

Beiträge zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung des Selachierdarmes.

Von

Hans Petersen, cand. med.

(Aus dem Anatomischen Institut zu Jena.)

Hierzu Tafel 4—6 und 18 Figuren im Text.

Teil II: Magen- und Spiraldarm.

Einleitung.

Der Gedanke, daß die verschiedenen Schleimhautdifferenzierungen, Falten und deren Modifikationen und Derivate und die Drüsen des Darmkanals einander homolog sind, rührt von EDINGER her, und unter anderen hat sich ihnen auch BIZZAZZO angeschlossen. CATTANEO und REDEKES Arbeiten bestritten das, insbesondere die Tatsache, daß die Drüsen aus den Falten (Krypten) abzuleiten seien. Da beide aber die Kontraktionsfalten, die bei der Kontraktion der äußeren Muskulatur innen sich bildenden Falten — also ganz ephemere Gebilde — in die morphologische Betrachtung einführen, waren ihre Argumente gänzlich verfehlt. Insbesondere wurde ein Gegensatz von Drüsen und Falten nicht scharf betont.

Auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Studien insbesondere kann ich nun die Auffassung bestätigen, die eine Homologie der Faltenbildungen und der Drüsen aufs schärfste ablehnt und daher auch einen phylogenetischen Konnex der Drüsen mit den Falten leugnet.

Wir müssen unterscheiden zwischen Oberflächenvergrößerung durch Erheben von Zotten und Falten, die dann mancherlei Komplikationen erleiden können, und der Ausbildung einer Drüse, die, sich von der Schleimhautoberfläche entfernend, in die Tiefe sich senkt. Das erste: unendlich variierende Bildungen, die in ihren verschiedenen Formen sich bunt auf die Tiergruppen verteilen, so daß Ähnlichkeiten bis Uebereinstimmungen bei weit voneinander entfernten — größte Verschiedenheit bei sehr nahe verwandten Tieren sich zeigen, Bildungen also, die auf umgestaltende Einflüsse außerordentlich rasch reagieren.

Das zweite: konstante Organe, die im allgemeinen bei den verschiedenen Gruppen charakteristische Eigenarten zeigen.

Dieser Gegensatz prägt sich auch in der Entwicklung aus. Die Drüsen wachsen als allseitig scharf umgrenzte Knospen in die Tiefe, die Falten wölben sich empor.

Das sind die allgemeinen Gesichtspunkte, die sich bei dem Studium der Objekte ergaben und unter denen die Resultate ausgearbeitet wurden. Es wurden nur die Verhältnisse bei den Selachiern berücksichtigt und auf diese beziehen sich meine Folgerungen zunächst. Daß sich eine scharfe Scheidung von Faltenorganen und Drüsenorganen auch bei anderen Gruppen durchführen läßt, unterliegt keinem Zweifel, wenn auch über die speziellen Ergebnisse hier nichts gesagt sein kann.

Spezielle Ausführung.

Im Gegensatz zu den höheren Vertebraten unterliegt die aufgenommene Nahrung bei den im Wasser lebenden niederen Formen, auch bei den Selachiern, bis zum Verlassen des Oesophagus keinen Einflüssen, die chemisch verändernd auf sie einwirken. Die Zähne erfaßten die Beute, zertrümmerten die harten Schalen der Mollusken, die Panzer der Kruster; Schleim wurde sezerniert und umhüllte die verschiedenen Bestandteile der Nahrung, die durch den, lediglich die Rolle eines muskulösen Zuleitungsschlauches spielenden Oesophagus in den Magen glitten. Hier unterliegen sie der ersten Phase der Verdauung, und verschiedene Bestandteile (Fett nach REDEKE, Wasser) werden resorbiert.

So sehen wir denn auch die Schleimhaut des Magens in einer ganz anderen Weise entwickelt, als wir sie im Oesophagus kennen gelernt haben. Drüsen, die, von schleimsezernierenden Becherzellen abgesehen, dem oralen Teil des Vorderdarmes fehlen, sind als Produzenten des Magensaftes, reichlich entwickelt und auch das Epithel ist in besonderer Weise differenziert.

Dieses wollen wir zuerst betrachten:

Es ist das für die Wirbeltiere charakteristische, mit dem „Pfropf“ versehene hohe einschichtige Epithel. Ueber die Natur dieses Gebildes ist schon viel hin und her diskutiert worden (vergl. OPPEL I, p. 11); ich schließe mich der Ansicht an, daß der Pfropf ein für die Magenepithelzelle charakteristisches permanentes Zellorgan ist, eine Ansicht, die von der Mehrzahl der Forscher jetzt angenommen sein dürfte. Solange wir nicht exakte,

auf chemischer Kenntnis basierende mikrochemische Methoden haben, ist es müßig, über die substanzielle Natur dieser Bildung zu streiten. Die Anlage des Pfropfes findet schon in sehr früher embryonaler Zeit statt. Bei einem Embryo von 65 mm, bei dem die Falten des Darmes zuerst anfangen sich zu bilden, ist er bereits deutlich erkennbar. Er bildet eine niedrige hyaline Kappe, die nur undeutlich gegen die untere Partie der Zelle abgegrenzt ist. Ich bilde ihn von einem Embryo von 120 mm Kopf-Schwanzlänge ab. Bei verschiedenen Arten ist die Ausdehnung, in welcher er das vom Kern bis zur freien Oberfläche reichende Ende der Zelle einnimmt, verschieden. Das bestimmt wesentlich das Aussehen des betreffenden Epithels, weniger seine absolute Größe. Bei *Acanthias vulgaris* reicht er sehr weit in die Zelle hinein, den im übrigen langgestreckten Kern am einen Pol leicht eindrückend, bei anderen, *Raja clavata* z. B., ist er in geringerem Maße entwickelt. Er sitzt der Zelle nicht flach auf, sondern verhält sich zu ihr wie das Ei zum Eierbecher. Wo die freien Ränder des „Eierbechers“ sich berühren, ist ein Schlußleistennetz gut entwickelt, das besonders nach der Eisenhämatoxylinfärbung deutlich wird.

KOLSTER beschrieb aus dem Epithel der Magenschleimhaut von *Centrophorus granulosus*, eines Spinaciden, mit Granulis gefüllte Becherzellen, die, dem Verbande des gewöhnlichen Magenepithels eingefügt, von diesem beträchtlich sich unterscheiden. Mit acidophilen, verschieden großen, oft zusammenfließenden Granulis angefüllt, besitzen sie einen sichelförmigen, ins Räumliche übertragen, napfförmigen Kern, und unterscheiden sich nur dadurch von anderen Becherzellen, wie wir z. B. im Oesophagus kennen gelernt haben, daß sie, gerade wie die Magenepithelzellen, einen langen Fortsatz besitzen.

Diese Zellen, mit allen Einzelheiten, wie sie KOLSTER angegeben hat, habe ich bei 2 weiteren Arten aufgefunden, *Acanthias vulgaris* und *Squatina angelus* (*Rhina squatina*). Der Befund ist genau derselbe: derselbe Fortsatz nach unten, den man nur auf günstigen Schnitten zu sehen bekommt, derselbe Kern und dieselben acidophilen, sich aber auch mit Eisen- und Chromhämatoxylin färbenden unregelmäßigen Granula. Bei *Acanthias* sind sie besonders an der Cardia reichlich, während sie bei *Squatina* über den ganzen Magen verteilt sind und in der Pars pylorica häufiger werden. Bei diesem Tier sind sie überhaupt in großer Zahl vorhanden, bei *Acanthias* im übrigen Magen nur spärlich und in der Pars pylorica fehlend. Auch im geschichteten Platten-

epithel, das an der Cardia mit dem Magenepithel zusammentrifft, findet man sie.

Ueber ihre embryonale Entwicklung konnte ich nichts in Erfahrung bringen. Bei einem Embryo kurz vor der Geburt (äußerer Dottersack vollkommen verschwunden, innerer sehr klein) fehlten sie.

OPPEL beschreibt ein ähnliches Verhalten, „große kugelige Becherzellen“, von *Lophius piscatorius*. Ich sehe nicht ein, inwiefern das ein „Verstoß gegen die Regel, daß das Magenepithel ein Epithel sui generis ist“ sein soll, die Magenellen bleiben doch, was sie sind, diese anderen Elemente zeigen nur, wie verschieden eine pfropftragende Magenepithelzelle von einer richtigen Becherzelle ist, allen denen, die bis in die neueste Zeit an der Schleimsekretion der Magenepithelien festhalten. Sie auch hier bei den Selachiern für „versprengte Halszellen zu halten“, hat man auch nicht die geringste Berechtigung, beide sind so verschieden voneinander, wie überhaupt nur zwei Abkömmlinge von Epithelzellen sein können.

Neben dem Epithel und seinen Derivaten, den Drüsen, treten die übrigen Schichten des Magens an Eigenart der Ausbildung zurück. Die Muskulatur habe ich schon zusammen mit der des Oesophagus behandelt, und den Wechsel in der Anordnung und Dicke der Schichten, der bei *Acanthias* in der Wand des unteren Drittels des absteigenden Magenastes stattfindet, besprochen. Die glatte Ringmuskelschicht, die an Dicke stark zunimmt, setzt sich in noch stärkerer Ausbildung auf den aufsteigenden Magenschenkel fort, am Pylorus zu besonderer Mächtigkeit anschwellend.

Die Submucosa ist sehr locker gebaut und von dem Bindegewebe der Mucosa durch eine deutliche Muscularis mucosae abgegrenzt. Zahlreiche weite Gefäße verlaufen in ihr, während in der Mucosa solche geringeren Kalibers außerordentlich reichlich entwickelt sind.

Zwischen den Drüsenschläuchen scheint das Bindegewebe oftmals ganz zu verschwinden, so sehr beherrschen die Blutgefäße das Bild. Bis dicht unter das Magenepithel treten sie, dessen Basis oft ihre Wand unmittelbar berührt. So sehen wir, wie einem regen Stoffwechsel des Epithels und der Drüsenzellen Möglichkeit gegeben ist. Wir hatten schon oben kurz erwähnt, daß das Bindegewebe der Magenschleimhaut bei *Raja clavata* sich noch bei alten Exemplaren aus anastomosierenden Zellen aufbaut. Bei *Acanthias* ist das in der Jugend der Fall, bei alten Tieren sehen wir dicke Fibrillen in Menge entwickelt.

Lymphoide Infiltrationen fand ich in der Pylorusschleimhaut von *Scyllium stellare* (Taf. 5, Fig. 5).

Die Innenfläche des Magens der Selachier zeigt das von anderen Wirbeltieren her bekannte „sammetförmige“ Aussehen, hervorgerufen durch zahlreiche kleine, für das bloße Auge als solche meist nicht erkennbare Einsenkungen, die Magengrübchen oder Krypten. Sie bilden das Relief der Schleimhaut, gleichwertig den Zotten und Längsfalten und Krypten des Darmes, zu denen meist in größeren Dimensionen erkennbaren Verhalten, im Pylorusteil ein kontinuierlicher Uebergang gebildet wird.

Nun werden bis in die neueste Zeit jene Falten, die bei der Kontraktion der äußeren Muskelschicht entstehen, als Relief der Schleimhaut beschrieben und mit jenen anderen konstanten Bildungen zusammengeworfen.

Selbst OPPEL zitiert fortwährend derartige Angaben von CATANEO und eine von RETZIUS, ohne auf die ephemere Natur dieser Gebilde hinzuweisen und daß ihnen irgend ein Wert für die morphologische Betrachtung nicht zukommt.

