

# Über den Uterus von *Squalus acanthias*.

Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Haie.

Von

Dr. Viktor Widakowich,

Assistent am embryologischen Institut der Wiener Universität.

Mit Tafel XXX, XXXI und fünf Figuren im Text.

Während bei manchen Klassen des Tierreiches durch alle Unterklassen und Ordnungen hindurch ein und derselbe Typus der Fortpflanzung besteht, wie z. B. bei den Vögeln die Oviparität, finden sich anderseits in einer einzigen Ordnung Ovipara, Vivipara acotyledona und Vivipara cotylophora nebeneinander, wie dies bei den Plagiostomen der Fall ist. Wenn auch die Zahl der auf die Art ihrer Fortpflanzung untersuchten Arten dieser Ordnung klein ist im Vergleiche zu den noch nicht untersuchten Arten, so ergibt sich doch aus den bekannt gewordenen Details, daß hier eine großartige Differenzierung vorliegt, welche zumal dann merkwürdig erscheint, wenn voneinander stark verschiedene Modi der Fortpflanzung bei Arten ein und derselben Gattung beobachtet werden, die äußerlich große Ähnlichkeit aufweisen. Ein klassisches Beispiel hierfür wären *Mustelus laevis*<sup>1</sup>, der eine Placenta bildet, und *Mustelus vulgaris*, bei dem sich keine Spur einer Placenta findet. Ein Blick auf die Oviparen zeigt so unterschiedliche Dinge wie die relativ einfache Eischale der Scyllien und den komplizierten Mechanismus der Eischale von *Chimaera colliciei*<sup>2</sup>. Diese enthält Abteilungen für Kopf, Rumpf und Schwanz des Embryo, ist an einem langen Faden fixiert und besitzt einen Kiel, einen vertikalen und zwei laterale Fortsätze; diese Gebilde sind so gestaltet, daß sie stets ihr Vorderende

<sup>1</sup> J. MÜLLER, Über den glatten Hai des Aristoteles usw. Abhandl. der Kgl. Akad. Wissensch. Berlin 1840.

<sup>2</sup> B. DÉAN, L'oeuf de Chimera Colliciei et l'adaptation de sa capsule. C. R. Soc. Biol. Paris Tome LVII.

gegen die Strömung richten müssen. Andre nicht minder merkwürdige Typen sind das Ei von *Cestracion philippi*<sup>1</sup>, über dessen Oberfläche zwei Lamellen in Schraubenlinien verlaufen, wodurch, wohl unter dem Einflusse von Meeresströmungen, dem Ei eine für den Embryo vorteilhafte Bewegung erteilt wird, oder das Ei von *Callorhynchus*<sup>2</sup>, das einen breitblättrigen Fucus imitiert. Was die viviparen Haie betrifft, so ist es schon seit langem bekannt, daß der Uterus der Vivipara acotyledona etwas ganz andres ist, als ein indifferentes Behältnis für die Eier. Wenn MEHRDORF<sup>3</sup> behauptet, daß bei den Vivipara acotyledona der Embryo im Mutterleibe gleichsam nur ausgebrütet wird und seine Entwicklung von Anfang bis zu Ende ausschließlich auf Kosten des im Dottersack aufgehäuften Nährmaterials geschieht, so ist dies ein Rückschritt gegenüber der oft zitierten Erkenntnis DAVYS<sup>4</sup>, der 1834 bekannt gab, daß der Embryo des Zitterrochen nach der Entwicklung viel schwerer ist als das Ei. Der Uterus der Vivipara acotyledona ist gleich dem der Säuger ein Organ, in dem der Embryo als Endoparasit lebt, ein Organ, das in mannigfacher Weise die Aufgabe löst, dem Embryo Nährmaterial zuzuführen und seinen Stoffwechsel zu unterhalten. Bei manchen Arten, wie z. B. *Trygon bleekeri*<sup>5</sup>, ist die ganze Schleimhaut des Uterus mit secernierenden Zotten besetzt, die ein milchiges, eiweißhaltiges Secret — Uterinmilch — absondern, die durch den Oesophagus des Embryo in den Magen und von hier in das Duodenum und den Spiraldarm gelangt, wo man sie in großen Mengen antrifft. Bei andern Arten, wie bei *Pteroplatea micrura*<sup>6</sup> obliterieren die Zotten der Uterus-

<sup>1</sup> GÜNTHER, Ichthyologie.

<sup>2</sup> Ibidem.

<sup>3</sup> C. MEHRDORF, Beiträge zur Kenntnis des anatom. Baues und der Entwicklungsgeschichte der embryonalen Anhangsgebilde bei den lebendig gebärenden Haifischen. Inaugural-Diss. Rostock (ohne Jahreszahl, ref. 1891).

<sup>4</sup> MEHRDORF, der seine Arbeit mit einem Zitate aus J. MÜLLER beginnt — MÜLLERS Einleitung zur Abhandlung »über den glatten Hai des Aristoteles usw.« —, hat übersehen, daß dieser Autor bereits auf der zweiten Seite seiner Einleitung der Resultate DAVYS gedenkt, das Ei des Kanguruh erwähnt, das nach OWEN bis zu seiner Ausscheidung keine Spur eines Mutterkuchens besitzt, und bedeutsam fortfährt: »Diese Tatsachen beweisen, daß die Unterschiede zwischen den Vivipara acotyledona und cotylophora, so scharf sie anatomisch sein mögen, doch physiologisch geringe sind usw.«

<sup>4</sup> Philosophical Transactions 1834.

<sup>5</sup> A. ALCOCK, On Utero-gestation in *Trygon bleekeri*. In Ann. Mag. N. H. (6) Vol. I.

<sup>6</sup> WOOD-MASON u. ALCOCK, On the Uterine Villiform Papillae of *Pteroplatea micrura* and their Relation to the Embryo. In Proc. R. Soc. London Vol. XLIX.

mucosa zur Zeit der Gravidität durch den Druck, den der Embryo ausübt, bis auf jene, die seinen Spritzlöchern gegenüber liegen. Diese Zotten hypertrophieren und wachsen als »Trophonemata« in die Spiracula des Embryo, in dessen Pharynx sie ihr nährendes Secret ergießen. Besonders kompliziert ist die embryonale Ernährung von *Mustelus vulgaris*, der ebenso kleine Eier hat wie *M. laevis* und keine Placenta bildet. Seine Uterinflüssigkeit hat nach J. MÜLLER viel mehr feste Bestandteile wie die vom *M. laevis*, so daß zu erwarten war, daß eine Ausscheidung von Nahrungsstoffen aus dem Uterus stattfindet. BRINKMANN<sup>1</sup> gelang es, gleich mehrere diesbezügliche Vörrichtungen im Uterus aufzufinden. Nach diesem Autor empfängt der Embryo seine Nahrung, abgesehen vom Dotter, noch aus drei andern Quellen: 1) durch LEYDIG'sche Zellen, 2) durch ein Cappillarnetz, das unter dem Epithel der Mucosa gelegen ist, und 3) aus zwei besonderen Divertikeln, die, zwischen Serosa und äußerer Muskelschicht des Uterus gelegen, mit einem Epithel ausgekleidet sind und mit der Uterinçavität kommunizieren.

Sind die hier angeführten Beispiele für ein aktives Verhalten des Uterus der Vivipara acotylophora unter den Haien besonders eklatant und ist auch in andern Fällen eine ernährende Tätigkeit desselben nicht so klar zu beweisen, so gilt doch bis jetzt J. MÜLLER'S Ansicht, daß bei den viviparen Knorpelfischen eine ständige Substanzvermehrung des Eies stattfindet — es ist auf eine solche »abgesehen« —, selbst wenn es völlig frei und ohne nähere Verbindung mit den Wänden des Uterus in diesem enthalten ist. ERCOLANI<sup>2</sup> hat in jenem Kapitel seiner »Nuove

<sup>1</sup> A. BRINKMANN, Histologie, Histogenese und Bedeutung der Mucosa uteri einiger viviparer Haie und Rochen. Mitteil. aus d. Zoolog. Station zu Neapel. Bd. XVI. 1903/4.

<sup>2</sup> G. B. ERCOLANI, Nuove ricerche sulla placenta nei pesci cartiluginosi e nei mammiferi e delle sue applicazioni alla Tassonomia Zoologica e all' antropogenia. Memorie della Accademia delle scienze dell' Istituto di Bologna. Tomo X. 1879.

<sup>2</sup> Da ERCOLANI aus eigener Anschauung anscheinend bloß die Verhältnisse bei einer Art von *Torpedo* und bei *Mustelus laevis* kannte, und ihm außerdem fast nur unvollständige Angaben über die Uterusmucosa bei den verschiedenen Arten zur Verfügung standen, war seine Einteilung konstruiert und nicht aus den damaligen Kenntnissen abgeleitet. Es ist schwer anzugeben, wie er, ohne zu konstruieren, zur Aufstellung der Gruppen I und II hätte gelangen können. Wenn auch nach dem Passus aus J. MÜLLER (op. cit.), welcher besagt, daß die Eiflüssigkeit bei den *Mustelus*, *Galeus* und *Carcharias* die Schalenhaut so dehnt, daß sie auf innigste der glatten Oberfläche des Uterus anliegt, der einzige mit inbegriffene *Mustelus vulgaris* zur Aufstellung von I führen konnte, so ist nicht zu ersehen, welche Angaben die nächste Stufe II rechtfertigten. Wohl schreibt J. MÜLLER,

ricerche sulla placenta nei pesci cartilagosini e nei mammiferi«, das er »Dell' unità nelle forme macroscopiche fondamentali della placenta nei pesci cartilagosini e nei mammiferi. Dell' unità nell' processo istologico e formativo che governa in tutti i casi lo svilluppo dell' organo e dell' unità fisiologica nella nutrizione dei feti in tutti i vertebrati« überschreibt, die lebendgebärenden Selachier von dem Gesichtspunkte der Beziehungen von Ei und Uteruswandung aus betrachtet und nach dem Grade der Vereinigung dieser beiden Gebilde vier Abteilungen unterschieden:

I. Beziehungen der bloßen Berührung zwischen der gleichmäßig glatten, secernierenden Wand des Uterus und der Oberfläche des Eies. (»Plagiostomi acotiledonale di MÜLLER«.)

II. Beziehungen der komplizierteren Berührung beider Oberflächen. Die Komplikation besteht im Vorhandensein zahlreicher Falten auf der secernierenden mütterlichen Mucosa, wodurch eine beträchtliche Oberflächenvergrößerung derselben entsteht. (»Idem«.)

III. Beziehungen der komplizierteren Berührung, ausgezeichnet durch eine mehr oder minder bedeutende Neubildung von Papillen (Zotten, villosità) auf den Falten der secernierenden Uterusmucosa, wodurch deren Oberfläche und Aktivität außerordentlich vergrößert wird. (»Alcuni selaci«.)

IV. Beziehung, die nicht mehr auf Berührung beruht, sondern in der intimen Vereinigung eines Teiles der absorbierenden Eioberfläche mit einem Teile der secernierenden Uterusfläche besteht. Beide Flächen bilden Falten, die ineinander greifen und gleichsam miteinander verschmelzen. Hierdurch kommt eine Art rudimentärer Placenta zustande, die der Säugerplacenta wohl vergleichbar ist. (»Plagiostomi cotiledonale di MÜLLER.«)

ERCOLANI, der in I. dieser Stufenfolge bereits eine ursprüngliche Form der Placenta erblickt, benutzt, wie die zitierte Überschrift des betreffenden Kapitels vermuten läßt, die gewonnene Einteilung zur

daß bei *Scymnus lichia* die Uterusmucosa mit 6''' langen, cylindrischen Papillen besetzt ist, die in Längsreihen regelmäßig gestellt sind. Allein BRUCH, auf den sich ERCOLANI beruft, stellt die Verhältnisse so dar, als ob bei *Scymnus lichia* ein Längenwachstum der Papillen im Laufe der Gravidität erfolgte. ERCOLANI hätte demnach *Scymnus lichia* wohl zu III stellen müssen. Genau dasselbe gilt für *Acanthias vulgaris*, der sicher zu II zu stellen ist, nach den damaligen Anschauungen über die Natur seiner Uterusmucosa aber nur zur Aufstellung der Gruppe III hätte führen können. Die Angabe MÜLLERS über *Spinax niger* sagt wieder nicht, ob die Länge der Zotten konstant ist, oder ob sie zur Zeit der Gravidität hypertrophieren, und dasselbe gilt für *Centrophorus*.

Analyse der bei den Säugern bekannten Arten der Placenta, die ihm durchweg auf diese vier Arten der Beziehung zwischen Ei und Uterus zurückführbar erscheinen.

Sieht man von der Frage der Verwendbarkeit dieser scheinbar wenig bekannten Einteilung für die Beurteilung der Säugerplacenta ganz ab, und prüft man bloß ihre Eignung als Einteilungsprinzip für die Erscheinungen am Uterus der lebend gebärenden Plagiostomen, so scheint es, daß man jede der vielen bekannt gewordenen Modalitäten der embryonalen Ernährung zwanglos in die eine oder andre Kategorie aufnehmen kann. Wollte man also von der Einteilung Gebrauch machen, immer nur vom Gesichtspunkte des Verhältnisses vom Ei zum Uterus aus — so würde man beispielsweise zu I. *Squatina angelus*, *Heptanchus cinereus* usw., zu II. *Squalus acanthias*, *Scymnus lichia* usw., zu III. *Torpedo*, *Pteroplatea micrura* usw., zu IV. *Carcharias glaucus*, *Mustelus laevis* usw., stellen.

Wenn auch hier eine Aufzählung der Arten, die bereits morphologisch oder physiologisch auf die Art ihrer Vermehrung hin untersucht wurden, eine stattliche Reihe von Namen ergeben würde, so muß doch betont werden, daß die zahlreichen, in der Literatur niedergelegten Beobachtungen wohl eine große Reihe mehr oder minder wichtiger Einzelheiten bringen, die teils durch ihre Auffälligkeit bei zufälligen Funden bemerkt werden mußten, teils als Nebenbefunde bei systematischen oder embryologischen Studien verzeichnet wurden, daß aber wohl bei keiner einzigen Species vollständige Beobachtungen über die Vorgänge an Ei und Uterus während der Gravidität vorliegen. Dies ist hauptsächlich in der Schwierigkeit der Materialbeschaffung gelegen. Deshalb sollen im folgenden einige Beobachtungen mitgeteilt werden, die an Ei und Uterus von *Squalus acanthias* gemacht wurden, der, wie erwähnt, zur II. Gruppe der ERCOLANISCHEN Einteilung gehören würde. Die ältesten Mitteilungen über unser Objekt dürften die von STENONIS<sup>1</sup> sein. Nach ihm ist die Flüssigkeit, in der sich die Embryonen befinden, von keiner besonderen Hülle eingeschlossen. Die Embryonen liegen frei im Uterus. HOME<sup>2</sup> berichtet über die Beschaffenheit der reifen Eier, die übereinander liegen und von einer gemeinsamen, oben und unten in eine Spitze auslaufenden Kapsel umschlossen sind. Die obere Spitze soll in den Eileiter reichen. J. MÜLLER<sup>3</sup> erwähnt über die Schleimhaut des Uterus, daß

<sup>1</sup> BARTHOLINI, Acta medica et philosophica Hafn. Vol. XI.

<sup>2</sup> Philosophical Transactions 1810 Lecture on comparative Anatomy. T. III and IV.

<sup>3</sup> op. cit.

sie Längsreihen dreieckiger Fältchen bilde. In seinen Untersuchungen »über die Eingeweide der Fische«<sup>1</sup> behauptet er, daß die Zotten und Längsfalten im Uterus der Plagiostomen einander verwandte Gebilde seien, da die Zotten bei *Scymnus* und *Torpedo ocellata* in Längsreihen stehen, und die Fältchen bei *Acanthias* Neigung haben, in dreieckige Blätter zu zerfallen.

LEYDIG<sup>2</sup> beschreibt an der Mucosa uteri sehr entwickelte Zotten, die in sehr regelmäßigen Längsreihen stehen und gegen das Ende des Uterus in blätterartige Längsfalten übergehen. Diese bis 9''' langen Zotten besitzen eine sehr wechselnde Gestalt, sind einfach fadenförmig oder am Ende etwas verbreitert oder haben an ihrem Ende knospenförmige Auswüchse. Eine Zotte kann am Ende zwei- oder mehrmals eingeschnitten sein und einer der Lappen noch in einen rankenförmigen Fortsatz auslaufen. In den sehr gefäßreichen Zotten unterscheidet man meistens zwei stärkere Gefäße, die an ihrem Ende schlingenförmig ineinander übergehen, und zwischen ihnen ein engmaschiges Gefäßnetz. Diese Gefäße haben am trächtigen Uterus eine sehr ausgesprochene Ringmuskelschicht, deren Kerne eine beträchtliche Länge von 0,0135''' erreichen. Die Uterusmucosa hat im Gegensatz zu der des Oviductes nirgends ein Flimmerepithel, sondern ein Pflasterepithel. Diesen sehr ähnliche Angaben macht LEYDIG auch in seiner vergleichenden Histologie<sup>3</sup>. Zu MÜLLERS oben zitierter Beschreibung der Zotten bemerkt er, daß jene Verhältnisse eventuell im nicht trächtigen Uterus zu beobachten wären. Ferner berichtet er, daß Eier ohne Embryo, sowie Eier mit Embryonen bis zu 2 Zoll Länge eine hornige, gelbliche Eischale haben, die bei ganz jungen Stadien ziemlich derb ist, aber mit dem Größerwerden dünner und sehr leicht zerreißbar wird. Eier mit reiferen Föten haben keine Schale mehr; manchmal findet man Fetzen derselben, manchmal aber ist sie spurlos verschwunden. Den Grund des Platzens der Schale sucht LEYDIG in der starken Entwicklung des embryonalen Dottersackes (dies speziell bei *Scymnus lichia*).

BRUCH<sup>4</sup>, der die Uterusmucosa der Vivipara acotyledona bespricht, sagt in bezug auf *Squalus acanthias*, daß man, wollte man die regelmäßige Anordnung der Zotten zu Gesicht bekommen, die Uterusmucosa zu

<sup>1</sup> Untersuchungen über die Eingeweide der Fische. Abhandl. d. Kgl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin aus d. Jahre 1843. Berlin 1845.

<sup>2</sup> Beiträge zur mikroskop. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.

<sup>3</sup> Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere.

<sup>4</sup> Etudes sur l'appareil de la génération chez les selaciens. Straßburg 1860.

Anfang der Trächtigkeit untersuchen müsse, da später die Zotten so lang und so miteinander verflochten seien, daß jegliche Regelmäßigkeit zu verschwinden scheint. Aus dieser Darstellung geht nicht hervor, ob BRUCH über *Acanthias* eigne Erfahrung besaß; es scheint, daß er, seine Befunde bei andern Arten verallgemeinernd, schloß, bei *Acanthias* werde ebenfalls im Laufe der Gravidität ein Wachstum der Zotten stattfinden.

