

# Die Entwicklung der Thymus bei Selachiern.

Von

**Ernst Fritsche, Zerbst.**

Mit 18 Figuren im Text.

---

## I. Das Thymusproblem.

Die Thymus ist noch jetzt eines der rätselhaftesten Organe des Wirbeltierkörpers. Ueber ihre Funktion weiß man nichts Sicheres, auch ihr histologischer Charakter, ihre Entwicklung und ihre morphologische Stellung sind noch strittig. Trotz der zahlreichen Arbeiten, die in letzter Zeit über die Thymus erschienen sind, sind wir noch nicht zu einer einheitlichen Auffassung über die Natur dieses bei Mensch und Tieren in physiologischer und pathologischer Hinsicht äußerst interessanten Organs gelangt; in den gebräuchlichen Lehrbüchern finden sich über die Bedeutung der Thymusdrüse die widersprechendsten Angaben.

Die Funktion der Thymus ist bei fast allen Wirbeltieren auf die Jugendzeit beschränkt. Beim Menschen schreitet ihre Entwicklung bis in das zweite Lebensjahr fort, und schon im 10. Jahre beginnt die Rückbildung. Nur bei wenigen Säugetieren (Pinnipediern und Delphinen) soll die Thymus durch das ganze Leben erhalten bleiben.

Ueberall, in der ganzen Wirbeltierreihe, tritt uns die Thymus als ein Organ von lymphdrüsenähnlichem Aussehen entgegen. Infolgedessen wurde die Thymus in früherer Zeit mit den echten Lymphdrüsen, den Lymphknoten, zusammengeworfen. Man nahm an, daß die Thymus wie diese aus dem Mesoderm entstände, also die gleiche Entwicklung wie alle lymphoiden Organe besitze und wie diese die Produktion von Lymphzellen zur Aufgabe habe. Im Jahre 1879 wies jedoch KÖLLIKER nach, daß die Thymus in ganz anderer Weise angelegt wird als die Lymphdrüsen; er zeigte, daß die Thymus bei Säugetieren aus Epithelresten von Kiemenspalten ihren Ursprung nimmt.

Es erhob sich nun die Streitfrage: Hat die Thymus trotz ihrer epithelialen Entstehung doch im anatomischen Aufbau und

in der physiologischen Funktion Beziehungen zu den lymphoiden Organen, speziell zu den Lymphdrüsen?

In der Beantwortung dieser Frage zeigt sich eine große Verschiedenheit der einzelnen Auffassungen.

Von manchen Autoren werden auch jetzt noch Beziehungen der Thymus zu den Lymphdrüsen angenommen, indem die typischen Rundzellen der Thymus als echte Lymphocyten angesehen werden. Ueber den Ursprung dieser Zellen sind zwei verschiedene Ansichten aufgestellt worden. Nach der einen Ansicht sollen frühzeitig Bindegewebszellen in die embryonale Anlage einwandern. Dies eingewanderte Bindegewebe liefere die kleinen Rundzellen, die Lymphocyten; die ursprünglichen Epithelzellen bilden die Grundlage des Retikulums der ausgebildeten Thymus oder sind nur noch als Reste in den HASSALSchen Körperchen wiederzuerkennen. Es ist dies die besonders von HIS, STIEDA, DOHRN und HAMMAR vertretene Auffassung.

Die andere Ansicht geht dahin, daß die Epithelzellen selbst, indem sie sich reichlich teilen und Rundzellencharakter annehmen, zu lymphoiden Elementen werden. Diese Auffassung widerspricht dem embryologischen Prinzip der Spezifität der Keimblätter, da die Lymphzellen sonst nicht aus dem Ektoderm oder Entoderm, sondern aus dem Mesenchym ihren Ursprung nehmen. Diese sogenannte Transformationslehre hat ihre Vertreter hauptsächlich in O. SCHULTZE, PRENANT, NUSBAUM und PRYMAK, GHIKA und BEARD gefunden.

Eine neue Auffassung der Thymus ist von STÖHR besonders für Säugetiere ausgesprochen worden. Es wird jede Beziehung zu Lymphdrüsen geleugnet. Die kleinen Rundzellen werden als echte Epithelzellen aufgefaßt. „Die kleinen Zellen sind keine lymphoiden Elemente, keine Lympho- oder Leukocyten, sie sind Abkömmlinge von Epithelzellen und bleiben Epithelzellen, solange sie bestehen. Die Thymus ist und bleibt ein epitheliales Organ, das mit der Bildung von Leukocyten nichts zu tun hat.“ (STÖHR, Ueber die Natur der Thymuselemente, 1906.)

## II. Die allgemeine Entwicklung der Thymus.

Die Untersuchungen über die Entwicklung der Thymus erstrecken sich über fast sämtliche Klassen und Ordnungen der Wirbeltiere. Die Befunde KÖLLIKERS wurden überall in der Hauptsache bestätigt, es wurde überall die Entstehung der Thymus aus

dem Epithel der Kiemenspalten nachgewiesen. Kleine Abweichungen und Verschiedenheiten zeigen sich allerdings in den einzelnen Klassen, wie z. B. in der Zahl der die Thymusknospen bildenden Kiemenspalten. Bei Säugetieren und Vögeln ist hauptsächlich die dritte Spalte beteiligt, bei Eidechsen die zweite und dritte, bei Schlangen die vierte und fünfte, bei Urodelen die erste bis fünfte, bei Anuren nur die zweite Spalte, bei Teleostern die zweite bis sechste, also jederseits 5 Knospen. Bei den Teleostern verbinden sich im Gegensatz zur Thymus der andern Wirbeltierordnungen die einzelnen Knospen sehr frühzeitig miteinander und bleiben mit dem Mutterepithel im Zusammenhang.

Die Knospen entstehen bei den Säugetieren aus ventralen Taschen der Kiemenspalten, während sie bei fast allen anderen Wirbeltieren dorsal entstehen<sup>1)</sup>. Eine vermittelnde Zwischenform sieht MAURER in der Thymus von *Lacerta*, bei der am ventralen Ende der Thymus noch ein kleiner birnförmiger Anhang besteht, als Rest der ventralen Tasche dieser Spalte. Der Anhang wird nicht zur weiteren Thymusbildung verwandt, sondern erfährt eine völlige Rückbildung. „In diesem Gebilde haben wir ein Rudiment vor uns, das bei Säugetieren den wesentlichen Teil der Thymus ausbildet.“

Was die Selachier betrifft, bei welchen man ja in Anbetracht ihres phyletischen Alters und ihrer ursprünglichen Organisation den besten Aufschluß erwarten konnte, so liegen auf diesem Gebiete drei Untersuchungen vor. Es sind dies zwei ältere Arbeiten, von DOHRN und DE MEURON, und eine neuere Arbeit von BEARD.

Diese drei Untersuchungen haben zu verschiedenen Resultaten geführt. BEARD hat sich mit einem Rochen, *Raja batis*, beschäftigt und glaubt hier in der Thymus die Entstehung der Lymphocyten aus Epithelzellen klar bewiesen zu haben; er sieht in der Thymus sogar die Quelle aller Leukocyten. DOHRN hat im Jahre 1884 die erste Darstellung von der Entwicklung der Thymus bei Haifischen gegeben. Er führt die zweierlei Zellen auf frühzeitig eingewandertes Bindegewebe zurück. DE MEURON hält die kleinen Rundzellen in der Thymus von *Acanthias* für Produkte der Epithelzellen; er glaubt sie nicht mit mesodermalen

---

1) Bemerkenswert sind die Cyclostomen. Bei *Petromyzon* bilden sich an den 7 Kiemenspalten ventrale und dorsale Wucherungen. Es ist aber nicht mit Sicherheit festgestellt worden, ob diese Wucherungen der Thymus der übrigen Wirbeltiere homolog zu setzen sind.

Elementen identifizieren zu dürfen. Seine Auffassung stimmt also mit der neueren Ansicht von STÖHR überein, während die beiden anderen Möglichkeiten in den Auffassungen von BEARD und DOHRN ihren Ausdruck finden.

Meine Aufgabe bestand darin, die Entwicklung der Thymus bei Selachiern von neuem zu untersuchen und womöglich eine Entscheidung zwischen den verschiedenen Theorien zu geben.

Ich habe mich mit *Spinax niger*, *Acanthias vulgaris* und *Torpedo ocellata* beschäftigt, hauptsächlich mit dem noch nicht untersuchten Squaliden *Spinax niger*; *Acanthias* und *Torpedo* wurden zum Vergleich herangezogen.

### III. Material und Methode.

Einige Schnittserien von Selachierembryonen wurden mir aus der Präparatensammlung des Zoologischen Institutes in Jena zur Untersuchung überlassen. Ferner wurden im Sommer 1907 *Spinax*-embryonen durch das Zoologische Institut und durch Herrn Prof. ZIEGLER aus Bergen in Norwegen bezogen, von welchen ich einige Exemplare verwenden durfte. Die Embryonen waren mit Alkohol und mit PERENYISCHER Lösung konserviert. Die Schnitte wurden mit Hämatoxylin nach DELAFIELD und Ammon-Rubin pikrat gefärbt. Die Dicke der Schnitte betrug 5 und 10  $\mu$ , teilweise auch 3  $\mu$ .

Außerdem stellte mir Herr Dr. BROHMER in Jena verschiedene sehr gute Schnittserien von *Spinax* und *Acanthias* zur Verfügung. Herrn Dr. BROHMER spreche ich für die freundliche Ueberlassung der betreffenden Serien meinen kameradschaftlichen Dank aus.

Die jüngsten Stadien der vorhandenen Embryonen hatten eine Länge von etwa 1 cm, die ältesten Embryonen waren über 12 cm lang.

Von der Thymusanlage eines *Spinax* von 3,6 cm Länge wurde nach der BORNSCHEN Wachsplattenmethode eine plastische Rekonstruktion hergestellt (Fig. 5 und 6).

### IV. Die Entwicklung der Thymus bei *Spinax niger*.

Typische Thymusknospen zeigen sich bei *Spinax niger* zum ersten Male als Epithelwucherungen an den Kiemenspalten bei einem Embryo von etwa 2,8 cm. Dieses Stadium ist schon relativ hoch entwickelt, es entspricht ungefähr dem Stadium O—Q von BALFOUR. Der Embryo hat bereits eine der ausgebildeten Form

entsprechende Gestalt angenommen, die äußeren Kiemenanhänge sind schon zu Fäden ausgebildet. Im Mesenchym sind die An-

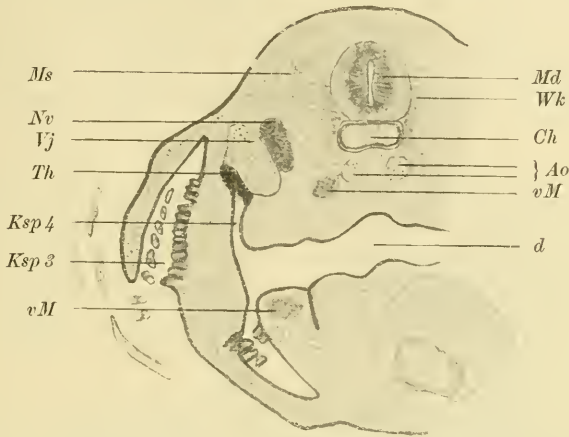


Fig. 1. Querschnitt durch einen Embryo von *Spinax niger*, 2,8 cm lang. *Th* Thymus, *Vj* Vena jugularis, *Nv* Nervus vagus, *Ch* Chorda, *Md* Medullarrohr, *Ao* Aorten, *vM* verdichtetes Mesenchym, *Wk* Wirbelkörper, *d* Darm, *Ksp 3* und *Ksp 4* dritte und vierte Kiemenpalte. Vergrößerung 24-fach.

lagen von Skeletteilen als Anhäufungen von Mesenchymzellen erkennbar, insbesondere zu beiden Seiten der Chorda.

