutliche Eisenreaction. Ich will daher den alten Namen „Pigmentzellen“ für sie beibehalten, obwohl ich glaube, dass der Pigmentgehalt, wie bei den Eizellen der Amphibien, nicht der wesentlichste der Factoren ist, welche sich am Aufbau dieser Zellen betheiligen.

Diese Pigmentzellen hat nämlich EBERTH bei sämmtlichen Amphibien nachgewiesen (13). Während sie aber bei *Proteus* constant vorzukommen scheinen, und ihre Menge zu den verschiedenen Jahreszeiten nur unerheblichen Schwankungen zu unterliegen scheint, sind diese Schwankungen besonders bei Salamandrinen und Tritonen ganz ungeheure. Dieselben sind deshalb äusserst interessant, weil sie dazu dienen uns die Bedeutung der Pigmentzellen zu verdeutlichen. EBERTH hat die Zeiten und Umstände ihres Auftretens besonders erforscht. Sie fehlen bei Salamandrinen während der zweiten Hälfte der kalten Jahreszeit in unseren Klimaten in den Monaten Februar und März vollständig, und in dieser Zeit hat die Leber selbst eine helle, gelbweisse Farbe; sie ist eine exquisite Fettleber. Gegen Ende März nimmt der Fettgehalt der Leber besonders stark ab, und das ganze Organ verkleinert sich. Bald treten dann die ersten Pigmentzellen auf, um in den nächsten Monaten der ganzen Leber makroskopisch eine tiefbraune bis schwarze Farbe durch ihre ungeheure Menge und Ueberladung mit Farbstoffen zu verleihen. EBERTH bemerkt: „Da die Verkleinerung der Salamandrinen-Leber durch Abnahme ihres Fettes bei gleichzeitiger Pigmentaufnahme ihrer Stromazellen mit der Entwicklung der Geschlechtsstoffe collidirt, so ist es wohl zweifellos, dass beide Vorgänge in einem causalen Zusammenhang mit einander stehen.“ Da ich nach den Befunden OPPEL's, die ich bestätigen konnte, annehme, dass es sich nicht um eine blossе Wanderung von Pigment handelt, das sich in Stromazellen der Leber ablagert, wie EBERTH meinte, sondern dass diese unter anderen pigmenthaltigen Zellen selbst von aussen her, besonders aus dem Darm, in die Leber der Amphibien einwandern, so möchte ich die zeitlichen Beziehungen der Wanderungen der Pigmentzellen zur Entwicklung der Geschlechtsproducte als Phänomene derselben Ursache auffassen. Die zu Ende der kalten Jahreszeit ausgehungerten Thiere treten mit Anfang April in eine Periode der colossalsten Stoffwechselvorgänge ein, und diese äussern sich gleicher Weise in der Bildung von Geschlechtsproducten wie dem Transport von uns zur Zeit unbekannten Substanzen aus dem Darm in die in Folge der Inanition geleerte Reservekammer des Körpers, die Leber.

EBERTH giebt an, dass die Coecilier, *Bombinator igneus* und die Jugendformen des Frosches die centralen Pigmentzellen nicht besitzen, und dass diesen Thieren nur eine Randschicht von Zellen zukommt,

die wir jetzt als lymphatische Zone kennen. *Bombinator* konnte ich nicht selbst untersuchen. Jedoch wiesen von den Brüdern SARASIN gesammelte Exemplare von *Ichthyophis glutinosus*, die mir Herr Professor SEMON zur Verfügung stellte, ziemlich grosse und zahlreiche, mit Pigmentzellen gefüllte Lymphsäcke in ihrer Leber auf. Dasselbe haben für *Coecilia* SHORE und JONES (41) angegeben. Also auch bei Gymnophionen scheint eine Periodicität im Auftreten dieser Wanderzellen zu bestehen (Fig. 12).

Die Anuren machen nach EBERTH in der That eine Ausnahme insofern, als bei ausgewachsenen Thieren Pigmentzellen ausserhalb des Blutgefässsystems immer sehr spärlich vorhanden sind, und auch das Auftreten und Schwinden derselben zwar nachgewiesen ist, jedoch bei verschiedenen Thieren zu derselben Zeit solche Pigmentzellen sich finden und fehlen können. Bei einem Exemplar von *Rana fusca*, das ich untersuchte, lagen spärliche, aber äusserst pigmentreiche Zellen zu mehreren oder einzeln in den Lymphscheiden der Gefässe, und bei solchen, welche zufällig wenig Pigment enthielten, oder bei denen dieses während der Behandlung herausgefallen war, liess sich ein typischer, wurstförmig gebogener oder fragmentirter Kern nachweisen (Fig. 27). Bei den anderen Zellen ist vom Kern meist gar nichts zu sehen. Diese Pigmentzellen haben also dieselbe leukocytaire Natur wie die oben beschriebenen.

Ich habe diesen höchst auffälligen „Batrachier-Typus“ deshalb so eingehend berücksichtigt, weil die eigentlichen Leberzellen der Amphibien nicht unbeeinflusst von den grossen Zellansammlungen in ihrer Nachbarschaft bleiben.

Fast alle Autoren sind sich darüber einig, dass die Amphibien-Leber einen rein tubulösen Bau besitzt. HERING (19) hat Frösche und Salamander untersucht und führt für die Amphibien-Leber den Vergleich HYRTL's an, welcher sich die Blutgefässe wie ein im Raum ausgebreitetes Gitterwerk von Eisenstäben vorstellt, durch dessen Lücken ein feines Drahtgitter, die Gallencapillaren, durchgeflochten ist. „Draht- und Eisenstäbe stehen überall um den Durchmesser einer Leberzelle von einander ab“, fügt HERING hinzu. EBERTH (12) bestätigt diesen Bau im Allgemeinen, beschreibt aber ausser den netzförmig sich verbindenden Schläuchen einmal blind endigende Tubuli und ferner von den Centralcapillaren abgehende spärliche Seitencapillaren, welche zwischen die Zellkanten oder -wände der Leberzellen des Schlauches eindringen. Sie erreichen höchstens den halben Durchmesser einer Leberzelle, selten mehr. RETZIUS (38) konnte Netzbildungen der Gallencapillaren nicht nachweisen und sagt nur, dass in dickeren Schnitten oder ungünstigen Stellen Netzbildungen durch Ueberkreuzungen vorgetäuscht werden können. Er nimmt das Vorhandensein zahlreicher blinder Seitencapillaren an. Letztere sah auch R. KRAUSE (25) bei *Salamandra maculata* und zwar zwischen den Flächen benachbarter Leberzellen verlaufen. Derselbe Forscher giebt auch an, dass von diesen Seitenzweigen und von dem Hauptstamme feine, am Ende oft kolbig anschwellende Aeste in das Innere der Leberzellen selbst eindringen, und dass bei *Siredon pisciformis* nicht nur Seitenäste in die Leberzellen hineinführen, sondern die Gallencapillaren selbst direct den Leib der Leberzellen durchbohren. Schliesslich haben J. W. FRASER und E. HEWAT FRASER (14) minutiöse inter- und intracelluläre Gänge in vom Gefässsystem aus injicirten Frosch-Lebern gesehen, die sie für Blutserumcapillaren halten.

Die Leber der Urodelen bietet der Untersuchung Schwierigkeiten, weil in Folge der Grösse der Zellen wir in unseren Schnitten immer nur verhältnissmässig kleine Ausschnitte der Tubuli vor Augen haben. Selbst die Bilder, welche dicke Schnitte liefern, sind recht unübersichtlich. Die Benutzung von Schnittserien ist aber dadurch erschwert, dass es nicht immer leicht ist die entsprechende Stelle im Nachbarschnitt wiederzufinden.

Am ausgeprägtesten fand ich den „Amphibientypus“ der Leber bei *Proteus anguineus*. Dass es bei diesem Thier typische Leberschläuche giebt, erkennt man an dem Vorkommen rings von Blut umspülter Querschnitte solcher. Diese bestehen meist aus 3 oder 4 Zellen, welche sich um ein centrales Lumen lagern

(Fig. 21). Doch giebt es auch Querschnitte aus nur 2 Zellen bestehend, zwischen deren an einander grenzenden Flächen die Gallencapillare gelegen ist (Fig. 8). Schon auf den Querschnitten, noch deutlicher bei Seitenansichten der Centralcapillaren sieht man zahlreiche Seitenäste von ihnen ausgehen. Dieselben haben die wechselndsten Formen. Bald tropfenförmige oder sackartige, bald glattwandige oder vielfach ein- und ausgebuchtete, kurze oder lange Ausstülpungen der Centralcapillare stellen sie vor. Häufig sieht man sie — bei Seitenansichten eines Tubulus — von der Centralcapillare abgehen und auf der Grenzlinie zwischen zwei Zellen liegen. Hat man in günstigen Fällen diese Seitencapillaren im Querschnitt vor sich, so liegt auch dieser in einer Zellgrenze. Daraus ist zu schliessen, dass die Seitenanhänge der Centralcapillaren zwischen den Flächen der Leberzellen liegen. Aber es kommt doch sehr oft vor, dass sowohl diese Seitencapillaren als auch besonders die Centralcapillaren scheinbar im Innern von Leberzellen sich befinden. Darin gleicht *Proteus* ganz dem Axolotl, für welchen ja KRAUSE thatsächlich einen intracellulären Verlauf angegeben hat (Fig. 10, 11).

Es kommt dies daher, weil es oft sehr schwer hält die Zellwände von der Fläche aus wegen des dünnschichtigen, wenn auch meist dicht verfilzten, Ektoplasmas wahrzunehmen. Hat man nun eine Stelle vor sich, wo die Centralcapillare aus irgend einem Grunde über die Fläche von Zellen verläuft, also z. B. eine Stelle, wo der Leberschlauch nur aus zwei Zellen sich zusammensetzt, dann sieht es freilich oft ganz so aus, als ob die Capillare durch die Zelle hindurch liefe, wenn nämlich die Berührungswand beider Zellen senkrecht zur optischen Axe liegt. Häufig freilich sieht man auch dann die Zellwand und kann sich überzeugen, dass die Capillare in ihr liegt. Aber sieht man die Zellwand nicht, so darf man keine weiteren Schlüsse über die Lage der Capillare zu ihr aus diesem negativen Befund ziehen. Unter den vielen Fällen, in denen auf den ersten Blick Central- oder Seitencapillaren intracellulär zu liegen schienen, hielt keiner einer kritischen Betrachtung Stand, wenn ich mir vergegenwärtigte, dass man Zellwände mit Sicherheit nur im Querschnitt erkennen kann. Auch das Verhalten zu den Kernen, das KRAUSE für besonders beweisend hält und so beschreibt, als ob die Capillare gewunden im Innern der Zelle um den Kern herumlaufen könnte, kann mich nicht überzeugen. Die Kerne liegen doch eben oft in unmittelbarer Nähe der Zellwand und so kann bei besonderer Schnittrichtung auch eine intercelluläre Gallencapillare sich um den Kern in dessen nächster Nachbarschaft herumschlängeln. Ich sah selbst übrigens solche Bilder nicht, wo wirklich die Capillare in nächster Nähe des Kerns gelegen hätte. Voll beweiskräftig scheinen mir auch hier, wie überall bei der Beurtheilung der Lage der Gallenwege zu den Leberzellen, nur solche Bilder, welche die Capillaren im Querschnitt zeigen. Lägen dieselben wirklich intracellulär, dann müssten, bei der Häufigkeit namentlich der Seitencapillaren und der Weite der Capillaren überhaupt, sehr häufig Zellen zu sehen sein, in deren Innerem man eine Gallencapillare im Querschnitt sähe. Auch da darf man sich durch Vacuolen oder Fetttropfen nicht täuschen lassen. Aber

bei nicht zu dünnen Schnitten lassen sich ja die Capillaren auch in die Tiefe immer bequem verfolgen und cylindrische Körper von kugligen leicht unterscheiden. Ich konnte Querschnitte von Gallencapillaren in intracellulärer Lage nie finden, in intercellulärer sah ich sie massenhaft. Ich will gleich bemerken, dass bei *Siredon pisciformis*, dem Object KRAUSE's, und bei *Salamandra maculosa* derselbe Befund erhoben werden konnte, so dass ich die Lage der Gallencapillaren und ihrer Seitenäste bei Urodelen als intercellulär bezeichnen muss. Etwas anderes ist es freilich, ob nicht in Fällen, wo die Seitencapillaren wie mit Tröpfchen

Fig. 4a.

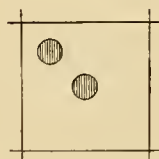


Fig. 4b.

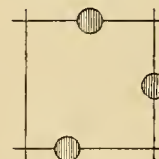


Fig. 4a. Schema intracellulärer Gallencapillaren auf dem Querschnitt.

Fig. 4b. Schema intercellulärer Gallencapillaren auf dem Querschnitt.

besetzt sind, solche sich in die Leberzellen einbuchten können (Fig. 21). Jedenfalls handelt es sich dabei immer um geringe Einbuchtungen der Gallencapillare in die Zellen hinein und nicht im geringsten um Durchsetzungen grösserer Strecken der Zellsubstanz oder gar der ganzen Zelle.

Die Gallencapillaren des *Proteus* sind einmal durch ihre Weite und dadurch ausgezeichnet, dass sie ringförmige, sehr dicht auf einander folgende Einschnürungen besitzen, welche die Peripherie der Capillare zum Theil oder ganz einnehmen und entweder senkrecht oder schräg zur Axe stehen. Dieselben finden sich auch bei *Siredon* (Fig. 23). Von der Innenfläche der Capillaren aus erscheinen die Firsten dieser Einschnürungen als Linien und die Capillarwand zwischen diesen als homogene Masse. Als solche hat KRAUSE sie für *Siredon* beschrieben.

Ich fand bei *Proteus* cytozonale Maschen der Gallencapillaren in dickeren Schnitten und zwar solche, die uni- und pluricellulärer Natur waren. Netzbildungen der Gallencapillaren, welche innerhalb der Drüsenschläuche gelegen sind, bedeuten immer Abweichungen vom reinen Schema einer schlauchförmigen Drüse und fordern zur näheren Untersuchung des Grades dieser Abweichung auf. Um mir bei der *Proteus*-Leber hierüber Sicherheit zu verschaffen, sah ich mich genöthigt Reconstructionen mehrerer Schnitte vorzunehmen. Es fällt schon an schwach vergrösserten Bildern der *Proteus*-Leber auf, dass viele der Zellbalken auf lange Strecken hin aus einzelnen an einander gereihten Zellen bestehen (Fig. 9). Man würde danach erwarten, dass die Tubuli grösstentheils nur aus zwei Zellen im Querschnitt beständen. Aber Querschnitte mit zwei Zellen gehören zu den Seltenheiten. Andererseits bemerkt man auch Inseln von Leberzellen bei schwacher Vergrösserung, in welchen drei und mehr Zellen nach jeder Richtung neben einander liegen. Das scheint dagegen zu sprechen, dass die Tubuli im Querschnitt im Maximum nur aus vier Zellen bestehen. Aber solche Stellen sind vieldeutig und zur Entscheidung unserer Frage wenig geeignet. Sie entstehen beispielsweise da, wo der Schnitt eine Verästelungsstelle eines grosszelligen, aber typischen Drüsenschlauches so getroffen hat, dass die einzelnen Tubuli an ihren Wurzeln durchschnitten sind. Schliesslich fällt uns beim *Proteus* auf, dass an so vielen Stellen seiner Leber die Centralcapillare zwischen den Flächen der Leberzellen verläuft, ein Verhalten, das bisher doch nur bei Säugethieren bekannt war, denen ein rein tubulöser Bau sicher fehlt. Alles dies bestätigt das Bestehen von Abänderungen des tubulösen Baues der *Proteus*-Leber, ohne über die Natur derselben genaue Auskunft zu geben.

Ich griff deshalb zur Reconstruction und wählte dazu an und für sich dicke Schnitte (20 μ). Zunächst musste in diesen die Zusammengehörigkeit eines kleinen Zellterritoriums festgestellt werden. Es wurden deshalb bei schwacher Vergrösserung grössere Parthien, die leicht in den auf einander folgenden Schnitten als zu einander gehörig nach dem Gefässverlauf sich nachweisen liessen, mit dem Prisma auf Pauspapier gezeichnet, die Gefässe, Lymphsäcke und Zellkerne besonders markirt, und dann bei Immersion diejenigen Kerne bezeichnet, welche vom Messer zerschnitten waren. Indem ich nun nach einem grösseren Gefäss, das durch alle Schnitte hindurchging, die Zeichnungen ausrichtete, gelang es, die Theilstücke der zerschnittenen Kerne zur Deckung zu bringen. Damit war zugleich festgestellt, wie die nicht vom Messer getroffenen Kerne zu einander lagen, und ich konnte mir aus dieser grösseren, im Groben reconstruirten Parthie der Leber eine passende Stelle aussuchen. Diese zeichnete ich von neuem nach dreien meiner Schnitte auf Pauspapier mit Hülfe der Immersionslinse und des Prismas, diesmal mit den Details wie Zellwand und Gallencapillaren. Dann legte ich meine Zeichnungen so auf einander, dass wieder die zugehörigen Kernfragmente sich deckten. Die Probe auf die Richtigkeit der Reconstruction liess sich aus dem Verhalten der Gallencapillaren entnehmen, deren vom Messer erzeugte Durchschnitsstellen auf einander passen mussten und dies auch wirklich thaten. Das Resultat der Reconstruction von zwei Schnitten habe ich in der Fig. 22 wiedergegeben. Ich konnte auch noch den dritten Schnitt genau auf diese Zeichnung projiciren und dann

die Anordnung der Zellbalken bis auf eine Dicke von $60\ \mu$ verfolgen. Doch zeichnete ich diesen dritten Schnitt nicht mehr ein, da sonst die Abbildung zu unübersichtlich geworden wäre.

Man sieht in dieser reconstruirten Parthie einmal, dass zwei cytozonale Maschen aneinanderstossen. Die eine derselben ist unicellulär, die andere pluricellulär. Diese Maschen umgeben die Zellen nicht an ihrem grössten Umfange, sondern umkreisen nur einen Theil einer oder Theile mehrerer Zellen. Denn die unicelluläre Masche erreicht weder die Grösse einer Zelle, noch überschreitet die pluricelluläre die Flächendimension einer einzigen. Der nach unten abgehende „Balken“ besitzt die Breite nur einer Zelle. Als solcher setzt er sich durch die ganze Dicke von $60\ \mu$ fort, und auf der Zeichnung sind allein schon drei Zellen unter einander zu erkennen, welchen sich im dritten Schnitt noch der Beginn einer vierten anreihet. Die Gallencapillaren liegen hier zwischen den Zellflächen. Ein tubulöser Bau ist also nicht mehr vorhanden. Die Zellen sind statt zu einem Schlauche, zu einer einschichtigen Platte angeordnet, und der „Leberbalken“, den wir auf dem einzelnen Schnitte sehen, ist ein Kunstproduct: er ist erst mit dem Mikrotommesser aus der Zellenplatte herausgeschnitten. Dort aber, wo die beiden Capillarmaschen liegen, sehen wir eine zwei- oder mehrschichtige Platte schräg von der Fläche.

Stellen wir uns vor, dass in dem Balkenwerk der Leberzellen, wie es etwa bei Fischen besteht, die regelmässig runden Balken stellenweise ersetzt sind durch Bretter und dass diese meist kurzen Bretter von verschiedener Dicke sein können. Auch die Balken sind bald dicker, bald dünner. Es entsteht dann ein ziemlich complicirt gebautes Gerüstwerk, das uns am ehesten den Bau der *Proteus*-Leber versinnbildlichen kann. Balken giebt es da noch: dicke, die auf dem Querschnitt vier- oder dreizellig sind, dünne, welche nur zwei Zellen besitzen. Beide sind in ihrem Centrum der Länge nach durchbohrt: von den Gallencapillaren. Da wo die Platten oder Bretter beginnen, haben wir es mit einer in der Fläche ausgebreiteten Schicht von Zellen zu thun, und zwar bei den dünnen Brettern mit einer einzelligen Schicht, bei den dicken mit einer zweizelligen. Die Bohrungen der Balken setzen sich auch in die Bretter fort, aber in letzteren winden sie sich wie Löcher eines Bohrwurms, sich hin und wieder verbindend, um schliesslich beim Uebergang in die Balken in deren Centralbohrungen zu münden. So das Verhalten der Gallencapillaren.

Bei solchen Veränderungen des Gerüstwerks der Leberzellen muss natürlich auch das die Lücken desselben genau ausfüllende zweite Gerüstwerk, das der Gefässe, entsprechend geändert sein. Und das ist in der That der Fall. Die grossen Lymphsäcke der Gefässe nehmen den Raum ein, welcher durch die Verringerung des Durchmessers der Leberbalken und Ausbreitung der Leberzellen zu Platten beim *Proteus* frei wird.

Die übrigen von mir untersuchten Urodelen, *Siredon pisciformis* und *Salamandra maculosa*, bieten weniger deutliche, aber immerhin nachweisbare Abweichungen vom tubulösen Bau. *Siredon* weist wie *Proteus* Centralcapillaren auf, welche häufig zwischen den Flächen zweier Zellen verlaufen und die dann nur durch den halben Durchmesser einer Zelle von den Gefässen getrennt sind. Auch kommen bei *Siredon* cytozonale Maschen vor, wie GOLGI-Präparate mich lehrten (Fig. 17). Diese sind zum Theil kleiner als ein Zellenumfang und gleichen also auch darin den bei *Proteus* beobachteten. Bei *Salamandra* hat schon EBERTH eine unicelluläre Masche an seinen Injectionspräparaten gesehen und abgebildet (12, Taf. I, Fig. 5), ohne ihrer aber im Text seiner Arbeit Erwähnung zu thun. Kleinere Zellplatten mit unregelmässig vertheilten Capillaren finden sich auch hier (Fig. 16). Ueber den Umfang der Abweichung des tubulösen Baues bei *Siredon* und *Salamandra* ist es schwierig Genaueres zu sagen, da ich eine grössere Reconstruction nicht unternahm. Jedenfalls kommen bei beiden viele reine Tubuli vor mit durchschnittlich drei Zellen im Querschnitt. Vom *Triton* sagt LANGLEY: „The newt liver appears to me to depart largely from the tubular type of gland and to resemble in structure rather the mammalian than the ordinary (!) amphibian liver“ (30).

Die Lebern von *Siredon* und *Salamandra*, welche ich anfangs untersuchte, waren Winterlebern, die von Melanose nichts zeigten. Das Netzwerk der Gefässe wies nur die geringen Veränderungen auf, welche die an der Peripherie sehr dichten, im Innern der Leber nur hin und wieder in Form kleiner Inseln auftretenden Ansammlungen lymphatischer Elemente bewirken. Diese Leukocyten sind zum grossen Theil Mastzellen. Bei einem Vergleich einer melanotischen Leber des Salamanders mit einer pigmentfreien unterschied sich aber erstere nicht nur durch die vielen und grossen Ansammlungen von Pigmentzellen von der letzteren, es fanden sich vielmehr auch Unterschiede im eigentlichen Leberparenchym. In der Pigmentleber war nämlich an Stellen, wo zwischen zwei Pigmentinseln die Leberzellen einreihig hintereinander lagen, die centrale Gallencapillare flächenständig. In der Winterleber dagegen fanden sich nur typische kantenständige Centralcapillaren.

Die Seitencapillaren vom Salamander und Axolotl sind sehr stark entwickelt und zwischen den Zellen, an ihren Flächen, gelegen. Häufig tragen sie, namentlich bei *Siredon*, an ihrem Ende kleine Ausstülpungen, die nach allen Richtungen, theils zwischen die Zellen, theils in die Zellen hineinragen (Fig. 23).

Die Leberzellen der Urodelen haben häufig wegen ihrer Grösse genaue Beschreibung erfahren. Die Verdichtungen der ektoplasmatichen Zone in der Nähe der Gallencapillaren hat schon FLEMMING (Zelle) beschrieben. An ihnen kann man manchmal die Zellwand auch bei Ansicht senkrecht zur Fläche erkennen. Bei *Proteus* sah ich in den Zellen homogene Kugeln, die sich bei Hämatoxylin-Eosinfärbung schwach rosa, mit BIONDI'schem Gemisch dunkelziegelroth und bei Anwendung von Eisenhämatoxylin-Bordeaux R gar nicht tingirten. Bei *Siredon* waren auch in meinen Präparaten die von KRAUSE beschriebenen ringförmigen Granula zu sehen (Fig. 3). Der Zellleib ist bei allen Urodelen aus einem fädigen Maschenwerk zusammengesetzt, in dessen Knotenpunkten zahlreiche Körnchen zu liegen scheinen. Bei *Proteus* färben sich diese mit BIONDI ziegelroth, während die Maschen mehr blauroth aussehen. In den Maschen liegen reichliche Fettkügelchen.

Von den Anuren untersuchte ich *Rana fusca*. Die Frosch-Leber besitzt erheblich kleinere Zellen als die Urodelen-Leber und ist daher leichter in Schnitten zu studiren. Die Tubuli wiesen auf dem Querschnitt bald drei Zellen auf, aber auch vier, fünf und sogar sechs Zellen. Neben diesen Schwankungen in der Zusammensetzung der Balken giebt es auch Stellen, wo Zellplatten statt der Schläuche vorhanden sind, in denen mehrere Gallencapillaren verlaufen (Fig. 28); man sieht Querschnitte von Gallencapillaren zwischen zwei Zellen an deren Fläche (Fig. 27), die übrigens HERING auch schon in einem Fall beim Laubfrosch gesehen hat (19, 2. Abhdl., Fig. 1); schliesslich konnte ich mit der Chromsilberimprägnation cytozonale Maschenbildungen nachweisen (Fig. 18). Doch kann man sich bei der Frosch-Leber trotz dieser deutlichen Abweichungen vom tubulösen Bau leicht überzeugen, dass die typischen Schläuche weitaus in der Ueberzahl vorhanden und nur hie und da Abänderungen erfahren haben. Ausserdem lassen meine GOLGI-Präparate mit grosser Deutlichkeit vasonale Netzbildungen in grosser Zahl erkennen (Fig. 19).

Seitencapillaren sind in der Frosch-Leber auch vorhanden; doch sind dieselben nur klein. Sie liegen intercellular.

In den Leberzellen fielen mir längliche Körper auf, die meist nahe der Zellmembran liegen oder in directer Berührung mit ihr stehen (Fig. 28). Von den intracellulären Serumcapillaren (FRASER) konnte ich nichts bemerken.

Die Amphibien-Leber besitzt ziemlich reichlich entwickelte Gitterfasern, welche die Gefässe begleiten. Fibrilläres Bindegewebe ist in der Umgebung der Blutcapillaren nur spärlich oder gar nicht vorhanden. Eine Ausnahme machen die Anuren, bei welchen eine reichliche Bindegewebswucherung von den grossen Gefässen bis auf die Gefässscheiden der kleineren zu verfolgen ist (Fig. 20).

B. Ontogenetischer Befund. (Vergl. Taf. XXVII, XXVIII.)

Um über die Entstehung der Netzbildungen der Gallencapillaren nähere Aufklärung zu erhalten, untersuchte ich Larven von *Salamandra maculosa*. Von zwei ungefähr gleich grossen Larven, den jüngsten, die mir zur Verfügung standen¹⁾, hatte die Leber der einen rein netzig-tubulösen Bau. Im Centrum der Leberbalken verlief die Capillare, die keine Seitenäste aufwies (Fig. 13). Bei der anderen Larve waren Seitenäste als kleine Ausstülpungen zwischen den Zellenflächen zu sehen (Fig. 26). Bei einer Larve von 37 mm Länge waren diese Seitenäste zu ausserordentlich weit und viel verzweigten und gewundenen Capillaren ausgewachsen (Fig. 25). Man hat hier dieselbe Schwierigkeit der Bestimmung darüber, ob sie inter- oder intracellular gelegen sind, wie bei ausgewachsenen Thieren. Die Beweiskraft der Capillarquerschnitte lässt aber auch hier nicht im Stich. Die Seitencapillaren sind in diesem Stadium so zahlreich, dass viele Zellen auf mehreren ihrer Flächen solche aufweisen. Tubuli mit solchen Zellen haben eine entfernte Aehnlichkeit mit Bildern aus Säugethier-Lebern, wie HERING sie gegeben hat, nur mit dem Unterschiede, dass bei den Salamander-Larven die Gefässcapillaren an den Kanten der Zellen fehlen (Fig. 15). Der tubulöse Bau schliesst das natürlich aus. Die Seitencapillaren reichen mit ihren Aesten bis dicht an die Gefässcapillaren heran, doch nur so weit, dass immer noch eine schmale Brücke Zellsubstanz zwischen beiden bestehen bleibt (Fig. 25). Auch den Zellkanten nähern sie sich, und an diesen können Verschmelzungen von Aesten verschiedener Seitencapillaren stattfinden. Dadurch entstehen die cytozonalen Netzbilder, die ich in diesem Stadium schon vereinzelt fand. Der Zellkern liegt nicht in der Masche, sondern deutlich über oder unter ihr, ein Zeichen dafür, dass die Masche der Zelle nur anliegt, nicht ihre Mitte umkreist (paracytische statt pericytischer Lage) (Fig. 14).

Zusammenfassung.

- 1) Die Leber der Amphibien ist keine rein tubulöse Drüse.
- 2) Das Gefässsystem, das bei dem rein schlauchförmigen Typus aus einem Gerüst gleich dicker Balken bestehen müsste, ist erweitert durch Lymphsäcke, welche aus den Gefässscheiden hervorgegangen sind und welche, bald ständig, bald periodisch, mit „Pigmentzellen“ gefüllt sind.
- 3) Die Leberzellenbalken sind auch nicht überall gleich dick. Es kommen Verschmälerungen vor einmal durch Abnahme der Zahl der Zellen, welche den Querschnitt eines Balkens zusammensetzen, ferner durch Auseinanderweichen der Zellen zu Platten. Vergleichen wir die Leber mit einem Gerüst, so ist dieses aus Balken und Brettern gezimmert.
- 4) Die Gallencapillaren bestehen aus Central- und Seitencapillaren. Letztere sind bei den Urodelen sehr lang und manchmal verzweigt. Bei allen Amphibien liegen sie intercellular. Ebenso die Centralcapillaren, welche auch über die Flächen der Zellen verlaufen können und häufig nur durch einen halben Zellendurchmesser von den Blutcapillaren getrennt sind.
- 5) Die Amphibien-Leber ist eine netzförmige Drüse, wie die vazozone Netze der Gallencapillaren beweisen. Cytozonale Netze finden sich häufig zu mehreren in den Zellplatten. Sie entstehen entwicklungsgeschichtlich aus der Verschmelzung von Seitencapillaren.
- 6) In den Leberzellen des Frosches giebt es Nebenkörper.

¹⁾ Ich benutzte Serien, bei denen die Länge der Larven leider nicht notirt war; nach der Anzahl der Schnitte zu urtheilen, waren die Thiere jedenfalls kürzer als 37 mm.

Es entsteht nun die Frage, in welchen Beziehungen die Abänderungen der beiden Balkenwerke der Amphibien-Leber, nämlich die Umgestaltungen des Gefäß- speciell Lymphsystems und der Leberschläuche zu einander stehen. Das Gefäßsystem ist dasjenige, welches an Masse zugenommen hat. Denn zu den Blutgefässen sind oft enorm grosse Lymphsäcke hinzugetreten. Beim *Proteus* nehmen dieselben sogar einen gleich grossen Raum wie die eigentlichen Leberzellen ein. Sind diese Wanderzellenansammlungen in der Leber erst möglich geworden, nachdem die Veränderung im tubulösen Bau des Leberparenchyms eingetreten war? Oder ist umgekehrt die Schlauchform der Leberbalken durch die Ausdehnung des Lymphsystems umgeformt worden?

Bei *Myxine* fanden wir geringe Abweichungen vom tubulösen Bau im Auftreten dichotomischer Verzweigungen der Centralcapillare mit nachfolgender Vereinigung der Aeste zu einer cytozonalen Masche, welche den Leberzellen ermöglicht sich gegen einander etwas zu verschieben und die strenge Anordnung des tubulösen Drüsenschemas zu verlassen. Diesen ganzen Vorgang versuchte ich mit dem Bestehen von blinden Seitencapillaren bei *Myxine* in ursächlichen Zusammenhang zu bringen.

Bei den Amphibien sind aber die Seitencapillaren in weit höherem Maasse entwickelt, und da sie auf den Zellflächen verlaufen, sind Anastomosenbildungen derselben unter einander sehr viel eher möglich als bei Capillaren, deren Lage auf die Zellkanten beschränkt ist (wie bei *Myxine*). Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass solche Anastomosen in der That zu Stande kommen. Damit sind alle Bedingungen zum Auseinanderweichen der Zellen und zum Aufgeben des streng tubulösen Baues gegeben. Die Leberzellen werden durch die Seitencapillaren, mit denen sie in Berührung bleiben, immer einen Abzugskanal für ihre Secrete zur Verfügung haben, auch wenn die Verbindung mit der Centralcapillare nicht mehr besteht. Es ist das im Princip nichts anderes als das Zurückweichen der Belegzellen in Fundusdrüsen oder der Lunulae in den Speicheldrüsen vom centralen Drüsenlumen. Nur sind die Bewegungen der Zellen um so freier, je entwickelter die Secretgänge sind. Die netzartigen Verbindungen derselben sichern den Abfluss des Secretes so, wie die Wundernetze und allgemein die Anastomosenbildungen der Hautarterien an Stellen des Körpers, welche der Compression durch Druck ausgesetzt sind, den Fortbestand der Blutcirculation garantiren. Endlich mag auch der Umstand nicht unberücksichtigt bleiben, dass dem Auseinanderweichen der Zellen nicht das Hinderniss starker bindegewebiger Umhüllungen der Drüsentubuli wie bei anderen Drüsen im Wege steht. Ja es ist bei der Leber der Amphibien wie der der Fische und Reptilien immer noch fraglich, ob sie überhaupt eine Basalmembran wie manche andere Drüsen besitzen. Auch ich konnte mich von dem Vorhandensein einer solchen an meinen Präparaten nicht überzeugen.