Im Widerspruche mit dieser Darstellung steht es, wenn BRUCH bei der Beschreibung der Falten und Zotten, die man, wie er angibt, als artspezifische Charaktere auffassen wollte, die Befunde MÜLLERS (Längsreihen kleiner dreieckiger Falten) und LEYDIGS (schöne lange Zotten zur Zeit der Trächtigkeit) in der Weise in Einklang zu bringen sucht, daß er die Variabilität der Form der Zotte, die durch eine gewisse Unregelmäßigkeit des Epithelwachstums herbeigeführt werden soll, heranzieht, dann aber wieder meint, die langen Zotten wären nichts andres als eine vorgeschrittene Stufe der Entwicklung einer Schleimhautfalte.

ERCOLANI<sup>1</sup> ist BRUCHS Darstellung gefolgt, verwahrt sich jedoch dagegen, daß, wenn man eine Neubildung der Zotten annimmt, wie sie von BRUCH implicite angenommen wurde, diese auf das Wachstum des Epithels allein bezogen werde, da eben aus BRUCHS Untersuchungen hervorgehe, daß eine derartige Zotte aus allen jenen anatomischen Elementen besteht, die im allgemeinen die Zotten der Vertebraten-Schleimhaut bilden. Es müßten beim Längenwachstum sämtliche Elemente der Zotte beteiligt sein.

TROIS<sup>2</sup> versuchte, sich über die Circulationsverhältnisse in den Zotten von *Acanthias* Klarheit zu verschaffen. Er beschreibt zwei Arterienstämme, die den Oviduct seiner ganzen Länge nach begleiten und sich, am oberen Uteruspol angelangt, sogleich in zahlreiche, sehr lange, untereinander fast parallele Zweige teilen, die gegen das Ende des Uterus hinziehen und mit zahlreichen schlingenförmigen Biegungen jede einzelne Zotte umfassen und sie mit einem arteriellen Rande einsäumen. Nach Unterbindung der ansehnlichsten Blutgefäße des uneröffneten Uterus wurde in eine große Vene und in die eine Arteria uterina verschieden gefärbter Fischleim injiziert. Nach Eröffnung des Uterus zeigte es sich, daß die blaue Farbe, die durch die Venen getrieben wurde, »in der Mucosa« und an der Basis der Villositäten überwog,

<sup>1</sup> Op. cit.

<sup>2</sup> F. TROIS, Sull' intima struttura delle villosità uterine dell' *Acanthias vulgaris*. Atti dell' Istituto Veneto etc. 1867.

hingegen an den freien Rändern der Villi, die von dem großen arteriellen Gefäße begrenzt erscheinen, fehlte; dieses war seinerseits von einem sehr dichten Capillarnetze, dessen Inhalt die rote Injektionsmasse bildete, an allen freien Seiten bedeckt. Die Kommunikationen des Randgefäßes mit dem arteriellen Capillarnetze, das es bedeckt, sind sehr unmittelbar und bestehen aus einer großen Anzahl von Öffnungen, die die Wände des großen Gefäßes durchbrechen. Regelmäßig angeordnet und unmittelbar sind auch die Anastomosen des arteriellen Capillarnetzes mit dem venösen. TROIS' Abbildung, die diese Verhältnisse illustriert, zeigt eine flache, von einer dicken Arterie umsäumte, blattförmige Zotte. Das Capillarnetz, das die umsäumende Arterie wie ein Mantel umhüllt, ist gleich dieser selbst in rot, die von der Arterie umspannte, von dem venösen Capillarnetz bedeckte Fläche in blauem Tone gehalten. Es sei gleich hier bemerkt, daß diese Darstellung der Wirklichkeit ganz und gar nicht entspricht. Im Gegensatz zu ERCOLANI erblickt TROIS in den Villositäten des Uterus etwas von den Darmzotten grundverschiedenes; sie dienen auch einem ganz andern Zweck wie jene, indem sie nämlich dem Fötus die zur Entwicklung nötigen Substanzen zuführen, die dieser vermöge seiner transitorischen Kiemenfäden zu resorbieren imstande ist. Die ganze Struktur der Zotten scheint TROIS auf die Funktion hinzuweisen und die Theorie CORNALIAS<sup>1</sup> zu unterstützen, der annahm, daß die vergänglichen äußeren Kiemen zur Nahrungsaufnahme dienen. Dieselbe Funktion schreibt TROIS auch den Gefäßen des Dottersackes zu, die nur durch die dünne äußere Membran des Dottersackes vom direkten Kontakt mit den Zotten getrennt sind.

Die eingehendste Beschreibung des Uterus von *Squalus acanthias* rührt von A. BRINKMANN<sup>2</sup> her. Gegen TROIS' Auffassung des Gefäßsystems nimmt BRINKMANN Stellung und verwirft die Einteilung in ein arterielles Netz um die Randarterie herum und in ein venöses in dem von der Arterie umgrenzten Gebiete, da im Bau dieser zwei Abteilungen kein Unterschied zu finden und überhaupt in einem derartigen Capillarnetz eine Grenze zwischen arteriellem und venösem Gebiet nicht zu ziehen ist. Was die Uterusmucosa betrifft, fand BRINKMANN Papillen in allen »Entwicklungsstadien«, die zwischen MÜLLERS kleinen dreieckigen Falten und LEYDIGS »langen Papillen« liegen. Etwas Absolutes über die Größe der Papillen läßt sich nicht aussagen; am größten sind sie in der Mitte der dorsalen Uterinwand,

<sup>1</sup> Memorie dell' Istituto Lombardo 1856, Sulle branchie transitorie dei feti plagiostomi.

<sup>2</sup> Mitteil. aus d. zoolog. Station zu Neapel. Bd. XVI.

am kleinsten auf der ventralen Wand, wo sie zuweilen ganz rudimentär erscheinen.

Über der Randarterie ist ein haubenförmiges Capillarnetz, in dem die abführenden »Venenzweige« verlaufen. Nach BRINKMANN besteht ein fundamentaler Unterschied in der Mucosa uteri, je nachdem sie von einem jungen Tiere stammt, das zum ersten Male trächtig ist, oder von einem Tiere, das bereits geboren hat. Beim jungen Tiere trägt sie niedrige Längsfalten, die mit kleinen dreieckigen Erhebungen besetzt sind. Das Epithel besteht aus mehreren Schichten fast gleichgroßer Cylinderzellen, deren Reihen ab und zu von einer ungestielten oder nur kurz gestielten Becherzelle unterbrochen sind. Diesen Bau soll die Uterusmucosa nur in der »ersten Zeit der (ersten) Trächtigkeit« haben. Nach der Sprengung der polyembryonalen Kapsel wandern Leucocyten massenhaft in das Epithel ein, das mit Ausnahme seiner untersten Schicht abgestoßen wird. Das geschieht, wenn die Embryonen eine Größe von 6—7 cm erreicht haben. Ältere Tiere, die bereits einmal geboren haben, zeigen in jedem Stadium der Trächtigkeit immer dasselbe einschichtige Epithel. Das Epithel, das abgestoßen wurde, regeneriert sich also nicht. Dieses merkwürdige Phänomen ist nach BRINKMANN so zu deuten, daß bei *Acanthias* nicht, wie dies bei *Squatina* und *Heptanchus* der Fall ist, das abgestoßene Epithel einen sehr wesentlichen Bestandteil der embryonalen Nahrung bildet; sondern daß die Epithelabstoßung eine Art Vorbereitung der Mucosa auf die Ernährung des Embryos bedeutet, indem nämlich »die Teile, die besonders zu diesem Zweck in Funktion treten sollen, dadurch frei gemacht werden«. »Durch die Abstoßung des Epithels kommt das kolossal entwickelte Capillarnetz zur Oberfläche, und eine Diffusion von Serum wird dadurch bedeutend erleichtert.« Ferner bestätigt BRINKMANN PERUGIAS<sup>1</sup> Angabe, daß das Schwinden der äußeren Kiemen und die Sprengung der polyembryonalen Kapsel in dieselbe Zeit fällt; aus diesem Umstande schließt BRINKMANN, daß diese Kiemen wahrscheinlich nicht nur zum Atmen dienen, sondern auch die nach PERUGIA stark eiweißhaltige Flüssigkeit in der Kapsel ausnutzen.

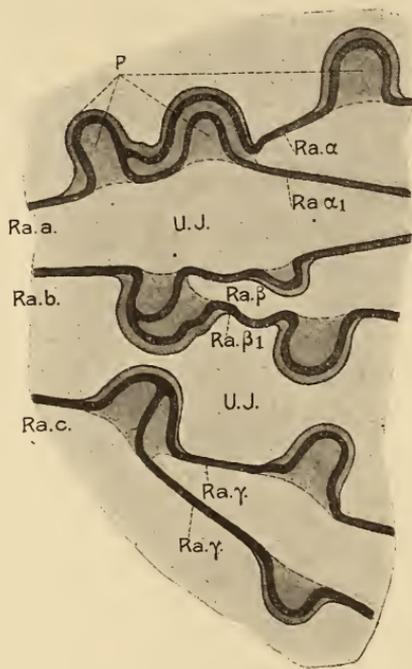
Um sich über die ursprüngliche Anordnung der Falten und Papillen des Uterus zu orientieren, ist es günstig, ein Organ zu untersuchen, das noch junge Embryonen enthält. Solange die polyembryonale Kapsel vorhanden ist, ist der Uterus von regelmäßiger Gestalt; bei Anwesenheit eines oder zweier Dotter von spindelförmiger, bei mehreren Dottern

<sup>1</sup> PERUGIA, Boll. soc. adriat. sc. nat. Vol. V. 1879.

von cylindrischer Form, oben und unten kuppelartig begrenzt. Später, wenn die polyembryonale Kapsel gerissen ist, geht die Regelmäßigkeit der Form ganz verloren, da das sehr dehnbare Organ durch die Föten stellenweise sackartig ausgedehnt und in seinen Wandungen verdünnt wird, stellenweise aber sich kompensatorisch kontrahiert, wodurch auch die Anordnung und Gestalt der Papillen eine ganz andre wird.

Als Ausgangspunkt für weitere Betrachtungen diene ein Uterus mit 1 cm langen Embryonen, der unmittelbar nach Entnahme derselben fixiert wurde. Sofort nach der Entfernung der großen Dotter kontrahierte er sich dank der Elastizität seiner Gewebe in allen seinen Teilen, so daß die Modellierung seiner inneren Fläche deutlicher und die natürliche Injektion der Capillarnetze erhöht wurde. Die ganze Innenfläche des Uterus erscheint von einer großen Zahl cranio-caudalwärts verlaufender Arterien bedeckt, deren jede an einem Mesenterium befestigt und nach Art eines Schlangenrohres gewunden ist. An der dorsalen, mesometralen Seite sind die Windungen durchweg steil, ihre Höhe übertrifft ihre Breite etwa um das Doppelte, die absteigenden Schenkel berühren die innere Uteruswand. So werden Längsreihen von Papillen gebildet, die unverzweigt, etwa 3 mm hoch und  $1\frac{1}{2}$  mm breit, so dicht nebeneinander stehen, daß die innere Fläche der Uteruswand nirgends zu sehen ist (Fig. 1). Ihre Anordnung ist derartig, daß dem Zwischenraume zwischen zwei Papillen in der Nachbarreihe stets ein Papillenkörper entspricht. Jede Papille zeigt eine Drehung um ihre eigne Achse, so daß eine leichte Schrägstellung zur cranio-caudalen Verlaufsrichtung der Arterien zustande kommt. Die eigentümlichen Teilungen der Arterie im oberen Abschnitte des Uterus und ihre Wiedervereinigung im unteren bringen es mit sich, daß die Papillenreihen wohl in derselben Richtung, jedoch nicht parallel zueinander verlaufen. Die Zählung der Arterien- (oder Papillen-) Reihen ergab am oberen Pole des Uterus 24 Reihen, in der Mitte 44 und am unteren Pole, nahe der Cloake, 18. Die Art der Teilung sieht man am besten in stark dilatierten Uteris, die im ausgedehnten Zustande fixiert wurden. Textfig. 1 zeigt ein Schema verschiedener Teilungsarten, das keiner weiteren Erklärung bedarf. An der ventralen Seite des Uterus bestehen im großen und ganzen dieselben Verhältnisse, nur sind in manchen Reihen die Windungen der Arterie weniger steil; die tiefsten Punkte der Wellentäler berühren die Innenfläche der Uteruswand nicht, und die Papillenreihen haben dann eher das Aussehen von »Längsreihen dreieckiger Fältchen«. Die Dehnung der ventralen Wand des Uterus ist intensiver als die der dorsalen, wodurch zwischen den Reihen der ersteren hier und da Zwischen-

räume von etwa 1 mm Breite entstehen, wo die Innenfläche des Uterus zutage tritt. Gegen das Ende des Uterus hin nehmen die Windungen der Arterie durchweg an Steilheit ab, wodurch leicht gezähnelte Längsfalten zustande kommen. Bei diesem Uterus sind, wie dies nach BRINKMANN der Regel entspricht, die Papillen in der Mitte der dorsalen Uterinwand die längsten und stehen auch am dichtesten. In diesem Falle entspricht die Mitte der dorsalen Wand dem Mesenterialansatz. Bei Uteris, die noch die polyembryonale Kapsel enthalten, die also noch cylinderförmig sind, scheint dies stets der Fall zu sein; diese Uteri zeigen, gegen das Licht gehalten, daß die mesometrale Uterinwand am dicksten, die ventrale, am meisten gedehnt, am dünnsten ist. Es gibt jedoch Fälle, für die das Gegenteil gilt; die mesometrale Wand ist am dünnsten und hat kürzere, spärlichere und weiter auseinander stehende Papillen — stellenweise fehlen sie sogar gänzlich —, die antimesometrale Wand ist am dicksten und hat die längsten und am dichtesten stehenden Papillen. Dies wurde bei jenen Uteris beobachtet, die bereits 15 und mehr Centimeter lange, von der polyembryonalen Kapsel also schon befreite Embryonen enthielten. Diese Uteri zeigten nun ein merkwürdiges Phänomen: sie waren bei starker Dehnung des Mesometrium um ihre Längsachse gedreht, so daß der Mesenterialansatz ventro-



Textfig. 1.

Schema der Teilungsarten der Randarterien. Ein stark dilatierter Uterus wurde uneröffnet fixiert. Nach Eröffnung des Uterus waren die in beträchtlicher Entfernung voneinander stehenden Papillenreihen nicht aufrecht, wie in Fig. 1, Taf. XXX, sondern umgelegt. Die Randarterie  $\alpha$  bildet eine Papille und teilt sich an deren rechtem Rande in zwei Schenkel, die zusammen die nächste Papille bilden, die also zwei Randarterien enthält. Vom rechten Rande dieser zweiten Papille an ziehen beide Randarterien  $\alpha$  und  $\alpha_1$ , von denen  $\alpha$  wieder eine weitere Papille bildet, gesondert weiter. Die Randarterie  $\beta$  gibt innerhalb einer Papille aus ihrem aufsteigenden Schenkel einen Ast ab, der die Papille in der Mitte ihrer Basis verläßt. Beide Äste der Arterie  $\beta$  bilden sogleich je eine Papille. Ähnlich wie die Arterie  $\beta$  verhält sich die Arterie  $c$ .  $P$  = Papille,  $Ra$  = Randarterie,  $U.J$  = Uterusinnenfläche.

lateral zu liegen kam und das Mesometrium wie ein Mantel über die Oberfläche des Uterus gebreitet war. Auch in diesen Fällen ist die Mitte der dorsalen Uterinwand wieder jene Stelle, an der die längsten und am dichtesten stehenden Papillen sind, nur entspricht dieser Ort nicht dem Mesenterialansatz. Unabhängig von der Lage des Uterus im Cavum abdominale findet die stärkste Dehnung der Uterinwand eben immer dort statt, wo die nachgiebige Bauchdecke liegt, also ventral oder ventro-lateral und nicht dorsalwärts. BRINKMANNs gelegentlich der Besprechung der Uterusmucosa von *Torpedo ocellata* und *marmorata* geäußerte Ansicht, daß der Grund des Größenunterschiedes der dorsalen und ventralen Papillen bei mehreren Plagiostomen in der Füllung der Uteri mit Uterinflüssigkeit liegt, wodurch die dorsalen Papillen keinem Druck ausgesetzt sind, so daß sie sich ungehindert entwickeln können, erscheint wohl plausibel. Sie rechnet aber nicht mit dem Umstande, daß die dorsale Uterinwand bereits wegen der geringeren Dehnung, der sie ausgesetzt ist, dichter stehende und längere Papillen aufweist als die ventrale. Daß die ventralen Papillen, wie BRINKMANN meint, dadurch im »Wachstum zurückgehalten werden«, daß »wegen des Druckes der Blutzufuß zu einer weiteren Entwicklung nicht stark genug ist«, muß schon angesichts der bedeutenden Wandstärke der Arterien bezweifelt werden. Jedenfalls liegt es näher, von einer mechanischen Formveränderung und nicht von einer stärkeren oder schwächeren Entwicklung der Papillen zu sprechen, wenn man findet, daß in einem gedehnten Teile eines Uterus auf einer Strecke von 27 mm bloß fünf 3—4 mm hohe Papillen stehen, deren Basalbreite (Distanz zwischen dem aufsteigenden und absteigenden Arterienschenkel) zwischen 4 und 7 mm schwankt, in einem weniger gedehnten Teile desselben Uterus aber auf einer gleich langen Strecke doppelt so viele, um 1—2 mm höhere Papillen stehen, deren Basalbreite 2 mm nicht überschreitet. Allerdings kommt bei der Formveränderung der Papillen nicht ausschließlich das mechanische Prinzip in Betracht, nach dem eine über eine bestimmte Strecke gewunden verlaufende Arterie um so breitere und niedrigere Windungen zeigt, je mehr diese Strecke bei gleichbleibender Länge der Arterie verlängert wird, sondern auch noch andre Momente. Dies beweisen jene Stellen, wo, wie später noch dargetan werden wird, die Papillen durch die außerordentliche Blutfülle der Gefäße ihre Gestalt verändern, ferner jene Stellen, an denen die Papillen entweder atrophisch sind oder überhaupt fehlen. Was die Atrophie der Papillen betrifft, so sei bemerkt, daß der Ausdruck »Atrophie« keine glückliche Bezeichnung des Vorganges ist, durch den Papillen, die längere Zeit

einem Druck ausgesetzt waren, aufhören als Individuen zu existieren. Es kommt nämlich durchaus nicht zu einem Schwunde des Arterienteiles, der im Verein mit seinen Mesenterien eine Papille bildete. Die Arterien selbst bleiben vielmehr erhalten und zeigen in ihren Elementen keinerlei Veränderungen, so daß anzunehmen ist, daß in ihnen die Blut-circulation unbehindert stattfindet. Sie liegen als gerade Stränge unter der Uterusinnenfläche, vom Capillarsystem und dem den Papillen eigentümlichen Epithel überdeckt. Mangels geeigneten Materiales gelang es mir nicht, zu entscheiden, ob die niedergedrückten Papillen mit ihrer Unterlage unter Resorption der aufeinander gelegenen Epithelien einfach verschmelzen, oder ob sie, was ja viel wahrscheinlicher ist, durch eine allmähliche Verkürzung ihrer Arterie verschwinden.

