

Studien zur Entwicklungsgeschichte des Coeloms und des Coelomepithels der Amphibien.

Von

Bernhard Solger,

Prosector und außerord. Professor in Halle a. S.

Mit Tafel XXIV und XXV.

Das Peritonealepithel (GEGENBAUR, O. HERTWIG, KÖLLIKER, TOLDT, WALDEYER) der Batrachier erfährt, wie ein Blick auf die der vorliegenden Abhandlung beigegebenen Tafeln lehren wird, im Laufe seiner Entwicklung eine Reihe sehr beträchtlicher Formveränderungen, von denen namentlich die Abflachung gewisser Bezirke des Peritonealepithels, wie sie auf Schnitten sich nachweisen lässt, schon von verschiedenen Seiten — ich erinnere an die Arbeiten von WALDEYER, GOETTE, M. FÜRBRINGER, NUSSBAUM — hervorgehoben worden ist. Was NUSSBAUM, der neueste Autor, der unsern Gegenstand berührt, darüber beibringt, soll ausführlich hier mitgetheilt werden. »Die Versilberung frischer Präparate,« sagt der Verfasser¹, nachdem er von dem »Übergang der kubischen Peritonealepithelien in die späteren flachen und breitgezogenen Formen« gesprochen hat, »lässt an der vorderen Bauchwand, auf den Nieren weit geschwungene Netze schwarzer Zellengrenzen erkennen, während auf den Geschlechtsdrüsen noch das kubische Epithel persistirt.« Diese Umbildung vollzieht sich nach demselben Autor bei *Rana fusca* an Larven von 6 cm Länge, bei *Rana esculenta* und *Alytes*

¹ NUSSBAUM, Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. XVIII. pag. 79.

obstetricans an solchen von 4 cm Länge. An einer späteren Stelle¹ spricht NUSSBAUM von den »proteusartigen Gestaltungen« des Peritonealepithels, aber weniger mit Bezug auf Form- und Größenveränderungen des Coelomepithels, als im Hinblick auf die verschiedenen Abkömmlinge des ursprünglichen Zellenbelags der embryonalen Bauchhöhle, nämlich auf »die flachen sogenannten Endothelien, die Wimperzellen des Peritoneums weiblicher Frösche, die Eileiterdrüsen, die Epithelien der Niere, den Fettkörper«. Das Interesse unseres Autors musste der Aufgabe, die er sich gestellt hatte, entsprechend, sich folgerichtig nur den Regionen der Leibeshöhle zuwenden, die für die Frage nach der Differenzirung des Geschlechts von Bedeutung sind.

Der weitaus größte Theil der als Coelomepithel persistirenden zelligen Auskleidung der Leibeshöhle der Batrachier war also einer umfassenden, planmäßigen Untersuchung bisher noch nicht unterzogen worden. Es galt daher in erster Linie, den Thatbestand zu eruiren, und die typische Folge der Zellformen durch die Beobachtung festzustellen. Auf diesem Gebiete ist ja überhaupt noch sehr viel zu thun übrig. Die Aufstellung einer »Reihe auf einander folgender Formen« ist nun aber freilich — darin stimme ich HIS (Unsere Körperform) gern bei — noch keine Erklärung und so war denn weiterhin wenigstens der Versuch zu machen, die Momente aufzufinden, von denen die Formen des Coelomepithels beeinflusst werden. Hierbei macht vor Allem der »Boden, auf dem die Zellen stehen«, seinen Einfluss geltend, freilich so viel ich sehe, nicht in dem Sinne, in dem RIEDEL², dem der angeführte Passus entlehnt ist, dieses Verhältnis auffasst. Die Vermehrung der Zellen durch Theilung, so argumentirt der Verfasser, setzt eine größere vitale Energie voraus, als die einfache Ausdehnung, diese Energie ist abhängig von der Ernährung der Zellen, welche durch das unterliegende Gewebe vermittelt wird. »Zellen, die einem reich von Blutgefäßen durchzogenen Stratum aufsitzen, wie die Peritonealzellen, sind deshalb bequem im Stande, neue Generationen zu produciren.« So kommt es, dass die »Endothelzellen« des Dünndarm - Mesenteriums beim neugeborenen Säugethier eben so groß sind, als beim erwachsenen; »sie müssen sich also fortwährend vermehren, um stets das unterliegende sich vergrößernde

¹ l. c. pag. 109.

² B. RIEDEL, Das postembryonale Wachstum der Weichtheile, pag. 96, in: Untersuch. a. d. anatomischen Institut z. Rostock, herausgegeben von FR. MERKEL, 1874.

Gewebe zu decken«. Ich habe also, wie schon angedeutet, an den von mir untersuchten Objekten keinen Beweis für die Richtigkeit der von RIEDEL vertretenen Auffassung, so plausibel sie klingt, auf finden können; so einfach liegen die Dinge jedenfalls nicht. Ja an Coelomzellen, die unmittelbar über größeren Blutgefäßen liegen, konnte bei ausgebildeten Batrachiern, die ja noch fortdauernd weiterwachsen, sogar das Gegentheil von dem konstatirt werden, was nach RIEDEL's Hypothese hätte eintreten müssen. Solche Elemente verhielten sich, wie in dem zu den Figuren 26 und 27 gehörigen Text dargelegt werden soll, gerade so, wie diejenigen, »welche einer hyalinen Membran zunächst aufliegen, welche ein blutgefäßloses Organ begrenzt«, und die, weil sie »ihre Ernährung nur mühsam bewerkstelligen können, sich mit einfacher Ausdehnung begnügen«. Statt eines einzelnen Gewebes, des Blutes, das mit größerer oder geringerer Berechtigung für so viele, normale und pathologische Vorgänge des thierischen Organismus verantwortlich gemacht wird, hat sich mir als das die Wandlungen des Coelomepithels bestimmende Moment die Entwicklungsstufe des zugehörigen Organs, insbesondere der Zustand der Entfaltung, die Rückbildung und das nochmalige Wachsthum des Darmkanals ergeben. An dem unmittelbar über Blutgefäßen sich ausbreitenden Zellenbelage konnte dagegen der Einfluss mechanisch wirkender Zugkräfte deutlich erkannt werden.

Der vorliegenden Untersuchung fiel aber noch eine weitere, nicht minder wichtige Aufgabe zu, die nämlich, in einer Streitfrage von principieller Bedeutung Stellung zu nehmen. Durch das vortreffliche Buch: »Die Coelomtheorie«¹, das die Gebrüder HERTWIG zu Verfassen hat, ist die Diskussion über die richtige Auffassung der Leibeshöhle, wie die binnen Kurzem veröffentlichten Aufsätze von His einerseits, von KÖLLIKER und WALDEYER² andererseits beweisen, wieder aufs Neue in Fluss gekommen. Endothel und Epithel sind die Losungsworte, unter denen die Parteien sich bekämpfen. Ich habe mich im Anschluss an eine Reihe gewichtiger Autoritäten für die Bezeichnung Peritonealepithel entschieden. His dagegen bezeichnet es als gänzlich unstatthaft, von einem »flimmernden Peritoneal-

¹ O. und R. HERTWIG, Die Coelomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittl. Keimblattes, in: Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XV, 1881; auch. sep. Jena.

² Die beiden zuletzt genannten Autoren sind freilich wieder bezüglich der Lehre vom Archiblast und Parablast entgegengesetzter Meinung.

epithel« bei Amphibien und Fischen zu reden. »Was flimmert,« sagt er wörtlich¹, »ist ein echtes Epithel, das mit dem Peritoneum eben so wenig zu thun hat, als das Epithel der Fimbrien oder das Keim-epithel des Eierstocks«. Denn »die serösen Säcke sind sekundäre Bekleidungen einer ursprünglich rein archiblastisch umgrenzten Höhle«². Auch die Wandung der Leibeshöhle erfährt nach His³ eine parablastische Invasion, indem Bindesubstanzzellen die Muskelanlagen der Leibes- und Darmwand durchwachsen. Auf diese Weise gelangt parablastisches Bildungsmaterial »an die Begrenzungsfläche der Binnenhöhlen und kleidet als seröse Haut diese letzteren aus«. Die zelligen Elemente, welche die Oberfläche derselben überziehen, sind also unechte Epithelien oder Endothelien. So die Lehre von His. Ich darf wohl gleich hier an dieser Stelle darauf hinweisen, dass ich bei den von mir untersuchten Anuren von dem allerersten Auftreten der Leibeshöhle im rein zelligen Mesoblast an bis nach Vollendung der Metamorphose auch nicht die geringste Andeutung eines solchen von His beim Hühnchen »durch die Beobachtung kontrollirten« Vorgangs wahrnehmen konnte. Später allerdings, nach Abschluss der Metamorphose (vgl. Fig. 18, 20, 21, 22), schieben sich neue Elemente zwischen die schon vorhandenen Coelomepithelien ein, Zellen, von denen ich es wahrscheinlich machen werde, dass sie aus einer tieferen Mesodermschicht aufsteigen. Allein sie assimiliren sich vollkommen dem bereits vorhandenen Epithel, so dass sie später nicht mehr herauszufinden sind. Man wird also die jüngeren Elemente nicht in principiellen Gegensatz zu den älteren bringen dürfen.

Es wird zweckmäßig sein, dem ausführlichen Bericht über die erhaltenen Befunde einige Worte über das Material, auf das sich die Beschreibung stützt, und über die Behandlung desselben vorzuschicken. Für die Untersuchung der jüngeren embryonalen Sta-

¹ W. His, Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). Rückblick nebst kritischer Besprechung einiger neuerer entwicklungsgeschichtl. Arb., in: Arch. f. Anat. und Phys., Antom. Abtheilung. 1882. pag. 100. — Vgl. dagegen WALDEYER, Archiblast und Parablast, in: Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXII. pag. 67.

² l. c. pag. 99.

³ W. His, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. 1868. pag. 172 und 174.

dien dienten mir besonders Larven von *Bufo cinereus*, die ich aus abgesetzten Laichschnüren erzog (Fig. 1—6, 10 und 11). Die späteren Stadien wurden an einer zusammenhängenden Entwicklungsreihe von Larven des *Pelobates fuscus* untersucht, die nur eine erhebliche Lücke aufwies, da die Zwischenformen zwischen den Larven von 6 mm und solchen von 1 cm Körperlänge durch einen unglücklichen Zufall mir verloren gegangen waren (Fig. 7—9, 12—18, 28 und 29). Kontinuierliche Entwicklungsreihen der späteren Periode standen mir ferner von *Rana esculenta* zu Gebote; zur Ausfüllung anderweitiger Lücken dienten jüngere und ältere Exemplare von *Rana fusca*, *Bombinator igneus* und endlich *Salamandra maculosa*. Daran reihen sich endlich noch einige an *Petromyzon fluviatilis* erhaltene Befunde (Fig. 34 und 35). — Um Querschnitte durch den ganzen Larvenkörper zu erhalten, wurden die Objekte auf kurze Zeit in $\frac{1}{3}\%$ ige Chromsäure gebracht, dann in Alkohol ausgewaschen und nachgehärtet, hierauf mit dem von GRENACHER empfohlenen alkoholischen Boraxkarmin in toto gefärbt und schließlich, um zusammenhängende Schnittreihen zu erhalten, in Celloidin eingebettet. Bei älteren Entwicklungsstadien kam es mir namentlich auf Flächenansichten an. Zu diesem Behufe wurden die frischen Gewebstücke in eine Mischung gleicher Volumina $\frac{1}{3}\%$ iger Lösung von *Argentum nitricum* und Osmiumsäure¹ getaucht. Ich habe den Zusatz von Osmiumsäure als zweckmäßig befunden, weil die allzu stürmische Silberreduktion, die dem ganzen Gewebstück einen stark braunen Ton verleiht, meiner Erfahrung nach dann ausbleiben pflegt, oder doch weniger störend sich geltend macht, als wenn das Silbersalz für sich allein eingewirkt hatte, und weil zweitens die oberflächlich gelegenen Gewebelemente ihrer Unterlage, die durch die Osmiumsäure gleichfalls fixirt wird, inniger anhaften, was bei der späteren Übertragung der Präparate in Kanadabalsam oder Dammarharz von Bedeutung ist. Als weiterer Vortheil kann noch hervorgehoben werden, dass die bekannte Osmiumwirkung auf Fett, Nervenmark und dgl. durch die Gegenwart des Silbersalzes nicht alterirt wird. Um brauchbare Präparate zu erhalten, genügt es, von dem Gewebstückchen nach der Reduktion des Silbersalzes direkt oder nach Einwirkung von dünnerem Alkohol mit einer feinen Schere dünne Splitterchen zu entnehmen, die man zweckmäßig so zurechtschneiden kann, dass sie auch noch auf dem Objektträger die Rich-

¹ S. Centralblatt f. d. med. Wissensch. 1883. Nr. 19.

tung der Längsachse des Organs, des Darmkanals z. B., erkennen lassen.