Die Epithelverdickung, welche die Bildung der Thymus ein-



Fig. 1a. Fig. 1 stärker vergrößert. *Th* Thymus, *Vj* Vena jugularis, *aeEp*, *iEp* äußere und innere Wand des Epithels der vierten Kiemenpalte.

leitet, tritt am Anfang der Kiemenpalte auf, wie es Fig. 1 zeigt. Unmittelbar neben der Thymusknospe (*Th*) liegt die Vena jugu-

laris (*Vj*), medianwärts nach der Chorda dorsalis (*Ch*) zu ein Ast des Nervus vagus (*Nv*). Am vollkommen ausgebildeten Medullarrohr (*Md*) liegen die Muskelsegmente (*Ms*); in der Umgebung der Chorda und des Medullarrohrs bilden sich die Wirbelkörper aus (*Wk*). Am Außenrande der Figur ist das Ende der vorhergehenden Kiemenspalte (*Ksp* 3) mit ihrer äußeren Mündung zu sehen.

An der Verdickung beteiligen sich die beiden Seiten des Kiemenspaltenepithels nicht in gleicher Weise. Die Verdickung

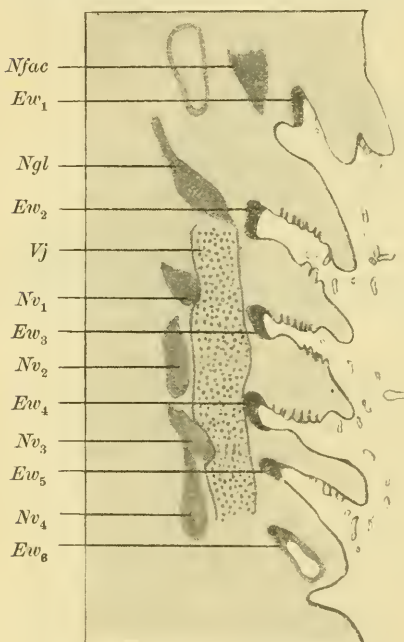


Fig. 2. *Spinax niger* von 2,8 cm Länge. Uebersichtsbild aus Horizontalschnitten kombiniert. *Ew*<sub>1</sub>, *Ew*<sub>2</sub> usw. erste, zweite Epithelwucherung usw.; *Vj* Vena jugularis, *Nfac* Nervus facialis, *Ngl* Nervus glossopharyngeus, *Nv*<sub>1</sub>, *Nv*<sub>2</sub> usw. erster, zweiter usw. Nervus vagus. Vergrößerung 28-fach.

wird hauptsächlich von dem Epithel der inneren Wand (*iEp*) gebildet, wie es die stärkere Vergrößerung der Thymusknospe in Fig. 1 erkennen läßt (Fig. 1 a).

Die Epithelwucherungen sind auf diesem Stadium fast in gleicher Weise an allen Kiemenspalten ausgebildet. An der ersten Spalte, dem Spritzloch, findet sich ebenfalls eine Wucherung, an der letzten, der sechsten Kiemenspalte, ist die Wucherung kleiner als an den vorhergehenden Spalten.

Ueber die Lage der Epithelwucherungen an den einzelnen Kiemenspalten und ihre Beziehungen zu den einzelnen Nerven und der Vena jugularis gibt die Fig. 2 einen Ueberblick. Dies Uebersichtsbild ist aus verschiedenen Horizontalschnitten kombiniert; denn das obere Ende der Kiemenspalten liegt nicht bei allen Spalten

auf derselben Höhe, die fünfte und sechste Spalte werden erst auf etwas tiefer gelegenen Horizontalschnitten getroffen. An der inneren Umbiegungsstelle ist das Epithel bei allen Kiemenspalten stark verdickt (*Ew*). Diese Verdickungen stellen die Thymusanlagen dar. Hinter der Epithelwucherung der dritten

und vierten Spalte liegt in dieser Höhe unmittelbar die große Vena jugularis. Medianwärts sieht man zwei Aeste des Nervus vagus ( $Nv_1$  und  $Nv_2$ ). Zwischen der zweiten und dritten Kiemen-  
spalte biegt die Vena jugularis nach oben um und verläuft in-  
folgedessen oberhalb dieses Horizontalschnittes. Es liegt hier in  
der Nähe der Epithelwucherung der zweiten Kiemen-  
spalte der Nervus glossopharyngeus ( $Ng1$ ). Dieser Nerv ist hier unterhalb  
der Vena jugularis im Begriff, die Verbindung mit dem Epithel  
der zweiten Kiemen-  
spalte einzugehen. Auf weiter nach oben  
(mehr dorsal) gelegenen Horizontalschnitten ist er ebenfalls durch  
die Vena jugularis von der Epithelwucherung der zweiten Kiemen-  
spalte vollständig getrennt; es liefert also ein Schnitt in dieser  
Höhe auch für die zweite Kiemen-  
spalte und den Nervus glosso-

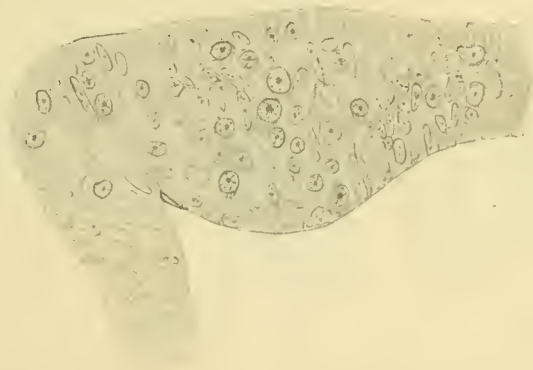


Fig. 3. *Spinax niger* von 2,8 cm. Histologisches Habitusbild mit den zweierlei Zellen, Knospe fest abgeschlossen. Vergrößerung ca. 250-fach.

pharyngeus ein gleiches Bild, wie wir es bei der dritten und vierten Kiemen-  
spalte sehen. Und umgekehrt trifft man auf tieferen  
Horizontalschnitten an der dritten und vierten Kiemen-  
spalte die-  
selben Verhältnisse wie an der zweiten Kiemen-  
spalte an; es nähern  
sich also auch hier die Vagusäste unterhalb der Vena jugularis  
den Wucherungen der beiden Kiemen-  
spalten. Vom Nervus glosso-  
pharyngeus weiter nach dem Kopfende hin gehend finden wir den  
Nervus facialis ( $Nfac$ ) in der Nähe der Wucherung am Spritzloch  
im gleichen Horizontalschnitt. — Die fünfte Kiemen-  
spalte liegt  
etwas tiefer, der Ast des Vagusganglions ist durch die Vena jugu-  
laris ebenfalls noch von ihr getrennt. Die sechste Kiemen-  
spalte

ist mit ihrem Ast des Nervus vagus nur auf einem noch tieferen Horizontalschnitte zu sehen. Wir treffen die Epithelverdickung der sechsten Kiemenspalte und den in gleicher Entfernung wie an der fünften Spalte liegenden Nerv weit unterhalb der Jugularvene auf den tieferen Horizontalschnitten. Das genauere Verhalten der Nerven in bezug auf die Thymusanlagen soll in einem späteren Kapitel gezeigt werden.

Alle diese Epithelwucherungen sind scharf gegen das umliegende Bindegewebe abgesetzt. Sie zeigen in histologischer Hinsicht ein ziemlich lockeres Gewebe und lassen neben den typischen, langgestreckten Epithelzellen eine zweite Art von Zellen, kleine abgerundete Zellen erkennen. Die ursprünglichen Epithelzellen bilden

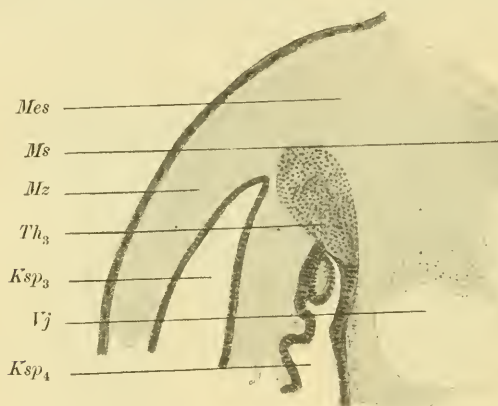


Fig. 4. Querschnitt durch *Spinax niger* von 3,6 cm Länge. *Th<sub>3</sub>* dritte Thymus, *Ksp<sub>3</sub>* und *Ksp<sub>4</sub>* dritte und vierte Kiemenspalte, *Mz* Muskelzüge, *Mes* Mesenchym, *Ms* Muskelsegmente, *Vj* Vena jugularis. Vergrößerung ca. 30-fach.

ein Retikulum, in welchem die kleinen Zellen zum größten Teil frei zu liegen scheinen. Diesen histologischen Habitus läßt Fig. 3 erkennen.

Eine solche Epithelverdickung wuchert nun sehr stark weiter und wächst in etwas schräger Richtung nach hinten und außen vom Medullarrohr weg. Bei dem Wachstum nimmt sie eine birnförmige Gestalt an (Fig. 4). Es scheint, als ob die innere Wand des Epithels der Kiemenspalten besonders an der Wucherung beteiligt ist. So finden wir diese Wucherungen auf diesem Stadium, einem *Spinax* von 3,6 cm Länge, an der zweiten, dritten, vierten und fünften Kiemenspalte fast in gleicher Weise ausgebildet. Die Knospen an der zweiten und fünften Spalte sind etwas kleiner als die beiden



mittleren, aber diese Unterschiede sind ganz unbedeutend. Wir haben nun hier in diesen vier großen Wucherungen die Jugendstadien der späteren vier Teile der Thymus von *Spinax* vor uns, die erste Thymusknospe  $Th_1$  an der zweiten Kiemenspalte, die zweite  $Th_2$  an der dritten Kiemenspalte, die dritte  $Th_3$  an der vierten Kiemenspalte, die vierte  $Th_4$  an der fünften Kiemenspalte. Die dorsale Epithelwucherung am Spritzloch auf dem vorhergehenden Stadium ist hier auf diesem Stadium nicht mehr zu sehen, ebenso ist die Epithelwucherung der sechsten Kiemenspalte nicht zur weiteren Ausbildung gelangt. Vom Spritzloch und der

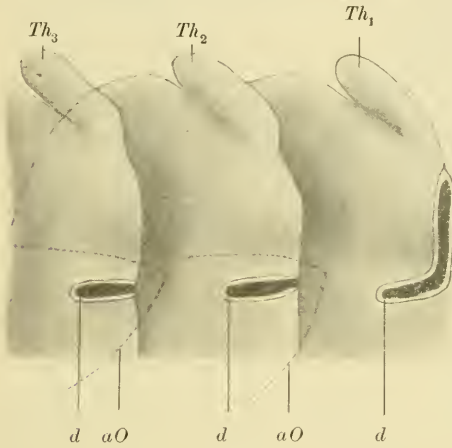


Fig. 5.

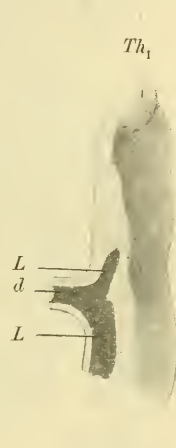


Fig. 6.

Fig. 5. Rekonstruktionsfigur nach einem Plattenmodell aus Querschnitten von *Spinax niger* von 3,6 cm Länge.  $Th_1$ ,  $Th_2$ ,  $Th_3$  erste, zweite und dritte Thymusknospe an der zweiten, dritten und vierten Kiemenspalte;  $d$  Öffnung der einzelnen Kiemenspalten in den Darm;  $aO$  äußerer Ausführgang der Kiemenspalten. Vergrößerung 20-fach.

Fig. 6. Rekonstruktionsfigur von vorn gesehen.  $Th_1$  erste Thymusknospe,  $d$  Öffnung der Kiemenspalte in den Darm,  $L$  Kiemenspaltenraum. Vergrößerung 20-fach.

letzten Kiemenspalte werden also hier bei *Spinax* keine Thymusknospen gebildet, obwohl auf jungen Stadien Anlagen als Epithelwucherungen vorhanden sind.