Von großem Interesse sind Veränderungen des Blutes in den Capillaren und Venen der von Papillen entblößten Uterusabschnitte, auf die Herr Prof. H. RABL meine Aufmerksamkeit lenkte.

Während das Blut in den Randarterien nur wenige atypische Erscheinungen zeigt und Form und Färbbarkeit seiner Elemente eine hinreichend gute histologische Fixierung bekunden, spielen sich im Blute des Capillarnetzes und in den Gefäßen, in die es seinen Inhalt ergießt, degenerative Veränderungen ab, die so interessanter Natur sind, daß eine eingehendere Beschreibung derselben gerechtfertigt erscheint. Im Capillarnetz sieht man neben vollkommen normalen Erythrocyten, deren Kern sich mit Hämalaun blau, und deren Plasma sich mit Eosin gleichmäßig rot färbt, auch solche, deren Kern normal gefärbt ist, während das Plasma gar keine Farbe annimmt. Zwischen diesen beiden Extremen gibt es eine Reihe von Zwischenstufen, wie z. B. Erythrocyten, deren Plasma nur wenige und kleine ungefärbte Bezirke zeigt, und solche, deren Plasma bis auf einige rote Körnchen ganz ungefärbt ist. Wenn auch das angewendete Fixierungsmittel — Sublimatalkohol — für Blutstudien bei Selachiern nicht gerade das geeignetste zu sein scheint, so hat die Konstatierung dieser Färbungsunterschiede des Plasmas angesichts weiterer, tiefgreifender Veränderungen aller Teile der Erythrocyten einen gewissen Wert. Die Veränderungen, die zum Untergange der roten Blutkörperchen führen, beginnen im Capillarnetz und finden ihre Fortsetzung in den Venen, die das Blut der Capillaren aufnehmen. In den Basalvenen, in die das Capillarenblut zuerst gelangt, sowie in den tiefen Venen des Corpus uteri, findet man kaum einen normalen Erythrocyten; der Inhalt dieser Gefäße besteht fast ausschließlich aus abnormen Formen. Einen häufig wiederkehrenden Typus repräsentieren Erythrocyten, deren Kern eine im Vergleich zu normalen Ery-

throcytenkernen bedeutende Größe hat und sich weit heller färbt als diese. Fig. 2 zeigt bei *c* einen solchen Erythrocyten mit vergrößertem Kerne, dessen Plasma bei Eosinfärbung fast ungefärbt blieb. Eine zweite, ebenso häufig zu sehende Form hat ebenfalls einen bedeutend vergrößerten Kern, der viele kleine Vacuolen zeigt und sich mit Hämalaun hell blaugrau färbt; das Zellplasma färbt sich gelbgrau und zeigt an seiner Peripherie vielfache Defekte. Dieser Form ähnelt eine Fig. 2, bei *d* abgebildete, deren blaugrau tingierter Kern große Vacuolen zeigt und von einem unregelmäßig konturierten, schmutziggrauen Plasma umgeben ist. Eine vierte Form ist auf Fig. 2 bei *e* abgebildet. Man sieht einen eine große Vacuole einschließenden, indigoblau gefärbten Kern, der von keinerlei Plasma umgeben ist. Eine fünfte, ebenfalls häufig vorkommende Form zeigt in einem hellgrau gefärbten Körper einen hellen, ovalen Bezirk, welcher seiner Größe und Gestalt nach vielleicht als vollkommen chromatinfreier Kern des degenerierten Erythrocyten aufgefaßt werden kann (Fig. 2 bei *f*). Dieser fünften Form ähnliche Körper, die kleinere hellere Bezirke einschließen, erscheinen an der Peripherie angebrochen und aufgesplittert, wie es in Fig. 2 bei *g* wiedergegeben ist. Zahlreiche grau gefärbte, kleine Fragmente, die man zwischen den Blutelementen findet, scheinen durch Zerbröckelung aus diesen Gebilden hervorgegangen zu sein.

Wie aus der Reihenfolge der Besprechung der einzelnen Formen zu ersehen ist, wurde hier der Versuch gemacht, eine gewisse Aufeinanderfolge von Destruktionsbildern zu konstruieren. Die Erythrocyten mit mangelhaft gefärbtem Plasma wären eine erste Stufe der Degeneration, die über Stadien mit quellendem, sich später vacuolisierendem Kerne unter Verlust des Plasmas zur völligen Auflösung führen würde. Ob diese Auffassung der in den Capillaren und Venen befindlichen Formen der Wirklichkeit nahe kommt, muß um so mehr dahingestellt bleiben, als die Deutung dieser atypischen Elemente des Blutes noch durch das Vorhandensein von Körpern erschwert ist, die sich in die angenommene Aufeinanderfolge von Stadien nicht einreihen lassen.

Man sieht nämlich außerdem Gebilde in den Venen, die annähernd die Größe eines Erythrocyten haben und einen Kern enthalten, der etwas größer ist als der Kern normaler Erythrocyten, sich bei gleicher Behandlung hellgrau färbt und zahlreiche Schollen führt. Das durch Eosin nicht tingierbare Plasma enthält mehrere dunkelblaue Körner (Fig. 2 bei *h*). Möglicherweise handelt es sich hier um einen Austritt veränderten Chromatins aus dem Kerne. Diesen ähnliche, einen kaum mehr erkennbaren Kern enthaltende Elemente scheinen zu kleinen,

kernlosen, einzelne dunkle Körper enthaltenden Fragmenten hinüberzuleiten.

Bei der Registrierung dieser letzteren Befunde sei auf die Möglichkeit hingewiesen, daß es sich hier um eine zweite Art der Degeneration roter Blutelemente handelt, die ebenfalls zum völligen Zelluntergange führen würde. Außer diesen abnormen Formen enthalten die Capillaren und Venen vereinzelte Leucocyten verschiedener Art von normalem Aussehen (Fig. 2, *i* und *k*). Auch die Endothelzellen scheinen in einem gewissen Grade bei der Degeneration des Blutes beteiligt zu sein.

Neben vollkommen normalen, wandständigen Endothelzellen sieht man hin und wieder auch solche, deren Kern gequollen und von violetten Körnchen erfüllt ist, von der Gefäßwand teilweise oder ganz abgelöst. Bezüglich der letzteren läßt sich natürlich nicht konstatieren, ob sie aus den Venen stammen oder aus den Capillaren eingeschwemmt sind.

Zur Beurteilung der pathologischen Elemente sei noch auf folgende Tatsachen hingewiesen: Die Blutveränderungen spielen sich nur im Capillarnetz und in den Venen jener Uterusbezirke ab, wo die Papillen verschwunden sind. In diesen Bezirken sind die Venen des Corpus uteri fast ausschließlich von pathologischen Formen erfüllt. Das Capillarnetz und die Venen wohl ausgebildeter Papillen desselben Uterus enthalten nur ganz vereinzelte pathologische Formen. Dieser Umstand schließt die Annahme einer allgemeinen Bluterkrankung aus und weist darauf hin, daß die Degeneration des Blutes in den papillenlosen Bezirken, aus denen es wenigstens teilweise in den Kreislauf übergeht, auf lokale Einflüsse zurückgeführt werden muß.

Die normale histologische Beschaffenheit der Randarterien sowie der muskulären und bindegewebigen Elemente jener Teile, in denen ein Zugrundegehen des Blutes zu sehen ist, läßt eine stellenweise mangelhafte Fixierung ausgeschlossen erscheinen. Gegen eine solche spricht ja auch das bereits erwähnte Vorkommen einzelner abnormer Formen (wie z. B. der Fig. 2 bei *f* abgebildeten) in den großen Arterien, in die sie doch nur *intra vitam* gelangt sein können.

Die Frage nach dem Grunde der auf bestimmte Stellen beschränkten Degeneration der roten Blutelemente wird wohl am ehesten mit dem Hinweis auf den Druck, dem das zarte Capillarsystem von seiten der auflagernden Föten ausgesetzt wird, zu beantworten sein. Während in den dickwandigen Arterien die Blutcirculation unbehindert vonstatten geht, dürfte wohl in den zarten Gefäßen des Capillarnetzes eine Stagnation eintreten.

Nach BRINKMANN ist, wie erwähnt, die Mucosa uteri sehr verschieden, je nachdem sie von einem Tiere stammt, das sich in der ersten Trächtigkeit befindet, oder von Tieren, die früher geboren haben. Von den beiden Abbildungen, die er von der Mucosa gibt, zeigt die eine einen »Teil aus einem zum ersten Male trächtigen Uterus voll Embryonen von etwa 5 cm Länge«, die andre einen Teil aus einem Uterus mit »ausgewachsenen Embryonen«. Zur ersten Abbildung, seiner Fig. 4, bemerkt BRINKMANN, daß die Randarterie nur Andeutungen von den Schlingen zeigt, die sie später als Kontur in den Papillen bildet. Verhältnisse, die für später charakteristisch sind, illustriert seine Fig. 10, nämlich wohlausgebildete Schlingen, die die Arterie als Kontur der Papillen beschreibt. Allein er gibt nicht an, ob diese Figur sich auf den Uterus eines zum ersten Male am Ende der Trächtigkeit angelangten Tieres bezieht, oder ob dieses Tier bereits mehrere Graviditäten hinter sich hatte, so daß die Frage: entwickeln sich die ausgebildeten Papillen aus den Längsfalten mit kleinen dreieckigen Erhebungen im Laufe der ersten Gravidität, oder im Laufe der Graviditäten, offen bleibt. BRINKMANN gibt wohl, wie erwähnt, für die erste Zeit der ersten Gravidität besondere Epithelverhältnisse an, berichtet aber leider nicht, nach welchen Kriterien er bestimmt, daß ein Tier zum ersten Male trächtig ist. Es steht fest, daß nicht geschlechtsreife Tiere eine völlig glatte Uterusmucosa haben, und daß viele gravide Tiere stellenweise wohl ausgebildete Papillen besitzen. Festzustellen, wann zum ersten Male Papillen auftreten, ist mir mangels Materiales nicht gelungen, doch möchte ich im Hinblick auf die physiologische Funktion derselben annehmen, daß sie zur Zeit der eingetretenen Geschlechtsreife bereits vorhanden sind. Jedenfalls erlaubt die Beschaffenheit der einmal vorhandenen Papillen weder einen Schluß auf das Alter des Tieres noch auf die Dauer der Gravidität. Denn daß ein und derselbe Uterus die Eigenschaften, die nach BRINKMANN für das junge Tier, das sich in der ersten Trächtigkeit befindet, charakteristisch sind, mit jenen vereinigen kann, die nach ihm Tieren zukommen, die früher bereits geboren haben, beweist folgender Fall: Ein in toto uneröffnet fixierter Uterus, der fünf etwa 15 cm lange Föten in einer lateral ausladenden Ausbuchtung des oberen Uterinabschnittes enthielt, war in seinem unteren, der Cloake nahen Teile stark kontrahiert. Die Papillen der unter starker Dehnung stehenden Partien hatten ein Aussehen, wie es nach BRINKMANN für die Mucosa »junger Tiere« charakteristisch ist. Fig. 3, die eine solche Stelle zeigt, ist BRINKMANN'S Fig. 4 (Teil aus einem zum ersten Male trächtigen Uterus) sehr ähnlich; auch hier »liegt die Randarterie wie

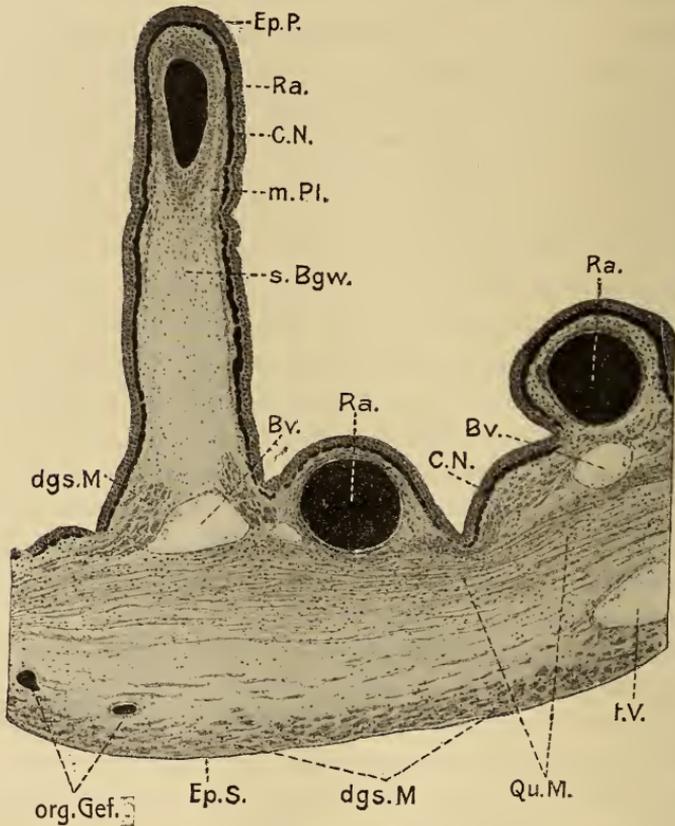
ein einfacher Strang unter ihrer (der Längsfalten) Oberfläche und zeigt nur Andeutungen von den Schlingen, die sie später als Kontur in den Papillen bildet«. Die kontrahierten Partien desselben Uterus zeigten große, wohl ausgebildete Papillen (Fig. 4), die denen auf BRINKMANN'S Fig. 10 sehr ähnlich sind.

BRUCHS Ansicht, daß zwischen der Dauer der Gravidität und der Länge und Dichte der Papillen eine Beziehung besteht, wie dies etwa bei *Torpedo* der Fall ist, ist sicher unrichtig, wie die unten stehende kleine Tabelle<sup>1</sup> zeigt. Die Beschaffenheit der einmal vorhandenen Papillen scheint vielmehr fast durchaus von den Dehnungsverhältnissen der Uteruswand abhängig zu sein. Papillen, wie sie LEYDIG beschreibt, die am Ende zwei- oder mehrmals eingeschnitten sind, deren einer Lappen etwa noch einen rankenförmigen Fortsatz trägt, fanden sich unter 18 Fällen nur einmal (Fig. 5). Da es nicht ganz sicher ist, daß dieser Uterus von *Squalus acanthias* stammt, sei hier nicht näher darauf eingegangen. Einen merkwürdigen Befund zeigten die Papillen eines Uterus, der 3,5 cm lange Embryonen enthielt. Diese Papillen sind gefenstert (Fig. 6); die aus lockerem Bindegewebe bestehende Zwischenschicht der beiden, die Arterie tragenden mesenterialen Platten erscheint hier stellenweise geschwunden, so daß in der vom Arterienbogen eingeschlossenen Fläche umschriebene Verdünnungen entstehen.

Histologisch besteht der Uterus von *Acanthias* aus mehreren Schichten glatter Muskulatur, sowie aus bindegewebigen und elastischen Elementen, welche letztere teils zu Membranen verwoben sind, teils als Netze die Uteruswand durchsetzen. Unter der Serosa, deren einschichtiges Epithel (Textfig. 2) je nach dem Dehnungszustande des Uterus bald cylindrisch, bald kubisch oder plattenförmig erscheint, verläuft eine Längsmuskelschicht, die durch eine bindegewebige Platte von einer Quermuskelschicht getrennt ist, der wieder längsverlaufende Züge glatter Muskulatur aufliegen. Die innerste Muskelschicht ist von Bindegewebe überdeckt, von dem das die Randarterie tragende Mesenterium ausgeht. Dieses Bindegewebe umfaßt zweiblättrig die

<sup>1</sup> Stadium der Gastrula	Papillen durchschnittlich		4 mm lang,
Embryonen 1 cm lang	»	»	3 » »
» 1,8 » »	»	»	1 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> mm lang,
» 2,7 » »	»	»	3 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> —2 mm lang,
» 3,4 » »	»	»	3 mm lang,
» 3,5 » »	»	»	4 » »
» 15,0 » »	»	»	4 » »

Randarterie und geht mit ihrer Tunica adventitia Verbindungen ein. Je nach den Druckverhältnissen und dem Füllungszustande des Capillarsystems liegt zwischen den beiden Platten des Mesenterium bald eine breite Schicht eines lockeren, weitmaschigen, succulenten Binde-



Textfig. 2.

Querschnitt durch ein Stück der Uteruswand eines *Squalus acanthias* mit 1 cm langen Embryonen. Der Schnitt ist normal auf die Längsachse des Uterus geführt und trifft drei nebeneinander verlaufende Randarterien; die linke fast in der Höhe des aufsteigenden Bogens, die mittlere und rechte in der Tiefe des absteigenden Bogens. Das Blut der Randarterien und des natürlich injicierten Capillarnetzes sowie das der organotrophischen Gefäße ist schwarz wiedergegeben, die Basalvenen und eine tiefe Vene des Uterus sind leer. (Fixierung Sublimatalkohol, Celloidinschnitt.) Vergrößerung 40fach. *Ep.P* = Epithel der Papillen; *Ra* = Randarterie; *C.N* = Capillarnetz; *m.Pl* = mesenteriale Platte; *s.Bgw* = succulentum Bindegewebe; *dgs.M* = Längsmuskulatur; *Bv* = Basalvene; *org.Gef* = organotrophische Gefäße; *Ep.S* = Epithel der Serosa; *Qu.M* = Quermuskulatur; *t.V* = tiefe Vene.

gewebes (Textfig. 2), bald aber liegen die mesenterialen Platten aneinander (Fig. 7). Glatte Muskulatur ist in den Papillen nur spärlich vorhanden, doch sind sie von elastischen Netzen durchzogen, die mit der Arterienwand in Verbindung zu stehen scheinen. Das Epithel der

Uterusmucosa variiert nach dem Standorte, nach der Dauer der Gravidität und nach dem Dehnungszustande des Uterus. Der Mündungsbezirk des Oviductes, das craniale Uterusende, die Papillen, die Leisten im caudalen Teile des Uterus und der Übergangsteil in die Cloake haben je ein spezifisches Epithel. Am interessantesten in seinem Verhalten ist das Epithel der Papillen. In jenem, in kontrahiertem Zustande fixierten Uterus, dessen Embryonen 1 cm lang waren, ist das ganze Gebiet, in dem die Arterie Papillen bildet, von einem mehrschichtigen Epithel überzogen, das höchst gleichmäßig die Papillen in allen ihren Teilen sowie auch die Zwischenpapillenträume überdeckt (Textfig. 2). Dieses Epithel ist drei- bis vierschichtig und liegt unmittelbar über dem Capillarnetze, das gleichfalls höchst gleichmäßig die Papillen in allen ihren Teilen sowie auch die Räume zwischen ihnen überspannt. Die untersten, plasmaarmen, den Capillarwänden unmittelbar aufsitzenden Zellen sind cylindrisch, ihre Kerne, die etwa  $10 \mu$  lang sind und an dem in Sublimatalkohol fixierten Präparate keine besondere Struktur erkennen lassen, liegen nahe aneinander; die zweite und dritte Reihe besteht aus ähnlichen, etwas voluminöseren, kubischen Zellen, während die oberste Schicht aus plasmareichen kubischen Zellen gebildet wird, deren leicht oblonge, etwa  $12 \mu$  lange Kerne sich bei gleicher Behandlung heller färben wie die der tiefsten Schicht. Das Plasma der obersten Zellreihe bildet über den Kernen haubenartige Vorwölbungen (Fig. 8 a). In der Aufsicht erscheint die Epitheldecke gleichmäßig hügelig. Das Epithel enthält zahlreiche, eosinophile Granula führende Leucocyten<sup>1</sup>.

