

Über den Darmkanal von *Lophius piscatorius* L.

Ein Beitrag zur Histogenese der Magendrüsen der Fische.

Von

Walther Schmidt.

Mit 36 Figuren im Text.

Einleitung.

Untersuchungen über die mikroskopische Anatomie des Darmtraktes der Fische sind in den letzten Jahren, im Gegensatz zu früher, sehr wenig vorgenommen worden. Der Grund dafür lag wohl darin, daß einerseits solche Arbeiten in Methode und Ergebnis als nicht lohnend angesehen wurden, andererseits auch in ihren Hauptzügen durch die Untersuchungen von EDINGER, BIEDERMANN, LIST und anderen für abgeschlossen galten. Dadurch ist eine Lücke entstanden, die sich oft fühlbar macht. Was nun die Entwicklung des Darmkanals betrifft, so fehlen die Angaben hierüber fast vollständig. OPPEL, der selbst über diese Fragen gearbeitet hat, betont dies ausdrücklich in seiner mikroskopischen Anatomie und F. MAURER sagt (Handbuch vgl. Entwicklungslehre der Wirbeltiere von O. HERTWIG 1906): „Über die histologische Ausbildung der Schichten des Magens und Darmes der Ganoiden und Teleostier fehlen genauere Angaben. Wir wissen, daß im Magen Fundus- und Pylorusdrüsen zur Ausbildung kommen, daß Drüsen im Mittel- und Enddarm fehlen. In welcher Weise und in welchen Stadien die mannigfaltigen Faltenbildungen im Darm der Fische sich entwickeln, ist bis jetzt noch nicht genauer erforscht.“

Das größte Interesse bei Untersuchungen nach dieser Richtung verdient der Magen. Untersuchungen über die Entstehungsgeschichte der Drüsen desselben und ihrer chemischen Natur würden, wenn in größerem Maßstab vorgenommen, der Physiologie wichtige Unterlagen geben können. Die Ontogenie des Magens und die Histogenese seiner Drüsen ist aber bei Fischen noch kaum bekannt.

Bei *Lophius piscatorius* waren es nun noch Besonderheiten, die zur Bearbeitung dieses Tieres reizten. Gern ging ich deshalb auf den Vorschlag meines hochverehrten Lehrers Herrn Professor PLATE ein, die Histologie des Darmes dieses Tieres einer näheren Bearbeitung zu unterziehen. Für die Überlassung von Material, sowie für das rege Interesse, das er meinen Untersuchungen stets entgegenbrachte, bin ich ihm zu größtem Danke verpflichtet. Ebenso möchte ich nicht verfehlen, Herrn Privatdozent Dr. ALBRECHT HASE für manche Förderung auch an dieser Stelle zu danken.

Der Magen von *Lophius piscatorius* hat in neuerer Zeit als Bearbeiter schon ALBERT OPPEL gefunden (Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere I. Teil). Das Ergebnis seiner Untersuchung war die Erkenntnis, daß dieser Fisch „ein Verhalten zeigte, das unter den Fischen einzig dasteht“. Es fanden sich nämlich im Epithel des Magens reichliche, kugelige Becherzellen, ein Befund, der „mit den sonst bei Vertebraten beobachteten Verhältnissen in Widerspruch steht“. Denn es finden sich von den Teleostiern an in der ganzen Wirbeltierreihe keine Becherzellen, und dieses Fehlen ist gerade ein wichtiges Moment in der Beurteilung des Magenepithels als eines Epithels sui generis. Um diesen „Verstoß gegen diese bei den Vertebraten beobachtete Regel“ zu verstehen, stellt OPPEL eine Hypothese auf, die er durch das histologische Bild stützt. Die Becherzellen befinden sich nach ihm an den Drüsenmündungen und in deren nächster Umgebung. In den Zwischenräumen zwischen den Drüsenmündungen fehlen die Becherzellen. Da nun den Fundusdrüsen nach seinen Beobachtungen ein Drüsenhals ganz zu fehlen scheint, die Drüsen vielmehr unvermittelt zwischen den Zellen des Oberflächenepithels ausmünden, hält er die Becherzellen für dislozierte Halszellen. Die Dislokation glaubt er durch die starke Faltung der Mucosa erklären zu können.

Durch OPPELS Theorie ist die für die Anatomie grundlegende Frage nach der Spezifität des Magens auch für unseren Fall beantwortet. Die Entwicklungsgeschichte der Drüsen gab nämlich die Möglichkeit, diese Theorie zu beweisen und damit die prinzipiell wichtige Frage auch für unseren speziellen Fall zur Entscheidung zu bringen. Nach der histologischen Betrachtung der einzelnen Stadien werden wir in der Lage sein, den Beweis für die Gültigkeit der OPPELSchen Theorie zu erbringen.

Geschichtlicher Rückblick.

Die Literatur über *Lophius piscatorius* ist ziemlich groß. Ein Fisch von ebenso seltsamem Aussehen wie absonderlichen Lebensgewohnheiten hat naturgemäß seit alters viel Interesse hervorgerufen. So zahlreich aber auch die Berichte über die Lebensweise dieses Tieres sind, so fehlen im Gegensatz dazu anatomische Spezialuntersuchungen in der älteren Literatur fast völlig. Erst in den letzten 30 Jahren ist man diesen Fragen näher getreten.

Als erster machte — nachdem das erwachsene Tier durch CUVIER schon seine genaue Beschreibung erfahren hatte — ALEXANDER AGASSIZ genauere Angaben über jugendliche Stadien von *Lophius* (On the young stages of some osseous fishes Part III in Proc. of the American Academy, XVII, 1882). Er gab Beschreibung und Zeichnung einiger ziemlich junger Stadien unter hauptsächlichlicher Berücksichtigung der Umwandlung der Flossen und der Bildung der Pigmentzellen in der Haut.

Etwas später verbreitete er sich noch ausführlicher über Eiablage, Gestalt des Eibandes und erste Embryonalentwicklung, jedoch ohne Berücksichtigung der inneren Anatomie (The development of osseous fishes, Cambridge 1885 in Memoirs of the Museum of Comparative Zoology, Vol. XIV, No. 1, Part 1).

1884 erschien eine Arbeit von G. FRITSCH „Über den Angelapparat des *Lophius piscatorius*“ (Sitzungsberichte der Kgl. Preussischen Akademie der Wissenschaften 1884, II). Er beschreibt zunächst eine auffallende Anhäufung riesiger Ganglienzellen, die die hintere Längsspalte der Medulla erfüllen, und gibt genaue histologische Details über diese nervösen Elemente. Als das diesem Nervenzentrum entsprechende Plus an peripheren Organen sieht er nun einmal die zahlreichen blattartigen Maskierungsgebilde an, die den Körper des Fisches umsäumen und dann den Angelapparat, von dem er eine genaue Beschreibung gibt.

Es folgen die Arbeiten von FRÉDÉRIC GUITEL: Sur la ligne latérale de la Baudroie (Comptes rendus de l'Acad. Paris 110, 1890) und Recherches sur la ligne latérale de la Baudroie (Arch. Zool. expér. et génér., II. Serie, Tome IX, 1891).

Bevor GUITEL auf die speziellen Fragen eingeht, beschäftigt er sich mit der Nahrungsaufnahme des Tieres, die er genau darstellt.

Was nun seine Untersuchungen über die Seitenlinie anbetrifft, so unterscheidet GUITEL sechs Reihen bei *Lophius*, die série latérale, sus-orbitaire, intermaxillaire, operculaire, maxillo-operculaire und mandibulo-operculaire. Die Terminalorgane, die die Seitenlinie der Fische zusammensetzen, liegen in den sogenannten Schleimkanälen der älteren Autoren, deren wahre Natur erst LEYDIG 1850 erkannt hat. Viele Fische besitzen nämlich außer den verdeckten noch freie Nervenendigungen, schließlich gibt es welche ohne Schleimkanäle, nur mit freien Nervenendigungen und zu diesen gehört nach GUITEL auch *Lophius piscatorius*.

Derselbe Autor veröffentlichte im Anschluß an die vorigen noch eine Arbeit „Sur les organes gustatifs de la Baudroie“ (in Comptes rendus de l'Acad. des sciences de Paris 112, 1891).

Seine Resultate faßt er zusammen in einem Resumé: „*Lophius* besitzt eine sehr große Zahl von becherförmigen Buccalorganen, die zu kleinen Gruppen vereinigt sind und in Reihen in unmittelbarer Nähe der zahlreichen Zahnreihen stehen. Diese Organe, die man als Geschmacksorgane zu deuten hat, werden innerviert vom Nervus pneumogastricus, facialis und trigeminus.“

H. EHRENBAUM beruft sich in seiner Abhandlung über „Eier und Larven der Fische“ (Nordisches Plankton, Zool. Teil, Bd. I, 1905) auf die Untersuchungen früherer Autoren und fügt ihnen nichts Neues hinzu.

Am umfassendsten hat THEODORE GILL unser Tier behandelt: „Life-history of the Angler“ (Smithsonian Miscellaneous Collections 47, 1905) und Angler Fishes, Their Kinds and Ways (Annual Report of the Smithsonian Institution 1908) sind die Schriften, in denen er unter Heranziehung einer großen Literatur detaillierte Angaben über das Verbreitungsgebiet und die Biologie des Fisches macht. Ein besonderer Abschnitt beschäftigt sich mit dem Futter des *Lophius*, und hier gibt er eine Anzahl Angaben, die zum großen Teil aus Fischereiberichten zu stammen scheinen.

In der zweiten Arbeit gibt er außer biologischen Beobachtungen eine Systematik der Pediculaten.