JUNG gibt 1899 von der Magenschleimhaut von *Scyllium canicula* folgende Beschreibung: „Muqueuse stomacale: Elle se distingue, à l'oeil nu, de la précédente par sa couleur jaune ou rougeâtre, selon qu'on la considère sur un estomac vide ou rempli d'aliments et en pleine activité, puis surtout par son système de plis. Ceux-ci sont en partie la continuation des plis longitudinaux de l'oesophage; toutefois ils en sont toujours distincts à l'origine du sac stomacale par leur plus grande largeur et la plus forte saillie qu'ils font dans la cavité de l'organe.“ Also auch hier werden die konstanten Bildungen des Oesophagus, die bekanntlich eine zarte Längskannellierung bilden, und nur von der Mucosa (nicht Submucosa) gebildet werden, zusammengeworfen mit den Kontraktionsfalten des Magens. Die Arbeit von REDEKE besteht zu einem großen Teil daraus, daß die Krypten mit den Kontraktionsfalten verwechselt und beide Begriffe nun noch mit dem der Drüsen vermengt werden, ohne daß auch nur der geringste Versuch gemacht wird, diese Dinge auseinanderzuhalten. Hier nur die sprechendste Stelle: „In het min of meer zakvormige cardiale aanvangsdeel van de maag vormt het slijmvlies talrijke hooge plooiën, die nu eens en vrij regelmatig verloop evenwijdig aan haar lengteas bezitten (*Acanthias*, *Rajiden*) dan weer nagenoeg evenwijdige zigzaglijnen vormen (*Trygonen*) of eindelijk in hun grillige kronkels en sinusiteiten aan de win-

dingen van een hersenoppervlak doen denken (Carcharias, Scylliden). Op het einde der pars pylorica worden zij vlakker en verwagen ten slotte geheel.“ Die ausführliche Beschreibung der Pylorusverhältnisse auf p. 293 und 294 will ich hier gar nicht anführen, nur so viel, daß die Anwesenheit von Vertiefungen (wirkliche Krypten) auf der Höhe der Kontraktionsfalten als Beweis gegen die Ableitung von Drüsen aus Krypten benutzt wird.

Auch KOLSTER (1907) scheint diese Dinge nicht genau zu trennen. Er beschreibt das Aufhören der Drüsenschläuche im aufsteigenden Magenschenkel. „Schließlich verschwinden die Schläuche ganz. Anstatt ihrer treten nun eine Strecke hindurch unregelmäßige Falten an der Mucosa auf, welche den Uebergang zum eigentlichen Darm vermitteln.“ Das sind die bei alten Exemplaren auch makroskopisch schon ganz gut erkennbaren Krypten, die im Pylorusteil weiter werden und so den ebenso gestalteten Darmverhältnissen gleichen. Später heißt es dann vom Embryo: „Der weitaus größte Teil des Pylorusarmes zeigt nur grobe längsverlaufende Falten.“ Das sind doch sicher wieder die Kontraktionsfalten.

Es dürfte deshalb nicht unnötig sein, diese Dinge hier nochmals zu erläutern.

Die Magenwand besteht bekanntlich aus zwei Säcken, der äußeren Muskulatur und der inneren Schleimhaut, die durch eine lockere Schicht, die Submucosa, verbunden sind, die eben durch diese ihre lockere Beschaffenheit die Verschiebbarkeit beider Schichten gegeneinander, bis zu gewissen Grenzen natürlich, gewährleistet. Der äußere Sack ist kontraktile, der innere nicht. Soll der ganze Magensack also fassungsfähig sein, so muß die innere Schicht, die Schleimhaut, eine so große Fläche haben, als der größten Ausdehnung der Muskulatur entspricht. Ist die Muskulatur also nicht maximal gedehnt, so wirft sich die Schleimhaut in Falten.

Schneidet man die Wand an einigen Stellen an oder den ganzen Magen auf, und wirft ihn lebend in die Fixierungsflüssigkeit, so kontrahiert sich die Muskulatur sehr stark und man erhält die schönsten Längsfalten, Zickzacklinien und „Gehirnwindungsbilder“, was man alles an ein und derselben Tierart sehen kann. Schneidet man nicht auf, so erhält man (wenn der Magen nicht prall gefüllt ist) bei langgestreckten Mägen vorwiegend Längsfalten, bei kurzen und dicken vorwiegend geschlängelte Falten. In jeder Anweisung über mikroskopische Technik wird empfohlen,

derartige flache Gebilde mit einer Muskulatur vor dem Fixieren aufzuspannen, doch nur, um keine Falten zu bekommen. Dasselbe erreicht man, wenn man den Magen aufspritzt oder ihn an schon länger toten Tieren oder solchen mit prall gefüllten Magen untersucht.

Da der Magen der Selachier speziell sehr erweiterungsfähig ist, so sieht man ihn ohne spezielle Hilfsmittel auch in ziemlich gefülltem Zustande selten ganz ohne Falten.

Im embryonalen Leben wächst von einem bestimmten Zeitpunkt an die Magenschleimhaut sehr stark, und da die Muskulatur auf einem mittleren Kontraktionszustand beharrt, sehen wir sein Lumen sternförmig, bei älteren Embryonen sind die Falten relativ kleiner und auch zahlreicher. Solange bis der Magen in Funktion tritt, bleibt dieser Zustand natürlich bestehen und kann dann für gewisse Entwicklungsvorgänge — die Magendrüsensknochen erscheinen zuerst am Grunde dieser Falten — eine gewisse, vielleicht auf irgend welchen rein mechanischen Ursachen (Pressung und Dehnung im Gewebe) beruhende Bedeutung gewinnen.

Für unsere Betrachtungen, die hauptsächlich das Verhältnis der verschiedenen Formen der Schleimhautskulptur sowie Drüsen gegeneinander betreffen, haben diese Dinge natürlich keine weitere Bedeutung.

Es dürfte zweckmäßig sein, hier über die, für die verschiedenen Teile des Magens anzuwendende Nomenklatur einiges zu sagen. Meist werden diese so bezeichnet, daß man den absteigenden Magenschenkel Cardiateil mitunter auch Fundusdrüsenregion nennt, den aufsteigenden Pylorusteil oder Pylorusregion. Diese Bezeichnungen werden aber zugleich für in bestimmter Weise ausgebildete Partien der Schleimhaut gebraucht, ohne daß die Begriffe sich in beiden Fällen decken. So ist bei Rajiden, Spinaciden, Rhiniden (Squatiniden) die drüsentragende Schleimhaut noch eine Strecke weit im aufsteigenden Magenschenkel zu finden, in der Pars pylorica der meisten Autoren, welche Bezeichnung zu gleicher Zeit für den Teil der Schleimhaut angewendet wird, der der Drüsen entbehrt. Ich schlage deshalb folgende Bezeichnungen vor: Rein topographisch unterscheidet man den absteigenden und den aufsteigenden Magenteil. Die Schleimhaut ist in dreimal verschiedener Weise entwickelt. An der Cardia herrschen besondere Zustände, den Teil nenne ich Cardia (Pars cardiaca), dann folgt die Region der Drüsen, der Fundus, und den Rest, der wieder in besonderer Weise entwickelt ist, bildet

die Pars pylorica (Pylorus); diese drei Bezeichnungen bleiben also auf besonders ausgebildete Teile der Schleimhaut beschränkt, ohne über die Ausdehnung dieser Teile im Magen etwas auszusagen.

Allen drei Modifikationen der Schleimhaut gemeinsam sind die Krypten, wenn auch in verschiedener Gestaltung, worauf gerade die Besonderheit einer jeden Region sich gründet. Sie sind zu definieren als kreisförmige, ellipsoide oder unregelmäßige Einsenkungen, die vom pfropftragenden Magenepithel ausgekleidet sind. Die Falten zwischen den Vertiefungen sind oben kuppelförmig gewölbt, ein Bild, das aber verschwindet, wenn man den Magen mit der Fixationsflüssigkeit stark füllt, wodurch alle Wandteile stark gedehnt werden. Man hat dann eine ebene Epitheloberfläche mit kesselförmigen, entsprechend weiter voneinander entfernten Einsenkungen.

Betrachtet man das Epithel von der Höhe der Falte bis zum Grunde der Krypte, so findet man die höchststehenden Zellen lang, schmal, mit großen Pfröpfen und langen Basalfortsätzen, die unten nicht sehr dicht zusammenlagern. Nach unten zu wird der Stiel immer kürzer und die unteren Enden mit dem Kern legen sich dachziegelförmig übereinander, während der Pfropf stets senkrecht auf der Oberfläche stehen bleibt, wodurch eine eigenartige Knickung der Zelle herbeigeführt wird. Nach unten zu wird der Pfropf immer kürzer, bis im Durchschnitt (bei Acanthias) zu etwa $\frac{1}{3}$ der Länge eines solchen von der Faltenkuppe.

Am Grunde der Krypten sind Mitosen nicht allzu selten, an den übrigen Strecken des Epithels fehlen sie. Wir werden an die Bizzozerosche Theorie von der Regeneration des Magenepithels erinnert. Auf eine Diskussion dieser Dinge möchte ich mich hier nicht einlassen. Sie hat mit unserem Thema, der morphologischen Betrachtung der Schleimhautgestaltung zunächst nichts zu tun. Betrachten wir jetzt nacheinander die drei obengenannten Abschnitte der Schleimhaut.

Die Cardia ist meist von geringer Ausdehnung. Embryonal erhält sich hier der schon mehrfach erwähnte Epithelverschluß des Oesophagus am längsten. Sehr spät (Embryo von 190 mm Acanthias) erfolgt die Auflösung. Magen- und Oesophagusschleimhaut sind zu dieser Zeit in ihren Besonderheiten fertig. Zwischen beiden bildet die Mucosa und Submucosa einen Ring, in dem ein solider Epithelpfropf sitzt. Von dem sich bildenden Lumen aus werden mit geschichtetem Epithel ausgekleidete Schläuche in die Unterlage getrieben.

An der Cardia des ausgebildeten Magens erscheint ein eigenartiges Nebeneinander von Magen- und geschichtetem Plattenepithel, das man sich dadurch entstanden denken kann, daß sowohl Magen wie Oesophagusepithel von der Region des Verschlusses Besitz ergriffen und nun eine Grenze zustande kam, die am besten mit einer Knochennaht der menschlichen Schädeldecke (z. B. Lambda- oder Koronarnaht) verglichen werden könnte. Häufig sieht man Magenepithel auf einer geschichteten Unterlage, so daß eine Kuppe zwischen zwei Krypten aus geschichtetem Epithel besteht, oder eine Kuppe von Magenepithel zwischen mit geschichtetem Epithel ausgekleideten Vertiefungen zu erblicken ist, oder die eine Wand einer Krypte erscheint aus geschichtetem Epithel, die andere aus Magenepithel bestehend; und noch andere Bilder bekommt man zu sehen. Dabei ist die Grenze beider Epithelarten dann keine gerade, sondern das Oesophagusepithel läuft keilförmig unter dem Magenepithel aus. Man kann sich mit Leichtigkeit konstruieren, wie solche Bilder zustande kommen. Auch KOLSTER beschreibt ähnliche Befunde.