In junge Stadien enthaltenden Uteris, die samt ihrem Inhalte in ausgedehntem Zustande fixiert wurden, findet man an mäßig gespannten Stellen, auf und zwischen den Papillen stets ein mehrschichtiges Epithel, an gedehnten Stellen aber ein einschichtiges (Fig. 8 b). Dieser Befund, der immer in gleicher Weise an einer größeren Reihe von Uteris erhoben wurde, dabei auch an solchen, die Kriterien früherer Graviditäten zeigten — Stellen, an denen die Papillen geschwunden waren —, widerlegt BRINKMANN'S Behauptung, daß den zum erstenmal graviden Uteris durchaus mehrschichtiges, bereits früher gravid gewesenem aber durchaus einschichtiges Epithel zukommt, da das im Verlaufe der ersten Gravidität abgestoßene Epithel sich nicht regeneriere. Das Epithel der Papillen ist sehr plastisch und erscheint je nach der Dehnung seiner Unterlage bald mehr-, bald einschichtig; es ist im Hinblick auf seine Plasticität durchaus dem

<sup>1</sup> Nach BRINKMANN wandern Leucocyten in das Epithel, sobald die Embryonen eine Länge von 6—7 cm erreicht haben.

Epithel der Harnblase vergleichbar, das ja auch mit zu- oder abnehmender Dehnung seiner Unterlage sein Aussehen ändert. BRINKMANN'S Angabe, daß in späteren Stadien der Gravidität das Epithel der Papillen abgestoßen wird, kann ich bestätigen, doch erfolgt diese Epithelabstoßung nicht nur in Uteris, die zum ersten Male gravid sind, sondern, da das abgestoßene Epithel regeneriert wird, bei jeder Gravidität von neuem. In Uteris, die 13—16 cm lange Embryonen enthielten, waren nicht alle Papillen in gleicher Weise ihrer oberen Epithelschichten beraubt. Jene Papillen, die frei in die Uterushöhle ragten und keine besondere Dehnung oder Kompression erlitten hatten, hatten ihr Epithel stellenweise gänzlich verloren — auch die unterste Schicht war abgestoßen, so daß das Capillarnetz, an dem sich bemerkenswerte Veränderungen zeigten, nackt erschien, während stark gedehnte und komprimierte Stellen der Uterusmucosa noch von ein- bis zweischichtigem Epithel bedeckt waren (Fig. 7).

Der unterste Teil des Oviductes trägt im Bereiche der Verschlußvorrichtung<sup>1</sup> ein Flimmerepithel. Die Epitheldecke ist ein- oder zweischichtig und besteht aus schlanken Cylinderzellen, deren Plasma ganz an die Oberfläche verlegt ist, so daß die Zellkerne, die 8—9  $\mu$  lang sind und mit Hämatoxylin gefärbt, zahlreiche große Chromatinschollen zeigen, scheinbar unmittelbar aneinander liegen. Die Flimmerhaare sind kurz und stark. Unmittelbar an der Mündung in das Cavum uteri verliert das Epithel seinen Flimmerbesatz, zieht noch eine kleine Strecke am oberen Uteruspole weiter und geht dann in ein Epithel über, das aus fünf bis sechs Schichten Cylinderzellen besteht, deren oberste von langen, schmalen protoplasmareichen Zellen gebildet wird, wodurch dieses Epithel ein vom Epithel der Papillen differentes Aussehen erhält.

Es bedeckt den Anfang des Capillarnetzes, das sich eine kleine Strecke über den Bezirk, in dem die Arterie Schlingen bildet, hinauserstreckt.

Dem vorigen ähnlich ist das Epithel, das im untersten Abschnitte des Uterus die gezähnelten Leisten bedeckt. Es besteht gleichfalls aus fünf bis sechs Schichten Cylinderzellen, doch besitzt es als oberste Schicht Zellen von bedeutender Höhe (26  $\mu$ ) mit basalstehenden, 9—10  $\mu$  langen Kernen. Dieses Epithel enthält im Gegensatze zu dem der Papillen vereinzelte, ungestielte Becherzellen, die in der obersten Zellschicht gelegen sind. Eine gute Abbildung dieses Epithels findet man bei BRINKMANN Taf. XIII, Fig. 14. Er bezeichnet diese Figur als Abbildung

<sup>1</sup> V. WIDAKOWICH, Über eine Verschlußvorrichtung im Eileiter von *Squalus acanthias*. Zoolog. Anz. 1907.

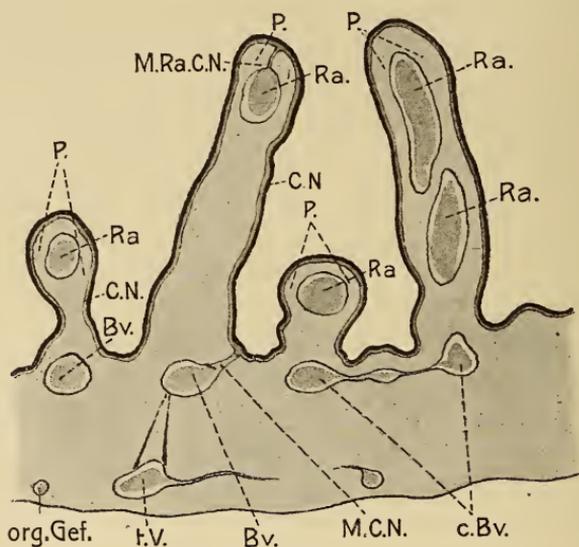
eines Schnittes durch die Mucosa eines zum ersten Male trächtigen Uterus. Die Abbildung zeigt die oberste Zellschicht, durch eine ungestielte Becherzelle unterbrochen. Die Becherzellen kommen nach BRINKMANN im Uterus von *Acanthias* so selten vor, daß man auf einem ganzen Papillenquerschnitte nur einzelne antrifft. Da ich auf Hunderten von Querschnitten durch Papillen aus verschiedenen Uteris niemals eine einzige Becherzelle angetroffen habe, muß ich annehmen, daß BRINKMANN vorzugsweise das Epithel der Leisten untersuchte und daraus seine Schlüsse gezogen hat.

Das Epithel am Übergangsteile in die Cloake ist ebenfalls ein vielschichtiges Cylinderepithel, dessen oberste Schicht aus sehr hohen, außerordentlich plasmareichen Zellen besteht. Diese sind deutlich voneinander abgegrenzt, 35  $\mu$  lang, 8—10  $\mu$  breit, ihr schmaler, 9—10  $\mu$  langer Kern liegt basal, vom Plasma nicht umfaßt, der Zelle wie ein Stiel an. Das Plasma enthält zahlreiche, sehr kleine Secretkörnchen. Diese Zellen sind vielfach so angeordnet, daß typische intraepitheliale Drüsen zustande kommen (Fig. 9); die Annahme, daß von diesen ein Secret geliefert wird, das bei der Geburt der Föten eine Rolle spielt, ist wohl naheliegend. Die unteren Schichten des Epithels bestehen aus plasmaarmen Cylinderzellen, zwischen denen man stellenweise große Mengen von dicht aneinander liegenden Becherzellen findet. Diese sind, wo sie einzeln stehen, kugelförmig, wo sie dicht aneinander liegen nehmen sie durch gegenseitige Abplattung polygonale Formen an. Sie sind durchweg ungestielt und im Vergleiche mit den sie umgebenden Cylinderzellen sehr groß (Durchmesser 20  $\mu$ ), ihr uhrglasförmiger Kern liegt zuweilen im basalen Teile der Zelle. Diese intraepithelial gelegenen Becherzellen ähneln sehr den von BRINKMANN bei *Squatina angelus* beschriebenen und abgebildeten (auf seiner Tafel XIII, Fig. 14) Becherzellen. Bei *Squalus acanthias* war das Vorkommen derartiger Becherzellen bisher unbekannt, die Becherzellen, die man im Epithel der Leisten findet, sind Gebilde ganz anderer Art.

Erwähnenswert ist noch, daß der Übergangsteil des Uterus in die Cloake durch das Vorhandensein zahlreicher pigmentierter Wanderzellen leucocytärer Natur ausgezeichnet ist. In den Gefäßen, in der Muskulatur, im Bindegewebe, besonders aber in den unteren Schichten des Epithels sieht man vielfach Wanderzellen, die ein grobkörniges, hellgelbes Pigment enthalten.

Was das Capillarnetz betrifft, so hat auch BRINKMANN, der TROIS' eingangs erwähnte Auffassung desselben mit Recht verwirft, davon eine nicht ganz zutreffende Darstellung gegeben. Nach seiner Beschrei-

bung ist über die Randarterien »ein haubenförmiges Capillarnetz ausgespannt, in dem die abführenden Venenzweige verlaufen«. — Die beste Orientierung über die Anordnung des Capillarnetzes gewährt ein in kontrahiertem Zustande fixierter Uterus, dessen Gefäße natürlich injiziert sind (Textfig. 2). Die ganze Innenfläche des Uterus ist von einem engmaschigen Capillarnetz überzogen, mit Ausnahme eines kleinen Bezirkes an der Mündungsstelle des Oviductes und des caudalsten Teiles der gezähnelten Längsfalten. Dieses Capillarnetz bedeckt nicht



Textfig. 3.

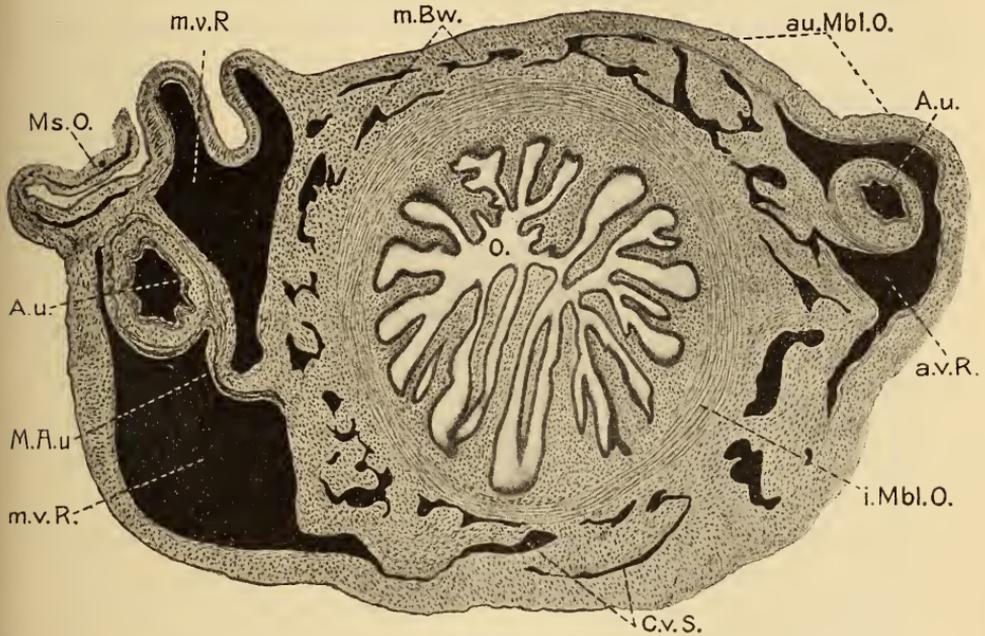
Schema der Circulation im Uterus von *Squalus acanthias*. Das Epithel ist schwarz, das Blut dunkelgrau, das Gewebe hellgrau dargestellt. Die divergierenden Linien zwischen *Bv* und *t.V* sollen andeuten, daß die aus den Basalvenen zu den tiefen Venen abgehenden Äste die Uterusmuskulatur schräg durchbohren. *P* = Papille; *Ra* = Randarterie; *C.N* = Capillarnetz; *Bv* = Basalvene; *M.Ra.C.N* = Mündungsstück der Randarterie, durch das das Blut in das Capillarnetz gelangt; *org.Gef* = organotrophisches Gefäß; *t.V* = tiefe Vene; *M.C.N* = Mündung des Capillarnetzes in die Basalvene; *c.Bv* = kommunizierende Basalvenen.

nur die Papillen in allen ihren Teilen, sondern erstreckt sich auch über die Gebiete zwischen den Papillen. Textfig. 3 zeigt ein Schema der Circulation, das auf Grund eines Wachsmodelles von einem Stück Mucosa gewonnen wurde. Das Capillarnetz erhält das arterielle Blut aus einem kurzen, immer in der Richtung gegen die Spitze der Papille von der Randarterie abgehenden Gefäß. Die abführenden Gefäße sind kleine, ebenfalls kurze Venen, die, stets zwischen zwei Papillen gelegen, das Blut in eine ansehnliche, in ihrer Verlaufsrichtung mit der Arterie parallele »Basalvene« ergießen. Die gleich den Randarterien

längs verlaufenden »Basalvenen« stehen durch quer verlaufende Zweige miteinander in Verbindung, wodurch ein dichtes, ziemlich regelmäßiges, aus relativ großen Venen bestehendes Netz zustande kommt. Von den Basalvenen gehen Zweige ab, die die Schichten des Uterus schräg durchbohren und das venöse Blut in große, unmittelbar unter der Serosa gelegene Venen gelangen lassen. Erwähnenswert ist, daß die Basalvenen in die innerste Muskelschicht des Uterus so eingebettet sind, daß die Muskulatur sie zirkelförmig bis auf eine Stelle umgibt, die der Randarterie gegenüber liegt. (Textfig. 2 und Fig. 7 bei *Lgs.M*). Die aus dem Capillarnetz in die Basalvene einmündenden kurzen Venen durchbrechen diese muskulöse Einfassung. Es ist naheliegend, anzunehmen, daß diese Anordnung der Uterusmuskulatur um die einer eignen Muscularis entbehrenden Venen in irgend einem Zusammenhange mit der Circulation des Blutes im Capillarnetze steht. Eine Kontraktion dieser parallel der Längsachse des Uterus verlaufenden Muskelbündel muß notwendigerweise eine Erweiterung der Basalvene und dadurch einen beschleunigten Abfluß des Blutes aus dem Capillarsystem herbeiführen. Die einzelnen Gefäße des Capillarnetzes liegen so dicht aneinander, daß ein Schnitt durch eine natürlich injizierte Mucosa einen kontinuierlichen, die ganze Innenfläche des Uterus überziehenden Blut sinus vortäuscht (Textfig. 2). Die Wandungen der Capillargefäße sind sehr dehnbar. In Uteris mit großen Embryonen findet man die frei in die Uterinhöhle hineinragenden, keinem besonderen Druck ausgesetzten, vom Epithel ganz oder teilweise freien Papillen von einem Capillarnetz bedeckt, wie es Fig. 7 zeigt. Die strotzend mit Blut gefüllten Capillaren ragen weit vor und lassen, da sie vom Epithel, das sonst ihren Wandungen überall innig anliegt, entblößt sind, ihre endotheliale Wandung mit den spärlichen Kernen deutlich erkennen. Stark dilatierte, dem Drucke der aufliegenden Föten ausgesetzt gewesene Papillen derselben Uteri zeigen schwach gefüllte, mit relativ dicker Wand versehene Capillaren von bedeutend geringerem Durchmesser. Es scheint fraglich, ob sich diese Unterschiede in der Blutfüllung der Capillaren sowie der Epithelverlust der stark durchbluteten, keiner Kompression ausgesetzten Papillen und die Erhaltung des Epithels an dilatierten Papillen rein mechanisch erklären lassen; es wäre ja wohl denkbar, daß die Tätigkeit jener Gebiete der Uterusmucosa, die durch das Aufliegen der Föten ihrer Aufgabe der Ernährung entzogen wurden, von den frei in das Cavum uterinum hineinragenden Papillen kompensatorisch ersetzt wird. In Papillen, welche eine derartige maximale Füllung ihrer Capillaren aufweisen, liegen die mesenterialen Binde-

gewebsplatten aneinander, die sonst vorhandene Zwischenschicht weitmaschigen Bindegewebes ist verschwunden (Fig. 7 bei *m.Pl.*). Außer diesem embryotrophischen Gefäßsystem, das aus den Randarterien, welche von den beiden Arteriae uterinae abzweigen, dem Capillarnetz und den Venen besteht, sind noch Gefäße vorhanden, denen die Ernährung des Uterus obliegt. Die Venen dieser beiden Gefäßsysteme stehen miteinander im Zusammenhange. Ob von den Arterien dasselbe gilt, wurde nicht ermittelt. Hervorgehoben sei, daß ein auffälliger Unterschied in der Struktur der Arterien beider Gefäßsysteme besteht. Die Arterien des Corpus uteri sind durchweg so zartwandig, daß es oft schwer ist, sie von den Venen zu unterscheiden, während die Randarterien, wie bereits LEYDIG hervorhebt, sich durch die im Verhältnis zu ihrem Durchmesser bedeutende Wandstärke auszeichnen. Diese Starkwandigkeit der Arterie verleiht den Papillen eine gewisse Stabilität und Elasticität, von der man sich am frischen Objekt leicht überzeugen kann, und findet eine befriedigende Erklärung, wenn man sie als Anpassung an den Druck, dem die Arterien im schwangeren Uterus durch die Dotter und später durch die Föten ausgesetzt werden, auffaßt. Daß die Stärke der Arterienwand allein an einer bestimmten Stelle nicht ausreicht, um eine zeitweilige Unterbrechung der Circulation zu verhindern, beweisen die komplizierten Vorrichtungen an den Mündungsbezirken der Oviducte in die Uteri, die die beiden in den Oviduct bereits eingetretenen Arteriae uterinae vor Kompression schützen, während die großen Dotter den Oviduct passieren. Diese Verhältnisse wurden bereits von mir in der S. 518 zitierten Abhandlung geschildert, in der dargelegt wurde, daß bei jenen lebend gebärenden Squaliden, deren Föten hüllenlos in der Uterinflüssigkeit liegen, ein hermetischer Abschluß zwischen Uterus und Oviduct dadurch gebildet wird, daß der Oviduct in seinem untersten Abschnitt von seinem äußeren Muskelblatt sich trennt, und als vielfach hin- und hergewundenes, nur aus Mucosa und innerer Muscularis bestehendes Rohr in seiner äußeren Muscularis eingebettet liegt. Ein derartiger Verschuß fehlt bei lebend gebärenden Plagiostomen, deren Embryonen in besondere Kammern eingeschlossen sind, wie dies z. B. bei *Mustelus laevis* der Fall ist. Hier sei nur auf den interessanten Gefäßverlauf hingewiesen, den Textfig. 4 darstellt. Beide Arteriae uterinae liegen in venösen Räumen, die vom äußeren Muskelblatte des Oviductes gebildet werden; sie sind in Blut eingebettet, wie etwa die Carotis im Sinus cavernosus. An der mesometralen, wie auch an der antimesometralen Seite des Oviductes spaltet sich von der Innenseite der äußeren, den gewundenen Teil des Oviductes einschließenden

Längsmuskelschicht ein Blatt ab, das ein Cavernensystem überdeckt, welches in einem vielfach verzweigten muskulösen Balkenwerke liegt, das die beiden Teile des Oviductes, das heißt, den inneren, gewundenen, mit dem äußeren, gerade verlaufenden, verbindet. Die mesometrale Arteria uterina hängt an zwei Mesenterien, wodurch der venöse Raum, in dem sie verläuft, in zwei voneinander gesonderte Teile geteilt wird;



Textfig. 4.