Die Möglichkeit des Auseinanderweichens der Leberzellen zur Bildung von Zellplatten, wie wir sie namentlich bei *Proteus* kennen lernten, ist also in inneren Gründen, in der besonderen Entwicklung der Secretabfuhrwege gegeben, und das Beispiel von *Myxine* lehrt, dass die Anfänge von Veränderungen des tubulösen Baues bei Thieren sich finden, welche in ihrem Gefäßsystem Veränderungen wie bei dem der Amphibien nicht aufweisen.

Nun besitzen die Batrachier unter den Amphibien nach EBERTH's Beobachtungen die mit Pigmentzellen erfüllten Lymphsäcke in ihrer Leber nicht. Die Melanose tritt bei ihnen unregelmässig auf, ist zum grössten Theil an Elemente der Blutgefässe selbst gebunden, und die Ausbildung der lymphatischen Räume in der Leber ist bei den Frosch-Larven eine grössere als bei den ausgewachsenen Thieren. Wenigstens kommt den Larven eine lymphatische Randschicht der Leber zu, welche den ausgebildeten Thieren gänzlich fehlt. Die Batrachier sind also Thiere, bei denen die Melanose der Leber in Rückbildung begriffen ist. Würde die Ausbildung der Lymphsäcke in der Amphibien-Leber nur eine Folge der Abänderungen im tubulösen Bau der Leber sein, indem überall da, wo eine Abplattung der Leberbalken stattfindet, sich

Lymphansammlungen einstellen könnten, so wäre es wahrscheinlich, dass da, wo diese Lymphkörperansammlungen verschwinden, wie beim Frosch, die Abweichungen vom tubulösen Bau in unverändertem Maasse bestehen blieben. Die Frösche weisen aber solche Abweichungen in weit geringerem Grade auf als die Urodelen, und während bei *Proteus*, der unter den von mir untersuchten Species die weitaus grössten Lymphsäcke besass, auch die Plattenbildungen der Leberzellen am augenfälligsten waren, hielt es bei *Rana* schwer überhaupt solche zu finden. Beweisender noch ist das Verhalten der Salamanderleber, die vor Eintritt der Melanose nur mehrzellige Schläuche und Platten mit kantenständigen Centralcapillaren aufwies, im pigmentirten Zustand dagegen in Schnitten zwischen den Anhäufungen der Pigmentzellen eine einreihige Aufstellung der Leberzellen mit flächenständigen Centralcapillaren an manchen Stellen zeigte. Hier folgt deutlich die Veränderung des Leberparenchyms zeitlich dem Eintritt der Melanose.

Ich denke mir also das Verhältniss zwischen Leberparenchym und Gefässsystem so, dass durch die hohe Entwicklung und Verzweigung der Gallenabfuhrkanäle die Leberbalken gleichsam in einem labilen Gleichgewicht sich befinden, und dass das Auftreten an sich so zarter Gebilde, wie der mit „Pigmentzellen“ gefüllten Lymphsäcke in den Gefässcheiden und deren Nachbarschaft, genügt, um das gleichmässige Balkenwerk der Leberzellen in ein Gerüst von dicken und dünnen Balken, von dicken und dünnen Platten umzumodeln. Ich lasse es unentschieden, ob bei diesem Process die Leberzellen in die neue Lage passiv hineingedrängt werden, oder ob die einwandernden Pigmentzellenmassen mehr als Reiz wirken und active Wanderungen und Verschiebungen der Leberzellen hervorrufen. Kerntheilungsfiguren sind in solchen Lebern, die gerade ins Stadium der Melanose eintreten (*Salamandra maculosa*, *Triton alpestris*) nicht vorhanden. Es beweist dies freilich nichts gegen die Activität der Leberzellen; denn Untersuchungen am *Triton*-Ei haben uns gelehrt, dass ein Ortswechsel der Zellen bei Wachsthumsvorgängen unabhängig von Zelltheilungsprocessen verlaufen kann. Andererseits wissen wir von pathologischen Processen her, z. B. aus Fällen beginnender Leukämie, dass Lymphocytenansammlungen im Stande sind den Verband der Leberzellen zu sprengen. Nach dem Befund bei der Leber der Anuren scheint nach dem Verschwinden der Lymphsäcke die tubulöse Form der Leber, wenn auch nicht überall, sich wiederherstellen zu können. Dafür spricht auch der Vergleich melanotischer und unpigmentirter Lebern solcher Urodelen, welche eine ausgeprägte Periodicität der Melanose aufweisen (*Salamandra*).

Es ist von Wichtigkeit zu sehen, dass dort, wo die Leberschläuche zweizellig werden oder in einzellige Platten sich umwandeln, die Gallencapillaren von den Kanten der Zellen an die Flächen wandern. Sie nehmen damit den Ort ein, welcher von den Gefässcapillaren möglichst weit entfernt ist, und zwar bleibt ihnen nach zwei Seiten nur ein Abstand von einer halben Zellenlänge von den Gefässen. Dies ist bisher nur bei den Säugethieren bekannt gewesen. Wenn wir uns vergegenwärtigen, dass von den älteren Autoren z. B. EBERTH, und namentlich von der neueren Schule die Säugethier-Leber als eine verändert tubulöse Drüse aufgefasst wird, so ist es bemerkenswerth bei den Amphibien schon einen Typus zu finden, der im Wesentlichen tubulöser Natur ist, jedoch im Einzelnen zahlreiche Abweichungen von dieser Form aufweist. Erinnern nicht die kleineren Netzbildungen der Gallenwege neben den weitmaschigen Netzen der Centralcapillaren an die Hauptnetze und Nebennetze der Säuger-Leber in der Darstellung EBERTH's? Doch verschieben wir die Besprechung der wirklichen Beziehungen zwischen Amphibien- und Säuger-Leber, bis wir letztere ausführlich behandelt haben.

RETZIUS hat auch für die Amphibien-Leber behauptet, dass sie verästelt und nicht netzförmig-tubulös gebaut sei. Da nun aber mit der GOLGI-Methode sich vasozonale Netze beim Frosch nachweisen liessen, die Injectionsmethoden durch den Nachweis solcher Netze bei Anuren und Urodelen damit gut übereinstimmen, und schliesslich bei Larven die Netze auch ohne derartige Behandlung zu sehen sind, so

halte ich die netzförmige Verbindung der Centralcapillaren für erwiesen. Blinde Endigungen von Centralcapillaren sah ich nicht. Ich halte aber auch die Frage, ob doch einige Capillaren blind endigen, für unwesentlich. Da die Maschen einen Durchmesser (beim Frosch) von $65\ \mu$ durchschnittlich besitzen, ist der Streit darüber, solange wir nur dünne Schnitte untersuchen können, ein schier endloser.

IV. Die Leber der Reptilien. (Vergl. Taf. XXIX, XXXII.)

Die Reptilien-Leber und speciell diejenige der Schlangen war ein Lieblingsobject der älteren Histologen. „... Der tubulöse Bau der Leber tritt so deutlich hervor, dass ich keinen passenderen Anfang für das vergleichende Studium der Wirbelthier-Leber wüsste“ sagt HERING, indem er an die Spitze der Darstellung seiner speciellen Untersuchungen den Befund bei der Ringelnatter stellt. Es wiederholt sich bei den Reptilien dieselbe historische Folge in den Ansichten über dieses Organ wie bei den Amphibien. EBERTH bestätigte den Befund HERING's im Allgemeinen. Beide halten die Reptilien-Leber für eine netzförmig-tubulöse Drüse. Nur nimmt EBERTH das Vorkommen wenn auch spärlicher, blind endigender Seitencapillaren an, welche HERING nicht angiebt. RETZIUS bestätigt das Vorkommen der Seitencapillaren, findet aber auch hier „keine Netze, sondern im Gegentheil eine geflechtartige Anordnung der Gallencapillaren; falls Anastomosen in der That vorkommen, sind sie gewiss viel seltener, als man angenommen hat“.

Der tubulöse Bau der Reptilien-Leber verdankt seine Uebersichtlichkeit der geringen Grösse aller Elemente, aus denen sich die Schläuche zusammensetzen. In den Schnitten sind deshalb viel grössere Abschnitte der Schläuche direct zu sehen als bei den Urodelen, bei welchen wir viel häufiger auf indirectem Wege unsere Vorstellungen über den Bau der Leber uns bilden müssen. Für die genauere Untersuchung der Leberschläuche und namentlich der Gallencapillaren mit den gewöhnlichen Fixations- und Färbemitteln ist jedoch die Kleinheit der Elemente wenig förderlich. Namentlich die Gallenwege der Schildkröten sind so ausserordentlich fein, dass man sie immer nur auf ganz kurze Strecken verfolgen kann, wie dies schon KRAUSE angegeben hat. Bei den Sauriern und Ophidiern liegen die Verhältnisse günstiger, und ich habe mich deshalb im Wesentlichen auf diese beschränken müssen.

Bei den meisten Reptilien bekam ich ausgezeichnete Färbungen der Gallencapillaren mit der Imprägnationsmethode. Indem ich die Resultate, welche diese Methode lieferte, an der Hand nicht imprägnirter, vielmehr mit Sublimatessigsäure oder Sublimatformol fixirter Präparate derselben Thierindividuen auf ihre Genauigkeit zu prüfen und mir verständlich zu machen suchte, kam ich zu einer etwas abweichenden Auffassung vom Bau der Reptilien-Leber gegenüber den früheren Schilderungen.

Die Centralcapillaren der Reptilien-Leber verbinden sich allenthalben zu Netzen. Die GOLGI'sche Methode weist dies mit unverkennbarer Deutlichkeit bei den daraufhin untersuchten Sauriern: *Platydictylus mauritanicus*, *Gongylus ocellatus*, *Anguis fragilis*, *Lacerta agilis*, *Varanus griseus* nach, bei einer Natter: *Zamenis viridiflavus* und bei einem Crocodil: *Alligator lucius*. Wie zahlreich diese Netze sich unter Umständen schwärzen, war namentlich aus den Präparaten von *Lacerta* und *Varanus* zu ersehen (Taf. XXIX). Aber neben den grossen Netzen der Centralcapillaren, die wie die Tubuli, deren Lumen sie darstellen, eine vasonale Lage besitzen, kommen auch cytozonale Maschen bei den Reptilien vor. Ich fand sie bei den Ophidiern (*Zamenis*) und Sauriern (*Varanus* und *Lacerta*) ziemlich häufig. In GOLGI-Präparaten fallen diese Maschen gegenüber den anderen durch ihre Kleinheit auf. Der Durchmesser ist so gering, dass er nicht einmal die Länge einer doppelten Zelllänge ausmacht, wie Messungen ergeben. Bei einer vasonalen Masche muss aber der geringste Abstand zwischen den Gallencapillaren grösser als die doppelte Zelllänge sein, weil ja sonst das Gefäss gar keinen Platz

hätte. Es war auch direct zu sehen, dass diese kleinen Maschen innerhalb der Zellbalken, also cytozonal, gelegen waren. Manchmal fand ich sie einzeln, hin und wieder auch zu mehreren beisammen liegend (Fig. 35, 39).

Blinde Seitencapillaren weisen die Centrallumina in Imprägnationspräparaten, wie RETZIUS richtig angegeben hat, in Menge auf. Es entsteht aber die Frage, wie viele von diesen ihre Entstehung der ausgebliebenen Schwärzung verdanken, wie viele in der That blinde Endigungen besitzen. Ausserdem muss man aber noch eine andere eventuelle Fehlerquelle in Rechnung bringen. Vergleicht man die Dicke mit Chromsilber imprägnirter Capillaren mit derjenigen von Capillaren, die man in durch Sublimat- oder Formolgemische fixirten und nachher gefärbten Leberstücken desselben Thieres sieht, so stellt sich heraus, dass die ersteren beträchtlich dicker als letztere sind, und zwar, dass sie durchschnittlich im optischen Querschnitt die doppelte Breite, oft aber noch mehr besitzen. Da die Zellkerne und Zellen, wo sie bei Imprägnationspräparaten einer Messung zugänglich sind, sich gegenüber Sublimatpräparaten nicht verändert erweisen, so kann es sich nicht um eine allgemeine Quellung bei der Imprägnationsmethode handeln. Es scheint mir vielmehr der Schluss berechtigt, dass das Chromsilber sich nicht nur im Lumen der Gallencapillaren niederschlägt und dieses erfüllt, sondern dass auch das angrenzende Ektoplasma der Leberzellen auf eine ziemliche Strecke hin geschwärzt wird. Da nun die Leberzellen zahlreiche (namentlich bei Anwendung von Chromosmiumgemischen) sich schwarz färbende Fetttropfen und auch Niederschläge in ihrem Innern bergen, kann eine Täuschung dadurch hervorgerufen werden, dass die Imprägnation solche intracelluläre Körper mit den intercellulären Capillaren vereinigt und Dinge, die räumlich nichts mit einander zu thun haben, als eins erscheinen lässt. Die Schemata Textfig. 5a und 5b werden das mehr als alle Worte verdeutlichen.

Wirkliche, nicht durch das GOLG'sche Verfahren erzeugte, blind endigende Seitencapillaren sind in der That in der Reptilien-Leber vorhanden. Bei *Varanus* (Fig. 34, 86), *Anguis* (Fig. 38), *Platydictylus* (Fig. 30), *Zamenis* und *Tropidonotus* (Fig. 85) konnte ich sie in Sublimatpräparaten mit Sicherheit nachweisen. Sie sind jedoch nicht sehr häufig, und oft kann man längere Strecken der Centralcapillaren aufs deutlichste verfolgen, ohne dass blinde Seitenäste zu bemerken wären. Ich zweifle daher nicht, dass die längeren Seitenäste der Centralcapillaren, die in Chromsilberpräparaten so häufig sind, nur die Anfänge von Verästelungen der Centralcapillaren vorstellen. Die Centralcapillaren sind häufig wie bei Fischen geknickt oder gewunden in ihrem Verlauf und von schwankender Weite (Fig. 34, 86). Ob die Seitencapillaren nur zwischen den Kanten oder auch zwischen den Flächen der Zellen liegen, kann ich mit Sicherheit nicht angeben. Das Erstere ist jedenfalls sehr häufig der Fall, wie ich mich überzeugen konnte, wenn ich Querschnitte der Seitencapillaren aufsuchte (z. B. bei *Tropidonotus* Fig. 85).

Die Tubuli der Reptilien-Leber, welche auf dem Querschnitt bei Cheloniern wie Sauriern durchschnittlich 4—5 Zellen aufweisen, sind umgeben von einem dichten Filz von Gitterfasern. Besonders schön färbten sich diese mit Chromsilber als netz- und strickleiterartige Umhüllungen der Blutgefässe bei *Platydictylus* (Fig. 29). Die grösseren Blutgefässe sind in reichliches Bindegewebe eingelagert, die kleineren entbehren desselben jedoch völlig.

Die Leberzellen der Nattern weisen sehr eigenthümliche Structuren auf. Bei schwächeren Vergrösserungen erscheint der Zellleib in meinen Präparaten von *Tropidonotus* und *Zamenis* fleckig, bald dunkler, bald heller. Dünne Schnitte, mit starken Vergrösserungen betrachtet, erweisen, dass durch eine dunkler

Fig. 5a. Fig. 5b.

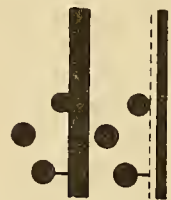


Fig. 5a. Capillare und intracelluläre Körper mit Chromsilber imprägnirt.

Fig. 5b. Capillare und intracelluläre Körper bei gewöhnlicher Färbung.

gefärbte Masse von fädig-maschigem Bau sich helle Strassen hindurchziehen, welche keine glatten Contouren gegenüber dem übrigen Protoplasma besitzen. Meist ist das Protoplasma in der Nähe der Gallencapillare dicht und nach der Gefässcapillare zu hell und heller. Hier findet man dann hauptsächlich Granula, die sich mit Osmium schwärzen. Die Intracellulargänge beginnen undeutlich in dieser Partie und bilden einen mehr oder minder deutlichen Hof um den Kern. In Windungen und in meist zahlreichen Verästelungen durchsetzen sie die dicht-fädige Partie des Zelleibes in der Nähe der Gallencapillare. Je mehr sie sich letzterer nähern, um so deutlicher heben sie sich von ihrer Umgebung ab. Bei *Tropidonotus* sah ich häufig diese Gänge in die intercellulären Kanäle münden, und zwar lagen die freien Communicationen zwischen Capillaren und Zellgängen meist in einer Zellecke, d. h. sie führten in die kurzen Seitencapillaren dieser Leber. Aber auch an den Zellflächen giebt es solche Zellstomata. Da bei sehr dünnen Schnitten, wie sie für solche Untersuchungen erforderlich sind, Kunstproducte durch das Messer sehr leicht hervorgerufen werden können, kann nur die Häufigkeit der Stomata an der Stelle, wo die Zellengänge die Capillare berühren, vor Täuschung schützen. Sie fehlen in meinen Präparaten nie an solchen Orten, wenn die Schnitt-richtung eine günstige ist. Ganz ähnliche Verhältnisse beobachtete ich bei *Anguis fragilis* (Fig. 80—85).

Bei anderen Reptilien, z. B. *Emys lutaria*, waren die ganzen Leberzellen sehr hell, und bei Osmiumbehandlung schwärzten sich überall Kügelchen in ihrem Innern. Auch bei *Anguis* war ein grosser Theil der Helligkeit der Zellen in Sublimatpräparaten auf fettartige Substanzen zurückzuführen, welche vom Alkohol während der Behandlung extrahirt worden waren. Aber gangartige Anordnungen der osmirten Granula sah ich nicht, so dass also die Zellgänge nicht etwa bloss die Matrizen von Fettansammlungen sind, welche hell aussehen, nachdem das Fett vom Alkohol ausgezogen wurde. Dass es sich um Secretstrassen handelt, beweist ihre Verbindung mit den Gallencapillaren. Es wäre interessant zu untersuchen, ob Beziehungen zwischen Ausbildung und Fehlen derselben und den Secretionszuständen der Leber bestehen, oder ob in der That einige Reptilien dieselben ständig besitzen und andere nicht.

Die Zellkerne sind nicht immer rund. Bei den Nattern haben sie oft Halbmondform, und das Chromatin ist an den Wänden ganz zusammengezogen (Fig. 85). Es sieht manchmal so aus, als ob die Zellengänge in Einstülpungen der Leberkerne sich fortsetzten. Beim *Varan* konnte ich mit aller Sicherheit solche trichterförmigen Einstülpungen der Kernmembran in das Kerninnere bis fast dreiviertel Länge des Kerndurchmessers beobachten (Fig. 86). Solche Kerne haben das Aussehen von Lymphocyten oder Nebenspermakernen, welche im Beginne der Ringbildung und Fragmentirung sich befinden. Hier mögen Beziehungen der Kernveränderungen zur Secretion vorliegen. Jedenfalls sind auch die geringen Umformungen der Kernoberfläche ähnliche Erscheinungen wie die an Kernen der Speicheldrüsen beobachteten (R. HEIDENHAIN). Kunstproducte, wie Schrumpfung oder dergl., sind sie nicht. Denn häufig ist da, wo ein besonders breiter heller Hof den Kern umgiebt, der Kerncontour regelmässig rund.

Es giebt auch in den Reptilienzellen wieder zahlreiche Einschlüsse, über deren Natur nur Einiges nach Maassgabe ihres tinctoriellen Verhaltens zu sagen ist. So bei *Varanus* hellgelbe Kugeln, bei *Tropidonotus* blaugrüne bei Anwendung von BIONDI's Dreifarbengemisch. Letztere sind nicht homogen, sondern enthalten hellere Einschlüsse (Fig. 81). KRAUSE hat für *Testudo graeca* eigenthümliche ring-, oft röhrenförmige Granula beschrieben.

Augenfälliger sind in der Nattern-Leber Nebenkörper neben den Kernen, welche sich mit BIONDI und saurer Nachbehandlung blauröthlich färben, während das Chromatin mehr dunkelblau und das Protoplasma röthlich tingirt ist. Sie umgeben oft sichelförmig den Kern, auch wohl die oben erwähnten grossen Granula, oder sie liegen als dickere Stäbchen in Ein- oder Mehrzahl zwischen Kern und Gallencapillaren. Andere sind aus Fadenwerken zusammengesetzt, die sich lockenförmig aufwinden oder wie kleine gefiederte

Blättchen aussehen. Fast regelmässig liegen sie zwischen dem Kern und der die Gallencapillare begrenzenden Zellwand. Ich suchte vergeblich mit entsprechenden Färbemethoden nach deutlichen Centrosomen in diesen Dingen. Da Kerntheilungsfiguren in den Leberzellen erwachsener Nattern fehlen, war auch leider dieser Weg verschlossen den Nachweis zu führen, dass diese Nebenkörper aus Archiplasma bestehen (Fig. 81, 83, 84, 85).

Zusammenfassung.

- 1) Die Reptilien-Leber ist im Allgemeinen netzförmig-tubulös gebaut. Jedoch ist der Typus kein reiner, wenigstens nicht bei Ophidiern und Sauriern.
- 2) Die Gallencapillaren sind meist ungleich weit und besitzen spärliche Seitencapillaren, welche zum grössten Theil an den Zellkanten liegen und nach kurzem Verlauf blind endigen.
- 3) In den Leberzellen der Nattern giebt es intracelluläre Secretstrassen, welche mit den Gallencapillaren in offener Verbindung stehen.
- 4) Die Leberzellen der Nattern enthalten Nebenkörper vielleicht archiplasmatischer Natur.

Der tubulöse Bau der Leber ist in der Reihe der Reptilien nur in geringem Grade verändert. An einzelnen Stellen ordnen sich die Zellen der Tubuli nicht um eine Centralcapillare, sondern um eine Masche, welche aus der dichotomisch sich theilenden und bald wieder verschmelzenden Capillare besteht. Die Entstehung dieser cytozonalen Netze ist dunkel. Wir fanden ähnliche in sehr primitiver Weise ausgebildet bei *Myxine* und als sehr entwickelte Bildungen bei den Urodelen. Haben wir nun bei den Reptilien wie im ersten Fall primitive Anfänge einer Abänderung des tubulösen Baues vor uns oder Reste einer einst mehr dem Amphibientypus ähnlichen Structur der Leber?

Die Reptilien-Leber enthält auch Pigmentzellen. EBERTH macht darüber nur kurze Angaben. Bei Sauriern (*Lacerta* und *Anguis fragilis*) fand er nur geringe Mengen von Pigmentzellen, welche eine gleiche Lage wie bei Amphibien besaßen. Die Schildkröten dagegen besitzen nach ihm Pigmentmassen ähnlich denen der Leber des *Proteus*. SHORE und JONES (41) bestätigen letzteres und geben für *Testudo* an, dass die Pigmentmassen die des *Triton* an Breite übertreffen. Ich untersuchte Winterexemplare von *Emys lutaria* und *Clemmys caspica* und sah in ihnen nur wenig Pigmentzellen. *Clemmys* besass dagegen mit Leucocyten enorm überfüllte Lymphscheiden der Blutgefässe. Die Pigmentzellen scheinen also bei den Schildkröten auch periodisch aufzutreten. *Platydictylus* und *Gongylus* wiesen geringe Ansammlungen von Pigmentzellen auf.

Wenn auch diese wenigen Angaben, welche ich über die Pigmentzellen der Reptilien-Leber machen kann, sehr der Ergänzung bedürfen, so ist doch so viel daraus zu entnehmen, dass gerade die niedrigst stehenden der lebenden Reptilien, die Schildkröten, zu Zeiten in ihrer Leber sehr stattliche Anhäufungen von Pigmentzellen besitzen. Die Untersucher, welche sie sahen, stimmen darin überein, dass sie den „Pigmentzellen“ der Urodelen vergleichbar sind, und so müssen wir wohl annehmen, dass es sich hier wie dort um Wanderzellen handelt, welche in Lymphsäcken eingeschlossen liegen. Die höher stehenden Saurier besitzen nur wenige Pigmentzellen.

Leider fehlen bei den Schildkröten Angaben über die Anordnung der Gallencapillaren. Mein Material gestattete mir nicht den Verlauf der Gallencapillaren wegen ihrer Feinheit genau festzustellen. Die schwarze Reaction mit Chromsilber blieb trotz aller Bemühungen bei meinen Schildkröten-Lebern aus.

Es blieb also nur der Weg der Ontogenie für eine Entscheidung der Frage offen. Eine Serie von jungen Embryonalstadien des *Platydictylus* erwies sich als geeignet Licht über die Herkunft des atypischen Leberbaues zu verbreiten. Bei diesem sehr niedrig stehenden Saurier besitzt die jugendliche embryonale

Leber nämlich eine Unzahl von Seitencapillaren, welche zwischen die Leberzellen an deren Kanten und Flächen eindringen (Fig. 31). Ob dieselben sehr lang werden, kann ich nicht angeben, da mir ältere Embryonen nicht zu Gebote standen. Jedenfalls hat die ausgewachsene Leber dieses Thieres einmal kleinere Seitencapillaren und dann auch eine viel geringere Zahl von solchen (Fig. 30).

Das Vorkommen von Lymphsäcken, die mit „Pigmentzellen“ gefüllt sind, gerade bei tief stehenden Reptilien, den Schildkröten, und das Auftreten eines stattlichen Seitencapillarsystems in frühen Embryonalstadien eines der primitivsten Saurier, des *Platydictylus*, veranlassen mich die Hypothese aufzustellen, dass die Reptilien einst ähnliche Verhältnisse wie die Urodelen im Bau ihrer Leber aufgewiesen haben, und dass die Einfachheit des tubulösen Typus bei den jetzt lebenden Formen eine secundäre ist. Wenn uns die Embryonalentwicklung lehrt, dass die Reptilien einst ein entwickelteres System von Seitencapillaren besaßen als heute, so war damit freilich meiner Auffassung nach nur die Möglichkeit gegeben Abänderungen des tubulösen Baues einzugehen. Dass dies in der That geschah, dafür spricht mit einer grossen Wahrscheinlichkeit das Bestehen derselben Ursache, welche bei den Amphibien diese Umwälzung herbeiführte, der Melanose. Diese ist bei Schildkröten noch sehr ausgeprägt, bei höheren Reptilien kaum mehr vorhanden, also bei den jetzt lebenden Reptilien in Rückbildung begriffen. Als einzige Reste der früher grösseren Abweichungen vom tubulösen Bau sind meines Wissens nur cytozonale Maschen in den Lebern ausgewachsener Thiere erhalten. Die Thatsache, dass diese manchmal zu mehreren neben einander liegen können, lässt diese Netze an sich nicht als primitive Anfänge einer Maschenbildung erscheinen. Die Verhältnisse sind also ähnliche wie bei den Anuren. Ueber die Möglichkeit einer Zurückverwandlung atypischer Leberschläuche in nahezu typische habe ich bei den Amphibien (*Salamandra*) schon gehandelt.

Es wäre möglich, dass die Rückbildung der Zahl und Länge der Seitencapillaren bei den lebenden, von mir untersuchten Reptilien Hand in Hand ging mit der Ausbildung der intracellulären Sekretstrassen, die wenigstens nach meinen Erfahrungen anderen Wirbelthierklasse nicht zukommen. Die Zellen, deren Flächen von Seitencapillaren oder deren Netzen umgeben waren und nach allen Seiten hin ihr Secret abgeben konnten, gewinnen durch intracelluläre Sekretstrassen Gelegenheit einer directeren Abfuhr ihrer Producte in den Darm. Die Leberzellen functioniren ähnlich wie die Becherzellen; doch stossen sie geringere Mengen von Paraplasma aus als letztere, entsprechend den verschiedenartigen Aufgaben, welche das Leberzellenprotoplasma zu erfüllen hat. Denn Leberzellen sind ja nicht nur Secretzellen, sondern auch Reservebehälter für Glykogen, Fett und dergl.

V. Die Leber der Säugethiere.

A. Vergleichend-anatomischer Befund.

1. Monotremen. (Vergl. Taf. XXIX, XXX, XXXI).

Die Leber von *Echidna aculeata* var. *typica* THOS. war im Burnettdistrict von Herrn Prof. SEMON mit Chromosmiumessigsäure nach FLEMMING und Pikrinsublimatessigsäure nach RABL in kleinen Stückchen sorgfältig fixirt worden. Das Material stammte von verschiedenen ausgewachsenen Individuen her. Trotzdem die nach FLEMMING fixirten Stücke schon über 4 Jahre in Alkohol lagen, versuchte ich durch erneute Einwirkung von Chromgemischen mit nachfolgender Silberbehandlung eine Schwärzung der Gallencapillaren zu erhalten. Es trat auch eine solche in ausgiebigem Maasse ein, als ich einige Male den Process wiederholt und dabei bald Chromformol, bald Chromosmiumsäure angewendet hatte (Fig. 41, 42, 43).

Schon makroskopisch und in Schnitten bei schwacher Vergrößerung erkennt man sofort in der *Echidna*-Leber das Characteristicum der Säuger-Leber: den Läppchenbau. Um eine Centralvene gruppiert sich eine ziemlich ausgedehnte Masse von Leberzellen als Leberinsel, welche rund ist, wenn man die Centralvene quer getroffen hat. An der Peripherie dieser Insel liegen ganz typisch von Gallengängen begleitete Gefässe, Aeste der Pfortader und Leberarterie. Das Bindegewebe zwischen den Acini ist in der Nähe der Gefässe reichlich vorhanden, fehlt aber im Uebrigen an der Peripherie der Läppchen, so dass keine genaue Abgrenzung der Läppchen gegen einander stattfindet.

So weit stimmt alles überein mit dem, was von vielen anderen Säugethieren längst bekannt ist. Aber die radiäre Anordnung der Leberzellen um die Centralvene, welche sonst so deutlich ist, fehlt bei *Echidna* fast völlig. Die Leberzellen erinnern in ihrer Anordnung an die niederer Wirbelthiere, und die Schläuche, welche sie bilden, winden sich ganz unregelmässig, bald radiäre, bald subtangentele, bald irgend eine Zwischenstellung annehmend. Nur in manchen Leberinseln ist in geringer Entfernung von der Vena centralis eine Andeutung von radiärer Stellung der Leberzellen bemerkbar. Aber deutlich ist sie nirgends und meist gar nicht vorhanden (Fig. 40).

Die Leberschläuche sind in der That echte Tubuli. Auf dem Querschnitt bestehen sie aus 3 bis 4 Zellen, die sich um ein centrales Lumen gruppieren (Fig. 48). Die Tubuli sind ringsum von Blutcapillaren umgeben, und der alte Vergleich der Leber mit den beiden Balkenwerken, dem der Leberzellen und dem der Blutcapillaren, die so durcheinandergesteckt sind, dass das eine Gerüstwerk die Lücken des anderen ausfüllt, trifft auch für *Echidna* zu. In GOLGI-Präparaten war die Verbindung der Centralcapillaren zu vasozonalen Netzen sehr deutlich zu sehen (Fig. 41).

Die Centralcapillaren besitzen zahlreiche Anhänge, Seitencapillaren, welche zwischen die Flächen der Leberzellen eindringen und sich der Peripherie des Schlauches bis auf kurze Entfernung nähern können. Sie endigen blind und erreichen niemals den Contour eines Blutgefässes (Fig. 44, 45, 46, 47).

Doch giebt es auch in der *Echidna*-Leber Modificationen des Schlauchtypus. Imprägnationspräparate weisen kleinere Maschen als die vasozonalen Netze auf, die innerhalb von Leberzellenbalken gelegen sind (Fig. 43). Ich suchte solche in den mit Bordeaux-Eisenhämatoxylin gefärbten Schnitten auf und konnte feststellen, dass es cytozonale, monocytische Maschen sind. Dieselben liegen immer einzeln und sind nicht häufig vorhanden. Sie finden sich immer an solchen Stellen, wo der Leberschlauch sich in mehrere Aeste theilt und liegen dann im Centrum des Balkens. Die Zelle, welche sie umgürtet, ist eine centro-tubuläre. Die Stellung der wenigen Schleifen, welche ich fand, war bei allen eine radiäre, d. h. sie lagen in Schnitten, welche gleichzeitig die Centralvene der betreffenden Leberinsel im Längs- oder Querschnitt enthielten (Fig. 45).

Die *Echidna*-Leber hält also genau die Mitte zwischen dem Typus der Säuger und Nichtsäuger unter den Wirbelthieren. Mit ersteren hat sie den Läppchenbau gemein, mit letzteren die Anordnung der Leberzellen zu netzförmig verbundenen Schläuchen. Auch die geringen Abweichungen vom tubulösen Typus, den wir bei so vielen schlauchförmig gebauten Lebern fanden, weist *Echidna* auf. Aber mit dem Nachweis von cytozonalen Netzen ist für die Erkenntniss der Bedeutung dieser Abweichungen noch nicht viel geleistet. Es bedarf da einer genauen Analyse aller Factoren, die diese Abweichung bedingen, wie Amphibien und Reptilien lehren. Bei *Echidna* werde ich dies rückschauend versuchen, wenn wir *Ornithorhynchus*, Marsupialier und Placentallier auf ihren Bau genauer geprüft haben.