Ich lasse noch einige andere systematische Abhandlungen folgen:

THEODORE GILL: Synopsis of the Pediculate Fishes of the Eastern coast of Extratropical North-America in Proc. Un. States Nat. Mus. 1878, Vol. 1;

JORDAN und GILBERT: Synopsis of the Fishes of North-America in Bull. Unit. States Nat. Mus. 1882, Vol. 16;

GOODE and BEAN: Oceanic Ichthyology in Smithsonian Instit. Special Bulletin 1895, 2;

JORDAN and EVERMANN: Fishes of North-America in Un. States Nat. Mus. 1900;

C. TATE REGAN: A Revision of the Fishes of the Family Lophiidae in Annals and Magazine of Nat. Hist. 1903, Vol. XI;

AUGUST BRAUER: Tiefseefische, in Wissensch. Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition 1906, Bd. XV, 1. Lief., system. Teil;

und nenne zur Vollständigkeit noch einige Arbeiten, die sich mit Lophius befassen:

FRITSCH: Über einige bemerkenswerte Elemente des Zentralnervensystems von *Lophius piscatorius* (SCHULTZES Arch. mikr. Anat. 1886, 27).

E. HOLMGREN: Vorläufige Mitteilung über Spinalganglien (Anat. Anz. 1898, 15).

IDEM: Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen von *Lophius piscatorius* (Anat. Hefte 1899, 12).

F. K. STUDNIČKA: Über einige Grundsubstanzgewebe (Anat. Anz. 1907, XXXI).

HAMBURGER: Über die paarigen Extremitäten von *Squalius*, *Trigla*, *Periophthalmus* und *Lophius* (Revue Suisse de Zool. 1904, 12) *.

L. BOLK: Beobachtungen über Entwicklung und Lagerung von Pigmentzellen bei Knochenfischembryonen (SCHULTZES Arch. mikr. Anat. 1910, 75).

GIDEON S. DODDS: Germ Zells of *Lophius* (Journal Morph. Philad., Vol. 21) *.

K. M. DERJUGIN: Über einige Stadien in der Entwicklung von *Lophius piscatorius* (Trav. Soc. Imp. Nat. St. Pétersbourg, Sect. Zool. et Phys., Vol. XXXII, Livre 4).

Material und Methoden.

Zu Beginn meiner Untersuchungen, im Mai 1913, standen mir aus der Sammlung des zoologischen Institutes zu Jena fünf

* Diese Arbeiten waren mir nicht zugänglich.

erwachsene Exemplare von *Lophius piscatorius* L. zur Verfügung. Sie stammten aus dem Kattegat und lagen schon längere Zeit in einem Gemisch von Formaldehyd und Alkohol, waren infolgedessen nur für morphologische Zwecke noch verwendbar.

Da es mir aber, wie gesagt, hauptsächlich auf histologisch-histogenetische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen ankam, besuchte ich auf Rat des Herrn Privatdozenten Dr. HASE für die Monate August und September 1913 die k. k. zoologische Station Triest. STIASNY hat in zwei Arbeiten (Arb. zool. Inst. Wien und Triest 1911 und 1913) postembryonale Stadien beschrieben, die er im Golfe von Triest gefangen hatte, und es erschien dieser Platz als besonders günstig. Durch die Vermittlung von Herrn Professor C. J. CORI, dem ich mich für seine gütige Unterstützung zu größtem Danke verpflichtet fühle, konnte ich auch eine größere Anzahl von Jungfischen mit nach Hause nehmen, die sämtlich in Formol fixiert waren und mit Alkohol nachbehandelt wurden. Ausdrücklich möchte ich hier betonen, daß diese Fixierung sich sehr gut bewährt hat und bessere Resultate gab als Sublimatfixierung.

Die postembryonalen Stadien habe ich in neun Größenstufen eingeteilt:

a) 14 mm	1 Exemplar,
b) 16—18 mm	2 Exemplare,
c) 20 mm	1 „
d) 20—25 mm	4 „
e) 25—30 mm	3 „
f) 30—35 mm	4 „
g) 35—40 mm	5 „
h) 40—45 mm	5 „
i) 45—50 mm	5 „

Aus jeder Gruppe habe ich, sofern es möglich war, zwei Tiere geschnitten, und zwar bei den jüngeren Fischen von Kopf zum After, bei älteren nur den herauspräparierten Darmkanal.

Um ein möglichst genaues Bild zu bekommen, habe ich in vollen oder halben Serien geschnitten, d. h. im letzteren Fall nur jeden zweiten Schnitt benutzt. Die Dicke der Schnitte schwankte zwischen 5 und 15 μ , betrug meistens 10 μ .

Der Färbung standen zunächst manche Schwierigkeiten entgegen, da das embryonale Gewebe auf viele Farben nicht genau genug reagierte. Ich benutzte als Farben Hämatoxylin nach Dela-

field, Eisenhämatoxylin, Hämalaun, (P. MAYER), allein oder in Kombination mit VAN GIESONS Pikrinsäure-Säurefuchsingemisch, Eosin, Karmin, Orange G und Lichtgrün.

Orange G gab die besten Bilder, wenn es nach Überfärbung gut differenziert wurde; VAN GIESONS Gemisch bewährte sich ebenfalls, namentlich für Übersichtsbilder infolge seiner reichen Farbentonskala, wenngleich es auch den Nachteil hatte, nicht einheitlich die ganze Serie zu färben.

Aus dem ziemlich reichhaltigen Material habe ich nun nur vier Stadien ausgewählt, da mit der Zunahme des Wachstums um je 5 mm die Differenzierung des Darmkanales nicht sonderlich zunahm. Es sind folgende Größenstadien:

- I. Stadium ca. 18 mm,
- II. Stadium ca. 25 mm,
- III. Stadium ca. 35 mm,
- IV. Stadium ca. 45 mm.

Das früheste Stadium von 14 mm habe ich kurz bei I erwähnt, näher auf den Darmkanal dieses Tieres einzugehen, hielt ich für unangebracht, da hier die Drüsenbildung, auf die es mir hauptsächlich ankam, noch gar nicht eingesetzt hat.

Auf dem ersten Stadium ist die histogenetische Entwicklung der Fundusdrüsen bemerkenswert, auf dem zweiten und dritten schreitet sie fort, und zugleich entwickelt sich hier der ganze Darmkanal, indem sich die Schichten mehr differenzieren. Auf dem vierten Stadium ist die Drüsenbildung abgeschlossen, und die Becherzellen des Ösophagus und Magens sind ausgebildet. Damit ist das wesentliche in der histologischen Differenzierung erledigt.

Außer den postembryonalen Stadien sammelte ich in Triest auch eine Anzahl erwachsener Tiere, womit ich die meine, bei denen schon die dorsoventrale Abplattung und die typische Gestalt der Flossen für die Umwandlung in den Bodenfisch spricht. Hier war ich allerdings in Triest in weniger günstiger Lage. Der erwachsene Fisch ist im Triester Golf nicht häufig und bei meinen Sammelfahrten mit dem Stationsboot ist er nie gefangen worden. Er lebt eben nicht an der Steilküste in dem Algen- und Seegrasgewirr, sondern mehr auf schlammigem Untergrund. Hier wird er von den Chioggioten gefangen und auf den Triestiner Fischmarkt gebracht, wo er fast täglich zu finden ist. Da jedoch eine längere Zeit zwischen Fang und Verkauf vergeht, so ist an eine Verwertung des Darmes für histologische Zwecke nicht mehr

zu denken. Auch bei den Tieren, die auf meine Veranlassung direkt von den Fischern durch das Stationsboot eingeholt wurden und die zum Teil noch Lebenszeichen von sich gaben, hatte eine Selbstverdauung des Magens schon eingesetzt. Infolgedessen waren auch die Fische, die ich im Laufe des Wintersemesters 1913/14 aus Helgoland und Hamburg erhielt, nur für morphologische Arbeiten brauchbar.

Da ich nun eine ganze Reihe erwachsener Tiere zur Verfügung hatte, habe ich vor den histologischen Teil dieser Untersuchung einen morphologischen gestellt, in dem ich die Darmlagerung in den verschiedenen Größenstadien darstellen werde.

Eine solche Zusammenstellung ist noch nicht vorgenommen worden.

I. Morphologischer Teil.

JAKOBSHAGEN hat in seiner umfangreichen Arbeit „Über das Darmsystem der Fische und Dipnoer“ unter Heranziehung der gesamten Literatur und auf Grund eigener Untersuchungen eine Morphologie des Darmkanals der Fische gegeben. Es läßt diese Arbeit die Histologie ganz außer acht und beschränkt sich neben der Schilderung der grob-anatomischen Verhältnisse nur auf eine Darstellung des Schleimhautreliefs, wie sie v. EGGELING schon für eine große Anzahl von Teleostiern gegeben hatte (Dünndarmrelief und Ernährung bei Knochenfischen, Jen. Zeitschr. Bd. XLIII, 1908).

Nachdem JAKOBSHAGEN so für die verschiedenen Gattungen je einen Fall von Darmlagerung beschrieben hatte, möchte ich in meinem speziellen Fall die Entwicklung der Darmlagerung bei Größenzunahme des Tieres hier erörtern.

Bei Eröffnung der Leibeshöhle von *Lophius* durch einen die Bauchwand durchtrennenden Schnitt liegt der Darm völlig frei zutage.

Er läßt sich in seinen Windungen leicht verfolgen. Durch Formol oder Alkohol wird die Muscularis so gehärtet, daß der Darm als ein pralles Rohr erscheint. Die einzelnen Windungen liegen nicht sehr dicht beieinander, da die Leibeshöhle ziemlich geräumig ist. Eine Überlagerung tritt nur in geringem Maße ein, infolge der Abplattung des Tieres. Die beigegebenen Zeichnungen sind sämtlich in der Art entworfen, daß sie die Darmlagerung in situ nach Eröffnung der Bauchwand zeigen.

Zunächst gebe ich der Vollständigkeit halber eine kurze Charakteristik des Darmkanales.

