

Zur Entwicklung der Leber,
des Pankreas und der Milz bei *Echidna*
aculeata var. *typica*.

Von

Franz Keibel.

Mit Tafel XXXVI und 34 Figuren im Text.

Die Entwicklung von Leber, Pankreas und Milz ist in den letzten Jahren vielfach und bei einer ganzen Reihe von Wirbelthieren der verschiedenen Klassen und Ordnungen untersucht worden. HANS PIPER¹⁾, dessen Arbeit unter meinen Augen entstanden ist, giebt über alle bis 1902 erschienenen Arbeiten einen historisch-kritischen Bericht; auch JEAN-AMÉDÉE WEBER²⁾ bespricht in seiner 1903 erschienenen Thèse die ganze einschlägige Literatur ausführlich; so ist ein näheres Eingehen auf die Literatur hier nicht mehr nöthig. Erwähnt sei nur, dass, wenn ich die Entwicklung der Milz im Anschluss an die von Leber und Pankreas bespreche, dieser Anschluss nicht durch innere Verwandtschaft in der Entwicklung von Leber und Pankreas einerseits, der Milz andererseits gegeben wird. Die Beziehungen der Milz zu den grossen vom Entoderm abstammenden Darmdrüsen, besonders zum Pankreas, sind rein topographische; die Anschauungen, welche die Milz in irgend einer Form vom Entoderm ableiteten, können als überwunden angesehen werden; selbst den Angaben von KUPFFER³⁾ (1892 und 1893), dass sich die Milz bei *Petromyzon Planeri* und bei *Acipenser sturio* aus einer dorsalen Pankreasanlage herausbilde, kann, nachdem NICOLAS⁴⁾ beim Sterlet (*Acipenser ruthenus*) einen Entwicklungsmodus nachgewiesen hat, der mit dem sonst bei Vertebraten beobachteten vollkommen übereinstimmt, und nachdem das Gleiche durch PIPER⁵⁾ für einen Knochenganoiden, *Amia*, geschehen ist, wohl kein besonderes Gewicht mehr beigemessen werden.

Die jüngsten sehr auffallenden Angaben von GLAS⁶⁾ über die Entwicklung der Milz bei *Tropidonotus natrix* haben bereits durch PIPER in seiner Dissertation eine sehr berechtigte Kritik erfahren und sind durch TONKOFF⁷⁾ definitiv widerlegt.

Ich schildere hier zunächst die Befunde von Leber, Gallenblase und Pankreas bei den einzelnen Embryonen, bespreche dann die Entwicklung der Milz in gleicher Weise und schliesse mit einer ganz kurzen Zusammenfassung.

1) H. PIPER, Die Entwicklung von Leber, Pankreas und Milz bei den Vertebraten. Freiburger med. Diss. 1902.

2) JEAN-AMÉDÉE WEBER, L'origine des glandes annexes de l'intestin moyen chez les vertébrés. Med. Thèse de Nancy, Paris. Masson et Cie., 1903.

3) KUPFFER, Ueber die Entwicklung von Milz und Pankreas. Münch. med. Abhandl., VII Reihe, Heft 4, 1902. — Ueber das Pankreas bei *Ammocoetes*. S.-B. Ges. f. Morph. u. Physiol. zu München, 1893, Heft 2 u. 3.

4) A. NICOLAS, Le développement du foie, du pancréas et de la rate chez le sterlet. Comptes rendus de l'Assoc. des Anatomistes, 5^e session, Liège 1903.

5) H. PIPER, Die Entwicklung von Leber, Pankreas, Schwimmblase und Milz bei *Amia calva*. Verh. d. Anat. Ges. Halle 1902. — Die Entwicklung von Magen, Duodenum, Schwimmblase, Leber, Pankreas und Milz bei *Amia calva*. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abth., Suppl.-Bd. 1902.

6) E. GLAS, Ueber die Entwicklung der Milz bei *Tropidonotus natrix*. S.-B. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. CIX, Abth. 3, 1900. Vergl. auch: Zur Frage der Milzentwicklung. Anat. Anz., Bd. XXI, 1901.

7) W. TONKOFF, Ueber die Entwicklung der Milz bei *Tropidonotus natrix*. Anat. Anz., Bd. XXIII, 1903.

Die Entwicklung von Leber, Gallenblase und Pankreas.

Echidna-Embryo 40.

(SEMON, 1894, Taf. X, Fig. 40.)

Die Leber ist bei dem jüngsten mir zur Verfügung stehenden Embryo — *Echidna*-Embryo 40 — bereits ziemlich weit entwickelt. Auf den Textfig. 1, 2 (Textfig. 3 und 4 meiner Arbeit über die Entwicklung des Urogenitalapparates von *Echidna*) und 3 sieht man ihr netzförmig angeordnetes Balkenwerk.

Eine grössere Anzahl von Ausführungsgängen der Leber münden in einen breiten, in dorso-ventraler Richtung comprimierten Kanal. Aus der ventralen Wand dieses Kanales geht die auffallend breite, zweigelappte Anlage der Gallenblase hervor.

Die rechte und linke ventrale Pankreasanlage entsteht etwas weiter darmwärts von der rechten und linken Kante des gleichen Kanales, den wir die kurze Strecke zwischen der Anlage der Gallenblase und dem Darm Ductus choledochus nennen können. Die rechte ventrale Pankreasanlage ist etwas grösser als die linke. Der Ductus choledochus mündet dicht am cranialen Rande des noch sehr weiten Darmnabels. Die starke Breitenausdehnung und die Zweilappigkeit der Gallenblase mag noch auf die in der ventralen Medianlinie erfolgte Vereinigung dieser Theile des Darmes bei dem in cranio-caudaler Richtung erfolgenden Schluss des Darmes zurückzuführen sein. Diese Annahme wird sowohl dadurch, dass die eben genannte Eigenthümlichkeit der Gallenblase später bald schwindet, als auch durch Beobachtungen an Vogelembryonen unterstützt. Man vergleiche dazu die Angaben von ABRAHAM¹⁾ (1901) und HILDEBRANDT²⁾ über die Leberentwicklung bei Vögeln, bei denen die erste Leberanlage, wenn sie verhältnissmässig frühzeitig erscheint, in Folge der Dottermenge und des durch diese verzögerten Schlusses des Darmnabels paarig auftreten kann.

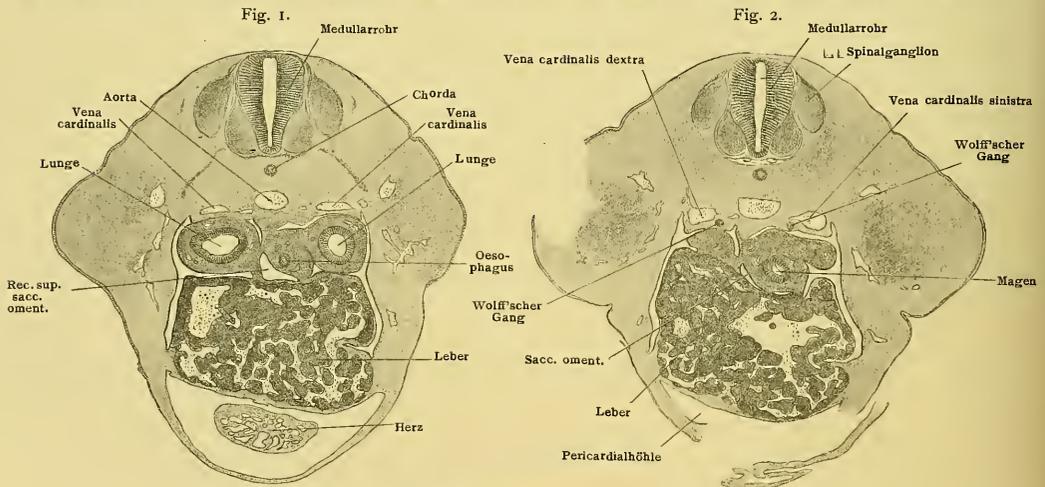


Fig. 1 und 2. Schnitte durch den Embryo 40. Vergr. 50 : 1.

Die Anlage des dorsalen Pankreas ist bei *Echidna* 40 als eine nicht unbedeutende, aber nicht scharf abgegrenzte Wucherung der dorsalen Darmwand caudal von der noch wenig ausgesprochenen Magenanlage zu finden.

1) K. ABRAHAM, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Wellensittichs (*Melopsittacus undulatus*) Anat. Hefte, Hefte 56/57, 1901.

2) W. HILDEBRANDT, Die erste Leberentwicklung beim Vogel. Freib., med. Diss. 1902 u. Anat. Hefte, 1902.

Sie erscheint auf ihrer Oberfläche ausgesprochen höckerig. Ob diese Höcker noch mit den von WEBER (1903) als erste Anlagen des Pankreas bei anderen Amnioten beschriebenen verglichen werden dürfen, kann beim Fehlen jüngerer Stadien für *Echidna* nicht entschieden werden.

Ich habe das Darmstück vom caudalen Ende des Magens bis zum Darmnabel mit dem Ausführungsgang der Leber und den Pankreasanlagen bei 100-maliger Vergrößerung modellirt und gebe hier zwei

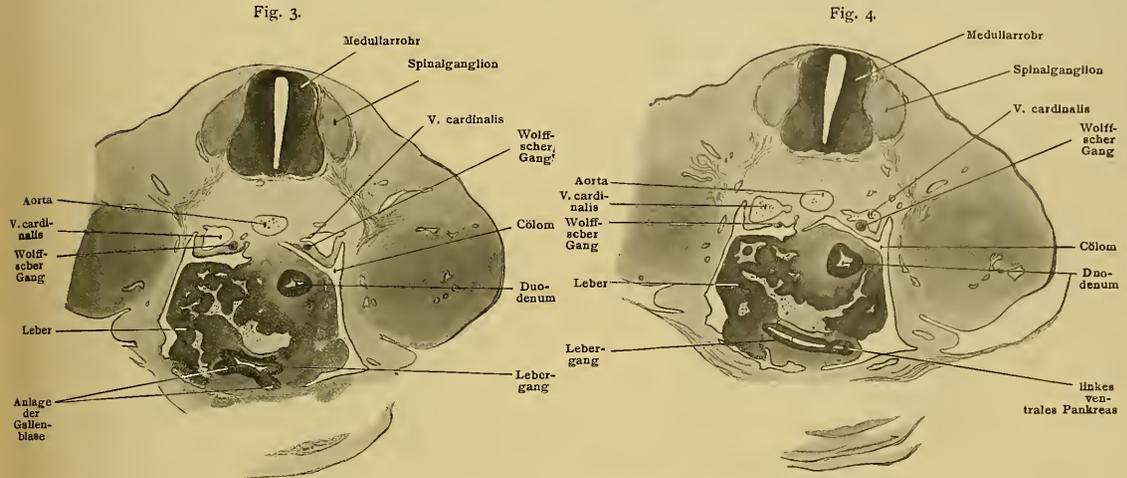


Fig. 3 und 4. Schnitte durch den Embryo 40. Vergr. 50:1.

Abbildungen des Modelles, die eine das Modell von links (Tafelfig. 1), die andere von ventro-cranial (Tafelfig. 2) darstellend. Nach dem eben Gesagten und den Figurenbezeichnungen ist eine genauere Erklärung nicht nöthig. Die eigenthümliche, in die Breite gezogene, zweilappige, fast paarige Form der Gallenblasenanlage fällt in der Ansicht von cranio-ventral gut ins Auge. Eine Anzahl von Querschnittsabbildungen mögen die durch die Modelle gewonnenen Anschauungen ergänzen.