Besonderes Gewicht legte ich auf die genaue Wiedergabe der Dimensionen der untersuchten Organe oder Gewebselemente. Die weitaus größte Anzahl der Figuren ist mit dem Zeichenapparat entworfen und bei einem und demselben Abstand wiedergegeben, so dass größere Reihen der Abbildungen direkt mit dem Zirkel mit einander verglichen werden können. Natürlich musste für diejenigen Zeichnungen, welche Durchschnitte durch den ganzen Larvenkörper darstellen, ein anderer Maßstab gewählt werden, als für die Flächenansichten und Durchschnitte des Peritonealepithels. Für die ersteren (mit † hinter der Nummer der Figur bezeichnet) wurde Obj. I und Ocular O des SCHIECK'schen Zeichenapparats verwendet, für die letzteren (mit †† markirt) Obj. VII und Oc. O; der Abstand des Zeichenapparats war stets derselbe und entsprach der Entfernung des Prismas von dem Objektisch. Selbstverständlich begnügte ich mich bei der Untersuchung mit diesen Systemen nicht, sondern verwandte, wo es zugänglich war, stärkere Linsen, besonders auch die homogene Immersion Nr. I von HARTNACK, die mir durch die Güte des Herrn Professor Dr. EBERTH zur Verfügung stand. Auch sonst bin ich den Direktoren des anatomischen Instituts, den Herren Professoren WELCKER und EBERTH, für die liberale Bewilligung der Mittel zur Ausführung der Untersuchung zu größtem Dank verpflichtet. Zur Erlangung lebender Neunaugen, die in der nächsten Umgebung von Halle leider nicht oder nur ganz vereinzelt vorkommen, war mir Herr Dr. SCHÖNLEIN freundlichst behilflich.

Den Stoff gliedere ich in sechs Hauptabtheilungen mit folgendem Inhalt:

- I. Das Auftreten der Leibeshöhle (hierzu Fig. 1—11);
- II. die Umwandlungen des visceralen Peritonealepithels im Bereich des Darmkanals (hierzu Fig. 12—24);
- III. Beispiele von Formveränderungen der Coelomepithelzellen, die in Anpassung an darunter liegende Gebilde (lymphoide Plaques, Blutgefäße) zu Stande kommen (hierzu Fig. 25 bis 27);
- IV. Bemerkungen über das viscerele Pleural- und Pericardialepithel (hierzu Fig. 28—30);

- V. Bemerkungen über die sogenannten Stomata des Bauchfells der Batrachier (hierzu Fig. 32 und 33) und endlich
 VI. Notizen über das Coelomepithel von *Petromyzon fluviatilis* (hierzu Fig. 34 und 35).
-

I. Das Auftreten der Leibeshöhle (hierzu Fig. 1—11).

(Eigene Beobachtungen.) Bei Larven von *Bufo cinereus*, von 2 mm Länge (Fig. 1), findet sich von einer Leibeshöhle (Pleuroperitonealhöhle) keine Spur. Eben so wenig entdeckt man an zusammenhängenden Schnittreihen durch solche Objekte eine Andeutung des Segmentalgangs (WOLFF'schen Gangs der Autoren). Die Mesoblastanlagen, deren man nach O. HERTWIG drei unterscheiden muss, nämlich zwei (paarige) dorsale und eine (unpaare) ventrale, haben im hinteren und vorderen Leibesabschnitt den Dotter vollständig umwachsen (Fig. 2); sie sind dagegen in den mittleren Bezirk, wie sowohl Querschnitte (Fig. 3) als Längsschnitte lehren, in der ventralen Mittellinie noch nicht zur Vereinigung gelangt. In dem vordersten ventralen Abschnitt des Mesoblast beginnt zu dieser Zeit die Pericardialhöhle ventral von der Anlage des Vorderdarms als bogenförmige Spalte aufzutreten. — Braunes Pigment findet sich nicht nur im Epiblast und dessen Abkömmling, dem centralen Nervensystem, sondern auch in den das primitive Darmlumen ringsum begrenzenden Entoblastzellen, so wie ventral von denselben, ferner in der Chorda so wie in dem unteren, medialen Winkel der Mesoblast-Somiten (Urwirbel), die sich zum Theil schon von dem übrigen Mesoblast abgegliedert haben.

Ein Segment der zwei äußeren Keimblätter aus dem in Fig. 2 abgebildeten Querschnitt, wie es sich bei Untersuchung mit stärkeren Systemen ausnimmt, ist in Fig. 10 abgebildet. Der Maßstab ist genau derselbe wie in den später folgenden Flächenansichten des Coelomepithels älterer Entwicklungsstadien. Die dargestellte Strecke gehört der seitlichen embryonalen Leibeswand an; man bemerkt, dass der dem zweischichtigen Epiblast eng anliegende Mesoblast hier gleichfalls aus zwei Zellschichten sich zusammensetzt, die mit oft unterbrochenen zackigen Konturen in einander greifen.

An *Pelobates*larven von etwa 6 mm Länge war, wie ich hier einschalten möchte, an Frontalschnitten, die ventral von dem Segmentalgang geführt waren, der Mesoblast im vorderen Abschnitt, wo schon die Leibeshöhle aufzutreten begonnen hatte, mehrschichtig, in

der hinteren Körperhälfte dagegen gleichfalls deutlich aus zwei Zellenlagen zusammengesetzt, deren Zellengrenzen in gleichem Abstand von der lateralen und medialen Fläche des Mesoblast und konzentrisch mit demselben verliefen. Auf diese Weise entstand der Anschein eines glattrandigen Spaltes zwischen zwei Zellenlagen. An anderen Präparaten der gleichen Entwicklungsstufe des Mesoblast war von einer Trennungslinie inmitten der Mesoblastzellen keine Spur wahrnehmbar. Es handelt sich also um ein mehr oder weniger scharf ausgesprochenes Hervortreten der Zellengrenzen, nicht aber etwa um eine Andeutung eines ehemaligen Hohlraums. Ich verweise bezüglich dieses Punktes auf die Angaben von O. HERTWIG. Nach diesem Autor entsteht zwar bei Triton die hier in Frage kommende Mesoblastpartie durch Einfaltung von dem Epithel des Urdarms aus, und zwar in Form paariger, peripherisch in einander umbiegender epithelialer Lamellen, einer parietalen und einer visceralen. Aber diese beiden Lamellen sind hier schon, wenn ihre Verbindung nicht durch den Zug des Messers beim Schneiden gelockert wird, normalerweise fest auf einander gepresst. Von demselben Autor ist aber weiterhin für die Batrachier der Nachweis geliefert worden, dass hier von Anfang an die dorsalen, paarigen Mesoblastanlagen, um die es sich zunächst handelt, als kompakte Zellenwucherungen auftreten, die mehr als zwei über einander geschichtete Zellenlagen erkennen lassen. Einen weiteren Unterschied zwischen der Entwicklung des Mesoblast bei den Tritonen einerseits und den Anuren andererseits findet endlich O. HERTWIG darin, dass bei den ersten Formen derselbe vom Entoblast, bei den letzteren dagegen vom Ektoblast abzuleiten sei. Für diese Entwicklungsweise des Mesoblast bei den Anuren spricht nach dem citirten Forscher besonders auch die Pigmentirung dieses Keimblatts.

Diesem letzteren Argument kommt freilich nur beschränkte Beweiskraft zu, denn es unterliegt der Grad der Pigmentirung der drei Keimblätter, aus leicht ersichtlichen Gründen, bei den einzelnen Amphibienformen der größten Verschiedenheit. Für Bufo cinereus meldet schon STRICKER, dass die »Wand des Urdarms, welche dem Achsenblatt angehört«, also die dorsale Wandung desselben, braun gefärbt sei. Nach meinen Erfahrungen erstreckt sich später die Pigmentirung auch auf die (primitive) ventrale Wand¹

¹ Wo man sie, wenn man erwägt, dass das Ei von Bufo cinereus zur Zeit der Gastrulabildung an seiner Oberfläche durchaus schwarz erscheint, gleich von Anfang an erwarten sollte.

desselben und tief in dieselbe hinein, ja es erhalten sich sogar Pigmentschollen in reichlicher Menge bis zur vollendeten Umbildung der Entoblastzellen in echte cylindrische Dünndarm-Epithelzellen, wie ich an mehreren etwa 2 cm langen, fußlosen Larven derselben Species, deren Darm schon längere Zeit die bekannte Aufrollung in Form einer doppelten Spirale zeigte, auf Flächenansichten und Querschnitten feststellen konnte.

Die Figuren 4—6 beziehen sich auf ein etwas weiter entwickeltes Stadium von *Bufo*. Der Embryo hatte etwa eine Körperlänge von 3 mm, der Schwanz war im Begriff hervorzuwachsen. Der Querschnitt, welcher Fig. 5 zu Grunde liegt, ist in der Richtung der Horizontallinie bei *V* (Fig. 4) durch den Körper hindurch geführt, derjenige der Fig. 6 weiter oralwärts bei *VI*. Der Segmentalgang (*sg* in Fig. 5) hat sich von dem Mesoblast seiner ganzen Länge nach abgeschnürt, die Vorniere (*vn* in Fig. 6) ist bereits aufgetreten, allein die ventralen Enden der paarigen Mesoblastanlage sind auch jetzt noch nicht unter sich zur Vereinigung gelangt¹. So kommt es, dass der Hohlraum des sogenannten Leberdivertikels, dessen Boden durch die Resorption der dort liegenden Dotterzellen auf die Strecke von einigen Schnitten resorbiert ist, in der Gegend der ventralen Mittellinie direkt von dem Epiblast überbrückt wird. Was uns aber hier am meisten interessirt, ist das Auftreten eines noch wenig ausgedehnten, auf dem Querschnitt dreieckigen, weiter nach hinten zu linearen Spaltes, der Leibeshöhle (Fig. 6). Die Leibeshöhle tritt also bei *Bufo cinereus* zuerst in dem vordersten, dorsalen Abschnitt des (nach Abgliederung der Somiten übrig bleibenden) Mesoblast auf, medial von der Vorniere.

Die weitere Entwicklung habe ich an einigen Stadien von *Pellobates fuscus* untersucht, dort war es aus Mangel an Material leider nicht möglich, dieselbe bis zur vollkommenen Ausbildung zu verfolgen. Das erste Auftreten der Leibeshöhle macht sich auch hier in demselben Mesoblastbezirk wie bei *Bufo* bemerklich. Bei Larven von etwas über 2 mm Körperlänge, deren Schwanz eben hervorsprosst, sieht man an der bezeichneten Stelle ein spindelförmiges Lumen, das aber zu dieser Zeit nur über wenige Schnitte nach hinten sich fortsetzt. Während in diesem Stadium die Leibes-

¹ In wie weit sich der unpaare, ventrale Mesoblaststreifen an dem Schluss dieser Lücke beteiligt, lasse ich einstweilen dahingestellt.

höhle nur eine dorsale (zugleich parietale) und eine ventrale (zugleich viscerale) Wandung unterscheiden lässt, ändert sich bald darauf das Bild. Zu den beiden Begrenzungsflächen gesellt sich, wie bei *Bufo*, noch eine dritte, mediale hinzu, die dem Lumen eine konvexe Fläche zuwendet und deren Konkavität die Anlage der Glomeruli der Vorniere birgt. Zerlegt man endlich eine 6 mm lange Larve von *Pelobates* mit äußeren Kiemen, wie eine solche in Fig. 7 in dreifacher Vergrößerung wiedergegeben ist, in der Richtung vom Schwanz- gegen das Kopfende in Schnitte, so begegnet man den bezeichneten Entwicklungsstadien der Leibeshöhle in der Reihenfolge, wie sie geschildert wurden. Man trifft im Bereich des hinteren Leibesendes den Mesoblast noch ungespalten, weiter nach vorn innerhalb seines dorsalen Abschnittes einen linearen, dann spindelförmigen Spalt, der noch mehr oralwärts dreieckig wird und zunächst noch in Form und Ausdehnung symmetrisch sich verhält. Noch näher gegen das Kopfende hin ändert sich aber das Bild. Die Form der Leibeshöhle ist asymmetrisch, denn rechts erscheint sie im Querdurchmesser weit geräumiger als links (Fig. 9). Es hängt diese Asymmetrie mit der weiteren Entwicklung des Darmkanals und seiner Adnexa zusammen, bezüglich deren ich auf die von GOETTE¹ mitgetheilten Abbildungen verweise. Übrigens ist auch linkerseits eine Besonderheit wahrzunehmen. Die Leibeshöhle zeigt auf dem Querschnitt zwei Lumina, ein dorsales, welches von dem Gefäßknäuel bis etwa zur Mitte der Vorniere sich herab erstreckt, und eine ventral davon gelegene spaltartige Lichtung. Beide sind durch die wieder bis zur Berührung einander genäherten Lamellen, der parietalen und der visceralen Mesoblastlamelle, von einander getrennt. Ich werde weiter unten auf dieses zuerst von GOETTE bemerkte Verhalten zurückkommen.