Von *Ornithorhynchus anatinus* GRAY standen mir mit RABL'schem Gemisch fixirte Lebern zur Verfügung. Leider waren die Stücke etwas geschrumpft und daher Verwechselungen von künstlichen Lücken

zwischen den Zellwänden und dem retrahirten Protoplasma mit Gallencapillaren möglich. Imprägnationspräparate zu erhalten gelang mir nicht.

Der Läppchenbau der Leber ist beim Schnabelthier sehr deutlich. Ausserdem ist eine, freilich nicht sehr auffallende radiäre Anordnung der Leberzellen um die Centralvene bemerkbar. Dieselbe umfasst nur den Theil der Leberinsel, welcher dem Centrum benachbart ist. Im übrigen Läppchen ist sie nicht erkennbar.

Im Einzelnen ist von einer tubulösen Anordnung der Leberzellen wenig mehr zu sehen. Die Gallencapillaren liegen zum grossen Theil auf den Flächen der Leberzellen und sind nach beiden Seiten um eine halbe Zellenlänge von den Gefässen entfernt (Fig. 54). Es kommt dies einmal bei zweizelligen Drüsentubulis vor oder bei Zellplatten, die aus einer Zellenlage bestehen. Dass dieses Verhalten nicht an sich für den „Säugethiertypus“ der Leber charakteristisch ist, wie HERING vermuthete, konnte ich bei Amphibien zeigen. Es handelt sich beim Schnabelthier um Zellplatten, die, von der Fläche gesehen, aus mehr als zwei neben einander liegenden Zellen bestehen. Andere derartige zusammenhängende Zellhaufen bilden mehrschichtige Platten, durch welche Gallencapillaren hindurchziehen. Neben den an Zellwänden liegenden Gallencapillaren sind bei *Ornithorhynchus* häufig Querschnitte von solchen an den Zellkanten zu bemerken (Fig. 55). Die einzelnen Leberzellen werden dabei oft an einer Kante und einer oder mehreren Seiten oder an mehreren Seitenwänden allein von Gallencapillaren berührt. Querschnitte von Schläuchen wie beim tubulösen Typus fand ich beim Schnabelthier nicht.

Dass *Ornithorhynchus* einen vom Schlauchtypus hochgradig abgeänderten Bau seiner Leber besitzt, ist also sicher. Doch genügen die lückenhaften Befunde nicht, um ein genaues Bild desselben zu geben; es fehlt mir aus oben erwähnten Gründen die Kenntniss von der Häufigkeit cytozonaler Netze.

Die Leberzellen von *Echidna* sind von einem fädig-maschigen Gerüstwerk durchsetzt, in welches Granula eingelagert sind. Ausserdem liegen in dem Zelleib unregelmässige, dunkler gefärbte Massen, welche manchmal beim Kern, manchmal aber auch an irgend einer anderen Stelle des Zellkörpers sich befinden. Hin und wieder sehen sie etwas streifig aus (Fig. 45, 46, 47).

In den Lymphscheiden der Gefässe finden sich in grosser Zahl Mastzellen von oft stattlicher Grösse. Hin und wieder sieht man von einer solchen Zelle Granula auf weitere Strecken in den Lymphscheiden vertheilt liegen, die sich in ihrem Aussehen von den Granulis der Mastzellen nicht unterscheiden (Fig. 46, 47).

2. Marsupialier. (Vergl. Taf. XXXI.)

Ich untersuchte mit RABL'scher Flüssigkeit fixirte Lebern zweier Phalangeriden (*Trichosurus vulpecula* var. *typicus* THOS. und *Phascolarctus cinereus* GOLDR.) und eines Dasyuriden (*Dasyurus*)¹⁾.

Makroskopisch erweist sich die Beutelhier-Leber als aus Läppchen zusammengesetzt. Bei *Trichosurus* und *Dasyurus* ist die radiäre Anordnung der Leberzellen, wie die Betrachtung mit schwachen Vergrösserungen lehrt, nicht sehr ausgeprägt; sehr deutlich ist sie dagegen bei *Phascolarctus*, namentlich im Centrum der Leberinseln (Fig. 62).

Die Anordnung der Zellen in der Leber von *Trichosurus* erinnert auf den ersten Blick an Tubuli. Die Gallencapillaren liegen zum Theil an den Kanten der Zellen, und um den Querschnitt einer derartigen Capillare sind manchmal 3—4 Zellen gruppirt. Auch Zellbalken, die, von der Fläche gesehen, zwei Zellen

1) Es war nicht zu ermitteln, ob die Leber von *Dasyurus hallucatus* GOULD oder von *Dasyurus geoffroyi* GOULD stammte.

breit sind, sieht man nicht selten. Aber andererseits fand ich reine Querschnitte von Tubulis, um welche eine Blutcapillare allseitig herum lief, nicht. Die an den Zellkanten liegenden Gallencapillaren treten in ihrem Verlauf häufig auf die Zellwände angrenzender Zellen über. Ein und dieselbe Zelle wird oft an mehreren ihrer Flächen oder Kanten von Gallencapillaren berührt, und schliesslich sind Stellen nicht selten, wo mehr als zwei Zellen neben einander liegen, zwischen denen verschiedene Gallencapillaren verlaufen. Das widerspricht alles einem rein tubulösen Bau (Fig. 56, 57).

Ganz ähnlich verhält sich die *Dasyurus*-Leber. Hier gelang es mir in den Zellplatten bei Ansicht von der Fläche cytozonale Netze zu finden. Die Gallencapillaren liegen häufiger an den Zellflächen als bei *Trichosurus*, aber auch hier fehlen an den Zellkanten gelegene nicht (Fig. 58, 59, 60).

Bei *Phascolarctus* fällt ein neues Moment im Aufbau der Leber besonders auf, welches uns vom Studium der Anamnier und Sauropsiden her unbekannt ist. Die Leber lässt von vornherein keinen Zweifel darüber, dass sie mit einem tubulösen Bau gar nichts mehr zu thun hat. Alle Plattenbildungen in der Leber, einschichtige und mehrschichtige, welche ringsum von Blut umspült werden, können auf Durchschnitten leicht mit Schläuchen verwechselt werden, und die Urodelen-Leber bot genug Schwierigkeiten bei Versuchen, über die wahre Structur zur Klarheit zu kommen. Anders ist dies, wenn diese Platten wie bei *Phascolarctus* allenthalben von Blutgefässen durchsetzt werden (Fig. 61). Man sieht häufig Zellen, welche an 3 oder 4 Kanten von Blutcapillaren berührt werden und die dann an mehreren der Flächen, mit denen sie mit benachbarten Zellen zusammenhängen, Gallencapillaren aufweisen. Das Letztere kommt auch bei Amphibien vor, so besonders bei Salamander-Larven, wenn es auch seltener ist als bei den Beutelhieren (Fig. 15). Neu ist jedoch die Vermehrung der Gefässcapillaren, welche die Masse der Leberzellen durchsetzen. Diese Capillaren laufen senkrecht auf die Centralvene des Leberläppchens zu. Die Leberzellen sind zwischen je 3 oder 4 derselben eingezwängt, so dass eine hinter der anderen liegt. Es passt auf die *Phascolarctus*-Leber ganz das Bild von den Kautschukbällen, welches HERING für die Kaninchen-Leber gegeben hat. Man denke sich cylindrische Stäbe in gleichen Abständen in ein Brett senkrecht eingebohrt und bringe nun zwischen je 4 dieser Stäbe Kautschukbälle, welche so gross sind, dass sie eben noch hineingequetscht werden können. Dann drücken sich die Bälle gegenseitig an den Seiten zusammen, so dass jede mit mehreren Flächen an Nachbarzellen grenzt. An 4 Kanten pressen sich ausserdem die Stäbe in die Bälle ein. Auf Durchschnitten durch eine solche Zusammenstellung von Stäben und Bällen, die senkrecht zu den Stäben geschnitten sind, werden an je 4 Kanten der Bälle Querschnitte von Stäben sich finden; auf solchen, die parallel den Stäben liegen, sind Reihen von Bällen von Stäben eingefasst, oder Ballreihen stossen an Ballreihen, je nachdem der Schnitt die Stäbe trifft oder nicht. Ebenso verhalten sich Leberzellen und Gefässcapillaren bei *Phascolarctus* zu einander. Da ist jegliche Aehnlichkeit mit einer tubulösen Anordnung der Leberzellen geschwunden, und die Zellbalken, die bei einer gewissen Schnitttrichtung im Schnitt sichtbar sind, stellen Kunstproducte dar. In Wirklichkeit bilden die Leberzellen eine zusammenhängende Masse, welche wesentlich in einer Richtung, nämlich von der Läppchenperipherie zur Centralvene hin, von Blutcapillaren reichlich durchsetzt ist.

3. Placentalier. (Vergl. Taf. XXX, XXXI.)

Ich untersuchte mit Sublimatgemischen fixirte und nach GOLGI behandelte Lebern vom Igel und Hund, von der Maus und dem Kaninchen, vom Schwein und schliesslich vom Menschen.

Die Imprägnationspräparate von der Igel-Leber wiesen auf weite Strecken hin zahlreiche monocytische Netze der Gallencapillaren auf. Hin und wieder laufen die Aeste derselben bis auf eine kurze

Entfernung an einander heran, ohne sich aber scheinbar zu verbinden. Ich färbte diese Präparate und sah dann die Capillaren sich bis zur Verbindung fortsetzen. Oft lagen noch kleine, unregelmässig contourirte Bröckchen von schwarzer Färbung zwischen den scheinbaren Enden der Capillaren. Die allgemeine Bedeutung dieses Verhaltens für die Beurtheilung der Imprägnationsmethode habe ich schon früher hervorgehoben (S. 8) (Fig. 63 a, b).

Die Leberzellen des Igels werden häufig an mehreren Stellen von Gallencapillaren berührt. Letztere liegen meist an den Zellflächen. Doch finden sich häufig auch Querschnitte von Gallencapillaren an den Zellkanten. Blutcapillaren treten meist an ein oder zwei Stellen an die Zellen heran; nur wenige Zellen werden von 3 oder 4 Gefässfäden berührt (Fig. 64).

Ganz ähnlich ist die Hunde-Leber gebaut. Auch hier waren in Imprägnationspräparaten über weite Strecken hin die Gallencapillaren zu Netzen verbunden, wie dies übrigens auch RETZIUS gefunden hat. Die Querschnitte der Gallencapillaren fand ich in den meisten Fällen an der Fläche der Leberzellen liegen und hin und wieder auch an der Kante einer solchen. HERING hat dies in Injectionspräparaten genau so gefunden, während später PESZKE — irrthümlicher Weise also — in eben solchen zu sehen glaubte, dass die Gallencapillaren meist an den Kanten lagen. Auch hier werden die meisten Zellen an nur zwei Seiten von Gefässcapillaren berührt (Fig. 65, 66).

Für die Leber des Menschen hat RETZIUS bereits angegeben, dass auf lange Strecken hin Anastomosen der Gallencapillaren mit Chromsilber sich färben. Ich kann dies bestätigen ebenso wie die schon von HERING (21) erwähnte Aehnlichkeit von Menschen- und Hunde-Leber. Auch hier wird jede Zelle von mehreren Gallencapillaren berührt, die meist auf den Flächen, selten an einer Kante liegen. Die Zellen stehen meist mit zwei, selten mit mehr Blutcapillaren in Contact (Fig. 49).

Dasselbe gilt für das Schwein: auch in seiner Leber findet man die monocytischen Verbindungen der Gallencapillaren (wie auch RETZIUS angiebt) und dasselbe Lageverhältniss von Gallen- und Gefässcapillaren zu den Leberzellen (Fig. 51, 69).

Eine besondere Stellung nehmen jedoch die Nagethiere ein. Die Angaben von RETZIUS über die Maus muss ich dahin berichtigen, dass auch bei dieser die Gallencapillaren auf weite Strecken als monocytische Netze sich schwärzen lassen (Fig. 68), ebenso wie beim Kaninchen, wo dies schon BERKLEY (4) nachuntersucht hat. Es kommt bei den Nagern nur höchst selten vor, dass Gallencapillaren an Zellkanten liegen. STÖHR hat z. B. in seinem Handbuch der Gewebelehre für die Kaninchenleber einen solchen Fall nach einem Injectionspräparat abgebildet. Ich sah weder bei der Maus noch beim Kaninchen eine solche Lage. Jedenfalls sind bei diesen Thieren die Gallencapillaren fast ausschliesslich auf die Zellflächen angewiesen. Das Besondere besteht nun in dem ausserordentlichen Gefässreichthum dieser Lebern. An 3, meist aber an 4 Zellkanten liegen in den Schnitten bei günstiger Schnittrichtung Querschnitte von Blutgefässen. Genau so hat dies HERING für die Kaninchen-Leber beschrieben. PESZKE hat Injectionspräparate HERING's nachuntersucht und diesen Befund anzweifeln zu müssen geglaubt; er behauptet, die Gallencapillaren lägen meist an den Zellkanten. Es freut mich, dem gegenüber auf die Uebereinstimmung der Befunde bei Maus und Kaninchen hinweisen zu können, die HERING's Angaben vollinhaltlich bestätigen (Fig. 67).

Der Läppchenbau der Leber ist bei allen Placentaliern, wie bekannt, sehr ausgebildet. Abgesehen von den Modificationen, die in dem mehr oder minder starken Reichthum an interacinösem Bindegewebe bestehen, ist aber auch die radiäre Anordnung der „Leberzellenbalken“ im Läppchen verschieden scharf ausgeprägt. Weitaus am deutlichsten ist dieselbe bei den Nagern, weniger deutlich bei den übrigen von mir untersuchten Placentaliern zu sehen. Bei letzteren erkennt man zwar immer die radiäre Anordnung;

aber bei der Mäuse- und Kaninchen-Leber fehlen die geringen Abweichungen von der radiären Richtung und die Verdickungen der „Leberbalken“, die namentlich bei Insectivoren nicht selten sind.

Es hat sich also eine völlige Parallele beim Vergleich verschiedener Placentaltiere zu den Marsupialtieren ergeben. Auch bei den Placentaltieren existiert ein reiner tubulöser Bau der Leber nicht. Beweisend ist dafür das Fehlen von Querschnitten von Schläuchen und das Vorkommen eng an einander hängender monocytischer Netze der Gallencapillaren. Es verbinden sich vielmehr die Leberzellen zu grösseren Haufen, durch welche sich Blut- und Gallencapillaren hindurchwinden, so dass jede Zelle an einer oder mehr Stellen von Blut bespült wird und ebenso an einer oder mehr Stellen mit abführenden Gallenwegen in Berührung steht. Blut- und Gallencapillaren sind immer so zur Zelle orientiert, dass sie sich nicht berühren. Ausserdem sind sie im Leberläppchen radiär gestellt, so dass man auf Schnitten, welche durch die Centralvene gehen, sie ihrer Länge nach verlaufen sieht, dagegen fast nur Quer- und Schrägschnitte vor sich hat, wenn das Messer ein Läppchen wie die Secante traf. Es ist nun insofern eine Stufenfolge im Ausbau der Säugethier-Leber bei Beuteltieren einerseits und Placentaltieren andererseits festzustellen, als in niederen Zuständen die einzelnen Zellen von nur wenigen Blut- und Gallencapillaren berührt werden, und die ursprüngliche Lage der Gallencapillaren an den Zellkanten noch vorkommt, wenn auch die Flächenposition schon häufiger geworden ist; so fand ich es bei den Phalangistinen und Dasyuriden einerseits, bei Insectivoren, Carnivoren Ungulaten und Primaten andererseits. Dagegen ist das, was bei diesen zwar vorkommt, aber doch selten ist, in der höchsten Ausbildung der Säuger-Leber zur Regel geworden: die Berührung der Zellen an 3 oder 4 Kanten mit Blut- und ebenso viel Flächen mit Gallencapillaren. Die Kantenposition der Gallencapillaren ist fast gänzlich verschwunden. Dieses Verhalten bieten Phascolarctinen auf der einen, Rodentier auf der anderen Seite dar. Hand in Hand mit der Vermehrung der Blut- und Gallencapillaren geht die Ausbildung der Radiärstellung dieser und der Leberzellen zum Centrum des Leberläppchens. Bei Phascolarctinen und Rodentieren ist sie am deutlichsten.

Bevor ich diese Thatsachen zu einem Versuch der Erklärung des Zustandekommens der Structur der Säuger-Leber zusammenfasse, will ich noch einige Details der feineren Histologie der Leber bei Placentaliern erwähnen und über die embryologische Entwicklung des Säugethiertypus der Leber Einiges hinzufügen.

Die Imprägnationspräparate von Säugethier-Lebern weisen häufig Anhänge in Form kleiner Knöpfchen, gestielter Beeren oder Tropfen auf. Diese sind schon von OPPEL (35) beschrieben und als identisch mit den von v. KUPFFER durch künstliche und natürliche Injection gefüllten intracellulären Anhängen der Gallencapillaren hingestellt worden. Bei der Maus konnte ich imprägnirte und nicht imprägnirte Präparate vergleichen. Es gehen hier in der That kleine zipflige Anhänge von den Gallencapillaren ab. Aehnliches hat KRAUSE (25) beim Hund beschrieben. Diese Anhänge buchten sich in das Innere der Leberzellen vor. Doch sind sie lange nicht so gross, wie die Anhänge in GOLGI-Präparaten; ebenso wie auch in letzteren die Gallencapillaren selbst doppelt oder mehrfach so dick aussehen, wie in nicht imprägnirten Schnitten, während Zellen und Zellkerne in beiden gleiche Grösse haben (Fig. 50 und 68).

Von den Leberzellen der Säugethiere ist das häufige Vorhandensein mehrerer, meist zweier Kerne bekannt. Ich sah sie namentlich häufig beim Igel und Menschen. Der Zellleib sieht bei den verschiedenen Thierindividuen verschieden aus; bald ist er gleichförmig fädig-maschig mit eingelagerten Körnchen, bald ist er mit geballten, krümligen Massen und helleren Partien durchsetzt. In der menschlichen Leber lag häufig gelbes Pigment in den Zellen. Es handelt sich bei diesen verschiedenen Bildern wahrscheinlich um verschiedene Phasen der Zellthätigkeit.

B. Ontogenetischer Befund. (Vergl. Taf. XXX, XXXI.)

Schon TOLDT und ZUCKERKANDL (44) haben für den menschlichen Embryo angegeben, dass in frühen Entwicklungsstadien (aus der 4. Schwangerschaftswoche) ein netzförmig-tubulöser Bau der Leber besteht, und dass die Leberschläuche in diesem Stadium ein deutliches centrales Lumen besitzen. Neuerdings sind diese Angaben für das Kaninchen (8—9 mm Länge) von v. KOSTANECKI (24) bestätigt worden.

Es ist äusserst interessant zu verfolgen, wie in der embryonalen Leber dieser durchaus primitive Typus allmählich verschwindet, auf welchem Wege die tubulöse Anordnung der Leberzellen verloren geht, und wie andererseits die Läppchenbildung zu Stande kommt.

TOLDT und ZUCKERKANDL haben beim menschlichen Embryo diese Fragen zu ergründen gesucht. Ihre Resultate haben bereits in Manchem Modificationen erfahren durch die Beobachtungen VAN DER STRICHT's (43) und v. KOSTANECKI's, welche in kurz auf einander folgenden selbständigen Arbeiten über die Blutbildung zu gleichen Anschauungen über die Structur der embryonalen Leber kamen. Ich untersuchte die embryonale und postfötale Kaninchen-Leber, um namentlich das Verhalten der Gallencapillaren zu prüfen, welches wohl von TOLDT und ZUCKERKANDL, aber weniger von den neueren Untersuchern beachtet worden ist. Wenn ich auch hierin zu abweichenden Befunden kam von denen jener älteren Autoren, die naturgemäss zur damaligen Zeit unter schwierigen Verhältnissen arbeiteten, da embryonale Gallencapillaren sich nicht oder nur sehr schwer injiciren lassen, so kann ich doch andererseits ihre ausführlichen Darlegungen über die Gefässvertheilung und Entstehung der Leberinseln durch meine Befunde an Kaninchen bestätigen.

Bei Kaninchenembryonen von ca. 6 cm Länge sind ausser den Leberzellenkernen kleinere, sich dunkel färbende Kerne bald einzeln, bald zu mehreren zusammen durch die Leber verstreut (Fig. 52). Beim menschlichen Embryo treten dieselben im 4. Schwangerschaftsmonat besonders zahlreich auf. TOLDT und ZUCKERKANDL hielten dieselben für die Kerne jugendlicher Leberzellen. Aber VAN DER STRICHT und v. KOSTANECKI konnten nachweisen, dass diese Kerne zu Bildungszellen rother Blutkörperchen gehören. Es wachsen allenthalben von den Blutcapillaren feine, hohle Seitenästchen aus und diese dringen in die Lebertubuli ein, indem sie sich zwischen die Leberzellen zwängen. So bildet sich neben dem intertubulösen System der Gefässcapillaren ein intratubulöses, wie VAN DER STRICHT sich ausdrückt. Die intratubulösen Capillaren sind der Sitz der Blutbildung; denn hier liegen ausschliesslich in Mitose befindliche Erythrocyten, während in den intertubulösen Gefässfäden nur der Transport ausgebildeter Blutelemente von und zur Leber sich vollzieht. v. KOSTANECKI erwähnt schon, dass „der anfängliche charakteristische tubulöse Bau der Drüse durch das Hineinwachsen der Capillaren, vor allem der Blutbildungsapillaren, zwischen die Leberbalken verloren gegangen ist“.

Die Gallencapillaren, welche anfänglich rein centrale Gallenwege darstellen, erfahren mit dem Einwachsen der Blutgefässsprossen Veränderungen ihrer Lage. Sie weichen aus dem Centrum der sich auflösenden Leberschläuche weg zwischen die Flächen angrenzender Zellen. Dagegen kann dort, wo in ihrer Nähe gerade keine Blutcapillare sich bildet, auch die Kantenposition erhalten bleiben. Während also TOLDT und ZUCKERKANDL glaubten, auch in diesen Stadien noch eine tubulöse Anordnung der Leberzellen und das Vorhandensein von Centralcapillaren feststellen zu können, hat in Wirklichkeit die Leber einen völlig irregulären Bau angenommen. Niemals liegt eine Gallencapillare unmittelbar neben einer Blutcapillare, sondern stets dem Eindringen der unregelmässig bald hier, bald da einwuchernden Bildungsapillaren ausweichend, nehmen die Gallencapillaren einen ebenso verwickelten Verlauf, wie die Gefässvertheilung der

Leber verwickelt ist. Der tubulöse Typus ist gänzlich verwischt. Ein allgemein gültiges Schema lässt sich deshalb nicht geben, weil jede Stelle von der anderen verschieden ist. Die directe Untersuchung wird ausserdem sehr erschwert durch den starken Fettgehalt der Leberzellen (Fig. 52, 74).

Die Unregelmässigkeit dieser Structur, die bis zur Geburt sich nicht mehr ändert, wird besonders dadurch bedingt, dass eine radiäre Anordnung der Leberzellen wie beim ausgewachsenen Thier völlig fehlt (Fig. 70).

Beim Kaninchen beginnen direct nach der Geburt die Bildungszellen der Erythrocyten zu schwinden. Gleichzeitig macht sich in der Umgebung der Venae centrales die erste Andeutung einer radiären Stellung der Zellen bemerkbar. Nach einigen Stunden war freilich die regellose Structur kaum verändert, deutlich dagegen nach 2 Tagen (Fig. 71). 9 Tage nach der Geburt war der radiäre Läppchenbau schon recht deutlich ausgeprägt (Fig. 72), und 39 Tage post partum war annähernd die typische radiäre Streifung der ausgewachsenen Leber erreicht (Fig. 73). Die Bildungszellen waren zuletzt gänzlich verschwunden. Auch TOLDT und ZUCKERKANDL geben an, dass beim Menschen die radiäre Streifung postembryonal entsteht.

Die Lebervenen konnten TOLDT und ZUCKERKANDL schon in frühen Stadien von Pfortaderästen an dem interstitiellen Bindegewebe, in welches letztere eingelagert sind und das ersteren völlig fehlt, unterscheiden und sie fanden, dass eine Art Läppchenbau in der Leber schon während der Embryonalzeit sich anbahnt, lange also bevor die Radiärstellung der Zellen und Gefässe aufzutreten beginnt. Diese Leberinseln unterscheiden sich aber von denen der ausgebildeten Leber dadurch, dass in ihrem Centrum nicht eine Vene liegt, sondern ein ganzes Bäumchen mit vielen Seitenästen, welche man auf entsprechenden Schnitten oft leicht in einem übersehen kann, oder die auf Querschnitten als mehrere zwischen Pfortaderästen gelegene Venenquerschnitte erscheinen. Auch die Pfortaderäste sind häufiger verzweigt, und direct neben Querschnitten liegen oft grössere längsverlaufende Aeste. Erst allmählich und lange nach der Geburt, nachdem die Blutcapillaren sich in radiäre Lage durch Streckung oder Neubildung begeben haben, und dementsprechend auch die Leberzellen in radiärer Anordnung erscheinen, sind die Pfortaderäste mit ihrem Bindegewebe und die Venen so weit durch einander gewuchert, dass im Centrum mehrerer Pfortaderäste nur eine Centralvene liegt. Dann ist die Leber völlig ausgebildet. Denselben Entwicklungsprocess konnte ich beim Kaninchen verfolgen.

Zusammenfassung.

- 1) Die Leber sämmtlicher Säugethiere ist aus Leberläppchen (Acini, Lobuli, Insulae) zusammengesetzt, welche schon makroskopisch erkennbar sind. An der Peripherie jedes Läppchens ist interstitielles Bindegewebe stets vorhanden und oft sehr reichlich entwickelt. In dasselbe sind die Pfortader-, Leberarterienäste und Gallengänge eingebettet. Im Centrum des Läppchens liegt eine Lebervene. Das interstitielle Bindegewebe dringt in das Innere der Leberinseln nicht vor.
- 2) Innerhalb der Leberinseln haben die Leberzellen und Gefässe die verschiedenste Anordnung. Bei Monotremen kommt ein tubulöser Bau vor (*Echidna*). Leberschläuche und Gefässe bilden Balkenwerke, von denen das eine in den Lücken des anderen liegt. Andere Monotremen (*Ornithorhynchus*), viele Marsupialier (Phalangistinen, Dasyuriden) und Placentaler (Insectivoren, Carnivoren; Ungulaten; Primaten) haben einen stark veränderten Bau. An die Stelle der Schläuche sind zusammenhängende Massen von Leberzellen getreten. Die meisten Blutgefässe laufen radiär zur Centralvene, und die „Leberbalken“ zwischen ihnen haben annähernd radiäre Stellung. Die Gallencapillaren sind zu monocytischen Netzen verbunden. An die tubulöse Anordnung erinnert nur hin und wieder die Kantenposition der Gallencapillaren. Andere Beutelhiiere (Phascolarctinen) und

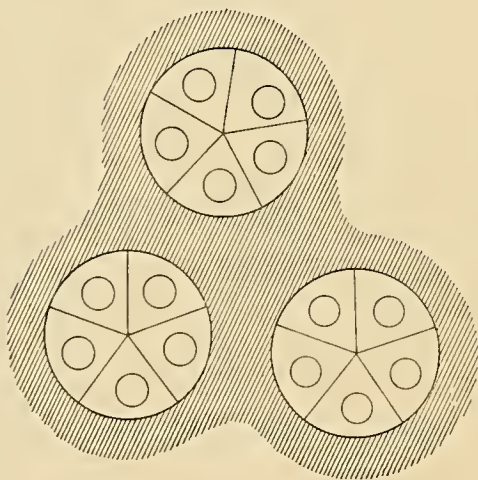
Placentathiere (Rodentier) haben eine viel ausgeprägtere Radialstellung der Blutcapillaren und „Leberbalken“. Die Masse der Leberzellen ist von einer weit grösseren Anzahl von Blut- und Gallencapillaren durchsetzt. Letztere sind überall zu monocytischen Netzen verbunden, und da Kantenpositionen fast gar nicht vorkommen, erinnert nichts mehr an den tubulösen Bau.

- 3) In der individuellen Entwicklungsgeschichte der Säuger-Leber besteht in frühen Stadien ein netzförmig-tubulöser Bau. Es entwickelt sich dann im fötalen Leben allmählich die Eintheilung der Leber in Läppchen. Bei der Geburt entspricht jedes Läppchen mehreren Inseln des ausgewachsenen Zustandes. Im postfötalen Leben wachsen die Läppchen zu Bäumchen aus, und jeder Ast eines solchen Bäumchens wird zu einem separaten Leberläppchen.

Der tubulöse Bau geht während der Fötalzeit völlig verloren durch die Einwucherung von Blutcapillaren in die Leberschläuche zum Zwecke der Blutbildung: Bildungs- oder intratubuläre Capillaren. Die Gallencapillaren treten auf die Flächen der Leberzellen.

Gleich nach der Geburt beginnen die Leberläppchen radiäre Anordnung von Gefässen und „Leberbalken“ aufzuweisen. Es dauert längere Zeit, bis die Radiärstellung völlig ausgebildet ist. Die Blutbildungszellen verschwinden in der postfötalen Zeit.

Fig. 6 a.



Die Veränderungen des Leberbaues in der Reihe der Säugethiere äussern sich sehr deutlich im Verhalten der Blutgefässe. Denken wir uns den einfachsten Fall der tubulösen Leberform, so ist jeder Schlauch ringsum von Blut umspült, und jede Zelle desselben steht also mit einer ihrer Flächen in der ganzen Ausdehnung derselben mit dem Blutstrom in Berührung. Ist jedoch diese tubulöse Anordnung verschwunden, sind die einzelnen Zellen an fast allen Flächen mit Nachbarzellen verbunden und nur an einer oder wenigen Stellen mit Blutgefässen in Contact, so haben wir eine hochgradige Ortsveränderung der Blutcapillaren in ihrem Verhältniss zu den Leberzellen vor uns. Die absolute

Fig. 6 b.

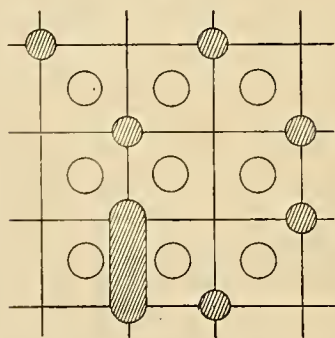


Fig. 6 c.

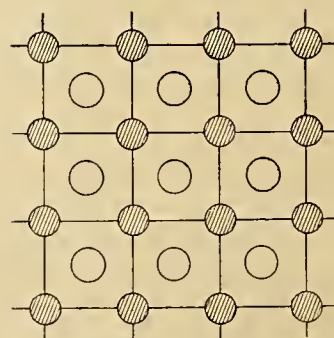


Fig. 6. Schema, die Wanderung der Gefässe und das Eindringen derselben zwischen die Leberzellen darstellend (Querschnitte).

- a) I. Stadium: Anordnung beim tubulösen Typus (*Echidna*).
- b) II. Stadium: Verbindung der Leberzellen zu einer einzigen Zellmasse. Stellenweise sind die Gefässe von den Zellflächen auf die Zellkanten gewandert (*Ornithorhynchus*, Phalangistinen, Dasyuriden, Insectivoren, Carnivoren, Ungulaten, Primaten).
- c) III. Stadium: Die Gefässe liegen sämmtlich an den Zellkanten (Phascolarctinen, Rodentier);

Masse der Blutleiter kann dabei unverändert, vermehrt oder vermindert sein. Die Zellen stehen nur ausnahmsweise noch mit einer ganzen Fläche mit dem Blutstrom in Berührung. Manche haben an Contact mit Blutfäden gewonnen, andere verloren. Sind die Leberzellen an 4 Kanten von Blutfäden tangirt, so ist dementsprechend die topographische Verlagerung der Blutwege grösser, die Auftheilung der Gefässe erheblicher. Das Wesentliche ist aber auch hier nur die Umordnung von Gefässen und Zellen. Ueber die Zu- oder Abnahme der Quantität der Blutleiter lässt sich auf Grund bloss morphologischer Untersuchungen kaum etwas aussagen (Textfig. 6).

Suchen wir die Anfänge der Verlagerung der Blutgefässe auf, so finden wir diese bei *Echidna*. In der primitiven Leber dieses Thieres giebt es ausser den vasozonalen Maschen der Gallencapillaren auch cytozonale. Letztere liegen einzeln und umgeben eine centrotubuläre Zelle. Da auch bei niederen Wirbelthieren, ja selbst bei *Myxine*, cytozonale Maschen vorkommen, so würden wir bei Monotremen aus dem Bestehen solcher an sich kaum mehr schliessen können, als dass auch in diesem Punkte ihre Leber mit der primitiver Anamnier übereinstimmt. Aber im ganzen Verlauf meiner Untersuchungen lernten wir die cytozonalen Maschen nur als ein Symptom der Abänderung des Schlauchtypus kennen, und es blieb im einzelnen Falle immer noch die Aufgabe zu lösen, worin diese Abänderung des Baues eigentlich besteht. Von den Säugern wissen wir aus vergleichend-histologischen Untersuchungen, dass diese Anfänge einer Umänderung der Schläuche zu einem völligen Zerfall derselben und einem ganz specifischen Säugertypus der Leber führen. Sie gewinnen also schon dadurch an Bedeutung. Doch haben sie auch ihre besonderen Merkmale. Die Maschen der Gallencapillaren sind rein monocytisch und umschliessen eine Leberzelle an ihrer grössten Peripherie, wobei sie auf den Zellflächen liegen. Unter den anderen cytozonalen Maschen dagegen (bei Cyclostomen, Amphibien, Reptilien) ist stets ein Theil polycytisch. Ausserdem stehen die umgürteten Zellen immer nach einer Seite mit dem Blutgefässsystem in Berührung, so weit sich dies nachweisen liess. Centrotubuläre Zellen, wie die betreffenden Leberzellen bei *Echidna*, sind es also nicht.