Der Ösophagus steigt von dem hinteren Teile der mächtigen Mundhöhle steil zum Magen. Er ist ziemlich kurz und sehr dickwandig. Da *Lophius* ein Raubfisch ist, und die oft sehr umfangreichen Beutetiere unzerkleinert in den Magen befördert werden, so ist der Ösophagus sehr erweiterungsfähig. Die Muskulatur ist sehr mächtig entwickelt und besitzt zwei starke Retraktoren, die aus der Speiseröhre später heraustreten und sich an der dorsalen Wand der Leibeshöhle weit hinten anheften. Sie dienen jedenfalls dazu, das Schlingen der Tiere zu erleichtern.

Der Magen nimmt den größten Teil der Leibeshöhle ein. Der enge Pylorusast ist der Cardia sehr genähert, der Pylorus ist von Wülsten umgeben. Bemerkenswert ist der mächtige, oft kugelig erscheinende Fundusblindsack. Eine Pylorusklappe fehlt.

Der Darm ist verhältnismäßig lang und sehr muskulös. Am Anfang des Mitteldarmes finden sich zwei Appendices pyloricae. Der eine ist nach vorn in der Richtung des aus dem Magen austretenden Darms gerichtet, der andere entgegengesetzt dazu. Dieser hintere ist viel länger und stärker als der vordere. Die Pylorusanhänge haben zunächst ungefähr den Durchmesser des Mitteldarmes, verjüngen sich aber nach dem Ende zu ziemlich stark.

Etwas weiter hinter der Mündung der beiden Appendices mündet der Ductus choledochus in den Mitteldarm ein. Der Mitteldarm beschreibt einige Windungen, die sehr variabel sind, und wird dabei immer weniger mächtig, indem seine Muskulatur an Stärke abnimmt. Im Enddarm, der von ihm durch eine lange Klappe abgegrenzt ist, wird die Muskulatur zunächst wieder stärker, nimmt aber nach hinten zu an Dicke bald wieder ab.

JAKOBSHAGEN sieht das letzte Zwölftel des Darmkanales als präanalen Enddarmabschnitt an, da sich hier ein anderes Schleimhautrelief vorfindet.

Wir betrachten nun die Entwicklung der Darmlagerung.

Textfig. 1 zeigt den Verlauf des Darmes bei einem 20 mm großen Tier. Der ovale Magen erfüllt hier den größten Teil der Leibeshöhle. Die Appendices pyloricae zeigen kaum Größenunterschiede. Der Darm ist in seiner ganzen Länge ungefähr gleich stark. Er läuft zunächst nach hinten, biegt dann scharf um und wendet sich nach vorwärts, um darauf in sanftem Bogen nach hinten zu verlaufen. Dieser eben erwähnte, zuerst nach hinten und dann nach vorn verlaufende Ast ist stets konstant,

wenn auch in den größeren Stadien oft verdeckt. Von dem 48 mm großen Tier gebe ich drei Figuren (Textfig. 2—4). Während bei 2 die Lagerung sehr einfach ist, treten bei 3 und 4

Textfig. 2.

Textfig 3.

Textfig. 4.



Textfig. 1. Lophius, 20 mm. Darmverlauf. Vergr. 4fach.

Textfig. 2, 3 u. 4. Lophius, 48 mm. Darmverlauf. Vergr. 4fach.

noch verschiedene Schlingen auf. Man sieht daraus, wie variabel die Darmlagerung und Darmlänge bei gleich großen Tieren sein kann.

Textfig. 5 zeigt nun schon den Darmkanal eines Bodenfisches. Hier kann eine Schlingenbildung wie bei 3 oder 4 nicht eintreten, da die dorsoventrale Abplattung des Tieres sie nicht



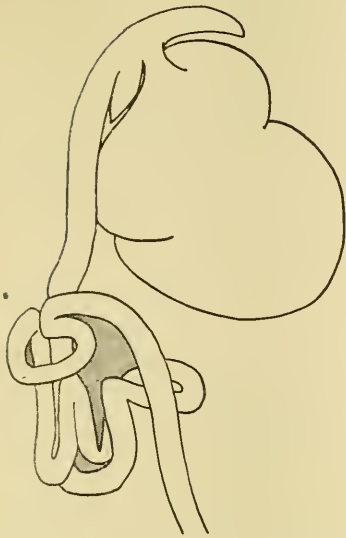
Textfig. 5. Lophius, 18 cm. Darmverlauf. Nat. Gr.

Textfig. 6. Lophius, 22 cm. Darmverlauf. Nat. Gr.

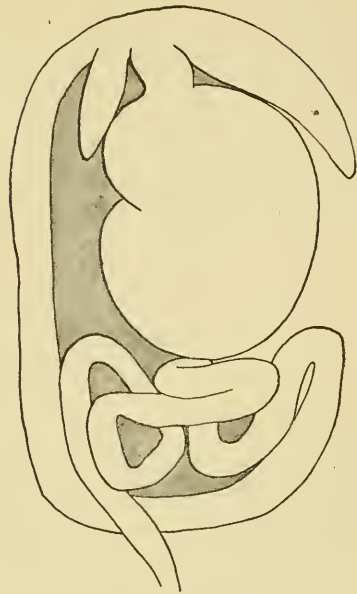
Textfig. 7. Lophius, 37 cm. Darmverlauf unnormal. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

mehr zuläßt. Es treten deshalb zunächst Schlingen zwischen den beiden konstanten Ästen auf (Textfig. 5), oder diese selbst bilden in ihrem Verlauf Schlingen (Textfig. 6).

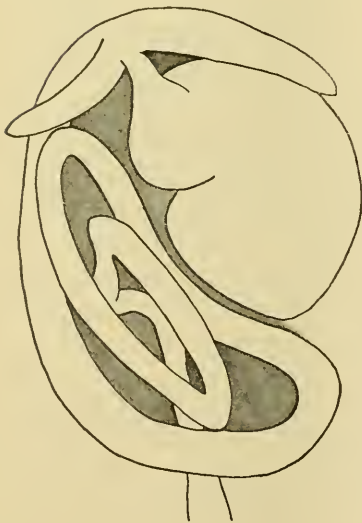
Bei dem 37 cm langen Lophius der Textfig. 7 ist eine sehr eigenartige Verlagerung eingetreten. Der nach vorn zurücksteigende Ast lehnt sich nicht, wie es normalerweise der Fall ist, an den ersten an, sondern ist auf die andere Seite des Magens



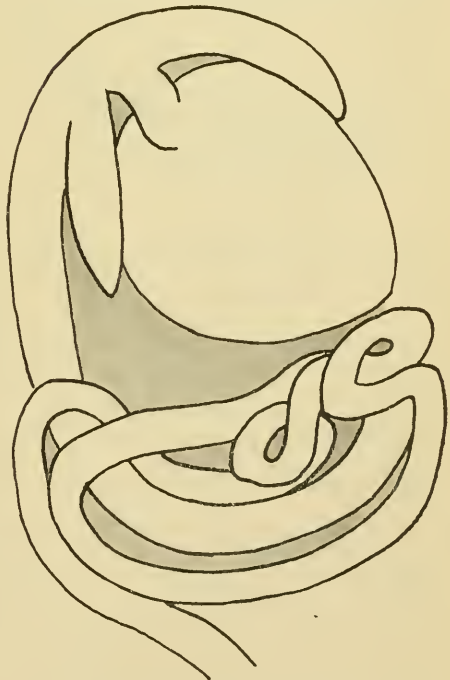
Textfig. 8. *Lophius*, 40 cm. Darmverlauf unnormal. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.



Textfig. 9. *Lophius*, 50 cm. Variabilität des Darmverlaufs. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.



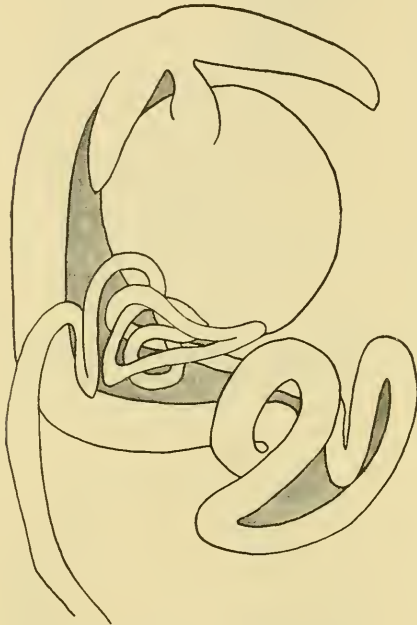
Textfig. 10. *Lophius*, 50 cm. Variabilität des Darmverlaufs. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.



Textfig. 11. *Lophius*, 54 cm. Darmlagerung. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

verlagert, dem er anliegt. Im weiteren Verlauf der Entwicklung wird die Abhängigkeit der Darmlagerung von der Magenform immer deutlicher. Der mächtige Magen läßt dem Darm neben sich keinen Platz mehr und drängt ihn ganz in den hinteren Teil der Leibeshöhle. Hierfür vgl. man Textfig. 8—11.

Ist der Magen nicht zu sehr mit Nahrung erfüllt, so kann auch die Darmlagerung normal sein wie bei Textfig. 10, wo deutlich der nach hinten und der nach vorn gerichtete Ast erkennbar ist.



Textfig. 12. Lophius, 56 cm. Darmlagerung. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

Die weitere Komplikation des Darmkanals geht auf Kosten des Dickdarms vor sich, der bei unserem Tier allerdings nicht der dickste Darmabschnitt ist. Es wäre ganz unmöglich, in diesem Schlingengewirr feste Anhaltspunkte zu gewinnen. Stets treffen wir auf ein ganz anderes Bild.

Der Grund für diese so sehr variierende Darmlagerung ist wohl in der Nahrung gegeben. Der Magen ist sehr erweiterungsfähig und enthält im Innern oft Fische, die dieselbe Größe haben, wie der Lophius, der sie gefressen hat. So ist die Form des Magens nach der jeweilig darin enthaltenen Nahrung bestimmt. Der Magen drückt dann auf den Darm, und dieser läßt sich leicht verschieben. Seine Windungen liegen nicht dicht beieinander, und die geräumige Leibeshöhle begünstigt von vornherein eine Verlagerung.