Die vier Thymusknospen liegen an den einzelnen Kiemenspalten noch weit voneinander getrennt. Es unterbleibt also hier ein zeitiges Verwachsen, wie wir es bei Knochenfischen sehen. Jede einzelne Knospe steht mit ihrer ganzen vorderen Hälfte in Verbindung mit der Kiemenspalte, die hintere Hälfte hat sich vom Epithel bereits losgeschnürt. In der Rekonstruktionsfigur (Fig. 5) erscheint so die Thymusanlage, äußerlich betrachtet, wie eine große

Drüse an der Kiemenspalte. (Fig. 6 stellt die Kiemenspalte mit der Thymus von vorn gesehen dar.) — In dem hintern Teile der Thymus scheint die Zone des stärkeren Wachstums zu liegen. Die Knospen sind auch jetzt noch kompakt und scharf gegen das um-

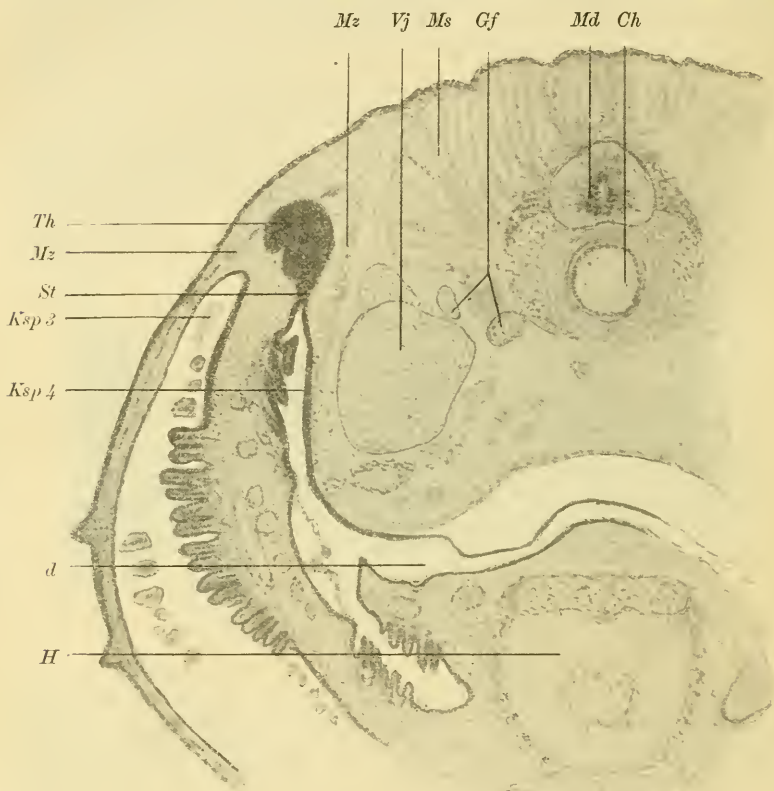


Fig. 7. Querschnitt durch einen *Spinax niger* von 4,5 cm Länge. *Th* Thymus, *Mz* Muskelzüge, *St* Verbindungsstiel mit dem Epithel der Kiemenspalte, *Vj* Vena jugularis, *Ms* Muskelsegmente, *Gf* Gefäße, *Md* Medullarrohr, *Ch* Chorda, *d* Darm, *H* Herz, *Ksp 3* und *Ksp 4* dritte und vierte Kiemenspalte. Vergrößerung 26-fach.

liegende Bindegewebe abgeschlossen. Das Bindegewebe ist um die Thymus etwas dichter geworden, und manchmal liegt eine Bindegewebszelle der Grenze der Thymus dicht an. In der Knospe kann man immer noch die ursprünglichen langgestreckten Epithelzellen und die Rundzellen unterscheiden.

Auf dem nächsten Stadium, einem Embryo von 4,5 cm Länge,

geht nun die regelmäßige birnförmige Gestalt der Thymusknospe verloren. Die Knospen haben sich auf diesem Stadium fast vollkommen vom Epithel der Kiemenspalten abgelöst und sind noch ganz bedeutend gewachsen. Schon äußerlich sind sie am Embryo als vier weißliche hervortretende Flecke zu bemerken. Vorn stehen die Thymusknospen mit einem kleinen Stiele noch in Verbindung mit dem Epithel der Kiemenspalten. Sie lassen hier noch die birnförmige Gestalt erkennen (Fig. 7), während jetzt die ganze hintere Hauptmasse der Thymus einen lappigen Bau anzunehmen beginnt (Fig. 8). In der Textfig. 7 ist die Verbindung der Thymus mit der Kiemenspalte durch den Stiel auf einem Querschnitt getroffen. Die Figuren geben auch über die bedeutende Größe des Organs und seine Lage Aufschluß.



Fig. 8. Querschnitt durch den hinteren Teil der Thymus eines *Spinax niger* von 4,5 cm Länge. Bezeichnungen und Vergrößerung wie in Fig. 7.

Die Vena jugularis liegt der ersten Thymusknospe noch an, bei den übrigen drei Spalten liegt sie viel tiefer und von den Knospen weit entfernt. Die erste Thymusknospe ist etwas kleiner als die zweite und dritte.

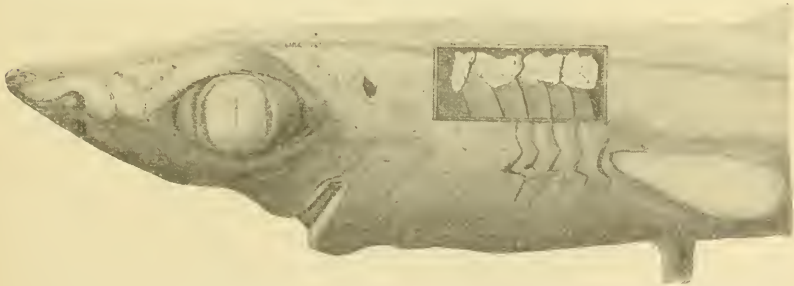


Fig. 9. *Spinax niger* von ca. 12 cm Länge. Thymus und Kiemenspalten freigelegt; nach Natur gezeichnet; über natürliche Größe.

Die dritte Thymus liegt mit ihrer vordersten Spitze schon unter der vorhergehenden Thymus, steigt dann langsam auf und erreicht dieselbe Größe wie die zweite Thymus. Die Verbindung mit dem Epithel der Kiemenspalte ist hier kaum noch zu erkennen. Ebenso

ist bei der vierten Thymus kaum noch ein Zusammenhang mit dem Epithel der Kiemenspalte vorhanden. Das histologische Bild zeigt uns, wie die histologische Zusammensetzung der ausgebildeten Thymus angebahnt wird.

Die ausgebildete Thymus eines Spinax stellt ein jederseits aus vier Abteilungen bestehendes Organ dar. Das Organ hat eine beträchtliche Größe, wie die Textfig. 9 zeigt, ein Spinax von 12 cm Länge, bei dem die Thymus freigelegt ist. Sie liegt oberhalb der Kiemenspalten, von diesen ganz abgelöst und nimmt den ganzen Raum oberhalb der Kiemenspalten ein. Schon bei oberflächlicher Betrachtung läßt die Drüse einen stark gelappten, follikulären Bau erkennen. Die einzelnen Segmente sind nicht miteinander verwachsen, sondern durch dünne Bindegewebsschichten voneinander getrennt. Die Gestalt der einzelnen Segmente ist nicht ganz regelmäßig, das erste Thymussegment an der zweiten Kiemenspalte ist länglich und zieht sich vorn an der Kiemenspalte etwas herab, das zweite Segment hat eine mehr dreieckige Gestalt, das dritte und vierte sind viereckig und gleich ausgebildet.

Jedes dieser Segmente liegt nun in einer lockeren Umhüllung von Bindegewebe, von dem aus Septen ins Innere der Thymus ausgehen und die einzelnen Lappen voneinander trennen (Fig. 10). Die Lappen selbst sind scharf gegen das umliegende Bindegewebe abgesetzt. Dies Bindegewebe nimmt nur insofern an der Retikulumbildung teil, als es die Läppchen kapselartig umschließt und Septen mit Gefäßen ins Innere der Thymus sendet, hat also für das Retikulum nur eine untergeordnete Bedeutung. Das Retikulum der Thymus im Innern wird von den ursprünglichen Epithelzellen gebildet.

Im histologischen Aufbau lassen sich jetzt drei verschiedene Zonen unterscheiden: Ganz außen eine Randzone, darunter eine breite Rindenschicht, in der Mitte ein Mark (Fig. 10, *Ra*, *Ri* und Fig. 11). Die Randschicht besteht aus großen runden Zellen, die in meist mehrfachen Lagen die einzelnen Lappen rings umgeben und ihrem Ursprunge nach als die modifizierten Epithelzellen anzusehen sind. Sie sind von verschiedener Größe. Die kleinen Rundzellen, die zweite Art der Thymuszellen, treten hier stark zurück, die oberste Zellenlage der Randschicht scheinen sie überhaupt nicht zu erreichen. Tiefer nach dem Innern zu treten sie dann immer zahlreicher auf, und so kommt es zur Bildung der Rindenschicht. Die Kerne mit ihrem geringen Plasma liegen hier dicht gedrängt und sind oft scheinbar in Zügen angeordnet. Teils

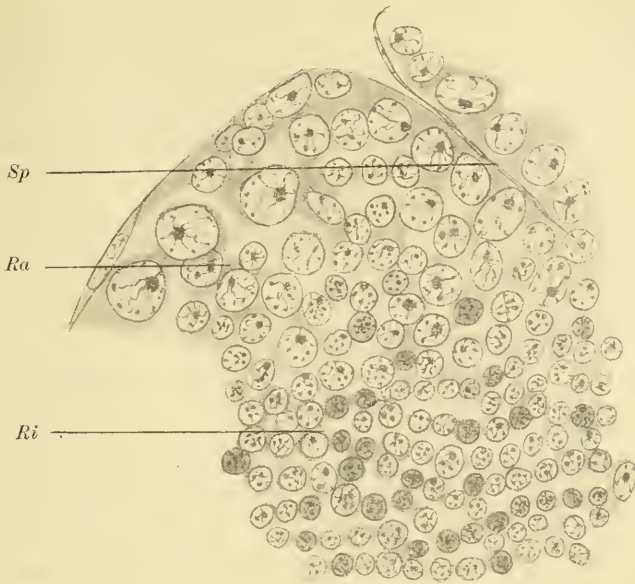


Fig. 10 und 11. Thymus eines *Spinax niger* von ca. 12 cm. Fig. 10. Randzone *Ra* und Rindenzone *Ri*, *Sp* Septum. Fig. 11. Mark mit einem Gefäß *Bgf*. Zeiß homog. Imm.  $\frac{1}{12}$ , num. Ap. 1,20.

liegen die kleinen Zellen ganz frei, teils liegen sie den Retikulumzellen dicht an. Hier in der Rinde sind die kleinen Rundzellen so massenhaft vorhanden, daß sie die größeren runden Epithelzellen vollständig verdrängen und das Retikulum verdecken. Zwischen diesen kleinen Rundzellen und den größeren Epithelzellen ist nun kein strenger Unterschied zu machen, es zeigen sich alle Uebergänge zwischen diesen beiden Zellformen. Das Chromatin ist in den großen und kleinen Zellen reichlich vorhanden, ebenso die speichenförmige Anordnung der Chromatintrabekeln. Die Rindenschicht zieht sich so in ziemlicher Breite um die einzelnen Lappen der Thymus rings herum.