Textfig. 1 giebt einen Schnitt wieder, der durch den cranialen Theil des Wurzelgebietes der vorderen Extremitäten gegangen ist. Wir finden in dorso-ventraler Richtung in der Leibeshöhle die Lungen, den Oesophagus und die Leber. Ventral von der Leber ist das Gebiet des Herzbeutels mit der Spitze des Herzens getroffen. An der dorsalen Seite der Leibeshöhle erkennt man die Ausläufer der Urnierenfalten, vor und rechts vom Oesophagus den gegen die Bauchhöhle bereits vollkommen abgeschlossenen periösophagealen Raum (Rec. superior sacci omentalis). Das Balkenwerk der schon ziemlich grossen Leber tritt deutlich hervor. 9 Schnitte von 10 μ weiter caudal liegt der in Textfig. 2 abgebildete Schnitt. Der entodermale Theil der Lungenanlage ist nicht mehr getroffen, der Oesophagus beginnt sich zum Magen zu erweitern, der periösophageale Raum schwindet. Das Herz ist nicht mehr getroffen, wohl aber der caudale Theil des Herzbeutels, der verletzt ist. Die Leber erscheint ähnlich wie im vorigen Schnitt. — Textfig. 3, 10 Schnitte von 0,1 mm weiter caudal, sind die Lungen gänzlich geschwunden, ebenso der periösophageale Raum. An Stelle des Oesophagus ist der Magen getreten. Das Gebiet der Leber ist kleiner, vielfach lassen sich die Leberbalken gegen das periphere Mesenchym nicht ganz scharf abgrenzen, was auch in der Abbildung zur Darstellung gebracht ist. Ventral von der Leber liegt der breite Lebergang, in den man von dorsal her 2 Ductus hepatici aus dem Lebergelbäck einmünden sieht, und von dem ventral die zweigelappte Anlage der Gallen-

blase ihren Ursprung nimmt. Weiter ventral ist der Schnitt wie die vorhergehenden und folgenden etwas verletzt. 3 Schnitte von $10\ \mu$ weiter caudal (Textfig. 4) ist die Anlage der Gallenblase verschwunden, wir finden einen sehr breiten Ductus choledochus, von dem nach links hin ein Divertikel ausgeht, die Anlage des linken ventralen Pankreas. Noch 2 Schnitte weiter caudal (Textfig. 5) kann man ausser der noch in den Schnitt fallenden Anlage des linken ventralen Pankreas auch die des rechten ventralen Pankreas erkennen. Wieder 2 Schnitte weiter caudal (Textfig. 6) ist die linke ventrale Pankreasanlage verschwunden, während die rechte um so deutlicher

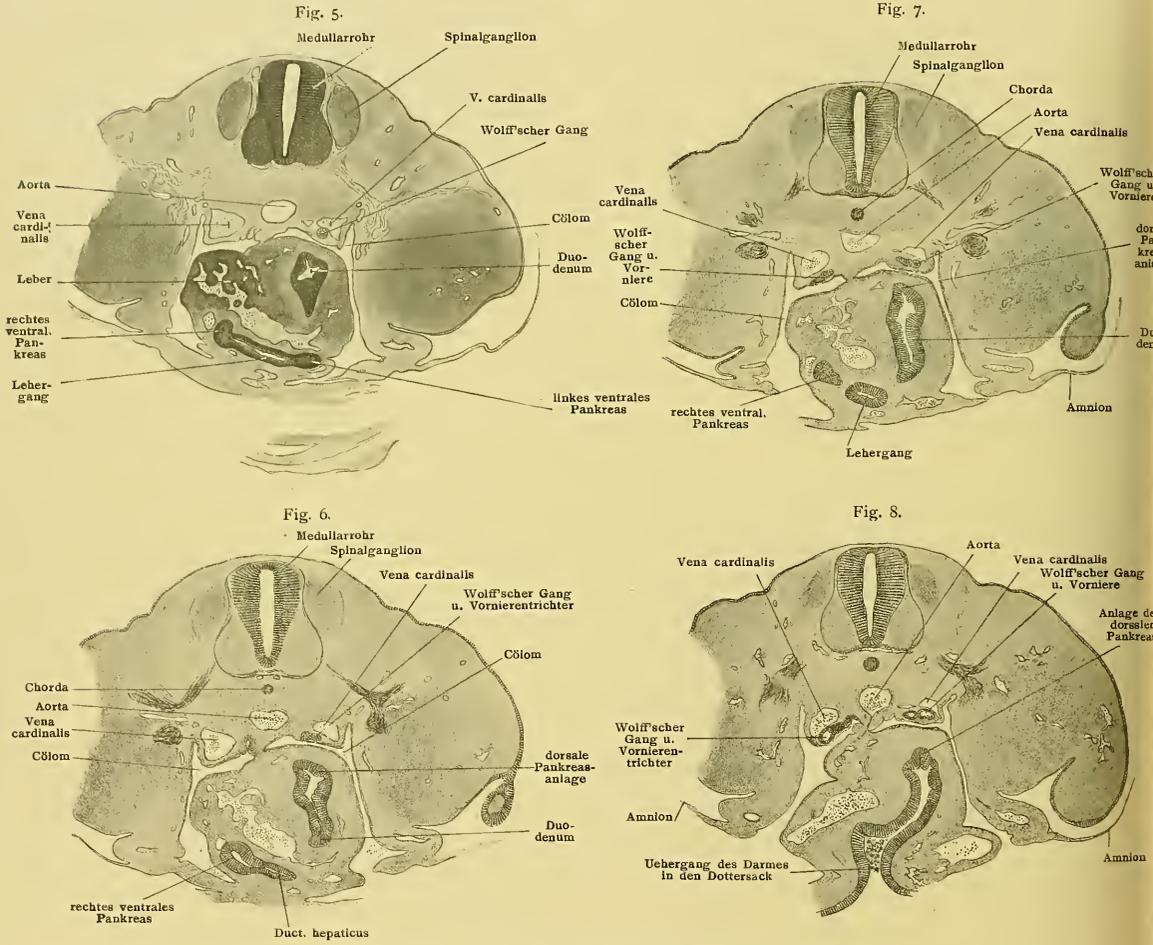


Fig. 5—8. Schnitte durch den Embryo 40. Vergr. 50 : 1.

hervortritt. Die Leber ist verschwunden, und der Magen geht in das Duodenum über. Auch in Textfig. 7, weitere 2 Schnitte caudal, ist noch die rechte ventrale Pankreasanlage getroffen, nunmehr nicht mehr in Verbindung mit dem Ductus choledochus; auch auf diesem Schnitt kann man den Uebergang des Magens in das Duodenum erkennen. Wenige Schnitte (5) weiter, und das Duodenum öffnet sich in den Dottersack; wir sind

am cranialen Rande des Darmnabels. In diesen Schnitten und etwas weiter caudal findet sich die Anlage des dorsalen Pankreas. Textfig. 8 giebt den 9. Schnitt nach der Textfig. 7, den 4., nachdem die Verbindung zwischen Duodenum und Dottersack kenntlich wurde. Die unregelmässigen Ausbuchtungen am dorsalen Umfange des Darmes sind als die frühen Anlagen des dorsalen Pankreas aufzufassen.

Echidna-Embryo 41.

(SEMON, 1894, Taf. X, Fig. 41.)

Ein wenig weiter entwickelt sind die Anlagen von Leber, Gallenblase und Pankreas bei dem *Echidna*-Embryo 41. Ich habe sie bei 100-facher Vergrößerung modellirt, und in der Tafelfig. 3 ist das Modell von der ventralen, in Tafelfig. 4 von der caudalen Seite dargestellt. In Tafelfig. 3 ist das mitmodellirte Stück der Leber nur im Umriss, in Tafelfig. 4 gar nicht wiedergegeben. In Tafelfig. 3 sind die Ausführungsgänge der Leber nicht einzeln dargestellt, sondern die Schnittfläche der Leber am Leberhilus ist einfach schraffirt. Die Anlage der Gallenblase hat sich concentrirt und lässt von der beim *Echidna*-Embryo 40 so deutlichen

Fig. 9.

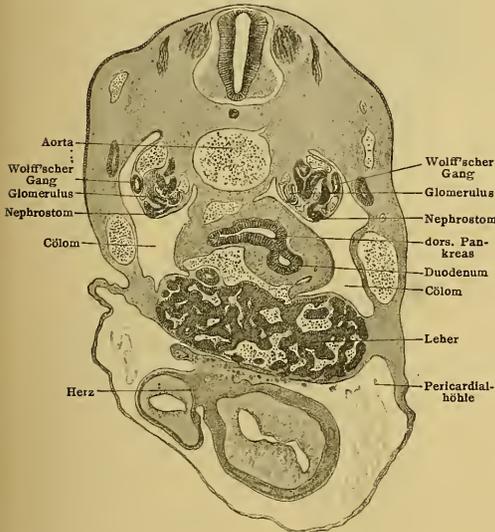


Fig. 10.

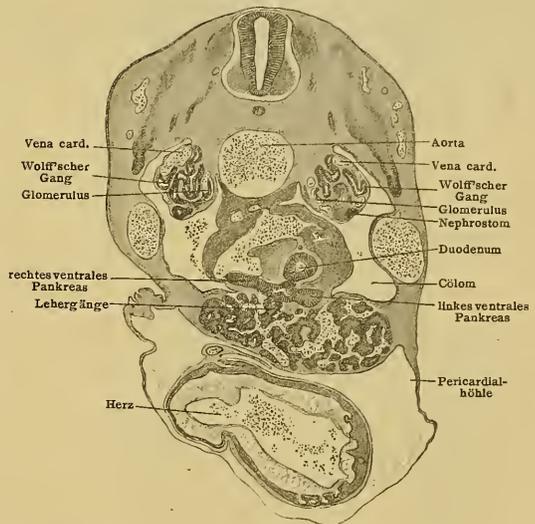


Fig. 9 und 10. Querschnitte durch die Lebergegend des Embryo 41. Vergr. 50 : 1.

Zweilappung nichts mehr erkennen; sie ist solide (s. Textfig. 11). Das rechte ventrale Pankreas erscheint auch bei diesem Embryo grösser als das linke. Das dorsale Pankreas ist bedeutend in der Entwicklung vorgeschritten, es ist jetzt gestielt und setzt sich daher deutlich gegen den Darm ab. Von den einzelnen beim Embryo 40 erwähnten Höckern ist nichts mehr zu erkennen. Textfig. 9—11 geben auch hier in Abbildungen von Schnitten Ergänzungen zu den Abbildungen der Modelle. In allen 3 Figuren erkennen wir die Peritonealhöhle mit dem Duodenum; ventralwärts wird dieselbe durch das Septum transversum, in welchem sich die Leberanlage befindet, von dem Herzbeutel mit der Herzanlage getrennt; dorsal ragen stattliche Urnierenfalten in sie hinein, und durch das Duodenum mit seinem Mesenterium dorsale und ventrale wird sie vollkommen in eine rechte und linke Hälfte geschieden.

In Textfig. 9 geht der Schnitt durch die nun schon deutlich gestielte dorsale Pankreasanlage. In den Modellen, wie hier im Schnittbilde, sehen wir das dorsale Pankreas stark nach rechts verlagert. Dadurch wird die Vereinigung des dorsalen Pankreas mit dem rechten ventralen Pankreas bereits angebahnt. Der Ausführungsgang des dorsalen Pankreas mündet noch genau dorsal in den Darm. 7 Schnitte von $10\ \mu$ weiter caudal sehen wir ventral vom Duodenum, schon in Verbindung mit demselben, den Ductus choledochus, aus dem rechts und links die beiden ventralen Pankreasanlagen hervorsprossen. Weiter ventral sehen wir aus dem Lebergebälk Gänge sich zum Lebergang vereinigen, in den gerade an dieser Stelle auch von caudal her der Ductus cysticus einmündet; das kann man natürlich im Schnitt nicht erkennen, das muss dem Modell entnommen werden. Die Anlage der Gallenblase selbst ist in Textfig. 11 (7 Schnitte von $10\ \mu$ caudal von Textfig. 10) zu erkennen. Sie erscheint im Schnitt als eine solide, rundliche Epithelmasse.