Daß auch die Länge des Darmes (mit Einbeziehung der Appendices pyloricae) nicht konstant ist, habe ich schon erwähnt. Die Messungen ergaben folgendes Resultat:

Lophius	2 cm	ca. 3 cm	Darmlänge.
„	4,8 cm	6—8 cm	„
„	18 cm	29 cm	„
„	22 cm	34 cm	„

Lophius 40 cm	54 cm	Darmlänge.
„ 50 cm	72—84 cm!!	„
„ 54 cm	87 cm	„
„ 56 cm	98 cm	„

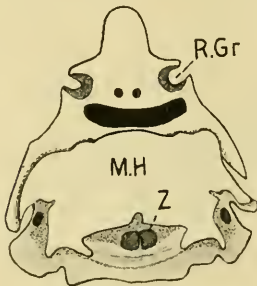
Die Länge des Darmes verhält sich also zu der des Tieres wie $1\frac{1}{3} - 1\frac{2}{3} : 1$.

II. Histologischer Teil.

I. Stadium (18 mm).

Mundhöhle.

Ein Schnitt durch den vorderen Teil des Kopfes, ungefähr in der Höhe der Riechgruben, läßt in der Mundhöhle eine Verschiedenheit des Epithels erkennen (Übersichtsbild, Textfig. 13). In der Mitte der oberen Wand ist die Epithellage am dünnsten, die Zellen am kleinsten; seitlich nimmt sie allmählich an Stärke



Textfig. 13. Schnitt durch den vorderen Teil des Kopfes des 20 mm langen Stadiums. Übersichtsbild, Vergr. 15fach. *R.Gr* Riechgrube; *M.H* Mundhöhle; *Z* Zunge mit Zungenkorpel.



Textfig. 14. Epithel und Submucosa der Mundhöhle. Öl-Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 2. *B.Z* Becherzellen.

zu. Während auch am Mundhöhlendach das Epithel allein die Bedeckung bildet, treten an den anderen Stellen noch Bindegewebe und Muskulatur, wenn auch in nur geringer Ausbildung hinzu.

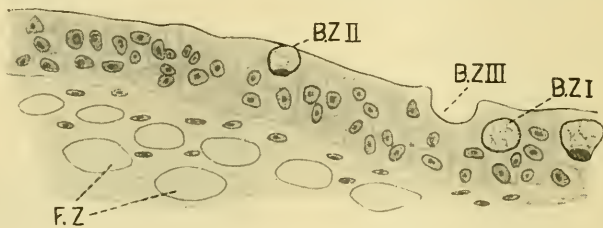
Das Epithel der Mundhöhle ist, wie bei den meisten Teleostier, ein geschichtetes Pflasterepithel. Natürlich ist auf diesem jungen Entwicklungsstadium das histologische Bild noch nicht ganz klar, die Zellen sind meist polygonal-unregelmäßig, einige haben auch kleine Fortsätze und dokumentieren sich dadurch als Stachel- oder Riffzellen. Auch im Verhalten gegen Reagenzien

zeigen sie noch deutlich embryonalen Charakter. Zwischen den Epithelzellen liegen ziemlich vereinzelt Becherzellen von rundlicher bis ovaler Gestalt. Meist haben sie den oberen Epithelrand noch nicht erreicht, sind also erst in Bildung begriffen. In der starken Färbbarkeit ihres Netzwerks, dem hyalinen Aussehen der Interfilarmasse und dem sichelförmigen Kern unterscheiden sie sich scharf von den übrigen Zellen.

Auf diesem Stadium läßt sich manchmal noch das Übergehen des geschichteten Epithels aus einschichtigem Platten- bis kubischen Epithel erkennen.

Unter dem Epithel liegt ein sehr lockeres bindegewebiges Stratum mit vereinzelt länglichen Kernen (Textfig. 14).

Schon etwas weiter differenziert tritt uns das Epithel der Zunge entgegen. Zwar besteht das geschichtete Epithel auch hier nur aus zwei bis drei Lagen, doch sind die Zellen schon größer und deutlicher ausgebildet. Die Becherzellen finden sich häufiger vor. Alle Stadien der Entwicklung lassen sich erkennen.



Textfig. 15. Epithel und Submucosa der Zunge. Öl-Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 2.
B.Z. Becherzelle, I in Entstehung, II in Funktion, III ausgestoßen;
F.Z. Fettzellen.

Die meisten sind zwar erst in statu nascendi, jedoch findet sich schon eine ganze Reihe, die ein Stoma gebildet hat und kräftig sezerniert und sogar einige, die schon vom nachrückenden Epithel aus dem Zellverbande ausgestoßen worden sind (Textfig. 15).

Unter dem Epithel liegt eine dünne Schicht von Bindegewebe mit zahlreichen elliptischen Fettzellen, die, je weiter sie sich vom Lumen entfernen, um so zahlreicher und größer werden.

Ösophagus.

Die Mucosa des Ösophagus geht ganz allmählich aus der der Mundhöhle hervor. Auch die Schleimhautfalten haben sich schon in der Mundhöhle als kleine Wülste bemerkbar gemacht. Im vorderen Teil der Speiseröhre finden sich einige Anlagen von

Ösophagealzähnen. Die Längsfalten des Ösophagus sind frei von Vorsprüngen und Papillen. Ein Ductus pneumaticus fehlt, wie bei allen Fischen ohne Schwimmblase, und auch Rudimente davon ließen sich nicht nachweisen.

Das Epithel geht ohne scharfe Grenze über in ein mehrschichtiges Pflasterepithel, das aber viel höher als das der Mundhöhle ist. Die Becherzellen liegen auch hier zumeist in tieferen Lagen des Epithels. Flimmerzellen wurden nicht beobachtet (Textfig. 16).

Die Submucosa ist bei diesem Stadium wenig mächtig und noch kaum differenziert. In ihr liegen auch die Bündel der Muskulatur. Am Anfang des Ösophagus finden wir nur eine Ringmuskelschicht, die sich aus wenigen Bündeln quergestreifter Muskelfasern zusammensetzt, die von dünnen Bindegewebsfibrillen der Submucosa getrennt werden. Die Muscularis circularis des Ösophagus schließt sich also sofort nach dessen Zusammenschluß. Die Längsmuskulatur dagegen äußert sich in der



Textfig. 16. Vorderer Ösophagus. Öl-Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 2. B.Z Becherzellen; Ep Epithel; S.M Submucosa; Mu Muscularis.

Hauptsache nur in zwei Bündeln, die auf dem Querschnitt zu beiden Seiten der Mediane auf der Dorsalseite liegen. Vereinzelte Fasern finden sich aber noch auf dem ganzen Umkreis verteilt, meist dort, wo Falten in das Lumen des Ösophagus einspringen. Im weiteren Verlauf des Ösophagus biegt sich nun die Circularis immer mehr nach innen vor und umfaßt schließlich die beiden Bündel der Längsmuskulatur. Nach dieser Durchkreuzung liegen dann gegen Ende der Speiseröhre die beiden starken Bündel völlig außen

und nicht mehr im Zusammenhang mit dem Ösophagus (vgl. II. Stadium).

Beim Übergang vom Ösophagus zum Magen treten die später so typischen, stark gefärbten Becherzellen noch nicht auf.

Magen.

Der Magen dieser Gruppe zeigt uns histogenetisch wichtige Stadien der Drüsenentwicklung. Die zahlreiche Literatur über die Magendrüsen der Fische läßt die Entstehungsgeschichte dieser Gebilde unerörtert. Die Ursache mag in der Seltenheit des Materiales liegen, denn es ist ein Glücksfall, gerade ein Stadium zu erlangen, auf dem die Entwicklung zu verfolgen ist. Auch mir stand nur ein einziges Exemplar von dieser so wichtigen Größe zur Verfügung. Die Seltenheit dieser Stadien erklärt sich jedenfalls daraus, daß die Tiere plötzlich sehr stark zu wachsen anfangen und die wichtigen Stadien also schnell übergehen.

Sieht man von dem Interesse ab, das die Entwicklungsgeschichte der Magendrüsen im allgemeinen schon beanspruchen darf, so kommt bei unserem Fall noch ein spezielles hinzu. Denn infolge der Untersuchung an *Lophius* gelang es, eine prinzipiell wichtige Frage, die OPPEL, der einzige Bearbeiter des Magens dieses Fisches, aufgeworfen hatte, zu beantworten. Auf diese Dinge werden wir jedoch erst am Schluß unserer Untersuchung zu sprechen kommen. Zunächst handelt es sich darum, die Histogenese der Fundusdrüsen selbst darzustellen.

Der Magen des 18 mm großen Tieres zeigt ebenso, wie alle anderen Teile des Intestinaltraktes noch undifferenzierte Verhältnisse. Er scheint jedoch in bezug auf den Darm in der Entwicklung schon weiter fortgeschritten zu sein, da er bessere histologische Bilder, sowohl in bezug auf Färbung, als auch auf Fixierung bietet.

Das Epithel ist noch nicht das typische Zylinderepithel, wie es allen erwachsenen Fischen zukommt, die Zellen sind vielmehr oft quadratisch oder unregelmäßig, und die Zellgrenzen sind schwach ausgebildet oder undeutlich markiert. Die Kerne dieser Zellen sind groß, rundlich bis elliptisch und haben einen großen mit Hämatoxylin sich stark färbenden Kernkörper, der in einer dunklen Grundmasse eingebettet liegt. Eine Differenzierung des oberen Teiles der Zellen hat noch nicht stattgefunden.