Überall wird von ihr die innerste Zone, das Mark, eingeschlossen. Das Mark ist schon bei schwacher Vergrößerung durch ein viel helleres Aussehen und einen lockeren Aufbau gekennzeichnet. Die kleinen Rundzellen treten hier hinter den größeren Epithelzellen wieder stark zurück. Das Mark zeichnet sich vor den anderen Zonen besonders durch den Plasmareichtum aus, indem die Kerne sehr weit auseinander gerückt erscheinen. So wird von ziemlich voluminösen Zellen ein Retikulum gebildet, in welchem hier und da die kleinen Rundzellen zerstreut liegen. Auffallend sind die großen Epithelzellen, wie sie Fig. 11 zeigt, die überall im Mark vorkommen. Die abnorme Größe ist wahrscheinlich auf Hypertrophie zurückzuführen, wie es HAMMAR bei Teleosteeen schildert, ein Zeichen, daß hier im Mark die Involution und Degeneration des Organs beginnt. Durchsetzt wird die Thymus von Blutgefäßen mit Leukocyten und Erythrocyten, ebenso sind vielfach Bindegewebszellen von den Septen aus und Muskelzüge in die Thymus hineingeraten.

Im histologischen Verhalten zeigt also die Thymus von *Spinax* große Aehnlichkeit mit der Thymus der übrigen Wirbeltiere.

## V. Vergleichung der Befunde mit der Entwicklung und Deutung der Thymus bei anderen Selachiern und in anderen Wirbeltierordnungen.

Die Befunde bei *Spinax niger* weisen im allgemeinen eine große Uebereinstimmung mit der Thymusentwicklung der andern Selachier auf. Wie bei den pentanchen Haien *Acanthias*, *Pristiurus*, *Scyllium* und *Mustelus* entstehen jederseits 4 Knospen an der zweiten bis fünften Spalte. Abweichend sind die Verhält-

nisse bei Rochen, wo jederseits 5 Knospen entstehen, und bei Heptanchus, bei dem von der zweiten bis siebenten Spalte je eine Thymusknospe ihren Ursprung nimmt. Bei Spinax findet sich am Spritzloch auf dem jungen Stadium (Fig. 2) ein Ansatz zu einer Thymusbildung, wie es auch BEARD für die erste Kiemenspalte bei Raja batis angibt. Wie dort geht aber auch bei Spinax aus dieser Wucherung keine Thymusknospe hervor. Die Abschnürung der Knospen geht bei Spinax in ganz gleicher Weise vor sich wie bei den andern Selachiern. Es findet auch hier ein zeitiges Loslösen statt; die Knospen bleiben aber, besonders an der zweiten Kiemenspalte, noch lange durch einen kleinen Stiel in Verbindung mit dem Kiemenspaltenepithel, während die Thymusknospe schon beginnt, einen lappigen Bau anzunehmen. — Merkwürdig ist der Gegensatz zwischen diesem zeitigen Loslösen und dem Getrenntbleiben der einzelnen Metameren der Selachierthymus und den Verhältnissen bei Knochenfischen. Der Umstand, daß bei den meisten Formen der Telosteer nach den Untersuchungen von MAURER und HAMMAR die Knospen ein integrierender Bestandteil des Kiemenhöhlenepithels bleiben oder erst eine sehr späte Abtrennung erfolgt, während die einzelnen Metameren sehr frühzeitig miteinander verschmelzen, kann wohl als ein Zeichen dafür angesehen werden, daß diese Verhältnisse bei Knochenfischen nicht ursprüngliche sind.

Ein großer Unterschied in der Thymusentwicklung bei Spinax und den andern Haifischen zeigt sich darin, daß die Thymusknospen hier bei Spinax nicht zeitlich nacheinander entstehen und nicht in der Größe von vorn nach hinten zu abnehmen, wie es DOHRN bei den von ihm untersuchten Haien beschreibt. Die Thymusknospen entstehen bei Spinax an allen Spalten gleichzeitig und haben alle eine fast gleich große Ausbildung, die zweite und dritte Knospe sind etwas größer als die erste und vierte, aber dieser Größenunterschied ist ganz unbedeutend und verdient keine weitere Berücksichtigung.

Sehr klar läßt sich bei Spinax die entodermale Entstehung der Thymus nachweisen. Das Ektoderm hat hier nichts mit der Thymusbildung zu tun. Für die höheren Wirbeltiere wollen HIS und ROUX auch das Ektoderm mit für die Thymusbildung in Anspruch nehmen. Auch die Befunde bei den Urodelen, wo die Thymusknospen entstehen, noch ehe die Spalten geöffnet sind, weisen auf eine rein entodermale Entstehung hin, wie es übrigens auch für Säugetiere von andern Forschern angegeben wird. — Ein

Lumen und einen Ausführungsgang habe ich bei *Spinax* ebenso wenig auffinden können wie DOHRN bei seinen Haifischen. Hingegen konnte ich die Beobachtungen DOHRNS über das Vorkommen eines Lumens und eines Ausführungsganges bei *Torpedo* bestätigen. Ich habe in Figur 12 auf drei aufeinanderfolgenden Schnitten dieses Lumen mit dem Ausführungsgang der Thymus von einem *Torpedo ocellata* wiedergegeben. Es läßt sich hieraus vielleicht der

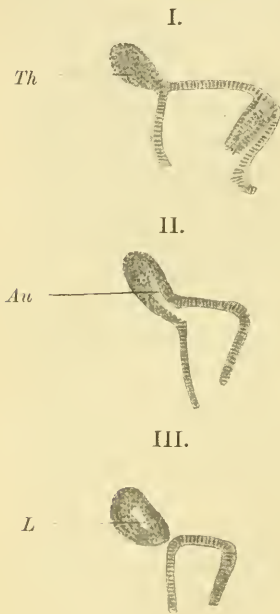


Fig. 12. Thymus eines *Torpedo ocellata* von 19 mm Länge, in drei aufeinanderfolgenden Schnitten. *Th* Thymus, *Au* Ausführungsgang des Lumens, *L* Lumen. ca. 60-fache Vergrößerung.

Schluß ziehen, daß die Thymus überall ursprünglich eine Drüse mit Ausführungsgang gewesen ist.

Es scheint der primitive Zustand darin gegeben zu sein, daß alle Kiemenspalten eine Thymusknospe bilden, wie wir es bei *Heptanchus* noch erkennen können. Zuerst wird dann die erste und letzte Kiemenpalte von der Thymusbildung ausgeschaltet, obwohl sich an beiden Kiemenpalten eine Anlage nachweisen läßt. Je höher man dann in der Wirbeltierreihe emporsteigt, um so mehr wird die Zahl der die Thymus bildenden Kiemenpalten im allgemeinen reduziert. Einen primitiven Zustand haben wir also auch bei Urodelen, wo die Thymus von der zweiten bis fünften Spalte gebildet wird, während bei den höher entwickelten Anuren nur die zweite Spalte eine Thymus ausbildet. Welche Kiemenpalten sich bei den übrigen Wirbeltierordnungen an der Thymusbildung beteiligen, ist im allgemeinen Teil ausgeführt worden (S. 79).

DOHRN sieht nun die phylogenetische Bedeutung der Thymus darin, daß die Thymusknospen dorsale, durch Muskelüberlagerung nicht mehr zur freien Entwicklung gekommene Kiemenblättchen darstellen. Dieser Deutung trat schon MAURER entgegen: „Die Deutung, welche DOHRN der Thymus bei Selachiern gibt, indem er in dem Organe dorsale, nicht mehr zur freien Entwicklung gekommene Kiemenblättchen sieht, erklärt nichts, insofern sie es ganz unverständlich läßt, warum diese Gebilde sich noch bei den höchsten Wirbeltieren erhalten, bei welchen es zur Bildung von



Kiemenblättchen überhaupt nicht mehr kommt. Es wären also bei diesen Tieren die Kiemenblättchen rückgebildet, nur diejenigen, welche sich bei Fischen infolge von Raumbegrenzung nicht mehr frei entwickeln konnten, hätten sich noch erhalten und bildeten sich in Gestalt der Thymus mächtig aus. Es sollte doch scheinen, daß gerade in der Tatsache ihrer Erhaltung der Beweis liegt, daß ihnen eine wichtigere Bedeutung zukommen muß, sonst würden sie sich ebenso rückgebildet haben, wie es die Kiemenblättchen taten.“ Außerdem macht er den Einwand, daß Kiemensprossen sich nur in einer gewissen Ausdehnung von der Wandung der Kiemenspalten ausbilden und nirgends auf weitere Strecken übergreifen. Man hat also kein Recht, diese dorsalen Epithelwucherungen als Kiemenrudimente zu betrachten. Zieht man die Verhältnisse bei *Spinax* und *Torpedo* in Erwägung, die Art und Weise der Anlage als festabgeschlossene, kompakte Knospen und die bedeutende Größe, so kann man unmöglich die stammesgeschichtliche Grundlage der Thymus nur in Rudimenten von nicht zur Entwicklung gekommenen Kiemenblättchen suchen.

Eine andere Deutung glaubt PRYMAK für die mit breiter Basis mit dem Epithel der Kiemenspalten verbundene Thymus bei Knochenfischen geben zu können: „Die massenhaft aus der Thymus nach außen in die Kiemenhöhle auswandernden Leukocyten spielen sehr wahrscheinlich die Rolle der Phagocyten, welche die zahlreichen Mikroorganismen von den Kiemen wegschaffen und dadurch dem ganzen Organismus der Fische einen sehr großen Dienst leisten, worauf schon BEARD zum Teil seine Aufmerksamkeit gerichtet hat. Mit dem Zugrundegehen der Kiemen bei den höheren Wirbeltieren bekommt die Thymusdrüse eine tiefere Lage im Organismus. Im Lichte dieser Annahme würde für uns also die Lageveränderung der Thymusdrüse im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Wirbeltiere ganz klar.“

Die Thymus hat nun aber schon bei Selachiern, gerade bei den ursprünglichsten Wirbeltieren, eine tiefe Lage und hat sich bis auf den dünnen Stiel von dem Epithel der Kiemenspalten losgelöst, während die Kiemenspalten noch in voller Funktion stehen. Ein Auswandern von Phagocyten und eine Deutung im Sinne PRYMAKS ist also hier vollkommen ausgeschlossen. Man kann eher auf Grund der Entwicklung und des drüsigen Habitus des Organs annehmen, daß die Thymus ursprünglich einmal eine echte epitheliale Drüse gewesen ist, die im Dienste der Kiemen-

spalten gestanden hat, vielleicht mit der Fähigkeit, Schleim abzusondern oder chemische Stoffe auszuschcheiden.

Wieder eine andere Deutung der Thymus finden wir bei FRORIEP. Dieser Forscher glaubt die Thymus als Ueberbleibsel der Kiemenspaltenorgane der Selachier auffassen zu dürfen. Die Frage, ob die Thymus irgendwelche Beziehungen zu den Kiemenspaltenorganen hat, soll im nächsten Kapitel behandelt werden.

## VI. Das Verhältnis der Thymusknospen zu den Kiemenspaltenorganen.

FRORIEP zeigt in seinen Untersuchungen über die Epidermisverbindungen der Kopfnerven bei Selachiern an einem Querschnitt eines Torpedoembryo von 12 mm Länge (Stadium L. BALFOURS), wie die Kopfnerven jeweils zwei Verbindungen mit der Epidermis an den einzelnen Kiemenspalten eingehen, eine dorsale, die Seitenorgane, und eine ventrale, die schon von VON WIJHE erwähnten Kiemenspaltenorgane<sup>1)</sup>. Er kommt nun zu dem Schlusse, daß der ventrale Kontakt der Nerven mit der Epidermis identisch mit der Thymusanlage wäre. An der Kontaktstelle ist das Epithel stark verdickt. Auf späteren Stadien besteht nun zwischen dem Nerv und dieser Epithelverdickung kein Zusammenhang mehr, Nerv und Epithelverdickung sind durch die Vena jugularis vollkommen voneinander getrennt. Die Verdickung des Epithels wuchert nun nach der Auffassung FRORIEPS sehr stark weiter und bildet die Thymus. Dieser Forscher nimmt also für die Thymus auch eine teilweise ektoblastische Herkunft an, „da sich der Nerv von Haus aus nur mit der Epidermis verbindet“; er schließt sich hierin der Darstellung von HIS an.