Das Charakteristische an der Cardiazone sind die Krypten, lange enge Schläuche, oft unten gegabelt, mit Magenepithel ausgekleidet. Vor der Magenepithelzone bestehen Zapfen aus ge-

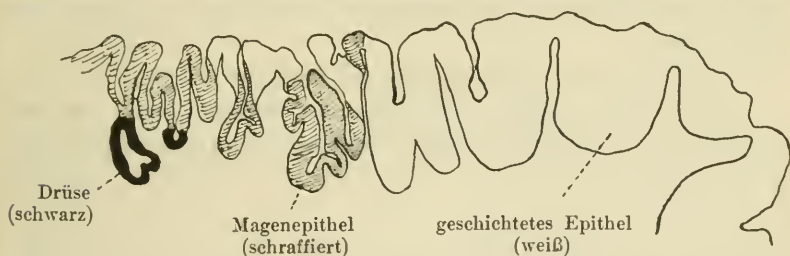


Fig. 1.

Fig. 1. Cardia von Acanthias. Schwache Vergrößerung.
 Fig. 2. Epithelüberschiebung Acanthias. Vergr. Zeiß E.

schichtetem Epithel, oft mit einem engen Lumen versehen, diese Partie wäre aber eigentlich noch zum Oesophagus zu rechnen (Fig. 1 und 2, Taf. 4, Fig. 1). Soweit die eigenartigen Krypten bestehen, reicht die Zone der Cardia, mit der ersten Drüse beginnt der Fundus.

Hier sind die Krypten nur gering entwickelt. Sie sind in ein oder mehrere Trichter ausgezogen, in



Fig. 2.

deren Grund die Drüsen münden. Bei *Acanthias* mündet je eine Drüse in einen Trichter, in die ganze Krypte bei alten Tieren 3—5. Bei anderen Selachiern ist die Drüse im Halsteil verzweigt und so münden mehrere Drüsen in einen Trichter (*Raja maculata* nach OPPELS Abbildung). Bei den von mir untersuchten Formen habe ich das nicht gefunden.

Die Drüse besteht aus 2 Teilen, dem Hals und dem Drüsenkörper. Ersteren setzen wenige (*Acanthias* 2—3 übereinander) kleine, meist eng zusammengedrückte Zellen zusammen mit einem Kern, der von dem der Magenepithelzellen nicht sonderlich abweicht. Das Lumen ist in diesem Teile der Drüse eng, da die im Längsschnitt in fächerförmiger Anordnung erscheinenden Zellen stark gegen das Lumen vorspringen und in der Regel auch in der Kontur der Epithelbasis einen deutlichen Absatz des Halses von der Krypte wie der Drüse bewirken.

Bei verschiedenen Formen sehen die Drüsen verschieden aus. Manchmal sind zwei Zellarten im Körper ausgebildet ¹⁾, von denen eine flach, mit abgeplattetem Kern, trübem Zelleib, den oberen Teil des Drüsenkörpers, die andere, kubisch, mit rundem Kern und zahlreichen Granulis im Zelleib, die untere Partie des Körpers einnehmen. Diese Granula häufen sich dicht an der dem Lumen zugekehrten Oberfläche und fehlen in der Partie zwischen Kern und Zellbasis.

Betrachten wir die verschiedenen Formen:

Acanthias vulgaris: Hals kurz, Körper kurz, dick mit weitem Lumen; eine Zellart ohne Granula; Zellen gegen das Lumen zu halbkugelig vorragend, Körper selten verzweigt; Krypten weit, tief.

Galeus canis: Hals ziemlich lang, Körper lang, vielfach gewunden, zwei Zellarten nicht halbkugelig vorragend; Krypten eng, wenig tief. Granula der unteren Zellen sehr groß.

Scyllium stellare: Hals lang, Körper kurz, dick, unverzweigt, eine Zellart, Zellen gegen das Lumen halbkugelig, Krypten denen von *Acanthias* ähnlich.

1) KOLSTER unterscheidet danach Körper und Grund, OPPEL bezeichnet den ganzen Drüsenteil abwärts vom Hals mit Grund. Wäre es nicht praktischer, wenn man vom Hals redet, vom Körper der Drüse zu sprechen, und in dem Falle, wo zwei räumlich getrennte Zellarten entwickelt sind, von einem Ober- und Unterkörper zu reden?

Squatina angelus (Rhina): Hals sehr kurz, mitunter überhaupt nicht zu entdecken, Körper kurz, unverzweigt, weites Lumen, eine Zellart, Zellen nicht halbkugelig; Krypten zwischen den extremen Formen (*Acanth.*, *Raja*) die Mitte haltend.

Raja clavata: Hals kurz, sehr lange und dünne Körper, reich verzweigt, zwei Zellarten, Granula klein; Krypten eng, kurz.

Raja batis wie *clavata*.

Raja radiata wie *clavata*.

Während über die Gestalt der fertigen Drüsen bereits eine ganze Reihe von Beobachtungen existieren, liegen solche über ihre Genese nicht vor. Diese vollzieht sich bei *Acanthias vulgaris* in folgender Weise:

Schon früh haben die Magenepithelzellen einen Pfropf erhalten. Zu dieser Zeit (Embryonen von 55–70 mm) liegen die Zellen des Epithels sehr dicht. Ihre Kerne bilden ein breites Band, in seiner Höhe ungefähr der doppelten Länge eines Kernes entsprechend. D. h., es erreichen nicht alle Zellen die freie Oberfläche, sondern viele bilden eine untere Schicht und entbehren des Pfropfes. Diese lassen die Magendrüsenzellen aus sich hervorgehen. Sie wandern aus, ein kurzer, halbkugeliger Fortsatz ragt aus dem Epithel heraus, vergrößert sich, der Kern rückt nach. Andere dicht daneben liegende tun dasselbe, so daß eine Knospe an der Epithelbasis zum Vorschein kommt. Die Zellen bleiben mit einem lang ausgezogenen Ende zunächst noch mit dem übrigen Epithel in Verbindung. Immer mehr Zellen rücken nach und drängen die erst ausgewanderten weiter. Sind ungefähr ein Dutzend Zellen ausgewandert, so erfolgt die erste Bildung eines Lumens von der freien Oberfläche des Epithels her und erst spät auf die untersten Partien der Knospe sich fortsetzend. Die das Lumen direkt begrenzenden Pfropfzellen werden dabei in eine etwas schräge Stellung gebracht.

Dabei entstehen die Halszellen, nämlich so, das beim Durchreißen des Epithelverbandes, den wir uns wesentlich unter dem Zug der nach unten drängenden Zellen erfolgend, vorzustellen haben, die Zellen, die, nicht ausgewandert, die untere Schicht des Epithels bildeten, jetzt das neu entstandene Lumen begrenzen und des Pfropfes entbehren.

Das weitere Wachstum der jungen Drüse erfolgt zum Teil sicher durch Teilung der die Knospen bildenden Zellen, zum anderen Teil mögen auch die Halszellen, die somit als Reste des alten primitiven Epithels, halb Epithel, halb Drüsenzelle, dabei be-

teiligt sein, indem sie durch Teilung weitere Elemente nach unten schieben. Ob aber die funktionierenden Drüsenzellen sich noch durch Teilung zu vermehren mögen, scheint fraglich. Mitosen derselben, auch bei jungen Tieren, habe ich nicht beobachtet. Wohl aber solche der Halszellen.

Es ist deshalb zweifelhaft, ob die Halszellen bei der Sekretion irgendwie beteiligt sind. Ihr Aussehen ist auch nicht das von Drüsenzellen; da wir aber nicht wissen, wie im Habitus einer Zelle in allen diesen Fällen ihre physiologische Funktion zum Ausdruck kommt, so ist auch das ein stichhaltiger Grund nicht, um ihre Beteiligung an der sekretorischen Funktion auszuschließen.

Bei dem Embryo, an dem die Magendrüsensuspung zur Beobachtung gelangte, waren solche Knospen im größeren Teile des absteigenden und einem kleinen Teile des aufsteigenden Schenkels vorhanden. An der Cardia fehlten sie in relativ größerer Ausdehnung, als dies bei den Erwachsenen der Fall ist. Sie schreitet gegen die Cardia also langsam vorwärts, nach der anderen Seite rascher, wenn wir den Ort ihrer ersten Entstehung ungefähr in die Mitte des absteigenden Schenkels verlegen, wo die ältesten Drüsensuspen — beginnende Lumina — zur Beobachtung gelangen.

Die Bildung der Magenkrypten wird uns zugleich mit der der Darmfalten beschäftigen. Die bisherige Darstellung hat schon so weit blicken lassen, daß diese mit der Drüsenentwicklung nichts zu tun hat. Beides sind differente Gebilde, die erst sekundär miteinander in Verbindung treten.

Bei einem Embryo von 225 mm Länge sind die Befunde bereits mit denen des ausgebildeten Tieres identisch, die Krypten sind im ganzen Drüsenbereich zu finden, während noch bei einem solchen von 190 mm Länge in der Gegend der Cardia Drüsen ohne Krypten sich finden.

Wie erfolgt nun die weitere Vermehrung der Drüsen? Bei einem jungen Tiere hat die Schleimhaut dasselbe Aussehen wie bei einem alten. (Exemplare von Hastings und Helgoland, s. Material und Methoden.) Es kommen genau so viel Drüsen auf den Quadratmillimeter; auf einer Schnittstrecke von 1 mm (Schnittdicke 10 μ) liegen quer- wie längsgeschnitten 20 Schnitte im Durchschnitt, also 400 auf den Quadratmillimeter. Ein Magen eines jungen Tieres (Magenlänge 5 cm) habe n qmm Fläche, der eines alten (Magenlänge 10 cm) sagen wir dann $4n$ qmm Fläche, so kommen auf den einen Magen 400 n , auf den anderen 1600 n Drüsen, wo kommen diese 1200 n weiteren Drüsen her?

Es wäre an eine Längsspaltung der Drüsen zu denken. Ein Kniff setzt sich, von unten beginnend, auf den Hals und auch auf den Kryptentrichter, schließlich auf den Kryptenoberteil fort, indem der zwischen zwei Drüsen entstehende Wulst sich bis zum allgemeinen Niveau erhöht. Wir hätten dann statt einer je zwei Drüsen und auch eine neue Krypte. Verzweigungen der Drüse in den mittleren Partien könnten als Anhaltspunkt dienen. Diese Verzweigungen sind aber für einzelne Arten charakteristisch, die oben gestellte Frage und die Berechnung (mit entsprechender Aenderung der Werte natürlich) gilt aber für alle.

Eine andere Vermehrungsart, die der ursprünglichen embryonalen mehr nahe käme, wäre auch möglich: eine Beteiligung der Halszellen. Sie haben wir oben als indifferente Reste der alten Anlage kennen gelernt, und sie könnten also auch späterhin Drüsenknospen entwickeln. Die anderen Zellen der basalen Reihe sind vollkommen verschwunden — aufgebraucht. Auch hierfür habe ich Belege nicht finden können. Man könnte an eine schubweise Vermehrung denken, die auf bestimmte Jahreszeiten beschränkt wäre, so daß ich deshalb keinen Einblick in den Vorgang der postembryonalen Drüsenvermehrung gewonnen hätte, weil gerade im Herbst — die jungen Tiere aus Hastings waren im September gesammelt — diese Vermehrung sistiere. Korrelationen mit dem allgemeinen Wachstum¹⁾ wären nicht ausgeschlossen.

Wie gesagt, über diesen Vorgang habe ich nichts in Erfahrung bringen können. Ich möchte ihn hier aber nicht unerwähnt gelassen haben, weil ich irgendwelche Andeutungen über seine Existenz, so klar diese auch nach den angestellten Betrachtungen sein mag, in der mir zugänglichen Literatur nicht gefunden habe.