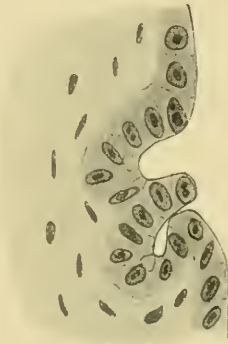
Unter dem Epithel liegt die Submucosa. Sie zeichnet sich durch viele Fibrillen aus, die ungefähr den Ausbuchtungen des

Epithels folgen. Teilweise ist die Submucosa schon ein typisches Bindegewebe, wie bei erwachsenen Tieren, an anderen Stellen ist sie wiederum noch ganz undifferenziert und erscheint fast glasig hell. Die Kerne sind alle ungefähr elliptisch und haben einen Zellkern, der sich in seiner Gestalt der Zelle anpaßt. Diese Verhältnisse finden sich in der größeren Hälfte des Magens.

Die andere Seite des Magens ist nun aber schon ganz verschieden davon beschaffen. Ein Schnitt quer durch das Tier, in der Längsrichtung durch den Magen geführt, zeigt dies (Textfig. 17). An Stelle der kleinen Falten, die sich auf den übrigen Teilen in das Magenlumen vorschieben, finden wir hier einen mächtigen geschlossenen Wulst, der sich fast bis zur Mitte des Magens vorstreckt und das Lumen dadurch sehr beengt. Auf diesem Wulst beginnt der Prozeß der Drüsenbildung. Bei dem



Textfig. 17. Magen, Übersichtsbild.
Dr. W. Drüsenfeld (Wulst).



Textfig. 18. Drüsenbildung. Beginn der Einsenkung des Epithels. Öl-Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 4.

in Besprechung stehenden Tier waren inmitten des Wulstes die Drüsen schon ziemlich weit in der Bildung fortgeschritten. An den seitlichen Rändern des Wulstes aber und von hier aus vorgeschoben, im ganzen oberen Drittel des Magens fanden sich die verschiedensten Entwicklungsstufen vor. Und zwar, da die Bildung vom Wulst ausgeht, die jüngsten Formen am meisten abseits von ihm.

Die Histogenese dieser Fundusdrüsen stellt nun der Untersuchung mancherlei Schwierigkeiten entgegen. Zunächst in der Technik. Diese embryonalen Stadien lassen sich ja nicht so different färben, wie fertig ausgebildete Gewebekomplexe, und dies beeinträchtigt die Klarheit des histologischen Bildes natürlich sehr. Ferner muß der Entwicklungsgang kombiniert werden, da

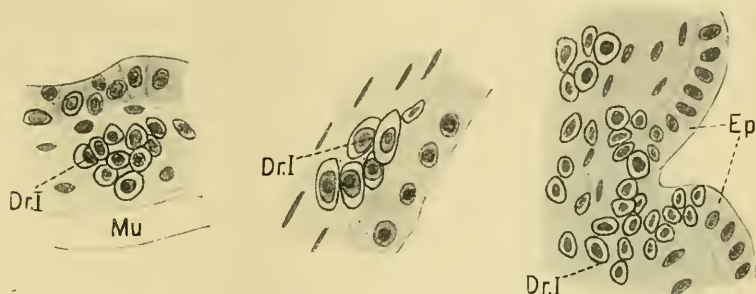
die verschiedensten Stufen der Entwicklung nebeneinander liegen. Verfasser ist jedoch der festen Zuversicht, den Befund im ganzen richtig gedeutet zu haben. Was die Zeichnungen betrifft, so sind sie nicht etwa schematisch, sondern genau mit dem ABBÉ'schen Apparat entworfen. Nur sind manchmal einige überlagernde, unwichtige Zellen, die das Bild leicht schwerverständlich machen würden, weggelassen worden. Die Kombination von Tusche und Bleistift brachte den Unterschied der verschiedenen Zellen am besten zur Geltung und gab auch die besten Übersichtsbilder; sie wurde deshalb hauptsächlich angewandt.

Das Epithel mit den noch undifferenzierten Zellen fängt zunächst an, sich etwas einzusenken. Nur selten ist diese Einsenkung beträchtlich; meistens ist sie überhaupt kaum bemerkbar. Die größte Vertiefung gebe ich in Textfig. 18 wieder. Wir haben hier also das Anfangsstadium der Fundusdrüsenbildung vor uns. Eine Umwandlung des Kerns und des Protoplasmas der Zellen hat noch nicht stattgefunden, sie sind einfach in die Tiefe verlagert.

Viel häufiger geht der Prozeß aber anders vor sich. Die Zellen des Epithels bilden sich selbst um. Wie diese Umwandlung im feinsten Detail vor sich geht, konnte ich bei dem beschränkten, mir zu Gebote stehenden Material nicht ganz sicher feststellen. Nach meinen Beobachtungen vollzieht sich die Umwandlung folgendermaßen: Die Epithelzellen rücken an einigen Stellen in die Tiefe. Hier bilden sie dann auf der Grenze des Epithels oder in der Submucosa lockere Zellhaufen. Während des Herausrückens aus dem Zellverbande der übrigen Epithelzellen wandeln sie sich um. Sie bekommen eine deutlichere Membran und werden rundlich bis elliptisch. Ihr Plasma ist sehr hell und glasig und färbt sich fast gar nicht. Der Kern dagegen hat an chromatischen Elementen zugenommen, er ist sehr dunkel, ebenso wie der Nucleolus, der relativ groß erscheint.

Die umgewandelten Zellen liegen nun zunächst direkt unter dem Epithel (Textfig. 19—21). Ständig rücken sie weiter in die Tiefe, während in ihrer Nachbarschaft neue Zellen sich umbilden. Der Prozeß geht sehr lebhaft vor sich, die ganze Submucosa ist erfüllt von den blassen Zellen, zwischen denen die stark gefärbten Kerne der Bindegewebszellen deutlich sichtbar sind. Auch diese haben sich umgewandelt, sie sind viel schmaler und länger geworden und tingieren sich stärker.

Sind die Drüsenzellen soweit in die Tiefe gerückt, daß einige schon die Grenze der Muscularis erreicht haben, machen sie Halt. Und langsam kommt in den zuerst regellosen Haufen



Textfig. 19, 20, 21. Bildung der Zellhaufen (*Dr.I*) und Verlagerung in die Submucosa, *Ep* Epithel, *Mu* Muscularis. Öl-Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 2 und 4.

Ordnung. Die Zellen wandern auseinander, so daß in der Mitte ein kleiner freier Raum entsteht (Textfig. 22 u. 23). Auf diese Weise bildet sich ein kugeligter Haufen, der auf den Querschnitten sich als Ring darstellt (*Dr.II*).

Im Fortgang der Entwicklung wird der Innenraum größer, die Zellen schließen sich soweit zusammen, daß sie sich gegen-



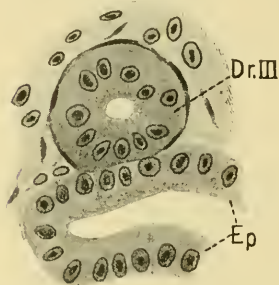
Textfig. 22, 23. Zusammenschluß der Zellen und Bildung eines zentralen Raumes (*Dr.II*). Öl-Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 4.

seitig berühren. Damit ist der erste Abschnitt der Drüsenbildung beendet.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung findet nun wieder eine Umwandlung der Zelle statt. Nachdem die Zellen sich um ein gemeinsames Lumen gelagert haben, fangen sie an, bedeutend zu wachsen. Es tritt infolgedessen bald gegenseitige Beengung ein, und deshalb stellen sich bald alle Zellen mit ihrer Längsachse

radial zu einem Mittelpunkt, der im Lumen liegt. Zwischen den einzelnen Zellen bleiben zunächst noch Hohlräume bestehen, namentlich in der Peripherie findet der völlige Zusammenschluß erst spät statt.

Die Bindegewebskerne der Submucosa lagern sich immer deutlicher um die Drüse herum, schließlich bilden sie ein dünnes aber straffes Stratum, das die Drüse allseitig fest umschließt (Textfig. 24).



Textfig. 24. Bildung der Drüse (Dr. III.) durch engen, gegenseitigen Zusammenschluß der einzelnen Zellen. Bildung des Lumens. Ep Epithel des Magens. Öl-Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 2.

Betrachten wir nun auf diesem letzten Stadium, das wir bei unserem kleinsten Tier beobachten können, den genaueren Bau der Drüsenzelle!

Die Zelle hat wiederum eine völlige Strukturveränderung erfahren. Das Protoplasma, das zuerst glasig hell und hyalin war, hat jetzt ein feinkörniges Aussehen; der Kern färbt sich intensiv und zeigt neben dem Nucleolus noch reichlich Brocken von Chromatin, die hauptsächlich dem Kernkörperchen anhaften. Die starke Anhäufung des Chromatins ist ein Zeichen für die beginnende Sekretion. In der Tat finden sich in dem Zellraum zwischen Kern und Lumen zahlreiche gelb-braune Sekrettröpfchen vor, die nach dem Lumen zu an Größe zunehmen. Es erscheint dieser Teil der Zelle deshalb fast ganz gelb gefärbt, und diese Färbung geht nach dem Kern zu langsam in blau über, in dem die Sekretkörnchen immer mehr von dem Protoplasma verdeckt werden.

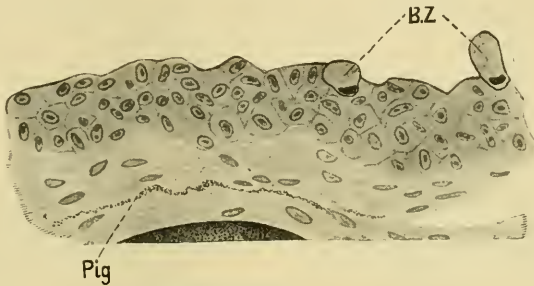
Nirgends findet sich Sekret in dem Lumen der Drüsen. Auf diesem Stadium haben sie also ihre Tätigkeit noch nicht aufgenommen. Die Drüsen können ja auch noch nicht funktionieren, denn ihnen fehlt noch der Ausführgang. Nirgends läßt sich eine Ausmündung der Fundusdrüsen nachweisen. Gleichzeitig fehlen noch völlig die später typischen Becherzellen des Magens. Es sei dies an dieser Stelle nur der Vollständigkeit halber erwähnt, im Schlußteil dieser Untersuchungen werden wir genauer auf diese Verhältnisse zurückkommen.