Die Einbettung der Arteriae uterinae in Bluträume und das cavernöse System um den Oviduct. Bild eines Querschnittes, der  $\frac{1}{2}$  cm oberhalb des Nidamentalorgans durch den Oviduct geführt wurde. (Fixierung Sublimatalkohol, Celloidinschnitt.) Vergrößerung 20fach. *Ms.O* = Mesenterium des Oviductes; *A.u* = Arteria uterina; *M.A.u* = Mesenterium der Arteria uterina; *m.v.R* = mesometraler venöser Raum; *m.Bw* = muskulöses Balkenwerk; *au.Mbl.O* = äußeres Muskelblatt des Oviductes; *a.v.R* = antimesometraler venöser Raum; *i.Mbl.O* = inneres Muskelblatt des Oviductes; *Cv.S* = Cavernensystem.

die antimesometrale Arterie besitzt nur ein Mesenterium. Diese drei großen venösen Räume stehen jeder für sich mit dem Cavernensystem in Verbindung und daher indirekt auch miteinander. Es ist klar, daß bei Passage der im Verhältnis zum Querschnitte des Oviductes sehr großen Eier in den Uterus eine Entfaltung des hin- und hergebogenen Eileiterabschnittes stattfindet, was eine Verschiebung dieses Abschnittes innerhalb seiner äußeren Hülle und hiermit eine Entleerung, ja Auspressung der zu dieser Zeit wahrscheinlich sehr reichlichen Blutmenge des cavernösen Systems zur Folge haben muß, wodurch die Bluträume,

in denen die Arterien verlaufen, gefüllt werden<sup>1</sup>. Analog den Verhältnissen bei andern Selachiern muß man für die Dauer der Eischalenbildung und hiermit auch für die Dauer der Eipassage durch den Oviduct auch für *Squalus acanthias* einen Zeitraum von Tagen annehmen. Vergewärtigt man sich, daß nach den Größenverhältnissen des Eileiters bei *Acanthias* der Bezirk des Verschlußapparates, in dem die weiter cranial noch frei verlaufenden Arterien bereits in den Oviduct eingetreten sind, bei Vorhandensein von drei Dottern schon ausgedehnt ist, bevor noch der letzte der Dotter von der gemeinsamen Schalenhaut bedeckt ist, so wird die Ansicht, die in der Einbettung der Arterien in blutgefüllte Räume eine Schutzvorrichtung gegen andauernde Kompression erblickt, sehr plausibel.

Die Zahl der in der gemeinsamen Kapsel enthaltenen Dotter variiert bekanntlich. Nach LO BIANCO<sup>2</sup> sind drei bis fünf, nach REDEKE<sup>3</sup> zwei bis sechs Dotter vorhanden. LEYDIG<sup>4</sup> bildet eine Eikapsel von *Acanthias* ab, die nur einen Dotter enthält, bezüglich der PERUGIA<sup>5</sup>, der unter mehreren hundert Exemplaren nie weniger als drei bis vier Dotter fand, zweifelte, daß sie wirklich von *Acanthias* stammte. Bezüglich der Hüllen, von denen die Dotter eingeschlossen sind, gibt es verschiedene Angaben. Die älteren Autoren sprechen stets nur von der polyembryonalen Kapsel.

Außer dieser, alle Dotter umfassenden Hülle gibt es noch andere, die einzelnen Dotter einschließende Hüllen, was auch bei andern Plagiostomen beobachtet wurde. Nach RÜCKERT<sup>6</sup> haben die reifen Eier von *Pristiurus* und *Torpedo* zwei Hüllen. Erstens eine Haut, die sich als scharfe Kontur des Dotters präsentiert. Sie ist keine selbständige, vom Dotter abhebbare Membran und wird von RÜCKERT Dotterhaut genannt. Zweitens eine über der Dotterhaut gelegene, bei *Torpedo* 2  $\mu$  dicke, mit feinen Querstreifungen versehene Haut, die RÜCKERT früher als Dotterhaut bezeichnete und jetzt Keimhülle nennt, da er fand, daß

<sup>1</sup> Näheres hierüber: V. WIDAKOWICH, »Über Bau und Funktion des Nidamentalorgans«. Diese Zeitschr. Bd. LXXX.

<sup>2</sup> S. LO BIANCO, Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturita sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mitteil. aus der zool. Station zu Neapel. Bd. XIII.

<sup>3</sup> H. C. REDEKE, Onderzoekingen betreffende het urogenitaalsystem der Selachiens en Holocephalen. Diss., Amsterdam, 1898.

<sup>4</sup> op. cit.

<sup>5</sup> op. cit.

<sup>6</sup> J. RÜCKERT, Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier, Festschrift zum 70. Geburtstage C. v. KUPFFER. Jena 1899. □

diese in Ovarialeiern das ganze Ei umfassende Membran, die Zona pellucida der Ovarialeier, später nur der Keimscheibe anliegt und in einiger Entfernung von deren Peripherie endigt. Zu diesen Bezeichnungen bemerkt WALDEYER<sup>1</sup> wohl mit Recht, daß man ohne neuen Namen mit der Bezeichnung Eihaut oder Oolemm auskäme. Die Dotterhaut wäre als nicht vom Dotter abhebbare Grenzlamelle des Ooplasma eine Crusta im Sinne F. E. SCHULZES. Nun schlug BRAUS<sup>2</sup>, »um eine klare Nomenklatur zu gewinnen«, vor, die Bezeichnung »Keimhülle« durch Zona pellucida zu ersetzen, da diese Membran beim Tuben- und jungen Uterusei der Spinaciden nicht rudimentär und ihre Durchsichtigkeit sehr charakteristisch ist und den Namen Keimhülle für rudimentäre Pellucidae zu reservieren. Hierzu muß bemerkt werden, daß BRAUS diese den ganzen Dotter umhüllende Membran der Spinaciden ohne weiteres mit RÜCKERTS nur den Keim umfassender Hülle identifiziert, ohne einen Beweis zu bringen, daß diese Gebilde auch wirklich identisch sind. Bei *Spinax* ist diese Membran nur so lange vorhanden, als sich der Embryo noch nicht vom Dotter abgehoben hat, dann verschwindet sie spurlos. Auch bei *Acanthias vulgaris* kann man sie beobachten. Nach BRAUS wurde sie bei *Acanthias* zuerst von LO BIANCO wahrgenommen. Diese Angabe erscheint irrig, denn bereits 1880 schrieb PERUGIA »Queste uova si mettono uno dietro l'altro e si rivestono d'una membrana trasparente, che le avvolge formando un sacco comune (die polyembryonale Kapsel) il quale poi si divide da sottili pareti in tante celle racchiudenti ognuna un uovo« und weiter »ebbi degli embrioni di 3½ centimetri, i quali mi presentarono una novità cioè: le pareti delle celle del sacco comune erano scomparse e questo offriva una cavità continua«. Hierzu ist zu bemerken, daß PERUGIA seine »sottili pareti« als Fortsätze der hornartigen polyembryonalen Kapsel, der sie tatsächlich stellenweise unmittelbar anliegen, auffaßte; einen so großen Zwischenraum, wie ihn BRAUS' schematische Abbildung des graviden Uterus von *Acanthias blainvilli* zwischen der »Pellucida« und der gemeinsamen Kapsel zeigt, habe ich bei *Squalus acanthias* nie gesehen. Nur an den Polen der Kapsel liegen größere Eiweißmengen zwischen Kapsel und Pellucida. Nach LO BIANCO platzt das Oolemm (Membrana trasparentissima), sobald die Embryonen 7—8 cm lang geworden sind. Ich kann

<sup>1</sup> W. WALDEYER, Die Geschlechtszellen. Handbuch der vergl. und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Herausgegeben von HERTWIG. Jena 1906.

<sup>2</sup> H. BRAUS, Zur Entwicklungsgeschichte niederer Haie. Sitzungsber. der Kgl. preuß. Akad. d. Wissensch. 1906.

die Anwesenheit des Oolemm bei den Eiern von *Acanthias* bestätigen. Es umhüllt den ganzen Dotter, liegt der polyembryonalen Kapsel, zumal den zu Cylindern zusammengepreßten, zwischen den beiden Poldottern gelegenen Eiern, oft so innig an, daß es mit dieser zugleich abgelöst werden kann. Seine Dicke betrug in einem Falle, da der Embryo im Stadium der Gastrula war, 2—3  $\mu$ . Nach Fixierung mit Sublimatalkohol färbt es sich mit v. GIESONS Farbgemisch gelb. Unter dem Oolemm liegt ein äußerst zartes Häutchen, das den Dotter überzieht, die Crusta; man kann sie jedoch an mit Pikrinsäuresublimat fixierten Dottern isoliert zur Ansicht bringen, wenn man von in Alkohol gehärteten Präparaten Stückchen abbricht. Man findet dann im Schnitt eine äußerst dünne Membran, die ein Stück über den Bruchrand hinausragt. Dieses Häutchen nimmt bei Färbung nach v. GIESON einen rötlichen Ton an.

Über die Bildung und Struktur der polyembryonalen Kapsel scheinen noch wenige Untersuchungen angestellt worden zu sein. LEYDIG berichtet, daß die Eischalenhaut anfangs ziemlich derb ist, mit dem Größerwerden des Eies jedoch dünn und leicht zerreißbar wird. Nach PERUGIA ist die polyembryonale Kapsel ein Produkt der Eileiterdrüse, die aber die Eier mit ihrem Secret nicht während ihres Durchganges durch den Eileiter umhüllt, sondern dieses in die Uteri ergießt, wo es sich dann um die Dotter herumlegt. Zum Beweise für diese Behauptung führt PERUGIA an, er habe einmal bei einem Tiere, das sehr entwickelte Eier im Ovarium hatte, die Uteri von einer viskösen und durchsichtigen Masse erfüllt gefunden, auch sei die Art, in der sich diese Hülle der Form des Uterus anpasse, sehr charakteristisch. Nach BRAUS tritt die Kapsel auf, sobald das Ei den unteren Abschnitt der Eileiterdrüse passiert hat. Diese Angabe ist unzweifelhaft die richtige, wenn auch der Vorgang der Schalenbildung bei *Acanthias* noch nicht beobachtet wurde. Gegen PERUGIAS Angabe spricht vor allem die Art der Schalenbildung, die bei den Eier legenden Species genau beobachtet wurde, und weiter die Struktur der Hülle. Diese besteht nämlich, gleichwie bei *Scyllium canicula*, aus einer beträchtlichen Zahl von Platten, die übereinander liegen und miteinander eine feste Verbindung eingegangen sind. Reine Querschnitte durch die Hülle zeigen durchweg eine homogene Struktur. Schiefe Flachschnitte, die man leicht aus Membranen erhält, die man, um ein Stäbchen mehrmals herumgerollt, in Celloidin eingebettet hat, zeigen sehr deutlich die übereinander liegenden Platten, deren Zahl ungefähr 18—20 beträgt. Diese Plattenstruktur erklärt sich ohne weiteres aus der Struktur der Eileiterdrüse. Die Eileiterdrüse, nach REDEKE von allen lebend gebärenden Formen

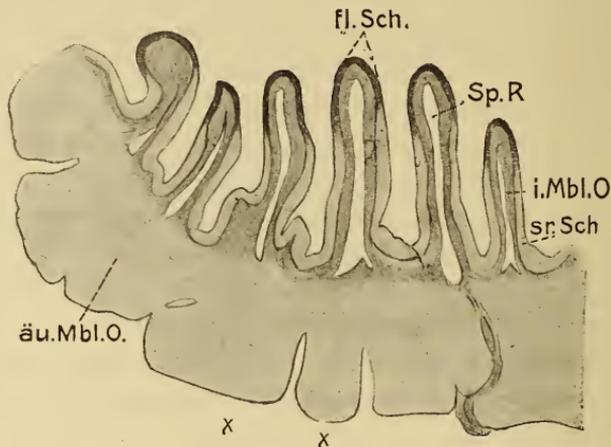
am kleinsten bei *Acanthias*, stellt ein etwa 1 cm langes, ebenso breites, von vorn nach hinten etwas abgeplattetes Knötchen dar, das, wie LEYDIG richtig bemerkte, zwischen die Häute des Oviductes eingeschoben ist. Das äußere Muskelblatt des Oviductes zieht über sie hinweg, während das innere durch mancherlei Modifikationen zu einem integrierenden Bestandteil der Drüse wird. Diese besteht eigentlich aus einer Vereinigung von Drüsen verschiedener Funktion, und ist trotz ihres im Vergleich mit der Struktur der Eischalendrüse von *Scyllium* rudimentären Charakters immerhin noch so kompliziert gebaut, daß ich auch für sie die Bezeichnung Nidamentalorgan, welche ich für die Eileiterdrüse von *Scyllium* anwendete, für angebracht halte. Bei den Eier legenden Scyllien finden wir fast dieselben integrierenden Bestandteile des Nidamentalorgans wie beim lebend gebärenden *Squalus acanthias*. Hier wie dort sind Secret bereitende und Secret formende Bestandteile vorhanden, doch ist das Organ des Eier legenden Selachiers komplizierter gebaut, wie das von *Acanthias*, wie auch die Eischale des ersteren ein komplizierteres Gebilde ist wie die gemeinsame Hülle von *Acanthias*. Während z. B. bei *Scyllium*, wie ich durch Untersuchung von Nidamentalorganen vor, während und nach der Gravidität gezeigt zu haben glaube, für die Bildung der unteren und oberen Eischnüre spezielle, durch Form und Färbbarkeit der Elemente zu unterscheidende Drüsenpartien vorhanden sind, fehlen derartige Vorrichtungen bei *Acanthias*. Es ist daher nicht angebracht, die Fäden am oberen und unteren Ende der polyembryonalen Kapsel von *Acanthias* für ein Homologon der für das Gedeihen der abgelegten Eier wichtigen Eischnüre der Eier legenden Selachier zu erklären, wie dies REDEKE getan hat. Auch die Formung des Secretes des Schalen bildenden Teiles des Nidamentalorgans zu Platten, aus denen die Eihülle aufgebaut wird, geht bei *Acanthias* einfacher vor sich wie bei *Scyllium*. Das Nidamentalorgan von *Acanthias* besteht aus einem cranial gelegenen Teile, der, wenn man nach Analogie mit *Scyllium* schließen darf, Eiweiß erzeugt, aus einem mittleren, der, wie sich zeigen läßt, die Schale liefert, und aus einem untersten, wohl Schleim produzierenden Abschnitte. Der oberste Abschnitt zerfällt, was bei *Scyllium* nicht der Fall ist, in zwei morphologisch verschiedene Abschnitte. Der cranialste Abschnitt ist ausgezeichnet durch breitere Röhren und durch die bedeutendere Größe der secernierenden Zellen, die sich gegenüber denen des caudalen Abschnittes durch ein helleres Protoplasma auszeichnen. Daß man es hier nicht mit verschiedenen Funktionsstadien zu tun hat, beweisen die verschieden gestalteten Mündungsbezirke beider Drüsenabschnitte.

Die Falten, zwischen denen die Tubuli des oberen Teiles ausmünden, sind nämlich lang, im Querschnitte lanzettförmig von secernierenden Zellen und Flimmerzellen bedeckt, während die Falten des unteren Teiles im Querschnitte rechteckig und nur von Flimmerepithel bedeckt sind. Auf eine genaue histologische Beschreibung der Elemente dieser Abschnitte, wie ich sie für *Scyllium* gegeben habe, soll hier nicht eingegangen werden, da mir nur Organe zur Verfügung standen, die ihre Produkte bereits ausgeschieden hatten. Die Drüsen aller drei Abschnitte bestehen aus gerade verlaufenden Röhren, die, gleichwie bei *Scyllium*, spezifische, Secret bereitende Zellen und Secret entfernende, mit langen Haaren versehene Flimmerzellen enthalten. Der Durchmesser, die Länge und der Verlauf dieser Röhren verhalten sich in jedem Drüsenabschnitte verschieden. Die Produkte der einzelnen Teile des Nidamentalorgans werden über die passierenden Eidotter nicht unmittelbar aus den Drüsenschläuchen selbst entleert, sondern ergießen sich zwischen eine große Anzahl von zur Längsachse des Organs quergestellten, das ganze Lumen umspannenden Falten, die bereits makroskopisch als feine Querstreifung sichtbar werden, wenn man das Organ seitlich der Länge nach aufschneidet. Die zwischen die einzelnen Falten sich ergießenden, verschiedenen Secrete legen sich in konzentrischen Schichten über die passierenden Dotter. Die Gestalt der Falten ist, gleichwie bei *Scyllium*, eine für jeden Drüsenabschnitt spezifische; ihre größte Entwicklung zeigen sie am Mündungsbezirke der Schalendrüse. Bloß über diese Falten sei hier einiges mitgeteilt, da sie für den Beweis, daß auch die dünne Eimembran von *Acanthias* nicht homogen ist, von Wichtigkeit sind. Diese Gebilde, deren Homologa ich bei *Scyllium* »Lamellen« nannte, sind in der Zahl von 16—18 vorhanden und stellen im Querschnitte lanzettförmige, in der Mitte 80—100  $\mu$  dicke, an ihrer Basis sehr schmale, 0,5 mm breite Platten dar, die aus Bindegewebe und glatter Muskulatur gebildet sind und von einem einschichtigen Flimmerepithel überdeckt werden. Sie erheben sich, jede von zwei kleinen, 160  $\mu$  breiten Zöttchen flankiert, von einem bindegewebigen, dem Bezirke der Schalendrüse sensu stricto aufsitzenden Rohre, das von den Tubulis so durchbrochen wird, daß zwischen zwei übereinander liegenden Lamellen die Mündungen der Tubuli nebeneinander liegen. Das plastische, von den Drüsenzellen ausgestoßene, aus miteinander verschmelzenden Granuli bestehende Secret fließt in den Raum, der zwischen den Lamellen liegt. Bei *Scyllium* läßt sich verfolgen, wie das aus den Tubuli in Form von cylindrischen Fäden quellende Secret in diesem Raume sich zu einer homogenen Masse vereinigt, die dann durch den