Über die Formverhältnisse des Coelomepithels, das mit dem Moment des Auftretens einer Leibeshöhle unterscheidbar wird, bemerke ich Folgendes. So lange die Leibeshöhle spaltförmig ist, unterscheidet sich die zellige Auskleidung derselben in nichts von den übrigen Mesoblastzellen; diese sind eben nur einfach aus einander gewichen. Nun treten aber gerade in der dorsalen Hälfte des Mesoblasts die Grenzen der einzelnen Zellen nur sehr wenig hervor, so dass man zur

¹ A. GOETTE, Entwicklungsgesch. der Unke. Taf. XX Fig. 352—355.

Beurtheilung der Zellenform auf die Form und den Abstand ihrer Kerne angewiesen ist. Fasst man diese Merkmale zusammen, so gelangt man zu der Vorstellung von mehr niedrigen als hohen Elementen, deren breitere Flächen dem Epiblast, resp. dem Dotter zugewendet sind, und die also zwischen typischen Cylinderzellen und Plattenepithelzellen die Mitte halten. Weit mannigfaltiger aber sind die Formen geworden, wenn man die Auskleidung der auf dem Querschnitt dreieckigen Leibeshöhle untersucht. Die viscerele Wandung trägt schon Elemente, die von den niedrigen Schüppchen, welche den weitaus größten Theil des ausgebildeten Peritoneums überziehen, sich wenig (Fig. 11, Bufo) oder gar nicht mehr (Pelobateslarven von 6 mm Körperlänge) unterscheiden. Im Bereich der parietalen Wand scheint sich, wohl im Zusammenhang mit der Entwicklung der Vorniere, die Form leicht gewölbter Zellen etwas länger zu erhalten, während die gegen die Leibeshöhle zu konkave, mediale Wand von einer einfachen Schicht halbkugeliger Zellen überkleidet wird.

Ganz ähnlich lautet die Schilderung, die FÜRBRINGER von den Formveränderungen des Peritonealepithels der Amphibien (*Rana temporaria* und *Triton alpestris*) von entsprechender Entwicklungsstufe entwirft; er sagt wörtlich wie folgt: »Die Epithelzellen des Peritoneums sind Anfangs, namentlich im Bereiche des visceralen Blattes, von ansehnlicher Höhe und nicht so sehr von denen der Vorniere unterschieden, werden aber mit der höheren Entwicklung und der größeren Ausdehnung der Bauchhöhle immer niedriger, bis sie endlich am Ende der Entwicklungsperiode ganz flache Plattenepithelzellen von nur 0,003—0,005 mm Höhe darstellen, die nun bedeutend von denen der Vorniere abweichen«¹. Über die Deckepithelien des Glomerulus der Vorniere meldet er Folgendes: Sie »gehen bereits beim Entstehen des Glomerulus eine eigenartige Differenzirung gegenüber den übrigen Zellen des visceralen Peritoneums ein, indem sie sich wie bei *Bombinator igneus* (GOETTE²), auch bei *Rana temporaria* und *Triton alpestris* zu rundlichen und ungleich großen Zellen entwickeln, welche dem Glomerulus eine unregelmäßig höckerige Oberfläche verleihen und ihre eigenthümliche Gestalt auch noch eine Zeit lang bewahren, nachdem die anliegenden Epithelzellen des Peritoneums sich bereits abgefacht haben«³.

¹ M. FÜRBRINGER, Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgesch. d. Exkretionsorgane der Vertebraten, in: Morphol. Jahrb. Bd. IV, pag. 7.

² l. c. pag. 824.

³ l. c. pag. 5.

Von rein mechanischen Momenten, wie Druck oder Zug, sind diese Formveränderungen unmöglich abzuleiten. Ich betone ausdrücklich, dass ich den Einfluss dieser Faktoren keineswegs leugne. Dass die Zellen der Schleimhäute mit dem Füllungszustand der Organe, welche sie überkleiden, ihre Form verändern, ist so allgemein bekannt, dass es genügen wird, hier nur kurz darauf hingewiesen zu haben. Ich erinnere an das Verhalten der Epithelien der Lunge (HÜTTNER [1876], DE LA CROIX [1883]) und der Harnblase (PANETH [1876], LONDON [1881], OBERDIECK [1884]). Weniger bekannt dürfte es sein, dass auch die sogenannten »Endothelien« (im Sinne von HIS¹), deren vollkommen abgeplattete Gestalt als charakteristisch für sie angesehen wurde, unter gewissen Umständen regelmäßig kegelförmig und selbst kubisch werden können. So hat z. B. RENAUT² vor Kurzem (1881) nachgewiesen, dass die Gefäßendothelien in Abhängigkeit von der Spannung der Gefäßwand auf dem Querschnitt sehr verschiedene Formen zeigen. Denselben Nachweis hatte früher schon KLEIN für die zellige Bekleidung der Pleura pulmonalis geliefert, und zwar besonders schlagend an der Lunge des Meerschweinchens. Nach ihm ist das Endothel der Lungenpleura nur im Zustand der Inspiration so abgeplattet, wie es als typisch gilt. Bei der Expiration ändert sich mit dem Volumen der Lunge auch die Gestalt der Zellen ihrer Serosa. Statt abgeflachter Plättchen sehen wir nun konische, oder selbst cylindrische Zellen, deren Kern in die Mitte des Zellenleibes gerückt ist.

In unserem Fall freilich, bei der Formveränderung des Coelomepithels der Batrachierlarven trifft wenigstens für das in den Fig. 6, 9 und 11 abgebildete Entwicklungsstadium die Voraussetzung rein

¹ RANVIER's Vorschlag (s. dess. techn. Lehrb. pag. 231 Anm.), als Endothel jedes Epithel zu bezeichnen, das aus einer einzigen Schicht von Zellen besteht, welches auch sein Ursprung sei, hat in Deutschland wohl auf keiner Seite Zustimmung gefunden. Bei der großen Bedeutung, welche der vergleichenden Histologie und ganz besonders der vergleichenden Embryologie für die richtige Auffassung des fertigen und des werdenden menschlichen Organismus zukommt, wird man doch immer, wenn es sich um derartige Neuerungen handelt, im Auge behalten müssen, eine allgemein gültige Bezeichnung in Vorschlag zu bringen. Nach RANVIER müsste man beispielsweise das aus einer einfachen Zellenlage bestehende Ektoderm gewisser Spongien (Spongelia, F. E. SCHULZE), das mit seinen platten, polygonalen Elementen die gesammte äußere Oberfläche überkleidet, als Endothel bezeichnen. — Vgl. auch ZOERNER, Bau und Entwicklung des Peritoneum. Dissert. Halle 1881. pag. 8.

² Arch. de phys. 1881. pag. 191.

mechanischer Momente ganz und gar nicht zu. Wenn dem wirklich so wäre, dann müsste die Wirkung derselben an den verschiedenen Wandungen in gerade entgegengesetzter Weise sich äußern. Die Lokalität, auf welche am ehesten ein energischer Zug, und zwar durch Wucherung benachbarter Gebilde ausgeübt werden könnte, ist offenbar die mediale Wand des Coeloms. Aber hier gerade sehen wir das Gegenteil von dem, was unter dieser Voraussetzung eintreten müsste, nämlich halbkugelig gewölbte Zellenkörper, während die viscerele Wand, die weder in ihrer Form noch ihrer Ausdehnung irgend eine erkennbare Änderung erleidet, ganz flache Schüppchen trägt. Druck- und Zugkräfte beeinflussen wohl während des postembryonalen Lebens mit zwingender Gewalt die Struktur und die Form der Organe aus der Bindesubstanzgruppe, für die sie die Rolle eines adäquaten Reizes spielen, allein vor dem Auftreten der Stützgewebe (Bindegewebe, Knorpel, Knochen) im Embryonalleibe wird ihre Wirkungsweise auf die Gewebe eine vorwiegend destruirende sein müssen. Man wird also darauf verzichten müssen, die Abflachung des Coelomepithels auf so einfache mechanische Weise zu erklären.

Es fragt sich weiterhin, wie man sich den Mechanismus der Spaltung des Mesoblast, dessen Resultat eben die Bildung der Leibeshöhle ist, vorzustellen habe. Das Coelom entsteht ja, wohl bei vielen Wirbellosen, den Echinodermen, Brachiopoden, Enteropneusten und Chaetognathen, und bei Amphioxus, wie mit Sicherheit nachgewiesen wurde, als paariges Divertikel der Darmhöhle. Allein bei den Amphibien, und namentlich bei den Anuren, ist dieser Entwicklungsmodus, wie schon erörtert, mehr oder weniger verwischt und insbesondere entbehrt der Mesoblast Anfangs einer Lichtung. Die spätere Leibeshöhle steht zu keiner Zeit ihrer Entwicklung mit dem Lumen der Urdarmhöhle (Archenteron BALFOUR) in offener Kommunikation; sie muss also das Ergebnis späterer Entwicklungsvorgänge sein, für die wir zur Zeit eine befriedigende Erklärung nicht geben können.

Für *Bombinator igneus* konstatierte GOETTE¹ die Thatsache, dass »die seröse Leibeshöhle sich zuerst im Bereiche der noch jungen Urnierenanlage² und zwar nur im nächsten Umfang der peritonealen

¹ l. c. pag. 823.

² Vorniere (W. MÜLLER).

Mündungen dieses Organs« sich öffnet. Es ist dies aber nicht so zu verstehen, als ob das Lumen der Vorniere unabhängig von der Leibeshöhle sich bilde. Die Leibeshöhle ist allerdings zur Zeit der Bildung der Vorniere »Urnierenanlage« nur »spaltförmig«; allein sie kommunicirt dort frei durch einen »hohlen Stiel« mit jener taschenartigen Ausstülpung, welche die erste Entwicklungsstufe jenes Organs darstellt. Ganz ähnlich spricht sich FÜRBRINGER¹ aus. Bei Embryonen von *Rana temporaria* von circa 2,5 mm Länge (und eben so bei solchen von *Triton alpestris* von circa 2,0 mm Länge) »entwickelt sich die erste gemeinsame Anlage der Vorniere und ihres Ganges beiderseits in Gestalt einer rinnenartigen Ausstülpung des aus circa 0,02 mm hohen kubischen Epithelzellen zusammengesetzten parietalen Peritoneums; und zwar bildet sich dieselbe zuerst im vordersten Bereiche der Bauchhöhle, wo sie zugleich die größte Breite zeigt und die erste Anlage der Vorniere repräsentirt und setzt sich von hier aus verjüngt als Anlage des Vornierenganges in successive abnehmender Entwicklung distalwärts nach hinten fort«. Also auch hier besteht schon die Leibeshöhle zur Zeit der beginnenden Ausstülpung (s. FÜRBRINGER's Fig. 1).

Die erste Anlage der Vorniere und ihres Ausführungsganges kenne ich leider weder bei *Bufo* noch bei *Pelobates* aus eigener Anschauung. Der Vorgang vollzieht sich jedenfalls sehr rasch, und die von mir geschnittenen Embryonen waren entweder zu jung (Fig. 1) oder schon zu weit vorgeschritten (Fig. 4). Ich kann also auch nicht sagen, ob für diese Formen die ältere von FÜRBRINGER im Anschluss an W. MÜLLER und GOETTE bekämpfte Anschauung, nach welcher die Vorniere und deren Gang »retroperitoneal an der Grenze der Haut- und Mittelplatten als ursprünglich solide Anlage, die erst sekundär hohl wird«, sich differenzirt, für *Bufo* und *Pelobates* wieder zu rehabilitiren ist. Auffallend ist aber doch der Umstand, dass nach Abschnürung des Vornierenganges, dessen Lumen deutlich wahrnehmbar ist, eine Zeit lang im Bereich desselben² bei *Bufo* und *Pelobates* keine Spur einer Leibeshöhle zu erkennen ist. Wahrscheinlich legen sich das parietale und das viscerale Blatt nach Abschnürung des Vornierenganges wieder innig an einander. Es wäre dieser Vorgang direkt jenem an die Seite zu stellen, der bei *Bombinator igneus* (GOETTE), bei

¹ l. c. pag. 3.

² Ob auch längs der Vorniere, muss dahin gestellt bleiben.

Rana temporaria und *Triton alpestris* (FÜRBRINGER), ferner bei *Bufo* und *Pelobates* (vgl. Fig. 9) zu einem vorübergehenden Abschluss des Vormierentheils der Bauchhöhle von dem Hauptabschnitt derselben führt.