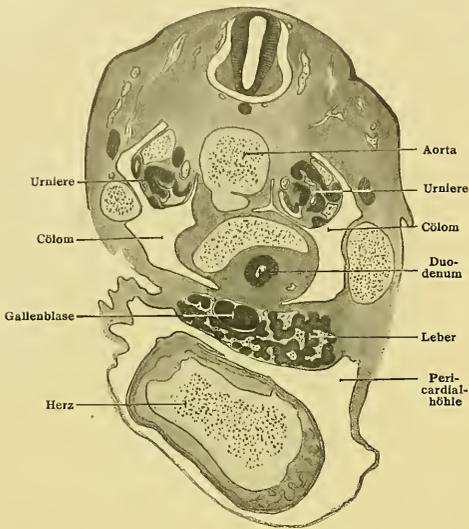


Fig. 11. Querschnitt durch die Lebergegend des Embryo 41. Vergr. 50 : 1.

Echidna-Embryo 42.

(SEMON, 1894, Taf. X, Fig. 42.)

Bei dem Embryo 42 tritt die Lappung der Leber, die sich schon bei den Embryonen 40 und 41 anbahnte, deutlich hervor (Textfig. 17, 18). Die Gallenblase hat sich gestreckt und erhält ein Lumen.

Das rechte ventrale Pankreas ist mit dem dorsalen Pankreas verschmolzen. Hervorgehoben sei, dass auch die linke ventrale Pankreasanlage Drüsensubstanz hervorbringt und dass beide Pankreasanlagen nicht mehr isolirt, jede für sich, sondern beide durch einen gemeinsamen Gang, einen Ductus Wirsungianus, in den Ductus choledochus einmünden.

Eine Reihe von Einzelheiten ergibt die Betrachtung der abgebildeten Schnitte (Textfig. 12—21), zu deren Beschreibung wir uns alsbald wenden wollen. Nebenbei sei darauf aufmerksam gemacht, dass die Entwicklung des Magens bedeutende Fortschritte gemacht hat. Er hat beträchtlich an Grösse zugenommen, ist gegen Oesophagus und Duodenum gut begrenzt, und sein Pylorustheil hebt sich gegen den übrigen Magen deutlich ab.

Betrachten wir nun eine Reihe von Schnittbildern durch die uns hier interessirende Region des Embryo (Textfig. 12—21).

In allen Figuren haben wir an der dorsalen Wand der Peritonealhöhle die Urnieren mit den Anlagen der Keimdrüsen, ventral die Leber und den Magen, in den mehr caudalen Schnitten, wo die Leber mehr zurücktritt, auch Duodenum und Pankreas. — Textfig. 12 zeigt die Leber mächtig entwickelt, an ihr tritt die Lappenbildung deutlich hervor. Im ventralen Gebiet der Leber finden wir die Gallenblase angeschnitten. Etwas dorsal von ihr sehen wir, wie eine Anzahl von Lebergängen sich zu einem grösseren Kanal vereinigen. Der Magen ist im Cardiatheil getroffen, zwischen ihm und der rechten Leberhälfte geht der Schnitt durch die Bursa omentalis. Textfig. 13 giebt den 3. Schnitt weiter caudal. Das Lumen der Gallenblase ist hier tangirt — im nächsten Schnitt cranial ist es viel ausgedehnter —, von der Gallenblase

sehen wir einen Ductus cysticus in den grossen Leberausführungsgang einmünden, in den sich von rechts und dorsal aber auch noch kleinere Lebergänge ergiessen. Wir nennen den grossen Leberausführungsgang von hier an Ductus choledochus. Zwei Schnitte weiter caudal (Textfig. 14) ist die Gallenblase nur noch

Fig. 12.

Fig. 13.

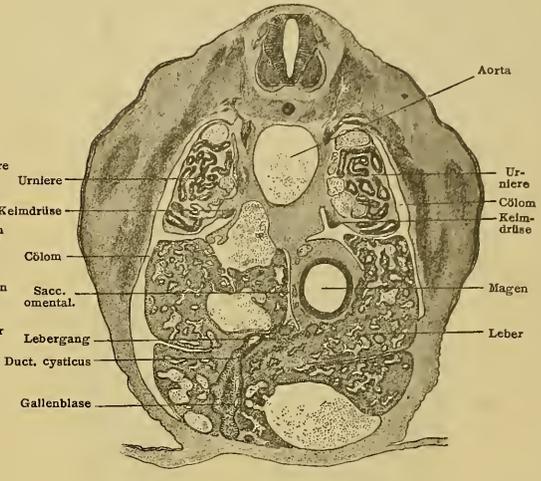
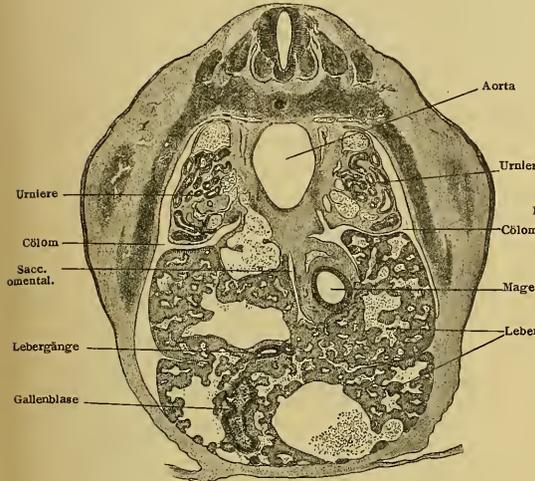


Fig. 14.

Fig. 15.

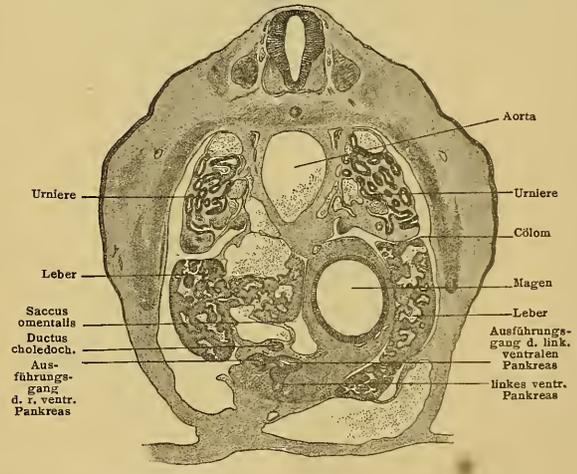
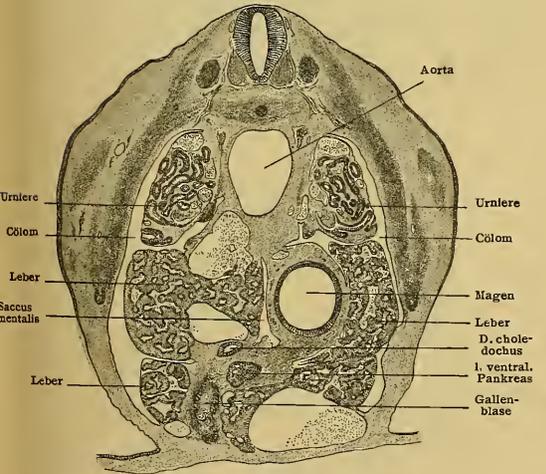


Fig. 12–15. Querschnitte durch die Lebergegend des Embryo 42. Vergr. 40 : 1.

tangirt; zwischen ihr und dem Ductus choledochus, etwas nach links hin, ist das linke ventrale Pankreas angeschnitten. Wieder drei Schnitte weiter (Textfig. 15) ist die Gallenblase verschwunden, die Ausdehnung der Leber ist nur noch gering, dagegen tritt der Magen mehr in den Vordergrund. Ventral vom Ductus choledochus sehen wir den Ausführungsgang des linken und des rechten Pankreas zusammenfliessen und

einen grösseren Gang bilden; auch ist noch etwas vom linken Pankreas selbst getroffen. Es münden also, wie hervorzuheben ist, bereits in diesem Stadium das linke und rechte ventrale Pankreas nicht mehr jedes für sich gesondert in den Ductus choledochus. Es hat sich vielmehr ein gemeinsamer Ausführungsgang für beide gebildet. Man wird wohl nicht fehlgehen, wenn man annimmt, dass dieser gemeinsame Ausführungsgang sich auf Kosten des primitiven Ductus choledochus gebildet hat. Wenigstens kann ich mir einen anderen Entwicklungsmodus nicht vorstellen. Diese Bildung könnte in Folge von Abschnürung oder Divertikelbildung eintreten. Spuren von Abschnürung habe ich nicht gefunden, und so liegt es näher, die Bildung eines Divertikels vom Ductus choledochus aus anzunehmen, in dessen Bereich die Einmündungen

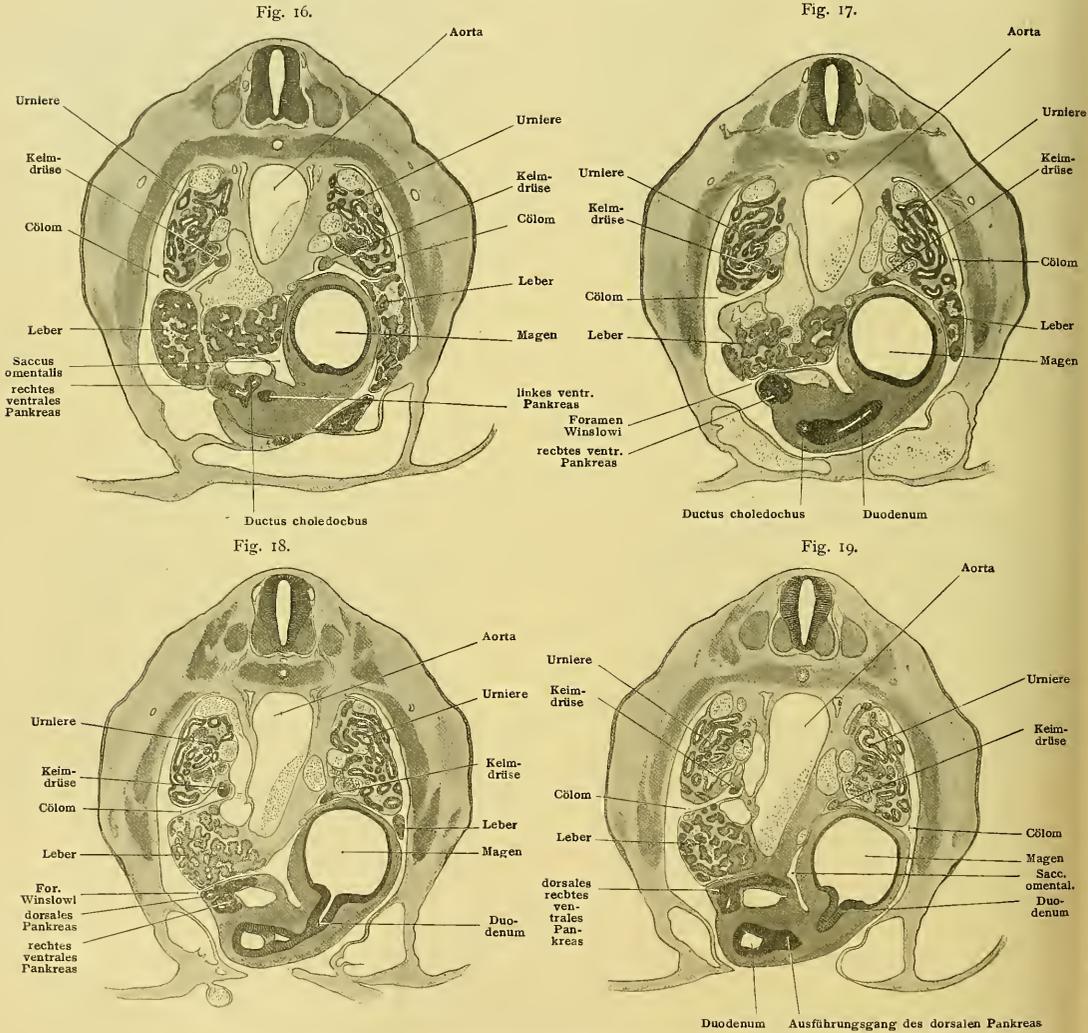


Fig. 16–19. Querschnitte durch die Lebergegend des Embryo 42. Vergr. 40 : 1.