Den blinden Seitenästen der Gallencapillaren der *Echidna*-Leber, welche zwischen den Zellen bis auf kurze Entfernung von der Schlauchperipherie allenthalben eindringen, erlauben die Gefässe nicht um den vollen Umkreis der Zellen herum sich netzförmig zu verbinden. Denn seit den Untersuchungen ANDREJEVIC's (2) steht die Thatsache fest, dass Blut- und Gallencapillaren sich niemals berühren. Verschwindet aber an einer Stelle zwischen zwei Schläuchen die Blutcapillare langsam, so ist natürlich dieses Hinderniss beseitigt, und es wird eine Vereinigung der Seitencapillaren möglich sein. Denken wir uns daher an einer Theilungsstelle der Leberschläuche bei *Echidna* den Beginn der Gefässverlagerungen der Säugerleber einsetzen und zwar so, dass aus dem Winkel zwischen dem Leberschlauch und einem der Schlauchäste die Blutcapillare verschwindet, so werden die beiden Schläuche sich an dieser Stelle berühren, und es wird Zelle an Zelle grenzen. Zunächst werden sich dann die Gallencapillaren um die im Verzweigungswinkel gelegene Leberzelle vereinigen, und das weitere Zurückweichen der Blutcapillaren wird die Bildung neuer Netze im Gefolge haben können. Stets wird dabei die Winkelzelle in das Innere des Schlauches rücken (centrotubuläre Zelle) (Textfig. 7).

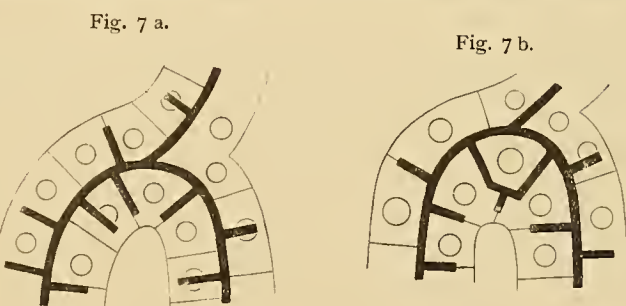


Fig. 7. Lebertubuli bei *Echidna*. a. Vor dem Beginn der Gefässwanderung. b. Beginn der Gefässwanderung und Maschenbildung.

Es sind in der That bei *Echidna* die spärlichen cytozonalen Netze, welche ich fand, sämmtlich an Verzweigungsstellen der Gallencapillaren gelegen. Ausserdem umgeben sie centrotubuläre Zellen an ihrer grössten Peripherie. Sie sind auch flächenständig und deuten dadurch auf ihre Entstehung aus den gleichgelagerten Seitencapillaren hin. Da ferner Verlagerungen der Gefässe in der ganzen Säugethierreihe im ausgedehntesten Maasse vorkommen, so können wir als wahrscheinlich voraussetzen, dass sie bei *Echidna* beginnen. Eine Stütze würde diese Ansicht dadurch gewinnen, dass die Ursache der Veränderungen der Gefässstopographie bei den anderen Säugethieren sich finden liesse und dass diese auch bei *Echidna* bestünde.

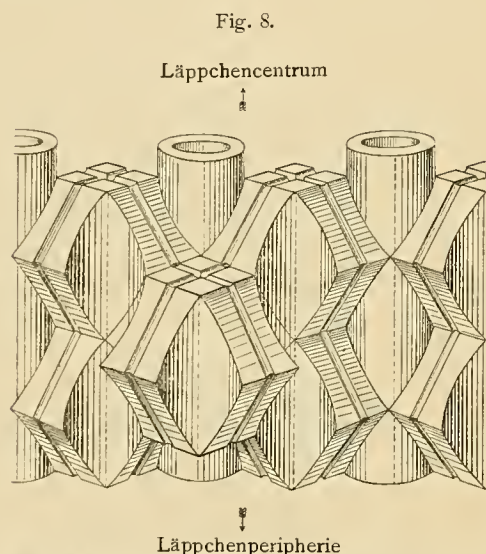


Fig. 8. Schema des Verlaufs der Gefäss- und Gallencapillaren in der Leber des Kaninchens (HERING).

Da ausser bei *Echidna* auch die Blutcapillaren mehr oder minder ausgeprägten radiären Verlauf im Leberläppchen besitzen und nur wenige als Verbindungsäste der radialen Capillaren stark von dieser Lage abweichen, so sind die Gefässfäden den Netzen der Gallencapillaren parallel orientirt.

Es besteht somit ein enger Zusammenhang zwischen der Anordnung der Gefässe und Gallencapillarnetze. Stellen wir uns daher vor, dass die Umlagerung der Lebergefässe, welche in verschiedenen Reihen der Säugethiere in beständigem, fortschreitendem Flusse befindlich ist, immer nur solche Blutcapillaren betrifft, welche paratangentiale Lagerung im Leberläppchen haben, so dass also paratangentiale Blutfäden von der Stelle, wo sie lagen, verschwinden, so würden die Gallencapillarnetze, die in Folge dessen entstehen können, alle radiäre Lage einnehmen müssen. Denn in dem Balkenwerk tubulöser Drüsen, wie wir es für die Leber uns schematisch vorstellen, stehen ja an jeder Stelle die Balken des einen Systems zu denen des anderen senkrecht.

Welche Kraft wäre nun im Stande die Blutcapillaren aus einem netzartigen Geflecht umzubilden in radiär zur Centralvene stehende Adern, indem alle in anderer (besonders in paratangentialer) Richtung verlaufenden Gefässcapillaren verschwänden und nur die von Anfang an radiär gestellten erhalten oder neue hinzugebildet würden? Es muss eine Kraft sein, die bei Anamniern und Sauropsiden nicht existirt und den Säugethieren eigenthümlich ist. — Es ist dies die Kraft des Zwerchfells!

Ueberlegen wir uns, wie durch das Auftreten des Zwerchfells in der Thierreihe die Blutcirculation in der Leber beeinflusst wird. Bei Reptilien findet die Athmung fast durchweg in der Weise statt, dass die

In dieser Richtung geben die cytozonalen Netze der *Echidna* ebenfalls Hinweise. Dieselben stehen nämlich sämmtlich in einer Ebene, welche durch die Centralvene des Leberläppchens geht, also radiär in der Leberinsel. Eine paratangentiale Stellung nehmen sie nie ein. Es ist dies das allgemeine Kennzeichen der monocytischen Maschen der Säuger-Leber, wie schon HERING nachgewiesen hat, welcher namentlich beim Kaninchen die Kreuzungspunkte der Gallencapillarnetze stets auf den dem Centrum oder der Peripherie des Läppchens zu gewandten Zellflächen fand, also auf paratangentialen Flächen; die Maschen selbst stehen folglich radiär beim Kaninchen, und das ist ebenso bei allen anderen Säugethieren der Fall (Textfig. 8). Da ausser bei *Echidna* auch die Blutcapillaren mehr oder minder ausgeprägten radiären Verlauf im Leberläppchen besitzen und nur wenige als Verbindungsäste der radialen Ca-

Rippen oder dergleichen bewegliche Skeletelemente¹⁾ durch Muskelaction eine andere Lage einnehmen und die Leibeshöhle erweitern. Der negative Druck, welcher in der Leibeshöhle immer vorhanden sein muss, damit die Lungen nicht gänzlich collabiren, steigert sich in Folge dessen, die Lungen folgen, und das Thier inspirirt. Ob die Exspiration activ oder passiv erfolgt, interessirt uns hier nicht: genug, bei Reptilien herrscht in der Leibeshöhle ständig negativer Druck, der sich bei jeder Inspiration noch steigert. Bei den Amphibien, welche die Luft grösstentheils verschlucken, ist eine inspiratorische Ausdehnung der Leibeshöhle gar nicht oder höchstens in geringem Maasse möglich. Denn sie besitzen entweder keine oder nur sehr wenig entwickelte Rippen. Andererseits ist die active Blähung der Lungen bei der normalen Athmung sehr gering und ausserdem wegen der Zartheit der Lungenblasen mechanisch irrelevant. Die Leber, welche frei in der Leibeshöhle liegt, steht daher bei Anamniern und Reptilien nie unter positivem Druck und bei Reptilien sogar stets unter negativem und während der Inspiration unter ziemlich starkem negativen Druck.

Ganz anders verhält sich dies beim Functioniren eines musculösen Diaphragmas, das Brust- und Bauchhöhle völlig von einander sondert. Für die Brusthöhle bleiben die Druckverhältnisse dieselben wie bei der Leibeshöhle der Thiere, welche kein Zwerchfell, aber Rippen besitzen. Der negative Druck wird höchstens verstärkt durch die Contraction des Zwerchfellmuskels während der Inspiration, da diese dazu beiträgt den Raum der Brusthöhle zu vergrössern. In der Bauchhöhle herrscht dagegen positiver Druck. Denn bei der Inspiration drückt das Zwerchfell von oben auf die Eingeweide, und wir können direct an der Vorwölbung der Bauchdecken während derselben sehen, dass der Druck in der Bauchhöhle steigt. Bei der Exspiration contrahiren sich aber, wenigstens bei einem bestimmten Athemtypus (der Abdominalathmung), die vorderen Bauchmuskeln, drücken die Eingeweide gegen das Zwerchfell und dieses in die Brusthöhle hinein, so dass der Brustraum verkleinert wird. An der Bewegung des Zwerchfells können wir dabei erkennen, dass in der Bauchhöhle positiver Druck herrscht. Nun liegt die Leber selbst in der Bauchhöhle,

steht also unter positivem Druck bei den Säugethieren. Die ableitenden Blutgefässe der Leber dagegen, die Lebervenen, stehen unter negativem Druck; denn sie münden direct in die Vena cava da, wo diese durch das Zwerchfell hindurch in die Brusthöhle tritt. Es ist erwiesen, dass die grossen Blutgefässe der Brusthöhle, namentlich die Venen und Vorhöfe, dem negativen Druck der Brusthöhle folgen, und R. HEIDENHAIN (18) hat bereits auf die Bedeutung dieser Thatsache für die Blutcirculation in der Leber hingewiesen. Er betont mit Recht, dass dieser negative Druck sich besonders wirksam bis in die kleinsten Lebervenen fortsetzen

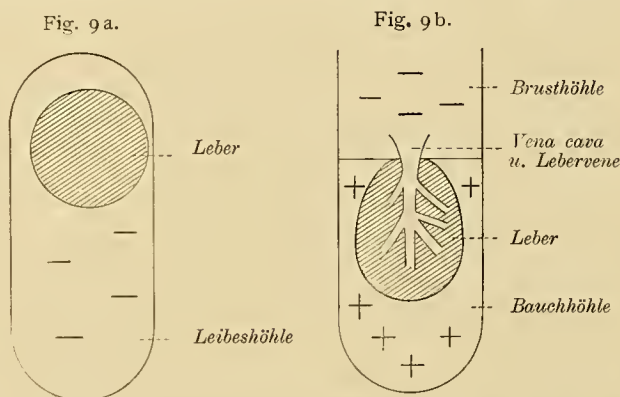


Fig. 9a. Schema der Druckverhältnisse in der Leibeshöhle der Reptilien.

Fig. 9b. Schema der Druckverhältnisse in der Brust- und Bauchhöhle der Säugethiere.

1) Ich lasse mich hier auf Einzelheiten der Athmungsmechanik nicht ein, weil zur Zeit hierüber im hiesigen physiologischen Institut unter Leitung des Herrn Prof. BIEDERMANN ausgedehnte vergleichende Untersuchungen von Herrn cand. med. SIEFERT angestellt werden. Ich verdanke Herrn SIEFERT und besonders Herrn Prof. BIEDERMANN manch werthvollen Aufschluss über die Athmung der Wirbelthiere, der mir für meine Auffassung von dem Zusammenhang derselben mit der Structur der Leber sehr förderlich war.

kann, weil diese ohne Bindegewebsumhüllung direct an das Lebergewebe angeheftet sind und deshalb stets passiv offen gehalten werden.

Wenn wir bedenken, dass die Leber ein äusserst blutreiches Organ ist, dass bei manchen Amphibien und Sauropsiden kaum die Hälfte des Organs aus Leberzellen besteht, so ist es begreiflich, dass eine völlige Umwälzung der Druckverhältnisse in der Leber, wie sie durch das Auftauchen des Zwerchfells bedingt wird, von Einfluss sein muss auf die Circulation in dem Organ, und dass dadurch weiterhin die Structur desselben beeinflusst werden kann.

Denken wir uns in den Lebervenen eines primitiven Säugethiers, wie *Echidna*, einen kräftigen negativen Druck auftreten, so wird das Leberblut stark angesaugt werden und auf den nächsten Wegen den Lebervenen zuströmen suchen. Bevorzugt werden natürlich alle radiär gelegenen Strecken der in allen Dimensionen gewundenen Gefässe des noch netzförmig-tubulösen Drüsentypus. Die übrigen Gefässe, namentlich aber die ungünstigsten, die paratangential gelegenen, werden in demselben Maasse wie die radialen sich ausbilden und vermehren, vom Blutstrom gemieden; sie verkümmern und verschwinden bis auf wenige, welche als Queranastomosen nothwendig sind für den Fall, dass Circulationsstörungen in radiären Kanälen eintreten. Stimmt also unsere Hypothese, dass das Zwerchfell der treibende Motor für das Verschwinden paratangentialer Blutcapillaren in der *Echidna*-Leber ist, so ist damit erklärt, wie allmählich immer mehr monocytische, radiär gestellte Gallencapillarmaschen in der Säugethier-Leber auftauchen. Es begreift sich, dass der Schlauchtypus in dem Maasse verloren geht, als die Leberzellen sich aneinander-schliessen, und dass die Gefässcapillaren immer deutlicher radiär auf die Centralvene losziehen. Die Wanderungen der Gefässe in der Säugethier-Leber sind nichts anderes als Umwandlungen beliebig gewundener und verbundener Gefässe in radiär gestellte mit den nothwendigsten Queranastomosen. Die Gallencapillaren aber sind im Stande durch ihre zahlreichen und wohl entwickelten Seitenwege überall da sich zusammenzuschliessen, wo Veränderungen der Gefässanordnung eintreten. Schon bei Amphibien lernten wir in der Möglichkeit der Bildung von Netzen, also in letzter Linie in dem Vorhandensein ausgebildeter Seitencapillaren, das bestimmende Moment kennen, welches die Leber in Stand setzt den schlauchförmigen Typus aufzugeben und sich den äusseren Bedingungen, die seitens des Gefässsystems hier wie dort auf sie einwirken, anzupassen. Ich verglich die Netzbildungen der Gallencapillaren mit den Wundernetzbildungen und überhaupt mit Anastomosen der Arterien an Stellen der Haut, die äusserem Druck und localisirten Stauungen ausgesetzt sind. Dass Stauungen in einer Leber, die solchen Umwandlungen unterliegt wie die Säugethier-Leber, häufig vorkommen, versteht sich von selbst.

In frühen Stadien der Ausbildung des Säugethiertypus hat das Zwerchfell noch keine grossen Veränderungen hervorgebracht. Die Leberbalken sind grösstentheils tubulös, die Blutcapillaren unregelmässig gewunden, und hin und wieder treten monocytische Netze und centrotubuläre Zellen auf. An diesen Stellen sind paratangientiale Gefässe verödet. So verhält sich *Echidna*.

Die Entwicklung geht so weiter, dass immer mehr paratangientiale Gefässe verschwinden, dass die Leberschläuche sich zu Zellplatten aus mehrfachen Zelllagen zusammenschliessen und in diesen Platten die Gallencapillaren überall zu Netzen verbunden sind. Die radiären Blutcapillaren bilden sich allmählich deutlicher aus, es mögen neue radiär verlaufende Gefässe entstehen, und so bildet sich die radiäre Streifung des Leberläppchens. Durch Anlagerung neuer Zellen vergrössern sich die Zellplatten zu Zellhaufen, in denen die Gallencapillarnetze und die Gefässe radial gestellt sind. Erstere haben zum Theil noch die ursprüngliche Kantenposition der Centralcapillaren, zum grösseren Theil die Flächenposition der stark vermehrten Seitencapillaren. Dieses Stadium in der mannigfachsten Ausbildung im Einzelnen bietet schon *Ornithorhynchus*, bieten ferner die Phalangistinen, Dasyuriden, Insectivoren, Carnivoren, Ungulaten und Primaten.

Vermehren sich die radialen Blutcapillaren so ausserordentlich, dass zwischen alle Leberzellen Blutgefässe eindringen und an allen 4 Kanten jeder Zelle ein Gefäss liegt, dann wird natürlich der radiale Bau des Leberläppchens ausserordentlich deutlich, die Kantenposition der Gallencapillaren verschwindet ganz und die Netzbildung und Flächenstellung der Gallenwege erreicht die höchste Ausbildung. Annähernd haben diese Stufe die Phascolarctinen und namentlich die Rodentier erreicht.

Aber hat denn in der That das Zwerchfell eine solche Einwirkung auf die Gestaltung des Säugethiertypus der Leber?

Ich will zunächst versuchen auf entwicklungsgeschichtlichem Wege dieser Frage näher zu treten. Die Athmung beginnt bei den Säugethieren in dem Augenblick der Geburt. Bis dahin ist eine Zwerchfellaction ausgeschlossen. Mit dem ersten Athemzug aber, mit der ersten Zwerchfellcontraction entsteht zum ersten Mal ein negativer Druck im Brustraum und ein positiver in der Bauchhöhle. Wir haben also ein Experiment der Natur vor uns, und es ist möglich, dass in der individuellen Entwicklung die Umgestaltung der Druckverhältnisse durch die Zwerchfellcontractionen dieselben oder ähnliche Effecte hervorbringt wie in der Stammesentwicklung. Es ist dies keine Nothwendigkeit. Denn häufig bedient sich der Organismus in der eigenen Entwicklung anderer Mechanismen, als diejenigen waren, welche in der Geschichte seiner Vorfahren walteten.

Es tritt uns denn auch in der Ontogenie sofort eine grosse Veränderung in der Entwicklung entgegen, die in der Stammesgeschichte fehlt. Die embryonale Säuger-Leber hat besondere Beziehungen zur Blutbildung gewonnen, indem schon in frühen Epochen von den Blutcapillaren Aeste in die Lebertubuli einwuchern. In diesen Blindsäcken findet die Bildung und Vermehrung der kernhaltigen rothen Blutkörperchen statt, welche später ihre Kerne verlieren und in den übrigen Leber- und Körperkreislauf als ausgebildete kernlose Erythrocyten übergehen. Durch diese Bildungscapillaren wird der tubulöse Bau der jungen embryonalen Leber völlig zerstört, indem die Zellen sich verbinden zu einer einzigen Zellmasse, durch welche Blutcapillaren, Bildungscapillaren und Gallencapillaren hindurchziehen, wie es scheint nur insofern geregelt, als Gallencapillaren nie neben Gefässcapillaren liegen und als bei letzteren die Bildungscapillaren stets in die zu- resp. abführenden Blutcapillaren münden. Es kommt also in der individuellen Entwicklung eine Umwandlung des tubulösen Leberbaues lange vor der ersten Zwerchfellcontraction in Folge der Beziehungen der Leber zur Blutbildung zu Stande.

Es ist dies ein cänogenetischer Vorgang. Denn in der Leber ausgewachsener Thiere kommt nirgends in der Wirbelthierreihe eine solche Ansammlung von Blutbildungszellen vor. Die Massenproduction von Erythrocyten, welche der Körper in kurzer Zeit während des Embryonallebens vornehmen muss, um seinen Bedarf zu decken, erfordert besondere Einrichtungen. Die Leber ist ein besonders günstiger Boden für die Blutbildung aus Gründen, die wir nicht kennen. Aber durch VAN DER STRICHT's (43) Untersuchungen wissen wir, dass bei Amphibien und Sauropsiden in der Embryonalentwicklung eine Blutbildung im strömenden Blut der Gefässcapillaren der Leber stattfindet. Dasselbe fand ich bei *Echidna*-Embryonen, die sich also auch darin von den übrigen Säugethieren unterscheiden (Fig. 53). Denn bei Beutel- und Placentathieren entwickeln sich die Blutzellen in jenen besonderen Bildungscapillaren, welche deshalb offenbar besonders günstig sind, wie v. KOSTANECKI (24) meint, weil hier eine ungestörte Entwicklung fern von der lebhaften Circulation in den zu- und abführenden Gefässcapillaren stattfinden kann. Es ist auffällig, dass diese Bildungscapillaren sich nur bei denjenigen Thieren bilden, welche im entwickelten Zustand ihrer Leber keinen tubulösen Bau besitzen (Säugethiere), während sie dort fehlen, wo die Leber stets tubulös bleibt oder doch nicht die völlige Umgestaltung erfährt wie die Säuger-Leber (Amphibien, Reptilien, *Echidna*). Aus diesem Zusammenhang möchte ich schliessen, dass die embryonalen Bildungscapillaren nichts anderes sind

als Theile derjenigen Blutcapillaren, welche nach dem biogenetischen Grundgesetz den tubulösen Bau der embryonalen Säuger-Leber in den definitiven umwandeln, indem sie, wie in der Stammesgeschichte, zwischen die Leberzellen eindringen. Die Cänogenie besteht darin, dass nur Theile dieser Blutcapillaren in diesem Entwicklungsstadium zur Anlage kommen. Es entspricht das dem Zweck Blindschläuche für die Blutbildung zu schaffen, welche das ausgebildete Gefässsystem bei Säugethieren in Folge seiner Anastomosen so wenig wie das bei niederen Wirbelthieren aufweist.

In dem Augenblick, wo das Zwerchfell sich zum ersten Mal contrahirt, ist also die Leber von durchaus unregelmässiger Structur, wie ich dies oben schilderte. Aber es besteht bei aller Verschiedenheit vom tubulösen Typus doch keine radiäre Anordnung der Blutcapillaren und „Leberbalken“. Jedoch bald nach der Geburt taucht diese auf; beim Kaninchen am 2. Tage schon erkennbar (Fig. 71), mit jedem weiteren Tage deutlicher werdend, ist sie nach 9 Tagen sehr gut ausgeprägt (Fig. 72) und nach Verlauf eines Monats ungefähr auf der Höhe der Ausbildung angelangt (Fig. 73), die bei diesem Thier überhaupt erreicht wird. Ist also auch der Ausgangspunkt in der individuellen Entwicklung ein anderer als in der Stammesentwicklung, so ist doch die zeitliche Uebereinstimmung in der Ausbildung des radiären Baues der Leberläppchen mit dem Beginn der Athmung und der Contractionen des Zwerchfells eine so auffallende, dass die Wahrscheinlichkeit eine grosse ist, es handle sich dabei um einen ursächlichen Zusammenhang. Die Ontogenie der Leber scheint mir daher wohl geeignet die Bedeutung des Zwerchfells als umgestaltenden Factors für die Leberarchitectur zu stützen.

Auch auf vergleichend-anatomischem Weg versuchte ich mir über die Bedeutung des Zwerchfells Klarheit zu verschaffen. Leider giebt es keine zusammenfassende vergleichende Untersuchung des Zwerchfells der Säugethiere in der Literatur. Ich beschränkte mich daher auf diejenigen Thiere, deren Leber ich mikroskopisch untersucht hatte und präparirte das Zwerchfell derselben mit dem Messer aus. Wenn in der That die Zusammenziehungen dieses Muskels und deren Folgen die Leberstructur beeinflussen, dann müssen, wenigstens bei nahe verwandten Thieren, Umgestaltungen der Leber auch Umgestaltungen des Zwerchfells entsprechen. Wir besitzen unter den beiden einzigen Monotremen, die wir kennen, in *Echidna* ein Thier, welches einen nur sehr wenig vom tubulösen Typus abweichenden Bau der Leber aufweist, während *Ornithorhynchus* erheblich weiter in der Richtung, welche die Umwandlung der Säuger-Leber nimmt, fortgeschritten ist. Freilich ist es schwer nach dem Material, das mir vorlag, genau den Grad anzugeben, bis zu welchem die Umwandlung gediehen ist. Aber schätzungsweise kann ich wohl sagen, dass die *Ornithorhynchus*-Leber der von *Dasyurus* etwa näher steht als der von *Echidna*.

Da ich unmöglich die relative Grösse des Zwerchfells zur Grösse der Brust- und Bauchhöhle der verschieden grossen und verschieden gebauten Thiere bestimmen und die Functionskraft nicht messen konnte, so begnügte ich mich damit die Ursprungszacken des Muskels an Rippen und Wirbeln zu zählen. Je mehr Ursprungszacken das Diaphragma besitzt, über eine um so grössere Peripherie der Ursprungsfläche verfügt es, und um so ausgiebiger wird seine Wirkung für die Vergrösserung der Brust- und Verengerung der Bauchhöhle bei der Contraction — ceteris paribus — sein. Einigen Anhalt können also wohl, namentlich bei diesen nahe verwandten Thieren, solche Zahlen für die Schätzung der Druckwirkung des Zwerchfells geben.

Das Zwerchfell von *Echidna* besitzt in seiner costalen Parthie 9—10 Ursprungszacken, das von *Ornithorhynchus* deren 12. Die Pars lumbalis entspringt bei *Echidna* an den Körpern zweier Wirbel, bei *Ornithorhynchus* an deren vier. Diese Angaben gelten für die rechte Seite der Thiere. *Ornithorhynchus* hat also wahrscheinlich den functionskräftigeren Muskel von den beiden. Zu bedenken ist dabei, da gerade die lumbale Portion eine Verdoppelung der Zacken aufweist, dass diese die jüngere Parthie des Zwerchfells ist. Wie

embryologische Befunde und vergleichend-anatomische Thatsachen lehren, entsteht das Zwerchfell ventral und gelangt erst später an die Wirbelsäule. GEGENBAUR sagt darüber in seinem Lehrbuch der Anatomie: „Der verschiedene Ausbildungsgrad zwischen dem ältesten vorderen und dem jüngsten hinteren Abschnitte des Zwerchfellmuskels erscheint dann als Folge des günstigeren Ursprungs, welcher dem Muskel in seinem lumbalen Theile zukommt. Dieser findet sich im functionellen Uebergewicht über die von minder festgefügtten Skelettheilen entspringenden, älteren sternocostalen Ursprungsportionen.“ Also wird das numerische Uebergewicht der Zacken des Zwerchfells bei *Ornithorhynchus* gegenüber *Echidna* in seiner Bedeutung erhöht durch die functionelle Wichtigkeit gerade des Abschnitts, in welchem die Vermehrung der Zacken relativ am stärksten ist. Bei Monotremen herrscht daher die Uebereinstimmung zwischen dem Bau der Leber und der Ausbildung des Diaphragmas, wie sie die Hypothese verlangt.

Ist schon die Beweiskraft meiner Zahlen innerhalb enger Grenzen, in denen ich sie bisher anwandte, mit Vorsicht zu beurtheilen, so wäre es thöricht, die bei Monotremen gefundene Zahl der Zwerchfellszacken ohne weiteres mit der bei Placentathieren ermittelten zu vergleichen. Denn beim Igel, Hund, Kaninchen und Menschen ist einmal eine Reduction des älteren Theiles, der Pars sterno-costalis, eingetreten, so dass von den Rippen nur noch 9, 5, 7 und 6 Zacken bei den verschiedenen Thieren entspringen; dafür hat andererseits der jüngere und kräftigere Theil, die Pars lumbalis, eine besondere Ausbildung erfahren. Berücksichtigen wir diese, so erweisen sich auch die 4 Placentalier unter sich nicht nach der Zahl der Zacken vergleichbar, denn sie haben sich in verschiedener Richtung differenzirt. Beim Igel besteht die Pars lumbalis noch aus Zacken, die nur von Wirbelkörpern entspringen und zwar 2 sehnigen und 3 muskulösen, sie hat also 5 Zacken. Beim Hund besitzt sie freilich nur 2 Zacken, die muskulös von 2 auf einander folgenden Wirbeln (22. und 23.) entspringen. Der Hund hat aber ausserdem eine starke laterale Zacke, die muskulös von dem sehr stark entwickelten Processus transversus s. lateralis des 22. Wirbels entspringt. Ob diese nicht functionell kräftiger ist als die 3 medialen Zacken, welche der Igel anstatt ihrer besitzt, kann die Morphologie wohl nicht entscheiden; ebensowenig, wie sich dazu der Mensch verhält, der bekanntlich 3—4 mediale Zacken der Pars lumbalis besitzt und ausserdem eine laterale vom Querfortsatz des ersten Lendenwirbels entspringende. Beim Kaninchen und anderen Nagern ist jedoch das functionelle Uebergewicht der Pars lumbalis gegenüber den bisher betrachteten Säugern sehr auffällig. Dieselbe besitzt beim Kaninchen rechterseits 3 und linkerseits gar nur 2 Zacken. Aber diese entspringen nicht nur am Wirbelkörper des 20., 21. und 22. Wirbels, sondern auch an ziemlich stark in ventraler Richtung vorspringenden medianen Knochenfortsätzen dieser Wirbel. Es haben sich also bei diesen Thieren die Wirbelkörper durch Fortsatzbildungen speciell differenzirt im Anschluss an die Function des Zwerchfells. Darin darf man den Beweis für die besondere Kräftigkeit dieses Muskels erblicken. Es kommt hinzu, dass von der Pars lumbalis sich ein Sehnenstreifen in die Beckenmuskulatur fortsetzt, deren Fasern zum Theil an dieser Sehne entspringen. Dadurch gewinnen also auch diese Muskeln eine verstärkende Mitwirkung auf die Zusammenziehung des Zwerchfells. Es besteht somit beim Kaninchen eine hohe Differenzirung des functionstüchtigsten Theiles des Musculus diaphragmaticus gegenüber anderen Säugethieren und dies stimmt im Sinn unserer Hypothese gut überein mit der excessiven Umwandlung der Leber dieses Nagers.

Aus der Reihe der Beutelhieren verglich ich *Trichosurus* und *Phascolarctus* miteinander. Es stimmte auch bei diesen die Höhe der Ausbildung der Pars lumbalis des Zwerchfells mit der der Leber überein. Denn *Trichosurus* besitzt nur 2 lumbale Zacken, während *Phascolarctus* 4 zeigt, von denen die unterste in das Lig. longit. anterius der Wirbelsäule sich fortsetzt. Ausserdem bestand auch bei *Phascolarctus* ein Uebergreifen des Ursprungs der Beckenmuskulatur auf die lumbalen Ursprungszacken des Zwerchfells. Seine Ursprünge an den Rippen waren weit weniger zahlreich als bei den Monotremen. Bei *Phascolarctus* zählte ich 6, bei *Trichosurus* 7.

Ich glaube somit in der Ontogenie der Säugerthierleber und bedingungsweise auch in der vergleichenden Anatomie des Zwerchfells Bestätigungen gefunden zu haben für die Hypothese, dass die Zwerchfellsaction und ihre Wirkung auf die Blutcirculation in der Leber die Ursache für die Entstehung des „Säugethiertypus“ dieses Organes ist. Es harrt jedoch noch das andere, constantere Characteristicum aller Säuger-Lebern: die Läppchen-Eintheilung der genetischen Erklärung. Es besteht jedenfalls kein Zusammenhang zwischen Läppchenbau und Säugethiertypus des Leberparenchyms. Denn alle Säuger besitzen Leberläppchen, aber nicht alle besitzen den specifischen Säugethiertypus, z. B. *Echidna*. Da Uebergänge zwischen nicht lobulären Lebern (Anamnier und Sauropsiden) und lobulären (Mammalia) fehlen und auch die Ontogenie der Säuger ohne weiteres keine deutliche Auskunft giebt, so kann der Versuch einer Erklärung höchstens weiter unten nach Vergleichung des Baues der Leber aller Wirbelthierklassen gewagt werden.