II. Die Umwandlungen des visceralen Peritonealepithels im Bereich des Darmkanals (hierzü Fig. 12—24).

Da bei der hochgradigen Abflachung des Peritonealepithels, die schon so frühzeitig in größter Ausdehnung Platz greift, von Querschnitten ein befriedigendes Ergebnis nicht zu erwarten war, bediente ich mich zur weiteren Untersuchung, um über die bei der Flächenansicht erkennbaren Formveränderungen ins Klare zu kommen, besonders der Imprägnation mittels des Silber-Osmium-Gemisches. Schon in den Vorbemerkungen wurde darauf hingewiesen, dass es mir leider unmöglich war, die Lücke des Untersuchungsmaterials, die zwischen den 6 mm langen *Pelobates*larven und solchen von 1 cm Körperlänge bestand, auszufüllen. Die ersten Flächenansichten setzen daher erst bei dem zuletzt genannten Stadium ein. Die Stelle des Darmkanals, von der die Präparate der Serosa entnommen wurden, findet sich in der Tafelerklärung stets ausdrücklich bemerkt. Wenn vom Dünndarm schlechtweg die Rede ist, so ist dies immer in dem Sinne zu verstehen, dass mittlere Bezirke desselben zur Untersuchung gedient haben.

Pelobates. Bei Larven mit äußeren Kiemen, von 1 cm Körperlänge, besteht das viscerele Peritonealepithel des Dünndarms aus unregelmäßig vierseitigen vollkommen abgeplatteten Schüppchen, deren Kerne nur sehr wenig über die freie Fläche prominieren. Die Konturen derselben zeigen nach der Einwirkung des Silbersalzes breitere, lappenartige Fortsätze und kleinere Zähnelungen (Fig. 12). Der längste Durchmesser des Zellenkörpers beträgt etwa 0,05 bis 0,06 mm. Es ist wohl beinahe überflüssig zu versichern, dass es sich bei einer so typischen Formenreihe, wie die Fig. 12—24 sie vorführten, die bei einer großen Anzahl von Individuen jedes Mal in derselben Folge sich ergab, unmöglich um Kunstprodukte handeln kann. Überdies wurde mehrfach nachträglich noch mit Hämatoxylin gefärbt, um innerhalb der verschieden geformten Felder die zugehörigen Kerne hervortreten zu lassen. — Die folgende

Figur (Fig. 13) ist einer nur wenig größeren Larve (von 1,2 cm Körperlänge, äußere Kiemen schon zurückgebildet) entnommen. Die zelligen Elemente sind mehr in die Länge gestreckt und ihre Umrisse außerdem weit reicher verästelt. Eine große Menge längerer und kürzerer Fortsätze falzt sich in entsprechende Vertiefungen der benachbarten Elemente ein, so dass der Vergleich mit den vielfach ausgebuchteten Holzplättchen des bekannten Geduldspiels, den AEBY und RANVIER in ihren Lehrbüchern zur Veranschaulichung ähnlich gestalteter »Endothelzellen« gewisser Lymphkapillaren gebrauchen, auch für unsere Gebilde vollkommen passend erscheint. Das Schaltplättchen bei *s* ist wohl dadurch entstanden, dass die Silbernieder schläge, die den Kittleisten folgen, über der schmalen Substanzbrücke, welche den Fortsatz mit dem Zellenleib verbindet, zusammengefloßen sind. Fig. 14, deren Vorlage einer 3 cm langen Larve entstammt, zeigt die Ramifikation zur höchsten Entfaltung gelangt. Hand in Hand mit dieser zunehmenden Verästelung geht auch das Längenwachstum des in doppelter Spirale aufgerollten Darmkanals, das bald seinen Höhepunkt erreicht hat. Ich will bei dieser Gelegenheit die Bemerkung einschalten, dass die Bilder wesentlich in derselben Weise wiederkehren, mag man eine prall mit Ingestis gefüllte Darmschlinge zum Präparat ausersuchen haben, oder den Darm vor dem Eintauchen in das Reagens durch Anschneiden seiner Wand vollkommen entleert haben.

Die mit *B*, *C* und *D* bezeichneten Abbildungen der Fig. 15 deuten schon auf die beginnende Rückbildung des Larvendarms hin. Einer 7,5 cm langen Larve wurde ein Rechteck von der Größe *A* aus der Wandung der mittleren Partie des Dünndarms herausgeschnitten und in der bekannten Weise behandelt. Im Bereich dieses kleinen Stückchens waren nicht weniger wie drei deutliche Zellenvarietäten, möchte ich sagen, vertreten, nämlich eine den Steinen des Geduldspiels ähnliche Form (*B*), eine zweite nur sehr wenig ramificirte von unregelmäßig viereckiger Gestalt (*D*) und eine mitten innen stehende Übergangsform (*C*), die außerdem noch eine deutliche Gliederung in Gruppen (*g, g*)¹ von 4—6 Zellenindividuen erkennen ließ, die durch gleiche Form des Zellenleibes und gleiche Richtung ihrer längsten Durchmesser übereinstimmten. Eine der-

¹ Eine solche Anordnung habe ich auch bei etwas älteren Larven von *Bufo* wahrgenommen.

artige Anordnung ist übrigens auch noch bei der Form *D* angedeutet. — Von den zuletzt erwähnten Elementen bei *D* ist eben sowohl hinsichtlich der Form, als der Größe ein ziemlicher Sprung zu der nächsten von mir festgestellten Zellenformation (Fig. 16). Wohl vier oder fünf dieser letzteren Elemente wären erforderlich, um das Feld einer einzigen Zelle von dort zu decken. Die Fortsätze sind ganz eingezogen, die Zellenkörper stellen ziemlich regelmäßige Fünf- oder Sechsecke dar. Sie stammen von einer vierbeinigen Larve von 6 cm Körperlänge, deren Schwanz sich zurückzubilden begonnen hatte. Die gleichzeitig vorgenommene Untersuchung des Darmkanals ergab eine sehr beträchtliche Längenreduktion desselben; die spiraligen Touren sind ganz verschwunden, und die Anordnung des Nahrungsrohres gleicht wesentlich derjenigen der erwachsenen Individuen. — Die folgende Figur (17) zeigt einige, aber nur geringfügige Verschiedenheiten von der vorhergehenden, die vielleicht aus einer neuerdings auftretenden Längenzunahme des Darmtractus, für die sich bald noch deutlichere Merkmale ergeben werden, sich erklären lassen. Das der Figur zu Grunde liegende Präparat war aus der Dünndarmserosa einer vierbeinigen (3 cm langen) Larve hergestellt worden, deren Schwanz fast ganz zurückgebildet war.

Ist dann die Metamorphose vollendet, so treten zwischen den voluminöser gewordenen älteren Coelomzellen neue Elemente (Fig. 16*d*) auf, drängen sie gleichsam aus einander und gelangen auf diese Weise allmählich vollkommen in das Niveau derselben. Ihre bald spindelförmige, bald rundliche Gestalt erklärt sich daraus, dass sie allmählich immer weniger von den benachbarten Elementen überlagert werden. Sie fallen, mit der Silber-Osmium-Mischung behandelt, sofort durch ihr dunkles körniges Aussehen auf. Da ich sie bei der gleichen Behandlung einer sehr großen Anzahl von Objekten, aus den früheren Entwicklungsperioden niemals bemerkte, muss ich sie für Bildungen erklären, welche dem Larvenleben fremd sind.

Rana. Ganz übereinstimmende Befunde erhält man von den entsprechenden Entwicklungsstufen von *Rana*. Fig. 19, deren Original einer Froschlarve (*Rana esculenta*) mit drei Extremitäten entnommen ist, kann der Fig. 15, die Fig. 20 und 21 der Fig. 18 an die Seite gestellt werden. Die in Fig. 16 und 17 von *Pelobates* dargestellten Zwischenstufen habe ich hier nicht beobachtet.

Nach der Vollendung der Metamorphose, wenn der

Darmkanal den äußersten Grad der Rückbildung erreicht hat, beginnt für dieses Organ wieder eine neue Wachstumsperiode, welche natürlich auch auf das viscerele Coelomepithel ihren Einfluss geltend macht. Derselbe äußert sich einmal in der deutlich hervortretenden Neigung der Coelomzellen, neuerdings Fortsätze freilich nicht so mannigfaltiger Form wie früher, auszusenden (Fig. 20), und sodann in dem Auftreten jener rundlichen, körnigen Elemente, die einzeln oder paarweise in den Zwischenräumen der bisherigen Zellenmosaik zum Vorschein kommen. Da die älteren Elemente bei Anwendung der Silber-Osmium-Mischung lichtgrau erscheinen, während die mit *d* bezeichneten neuen Gebilde einen intensiv schwarzbraunen Farbenton annehmen, so resultirt aus diesem verschiedenen Verhalten das charakteristische Bild, wie es in mehreren der Figuren wiedergegeben ist. Als weiterer Unterschied kommt noch hinzu, dass nach Behandlung mit genannten Reagentien die Kerne der älteren Elemente ohne Anwendung von Kernfärbungsmitteln (z. B. Hämatoxylin) gar nicht oder nur sehr schwer hervortreten, während sie innerhalb des Zellenleibes der körnigen Elemente meist ohne Weiteres deutlich sichtbar sind (Fig. 20 und 21).

Das weitere Schicksal der mit *d* bezeichneten Gebilde geht aus Fig. 22 hervor. Sie verlieren ihr dunkles Aussehen, was jedenfalls darauf hindeutet, dass sie protoplasmärmer werden, nehmen eine mehr spindelförmige oder dreieckige Gestalt (*d'*) an und sind, nachdem auch ihr Kern unsichtbar geworden ist (*d''*), von den umgebenden älteren Coelomzellen nur noch durch die glatteren Umrisse zu unterscheiden, welche übrigens nach der Silberimprägnierung auch weniger kräftig markirt erscheinen. Das betreffende Präparat stammt von dem Dünndarm einer einjährigen, im März frisch eingefangenen *Rana fusca*, während das der folgenden Figur einem Fröschen (*Rana esculenta*) von 3 cm Rumpflänge angehört, das wohl schon als Beispiel für das Verhalten des in Rede stehenden Gewebes bei erwachsenen Individuen gelten darf. Die »körnigen« Zellen kommen übrigens, wie aus RANVIER'S Abbildung¹ ersichtlich ist, auch auf der Serosa des erwachsenen Frosches zur Beobachtung.

Es fragt sich nun: Wie entstehen diese körnigen Zellen

¹ l. c. Fig. 140.

und wie sind sie aufzufassen? Am nächsten liegt es, sie aus den schon vorhandenen, »gewöhnlichen Endothelien« (RANVIER, l. c. pag. 365) durch Theilung hervorgehen zu lassen. Ist eine solche protoplasmarme Coelomzelle, wie ALTMANN¹ am bloßgelegten Froschmesenterium nachgewiesen hat, im Stande, zu einer »Quelle für Eiterkörperchen« zu werden, so könnte man wohl daran denken, dass rundliche, protoplasmareiche Elemente auch unter normalen Verhältnissen, wenn auch in spärlicherer Anzahl, aus ihnen hervorgehen möchten. Allein gegen eine solche Annahme spricht vor Allem die Thatsache, dass — nach meinen Erfahrungen — die »gewöhnlichen Endothelzellen« sich vollkommen passiv verhalten, während in ihrer Nachbarschaft eines jener körnigen Elemente aus der Tiefe aufzutauchen beginnt. Es ist weiterhin auch nicht zulässig, die gepaarten dunklen Elemente (z. B. *dp* in Fig. 21) als in der Theilung begriffene »gewöhnliche« Coelomzellen anzusehen, die schon lange vorher an diesem Platze gewesen wären und die, wie dies nach FLEMMING² konstant zu geschehen pflegt, während sie sich zur Theilung anschicken, eine rundliche Form angenommen hätten. Denn diese gepaarten Elemente (*dp*) stimmen in ihrem Verhalten gegen die bekannten Reagentien mit den isolirt auftretenden Gebilden, von denen zuerst schmale, allmählich aber sich vergrößernde Segmente in den Zwischenräumen zwischen den unverändert bleibenden »gewöhnlichen« Coelomzellen sichtbar werden, vollkommen überein; sie sind also vielmehr durch Theilung aus den einzeln stehenden hervorgegangen und beiderlei Gebilde gehören zusammen. Da es daher nicht statthaft erscheint, die körnigen Zellen von dem schon vorhandenen Coelomepithel abzuleiten, so stammen sie wohl aus einer tieferen Schicht, schieben sich von hier erst allmählich zwischen die schon vorhandenen Coelomzellen ein und dringen bis in das Niveau derselben vor. Da keine Thatsache dafür spricht, dass das Coelomepithel im Bereich der Bauchhöhle³ ein zweischichtiges ist, so wird die Quelle für die körnigen Zellen wohl nur in den darunter gelegenen Mesodermbezirken gesucht werden dürfen.