Dieser Behauptung trat ANTIPA entgegen. Er zeigte, daß die Epithelverdickungen der Thymusanlage unabhängig von den Kiemenspaltenorganen entstehen. Ebenso finden wir schon bei DE MEURON eine Bemerkung, die diese FRORIEPSche Behauptung bestreitet. BEARD schließt sich ANTIPA an und bezeichnet die Behauptung FRORIEPS als falsch. Nach seiner Ansicht sind Thymusplakode und Sinnesplakode etwas ganz Verschiedenes.

1) Man vergleiche hinsichtlich dieser Ektodermverbindungen des Glossopharyngeus und der Reste des Vagus auch die in dem zoologischen Institut in Jena entstandenen Arbeiten von KLINKHARDT (1905), GUTHKE (1906) und BROHMER (1908).

Ich bin bei meinen Untersuchungen ebenfalls zu dem Resultate gekommen, daß die Thymusanlagen mit den Kiemen-spaltenorganen nichts zu tun haben. Ich fand die beiden Kontakte, wie sie FRO-RIER angibt, sowohl bei *Spinax* als auch bei *Acanthias* wieder. Fig. 13 zeigt in III diese Verhältnisse bei einem *Acanthias* von 22 mm Länge. Die Figur zeigt die beiden Epithelverdickungen, das Seitenorgan *dEp*, und das Kiemen-spaltenorgan *vEp*, an der dritten Kiemen-spalte. An dieser Kiemenpalte tritt nun die Thymus als starke Verdickung ganz im Anfang auf (Fig. 13, I, *Th*). Nun steigt die Kiemenpalte auf und öffnet sich nach außen. Das Epithel ist hier wieder ganz regelmäßig, ohne jegliche Verdickung (Fig. 13, II), und erst auf viel späteren Querschnitten er-scheinen nun die beiden Epithelver-bindungen der Nervenäste an der Epi-dermis. Die Thymusverdickungen und diese Branchialverdickungen liegen also weit voneinander getrennt und haben keine Beziehungen zueinander. Auf späteren Stadien kann man diese Ver-hältnisse noch klar im Uebersichtsbild (Fig. 2) erkennen. Die Nerven sind hier, wie schon beschrieben, auf der Höhe der Thymus durch die Vena jugu-laris von der Thymusanlage getrennt, dann ziehen sie in schräger Richtung kaudalwärts und ventralwärts um die Vena jugularis herum und treten, weit von der Thymus entfernt, an die Epi-dermis der Kiemenpalten heran. Auf noch späteren Stadien sieht man dann dieses Herantreten der Nerven nicht mehr; die Verdickungen der Kiemen-spaltenorgane bilden sich dann zurück,

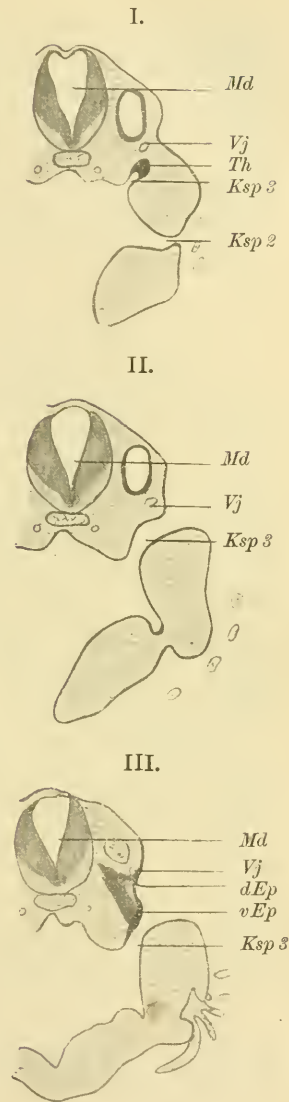


Fig. 13. Querschnitte durch einen *Acanthias vulgaris* von 22 mm Länge in der Gegend des Nervus glossopharyngeus. *Md* Medullarrohr, *Vj* Vena jugularis, *Ksp 2* und *Ksp 3* zweite und dritte Kiemen-spalte, *Th* Thymus, *dEp* Seitenorgan, *vEp* Kiemen-spaltenorgan, Vergrößerung ca. 20-fach.

wie es KLINKHARDT in seinen Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Kopfganglien und Sinneslinien bei Selachiern beschreibt. Es lockert sich allmählich der intensive Zusammenhang zwischen Ektoderm und Ganglienanlage. Das Ektoderm kehrt zu seiner normalen Beschaffenheit zurück, aus der vielreihigen Zellschicht wird wieder eine zwei- bis dreireihige.

Die Deutung FRORIEPS, die Thymus als Ueberbleibsel der Kiemenspaltenorgane aufzufassen, ist also ebenfalls hinfällig.

## VII. Die Herkunft der kleinen Thymuszellen.

Die bisher versuchten Deutungen gewähren uns über die Aufgabe und Funktion der Thymus keinen Aufschluß und geben uns in keiner Weise irgendeinen Anhaltspunkt, eine Entscheidung über die Frage zu treffen, ob die Thymus Beziehungen zu lymphoiden Organen hat. Eine Erklärung des Organs können wir nur von den kleinen Zellen der Thymus erwarten. Wie schon im allgemeinen Teil erwähnt, werden diese kleinen Zellen von einem großen Teil der Forscher als echte Lymphocyten aufgefaßt, und ihre Herkunft einerseits auf frühzeitiges Einwandern von Bindegewebe zurückgeführt, andererseits durch autochthone Entstehung aus der epithelialen Anlage erklärt.

Wenden wir uns zunächst der Frage nach der Herkunft der kleinen Zellen zu. Schon STIEDA legte sich die Frage vor: Woher stammen die kleinen Rundzellen? Sind sie Abkömmlinge der epithelialen Anlage oder nicht? Wie alle älteren Forscher, auch KÖLLIKER und DOHRN, nahm er von vornherein einen bindegewebigen Zustand der ausgebildeten Thymus an. KÖLLIKER war zu der Ansicht gelangt, daß die ursprüngliche epitheliale Anlage sich in die kleinen Zellen der ausgebildeten Thymus verwandelt habe. STIEDA behauptet nun dagegen, daß die lymphoiden Zellen der umgebenden Binde substanz entstammen. Die Reste der epithelialen Anlage sieht er nur noch in den HASSALSchen Körperchen. Ihm schloß sich HIS an, der es für ganz selbstverständlich hielt, daß die kleinen Zellen aus dem Bindegewebe stammen. Auch DOHRN und im Anfang MAURER glaubten, der üblichen Auffassung folgend, eine solche Einwanderung annehmen zu müssen, die die adenoide Ausbildung des Gewebes zur Folge habe. Ein empirischer Beweis für diese Einwanderungstheorie ist von den älteren Forschern nicht erbracht worden, STIEDA schreibt selbst: Beweisen kann ich die Behauptung nicht, sie bleibt nur eine Hypothese.

In neuerer Zeit ist nun wieder HAMMAR für eine Einwanderung eingetreten. Er führt ebenso alle die kleinen Zellen auf frühzeitig eingewandertes Bindegewebe zurück. Er zeigt an verschiedenen Bildern, wie an der jungen Thymus ein Durchwandern von mesodermalen Elementen stattfindet; es gelangen so von außen Lymphocyten ins Innere der Thymus und vermehren sich hier sehr stark, die Epithelzellen bilden dann nach seiner Auffassung nur noch das Retikulum. Daß das Durchwandern auf ein Einwandern zurückzuführen ist, glaubt HAMMAR durch genaue Zählungen und Messungen beweisen zu können: „die eingehenden Analysen der Siphonostoma- und Salmobilder, während der Periode der Thymushistogenese, welche ich angestellt habe, sprechen also einstimmig und entschieden zugunsten der Entstehung der Thymuslymphocyten durch Einwanderung, nicht durch autochthone Umwandlung von Epithelien.“

Dem gegenüber steht nun die große Menge der Beobachtungen, die sich der Ansicht KÖLLIKERS anschließen und die kleinen Thymuszellen direkt aus den ursprünglichen Epithelzellen hervorgehen lassen. Schon DE MEURON spricht sich über die beiden Arten von Zellen in der Thymus in diesem Sinne aus: „Si dès l'abord on voit dans l'ébauche du thymus encore relié à l'épithélium branchial deux sortes de cellules, je ne crois pas que l'on doive en conclure à la présence d'éléments mésodermiques dans l'intérieur de l'organe. On doit penser plutôt, qu'il y a ici les cellules épithéliales primitives et les produits de leur prolifération.“ Im umliegenden Bindegewebe hat er keine den kleinen Thymuszellen ähnlichen Elemente auffinden können.

Auch PRENANT nimmt in seinen Untersuchungen über die Säugetierthymus eine autochthone Entstehung der kleinen Zellen an: „Il est probable que les cellules épithéliales, après s'être multipliées activement par cinèse, donnent naissance à des lymphoblastes.“

MAURER vertritt in seinen späteren Arbeiten, z. B. über *Lacerta*, ebenfalls diese Auffassung: „Die epithelogenen Elemente der Thymusanlage bilden das adenoide Gewebe der Thymus.“

In gleicher Weise zeigen die Untersuchungen von NUSSBAUM und PRYMAK an Knochenfischen, daß die kleinen Zellen direkt von Epithelzellen stammen. Die größeren noch indifferenten Epithelzellen lassen nach der Ansicht dieser Forscher durch Teilung — es wurden in den Epithelzellen zahlreiche karyokinetische Teilungsfiguren beobachtet — Zellelemente von geringerer Größe hervor-

gehen. Die Mehrzahl dieser verkleinerten Zellelemente geht allmählich in die lymphoiden Elemente über. Außer den vorhandenen Uebergangsformen zwischen den beiden Zellarten sind nach der Ansicht dieser beiden Forscher für die Frage nach dem Ursprung der kleinen Rundzellen noch folgende zwei Punkte wichtig: „1) in keinem Kerne eines lymphoiden Elementes der Thymus fanden wir Mitosen oder irgendwelche andere Teilungsbilder — ergo die Vermehrung dieser Elemente erfolgt in betreffenden Stadien nicht durch die Teilung der vorhandenen, sondern geht immer von indifferenten Epithelzellen aus, wobei in denselben äußerst energische Vermehrung auf mitotischem Wege zu beobachten ist; 2) in dem lockeren subepithelialen Bindegewebe, in welchem im zuletzt beschriebenen Stadium Blutgefäße und blasse, spindelförmige Bindegewebelemente vorhanden sind, fanden wir keinen einzigen Leukocyten, obwohl in der Thymusanlage eine große Masse derselben schon zu sehen war. Es ist also schon aus diesem Grunde die Ableitung der lymphoiden Kerne der Thymus von dem subepithelialen Bindegewebe ausgeschlossen. Eine solche Ableitung ist aber noch mehr unbegründet in Anbetracht der oben angegebenen Tatsachen, welche die verschiedenen Uebergangsformen von indifferenten Epithelzellen zu den typischen lymphoiden Elementen betreffen“.

Bei BEARD finden wir diese Auffassung ebenso vertreten. Der englische Forscher schildert die Art der Entstehung von Leukocyten aus den Epithelzellen der Plakoden folgendermaßen: „The first change in such a cell appears to be one in the cytoplasm. This becomes somewhat more refractive, and in favourable sections takes on a brownish tinge. At first no alteration is noticeable in the nucleus, which is oval, as in the other epithelial cells of the placode. Then the nucleus becomes rounded, and, gradually, the whole cell acquires this shape. With this and the more refractile nature of the cytoplasm the cell has taken on the characters of a leucocyte. Another peculiarity, already recorded by M. HEIDENHAIN regarding leucocytes, is that the nucleus comes to occupy an excentric position.“

Er vergleicht diese Entstehung der kleinen Thymuszellen aus Epithelzellen mit der Umwandlung der ursprünglichen Epithelzellen des Gehirns oder der Spinalnerven in Ganglienzellen.