des rechten und linken ventralen Pankreas fallen. Immerhin möchte ich bei dem geringen vorliegenden Material diese Frage nicht als definitiv entschieden ansehen. — Wenden wir uns jetzt zu Textfig. 16, zwei Schnitte weiter caudal als Textfig. 15, so finden wir hier das linke ventrale Pankreas caudal gerade noch tangirt, ebenso tangirt das rechte, aber von der cranialen Seite her. Der kurze gemeinsame Ausführungsgang der beiden ventralen Pankreasanlagen mündet von ventral und etwas rechts in den Ductus choledochus. Der Schnitt 50 μ weiter caudal (Textfig. 17) geht durch das Foramen Winslowi, die rechte ventrale Pankreasanlage ist voll getroffen, der Ductus choledochus ist an seiner Einmündungsstelle ins Duodenum geschnitten. 6 Schnitte weiter caudal (Textfig. 18) ist das rechte ventrale Pankreas mit dem dorsalen Pankreas verschmolzen. Der Schnitt geht noch durch den Bereich des Foramen Winslowi. Man erkennt den Uebergang

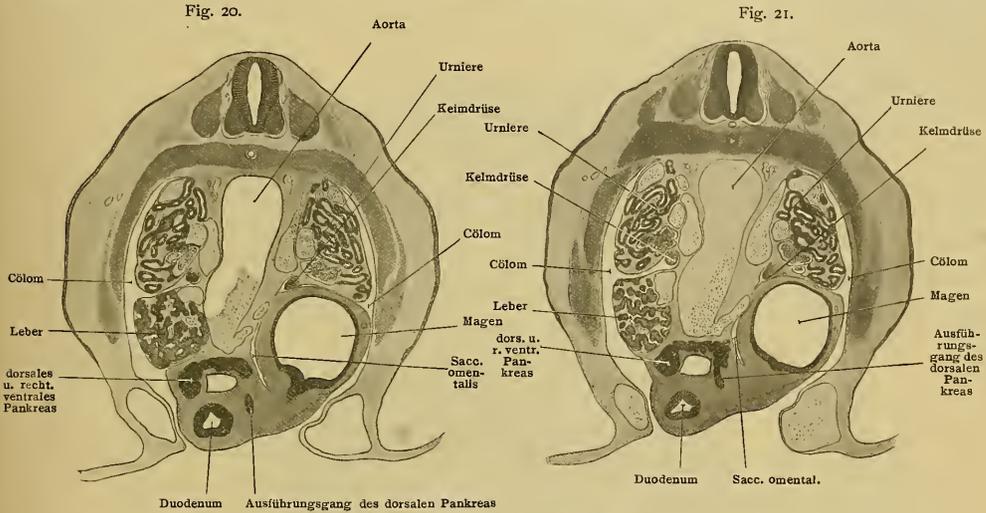


Fig. 20 und 21. Querschnitte durch die Lebergegend des Embryo 42. Vergr. 40 : 1.

des Magens in das Duodenum. Das Magenepithel im Bereich des Pylorus setzt sich schon in diesem Stadium gegen das übrige Epithel des Magens ab. Dasselbe erkennt man auch noch an anderen der hier wiedergegebenen Schnitte. Textfig. 19, 2 Schnitte weiter caudal, sieht man wieder das mit dem rechten ventralen verwachsene dorsale Pankreas und erkennt den gerade an seiner Einmündungsstelle ins Duodenum getroffenen Ausführungsgang des dorsalen Pankreas. Der Schnitt geht durch den caudalen Rand des Foramen Winslowi. Die Textfigg. 20 und 21 stellen den 2. und den 4. Schnitt caudal von Textfig. 19 dar. Auf beiden ist der Ausführungsgang des dorsalen Pankreas, der Ductus Santorinianus, getroffen, in Textfig. 21 können wir seinen Ursprung aus dem dorsalen Pankreas erkennen.

Echidna-Embryonen 43, 43a und 44.

(SEMONT, 1894; Taf. X, Fig. 43 und 44 der Embryo 43a nach der Etiquette etwas älter als der in Fig. 43 abgebildete.)

Die Verhältnisse von Leber und Pankreas bei den Embryonen 43, 43a und 44 brauche ich im Einzelnen nicht zu schildern. Natürlich werden durch das Wachstum und die Lageänderung von Magen und

Duodenum die Einmündungsstellen des Ductus choledochus und des Ausführungsganges des dorsalen Pankreas in Mitleidenschaft gezogen. Ich hebe hervor, dass bei dem Embryo 44 die linke ventrale Pankreasanlage der dorsalen und der mit dieser verschmolzenen rechten ventralen Pankreasanlage so nahe gerückt ist, dass eine Verschmelzung aller drei Anlagen unmittelbar bevorsteht. Diese Verschmelzung ist bei dem Embryo 45a, zu dessen Beschreibung ich mich jetzt wende, eingetreten.

Echidna-Embryo 45a.

(Auf der Etiquette bezeichnet als etwa wie der von SEMON [1894] abgebildete Embryo Taf. X, Fig. 45).

Von dem Embryo 45a habe ich die ganze caudale Hälfte bei 50-facher Vergrößerung modellirt, ausserdem aber auch noch die Pankreasanlagen, die Ductus hepatici, den Ductus cysticus und den Ductus choledochus bei 100-facher Vergrößerung.

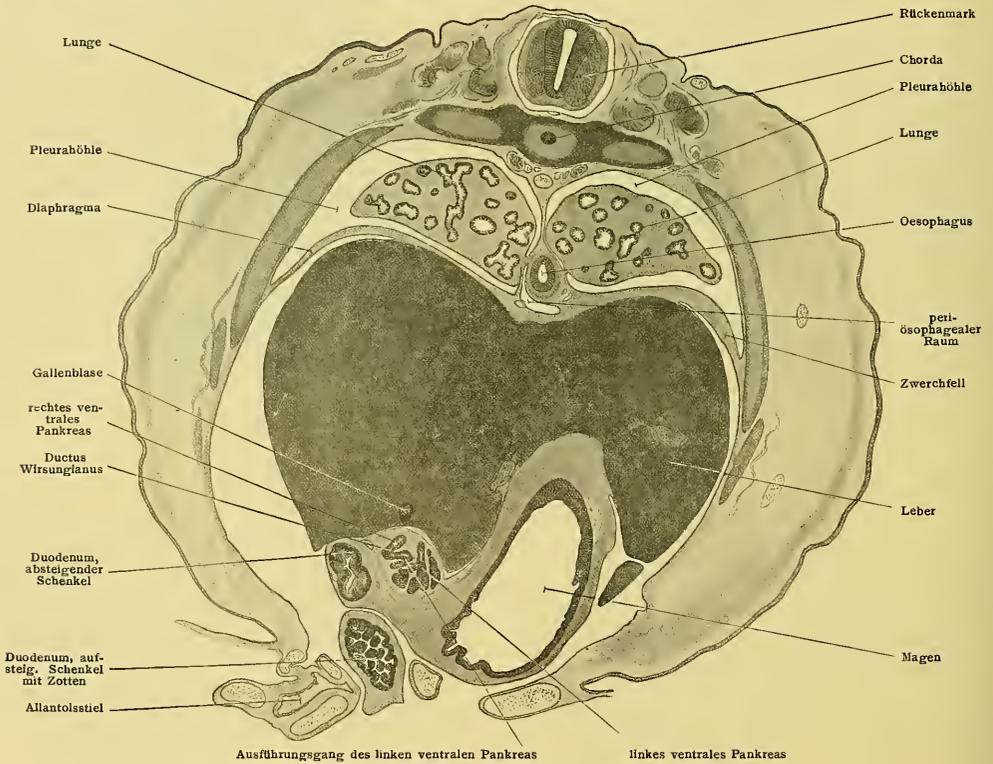


Fig. 22. Querschnitt durch die Lebergegend des Embryo 45a. Vergr. 40:1.

In Tafelfig. 5 ist ein Theil des ersten Modelles wiedergegeben. Wir erkennen den Magen, an den sich caudal die Anlage des Omentum mit der Milz anschliesst, die Duodenalschlinge und ein Stück des Enddarmes, von der ventralen Seite her dargestellt. Ein Theil des aufsteigenden Duodenalschenkels ist entfernt, und seine Umrise sind nur durch feine Strichlinien angegeben. Das Pankreas und seine Ausführungsgänge sind freigelegt. Man erkennt bei der Abbildung des Modelles den Ausführungsgang des

dorsalen Pankreas, einen Theil des Ausführungsganges des linken ventralen Pankreas und den gemeinsamen Ausführungsgang der ventralen Pankreasanlagen, dessen weiterer Verlauf und dessen mit dem Ductus choledochus, in den er sich ergießt, gemeinsame Einmündungsstelle in den Darm durch Punktirung angeben ist.

Tafelfig. 6 zeigt die Abbildung des bei 100-facher Vergrößerung gearbeiteten Modelles von der cranialen Seite. Die oberste Kuppe des Pankreas, einem Theil der linken ventralen Pankreasanlage entsprechend, ist abgetragen; die Ausführungsgänge des linken ventralen Pankreas und die des rechten ventralen Pankreas, das aus der Tiefe rechts auftaucht, vereinigen sich unter spitzem Winkel und münden nicht weit von dem Duodenum entfernt in den Ductus choledochus. Dieser hat sich, wie man im Modell sehen kann, aus den Ductus hepatici und dem Ductus cysticus gebildet und tritt dann durch die von den Ausführungsgängen der ventralen Pankreasanlage gebildete Gabel an die linke Seite des gemeinsamen ventralen Pankreasanges. Während am Modell alles klar und übersichtlich ist, sind die Schnittbilder ohne das Modell nicht immer leicht zu deuten. Es seien hier einige derselben wiedergegeben (Textfig. 22—26).