Es bleibt vom Magen lediglich noch der Pylorusteil zu behandeln, der wieder durch die besondere Ausbildung der Krypten ausgezeichnet ist. Sie sind ab und zu als Pylorusdrüsen beschrieben, mitunter auch Schleimdrüsen genannt worden; OPPEL beschreibt noch einige Befunde, die ich zum Teil als Täuschung erklären muß. Man vergl. YUNG: „Si du sac stomacal, nous passons au tube pylorique, qui en est la suite considérablement rétrécis nous retrouvons le même épithélium superficiel les mêmes

1) Herr Dr. V. FRANZ in Helgoland teilte mir mit, daß irgend welche Beobachtungen über das Wachstum der Selachier nicht vorliegen. Das einiger Knochenfische sistiert im Winter. Analoge Verhältnisse bei den uns hier interessierenden Haien und Rochen sind vielleicht anzunehmen.

cryptes tapissées de ces cellules et ressemblant quelquefois, sur les coupes, au col d'une glande; mais le corps de la glande fait toujours défaut. La muqueuse du tube pylorique est dépourvue de glandes peptiques. Peut-être celles-ci sont-elles remplacées par de courtes glandes muqueuses, du moins c'est ce qu'admet OPPEL dans la brève description qu'il a donnée de la muqueuse pylorique chez *Alopecias vulpes*; toutefois nous devons avouer ne pas être parvenu à nous faire une opinion sur l'existence de pareilles glandes chez *Scyllium (canicula)*. Ici et là, nos coupes présentent bien une ressemblance avec la figure publiée par OPPEL; mais ils pourrait se faire que les prétendues cellules glandulaires qui occupent le fond des cryptes de cette portion de l'intestion ne fussent que des cellules de l'épithélium superficiel coupées transversalement au niveau de leurs noyaux."

Betrachten wir zunächst die einzelnen Befunde. *Acanthias vulgaris* besitzt deutliche echte Krypten. Sie sind sehr zahlreich und so tief und weit, daß sie nur schmale Wände zwischen sich lassen. Sie laufen nicht spitz zu, sondern besitzen einen abgeflachten Boden, der oft eine Erhebung trägt, so daß das Lumen gegabelt erscheint.

Squatina vulgaris (Rhina) hat ähnliche, nur nicht so tiefe und so engstehende; sie gleichen stark den im Fundus vorkommenden. Reichliche Granulabecherzellen sind darin zu sehen, die Pylorusregion ist sehr lang.

Galeus canis besitzt ebenfalls richtige Krypten, die Pfröpfe reichen bis zum Grunde. Der Grund läuft spitz zu, das Lumen ist eng, so daß man reichlich die von YUNG oben angeführten Täuschungsbilder zu sehen bekommt, an geeigneten Durchschnitten sieht man aber das wahre Verhalten.

Raja clavata und *batis* bieten wie in der Fundusregion, so auch in der Pylorusregion identische Bilder. Auch hier kommen echte Krypten vor, im Gegensatz zu OPPEL, sie sind nur an schlecht fixierten Präparaten nicht zu sehen, sonst außerordentlich deutlich.

Raja radiata, von dem OPPEL auch „Pylorusdrüsen“ schildert, konnte ich in Ermangelung eines geeigneten Präparates nicht unterscheiden, da sie aber im Fundus und sonst mit der übrigens sehr nahe verwandten *clavata* und der fernerstehenden *batis* übereinstimmt, nehme ich auch hier keinen Anstand, das Vorkommen echter Krypten ohne weitere Modifikation anzunehmen.

Es bleibt *Scyllium stellare*. REDEKE untersuchte dasselbe Tier und fand hier echte Pylorusdrüsen. Das untere Ende der Krypte zeigte Zellen ohne Pfropf, die sich auch gegen Farbstoffe anders verhielten. Diesen Befund kann ich bestätigen. Die sich in die Unterlage einsenkenden Krypten stehen sehr spärlich und sind außerordentlich eng. Die unteren Zellen haben keinen Pfropf. Das sieht man auch an Querschnitten. Bilder wie Fig. 5, Taf. 6, sind bei Krypten mit Pfröpfen bis zum Grunde unmöglich. (Man denke sich Querschnitte durch eine der anderen abgebildeten Krypten, immer würden, wenn ein Lumen zu sehen wäre, auch Pfröpfe zu sehen sein. Einen anderen Unterschied, als den der Pfropflosigkeit, kann ich zwischen den oberen und unteren Zellen nicht finden. Es ist deshalb fraglich, ob wir hier Drüsen, d. h. sezernierende Organe vor uns haben, zum mindesten sehe ich für eine Auffassung dieser Gebilde als Schleimdrüsen keine Berechtigung.

Vielleicht sind es auch einfach Magenepithelzellen ohne Pfropf. Bei *Scyllium stellare* variiert er überhaupt sehr, nach meinen eigenen Erfahrungen und den Angaben REDEKES. Für den Fall, daß wir die Tiefe der Krypten hauptsächlich als Regenerationsherde anzusehen haben (BIZZOZERO), wären es dann einfach junge Magenepithelzellen, die im Gegensatz zu den anderen Selachiern einen Pfropf von sichtbarer Größe (man könnte an einen ganz dünnen hyalinen Saum denken, der bei den spitz zulaufenden Zellen nicht zur Erscheinung käme¹⁾ nicht haben, weil sie ihn in der Tiefe der hier besonders engen Krypten nicht brauchen. Eine Untersuchung der Genese dieser Organe wäre zu wünschen.

Aber auch für den Fall, daß in der Tat bei *Scyllium stellare* (REDEKE sagt allgemein Scylliiden, trotzdem nach YUNG Sc. canicula auszuschließen wäre) Drüsen besonderer Art entwickelt wären, so können wir ihrer ganzen Erscheinung nach diese Gebilde als nicht den Fundusdrüsen homolog bezeichnen. Sie wären umgebildete Enden der Pyloruskrypten, ein Fall, der die EDINGERSche Ansicht, wonach Drüsen aus Faltenkombinationen, Krypten, hervorgehen können, bestätigte. Für die Fundusdrüsen, worauf EDINGER sich besonders bezog, trifft das sicher nicht zu. In der Pylorus-

1) Meine Präparate, die bis zur Verarbeitung schon 1—1½ Jahr in Alkohol gelegen hatten, waren gerade von *Scyllium* nicht so, daß ich in dieser Angelegenheit ein endgültiges Urteil mir bilden möchte. Sämtliche anderen Präparate waren einwandfrei.

drüsenangelegenheit von *Scyllium stellare* (und *Pristiurus*, den REDEKE hier einbegreift, *Alopecias*, den OPPEL angibt) dürfte das letzte Wort noch kaum gesprochen sein.

Die Oberflächengestaltung, die uns im Spiraldarm begegnet, ist weit mannigfaltiger und wechselnder als die des Magens. Sind hier Krypten überall ausgebildet, so sind dort Falten, Zotten und Krypten bei den verschiedenen Gattungen und Familien zu finden, ohne daß sich bis jetzt sehen ließe, ob sich die verschiedenen Modifikationen in bestimmter Weise auf die systematischen Gruppen verteilen. Stets haben wir nur echte Faltengebilde vor uns, von der Höhe bis zur Tiefe herrscht dieselbe Ausbildungsweise des Epithels — hohe Zylinderzellen mit dem bekannten Rundsäum, untermischt mit Schleimzellen und an der freien Oberfläche wie an der Basis dicht zusammenschließend. Irgendwelche Drüsen fehlen vollkommen.

Bei *Acanthias vulgaris* konnte ich die Genese der Falten verfolgen:

Das früher glatte Epithel zeigt eine wellenartige Oberfläche. Das Bindegewebe der Unterlage nimmt daran nicht teil. Die Anordnung der Zellen ist so, daß (im Querschnitt) eine fächerförmige Gruppierung der die Faltenkuppe bildenden Zellen mit einer knospenartigen der die Faltentiefe bildenden abwechselt. Dann sehen wir die Erhöhung immer mehr zunehmen und auch das Bindegewebe der sich wölbenden Basis der Kuppe nachfolgen, nun seinerseits einen Faltenzug bildend (Fig. 3—6).

Ein Einwachsen des Faltentales kann nicht beträchtlich sein, da bei dem dünnen, außerdem sehr kompakt gebauten Bindegewebs- teil der Spiralfalte der Raum dazu fehlt.

So haben wir am Ende der Entwicklung parallele Züge von Falten, die ab und zu zusammenlaufen oder auch flach auslaufen. Auf der Spiralklappe sind sie stärker entwickelt als auf der eigentlichen Darmwand, dort setzt ihre Entwicklung auch später ein und schreitet langsamer vorwärts. Den fortgeschrittensten Zustand finden wir stets in der Bursa pylorica. Auch am erwachsenen Tiere finden sich hier größere und kompliziertere Bildungen als nahe am Ende.

Die Entwicklung der Pylorkrypten ist eine analoge, d. h. es bildet sich zuerst eine schwache Falte resp. Krypte aus, ohne daß die Unterlage daran teilnimmt. Im Fundus scheint eine direkte Emporwölbung des Epithels an einzelnen Stellen stattzufinden, nach den Befunden an 190 mm langen Embryonen zu schließen,

wo nahe der Cardia alle Bilder von einer ganz glatten Schleimhaut über schwach gewölbte Stellen zwischen 2 Drüsen bis zu Krypten, wie wir sie am fertigen Tiere vorfinden, zu beobachten sind, in kontinuierlicher Abstufung natürlich von der Cardia bis zu mittleren Teilen des Fundus.

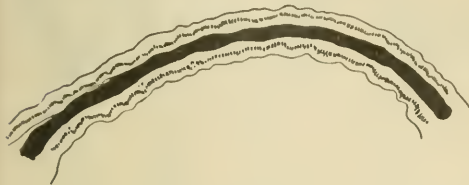


Fig. 3.

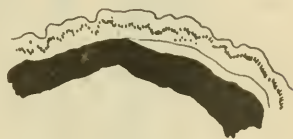


Fig. 4.



Fig. 5.

Fig. 3. Acanthias-Embryo von 65 mm (C.). Entwicklung der Darmfalten. Vergr. A. 2.

Fig. 4. Acanthias-Embryo von 73 mm (D.).

Fig. 5. Acanthias-Embryo von 102 mm (B.).

Fig. 6. Acanthias-Embryo von 120 mm (A.). (Derselbe Embryo zeigt die erste Magendrüseneentwicklung.)



Fig. 6.

Die Kryptenbildung hat also, das sehen wir hier wieder, mit der Drüsenbildung nichts zu tun. Diese geraten lediglich deshalb an den Grund der Krypten, weil sie früher entwickelt sind. Eine Hervorwölbung einzelner Oberflächenpartien kann nur dort stattfinden, wo das Epithel nicht durch die Drüsenschläuche, die gleich Wurzeln in die Unterlagen eindringen, auf einem bestimmten Niveau festgehalten wird (Fig. 7--9).

Das Epithel ist auch bei diesem Vorgang der Falten- und Kryptenbildung das Ausschlaggebende, natürlich, denn auf eine

Vermehrung des Epithels, das mit dem Magen- resp. Darminhalt in Kontakt tritt, läuft der ganze Vorgang hinaus, das Bindegewebe ist vollständig passiv.



Fig. 7.



Fig. 8.

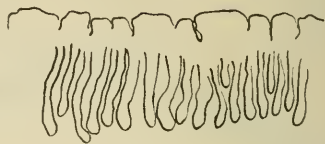


Fig. 9.