¹ R. ALTMANN, Über die Veränderungen des serösen Epithels am bloßgelegten Froschmesenterium, in: Arch. f. mikrosk. Ant. Bd. XVI. pag. 111 fg.

² W. FLEMMING, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, in: Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XVI. pag. 302.

³ Das viscerale Pericardialepithel der Anuren ist, wie ich gefunden habe, stellenweise zweischichtig (s. u.).

Denselben Ursprung haben wahrscheinlich auch die bekannten Flimmerinseln (Fig. 31), die namentlich bei weiblichen Individuen verbreitet sind und hier eine wichtige Verwendung bei der Überführung der Eier in die Tube finden¹. Ich plaidire also für die Erzeugung des Coelomepithels durch Elemente, die einer und derselben Quelle, nämlich dem Mesoblast², entstammen, aber nicht im Sinne von Hrs für einen Ersatz einer Zellengeneration durch eine andere, genetisch von ihr differente. Es wird sich bei Besprechung der Zellen, welche die Stomata (Enforcements citernaux) verschließen, Gelegenheit finden, auf diese Frage zurückzukommen.

Dass übrigens die Zellen des einschichtigen Coelomepithels an ihren Rändern nicht so innig mit einander verkittet sind, dass nicht tiefer gelegene zellige Elemente sie aus einander drängen könnten, geht ganz überzeugend aus zwei Beobachtungen hervor, die das Eindringen von sternförmigen Pigmentzellen in die genannte Gewebsform betreffen, und die ich zur Stütze obiger Erörterungen hier anführen möchte. Das Eindringen derartiger Gebilde, die von den meisten Autoren zu den Bindegewebszellen gerechnet werden, in epitheliale Bezirke hinein, ist ja gar nichts Seltenes; ich brauche hier nur an das konstante Vorkommen derselben in der Epidermis niederer Wirbelthiere und an das vorübergehende Auftreten derselben in der Haut von Reptilien-Embryonen (KERBERT) zu erinnern. Aus dem Coelomepithel werden eingelagerte Pigmentzellen wohl zum ersten Mal hier erwähnt. Fig. 24 bezieht sich auf das viscerale Peritonealepithel von dem Dünndarm einer kurz nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf (März) frisch eingefangenen einjährigen *Rana fusca*. Eine weitere Beobachtung machte ich an dem Peritonealüberzug der Gallenblase eines $\frac{1}{2}$ jährigen, vollkommen metamorphosirten Exemplars von *Pelobates*. Hier traten mitten in dem von mehr geradlinigen Konturen dargestellten Silbernetz mehrere Inseln eines tief schwarzen Maschenwerkes auf, dessen Schenkel mit den Silberlinien zusammenfielen; doch waren erstere gleichzeitig breiter als diese und mit kurzen seitlichen Ausläufern besetzt. In beiden Fällen hatten also aus der Tiefe nach oben wandernde sternförmige Pigmentzellen sich in Form mehr oder

¹ Vgl. NEUMANN, Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XI. pag. 356.

² Die Bezeichnungen Mesoblast und Mesoderm sind hier im Sinne der Gebrüder HERTWIG (Coelomtheorie pag. 122 u. 123) gebraucht.

weniger engmaschiger Netze zwischen die ursprünglichen Coelomzellen eingelagert. Über das weitere Schicksal dieser Elemente weiß ich nichts anzugeben.

III. Beispiele von Formveränderungen der Coelomepithelzellen, die in Anpassung an darunter liegende Gebilde (lymphoide Plaques, Blutgefäße) zu Stande kommen (hierzu Fig. 25—27).

An der serösen Oberfläche von Darmschlingen fußloser Froschlarven kann man mit Leichtigkeit durch Anwendung verdünnter Salpetersäure (2%) kleine, spindelförmige Felder sichtbar machen, deren Längsdurchmesser senkrecht zur Längsachse des Darmrohrs zu stehen pflegt (Fig. 25 *A*). Ich bin über ihre Bedeutung nicht ganz ins Klare gekommen, vielleicht handelt es sich um Gebilde, die in die Gruppe der lymphoiden Organe gehören, die ja auch bei den Amphibien nicht fehlen (TOLDT, 1868). Worauf es mir hierbei hauptsächlich ankam, war die Verschiedenheit in dem Aussehen des Coelomepithels, je nachdem es diese Plaques oder die übrige Darmwand überkleidet. Statt der vielfach ausgebuchteten Formen begegnen wir, wie ein Blick auf Fig. 25 *C* und *B* lehren wird, an ersterer Stelle einer weit weniger ausgesprochenen Verästelung der Umrisse als bei *B*.

Noch schlagender sind die in den beiden folgenden Figuren (Fig. 26 und 27) dargestellten Belege, die sich freilich nicht mehr auf embryonale Gewebe beziehen und über welche ich in einer der anatomischen Sektion der Naturforscher-Versammlung zu Freiburg vorgelegten autographirten Mittheilung¹ Folgendes bemerkte: »Form und Anordnung der Zellen des Peritonealepithels zeigen sich bei erwachsenen Batrachiern auf längere oder kürzere Strecken von dem Verlauf der Blutgefäße (Arterien und Venen) deutlich beeinflusst. Der oberflächlichere oder tiefere Verlauf derselben ist ohne Zweifel für diese interessante Erscheinung gleichfalls von Bedeutung. Während zu beiden Seiten des Blutgefäßes die einzelnen unregelmäßig polygonalen Elemente ihren längsten Durchmesser, der den zweiten häufig nur wenig übertrifft, parallel oder schief zur Achse des Gefäßes orientirt zeigen, begegnen wir über der Gefäßwandung selbst

¹ S. das Referat in HOFMANN's und SCHWALBE's Jahresbericht für 1883.

häufig einer sehr regelmäßigen Zeichnung der Epithelgrenzen. Die Zellen sind deutlich in dem zur Längsachse des Gefäßes senkrecht stehenden Durchmesser verlängert. Eine Verwechslung mit Endothelzellen des Gefäßes oder der Lymphscheide ist absolut ausgeschlossen. Mag man nun diese Formverschiedenheit von der mechanischen Spannung seitens der mit der Serosa verwachsenen Gefäßwand ableiten oder in ihr die Wirkung gleicher Wachstumsintensität des betreffenden Peritonealabschnitts und der zugehörigen Gefäßwand sehen, jedenfalls wird man hierin den Ausdruck der Anpassung einer Epithelstrecke an den Verlauf und die Richtung von Blutgefäßen erkennen.«

Dasselbe Verhalten habe ich übrigens wiederholt auch in der Nachbarschaft von oberflächlich verlaufenden Blutgefäßen bei Fischen und Reptilien wahrgenommen. Ich füge noch einige Bemerkungen bei, die das Zustandekommen dieser Anpassungserscheinung zu erläutern geeignet sind. Sie kommt meinen Erfahrungen zufolge nur bei ausgebildeten Individuen vor, wo ja, eben so wie es für die Druck- und Zugkurven der Substantia spongiosa des Knochens erforderlich ist, erst die Vorbedingungen für das Wirksamwerden oft wiederholter, regelmäßig angreifender Druck- und Zugkräfte gegeben sind. Diese Anpassungserscheinung findet sich, wenn es sich um Blutgefäße handelt, die zwischen den beiden sich an einander legenden Platten eines Mesenteriums verlaufen, regelmäßig nur auf einer Seite ausgeprägt, während der Epithelüberzug der entgegengesetzten Fläche keine Besonderheiten aufweist. Auf Querschnitten erkennt man, dass solche Gefäße sich über das Niveau der einen Fläche des Mesenterium beträchtlich hervorwölben; auf der anderen Fläche ist dies nicht der Fall. In diesem Verhalten liegt der Grund für den Formunterschied der dem Gefäß anliegenden Coelomepithelzellen; die regelmäßig angeordneten und senkrecht zur Längsachse des Gefäßes verlängerten Zellen gehören natürlich der gewölbten Partie an. Passirt eine stärkere Blutwelle das Gefäß, so werden in der Richtung des Blutstroms successive auf einander folgende Querschnitte desselben an Umfang zunehmen. Diese Volumsvergrößerung führt zu einer ihr entsprechenden stärkeren Spannung der Wandung, wobei es gleichgültig ist, ob das Gefäß eine Lymphscheide besitzt oder nicht. Denn auf die Coelomzellen wird in beiden Fällen, im ersteren Fall direkt, im zweiten indirekt, ein dem Querschnitt gleichsinnig gerichteter Zug ausgeübt werden, der schließlich zu einer bleibenden Verlängerung der Zellen in der bezeichneten Richtung

führen wird, während der darauf senkrecht stehende Durchmesser im Wachsthum zurückbleibt. Diese Anpassungserscheinung fällt unter das ROUX'sche¹ Gesetz der dimensionalen Hypertrophie, welches lautet: »Bei verstärkter Thätigkeit vergrößert sich jedes Organ bloß in derjenigen, resp. denjenigen Dimensionen, welche die Verstärkung der Thätigkeit leisten.«

IV. Bemerkungen über das viscerale Pleural- und Pericardialepithel (hierzu Fig. 28—30).

(Pleura.) In dem vorhergehenden Abschnitt konnte das Zustandekommen einer bestimmten regelmäßigen Anordnung und Form von Coelomzellen auf rein mechanisch wirkende Momente zurückgeführt werden. Die Zellenformen, welche in Fig. 28 bei *b*, *c* und *d* sich dargestellt finden, fügen sich einer derartigen Erklärung nicht, obwohl es sich um ein Organ handelt, dessen Elemente im späteren Leben, wie wir ja zum Theil schon früher gesehen hatten, von rhythmisch auftretenden Zugkräften unverkennbar in ihrer Form beeinflusst werden, nämlich um die Lungen. Allein was für den erwachsenen Organismus Geltung hat, darf doch nicht ohne Weiteres auf ein embryonales oder Larven-Organ übertragen werden, das in vollem Wachsthum begriffen ist und dessen Dimensionen von Tag zu Tag sich ändern. Bei *a* (Fig. 28) ist die 2 mm im Durchmesser haltende Lunge einer 1 cm langen Pelobateslarve in vergrößertem Maßstab abgebildet. Die zierliche, aus polygonalen und rundlichen Elementen gebildete Zellenmosaik, welche den hinteren Blindsack des Organs an seiner freien Oberfläche überkleidet, trägt deutlich das Gepräge einer Wucherungszone. Auch für die beiden übrigen Zellenformen der Pleura pulmonalis, von denen die bei *b* dargestellte die dorsale und die ventrale Fläche überzieht, während die langgestreckten Elemente bei *c* den Rändern angehören, weiß ich eine strenge Erklärung nicht zu geben. Denn wenn man von excessivem Wachsthum in dem einen Durchmesser reden wollte, so liegt es doch auf der Hand, dass damit nichts Anderes geleistet ist, als eine Umschreibung des schon aus dem Bilde ersichtlichen Thatbestandes.

¹ W. ROUX, Kampf d. Theile. pag. 16.

(Pericard.) Während man an der alten Lehre von der Einschichtigkeit des Peritonealepithels auch für die Amphibien wird festhalten müssen, liegt für das viscerele Pericardialepithel, wie aus den Fig. 29 und 30 hervorgeht, die Sache doch anders. Hier habe ich wiederholt sowohl an Larven (Fig. 29), als an erwachsenen Thieren (Fig. 30), im ersteren Fall an der Vorkammer, im zweiten an der Hinterfläche der Herzkammer „deutlich zwei über einander liegende Schichten platter Zellen wahrgenommen. Die nicht unbedeutlichen Formverschiedenheiten zwischen den Zellen der beiden Objekte werden theils auf das verschiedene Alter derselben, theils auf die verschiedene Fundstätte zurückzuführen sein.