Darm.

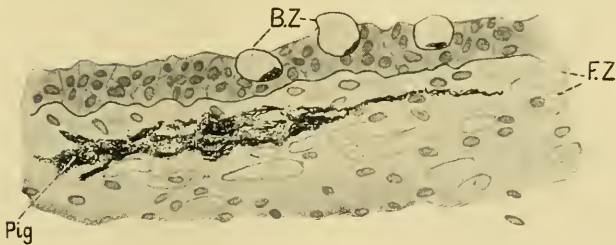
Über die histologischen Verhältnisse des Darmes läßt sich weniger sagen. Der gesamte Darm ist einheitlich gebaut. Er

besteht aus einem Zylinderepithel, das je nach seiner Lage mehr oder weniger hoch ist. Das ganze Epithel ist mit einem dichten Flimmerkleid besetzt. Dieses erscheint bei schwächerer Vergrößerung als hyaliner heller Saum. Die Sekretion hat noch nicht begonnen, jedoch finden sich im Protoplasma des Epithels schon eine Menge Sekrettröpfchen. Die übrigen Schichten sind erst im Entstehen begriffen. Die Submucosa besteht aus einem ganz dünnen Stratum mit zahlreichen langen Kernen. In den Falten erstreckt es sich bis weit hinauf zwischen die beiden Epithellagen.

Textfig. 25.



Textfig. 26.



Textfig. 25 und 26. Ösophagus des II. Stadiums. F.Z Fetzellen;
Pig Pigment. Öl-Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 2.

Über die Muskulatur läßt sich noch nichts aussagen. Die Appendices pyloricae haben dieselbe histologische Beschaffenheit, wie der übrige Darm.

II. Stadium (20—25 mm).

Dieses Stadium unterscheidet sich von dem ersten nicht wesentlich. Teilweise sind die Verhältnisse im histologischen Bau etwas differenzierter geworden, in anderen Punkten ist dagegen kaum eine Entwicklung eingetreten.

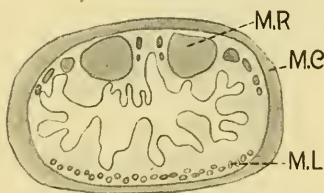
Betrachten wir kurz die einzelnen Teile des Darmkanals!

In der Mundhöhle sehen wir zunächst, daß die Entwicklung der Zähne sehr fortgeschritten ist; neben den verschiedenen Stadien die wir schon bei dem 18 mm großen Tier bemerken konnten, sind jetzt schon einige Zähne histologisch völlig ausgebildet und scheinen auch in Funktion treten zu können. Auf die Ausbildung der Zähne und das Gebiß von *Lophius* kann ich in dieser Arbeit nicht eingehen. Deutlich tritt eine Schicht von Pigment auf (Textfig. 25 und 26).

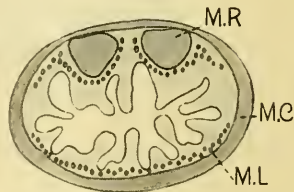
Diese ist je nach der Lage in der Mundhöhle verschieden stark ausgebildet, ebenso wie die Submucosa in ihrer Erscheinung wechselt.

Der Ösophagus zeigt dasselbe Verhalten wie beim ersten Stadium. Seine Falten sind schon in der Mundhöhle zu bemerken. Auch hier finden sich zahlreiche Zahnanlagen und zwar im hinteren Teile der Speiseröhre mehr, als im vorderen. Das Epithel hat sich weiter differenziert und führt öfters Becherzellen. Genauer

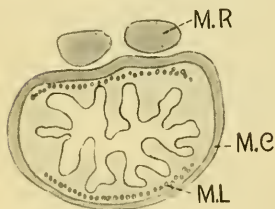
Textfig. 27.



Textfig. 28.



Textfig. 29.



Textfig. 27—29. Querschnitte durch den Ösophagus zur Veranschaulichung der Muskellagerung. Halbschematisch. Obj. a_2 , Ok. 4. *M.L* Muscularis longitudinalis; *M.R* Musculus retractor; *M.C* Muscularis circularis.

läßt sich jetzt das Verhältnis der Muskulatur feststellen. Nach Zusammenschluß der Circularis finden sich neben den vereinzelt kleinen Längsbündeln die schon bei dem ersten Stadium erwähnten beiden starken Bündel. Diese liegen zunächst als zwei mächtige Komplexe zwischen Circularis und Epithel (Fig. 27). Im weiteren Verlauf werden sie von einigen Bündeln der Longitudinalis umfaßt und nach oben gedrängt. Die Circularis weicht zunächst nach der dorsalen Seite zu aus, teilt sich dann jedoch und läßt die beiden Bündel hindurchtreten (Textfig. 28, 29). Diese lassen sich noch weit verfolgen. Sie liegen im weiteren Verlauf zwischen

den beiden Nierenkomplexen, rücken schließlich mehr und mehr zusammen, bis sie sehr weit hinten verschmelzen. Das einheitliche Bündel wird dann immer schmaler und dünner und löst sich schließlich ganz auf. Es sei hier bemerkt, daß diese Bündel beim erwachsenen Tier eine große Mächtigkeit haben. Sie treten als sehr starke Bänder aus dem Ösophagus heraus und verlaufen, zunächst als paralleles Paar, dann vereinigt, bis weit nach hinten. Diese starken Muskeln, die auch bei anderen Fischen nachgewiesen sind, sprechen wir wohl mit Recht als Retraktoren an.

Die übrigen feinen Bündel von Längsmuskulatur, die sich entweder fast zu einem Kreis herumgeschlossen oder auch nur geringe Ausbildung erfahren haben, verschwinden gegen Ende des Ösophagus immer mehr, die Längsmuskulatur des Ösophagus geht nicht in den Magen über.

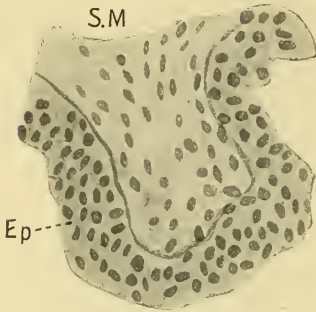
Der Magen dieses Stadiums ist noch nicht weiter ausgebildet. Die Drüsenentwicklung schreitet fort, ungefähr alle Drüsenschläuche sind schon differenziert, jedoch noch nirgends in Tätigkeit.

III. Stadium (35—40 mm).

Trotz der Größenzunahme dieser Tiere hat die Ausbildung der Organe sich nicht wesentlich geändert. In der Mundhöhle sind bemerkenswert die Zähne, die zum großen Teil wohl schon in Funktion treten. Die Papillen, die GUTTEL als Geschmacksorgane beschrieben hat, fangen an, sich jetzt herauszubilden. Das Epithel der ziemlich gefalteten Mundhöhle ist jetzt ein deutliches Pflasterepithel. Es ist scharf abgesetzt gegen die Submucosa und von ihr durch eine schmale straffe Lage von Muscularis Mucosae getrennt, die sich auf diesem Stadium deutlich bemerkbar macht. Die Submucosa besteht hier aus ineinander verflochtenen Bindegewebsfibrillen, die ein Netzwerk bilden, das je nach der Kontraktion des betreffenden Teiles der Mundhöhle lockerer oder fester sein kann. Für diese Verhältnisse gebe ich Textfig. 30. In den Maschen der Mucosa liegen die ziemlich zahlreichen ovalen Kerne.

Der Ösophagus zeigt keine Veränderungen im bezug auf Ausbildung seiner Schichten gegenüber dem II. Stadium. Die Becherzellen treten nur etwas mehr in die Erscheinung und nehmen nach hinten hin an Zahl zu. Deutlich wird schon hier das zahlreiche Auftreten derselben kurz vor dem Übergang des Ösophagus in den Magen, das uns beim nächsten Stadium näher beschäftigen wird.

Im Magen ist die Entwicklung der Fundusdrüsen so weit fortgeschritten, daß sich die ersten Stadien der Drüsenbildung nicht mehr vorfinden, vielmehr überall schon das letzte Stadium des Zusammenschlusses der Zellen erreicht worden ist. Es beginnt jetzt allgemein die sekretorische Tätigkeit des Protoplasmas, die sich in der Bildung feiner Granula bemerkbar macht, die in den Drüsenzellen auftreten. Außerdem finden hier und da Vorwölbungen des Epithels und der Drüenschläuche



Textfig. 30. Epithel und Submucosa der Mundhöhle des III. Stadiums. Obj. D, Ok. 4. *Ep* Epithel; *S.M.* Submucosa.

statt, jedoch tritt noch keine einzige Drüse auf diesem Stadium in

Funktion. Die Becherzellen des Magens fehlen auch auf diesem Stadium noch vollständig.

Über den Darm läßt sich nur wenig aussagen, er entwickelt sich sehr langsam und ist histologisch noch ganz einheitlich gebaut. Auf die genaueren Verhältnisse werden wir beim nächsten Stadium ausführlicher zu sprechen kommen.

IV. Stadium (45—50 mm).

Auf diesem letzten zu behandelnden Stadium ist die Entwicklung des Magens prinzipiell abgeschlossen, indem die Fundusdrüsen zur Entwicklung kommen.