III. Allgemeine Histologie der Leber.

I. Geschichte und Mechanik ihrer phylogenetischen Entwicklung.

Vergleichende Untersuchungen über den histologischen Bau der Leber bei zahlreichen Anamniern und Amnioten, von denen ich im Vorhergehenden Mittheilung machte, bringen mich zu dem unvermutheten Resultate, dass die Wirbelthier-Leber höchstens bei Fischen, bei denen nichts Abweichendes nachgewiesen werden konnte, aus einem Maschenwerk reiner, netzförmig verbundener Schläuche besteht, durch dessen Lücken ein gleichgebautes Netzwerk von Blutcapillaren gesteckt ist. Cyclostomen, Amphibien, Reptilien weisen mehr oder minder bedeutende Abweichungen vom tubulösen Bau auf, und bei Säugethiern ist eine vollständige Stufenleiter vom nur wenig abgeänderten Schlauchtypus bis zum völligen Verlust desselben vorhanden. Dieser Befund muss uns überraschen, wenn wir wissen, dass die Streitigkeiten, welche darüber bestehen, ob die Leber aller Wirbelthiere tubulös gebaut sei, oder ob die Säugethiere Lebertubuli nicht mehr besitzen, nach der Ansicht vieler durch neuere Arbeiten über Leberhistologie (RETZIUS) dahin entschieden sind, dass die Leber in der ganzen Wirbelthierreihe einen verästelt tubulösen Bau bewahre. Dass vollends bei Anamniern und Sauropsiden Abweichungen vom schlauchförmigen Bau vorkommen, davon geben selbst diejenigen Autoren nichts an, welche der Säuger-Leber die tubulöse Anordnung der Zellen entschieden absprechen (HERING). Nur für ein vereinzelt Thier, den *Triton*, existirt von LANGLEY (30) eine beiläufige derartige Angabe in der Literatur, die auch von SHORE und JONES (41) bestätigt wurde, aber nicht Veranlassung gab, auch andere Amphibien etc. daraufhin zu untersuchen.

Vergleicht man andere tubulöse Drüsen des Wirbelthierkörpers mit einander und mit der Leber niederer Wirbelthiere, so ergibt sich, dass Modificationen des tubulösen Typus schon bei manchen der ersteren sich einstellen. Die Niere, die Schilddrüse u. a. sind streng nach dem Schema eines reinen Tubulus gebaut, in welchem eine Reihe von Zellen sich um einen Centralkanal so ordnet, dass jede Zelle mit einer Kante das Lumen des Abführungsganges berührt, an der entgegengesetzten Fläche vom Blutstrom gespült wird und mit sämmtlichen anderen Flächen mit Nachbarzellen zusammenhängt. Aber in den Fundusdrüsen des

Magens, in manchen Speicheldrüsen u. a. giebt es Zellen (Belegzellen, Lunulae), welche nicht mehr direct an das centrale Lumen des Schlauches grenzen, sondern die sich an die Peripherie zurückgezogen haben. In anderen Speicheldrüsen (Gl. retrolingualis, submaxillaris des Igels [26]) kommen centrotubuläre Zellen vor, die zum Theil als Resultate grosser Verschiebungen der Drüsenzellen in den Tubulis nachgewiesen sind, zum Theil noch, wie die centroacinären Zellen des Pancreas, einer gesicherten Erklärung harren.

Es hat sich nun herausgestellt, dass in allen Drüsentubulis, welche Abweichungen vom tubulösen Bau aufweisen, also in denen der Speicheldrüsen, Fundusdrüsen und Leber, die Centralcapillaren Seitenäste haben, welche zwischen die secernirenden Zellen eindringen und sie oft, wie bei den Belegzellen der Fundusdrüsen, in Form korbartiger Geflechte ringsum umgeben, dass aber in Drüsen von unverändert tubulösem Typus solche Seitencapillaren durchaus fehlen. Es ist verständlich, dass Zellen, welche in ihren Seitencapillaren stets offene Wege zur Abfuhr des Secretes besitzen, örtlich unabhängig von der Centralcapillare sind und Verschiebungen erleiden können, welche unmöglich bei Zellen eintreten werden, die nur an die Centralcapillare direct ihr Secret abgeben können.

Es stimmen in der Leber die primitivsten Abänderungen des tubulösen Baues durchaus mit dem überein, was jene oben erwähnten Drüsen auch aufweisen. Denn bei Myxinoiden bestehen die häufigeren Abweichungen darin, dass einzelne Zellen vom Centrallumen sich zurückgezogen haben und nur durch Seitencapillaren mit ihm noch in Verbindung stehen. So fügen sich die Abweichungen primitiver Leberschläuche vom rein tubulösen Bau zwanglos in den Rahmen der von anderen Drüsen bekannten morphologischen Structures ein. Auch das bisher nur für die Leber eigenthümliche Abweichen vom primitiven Typus wird vielleicht bei anderen Drüsen noch Parallelen haben, von denen wir bei der erst jungen Kenntniss vom feineren histologischen Bau vieler derselben bloß noch nichts erfuhren.

Eine der Leber zwar nicht allein, aber in besonderem Maasse zukommende Eigenthümlichkeit besteht in der netzförmigen Verbindung der Leberschläuche zu vasozonalen Maschen ¹⁾. Es verbinden sich die Leberbalken in annähernd gleich grossen Abständen mit einander nach allen Richtungen hin. Dadurch entsteht ein Balkenwerk, in dessen Lücken die Gefässe liegen. Jeder Querschnitt eines Balkens ist von einer Gefässmasche umgeben und jeder Gefässquerschnitt von einer Leberbalkenmasche, die ich deshalb „vasozonal“ nenne. Es steht also an jeder Stelle die Axe der Gefässcapillaren senkrecht zur Axe der centralen Gallencapillaren.

Es ist von RETZIUS bezweifelt worden, dass der Maschenbau der Leber überhaupt bestünde. RETZIUS leugnet zwar nicht, dass vasozonale Netze überhaupt vorkämen, aber er hält sie jedenfalls für sehr seltene Vorkommnisse. Er stützt sich dabei auf Untersuchungen der mit der Imprägnationsmethode GOLGI's geschwärzten Gallencapillaren, welche sich bei *Myxine*, *Ammocoetes*, *Anguilla*, *Esox*, *Salamandra*, *Triton*, *Rana*, *Coluber*, *Anguis*, *Lacerta*, *Gallus*, *Corvus*, also bei allen von ihm untersuchten Anamniern und Sauropsiden in einwandsfreier Weise zu Netzen nicht verbinden sollen. Dem gegenüber muss ich feststellen, dass ich einwandsfreie Netze mit derselben Methode bei *Anguilla*, *Rana*, *Platydictylus*, *Gongylus*, *Varanus*, *Lacerta*, *Anguis*, *Zamenis*, *Echidna* oft und manchmal in grosser Zahl erhielt.

Es führt also die Imprägnationsmethode zu übereinstimmenden Resultaten mit denen der Injection der Gallencapillaren, welche in den meisten Fällen die Verbindung der Gallencapillaren zu vasozonalen Maschen nachweisen lässt, aber häufig auch scheinbare blinde Endigungen der Centralcapillaren zeigt. Es kommt ganz auf die Auffassung an, ob man diese blinden Endigungen als Kunstproducte ansieht, wie dies

1) Die Bezeichnungsweise der Maschenbildungen ist auf S. 310 angegeben.

HERING that, oder ob man sie für reelle Endigungen der Capillaren hält, wie dies EBERTH für die Amphibien und RETZIUS für alle seine Präparate annimmt.

Zunächst konnte ich mit den gewöhnlichen Methoden wenigstens bei einem Object, einem grösseren Selachierembryo, zeigen, dass durch Injectionen und Imprägnationen über das reelle Vorhandensein von vasozonalen Netzen keine Täuschungen hervorgerufen werden. Denn bei diesem primitiven Wirbelthiere liessen sich die Gallencapillaren deutlich bis zu ihrer Vereinigung in Schnitten verfolgen. Um so mehr wird dies also bei höher stehenden Wirbelthieren der Fall sein.

Es ist dieser Befund lediglich eine Bestätigung dessen, was den Embryologen längst bekannt ist, dass nämlich in der Leberentwicklung die anfangs verästelt-tubulösen Schläuche sich zu Netzen verbinden. Es ist dies nicht nur bei Fischembryonen, sondern auch bei Amphibien, Reptilien und Säugethieren beobachtet worden. Es sind hier die Schwierigkeiten geringer für die Beobachtungen über die Häufigkeit der vasozonalen Maschen, welche bei erwachsenen Thieren darin bestehen, dass eben diese Netze sehr gross sind und verhältnissmässig selten in die Ebene dünner, allein der Beobachtung zugänglicher Schnitte fallen.

Die Embryonalentwicklung scheint mir daher das entscheidende Wort darüber zu sprechen, wie häufig die vasozonalen Netze der Leber sind. Soweit sie untersucht ist, und soweit ich eigene Angaben über Selachier machen kann, verbreitet sich die Maschenbildung durch die ganze Leber. Blinde Endigungen der Capillaren, die bei deren Weite nicht leicht zu übersehen wären und die man in frühen Stadien auch leicht constatirt, sieht man in späteren nicht mehr. Da nun nichts darüber bekannt ist, dass die vasozonalen Netze sich später etwa wieder lösen, und wir uns keine Vorstellungen machen können, warum dies der Fall sein sollte, so scheint mir die ontogenetische Entwicklung der Leber die völlig netzförmige Anordnung der Leberschläuche sehr wahrscheinlich zu machen.

Ich habe mich freilich bei *Myxine* nicht überzeugen können, dass die Leber netzförmig gebaut ist, und glaube, dass die nicht besonders grosse Leber dieses primitiven Wirbelthieres verästelt-tubulösen Typus besitzt. Die Leber von *Amphioxus* ist ja nichts anderes als ein gewöhnlicher, unverzweigter Drüsenschlauch. Wie dieser in der Embryonalentwicklung vieler Thiere als unpaare Ausstülpung des Darmes recapitulirt wird, und darauf ein Stadium folgt, in welchem der einfache Schlauch sich in viele Aeste auftheilt, ohne dass letztere anfänglich verschmölzen, so ist es wahrscheinlich, dass in den Myxinoiden sich Repräsentanten dieser zweiten Etappe in der Entwicklung der Leber erhalten haben. Jedenfalls sah ich bei *Myxine* unzweifelhafte blinde Endigungen der Centralcapillaren, und wenn also auch das Vorkommen von vasozonalen Netzen nicht ganz auszuschliessen ist nur aus dem Grunde, weil sie bisher nicht gesehen worden sind, so ist jedenfalls ein guter Theil der *Myxine*-Leber verästelt-tubulös gebaut.

Die Entstehung des netzförmigen Drüsentypus in der Leber hat schon seitens englischer Autoren, SHORE und JONES (41), eine Betrachtung erfahren. Sie behaupten, dass der Leber eine Basalmembran durchweg fehle und dass deshalb die Schläuche sich zu Netzen verbinden könnten, was bei Drüsen mit Basalmembran unmöglich sei. Ja sie nehmen an, dass die Leberschläuche in der Stammesentwicklung einmal ganz verloren gegangen seien, indem die Zellen der Schläuche in Folge des Fehlens der Basalmembran überall sich an einander gelegt und eine einzige Zellmasse gebildet hätten (bei *Petromyzon*). Daraus soll sich dann secundär wieder ein reiner Schlauchtypus entwickelt haben (Fische, Amphibien und Sauropsiden), und dann sei bei Säugern zum zweiten Mal ein Verlust der Schläuche eingetreten. Die Beweise, welche jene Autoren für diese Ansichten beibringen, können mich nicht überzeugen. Ich halte es auch für ebenso wenig bewiesen, dass der Leber aller Wirbelthiere eine Basalmembran fehle, wie dass alle anderen tubulösen Drüsen eine solche besitzen. Es unterscheiden sich jedoch die Leberschläuche

von den Tubulis der Niere, welche Anastomosen nie aufweisen, durch die grosse Armuth an peritubulärem Bindegewebe. Interstitielles Bindegewebe fehlt gänzlich, und nur jene „Gitterfasern“, wie v. KUPFFER sie nennt, und die vielleicht elastischer Natur sind, umspinnen bei *Myxine*, Fischen, Amphibien, Reptilien und Säugethieren als dichte Netze die intertubulären resp. intralobulären Blutgefässe. Vielleicht trägt dieser Umstand dazu bei, dass die Leberschläuche leicht anastomosiren können. Jedoch die eigentliche Ursache der Anastomosenbildung muss irgend wo anders gesucht werden. Denn im Hoden haben wir eine Drüse, welche trotz des reichlich vorhandenen peritubulären Bindegewebes netzförmigen Bau besitzt.

Die Leber ist jedenfalls die blutreichste aller Drüsen des Wirbelthierkörpers. Man hat sie einem Schwamm verglichen, der voll Blut gesogen ist und dessen Gerüstwerk die ganzen parenchymatösen Elemente des Organs repräsentirt. Dass nun Circulationsstörungen beim Transport solcher Blutmassen leicht vorkommen, ist verständlich und ebenso, dass Blutstauungen sehr leicht die Gallencapillaren zwischen den Leberzellen comprimiren können. Deshalb glaube ich, dass die Maschenbildungen der Gallencapillaren zu vergleichen sind den Anastomosenbildungen der Hautarterien an exponirten Stellen. Denn diese Netze werden immer noch einen Abfluss der Galle ermöglichen, wenn auch einige Gallencapillaren durch Compression undurchgängig geworden sind. Es ist dabei noch zu erwähnen, dass nach der Darstellung von den Druckverhältnissen in der Leibeshöhle zwerchfellloser und Zwerchfell-Thiere, die ich in dem Capitel über die Säuger-Leber gab, in der allgemeinen Leibeshöhle im Allgemeinen negativer Druck, in der speciellen Bauchhöhle positiver Druck herrscht (Textfig. 11). Diesen positiven Druck betrachten die Physiologen mit Recht als mitwirkend bei der Herausbeförderung der Galle aus der Leber in den Darm (HERMANN, Lehrbuch d. Phys.). Da bei den Anamniern und Sauropsiden dieses Mittel der Gallenbeförderung fehlt, werden Gallenstauungen im Anschluss an Blutstauungen um so leichter auftreten und schädigend wirken können.

Also auch aus theoretischen Erwägungen komme ich zu dem Schlusse, dass die Anastomosen der Gallenwege in der Leber recht ausgedehnte sein müssen. Der Streit darüber, ob blind endigende Capillaren in netzförmigen Drüsen überhaupt vorkommen oder nicht, scheint mir unwesentlich zu sein, wenn es sicher ist, dass im Allgemeinen die Drüse netzförmig gebaut ist. Denn da in früheren Stadien der Stammes- und Individualentwicklung blind endigende Aeste häufig oder sogar ausschliesslich vorkommen, wäre es nichts Besonderes, wenn diese auch auf späteren Stadien der Entwicklung sich hin und wieder als rudimentäre oder atavistische Erscheinungen fänden.

Zu den Eigenthümlichkeiten der Leber gegenüber anderen tubulösen Drüsen des Wirbelthierkörpers gehört ferner die Intensität, zu der sich die Abweichungen vom tubulösen Bau in ihr steigern können. Symptomatisch für diese Abweichungen ist das Auftreten cytozonaler Netze der Gallencapillaren, die wir nur bei der Leber kennen.

Ich unterschied unter den cytozonalen Netzen der Gallencapillaren monocytische oder unicelluläre und polycytische oder pluricelluläre, d. h. solche Maschen, welche nur eine Zelle, und solche, welche mehrere Zellen umgürten. Es kommt für diese Bezeichnungen nicht in Betracht, ob die Netze die betreffenden Zellen an ihrem grössten Umfang umkreisen, oder ob sie nur Theile der Zellen berühren. Man könnte sie danach als peri- und paracytische Netze bezeichnen.

Ich kann hier unmöglich alle Details wiederholen, welche die specielle Untersuchung über die cytozonale Netzbildung ergab, und muss deshalb für Einzelheiten auf die zusammenfassenden Theile der Capitel über Amphibien, Reptilien und Säugethiere verweisen. Hier unterliegt nur das Factum der vergleichenden Betrachtung, dass den cytozonalen Maschen in den verschiedenen Wirbelthierstämmen ein verschiedener

Bau der Leber zu Grunde liegt. Aus dem Vorhandensein solcher Maschen bei verschiedenen Thieren können wir also nicht auf einen analogen Bau der Leber bei diesen schliessen, wohl aber darauf, dass die tubulöse Natur keine reine ist. Die Art der Abweichung festzustellen ist Sache der speciell darauf gerichteten Untersuchung der Anordnung der Leberzellen, Gallen- und Blutcapillaren.

Bei *Myxine* bestehen die Abweichungen vom tubulösen Bau wahrscheinlich nur darin, dass an Verzweigungsstellen der Leberbalken die Zellen etwas in einer Richtung und zwar in der Verzweigungsebene auseinanderdrücken. Dementsprechend theilt sich die Gallencapillare dichotomisch, indem je ein Ast den ausweichenden Zellen folgt. Die directe Verbindung der Centralcapillaren der beiden Leberbalkenäste bleibt aber bestehen und in diese Capillare münden die durch Theilung entstandenen Tochtercapillaren ein (Textfig. 10). Aus einem T-Stück bildet sich also eine ∇-förmige Anordnung, die polygonal aussehen kann, wenn keine zwei-, sondern mehrfache Theilung der Leberbalken vorliegt. An der Stelle, wo die Centralcapillare ursprünglich lag, verschmelzen die über und unter der Verzweigungsebene gelegenen Leberzellen. (Taf. XXVII, Fig. 1–4.)

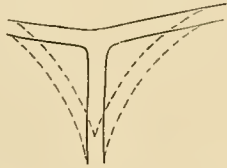


Fig. 10. Schema der Theilung einer sich verzweigenden Centralcapillare in zwei (punktirt dargestellte) Tochteräste. Es resultiren drei Capillaren, welche eine dreieckige Masche bilden.

Bei Fischen konnte ich, wie erwähnt, eine Abweichung vom tubulösen Bau nicht nachweisen.

Bei Amphibien besitzen die Urodelen einen stark vom tubulösen Typus abweichenden Bau und am ausgebildetsten ist dies bei *Proteus*. Es kommen hier noch ausgebildete Schläuche vor; aber diese sind von verschiedener Dicke und zum Theil auf einen Durchmesser von nur zwei Zellen verringert. Daneben aber giebt es andere Stellen, wo die Zellen nicht mehr zu Schläuchen angeordnet sind, sondern zu Zellplatten, die aus einer oder zwei Zellschichten bestehen. Ich verglich deshalb die Leber des *Proteus* mit einem Balkenwerk, in welchem viele Balken durch Bretter ersetzt sind. In den Zellplatten ist natürlich von Centralcapillaren nicht mehr die Rede, vielmehr laufen die Gallenwege unregelmässig zwischen den Zellen hindurch, indem jede Zelle mindestens an einer Stelle, oft aber an vielen, von Gallencapillaren berührt wird. In diesen Platten sind die Gallencapillaren zu mono- oder polycytischen Netzen verbunden. Die Abweichungen des tubulösen Baues, die Plattenbildungen der Zellen und cytozonalen Anastomosen der Gallencapillaren sind eine Folge von Veränderungen im Gefässsystem. Dasselbe ist niederen Zuständen gegenüber vergrößert durch enorme Lymphsäcke, welche den Blutcapillaren anhängen und welche prall mit Wanderzellen, sog. „Pigmentzellen“, gefüllt sind. Diese wohl begrenzten Säcke, welche bei *Proteus* constante Bildungen darstellen, veranlassen nach meiner Vorstellung die Auflösung des tubulösen Baues an vielen Stellen, indem sie entweder die Leberzellen direct auseinanderdrängen oder nach Art einer Reizwirkung active Verschiebungen derselben hervorrufen. Bei anderen Urodelen ist diese besondere Art der Pigmentose oder Melanose auch vorhanden, aber sie tritt periodisch auf, während sie bei Anuren und Reptilien nur in rudimentärer Weise vorkommt. Bei Salamandrinen ist dementsprechend die Abänderung des tubulösen Baues noch ausgeprägt, und zwar ist sie stärker zur Zeit der Melanose als im amelanotischen Stadium. Im letzteren scheint sie weniger ausgeprägt als bei *Proteus* zu sein. Bei Anuren und Reptilien sind deutliche Spuren des ehemals stärker veränderten tubulösen Typus nachweisbar. (Taf. XXVII, XXVIII, Fig. 8–28.)

Schliesslich bei den Säugethieren treten Veränderungen der Leber ein, welche sehr bald zur völligen Auflösung des Schlauchtypus führen. Auch hier liegt die Veranlassung zur Umgestaltung im Gefässsystem, und zwar in Umwandlungen des Blutcapillarnetzes, welche ihrerseits bedingt sind durch das Auftreten des Zwerchfells in der Wirbelthierreihe. Letzteres bewirkt das Zustandekommen eines negativen Drucks in der Brusthöhle, der sich in die Centralvenen der Leber fortsetzt (Textfig. 11b). Dadurch wird

das Blut kräftig nach diesen angesaugt und aus dem unregelmässigen Geflecht der Gefässcapillaren ein radiär zur Centralvene gestelltes System solcher langsam herangezöchtet. Die Leberschläuche gehen dabei verloren, und die Leberzellen stellen eine einheitliche Zellmasse dar, welche von radiären, nur hin und wieder durch Queranastomosen verbundenen Blutcapillaren durchzogen wird, und ebenso von Gallencapillaren, welche überall die Zellen umgeben und sich zu monocytischen, radiär gestellten Netzen verbinden. Die Leber der Säugethiere weist verschiedene Phasen dieses Entwicklungsganges auf, vom annähernd tubulösen Typus bei *Echidna* angefangen bis zu Stadien, wo fast jede Zelle an jeder Kante von Blut- und an jeder Fläche von Gallencapillaren berührt wird. Und zwar findet eine Parallelentwicklung bei Beutlern und Placentaliern statt, indem bei Phascolarctinen und Rodentiern ungefähr die gleich hohe Differenzirung der Leber erreicht wird. Wie wenig wichtig für phylogenetische Fragen diese Differenzirung der Leber ist, geht daraus hervor, dass einmal die beiden verhältnissmässig nahe verwandten Monotremen *Echidna* und *Ornithorhynchus* ziemlich beträchtlich verschieden sind in der Structur ihrer Leber, und dass bei Beutlern die Mitglieder einer Familie, *Trichosurus* und *Phascolarctus*, beides Phalangeriden, verschiedener gebaute Lebern besitzen als eines von diesen Thieren im Vergleich mit *Dasyurus*, dem Mitglied einer ganz anderen Familie.

Der „Säugethiertypus“ der Leber ist also offenbar aus dem altererbten tubulösen Bau, welcher ursprünglich allen Subclassen des Säugethierstammes zukam, zu verschiedenen Zeiten verschieden schnell durch schwächere oder stärkere Ausbildung des Zwerchfells herangezöchtet worden. Es beruhen die Aehnlichkeiten des Grades der Ausbildung verschiedener Säugethier-Lebern auf Convergenzerscheinungen, und unrichtig wäre es daher, phylogenetische Schlüsse aus ihnen über die verwandtschaftliche Stellung ihrer Besitzer zu einander zu ziehen. (Taf. XXIX, XXX, XXXI, Fig. 40—74.)

Es ist bemerkenswerth, dass in beiden Fällen, wo die Leber erhebliche Abweichungen vom tubulösen Typus erleidet (Amphibien, Säugethiere), das Gefässsystem als Ursache dafür zu betrachten ist. Wenn auch kein directer Zusammenhang besteht, da im einen Falle in den Lymph-, im anderen in den Blutgefässen das primum movens erkannt wurde, so ist immerhin durch die nahe Zusammengehörigkeit beider Systeme eine einheitliche Basis gewonnen, von der aus nach verschiedenen Seiten eine Differenzirung der Leber stattgefunden hat.

Die Gründe, aus welchen ich das Gefässsystem für die Veranlassung zur Umgestaltung der Leber halte, erblicke ich in Folgendem: überall, wo das Leberparenchym erhebliche Abweichungen vom tubulösen Bau aufweist, finden sich entsprechende Umgestaltungen der Gefässe. Besonders beweisend sind dafür die Verhältnisse bei den Säugethiern, wo die Auftheilung der Gefässe genau parallel läuft mit der Auflösung der Lebertubuli und dem Zusammenschluss der Leberzellen zu der einheitlichen Masse je einer Leberinsel, ein Vorgang, dessen verschiedene Etappen wir in dem verschiedenen Bau der Leber bei *Echidna*, bei niederen und höheren Marsupialiern, bei niederen und höheren¹⁾ Placentaliern noch heute erhalten

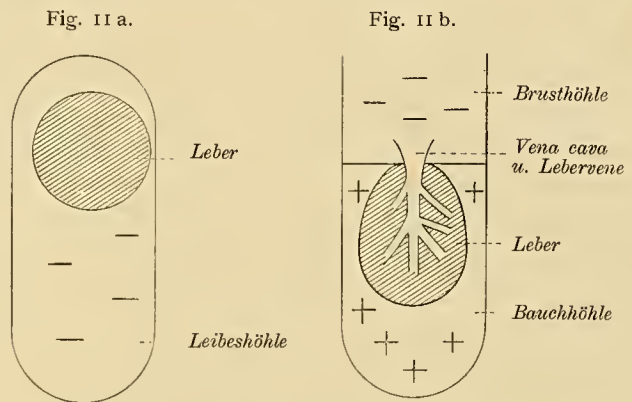


Fig. 11 a. Schema der Druckverhältnisse in der Leibeshöhle der Reptilien.

Fig. 11 b. Schema der Druckverhältnisse in der Brust- und Bauchhöhle der Säugethiere.

1) Ich brauche natürlich hier diesen Ausdruck nur mit Bezug auf die Differenzirung der Leber.

finden. Es sind zweifellos die Gefässe im Stande Veränderungen in der Anordnung der Leberzellen hervorzurufen. Wir sehen dies deutlich in pathologischen Processen in der Säugethier-Leber, wo sowohl ein in Entstehung begriffenes cavernöses Angiom als auch herdartige Ansammlungen von Leukocyten (bei Leukämie) die Leberzellen in der Nachbarschaft aus einander sprengen. Dass aber auch bei den normalen Vorgängen die beiden Processe nicht bloss neben einander sich abspielen, sondern dass in dem Gefässsystem der primäre Factor zu erblicken ist, welcher erst die übrigen Umgestaltungen veranlasst, scheint mir im Einzelnen bewiesen zu werden durch die Wanderungen der Gallencapillaren, welche ihre Lage stets der Lage der Gefässe anpassen. Ich erinnere da an die Flächenposition der sonst stets kantenständigen Centralcapillaren bei *Proteus* an solchen Stellen, wo nur noch zwei Zellen den Querschnitt eines Tubulus ausmachen; ferner an die Verschiebung der Gallencapillaren an die Zellflächen in der Ontogenese der Säuger-Leber zu der Zeit und an den Stellen, wo die Blutbildungsapillaren in die Lebertubuli eindringen. Schliesslich erscheint mir besonders deutlich der Fall von *Salumandra*, deren Leber im amelanotischen Zustande nur kantenständige Centralcapillaren aufweist, nach Eintritt der Melanose, der Umgestaltungen im Gefässsystem, aber auch an den Zellflächen solche erkennen lässt. Andererseits liess sich bei *Echidna* zeigen, dass cytozonale Netzbildungen stets da auftreten, wo die Gefässe ihre Lage verändert haben. Alle diese Umgestaltungen treffen zeitlich und örtlich so genau zusammen, dass ein Causalnexus bestehen muss; dass aber die Gefässe hierbei den Anstoss geben, dürfte in diesen Fällen nicht zweifelhaft sein.

Wie müssen wir uns nun die phylogenetischen Beziehungen der drei Typen des Leberbaues: des Myxinoiden-, Amphibien- und Säugethiertypus, wenn ich der Kürze wegen diese Ausdrücke vorschlagen darf, zu einander vorstellen? Sind dies Stadien einer continuirlichen Entwicklungsreihe oder divergente Bildungen?

Wenn diese drei Typen in eine einzige Entwicklungsreihe hineingehörten, so müsste sich diese Entwicklung durch die ganze Thierreihe von Myxinoiden bis Mammaliern verfolgen lassen und es dürften in dieser Reihe ursprünglichere Zustände als bei den Myxinoiden nicht bestehen. Ich konnte aber bei Selachiern und Knochenfischen keine cytozonalen Maschen finden. Die Leber der Fische ist vielmehr anscheinend rein tubulös. Wichtiger noch scheint es, dass *Echidna* keine Spuren des Amphibientypus besitzt, wie wir ihn von jetzt lebenden Urodelen kennen, während wir doch bei Anuren und Reptilien solche Spuren finden. Vielmehr sind die Abweichungen von der tubulösen Anordnung in der *Echidna*-Leber Anfänge des Säugethiertypus der Leber. Die radiäre Stellung der cytozonalen Maschen beweist dies, ferner die rein monocytische Form und vereinzelte Lage und schliesslich die Beziehungen zu centrotubulären Zellen, die ich bei Amphibien und Reptilien nicht sah. Ich glaube also, dass die drei Typen divergente Bildungen sind. Die gemeinsame Grundform der drei Bildungsrichtungen lässt sich charakterisiren als ein Organ mit tubulöser Anordnung der Leberzellen, mit weit verästelten Centralcapillaren und gut ausgebildeten Seitencapillaren. Von diesem Grundtypus haben sich die Myxinoiden am wenigsten entfernt. Die Seitencapillaren ermöglichen den Zellen stellenweise in der Richtung nach der Peripherie der Schläuche auszuweichen und leiten die Bildung kleiner polycytischer Maschen der Gallencapillaren ein.

Amphibien und Reptilien sind vom Grundtypus weiter abgewichen. Anhäufungen von Wanderzellen im besonders ausgebildeten Lymphgefässsystem engten die Leberschläuche ein und wandelten hin und wieder die tubulöse Anordnung in eine plattenförmige um, indem die Leberzellen sich gegeneinander verschoben. Dies ermöglichten auch hier die Seitencapillaren, welche sich netzförmig verbanden und dadurch bei den Umlagerungsvorgängen einen freien Abfluss des Sekrets jeder Zelle gestatteten. Die stärkste Ausbildung dieser Umwandlungen repräsentiren die Perennibranchiaten, die stärkste Rückbildung Anuren und Reptilien.

Am weitesten entfernen sich die meisten Säuger von dem Grundtypus. Die Blutgefässcapillaren werden durch die Action des Zwerchfells verschoben und in neue Bahnen gedrängt, dabei geht der tubulöse Bau der Leber allmählich ganz verloren und an den Typus einer Drüse erinnert nur der Umstand, dass jede Zelle mit mindestens einer sekretabführenden und mindestens einer blutzuführenden Capillare in Berührung steht, die sich gegenseitig nicht berühren. Auch hier werden die Lageveränderungen der Leberzellen ermöglicht durch die reich entwickelten Seitencapillaren, die sich sofort zu Netzen zusammenschliessen, um günstige Bedingungen zur Abfuhr des Sekretes während der Revolutionen der Gefässumbildung zu schaffen.

Ein so grosses blutreiches Organ wie die Leber, welches durch die reiche Ausbildung der sekretabführenden Wege nicht mehr an das strenge Schema des tubulösen Drüsenbaues gebunden erscheint, befindet sich also gleichsam in einem labilen Bildungszustand. Es genügt eine geringe Einwirkung äusserer Ursachen, um die alten Bildungen umzugestalten und neue erstehen zu lassen. Dass Veränderungen des Gefässsystems am ehesten dazu beitragen, erklärt sich aus der innigen Durchflechtung und Berührung dieses Systems mit den parenchymatösen Elementen und aus dem Entwicklungsgrad und der Bedeutung, die es besitzt. So sind denn schon im Amphibientypus die Lymphsäcke im Stande, wenigstens hie und da den Leberbau zu verändern, während im Säugethiertypus dem Grad der Wechsels in der Gefässstopographie auch die völlige Umgestaltung des Leberparenchyms entspricht. Bei Myxinoiden aber genügt der geringe Druck neinandergezwängter Tubuli auf einander, um an den Theilungsstellen Zellverschiebungen zu Stande kommen zu lassen, die freilich an sich ganz geringfügig sind und nur im Zusammenhang mit grösseren Umgestaltungen bei anderen Thieren die Beachtung verdienen, die wir ihnen zu Theil werden liessen.

Diese Vorstellungen über die phylogenetische Entwicklung der Leber führen für das beschränkte Gebiet, das uns hier beschäftigt, zu dem Resultat, dass die Leber der Säugethiere abzuleiten ist von Vorfahren, die tiefer standen als die jetzt lebenden Amphibien. Von diesen Proamphibien führt eine Entwicklungsreihe der Leber zu den Amphibien und Sauropsiden, die andere zu *Echidna* und den übrigen Säugethiern. Es lässt sich natürlich von einer so kleinen und so vorsichtig zu beurtheilenden Basis aus, wie sie eine vergleichende Morphologie der Leber bietet, unmöglich ein so umfassendes Problem wie das von der mono- oder diphyletischen Entwicklung der Amnioten in Angriff nehmen, und ich bin weit entfernt davon über diese dunkle Frage hier speculiren zu wollen. Da aber die Lösung derselben nur bei Berücksichtigung aller vergleichend-anatomischen Momente (abgesehen von den Hülfsmitteln der Paläontologie) möglich sein wird, so mag dabei auch die vergleichende Lebermorphologie als bescheidener Factor in Frage kommen.

II. Die gröbere mikroskopische Anatomie der Leber.

Die Leberläppchen oder -inseln (acini, lobuli, insulae) der Säuger sind eine Bildung für sich in der Wirbelthierreihe. Wir haben in *Echidna* ein Thier mit Lebertubulis, wie Ichthyopsiden und Sauropsiden sie besitzen, und dazu noch mit einer Eintheilung der Leber in Inseln, wie sie jene nicht haben. Die Inselbildung ist also ein Erwerb aller Säuger; sie fehlt allen Nichtsäugern.