An dieser Stelle werden auch einige Erörterungen am Platze sein, welche die erste Entwicklung der Pericardialhöhle betreffen. An solchen Entwicklungsstadien von *Bufo cinereus*, an denen der Schwanz eben hervorzusprossen beginnt, begegnet man auch den ersten Vorbereitungen zur Bildung des Herzens und der Pericardialhöhle. Nach OELLACHER¹ liegt zu jener Zeit die Herzanlage »noch fast ganz über dem hinteren Theile jenes Hautlappens an der Bauchfläche des Kopfbruststückes, der sich später zu dem bekannten Haftorgan ausbildet«. Der Entwicklungsgang ist unserem Autor zufolge dieser: In der Gegend der Herzanlage ist die »Spaltung des mittleren Keimblattes in Hautmuskel- und Darmfaserplatte im ganzen Umfange des Darmkanales ausgesprochen. Die beiden Platten berühren sich jedoch gegenseitig mit Ausnahme zweier am unteren Umfang des Darmes, seitlich von der Medianlinie gelegenen Stellen«. Hier kommt es nämlich zu einer nach unten konvexen Ausstülpung der Darmfaserplatte², die oben vom Darmdrüsenblatt überbrückt wird. Die Ausstülpung ragt in einen muldenförmigen Hohlraum, die spätere Pericardialhöhle, hinein, der jedoch zum Theil von zelligen Elementen erfüllt wird. Diese Zellen häufen sich an etwas weiter entwickelten Embryonen um das Herz selbst dichter an und »dürften somit vielleicht das Material für ein Endothel des Pericards oder für dieses selbst liefern«. Ich finde nach eigenen Untersuchungen an derselben Species (*Bufo cinereus*) die

¹ J. OELLACHER, Über die erste Entwicklung d. Herzens u. d. Pericardial- oder Herzhöhle bei *Bufo cinereus*, in: Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. VII. pag. 159.

² Schon einige Jahre vor OELLACHER hatte übrigens GOETTE an *Bombinator igneus* den Nachweis erbracht, »dass das Batrachierherz durch eine Ausbuchtung des Visceralblattes unter der Schlundhöhle und eine darauf folgende Abschnürung des ausgebuchteten Stückes entstehe« (A. GOETTE, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. pag. 776).

Darstellung OELLACHER's vollkommen zutreffend, bis auf den letzten Punkt. Ich habe mich besonders noch von dem »zelligen Inhalt des Herzens«, den OELLACHER wohl mit Recht mit dem Blut in genetische Beziehung bringt, wiederholt überzeugen können. Dagegen konnte ich von einer Zellenmasse, welche die Pericardialhöhle theilweise erfüllen soll, hier eben so wenig etwas wahrnehmen, als in der eigentlichen Leibeshöhle. Der Zellenbelag der Pericardialhöhle, die OELLACHER selbst für ein »Analogon der ganzen Pleuroperitonealhöhle« erklärt und die man, auf vergleichend-anatomische Thatsachen gestützt, geradezu als ein Divertikel des Coeloms auffassen kann, würde, wenn OELLACHER Recht hätte, nach einem anderen Modus sich entwickeln, als das Coelomepithel, welches vom Auftreten der Leibeshöhle an sesshaft ist und erst nach dem Abschluss der Metamorphose eine Ergänzung erfährt. Demnach wird GOETTE¹ wohl im Recht sein, wenn er bei Besprechung der Arbeit OELLACHER's zu dem Ausspruch gelangt: »die Anwesenheit der freien Zellenmassen in der Pericardialhöhle, welche vermuthungsweise mit der Bildung des Pericardiums in Zusammenhang gebracht werden, ist lediglich auf beschädigte Präparate zu beziehen«.

V. Bemerkungen über die Stomata des Bauchfells der Batrachier (hierzu Fig. 32 und 33).

Der anatomische Bau der in der Überschrift genannten Gebilde, um dessen Erforschung sich namentlich SCHWEIGGER-SEIDEL und TOURNEUX² verdient gemacht haben, darf hier wohl als bekannt vorausgesetzt werden. Es war natürlich, dass zu der Zeit, in der die Auffassung der großen serösen Höhlen des Leibes als echter Lymphräume in den Vordergrund trat, sich auch für die sogenannten Stomata der Bauchhöhle des Frosches, die ja überdies in so nahe Lagerungsbeziehungen zu einer unbestrittenen Lymphspalte, der Abdominalcysterne, stehen, eine dieser Anschauung entsprechende Auffassung geltend machte. Man erklärte sie ebenfalls, wie die

¹ l. c. pag. 776.

² FR. TOURNEUX, Recherches sur l'épithélium des sereuses, in: Journ. de l'anat. et de la phys. 1874. pag. 66 ff. — TOURNEUX et HERMANN, Recherches sur quelques épithéliums plats dans la série animale, ebenda, 1876. pag. 199 und 386 ff. J

weniger ins Auge fallenden gleichnamigen Gebilde bei den höheren Wirbelthieren, für Anfänge von Lymphgefäßen, für Abflusswege der Lymphe. Später hat TOURNEUX in Gemeinschaft mit HERMANN diese Auffassung der sogenannten Stomata oder Enforcements citernaux der französischen Autoren, wie mir scheint, mit Recht bekämpft und sie vielmehr als Zellenbildungscentren gedeutet. Die genannten Forscher stützen sich besonders darauf, dass im Centrum der radiär angeordneten Coelomzellengruppe kein eigentliches Stoma, also keine eigentliche Durchbrechung sich vorfinde, sondern nur eine Vertiefung, die durch protoplasmareiche, rundliche Zellen geschlossen werde. Jedenfalls steht es fest, dass in der Mehrzahl der Fälle an sorgfältig gefertigten Präparaten eine Kommunikation mit dem benachbarten Lymphraum durchaus nicht nachweisbar ist. In dem Präparat z. B., welches der Fig. 32 zu Grunde liegt, schließen die (roth eingezeichneten) Konturen des Lymphraumendothels sich durchweg so innig an einander, dass an dieser Stelle eine direkte offene Verbindung zwischen den beiderseitigen Hohlräumen mit Sicherheit ausgeschlossen werden kann. Aber selbst, wenn dem so wäre, so würde die ursprüngliche Bedeutung des sogenannten Stomas als Zellenbildungscentrum hierdurch nicht im geringsten alterirt; es würde sich eben dann um einen sekundären Vorgang handeln, der an und für sich für die Zugehörigkeit der Bauchhöhle und des betreffenden »Stoma« zum Lymphgefäßsystem eben so wenig beweiskräftig wäre, wie das Zustandekommen eines Foramen Magendie die Hirnventrikel und den Centralkanal des Rückenmarks zu einem Lymphraum stempelt (WALDEYR).

Um verwickelte Formverhältnisse unserem Verständnis näher zu bringen, werden wir uns in erster Linie der genetischen Methode bedienen, und so habe ich mich denn auch bemüht, über die Entwicklung dieser Zellengruppen etwas in Erfahrung zu bringen. Allein ich muss gestehen, dass ich bisher unter allen den untersuchten Larven und einjährigen Thieren nirgends auf eine Zellengruppirung gestoßen bin, die ich mit den charakteristischen Rosetten des geschlechtsreifen Thieres ohne Weiteres in Verbindung hätte bringen können, auch nicht in der Nachbarschaft der Urogenitalorgane und des Rectums, wo sie später so häufig nachweisbar sind. Nur eine Art von Zellengruppen giebt es, die zwar auf den ersten Blick nur wenig Ähnlichkeit mit den Zellen der sogenannten Enforcements erkennen lässt, bei näherer Überlegung aber dennoch wichtige, beiden gemeinsame Merkmale darbietet: ich meine die in den Fig. 18, 20 und 21

abgebildeten und im Text ausführlich besprochenen körnigen Zellen. In beiden Fällen handelt es sich um tiefer gelegene protoplasmareiche Zellen, die im Begriff sind, durch Lücken der gewöhnlichen Coelomzellen an die freie Oberfläche zu gelangen oder wirklich schon dorthin gelangt sind, um sich weiterhin den Coelomzellen der Umgebung zu assimilieren (Fig. 22, ferner TOURNEUX' Fig. 3, Taf. II im Journ. de l'anat. et de la phys., und RANVIER's¹ Fig. 140 in dessen techn. Lehrb.: die zum Verständnis meiner Fig. 32 und 33 nöthigen Bemerkungen finden sich in der dieser Arbeit beigegebenen Tafelerklärung). Die protoplasmareichen Elemente leite ich hier wie dort aus tieferen Mesodermschichten ab, und bemerke zur Stütze dieser Annahme Folgendes:

FÜRBRINGER hat besonders an Embryonen von Salamandra maculata den Nachweis geliefert², dass die hinteren primären (ventralen) Urnierenstränge, die Anlagen der späteren Segmentalröhren, und eben so die sekundären und tertiären (dorsalen) in anderer Weise sich entwickeln, als die vorderen primären. »Im vorderen Bereich sind diese Urnierenstränge als solide Wucherungen des parietalen Peritonealepithels zu erkennen, für den hinteren gelingt dies nicht, da sich hier die etwas kürzeren Stränge innerhalb des Bindegewebes ohne nachweisbare direkte Abstammung vom Peritoneum entwickeln« (l. c. pag. 14). Es ist sonach recht wohl möglich, dass Mesoblastkeime (-Zellen natürlich) auch noch länger »innerhalb des Bindegewebes« sich erhalten, um später in Epithelien sich zu differenzieren. Nach SEDGEWICK entstehen sogar diese Urnierenstränge »beim Frosch durchweg im Mesoblast ohne Betheiligung des Peritonealepithels«³, und dennoch finden wir später beim Frosch, eben so wie bei Salamandra, die Segmentalröhren mit ihrem unbestreitbar »echtem« Epithel in direktem Zusammenhang mit der zelligen Auskleidung der Bauchhöhle (Wimpertrichter). — Dass es sich bei den protoplasmareichen Zellen (Cellules

¹ Nach RANVIER (Lehrb. pag. 617) sind die kleinen Zellen, welche den Grund der Vertiefungen (»Stomata«) auskleiden, keine fixen Elemente, sondern haben die Fähigkeit, aus einander zu weichen und können auf diese Weise feste Partikelchen (Karminkörnchen, Milchkügelchen etc.) hindurch passiren lassen. Es würde sich also »um eine Art Ventil mit beweglichen Lippen« handeln. Vgl. dagegen TOURNEUX und HERMANN, l. c. pag. 419.

² FÜRBRINGER, Exkretionsorg. d. Vertebr., pag. 14.

³ Citirt nach BALFOUR's Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsche Ausgabe. Bd. II. pag. 637.

protoplasmatischen), welche den Grund dieser kraterförmigen Einsenkungen bilden, nicht einfach nur um eingekeilte Leukocyten handelt, wie auch TOLDT¹ meint, geht aus der Differentialdiagnose hervor, die TOURNEUX und HERMANN geben: »Elles (les cellules protoplasmatiques) possèdent un noyau ovoïde ou sphérique, muni d'un nucléole brillant, ce qui les différencie à première vue des leucocytes« (l. c. pag. 419).

Die angezogene Stelle von TOLDT giebt mir schließlich noch zu einer letzten Bemerkung über diesen Gegenstand Veranlassung. Es wird dort im Widerspruch mit allen anderen Autoren und gewiss mit Unrecht das, was von der charakteristischen Anordnung der dem Bauchfell angehörigen Epithelzellen² gilt, der zelligen Auskleidung des Lymphraumes zugeschrieben.

VI. Notizen über das Coelomepithel von *Petromyzon fluviatilis* (hierzu Fig. 34 und 35).

Da die Amphibien zu den Cyclostomen enge phylogenetische Beziehungen zu haben scheinen, so erschien es passend, auch Vertreter dieser interessanten Wirbelthiergruppe in den Kreis der Untersuchung zu ziehen. Leider kommt aber *Petromyzon* bei Halle nicht vor, und ich war daher, da nur lebendes Material für mich verwendbar war und die Thiere gegen den Transport ungemein empfindlich sind, darauf angewiesen, das Passiren der stromaufwärts wandernden Neunaugen (*Petromyzon fluviatilis*) außerhalb unserer Universitätsstadt, in dem Flussgebiet der Mulde, abzuwarten. Ich habe bei der beschränkten Zeit, über die ich verfügen konnte, doch wenigstens von verschiedenen Stellen der Leibes- und der Pericardialhöhle zuverlässige Flächenbilder mittels der Silbermethode er-

¹ C. TOLDT, Lehrbuch der Gewebelehre. II. Aufl. 1884. pag. 360.

² Auch TOLDT lässt die großen serösen Körperhöhlen von einem »Epithel« ausgekleidet sein, l. c. pag. 359. — Die fragliche Stelle (pag. 360) lautet wörtlich folgendermaßen: »Durch eine eigenthümliche Anordnung der dem Lymphsack angehörigen Endothelzellen in der nächsten Umgebung der Stomata, und namentlich dadurch, dass die Kerne der ersteren sich dicht um den Rand der letzteren gruppieren, wird man auch dann auf Stellen, wo sich derartige Öffnungen befinden, aufmerksam gemacht, wenn diese durch Aneinanderlegung ihrer Ränder oder durch eingekeilte lymphoide Zellen und dgl. verschlossen sind.«

halten und außerdem Material in geeigneter Weise konservirt, um die betreffenden Elemente auch auf dem Querschnitt studiren zu können. Im Bereich des parietalen Coelomepithels scheinen bezüglich der Dimensionen der Zellenköpfe nur geringfügige Schwankungen vorzukommen. Als Beleg hierfür verweise ich auf die beiden Zeichnungen *B* und *C* der Fig. 34. Auf Querschnitten (Fig. 34 *A*) erscheinen die Zellen als niedrige Cylinderzellen oder doch wenigstens als kubische Gebilde. Der Basaltheil derselben, der den Kern enthält, ist von körnigem Material durchsetzt, der Kopftheil dagegen von homogener Beschaffenheit.