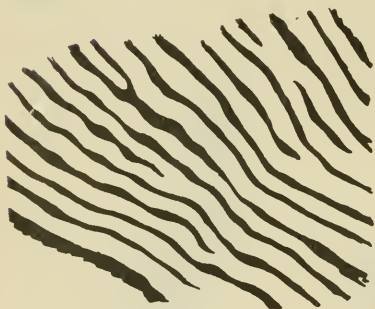


Fig. 10.

Fig. 7. Acanthias-Embryo, 190 mm. Drüse ohne Krypte.

Fig. 8. Schleimhaut nahe der Cardia bei Embryo, 190 mm. Keine Krypten.

Fig. 9. Schleimhaut nahe der Cardia bei Embryo kurz vor der Geburt. Krypten.

Fig. 10. Acanthias-Embryo von 220 mm. Darmoberfläche.

Bei einem jungen Exemplar von *Acanthias vulgaris* haben die parallelen geschlängelten Längsfalten bereits eine Komplikation erfahren, indem sich niedrige Queranastomosen finden, die in der Tiefe Kryptenreihen aus dem einfachen Faltental gebildet haben. Bei Betrachtung von oben sieht man davon nichts (Fig. 10, 11). Hebt man aber das Epithel von der Unterlage ab, was bei Sublimatpräparaten, die einige Zeit in Alkohol gelegen haben, unschwer gelingt, so sieht man einerseits das umgedrehte Epithel auf der Unterseite Reihen von Höckern besitzen (Fig. 12), die sich, wenn man eine solche Epithelplatte zertrümmert, da auf der Höhe der Falten das dort relativ niedrige Epithel leicht zerbricht, auch von der Seite präsentieren (Fig. 13); andererseits erblickt man in dem Bindegewebe der Unterlage Grübchen, in Reihen angeordnet, die durch höhere und breitere Falten voneinander geschieden werden, als die Scheidewände der Grübchen einer Reihe (Fig. 14). Bei alten Tieren ist dieser Vorgang der Zerlegung der parallelen Täler in Grübchen noch weiter gegangen, so daß wir regelrechte Krypten sehen. Im Endteil des Spiraldarmes habe ich aber auch bei älteren Tieren noch reine Längsfalten ohne Kryptenbildung in der

Tiefe — dort, wo das Epithel abgefallen oder abmazeriert ist, besonders deutlich — gesehen.



Fig. 11.



Fig. 12.

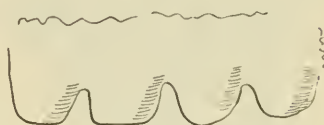


Fig. 13.

Fig. 11. Darmoberfläche von Acanthias, junges Tier. (Vertiefungen schwarz.)

Fig. 12. Abgehobenes und umgedrehtes Darmepithel.

Fig. 13. Krypten von der Seite. Vgl. Text.

Fig. 14. Das Bindegewebe, aus dem die Krypten abgehoben sind.

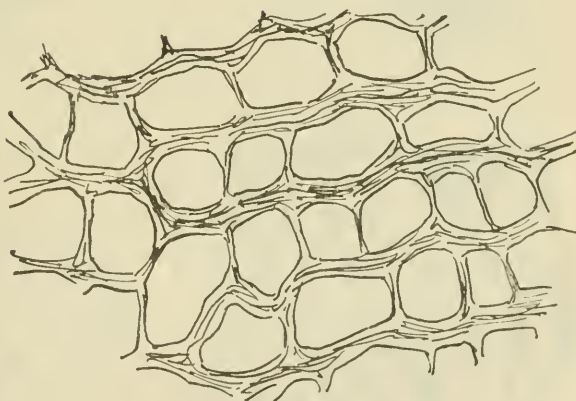


Fig. 14.

Bei *Raja clavata* habe ich auch bei jungen Tieren netzförmige Falten mit Krypten, die sich in lange Schläuche ausziehen, gesehen. Ich gebe 2 Bilder aus einer Flachschnittserie eines alten Tieres (Fig. 15, 16). Das eine, ziemlich hoch liegende, zeigt die unregelmäßigen Maschen des Faltennetzes, das andere, tiefer liegende, die schlauchförmigen Enden, in die man aber die Randsäume bis zu den untersten Zellen verfolgen kann.

Galeus canis zeigt regelrechte Zotten, d. h. die Falten sind sehr kurz und Anastomosen fehlen. Die Oberfläche des Darmes ist also derartig, daß die Täler als Niveau der Oberfläche erscheinen, von wo aus sich die Zotten erheben; bei *Raja clavata* wird das Niveau für uns durch die Faltenkämme gebildet, von wo sich die Krypten in die Tiefe senken. Bei *Acanthias* scheint — wo reine Längsfalten persistieren — die Oberfläche in eine wellige Fläche umgewandelt. Und doch besteht zwischen

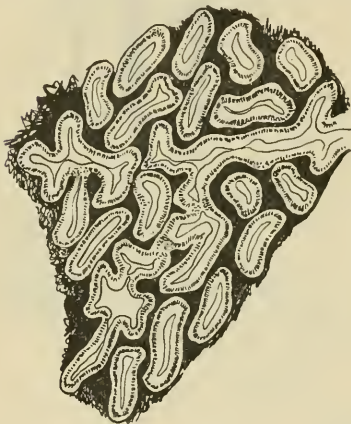


Fig. 15.

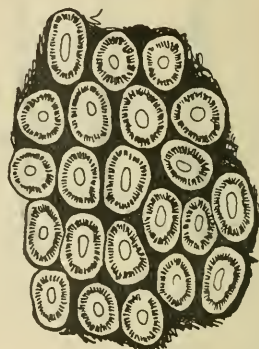


Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 18.

Fig. 15. Aus einer Flachschnittserie der Darmwand von *Raja clavata*-Hoher Schnitt.

Fig. 16. S. Fig. 15. Tiefer Schnitt.

Fig. 17. *Galeus canis*. Relief der Darmzotten von oben.

Fig. 18. Relief des Darmes von *Scyllium stellare*.

diesen so ganz verschiedenen Erscheinungsformen ein prinzipieller Unterschied nicht (Fig. 17 und 18).

Wir sehen also eine gewisse Mannigfaltigkeit in der Art der Oberflächenvergrößerung, Krypten, Zotten oder ein mehr oder minder kompliziertes System von Längsfalten. Bei Teleostiern ist die Mannigfaltigkeit eine noch bedeutend größere¹⁾. Die Angaben über Selachier in diesem Punkte sind sehr spärlich, und da ich mein Material nicht auf diese Dinge hin speziell gesammelt habe, so konnte ich sie auch nicht um ein bedeutendes vermehren. Verschiedene Verhältnisse in verschiedenem Lebensalter, in differenten Teilen des Darmes, eine erhebliche Variabilität bei verschiedenen Individuen machen die Dinge noch komplizierter. Auch ist die Anzahl der Arten, über die Angaben überhaupt vorliegen, außerordentlich gering.

Aber schon jetzt läßt sich übersehen, daß die Verhältnisse weit komplizierter sind, als dies EDINGER seinerzeit bei Aufstellung seiner Theorie²⁾ annahm. Ich schließe mich seinen Folgerungen insofern an, die, wie in der Literaturübersicht schon angedeutet, bis in die neueste Zeit diskutiert und berücksichtigt werden, als ich parallele Faltenzüge für primitiver halte als Krypten. Das System der Oberflächengestaltung ist so: Entweder stehen die Faltenkämme allseitig miteinander in Verbindung, Krypten, oder die Faltentäler, Zotten. Ob man aber auch die Zotten phylogenetisch durch Modifikation von Längsfalten sich entstanden zu denken hat, darüber lasse ich die Entscheidung offen. Ontogenetische Befunde könnten Anhaltspunkte bieten.

Wie sich aber die Faltenbildungen anderer Vertrebraten hierzu verhalten, ist noch gänzlich zweifelhaft.

Die relativ unansehnlichen Bildungen im Darm der Selachier sind stark verschieden von den ausgeprägten umfangreichen Gebilden, wie sie uns im Darm der Teleostier, aber auch anderer Abteilungen, Reptile, z. B. begegnen.

Dies mag einerseits seinen Grund darin haben, daß durch die Spiralfalte eine größere Oberflächenausdehnung herbeigeführt wird als durch eine Verlängerung des ganzen Darmes. Das Lumen des Darmes der Selachier würde im Ausguß ein flaches Band darstellen, das einen Cylinder — verlängerter Darm —

1) Vergl. EGGELING, Dünndarmrelief und Ernährung bei Knochenfischen. Jenaische Zeitschrift, Bd. XLIII, 1907.

2) Sie wie REDEKE als eine Modetorheit der 70er Jahre hinzustellen, dürfte aber doch etwas zu weit gegangen sein.

von gleichem Inhalt an Oberfläche übertrifft, ein Grund, um die Ausbildung umfangreicher Faltengebilde überflüssig erscheinen zu lassen.

Ferner erscheint es mißlich, die Magen krypten aus Längsfaltenzügen hervorgegangen sein zu lassen. Die (älteren) Magendrüsen mußten den Prozeß der Faltenbildung wesentlich modifizieren und von vornherein in eine bestimmte Richtung — Krypten — lenken.

Damit schließe ich auch die EDINGERSche Ansicht, daß die Magendrüsen modifizierte Kryptenenden seien, aus. Die gänzlich getrennte ontogenetische Entwicklung fordert dies. Sie sind vielmehr von vornherein differente Gebilde. Ein Feld anders gearteter Zellen als die Umgebung, mit sekretorischer Funktion, wird größer und senkt sich aus Platzmangel in die Tiefe. Das hat zugleich den Vorteil, daß die Drüsenzellen, den die Mageninnenfläche treffenden mechanischen Insulten entrückt werden. Bei Faltenbildungen ist der ganze Sinn der Sache ein anderer. Hier wird die Oberfläche vergrößert, die gleichartigen Zellen des allgemeinen Epithels vermehrt, dort Zellen der Oberfläche entzogen, mit der sie funktionell in keinem direkten Zusammenhang stehen.

Die Oberflächen vergrößernden Falten erscheinen als variable Bildungen, außerordentlich schwankend in der Art ihrer speziellen Ausbildung und darin wahrscheinlich von den Nahrungsverhältnissen abhängig. Die Magendrüsen wechseln wohl in manchen Einzelheiten, sind im allgemeinen aber doch recht konstante Bildungen.

Sie sind sicher alte wohlfixierte Organisationsbestandteile. Darauf weist der Vorgang ihrer Entwicklung hin, der stark cänogenetisch abgeändert ist, d. h. sich in der Ontogenese ganz anders abspielt, als das in der Phylogenese der Fall gewesen sein kann. Und damit dieser neue Entwicklungsmodus sich herausbilden konnte, mußte eine bedeutende Stabilität der Verhältnisse erworben sein.

So sind also auch die meist so mißliebig angesehenen cänogenetischen Befunde geeignet, auf die historische Vergangenheit derartiger Organisationseinzelheiten, wie es mikroskopisch kleine, schlauchförmige Drüsen und ihre Entwicklung sind, Streiflichter zu werfen.

Ein Vergleich des Darmes der Selachier mit dem der anderen Vertebraten kann hier natürlich nicht angestellt werden, es lag ein solcher auch nicht im Plane der Untersuchungen.

Im großen und ganzen erscheint der Darm der Selachier sowohl im Aufbau als in der feineren Struktur durchaus nicht überall primitiv, wenn auch der allgemeine Typ, wie er für die Wirbeltiere charakteristisch ist, überall gewahrt bleibt.