GHKA kommt nach seinen Untersuchungen ebenfalls zu dem Schlusse, daß die kleinen Zellen direkt aus den Epithelzellen hervorgehen. — O. SCHULTZE bezeichnet die Annahme einer Ein-

wanderung von Lymphzellen von außen in das Epithel als gezwungen und durch nichts gestützt.

STÖHR beantwortet in seiner Arbeit vom Jahre 1906 die Frage nach der Herkunft der kleinen Zellen mit aller Bestimmtheit in folgender Weise: „Die kleinen Zellen sind in loco durch vielfach wiederholte Teilung der Epithelzellen der Thymus entstanden. Von einer Einschleppung von Leukocyten durch Blutgefäße ist bei der großen Armut der Blutgefäße an Leukocyten sicher keine Rede, ebensowenig wie sich nur die leiseste Spur einer Einwanderung der in der Vorniere vorhandenen Leukocyten in die epitheliale Thymus finden läßt. Die Umgebung der Thymus ist stets ein ganz lockeres, zellenarmes Mesenchym, in dem ein Herantreten einer nur irgendwie nennenswerten Menge von Leukocyten nicht verborgen bleiben könnte. Es wandern ebensowenig Leukocyten in die Thymus hinein, wie etwas von den kleinkernigen Zellen die Thymus verläßt, auch die von der Thymus wegführenden Blutgefäße enthalten keine solchen Zellen.“

Außer den hier angeführten Ansichten finden sich noch in vielen anderen Arbeiten Bemerkungen, die für die autochthone Entstehung der kleinen Thymuszellen sprechen.

Auf dem Standpunkt der autochthonen Entstehung stehen also weitaus die meisten Untersuchungen über die Thymuszellen. Die Resultate, die ich bei *Spinax niger* gewonnen habe, schließen sich dieser Auffassung vollkommen an. Eine frühzeitige Einwanderung mesodermaler Elemente ist hier bei *Spinax* von vornherein auszuschließen, da die Knospen fest gegen das umliegende Bindegewebe abgeschlossen sind, noch zu einer Zeit, wo die kleinen

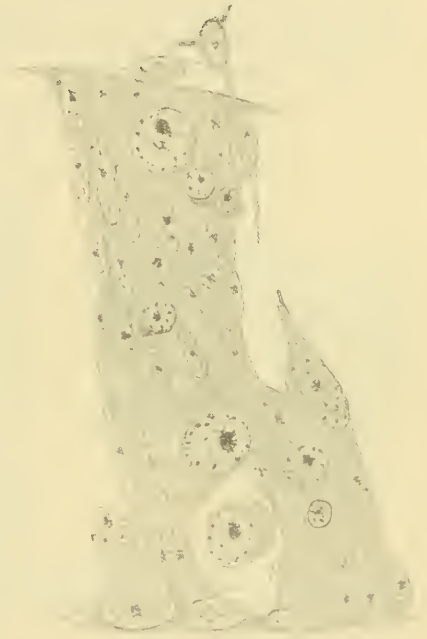


Fig. 14. *Spinax niger* von 2,8 cm Länge. Histologisches Bild mit großen und kleinen Rundzellen und langgestreckten Epithelzellen, Entstehung des Retikulums. Zeiß, homog. Imm.  $\frac{1}{12}$ , num. Ap. 1.20.

Rundzellen schon zahlreich in der Thymus vertreten sind. Es scheint die Entwicklung der kleinen Zellen so vor sich zu gehen, daß in der ursprünglich kompakten, ganz epithelialen Anlage einzelne von den länglichen Epithelzellen sich zur Zellteilung abrunden, wie man es auch sonst bei sich teilenden Epithelzellen wahrnehmen kann. Die Teilprodukte dieser abgerundeten Epithelzellen wachsen nun nicht wieder zu typischen Epithelzellen aus, sondern behalten ihren Rundzellencharakter bei und liefern nun wahrscheinlich durch immer wiederholte Teilung die große Menge der kleinen typischen Thymuszellen. Durch dieses Abrunden und Teilen lösen sich die Zellen aus dem festen Verbande mit den

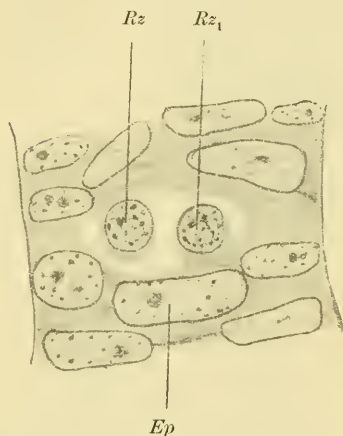


Fig. 15. *Spinax niger* von 3,6 cm Länge. Entstehung der kleinen Thymuszellen im Stiel, *Rz* und *Rz<sub>1</sub>* Rundzellen in gleicher Ausbildung, *Ep* langgestreckte Epithelzelle. Zeiß, homog. Imm.  $\frac{1}{12}$ , num. Ap. 1,20.

übrigen Zellen, und es kommt so ein von den bleibenden ursprünglichen Epithelzellen gebildetes lockeres Retikulum zustande, in dem die kleinen Rundzellen teils frei liegen, teils mit ihrem Plasma sich den Retikulumzellen eng anlegen, wie wir es in Fig. 14 sehen. Diese Figur (*Spinax* von 2,8 cm Länge) läßt die länglichen Epithelzellen und die verschiedene Größe der Rundzellen, ebenso das durch die Abrundung der Zellen hervorgerufene lockere Retikulum erkennen. Die größeren Rundzellen sind Epithelzellen, die sich zur Teilung abgerundet haben, die kleinen sind bereits aus ihnen hervorgegangene Teilungsprodukte,

die kleinen typischen Rundzellen. Fig. 15 zeigt zwei solche ganz gleiche Rundzellen in der Mitte des scharfumgrenzten Stiels der Thymus von *Spinax*. An eine Einwanderung dieser beiden Zellen von außen ist hier gar nicht zu denken. An ihrer Stelle hat ursprünglich, wie man auf jüngeren Stadien sieht, ebenfalls eine längliche Epithelzelle gelegen, wie die unter den beiden Rundzellen liegende Zelle *Ep*. Diese längliche Zelle hat sich abgerundet und durch Teilung die beiden vollständig gleichen Rundzellen (*Rz* und *Rz<sub>1</sub>*) geliefert. Derartige Bilder, zwei ganz gleiche nebeneinander liegende Rundzellen inmitten von Epithelzellen, sieht man allenthalben in der Thymus, und es hat den



Anschein, daß sie sämtlich in der geschilderten Weise entstanden sind.

Können die direkten Beweise, die für die autochthone Entstehung erbracht werden, auch als noch nicht zwingend bezeichnet werden, so lassen doch die in allen diesen Untersuchungen gewonnenen Resultate die Annahme einer autochthonen Entstehung der kleinen Thymuszellen als vollkommen berechtigt erscheinen. Es steht dieser Annahme eigentlich nur die Arbeit von HAMMAR an Knochenfischen entgegen. Hier bei Teleostern müssen aber die Verhältnisse, den andern Wirbeltierordnungen (speziell den ursprünglichen Selachiern) gegenüber, sicher als kompliziert und abweichend von der sonstigen Entwicklung der Thymus bezeichnet werden. Ist vielleicht hier, wo die Thymus mit breiter Basis dem Epithel der Kiemenspalten aufsitzt, und kompakte Knospen nicht gebildet werden, die Möglichkeit eines frühzeitigen Eindringens mesodermaler Elemente in die Thymuswucherung gegeben, so kann man die Theorie der Einwanderung doch schwerlich verallgemeinern. Nach der Entwicklung der kleinen Zellen bei den Selachiern und den andern Wirbeltierordnungen zu urteilen, kommt man keineswegs zu der Ansicht, daß alle die kleinen typischen Rundzellen auf eingewanderte Lymphocyten zurückzuführen seien.

Ich glaube die Frage nach der Herkunft der kleinen Thymuszellen so entscheiden zu müssen, daß diese kleinen Zellen in der Tat aus den ursprünglichen Epithelzellen der Thymusanlage durch wiederholte Teilung hervorgegangen sind.

### VIII. Sind die kleinen Thymuszellen als Lymphocyten aufzufassen?

Sind die kleinen Thymuszellen also autochthon aus der epithelialen Anlage entstanden, so muß man die Frage aufwerfen, ob sie echte Lymphocyten sind, wie von den Anhängern der Einwanderungstheorie ohne weiteres angenommen wird, und ob ebenso die Anhänger der Transformationslehre berechtigt sind, diese kleinen Zellen als Lymphocyten aufzufassen. Die kleinen Rundzellen in der Thymus sind den Lymphocyten ohne Zweifel äußerst ähnlich und beide Zellarten zeigen in morphologischer Beziehung eine große Uebereinstimmung. Es genügt dies den meisten Anhängern der Transformationslehre, die kleinen Thymuszellen den

Lymphocyten in den Lymphdrüsen für vollkommen gleichwertig zu halten. BEARD geht sogar so weit, die Thymus als Quelle aller Leukocyten für den Körper zu bezeichnen; er glaubt hiermit auch die Bedeutung der Thymus gefunden zu haben. Ihm hat sich PRYMAK für die Teleosteer angeschlossen. Diese Behauptung ist von HAMMAR, BRYCE und STÖHR einstimmig widerlegt worden. Es wurden von diesen Forschern bei Säugetieren, Vögeln, Amphibien und Lepidosauriern Leukocyten im Blute konstatiert, viel früher als sie in der Thymus zu sehen sind. Die Deutung der Thymus als einzige Leukocytenquelle ist also mit Recht zurückzuweisen.

Die Herkunft und Lebensgeschichte der kleinen Zellen führte schließlich STÖHR dahin, der Auffassung der kleinen Thymuszellen als Lymphocyten entgegenzutreten und diese Zellen als echte Epithelzellen aufzufassen. Nach seiner Meinung ist es verfehlt, nur auf die mikroskopische Aehnlichkeit hin diese kleinen Zellen als Lymphocyten anzusehen. Die kleinen Zellen stammen von Epithelzellen, sind also auch Epithelzellen, und es ist kein Grund vorhanden, sie Thymuslymphocyten zu nennen. Einen Beweis für den epithelialen Charakter dieser Zellen glaubt er vor allem darin zu erblicken, daß diese Zellen wieder zu typischen Epithelzellen heranwachsen können, z. B. in der Bildung der Randschicht. Die Thymusrinde besteht nach der Schilderung STÖHRS auf gewissen Stadien aus den kleinzelligen, lymphocytenähnlichen Elementen. An ihrer Stelle treten auf späteren Stadien deutliche Epithelzellen auf. Diesen Wechsel deutet er so, daß die kleinen Zellen selbst zu typischen Epithelzellen herangewachsen sind. Auf Grund dieser Beobachtungen stellt STÖHR nun die in der Einleitung erwähnte Theorie auf, daß die Zellen der Thymus zu den Lymphocyten gar keine Beziehung haben.

Gegen seine Auffassung wandte sich nun wieder HAMMAR. Er greift besonders STÖHRS Meinung über das Heranwachsen der kleinen Zellen zu typischen Epithelzellen an. Er glaubt, der epitheliale Habitus der Randzone käme dadurch zustande, daß die Leukocyten, die vorher in großer Menge die Retikulumzellen verdeckten, bei der Involution auswanderten, und daß dann die Retikulumzellen, nachdem sie hierdurch freigelegt worden sind, einander bis zum epithelialen Gefüge näher rücken. HAMMAR erkennt also den Beweis für den epithelialen Charakter der kleinen Zellen nicht an. Er ist vielmehr geneigt, ganz gleichgültig, ob die kleinen Thymuszellen von den eingewanderten Leukocyten abstammen oder autochthon in der Thymus entstanden sind, diese

Zellen als Lymphocyten aufzufassen. Großen Wert legt HAMMAR hierbei auf das Vermögen der kleinen Zellen, bei der akzidentellen Involution die Thymus massenhaft zu verlassen. Und zwar führt er dieses Verlassen auf ein aktives Auswandern zurück. Er glaubt die Fähigkeit der amöboiden Beweglichkeit der kleinen Thymuszellen, wie sie den echten Lymphocyten zukommt, nachgewiesen zu haben. Demgegenüber gibt BASCH an, daß er bei seinen Versuchen im Gegensatz zu den Lymphocyten keine aktive Beweglichkeit dieser kleinen Thymuszellen hat wahrnehmen können.