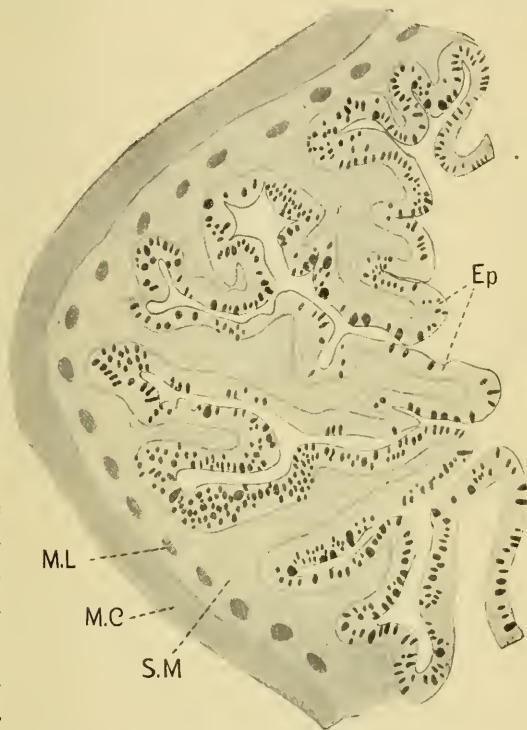
Die Mundhöhle zeigt keine Veränderungen, sie ist wie bei dem dritten Stadium. Auch der Ösophagus zeigt zunächst Verhältnisse, wie sie uns schon bekannt sind. Gegen Ende desselben treten aber Becherzellen plötzlich in großer Anzahl auf. Sie färben sich sehr intensiv mit Hämatoxylin und erscheinen schon völlig blauschwarz, wenn die Kerne der übrigen Zellen noch nicht genug gefärbt sind. Die starke Färbbarkeit beruht auf der Menge des Sekretes, das eine einheitliche Masse bildet, die die Becherzelle ganz erfüllt und dem sichelförmigen Kerne nur wenig Platz übrig läßt. Das Bild des Ösophagus mit den zahlreichen Becherzellen zeigt Textfig. 31. Textfig. 32 stellt einige Becherzellen bei starker Vergrößerung dar; sie erscheinen auch hier fast völlig homogen, nur an manchen Stellen ist eine Auflockerung des Sekretes zu beobachten, und zwar, wenn die Zellen anfangen zu sezernieren. Dann quillt der obere Inhalt heraus und ergießt

sich über die anderen Zellen. Auch dort, wo die Becherzellen noch in tieferen Lagen sich befinden und erst in Entstehung begriffen sind, ist die Sekretbildung noch nicht so stark erfolgt, so daß man die Bänder und Stränge von Sekret erkennen kann, die die Becherzelle zunächst durchsetzen.

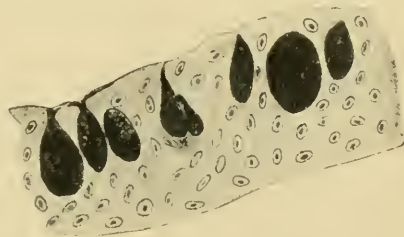
Es läßt sich schwer entscheiden, ob diese Becherzellen homolog sind mit denen im vorderen Abschnitt der Speiseröhre und ob sie dieselbe physiologische Bedeutung haben. Die Becherzellen im vorderen Abschnitt haben ein anderes Aussehen.

Sie zeigen einen sehr dichten Wandbelag von Sekret, von dem aus Stränge und

Fäden die Zelle durchsetzen, während in den Maschen derselben die Substanz hell und hyalin erscheint. Es finden sich nun schon Übergänge zwischen diesen beiden Typen, aber doch kann man diese nicht ohne weiteres identifizieren, da die stark gefärbten Becherzellen des hinteren Ösophagus sich einmal nie im vorderen Teil in typischer Form finden, andererseits sie überhaupt erst auf diesem Stadium in die Er-



Textfig. 31. Ösophagus (halbschematisch) zeigt die ungeheurere Menge von Becherzellen. Obj. A, Ok. 2. *M.C* Muscularis circularis; *M.L* Muscularis longitudinalis; *S.M* Submucosa; *Ep* Epithel.



Textfig. 32. Epithel mit Becherzellen aus dem Ösophagus (Teilstück der Fig.31). Obj. D, Ok. 4.

scheinung treten, nachdem sie auf dem dritten Stadium eben angefangen hatten, sich auszubilden. Später werden wir versuchen, eine Erklärung für ihr Auftreten zu finden.

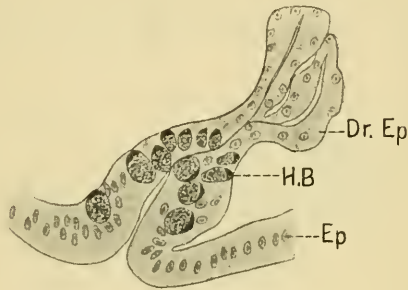
Magen.

Das Epithel des Magens ist bei dem 50 mm langen Tier nun schon ein typisches Zylinderepithel. Die Zellen sind ungefähr vier- bis fünfmal so hoch wie breit und lassen bei starker Vergrößerung einen deutlichen Stäbchensaum erkennen. Unter diesem folgt eine hellere hyaline Plasmaschicht, die auch die Seiten jeder Zelle einfaßt. Im Innern findet sich ein trübes, feingranuliertes Protoplasma. In der unteren Hälfte der Zelle liegt der Kern, der ziemlich groß ist und ovale bis elliptische Gestalt hat. Er besitzt einen oder zwei Kernkörper von rundlicher Gestalt, die in einem Netzwerk von Chromatin liegen. Zwischen diesen Epithelzellen münden nun die Drüsen aus, deren Entstehung wir beim ersten Stadium betrachtet haben. Allerdings sind noch lange nicht alle Drüsen fertig ausgebildet, ja vielleicht die Mehrzahl ist noch nicht durchgebrochen. Die Drüsen sind Schläuche von verschiedener Länge, die entweder einfach oder verzweigt erscheinen. Ihre Zellen sind grob granuliert, ziemlich klein und ebenso breit wie hoch. Ihren Bau haben wir schon an anderer Stelle betrachtet. Ihre Kerne sind rundlich und haben einen deutlichen Nucleolus, aber sonst wenig Chromatin.

Die Drüsenzellen umschließen ein deutliches Lumen, das uns auf den Schnitten als Spalt entgegentritt. Sie gehen bis hinauf zum Epithel, aber Halszellen, die sonst vielfach die Verbindung zwischen Drüse und Epithel darstellen, fehlen in typischer Entwicklung. An ihrer Stelle finden sich die von OPPEL schon beschriebenen Becherzellen. Diese Becherzellen liegen nicht nur „an den Drüsenmündungen und in deren nächster Umgebung“, wie OPPEL angibt, sondern werden direkt auch an der Stelle gefunden, wo sonst die Halszellen sich befinden müßten. Jedoch sind die Fälle, wo man dies beobachten kann, nicht sehr häufig, werden auch mit dem Größerwerden des Tieres immer seltener, da die Halszellen durch das Wachsen der Drüse selbst, wie durch den Druck, den die Submucosa ausübt, nach außen gedrängt werden. Auf diesem jungen Stadium, wo die Mucosa noch keine so starke Faltung aufweist, ist der Befund absolut deutlich (Textfig. 33). Wo die Drüsen noch nicht ausmünden, fehlen die Becherzellen vollständig. Der größere Teil der Drüsen ist noch nicht in Aktion

getreten. Unterhalb der Drüsenregion liegt eine dünne Bindegewebslamelle als Grenze gegen die Submucosa (Textfig. 34).

Die Becherzellen des Magens haben nun ein ganz anderes Aussehen wie die des Ösophagus, mit denen man sie auf keinen Fall identifizieren kann. Sie erscheinen glasig klar und enthalten viel weniger Sekret als die des Ösophagus. Das Sekret selbst stellt sich als eine körnige, sehr stark sich färbende Masse dar. Man kann zwei Typen von Becherzellen



Textfig. 33. Fundusdrüse fertig ausgebildet. *Ep* Epithel des Magens; *H.B* Halsbecherzellen; *Dr. Ep* Drüsenschlauch-epithel. Obj. D, Ok. 2.

unterscheiden: die einen haben eine bauchige Theka, die unten abgerundet ist; sie enthalten an der Basis den typischen sichel-förmigen Kern. Die anderen sind mehr elliptisch und laufen in einen mehr oder weniger langen Fortsatz aus, in welchem der Kern liegt, der hier eine mehr ovale Gestalt angenommen hat (Textfig. 35). Sehr deutlich kann man erkennen, daß die noch plasmareichen Zellen wenig Sekret haben. Ist die Becherzelle mit Sekret erfüllt und beginnt die Sekretion, dann ist das Protoplasma auf den untersten Teil der Theka beschränkt, wo es einen dünnen Wandbelag bildet, in dem der Kern liegt. Ein Untergang von diesen Becherzellen ließ sich noch nirgends nachweisen.



Textfig. 34. Querschnitt aus dem Magen. Zeigt Lagerung und Zahl der Fundusdrüsen. Halbschematisch. Obj. A, Ok. 4. *Ep* Epithel; *Dr* Drüse; *H.B* Halsbecherzellen; *Gef* Gefäß; *Gr. Mu* Grenze des Muscularis; *Bd.L* Bindegewebslamelle.

Die Submucosa des Magens ist jetzt ausgezeichnet durch ein ziemlich dichtes Netzwerk bindegewebiger Fibrillen mit reichlichen Kernen. Hier und da finden sich Gefäße. Unter der Submucosa befindet sich scharf abgesetzt die Muscularis circu-

Die Submucosa des Magens ist jetzt ausgezeichnet durch ein ziemlich dichtes Netzwerk bindegewebiger Fibrillen mit reichlichen Kernen. Hier und da finden sich Gefäße. Unter der Submucosa befindet sich scharf abgesetzt die Muscularis circu-

laris und weiter außen eine Longitudinalis. Beide Muskelschichten sind schon jetzt typisch entwickelt.