Die Elemente des visceralen Peritonealepithels erscheinen im Bereich des Mitteldarms auf dem Flächenbild als polygonale Felder von weit ansehnlicherer Ausdehnung als die soeben geschilderten. Sie haben eine beträchtliche Abplattung erfahren und treten auf Querschnitten nur als nahezu lineäre Schüppchen uns entgegen. Die Beschreibung des Serosaeepithels des Mitteldarms, die von LANGERHANS¹ gegeben wurde, lautet etwas anders. Er berichtet, dass die Serosa dieses Darmabschnittes bei *Ammocoetes* allerdings von einem wimperlosen, bei *Petromyzon* aber von einem stellenweise wimpernden niederen Epithel bekleidet werde, »dessen Zellen ungefähr die Würfelform haben«. Eine Abbildung oder Maßangabe ist der Beschreibung nicht beigegeben, auch über die Behandlung des der Beschreibung zu Grunde liegenden Objectes finde ich keine Notiz. Die Differenz unserer beiderseitigen Angaben würde übrigens kaum durch die Annahme zu heben sein, dass sie durch die Anwendung verschiedenartiger Reagentien hervorgerufen worden sei. Auch an eine Täuschung ist bei einem so erfahrenen Histologen wie LANGERHANS nicht zu denken. Es wird sich daher nur um eine Verschiedenheit der beiden zur Untersuchung gelangten Arten (*Petromyzon Planeri* und *fluviatilis*) handeln. *Petromyzon Planeri* würde dann die ursprüngliche Form des Coelomepithels in ausgedehnterem Maße beibehalten haben als *Petromyzon fluviatilis*. Während ferner bei der zuletzt genannten Form ein kurz cylindrisches oder kubisches Epithel sich noch im Bereich des parietalen Peritoneums vorfindet, hat bei den Amphibien auch an dieser Stelle die Abflachung Platz gegriffen.

¹ P. LANGERHANS, Untersuchungen über *Petromyzon Planeri*, in d. Berichten über d. Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft z. Freiburg i. Br. Bd. VI. (1873); Heft 3, pag. 43.

Übrigens ändert sich der Charakter des Epithels einigermaßen auch mit der Jahreszeit. Ich konnte zu der Zeit, in der ich die Untersuchung vornahm (erste Woche des Monat April), weder am frischen Präparat Flimmerbewegung wahrnehmen, noch war ich im Stande, an Schnittpräparaten unzweideutige Spuren eines vorhanden gewesen Besatzes von Flimmerhaaren aufzufinden. Dagegen hebt STANNIUS¹ ausdrücklich hervor, man könne im Mai bei beiden Geschlechtern von *Petromyzon*² an der zelligen Auskleidung der Bauchhöhle, namentlich am Ende derselben, Flimmerbewegung nachweisen.

Schlussbemerkung. Zur Erlangung einer raschen Übersicht der wichtigsten Ergebnisse dieser Untersuchung erlaube ich mir auf die im Text gesperrt gedruckten Stellen, so wie auf die mit Rücksicht hierauf angeordneten Abbildungen und deren Erklärung zu verweisen. Von einer nochmaligen Zusammenfassung der Resultate darf ich daher wohl Abstand nehmen.

Halle a. S., Anatom. Institut, Mitte August 1884.

Litteraturübersicht³.

- 1) ALTMANN, R., Über die Veränderungen des serösen Epithels am bloßgelegten Froschmesenterium. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XVI. pag. 111.
- 2) BALFOUR, F. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie. Zwei Bände. Übersetzt von B. VETTER. Jena 1880/81.
- 3) FÜRBRINGER, M., Zur Entwicklung der Amphibienniere. Heidelberg 1877.
- 4) — Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Exkretionsorgane der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. IV. pag. 1.
- 5) GOETTE, A., Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*). Mit Atlas. Leipzig 1875.

¹ STANNIUS, Zootomie der Fische, pag. 268.

² Jedenfalls *Petromyzon fluviatilis*, wie aus Anmerkung 4 hervorgeht.

³ In dieser Zusammenstellung sind nicht die Publikationen aller Autoren aufgeführt, die in dem Text überhaupt erwähnt wurden, sondern nur solche Arbeiten, welche direkt auf das Coelomepithel der Wirbelthiere und besonders der Amphibien Bezug haben und von mir benutzt werden konnten.

- 6) HERTWIG, O. und R., Die Coelomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jen. Zeitschr. f. Nat. Bd. XV. 1881.
 - 7) — O., Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Jen. Zeitschr. f. Nat. Bd. XV. pag. 286 und Bd. XVI. pag. 247.
 - 8) HIS, W., Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig 1868.
 - 9) — Die Lehre vom Binde-substanzkeim (Parablast). Rückblick nebst kritischer Besprechung einiger neuerer entwicklungsgeschichtlicher Arbeiten. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abth. 1882. pag. 62.
 - 10) LANGERHANS, P., Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Berichte über d. Verh. d. naturf. Gesellsch. z. Freiburg i. Br., Bd. VI, Heft III.
 - 11) NEUMANN, Die Beziehungen des Flimmerepithels der Bauchhöhle zum Eileiterepithel beim Frosche. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XI. pag. 356.
 - 12) NUSSBAUM, M., Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XVIII. pag. 1.
 - 13) OELLACHER, J., Über die erste Entwicklung des Herzens und der Pericardial- oder Herzhöhle bei Bufo cinereus. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. VII. pag. 157.
 - 14) RANVIER, L., Technisches Lehrbuch d. Histologie. Deutsche Übersetzung. 1.—6. Lfg. Leipzig 1877—1882.
 - 15) STRICKER, S., Untersuchungen über die ersten Anlagen in Batrachiereiern. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX. pag. 315.
 - 16) TOLDT, C., Lehrbuch d. Gewebelehre. Zweite Auflage. Stuttgart 1884.
 - 17) TOURNEUX, FR., Recherches sur l'épithélium des sereuses. Journ. de l'anat. et de la phys. 1874. pag. 66.
 - 18) — et HERMANN, Recherches sur quelques épithéliums plats dans la série animale. Ibid. 1876. pag. 199 und 386.
 - 19) WALDEYER, W., Archiblast und Parablast. Arch. für mikroskop. Anat. Bd. XXII. pag. 1.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIV u. XXV.

Die Figuren 1 — 33 beziehen sich auf Entwicklungsstadien und erwachsene Exemplare von Amphibien (*Bufo*, *Pelobates*, *Rana*, *Bombinator*, *Salamandra*).

Die Zeichen + und ++ bedeuten, dass die betreffenden Figuren bei gleicher Vergrößerung mit der Camera aufgenommen worden sind.

Fig. 1. Larve von *Bufo cinereus*, 2 mm lang, dreifach vergrößert. Die Linien bei den Ziffern *II* und *III* entsprechen der Richtung, in welcher die in Fig. 2 und 3 abgebildeten Schnitte geführt sind.

Fig. 2+. Querschnitt durch den 2 mm langen Embryo von *Bufo cinereus* in der Richtung bei *II* (Fig. 1). Camera-Zeichnung, SCHIECK Obj. I, Oc. 0, Abstand des Objektisches. — *ec* Ectoblast, *mes* Mesoblast, *D* Dotterzellen, *X* deutet die Stelle an, von der die bei stärkerer Vergrößerung gezeichnete Figur 10 entnommen ist.

Fig. 3+. Querschnitt durch dieselbe Larve bei *III* (Fig. 1), also weiter oralwärts. *d* ventrales Divertikel des Darmlumens, sog. Leberdivertikel; ventral von demselben haben sich die paarigen (dorsalen) Mesoblastlamellen noch nicht vereinigt.

Fig. 4. Larve von *Bufo cinereus*, etwa 3 mm lang, dreifach vergrößert. Die Linien bei den Ziffern *V* und *VI* entsprechen der Höhe, in welcher die in Fig. 5 und 6 abgebildeten Querschnitte geführt sind.

Fig. 5+. Querschnitt durch die in Fig. 4 abgebildete Larve bei *V*. Der Mesoblast, von dem sich der Segmentalgang *sg* (BALFOUR) abgeschnürt hat, erscheint in seinem ventralen Abschnitt beträchtlich höher, als in dem dorsalen. Von der Leibeshöhle ist noch keine Spur zu sehen.

Fig. 6+. Querschnitt durch dieselbe Larve in der Höhe von *VI* (Fig. 4), also viel weiter oralwärts. Ein deutlicher Spalt im Mesoblast ist vorhanden: die Leibeshöhle (*coe*). Die Ausdehnung derselben beziehungsweise ihrer zelligen Auskleidung ist durch den rothen Kontur deutlicher gemacht. *gl* Anlage des Glomerulus, durch welche die mediale Wand der Leibeshöhle in die Lichtung desselben eingebuchtet erscheint, *vn* Vorniere, *d* ventraler Divertikel der Darmhöhle (sog. Leberdivertikel), das in der ventralen Mittellinie unmittelbar vom Epiblast überbrückt wird.

- Fig. 7. Larve von *Pelobates fuscus* mit äußeren Kiemen, etwa 6 mm lang, dreifach vergrößert. Die mit den Ziffern *VIII* und *IX* bezeichneten Linien entsprechen der Richtung, in welcher die in den beiden folgenden Figuren 8 und 9 abgebildeten Schnitte geführt sind.
- Fig. 8+. Querschnitt durch die in Fig. 7 dargestellte Larve bei *VIII*. Mesoblasthälfthen ventral vereinigt. *coe* Coelom rechts, auf der linken Seite ist die Spaltung des Mesoblast noch nicht erfolgt, *v* venöses Gefäß (Stammvene, GOETTE).
- Fig. 9+. Querschnitt durch dieselbe Larve in der Höhe von *IX* (Fig. 7). *coe* Coelom, *v* Stammvene, *gl* Glomerulus der Vorniere.
- Fig. 10++. Segment der beiden äußeren Keimblätter (*ec* Ektoblast, *mes* Mesoblast) und des Dotters (*D*), dem in Fig. 2 abgebildeten Querschnitt von *Bufo cinereus* aus der seitlichen Leibesgegend bei *X* (Fig. 2) entnommen. Camera-Zeichnung: SCHIECK Obj. VII, Oc. 0, Abstand des Objektisches. Die Dimensionen sind in den mit ++ bezeichneten Figuren (Fig. 10—24, 29, 31, 34, 36 und 37) dieselben.
- Fig. 11++. Linke dorsale Partie des in Fig. 6 abgebildeten Querschnitts bei stärkerer Vergrößerung, um das Coelomepithel (*cep*) und besonders den verschiedenen Grad der Abflachung, wie er an den drei Wandbezirken desselben zu Tage tritt, zu erläutern. *gl* Anlage des Glomerulus der Vorniere.
- Fig. 12++. Viscerales Peritonealepithel (mittlerer Abschnitt des Dünndarms) mit Silber-Osmium-Mischung, $\bar{a}a$ $\frac{1}{3}\%$ behandelt von einer 1 cm langen *Pelobates*larve mit äußeren Kiemen.
- Fig. 13++. Dasselbe Gewebe, derselben Lokalität entnommen, von einer 1,2 cm langen Larve von *Pelobates* (äußere Kiemen rückgebildet). Behandlung wie in voriger Figur.
- Fig. 14++. Dasselbe Gewebe von einer 3 cm langen *Pelobates*larve.
- Fig. 15++. Zeigt die verschiedenen Zellformen des visceralen Peritonealepithels einer 7,5 cm langen *Pelobates*larve, wie sie auf dem in natürlicher Größe bei *a* wiedergegebenen, wenig ausgedehnten Bezirk zur Beobachtung kamen. Bemerkenswerth ist bei *c* die Gliederung des Epithels in Gruppen (*gg*), die durch die gleiche Form und Anordnung ihrer Elemente sich kennzeichnen.
- Fig. 16++. Viscerales Peritonealepithel (mittlerer Abschnitt des Dünndarms) einer vierbeinigen *Pelobates*larve (Länge 6 cm, Schwanz in Rückbildung begriffen).
- Fig. 17++. Dasselbe Gewebe von derselben Stelle einer vierbeinigen *Pelobates*larve (Länge 3 cm, Schwanz fast ganz zurückgebildet).
- Fig. 18++. Dasselbe Gewebe von einem Knoblauchkröschchen (*Pelobates fuscus*) nach der Metamorphose, von 2,5 cm Rumpflänge. *d* dunkle, körnige Zellen. Behandlung wie in den vorhergehenden Figuren, mit Silber-Osmium-Mischung.
- Fig. 19++. Dasselbe Gewebe (Dünndarm) von einer dreibeinigen Froschlarve (*Rana esculenta*), deren rechte vordere Extremität noch nicht durchgebrochen war.