Textfig. 22 giebt zur Orientirung einen ganzen Querschnitt, die Textfigg. 23—26 nur die uns besonders interessirenden ventralen Theile der Schnitte. In Textfig. 22 erkennen wir dorsal die Lungen in den Pleurahöhlen; zwischen ihnen etwas weiter ventral den Oesophagus. Ventral und nach rechts vom Oesophagus ist der periösophageale Raum (Recessus superior sacci omentalis) getroffen. Die Leber ist mächtig

entwickelt und steht in breiter Verbindung mit dem Zwerchfell. Am ventralen Rande der Leber erkennen wir rechts die Gallenblase. Der Magen ist gross, gegen den Pylorus hin erscheint die Schleimhaut gefaltet. Im aufsteigenden Schenkel des Duodenum erkennen wir bereits Zotten. Das linke ventrale Pankreas und sein Ausführungsgang ist getroffen, ebenso der Ausführungsgang des rechten ventralen

Fig. 23.
Ausführungsgänge der Leber

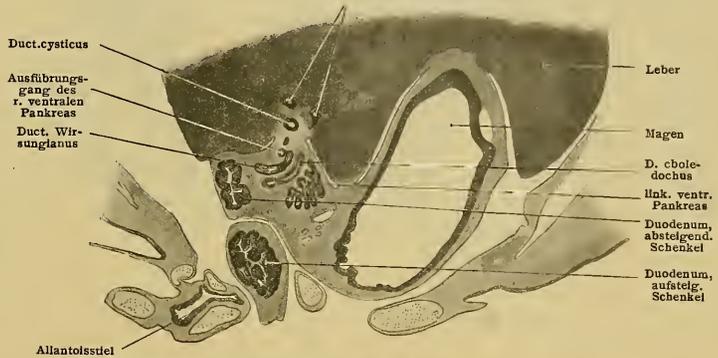


Fig. 24.
Ausführungsgänge der Leber

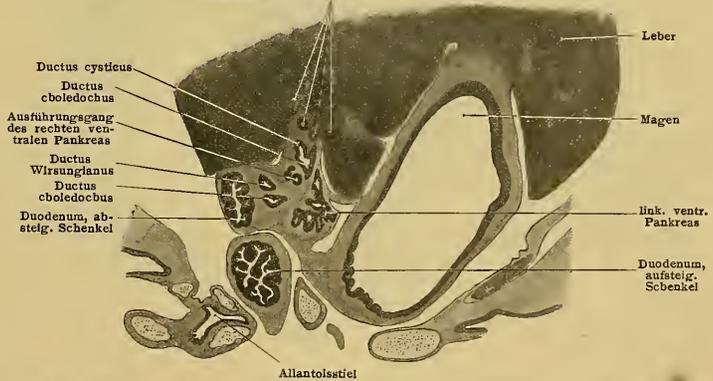


Fig. 23 und 24. Querschnitte durch die Lebergegend des Embryo 45a. Vergr. 40 : 1.

Pankreas, und man sieht die Ausführungsgänge der beiden ventralen Pankreasanlagen nach ventral hin sich zum Ductus Wirsungianus vereinigen.

Drei Schnitte weiter caudal in Textfig. 23 sieht man am weitesten dorsal, noch im Lebergebiet zwei grössere Ausführungsgänge der Leber, dann kommt nach ventral das unterste Ende der Gallenblase, das man vielleicht schon Ductus cysticus nennen kann; eine deutliche Grenze zwischen Gallenblase und

Ductus cysticus ist nicht zu machen. Noch weiter ventral finden wir Pankreasgewebe aus der linken ventralen Pankreasanlage herstammend. Das Pankreasgewebe ist vom Ductus Wirsungianus durch den Ductus choledochus getrennt; von den beiden annähernd parallel zu einander verlaufenden Gängen ist also der linke der Ductus choledochus, der rechte der Ductus Wirsungianus, d. h. der gemeinsame Ausführungsgang der beiden ventralen Pankreasanlagen. Rechts neben dem Ductus Wirsungianus finden wir am dorsalen Ende den von caudal aufsteigenden Ausführungsgang des rechten ventralen Pankreas. Den 3. Schnitt weiter caudal giebt Textfig. 24. Wieder sehen wir im Lebergebiet einige grössere Leberausführungsgänge, ventral von ihnen fliesst der Ductus hepaticus mit dem Ductus cysticus zum Ductus choledochus zusammen.

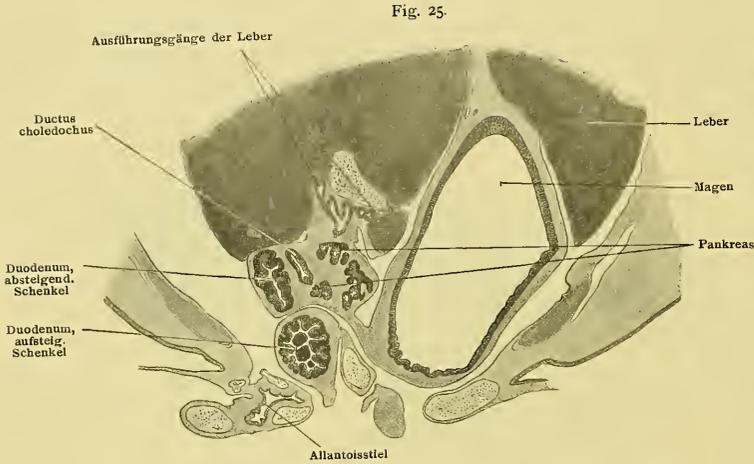


Fig. 26.

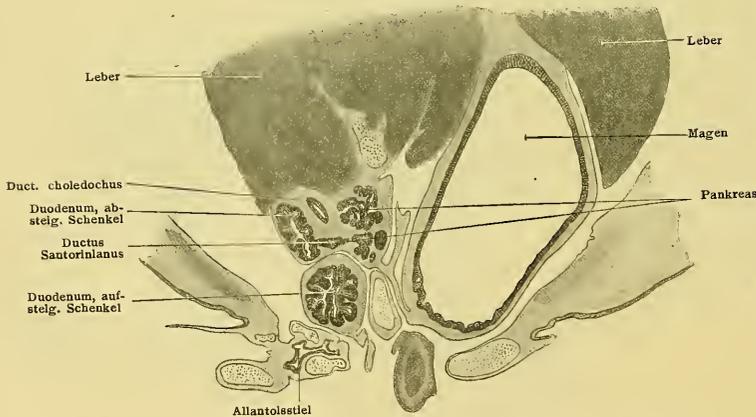


Fig. 25 und 26. Querschnitte durch die Lebergegend des Embryo 45a. Vergr. 40:1.

Weiter ventral, links, also gegen den Magen hin, ist das Pankreas getroffen, weiter rechts der von caudal aufsteigende Ausführungsgang der rechten ventralen Pankreasanlage, daneben rechts bereits etwas aus dieser Anlage stammendes Pankreasgewebe. Weiter nach rechts und ventral, gegen den absteigenden Schenkel des Duodenum hin, liegen, schräggetroffen, neben einander mehr ventral und links der Ductus choledochus, mehr dorsal und

rechts der Ductus Wirsungianus. Weitere 3 Schnitte caudal (Textfig. 25) sehen wir gegen die Leber hin sich mehrere grössere Lebergänge zum Hauptausführungsgang vereinigen, weiter ventral Pankreasgewebe und zwischen diesem und dem Duodenum den annähernd quergetroffenen, grossen Ductus choledochus, welcher inzwischen den Ductus Wirsungianus aufgenommen hat. Wiederum 3 Schnitte weiter caudal mündet dann, wie das in Textfig. 26 dargestellt ist, der Ausführungsgang der dorsalen Pankreasanlage, der Ductus Santorini, in das Duodenum. In der nach dorsal offenen Bucht, welche durch das Pankreas, den Ductus Santorini und das Duodenum gebildet wird, befindet sich, ziemlich quergetroffen, der Ductus choledochus. Auf die Epithelfalten im Pylorustheil des Magens sei nur nebenbei aufmerksam gemacht.

Ueber eine ganze Reihe älterer Stadien, welche ich untersucht habe, will ich nicht im Einzelnen berichten, da bei dem eben beschriebenen *Echidna*-Embryo 45a im Wesentlichen bereits die Verhältnisse erreicht sind, wie sie beim erwachsenen Thier vorliegen.

Der Ausführungsgang des dorsalen Pankreas bleibt dem ventralen gegenüber mehr und mehr zurück, war aber in den 3 erwachsenen Exemplaren von *Echidna*, welche ich daraufhin untersucht habe, nachzuweisen. Da mein Befund bei der erwachsenen *Echidna* von dem, was uns in der Literatur berichtet wird, abweicht, mag er hier durch 3 Abbildungen (Tafelfig. 7, 8 u. 9) festgelegt werden.

Tafelfig. 7 zeigt uns den Pylorustheil des Magens und das Duodenum von der ventralen Seite. Die Leber und die Gallenblase ist nach cranial hinübergelegt. Zwischen Leber und Duodenum liegt das Pankreas. Wir erkennen zwei Ausführungsgänge — dieselben sind durch Präparation freigelegt —, die sich etwa in der Mitte der Abbildung vereinigen, dicht über dem Ductus choledochus, in den dann der durch die Vereinigung des rechten und linken Ganges entstandene grössere Gang nach kurzem Verlauf einmündet.

Ich würde, selbst wenn ich nicht, wie das geschehen ist, die Uebergangsstufen von Embryo 45a untersucht hätte, kaum im Zweifel darüber sein, dass wir in den eben beschriebenen Gängen den Ausführungsgang der linken und rechten ventralen Pankreasanlage vor uns haben, so genau entsprechen die Verhältnisse dem Befunde bei *Echidna* 45a. Die beiden eben beschriebenen Ausführungsgänge des Pankreas vereinigen sich genau in der gleichen Weise, wie bei *Echidna* 45a, mit einander und münden dann in den ganz entsprechend verlaufenden Ductus choledochus ein. Der Ausführungsgang der dorsalen Anlage ist beim erwachsenen Thier schwerer zu finden. Es ist nicht etwa der Strang, welcher in der Tafelfig. 7 sich vom Pankreas zu der Gegend des Duodenum hinzieht, welche durch die Anwesenheit der BRUNNER'schen Drüsen¹⁾ ausgezeichnet und, wie die Figur zeigt, schon äusserlich kenntlich ist, — das ist ein Blutgefäss. Wir finden den dorsalen Ausführungsgang, wenn wir von der Rückseite her präparieren, nur wenig pyloruswärts vom Ductus choledochus. In der Tafelfig. 8 ist er dargestellt und auch der Ductus choledochus von hinten her freigelegt, so dass man sich durch ihn über die Lage orientiren kann. Die Einmündungsstellen vom Lumen des Darmes aus gesehen, giebt Tafelfig. 9; bei *x* mündet der Ductus choledochus, bei *y* der Ductus Santorinianus. — Nach den Angaben von OWEN (1847 und 1868), OPPEL (1900) und LECHE (1899) soll der einzige Ausführungsgang des Pankreas getrennt vom Ductus choledochus ins Duodenum einmünden. Es heisst in OWEN's²⁾ *Anatomy of Vertebrates*, Vol. 3, p. 492: „The principal difference occurs in the place of termination of the pancreatic duct, which, in the *Ornithorhynchus* joins the ductus choledochus, but in the *Echidna* terminates separately in the duodenum and nearer the pylorus than does the ductus choledochus.“ Man würde diesen Ausführungsgang der Schilderung nach als einen Ductus Santorinianus auffassen und vom Ausführungsgang der dorsalen Pankreasanlage ableiten müssen.

1) Ich finde diese Drüsen zum ersten Male bei *Echidna* No. 3, welche zwischen dem von SEMON, 1894, Taf. X, Fig. 46 und 47 abgebildeten Beutelungen steht.

2) R. OWEN, *On the anatomy of Vertebrates*, Vol. III, Mammals. 1868.