Druck des nachfolgenden Secretes zwischen den Lamellen durchgetrieben und zu einer Platte gleichsam ausgewalzt wird. So viele Lamellenzwischenräume sind, so viele Platten entstehen. Die große Ähnlichkeit der anatomischen Verhältnisse erlaubt es wohl, ähnliche Vorgänge auch im Nidamentalorgane von *Acanthias* anzunehmen<sup>1</sup>. Bei *Scyllium* wächst während der Eischalenbildung die Dicke der Lamellen durch eine Art ödematöser Schwellung, die ich als physiologisches Ödem bezeichnet habe, auf das Dreifache des ruhenden Zustandes an, wodurch die Zwischenräume zweier benachbarter Lamellen kleiner werden. Ob dieses interessante physiologische Ödem auch bei *Acanthias* zustande kommt, vermag ich nicht anzugeben, doch muß ich es nach der relativen Größe der Lamellenzwischenräume im ruhenden Organ und der Dünne der Platten, die die polyembryonale Kapsel zusammensetzen, wohl annehmen. Die längsgefaltete Schleimhaut des Oviductes trägt nach LEYDIG bis zur Übergangsstelle in den Uterus ein Flimmerepithel. Diese Beobachtung ist zutreffend, doch tragen die Falten des oberhalb des Nidamentalorgans gelegenen Eileiterabschnittes außer den Flimmerzellen noch andre Zellen, die sich durch die Bildung eines Secretes auszeichnen, das wenigstens im fixierten Präparat in Form von 1—2  $\mu$  großen, mit v. GIESONS Gemisch sich gelb färbenden Körnchen sichtbar ist. Fig. 10 zeigt einen Querschnitt durch eine Schleimhautfalte aus dem oberen Eileiter. Dem aus Bindegewebe und glatter Muskulatur bestehenden Körper derselben sitzt ein 25  $\mu$  breiter Saum auf, der fast ganz aus den mit Sekretkörnchen gefüllten Leibern der secernierenden Zellen besteht, deren kleine, runde Kerne basal gelegen sind. Die zweite, obere Kernreihe gehört, wie sich an secretleeren Stellen leicht zeigen läßt, schlanken, plasmaarmen Flimmerzellen an, von deren Leib an secernierenden Abschnitten oft nichts sichtbar ist, da er von den secernierenden Zellen verdeckt wird. Gegen das Lumen des Oviductes zu hört das secernierende Epithel auf, die Längsfalten sind an ihren Firsten nur von einem mehrschichtigen flimmernden Cylinderepithel bekleidet. Die Funktion der secernierenden Zellen, die über ein relativ weites, vom Ostium abdominale tubarum bis zur Eiweißdrüse des Nidamentalorgans reichendes Gebiet verbreitet sind, dessen Oberfläche durch die zahlreichen Falten des Oviductes sehr groß ist, ist dunkel. Zu einer Zeit, da sämtliche Drüsen des Nidamentalorgans sich noch im Zustande völliger Erschöpfung befinden, sind diese

<sup>1</sup> Zu ähnlichen Resultaten gelangte BORCEA, dessen in den Archives de Zoologie expérimentale, XXXIV année, Januar 1906, veröffentlichte Arbeit mir zur Zeit meiner Untersuchungen leider nicht zugänglich war.

secernierenden Zellen fast durchweg prall mit Sekretkörnchen gefüllt. Es ist daher naheliegend, anzunehmen, daß die secernierenden Zellen des Oviductes als erste bei der Eipassage irgend eine Aufgabe erfüllen, weshalb sie auch als erste wieder in den Zustand der Aktivität treten. Die Struktur der Schleimhautfalten gestattet gewisse Schlüsse über ihr Verhalten zur Zeit der Eipassage. Zwischen der Größe des Eies von *Acanthias* und dem Durchmesser des Eileiters besteht ein großes Mißverhältnis. Der Durchmesser des Eileiters, durch den ein Ei von 35 und mehr Millimeter Durchmesser wandert, überschreitet nicht 5 mm. BRAUS vermutet irgend eine Vorrichtung, die es ermöglicht, daß bei *Centrophorus*, wo die Verhältnisse ähnlich liegen, das große Ei in den



Textfig. 5.

Seiten eines Querschnittes durch den oberhalb des Nidamentalorgans gelegenen Eileiter. Schema, das die Beschaffenheit der Schleimhautfalten veranschaulichen soll. *Sp.R* = Spalt-raum; *fl.Sch* = flimmernde Schicht; *sr.Sch* = secernierende Schicht; *äu.Mbl.O* = äußeres Muskelblatt des Oviductes; *i.Mbl.O* = inneres Muskelblatt des Oviductes. *x* Wülste des äußeren Muskelblattes des collabierten Oviductes.

kleinen Oviduct gelange. Bei *Acanthias* kann man nun sehen, daß die Schleimhautfalten des Oviductes, angefangen vom Ostium abdominale tubartum bis zum Nidamentalorgane, dadurch ausgezeichnet sind, daß sie in einem gewissen Sinne hohl sind; das heißt, jede Falte besteht aus zwei Blättern, die sich gegen das Lumen des Oviductes zu vereinigen (Fig. 10 und Textfig. 5). Diese beiden Blätter entspringen aus der inneren Quermuskelschicht des Eileiters, der Hohlraum, den sie einschließen, hat die Gestalt eines gleichschenkeligen, spitzwinkligen Dreieckes, ist mit Endothel ausgekleidet und enthält einiges Blut. Wenn bei der Passage des Eies der Oviduct dilatiert ist, so werden die Falten nicht umgelegt und an die Innenseite der Eileiterwand gedrückt,

sondern verschwinden vollkommen, sie verstreichen. Bei Erweiterung des Eileiters rücken die Fußpunkte der Falten auseinander, bis es schließlich zum völligen Verschwinden der Falten kommt. Im kontrahierten Eileiter sind im obersten Abschnitte etwa 40 Falten, die 0,7 mm hoch sind. Der Querschnitt einer Falte hat etwa 2 mm Umfang. Bei einer Erweiterung des Eileiters auf den siebenfachen Durchmesser — erst bei dieser Ausdehnung ist die Passage der Dotter möglich — müssen die Falten also nicht nur völlig verstreichen, sie werden sogar noch um ein bedeutendes gedehnt. Bei Ausdehnung der Falten kommt natürlich das secernierende Epithel in seiner ganzen Ausbreitung mit der Eioberfläche in Berührung. Da gegen das Nidamentalorgan zu die Zahl der Falten geringer wird, decken sich vielfach die nicht secernierenden Bezirke der Faltenfirste im oberen Abschnitt mit den secernierenden Partien im unteren Abschnitt. Der ganze Dotter muß daher bei seiner Passage durch den Oviduct, noch bevor er in den Bereich des Nidamentalorgans gelangt ist, mit einer Secretschicht bedeckt werden. So lange nicht nachgewiesen ist, daß die von PERUGIA entdeckte Hülle der Dotter von *Acanthias* mit dem nach RÜCKERTS Untersuchungen (*Pristiurus*) von der *Zona pellucida* abstammenden Oolemm (seiner Keimhülle, BRAUS' *Pellucida*) identisch ist, könnte man allenfalls zwischen diesen Zellen und PERUGIAS Häutchen Beziehungen vermuten.

Auch die Falten des unter dem Nidamentalorgan gelegenen Eileiters sind von Interesse. Sie enthalten quer zu ihrer Längsrichtung verlaufende, aus langen Röhren bestehende Drüsen, deren Produkt anscheinend Schleim ist. Die Länge der einzelnen, bis 100  $\mu$  dicken Röhren ist zuweilen gleich der Höhe der Falten, ihr Inhalt besteht aus secernierenden Elementen und aus Flimmerzellen. Sie münden meist im Firste der Falten, deren Flimmerepitheldecke sie durchbrechen.

Über das Schicksal der vom Nidamentalorgane gebildeten polyembryonalen Kapsel ist bekannt, daß man sie unversehrt nur in Uteris findet, deren Embryonen eine gewisse Größe noch nicht erreicht haben. Wie eingangs erwähnt, führt LEYDIG das Reißen der Kapsel auf die Volumzunahme ihres Inhaltes zurück. Nach LO BIANCO reißt sie, sobald die Embryonen die Länge von 7—8 cm überschreiten. PERUGIA berichtet, daß die Kapsel sich an ihren beiden Enden öffnet, wenn die Föten 8 cm Länge erreichen und noch Spuren von äußeren Kiemen haben.

BRINKMANN und BRAUS bestätigen das merkwürdige zeitliche Zusammenfallen des Schwindens der äußeren Kiemen mit dem Reißen der

polyembryonalen Kapsel. Für BRINKMANN ergibt sich aus diesem Zusammentreffen, daß die äußeren Kiemen wahrscheinlich nicht nur zum Atmen dienen, sondern auch die Flüssigkeit der Kapsel ausnutzen. Der Schluß, der zu dieser Erkenntnis führte, ist mir unverständlich, da man aus der Beobachtung, daß Embryonen, die vom Capillarnetz des Uterus durch eine Membran getrennt sind, äußere Kiemen haben, die sie einbüßen, sobald diese Membran schwindet, doch nicht schließen kann, daß die vergänglichen Kiemen zur Nahrungsaufnahme dienen. Ein Beweis, daß die Embryonen erst nach dem Reißen der Kapsel aus einer Diffusion von Serum aus dem Capillarnetz Nutzen ziehen können und vorher ausschließlich auf die Flüssigkeit innerhalb der Kapsel angewiesen sind, liegt auch nicht vor. Man sieht ja im Gegenteil bei *Mustelus laevis*, daß nicht nur der Gasaustausch, sondern auch die Nahrungsaufnahme durch eine Membran hindurch stattfindet, die während des ganzen Fötallebens als scheidende Wand zwischen Placenta materna und foetalis bestehen bleibt. BRINKMANN steht mit seiner Ansicht, daß die äußeren Kiemen zur Nahrungsaufnahme dienen, nicht vereinzelt da. DAVY und J. MÜLLER erblickten die Hauptaufgabe der äußeren Kiemen in der Nahrungsaufnahme. LEUCKART<sup>1</sup> schrieb ihnen eine gewisse respiratorische Funktion zu. CORNALIA<sup>2</sup> glaubte, daß sie zur Nahrungsaufnahme dienen, ihm schloß sich TROIS an, der auch von den Gefäßen des Dottersackes das gleiche annahm. OPPEL<sup>3</sup> hingegen hält es für zweifellos, daß die äußeren Kiemen der Selachier-Embryonen in erster Linie respiratorischen Zwecken dienen. Er weist darauf hin, daß die Randgefäße der Kiemen respiratorische Gefäße sind und hebt hervor, daß die Selachierkiemen jener Eigentümlichkeiten des Baues ermangeln, die Nahrungsstoffe absorbierenden Häuten und Epithelien eigen ist. DOHRN<sup>4</sup> berichtet, daß es ihm gelungen sei, die wahre Funktion der Kiemenfäden aufzufinden. Es fiel ihm auf, daß bei Embryonen »reiferen Alters« in den Wurzeln der Venen dieser langen Fäden sich eine durch Karmin gelblich gefärbte Masse vorfand, die er später auch in den Aortenwurzeln konstatierte. Er stellte fest, daß die ganzen äußeren Kiemenfäden mit einer Dotteremulsion angefüllt waren, in

---

<sup>1</sup> F. S. LEUCKART, Untersuchungen über die äußeren Kiemen der Embryonen von Rochen und Haien. Stuttgart 1836.

<sup>2</sup> Sulle bianchie transitorie dei feti plagiostomi. Memoire dell' Istituto Lombardo 1856.

<sup>3</sup> OPPEL, Lehrbuch der mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Sechster Teil. Jena 1905.

<sup>4</sup> DOHRN, Mitteil. aus der zoolog. Station zu Neapel. 1884. S. 138.

der die Blutkörperchen nicht nur suspendiert waren, sondern von der jedes Blutkörperchen sich angefüllt zeigte. Daß eine Endosmose durch die ganze Peripherie der Kiemenfäden vor sich geht, hält DOHRN dadurch für bewiesen, daß auch das arterielle Gefäß mit Dotter erfüllt ist. Maßgebend scheint auch der Befund von ALCOCK an *Pteroplatea micrura*. Die Kiemenfäden, die zweimal so lang sind wie der Embryo, umgeben in dichten Windungen den Dottersack. Ihre resorbierende Tätigkeit erhellt daraus, daß die Nabelschnur aus einer kompakten Masse epithelialer Zellen besteht, die von lacunären, kein Blut, sondern Dotter enthaltenden Räumen durchsetzt ist. ALCOCK berichtet ferner, daß die Ernährung durch die Uterinmilch erst beginnt, sobald die äußeren Kiemen den Dotter aufgezehrt haben. Ich möchte bei der Frage nach der Funktion der äußeren Kiemen darauf hinweisen, daß zur Zeit ihres Verschwindens die inneren Kiemen bereits eine erhebliche Entwicklung zeigen, so daß es den Anschein hat, daß sie zur Vermittlung des Gasaustausches bereits tauglich sind.

Über die Permeabilität der polyembryonalen Kapsel für gasförmige und flüssige Bestandteile liegen meines Wissens keine Untersuchungen vor. Ich konnte konstatieren, daß sie für feste Bestandteile, wie Leucocyten oder Mastzellen, undurchgängig ist<sup>1</sup>. Die gesprengte Eikapsel findet man bald in Form von Fetzen zwischen den Föten, bald ist keine Spur von ihr vorhanden. Nach REDEKES Meinung wird sie ausgestoßen, was leicht möglich ist, da die Uteri gegen die Cloake hin nicht direkt abgeschlossen sind. Ich fand mehrere Male eine relativ weite Kommunikation zwischen Cloake und Cavum uteri bei Tieren mit 15—17 cm langen Föten, in Fällen, wo keine Spur einer Kapsel vorhanden war. Allerdings muß man eine derartige Kommunikation eher entweder als postmortale Erscheinung oder als Ansatz zu einem Abortus — einem bei gefangenen Haien bekanntlich sehr leicht eintretenden Ereignis — deuten, denn als normalerweise bestehende Einrichtung<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Über die chemische Struktur der Eihüllen der Selachier, die von Art zu Art oft beträchtliche Differenzen zeigt, vgl. NEUMEISTER, Lehrbuch der physiologischen Chemie, ferner NEUMEISTER, Zeitschr. f. Biol. N. F. Bd. XIII.

<sup>2</sup> Ein Beweis für die Ausstoßung der Kapsel läge wohl vor, wenn es gelänge, zu zeigen, daß unter normalen Verhältnissen das Cavum uteri gegen die Außenwelt nicht hermetisch abgeschlossen, sondern mit ihr wenigstens in zeitweiliger Verbindung ist. Die Feststellung einer solchen Verbindung würde auch zur Lösung anderer Fragen beitragen, wie z. B. nach dem Schicksal der Ausscheidungen der Föten, die z. B. bei *Mustelus antarcticus* sich innerhalb der dünnen Eimembran ansammeln, oder nach BRINKMANN'S Annahme bei *Torpedo* durch Resorption von seiten des Capillarnetzes beseitigt werden. Mit Rücksicht darauf, untersuchte

Im Hinblick darauf, daß oft auch relativ kleine Föten, die sicher noch aus dem Capillarsystem Vorteil ziehen, keine Spur der Kapsel mehr besitzen, scheint die Annahme einer Ausstoßung, die man sich kaum ohne gleichzeitigen Verlust von Teilen der wertvollen Nahrung denken kann, bedenklich, so daß die Frage der Resorption der Kapsel auftritt, wie sie REDEKE z. B. bei *Galeus canis* annimmt. Da man aber im allgemeinen sieht, daß vom Oviduct gelieferte, das Ei einhüllende und schützende Membranen, mögen sie nun keratinöser, chitinöser oder welcher Natur immer sein, nicht resorbiert, sondern erhalten bleiben, befriedigt auch die Annahme einer Resorption nicht vollkommen, und die Lösung dieser Frage bleibt der direkten Beobachtung vorbehalten.

Nach der Sprengung der gemeinsamen Kapsel wachsen die Embryonen noch bis zu einer Länge von 20—24 cm und werden geboren, sobald der äußere Dottersack vollständig geschwunden ist. Eine Gewichtszunahme, wie sie nach DAVY das Ei von *Torpedo* während der Gravidität erfährt (der entwickelte Fötus fast zweieinhalbmal so schwer wie das Ei), ist auch bei *Squalus acanthias* nachzuweisen. DAVYS Wägungen ergaben: Gewicht vor dem Erscheinen des Embryo 182 Gran, nach dem Erscheinen des Embryo 177 Gran, Gewicht eines reifen Fötus 479 Gran. Bei der Beurteilung der Gewichtszahlen ist vor allem darauf zu achten, daß die Dotter verschiedener Tiere durchaus nicht gleich schwer sind, und daß auch reife Föten durchaus nicht von gleicher Länge und gleichem Gewichte sind. Kleine Exemplare haben kleinere Dotter und kleinere Föten als große. Das leichteste Ei, das ich bei *Acanthias* fand, wog samt dem 2,7 cm langen Embryo 18,6 g, der schwerste Dotter, dessen Embryo im Stadium der Gastrula war, 44,1 g. Das Gewicht der Dotter variiert, wie man sieht, ganz beträchtlich. Selbst die einzelnen Dotter eines Uterus sind nicht gleich schwer. Von den fünf

---

ich die Magen zahlreicher Föten nach etwa von außen eingedrungenen Gebilden organischer Natur. Magen von 15—21 cm langen Föten enthielten zahlreiche verschluckte Epithelien aus dem Pharynx, abgestoßene Epithelien der Magenschleimhaut, verschlucktes Epithel der Papillen des Uterus, überraschend viele Erythrocyten, Dotterkörner, zähen Schleim und Detritus. Bei einem 15 cm langen Fötus fanden sich drei Gebilde, die man nicht als der Mutter oder dem Fötus angehörig erkennen konnte. Diese Gebilde sind kugelig, von einem Durchmesser von 19  $\mu$ , haben einen mit Hämalan sich blaßblau färbenden Kern, ein geschichtetes, mit Eosin sich rot färbendes Plasma und eine Farbe nicht annehmende Hülle, die von feinsten radiären Kanälchen durchbrochen ist. Eine Verwechslung mit Dotterkörnern, die im Magen durch schichtenweise Quellung oft sonderbare Formen annehmen, ist unwahrscheinlich, doch geht es nicht an, aus Befunden solcher Natur weitere Schlüsse zu ziehen.