- Fig. 20++. Dasselbe Gewebe (Dünndarm) von einem Fröschen (*Rana esculenta*) nach vollendeter Verwandlung. *d* wie in Fig. 18.
- Fig. 21++. Dasselbe Gewebe vom Magen desselben Exemplars. *d* wie in Fig. 18, *dp* ein Zellenpaar, jedenfalls durch Theilung entstanden.
- Fig. 22++. Dasselbe Gewebe (Dünndarm) von einer einjährigen *Rana fusca* (im März frisch eingefangen). Die in Fig. 18, 20 und 21 mit *d* bezeichneten dunkelkörnigen Elemente erscheinen hier heller mit deutlichem Kern (*d'*), oder sie reduciren die Silber-Osmium-Mischung nicht intensiver als die älteren Elemente, von denen sie jetzt nur mehr durch ihre glatteren Umrisse sich unterscheiden (*d''*).
- Fig. 23++. Dasselbe Gewebe (Dünndarm) von einem 3 cm langen Fröschen (*Rana exculenta*); gleicht im Wesentlichen demjenigen von älteren Individuen.
- Fig. 24++. Dasselbe Gewebe mit sternförmigen Pigmentzellen (*st*) durchsetzt. Dünndarm eines einjährigen Exemplars von *Rana fusca* (im März frisch eingefangen).
- Fig. 25. *A.* Dünndarmschlinge einer älteren Froschlarve, mit verdünnter Salpetersäure behandelt, um die nach dieser Behandlung auftretenden hellen spindelförmigen Felder — zwei derselben sind in der Zeichnung sichtbar — zu zeigen. — *B.* Viscerales Peritonealepithel außerhalb des Bereiches dieser Felder, *C* dasselbe unmittelbar über denselben.
- Fig. 26. Mesenterialepithel neben und über einem Blutgefäß (Vene) mit Blutkörperchen (*bk*) von *Salamandra maculata*. Silber-Osmium-Mischung, Camera-Zeichnung.
- Fig. 27. Viscerales Peritonealepithel (Dünndarm) neben und über einer Arterie von *Rana esculenta*.
- Fig. 28++. Die Abbildungen *a—d* beziehen sich auf die Lunge und das pulmonale Pleuraepithel einer 1 cm langen *Pelobates*larve. *a* Lunge vergrößert (1 mm im Längsdurchmesser). *b*, *c* und *d* Epithel der Pleura pulmonalis. *b* gehört der dorsalen oder ventralen Lungenfläche an (Lungenepithel durchscheinend), *c* dem lateralen oder medialen Rande, *d* dem hinteren Blindsack der Lunge.
- Fig. 29. Viscerales Pericardialepithel, zweischichtig, von einer 7 cm langen *Pelobates*larve. *ob* oberflächliche Lage, *t* tiefe Schicht desselben.
- Fig. 30++. Dasselbe von der Hinterfläche der Herzkammer einer ausgewachsenen *Rana esculenta*. *ob* oberflächliche, *t* (in rothen Umrisen) die tiefe Lage desselben.
- Fig. 31. Flimmerinsel von dem parietalen Peritoneum der vorderen Bauchwand von *Bombinator igneus* (weibliches Exemplar). Silber-Osmium-Mischung, Alaunkarmin.
- Fig. 32++. Parietales Peritonealepithel (*pe*), von der Wand der *Cysterna lymphatica magna* eines erwachsenen Exemplars von *Bufo cinereus*, *t* zellige Auskleidung des Lymphraumes, *ec* kraterförmige Vertiefung (»Stoma« der Autoren), auf deren Grunde Andeutung einer Kittlinie. Von Kernen in der Umgebung der Vertiefung war hier nichts wahrzunehmen. Auch die Andeutung einer Kittlinie auf dem Grunde

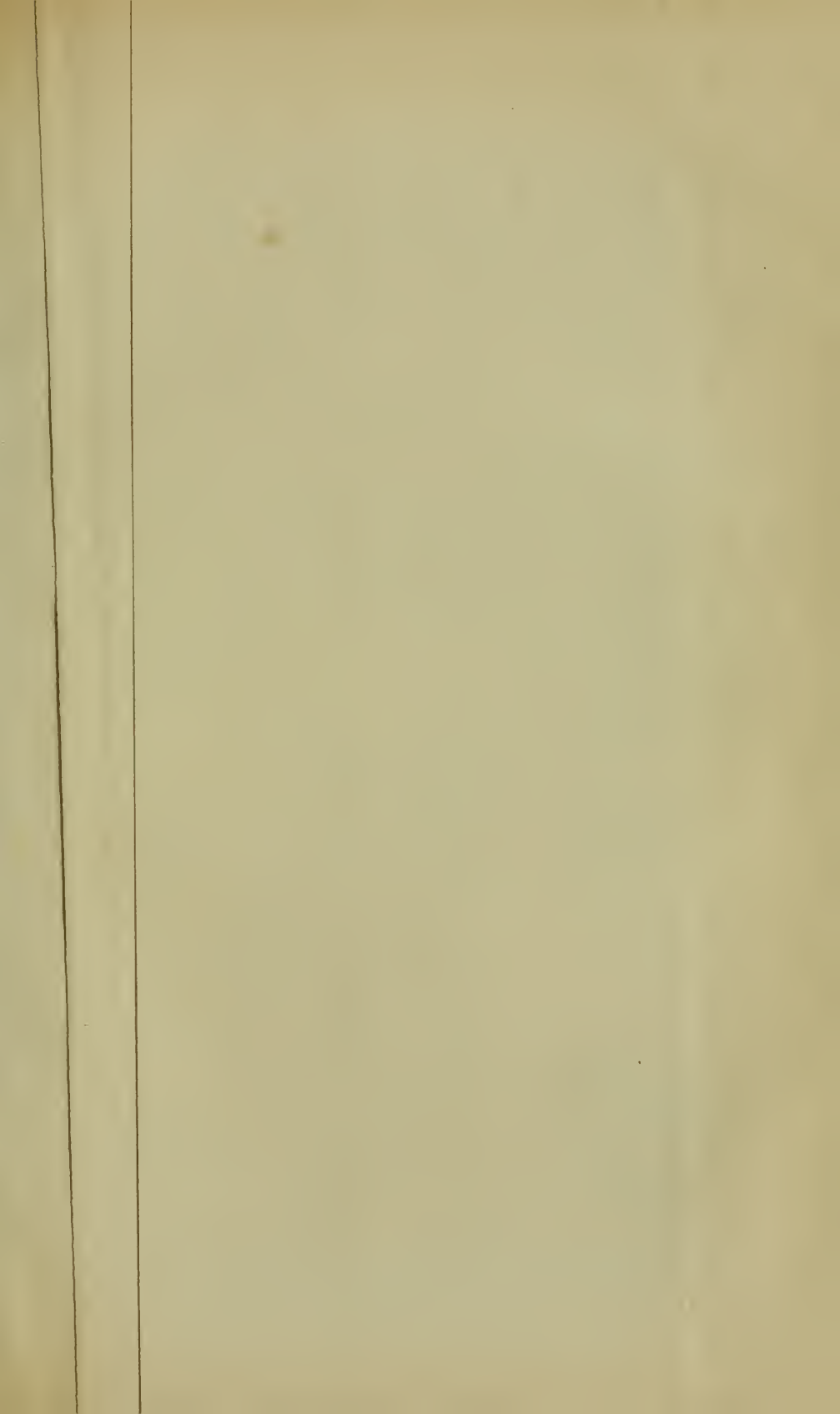
derselben spricht dafür, dass die Assimilation an die Umgebung hier schon Platz gegriffen hatte.

Fig. 33. Ein gleiches Gewebstückchen nach Behandlung mit Osmium, Bleichung durch Wasserstoffsperoxyd und nachfolgender Imprägnation mit *Argentum nitricum*. Das Protoplasma der Bindegewebszellen (*bz*) und der im Bereich eines Stoma gelegenen Zellen (*d*) hebt sich wegen seiner intensiven Bräunung von der faserigen Zwischensubstanz deutlich ab.

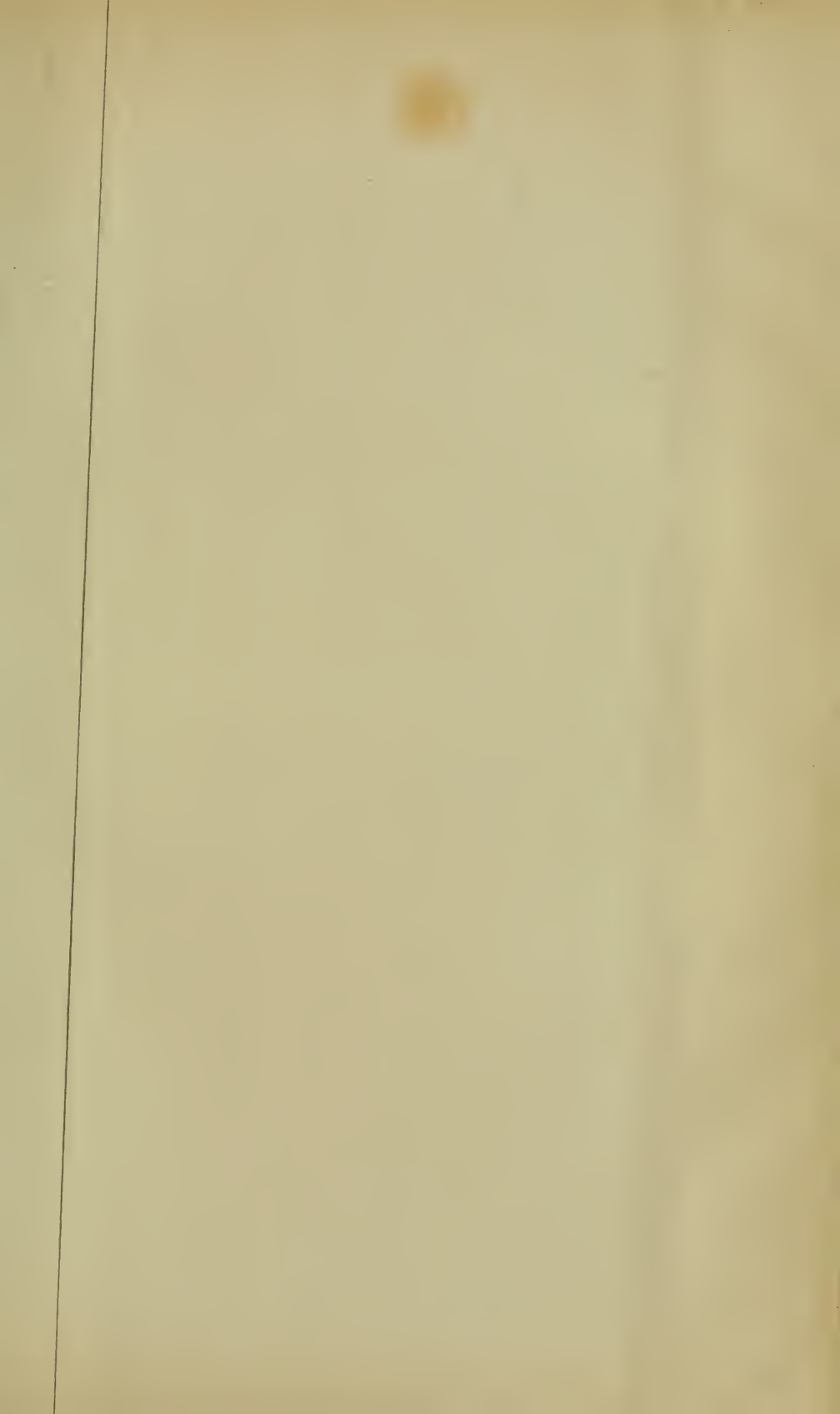
Die Figuren 34 und 35 beziehen sich auf *Petromyzon fluviatilis*.

Fig. 34++. Parietales Peritonealepithel von *Petromyzon fluviatilis*. — *A* auf dem Durchschnitt, *B* und *C* von der Fläche.

Fig. 35++. Viscerales Peritonealepithel von dem Mitteldarm des Flussneunauges.









ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch - Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte](#)

Jahr/Year: 1885

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Solger Bernhard

Artikel/Article: [Studien zur Entwicklungsgeschichte des Coeloms und des Coelomepithels der Amphibien. 494-528](#)