Zugunsten einer Analogie beider Zellarten scheinen auch die Versuche mit Röntgenbestrahlung, wie sie von HEINEKE und RUDBERG ausgeführt wurden, zu sprechen. Alle Lymphocyten besitzen der Röntgenbestrahlung gegenüber eine große Empfindlichkeit. Schon wenige Stunden nach der Bestrahlung sind sie im Zerfall begriffen. In ganz gleicher Weise verhalten sich nun die kleinen runden Thymuszellen der Bestrahlung gegenüber. Unterstützt wird die Annahme einer Gleichartigkeit beider Zellarten endlich noch dadurch, daß die kleinen Thymuszellen ein basophiles Plasma besitzen sollen wie echte Lymphocyten.

Eine große Verschiedenheit beider Zellarten zeigt sich aber in chemischer Beziehung. Die chemischen Untersuchungen von BANG ergeben folgendes Resultat: Die Thymuszellen können nicht identisch mit den Zellen der Lymphdrüsen sein, da die Menge der Nukleinate, jener Stoffe, welche für das Kerngerüst echter Drüsen so charakteristisch sind, in der Thymus fünfmal so groß ist wie in den Lymphdrüsen. Außerdem fand er, daß die Thymuszellen auch qualitativ von den Leukocyten des Blutes verschieden sind, ebenso von den Knochenmarkzellen und den Zellen der Milz.

Bedeutungsvoll ist ferner die Verschiedenheit der Zellarten in bezug auf ihre Löslichkeit in Kochsalzlösung und destilliertem Wasser: „Die Lymphdrüsenzellen lösen sich schon in physiologischer Kochsalzlösung, das Nukleinat verhält sich ebenso. Thymuszellen behalten in 0,7-proz. Chlornatriumlösung ihre Form unverändert, werden aber von destilliertem Wasser aufgelöst. Sie enthalten ein Nukleinat, welches, in destilliertem Wasser gelöst, von 0,7-proz. Kochsalzlösung niedergeschlagen wird.“

Nach der Ansicht HAMMARS läßt sich nun auf solche chemische Verschiedenheiten eine histologische Trennung zweier Zellkategorien nicht gründen. Diese Unterschiede zeigen aber doch, daß die kleinen runden Thymuszellen von den Lymphocyten ab-

weichen, daß keine völlige Uebereinstimmung zwischen beiden Zellarten herrscht. Die kleinen Rundzellen der Thymus sind also etwas anderes als echte Lymphocyten und dürfen, da sie aus einer epithelialen Anlage ihren Ursprung nehmen, also in ganz anderer Weise angelegt werden als die Lymphocyten, nicht ohne weiteres mit den echten mesodermalen Lymphocyten identisch erklärt werden. Es zeigen sich die Beziehungen zwischen den kleinen Rundzellen und den echten Epithelzellen auch darin, daß, wie schon erwähnt, zwischen den Epithelzellen der Thymus und diesen kleinen Rundzellen kein strenger und unvermittelter Unterschied besteht, weder in der Größe der Formen noch in der Intensität der Färbung, noch in der Struktur des Chromatinnetzes, vielmehr finden sich von den kleinen Rundzellen alle Uebergänge zu den großen runden Epithelzellen.

Die kleinen Thymuszellen sind demnach als Epithelzellen mit Rundzellencharakter aufzufassen.

### IX. Das Eindringen des Bindegewebes.

Schon mehrfach habe ich darauf hingewiesen, daß die Thymusknospen bei *Spinax niger* während der ersten Zeit der embryonalen Entwicklung stets fest gegen das umliegende Bindegewebe abgeschlossen sind.

Hatte es manchmal den Anschein, daß eine mesodermale Zelle in die Knospen eindringe, so stellte es sich bei genauerer Untersuchung auf den dünnen Schnitten stets heraus, daß die betreffende Zelle der Thymus nur dicht anlag, aber stets ganz deutlich mit ihrem Plasma von der Thymusknospe getrennt war. Man kann dies vielleicht so auffassen, daß eine solche Zelle von der stark wuchernden Thymusanlage weggedrängt wird, und daß so das dichte Anliegen an die Thymusknospe zustande kommt. Die feste Abgeschlossenheit dem Bindegewebe gegenüber geht nun in der Zeit verloren, wenn die Thymus beginnt, den lappigen Bau anzunehmen, und die Ausbildung der Septen anfängt. In der Art und Weise, wie die Septen gebildet werden, schließe ich mich vollständig der Deutung von MIETENS an, daß die Hauptursache der Septenbildung in dem intensiven Wachstum der Thymus selbst zu suchen ist, und daß die Septen nicht aktiv in die Thymus einwachsen. Das umliegende embryonale Bindegewebe wird durch die stark wachsende Thymus verdrängt und zusammengepreßt. Durch diesen Druck an der Berührungsstelle mit der Thymus

wird eine Grenzschicht ausgebildet. An den Stellen stärkerer Bindegewebszüge wird nun das Thymusgewebe geteilt und wuchert in einzelnen Lappen weiter, welche das Bindegewebe in Form der Septen zwischen sich einschließen. In dieser Weise werden auch Blutgefäße mit roten Blutkörperchen und Muskelzüge von der Thymus umwachsen, und es geraten so die mesodermalen Elemente ins Innere des Organs. Es geht dann an den Blutgefäßen



Fig. 16. *Spinax niger* von 4,5 cm Länge. Das Eindringen des Bindegewebes in die Thymus. *Bs* Bindegewebsseptum, *Ms* und *Ms<sub>1</sub>* Mesodermzellen. Zeiß, homog. Imm.  $\frac{1}{12}$ , num. Ap. 1,20.

und Septen auch eine Neubildung von Blutgefäßen vor sich durch eine Sprossenbildung, wie sie in der Allgemeinen Pathologie von E. ZIEGLER beschrieben ist. In Fig. 16 sieht man zwei Bindegewebszellen (*Ms*, *Ms<sub>1</sub>*) von dem Bindegewebszug (*Bs*) ins Innere des Organs frei eindringen. Diese Zellen suchen nun Fühlung mit einem Blutgefäß oder verbinden sich mit andern, in gleicher Weise sprossenden Mesodermzellen. Es entsteht so ein Plasmabogen, der schließlich hohl wird; in dieser Weise kommt eine Neubildung von Blutgefäßen der Thymus zustande.

Das Bindegewebe nimmt in der geschilderten Weise am Aufbau des Thymusretikulums teil, indem es als bindegewebiges Septum

die Läppchen kapselartig umschließt und von den Septen aus die Gefäße ins Innere ausgehen läßt. Eine weitere Anteilnahme an der Bildung des Retikulums ist also dem Bindegewebe nicht zuzusprechen, wie dies auch MIETENS in seinen Untersuchungen über das Retikulum der Thymus annimmt.

Durch Umwachsung läßt sich auch das Vorkommen von Muskelzellen in der Thymus erklären. Das Vorkommen von Muskelzellen ist schon von MAYER und PENSA erwähnt, und zwar glaubt der letztere Autor, daß diese Zellen sekundär in die Thymus hineingeraten wären.

Ihm widerspricht HAMMAR. Nach der Ansicht HAMMARS gehen diese Zellen aus den Retikulumzellen als eine besondere Modi-

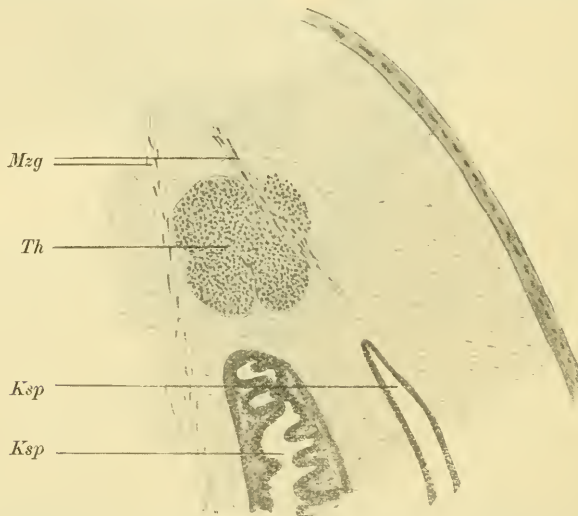


Fig. 17. Thymus eines *Spinax niger* von 4,5 cm Länge. Das Umwachsen der Muskelzüge. *Th* Thymus, *Mzg* Muskelzüge, *Ksp* Kiemenspalten. ca. 50-fache Vergrößerung.

fikation hypertrophischer Markzellen hervor. (Er nennt die Muskelzellen „myoide Zellen“, da er sie trotz der morphologischen Uebereinstimmung nicht mit den echten quergestreiften Muskelzellen identifizieren zu dürfen glaubt.) HAMMAR läßt also Elemente vom morphologischen Bau der quergestreiften Muskeln aus dem Entoderm hervorgehen. Ein tatsächliches Einwachsen ist seiner Meinung nach nirgends bewiesen.

Dem gegenüber steht nun die Auffassung WEISSENBERGS. Er beweist zunächst, daß die bandförmigen, quergestreiften Thymus-

elemente echte Muskelzellen sind. Er führt ihre Anwesenheit in der Thymus auf ein Eindringen von außen zurück und hat dieses Eindringen auch an der Thymus bei Selachiern beobachtet, während er es bei Hühnerembryonen nicht konstatieren konnte. Ich habe ebenfalls an der Thymus von Selachiern das Einwachsen von Muskelzellen wahrnehmen können. Fig. 17 zeigt, wie bei einem *Spinax niger* von 4,5 cm ein Muskelzug von der Thymus umwachsen wird. Es ist auf diese Weise das Hineingeraten von echten Muskelzellen in die Thymus bei weiterem Wachstum des Organs ganz erklärlich<sup>1)</sup>. — Die von MAYER und SCHAFFER erwähnten Sarkolyten sind als Zerfallsprodukte von quergestreiften Muskelfasern zu deuten. — Große Wahrscheinlichkeit hat dann auch die Ansicht WEISSENBERGS für sich, wenn er den zweiten Typus von Muskelzellen in der Thymus, die nicht langgestreckten, partiell quergestreiften Zellen als Myoblasten erklärt, die von vornherein eine geringe Tendenz zur Ausbildung von Myofibrillen haben, und auch diese Zellen als nicht in der Thymus autochthon entstanden auffaßt.

Die auf solche Weise in die Thymus eindringenden Bindegewebelemente spielen in der Thymus nur eine untergeordnete Rolle und rufen keine wesentliche Aenderung in Charakter des Organs hervor. Sie haben für das Organ sicherlich nur die Bedeutung des ernährenden interstitiellen Bindegewebes.

Eine größere Bedeutung kommt dem Bindegewebe erst bei der Involution des Organs zu. Zu dieser Zeit dürften wohl echte Leukocyten in die Thymus eindringen. Die Involution der Thymus bei *Spinax niger* und die Frage über die Natur der HASSALSchen Körperchen ist von mir nicht verfolgt worden. An alten ausgewachsenen Haifischen habe ich die Thymus nicht mehr auffinden können.