Dottern, die ein Uterus enthielt, wog der leichteste 37,9 g, der schwerste 44,1 g. Von den vier 15 cm langen Föten eines Uterus wog der leichteste 41,4 g, der schwerste 42,3 g. DAVYS Arbeit war mir nicht zugänglich, so daß mir nicht bekannt ist, ob er eine Erklärung dafür fand, daß das Ei nach dem Erscheinen des Embryo leichter wird. Nach meinen Erfahrungen bei *Acanthias* halte ich es für wahrscheinlich, daß diese scheinbare Gewichtsabnahme einfach darauf zurückzuführen ist, daß die zweite Wägung von Haus aus kleinere Eier betraf. Absolute Zahlen kann man für die Gewichtszunahme des Eies keine angeben, da es aus äußeren Gründen nicht möglich ist, ein und dasselbe Ei während seines Wachstums zu verfolgen. Es dürfte jedoch der Satz Gültigkeit haben, daß die leichtesten reifen Föten schwerer sind als die kleinsten Dotter und die schwersten Föten schwerer als die größten Dotter. Mein schwerster, 21 cm langer Fötus, der noch einen ziemlich großen äußeren Dottersack hatte, wog 60 g, also um fast 16 g mehr als der größte Dotter. Der leichteste, 18 cm lange Fötus, der nur mehr einen kleinen äußeren Dottersack hatte, wog 27 g, war also noch immer um 8,4 g schwerer als der leichteste Dotter. Auch aus den Gewichtszahlen der Föten und Dottersäcke läßt sich zeigen, daß die Föten eine Vermehrung ihrer Masse erfahren, die sie nicht nur aus ihren Dottersäcken beziehen können. Würden die Föten nur so viel an Gewicht zunehmen als ihre Dottersäcke abnehmen, würden sie also, wie dies MEHRDORF annahm, im Uterus quasi nur ausgebrütet werden, so müßten sich die Gewichtszunahmen der Föten so zueinander verhalten, wie die Gewichtsabnahmen ihrer Dottersäcke. Dies ist nun aber nicht der Fall. Aus einer Reihe von Wägungen verschieden schwerer Föten und ihrer abgetrennten Dottersäcke kann man leicht bestimmen, daß die Gewichtszunahmen der Föten selbst größer sind als die Gewichtsabnahmen ihrer Dottersäcke. Nehmen wir an, daß aus einem großen Dotter ein großer Fötus wird und setzen wir die Gewichtszahlen für den schwersten Dotter und den schwersten Fötus in ein Verhältnis, so ergibt sich eine Zunahme des Eies von etwa 36,5% des Dottergewichtes zu Beginn der Gravidität. In ähnlicher Weise bekommen wir aus den Gewichtszahlen der leichtesten Föten und des leichtesten Dotters eine Zunahme des Eies von etwa 44% des Dottergewichtes zu Beginn der Gravidität. Es dürfte daher nicht weit gefehlt sein, wenn man die Substanzzunahme, die der Embryo im Laufe seiner Entwicklung erfährt, mit ungefähr 40% des Gewichtes des reifen Dotters veranschlagt. Wenn auch die angegebene Prozentzahl die das Gewicht der vom Uterus bezogenen assimilierten Nahrung bezeichnet, keinen Anspruch auf absolute Gültigkeit hat, so

steht doch fest, daß von seiten des Uterus dem Embryo sehr erhebliche Mengen von Nährsubstanzen zugeführt werden müssen. Daß als ausscheidendes Organ das Capillarnetz der Papillen zu betrachten ist, unterliegt keinem Zweifel. Als resorbierende Organe des Embryo kommen in Betracht die äußeren Kiemen, die Haut, der Dottersack und der Darmtrakt. Über die vorhandenen Anhaltspunkte, welche erlauben, dem einen oder andern dieser Organe entweder ein dauerndes oder zeitweiliges Vermögen der Nahrungsaufnahme zuzuschreiben, wurde bereits früher berichtet.

Über die Natur der vom Capillarnetz ausgeschiedenen Stoffe ist nichts bekannt. Keinem Zweifel unterliegt es, daß die Mucosa uteri die Rolle einer Placenta materna spielt, die ihre Aufgabe, den »Endoparasiten« zu nähren, in deutlich sichtbarer Weise erfüllt. Vom physiologischen Standpunkt aus betrachtet, stellt diese Placenta eine Stufe der Entwicklung dar, die ERCOLANI als »rapporto di contatto complicato« bezeichnet hat. Schon auf dieser »zweiten Stufe« der Entwicklung ist die Nahrungsmenge, die der Uterus dem Embryo spendet, eine relativ bedeutende; verschwindend allerdings ist sie im Vergleich zu dem, was der Uterus der Säugetiere dem kleinen Ei bietet, das die Menge seines Nahrungsdotters auf ein Minimum reduziert hat, so daß fast die ganze Masse des Fötus aus Stoffen aufgebaut wird, die die Gefäße des Uterus ausscheiden. Es ist sehr merkwürdig, daß die »dritte Stufe« der Entwicklung der Placenta, die durch eine mehr oder minder bedeutende Neubildung von Papillen der Uterusmucosa charakterisiert wurde — vorausgesetzt, daß DAVYS Zahlen nur einigermaßen richtig sind —, dem Embryo bereits ein größeres Quantum Nahrung bietet als der Uterus von *Acanthias*. Der reife Fötus von *Torpedo* soll ja fast zweieinhalbmal so schwer sein, wie der Dotter, aus dem er hervorgegangen ist. Es wäre wohl interessant, zu untersuchen, ob die Leistungsfähigkeit der Selachierplacenta bis zu einem gewissen Grade tatsächlich von ihrer Komplikation abhängig ist. Wenn es auch vorderhand mangels an Untersuchungen nicht möglich ist, ziffernmäßig zu zeigen, in welchem Maße die Leistungsfähigkeit der Uterusmucosa mit steigender Komplikation ihrer morphologischen Beschaffenheit wächst, so sehen wir doch deutlich, daß auch in physiologischer Beziehung verschiedene Stufen der Entwicklung bestehen. Zwischen der Mucosa uteri der Eier legenden Haie, die ihre Föten mit einer bestimmten Menge von Nährmaterial ausstatten, das nach der Eiablage nicht vermehrt wird und den eine Placenta bildenden Species liegt eine Reihe von Formen, deren Uterusmucosa den Embryonen eine bald kleinere,

bald größere Menge von Nährmaterial zuführt. Die Ansicht, daß, was die lebendgebärenden Formen betrifft, die morphologisch und physiologisch komplizierteren Formen von den weniger komplizierten abzuleiten sind, dürfte kaum auf Widerspruch stoßen. Anders die Anschauung, daß die Formen mit embryotrophischer Uterusmucosa von Eier legenden Formen abzuleiten sind. BRAUS spricht in seiner Abhandlung »zur Entwicklungsgeschichte niederer Haie« die Ansicht aus, daß die oviparen Formen von den viviparen Formen abzuleiten sind. Für die Richtigkeit dieser Anschauung, die den Eier legenden Wasserbewohner aus dem lebend gebärenden hervorgehen läßt, scheinen ihm zwei Momente von Wichtigkeit. Erstens RÜCKERTS Entdeckung, daß das Ei von *Pristiurus* noch einen abortiven Rest der Pellucida besitzt, zweitens der Umstand, daß es »begrifflicher« ist, daß sich »die Eikapsel beim ersten Entstehen im Mutterleibe unter der Wirkung lebendiger Kräfte und als Reaktion auf diese entwickelte, als daß sie erst für einen zukünftigen Zustand, nämlich für das Leben außerhalb des mütterlichen Organismus und die dort wirksamen Kräfte bereit gestellt wurde«. »Verständlich« ist es aber, daß, wenn einmal eine Kapsel in utero vorhanden ist, und beim Übergang vom viviparen zum oviparen Modus ein Ei zum erstenmal früher als sonst geboren wird, die Schale eine ganz andre Bedeutung innerhalb des Getriebes von Kräften des Ozeans bekommt als innerhalb des Mutterleibes. »Die Schale wird fortab stärker angelegt, massiger konstruiert und mechanisch den neuen Dingen angepaßt.« Mit dem ersten Moment, das BRAUS anführt, können wir nicht rechnen, da keinerlei Beweis dafür vorhanden ist, daß jene von der Pellucida stammende Haut, die RÜCKERT Keimhülle nannte, mit jener Haut identisch ist, die BRAUS an Uteruseiern von *Spinax* fand und als *Zona pellucida* bezeichnete.

Mit den Begriffen »begrifflicher« und »weniger begrifflich« läßt sich wohl sehr schlecht operieren, wenn es sich darum handelt, bei einem biologischen Problem einen Wahrscheinlichkeitsschluß zu ziehen. BRAUS meint, daß wenn einmal beim Übergang zur Oviparität eine Kapsel frühzeitig geboren wird, die Insassen dieser Kapsel sich nicht nur weiter entwickeln, sondern sogar in ihren künftigen Eileiterdrüsen die Fähigkeit erwerben, Eigehäuse zu bauen, die massiver konstruiert und den ozeanischen Verhältnissen besser angepaßt sind als jene erste Kapsel. Dieser Möglichkeit könnte man entgegenhalten, daß die Embryonen im Falle eines Abortus zugrunde gehen, so daß alle jene Species, die zum Abortus neigen, allmählich aussterben müssen. Gewiß ist es unbegreiflich, daß das Nidamentalorgan des Oviductes Behältnisse

bereit stellen soll, die für einen zukünftigen Zustand, das heißt das Leben außerhalb des mütterlichen Organismus und die außerhalb desselben wirksamen Kräfte, zweckmäßig sind. Aber ist es wirklich begrifflicher, wenn man annimmt, daß aus der einfachen Hülle einer viviparen Form Gebilde entstanden sind, wie die eingangs erwähnte Eischale von *Chimaera colliei*? Man kann sich nicht vorstellen, wie diese Schale, die zur Zeit der Eiablage der Größe der letzten Embryonalstadien »angepaßt« ist, die Abteilungen für Kopf, Rumpf und Schwanz des noch nicht existierenden Embryo enthält, durch die vorzeitige Geburt eines lebendig gebärenden Vorfahren unter dem Einflusse der Kräfte des Ozeans entstanden sein soll<sup>1</sup>. BRAUS' Darstellung schließt auch die Annahme in sich, daß die bereits vorhanden gewesene Fähigkeit der Uterusmucosa, das Ei zu ernähren, wieder verloren geht, und daß das Nidamentalorgan der viviparen Species einer ursprünglichen Form entspricht, die bei den Oviparen komplizierter und weiter entwickelt wurde. Ich bin der Ansicht, daß die Viviparen von den Oviparen abzuleiten sind, da mir die embryotrophische Fähigkeit der Uterusmucosa, die man in ihren verschiedenen Stufen von der einfachen Beziehung der bloßen Berührung von Mutter und Frucht bis zur Placentarbildung verfolgen kann, gegenüber der Inaktivität der Uterusmucosa der Oviparen als höhere Stufe der Entwicklung erscheint. Die Annahme, daß diese embryotrophische Fähigkeit auf irgend einer Stufe ihrer Entwicklung verschwinden soll, und daß nach diesem Verschwinden das Nidamentalorgan eine höhere Stufe der Entwicklung erreicht, scheint durch nichts unterstützt zu werden. Das Nidamentalorgan von *Acanthias* erscheint mir gegenüber dem der Eier legenden Formen nicht als ursprüngliches, sondern als rudimentäres Organ. Eine Species wie *Torpedo*, deren Uterusmucosa eine höhere Entwicklung zeigt wie die von *Acanthias*, hat überhaupt kein Nidamentalorgan mehr. Die polyembryonale, im Lauf der Entwicklung reißende Kapsel vieler viviparer Formen erscheint demnach als vereinfachte Form der einst komplizierten Eischale, die unnütz geworden ist, daher bald reißt und verschwindet. Gebildet wird sie vom rudimentären Nidamentalorgan gleichsam als Reminiscenz an frühere Zustände, bei denen sie bis zum Ende der fötalen Entwicklung erhalten blieb. BRAUS berührt auch die entwicklungsphysiologische Frage, wie sich in der individuellen Entwicklungs-

<sup>1</sup> DEAN, l. c., faßt diese Schale, die man weder durch die Annahme einer Selection von zufällig aufgetretenen Varietäten noch durch das LAMARCKSche Prinzip erklären kann, als Beispiel für eine »nach bestimmter Richtung orientierte Evolution« auf.

geschichte der Haie Ei und Schalenbildung zueinander verhalten. In Hinsicht auf dieses Verhalten hatte bereits J. MÜLLER entdeckt, daß das Eiweiß von Windeiern aus dem Uterus keine Flüssigkeit anzieht, wie dies normale Eier tun, und daraus geschlossen, daß die Endosmose, durch welche Flüssigkeit aus dem Uterus durch die Eischalenhaut diffundiert, keine einfach physikalische, sondern eine durch den »lebendigen Verkehr« zwischen dem belebten Dotter, dem Eiweiß und dem Uterus bedingte Erscheinung ist. RÜCKERT hatte gefunden, daß bei *Pristiurus* gelegentlich nicht nur in einem, sondern auch in beiden Teilen des Uterus Windeier vorkommen und daraus gefolgert, daß Schalenbildung ohne Ovulation erfolgen kann. Befunde von BRAUS bestätigen, daß formative Reize von seiten des Eies nicht nötig sind, um die Schalenbildung in Gang zu bringen. Er untersuchte 10 ausgewachsene Weibchen von *Centrophorus* auf das Vorhandensein von Windeiern und fand sie in acht Fällen, und zwar stets im linken Uterus. Bei *Centrophorus* arbeitet das linke Nidamentalorgan völlig unabhängig von der Ovulation im linken Ovarium, dessen Eier gewöhnlich in einem jungen Stadium der Entwicklung zugrunde zu gehen pflegen und unabhängig vom Eintritt eines befruchteten Eies in die Tube; es liefert eine Kapsel, die qualitativ gerade so gebildet ist wie die der rechten Uterushälfte, die ein befruchtetes Ei umschließt. Diese Beobachtungen von BRAUS, die RÜCKERTS Theorie bestätigen, sprechen wieder für die Richtigkeit der Ansicht JOSEPHS<sup>1</sup>, der kürzlich auf Grund der Beobachtungen RÜCKERTS sich dahin äußerte, daß der Reiz zur Schalenbildung bei Eintritt eines Eies in den Oviduct nur der einen Seite sich auch auf der andern, leer bleibenden Seite geltend macht, und auf Grund eines Fundes von Doppeleiern bei *Scyllium* zur Ansicht gelangte, daß die beiden Oviducte voneinander abhängig und einem mutmaßlichen gemeinsamen Centrum funktionell untergeordnet sind.

BRAUS hebt hervor, daß *Centrophorus* stets nur einen Embryo besitzt, trotzdem der Uterus rechts und links gleich entwickelt ist. Er fand weder in den Verhältnissen der Cloake, noch in den verschiedenen Abschnitten des Uterus links irgend etwas, was ihm eine anatomische Erklärung der regelmäßigen rechtsseitigen Gravidität hätte bieten können. Zu diesem interessanten Befunde sei bemerkt, daß bereits u. a. ALCOCK ähnliche Verhältnisse bei *Trygon bleekeri* gefunden hat, wo stets nur ein Embryo zu finden ist, der sich im linken Uterus ent-

<sup>1</sup> Ein Doppelei von *Scyllium*. (Nebst Bemerkungen über die Entwicklung.) Anat. Anz. Bd. XXIX. 1906.

wickelt. ALCOCK vermutet den Grund dieser Erscheinung darin, daß rechts der voluminöse Spiraldarm liegt.

Ein stets einseitiges Funktionieren des Uterus ist auch, was BRAUS nicht erwähnt, bei mehreren andern Selachierarten bekannt geworden. Das Vorkommen dieser physiologisch einseitigen Gravidität wurde von mehreren Autoren beschrieben, eine Zusammenstellung der Arten, bei denen sie gefunden wurde, gibt REDEKE. Dabei ist zu merken, daß die einen Arten (wie *Trygon bleekeri*), die die einseitige Gravidität zeigen, beide Uterushälften in voller Entwicklung besitzen, während bei den andern (*Trygon pastinaca*) nur ein Uterus voll entwickelt wird, der andre hingegen rudimentär bleibt. Die Abbildung, die REDEKE von *Trygon pastinaca* gibt, zeigt, daß der linke Oviduct ein Nidamentalorgan und eine uterusartige Erweiterung besitzt, während der rechte als gleichmäßig dünnes Rohr vom Ostium abdominale tub. bis zur Cloake verläuft und nur über dieser eine kleine Auftreibung zeigt. Das Mißverhältnis in der Entwicklung der beiden Hälften des Genitaltraktes kommt auch an den Nieren zum Ausdruck, da die linke, dem ausgebildeten Uterus anliegende Niere atrophisch, die rechte aber hypertrophisch ist. ALCOCK vermutet, daß bei *Trygon pastinaca*, bei dem beide Uterushälften gleichmäßig ausgebildet sind, der rechts gelegene, voluminöse Spiraldarm die Ursache ist, daß sich niemals im linken Uterus ein Embryo entwickelt. REDEKE geht davon aus, daß die einseitige Gravidität, die bisher nur bei Trygoniden beobachtet worden war, fast durchweg Arten mit ausgebildeten Trophonemata betrifft. Wie bereits erwähnt wurde, ergießen die Trophonemata ihr Secret in den Pharynx des Embryo. Es passiert hierauf Oesophagus und Magen und sammelt sich im Spiraldarm an, der während des Fötallebens der einzige funktionierende Teil des Verdauungstraktes ist. Im Laufe der Zeit erwarben nun die Trygoniden einen sehr großen Spiraldarm, der sich auf Kosten der übrigen Eingeweide entwickelte. Diese Hypothese REDEKES befriedigt wohl in jenen Fällen, wo ein hochentwickelter Spiraldarm vorhanden ist, erklärt aber nicht, warum in dem einen Falle beide Uteri gleichmäßig ausgebildet werden. Für *Heptanchus* konnte BRAUS keinerlei anatomische Verhältnisse feststellen, die man als Erklärung für die beständige rechtsseitige Gravidität geltend machen könnte. Hingegen fiel ihm ein andres Moment auf, das nach meiner Meinung hier von großer Wichtigkeit ist, nämlich die enorme Größe der Ovarialeier. Das Ovarialei zeigt Größenverhältnisse von 101 zu 76 mm, während die Lumenweite des Eileiters nur 20 mm beträgt, ein Mißverhältnis zwischen der Größe des Eies und der Eileiterlichtung, das das bei

*Acanthias* noch bedeutend übertrifft. Man kann nun annehmen, daß einst bei allen Selachiern, die ja aus Vorfahren mit kleinen Eiern hervorgegangen sein sollen<sup>1</sup>, beide Uteri als Fruchthalter dienten, daß aber bei andauernder Tendenz der Ovarialeier zur Volumszunahme ein Mißverhältnis zwischen der Größe der Fruchthalter und ihrem Inhalt entstand (ähnlich wie etwa beim Menschen zwischen Größe des kindlichen Kopfes und der Weite des mütterlichen Beckens). Die Größe der Ovarialeier führte bei der Enge der beiden Bruträume zu einer gegenseitigen Beeinträchtigung der Keime, die schließlich zur einseitigen Gravidität hinüber leitete. Nach BRAUS ist das rechte Ovarium von *Centrophorus* viel größer als das linke, dessen Eier in einem jungen Stadium der Entwicklung zugrunde zu gehen pflegen. Bei *Centrophorus* führte also die einseitige Gravidität zur minderen Ausbildung des linken Ovars, während beide Uteri noch ganz dieselben anatomischen Verhältnisse zeigen. Manche Trygoniden nun bilden auch die eine Uterushälfte nicht mehr aus. Hier taucht nun die Frage auf, ob der Spiraldarm wirklich die Veranlassung des rudimentären Oviductes bildet, oder ob er sich ganz im Gegenteil erst heranbilden konnte, als die eine Uterushälfte nicht mehr entwickelt wurde.