Bei OPPEL¹⁾, der nur referirt, lesen wir p. 791: „Der Ductus pancreaticus mündet . . . getrennt von diesem“ (d. h. dem Ductus choledochus) „bei *Echidna* (näher dem Pylorus).“

LECHE²⁾ endlich sagt ganz kurz (p. 1108): „Bei *Ornithorhynchus* mündet Ductus pancreaticus in Duct. choledochus, bei *Echidna* münden diese Gänge getrennt.“

Wie sich diese Widersprüche zwischen den älteren Autoren und meinen Befunden erklären, ob durch weitgehende Variation oder in anderer Weise, muss ich dahingestellt sein lassen, jedenfalls entsprechen die Befunde, welche ich beim erwachsenen Thier erheben konnte, genau den Resultaten meiner entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung.

Die Entwicklung der Milz.

Schon einleitend hob ich hervor, dass es nur topographische und historische Gründe sind, welche dazu Veranlassung geben können, die Entwicklung der Milz der des Pankreas anzuschliessen. Ich finde die Milz zuerst bei dem Embryo 43.

Echidna-Embryo 43.

(SEMON, 1894, Taf. X, Fig. 43.)

Die Milz entsteht bei diesem Embryo als Zellverdichtung und Differenzirung im Mesenchym des dorsalen Mesogastriums. Dabei treten im Gebiet der Milzanlage, wie übrigens auch an anderen Stellen,

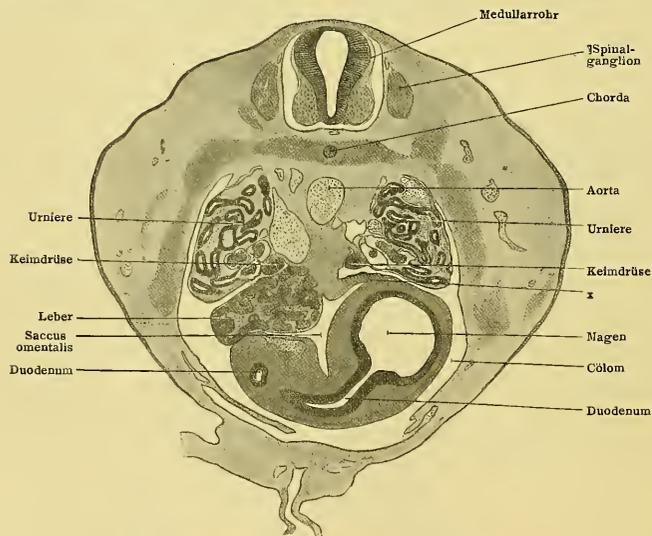


Fig. 27. Schnitt durch den *Echidna*-Embryo 43. Vergr. 40 : 1.

Textfig. 27 zeigt uns einen Schnitt, der durch das Foramen Winslowi geht. Dorsal erkennen wir die Urnierenfalten und die Keimdrüsenanlagen. Der Uebergang des Magens in das Duodenum ist getroffen,

1) OPPEL. Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbelthiere, Bd. III, 1900.

2) LECHE in: BRONN's Klassen und Ordnungen, Bd. VI, Abth. 5.

Zellen aus dem Cöloepithel in das Mesenchym über, es ist das von untergeordneter Wichtigkeit, da ja das ganze Mesenchym dieser Gegend zweifellos vom Cöloepithel stammt. Indem das dorsale Mesogastrium schon in diesem frühen Stadium sich zur Bildung des Omentum anschickt, dehnt es sich und mit ihm die Milzanlage auch noch caudal von dem schon an und für sich weit caudal reichenden Magen aus und kommt neben die linke Seite des Enddarmmesenterium zu liegen. Zu diesem Mesenterium des Enddarmes haben aber weder das Omentum noch die Milz genetische Beziehungen.

Ich gebe hier zum Belege meiner Auffassung einige Abbildungen von Schnitten durch den Embryo 43.

rechts vom Duodenum nimmt man den Ductus choledochus wahr. Im Pylorusgebiet ist das Epithel des Magens verdickt. Im Mesogastrium dorsale sind an einer Stelle (x) die Mesenchymzellen etwas dichter und das Cölomepithel darüber höher und unregelmässig; wir sind am cranialsten Ende der Milzanlage. 9 Schnitte weiter caudal (Textfig. 28) tritt die Milzanlage deutlicher hervor, und ich gebe von ihr auch eine Abbildung bei stärkerer Vergrößerung. Die Textfig. 28a zeigt die Milzanlage bei 250-facher Vergrößerung.

Fig. 28.

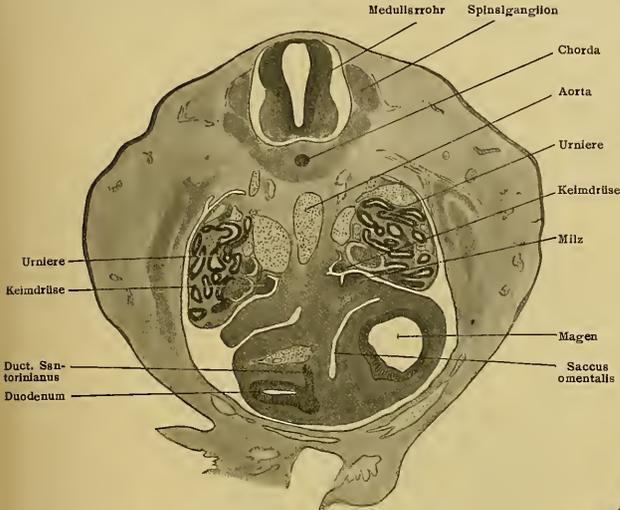


Fig. 28a.

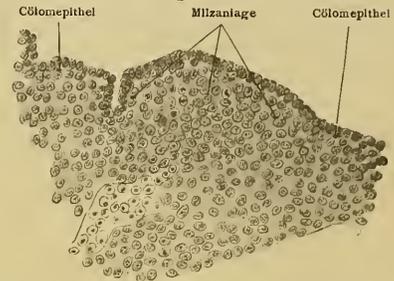


Fig. 28. Schnitt durch den *Echidna*-Embryo 43. Vergr. 40 : 1.

Fig. 28a. Schnitt durch den *Echidna*-Embryo 43. Vergr. 250 : 1.

Fig. 29.

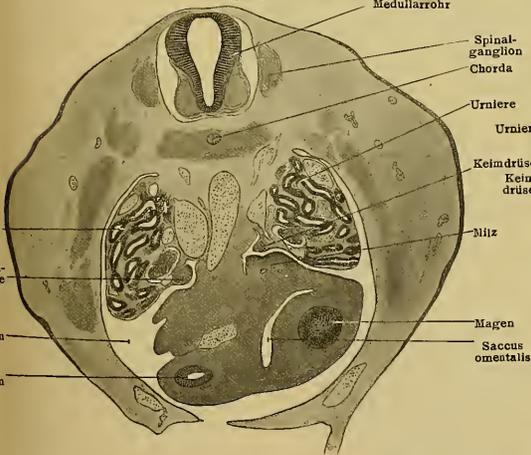


Fig. 30.

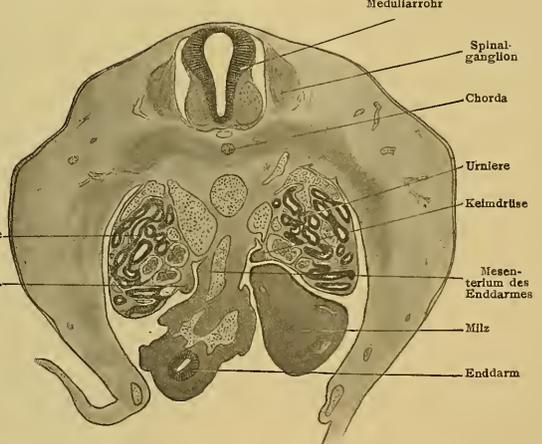


Fig. 29 und 30. Schnitte durch den *Echidna*-Embryo 43. Vergr. 40 : 1.

Neben der etwas dichteren Stellung der Kerne fällt sie durch einen dunkleren Ton auf. Zellgrenzen sind nicht nachzuweisen. Bemerkenswerth sind zahlreiche Kerntheilungsfiguren. Vom Cölomepithel sieht man einzelne Zellen gegen die Unterlage vortreten, wahrscheinlich sind es Zellen, welche im Begriff stehen, ins Mesenchym überzugehen. Für die Textfig. 28 sei nebenbei noch bemerkt, dass man auf ihr den Aus-

führungsgang der dorsalen Pankreasanlage, den Ductus Santorinianus, mit einer Einmündung in das Duodenum erkennen kann. 5 Schnitte weiter caudal (Textfig. 29) ist der Magen nur noch tangirt, das Lumen der Netzbeutelanlage ist ziemlich eng, die Milzanlage im stark verdickten dorsalen Mesogastrium ist sehr deutlich.

In dem 8. Schnitte weiter caudal (Textfig. 30) ist das Lumen der Netzbeutelanlage eben (im Schnitte vorher) geschwunden, die untere verdickte Partie der Netzbeutelanlage mit der Milzanlage ist getroffen. Diese Bildungen sind durchaus selbständig von dem dorsalen Mesenterium des Darmes und bleiben es auch auf den weiteren 11 Schnitten, auf denen man sie noch nachweisen kann.

Echidna-Embryo 43a.

(Etwas älter als der von SEMON, 1894, Taf. X, Fig. 43 abgebildete Embryo.)

Die Untersuchung des Embryo 43a bestätigt die beim Embryo 43 gewonnenen Resultate. Es ist ganz interessant, die Bilder von Milzanlage und Omentum zu betrachten, wie sie sich bei der ganz anderen Schnittrichtung darstellen.

In Textfig. 31 gebe ich einen solchen Schnitt. Während dieser dorsal durch das Gebiet der Lungen führt, geht er ventral durch den Genitalhöcker, der auf diesem Schnitt beschädigt und nicht mit wiedergegeben ist.

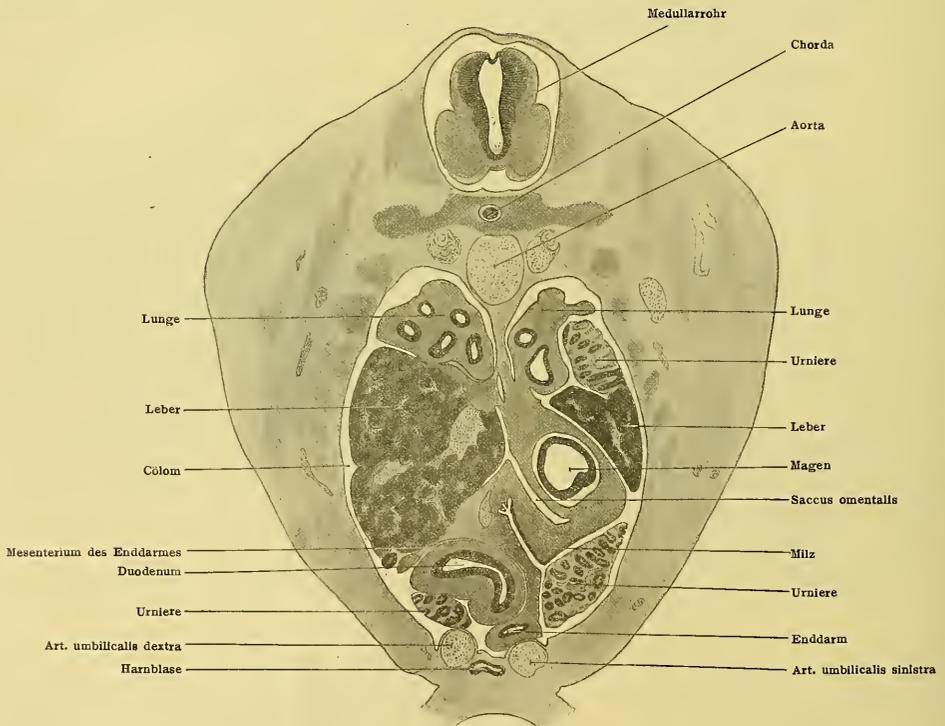


Fig. 31. Schnitt durch den *Echidna*-Embryo 43a. Vergr. 40 : 1.