Vielleicht ist es aber auch mißlich, bei dem Studium solcher mikroskopischen Strukturen, wie es die feinere Zusammensetzung der Darmwand ist, Zusammenhänge, die sich über eine so große Gruppenreihe, wie es der Stamm der Wirbeltiere ist, zu erwarten. Sie erscheinen zu unmittelbar dem Einflusse der Funktion, wie man einen solchen sich auch vorstellen mag, unterworfen.

Aber wenn wir einen solchen Zusammenhang nicht finden, so müssen wir daran denken, daß, wenn ein solches Tier, wie ein Haifisch, auch im allgemeinen primitiv gebaut ist, es doch nicht in allen Organisationseigentümlichkeiten primitiv zu sein braucht. Die uns zur Untersuchung vorliegenden Formen sind doch in ihren Arten, Gattungen, Familien geologisch gesprochen, relativ junge Erscheinungen. Von den Urformen, die einstmals den Ausgangspunkt für eine Weiter- und Höherentwicklung, zu Ganoiden, Amphibien, Reptilien, Säugern, darstellten, trennen sie ebenso lange Zeiträume, wie jene anderen ungleich höher entwickelten Formen, und wenn diese Zeit ausgereicht hat, um ein haifisch-ähnliches Wesen zu einer höheren Form, schließlich einem Säugtier, auszubauen, so wird sie doch auch ausgereicht haben, um in der speziellen Organisation, der sonst relativ unveränderten Nachkommen manches verändern oder neuerwerben oder auch verschwinden zu lassen.

Wir dürfen deshalb nicht erwarten übersichtliche Entwicklungsreihen in allen, besonders mikroskopischen Organisationen bei einer vergleichenden Betrachtung zu finden, und eine Struktureigentümlichkeit braucht deshalb noch nicht primitiv zu sein, weil sie bei einem sonst primitiven Organismus sich findet.

Literaturliste.

- 1854 v. SIEBOLD und STANNIUS, Handbuch der Zootomie, 2. Teil, Wirbeltiere, Berlin.
- 1852 LEYDIG, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Rochen und Haie, Leipzig.
- 1876 EDINGER, Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes. Arch. f. mikr. Anat., 13.
- 1896 OPPEL, Lehrbuch d. vergl. mikr. Anat. d. Wirbeltiere, 1. Teil, Magen.
- 1897 — 2. Teil, Schlund und Darm.
- 1897 — 3. Teil, Mundhöhle, Bauchspeicheldrüse und Leber, Jena.
- 1890 YUNG, Recherches sur la digestion des poissons. Archives de zool. expérimentale et générale, T. VII.
- 1900 REDEKE, Aantekeningen over den bouw van het maagdarmslijmvlies der Selachier. Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging, Leiden.
- 1902 VIALLETON, Les lymphatiques du tube digestive de la torpille (*Torpedo marmorata*). Archives d'Anatomie microscopique, V.
- 1903 LAGUESSE, Origine et développement de la fibre collagène et de la substance fondamentale dans la capsule de la rate des Sélaciens. Archives d'Anatomie microscopique.
- 1903 KREUTER, Ueber den soliden Oesophagus der Selachier. Aus dem anatom. Institut der Universität München (nur in SCHWALBES Jahresbericht eingesehen).
- 1904 DRZWINA, ANNA, Sur l'organe lymphoïde de l'oesophage des Sélaciens. Note préliminaire. Comptes rendus hebdom. d. l. soc. biologique de Paris, T. LVI.
- 1904 — Contributions pour servir à l'étude du tissu lymphoïde des Ichtyopsides. Archives de zool. expérimentale et générale (nur in SCHWALBES Berichten eingesehen).
- 1906 — Sur les hyperplasies tissulaires à l'ablation de la rate des Ichtyopsides. Bulletin de la soc. des sciences de Krakovie.
- 1907 KOLSTER, Ueber die Magenschleimhaut von *Centrophorus granulosus*. MERKEL-BONNET, Anatom. Hefte, Bd. XXXIII.

Sonst benutzte Literatur.

- HERTWIG, O., Handbuch der exper. und vergl. Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, Jena, Bd. II, 1. Teil. MAURER, Darmsystem, 1902.
- GEGENBAUR, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Leipzig 1901.
- WIEDERSHEIM, Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere, Jena 1906.
- THOMÉ, Beiträge zur Anatomie der Lymphknoten, Reticulum. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, 1902.
- MAXIMOW, Die Zellformen des lockeren faserigen Bindegewebes. Arch. f. mikr. Anatomie, 1904.
-

Tafelerklärung.

Tafel 4.

- Fig. 1. Cardia. *Acanthias* vulg. A, 2.
 Fig. 2. Cardia. *Acanth.* vulg. E, 2. Epithelüberschiebung.
 Fig. 3. Fundus. *Acanth.* vulg. A, 2.
 Fig. 4. Fundusdrüse. *Acanth.* vulg. Oberer Teil der Drüse, unterer der Krypte.
 Fig. 5. Pylorus. *Acanth.* vulg. Eine Kontraktionsfalte mit Krypten.
 Fig. 6. Pfropfzelle aus dem Magen eines 120 mm langen Embryos. *Acanth.* vulg. Der Pfropf ist durchschnitten. Homog. Immers. Apochrom. 2/1,3, 6.
 Fig. 7. Pfropfzellen aus dem Magen eines ausgewachsenen Tieres. Ein Pfropf durchschnitten, der andere nicht. Homog. Immers. Apochrom. 2/1,2, 6.
 Fig. 8. Pfropfzelle aus dem Magen von *Raja clavata*. Homog. Immers. Apochrom. 1/1,3, 6.
 Fig. 9. Dieselbe Fundusdrüse wie Fig. 4. A, 4. Tubuslänge 220.
 Fig. 10. Polyruskrypte. *Acanth.* vulg. E, 2.

Tafel 5.

- Fig. 1. a Fundus von *Raja clavata*. A, 2. b Drüsenoberkörper. E, 2. c Drüsenunterkörper. E, 3.
 Fig. 2. Pylorusschleimhaut von *Raja radiata*. A, 2.
 Fig. 3. Pyloruskrypte von *Raja radiata*.
 Fig. 4. *Squatina angelus*. a Krypte mit Drüsenoberteil. E, 2. b Pyloruskrypte mit Granulazellen. E, 2. c Granulazelle im Fundusepithel. Man sieht den Fortsatz. E, 2. d Drüsen aus dem Fundus. A, 2.
 Fig. 5. Pylorusschleimhaut von *Scyllium stellare* mit lymphoiden Infiltrationen.
 Fig. 6. Querschnitte von „Pylorusdrüsen“ von *Scyllium stellare*. a tief. b hoch, ohne und mit Pfröpfen.
 Fig. 7. Fundusdrüsenquerschnitte von *Galeus canis*. a Hals. b Oberkörper. c Unterkörper.

Tafel 6.

- Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6. Entwicklung der Magendrüsen von *Acanthias vulgaris*. Vergr. Zeiß E, 2. Embryo 120 mm Länge.
 Fig. 7. Magenepithel eines 70 mm langen Embryos von *Acanthias vulgaris*. Vergr. wie oben.
 Fig. 8. Magendrüse ohne Krypte aus der Gegend der Cardia eines 190 mm langen *Acanthias*-Embryos. Vergr. wie oben.
 Fig. 9. Darmepithel mit Entwicklung der Talkea bei einem 65 mm langen *Acanthias*-Embryo. Vergr. wie oben.



Fig. 1.

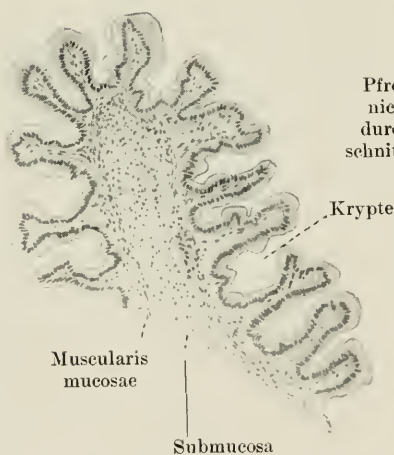


Fig. 5.

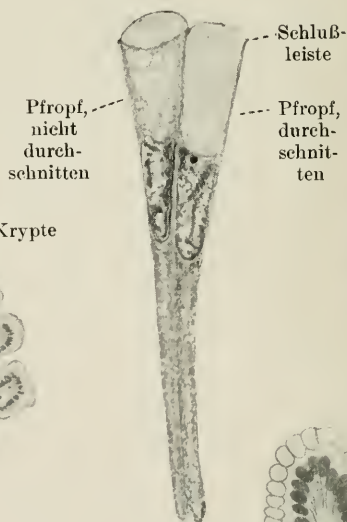


Fig. 7.

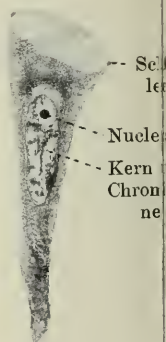


Fig. 8.

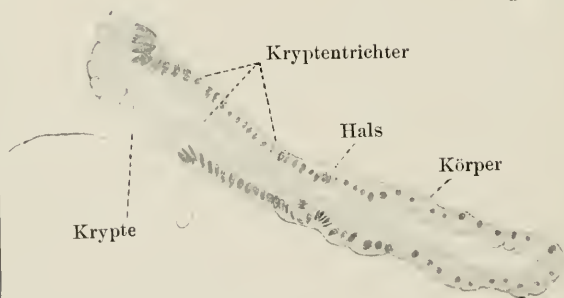


Fig. 9.



Fig. 10.

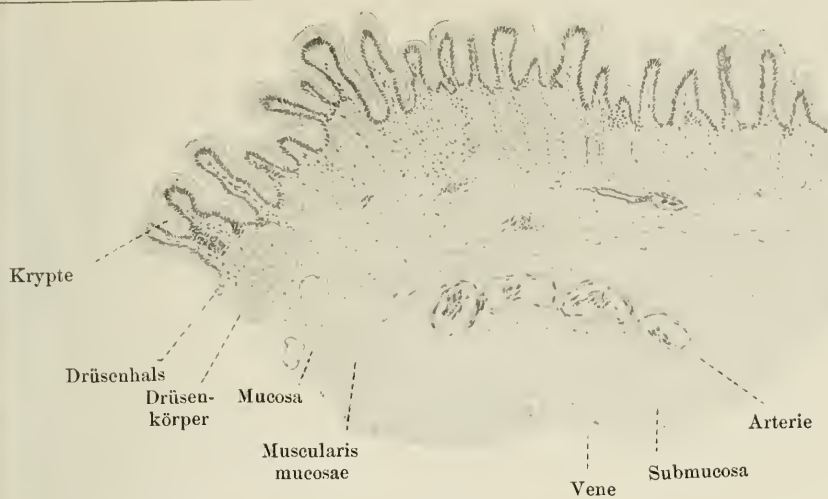


Fig. 3.

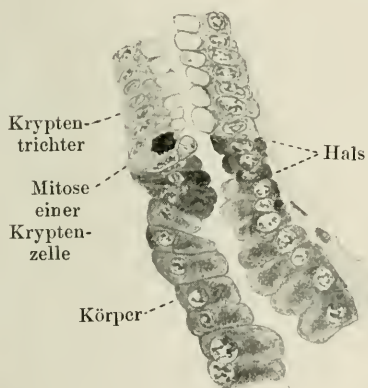


Fig. 4.