Der Darm ist im großen und ganzen noch einheitlich gebaut. Die Appendices pyloricae zeigen denselben histologischen



Textfig. 35. Magenepithel mit Becherzellen.
Öl-Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 2.

meist im unteren Viertel. Sie zeichnen sich aus durch den Besitz eines Nucleolus, der in der Mitte eines deutlichen Chromatin-

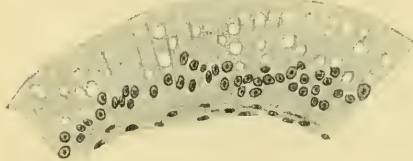


Fig. 36. Darmepithel. Obj. D, Ok. 2.

netzwerkes liegt. Die Zellen sind jetzt nicht mehr so homogen wie früher. Es lassen sich deutliche Vakuolen und Sekrettröpfchen erkennen. Namentlich bei Tieren, die schon reichliche Fundusdrüsen haben, ist das Epithel von Vakuolen und Fettröpfchen durchsetzt. Gleichzeitig kann man die Beobachtung machen, daß hier die Flimmern resorbiert werden. Relativ lange erhält sich das Flimmerkleid, das als ein Residuum der Embryonalzeit aufzufassen ist, in den Appendices. Unter dem Epithel folgt eine dünne Schicht straffen Bindegewebes mit vielen Kernen. Eine weitere Differenziation des Darmkanales ist nicht eingetreten (Textfig. 36).

Zusammenfassung.

Fassen wir zum Schluß kurz die gewonnenen Resultate zusammen und sehen wir zu, in welchem Maße wir sie für die in der Einleitung gestellten Aufgabe verwerten können.

Die Mundhöhle des jungen *Lophius piscatorius* zeigt im Bau keine Abweichungen von den gewöhnlichen Verhältnissen.

Der Ösophagus besitzt zwei starke Retraktoren, die den Ösophagus bald verlassen und sich an der dorsalen Wand der Leibeshöhle anheften. Sie dienen jedenfalls dazu, den Tieren das Hinunterschlingen der erbeuteten, oft sehr großen Fische zu ermöglichen.

Im hinteren Teil des Ösophagus kurz vor dem Magen treten Becherzellen in ungeheurer Anzahl auf. Sie unterscheiden sich in bezug auf Färbbarkeit und Struktur des Sekretes von den Becherzellen des vorderen Ösophagus. Es sei dahingestellt, ob sie sich von diesen ableiten lassen können; jedenfalls haben sie eine andere physiologische Funktion, auf die wir gleich zu sprechen kommen werden.

Im Magen finden sich Fundusdrüsen. Sie entstehen durch Zellvermehrung und nicht durch Zellverminderung. Die Entwicklung der Drüsen zerfällt in zwei Phasen. Zunächst senkt sich das Epithel an einigen Stellen ein, oder die Zellen desselben werden in kleinen Portionen in die Submucosa verlagert. Hier bilden sie sich zunächst völlig um. Dann treten sie zu regelmäßigen Haufen zusammen, die nahezu kugelig sind. Durch Verschiebung der einzelnen Zellen wird in der Mitte ein Hohlraum frei, um den sich die Zellen herumlegen. Es beginnt nun die histologische Umbildung der Zelle zur Drüsenzelle, indem Sekret gebildet wird. Gleichzeitig grenzen sich die Zellen gegenseitig ab. Das Bindegewebe der Submucosa legt sich dann um die einzelnen Komplexe als dünne, feste Lamelle herum.

In der zweiten Phase, die zeitlich entfernt ist, brechen die Drüsen nach außen durch. Gleichzeitig senkt sich das Epithel ein, das sozusagen die Fortsetzung des Drüsenschlauches bildet.

Halszellen in typischer Entwicklung, wie sie von anderen Fischen bekannt sind, fehlen. An der Stelle aber, wo sie liegen müßten, finden sich die Becherzellen OPPELS. OPPEL hat dies selbst nicht gesehen, da er nur erwachsene Tiere zur Verfügung hatte, bei denen durch die starke Faltung der Mucosa die Becherzellen schon direkt im Verbande des Oberflächenepithels lagen. War durch die Lokalisierung der Becherzellen an der Stelle, wo die Halszellen sich sonst finden, die OPPELSche Annahme, daß es sich um einander entsprechende Gebilde handle, nun schon gestützt, so wurde sie bewiesen durch die Befunde bei ganz jungen Tieren. Es fanden sich nämlich dort, wo die Drüsen erst in Bildung begriffen waren, noch nirgends Becherzellen, sondern sie traten erst auf, wenn die Fundusdrüsen durchbrachen.

Die Becherzellen OPPELS sind also in der Tat die Halszellen der Fundusdrüsen, ich nenne sie deshalb Halsbecherzellen.

Diese Halsbecherzellen zeigen andere histologische Verhältnisse wie die Becherzellen des übrigen Darmes. Man darf sie deshalb nicht mit ihnen vergleichen. Es ist also auch in unserem Fall die Spezifität des Magenepithels als eines Epithels sui generis gewahrt.

Die beginnende Funktion der Fundusdrüsen bedingt zugleich einen Wechsel der Nahrung. Solange die Drüsen noch nicht in Tätigkeit sind, finden sich nur Reste von Plankton, hauptsächlich Crustaceen im Magen. Von dem Auftreten der Drüsen ab besteht die Nahrung nur aus Fischen.

Es liegt die Vermutung nahe, daß die zugleich mit den Fundusdrüsen in die Erscheinung tretenden Becherzellen des hinteren Ösophagus mit diesen in Verbindung zu setzen sind. Wahrscheinlich fällt ihnen eine Rolle bei der Fleischverdauung zu. Sicherer kann hier nur das Experiment ergeben.

Zum Schluß sei noch auf eine Tatsache hingewiesen. HOPKINS*) hat im Magen von Ganoiden Becherzellen nachgewiesen. Sollte es sich hier um primäre Verhältnisse handeln, was man aber wohl annehmen darf, so verdienten sie in Diskussion gestellt zu werden, da sie wichtige Aufschlüsse über die Genese des Magenepithels und die Entstehung der Halszellen der Drüsen geben könnten.

Jedenfalls entbehren die Ganoiden, die HOPKINS untersucht hat, der Halszellen und besitzen Becherzellen. Von Teleostiern ist dies bisher nur bei *Lophius piscatorius* bekannt.

Sollte sich die Homologie zwischen beiden Fällen herausstellen, so wäre das für die systematische Stellung der Pediculaten von größter Wichtigkeit.

*) Zitiert bei OPPEL, Anat. Anz. 1896, Bd. XI.

Literaturverzeichnis.

In nachstehendem Verzeichnis gebe ich eine Übersicht über die Arbeiten, die ich bei meiner Untersuchung benutzt habe und die sich mit dem Bau des Darmkanals der Fische befassen:

- 1) ARNSTEIN, C., Über die becherförmigen und wandernden Zellen des Darmes. Inaug.-Diss. Dorpat 1867.
- 2) BIEDERMANN, Untersuchungen über das Magenepithel. Sitz.-Ber. Wien. Akad., Bd. LXXI, Abt. 3.
- 3) BLANCHARD, R., Sur les fonctions des appendices pyloriques. Extrait du Bull. de la soc. zool. de France 1893, Tome VIII.
- 4) CAJETAN, J., Beitrag zur Lehre von der Anatomie und Physiologie des Tractus intestinalis der Fische. Inaug.-Diss. Bonn 1883.
- 5) DECKER, FR., Zur Physiologie des Fischdarmes. Festschr. Kölliker. Leipzig 1887.
- 6) EDINGER, L., Über die Schleimhaut des Fischdarmes nebst Bemerkungen zur Phylogenese der Drüsen des Darmrohres. Arch. mikr. Anat. 1876, Bd. XIII.
- 7) Ders., Zur Kenntnis der Drüsenzellen des Magens. Arch. mikr. Anat. 1879, Bd. XVII.
- 8) EIMER, TH., Zur Geschichte der Becherzellen. Inaug.-Diss. Berlin 1868.
- 9) GEGENBAUR, C., Bemerkungen über den Vorderdarm niederer Wirbeltiere. Morph. Jahrb. 1878, Bd. IV.
- 10) HOMBURGER, Zur Verdauung der Fische. Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1877, Nr. 31.
- 11) JAKOBSHAGEN, Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoër. Jen. Zeitschr. 1913, Bd. XLVII.
- 12) LASKOWSKY, Über die Entwicklung der Magenwand. Sitz.-Ber. Wien. Akad. 1868, Bd. LVIII.
- 13) LIST, J. H., Über Becherzellen und Leydig'sche Zellen. Arch. mikr. Anat. 1886, Bd. XXVI.
- 14) Ders., Über den Bau, die Sekretion und den Untergang von Drüsenzellen. Biol. Zentralbl. 1886, Bd. V.
- 15) Ders., Über Becherzellen. Arch. mikr. Anat. 1886, Bd. XXVII.
- 16) OPPEL, A., Die Magendrüsen der Wirbeltiere. Anat. Anz. 1896, Bd. XI.
- 17) RATHKE, Über den Darmkanal der Fische. Halle 1824.
- 18) SCHULZE, J. E., Epithel und Drüsenzellen. Arch. mikr. Anat. 1867, Bd. III.
- 19) TRINKLER, N., Über den Bau der Magenschleimhaut. Arch. mikr. Anat. 1884, Bd. XXIV.

Ferner:

- 20) BOULENGER, G. A., Fishes. The Cambridge Natural Hist., Vol. VII. London 1904.
- 21) CUVIER et VALENCIENNES, Histoire naturelle des Poissons. Paris 1840.
- 22) GOODRICH, E. S., Cyclostomes and Fishes. In Ray Lankester: A Treatise on Zoology. London 1909.
- 23) GÜNTHER, A., Handbuch der Ichthyologie. Wien 1886.
- 24) HERTWIG, O., Handbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte.
- 25) OPPEL, A., Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie.

Abgeschlossen 5. Juli 1914.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [NF_46](#)

Autor(en)/Author(s): Schmidt Walther

Artikel/Article: [Über den Darmkanal von Lophius piscatorius L. Ein Beitrag zur Histogenese der Magendrüsen der Fische. 855-886](#)