Man erkennt die Leber rechts in grösserer, links in geringerer Ausdehnung getroffen. Die Urniere ist links zweimal in den Schnitt gefallen, rechts hat der Schnitt sie nur wenig gefasst. Der Darmkanal ist dreimal getroffen; wir erkennen den Magen, den Uebergang von dem absteigenden in den aufsteigenden Schenkel des Duodenum und den Enddarm. Rechts vom Magen, zwischen ihr und der Leber, liegt das Lumen des Saccus omentalis, das sich ventral gegen die eine ziemlich scharfe Kante bildende Anlage des Netzes fortsetzt. In dieser scharfen Kante und rechts und links von ihr finden wir die Anlage der Milz. Sie ist hier wie auch sonst durchaus selbständig vom Mesenterium des Enddarmes.

Echidna-Embryo 45a.

(Etwa wie der von SEMON, 1894, Taf. X, Fig. 45 abgebildete Embryo.)

Bei dem Embryo 45a ist der Magen schon recht gross, und das Omentum und mit ihm die Milzanlage reicht neben der linken Seite des Mesorectum weit caudalwärts, doch ist das caudale Ende der Milz noch nicht mit dem Mesorectum verwachsen.

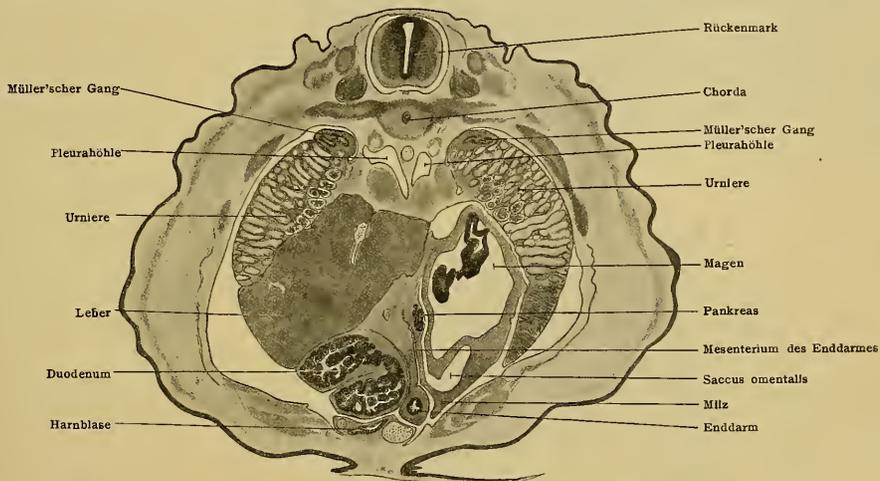


Fig. 32. Schnitt durch den *Echidna*-Embryo 45a, welcher die Milzanlage trifft. Vergr. 30 : 1.

Ich gebe in den Textfigg. 32—34 drei Schnitte, welche durch die Milzanlage dieses Embryo gehen, dieselben liegen immer $100\ \mu$ auseinander, der letzte (Fig. 34) kurz (3 Schnitte von $0,01\ \text{mm}$) vor dem caudalen Ende der Milz.

In der Textfig. 32 sind dorsal noch die caudalen Theile der Pleurahöhle getroffen. Rechts und links sehen wir die Urnieren, ventral und medial von der rechten Urniere ein Stück der Leber, in entsprechender Lage von der linken den Magen. Das Epithel des Magens ist geschrumpft und hat sich von der Magenwand losgelöst. Rechts und ventral vom Magen das Lumen des Saccus omentalis, das sich ventral in die Anlage des Netzes hineinstreckt. An der Kante und den angrenzenden Theilen der Netzanlage ist die Anlage der Milz zu finden, sie ist frei von dem Mesenterium des Enddarmes und von diesem selbst. Gegen die Radix mesenterii ist das Pankreas getroffen. Rechts vom Enddarm und seinem Mesenterium das Duodenum, an der Umbiegungsstelle des absteigenden in den aufsteigenden Schenkel. Im Lumen des Duo-

denum sind Zottenanlagen kenntlich, ventral von ihm, an der ventralen Wand der Bauchhöhle liegt die Harnblase, resp. der Urachus und die beiden Art. umbilicales. Die Textfig. 33 brauche ich nach dem eben Gesagten im Einzelnen nicht weiter zu beschreiben.

Fig. 33.

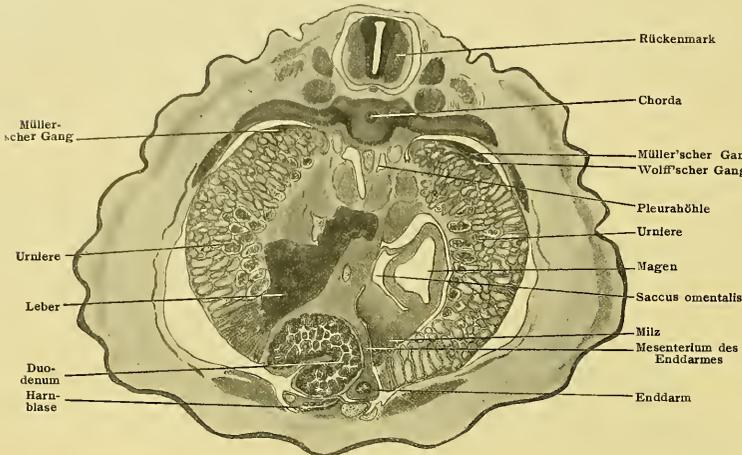


Fig. 34.

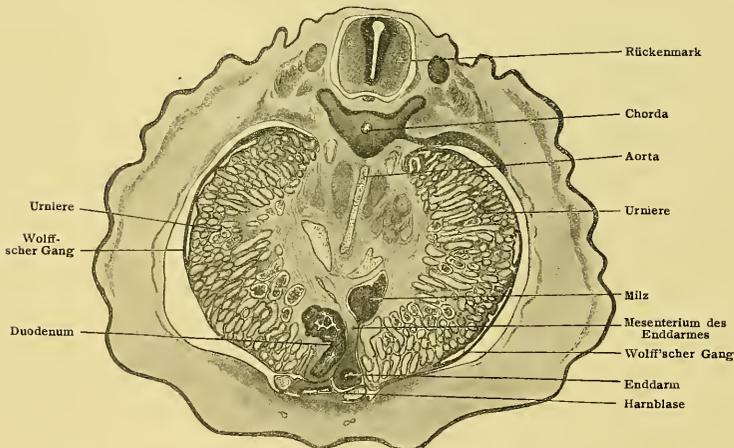


Fig. 33 und 34. Schnitte durch den *Echidna*-Embryo 45a, welche die Milzanlage treffen. Die Schnitte liegen immer 100 μ auseinander, der caudalste, Fig. 34, kurz (0,03 mm) vor dem caudalen Ende der Milz. Vergr. 30 : 1.

Die sehr deutliche und hier in grösserer Ausdehnung getroffene Milzanlage ist durchaus scharf gegen das Mesenterium des Enddarmes abzugrenzen, und so bleibt es, wie Tafelfig. 34 zeigt, bis zum caudalen Ende der Milzanlage hin.

Bei den älteren Embryonen und Beuteljungern ist das caudale Ende der Milz immer mit dem Mesenterium des Enddarmes verschmolzen, und so erklärt sich seine Lage beim erwachsenen Thier. Auf die Entwicklung dieses Zustandes bei den einzelnen Embryonen näher einzugehen, erscheint unnötig.

Die Milz von *Echidna* entsteht also durchaus wie bei anderen Säugern und den Sauropsiden, und zwar in der Weise, wie das neuerdings TONKOFF¹⁾ in einer auf meine Veranlassung unternommene Untersuchung dargestellt hat.

Auch KOLLMANN²⁾ ist zu den gleichen Resultaten

gekommen, und ebenso vertritt HOCHSTETTER³⁾ in HERTWIG'S Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre auf Grund eigener Beobachtungen einen entsprechenden Standpunkt.

1) W. TONKOFF, Die Entwicklung der Milz bei Amnioten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LVI, 1900.

2) J. KOLLMANN, Die Entwicklung der Lymphknötchen in dem Blinddarm und im Processus vermiformis. Die Entwicklung der Tonsillen und die Entwicklung der Milz. Arch. f. Anat. u. Phys., 1900.

3) HOCHSTETTER, Entwicklung der Milz, in HERTWIG'S Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre, Lief. 14/15, Bd. III, Abth. 2, p. 155/156.

Wenn also die Untersuchung der Milzentwicklung von *Echidna* nach dieser Seite hin nur die Bestätigung für die Art der Milzentwicklung brachte, wie sie durch Untersuchungen an Sauropsiden und anderen Säugern bereits als gesichert betrachtet werden konnte, so lässt sich doch nach einer anderen Richtung hin durch das vorliegende Material von *Echidna*-Embryonen eine wichtige Frage zur Entscheidung bringen. KLAATSCH (1892)¹⁾ hat daraus, dass der Lobus posterior der Milz bei der erwachsenen *Echidna* parallel dem Rectum verläuft und dasselbe bis nahe an den Eintritt ins Becken begleitet, also sehr weit caudalwärts (KLAATSCH braucht den Ausdruck distalwärts) reicht, sehr weitgehende Schlüsse gezogen, Schlüsse, welche dann auch in die Lehrbücher, vor allem in GEGENBAUR's²⁾ vergleichende Anatomie der Wirbelthiere Aufnahme fanden. KLAATSCH hält die Beziehungen der Milz zum Enddarm, wie er sie bei der erwachsenen *Echidna* vorfindet, für primitive. Er reconstruirt aus ihnen den Zustand bei den Promammalien. „Die Milz besass“ bei den Promammalien „Lagebeziehungen zu allen drei Darmabschnitten. Sie reichte mit einem Lappen abwärts bis zum Enddarm, ja bis an dessen distalen Teil und war hier mit einer Nebenplatte dem dorsalen Gekröse angeheftet.“ Diese Construction von KLAATSCH ist ebenso wie die Deutung, welche er seinem Ligamentum rectolienale als einem Ueberbleibsel dieses alten Zustandes giebt, unhaltbar und, wie diese Deutung, so natürlich auch alle weiteren Folgerungen, welche er aus ihr zieht.

Die Entwicklungsgeschichte zeigt, wie wir eben gesehen haben, dass die Milz bei *Echidna* dem Mesogastrium dorsale angehört, nicht allen drei Abschnitten des Darmes. Erst secundär verschmilzt der caudale Theil der Milzanlage mit dem Mesenterium des Enddarmes. Es ist also der Zustand der Milz, wie man ihn bei der erwachsenen *Echidna* vorfindet, nicht primitiv, er erlaubt es nicht, aus ihm den Zustand der Promammalien zu reconstruiren und die Brücke zu Zuständen zu schlagen, wie wir sie bei den niederen Amphibien (*Siren lacertina*) vorfinden.