Fig. 6.

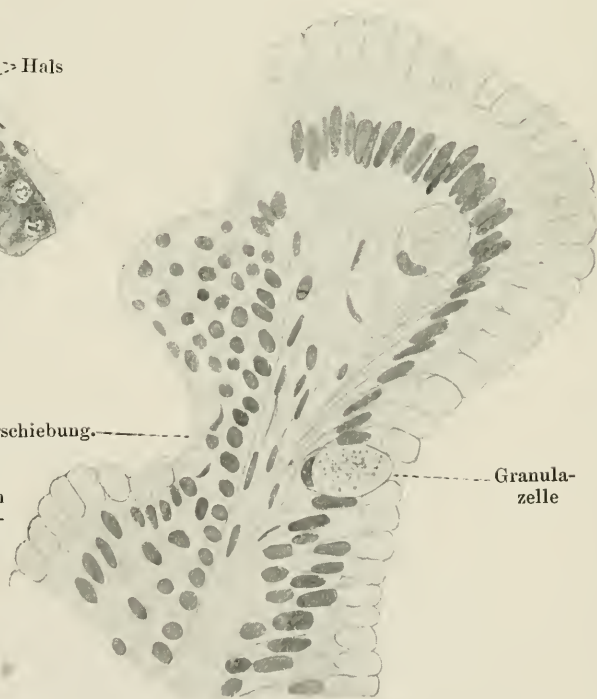
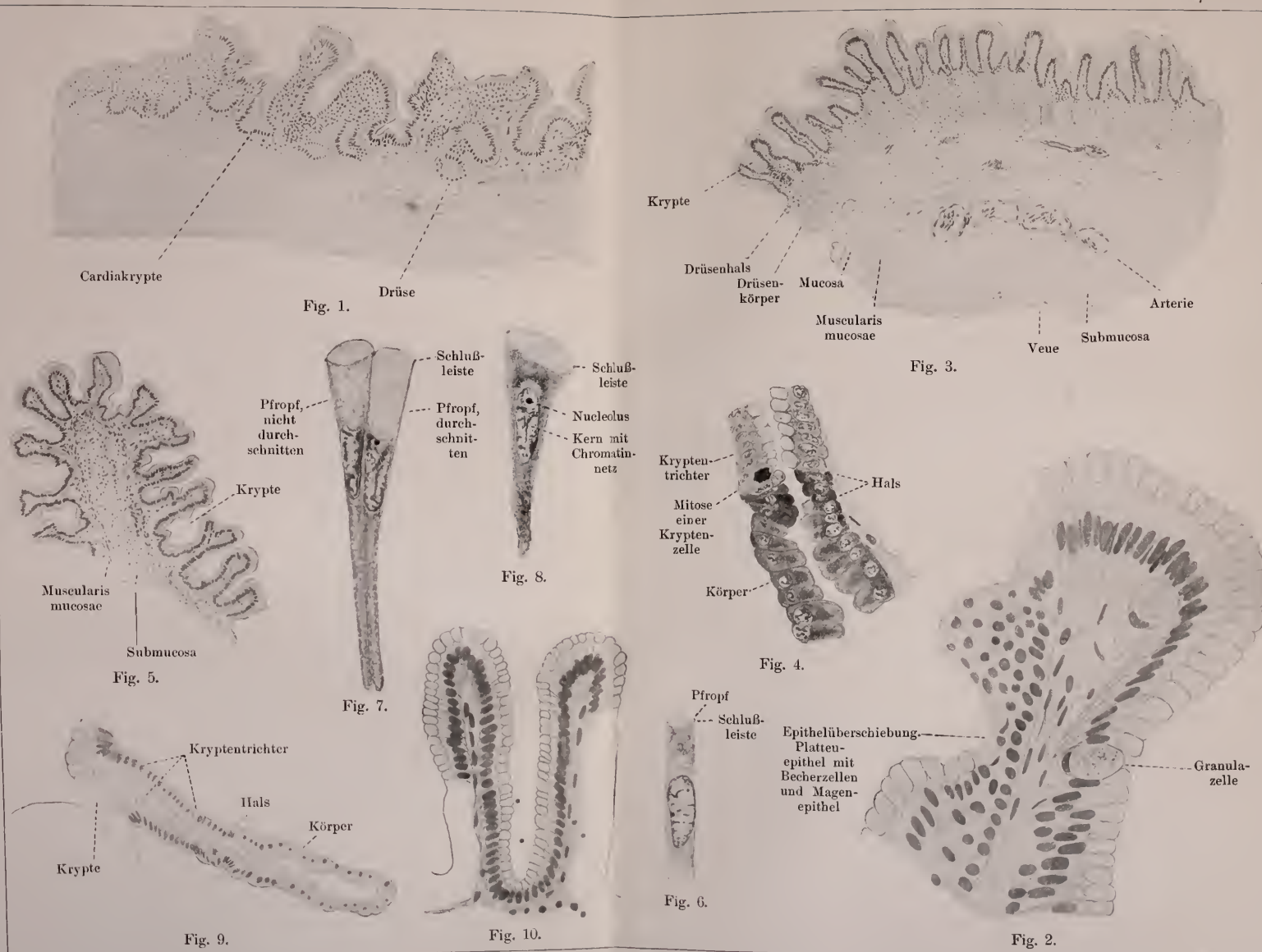


Fig. 2.





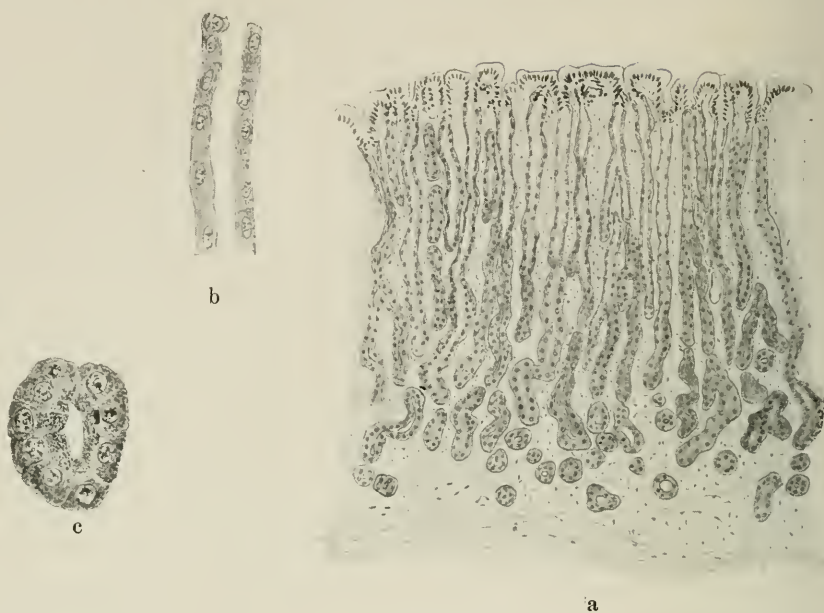


Fig. 1.

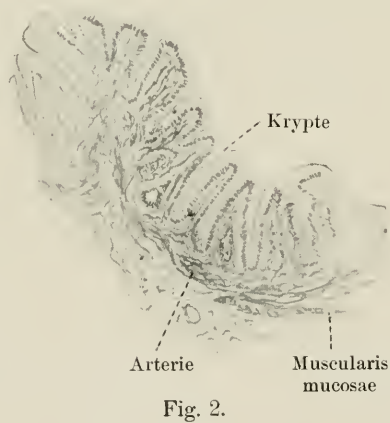


Fig. 2.

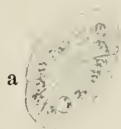


Fig. 6.

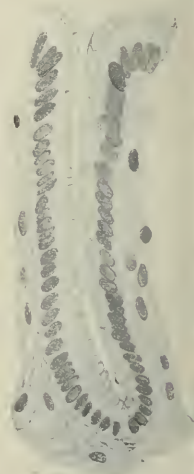


Fig. 3.



Fig. 7.

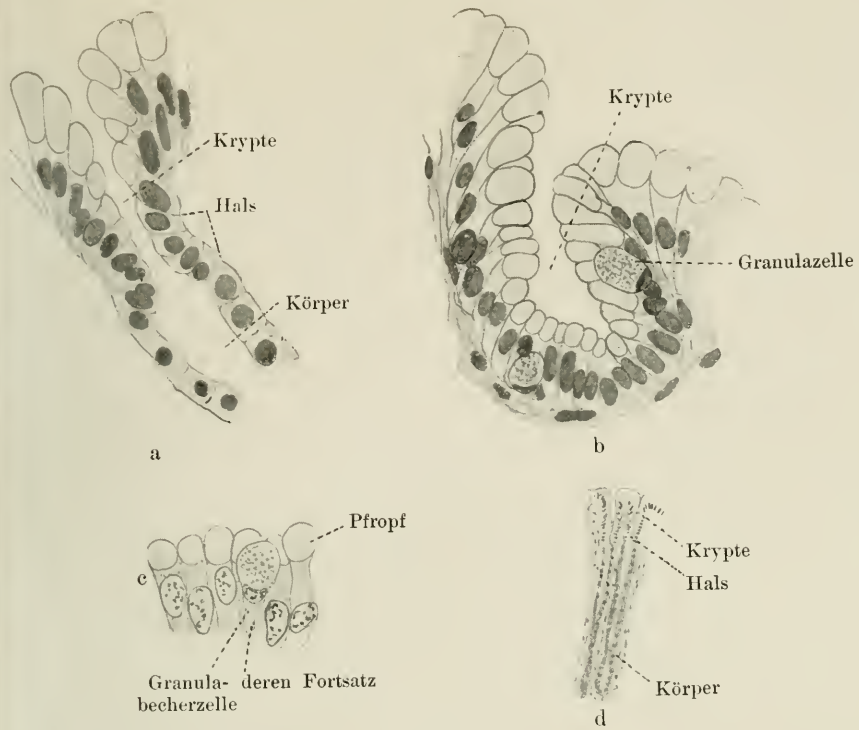


Fig. 4.

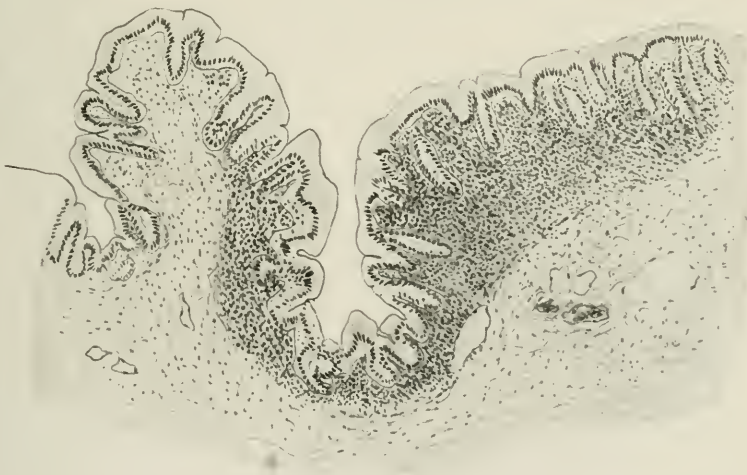


Fig. 5.