Die Inselbildung besteht aus vergleichenden Gründen im wesentlichen darin, dass Leberbezirke von einer ungefähr gleichen Grösse bei demselben Thier und von kugliger oder cylindrischer Form gegen einander durch fasriges Bindegewebe abgesondert sind. Diese Trennung kann eine vollständige sein, so dass das ganze Läppchen von einer Bindegewebskapsel umgeben ist, wie dies bisher nur beim Schwein und beim

Eisbären beobachtet worden ist. Meistens ist sie aber unvollständig, da die Bindegewebsentwicklung nur stellenweise an der Peripherie der Läppchen sichtbar ist und in den Zwischenräumen das Parenchym der Nachbarläppchen in einander übergeht. Ferner ist wesentlich für die Inseln, dass im Centrum eine Vene: die Centralvene sich befindet und dass in dem interacinösen Bindegewebe Pfortaderäste, Leberarterienäste und Gallengänge eingebettet sind. Die Beziehungen der Centralvenen zu den Venae sublobulares, der Leberarterien zu den Pfortaderästen und die Anatomie der Gallengänge übergehe ich hier, weil sie meinen Untersuchungen zu fern liegen.

Das Unwesentlichste für die Leberläppchen ist die radiäre Anordnung der Blutcapillaren und „Leberbalken“ in ihnen, trotzdem sie bei den meisten Säugethieren mehr oder minder deutlich vorhanden ist und meist für das charakteristischste Merkmal der Leberinseln gehalten wird. Aber bei *Echidna* ist ein ausgebildetes Läppchensystem vorhanden ohne radiäre Gliederung der Läppchen. Anklänge an eine radiäre Streifung sind wohl hin und wieder bei *Echidna* zu bemerken, aber sie sind nicht zu vergleichen mit dem Bau anderer, selbst undeutlich radiärer Leberinseln, wie sie bei Säugethieren häufig sind.

Im Innern der Läppchen findet sich kein leimgebendes Bindegewebe, wie man annimmt. Vielmehr werden die Gitterfasern, welche die Gefässcapillaren als radiäre oder umspinnende Fasern begleiten, von v. KUPFFER und seinen Schülern als wahrscheinlich elastische Elemente gedeutet.

Bei Amphibien und Reptilien ist das eigentliche Bindegewebe auch auf die Nachbarschaft der grösseren Gefässe beschränkt. Auch hier werden die Gefässcapillaren im Allgemeinen von zahlreich und stark entwickelten Gitterfasern umgeben. Schwankungen in der Ausbildung der Gitterfasern kommen vor, sind aber auch bei Säugethieren nach den Untersuchungen OPPEL's in einzelnen Fällen vorhanden. Die grösseren Blutgefässe liegen unregelmässig in der Leber vertheilt und so kommt es, dass oft grosse Strecken der Leber frei von Bindegewebe sind, während an anderen Stellen wieder grössere Ansammlungen von solchem auftreten, wenn nämlich gerade grössere Gefässe dort vorhanden sind. Die Gallengänge liegen in dem Bindegewebe eingebettet.

Der Läppchenbau der Säugetier-Leber in seiner primitiven Form ist also dadurch gekennzeichnet, dass die Pfortaderäste mit ihrem bindegewebigen Anhang eine regelmässige Lage zu einander und zu den Lebervenenästen einnehmen, so dass immer im Centrum einer Anzahl von Pfortaderästen mit bindegewebiger Umgebung eine Lebervene: eine Centralvene liegt. Ich lasse absichtlich die Leberarterien und Gallengänge bei diesen Erörterungen ausser Spiel, weil nach den vergleichend-anatomischen Untersuchungen von H. REX (39) die Entwicklung des Pfortaderbaumes der bestimmende Factor für die gröbere Anatomie der Leber ist.

Es liegt die Vermuthung nahe, dass bei dieser Anordnung der Pfortaderäste und des begleitenden Bindegewebes, die wir bei den niedersten Säugethieren als fertige Thatsache vorfinden, das Bindegewebe die Hauptrolle spiele und zwar in seiner Eigenschaft als Stützgewebe. Da die Leber bei Amphibien und Reptilien unter keinem oder sogar negativem Druck steht, so ist die Armuth dieses Organs an Stützgewebe erklärlich. Es ist gleichgültig, wie das Bindegewebe in der Leber unter so günstigen Verhältnissen für die Blutcirculation orientirt ist. Bei Säugethieren aber, wo die Leber unter oft erheblichem positivem Druck sich befindet, würde die Blutzufuhr grossen Stockungen bei jeder Inspiration unterliegen, und deshalb bei der gleichzeitigen starken Ansaugung das Blut durch die Venen das Organ jedesmal stark anämisch werden müssen, wenn nicht ein Stützgewebe in der Leber so vertheilt wäre, dass die schädlichen Folgen des einwirkenden Drucks compensirt würden. Leider fehlen uns die Zwischenstadien, in welchen der Läppchenbau in seiner Entstehung verfolgt werden könnte. Jedoch in der individuellen Entwicklung liegen, wie die eingehenden Untersuchungen TOLDT's und ZUCKERKANDL's (44, S. 265) über diesen Punkt

lehren, die Pfortaderäste und Lebervenen zunächst ohne bestimmte Gesetzmässigkeit bezüglich ihrer Gruppierung in der fötalen Leber. Dies gilt für Stadien, in denen man zuerst Pfortaderäste von Venenästen unterscheiden kann, was beim Menschen für die 10. Schwangerschaftswoche zutrifft, und repräsentirt einen Zustand, der dem bei Amphibien und Reptilien noch heute bestehenden entspricht. Im 3. und 4. Schwangerschaftsmonat haben die mit den Bindegewebssträngen der GLISSON'schen Kapsel in die Leber einwachsenden Pfortaderäste zu den Venen eine deutlich alternirende Stellung erlangt, und im 5. und 6. Monat des Embryonallebens des Menschen ist eine, wenn auch undeutliche Läppchenbildung eingetreten. Nur umgeben die Pfortaderäste und Bindegewebswucherungen nicht eine Centralvene, sondern deren mehrere, welche auch im Centrum dieser embryonalen Leberinseln liegen. Es verästeln sich nun sowohl Pfortader- als Venenäste bis zur Geburt noch weiter. Die Ausbildung zu den definitiven Leberläppchen beginnt aber erst in post-fötaler Zeit. Kurze Angaben darüber habe ich in dem Passus über die Embryonalentwicklung der Säugethiere gegeben.

Also auch ontogenetisch sind die Läppchen oder wenigstens analoge Bildungen bereits gebildet, wenn die Geburt erfolgt, d. h. beim Eintritt der Zwerchfellcontraction und beim Einsetzen des positiven Drucks in der Bauchhöhle. Es beweist dies wiederum, dass die Läppchenbildung ursprünglich nichts zu thun hat mit der radiären Gliederung in ihrem Bereich; denn diese legt sich ja ontogenetisch erst nach der Geburt an, wie sie auch stammesgeschichtlich erst allmählich entstanden ist, nachdem das Zwerchfell bereits fertig ausgebildet war. Die Anlage der Läppchen vor der Geburt ist ferner geeignet uns in der Annahme zu bestärken, dass die Wucherungen der GLISSON'schen Kapsel, denen die Pfortaderäste folgen, und die Einteilung der Lebermasse in kleinere Inseln durch Bindegewebe nothwendig ist als Stützapparat für dieses schwammartige, blutreiche Organ von dem Augenblick an, wo das Zwerchfell beginnt die Bauchhöhle zu verengern. Ich denke dabei an ähnliche mechanische Verhältnisse, wie sie BÜTSCHLI zur Grundlage seiner Wabentheorie des Protoplasmas gemacht hat. Auch in der Leber kommt es nicht darauf an, dass das stützende Bindegewebe an sich eine besondere Festigkeit hat, gerade so wenig wie die zäh-flüssigen Wabenwände des Protoplasmas sie haben. Vielmehr wird dasselbe Bindegewebe, welches bei Anamniern und Sauropsiden nur unvollkommen das Organ zu stützen vermag, ohne besondere Vermehrung nur durch die abgeänderte Anordnung bei Säugethiern der Leber Festigkeit verleihen. Die Leberinseln entsprechen in diesem Vergleich dem Wabeninhalt, das interlobuläre Bindegewebe den Wabenwänden.

Es stimmt mit meiner Vorstellung der Umstand überein, dass die abführenden Gefässe sich im Centrum der Leberläppchen ausbilden. Denn aus mechanischen Gründen wird in einem unter Druck stehenden, wabig gebauten Gerüstwerk der flüssige Inhalt der Wabenkammern nach ihrem Mittelpunkt gedrängt werden, und dort werden also am zweckmässigsten die Abflusswege für die Flüssigkeit angebracht sein.

Die Angaben, welche von manchen Autoren (34b) über eine musculöse Zwerchfellbildung bei Reptilien (Crocodilen) gemacht werden, veranlassten mich nach einem Fall zu suchen, wo ähnlich wie bei Säugethiern die Bauchhöhle gegen die Brusthöhle völlig abgeschlossen und ausserdem diese Scheidewand contractil wäre. Ich hätte erwarten müssen dort analoge Veränderungen der Leber wie bei den Säugethiern zu finden. Aber leider waren meine Bemühungen vergebens. Auch bei einem Alligator (*A. lucius*) konnte ich keine Musculatur in den Säcken der Leibeshöhle entdecken, welcher eine Compressionswirkung auf die Leber zuzutrauen gewesen wäre. Die Leber besass die typische Structur der Reptilien-Leber.

III. Die Gallencapillaren.

In der historischen Uebersicht über den Stand unserer Kenntnisse von der Leber bezeichnete ich es als eine nicht sicher gelöste Frage, ob die Gallencapillaren blind endigende Seitenäste besäßen oder nicht. Ich konnte durch Befunde an Myxinoiden, Fischen, Amphibien, Reptilien und Säugethieren den sicheren Nachweis führen, dass solche „Seitencapillaren“, wie ich sie nenne, im reichsten Maasse in der Wirbelthier-Leber vorkommen. Es stellte sich heraus, dass dieselben für die Entwicklung der Leber von hoher Bedeutung sind. Denn sie geben die innere Veranlassung zu den Umwandlungen, welche dieses Organ in verschiedenen Wirbelthierklassen erfährt.

Während dieser Umwandlungen verbinden sich die Seitencapillaren zu cytozonalen Netzen, wie wir dies bei Urodelen und Monotremen verfolgen konnten. Dass bei Säugethieren Netzanastomosen vorkommen, haben schon die Injectionspräparate bewiesen, und ebenso lässt sich dies mit Imprägnationspräparaten belegen. Aber auch hier hat RETZIUS auf Grund seiner GOLGI-Präparate, wenn auch das Vorkommen von Netzen nicht geleugnet, so doch deren Häufigkeit in der Säuger-Leber bestritten. Ich konnte in Fällen, wo RETZIUS besonders hervorhebt gar keine sicheren Netzbildungen gesehen zu haben, entweder in eigenen Präparaten sichere Anastomosen oft in grosser Zahl sehen (so bei der Maus) oder Nachprüfungen anderer Autoren aus der Literatur anführen, welche Abbildungen und Beschreibungen von zahlreichen Netzen geben (so für die Katze von GEHBERG [16]). Andererseits konnte ich den Säugethieren, bei welchen auch RETZIUS über grössere Strecken neben einander liegende Netze sah, einige von ihm nicht untersuchte beifügen, bei welchen andere Untersucher oder ich selbst denselben Befund erhoben haben: das Kaninchen, für welches ich den Befund BERKLEY's bestätigen kann, und den Igel. Dass diese cytozonalen Netze wirklich bestehen und nicht irgendwie vorgetäuscht werden, ergab die directe Untersuchung nicht injicirter oder imprägnirter Lebern, in denen ich in dünnen Schnitten die Netze verfolgen konnte.

Es bleibt aber immer noch die Frage offen, ob die Strecken, wo in Imprägnations- und Injectionspräparaten keine Netze zu sehen sind, Kunstproducten ihr Dasein verdanken oder wirklich der Netze entbehren. Ich halte diese Frage für sehr unwichtig. Denn das Wesentliche ist doch zu fragen, wie die Leber organisirt ist; und dass die Säugethier-Leber keinen tubulösen Bau besitzt, das lässt sich aus dem Lageverhältniss der Leberzellen zu den Gefäss- und Gallencapillaren so sicher erweisen, dass es für diese Frage gleichgültig ist, ob zahlreiche, manche oder wenige Anastomosen der Gallencapillaren bestehen. Da aber die Netze gleich beim Beginn der Ausbildung des „Säugethiertypus“ entstehen und zwar als erstes Symptom der Abänderung der Schlauchform (bei *Echidna*), so müssen sie doch ihre Bedeutung besitzen, und es ist nicht einzusehen, warum die Verbindung der Gallencapillaren auf grössere Strecken hin eine sehr dichte sein sollte, auf anderen eine sehr geringe, wenn überhaupt vorhandene. Wenn wir wissen, dass unseren Methoden Fehler anhaften, die darin bestehen, dass sie manchmal unserem Auge Gegenstände entziehen, die doch vorhanden sind, so können wir nur solche Stellen in unseren Präparaten für maassgebend halten, welche möglichst viele Details zeigen, und das sind in Imprägnationspräparaten die Strecken, wo eine Masche sich an die andere nach allen Richtungen hin anschliesst. Freilich hat v. KÖLLIKER (22, 23) angegeben, dass in gut gelungenen Injectionspräparaten des Kaninchens doch an den besten Stellen blinde Seitenästchen zu sehen waren. Ich konnte in meinen Sublimatpräparaten blinde Seitencapillaren nicht

entdecken. Da aber bei *Echidna* dieselben sehr häufig sind, und die Säugethiere doch alle diesen Entwicklungstypus durchlaufen haben, so ist es leicht möglich, dass blinde Seitencapillaren vereinzelt als Reste des Urtypus der Säuger-Leber sich erhalten. Jedenfalls scheint mir erwiesen zu sein, dass die Netzbildungen der Gallencapillaren in der Säuger-Leber äusserst häufig sind.

Die Angaben HERING's über die Häufigkeit der Gallencapillaren bei Säugern, die beim Kaninchen meist an allen Flächen vorkommen sollen in Form von zwei sich kreuzenden Netzen, sind auch angezweifelt worden (so von PESZKE). Doch konnte ich dieselben auch bei der Maus und bei *Phascolarctus* nachweisen. Hin und wieder sah ich auf Zellflächen fast schematisch genaue Kreuzungsstellen der beiden Gallencapillarnetze, so beim Menschen (Taf. XXX, Fig. 49).

Wenn wir die Lage der Seitencapillaren ins Auge fassen, so sehen wir da reichen Wechsel bei den Wirbelthieren. Bei Myxinoiden, Fischen und Reptilien (?) sind dieselben kantenständig, bei Amphibien und *Echidna* flächenständig. Im Allgemeinen liegen die grösseren Seitencapillaren auf den Flächen, die kleineren an den Kanten der Zellen. Hin und wieder sieht man auch bei flächenständigen Seitencapillaren die Verbindungsstücke mit den Centralcapillaren an den Zellkanten liegen. Es scheint mir daher die Kantenposition der Gallencapillaren die ursprünglichere von beiden zu sein, und ich denke mir, dass zunächst die Winkel zwischen an einander stossenden Zellen mit in das Lumen der Gallencapillaren hineingezogen wurden. So kleine, kantenständige Ausbuchtungen giebt es beispielsweise bei Knochenfischen. Die weitere Entwicklung der Seitencapillaren vollzog sich noch eine Zeit lang an den Kanten, bis diese keinen Platz mehr boten und nun die Ausdehnung auf die Zellflächen eintrat. So scheinen wenigstens bei Amphibien sich die wandständigen Gallencapillaren nach den Befunden an Salamander-Larven entwickelt zu haben (Taf. XXVIII, Fig. 25).

Ausser diesen intercellulären Seitencapillaren kommen kleinere Anhänge der Gallencapillaren vor, welche vielleicht etwas in das Innere der Zellen sich vorbuchten. Dagegen kann ich die Angaben KRAUSE's nicht bestätigen, welcher mit Bestimmtheit behauptet bei *Siredon* intracelluläre Seiten- und sogar Centralcapillaren gesehen zu haben. Meine Präparate zeigen die Querschnitte der Gallencapillaren stets auf Grenzlinien zwischen Zellen liegen und nie im Innern von Zellen, was doch häufig vorkommen müsste, wenn die zahlreichen, scheinbar intracellulär gelegenen Capillaren thatsächlich diese Lage besässen. Es lässt sich auch zeigen, dass aus theoretischen Gründen eine intracelluläre Lage der Gallencapillaren kaum denkbar ist. Ich denke hierbei nicht an intracelluläre Strassen oder Gänge, Gebilde, die morphologisch von Gallencapillaren sehr verschieden sind, sondern einzig und allein an Gallenwege, die sich mikroskopisch in nichts von den sicher intercellulären Gallencapillaren unterscheiden. Wir glauben, wie dies auch KRAUSE durch seine sonst so vortrefflichen Untersuchungen bestätigt hat, dass die Gallencapillaren nichts anderes sind als Lücken zwischen den Wänden zweier Nachbarzellen. Sie besitzen keine selbständige Wand; es hat sich jedoch das Ektoplasma der Leberzellen vielleicht durch Berührung mit der Galle, wie KRAUSE meint, zu einer Cuticula mit einer eigenen Structur umgebildet. Wenn daher eine intracelluläre Capillare bestehen soll, so kann diese doch nur so zu Stande kommen, dass die Zellmembran oder das Ektoplasma der Leberzelle an einer Stelle tief in den Zelleib eingebuchtet ist in Form eines hohlen Zipfels, welcher so zahlreiche Windungen und Verästelungen eingeht, wie sie die fraglichen Gebilde bei Urodelen aufweisen. Denn wenn auch die Galle das Ektoplasma zu einer Cuticularbildung umwandeln und dadurch die Bildung der Capillarwand herbeiführen kann, so ist es doch zum mindesten sehr unwahrscheinlich, dass etwa im Zellinnern sich sammelnde Galle auf den ganz anders gebauten Zelleib dieselbe formgestaltende Wirkung ausüben soll, wie auf das gerade bei Amphibien

stets dichte Ektoplasma der Zelle. Im Zellprotoplasma entstehende Gallenwege würden doch ganz anders aussehen müssen als von Ektoplasma begrenzte, ein Unterschied, der bei intracellulären Protoplasmastrassen bei Nattern (*Tropidonotus*, *Zamenis*) auch sehr augenfällig ist (Fig. 80—85). Wenn also intracelluläre Gallencapillaren nur durch Einstülpung des Ektoplasmas denkbar sind, so fragt man sich vergebens, welche Kraft denn diese langen und ausgedehnten Einstülpungen zu Stande bringen soll, zumal der Secretionsdruck gerade in entgegengesetzter Richtung wirkt?

Die Frage der intra- und intercellulären Kanäle ist auch bei anderen tubulösen Drüsen brennend: bei Speicheldrüsen, Fundusdrüsen und dem Pancreas. Es haben zunächst GOLGI-Präparate dazu geführt, intracellulär gelegene Secretcapillaren in diesen Organen anzunehmen. Aber gerade bei ungefärbten und so stark aufgehellten Präparaten wie diesen, sind meist kaum die Zellkerne zu sehen, und deshalb ist die Entscheidung besonders schwierig, ob intercellulär oder intracellulär. Jedenfalls scheinen mir schwerwiegende theoretische Bedenken gegen intracelluläre Kanäle vorzuliegen in den Fällen, wo diese dieselbe Structur ihrer Wände besitzen wie intercelluläre Capillaren. So kommen denn auch Forscher, wie ERIK MÜLLER (33), der früher auf Grund von Imprägnationen intracelluläre Secretcapillaren bei den verschiedensten Speicheldrüsen annahm, bei genauerem Studium von Sublimatpräparaten und bei Benutzung von Eisenhämatoxylinfärbungen neuerdings von ihrer Ansicht zurück und erklären diese Secretgänge sämtlich für intercellulär gelegen.

In der ganzen Wirbelthierreihe ist das Bestreben der Gallencapillaren nachweisbar sich zu Netzen zu verbinden, sei es zu cytozonalen oder vazozonealen, und es giebt, wie es scheint, kein Wirbelthier, welches gar keine Netzbildungen besässe. Wenn dieselben erst bei den höchst organisirten Wirbelthieren, den Säugern, eine grosse Dichte erreichen und bei allen anderen im Allgemeinen auf einem sehr viel weitmaschigeren Zustand verharren, so liegt das wesentlich daran, dass die Gallencapillaren durch die Gefässe an ihrer Ausbreitung und Verbindung gehindert werden. Nur bei so ausserordentlich grossen Zellen, wie denen der Urodelen, finden die Seitencapillaren auf den Zellwänden Platz sich mit einander zu vereinigen, ohne dass sie mit dem Gefässsystem in Berührung kommen. Sonst aber tritt die Vereinigung der Seitencapillaren zu Netzen erst dann auf, wenn die Blutcapillaren ihre Lage wechseln und dadurch Leberzellen in das Innere der Schläuche hineintrücken. Um solche intratubulären Zellen vereinigen sich die Gallencapillaren sofort zu Maschen, wie dies bei *Echidna* stattfindet.

Der Grund, aus welchem die Gallencapillaren niemals die Gefässcapillaren berühren, ist verschieden von dem, aus welchem sie meist eine mittlere Stellung zwischen zwei Gefässcapillaren einnehmen. Letzteres ist häufig in sehr ausgeprägter Weise zu sehen, namentlich wenn die Leberzellen an zwei oder mehr Stellen von Gefässcapillaren berührt werden. Bei Urodelen liegen in den einschichtigen Zellplatten, welche auf beiden Seiten mit dem Blutstrom in Berührung stehen, die Gallencapillaren immer genau auf der Mitte der Zellflächen, ebenso in den zweizelligen Schläuchen der *Proteus*-Leber. Bei Säugethieren, namentlich der Maus und dem Kaninchen, ist die Mittellage auf der Zellfläche zwischen zwei kantenständigen Blutcapillaren sehr charakteristisch. Aber es kommt auch vor, dass die Gallencapillaren und namentlich die Seitencapillaren recht nahe an die Gefässe heranreichen (*Salamandra*, *Echidna*). Nie jedoch berühren sie die Gefässe, wie ältere Autoren wohl angenommen haben (MAC GILLAVRY).

Da die Gallencapillaren keine eigene Wand besitzen, sondern die Röhren dadurch entstehen, dass in den Wänden der Leberzellen hohlkehlenartige Rinnen sich ausbilden und je zwei solcher sich mit einander verkitten, so ist es ganz selbstverständlich, dass da, wo es keine Zellwände giebt, auch keine Gallencapillaren entstehen können. Es ist dies der einfache Grund, weshalb die Gallencapillaren nie direct neben

den Gefässcapillaren liegen, sondern immer durch eine, wenn auch noch so schmale Brücke von Zellsubstanz von ihnen getrennt bleiben.

Est ist ferner eine den Physiologen geläufige Thatsache, dass die Galle bei Unterbindung des Ductus choledochus im Ductus thoracicus erscheint. Histologische Untersuchungen von VON FREY (15), HARLEY (15, 17) und neuerdings von KRAUSE (25) haben ergeben, dass bei derart operirten Hunden sich breitere oder engere Communicationen zwischen Gallencapillaren und Lymphscheiden der Gefässcapillaren innerhalb der Leberläppchen gebildet haben. Es liegt also der locus minoris resistentiae des gallenabführenden Apparates dort, wo die Gallencapillaren nur durch Zellsubstanz von den überall die Blutcapillaren umscheidenden Lymphgefässen (10) getrennt sind. Darin finde ich die Erklärung dafür, dass die Gallencapillaren meist so weit wie möglich von den Blutcapillaren entfernt liegen, d. h. genau in der Mitte zwischen benachbarten Blutfäden.

Die Thatsache, dass die Gallencapillaren nie neben den Gefässen liegen, sondern sich stets in gemessener Entfernung von ihnen und ihren Lymphscheiden halten, erklärt uns ferner die Wanderungen derselben.

Wanderungen der Gallencapillaren sind besonders deutlich zu verfolgen in Fällen, wo die Leberschläuche immer mehr Zellen verlieren, bis sie auf dem Querschnitt nur noch aus zwei Zellen sich zusammensetzen. Es liegt dann die ehemals kantenständige Gallencapillare zwischen den Zellflächen, sie hat also eine Verschiebung von einer halben Zellenlänge im höchsten Fall erlitten. Besonders deutlich ist dies bei *Proteus* und bei den einschichtigen Zellplatten der *Siredon*- und melanotischen *Salamandra*-Leber zu sehen. Aber auch wenn Gefässäste zwischen die Leberzellen eindringen, wie dies in der Embryonalentwicklung der Säugethiere seitens der Bildungscapillaren geschieht, weichen die anfangs rein centralen Gallencapillaren aus und wandern auf die Zellflächen. So erklärt es sich auch, dass bei denjenigen Säugethieren (Phascolarctinen, Nagern), deren Zellen fast immer vier kantenständige Gefässcapillaren besitzen, kantenständige Gallencapillaren nur ausnahmsweise vorkommen. Dieselben sind auch hier auf die Flächen gewandert.

Die Länge und Verästelung der Seitencapillaren scheinen Beziehungen zu der Protoplasmamasse der Leberzellen zu besitzen. Im Allgemeinen weisen die grössten Leberzellen die reichste Ausbildung sie umgebender Seitencapillaren auf (*Myxine*, Urodelen, *Echidna*). Kleinere Zellen stehen mit kleineren Seitencapillaren in Contact (Knochenfische, Anuren, Reptilien). Da aber die Leberzellen der Haifische, welche zu den grössten, aber protoplasmaärmsten Zellen gehören, nur ganz kleine Seitencapillaren besitzen, kann nicht die Zellgrösse maassgebend für die Entwicklung der Seitencapillaren sein. Vielmehr scheint es der mit der Grösse meist, aber nicht immer verbundene Reichthum an secernirendem Protoplasma zu sein, welcher ausgebildete Abfuhrkanäle für das Secret verlangt.

IV. Die Leberzellen.

Ogleich die Leberzelle ein Lieblingsobject der Histologen seit jeher gewesen ist, und die bedeutendsten Zellkenner sich mit ihr beschäftigt haben, ist eine Uebereinstimmung über ihren Bau bisher nicht erzielt worden. Oft sind von verschiedenen Forschern dieselben Objecte sogar mit denselben Methoden untersucht worden, und der eine hat dies, der andere jenes aus dem, was er sah, herausgelesen. So ist denn der Plasmaleib der Leberzellen bald als ein netzartiges, in homogene Grundmasse (Paraplasma) eingebettetes Fadenwerk (Protoplasma) beschrieben und abgebildet worden, bald als ein Knäuelsystem von Fäden (Mitom) in einer anders beschaffenen Grundsubstanz (Paramitom) oder als ein typisches Wabenwerk,

dessen Wände aus Protoplasma, dessen Inhalt aus Zellsaft besteht, schliesslich als eine Anhäufung von Granulis, selbständigen Elementarorganismen, in einer indifferenten Grundmasse.

Ich halte die Leberzellen nicht für ein günstiges Object für feinere Zellstudien; denn das Fett, welches in Form kleiner, oft auch grösserer Kugeln in ihnen immer oder zu Zeiten aufgespeichert ist, erschwert eine feine Fixation der Leberzellen mit unseren gebräuchlichen Mitteln und führt, wenn es in der Nachbehandlung mit Alkohol extrahirt wird, manche Veränderungen der Zellsubstanz herbei. Die mannigfachen Einschlüsse der Zellen, die auf Farben und Reagentien verschieden reagirenden Granula, der Glycogengehalt bringen ausserdem eine solche Complication in der Structur dieser Zellen zu Stande, dass selbst bei feinsten Fixirung wenig Aussicht besteht sie zu verstehen, so lange selbst über den Bau des einfacheren Protoplasmas in den Ansichten noch ein solcher Wirrwarr wie heutzutage herrscht.

Ich will deshalb über den feineren Bau der Leberzellen kein eigenes Urtheil äussern und nur auf meine Figuren verweisen, in denen ich so naturgetreu wie möglich das Protoplasma abgebildet habe, [so wie es in meinen Schnitten zu sehen war. Im speciellen Theile habe ich Ausdrücke wie „fädig, netzig“ als ganz indifferente Worte gebraucht. Denn das, was im optischen Durchschnitt fädig aussieht, kann immer eine Wabenwand in Wirklichkeit sein. Es kommt, um dies zu entscheiden, auf sehr subtile Untersuchungen an, bei welchen unser Urtheil leicht irregeführt wird (Taf. XXVIII, XXX, XXXII).

Auch die histologisch verschiedenen Secretionsstadien der Zelle übergehe ich hier, da ich mich selbst nicht mit physio-histologischen Untersuchungen beschäftigt habe, und verweise auf die Arbeiten von R. HEIDENHAIN (18) und seiner Schule, von E. LAHOUSSE (29) und von R. ALTMANN (1).

Nur auf gewisse Einschlüsse der Leberzellen, Nebenkörper, wie ich sie indifferent bezeichnet habe, möchte ich näher eingehen und dann über die Secretionswege reden, welche zwischen Secret producirendem Protoplasma und Gallencapillaren liegen.

Ich fand bei *Myxine*, Anuren, Reptilien und *Echidna* Verdichtungen des Zellprotoplasmas, die entweder homogen oder streifig in verschiedenen Zellen desselben Thieres aussehen und wechselnde Lage und Form besitzen. Möglicherweise handelt es sich in diesen Fällen um identische Bildungen.

Am eingehendsten konnte ich diese Nebenkörper bei Nattern und *Myxine* untersuchen, weil sie bei diesen Thieren unter den von mir untersuchten Species am grössten sind und auch am häufigsten vorkommen. Sie stimmen bei ihnen in ihrer häufig halbmondförmigen Figuration, nahen räumlichen Beziehung zum Zellkern, im Auftreten fädiger, manchmal centrirter Structuren in ihrem Innern überein.

Weniger ähneln sie sich in ihrer topographischen Lage in der Zelle, indem die Nebenkörper bei *Myxine* meist zwischen Zellkern und Peripherie des Leberschlauches, bei den Nattern meist zwischen Kern und Schlauchlumen situirt sind (Fig. 2—4 und 75—85).

Ich konnte bei *Myxine* nachweisen, dass diese Nebenkörper Archiplasmagebilde sind, wie dies nach ihrer oft fädig centrirten Structur von vornherein wahrscheinlich war. Der Nachweis liess sich deshalb führen, weil in der *Myxine*-Leber Zelltheilungsfiguren vorkommen und Uebergänge sich finden liessen zwischen isolirt im Zellleib liegenden Nebenkörpern und solchen, die mit ruhenden Zellkernen, und solchen, die mit chromatischen Schleifen verbunden sind. In den beiden letzteren Phasen stimmen auch im Einzelnen die Gebilde mit einander überein und ebenso mit achromatischen Spindelfasern bei anderen Thieren (Amphibien), da viele der Fasern Bändchen mit einem centralen Axenfaden gleichen (Fig. 75, 76). Bei den Schlangen, die ich untersuchte, fand ich keine Zelltheilungsfiguren. Ich kann daher nur aus der sonstigen Uebereinstimmung der Nebenkörper dieser Leberzellen mit denen der *Myxine* schliessen, dass auch diese Nebenkörper archiplasmatischer Natur sind. Noch weniger sicher ist dies für die Nebenkörper des Frosches und der *Echidna*. Deutliche Centrosomen sah ich bei keinem der Nebenkörper.

Nebenkörper in Zellen sind schon lange bekannt. Man nannte sie meist Nebenkerne und deutete sie, je nach dem Object, in dem sie sich fanden, sehr verschieden. Eine Reihe dieser Gebilde ist bereits als Archiplasma erkannt, so die Nebenkerne der Spermatogonien des Salamanderhodens (LA VALETTE), die Nebenkerne von Insecteneiern. In Drüsenzellen sind namentlich beim Pancreas Nebenkerne bekannt geworden zuerst durch NUSSBAUM (34a), welcher von ihnen sagt, dass sie „solitär oder multipel, solid oval oder spiralig gedreht, oft auch lockig gewunden“ vorkommen und aussehen. Sie ähneln also in vielen Punkten den Nebenkörpern der Leberzellen. Auch für Speicheldrüsen liegt eine ähnliche Beobachtung von SOLGER (42) vor. Weiteren Untersuchungen muss es vorbehalten bleiben nachzusehen, ob alle diese Gebilde identische oder differente Bildungen sind. Jedenfalls ist es auffallend, dass einer dieser Nebenkörper, bei *Myxine*, sicher nichts anderes als Archiplasma ist, und vielleicht mögen noch andere, vielleicht alle Nebenkörper in Drüsenzellen sich schliesslich als solches entpuppen. Dass sich archiplasmatische Structures auch bei Zellen erhalten, die sich vielleicht nie theilen, ist nichts Auffälliges mehr, nachdem wir in ihnen auch für die ruhende Zelle wichtige Zellorgane kennen gelernt haben. Es ist neuerdings festgestellt, dass auch Ganglienzellen, die sich niemals theilen, stets reich entwickelte achromatische Faden- und Gerüstwerke enthalten. Was schliesslich die Bedeutung des Archiplasmas für die ruhenden Drüsenzellen betrifft, so möchte ich auf die Nebenkörper von Flagellaten der *Paramoeba eilhardi* SCHAUDINN hinweisen, die auch wahrscheinlich nichts anderes als Archoplasma sind und während der Zellruhe Beziehungen zu einer Art Secretion, nämlich zur Bildung von Stärkekörnern, in diesen Zellen haben (40).