Ueber die Klarstellung dieser Frage hinaus aber ist die Milzentwicklung von *Echidna* noch deswegen von Bedeutung, weil sie uns auf das eindringlichste einen der Fälle vor Augen stellt, in denen die Entwicklungsgeschichte der vergleichenden Anatomie gegenüber die entscheidende Instanz ist. Ich will zugeben, dass man auch von der Untersuchung des erwachsenen Thieres aus den Standpunkt von KLAATSCH hätte anfechten können, weil meiner Meinung nach wenigstens auch beim erwachsenen Thier die Milz nicht eigentliche Beziehungen zum Mitteldarm hat und, wenn dies so ist, danach doch wohl vermuthet werden durfte, dass die Beziehungen der Milz zum Enddarm secundär sind. Sicherlich aber wäre ich, wenn ich allein von diesem Boden aus KLAATSCH's Ausführungen hätte angreifen wollen, weil die Verhältnisse beim erwachsenen Thier recht schwierig zu beurtheilen sind, Vielen als ein missgünstiger Kritiker erschienen. Man hätte mir vielleicht zugeben müssen, dass KLAATSCH's Beweisführung nicht immer zwingend ist, dass sich manches gegen seine Schlüsse einwenden lässt, aber es hätte schliesslich ja doch immer noch so sein können, wie KLAATSCH es meint. Die Entwicklungsgeschichte widerlegt die von KLAATSCH vortragenen Anschauungen auf das unzweideutigste, nicht einmal die sonst so beliebte Appellation an die Instanz der Cenogenese ist in unserem Falle möglich.

Zusammenfassung.

1) Die erste Entwicklung der Leber ist bei den von mir untersuchten *Echidna*-Embryonen, da sie bereits zu alt sind, nicht festzustellen.

1) H. KLAATSCH, Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmkanal der Wirbelthiere. II. Säugethiere. Morpholog. Jahrbuch, Bd. XVIII, Heft 4, 1892.

2) C. GEGENBAUR, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, Bd. II, 1901.

2) Die Anlage der Gallenblase erscheint in dem jüngsten mir vorliegenden Stadium (*Echidna*-Embryo 40) als ventrale, doppellappige, fast paarige Anlage am kurzen Ductus choledochus, unmittelbar vor dem cranialen Ende des Darmnabels. Wahrscheinlich ist die Anlage schon nachweisbar zu einer Zeit, zu der der Darmnabel noch nicht so weit geschlossen ist, und dürfte dann ganz ausgesprochen paarig sein. Es erinnert das an Vorgänge, wie sie von ABRAHAM und von HILDEBRANDT bei Vögeln beschrieben sind.

3) Das Pankreas entsteht aus drei Anlagen, zwei ventralen und einer dorsalen. Alle drei produciren Drüsensubstanz und tragen so zum Aufbau des definitiven Organes bei. Die Ausführungsgänge der beiden ventralen Anlagen vereinigen sich zum Hauptausführungsgang der Drüse, dem Ductus Wirsungianus; dieser ergießt sich in den Ductus choledochus, eine Strecke weit vor dessen Einmündung in das Duodenum.

Der Ausführungsgang der dorsalen Anlage bleibt in der Entwicklung zurück, doch konnte ich ihn bei 3 von mir untersuchten erwachsenen Exemplaren nachweisen; auch bei allen Beuteljungen, welche ich untersuchte, war er vorhanden.

4) Die Milz entsteht bei *Echidna*, wie bei allen anderen Säugern und bei den Sauropsiden aus dem Mesenchym des dorsalen Magengekröses. Die Betheiligung des Entoderms beim Aufbau der Milz lässt sich in keiner Form nachweisen, vor allem ist mit aller Sicherheit auszuschliessen, dass die Milz mit den Pankreasanlagen im genetischen Zusammenhange steht.

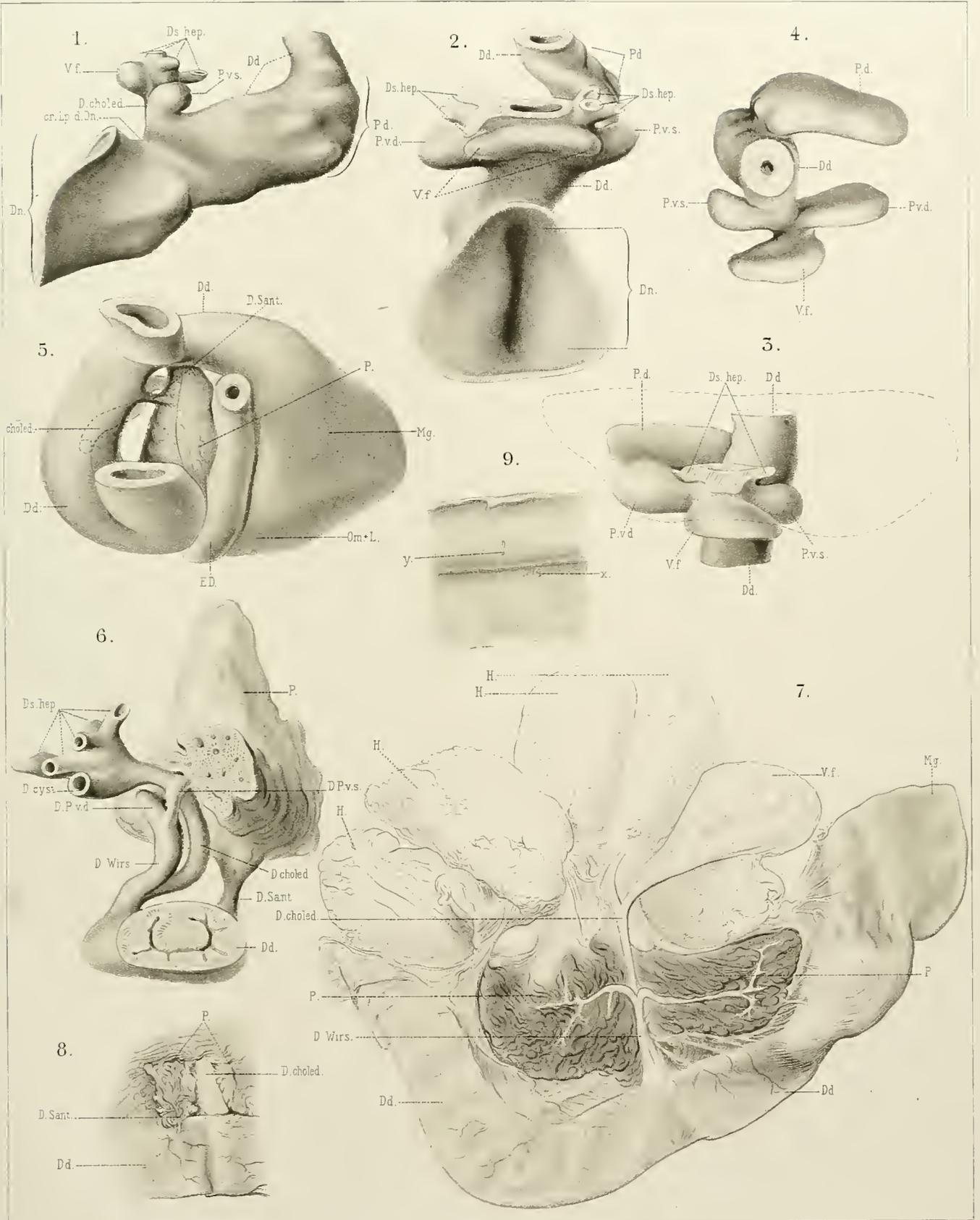
Erst secundär verschmilzt der caudale Theil der im Mesogastrium posterius entstehenden Milz mit dem Mesenterium des Enddarmes. Der Zusammenhang der Milz mit dem Mesenterium des Enddarmes kann daher nicht zum Ausgangspunkt weittragender phylogenetischer Speculationen gemacht werden.

Tafel XXXVI.

Abkürzungen.

<i>cr. Lp. d. Dn</i> craniale Lippe des Darmnabels.	<i>ED</i> Enddarm.
<i>D. choled</i> Ductus choledochus.	<i>H</i> Leber.
<i>D. cyst</i> Ductus cysticus.	<i>L</i> Milz.
<i>Dd</i> Duodenum.	<i>Mg</i> Magen.
<i>Dn</i> Darmnabel.	<i>Om</i> Omentum.
<i>D. P. v. d.</i> Ausführungsgang des rechten ventralen Pankreas.	<i>P</i> Pankreas.
<i>D. P. v. s</i> Ausführungsgang des linken ventralen Pankreas.	<i>P. d</i> Pankreas dorsale.
<i>D. sant</i> Ductus Santorinianus.	<i>P. v. d</i> Pankreas ventrale dextrum.
<i>Ds. hep</i> Ductus hepatici.	<i>P. v. s</i> Pankreas ventrale sinistrum.
<i>D. Wirs</i> Ductus Wirsungianus.	<i>V. f</i> Gallenblase.
	<i>x</i> und <i>y</i> in verschiedenen Figuren von verschiedener Bedeutung.

- Fig. 1. Das Darmstück des *Echidna*-Embryo 40 vom caudalen Ende des Magens bis zum Darmnabel mit dem Ausführungsgang der Leber und den Anlagen von Pankreas und Gallenblase, nach einem Modell von links her dargestellt. Vergr. 100 : 1.
- „ 2. Dasselbe Modell von ventro-cranial.
- „ 3. Die Ausführungsgänge der Leber und die Anlagen von Gallenblase und Pankreas des *Echidna*-Embryo 41. Nach einem Modell von der ventralen Seite dargestellt, das mitmodellirte Stück der Leber nur im Umriss. Vergr. 100 : 1.
- „ 4. Dasselbe Modell von der caudalen Seite wiedergegeben; die Leber ist nicht angedeutet.
- „ 5. Magen, Duodenalschlinge, Omentum und Pankreas, nach einem Modell des *Echidna*-Embryo 45a von der ventralen Seite dargestellt. Zwischen der aufsteigenden Duodenalschlinge rechts einerseits und Magen, Omentum und Milzanlage links andererseits erkennen wir ein Stück des Enddarmes. Ein Theil des aufsteigenden Duodenalschenkels ist entfernt, seine Umrisse sind jedoch durch Strichlinien angedeutet. An dem so freigelegten Pankreas erkennt man den Ductus Santorinianus, dahinter einen Theil des Ausführungsganges des linken ventralen Pankreas und den gemeinsamen Ausführungsgang der ventralen Pankreasanlagen, dessen weiterer Verlauf und dessen mit dem Ductus choledochus, in den er sich ergießt, gemeinsame Einmündungsstelle in den Darm durch Punktirung angegeben ist. Vergr. 50 : 1.
- „ 6. Duodenum und Pankreas des *Echidna*-Embryo 45a, Ductus hepatici, Ductus cysticus, Ductus choledochus, Ausführungsgang des rechten und linken ventralen Pankreas, Ductus Wirsungianus und Ductus Santorinianus (Ausführungsgang des dorsalen Pankreas). Die Abbildung ist nach einem Modell entworfen. Blick auf die craniale Seite. Der oberste Theil des Pankreas ist abgetragen. Vergr. 100 : 1.
- „ 7. Der Pylorustheil des Magens, das Duodenum, Leber, Gallenblase, Pankreas, Ductus choledochus und Ductus Wirsungianus einer erwachsenen weiblichen *Echidna*. Die Leber und die Gallenblase sind cranialwärts hinübergelegt. Natürliche Grösse.
- „ 8. Die Einmündungsstelle des Ductus choledochus und des Ductus Santorinianus in das Duodenum von der dorsalen Seite freigelegt bei dem gleichen Thier. Natürliche Grösse.
- „ 9. Das Duodenum aufgeschnitten, *x* die Einmündungsstelle des Ductus choledochus, *y* die Einmündungsstelle des Ductus Santorinianus. Das gleiche Thier. Natürliche Grösse.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1904-08

Band/Volume: [6_2](#)

Autor(en)/Author(s): Keibel Franz

Artikel/Article: [Zur Entwicklung der Leber, des Pankreas und der Milz bei *Echidna aeuleata* var. *typica*. 207-228](#)