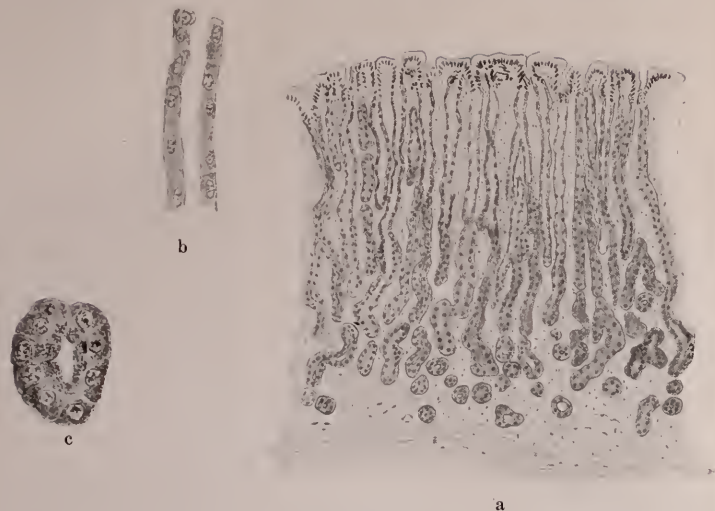


Fig. 1.

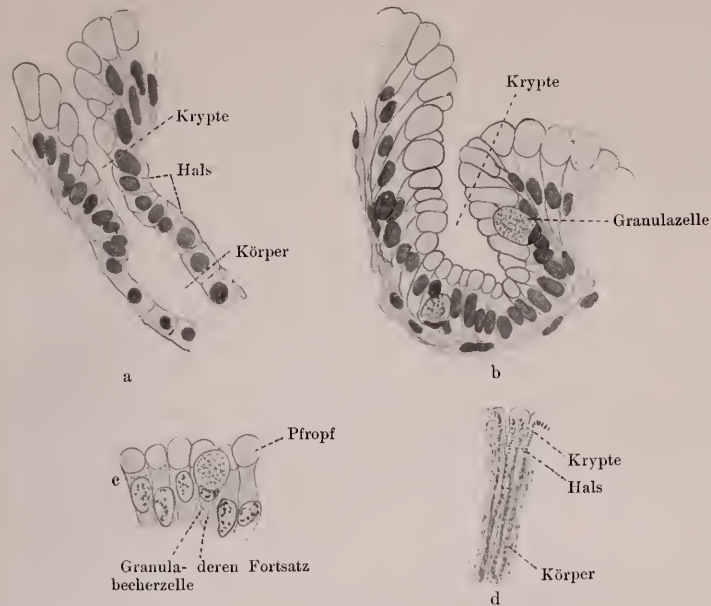


Fig. 4.



Fig. 2.



Fig. 6.

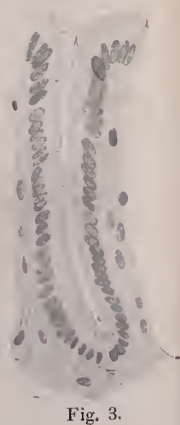


Fig. 3.

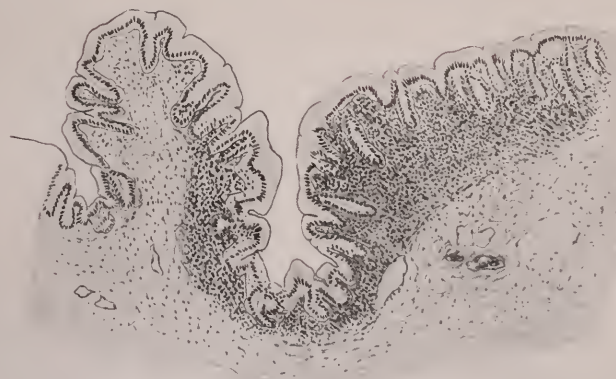


Fig. 5.

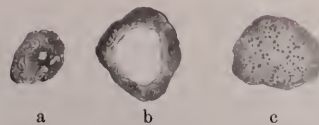


Fig. 7.



1.

2.

4.

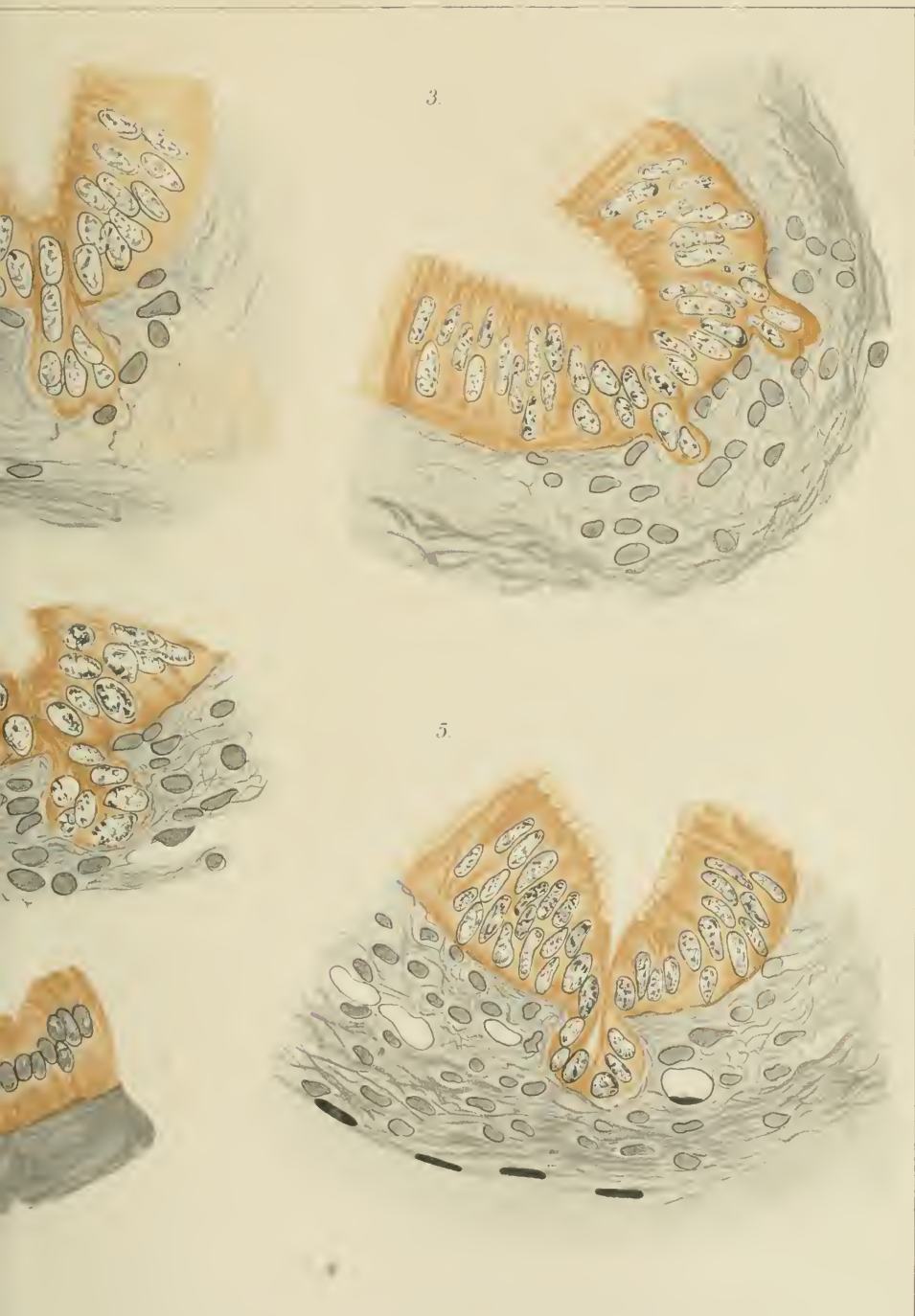
8.

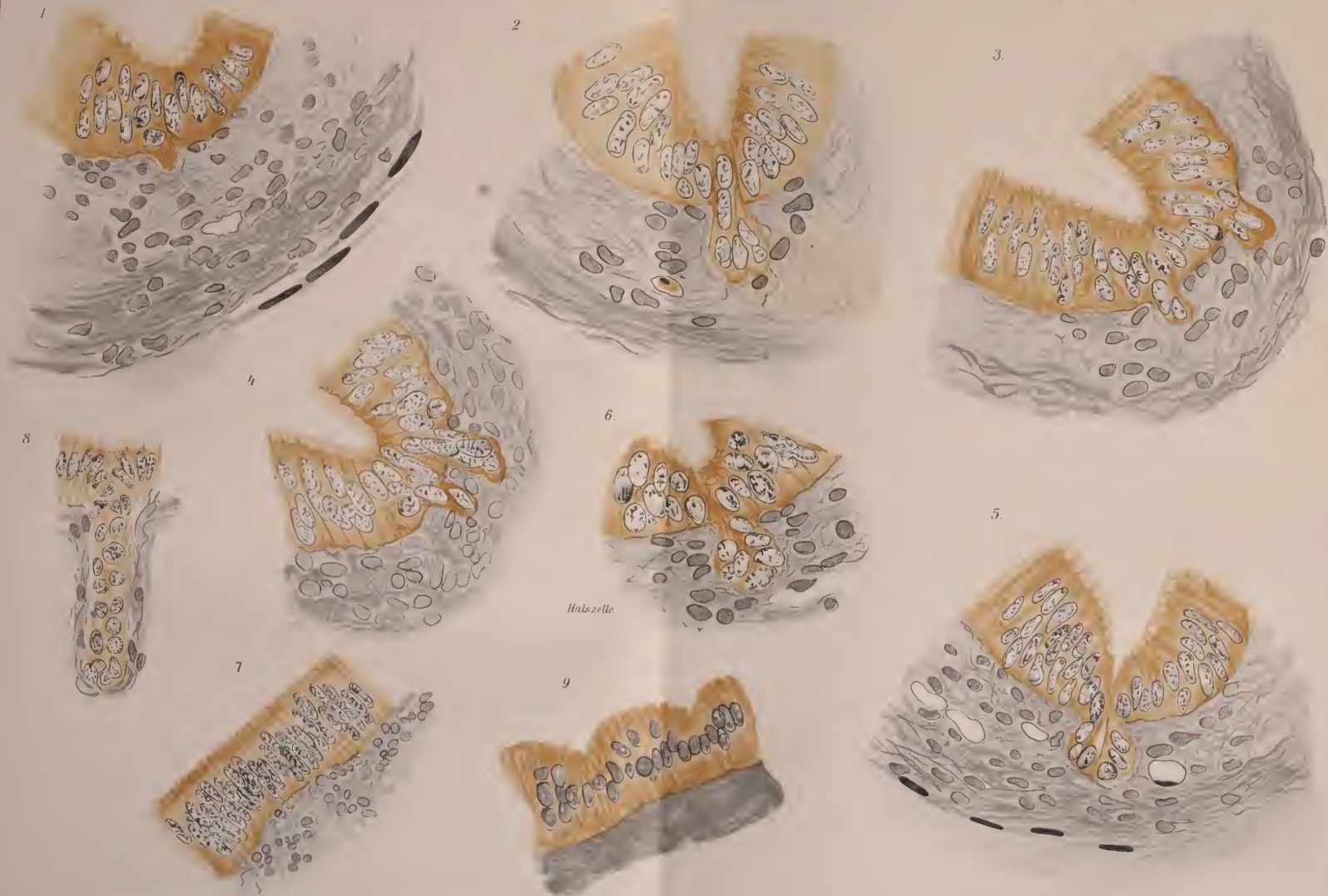
6.

7.

9.

Halszelle





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [NF_37](#)

Autor(en)/Author(s): Petersen Hans

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung des Selachierdarmes. 123-148](#)