Ueber den Weg, auf welchem die Leberzellen ihr Secret an die Gallencapillaren abgeben, waren lange Zeit nur die Befunde v. KUPFFER's bekannt, welcher mittelst Injectionen in den Leberzellen selbst kuglige Hohlräume hatte füllen können (Secretkapseln), die durch äusserst feine Kanälchen mit den Gallencapillaren communicirten. Diese Beobachtungen haben scheinbar eine Bestätigung erfahren durch Imprägnationspräparate, in denen gestielte kuglige Anhänge sehr häufig sind. Diese Dinge hängen freilich mit den geschwärzten Cylindern der Imprägnationspräparate zusammen, die man gewöhnlich für einen Ausguss des Lumens der Gallencapillaren hält. Da aber diese Cylinder die Gallencapillare plus einen Theil ihrer Umgebung enthalten (Textfig. 5, S. 329), so ist es immer noch fraglich, ob ein reeller Zusammenhang zwischen Capillare und den geschwärzten Kugeln besteht. Man sieht ja häufig, dass in Imprägnationspräparaten auch andere Dinge als Gallencapillaren sich schwärzen, namentlich wenn sie in der Nähe derselben liegen. So sind häufig die Zellwände der Leberzellen in der Nachbarschaft der Gallencapillaren geschwärzt und sehen wie feine, in regelmässigen Abständen entspringende Seitenästchen der Capillaren aus, wenn das Präparat stark aufgeheilt ist, und man sonst von dem Zellcontour und -kern nichts bemerken kann.

Ich habe eine Reihe vergleichender Messungen bei imprägnirten und mit Sublimat fixirten Schnitten von der Leber desselben Individuums angestellt, um zu zeigen, wie hoch sich die Distanz in maximo beläuft, um welche ein geschwärztes Tröpfchen in Wirklichkeit von der Gallencapillare entfernt sein kann, wenn es in Imprägnationspräparaten scheinbar mit ihr zusammenhängt. Ich gebe Verhältnisszahlen, die bei den stärksten Vergrösserungen unter genau denselben Bedingungen bei jedem Thier gemessen sind.

| | <i>Anguilla</i> | <i>Siredon</i> | <i>Rana</i> | <i>Zamenis</i> | <i>Platy-</i> <i>dactylus</i> | <i>Gongylus</i> | <i>Anguis</i> | <i>Lacerta</i> | <i>Varanus</i> | <i>Echidna</i> | <i>Erinaceus</i> | <i>Canis</i> | <i>Lepus</i> | <i>Mus</i> |
|-----------------------|-----------------|----------------|-------------|----------------|----------------------------------|-----------------|---------------|----------------|----------------|----------------|------------------|--------------|--------------|------------|
| Imprägnationspräparat | 1,1 | 7 | 2,5 | 2 | 2,8 | 2,8 | 3,5 | 3 | 3,3 | 1 | 1,8 | 1,1 | 1,3 | 1,5 |
| Sublimatpräparat | 0,5 | 2,5 | 1,5 | 2 | 2 | 1,2 | 2,5 | 1,3 | 1,9 | 1 | 0,8 | 0,8 | 1,1 | 0,75 |
| halbe Differenz | 0,3 | 2,25 | 0,5 | 0 | 0,4 | 0,8 | 0,5 | 0,8 | 0,7 | 0 | 0,5 | 0,15 | 0,1 | 0,37 |

In dieser Tabelle sind die unter einander stehenden Ziffern direct vergleichbar, die neben einander stehenden dagegen nicht.

Aus der halben Differenz der beiden Verhältnisszahlen bei jedem Thier kann man ersehen, um wie viel nach jeder Seite der Gallencapillare die Schwärzung überragt. Es beträgt dies also meist einen Bruchtheil des Durchmessers der Gallencapillare, kann sich aber (bei *Siredon*, *Erinaceus*) bis auf die Breite fast eines ganzen Durchmessers steigern.

Die Imprägnationspräparate sind also auch in Bezug auf die gestielten Anhänge vieldeutig. LAHOUSSE (29) hat besondere Studien über das reelle Vorkommen der KUPFFER'schen Secretkapseln in Leberzellen der Wirbelthiere und ihre Verbindung mit den Gallencapillaren angestellt und kommt zu dem Schluss: „Les cellules hépatiques ne renferment ni terminaisons nerveuses ni terminaisons des canalicules biliaires. Cependant, après des injections soit physiologiques, soit pathologiques, soit artificielles des canaux biliaires, on remarque souvent, surtout chez les lapins et les cobayes, le long des canalicules qui circonscrivent les cellules, des bosselures non pédiculées qui empiètent sur la cavité cellulaire“ (S. 182). Ungestielte kleine Aussackungen ragen aber bei vielen Thieren wahrscheinlich etwas ins Zellinnere vor, so auch bei *Proteus*, *Siredon*, *Salamandra*. Gestielte Vacuolen und längere intracelluläre Anhänge der Gallencapillaren konnte auch ich nicht in meinen Sublimatpräparaten finden. So halte ich die Frage für eine offene, ob sie existiren.

Dagegen fand ich bei Nattern in den Leberzellen deutliche intracelluläre Gänge, welche ich für Secretstrassen halte. Dass sie mit den Gallencapillaren communiciren, war bei *Tropidonotus* sicher zu sehen. Auch hier bedarf es jedoch ausgedehnterer Untersuchungen bei verschiedenen Thieren (insbesondere Reptilien), um die Beziehungen dieser Secretstrassen zur Secretion klar zu legen (Taf. XXXII, Fig. 80—85).

In den vorliegenden Untersuchungen habe ich versucht, fremde und eigene Erfahrungen über den Bau der Leber zu einheitlichen Anschauungen von der Genese der verschiedenen Formbildungen dieses Organs zu vereinigen. Vieles musste dabei der Hypothese überlassen bleiben, welche zukünftige Untersuchungen stützen oder ändern mögen. Trotzdem wollte ich mich nicht auf die Wiedergabe der nackten Thatsachen, die ich fand, beschränken. Mag auch die Ermittlung von solchen das Bleibende in den Arbeiten des Naturforschers sein — für ihn selbst und seine Leser gewinnen sie erst Leben und Gestaltung durch die Principien, durch welche sie zu höheren Einheiten zusammengefasst werden.

Sicherheit für meine Schlüsse suchte ich durch möglichst ausgedehnte Vergleichen des fertigen und werdenden Organes in den verschiedenen Wirbelthierklassen zu erlangen, und sah mich darin stets gefördert durch das werkhätige Interesse, mit welchem mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor FÜRBRINGER, meinen Arbeiten folgte. Für die Morphologie der Leber im Speciellen waren mir die Arbeiten HERING's mustergültig. Ich verdanke ihnen nicht nur durch den Reichthum an Ideen mannigfache Anregung, sondern auch die directe Anleitung, durch Berücksichtigung aller am Aufbau der Leber beteiligten Elemente und ihres Verhaltens zu einander zu einem genauen Verständniss der Structur des Organs zu gelangen.

Jena, den 24. Mai 1896.

Verzeichniss der im Text erwähnten Werke der Literatur.

- 1) ALTMANN, R., Die Elementarorganismen. 2. Auflage, Leipzig 1894.
- 2) ANDREJEVIC, Ueber den feineren Bau der Leber. Wiener Sitz.-Ber., Bd. XLIII, S. 379, und MOLESCHOTT's Untersuchungen, Bd. VIII, S. 350.
- 3) BALFOUR, F. M., On the development of elasmobranch fishes. Journ. of Anat. and Phys., Vol. XI.
- 4) BERKLEY, Studies in the histology of the liver. Anat. Anz., VIII, 1893, S. 769.
- 5) BRAUS, H., und DRÜNER, L., Ueber ein neues Präparirmikroskop und über eine Methode, grössere Thiere in toto histologisch zu conserviren. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXIX, N. F. XXII, S. 435.
- 6) BRAUS, H., Ueber Zelltheilung und Wachstum des *Triton*-Eies, mit einem Anhang über Amitose und Polyspermie. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXIX, N. F. XXII, S. 443.
- 7) VON BRUNN, Verdauungsorgane. Ergeb. d. Anat. u. Entw., Bd. IV: 1894, Wiesbaden 1895, S. 78.
- 8) BUDGE, Ueber den Verlauf der Gallengänge. REICHERT's Archiv, 1859, S. 642.
- 9) RAMÓN Y CAYAL, Nuevas aplicaciones de metodo de coloracion de GOLGI. Barcelona 1889.
- 10) DISSE, Ueber die Lymphbahnen der Säugethier-Leber. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVI, 1890, S. 203.
- 11) EBERTH, Ueber den feineren Bau der Leber. Centralbl. f. die med. Wiss., Dec. 1866, No. 57.
- 12) Derselbe, Untersuchungen über die normale und pathologische Leber. VIRCHOW's Arch., Bd. XXXIX, S. 70.
- 13) Derselbe, Untersuchungen über die Leber der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. III, 1867, S. 423.
- 14) FRASER, J. W., and FRASER, E. HEWAT, Preliminary note on inter- and intracellular passages in the liver of the frog. Journal of Anat. and Phys., Vol. XXIX, 1895, S. 240.
- 15) VON FREY und HARLEY, VAUGHAN, Ueber Gallenstauung ohne Icterus. Verhandl. des XI. Congr. f. innere Med. Leipzig 1892.
- 16) GEHBERT, Ueber die Gallengänge in der Säuger-Leber. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. X, 1893, S. 85.
- 17) HARLEY, VAUGHAN, Leber und Galle während dauernden Verschlusses von Gallen- und Brustgang. Arch. f. Anat. u. Phys. Physiol. Abth., 1893.
- 18) HEIDENHAIN, R., Absonderungsvorgänge. V. Bd., I. Theil von HERMANN's Handbuch d. Physiologie. Leipzig 1883.
- 19) HERING, Ueber den Bau der Wirbelthier-Leber. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad., Math.-naturw. Kl., Bd. LIV, 1866, 11. Mai und 6. Dec.
- 20) Derselbe, Ueber den Bau der Wirbelthierleber. Arch. f. mikr. Anat., Bd. III, 1867, S. 423.
- 21) Derselbe, Von der Leber. STRICKER: Handbuch der Gewebelehre, 1871, S. 429.
- 22) VON KÖLLIKER, A., Handbuch der Gewebelehre. 4. Auflage, 1863, S. 467.
- 23) Derselbe, Die Nerven der Milz und der Nieren und über Gallencapillaren. Sitz.-Ber. d. Phys. med. Gesellsch., Würzburg 1893, S. 17.
- 24) VON KOSTANECKI, Die embryonale Leber in ihrer Beziehung zur Blutbildung. Anatom. Hefte, Bd. I, 1892, S. 301.
- 25) KRAUSE, R., Beiträge zur Histologie der Wirbelthier-Leber. 1. Abth.: Ueber den Bau der Gallencapillaren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLII, 1893, S. 53.
- 26) Derselbe, Zur Histologie der Speicheldrüsen. Die Speicheldrüsen des Igels. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLV, 1895, S. 93.
- 27) KRUKENBERG, L., Zur Verdauung bei den Fischen. Untersuchungen d. Physiol. Inst. d. Univ. Heidelberg, Bd. II Heft 4.
- 28) VON KUPFFER, Ueber den Nachweis der Gallencapillaren und specifischen Fasern der Leberläppchen durch Färbung. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1889.

- 29) LAHOUSSE, E., Contribution à l'étude des modifications morphologiques de la cellule hépatique pendant la sécrétion. Arch. d. biol., T. VII, 1887, S. 167.
 - 30) LANGLEY, Preliminary account of the structure of the cells of the liver, and the changes which take place in them under various conditions. Proc. of the Roy. Soc. of London, Vol. XXXIV, 1883.
 - 31) LEYDIG, F., Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
 - 32) Derselbe, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Hamm 1857.
 - 33) MÜLLER, E., Ueber Secretcapillaren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLV, 1895, S. 463.
 - 34a) NUSSEBAUM, M., Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXI, 1882, S. 343.
 - 34b) Derselbe, Nerv und Muskel. I. Mittheilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVII, 1896, S. 416.
 - 35) OPPEL, A., Ueber Gitterfasern der menschlichen Leber und Milz. Anat. Anz., Jahrg. VI, 1891.
 - 36) Derselbe, Beiträge zur Anatomie des *Proteus anguineus*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIV, 1889, S. 565.
 - 37) RETZIUS, Ueber die Gallencapillaren und den Drüsenbau der Leber. Biologische Untersuchungen. Neue Folge III, 1892, S. 65.
 - 38) Derselbe, Weiteres über die Gallencapillaren und den Drüsenbau der Leber. Biologische Untersuchungen. Neue Folge IV, 1892, S. 67.
 - 39) REX, H., Beiträge zur Morphologie der Säuger-Leber. Morph. Jahrb., Bd. XIV, 1888.
 - 40) SCHAUDINN, F., Ueber den Zeugungskreis von *Paramoeba Eilhardi*. Sitz.-Ber. d. K. preuss. Akad. d. Wissenschaften, Berlin 1896, Bd. II, 16. Jan.
 - 41) SHORE, TH. W., and JONES, H. L., On the structure of the vertebrate liver. Journal of Physiol., Vol X, 1889, S. 408.
 - 42) SOLGER, Zur Kenntniss der secernirenden Zellen der Glandula submaxillaris des Menschen. Anat. Anz., Bd. IX, 1894, S. 415.
 - 43) VAN DER STRICHT, O., Le développement du sang dans le foie embryonnaire. Arch. de biologie, T. XI, 1891, p. 19.
 - 44) TOLDT und ZUCKERKANDL, Ueber die Form und Texturveränderungen der menschlichen Leber während des Wachstums. Sitz.-Ber. d. Math.-naturw. Kl. d. Akad. d. Wiss., Wien 1876, S. 241.
-

Inhalt.

| | |
|---|-----|
| I. Probleme der Leberhistologie | 303 |
| II. Spezielle Histologie der Leber | 310 |
| I. Die Leber der Cyclostomen | 310 |
| Zusammenfassung | 313 |
| II. Die Leber der Fische | 314 |
| A. Vergleichend-anatomischer Befund | 314 |
| B. Ontogenetischer Befund | 316 |
| Zusammenfassung | 317 |
| III. Die Leber der Amphibien | 317 |
| A. Vergleichend-anatomischer Befund | 317 |
| B. Ontogenetischer Befund | 325 |
| Zusammenfassung | 325 |
| IV. Die Leber der Reptilien | 328 |
| Zusammenfassung | 331 |
| V. Die Leber der Säugethiere | 332 |
| A. Vergleichend-anatomischer Befund | 332 |
| 1. Monotremen | 332 |
| 2. Marsupialier. | 334 |
| 3. Placentalier | 335 |
| B. Ontogenetischer Befund | 338 |
| Zusammenfassung | 339 |
| III. Allgemeine Histologie der Leber | 348 |
| I. Geschichte und Mechanik ihrer phylogenetischen Entwicklung | 348 |
| II. Die gröbere mikroskopische Anatomie der Leber | 355 |
| III. Die Gallencapillaren | 358 |
| IV. Die Leberzellen | 361 |

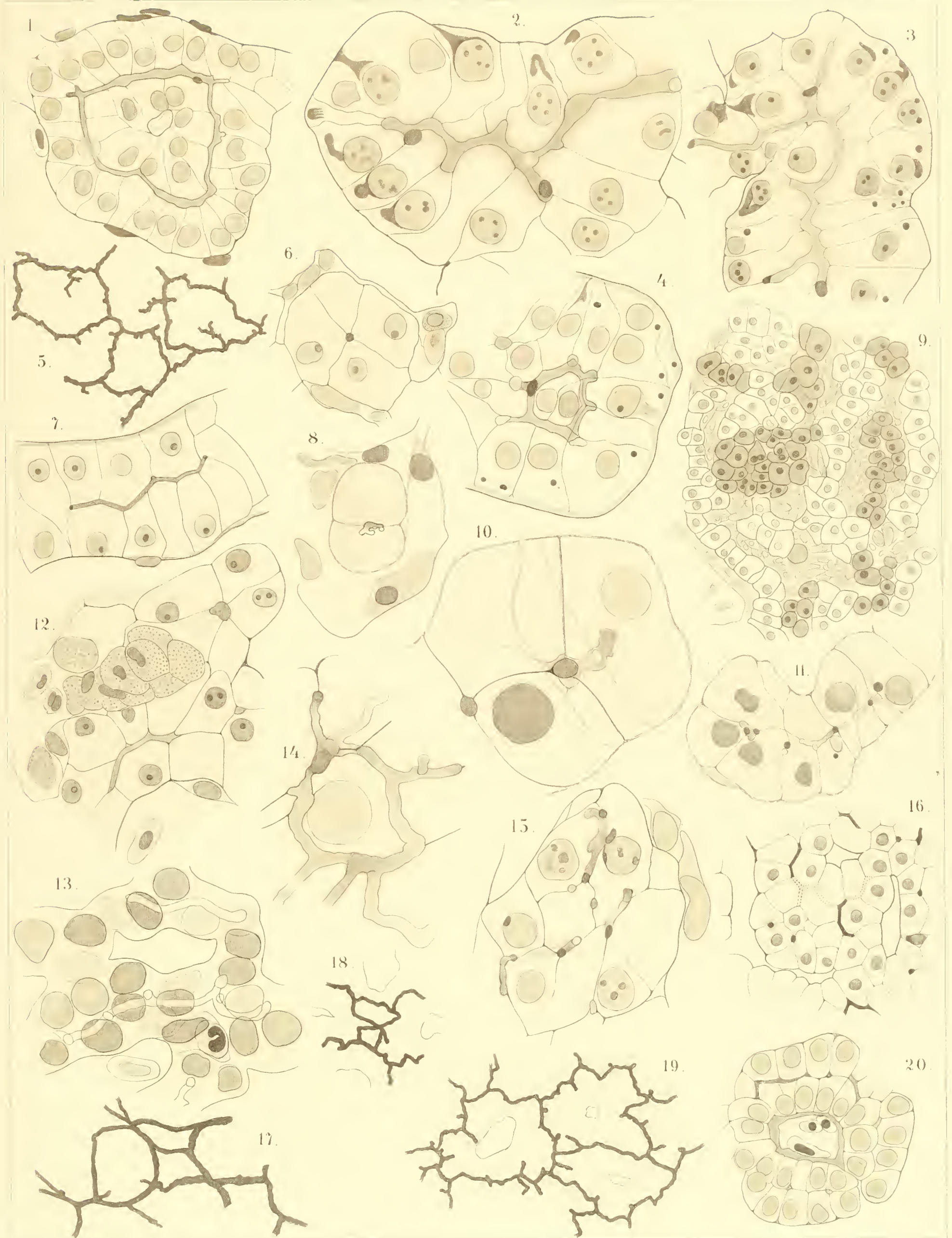
Tafel XXVII.

Tafel XXVII.

Sämmtliche Figuren dieser Tafel sind auf $\frac{2}{3}$ der ursprünglichen Grösse der Originalzeichnungen verkleinert. Die Contouren letzterer wurden mit Hülfe des Zeichenprismas bei einem Abstand des Zeichenbrettes von 30—32 cm genau aufgezeichnet. Die Ausführung der Zeichnungen ist schematisch gehalten.

- Fig. 1. *Acanthias vulgaris*. Embryo von 38 mm Länge. Lebertubulus, welcher ein quer getroffenes Blutgefäss umkreist. Vasozone Gallencapillarmasche. (Fixirung mit Sublimatessigsäure [S. E.]; Färbung: BIONDI's Dreifarbengemisch; Vergr. 1 : 600, Original 1 : 900.)
- „ 2. *Myxine glutinosa*. Lebertubulus mit Central- und Seitencapillaren. Die an der Oberfläche des Schnittes liegenden Querschnitte der Gallencapillaren sind dunkel, die an der Unterfläche liegenden hell gehalten. In vielen Zellen „Nebenkörper“ von verschiedener Gestalt und Lage. Die unterste, mit Nebenkörper ausgestattete Zelle ist vom Centralkanal abgerückt und steht nur durch eine Seitencapillare mit ihm in Verbindung. (Fixirung mit S. E.; Färbung: Hämalun-Eosin; Vergr. 1 : 870, Original 1 : 1300.)
- „ 3. *Myxine glutinosa*. Sich umbiegender Lebertubulus ohne Maschenbildung der Gallencapillare; vergl. mit Fig. 46, Taf. XXX. In den Zellen „Nebenkörper“ und kugelige, schwarz gefärbte Einschlüsse. (Fixirung mit S. E.; Färbung: Bordeaux-R.-Eisenhämatoxylin; Vergr. 1 : 600, Original 1 : 900.)
- „ 4. *Myxine glutinosa*. Cytozonale Masche der centralen Gallencapillare. Dieselbe umgiebt Theile von zwei Zellen. (Fixirung, Färbung, Vergrößerung wie bei Fig. 3.)
- „ 5. *Anguilla vulgaris*. Vasozone Maschen der Gallencapillaren. (Chromsilberimprägnation; Vergr. 1 : 650, Original 1 : 975.)
- „ 6. *Anguilla vulgaris*. Lebertubulus im Querschnitt. (Fixirung mit S. E.; Färbung: BIONDI's Dreifarbengemisch; Vergr. 1 : 870, Original 1 : 1300.)
- „ 7. *Anguilla vulgaris*. Lebertubulus in Seitenansicht. Centralcapillare mit einer winzigen Seitencapillare. (Fixirung, Färbung, Vergrößerung wie bei Fig. 6.)
- „ 8. *Proteus anguineus*. Querschnitt eines Lebertubulus, aus nur zwei Zellen bestehend. Centralcapillare mit mehreren kurzen Seitencapillaren. (Fixirung mit S. E.; Färbung: Bordeaux-R.-Eisenhämatoxylin; Vergr. 1 : 400, Original 1 : 600.)
- „ 9. *Proteus anguineus*. Uebersichtsbild. Leberzellen weiss, Blutkörperchen hellgrau, Pigmentwanderzellen dunkelgrau gezeichnet. (Schnittdicke 20 μ ; Färbung: Hämalun-Eosin; Vergr. 1 : 148, Original 1 : 222.)
- „ 10. *Proteus anguineus*. Seitencapillare, welche anscheinend in die rechts liegende Leberzelle eindringt. (Fixirung mit S. E.; Färbung mit Hämalun-Eosin; Vergr. 1 : 870, Original 1 : 1300.)
- „ 11. *Proteus anguineus*. Lebertubulus mit anscheinend den Zellleib der Leberzellen durchsetzender Centralcapillare in Seitenansicht. Die Querschnitte der Gallencapillaren liegen sämmtlich auf den Zellgrenzen. Im Inneren mancher Zellen schwarz gefärbte, kugelige Einschlüsse. (Fixirung, Färbung, Vergrößerung wie bei Fig. 8.)
- „ 12. *Ichthyophis glutinosa*. Lebertubuli, Gefässe und Pigmentzellen. (Fixirung mit Chromsäure; Färbung: Hämalun-Saffranin; Vergr. 1 : 400, Original 1 : 600.)
- „ 13. *Salamandra maculosa*. Larve von weniger als 37 mm Länge (genaue Grösse unbekannt). Centralcapillare ohne Seitenäste. (Fixirung mit S. E.; Färbung: Karmin-Bleu de Lyon; Vergr. 1 : 600, Original 1 : 900.)
- „ 14. *Salamandra maculosa*. Larve von 37 mm Länge. Cytozonale Gallencapillarmasche. Der Zellkern liegt erheblich tiefer als der grösste Theil der Masche. (Fixirung mit FLEMMING'scher Flüssigkeit; Färbung: Hämalun-Eosin; Vergr. 1 : 870, Original 1 : 1300.)
- „ 15. *Salamandra maculosa*. Larve von 37 mm Länge. Zahlreiche Querschnitte von Gallencapillaren, die auf den Zellgrenzen liegen. Einige der Leberzellen werden an mehreren Stellen von Gallencapillaren berührt. (Fixirung wie bei Fig. 14; Färbung: Hämalun-Saffranin; Vergr. 1 : 600, Original 1 : 900.)
- „ 16. *Salamandra maculosa*. Winterleber vom ausgewachsenen Thier. Zellplatte mit unregelmässig vertheilten Gallencapillaren. Die punktirt gezeichneten Capillaren sind aus den beiden vorhergehenden und dem folgenden Schnitt der Serie in die Zeichnung eingetragen. Schnittdicke 5 μ . (Fixirung mit S. E.; Färbung mit Bordeaux-R.-Eisenhämatoxylin; Vergr. 1 : 200, Original 1 : 300.)
- „ 17. *Siredon pisciformis*. Gallencapillarnetze von verschiedener Grösse. Die kleineren stehen dem Umfang der Leberzellen an Durchmesser erheblich nach (vergl. mit Fig. 23, Taf. XXVIII). (Chromsilberimprägnation; Vergr. 1 : 600, Original 1 : 900.)
- „ 18. *Rana fusca*. Cytozonale Netze der Gallencapillaren. (Chromsilberimprägnation; Vergr. wie bei Fig. 17.)
- „ 19. *Rana fusca*. Vasozone Netze der Gallencapillaren. (Behandlung und Vergr. wie bei Fig. 18.)
- „ 20. *Rana fusca*. Vasozone Lebertubulus. Die Gefässwand ist verhältnissmässig dick. (Fixirung mit S. E.; Färbung: Bordeaux-R.-Eisenhämatoxylin; Vergr. 1 : 600, Original 1 : 900.)

Fig. 2, 10 und 14 sind in demselben Maassstab gezeichnet, um das Verhältniss der Weite der Gallencapillaren bei *Myxine*, *Proteus* und *Salamandra* zu zeigen.



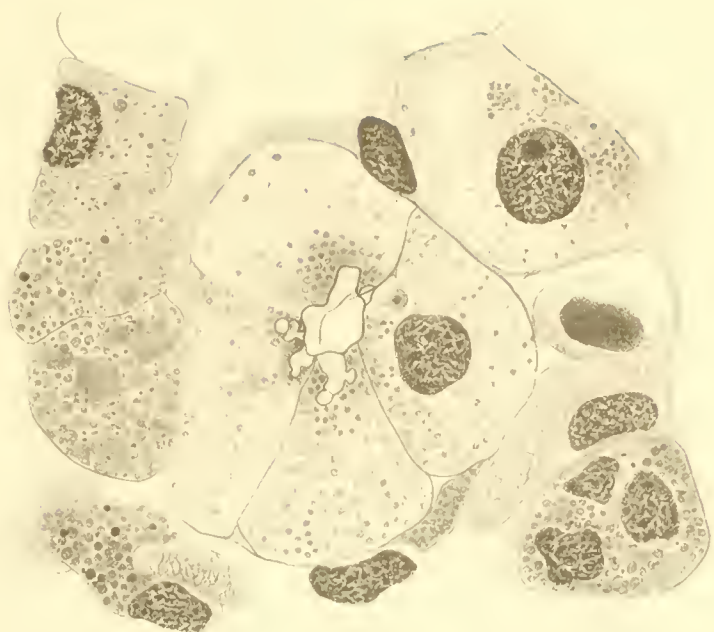
Tafel XXVIII.

Tafel XXVIII.

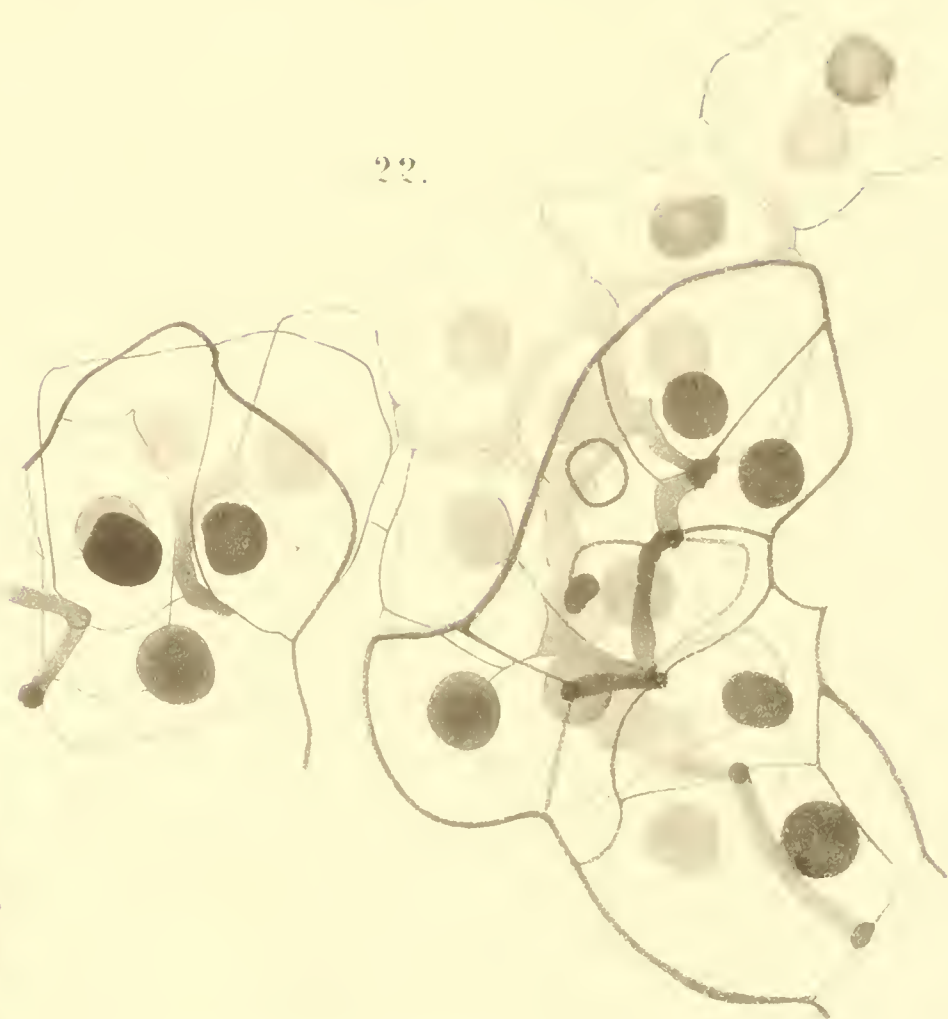
Alle Figuren sind mit Hülfe des Prismas bei einem Abstand des Zeichenbretts von 30—32 cm und bei Anwendung des ZEISS'schen apochrom. Obj. 2 mm Apert. 1,30, mit homogener Immersion gezeichnet und mit Ausnahme von Fig. 22 (Contourzeichnung) in allen Details möglichst naturgetreu wiedergegeben.

- Fig. 21. *Proteus anguineus*. Querschnitt durch einen Lebertubulus. Centralcapillare mit verschieden geformten, seitlichen Ausbuchtungen. Bindegewebszellen, Erythrocyten und Pigmentzellen in der Umgebung des Tubulus. An der rechten Seite liegt zwischen den rothen Blutkörperchen und der polynucleären Pigmentzelle ein Bindegewebskern. (Fixirung mit Sublimatessigsäure [S. E.]; Färbung: Bordeaux R.-Eisenhämatoxylin; Vergr. 1:600.)
- „ 22. *Proteus anguineus*. Reconstruction zweier Schnitte von 20 μ Dicke, siehe Text S. 322. Zwei cytonale Maschen, von denen die kleinere ganz in dem unteren Schnitt lag, während die grössere durch beide Schnitte sich erstreckte. Die Kerne und Zellcontouren sind um so dunkler gezeichnet, je näher sie dem Auge des Beschauers liegen. Ein sehr hoch gelegener Kern im Centrum der Figur ist nicht ausschattirt, um die darunter liegenden Theile nicht zu verdecken. (Fixirung mit S. E.; Färbung: Hämalun-Eosin; Vergr. 1:600.)
- „ 23. *Siredon pisciformis*. Blind endigende Seitencapillare mit Ausbuchtungen am Ende. Quere Streifen an verschiedenen Stellen der Capillare sehr deutlich. Die Capillare ist flächenständig. Im Innern der Leberzelle Ringgranula. (Fixirung mit Sublimatformol; Färbung: Bordeaux-R.-Eisenhämatoxylin; Vergr. 1:900.)
- „ 24. *Salamandra maculosa*. Winterleber des ausgewachsenen Thieres. Schrägschnitt eines Lebertubulus. Kantenständige Central- und flächenständige Seitencapillaren. Die rechts unten gelegene Seitencapillare geht mit ihrem Ende von einer in der Richtung der optischen Axe gelegenen zu einer senkrecht zu derselben stehenden Wand derselben Zelle über. (Fixirung mit S. E.; Färbung: Bordeaux-R.-Eisenhämatoxylin; Vergr. 1:600.)
- „ 25. *Salamandra maculosa*. Larve von 37 mm Länge. Verzweigte Seitencapillare. (Fixirung mit FLEMMING'scher Flüssigkeit; Färbung: Hämalun-Saffranin; Vergr. 1:900.)
- „ 26. *Salamandra maculosa*. Larve von weniger als 37 mm Länge (genaue Grösse unbekannt). Kurze, flächenständige Seitencapillaren theils quer geschnitten, theils von der Seite gesehen. (Fixirung mit S. E.; Färbung: Karmin-Bleu de Lyon; Vergr. 1:900.)
- „ 27. *Rana fusca*. Querschnitt eines zweizelligen Lebertubulus. Die Centralcapillare ist flächenständig. In der Umgebung des Leberschlauches Erythrocyten und Pigmentzellen mit ausnahmsweise geringem Pigmentgehalt. In einer der letzteren ein wurstförmiger Kern. (Fixirung S. E.; Färbung: Bordeaux-R.-Eisenhämatoxylin; Vergr. 1:600.)
- „ 28. Zellplatte aus der Leber von *Rana fusca*. In den Zellen längliche Nebenkörper. (Fixirung und Färbung wie bei der vorigen Figur; Vergr. 1:1300.)