### Zusammenfassung.

↳ Nach dem Verhältnis der Uterusinnenfläche zur Eioberfläche gehört *Squalus acanthias* zur zweiten Gruppe der ERCOLANISCHEN Entwicklungsskala der Placenta.

Die Papillen der Uterusmucosa kommen durch häutige Umfassung der gewunden verlaufenden Randarterien zustande. Die Papillen stehen alternierend und sind um ihre Längsachse gedreht. Die Teilung der Randarterien findet innerhalb der Papillenkörper statt. Die wechselnde Gestalt der Papillen ist zum Teil rein mechanisch bedingt, zum Teil scheint sie auf reflektorische Weise zustande zu kommen.

Zwischen der Dauer der Gravidität und der Länge der Papillen besteht keinerlei Beziehung. Das außerordentlich plastische Papillenepithel ist dem Epithel der Harnblase vergleichbar, das bei Dehnung seiner Unterlage seine Gestalt verändert. Zu Beginn jeder Gravidität ist das Epithel der Papillen drei- bis vierschichtig, an stark gedehnten Stellen erscheint es ein- bis zweischichtig. Es wird im Laufe der

<sup>1</sup> Vgl. hierzu unter andern DEAN. Das Ei von *Cestracion* zeigt in sehr frühen Stadien Furchen, die vom animalen Pole zum vegetativen gehen und möglicherweise als Reminiscenz einer ehemaligen holoplastischen Furchung zu deuten sind.

Gravidität an manchen Stellen ganz, an andern teilweise oder gar nicht abgestoßen. Zu Beginn der nächsten Gravidität ist es regeneriert.

Der Uterus wird von zwei Gefäßsystemen, einem organotrophischen und einem embryotrophischen, mit Blut versorgt. Letzteres bildet ein Capillarnetz, das die Papillen selbst sowie die übrigen Teile der Uterusinnenfläche bedeckt. Das Capillarnetz erhält sein Blut aus den Randarterien und gibt es in die »Basalvenen« ab. Diese besitzen keine eigne Muscularis, sondern sind in papillenwärts offene Muskelzüge des Uterus eingebettet.

In Papillen, deren Capillarnetz maximal gefüllt ist, verschwindet die succulente Bindegewebsschicht des Papillenkörpers.

Die Arteriae uterinae sind durch besondere Venentaschen vor Kompression während der Eipassage geschützt.

Die Uteruseier besitzen zwei eigne und eine gemeinsame Hülle.

Die gemeinsame Hülle besteht aus 18—20 übereinander liegenden, miteinander verschmolzenen Platten. Die Fäden an den Polen der gemeinsamen Hülle entsprechen nicht den Eischnüren der Scyllieneier.

Die gemeinsame Hülle ist für geformte Elemente undurchlässig.

Das Nidamentalorgan besteht aus Secret liefernden und aus Secret formenden Teilen.

Die ersteren bestehen aus drei Drüsenabschnitten, deren oberster aus zwei Teilen verschiedener Struktur zusammengesetzt ist.

Ein physiologisches Ödem eines Teiles des secretformenden Teiles, nämlich der »Lamellen«, scheint zur Zeit der Schalenbildung die Lamellenzwischenräume zu verkleinern.

Im oberen Abschnitte des Oviductes gibt es eine besondere Art Secret bereitender Zellen. Die Längsfalten, die von ihnen bedeckt sind, sind durch radiäre Schlitze gespalten, so daß es bei der Eipassage zu einem Verstreichen der Falten kommt und die Eier als erstes vom Oviduct geliefertes Secret das Produkt der secernierenden Zellen empfangen.

Das Eigewicht ist beträchtlichen Schwankungen unterworfen.

Die Substanzzunahme, die der Embryo im Verlaufe seiner Entwicklung erfährt, beträgt ungefähr 40% des Gewichtes des reifen Eies.

Plagiostomen mit komplizierterer Uterusmucosa scheinen den Föten mehr Nährmaterial zuzuführen, als solche mit weniger komplizierter Mucosa.

Das Nidamentalorgan von *Squalus acanthias* erscheint im Vergleiche zu dem der Eier legenden Formen als rudimentäres Organ; die von ihm gelieferte, bald verschwindende Kapsel ist als Reminiscenz an

frühere Zustände aufzufassen, bei denen sie bis zum Ende der fötalen Entwicklung erhalten blieb.

Einseitige Gravidität läßt sich aus der andauernden Tendenz zur Vergrößerung der Ovarialeier und einem daraus resultierenden Mißverhältnis zwischen Eigröße und Brutraum erklären.

Wien, im Juni 1907.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXX und XXXI.

Fig. 1. Teil der kontrahierten Uterusmucosa eines *Squalus acanthias* mit 1 cm langen Embryonen. Der Uterus wurde aufgeschnitten und nach Entfernung seines Inhaltes in ein Gemisch von 1 Teil ges. wäss. Pikrinsäure, 1 Teil ges. wäss. Sublimat und 2 Teilen Aqua destill. gelegt. Die Papillen stehen so dicht, daß die Uterusinnenfläche nirgends zu sehen ist. Die Randarterien konturieren als drehrunde Stränge die Papillen. Vergrößerung sechsfach. *Ra*, Randarterie; *M.R.*, Mesenterium der Randarterie; *P*, Papille.

Fig. 2. Teil einer Vene des Corpus uteri mit normalen und pathologischen Blutbestandteilen. Kombiniertes Bild. *a*, Erythrocyt mit normalem Kerne und einem Plasma, das zum Teil körnig rot, zum Teil gar nicht tingiert ist; *b*, Erythrocyt mit etwas vergrößertem Kerne und unvollkommen tingiertem Plasma; *c*, Erythrocyt mit vergrößertem, in der Mitte heller gefärbtem Plasma; *d*, Erythrocyt mit vergrößertem, mehrere große Vacuolen enthaltendem Kerne und schmutzig-grauem Plasma; *e*, ein plasmafreier, eine große Vacuole enthaltender Kern; *f*, degenerierter Erythrocyt (?) mit vollkommen chromatinfreiem Kerne; *g*, aus einer Form wie *f* hervorgegangener, im Zerfall begriffener Erythrocyt (?); *h*, Gebilde von der Größe eines Erythrocyten mit hellgrauem, schollenführendem Kerne und von Eosin nicht tingiertem Plasma, das dunkelblaue Körner enthält; *h*<sup>1</sup> ist ein *h*-ähnliches Gebilde in Seitenansicht; *i*, aus *h* hervorgegangenes Zerfallsprodukt (?); *k*, eosinophiler Leucocyt; *l*, kleiner Leucocyt; *m*, Endothelzellkern. (Fixierung konz. wässr. Subl., Alcohol absol. aâ. Celloidinschnitt, Hämalaun-Eosin.) Vergrößerung etwa 1050fach.

Fig. 3. Teil eines dilatierten Bezirkes der Uterusmucosa eines *Squalus acanthias* mit 15 cm langen Föten. Der Uterus wurde uneröffnet in Subl. Al. fixiert. Die Randarterien zeigen nur Andeutungen von den Schlingen, die sie in kontrahierten Teilen desselben Uterus bilden. Zwischen den Papillenreihen ist allenthalben die Uterusinnenfläche zu sehen. Vergrößerung dreifach. *U.I.*, Uterusinnenfläche.

Fig. 4. Teil eines kontrahierten Bezirkes desselben Uterus. Man sieht wohlausgebildete Papillen, die so dicht aneinander stehen, daß die Uterusinnenfläche nicht zu sehen ist. Vergrößerung sechsfach.

Fig. 5. Teil aus einem uneröffnet fixierten Uterus vom *Squalus acanthias* mit verzweigten Papillen bei sechsfacher Vergrößerung.

Fig. 6. Gefensterter Papillen aus einem Uterus vom *Squalus acanthias* mit 3,5 cm langen Embryonen. Die Dellen \*\* entsprechen Stellen, an denen das Gewebe zwischen den beiden, die Arterie tragenden mesenterialen Platten geschwunden ist. Vergrößerung sechsfach.

Fig. 7. Querschnitt durch ein Stück Uteruswand eines *Squalus acanthias* mit 15 cm langen Föten. Die Schnittrichtung ist normal auf die Längsachse des Uterus. Es sind drei nebeneinander liegende Randarterien getroffen. Physiologische Epithelabstoßung, Verschwinden des succulenten Bindegewebes, pralle Füllung sämtlicher Gefäße. (Fixierung Subl. Alc., Celloidinschnitt.) Vergrößerung 80fach. *Ra*, Randarterie; *C.N*, Capillarnetz; *m.Pl*, mesenteriale Platte; *Bv*, Basalvene; *Ep.P*, Epithel der Papillen; *Lgs.M*, Längsmuskelschicht; *Qu.M*, Quermuskelschicht.

Fig. 8a. Epithel der Papillen eines im kontrahierten Zustand in Subl. Alc. fixierten Uterus vom *Squalus acanthias* mit 1 cm langen Embryonen. Das Epithel ist mehrschichtig. (Celloidinschnitt.) Vergrößerung 400fach. *Ep.P*, Epithel der Papillen; *C.N*, Capillarnetz.

Fig. 8b. Epithel der Papillen eines im dilatierten Zustande fixierten Uterus vom *Squalus acanthias*, dessen Embryonen im Stadium der Gastrula waren. Das Epithel ist einschichtig. (Subl. Alc., Celloidinschnitt.) Vergrößerung 400fach. *Ep.P*, Epithel der Papillen; *C.N*, Capillarnetz.

Fig. 9. Intraepitheliale Drüse an dem Übergangsteil des untersten Uterinendes in die Cloake. (Fixierung Subl. Alc., Celloidinschnitt.) Vergrößerung etwa 400fach. *Z.Pl*, Zellplasma; *Z.K*, Zellkern; *L*, Leucocyt.

Fig. 10. Querschnitt durch eine Schleimhautfalte aus dem oberhalb des Nidamentalorgans gelegenen Eileiterabschnittes. (Subl. Alc., Celloidinschnitt.) Vergrößerung 100fach. *Fl.E*, Flimmerepithel; *Sp.R*, Spaltraum; *FlzK*, Flimmerzellkern; *Sczk*, Sekretzellkern.



Fig. 1.



Fig. 3.



Fig. 6.



Fig. 5.

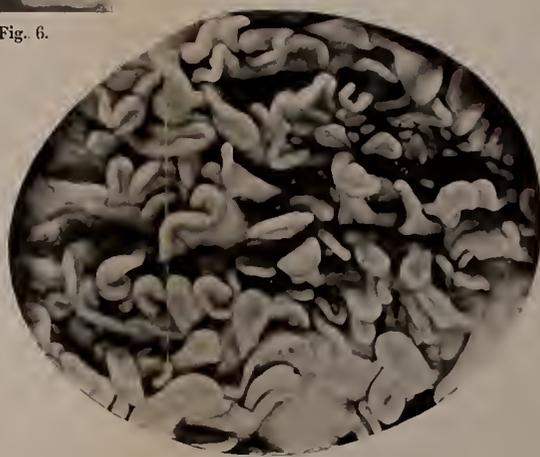


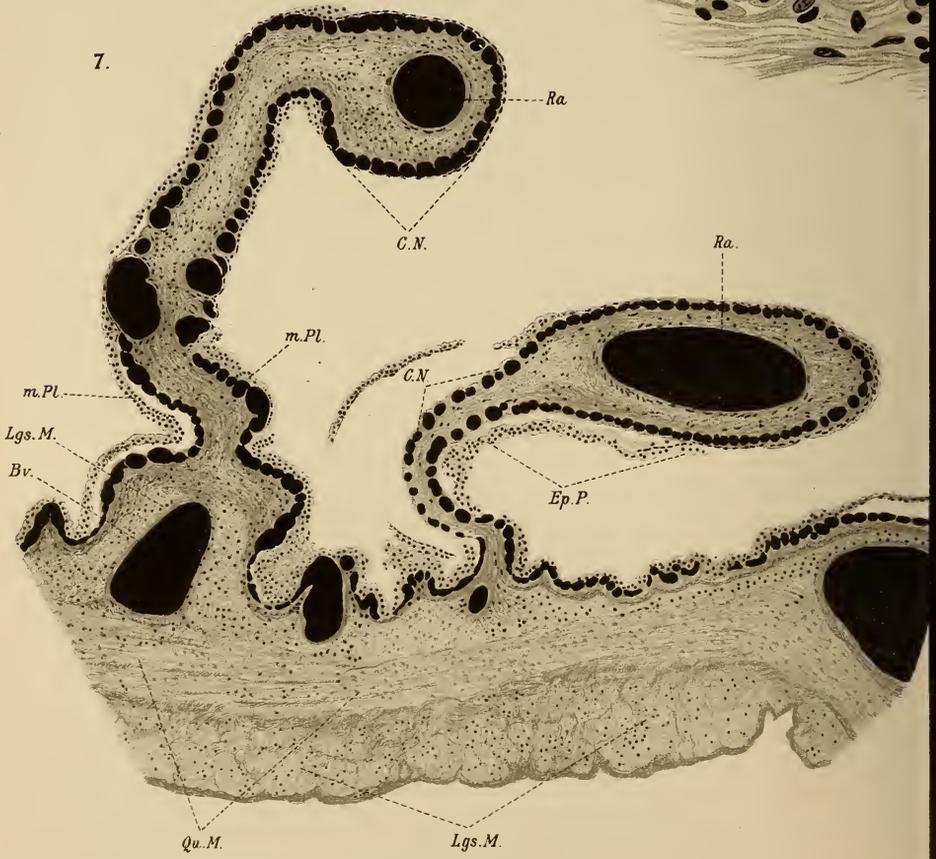
Fig. 4.

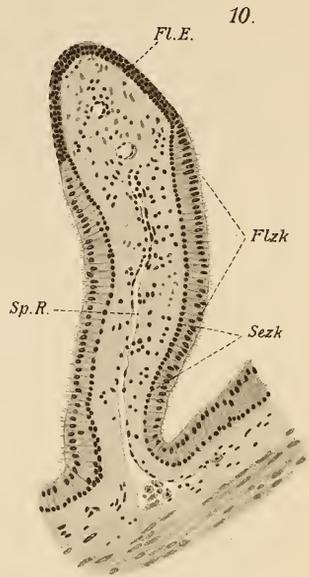
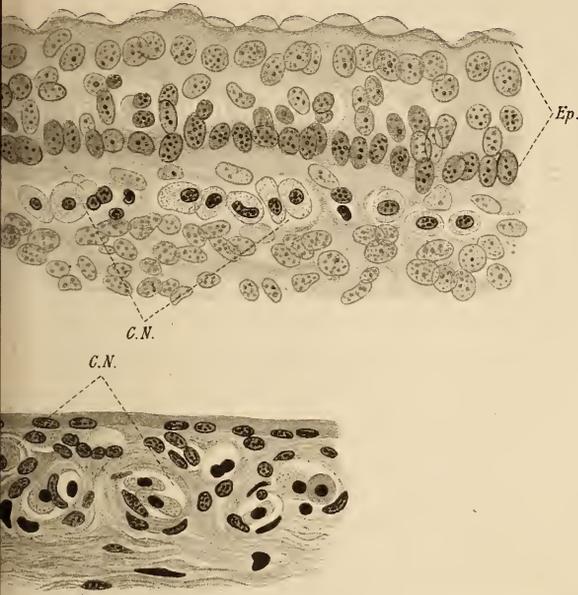
2.

80

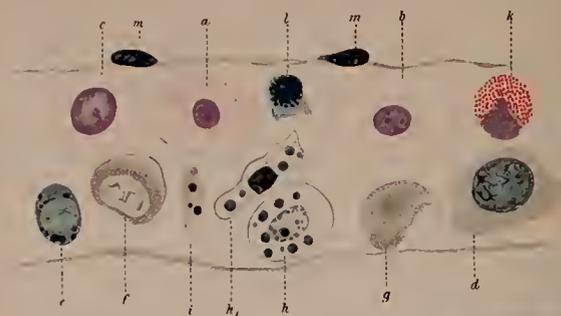


7.

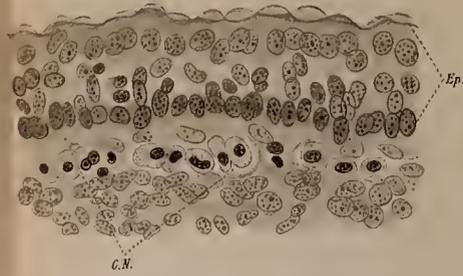




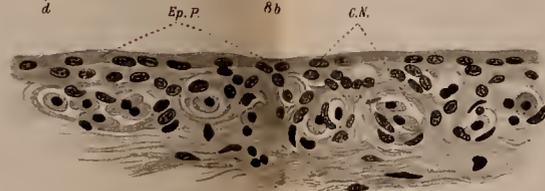
2



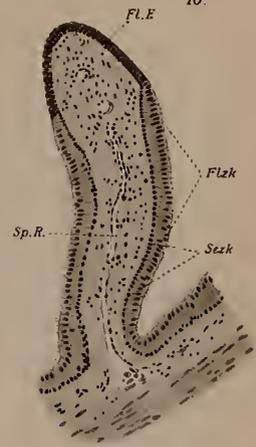
8a



8b



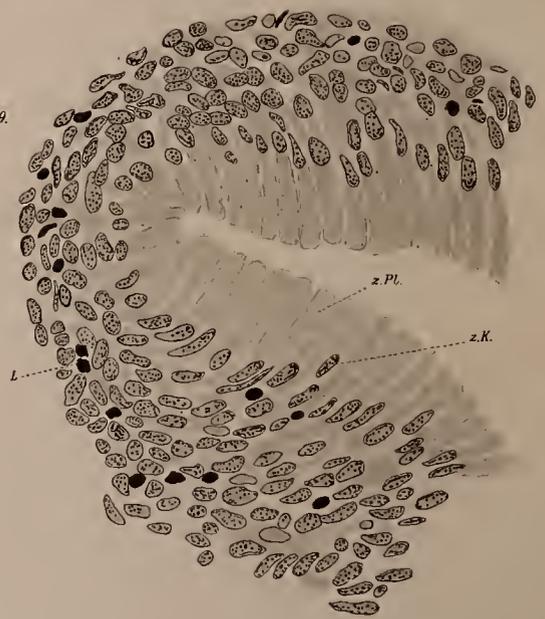
10



7.



9.



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [88](#)

Autor(en)/Author(s): Widakowich Viktor

Artikel/Article: [Über den Uterus von Squalus acanthias 499-544](#)