## X. Zusammenfassung.

Fassen wir die Hauptresultate der Untersuchung kurz zusammen, so ergibt sich folgendes:

1) Die Thymus der pentanchen Haie wird von 4 Knospen gebildet, welche dorsal von der zweiten bis fünften Kiemenspalte

---

1) Vor kurzem hat BROHMER das Eindringen von Muskelzügen in die Thymus der Selachier erwähnt und abgebildet. P. BROHMER, Der Kopf eines Embryos von *Chlamydoselachus* und die Segmentierung des Selachierkopfes, p. 34, und Taf. 34, 4. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLIV, 1909.

entspringen. An der ersten Kiemenspalte, dem Spritzloch, und an der sechsten Kiemenspalte finden sich rudimentäre Anlagen, welche bald verschwinden.

Die Thymusknospen haben anfangs Aehnlichkeit mit den Anlagen von Drüsen.

2) Ein frühzeitiges Einwandern von mesodermalen Elementen in die Thymusanlage ist ausgeschlossen; die Knospen sind stets scharf gegen das umliegende Bindegewebe abgeschlossen.

3) Die kleinen typischen Rundzellen in der Thymus sind autochthon aus den Epithelzellen der entodermalen Thymusanlage durch wiederholte Teilung entstanden.

4) Die kleinen Rundzellen der Thymus dürfen nicht mit den Zellen der Lymphdrüsen identifiziert werden.

5) Das Bindegewebe umhüllt die einzelnen Lappen der Thymus und bildet die Scheidewände zwischen denselben. Von dem Bindegewebe aus dringen Blutgefäße in das Gewebe der Thymus ein.

Nach alledem hat die Thymus nicht die Bedeutung eines blutbildenden Organs im Sinne der Lymphdrüsen, wie im allgemeinen von den Anhängern der Einwanderungstheorie und der Transformationslehre angenommen wird. Es besteht zwischen Thymus und Lymphdrüsen trotz der histologischen Aehnlichkeit ein großer Unterschied, wie es der Ursprung aus zwei ganz verschiedenen Keimblättern, aus Entoderm und Mesoderm, auch erwarten läßt. Die Lymphdrüsen haben die Versorgung des Körpers mit Lympho- und Leukocyten zur Aufgabe, die Thymus übt auf den Körper einen direkten physiologischen Einfluß aus, und zwar besteht die Hauptfunktion des Organs nach LUCIANI darin, toxische Substanzen im Körper zu zerstören und in unschädliche umzuwandeln.

Von besonderer Wichtigkeit ist diese Aufgabe der Thymus im Embryonalleben. Der Vergleich der Thymus mit einer Lymphdrüse liegt hier viel ferner, zumal hier an eine Ausfuhr der kleinen Zellen gar nicht gedacht werden kann. Ich glaube annehmen zu dürfen, daß die Bedeutung der Thymus in einer chemischen Funktion besteht, und daß die Tätigkeit der kleinen Zellen in der Thymus selbst zu suchen ist, in der Ausscheidung chemischer antitoxischer Stoffe.

Phylogenetisch lassen sich Beziehungen der Thymusdrüse zu echten Drüsen annehmen, wie in den vorhergehenden Kapiteln mehrfach erwähnt wurde. Vielleicht sind die entwickelungs-



geschichtlichen Grundlagen der Thymus in großen Drüsen zu suchen, die im Dienste der Kiemenspalten standen.

Die Thymus ist demnach etwas wesentlich anderes als eine Lymphdrüse.

Die Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Jena unter Leitung des Herrn Prof. Dr. H. E. ZIEGLER ausgeführt. Herrn Prof. Dr. H. E. ZIEGLER erlaube ich mir auch an dieser Stelle für das Interesse, das er meiner Arbeit stets entgegenbrachte, herzlichen Dank zu sagen.

---

### Literaturverzeichnis.

- AFANASSIEW, Ueber die konzentrischen Körper der Thymus.  
 — Weitere Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Thymus und der Winterschlagdrüse der Säugetiere. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XIV, 1877.
- ANTIPA, Ueber die Beziehungen der Thymus zu den sog. Kiemen-spaltenorganen bei Selachiern. Anat. Anz., Bd. VII, 1892.
- BANG, Chemische Untersuchungen der lymphatischen Organe. Beitr. zur chem. Physiol. und Pathol., 1904, Bd. IV und V, zit. nach HAMMAR.
- BASCH, Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Thymus. Jahrb. f. Kinderheilk., 1906, N. F., Bd. XIV, zit. nach HAMMER.
- BAUM, Die Thymusdrüse des Hundes. Dtsch. Zeitschr. f. Tiermed., Bd. XVII, 1891.
- BEARD, a) The Development and probable Function of the Thymus. Anat. Anz., Bd. IX, 1894, No. 15.  
 — b) The source of Leucocytes and the true Function of the Thymus.  
 — c) A Thymus-Element of the Spiracle in Raja. Anat. Anz., Bd. XVIII, 1900.  
 — d) The Origin and Histogenesis of the Thymus in Raja batis. Zool. Jahrb., Bd. XVII, 1902.
- v. BEMMELEN, Ueber vermutliche rudimentäre Kiemenpalten bei Elasmobranchiern. Mitteil. aus d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. VI, 1886.
- BORN, Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. f. mikrosk. Anat., 1883.
- BROHMER, Der Kopf eines Embryos von Chlamydoselachus und die Segmentierung des Selachierkopfes. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLIV, 1909.  
 — Die Sinneskanäle und die LORENZINISCHEN Ampullen bei Spinax-embryonen. Anat. Anz., Bd. XXXII, 1908.
- DOHRN, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers IV. Mitteil. aus d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. 5, 1884.
- FISCHELIS, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte d. Gl. Thyreoidea und Gl. Thymus. Arch. f. mikrosk. Anat., SCHULTZE, Bd. XXV, 1885.
- FRORIEP, Ueber die Kiemenpaltenorgane der Selachierembryonen. Verhandl. Anat. Gesellsch., Bd. V, 1891.
- GHIKA, Étude sur le Thymus. Thèse, Paris 1901.
- GLAS, Zur Frage der Sarkolyse. Anat. Anz., Bd. XXVI, 1905.
- GULLAND, The Development of adenoid Tissue with special reference to the Tonsil and Thymus. Reports iss. by the Royal College of Physicians, Edinburgh 1891.

- GUTHKE, Embryologische Studien über die Ganglien und Nerven des Kopfes von *Torpedo ocellata*. [Dissert. Jena 1906.] Jen. Zeitschr., Bd. XLII, 1906.
- HAMMAR, a) Zur Histogenese und Involution der Thymusdrüse. Anat. Anz., Bd. XXVII, 1905.  
 — b) Ueber die Natur der kleinen Thymuszellen. Arch. f. Anat. und Entwicklungsgesch., Jahrg. 1907.  
 — c) Zur Kenntnis der Teleostierthymus. Arch. f. mikrosk. Anat. und Entwicklungsgesch., Bd. LXXIII, 1908, Heft 1.
- HERTWIG, O., Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. IV, Jena 1906.
- HIS, a) Anatomie menschlicher Embryonen, Leipzig 1880.  
 — b) Ueber den Sinus praecervicalis und über die Thymusanlage. Arch. f. Anat. u. Physiol. anat. Abt., 1886.  
 — c) Schlundspalten und Thymusanlage. Ibid. 1889.
- HOEHL, Zur Histologie des adenoiden Gewebes. Ibid. 1897.
- JAKOBI, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Thymusdrüse. Arch. f. Kinderheilk., Bd. XIII, 1891.
- JOHNSTONE, The Thymus in the Marsupials. Journ. of the Linnean Society, Zool. Vol. XXVI, 1898.
- JONSON, Studien über die Thymusinvolution. Arch. f. mikrosk. Anat. und Entwicklungsgesch., Bd. LXXIII, 1909, Heft 2.
- KLINKHARDT, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Kopfganglien und Sinneslinien der Selachier. [Diss. Jena 1905.] Jen. Zeitschr., Bd. XXXIX, 1905.
- KÖLLIKER, Handbuch der Gewebelehre, v. EBNER, 1902.  
 — Handbuch der Entwicklungsgeschichte, 1879.
- LOCHE, Zur Kenntnis der epithelioiden Umwandlung der Thymus. Centralbl. f. allgem. Pathol. und pathol. Anat., Bd. X, 1899.
- LUCIANI, Physiologie des Menschen, Jena 1905.
- MARCUS, Ueber die Thymus. Lebenslauf einer Thymuszelle. Verhandl. der Anat. Gesellsch., Würzburg 1907.
- MAURER, a) Schilddrüse und Thymus der Teleostier. GEGENBAURS Morphol. Jahrb., Bd. XI, 1886.  
 — b) Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien. Ibid. Bd. XIII, 1888.  
 — c) Schilddrüse, Thymus und andere Schlundspaltenderivate bei der Eidechse. Ibid. Bd. XXVII, 1899.  
 — d) Schilddrüse, Thymus und sonstige Kiemenspaltenderivate bei *Echidna*. R. SEMON, Zool. Forschungsreisen in Australien, Bd. III.
- MAYER, Zur Lehre von der Schilddrüse und Thymus bei den Amphibien. Anat. Anz., Bd. III, 1888.
- DE MEURON, Recherches sur le développement du Thymus, et de la glande thyroïde. Diss., Genève 1886.
- MIETENS, Zur Kenntnis des Thymusretikulum und seiner Beziehungen zu dem der Lymphdrüsen, nebst einigen Bemerkungen über die Winterschlafdrüse. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLIV, 1908.

- NUSBAUM und PYRMAK, Zur Entwicklungsgeschichte der lymphoiden Elemente der Thymus bei den Knochenfischen. *Anat. Anz.*, Bd. XIX, 1901.
- PENSA, Osservazioni o proposito di una particolarità di struttura del Timo. Nota preventiva. *Bolletino della Società medico-chirurgica di Pavia*, 1902, 1904. *Anat. Anz.*, Bd. XXVII, 1905.
- PRENANT, Contribution à l'étude du développement organique et histologique du Thymus, de la glande thyroïde et de la glande carotidienne. *La Cellule*, T. X, 1894.
- PRYMAK, Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues und der Involution der Thymusdrüse bei den Teleostiern. *Anat. Anz.*, Bd. XXI, 1902.
- ROUD, Contribution à l'étude de l'origine et l'évolution de la thyroïde latérale et du thymus chez le campagnol. Extrait du Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences naturelles, T. XXXVI, 137.
- RUDBERG, Studien über die Thymusinvolution. *Arch. f. Anatomie und Physiologie*, anat. Abt. 1907.
- SCHAFFER, Ueber den feinem Bau der Thymus und deren Beziehungen zur Blutbildung. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Abt.* Bd. CII, 1893, III.
- SCHULTZE, O., Entwicklungsgeschichte des Menschen, 1897.
- STIEDA, Untersuchungen über die Entwicklung der Glandula thymus, thyroïde und carotica. Leipzig 1881.
- STÖHR, a) Ueber die Thymus. *Sitzungsber. d. physik.-medizin. Gesellsch. zu Würzburg*.  
 — b) Ueber die Natur der Thymuselemente. Wiesbaden 1906.  
 — c) *Lehrbuch der Histologie*, 1906.
- VERDUN, Contribution à l'étude des dérivés branchiaux chez les vertébrés supérieurs. Thèse, Toulouse 1898.
- SYMINGTON, The Thymus gland in the Marsupialia. *Journ. of Anat. and Physiol.*, Vol. XXXII, 1898, N. Ser. Vol. XII.
- WEISSENBERG, Ueber die quergestreiften Zellen der Thymus. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. LXX, 1907.
- VAN WIJHE, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. *Verhandl. der Akad. de Wetenschappen von Amsterdamm*, Bd. XII, 1883.
- ZIEGLER, E., *Lehrbuch der allgemeinen und speziellen Pathologie*. Neue Auflage.
- ZIEGLER, H. E., *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere*, Jena 1902.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [NF\\_39](#)

Autor(en)/Author(s): Fritsche Ernst

Artikel/Article: [Die Entwicklung der Thymus bei Selachiern. 77-112](#)