21.



22.



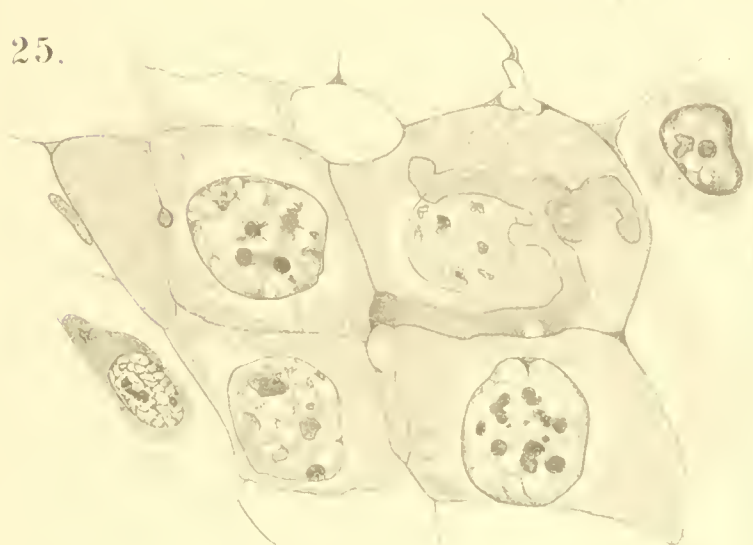
23.



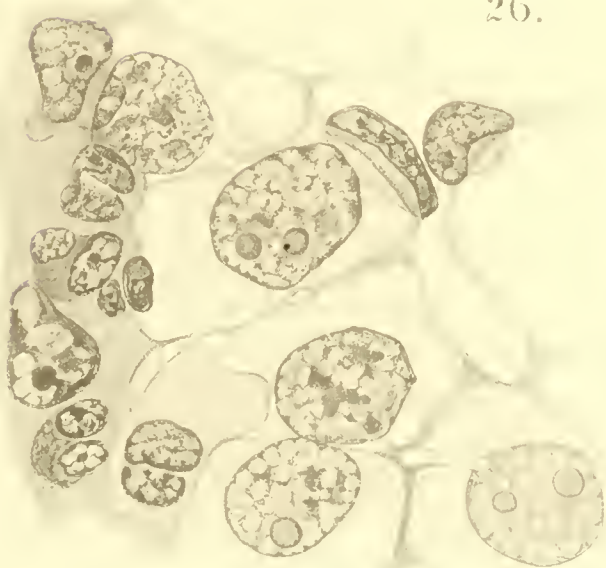
24.



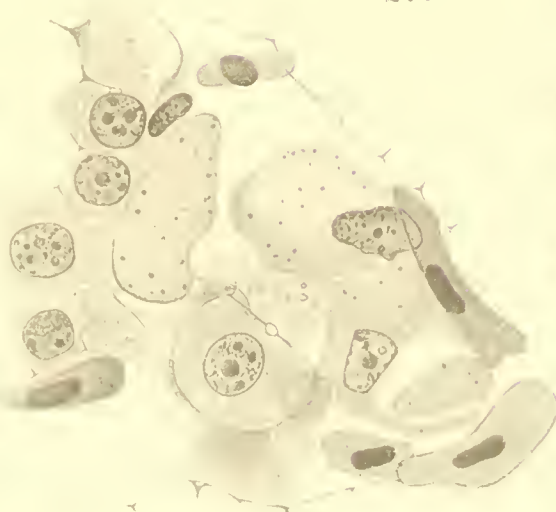
25.



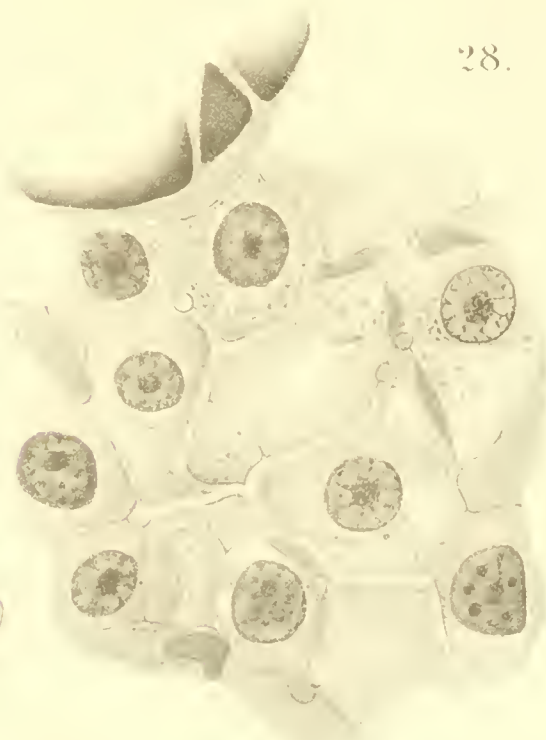
26.



27.



28.

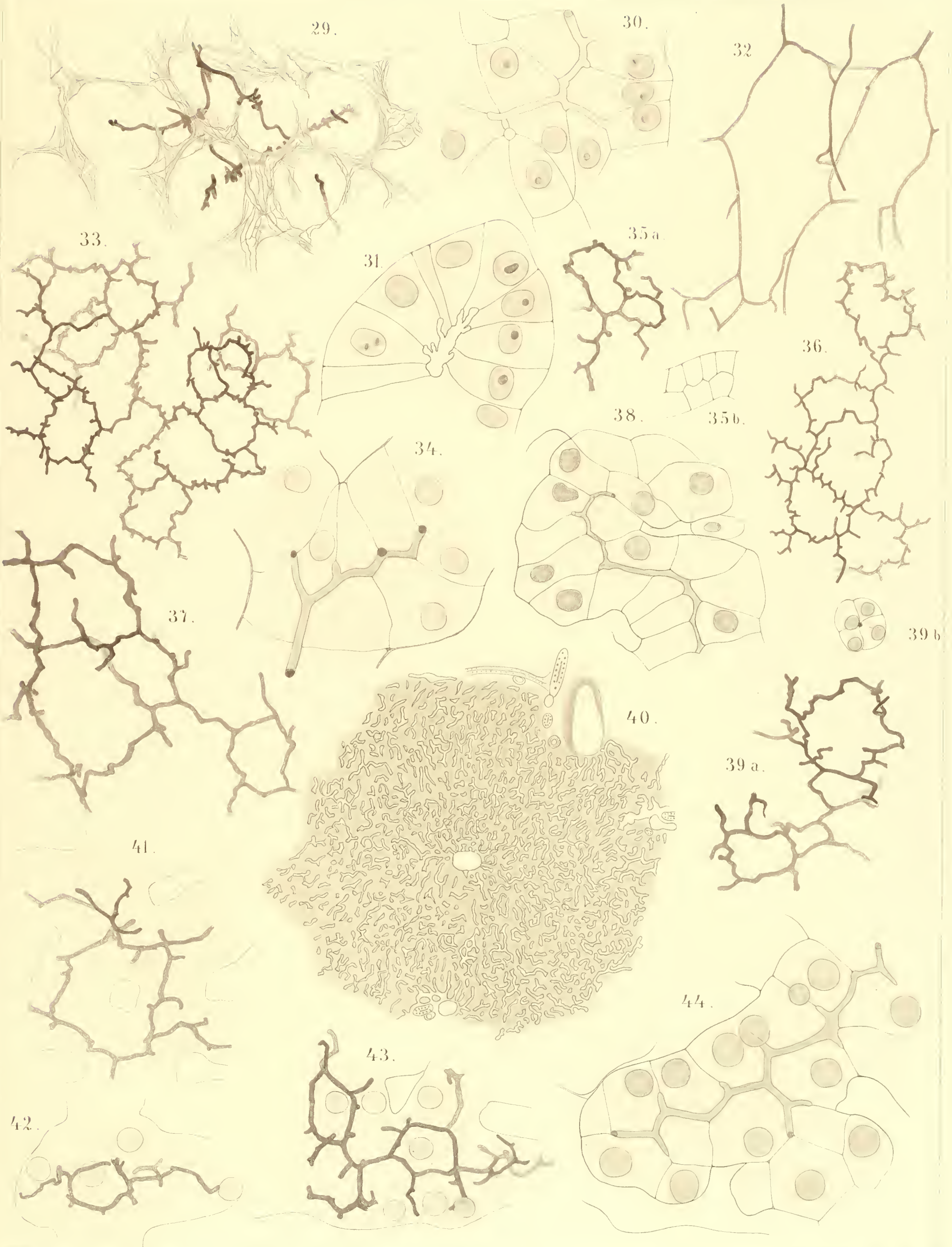


Tafel XXIX.

Tafel XXIX.

Sämtliche Figuren dieser Tafel sind auf $\frac{3}{4}$ der ursprünglichen Grösse der Originalzeichnungen verkleinert. Letztere wurden mit Hülfe des Zeichenprismas genau aufgezeichnet.

- Fig. 29. *Platydictylus mauritanicus*. Eine Gallencapillarmasche und ein dichter Filz von Gitterfasern, welche die Lebertubuli umgeben. (Chromsilberimprägnation; Vergr. 1 : 480, Original 1 : 650.)
- „ 30. *Platydictylus mauritanicus*. Centralcapillare mit kurzen, seitlichen Ausstülpungen. (Fixirung mit Sublimatformol; Färbung: Eisenhämatoxylin; Vergr. 1 : 975, Original 1 : 1300.)
- „ 31. *Platydictylus mauritanicus*. Embryo von 3 mm Länge. Centralcapillare mit zahlreichen seitlichen, blinden Ausläufern. (Fixirung mit Pikrinsublimat [RABL]; Färbung: Hämalun-Eosin; Vergr. 1 : 870, Original 1 : 1300.)
- „ 32. *Gongylus ocellatus*. Gallencapillarmasche. (Chromsilberimprägnation; Vergr. 1 : 450, Original 1600.)
- „ 33. *Varanus griseus*. Gallencapillarnetz. (Chromsilberimprägnation; Vergr. 1 : 490, Original 1 : 650.)
- „ 34. *Varanus griseus*. Central- und Seitencapillare. (Fixirung mit Sublimatessigsäure; Färbung: BIONDI's Dreifarbengemisch; Vergr. 1 : 1425, Original 1 : 1900.)
- „ 35. *Lacerta agilis*. Fig. 35 a stellt zwei Gallencapillarmaschen dar, von welchen die kleinere einen geringeren Durchmesser hat als der in Fig. 35 b gezeichnete Lebertubulus (35 a Chromsilberimprägnation; 35 b Fixirung mit S. E.; Färbung: BIONDI's Dreifarbengemisch; Vergr. 1 : 340, Original 1 : 450.)
- „ 36. *Lacerta agilis*. Gallencapillarnetz. (Chromsilberimprägnation; Vergr. wie bei Fig. 35.)
- „ 37. *Anguis fragilis*. Gallencapillarnetz. (Chromsilberimprägnation; Vergr. 1 : 490, Original 1 : 650.)
- „ 38. *Anguis fragilis*. Centralcapillare von verschiedener Weite, mit zipfligen Ausbuchtungen. (Fixirung mit Sublimatformol; Färbung: Bordeaux-R.-Eisenhämatoxylin; Vergr. 1 : 975, Original 1 : 1300.)
- „ 39. *Zamenis viridiflavus*. Gallencapillarmaschen. Die kleinste hat einen geringeren Durchmesser als der in Fig. 39 b dargestellte Querschnitt eines Lebertubulus. (39 a Chromsilberimprägnation; 39 b Fixirung mit S. F.; Färbung: Bordeaux-R.-Hämatoxylin; Vergr. 1 : 490, Original 1 : 650.)
- „ 40. *Echidna aculeata*. Querschnitt eines Leberläppchens. Genaue Contourzeichnung. Die Gefässe sind hell, die Leberzellen dunkel gehalten. (Fixirung mit FLEMMING'scher Flüssigkeit; Färbung: Hämalun-Eosin; Vergr. 1 : 50, Original 1 : 66.)
- „ 41. *Echidna aculeata*. Vasozone Gallencapillarmasche. (Chromsilberimprägnation; Vergr. 1 : 715, Original 1 : 950.)
- „ 42. *Echidna aculeata*. Blind endigende Gallencapillaren, welche keine Verschmelzung zu einer Masche erkennen lassen. (Wie bei Fig. 41.)
- „ 43. *Echidna aculeata*. Cytozone Gallencapillarmaschen. (Wie bei Fig. 41.)
- „ 44. *Echidna aculeata*. Lebertubulus mit Central- und Seitencapillaren. (Fixirung mit FLEMMING'scher Flüssigkeit; Färbung: Bordeaux-R.-Eisenhämatoxylin; Vergr. 1 : 975, Original 1 : 1300.)

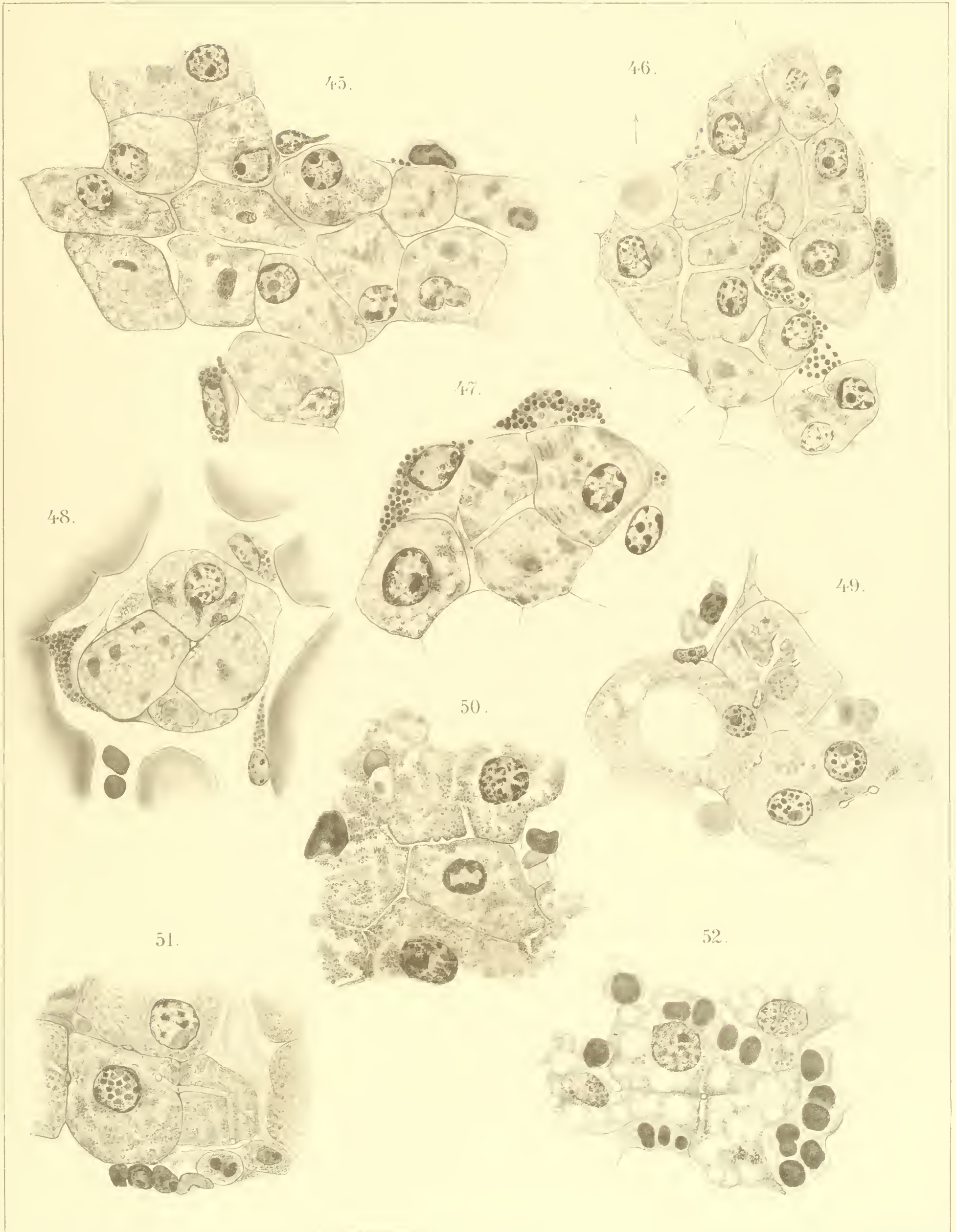


Tafel XXX.

Tafel XXX.

Sämmtliche Figuren sind bei Anwendung der ZEISS'schen Apochromate 2 mm oder 3 mm mit homogener Immersion und mit Hülfe des Zeichenprismas bei einem Abstand des Zeichenbretts von 30—32 cm mit allen Details möglichst naturgetreu gezeichnet.

- Fig. 45. *Echidna aculeata*. Centrotubuläre Gallencapillarmasche am Vereinigungspunkt mehrerer Lebertubuli. (Fixirung mit FLEMMING'scher Flüssigkeit; Färbung: Bordeaux-R.-Eisenhämatoxylin; Vergr. 1 : 1300.)
- „ 46. *Echidna aculeata*. Ein Lebertubulus windet sich um ein Blutgefäss herum. In letzterem liegen schwarz gefärbte Körner zum Theil frei, zum Theil in nächster Nachbarschaft eines Leukocytenkernes. Die Seitencapillaren nähern sich dem Blutgefäss bis auf kurze Entfernung. (Behandlung wie bei Fig. 45; Vergr. 1 : 1300.)
- „ 47. *Echidna aculeata*. Mit schwarz gefärbten Granulis beladene Leukocyten an der Peripherie des Lebertubulus. (Behandlung wie bei Fig. 45; Vergr. 1 : 1900.)
- „ 48. *Echidna aculeata*. Querschnitt eines Lebertubulus. (Behandlung wie bei Fig. 45; Vergr. 1 : 1300.)
- „ 49. *Homo sapiens*. Kreuzung von Gallencapillaren auf der Fläche der oberen Leberzelle. (Fixirung mit Sublimatformol; Färbung: Bordeaux-R.-Eisenhämatoxylin; Vergr. 1 : 1300.)
- „ 50. *Mus musculus*. Gallencapillaren mit seitlichen, zipfelförmigen Ausbuchtungen. (Fixirung mit Sublimatessigsäure; Färbung: Bordeaux-R.-Eisenhämatoxylin; Vergr. 1 : 1900.)
- „ 51. *Sus scrofa*. Mittlere Zelle an drei Flächen von Gallencapillaren berührt, an der vierten und zwei Kanten von Gefässen. (Fixirung, Färbung und Vergrößerung wie bei Fig. 50.)
- „ 52. *Lepus cuniculus*. Fötus, im Augenblick der Geburt getödtet. Stark fetthaltige Leberzellen mit undeutlichen Zellgrenzen. Kernhaltige Erythrocyten. Flächenständige Gallencapillare. (Fixirung mit S. E.; Färbung: Bordeaux-R.-Eisenhämatoxylin; Vergr. 1 : 1300.)

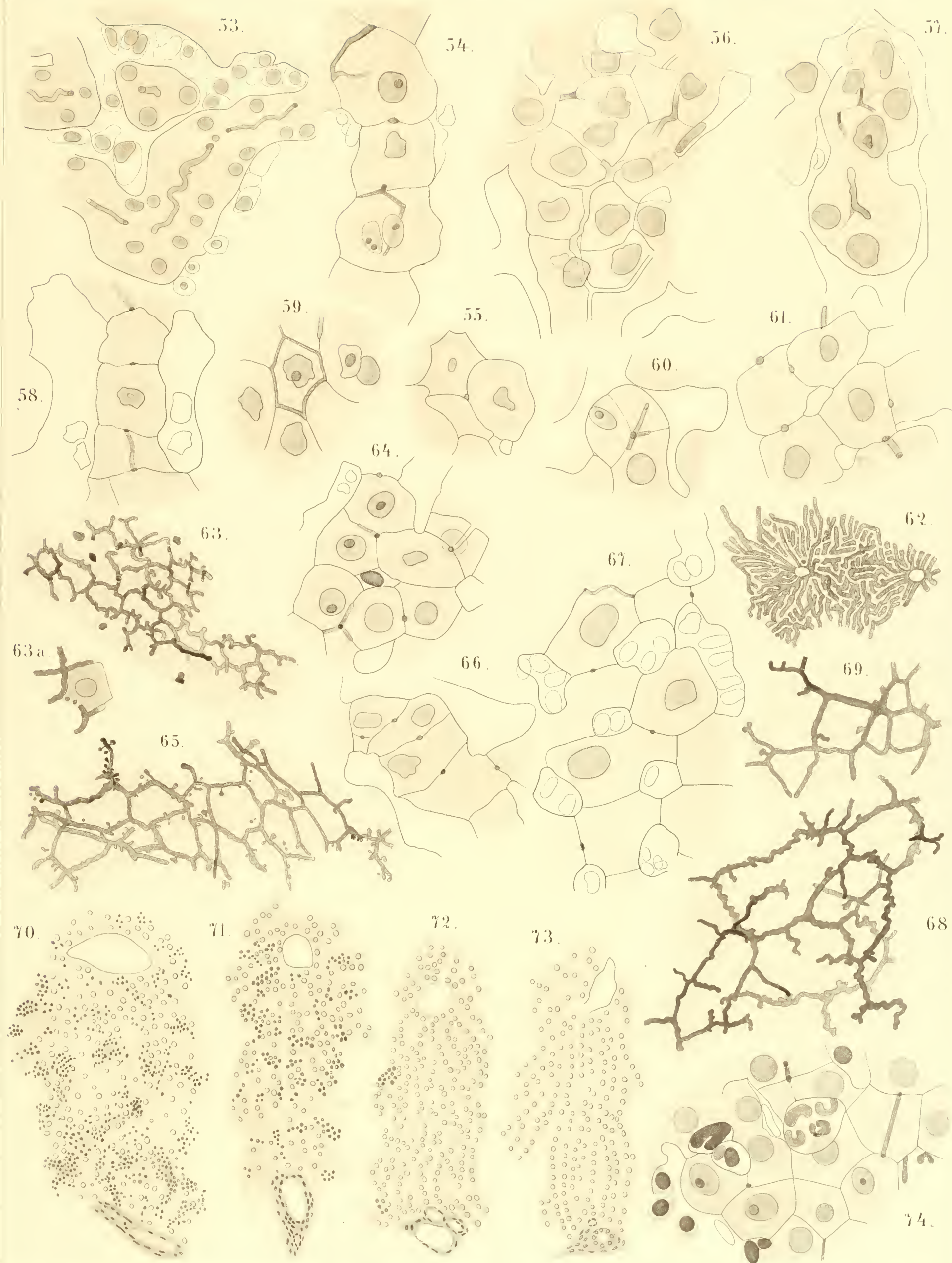


Tafel XXXI.

Tafel XXXI.

Alle Zeichnungen sind, soweit nichts Anderes bemerkt ist, in ihren Contouren mit Hülfe des Zeichenprismas genau aufgezeichnet, aber (mit Ausnahme von Fig. 63, 65, 68 und 69) im Detail schematisch behandelt. Sie sind sämtlich gegenüber den Originalzeichnungen auf $\frac{3}{4}$ der Grösse letzterer verkleinert.

- Fig. 53. *Echidna aculeata*. Beuteljunge von 11 cm Länge (Schwanz—Nasenspitze). Lebertubuli mit Centralcapillare. In den Blutgefässen kernhaltige Erythrocyten. (Fixirung mit Pikrinsublimatessigsäure; Färbung: BIONDI's Dreifarbengemisch.)
- „ 54. *Ornithorhynchus anatinus*. Leberzellenbalken mit flächenständigen Gallencapillaren. (Fixirung mit Pikrinsublimatessigsäure; Färbung: Bordeaux-R.-Eisenhämatoxylin; Vergr. 1 : 975, Original 1 : 1300.)
- „ 55. *Ornithorhynchus anatinus*. Kantenständige Gallencapillare. (Fixirung, Färbung, Vergrößerung wie bei Fig. 54.)
- „ 56. *Trichosurus vulpecula*. Gallencapillaren, die zum grossen Theil kantenständig sind, aber auch auf die Flächen der Leberzellen ausbiegen. Mehrere Zellen werden von zwei Gallencapillaren berührt. (Fixirung, Färbung, Vergrößerung wie bei Fig. 54.)
- „ 57. *Trichosurus vulpecula*. Zellcontouren nicht überall deutlich. Im unteren Theil der Figur eine Gallencapillare central gelegen, im oberen mehrere Gallencapillaren in Berührung mit einer Zelle. (Fixirung, Färbung, Vergrößerung wie bei Fig. 54.)
- „ 58. *Dasyurus*. Leberbalken mit flächenständigen Gallencapillaren. (Fixirung, Färbung, Vergrößerung wie bei Fig. 54.)
- „ 59. *Dasyurus*. Cytozonale Masche der Gallencapillaren. (Fixirung, Färbung, Vergr. wie bei Fig. 54.)
- „ 60. *Dasyurus*. Kantenständige Gallencapillare im Querschnitt. (Fixirung, Färbung, Vergrößerung wie bei Fig. 54.)
- „ 61. *Phascolarctus cinereus*. Jede Leberzelle steht mit flächenständigen Gallencapillaren und mehreren Blutcapillaren in Berührung. (Fixirung, Färbung, Vergrößerung wie bei Fig. 54.)
- „ 62. *Phascolarctus cinereus*. Querschnitt durch zwei Leberläppchen. Die Leberzellenbalken sind dunkel, die Gefässcapillaren hell gehalten. (Fixirung und Färbung wie bei Fig. 54; Vergr. 1 : 50, Original 1 : 66.)
- „ 63. *Erinaceus europaeus*. Gallencapillarnetz. (Chromsilberimprägnation; Vergr. 1 : 650, Original 1 : 867.)
- „ 63a. *Erinaceus europaeus*. Unvollständige Imprägnation. (Chromsilberimprägnation; Fixirung nach KALLIUS; Färbung: Hämalan-Eosin; ohne Zeichenapparat entworfen.)
- „ 64. *Erinaceus europaeus*. Gallencapillaren kanten- und flächenständig. (Fixirung mit Sublimatessigsäure; Färbung: BIONDI's Dreifarbengemisch; Vergr. 1 : 975, Original 1 : 1300.)
- „ 65. *Canis familiaris*. Gallencapillaren netzförmig verbunden, mit zahlreichen, tropfenförmigen Anhängen. (Chromsilberimprägnation; Vergr. 1 : 675, Original 1 : 900.)
- „ 66. *Canis familiaris*. Gallencapillaren flächenständig. (Fixirung mit S. E., Färbung: Bordeaux-R.-Hämatoxylin; Vergr. 1 : 975, Original 1 : 1300.)
- „ 67. *Mus musculus*. Gallencapillaren flächenständig. Unterste Zelle an vier Kanten mit Blutcapillaren in Berührung. (Fixirung, Färbung, Vergrößerung wie bei Fig. 66.)
- „ 68. *Mus musculus*. Gallencapillarnetz. (Chromsilberimprägnation; Vergr. wie bei Fig. 66.)
- „ 69. *Sus scrofa*. Gallencapillarnetz. (Wie bei Fig. 68.)
- „ 70. *Lepus cuniculus*. Fötus, während der Geburt getödtet.
- „ 71. „ „ 2 Tage altes Thier.
- „ 72. „ „ 9 „ „ „
- „ 73. „ „ 39 „ „ „
- Fig. 70—73 zeigen den Querschnitt einer Centralvene und ein Stück Lebergewebe, welches zwischen diesem und einem benachbarten Pfortader- oder Leberarterienast, also der Peripherie des betreffenden Leberläppchens, liegt. Die schwarzen Kerne gehören zu kernhaltigen Erythrocyten, die grauen zu Leberzellen. (Fixirung mit Sublimatformol; Färbung: Hämalan-Eosin; mit Hülfe des Prismas bei 48facher Vergr. entworfen, also hier im Maassstab 1 : 36.)
- „ 74. *Lepus cuniculus*. Thier im Alter von 2 Tagen und einigen Stunden. Gallencapillaren zum Theil kanten-, zum Theil flächenständig. In den Blutgefässen dunkle Erythrocyten- und Leukocytenkerne. (Fixirung, Färbung, Vergrößerung wie bei Fig. 66.)



Tafel XXXII.

Tafel XXXII.

Sämtliche Figuren sind mit Hülfe des Zeichenprismas bei einem Abstand des Zeichenbrettes von 30—32 cm und bei Anwendung des ZEISS'schen Apochromaten 2 mm Apert. 1,30, mit homogener Immersion möglichst naturgetreu mit allen Details gezeichnet.

- Fig. 75. *Myxine glutinosa*. Leberzelle mit der Hälfte einer karyokinetischen Spindel. Zugbändchen, welche das Centrosom mit den Chromosomen verbinden, mit dicken Mittelrippen. (Fixirung mit Sublimatessigsäure; Färbung: BIONDI's Dreifarbengemisch; Vergr. 1 : 1300.)
- „ 76. *Myxine glutinosa*. Leberzelle mit ruhendem Kern. An denselben treten achromatische Fäden heran, unter welchen sich dieselben Zugbändchen wie in der Zelle Fig. 75 finden. (Fixirung, Färbung, Vergrößerung wie bei Fig. 75.)
- „ 77. *Myxine glutinosa*. Junges Thier (7 cm). Schrägschnitt durch einen Lebertubulus, dessen Centralcapillare getroffen ist. Darüber liegt eine quer getroffene Seitencapillare. Die Zellkerne sind eingebettet in fädig structurirte Körper von spindelförmiger Form. (Fixirung mit FLEMMING'scher Flüssigkeit; Färbung: BIONDI's Dreifarbengemisch; Vergr. 1 : 900.)
- „ 78. *Proteus anguineus*. Schnitt durch ein Darmgrübchen. Zwischen den Leberzellen liegt eine „Pigmentzelle“ mit eingeschnürtem, gebogenem Kern. (Fixirung mit S. E.; Färbung: BIONDI's Dreifarbengemisch; Vergr. 1 : 600.)
- „ 79. *Proteus anguineus*. „Pigmentzelle“ aus der Leber. Die Pigmentschollen sind viel spärlicher als in den meisten derartigen Zellen. Infolgedessen ist das Centrosom mit Sphäre und mit Andeutung von concentrischen Ringen in letzterer besonders deutlich zu sehen. (Fixirung und Färbung wie bei Fig. 78; Vergr. 1 : 1300.)
- „ 80. *Zamenis viridiflavus*. Leberzelle mit „Nebenkörper“ und intracellulären Secretstrassen. (Fixirung mit S. E.; Färbung: Bordeaux-R.-Eisenhämatoxylin; Vergr. 1 : 1900.)
- „ 81. *Tropidonotus natrix*. Leberzellen mit „Nebenkörpern“ und kugeligen Einschlüssen. (Fixirung mit S. E.; Färbung mit BIONDI's Dreifarbengemisch; Vergr. 1 : 1900.)
- „ 82. *Tropidonotus natrix*. Intracelluläre Secretstrasse, welche die Zellwand durchbricht und in die Gallencapillare mündet. (Fixirung mit S. E.; Färbung: Bordeaux-R.-Eisenhämatoxylin; Vergr. 1 : 1900.)
- „ 83. *Tropidonotus natrix*. Intracelluläre Secretstrasse mit freier Mündung in die Gallencapillare. Nebenkörper. (Fixirung, Färbung, Vergrößerung wie bei Fig. 82.)
- „ 84. *Tropidonotus natrix*. Leberzelle mit Nebenkörper und kugeligem Einschluss. (Fixirung und Vergrößerung wie bei Fig. 83; Färbung: BIONDI's Dreifarbengemisch.)
- „ 85. *Tropidonotus natrix*. Lebertubulus, welcher der Länge nach dicht über der Centralcapillare getroffen ist. Man sieht die Seitencapillaren im Querschnitt. In den Leberzellen „Nebenkörper“ und Secretstrassen. Der Zellkern der links oben gelegenen Zelle ist durch das Mikrotommesser aus seiner ursprünglichen Lage nach links verschoben. (Fixirung, Färbung, Vergr. wie bei Fig. 82.)
- „ 86. *Varanus griseus*. Centralcapillare mit kurzen Seitencapillaren. Links oben ein Zellkern mit trichterförmiger, tiefer Einstülpung. (Fixirung mit S. E.; Färbung: BIONDI's Dreifarbengemisch; Vergr. 1 : 1900.)
- „ 87. *Acanthias vulgaris*. Längsschnitt durch einen Lebertubulus. Centralcapillare mit kleiner seitlicher Ausstülpung. Leberzellen mit grossen Fettkugeln angefüllt. (Mit S. E. injicirtes Präparat; Färbung: Hämalun, Orange, Fuchsin; Vergr. 1 : 900.)
- „ 88. *Spinax niger*. Embryo von 52 mm Länge. Lebertubulus mit Centralcapillare. Zellen stark fettig. (Fixirung mit S. E.; Färbung: Hämalun-Eosin; Vergr. 1 : 900.)
- „ 89. *Anguilla vulgaris*. Lebertubulus mit Central- und Seitencapillaren. (Fixirung mit S. E.; Färbung: BIONDI's Dreifarbengemisch; Vergr. 1 : 1300.)

